

Schmiedel, U. (2004). The phytogeography of the obligate quartz field flora of southern Africa. *Biodiversity & Ecology 2 / Schumannia 4 (Sukkulantenforschung in Afrika. Succulent plant research in Africa. Festschrift Prof. Hans-Dieter Ihlenfeldt.)* 4, 181-205

The phytogeography of the obligate quartz field flora of southern Africa

Ute Schmiedel

Botanical Institute and Botanical Garden, University of Hamburg

Summary: Quartz fields are unusual habitat islands which are found in the arid regions of southern Africa (western South Africa and southeastern Namibia). Their distribution covers two biomes, which are also subjected to different rainfall regimes, the Succulent Karoo in the winter rainfall zone and the Nama Karoo in the summer rainfall zone. Despite the contrasting ecological conditions in the two biomes, the vegetation of the quartz fields in all areas is characterised by the dominance of compact, leaf-succulent dwarf-shrubs. The vegetation thus contrasts significantly with the surrounding, mainly shrubby, vegetation. These dwarf-shrubs which derived from distantly related lineages or even different plant families, indicate convergent evolution in adaptation to special habitat conditions. Moreover, 155 plant taxa (species and subspecies) are entirely restricted to these quartz fields, the majority being local or regional endemics. 67 % of the quartz field taxa are Mesembryanthema (Aizoaceae).

In order to get insight into the composition and history of the obligate quartz-field flora, its floristic composition, phytogeographical pattern and phylogenetic background were analysed. Based on the phytogeographical patterns of the quartz-field taxa, six quartz-field phytochoria were defined, i.e., the Little Karoo, Knersvlakte, Riethuis-Wallekraal, Southern Richtersveld, Northern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion.

Based on preliminary phylogenetic data and palaeo-environmental reconstruction, an interpretation of the floral history of the quartz-field flora is given. The six phytochoria seem to originate from four centres of origin, i.e., the Little Karoo, the Knersvlakte, the Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad area. The Riethuis-Wallekraal Phytochorion consists mainly of taxa which originate from the Knersvlakte or the Richtersveld area. Palaeo-environmental reconstructions elsewhere indicate that the quartz-field flora of southern Africa might have evolved only during the post-glacial warming and drying (i.e., 15,000 years PB).

Zusammenfassung: Quarzflächen sind ungewöhnliche Habitatsinseln in den Trockengebieten des südlichen Afrika (westliches Südafrika, südliches Namibia). Das Vorkommen der Quarzflächen erstreckt sich über zwei Biome, welche den Niederschlag zu unterschiedlichen Jahreszeiten erhalten: Das Sukkulanten-Karoo-Biom im Winterregengebiet und das Nama-Karoo-Biom im Sommerregengebiet. Trotz der sonst sehr unterschiedlichen ökologischen Bedingungen in den beiden Biomen, ist die Vegetation der Quarzflächen überall in großer Übereinstimmung durch gedrungene, blattsukkulente Zwergsträucher dominiert. Durch ihre Wuchsformzusammensetzung unterscheidet sich die Vegetation der Quarzflächen stark von der umgebenden Vegetation, die überwiegend durch aufrechte Sträucher dominiert wird. Die „verzweigten“ Arten auf den Quarzflächen haben ihren Ursprung in unterschiedlichen, nur entfernt miteinander verwandten taxonomischen Gruppen bzw. verschiedenen Pflanzenfamilien. Die sehr ähnlichen Erscheinungsformen in unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen legt nahe, dass hier eine konvergente Evolution in Anpassung an spezielle Habitatbedingungen vorliegt.

Insgesamt sind 155 Pflanzentaxa (Arten und Unterarten) auf die Quarzflächenstandorte im südlichen Afrika spezialisiert, 67 % der Pflanzenarten sind Mesembryanthema (früher Mesembryanthemaceae) aus der Familie der Aizoaceae. Die meisten Quarzflächentaxa sind Lokal- oder Regionalendemiten.

Um Einblick in die Zusammensetzung und Florengeschichte der obligaten Quarzflächenflora zu bekommen, wurden Untersuchungen zur floristischen Zusammensetzung, phytogeographischen Mustern und Phylogenie dieser Flora durchgeführt. Aufgrund der Verbreitungsmuster der Quarzflächenflora wurden sechs Quarzflächen-Phytochorien identifiziert: die Kleine Karoo, die Knersvlakte, das Riethuis-Wallekraal-Gebiet, das Südliche und das Nördliche Richtersveld und das Buschmannland-Warmbad-Gebiet.

Mit Hilfe vorläufiger phylogenetischer Informationen und paläoklimatischer Rekonstruktionen anderer Wissenschaftler wird versucht, die Florengeschichte der Quarzflächenflora zu rekonstruieren: Die sechs Phytochorien scheinen auf vier Entstehungszentren zurückzugehen, nämlich die Kleine Karoo, die Knersvlakte, das Richtersveld und das Buschmannland-Warmbad-Gebiet. Das Riethuis-Wallekraal-Phytochorion dagegen scheint im wesentlichen solche Taxa zu umfassen, die ihren Ursprung entweder in der Knersvlakte oder im Richtersveld haben. Die paläoklimatische Rekonstruktionen weisen darauf hin, dass die Quarzflächen im südlichen Afrika möglicherweise erst während der wärmeren und trockeneren Phase nach der letzten Kaltzeit entstanden sind (d. h. vor ca. 15 000 Jahren).

Introduction

Quartz fields represent an unusual habitat type of the Succulent and Nama Karoo Biomes in the arid parts of southern Africa (Fig. 1). The fields are characterised by a dense layer of white, angular quartz stones on soil surface. The vegetation of these quartz fields differs considerably from its surroundings by low height, low cover values, a particular species composition, and the dominance of dwarf and ground level growth forms.

The characteristic features of the quartz fields are their restricted size and distinct boundaries. Sharp borders, together with the low vegetation density and height, make the quartz fields conspicuous, giving them an island-like appearance (SCHMIEDEL 2002b).

Whereas the general vegetation of the Succulent Karoo shows a variety of growth forms typically comprising fruticose, well-branched chamaephytes and nano-phanerophytes, the vegetation of the quartz fields is dominated by dwarf growth forms. Short internodes which result in stunted axes, low branching and low number of leaf pairs per axis are common. The majority of the plants are leaf succulent, as is typical for the Succulent Karoo vegetation, but in comparison to the general flora of the Succulent Karoo, they tend to have fewer leaves which are larger in size. The quartz-field vegetation seems to present an extreme and highly derived form of the Succulent Karoo vegetation.

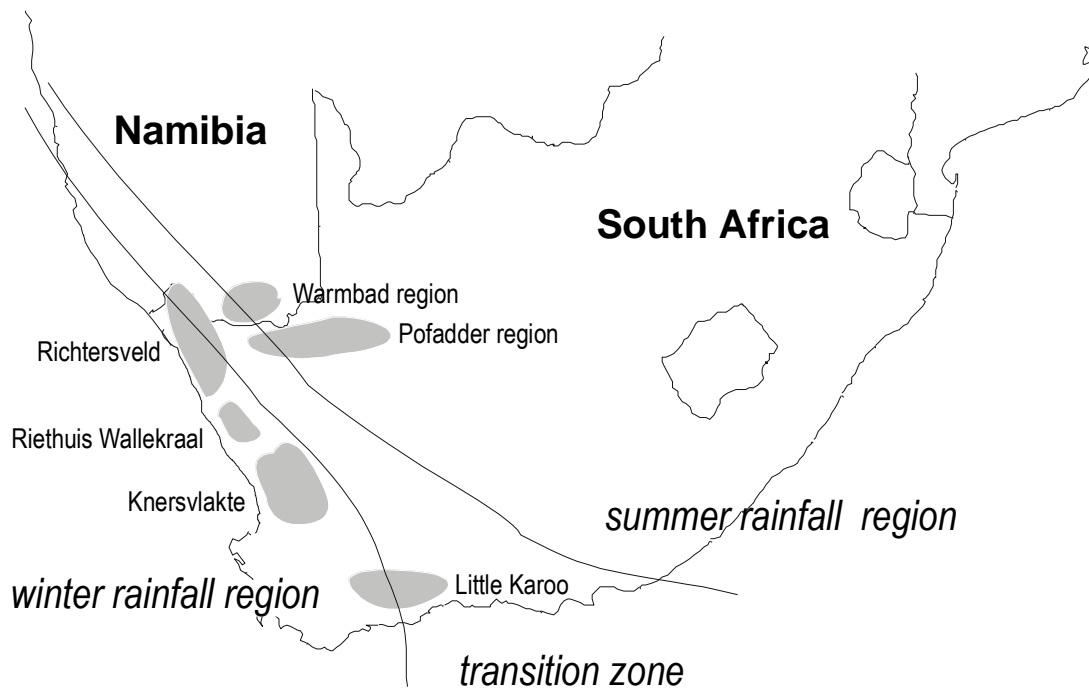


Fig. 1: Geographical distribution of areas with frequent occurrence of quartz fields in southern Africa.

Abb. 1: Geographische Verbreitung der Gebiete mit häufigem Vorkommen von Quarzflächen im südlichen Afrika.

Although quartz fields are dominant and frequent in the Succulent Karoo, they are not restricted to that biome but also occur in the Bushmanland and Warmbad regions, both belonging to the Nama Karoo biome (Fig. 1). The Nama Karoo receives mainly summer rainfall and the vegetation is dominated by non-succulent shrubs and grasses (PALMER & HOFFMAN 1997, WEATHER BUREAU 1988). However, the quartz-field vegetation in the Nama Karoo is dominated by succulents and comprises the same growth-form composition as in the Succulent Karoo. Each area where quartz fields occur has a quartz-field flora of its own, comprising a high percentage of endemics. The majority of them are Mesembryanthema (Aizoaceae) which are of high importance for the flora (SMITH & al. 1998) and vegetation (MILTON & al. 1997) of the Succulent Karoo in general. The high similarity in growth-form composition in various regions supplied by taxa of different lineages has been already interpreted as a result of convergent evolution (JÜRGENS 1986, SCHMIEDEL & JÜRGENS 1999). Regarding the growth-form particularities of their vegetation and flora and their convergence in different biomes, quartz fields obviously represent an ecologically special habitat.

Numerous plant species are entirely restricted to this habitat type, representing a flora of its own, the obligate quartz-field flora (QFF). This flora comprises 150 plant taxa (species and subspecies) and 142 taxa on species level. Only a few of them were found at quartz-fields of all areas but inhabit a very restricted range size of distribution. The present analysis of the phytogeographical subdivision of the obligate quartz-field flora aims to reveal the patterns of distribution and centres of diversity and endemism of the obligate quartz-field flora. The analysis of these patterns allows the discussion of hypotheses on the floral history and of this highly specialised flora.

Fig. 2: Quartz fields in the western Knersvlakte, Succulent Karoo, South Africa

Abb. 2: Quarzflächen in der westlichen Knersvlakte Sukkulentenkaroo, Südafrika

The present paper which resulted from a comprehensive research project covering the flora, phytogeography, vegetation, habitat ecology of the southern African quartz fields

(SCHMIEDEL 2002b, SCHMIEDEL & JÜRGENS 1999, 2002, 2003) aims to understand the composition, distribution, and phylogenetic pattern of the quartz-field flora in order to get insight into its origin, history, and age as well as the ecology and evolution of the Succulent Karoo vegetation in general.

For this purpose, a floristic and phytogeographical analyses of the obligate flora of the quartz field were conducted in order to gain insight into its floristic composition and geographical patterns as well as to derive hypotheses on the origin and age of the flora. Despite the long and intense taxonomic work of H.-D. Ihlenfeldt and his working group at the University of Hamburg (Germany), still the phylogeny of most of the taxa is fairly little understood and might be unravelled only but the rather new molecular-phylogenetic approaches (J. THIEDE, C. KLAK, pers. comm.). Hence, the analysis has to rely on the ideas of the respective taxonomist of the taxa, which are derived from her/his intimate knowledge but have not been proved by modern phylogenetic analyses. The results have thus to be considered as speculations which shall be taken as working hypotheses for future phylogenetic studies on the Succulent Karoo flora.

Material and Methods

Source of floristic data and nomenclature

The information on the habitat preferences and distribution of the species which were used for the phytogeographical analysis of the flora of the quartz fields was derived from various taxonomic monographs (e.g., COLE 1988, GLEN 1974, GERBAULET 1992a, b, 1997, HAMMER 1993, 1999, 2002, HARTMANN 1973, 1978, 1988, 1992, IHLENFELDT 1978, 1988, IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973, NEL 1953, SaUer 1979, 1980, TÖLKEN 1977), regional floras (LE ROUX & BOUCHER, in prep: Flora of the Namaqualand) as well as personal communications with P. V. Bruyns, M. Gerbault, S. Hammer, H. E. K. Hartmann, H.-D. Ihlenfeldt, B. Nordenstam and U. Meve. The distribution data of each quartz-field taxon were analysed on half- and quarter-degree square (QDS) level. At a longitude of about 30° a QDS which is a common reference for herbaria and botanists covers about an area of 25 x 28 km.

The nomenclature for the scientific names of the Mesembryanthema is derived from the latest taxonomic revisions. The nomenclature of the remaining taxa follows the species data base of the Turbowin programme, Version 1.93e (HENNEKENS 1996, latest update of species list June 2000).

Fig. 3: Quartz field with a dense stand of *Oophytum nanum*, Knersvlakte, South Africa.

Abb. 3: Quarzfläche mit dichtem *Oophytum nanum*-Bestand, Knersvlakte, Südafrika.

Phytogeographical analysis

For the analysis of the patterns of distribution of the QFF, Detrended Correspondence Analysis (DCA) of the CANOCO 4.0 computer program (TER BRAAK & SMILAUER 1998), a multivariate statistic program for vegetation analysis, was applied. The distribution data were used as presence/absence data of the taxa per square. The analysis was conducted on two different scales: the entire data set was first analysed on a broader scale employing half-degree squares (HDS). For this analysis the taxa were employed on species level only. Subspecies were taken into account when not all intraspecific taxa of a species were restricted to quartz fields. A finer scale, employing quarter-degree squares (QDS), was applied when in a second step a geographical subset of the data set was analysed. Here all subspecies were employed as separate taxa.

The analyses resulted in ordination diagrams that show the relative similarity or dissimilarity between the squares. The higher the similarity between the squares, the closer they are plotted to each other in the diagram. Distinct clusters of half or quarter degree squares indicate high overlap of their species inventories and consequently high floristic similarity. They were thus defined as phytochoria.

Fig. 4: *Phyllobolus digitatus* (syn.: *Dactyloopsis digitata*) a quartz-field endemic from the Knersvlakte in flower.
Abb. 4.: *Phyllobolus digitatus* (Syn.: *Dactyloopsis digitata*), ein Quarzflächen-Endemit der Knersvlakte in Blüte.

The distribution of seven quartz-field taxa deviates strongly from those of the majority of the other quartz-field taxa. Hence, the corresponding grids were outliers in the ordination and were therefore omitted from the DCA: *Schwantesia borchersii* (2820A) (ZIMMERMANN 1996, ZIMMERMANN & HARTMANN 1995), *Glottiphyllum oligocarpum*, *Pleiospilos nelii* from the Eastern Cape area (3222D, 3223C, 3322B, 3323A, B, 3324A, B), *Diplosoma retroversum* (3218A,B) from the Swartland, and *Acrodon quarccicola* (HARTMANN 1996), *Gibbaeum esterhuyseniae* (ANONYMOUS 1998, HILTON-TAYLOR 1996b); *Gibbaeum haagei* from the Swellendam area (3419B, 3420A, B, C) (GLEN 1974).

The degree of relationship between two phytochoria was calculated by employing Sørensen's quotient of similarity (SÖRENSEN 1948): $C_s = [2 \text{ (number of shared taxa)} / (\text{number of taxa of Phytochorion } x) + (\text{number of taxa of Phytochorion } y)]$. The C_s -value ranges between 0 and +1.

Results

The phytogeographical subdivision of the quartz-field flora

The DCA ordination based on the presence / absence data of the obligate quartz field taxa per half-degree square (HDS) (Fig. 5) showed a clear separation of the entire flora into three main divisions. The HDS of the Little Karoo (3220C, 3221D, 3319B,D, 3320A, B, C, D, 3321A,B,C,D, 3322C) were scattered on the right-hand side of the diagram. The HDS of the Knersvlakte (3017D, 3117B, 3018C, 3118A, B, C, D) formed a distinct cluster in the centre of the diagram. The HDS of the remaining areas in the northwest (central Namaqualand to the Richtersveld and Bushmanland) were plotted together on the left-hand side of the diagram. This clear separation indicates little overlap between the inventories of quartz-field taxa of the Little Karoo and Knersvlakte with those of the other areas. Least overlap was shown between the QFF in the Little Karoo on the one hand and those of the other areas on the other.

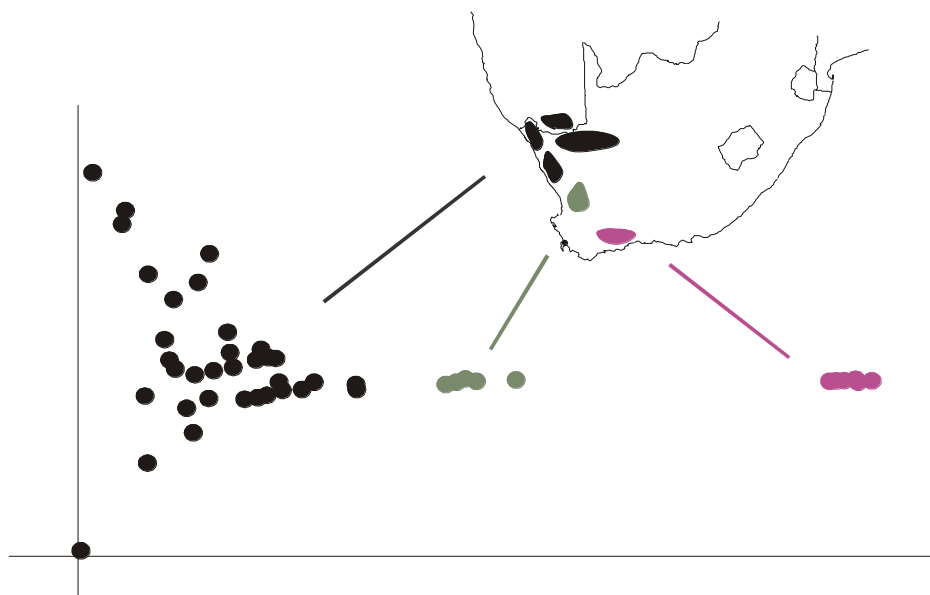


Fig. 5: DCA ordination of half-degree squares (HDS) of the southern African obligate quartz-field flora.
Abb. 5: DCA Ordination der QFF des südlichen Afrika unter Verwendung von Arteninventaren pro Halbgradquadranten.

To analyse the phytogeographical patterns of the QFF of the western areas in more detail, a separate analysis omitting the squares of the Little Karoo Phytochorion was performed. For this analysis the grids were divided into quarter-degree squares (QDS). In addition, for nine species (i.e., *Anacampseros papyracea*, *Argyroderma framesii*, *Conophytum calculus*, *Conophytum maughanii*, *Crassula columnaris*, *Dinteranthus microspermus*, *Dinteranthus wilmotianus*, *Monilaria scutata*, and *Dactyloopsis digitata*) the subspecies were considered separately because of their differing geographical distributions.

The resulting ordination diagram showed five clusters of differing distinctiveness (Fig. 6). Again, the Knersvlakte was clearly separated from the rest. The Riethuis-Wallekraal Phytochorion formed a bridge between the cluster of the Phytochoria of the Knersvlakte and the Southern Richtersveld. The QDS of the Northern Richtersveld Phytochorion were plotted next to the squares of the Southern Richtersveld. The cluster of squares on the left-hand side of the diagram represents the Warmbad and Bushmanland area which were largely plotted together.

Table 1 shows the numbers of taxa and level of endemism for the six phytochoria (Fig. 8) of the QFF as they resulted from this analysis. Altogether, there were 150 taxa (species and subspecies) in the entire QFF of which 130 taxa (86.7 %) were endemic to one of the six phytochoria. If only species (not subspecies) were taken into account, there were 142 quartz-field species in total of which 115 species (81 %) were endemic to one of the defined phytochoria. The Swellendam and the Eastern Cape region (Steytlerville) each housing three endemic species, lay outside the defined phytochoria.

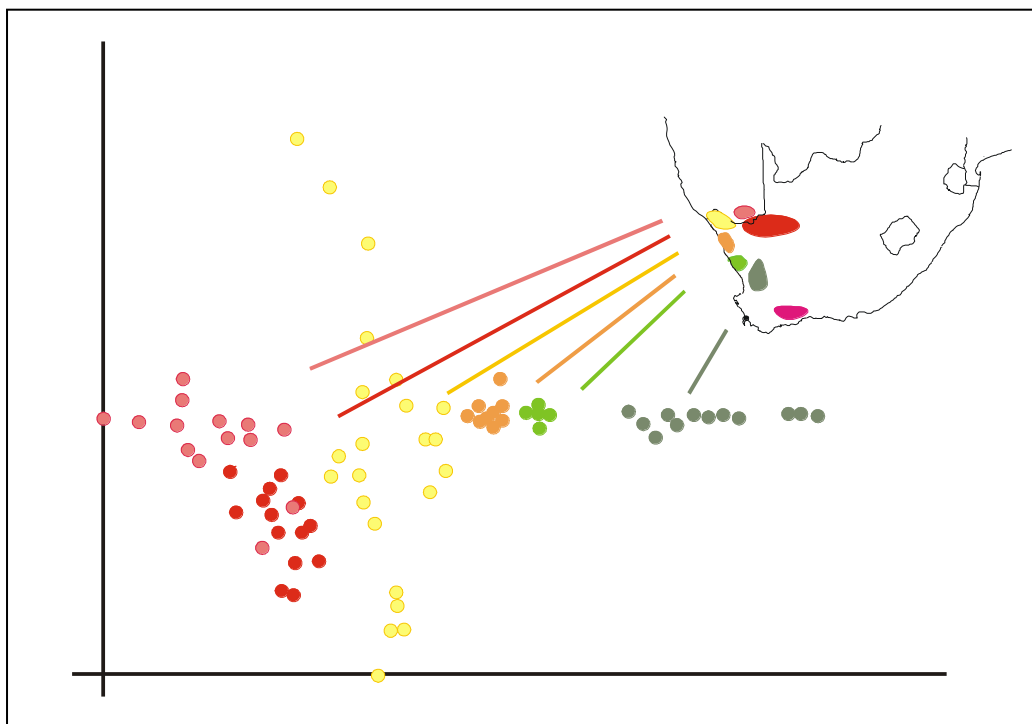


Fig. 6: DCA ordination of quarter-degree squares (QDS) of the western areas with respect to their inventories of quartz-field taxa (species/subspecies).

Abb. 6: DCA Ordination der QFF der westlichen Gebiete des südlichen Afrika unter Verwendung von Inventaren von Arten und Unterarten pro Viertelgrad-Quadraten.

The highest number of taxa restricted to quartz fields occurred in the Knersvlakte. The next highest number of quartz-field taxa and a high level of endemism were found in the Northern Richtersveld Phytochorion. The Northern Richtersveld Phytochorion is followed by the Bushmanland-Warmbad Phytochorion, the Southern Richtersveld Phytochorion, and the Riethuis-Wallekraal Phytochorion. The lowest number of taxa within the regional QFF is

found in the Little Karoo Phytochorion but this area has a very high level of endemism (80 %) in the QFF.

Table 1: Species number and level of endemism of the defined phytochoria of the obligate quartz-field flora

Phytochoria of the QFF	Obligate quartz-field taxa occurring per phytochorion	Number of obligate quartz-field taxa endemic to the phytochorion	Relative share of obligate quartz-field taxa endemic to the phytochorion
Knersvlakte	67	63	94.0
Northern Namaqualand	39	22	56.1
Bushmanland-Warmbad	24	16	66.6
Southern Namaqualand	19	6	31.6
Riethuis-Wallekraal	17	7	41.2
Little Karoo	10	8	80.0

The regional QFFs showed different levels of similarities in terms of species/subspecies inventories as calculated by applying the Sørensen's quotient of similarity (Fig. 7; the obligate quartz-field species per phytochorion are listed in Appendix 1). The most isolated QFF was found in the Little Karoo (C_s between Little Karoo and Knersvlakte = 0). The second lowest quotient of similarity between neighbouring phytochoria was found between the QFFs of the Knersvlakte and of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion ($C_s = 0.09$). The QFF of the Knersvlakte has a very high level of endemism, it shares only four species/subspecies with other phytochoria. All of them also occur in the neighbouring Riethuis-Wallekraal Phytochorion. Two of these non-endemic quartz-field taxa (*Crassula columnaris* subsp. *prolifera* and *Senecio aloides*) have a wide distribution which stretches to the Southern Richtersveld and Northern Richtersveld Phytochoria and, in the case *C. columnaris* subsp. *prolifera* into the Bushmanland-Warmbad Phytochorion.

**Fig. 7: Sørensen's quotient (C_s) of similarity for the species/ subspecies inventories of the six regional QFFs. Figures in brackets below the quotient show the shared taxa. The figures in the circles represent the total number of obligate quartz-field taxa (above) and the number of endemics (in brackets below).
Abb. 7: Sørensen Ähnlichkeitsquotient (C_s) zwischen den Inventaren von Pflanzentaxa (Arten und Unterarten) der sechs regionalen QFF. Die Zahlen in Klammern unterhalb des Ähnlichkeitsquotients geben die Anzahl gemeinsamer Taxa wieder. Die Zahlen in den Kreisen geben die Gesamtanzahl obligater Quarzflächentaxa (oben) bzw. die Anzahl an Endemiten (unten) wieder.**

The highest quotient of similarity was found between the QFF of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion and the Southern Richtersveld Phytochorion ($C_s = 0.44$). Both phytochoria contain a relatively low number of quartz-field taxa and a low level of endemism. The next highest quotients are found between the Northern and the Southern Richtersveld Phytochorion ($C_s = 0.35$) as well as between the Northern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion ($C_s = 0.22$). The Southern and the Northern Richtersveld Phytochorion have more taxa in common than the Southern Richtersveld and the Riethuis-Wallekraal Phytochorion. But in contrast to the latter, the Northern Richtersveld Phytochorion comprises a high number of quartz-field taxa and endemic taxa. The Sørensen's quotient between the Northern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion is four times higher than the quotient between the Southern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion indicating a close relationship between the QFFs of the two northernmost phytochoria.

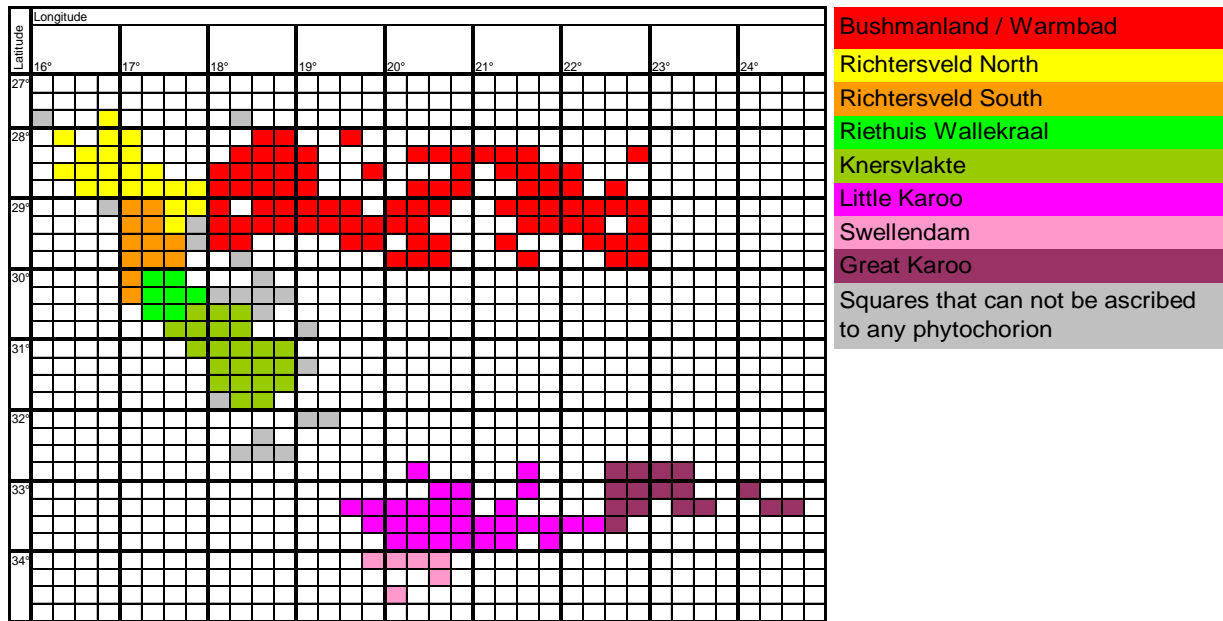


Fig. 8: Geographical distribution of the six phytochoria of the southern African obligate quartz-field flora.
Abb. 8: Geographische Verbreitung der sechs Phytochorien der obligaten Quarzflächenflora im südlichen Afrika.

Discussion

Correspondence between the phytochoria

The analysis of the floristic correspondence between the quartz-field phytochoria as a base for a historical reconstruction shall be focussed on the distribution of genera and infrageneric taxa within the quartz-field flora. With respect to the number and relative share of quartz-field species within the genus, four groups of genera can be distinguished:

Genera with a high number of quartz-field species/subspecies which represent the majority of the entire genus (e.g., *Argyroderma*, *Dicrocaulon*, *Dinteranthus*, *Gibbaeum*, and *Monilaria*).

Species-poor or monotypic genera which are entirely or largely restricted to quartz fields (e.g., *Aspazoma*, *Dactyloopsis*, *Diplosoma*, *Ihlenfeldtia*, *Jacobsenia*, *Meyerophytum*, *Muiria*, *Oophytum*, *Polymita*, and *Schlechteranthus*).

Genera with a high number of quartz-field species which, however, represent a small share of the entire genus only (e.g., *Bulbine*, *Conophytum*, *Crassula*, *Lithops*, and *Tylecodon*).

Specious genera that are only represented with merely one of a very few species in the QFF (e.g., *Adromischus*, *Androcymbium*, *Lasiopogon*, *Lachenalia*, *Oedera*, *Pentzia*, *Strumaria*, and *Zygophyllum*).

The genera with a high to very high share of quartz-field taxa, as in group a) and b) are particularly interesting with respect to the floral history of the QFF. Monotypic or species poor genera (b), however, are often difficult to interpret. Genera that are compiled under group c) and d) are scattered broadly over the distribution area of the quartz fields in general. There is no indication for an adaptive radiation on the quartz fields within these genera nor any close relationships between the species. Obviously, the colonisation of the quartz fields occurred several times independently in these groups.

1) The Knersvlakte / Riethuis-Wallekraal correspondence. The high correspondence on species and genus level (e.g., *Monilaria*, *Dicrocaulon*, *Jacobsenia*) between the QFFs of the Knersvlakte and the Riethuis-Wallekraal Phytochorion may indicate both, a mutual influence of the two neighbouring floras or an unidirectional floral migration

from one phytochorion into the other. The presumed phylogeny and distribution of *Monilaria*, *Dicrocaulon*, and *Jacobsenia*, which are the most species-rich genera within the quartz-field flora and which occur in both phytochoria give indications for the most possible direction of migration.

According to IHLENFELDT & JÖRGENSEN (1973) the presumably most basic *Monilaria* species (*M. pisiformis*) and its sister species (*M. chrysoleuca*) occur in the centre of the Knersvlakte. This area has also been suggested as the centre of origin of the genus. From there the more derived taxa spread to the southern and western Knersvlakte (*M. moniliformis*) or to the north into the Riethuis-Wallekraal area and northern Namaqualand (*M. scutata* subsp. *scutata*, *M. scutata* subsp. *obovata*, *M. obconica*). If this proves right, *Monilaria* obviously migrated from the Knersvlakte to the north into the Riethuis-Wallekraal Phytochorion and Southern Richtersveld Phytochorion.

Fig. 9: *Argyroderma patens*, a endemit from the quartz fields in the Knersvlakte
Abb. 9: *Argyroderma patens*, ein Endemit von den Quarzflächen der Knersvlakte

In *Jacobsenia* (IHLENFELDT 1997) the only species that is not restricted to quartz fields and the possibly less derived species (*J. kolbei*) occurs in the Knersvlakte and along the west coast to the north where it is frequently found on the acid quartz fields (SCHMIEDEL 2002b). The two congeneric quartz-field species occur each in a small area of the north-western Knersvlakte (*J. hallii*) or further north in the Riethuis-Wallekraal Phytochorion and the southern fringe of the adjacent Southern Richtersveld Phytochorion (*J. vaginata*). In contrast to *J. kolbei*, the latter are both characterised by short stems and compact growth forms. Moreover, *J. vaginata* has very unusual bladder-cell idioblasts which are unparalleled in the Mesembryanthema (IHLENFELDT 1997). Both, the compact growth forms and the unusual idioblasts may be interpreted as derived character states. Consequently, *Jacobsenia* might have migrated northwards from the Knersvlakte to the Riethuis-Wallekraal Phytochorion (and Southern Richtersveld Phytochorion).

The genus *Dicrocaulon* (H.-D. IHLENFELDT, pers. comm.) is centred in the Knersvlakte. Ten of the twelve congeneric species are endemic to this area. They are found there on acid, non-saline quartz fields. Only two *Dicrocaulon* species (*D. spissum* and *D. ramulosum*) occur outside the Knersvlakte, in the Riethuis-Wallekraal Phytochorion where they inhabit saline quartz fields (SCHMIEDEL 2002b). The phylogeny of *Dicrocaulon* is very little understood yet. Hence, no unambiguous statement on the evolutionary trend within the genus can be made. However, the significant concentration of *Dicrocaulon* species in the Knersvlakte, the unusual habitat preferences of the two northern *Dicrocaulon* taxa, and the indication for a parallel development in *Monilaria* and *Jacobsenia* may indicate that the Knersvlakte could have been its centre of origin. Consequently, the two *Dicrocaulon* species might have migrated to the north. A hypothesis which needs to be proven by phylogenetic studies though.

Consequently, the hypothesis on the phylogeny of the respective genera indicate an unidirectional migration of some taxa from the Knersvlakte into the Riethuis-Wallekraal Phytochorion. If this holds true, the Knersvlakte can be regarded as a centre of origin of the QFF of the two phytochoria. The migration of the quartz-field taxa to the north, however, resulted in the differentiation into distinct species. None of the genera mentioned above comprise quartz-field taxa on species level that occur in both phytochoria. The other genera that have quartz-field species in the Riethuis-Wallekraal Phytochorion are widespread (*Conophytum*, *Crassula*, *Othonna*, and *Phyllobolus*) and - as have been discussed above - they seem to have colonised the quartz fields several times independently by different infrageneric groups.

2) The Southern Richtersveld / Riethuis-Wallekraal correspondence. Due to the close contact between the QFFs of the Riethuis-Wallekraal and the Southern Richtersveld

Phytochorion, lineages that most probably originate from the Knersvlakte (*Jacobsenia* and *Monilaria*, see above: Knersvlakte/ Riethuis-Wallekraal correspondence) migrated into the Southern Richtersveld Phytochorion. Other taxa which occur in the Riethuis-Wallekraal and the Southern Richtersveld Phytochorion are *Aspazoma amplexens*, *Meyerophytum meyeri*, *Crassula grisea*, and *Phyllobolus prasinus*. Due to their broad distribution and lack of phylogeographical data a definite statement about the direction of their migration can hardly be given. However, the QFF of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion comprises no endemic genera, but - as has been hypothesised above - seems to have been intruded by quartz-field taxa from the Knersvlakte. Also, the widespread taxa within the QFF of the Southern Richtersveld Phytochorion and the Riethuis-Wallekraal Phytochorion, i.e., *Aspazoma amplexens* and *Meyerophytum* spp., show similar distribution patterns as *Schlechteranthus*. The latter, however, does not reach the Riethuis-Wallekraal Phytochorion but is restricted to the Richtersveld where it might have evolved. Therefore, it seems to be more likely to assume that *Aspazoma* and *Meyerophytum* did also not originate in the Riethuis-Wallekraal Phytochorion, but rather evolved somewhere in the Richtersveld and migrated southwards into the Riethuis-Wallekraal Phytochorion. The exchange of quartz-field taxa among the Southern Richtersveld Phytochorion and the Riethuis-Wallekraal Phytochorion would then have happened in both directions. If that assumption proves right, this would also mean that the QFF of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion comprises components from both, the QFF of the Knersvlakte and of the Richtersveld *sensu lato*.

Fig. 10: *Crassula susannae* of the quartz fields of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion.
Abb. 10: *Crassula susannae* von den Quarzflächen des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions.

The endemic quartz-field taxa of the Southern Richtersveld Phytochorion which separate the QFF of the Southern Richtersveld Phytochorion from that of the Northern Richtersveld Phytochorion are either members of widespread genera (i.e., *Bulbine*, *Conophytum*, and *Lithops*) or endemic to the Richtersveld *sensu lato* (*Mitrophyllum* and *Polymita*) and are generally poor in quartz-field species (*Polymita*: one species and *Mitrophyllum*: two species within the QFF). There is thus no indication for a radiative speciation in this phytochorion.

3) The Southern Richtersveld / Northern Richtersveld correspondence. The Southern and the Northern Richtersveld phytochoria share five genera, i.e., *Aspazoma*, *Meyerophytum*, *Nelia*, *Schlechteranthus*, and *Mitrophyllum*. Whereas four of the genera are entirely restricted to quartz fields, the latter is only presented with one single species in the QFF. In contrast to the Knersvlakte and Riethuis-Wallekraal Phytochorion, the shared genera are particularly poor in species numbers: *Aspazoma* is monotypic and *Meyerophytum* and *Schlechteranthus* only comprise two congeneric species each. All of them are quartz-field dwellers. The infrageneric taxonomy of *Nelia*, however, is not solved yet. The number of recognised species varies between one (HARTMANN 1991) and four species (SMITH & al. 1998). For the present study only one species (*N. pillansii*) has been recognised.

According to the present state of knowledge, the five genera belong into very different taxonomic groups within two subfamilies of the Aizoaceae (HARTMANN 1991) (Ruschioidea: *Schlechteranthus* = *Leipoldtia* Group; *Meyerophytum* = *Mitrophyllum* Group; *Nelia* = *Dracophilus* Group; Mesembryanthamoideae: *Aspazoma*). Hence, the colonisation of the quartz fields seems to have happened in several lineages independently. However, the genera show a distinct correspondence in their distribution. Those genera which are completely restricted to quartz fields cover most parts of both phytochoria with at least one of their species (i.e., *Aspazoma amplexens*, *Meyerophytum meyeri*, and *Schlechteranthus hallii*). *Aspazoma amplexens* even stretches into the Riethuis-Wallekraal Phytochorion. In *Schlechteranthus* and *Meyerophytum* the respective second congeneric species (*S. maximilianii* and *M. globosum*, respectively) has a particularly restricted distribution (*S.*

maximilianii is restricted to a very small area in the north-west of the Northern Richtersveld Phytochorion (2816B). *M. globosum* is restricted to the quartz fields of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion).

The floristic difference between the two regions which resulted into two separate phytochoria, is mainly due to the impact of the QFF of other neighbouring phytochoria, i.e., the QFF of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion intrudes in the Southern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion influences the Northern Richtersveld.

4) The Northern Richtersveld / Bushmanland-Warmbad correspondence. In correspondence to the Southern Richtersveld Phytochorion, the QFF of the Northern Richtersveld houses a similar array of endemic quartz-field species that belong to widespread genera (*Conophytum*, *Crassula*, and *Lithops*). Besides that, some odd genera (i.e., *Androcymbium*, *Cheiridopsis*, *Octopoma*, *Odontophorus*, *Strumaria*) which are not found on quartz fields elsewhere, contribute singular (or two in *Odontophorus*) endemic quartz-field taxa to the Northern Richtersveld Phytochorion and thus contribute considerably to the separation of the Northern Richtersveld Phytochorion from the rest.

The close connection between the QFFs of the Northern Richtersveld Phytochorion and of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion on species level is mainly due to the genera *Anacampseros* (Portulacaceae), *Conophytum* (Aizoaceae), *Ihlenfeldtia* (Aizoaceae), and *Tridentea* (Asclepiadaceae). Their pattern of distribution may reveal palaeoclimatic oscillations (in correspondence to the hypothesis of MIDGLEY & al. 2001) as driving forces which might have been responsible for the generally close relationship between the quartz-field phytochoria of two completely distinct Floral Kingdoms (i.e., Greater Cape Flora and Palaeotropis, JÜRGENS 1991).

All quartz-field species within *Anacampseros* belong into the section *Avonia* of the subgenus *Anacampseros* (GERBAULET 1992a). They are largely restricted to the Little Karoo and Bushmanland-Warmbad Phytochorion which lie outside the strict winter rainfall zone. Three species that are found in the Bushmanland-Warmbad Phytochorion two of which (i.e., *A. papyracea* and *A. recurvata*) also occur in the Northern Richtersveld, in the winter rainfall area proper. Outside the obligate quartz-field flora, several species in *Anacampseros* (e.g., *A. albissima*, *A. baeseckii*, and *A. lanceolata*) occur under winter as well as under summer rainfall conditions (GERBAULET 1992b).

The pattern of distribution in *Anacampseros* partly corresponds with that of the genus *Conophytum* (HAMMER 1993). The widespread and species-rich genus is mainly distributed in the winter rainfall zone but is also found in the transition zone and the western border of the summer rainfall zone. Most *Conophytum* species of the QFF have an very restricted range size of distribution, several of them are only known from their type locality even (HAMMER 1993, SCHMIEDEL 2002a). The highest number of quartz-field species within *Conophytum* occur at the western border of the winter rainfall zone and in the adjacent transition zone between Springbok and Pofadder where species of various sections (sensu HAMMER 1993, SCHMIEDEL 2002a) colonised the quartz fields. In addition, two widespread *Conophytum* species of the QFF (*C. lithopsoides* and *C. maughanii*) cover both the Bushmanland-Warmbad Phytochorion and the Northern Richtersveld Phytochorion. Consequently, the high number of *Conophytum* species that occur close to or in the transition zone may be attributed the oscillating borderlines between the winter and summer rainfall zone. However, since the phylogeny and infrageneric groups of *Conophytum* are still poorly understood, little can be said about the presumable direction of migration within the genus. The occurrence of the highest number of *Conophytum* species in the winter rainfall zone does not necessarily indicate that the centre of origin of the genus is there as well.

Fig. 11: *Conophytum subfenestratum* from the quartz fields of the Knersvlakte.
Abb. 11: *Conophytum subfenestratum* von den Quarzflächen der Knersvlakte.

In *Ihlenfeldtia*, a species-poor genus that is completely restricted to quartz fields, the presumably more derived taxon, i.e., *I. vanzylii* (HARTMANN 1992), is endemic to the Bushmanland-Warmbad Phytochorion whereas *I. excavata* is more widespread and occurs in both, the Northern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion. Hence, *Ihlenfeldtia* occurs in the transition zone between the summer and winter rainfall zone, as do its presumable next relatives (i.e., *Tanquana* and *Vanheerdea*) (HARTMANN 1992). The centres of diversity of this group (*Titanopsis* Group) is located further east, in the Pofadder Centre and in the Griqualand (HARTMANN 1991).

The 17 species of *Tridentea* are mainly distributed in the summer rainfall zone of the central plateau but also stretches into the winter rainfall zone (LEACH 1980). Only the section *Caruncularia* to which *T. herrei* and *T. umdausensis* belong is largely restricted to the winter rainfall zone. Among them, *T. umdausensis*, however, occurs from the north-eastern Richtersveld (eastern border of the winter rainfall zone) to the Bushmanland-Warmbad Phytochorion.

The separation of widespread taxonomic groups on a comparatively low taxonomic level into winter and summer rainfall taxa has been found for several taxa of both tropical as well as temperate elements of the southern African flora (GERBAULET 1992b, JÜRGENS 1992, 1995, 1997). It is interpreted as an effect of the relatively young age (5 Mio years) of the winter rainfall zone. The occurrence of several taxa in the transition zone between summer and winter rainfall zone (as in *Ihlenfeldtia* and its next relatives and in *Tridentea umdausensis*) as well as the strong diversification of some taxa (*Conophytum*, HAMMER 1993, *Anacampseros*, GERBAULET 1992a) along the transition zone, can possibly be interpreted as a result of a oscillating borderline of the winter rainfall zone (GERBAULET 1992b). GERBAULET points out that within *Anacampseros* infrageneric taxa of different groups show the same pattern of distribution. This, in return, may indicate that the same area was colonised repeatedly during different climatic phases.

Unfortunately, beside GERBAULET'S revision on *Anacampseros* (GERBAULET 1992a, b) there are no other studies that provide insight into the phylogenetic and biogeographical relationships of respective taxonomic groups. Therefore, little is understood about the evolution, age, and direction of the migration of the taxa. However, preliminary data on *Ihlenfeldtia* (HARTMANN 1992) revealed that the more derived and more drought-adapted species (*I. vanzylii*) occur in the east. This can either be interpreted as a result of a shifting interface between rainfall regimes and subsequent specialisation and speciation of the easternmost populations of *I. excavata* which is the presumed ancestor of *I. vanzylii*, or of its migrating into a new, more arid habitat.

5) The Bushmanland-Warmbad Phytochorion. The QFF of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion is very poor with respect to genera of their own. Only *Dinteranthus* and *Lapidaria* are endemic to the phytochorion whereas *Ihlenfeldtia* is also found on the eastern border of the Northern Richtersveld Phytochorion. These three genera, as well as *Lithops* and *Schwantesia*, form part of the *Titanopsis* Group within the Ruschioideae which is restricted to the continental plateau of the subcontinent (HARTMANN 1991). Provided that *Dinteranthus*, *Ihlenfeldtia*, and *Lapidaria* are monophyletic taxa, the Bushmanland-Warmbad Phytochorion can be interpreted as a third centre of origin of the QFF which is relatively poor in endemic genera though. However, the majority of the QFF of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion form part of the widespread, non-endemic genera that contribute several (*Lithops*, *Conophytum*) or a few species (*Adromischus*, *Tridentea*) to the QFF.

Fig. 12: *Dinteranthus wilmotianus* of the quartz-field flora of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion.
Abb. 12: *Dinteranthus wilmotianus* aus der Quarzflächenflora des Buschmannland-Warmbad Phytochorions.

6) The Little Karoo Phytochorion. With *Gibbaeum* (incl. *Muiria*, THIEDE & KLAK in GOLDBLATT & MANNING 2000) the Little Karoo only comprises one largely endemic genus in the local QFF. *Gibbaeum* forms part of the *Delosperma* Group sensu HARTMANN (1991) which comprises no further genus of the QFF. Due to the geographical and taxonomic isolation of *Gibbaeum* within the southern African QFF, the Little Karoo has to be recognised as a fourth centre of origin of the QFF, although this centre is particularly poor in species and genera.

The quartz-field phytochoria and general centres of phytodiversity

The entire quartz-field flora has been assorted into six centres of diversity and endemism which were defined as phytochoria. Four of them, the two Richtersveld Phytochoria, the Knersvlakte Phytochorion, and the Little Karoo Phytochorion correspond strongly with general centres of floristic endemism (NORDENSTAM 1969, WERGER 1978, JÜRGENS 1986, 1991, HARTMANN 1991, HILTON-TAYLOR 1994, 1996). The contribution of the regional quartz-field flora to these centres of endemism differs strongly. The Knersvlakte, for instance, which NORDENSTAM (1969) named Vanrhynsdorp Centre, houses more than 150 endemic taxa (HILTON-TAYLOR 1994) of which 63 taxa (Table 1) – that is about 40 % – are restricted to quartz fields. All endemic genera of the Knersvlakte (*Argyroderma*, *Dactylopsis*, *Oophytum*) are largely or entirely restricted to the quartz fields.

Fig. 13: *Oophytum nanum* a quartz-field endemic from the Knersvlakte.
Abb. 13: *Oophytum nanum*, ein Quartzflächen-Endemit der Knersvlakte

The Southern and Northern Richtersveld phytochoria largely cover the Gariep Centre of endemism (HILTON-TAYLOR 1994). According to HILTON-TAYLOR'S (1994) estimates, this centre houses more than 350 endemic taxa. The contribution of the quartz-field flora (ca. 30 endemic taxa) to this centre of endemism is comparatively poor. In contrast to the Knersvlakte, the two endemic plant genera (*Dracophilus* and *Juttadinteria*, HILTON-TAYLOR 1994), do not form part of the quartz-field flora.

For the Little Karoo Centre of endemism the exact number of endemic plant taxa are poorly known. HILTON-TAYLOR (1994) estimates between 200 and 300 and assumes that this is a major centre of plant endemism and species richness. The obligate quartz-field flora (8 endemic taxa) only contributes a very small share to this high endemism. Among the endemic plant genera (*Cerochlamys*, *Gibbaeum*, and *Zeuktophyllum*) only *Gibbaeum* forms part of the quartz-field flora.

Hypothetical trends in the floral history of the obligate quartz-field flora

As has been hypothesised above, the six regional QFFs derived from four largely isolated centres of origin (i.e., Little Karoo, Knersvlakte, Richtersveld s. l., and Bushmanland-Warmbad area). Each of the centres is dominated by different taxonomic groups of the Mesembryanthema.

In the Knersvlakte, two subtribes, i.e., the Leipoldtiinae (comprising *Argyroderma* but also *Cephalophyllum*, HARTMANN 1987) and the Mitrophyllinae (*Dicrocaulon*, *Diplosoma*, *Jacobsenia*, *Monilaria*, and *Oophytum*, IHLENFELDT 1971b), contribute the highest number of species to the QFF. Among them, Mitrophyllinae are of highest importance in the Knersvlakte which also represents the centre of diversity of the group. The most primitive taxa within the Mitrophyllinae (*Mitrophyllum*, POPPENDIECK 1976, and *Meyerophytum*, IHLENFELDT 1971b), however, are found in the Richtersveld. It seems that the formerly widespread ancestors of the group experienced strong radiation in the south (Knersvlakte) whereas the northern taxa remained more primitive. From the Knersvlakte, several genera of the Mitrophyllinae spread to the north into the Riethuis-Wallekraal Phytochorion (*Dicrocaulon*, *Jacobsenia*, *Monilaria*)

or even beyond that (*Jacobsenia*, *Monilaria*) where they differentiated into separate species or subspecies.

The largely endemic genera of the QFF of the Richtersveld form part of various different Mesembryanthema groups or subtribes: the Leipoldtiinae (*Schlechteranthus*), the Mitrophyllinae (*Meyerophytum*, *Mitrophyllum*), the *Dracophilus* Group (*Nelia*), and the *Ruschia* Group (*Polymita*) contribute (largely) endemic genera to the quartz-field flora. None of them conducted a similarly strong radiation as the Mitrophyllinae in the Knersvlakte. The singular colonisation of the quartz fields by only one or two species within the *Dracophilus* and *Ruschia* Group seems to be rather due to random events than to particular pre-adaptations. In contrast to the other centres of origin, the Richtersveld area lacks particular taxonomic groups that dominate the regional QFF.

Ihlenfeldtia is closely related to *Tanquana* and *Vanheerdea* (HARTMANN 1992) which both form part of the *Titanopsis* Group sensu HARTMANN (1991). The *Titanopsis* Group that also comprises other important quartz-field taxa (*Dinteranthus*, *Lapidaria*, *Lithops*) is mainly distributed in the central plateau of the southern African sub-continent (HARTMANN 1991) in the proper summer rainfall zone. In the QFF of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion the *Titanopsis* Group plays the most important role. All Aizoaceae species of the QFF of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion except *Conophytum* (*Dracophilus* Group) (i.e., species of the genera *Dinteranthus*, *Ihlenfeldtia*, *Lithops*, *Schwantesia*) belong into this group which is centred in the summer rainfall zone of southern Africa (HARTMANN 1991).

The endemic genus of the Little Karoo, *Gibbaeum*, that contribute the majority of the QFF form part of the *Delosperma* Group. The Little Karoo also represents the centre of highest density of genera of the group (HARTMANN 1994). From there most of the genera spread to the east, from the Southern Karoo into to the Eastern Cape along the southern escarpment. Hence, the *Delosperma* Group occurs mainly outside the winter rainfall zone.

Summarising, the diversification in the four centres of origin of the quartz-field flora derives from completely different lineages which are centred in the respective phytochorion and hardly overlap with each other. The Mitrophyllinae and the Leipoldtiinae which are most important in the Knersvlakte but also occur in the Richtersveld, are mainly centred in the winter rainfall zone. The *Titanopsis* Group that gave rise to several quartz-field taxa in the Bushmanland-Warmbad Phytochorion is centred in the central plateau whereas the *Delosperma* Group mainly occurs south and east of the *Titanopsis* Group, outside the winter rainfall zone. This, again, stresses the low correspondence between the regional QFF. The only correspondence between the floras on genus level is based on the widespread genera that mainly occur outside the quartz fields but repeatedly colonised the quartz fields of different phytochoria (mainly *Anacampseros*, *Conophytum*, *Crassula* but also *Bulbine*, *Othonna* and *Tylecodon*).

Consequently, the obligate quartz-field flora largely mirrors a general pattern of southern African phytogeography but only in the Knersvlakte, which houses the highest number of endemic quartz-field taxa, the quartz-field flora contributes significantly to the high number of endemics of the area. The geographical position of the Knersvlakte and the Richtersveld general centres of diversity correspond well with the hypothesised glacial refugia of the Succulent Karoo taxa (MIDGLEY & al. 2001). In correspondence to the putative oscillation of the biome interface during the Quaternary, the origin of the Little Karoo Centre has been explained by the invasion of different taxa in subsequent waves (HARTMANN 1994).

Fig. 14: *Gibbaeum heathii* from the quartz fields of the Little Karoo.

Abb. 14: *Gibbaeum heathii* von den Quarzflächen der Kleinen Karoo

Riethuis-Wallekraal Phytochorion which does not correspond with any general centre of diversity can be interpreted as a secondary centre of endemism. This centre evolved mainly

due to the post-glacial colonisation of the quartz fields by northwards migrating quartz-field taxa from the Knersvlakte.

The endemism and diversity of the Bushmanland-Warmbad Phytochorion is not mirrored by any general phytogeographical pattern and is not explained by the palaeoenvironmental reconstruction. It can thus be concluded that this endemism is largely restricted to the quartz-field taxa, due to the adaptation of particular lineages to the spatial isolated and edaphically special quartz-field habitats.

It can thus be concluded that the hypothesised expansion of the Succulent Karoo flora in the post-glacial phase is supported by the reconstructed floral history of the quartz fields. The Richtersveld s. l. and the Knersvlakte, the putative glacial refugia sensu MIDGLEY & al. (2001) are the identified as two centres of origin of the quartz-field flora. From there several quartz-field taxa spread southwards respectively northwards. The majority of the present endemics of the Riethuis-Wallekraal Phytochorion are derived from lineages that are centred in the Knersvlakte. The close relationship between the Northern Richtersveld and the Bushmanland-Warmbad Phytochorion has also to be interpreted as a result of the glacial-interglacial shifting of the interface between different rainfall regimes.

Conclusion

The examination of the obligate quartz-field flora revealed that several distantly related lineages conducted adaptive radiation on quartz fields. The comparative analysis of the growth form spectra of the different regional QFF (SCHMIEDEL 2002b) revealed that the radiations resulted in the convergent evolution of growth forms. The occurrence of multiple adaptive radiation indicates that at one stage in the past quartz fields were opened up for (re?) colonisation. They provided new environments and release of competition which facilitate the rapid speciation of pre-adapted taxa, most probably saxicolous succulents (SCHMIEDEL 2002b). The reconstruction of the palaeo-environmental conditions of the South African west coast and adjacent interior by MIDGLEY & al. (2001) indicates that this colonisation of quartz fields might have happened only after the Last Glacial Maximum (i.e., 15,000 years BP). This implies that the highly specialised quartz-field flora, but also the majority of the Succulent Karoo species must have evolved very recently. This finding is supported by the molecular phylogenetic studies on more derived lineages in Mesembryanthema (Ruschioideae) by employing ITS sequences. They revealed very poor resolution on the species level (C. KLAK and J. THIEDE, pers. comm.). This indicates that the enormous speciation within the Mesembryanthema is a very recent and still ongoing process.

Fig. 15: *Anacampseros papyracea* subsp. *namaensis* from the Northern Richtersveld-Phytochorion
Abb. 15: *Anacampseros papyracea* subsp. *namaensis* vom Nördlichen Richtersveld-Phytochorion

This process shows correspondence to the explosive radiation in the post-glacial phase in the cichlids of the east African lakes (compare MEYER 1993, MCCUNE 1997a, STURMBAUER 1998, and others). In analogy to the varying water-levels of the east African lakes, climatic oscillation in southern Africa might have contributed to the repeated fragmentation of populations in the Succulent Karoo. The subsequent genetic isolation of local populations could have possibly been enhanced by the dominance of short-distance dispersal of the hygrochastic capsules in the Mesembryanthema (IHLENFELDT 1983, PAROLIN 2001). Such isolation can result in disruptive speciation. In addition to the environmental conditions, key innovation as intrinsic factors can play a role for strong adaptive radiation in certain taxa. Such innovation allows a taxon to utilise an existing niche which is hardly accessible by other taxa. A key innovation, which might have accelerated the colonisation of quartz fields might have been the ontogenetic abbreviation (neoteny, IHLENFELDT 1971b, 1994). It allows a rapid adaptation to edaphically arid habitats by reduction of size. This ability is very distinct in the Mitrophyllinae (IHLENFELDT 1971b) that, as has been shown

above, contribute a large number of genera to the obligate quartz-field flora. The explosive diversification within certain lineages has resulted in the fine-scale discrimination of habitats and in the existence of many closely related taxa occurring in similar habitats separated by a few kilometres. Consequently, the quartz-field flora seems to provide a manageable and hence ideal model system for studies which aim to test the hypothesised recent origin of the Succulent Karoo flora. To investigate the adaptive radiation and ecological speciation, respective studies should be based on molecular phylogeny and phylogeography on population as well as species level. Habitat ecological and physiological data will examine the adaptations to microclimatic and edaphic particularities which seem to vary on population level (A. ELLIS, pers. comm.). In order to understand the mechanisms of the near-sympatric speciation, future studies should also focus on phenology and pollination biology, dispersal biology, and establishment. Such studies, which give insight into the processes and time frame of the most recent evolutionary changes in the Succulent Karoo might also allow to state hypotheses on the adaptational abilities of the flora for future climate change.

Acknowledgements

The field work has been funded by the Akademischer Austausch-Diensts (DAAD), the Cactus and Succulent Society of America (CSSA), the Deutsche Kakteen Gesellschaft e. V. (DKG), the International Organization for Succulent Plant Study (IOS), Merensky Stipendien Stiftung as well as Stifterverband für die Deutsche Wissenschaft. I would also like to thank the departments for nature conservation in South Africa and Namibia for providing research and collecting permits and for their friendly co-operation. I owe a great debt of gratitude to numerous land owners for their overwhelming hospitality and the permission to conduct field work on their land. Many colleagues helped with the identification of species and provided information on the habitat preferences of the species. For this I am particularly grateful to Jo Beyers, Peter Bruyns, Pascale Chesselet, Heidrun Hartmann, Maike Gerbaulet, Steven Hammer, Hans-Dieter Ihlenfeldt, Cornelia Klak, Ulrich Meve, Bertil Nordenstam, Mike Struck, and Jan Vlok.

#####

Phytogeographie der obligaten Quarzflächenflora im südlichen Afrika

Einleitung

Quarzflächen stellen einen ungewöhnlichen Standorttyp dar, der im südlichen Afrika im Sukkulantenkaroo- und im Namakaroo-Biom verbreitet ist (Abb. 1). Sie sind durch einen dichten Belag aus weißen, nicht gerundeten Quarzsteinen an der Bodenoberfläche charakterisiert.

Während die umgebende, zonale Vegetation in der Sukkulanten-Karoo ein breites Spektrum an Wuchsformen aufzeigt, das von aufrechten, stark verzweigten Sträuchern bis zu kleinwüchsigen Bäumen reicht, ist die Vegetation der Quarzflächen durch bodennahe Wuchsformen dominiert. Gestauchte Achsen aufgrund kurzer Internodien, geringer Verzweigungsgrad und wenige Blätter pro Achse sind typische Merkmale der Quarzflächenbesiedler. Die meisten Pflanzen auf den Quarzflächen sind blattsukkulant, das ist typisch für die Sukkulantenkaroo allgemein. Im Unterschied zu den typischen Vertretern der Sukkulantenkaroo-Flora haben die Quarzflächenbesiedler jedoch in der Regel die Anzahl ihrer Blätter reduziert, diese dafür aber zu besonders großen Wasserspeichern ausgebaut. Die Quarzflächenvegetation scheint also eine besondere, hochgradig abgeleitete Ausprägung der

Sukkulantenkaroo-Vegetation zu repräsentieren. Aufgrund geringer Vegetationshöhe und -bedeckung, besonderer Artenzusammensetzung und Dominanz von verzweigten Wuchsformen unterscheidet sich die Vegetation der Quarzflächen deutlich von der ihrer Umgebung. Sie wirken mit ihren scharfen Grenzen wie Inseln in der umgebenden Vegetation (SCHMIEDEL 2002b).

Obwohl Quarzflächen in der Sukkulanten-Karoo häufig zu finden sind und sie in einigen Gebieten der Sukkulanten-Karoo das Landschaftsbild dominieren, sind sie nicht auf dieses Biom beschränkt, sondern kommen auch im Buschmannland sowie der Warmbad-Region (südöstliches Namibia) vor. Beide Gebiete werden dem Nama-Karoo-Biom zugeordnet (Abb. 1). Das Nama-Karoo-Biom erhält den Niederschlag überwiegend im Sommer (WEATHER BUREAU 1988). Die vorherrschende Vegetation wird von nicht-sukkulanten Sträuchern und Gräsern gestellt (PALMER & HOFFMAN 1997).

Trotz der sehr unterschiedlichen klimatischen Bedingungen in den beiden Biomen sind die Quarzflächen in der Namakaroo wie in der Sukkulantenkaroo durch Blattsukkulante dominiert, die das gleiche Wuchsformspektrum aufweisen wie die Vegetation der Quarzflächen in der Sukkulantenkaroo.

Jedes der Gebiete im südlichen Afrika, in welchen die Quarzflächen vorkommen, hat eine eigene Quarzflächenflora. Die Mehrzahl der Arten sind Mesembryanthema (Aizoaceae), eine Gruppe, welche für die Flora (SMITH & al. 1998) und Vegetation (MILTON & al. 1997) der Sukkulantenkaroo insgesamt von großer Bedeutung ist.

Die große Ähnlichkeit zwischen den Wuchsformen auf den Quarzflächen in den verschiedenen Gebieten, welche von Arten ganz unterschiedlicher Verwandtschaftskreise hervorgebracht worden sind, wurde bereits an anderer Stelle als Ergebnis konvergenter Evolution in Anpassung an sehr ähnliche Lebensbedingungen interpretiert (JÜRGENS 1986, SCHMIEDEL & JÜRGENS 1999). Angesichts der besonderen Wuchsform-Ausprägungen in der Vegetation und Flora der Quarzflächen in den verschiedenen Biomen können Quarzflächen als ein ökologischer Sonderstandort interpretiert werden.

Viele Quarzflächen besiedelnde Pflanzenarten sind vollständig auf diesen Habitattyp beschränkt, sie sind Vertreter der obligaten Quarzflächenflora. Diese Flora umfasst 150 Pflanzentaxa (Arten und Unterarten) bzw. 142 Taxa auf Artniveau. Nur sehr wenige dieser Taxa sind in allen Quarzflächengebieten zu finden, die meisten haben ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet. Die vorliegende Analyse der Phytogeographie der obligaten Quarzflächenflora versucht, die Verbreitungsmuster sowie Diversitäts- und Endemitenzentren der obligaten Quarzflächenflora aufzuzeigen. Aufgrund dieser Analysen können Hypothesen zur Florengeschichte dieser hoch spezialisierten Flora formuliert und diskutiert werden.

Die vorliegende Darstellung, die auf einer umfangreichen Studien zur Flora, Phytogeographie, Vegetation und Standortökologie der Quarzflächen im südlichen Afrika basiert (SCHMIEDEL 2002b, SCHMIEDEL & JÜRGENS 1999, 2002, 2003), soll Einblick geben in den Ursprung, Geschichte und Alter der Quarzflächenflora sowie in die Ökologie und Evolution der Sukkulantenkaroo-Vegetation allgemein.

Mit diesem Ziel wurde eine floristische und phytogeographische Analyse der obligaten Quarzflächenflora durchgeführt, um Einblick in die floristische Zusammensetzung und geographische Verbreitungsmuster zu bekommen. Trotz langjähriger, intensiver Arbeit von Hans-Dieter Ihlenfeldt und seiner Arbeitsgruppe an der Universität Hamburg (Deutschland) ist die Phylogenie der meisten Taxa in der für die Quarzflächen sehr wichtigen Gruppe der Mesembryanthema noch wenig verstanden. Neuste Forschung haben gezeigt, dass diese Erkenntnisse vor allem den Einsatz molekular-phylogenetische Methoden voraussetzen (C. KLAK, J. THIEDE, pers. Mittlg.).

Die vorliegende Analyse muss sich daher auf die noch sehr vorläufigen Vorstellungen der jeweiligen taxonomischen Bearbeiter beziehen, die auf deren guten Detailkenntnis beruht, aber noch nicht durch moderne phylogenetische Methoden überprüft wurden. Die hier

formulierten Überlegungen zum Ursprung und Geschichte der Quarzflächenflora sind also noch wenig belastbar, verstehen sich aber als Arbeitshypothesen für zukünftige phylogenetische Studien zur Flora der Sukkulenterkaroo und angrenzender Gebiete.

Material und Methoden

Floristische Daten und Nomenklatur

Die Informationen zu Standortpräferenzen und Verbreitung der Arten, wie sie in der vorliegenden Arbeit für die phytogeographische Analyse der Quarzflächenflora verwendet wurden, sind verschiedenen taxonomischen Monographien (z. B. COLE 1988, GLEN 1974, GERBAULET 1992a, b, 1997, HAMMER 1993, 1999, 2002, HARTMANN 1973, 1978, 1988, 1992, IHLENFELDT 1978, 1988, IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973, NEL 1953, SAUER 1979, 1980, TÖLKEN 1977), regionalen Floren (LE ROUX & BOUCHER, Flora of the Namaqualand, in Vorb.) sowie persönlichen Mitteilungen verschiedener Kollegen (P. V. Bruyns, M. Gerbault, S. Hammer, H. E. K. Hartmann, H.-D. Ihlenfeldt, B. Nordenstam und U. Meve) entnommen. Die Verbreitungsdaten jedes Quarzflächen-Taxons wurden auf Halb- und Viertelgradquadrant-Ebene (engl.: quarter-degree square = QDS) ausgewertet. Auf Höhe der geographischen Länge von 30° entspricht ein Viertelgradquadrant, was einer häufig verwendeten geographischen Referenz auf Herbarbögen entspricht, etwa einer Fläche von 25 x 25 km.

Die Nomenklatur der wissenschaftlichen Pflanzennamen der Mesembryanthea wurde den jeweilig jüngsten Revisionen entnommen. Für die Nomenklatur der restlichen Taxa wurde die Arten-Datenbank der Turbowin Software zugrunde gelegt (Version 1.93e, HENNEKENS 1996, jüngstes Update der Artenliste von Juni 2000).

Phytogeographische Analyse

Die phytogeographischen Analysen wurden mit Hilfe einer Detrended Correspondence Analyse (DCA) des CANOCO 4.0 Computer-Programms (TER BRAAK & SMILAUER 1998), einem Programm zur Anwendung multivariater Statistik für Vegetationsanalysen, durchgeführt. Die Analyse wurde auf zwei Skalenniveaus durchgeführt: Der gesamte Datensatz wurde zunächst unter Verwendung von Halbgradquadranten (half-degree squares = HDS) durchgeführt. Für diese Analyse wurden die Taxa auf Artniveau betrachtet. Unterarten wurden nur dann mit einbezogen, wenn nicht alle infraspezifischen Taxa der Art auf Quarzflächen spezialisiert sind. Viertelgrad-Quadranten wurden für die Analyse von geographischen Untereinheiten herangezogen. Für diesen Schritt wurden alle Unterarten als separate Taxa berücksichtigt.

Die aus den Analysen resultierenden Ordinationsdiagramme zeigen die relative Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit zwischen den berücksichtigten Halb- bzw. Viertelquadranten hinsichtlich ihres Inventars an obligaten Quarzflächentaxa. Je größer die Ähnlichkeit zwischen den floristischen Inventaren der Quadranten war, desto näher wurden sie im Ordinationsdiagramm einander zu geordnet. Verschiedene Gruppen von Halb- bzw. Viertelgradquadranten zeigen hohe Übereinstimmung ihres jeweiligen Arteninventars und folglich hohe floristische Ähnlichkeit. Sie waren gleichzeitig klar von anderen Gruppen getrennt. Solche Gruppe wurde als Phytochorien oder Endemitenzentren definiert.

Die Verbreitungsmuster von sieben obligaten Quarzflächentaxa wichen deutlich von denen anderer Taxa ab. Diese Taxa erschienen als „Ausreißer“ in der Ordination und wurden daher in den weiteren Analysen nicht weiter berücksichtigt: *Schwantesia borchersdii* (2820A) (ZIMMERMANN 1996, ZIMMERMANN & HARTMANN 1995), *Glottiphyllum oligocarpum*, *Pleiospilos nelii* aus dem östlichen Kap-Gebiet (3222D, 3223C, 3322B, 3323A,B, 3324A,B), *Diplosoma retroversum* (3218A,B) aus dem Swartland, und *Acrodon quarccicola* (HARTMANN 1996), *Gibbaeum esterhuyseniae* (Anonymous 1998, Hilton-Taylor 1996b); *Gibbaeum haagei* aus dem Swellendam-Gebiet (3419B, 3420A,B,C) (GLEN 1974).

Die Ähnlichkeit zwischen den Phytochorien wurde mit Hilfe des Sørensen-Ähnlichkeitsquotients (SÖRENSEN 1948) berechnet:

$C_s = [2 \text{ (Anzahl der in beiden Phytochorien vorkommenden Arten)} / (\text{Anzahl der Taxa pro Phytochorion } x) + (\text{Anzahl der Taxa pro Phytochorion } y)]$. Der resultierende C_s -Wert liegt zwischen 0 und +1.

Ergebnisse

Phytogeographische Gliederung der obligaten Quarzflächenflora

Die DCA-Ordination aller obligater Quarzflächentaxa zeigt eine klare Untergliederung der gesamten Flora in drei Hauptgruppen (Abb. 8): Die Halbgradquadranten der Kleinen Karoo (3220C, 3221D, 3319B, D, 3320A, B, C, D, 3321A, B, C, D, 3322C) sind am rechten Rand der Ordination angeordnet. Die Halbgradquadranten der Knervlakte (3017D, 3117B, 3018C, 3118A, B, C, D) bilden eine klare Gruppe im Zentrum der Ordination. Die Halbgradquadranten der restlichen Gebiete im Nordwesten (vom zentralen Namaqualand bis zum Richtersveld und Buschmannland) sind am linken Rand der Ordination zusammengruppiert. Diese klare Untergliederung macht deutlich, dass es nur geringe Überschneidungen zwischen den floristischen Inventaren der obligaten Quarzflächenflora der Kleinen Karoo, Knervlakte und der anderen Gebiete gibt. Am deutlichsten ist die obligate Quarzflächenflora der Kleinen Karoo von jenen der anderen Gebiete abgegrenzt.

Um die phytogeographischen Verbreitungsmuster der obligaten Quarzflächenflora der westlichen Gebiete (ohne die Kleine Karoo) mit größerer Detailgenauigkeit weiter untersuchen zu können, wurde eine separate Analyse von Viertelgradquadranten ohne jene von der Kleinen Karoo durchgeführt. Darüber hinaus wurden die folgenden neun Arten (*Anacampseros papyracea*, *Argyroderma framesii*, *Conophytum calculus*, *Conophytum maughanii*, *Crassula columnaris*, *Dinteranthus microspermus*, *Dinteranthus wilmotianus*, *Monilaria scutata* und *Dactyloopsis digitata*) getrennt nach ihren Unterarten berücksichtigt, da deren geographische Verbreitungen deutlich von einander differierten.

In der resultierenden Ordination sind die Viertelgradquadranten in fünf deutlich von einander getrennten Gruppen angeordnet (Abb. 6). Wie in der vorangehenden Ordination, sind die Viertelgradquadranten der Knervlakte am rechten Rand der Ordination deutlich getrennt von den restlichen Viertelgradquadranten dargestellt. Die Viertelgradquadranten der Riethuis-Wallekraal-Region (im zentralen Namaqualand) verbinden die Viertelgradquadranten der Knervlakte mit jenen des südlichen Richtersveldes, an welche angrenzend die Viertelgradquadranten des nördlichen Richtersveldes angeordnet sind. Ganz links von der Ordination, am weitesten entfernt von den Viertelgradquadranten der Knervlakte, sind die Viertelgradquadranten der Warmbad-Region und dem Buschmannland zusammen angeordnet. Aufgrund dieser Gruppierungen lassen sich folgende sechs Phytochorien definieren: Kleine Karoo-, Knervlakte-, Riethuis-Wallekraal-, Südliches Richtersveld-, Nördliches Richtersveld-, und das Buschmannland-Warmbad-Phytochorion. Tab. 1 zeigt Artenzahl und Endemismusgrad aller sechs Phytochorien (siehe Abb. 8). Die obligate Quarzflächenflora des südlichen Afrika umfasst insgesamt 150 Taxa (Arten und Unterarten), von denen 130 Taxa (86,7 %) für eines der sechs Phytochorien endemisch sind. Auf Artniveau, d. h. ohne die Differenzierung in Unterarten, sind es 142 Taxa, von denen 115 (81 %) endemisch für eine der definierten Phytochorien sind. Die Swellendam- (südliches Westkap) und die Steytlerville-Region (Ostkap) liegen außerhalb der definierten Phytochorien, sie beherbergen jede nur drei endemische Quarzflächenarten.

Die höchste Anzahl an endemischen Taxa innerhalb der obligaten Quarzflächenflora weist die Knervlakte auf. Das Nördliche Richtersveld-Phytochorion hat die zweithöchste Anzahl an Lokalendemiten in der obligaten Quarzflächenflora, gefolgt vom Buschmannland-Warmbad-Phytochorion, dem Südlichen Richtersveld-Phytochorion und dem Riethuis-Wallekraal-Phytochorion. Die Kleine Karoo weist die geringste Anzahl an Arten innerhalb

der obligaten Quarzflächenflora auf, hat aber einen sehr hohen Endemismusgrad innerhalb dieser Flora (80 %).

Tab. 1: Artenanzahl und Endemismusgrad der Phytochorien der obligaten Quarzflächenflora

Phytochorien der obligaten Quarzflächenflora	Anzahl der obligaten Quarzflächentaxa pro Phytochorion	Anzahl der endemischen obligaten Quarzflächentaxa pro Phytochorion	Relativer Anteil der endemischen Quarzflächentaxa in Prozent
Knersvlakte	67	63	94.0
Nördliches Richtersveld	39	22	56.1
Bushmanland-Warmbad	24	16	66.6
Südliches Richtersveld	19	6	31.6
Riethuis-Wallekraal	17	7	41.2
Kleine Karoo	10	8	80.0

Die verschiedenen regionalen obligaten Quarzflächenflore zeigen untereinander unterschiedliche Ähnlichkeitsgrade auf (nach dem Sørensen-Ähnlichkeitsquotient) (Abb. 7, eine vollständige Liste aller obligaten Quarzflächenarten und ihre Zuordnung zu den Phytochorien befindet sich im Anhang 1).

Die obligate Quarzflächenflora in der Kleinen Karoo zeigt die geringste Ähnlichkeit mit allen anderen Floren (Ähnlichkeitsquotient zwischen alle anderen lokalen Quarzflächenflore lag bei $C_s = 0$). Den zweitkleinsten Ähnlichkeitsquotient zwischen Phytochorien haben die obligaten Quarzflächenflore des Knersvlakte- und des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions ($C_s = 0,09$). Die obligate Quarzflächenflora der Knersvlakte weist damit einen sehr hohen Endemismusgrad auf. Die Knersvlakte hat nur vier obligate Quarzflächenarten/-unterarten mit anderen Phytochorien gemeinsam. Alle vier Arten kommen auch im Riethuis-Wallekraal-Phytochorion vor. Zwei dieser Taxa (*Crassula columnaris* subsp. *prolifera* und *Senecio aloides*) sind sehr weit verbreitet. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich von der Knersvlakte bis ins Nördliche Richtersveld- bzw. bei *C. columnaris* subsp. *prolifera* bis ins Buschmannland-Warmbad-Phytochorion.

Der höchste Ähnlichkeitsquotient besteht zwischen den beiden obligaten Quarzflächenflore des Riethuis-Wallekraal- und des Südlichen Richtersveld-Phytochorions (Abb. 7). Beide Phytochorien sind durch relativ wenige Quarzflächentaxa und einen geringen Endemismusgrad gekennzeichnet. Der nächst höhere Ähnlichkeitsquotient ist zwischen den Phytochorien Südliches und Nördliches Richtersveld festzustellen, sowie zwischen dem Nördlichen Richtersveld- und dem Buschmannland-Warmbad-Phytochorion. Im Vergleich zum Südlichen Richtersveld- und dem Riethuis-Wallekraal-Phytochorion beherbergt das Nördliche Richtersveld-Phytochorion deutlich mehr obligate Quarzflächentaxa. Der sehr hohe Ähnlichkeitsquotient zwischen den Phytochorien Northern Richtersveld und Warmbad-Buschmannland weist auf eine enge Verbindung zwischen den beiden nördlichsten Phytochorien hin.

Diskussion

Floristische Beziehungen zwischen den obligaten Quarzflächenflore der Phytochorien

Die Interpretation der floristischen Beziehungen zwischen den Quarzflächen-Phytochorien als Grundlage für eine historische Rekonstruktion basiert auf der Verbreitung der Gattungen und der infragenerischen Taxa innerhalb der Quarzflächenflora. Aufgrund der Anzahl an obligaten Quarzflächenbesiedlern pro Gattung bzw. deren relativen Anteil an der

Gesamtzahl infragenerischer Taxa pro Gattung können die Gattungen in vier Gruppen unterteilt werden:

a) Gattungen mit sehr vielen Quarzflächenarten/ -unterarten, welche die Mehrzahl der infragenerischen Arten pro Gattung ausmachen (z. B. *Argyroderma*, *Dicrocaulon*, *Dinteranthus*, *Gibbaeum* und *Monilaria*).

b) Artenarme oder monotypische Gattungen, die vollständig oder weitgehend auf die Quarzflächen beschränkt sind (z. B. *Aspazoma*, *Dactylopsis*, *Diplosoma*, *Ihlenfeldtia*, *Jacobsenia*, *Meyerophytum*, *Muiria*, *Oophytum*, *Polymita* und *Schlechteranthus*).

c) Gattungen mit vielen Quarzflächentaxa, welche aber nur einen geringen Anteil an der Gesamtartenzahl pro Gattung ausmachen (z. B. *Bulbine*, *Conophytum*, *Crassula*, *Lithops*, und *Tylecodon*).

d) Artenreiche Gattungen, die lediglich durch wenige Arten in der obligaten Quarzflächenflora repräsentiert sind (z. B. *Adromischus*, *Androcymbium*, *Lasiopogon*, *Lachenalia*, *Oedera*, *Pentzia*, *Strumaria* und *Zygophyllum*).

Die Gattungen mit einem sehr hohen Anteil an Quarzflächentaxa, die in Gruppe a) und b) zusammengefasst werden, sind für die Rekonstruktion der Florengeschichte der obligaten Quarzflächenflora von besonderer Bedeutung. Die Interpretation der Verbreitung monotypischer oder artenarmer Gattungen (Gruppe b) ist dagegen problematisch. Gattungen, die unter Gruppe c) oder d) zusammengefasst sind, haben typischerweise eine weite Verbreitung innerhalb der Quarzflächengebiete. Sie geben keinen Hinweis auf adaptive Radiation auf den Quarzflächen, noch zeigen sie eine enge Verwandtschaft zwischen den auf Quarzflächen beschränkten Arten der jeweiligen Gattung. In diesen Gattungen scheint die Besiedlung der Quarzflächen mehrfach unabhängig vollzogen worden zu sein.

Im folgenden Abschnitt wird die floristische Beziehung zwischen den identifizierten Quarzflächen-Phytochorien eingehend betrachtet, um Hypothesen zur Phylogenie und Evolution der obligaten Flora der Quarzflächen des südlichen Afrika abzuleiten.

1) Die floristische Beziehung zwischen dem Knersvlakte- und dem Riethuis-Wallekraal-Phytochorion. Die starke floristische Beziehung auf Art- und Gattungsniveau (siehe gemeinsame Gattungen wie *Monilaria*, *Dicrocaulon*, *Jacobsenia*) zwischen der obligaten Quarzflächenflora des Knersvlakte- und des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions kann entweder als gegenseitiger Einfluss der beiden benachbarten Floren oder aber als Ergebnis einer einseitigen floristischen Beeinflussung (Migration) von einem Phytochorion zum anderen interpretiert werden. Die vermutete Phylogenie und Verbreitung der Gattungen *Monilaria*, *Dicrocaulon* und *Jacobsenia*, den drei artenreichsten Gattungen innerhalb der obligaten Quarzflächenflora, die in beiden Phytochorien vertreten sind, kann für die Interpretation der wahrscheinlichsten Migrationsrichtung herangezogen werden.

IHLENFELDT & JÖRGENSEN (1973) interpretieren *Monilaria pisiformis* als den ursprünglichsten Vertreter der Gattung *Monilaria*. *M. pisiformis* und ihre vermutete Schwesterart, *M. chrysoleuca*, sind beide in ihrer Verbreitung auf das Zentrum der Knersvlakte beschränkt. Die zentrale Knersvlakte wird daher von den Autoren auch als Ursprungsgebiet der Gattung *Monilaria* interpretiert. Die stärker abgeleiteten *Monilaria*-Arten haben sich demnach nördlich davon, im Riethuis-Wallekraal-Gebiet und im nördlichen Namaqualand (*M. scutata* subsp. *scutata*, *M. scutata* subsp. *obovata*, *M. obconica*) entwickelt. Sollte diese Vermutung zutreffen, hat sich *Monilaria* von der Knersvlakte nach Norden ins Riethuis-Wallekraal- und ins Südliche Richtersveld-Phytochorion ausgebreitet.

Die einzige Art in der Gattung *Jacobsenia* (IHLENFELDT 1997), die nicht auf die Quarzflächen beschränkt ist und die als am wenigsten abgeleitete Art dieser Gattung interpretiert wird, *J. kolbei*, besiedelt die Knersvlakte und nordwärts angrenzende Gebiete entlang der Küste vom Namaqualand, wo sie häufig auf sauren Quarzflächen vorkommt (SCHMIEDEL 2002b). Die beiden Quarzflächenarten derselben Gattung kommen jeweils in kleinen Gebieten in der nordwestlichen Knersvlakte (*J. hallii*) oder weiter nördlich im

Riethuis-Wallekraal-Phytochorion bzw. am südlichen Rand des Südliches Richtersveld-Phytochorions (*J. vaginata*) vor. Im Unterschied zu *J. kolbei* sind die beiden Quarzflächenarten der Gattung durch stark gedrungene Wuchsformen charakterisiert. *J. vaginata* ist darüber hinaus durch sehr ungewöhnliche Blasenzell-Idioblasten gekennzeichnet (IHLENFELDT 1997). Die beiden gedrungenen Wuchsformen und die ungewöhnlichen Idioblasten könnten als abgeleitete Merkmale interpretiert werden. Da der scheinbar ursprünglichere Vertreter der Gattung (*J. kolbei*) in der Knervlakte vorkommt und die mehr abgeleiteten Vertreter weiter im Norden, kann vermutet werden, dass sich *Jacobsenia* von der Knervlakte in das Riethuis-Wallekraal-Phytochorion (und Südliches Richtersveld-Phytochorion) ausgebreitet hat.

Die Gattung *Dicrocaulon* hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Knervlakte (H.-D. IHLENFELDT, pers. Mittlg.). Zehn der zwölf Arten der Gattung sind Endemiten der Knervlakte. Sie besiedeln hier die sauren, nicht-salzhaltigen Quarzflächen. Nur zwei *Dicrocaulon*-Arten (*D. spissum* und *D. ramulosum*) kommen außerhalb der Knervlakte im Riethuis-Wallekraal-Phytochorion vor, wo sie salzige Quarzflächenböden besiedeln (SCHMIEDEL 2002b). Über die Phylogenie der Gattung *Dicrocaulon* gibt es nur sehr vage Vorstellungen, weshalb an dieser Stelle keine nähere Einschätzung der Entwicklungsgeschichte dieser Gattung gegeben werden kann. Die hohe Dichte an *Dicrocaulon*-Arten in der Knervlakte, die für *Dicrocaulon* ungewöhnlichen Standortpräferenzen (salzhaltige Quarzflächenstandorte) der beiden nördlichen *Dicrocaulon*-Taxa weisen darauf hin, dass die Knervlakte möglicherweise das Ursprungsgebiet der Gattung ist. Dies würde auch mit den Entwicklungen bei *Monilaria* und *Jacobsenia* übereinstimmen. In diesem Fall wären die beiden *Dicrocaulon*-Arten im Norden Produkte ökologischer Spezialisierung und Speziation. Diese Hypothese bedarf jedoch noch dringender Überprüfung mit Hilfe phylogenetischer Untersuchungen.

Die vorsichtige Interpretation der sehr vorläufigen Phylogenien der drei Gattungen gibt Hinweis auf Migrationen von der Knervlakte ins Riethuis-Wallekraal-Phytochorion. Sollte diese Hypothese zutreffen, wäre die Knervlakte das Ursprungsgebiet der obligaten Quarzflächentaxa der beiden Phytochorien. Die vermuteten Migrationen hätten hier die Differenzierung in verschiedene Arten zur Folge gehabt. Keine der diskutierten Gattungen hat obligate Quarzflächenarten, die auf den Quarzflächen beider Phytochorien vorkommen. Weitere Gattungen, die in der obligaten Quarzflächenflora des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions vertreten sind (*Conophytum*, *Crassula*, *Othonna* und *Phyllobolus*), haben ein sehr großes Verbreitungsgebiet und scheinen – wie oben diskutiert – die Quarzflächen mehrfach unabhängig erobert zu haben.

2) Die floristische Beziehung zwischen dem Südlichen Richtersveld- und dem Riethuis-Wallekraal-Phytochorion. Wie oben dargestellt, haben sich verschiedene Verwandtschaftsgruppen, die ihren Ursprung vermutlich in der Knervlakte haben (*Dicrocaulon*, *Jacobsenia* und *Monilaria*) wahrscheinlich von Süden bis ins Riethuis-Wallekraal-Phytochorion ausgebreitet. Zwei der Gattungen (*Jacobsenia* und *Monilaria*) haben sogar das Südliche Richtersveld erreicht. Andere taxonomische Gruppen, die im Riethuis-Wallekraal und dem Südlichen Richtersveld-Phytochorion vorkommen, sind *Aspazoma amplexans*, *Meyerophytum meyeri*, *Crassula grisea* und *Phyllobolus prasinus*. Aufgrund der gleichmäßig weiten Verbreitung dieser Taxa und das Fehlen phylogenetischer Einordnung ist eine begründete Vermutung über mögliche Migrationsrichtungen nicht möglich. Die obligate Quarzflächenflora des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions umfasst keine endemischen Gattungen. Stattdessen, wie oben bereits diskutiert, scheinen die meisten Taxa von der Knervlakte her eingewandert zu sein. Die weit verbreiteten Quarzflächenarten innerhalb des Südlichen Richtersveld- und Riethuis-Wallekraal-Phytochorions, *Aspazoma amplexans* und *Meyerophytum* spp., zeigen eine ähnliche Verbreitung wie *Schlechteranthus*, welche jedoch nicht das Riethuis-Wallekraal-Phytochorion erreicht, sondern auf das Richtersveld beschränkt

ist. Vor diesem Hintergrund kann vermutet werden, dass auch *Aspazoma* und *Meyerophytum* ebenfalls ihren Ursprung nicht im Riethuis-Wallekraal-Phytochorion haben, sondern eher im Richtersveld entstanden sind, von wo aus die Populationen sich südwärts ins Riethuis-Wallekraal-Phytochorion ausgebreitet haben. Sollten diese Spekulationen zutreffen, würde der Florenaustausch zwischen dem Riethuis-Wallekraal-Phytochorion und dem Richtersveld sensu lato in beide Richtungen erfolgt sein.

Die endemischen Taxa der obligaten Quarzflächenflora des Südlichen Richtersveld-Phytochorions, welche das Südliche von dem Nördlichen Richtersveld-Phytochorion trennen, sind entweder Taxa weit verbreiteter Gattungen (z. B. *Bulbine*, *Conophytum* und *Lithops*) oder Endemiten des Richtersveldes im weiteren Sinne (*Mitrophyllum* und *Polymita*), die nur wenige Quarzflächenarten aufweisen (*Polymita*: 1 Art und *Mitrophyllum*: 2 Arten). Es gibt also keinen Hinweis auf eine radiative Speziation innerhalb des Südlichen Richtersveld-Phytochorions.

3) Die floristische Beziehung zwischen dem Südlichen und dem Nördlichen Richtersveld-Phytochorion. Die obligate Quarzflächenflora der Phytochorien Südliches und Nördliches Richtersveld haben fünf Mesembryanthema-Gattungen gemeinsam (*Aspazoma*, *Meyerophytum*, *Nelia*, *Schlechteranthus* und *Mitrophyllum*). Während die ersten vier Gattungen ausschließlich auf Quarzflächen zu finden sind, ist *Mitrophyllum* nur mit einer einzigen Art in der Quarzflächenflora vertreten. Im Unterschied zu den beiden Phytochorien Knersvlakte und Riethuis-Wallekraal sind die gemeinsamen Gattungen der beiden Richtersveld-Phytochorien ausgesprochen artenarm: *Aspazoma* ist eine monotypische Gattung und die Gattungen *Meyerophytum* und *Schlechteranthus* umfassen lediglich zwei Arten. Alle Arten der genannten Gattungen sind obligate Quarzflächenbesiedler. Die infragenerische Taxonomie der Gattung *Nelia* dagegen ist noch sehr unklar. Die Zahl der Arten schwankt zwischen einer (HARTMANN 1991) und vier Arten (SMITH & al. 1998). Für die vorliegende Arbeit wurde nur eine Art (*N. pillansii*) anerkannt.

Nach derzeitigem Wissensstand gehören die fünf genannten Gattungen sehr unterschiedlichen taxonomischen Gruppen und zwei verschiedenen Unterfamilien der Aizoaceae an (HARTMANN 1991): Ruschioideae: *Schlechteranthus* = *Leipoldtia*-Gruppe, *Meyerophytum* = *Mitrophyllum*-Gruppe, *Nelia* = *Dracophilus*-Gruppe; Mesembryanthemoideae: *Aspazoma*. Es kann daher vermutet werden, dass hier die Besiedlung der Quarzflächen durch die unterschiedlichen Gruppen unabhängig voneinander erfolgt ist. Jene Gattungen, die vollständig auf die Quarzflächen beschränkt sind, haben jeweils mindestens eine Art, die das Gebiet beider Phytochorien fast vollständig erfassen (*Aspazoma amplexens*, *Meyerophytum meyeri* und *Schlechteranthus hallii*). Das Verbreitungsgebiet der monotypischen Gattung *Aspazoma amplexens* erstreckt sich sogar bis ins Riethuis-Wallekraal-Phytochorion. In *Schlechteranthus* und *Meyerophytum* hat die jeweilige zweite Art der Gattung (*S. maximilianii* and *M. globosum*) dagegen eine sehr beschränkte Areal (*S. maximilianii* ist auf ein kleines Gebiet im Westen des Nördlichen Richtersveld-Phytochorions (2816B), *M. globosum* auf die Quarzflächen des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions beschränkt).

Der floristische Unterschied zwischen den beiden Regionen, der zur Differenzierung in zwei unterschiedlichen Phytochorien führte, ist im wesentlichen durch den floristischen Einfluss der jeweilig angrenzenden Phytochorien begründet: Die obligate Quarzflächenflora des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions beeinflusst die obligate Quarzflächenflora des Südlichen Richtersveld- und die obligate Quarzflächenflora des Buschmannland-Warmbad Phytochorions die des Nördlichen Richtersveld-Phytochorions.

4) Die floristische Beziehung zwischen dem Nördlichen Richtersveld- und dem Buschmannland-Warmbad-Phytochorion. Ähnlich wie das Südliche Richtersveld-Phytochorion beheimatet das Nördliche Richtersveld-Phytochorion Quarzflächenarten, deren Gattungen weit verbreitet sind (*Conophytum*, *Crassula* und *Lithops*). Darüber hinaus tragen

einige eher ungewöhnliche Gattungen (*Androcymbium*, *Cheiridopsis*, *Octopoma*, *Odontophorus*, *Strumaria*), die sonst nirgends auf Quarzflächen vertreten sind, nur einzelne (oder zwei, wie in *Odontophorus*) endemische Quarzflächentaxa zur obligaten Quarzflächenflora des Nördlichen Richtersveld-Phytochorions bei. Diese Taxa tragen wesentlich zur Differenzierung des Richtersveldes in zwei Phytochorien bei.

Die enge Verbindung auf Artniveau zwischen den obligaten Quarzflächenflore des Nördlichen Richtersveld-Phytochorions und des Buschmannland-Warmbad-Phytochorions geht im wesentlichen auf Vertreter der Gattungen *Anacampseros* (Portulacaceae), *Conophytum* (Aizoaceae), *Ihlenfeldtia* (Aizoaceae) und *Tridentea* (Asclepiadaceae) zurück. Die nahe Verwandtschaft zwischen Quarzflächen-Phytochorien zweier ganz verschiedener Florenreiche (der Kapflora im weiteren Sinne auf der einen Seite und der Palaeotropis auf der anderen Seite, JÜRGENS 1991) kann möglicherweise auf paläoklimatische Oszillationen zurückgeführt werden (vergl. die Hypothese zu Klimaschwankungen in der Nacheiszeit von MIDGLEY & al. 2001).

Alle Quarzflächenarten von *Anacampseros* gehören zu der Sektion *Avonia* der Untergattung *Anacampseros* (GERBAULET 1992a). Diese Arten sind weitgehend beschränkt auf das Kleine Karoo- und das Buschmannland-Warmbad-Phytochorion, welche beide außerhalb des eigentlichen Winterregengebietes liegen. Drei *Anacampseros*-Arten kommen im Buschmannland-Warmbad-Phytochorion vor, von denen zwei (*A. papyracea* und *A. recurvata*) auch im Nördlichen Richtersveld-Phytochorion und damit im Winterregengebiet vorkommen. Innerhalb der Gattung *Anacampseros* gibt es noch weitere Arten, die sowohl im Winter- als auch im Sommerregengebiet vorkommen, allerdings nicht zur Quarzflächenflora gehören (*A. albissima*, *A. baeseckii* und *A. lanceolata*) (GERBAULET 1992b).

Das Verbreitungsmuster der Gattung *Anacampseros* stimmt teilweise überein mit dem der Gattung *Conophytum* (HAMMER 1993). Diese weit verbreitete und artenreiche Gattung hat ihren Verbreitungsschwerpunkt im Winterregengebiet, kommt aber auch im Übergangs- und im Westen des Sommerregengebietes vor. Die meisten *Conophytum*-Arten der obligaten Quarzflächenflora haben ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet, viele von ihnen sind nur von ihrer Typlokalität bekannt (HAMMER 1993, SCHMIEDEL 2002a). Sie kommen vor allem im östlichen Randgebiet des Winterregengebietes und im angrenzenden Übergangsgebiet zwischen Springbok und Pofadder vor, wo Arten verschiedener Sektionen (sensu HAMMER 1993) die Quarzflächen besiedeln (SCHMIEDEL 2002a). Darüber hinaus erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von zwei weit verbreiteten *Conophytum*-Arten der obligaten Quarzflächenflora (*C. lithopsoides* und *C. maughanii*) in das Bushmannland-Warmbad-Phytochorion und das Nördliche Richtersveld-Phytochorion.

Die große Anzahl an *Conophytum*-Arten, die im Übergangsgebiet zwischen Sommer- und Winterregengebiet vorkommen, könnte auch auf die oben angesprochenen paläoklimatischen Oszillationen der Grenzen zwischen Sommer- und Winterregengebiet zurückgeführt werden. Da jedoch nur wenig über die Phylogenie und infragenerischen Gruppen innerhalb der Gattung *Conophytum* bekannt ist, kann hier keine detailliertere Aussage zu Migrationsrichtungen innerhalb der Gattung gemacht werden. Die Tatsache, dass die meisten *Conophytum*-Arten im Winterregengebiet vorkommen, ist noch kein hinreichender Hinweis dass hier auch das Entstehungszentrum der Gattung zu suchen ist.

In *Ihlenfeldtia*, einer sehr artenarmen Gattung, die vollständig auf die Quarzflächen beschränkt ist, ist die vermutlich abgeleitete Art, *I. vanzylii* (HARTMANN 1992), ein Endemit des Buschmannland-Warmbad-Phytochorions, während *I. excavata* weiter verbreitet ist und auch im Nördlichen Richtersveld- und Buschmannland-Warmbad-Phytochorion vorkommt. Die Gattung *Ihlenfeldtia* besiedelt demnach sowohl Sommer- als auch Winterregengebiet, wie es auch für ihre vermutlich nächsten Verwandten (*Tanquana* und *Vanheerdea*) zutrifft (HARTMANN 1992). Das Vielfältigkeitszentrum dieser taxonomischen Gruppe (*Titanopsis-*

Gruppe) liegt jedoch weiter im Osten im sog. Pofadder-Zentrum und im Griqualand (HARTMANN 1991).

Die 17 *Tridentea*-Arten (Asclepiadaceae) haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im Sommerregengebiet des zentralafrikanischen Plateaus, wobei sich die Gattung bis ins Winterregengebiet erstreckt (LEACH 1980). Lediglich die Sektion *Caruncularia*, zu welcher die Arten *T. herrei* und *T. umdausensis* gehören, ist weitgehend auf das Winterregengebiet beschränkt, wobei *T. umdausensis* vom nordöstlichen Richtersveld (östliche Grenze des Winterregengebiets) zum Buschmannland-Warmbad-Phytochorion vorkommt.

Die Differenzierung von weit verbreiteten taxonomischen Gruppen auf einem relativ niedrigen taxonomischen Niveau in Winter- und Sommerregengebiets-Taxa konnte für mehrere Taxa der afrikanischen Flora sowohl tropischen als auch temperaten Ursprungs gefunden werden (GERBAULET 1992b, JÜRGENS 1992, 1995, 1997). Dieses Phänomen wurde als Ergebnis des relativ jungen Ursprungs (5 Millionen Jahre) des Winterregengebiets interpretiert. Das Vorkommen mehrerer Arten im Übergangsbereich zwischen Sommer- und Winterregengebiet (z. B. *Ihlenfeldtia* und seine nächsten Verwandten und *Tridentea umdausensis*) sowie die starke Diversifizierung einiger Taxa (*Conophytum*, HAMMER 1993, *Anacampseros*, GERBAULET 1992a) in diesem Übergangsbereich kann möglicherweise als Ergebnis der klimatischen Oszillationen und damit verbundenen Verschiebungen der Grenzen zwischen Sommer- und Winterregengebiet zurückgeführt werden. GERBAULET weist darauf hin, dass innerhalb der Gattung *Anacampseros* infragenerische Taxa verschiedener Gruppen ähnliche Verbreitungsmuster zeigen. Sie interpretiert dies als Hinweis darauf, dass das gleiche Gebiet während unterschiedlicher Phasen möglicherweise mehrfach unabhängig besiedelt worden ist.

Leider liegen über die Arbeit von GERBAULET (1992a, b) zu *Anacampseros* hinaus keine weiteren Studien zu phylogenetischen und biogeographischen Beziehungen zwischen taxonomischen Gruppen mit ähnlicher Verbreitung vor, weshalb über Evolution, Alter und Migrationsrichtung der dortigen Flora wenig bekannt ist. Vorläufige Daten zu *Ihlenfeldtia* (HARTMANN 1992) weisen darauf hin, dass die stärker abgeleitete und an Trockenheit angepasste Art (*I. vanzylii*) im Osten des Verbreitungsgebietes der Gattung vorkommt. Dies könnte ebenfalls als Folge von sich verschiebenden Grenzen zwischen den Regenfallgebieten und dadurch hervorgerufener Spezialisierung und Speziation der östlichsten Populationen von *Ihlenfeldtia* oder aber von Migrationen an neue, trockenere Standorte, interpretiert werden.

5) Das Buschmannland-Warmbad-Phytochorion. Die QFF des Buschmannland-Warmbad-Phytochorions umfasst mit *Dinteranthus* und *Lapidaria* nur zwei endemische Gattungen. *Ihlenfeldtia* kommt auch außerhalb dessen, am östlichen Rand des Nördlichen Richtersveld-Phytochorions vor. Die drei Gattungen sowie auch *Lithops* und *Schwantesia*, die mit verschiedenen Arten in der regionalen obligaten Quarzflächenflora vertreten sind, gehören in die *Titanopsis*-Gruppe innerhalb der Unterfamilie Ruschioideae, welche auf das zentrale Plateau des Subkontinentes beschränkt ist (HARTMANN 1991). Vorausgesetzt, dass *Dinteranthus*, *Ihlenfeldtia* und *Lapidaria* tatsächlich monophyletische Gruppen sind, kann das Buschmannland-Warmbad-Phytochorion als drittes Entstehungszentrum der obligaten Quarzflächenflora interpretiert werden, welches – wenn auch wenige – endemischen Gattungen aufweist. Die Mehrzahl der Taxa der QFF im Buschmannland-Warmbad-Phytochorion sind jedoch Vertreter weit verbreiteter, nicht-endemischer Gattungen, die durch viele (*Lithops*, *Conophytum*) oder nur einige weniger Arten (*Adromischus*, *Tridentea*) in der QFF vertreten sind.

6) Das Kleine Karoo Phytochorion. Mit der Gattung *Gibbaeum* (einschließlich *Muiria*, THIEDE & KLAK in GOLDBLATT & MANNING 2000) beheimatet die Kleine Karoo lediglich eine, weitgehend endemische Gattung innerhalb der regionalen obligaten Quarzflächenflora. *Gibbaeum* gehört in die *Delosperma*-Gruppe sensu HARTMANN (1991) welche ansonsten durch keine weiteren Gattungen in der obligaten Quarzflächenflora

vertreten ist. Durch die geographische und taxonomische Isolation von *Gibbaeum* innerhalb der obligaten Quarzflächenflora des südlichen Afrika muss die Kleine Karoo als viertes Entstehungszentrum der obligaten Quarzflächenflora anerkannt werden, welches allerdings ausgesprochen arm an eigenen Arten und Gattungen ist.

Die Quarzflächen-Phytochorien und die Diversitätszentren im südlichen Afrika

Die obligate Quarzflächenflora wurde in sechs Diversitäts- und Endemitenzentren untergegliedert, die als Phytochorien definiert wurden. Vier davon, die beiden Richtersveld-Phytochorien, das Knersvlakte- und das Kleine Karoo-Phytochorion stimmen eng mit den Endemitenzentren der allgemeinen Flora überein (NORDENSTAM 1969, WERGER 1978, JÜRGENS 1986, 1991, HARTMANN 1991, HILTON-TAYLOR 1994, 1996). Der Beitrag der regionalen obligaten Quarzflächenflora zu diesen Endemismuszentren ist sehr unterschiedlich. Die Knersvlakte zum Beispiel, welche NORDENSTAM (1969) als Vanrhynsdorp-Zentrum beschrieben hat, umfasst mehr als 150 endemische Arten (HILTON-TAYLOR 1994), wovon 63 Arten (Tab. 1), etwa 40 %, auf die Quarzflächen beschränkt sind. Alle endemischen Gattungen der Knersvlakte (*Argyroderma*, *Dactyloopsis*, *Oophytum*) sind vollständig oder weitgehend auf die Quarzflächen beschränkt.

Das Südliche und Nördliche Richtersveld-Phytochorion ist weitgehend identisch mit dem Gariiep-Endemitenzentrum (HILTON-TAYLOR 1994). Nach HILTON-TAYLORS (1994) Schätzungen umfasst das Gariiep-Zentrum etwa 350 endemische Arten. Die lokale Quarzflächenflora (etwa 30 endemische Arten) trägt demnach nur sehr wenig zu diesem Zentrum bei. Im Gegensatz zur Knersvlakte sind die beiden einzigen endemischen Gattungen des Gariiep-Zentrums (*Dracophilus* und *Juttadinteria*, HILTON-TAYLOR 1994) nicht in der lokalen Quarzflächenflora vertreten.

Für das Kleine Karoo-Zentrum ist die Anzahl der endemischen Pflanzenarten nicht bekannt. HILTON-TAYLOR (1994) schätzt, dass es sich um 200 bis 300 Arten handelt. Die regionale obligate Quarzflächenflora (8 endemische Arten) trägt demnach nur geringfügig zum Lokalendemismus bei. Von den drei endemischen Pflanzengattungen (*Cerochlamys*, *Gibbaeum* und *Zeuktophyllum*) ist nur *Gibbaeum* in der QFF vertreten.

Hypothesen zur Geschichte der obligaten Quarzflächenflora

Wie oben dargestellt, können die sechs regionalen obligaten Quarzflächenfloraen möglicherweise auf vier weitgehend getrennte Entstehungszentren zurückgeführt werden (nämlich Kleine Karoo, Knersvlakte, Richtersveld im weiteren Sinne und Buschmannland-Warmbad-Gebiet). Jedes dieser Gebiete wird von unterschiedlichen taxonomischen Gruppen der Mesembryanthema dominiert.

In der Knersvlakte tragen zwei Subtribus, nämlich Leipoldtiinae (mit *Argyroderma* und *Cephalophyllum*, HARTMANN 1987) und Mitrophyllinae (*Dicrocaulon*, *Diplosoma*, *Jacobsenia*, *Monilaria*, und *Oophytum*, IHLENFELDT 1971b) am stärksten zu Artenzahl der obligaten Quarzflächenflora bei. Dabei sind die Mitrophyllinae die wichtigste Gruppe in der obligaten Quarzflächenflora der Knersvlakte. Die Knersvlakte gilt als Diversitätszentrum dieser Gruppe. Die am wenigsten abgeleiteten Taxa innerhalb der Mitrophyllinae (*Mitrophyllum*, POPPENDIECK 1976, und *Meyerophytum*, IHLENFELDT 1971b) sind jedoch im Richtersveld zu finden. Ursprünglich weit verbreitete Vertreter der Mitrophyllinae scheinen eine starke Radiation in Süden des Verbreitungsgebiets (Knersvlakte) erfahren zu haben, während die nördlichen Taxa mehr oder weniger ursprünglich blieben. Von der Knersvlakte haben sich offensichtlich verschiedene abgeleitete Gattungen der Mitrophyllinae nach Norden ins Riethuis-Wallekraal-Phytochorion (*Dicrocaulon*, *Jacobsenia*, *Monilaria*) und weiter ausgebreitet (*Jacobsenia*, *Monilaria*), wo sich verschiedene Unterarten oder Arten ausdifferenziert haben.

Die endemischen Gattungen der obligaten Quarzflächenflora des Richtersveldes gehören verschiedenen Mesembryanthea-Gruppen oder Subtribus an: Leipoldtiinae (*Schlechteranthus*), Mitrophyllinae (*Meyerophytum*, *Mitrophyllum*), *Dracophilus*-Gruppe (*Nelia*) und die *Ruschia*-Gruppe (*Polymita*). Keine dieser Gruppen hat eine ähnlich starke Radiation vollzogen wie die Mitrophyllinae in der Knersvlakte. Die Besiedlung der Quarzflächen durch eine oder zwei Arten innerhalb der *Dracophilus*- und der *Ruschia*-Gruppe scheint eher auf ein zufälliges Ereignis als auf besondere Präadaptationen innerhalb der Gruppe zurückführbar zu sein. Im Unterschied zu den anderen Entstehungszentren fehlen dem Richtersveld besondere taxonomische Gruppen, die die regionale obligate Quarzflächenflora dominieren.

Ihlenfeldtia ist nahverwandt mit *Tanquana* und *Vanheerdea* (HARTMANN 1992), die beide der *Titanopsis*-Gruppe sensu HARTMANN (1991) zugeordnet werden. Die *Titanopsis*-Gruppe, die auch andere wichtige Quarzflächengattungen (*Dinteranthus*, *Lapidaria*, *Lithops*) umfasst, ist weitgehend auf das Zentralplateau des südafrikanischen Kontinents im Sommerregengebiet beschränkt (HARTMANN 1991). Die *Titanopsis*-Gruppe ist die wichtigste Gruppe in der regionalen obligaten Quarzflächenflora des Buschmannland-Warmbad-Phytochorions. Mit Ausnahme von *Conophytum* (*Dracophilus*-Gruppe) gehören alle Aizoaceae-Arten der obligaten Quarzflächenflora des Bushmannland-Warmbad-Phytochorions (d. h. Arten der Gattungen *Dinteranthus*, *Ihlenfeldtia*, *Lithops*, *Schwantesia*) dieser Gruppe an.

Gibbaeum, die fast-endemische Gattung der Kleinen Karoo, die die Mehrzahl der regionalen obligaten Quarzflächenflora stellt, gehört in die *Delosperma*-Gruppe. Die Kleine Karoo beherbergt auch die höchste Dichte an Gattungen dieser Gruppe (HARTMANN 1994). Von der Kleinen Karoo ausgehend haben sich die Gattungen offensichtlich entlang der kontinentalen Steilstufe nach Osten ins Ostkap ausgebreitet. Die *Delosperma*-Gruppe hat ihren Verbreitungsschwerpunkt demnach außerhalb des Winterregengebietes.

Die Diversifizierung der vier Entstehungszentren der Quarzflächenflora geht offensichtlich auf ganz unterschiedliche Verwandtschaftsgruppen zurück, deren Verbreitungsgebiete auf die jeweiligen Phytochorien beschränkt sind und sich kaum überlappen. Die Mitrophyllinae und die Leipoldtiinae, welche in der Knersvlakte besonders wichtig sind, aber auch bis ins Richtersveld vorkommen, haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im Winterregengebiet. Die *Titanopsis*-Gruppe, aus der verschiedene Quarzflächentaxa im Buschmannland-Warmbad-Phytochorion hervorgegangen sind, sind auf die afrikanische Hochebene beschränkt, während die *Delosperma*-Gruppe südlich und westlich der *Titanopsis*-Gruppe außerhalb des Winterregengebiets vorkommt. Diese sehr unterschiedlichen Verbreitungsmuster der Gruppen unterstreichen die geringe floristische Übereinstimmung der regionalen obligaten Quarzflächenflore. Die einzige floristische Übereinstimmung zwischen den Floren auf Gattungsebene beruht auf dem Vorkommen einiger weniger weit verbreiteter Gattungen (vor allem *Anacampseros*, *Conophytum*, *Crassula* aber auch *Bulbine*, *Othonna* und *Tylecodon*), welche im wesentlichen außerhalb der Quarzflächen vorkommen, aber offensichtlich mehrfach unabhängig in unterschiedlichen Phytochorien die Quarzflächen besiedelt haben.

Das Verbreitungsmuster der obligaten Quarzflächenflora spiegelt also grundsätzlich die phytogeographischen Muster der Flora des südlichen Afrika wider. Nur in der Knersvlakte, welche die größte Dichte an endemischen Quarzflächen-Taxa aufweist, trägt die Quarzflächenflora wesentlich zum lokalen Endemismus bei. Die geographische Lage der allgemeinen Diversitätszentren Knersvlakte und Richtersveld stimmen gut mit den vermuteten Eiszeitrefugien der Sukkulenterkaro-Taxa (MIDGLEY & al. 2001) überein. In Übereinstimmung mit den vermuteten Oszillationen der Biomgrenzen im Quartär wurde auch an anderer Stelle die Entstehung des Diversitätszentrums in der Kleinen Karoo durch wiederholte Invasionswellen verschiedener Taxa erklärt (HARTMANN 1994).

Das Riethuis-Wallekraal-Phytochorion welches mit keinem der allgemeinen Diversitätszentren übereinstimmt, kann als sekundäres Endemitenzentrum interpretiert werden. Dieses Zentrum könnte mit einer nacheiszeitlichen Kolonisation der Quarzflächen durch nordwärts migrierende Quarzflächentaxa aus der Knersvlakte erklärt werden.

Das Buschmannland-Warmbad-Phytochorion spiegelt keines der Endemiten- und Diversitätszentren der allgemeinen Flora wider und kann nicht mit Hilfe der paläoklimatischen Rekonstruktionen erklärt werden. Es wird daher vermutet, dass dieser Endemismus weitgehend auf die Quarzflächentaxa beschränkt ist und auf Anpassungen bestimmter Gruppen (*Titanopsis* und *Dracophilus*-Gruppe) an die räumlich isolierten und edaphisch besonderen Quarzflächenstandorte zurückzuführen ist.

Es kann demnach festgestellt werden, dass die vermutete Expansion der Sukkulenkaroo-Flora in der Nacheiszeit durch die rekonstruierte Geschichte der Quarzflächenflora unterstützt wird. Das Richtersveld und die Knersvlakte, die vermuteten eiszeitlichen Refugien (MIDGLEY & al. 2001) wurden als zwei Entstehungszentren der Quarzflächenflore identifiziert. Von dort aus konnten sich verschiedene Quarzflächen-Taxa nach Süden bzw. Norden ausbreiten. Die Mehrzahl der rezenten Endemiten des Riethuis-Wallekraal-Phytochorions stammt von Verwandtschaftsgruppen ab, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Knersvlakte haben. Auch die nahe Verwandtschaft zwischen dem Nördlichen Richtersveld- und dem Buschmannland-Warmbad-Phytochorion kann als Folge der eiszeitlichen/zwischeneiszeitlichen Grenzverschiebungen zwischen den verschiedenen Regenfallregimen interpretiert werden.

Schlussfolgerungen

Die Untersuchungen zur obligaten Quarzflächenflora haben gezeigt, dass mehrere nur entfernt verwandte Gruppen offensichtlich adaptive Radiation auf den Quarzflächen vollzogen haben. Eine vergleichende Analyse der Wuchsformenspektren der verschiedenen regionalen Quarzflächenflore (SCHMIEDEL 2002b) hat darüber hinaus deutlich gemacht, dass die Radiationen eine konvergente Evolution von Wuchsformen hervor gebracht hat. Das mehrfache Vorkommen von adaptiven Radiationen auf den Quarzflächen weist darauf hin, dass die Quarzflächen während einer erdgeschichtlichen Phase für eine (Wieder?)-Besiedlung durch neue Taxa offen waren. Sie eröffneten neue Habitate mit geringer Konkurrenz, wodurch eine Besiedlung und rasche Speziation innerhalb prä-adaptierter Taxa, möglicherweise Felsen besiedelnder Sukkulen (SCHMIEDEL 2002b), stattfanden. Die Rekonstruktion der paläoklimatischen Bedingungen an der südafrikanischen Küste und angrenzendem Inland (MIDGLEY & al. 2001) deutet darauf hin, dass die jüngste (Wieder?)Besiedlung der Quarzflächen eventuell erst nach der letzten Vereisung stattfand (d. h., vor ca. 15 000 Jahren). Dies würde bedeuten, dass einige der hochgradig spezialisierten Quarzflächentaxa, aber auch viele der sonstigen Sukkulenkaroo-Arten, möglicherweise einen sehr jungen Ursprung haben. Diese Hypothese wurde auch durch molekularphylogenetische Studien unterstützt (C. KLAK und J. THIEDE, pers. Mittlg.).

Die Radiation auf den Quarzflächen weist Ähnlichkeiten mit der explosiven Radiation der Buntbarsche in den ostafrikanischen Seen in der Nacheiszeit auf (vergl. z. B. MEYER 1993, MCCUNE 1997a, STURMBAUER 1998). In Analogie zu den schwankenden Wasserständen in den ostafrikanischen Seen, mögen in der Sukkulenkaroo Klimaoszillationen zeitweise Fragmentationen von Populationen bewirkt haben. Die dadurch bedingte genetische Isolation von einzelnen Populationen könnte darüber hinaus innerhalb der Mesembryanthema durch die für sie typischen kurzen Ausbreitungsdistanzen noch verstärkt worden sein (IHLENFELDT 1983, PAROLIN 2001). Genetische Isolation kann Artbildungsprozesse zur Folge haben.

Zusätzlich zu den Umweltverhältnissen können Faktoren wie gewisse Präadaptationen die zu sog. "key innovations" (deutsch: Schlüsselinnovationen) führen können, eine wichtige

Rolle bei der adaptiven Radiation einiger Arten spielen. Solche Schlüsselinnovationen ermöglichen einer Population, eine ökologische Nische zu besetzen, die anderen Taxa weitgehend unzugänglich ist. Eine solche Schlüsselinnovation, die möglicherweise die Besiedlung der Quarzflächen durch bestimmte Mesembryanthema beschleunigt hat, könnte die ontogenetische Abbreviation sein (neoteny, IHLENFELDT 1971b, 1994). Sie ermöglicht eine schnelle Anpassung an edaphisch aride Standorte durch Reduktion der Körpergröße. Diese Fähigkeit scheint besonders in den Mitrophyllinae ausgeprägt zu sein (IHLENFELDT 1971b), die durch sehr viele Gattungen in der obligaten Quarzflächenflora vertreten sind. Die explosive Diversifizierung innerhalb bestimmter taxonomischer Gruppen führte zu einer differenzierten Unterscheidung von Habitattypen und damit Koexistenz vieler nahverwandter Arten in ähnlichen Standorten, in lediglich wenigen Kilometer Entfernung. Die Quarzflächenflora scheint also ein handhabbares und übersichtliches und damit ideales Modellsystem für Untersuchungen zu bieten, die die Hypothese des jungen Ursprungs der Sukkulantenkaroo-Flora überprüfen möchten. Um die adaptive Radiation und ökologische Spezialisierung zu erfassen, sollten solche Studien auf molekulare Phylogenien und Phylogeographien auf Populationen- und Artniveau aufbauen. Standortökologische und physiologische Daten sollten mikroklimatische und edaphische Anpassungen berücksichtigen, die auf Populationsniveau differenziert sein können (A. ELLIS, pers. Mittlg.). Um die Mechanismen der annähernd sympatrischen Speziation zu untersuchen, sollten zukünftige Studien auch Phänologie, Pollinations- und Ausbreitungsbiologie sowie Keimlingsetablierung mit berücksichtigen. Solche Untersuchungen, die Einblick in die Prozesse und Zeitrahmen der jüngsten evolutionären Veränderungen in der Sukkulantenkaroo geben können, erlauben auch die Formulierung von Hypothesen zu der adaptiven Anpassungsfähigkeit der Sukkulantenkaroo-Flora im Zuge klimatischer Veränderungen in naher Zukunft.

Danksagung

Die Feldarbeit wurde ermöglicht durch die finanzielle Unterstützung der Cactus and Succulent Society of America (CSSA), des Deutschen Akademischen Austausch-Diensts (DAAD), der Deutschen Kakteen Gesellschaft e. V. (DKG), der International Organization for Succulent Plant Study (IOS), der Merensky Stipendien Stiftung sowie des Stifterverbandes für die Deutsche Wissenschaft. Den Naturschutzbehörden in Südafrika und Namibia sei ganz herzlich gedankt für die Sammel- und Forschungsgenehmigungen und ihre freundliche Kooperation. Viele Landnutzer gewährten großzügige Gastfreundschaft und ermöglichten die Durchführung der Forschung auf ihrer Farm. Viele meiner Kollegen halfen mit Identifizierungen von Arten und stellten Informationen zu Standortpräferenzen der Arten zur Verfügung. Hierfür bin ich vor allem Jo Beyers, Peter Bruyns, Pascale Chesselet, Heidrun Hartmann, Maïke Gerbault, Steven Hammer, Hans-Dieter Ihlenfeldt, Cornelia Klak, Ulrich Meve, Bertil Nordenstam, Mike Struck und Jan Vlok sehr dankbar.

Appendix 1: Check list of the taxa of the obligate quartz-field flora of southern Africa Anhang 1: Bestandsaufnahme der obligaten Quarzflächenflora des südlichen Afrika

Taxa	Family/Familie	Reference/Quelle	Distribution/ Verbreitung
<i>Strumaria villosa</i> Snijman	Amaryllidaceae	SNIJMAN 1992	Richtersveld North
<i>Tridentea herrei</i> (Nel) Leach	Asclepiadaceae	LEACH 1980	Richtersveld North
<i>Tridentea umdausensis</i> (Nel) Leach	Asclepiadaceae	LEACH 1980	Richtersveld North to Bushmanland-Wb
<i>Bulbine diphylla</i> Schltr. ex V. Poellnitz	Asphodelaceae	NORDENSTAM 1964B	Knersvlakte
<i>Bulbine haworthioides</i> B. Nordenstam	Asphodelaceae	NORDENSTAM 1964B	Knersvlakte
<i>Bulbine louwii</i> L. I. Hall	Asphodelaceae	HALL 1984	Knersvlakte
<i>Bulbine margarethae</i> L. I. Hall	Asphodelaceae	HALL 1984	Knersvlakte

<i>Bulbine quartzicola</i> G. Williamson	Asphodelaceae	WILLIAMSON 1996	Richtersveld North
<i>Bulbine truncata</i> G. Williamson	Asphodelaceae	WILLIAMSON 1996	Richtersveld North & South
<i>Bulbine wiesei</i> L. I. Hall	Asphodelaceae	HALL 1984	Knersvlakte
<i>Lasiopogon minutus</i> (B. Nordenstam) Hilliard & Burt	Asteraceae	HILLIARD 1983	Knersvlakte
<i>Leucoptera oppositifolia</i> B. Nordenstam	Asteraceae	NORDENSTAM 1976	Knersvlakte
<i>Leucoptera subcarcosa</i> B. Nordenstam	Asteraceae	NORDENSTAM 1976	Knersvlakte
<i>Oedera silicicola</i> (Bremer) Anderb. & Bremer	Asteraceae	NORDENSTAM 1968, ANDERBERG & BREMER 1991	Knersvlakte
<i>Othonna hallii</i> B. Nordenstam	Asteraceae	NORDENSTAM 1964a	Knersvlakte
<i>Othonna intermedia</i> Compton	Asteraceae	SCHMIEDEL, unpubl. data	Knersvlakte
<i>Othonna lepidocaulis</i> Schlechter	Asteraceae	ROWLEY 1970	Knersvlakte to Riethuis-Wallekraal
<i>Pentzia peduncularis</i> B. Nordenstam	Asteraceae	NORDENSTAM 1987a	Knersvlakte
<i>Senecio aloides</i> DC.	Asteraceae	BRUYNS, pers. comm.	Knersvlakte to southern Namibia
<i>Androcymbium cruciatum</i> U. Müller-Doblies & D. Müller-Doblies	Colchicaceae	MÜLLER-DOBLIES & MÜLLER-DOBLIES 1984	Richtersveld North
<i>Adromischus nanus</i> (N. E. Br.) V. Pöllnitz	Crassulaceae	PILBEAM 1999	Richtersveld North to Bushmanland-Wb
<i>Crassula alstonii</i> Marloth	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Richtersveld North & South
<i>Crassula barklyi</i> N. E. Brown	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Knersvlakte to Riethuis-Wallekraal
<i>Crassula columnaris</i> Thunb. subsp. <i>columnaris</i>	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Southwestern Cape
<i>Crassula columnaris</i> Thunb. subsp. <i>prolifera</i> Friedr.	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Bushmanland-Wb, N Richtersveld to Knersvlakte
<i>Crassula congesta</i> N. E. Brown subsp. <i>laticephala</i> (Schönl.) Tölken	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Little Karoo
<i>Crassula grisea</i> Schoenland	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Richtersveld South to Riethuis-Wallekraal
<i>Crassula mesembrianthemopsis</i> Dinter	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Bushmanland-Namib
<i>Crassula multiceps</i> Harv.	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Knersvlakte
<i>Crassula plegmatoides</i> Friedr.	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Richtersveld North
<i>Crassula susannae</i> Rauh & Friedr.	Crassulaceae	TÖLKEN 1977a	Riethuis-Wallekraal
<i>Tylecodon occultans</i> (Tölken) Tölken	Crassulaceae	TÖLKEN 1977b	Knersvlakte
<i>Tylecodon peculiaris</i> van Jaarsveld	Crassulaceae	VAN JAARVELD 1998	Knersvlakte
<i>Tylecodon pusillus</i> Bruyns	Crassulaceae	BRUYNS 1989	Richtersveld North
<i>Tylecodon pygmaeus</i> (W. f. Barker) Tölken	Crassulaceae	TÖLKEN 1977b	Knersvlakte
<i>Tylecodon sulphureus</i> (Tölken) Tölken	Crassulaceae	TÖLKEN 1977b	Bushmanland-Wambad
<i>Tylecodon tenuis</i> (Tölken) Bruyns	Crassulaceae	BRUYNS 1992	Knersvlakte
<i>Eriospermum titanopsoides</i> P. L. Perry	Eriospermaceae	PERRY 1984	Knersvlakte
<i>Pelargonium caroli-henrici</i> B. Nordenstam	Geraniaceae	NORDENSTAM 1987b	Knersvlakte
<i>Pelargonium quarcticola</i> Meve & E. M. Marais	Geraniaceae	MEVE & al. 2000	Knersvlakte
<i>Lachenalia patula</i> Jacq.	Hyacinthaceae	DUNCAN 1988	Knersvlakte
<i>Babiana lewisiana</i> B. Nordenstam	Iridaceae	NORDENSTAM 1970	Knersvlakte
<i>Babiana pilosa</i> G. J. Lewis	Iridaceae	LEWIS 1959	Knersvlakte
<i>Lapeirousia lewisiana</i> B. Nordenstam	Iridaceae	NORDENSTAM 1970	Knersvlakte
<i>Acrodon quarcicola</i> H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1996	Swellendam
<i>Argyroderma congregatum</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma crateriforme</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma delectii</i> C. A. Maass	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma framesii</i> L. Bolus subsp. <i>framesii</i>	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma framesii</i> L. Bolus subsp. <i>hallii</i> (L.	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte

Bolus) H. E. K. Hartmann

<i>Argyroderma patens</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma pearsonii</i> (N. E. Brown) Schwantes	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma ringens</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma subalbum</i> (N. E. Brown) N. E. Brown	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Argyroderma testiculare</i> (Aiton) N. E. Brown	Mesembryanthema	HARTMANN 1978	Knersvlakte
<i>Aspazoma amplexens</i> (L. Bolus) N. E. Brown	Mesembryanthema	SCHMIEDEL, unpubl. data	Richtersveld South to Riethuis-Wallekraal
<i>Cephalophyllum caespitosum</i> H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1988	Knersvlakte
<i>Cephalophyllum pulchellum</i> H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1988	Knersvlakte
<i>Cephalophyllum regale</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1988	Richtersveld North
<i>Cephalophyllum spissum</i> H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1988	Knersvlakte
<i>Cheiridopsis velox</i> S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993a	Richtersveld North
<i>Conophytum armianum</i> S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North
<i>Conophytum auriflorum</i> Tischer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North
<i>Conophytum blandum</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North
<i>Conophytum burgeri</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum calculus</i> (A. Berger) N. E. Brown subsp. <i>calculus</i>	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Knersvlakte
<i>Conophytum calculus</i> (A. Berger) N. E. Brown subsp. <i>vanzylii</i> (Lavis) S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum concavum</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Riethuis-Wallekraal
<i>Conophytum friedrichiae</i> (Dinter) Schwantes	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum hammeri</i> G. Williamson & Kennedy	Mesembryanthema	WILLIAMSON & KENNEDY 1997	Richtersveld North & South
<i>Conophytum irmae</i> S. H. Hammer & C. Barnhill	Mesembryanthema	HAMMER & BARNHILL 1997	Richtersveld North
<i>Conophytum lithopsoides</i> L. Bolus subsp. <i>koubergense</i> (L. Bolus) S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum lithopsoides</i> L. Bolus subsp. <i>lithopsoides</i>	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North to Bushmanland-Wb
<i>Conophytum marginatum</i> Lavis	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum maughanii</i> N. E. Brown subsp. <i>armeniaceum</i> S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North & South
<i>Conophytum maughanii</i> N. E. Brown subsp. <i>latum</i> (Tischer) S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North
<i>Conophytum maughanii</i> N. E. Brown subsp. <i>maughanii</i>	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North to Bushmanland-Wb
<i>Conophytum obscurum</i> N. E. Brown subsp. <i>vitreopapillum</i> (Rawe) S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Riethuis-Wallekraal
<i>Conophytum phoenicium</i> S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North
<i>Conophytum ratum</i> S. A. Hammer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum smorenskaduense</i> de Boer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Bushmanland-Warmbad
<i>Conophytum subfenestratum</i> Schwantes	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Knersvlakte
<i>Conophytum violaciflorum</i> Schick & Tischer	Mesembryanthema	HAMMER 1993b	Richtersveld North & South
<i>Dactyloopsis digitata</i> (Aiton) N. E. Br. subsp. <i>digitata</i>	Mesembryanthema	GERBAULET 1997	Knersvlakte
<i>Dactyloopsis digitata</i> (Aiton) N. E. Br. subsp. <i>littlewoodii</i> L. Bolus	Mesembryanthema	GERBAULET 1997	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon brevifolium</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon grandiflorum</i> Ihlenfeldt	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte

<i>Dicrocaulon humile</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon longifolium</i> nom. prov.	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon microstigma</i> (L. Bolus) Ihlenfeldt	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon nanum</i> nom. prov.	Mesembryanthema	SCHMIEDEL, unpubl. data	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon neglectum</i> nom. prov.	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon nodosum</i> (A. Berger) N. E. Brown	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon prostratum</i> nom. prov.	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon pseudonodosum</i> nom. prov.	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Knersvlakte
<i>Dicrocaulon ramulosum</i> (L. Bolus) Ihlenfeldt	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Riethuis-Wallekraal
<i>Dicrocaulon spissum</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Riethuis-Wallekraal
<i>Dinteranthus microspermus</i> (Dinter & Derenb.) Schwantes subsp. <i>microspermus</i>	Mesembryanthema	SAUER 1979	Bushmanland-Warmbad
<i>Dinteranthus microspermus</i> subsp. <i>puberulus</i> (N. E. Brown) N. Sauer	Mesembryanthema	SAUER 1979	Bushmanland-Warmbad
<i>Dinteranthus pole-evansii</i> (N. E. Brown) Schwantes	Mesembryanthema	SAUER 1979	Bushmanland-Warmbad
<i>Dinteranthus vanzylii</i> (L. Bolus) Schwantes	Mesembryanthema	SAUER 1979	Bushmanland-Warmbad
<i>Dinteranthus wilmotianus</i> L. Bolus subsp. <i>impunctatus</i> N. Sauer	Mesembryanthema	SAUER 1979	Bushmanland-Warmbad
<i>Dinteranthus wilmotianus</i> L. Bolus subsp. <i>wilmotianus</i>	Mesembryanthema	SAUER 1979	Bushmanland-Warmbad
<i>Diplosoma luckhoffii</i> (L. Bolus) Schwantes ex Ihlenfeldt	Mesembryanthema	IHLENFELDT 1988	Knersvlakte
<i>Diplosoma retroversum</i> (Kensit) Schwantes	Mesembryanthema	IHLENFELDT 1988	Verlorenvley, West Coast
<i>Gibbaeum album</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Little Karoo
<i>Gibbaeum cryptopodium</i> (Kensit) L. Bolus	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Little Karoo
<i>Gibbaeum dispar</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Little Karoo
<i>Gibbaeum esterhuyseniae</i> L. Bolus	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Swellendam
<i>Gibbaeum haagei</i> Schwantes	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Swellendam
<i>Gibbaeum heathii</i> (N. E. Brown) L. Bolus	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Little Karoo
<i>Gibbaeum hortenseae</i> (N. E. Br.) Thiede & Klak	Mesembryanthema	HALL 1956, THIEDE & KLAK in GOLDBLATT & MANNING 2000	Little Karoo
<i>Gibbaeum petrense</i> (N. E. Brown) Tischer	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Little Karoo
<i>Gibbaeum pubescens</i> (Haw.) N. E. Brown	Mesembryanthema	NEL 1953, GLEN 1974	Little Karoo
<i>Glottiphyllum oligocarpum</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN & GÖLLING 1993	Eastern Cape
<i>Glottiphyllum peersii</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN & GÖLLING 1993	Eastern Cape
<i>Ihlenfeldtia excavata</i> (L. Bolus) H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1992	Richtersveld North to Bushmanland-Wb
<i>Ihlenfeldtia vanzylii</i> (L. Bolus) H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1992	Bushmanland-Warmbad
<i>Jacobsenia hallii</i> L. Bolus	Mesembryanthema	IHLENFELDT 1997	Knersvlakte
<i>Jacobsenia vaginata</i> (L. Bolus) Ihlenfeldt	Mesembryanthema	IHLENFELDT 1997	Riethuis-Wallekraal to Richtersveld South
<i>Lapidaria margaretae</i> (Schwantes) Dinter & Schwantes	Mesembryanthema	BROWN 1928	Bushmanland-Warmbad
<i>Lithops divergens</i> L. Bolus var. <i>divergens</i>	Mesembryanthema	COLE 1988, HAMMER 1999	Knersvlakte
<i>Lithops helmutii</i> L. Bolus	Mesembryanthema	COLE 1988, HAMMER 1999	Richtersveld North & South

<i>Lithops herrei</i> L. Bolus	Mesembryanthema	COLE 1988, HAMMER 1999	Richtersveld North
<i>Lithops meyeri</i> L. Bolus	Mesembryanthema	COLE 1988, HAMMER 1999	Richtersveld North
<i>Lithops olivacea</i> L. Bolus	Mesembryanthema	COLE 1988, HAMMER 1999	Bushmanland-Warmbad
<i>Meyerophytum globosum</i> Ihlenfeldt	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Riethuis-Wallekraal
<i>Meyerophytum meyeri</i> (Schwantes) Schwantes	Mesembryanthema	IHLENFELDT, pers. comm.	Richtersveld South to Riethuis-Wallekraal
<i>Mitrophyllum grande</i> N. E. Brown	Mesembryanthema	POPPENDIECK 1976	Richtersveld North
<i>Mitrophyllum mitratum</i> (Marloth) Schwantes	Mesembryanthema	POPPENDIECK 1976	Richtersveld North & South
<i>Monilaria chrysoleuca</i> (Schlechter) Schwantes	Mesembryanthema	IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973	Knersvlakte
<i>Monilaria moniliformis</i> (Thunb.) Ihlenfeldt & Jörg.	Mesembryanthema	IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973	Knersvlakte
<i>Monilaria obconica</i> Ihlenfeldt & Jörg.	Mesembryanthema	IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973	Richtersveld North & South
<i>Monilaria pisiformis</i> (Haw.) Schwantes	Mesembryanthema	IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973	Knersvlakte
<i>Monilaria scutata</i> subsp. <i>obovata</i> Ihlenfeldt & Jörg.	Mesembryanthema	IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973	Richtersveld South to Riethuis-Wallekraal
<i>Monilaria scutata</i> (L. Bolus) Schwantes subsp. <i>scutata</i>	Mesembryanthema	IHLENFELDT & JÖRGENSEN 1973	Riethuis-Wallekraal
<i>Nelia meyeri</i> Schwantes	Mesembryanthema	HAMMER, pers. comm.	Richtersveld North & South
<i>Octopoma connatum</i> (L. Bolus) L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1998	Richtersveld North
<i>Odontophorus angustifolius</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1976	Richtersveld North
<i>Odontophorus nanus</i> L. Bolus	Mesembryanthema	HARTMANN 1976	Richtersveld North
<i>Oophytum nanum</i> (Schlechter) L. Bolus	Mesembryanthema	IHLENFELDT 1978	Knersvlakte
<i>Oophytum oviforme</i> (N. E. Brown) N. E. Brown	Mesembryanthema	IHLENFELDT 1978	Knersvlakte
<i>Phyllobolus abbreviatus</i> (L. Bolus) Gerbaulet	Mesembryanthema	GERBAULET 1997	Knersvlakte
<i>Phyllobolus herbertii</i> (N. E. Brown) Gerbaulet	Mesembryanthema	GERBAULET 1997	Knersvlakte
<i>Phyllobolus prasinus</i> (L. Bolus) Gerbaulet	Mesembryanthema	GERBAULET 1997	Richtersveld North, South to Riethuis- Wallekraal
<i>Phyllobolus tenuiflorus</i> (Jacq.) Gerbaulet	Mesembryanthema	GERBAULET 1997	Knersvlakte
<i>Pleiospilos nelii</i> Schwantes	Mesembryanthema	HARTMANN & LIEDE 1986	Eastern Cape
<i>Polymita steenbokensis</i> H. E. K. Hartmann	Mesembryanthema	HARTMANN 1996	Richtersveld North & South
<i>Schlechteranthus hallii</i> L. Bolus	Mesembryanthema	KLAK, pers. comm.	Richtersveld North
<i>Schlechteranthus maximiliani</i> Schwantes	Mesembryanthema	KLAK, pers. comm.	Richtersveld North & South
<i>Schwantesia borchersii</i> L. Bolus	Mesembryanthema	ZIMMERMANN 1995	Bushmanland-Warmbad
<i>Anacampseros herreana</i> V. Poellnitz	Portulacaceae	GERBAULET 1992a	Richtersveld North
<i>Anacampseros papyracea</i> E. Fenzel subsp. <i>papyracea</i>	Portulacaceae	GERBAULET 1992a	Little Karoo to Great Karoo
<i>Anacampseros papyracea</i> E. subsp. <i>namaensis</i> Gerbaulet	Portulacaceae	GERBAULET 1992a	Richtersveld North to Bushmanland-Wb
<i>Anacampseros recurvata</i> Schoenland	Portulacaceae	GERBAULET 1992a	Richtersveld North & South
<i>Zygophyllum teretifolium</i> Schlechter	Zygophyllaceae	SCHMIEDEL, unpubl. data	Knersvlakte

References/Literatur:

- ANONYMOUS (1998): *Gibbaeum* threatened. – Sabonet News #: 24-25.
 BROWN, N. E. (1928): *Mesembryanthemum* and some new genera separated from it. – Gard.
 Chron. 84: 472-492.

- BRUYNS, P. V. (1989): Three new species of *Tylecodon* (Crassulaceae) from the western Cape. – S. African J. Bot. **55**: 332-336.
- BRUYNS, P. (1992): New taxa from the arid regions of southern Africa. – S. African J. Bot. **58**: 50-55.
- COLE, D. T. (1988): Lithops. Flowering stones. Randburg: Acorn Books.
- DUNCAN, G. D. (1988): The *Lachenalia* Handbook. – Pretoria: National Botanic Gardens.
- GERBAULET, M. (1992a): Die Gattung *Anacampseros* L. (Portulacaceae). I. Untersuchungen zur Systematik. – Bot. Jahrb. Syst. **113**: 477-564.
- GERBAULET, M. (1992b): Die Gattung *Anacampseros* L. (Portulacaceae) II. Untersuchungen zur Biogeographie. – Bot. Jahrb. Syst. **113**: 565-576.
- GERBAULET, M. (1997): Revision of the genus *Phyllobolus* N. E. Br. (Aizoaceae). – Bot. Jahrb. Syst. **119**: 145-211.
- GLEN, H. F. (1974): A revision of the Gibbaeinae (Mesembryanthemaceae). – Master thesis, University of Cape Town.
- GOLDBLATT, P. & MANNING, J. (2000): Cape Plants. A conspectus of the Cape Flora of South Africa. – Pretoria & St. Louis: National Botanical Institute & Missouri Botanical Garden.
- HALL, H. (1956): *Muiria hortenseae* N. E. Br. and its neighbours. – Cact. Succ. J. Gr. Brit.: **11**: 41-42.
- HALL, L. I. (1984): Three new species of *Bulbine* (Liliaceae) from the Vanrhynsdorp district, Cape Province. – S. African J. Bot. **3**: 356-358.
- HAMMER, S. A. (1993b): The genus *Conophytum*. A conograph. – Pretoria: Succulent Plant Publications.
- HAMMER, S. A. (1999): *Lithops* - Treasures of the veld (Observations on the genus *Lithops* N. E. Br.). Norwich: British Cactus and Succulent Society.
- HAMMER, S. A. (ed.) (2002): Dumpling and his wife. New views of *Conophytum* N. E. Br. – London: East Anglia Engraving.
- HAMMER, S. A. & BARNHILL, C. (1997): Odes part two: Descriptions of new Mesembryanthema. – Bradleya **15**: 42-47.
- HARTMANN, H. E. K. (1973): Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Gattung *Argyroderma* N. E. Br. (Mesembryanthemaceae Fenzl.). – Dissertation, Universität Hamburg.
- HARTMANN, H. E. K. (1976): Monographie der Gattung *Odontophorus* N. E. Br. (Mesembryanthemaceae Fenzl). Monographien der Subtribus Leipoldtiinae Sch. I. – Bot. Jahrb. Syst. **97**: 161-225.
- HARTMANN, H. E. K. (1978): Monographie der Gattung *Argyroderma* N. E. Br. (Mesembryanthemaceae Fenzl). – Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg **15**: 121-235.
- HARTMANN, H. E. K. (1988): Monographien der Subtribus Leipoldtiinae VIII. Monographie der Gattung *Cephalophyllum* (Mesembryanthemaceae). – Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg **22**: 93-187.
- HARTMANN, H. E. K. (1991): Mesembryanthema. – Contr. Bolus Herb. **13**: 75-157.
- HARTMANN, H. E. K. (1992): *Ihlenfeldtia*, a new genus in Mesembryanthema (Aizoaceae). – Bot. Jahrb. Syst. **114**: 29-50.
- HARTMANN, H. E. K. (1994): On the phytogeography and evolution of Mesembryanthema (Aizoaceae). – In: In: SEYANI, J. H. & CHIKUNI, A. C. (eds.), Proc. 13th Plen. Meet. AETFAT 1990, Zomba, Malawi, **2**: 1165-1180.
- HARTMANN, H. E. K. (1996): Miscellaneous taxonomic notes on Aizoaceae. – Bradleya **14**: 29-56.
- HARTMANN, H. E. K. (1998): New combinations in Ruschioideae, based on studies in *Ruschia* (Aizoaceae). – Bradleya **16**: 44-91.

- HARTMANN, H. E. K. & GÖLLING, H. (1993): A monograph of the genus *Glottiphyllum* (Mesembryanthema, Aizoaceae). – *Bradleya* **11**: 1-49.
- HARTMANN, H. E. K. & LIEDE, S. (1986): Bemerkungen zu Verbreitung und Ökologie von *Pleiospilos* Schwantes s. str. und *Tanquana* H. E. K. Hartmann & Liede (Mesembryanthemaceae). – *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* **21**: 117-125.
- HENNEKENS, S. M. (1996): Turbo(Veg). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. – Wageningen: IBN-DLO.
- HILLIARD, O. M. (1983): Inuleae, Asteraceae. – Pretoria: Botanical Research Institute.
- HILTON-TAYLOR, C. (1994): Western Cape Domain (Succulent Karoo). Republic of South Africa and Namibia. – In: DAVIS, S. D., HEYWOOD, V. H. & HAMILTON, A. C. (eds), Centres of plant diversity. A guide and strategy for their conservation: 204-224. **##Ort##**: WWF for Nature & IUCN.
- HILTON-TAYLOR, C. (1996a): Patterns and characteristics of the flora of the Succulent Karoo Biome, southern Africa. – In: VAN DER MAESEN, L. J. G. et. al. **### alle Autoren auflisten###**, The biodiversity of African plants: 58-72. The Hague: Kluwer Academic Publishers
- HILTON-TAYLOR, C. (1996b): Red data list of southern African plants. – *Strelitzia* **4**: 1-117.
- IHLENFELDT, H.-D. (1971a): Über ontogenetische Abbreviationen und Zeitkorrelationsänderungen und ihre Bedeutung für Morphologie und Systematik. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **84**: 91-107.
- IHLENFELDT, H.-D. (1971b): Zur Morphologie und Taxonomie der Mitrophyllinae Schwantes. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **84**: 655-660.
- IHLENFELDT, H.-D. (1978): Morphologie und Taxonomie der Gattung *Oophytum* N. E. Br. (Mesembryanthemaceae). – *Bot. Jahrb. Syst.* **99**: 303-328.
- IHLENFELDT, H.-D. (1988): Morphologie und Taxonomie der Gattungen *Diplosoma* Schwantes und *Maughaniella* L. Bolus (Mesembryanthemaceae). – *Beitr. Biol. Pflanzen* **63**: 375-401.
- IHLENFELDT, H.-D. (1994): Diversification in an arid world: The Mesembryanthemaceae. – *Annual Rev. Ecol. Syst.* **25**: 521-546.
- IHLENFELDT, H.-D., 1983: Dispersal of Mesembryanthemaceae in arid habitats. – In: KUBITZKI, K. (ed.), Dispersal and distribution. – Sonderbd. Verh. Naturwiss. Vereins Hamburg **7**: 381-390.
- IHLENFELDT, H.-D. (1997): The systematic position of the genus *Drosanthemopsis* Rauschert and a revision of the genus *Jacobsenia* L. Bolus & Schwantes (Mesembryanthemaceae). – *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* **27**: 109-126.
- IHLENFELDT, H.-D. & JÖRGENSEN, S. (1973): Morphologie und Taxonomie der Gattung *Monilaria* (Schwantes) Schwantes s. str. – *Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg* **13**: 49-94.
- JAARVELD, E. J. VAN (1998): *Tylecodon peculiaris* (Crassulaceae), a new species from the Northern Knersvlakte region (Western Cape). – *Aloe* **35**: 10-11.
- JÜRGENS, N. (1986): Untersuchungen zur Ökologie sukkulenter Pflanzen des südlichen Afrika. – *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* **21**: 139-365.
- JÜRGENS, N. (1991): A new approach to the Namib Region. – *Vegetatio* **97**: 21-38.
- JÜRGENS, N. (1992): Vegetation der Namib. Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung, Phytogeographie und Florengeschichte einer afrikanischen Trockengebietsflora. – Habilitationsschrift. Universität Hamburg.
- JÜRGENS, N. (1995): Contributions to the phytogeography of *Crassula*. In: T'HART, H. & EGGLI, U. (eds.), Evolution and systematics of the Crassulaceae: 136-150. Leiden: Backhuys Publishers.
- JÜRGENS, N. (1997): Floristic biodiversity and history of African arid regions. – *Biodiversity & Conservation* **6**: 495-514.

- LEACH, L. C. (1980): A review on *Tridentea* Haw. (Asclepiadaceae). – *Excelsa* **##**: 1-69.
- LE ROUX, A. & BOUCHER, C. (1993) : Flora of Namaqualand. – Unpubl. manuscript.
- LEWIS, G. J. (1959): The genus *Babiana*. – *J. South. African. Bot. Suppl. Vol. (3)*: 139-146.
- MCCUNE, A. R. (1997): How fast is speciation? Molecular, geological, and phylogenetic evidence from adaptive radiation of fishes. – In: GIVNISH, T. J. & SYTSMA, K. J. (eds.), *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MEVE, U., SCHMIEDEL, U. & MARAIS, E. M. (2000): *Pelargonium quarciticola* (Geraniaceae), a new species from the Knersvlakte. – *S. African J. Bot.* **66**: 96-98.
- MEYER, A. (1993): Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African Cichlid fishes. – *Trends Ecol. Evol.* **8**: 279-284.
- MILTON, S. J., YEATON, R. I., DEAN, W. R. J. & VLOK, J. H. J. (1997): Succulent karoo. – In: Cowling, R. M., Richardson, D. M. & Pierce, S. M. (eds.), *Vegetation of Southern Africa*: 131-166. Cambridge University Press, Cambridge.
- MÜLLER-DOBLIES, U. & MÜLLER-DOBLIES, D. (1984): Zur Kenntnis der Gattung *Androcymbium* (Colchicaceae) im südlichen Afrika: Zwei Synonyma und fünf neue Arten. – *Willdenowia* **14**: 279-189.
- NEL, C. G. (1953): The *Gibbaeum* Handbook. A genus of highly succulent plants, native to South Africa. – London: Blandford Press.
- NORDENSTAM, B. (1964a): New combinations in the Calenduleae. – *Comp. Newsl.* **25**: 46-49.
- NORDENSTAM, B. (1964b): Studies in South African Liliaceae. II. Two small species of Bulbine. – *Bot. Not.* **117**: 183-187.
- NORDENSTAM, B. (1969): Phytogeography of the genus *Euryops* (Compositae). A contribution to the phytogeography of southern Africa. *Opera Bot.* **23**: 1-77.
- NORDENSTAM, B. (1970): Notes on South African Iridaceae: *Lapeirousia* and *Babiana*. – *Bot. Not.* **123**: ##-##.
- NORDENSTAM, B. (1976): Re-classification of *Chrysanthemum* L. in South Africa. – *Bot. Not.* **129**: 137-165.
- NORDENSTAM, B. (1986): The genus *Relhania* (Compositae). – *Opera Bot.* **40**: 56-59.
- NORDENSTAM, B. (1987a): A new species of *Pentzia* (Compositae-Anthemideae) from the western Cape Province. – *Bot. Jahrb. Syst.* **108**: 195-199.
- NORDENSTAM, B. (1987b): *Pelargonium caroli-henrici* (Geraniaceae), a new species from the Western Cape Province. – *Pl. Syst. Evol.* **155**: 333-337.
- PAROLIN, P. (2001): Seed expulsion in fruits of *Mesembryanthema* (Aizoaceae). – *Flora* **196**: 313-322.
- PERRY, P. (1984): Ten new species of *Eriospermum* Jacquin (Liliaceae) from the western Cape. – *J. South. African Bot.* **50**: 503-534.
- PILBEAM, J., RODGERSON, C. & TRIBBLE, D. (1999): *Adromischus*. Holbury (GB): Cirio Publ.
- POPPENDIECK, H.-H. (1976): Untersuchungen zur Morphologie und Taxonomie der Gattung *Mitrophyllum* Schwantes s. lat. – *Bot. Jahrb. Syst.* **97**: 339-413.
- ROWLEY, G. D. (1970): Succulent Compositae. – *Cact. Succ. J. Great Brit.* **25**: 79.
- SAUER, N. (1979): *Dinteranthus* - Additional notes. – *Aloe* **17**: 95-102.
- SAUER, N. (1980): *Dinteranthus* - Additional notes – *Aloe* **18**: 17-20.
- SCHMIEDEL, U. (1994) : Standortökologische und strukturelle Untersuchungen zur Vegetation der Quarzflächen in der Knersvlakte (Südafrika). – Examensarbeit, Universität Hamburg.
- SCHMIEDEL, U. (1997): Sukkulente Spezialisten auf Quarz. Ein weltweit einzigartiger Standort und seine Bedeutung für die Artenvielfalt in den Trockengebieten des südliche Afrikas. – *Kakt. and. Sukk.* **48**: 217-225.
- SCHMIEDEL, U. (2001): Succulent specialists from southern African quartz fields. Tracing the ecology of a fascinating flora. – *Cact. Succ. J. (US)* **73**: 170-175.

- SCHMIEDEL, U. (2002a): *Conophytum* and the southern African quartz fields. – In: HAMMER, S. A. (ed.), *Dumpling and his wife. New views of Conophytum* N. E. Br. London: East Anglia.
- SCHMIEDEL, U. (2002b): The quartz fields of southern Africa. Flora, phytogeography, vegetation, and habitat ecology. – PhD Dissertation, Universität Köln.
- SCHMIEDEL, U. & JÜRGENS, N. (1999): Community structure on unusual habitat island: quartz-fields in the Succulent Karoo, South Africa. – *Pl. Ecol.* **142**: 57-69.
- SCHMIEDEL, U. & JÜRGENS, N. (2002): Untersuchungen zur Steuerung der Lebensformzusammensetzung der Quarzflächen-Vegetation im ariden südlichen Afrika. – *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* **14**: 45-58.
- SCHMIEDEL, U. & JÜRGENS, N. (2003): Habitat ecology of southern African quartz fields: studies on the thermal properties near the ground. – *Pl. Ecol.* **##**: in press.
- SMITH, G. F., CHESSELET, P., VAN JAARVELD, E. J., HARTMANN, H. E. K., HAMMER, S. A., VAN WYK, B. -E., BURGOYNE, P., KLAK, C. & Krzweil, H. (1998): *Mesembs of the world*: 1-405. Pretoria: Briza Publications.
- SNIJMAN, D. (1992): Notes on the Strumariinae (Amaryllidaceae-Amaryllideae). Six new taxa in *Strumaria* and *Hessea* from the central and northwestern Cape, South Africa, and southern Namibia. – *Bothalia* **22**: 1-11.
- SÖRENSEN, T. (1948): A method for establishing groups of equal magnitudes in plant sociology based on similarity of species content. – *Kongel. Danske Vidensk. Selskab* **23**: 1-34.
- STOCK, W. D., ALLSOPP, N., VAN DER HEYDEN, F. & WITKOWSKI, E. T. F. (1997): Plant form and function. – In: COWLING, R. M., RICHARDSON, D. M. & PIERCE, S. M. (eds.), *Vegetation of Southern Africa*: 376-396. Cambridge University Press, Cambridge.
- STURMBAUER, C. (1998): Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptive radiation. – *J. Fish Biol.* **53(A)**: 18-36.
- TER BRAAK, C. J. F. & SMILAUER, P. (1998): *Canoco reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination (version 4)*. – Wageningen: Centre for Biometry Wageningen.
- TÖLKEN, H. R. (1977a): A revision of the genus *Crassula* in Southern Africa. *Contr. Bolus Herb.* **8**: 1-595.
- TÖLKEN, H. R. (1977b): New taxa and new combination in the genus *Cotyledon*. – *Bothalia* **12**: 191-194.
- WEATHER BUREAU (1988): *Climate of South Africa. Climate statistics up to 1984*. – Pretoria: Department of Environment Affairs.
- WERGER, M. J. A. (1978): Biogeographical division of southern Africa. – In: WERGER, M. J. A. (ed.), *Biogeography and ecology of Southern Africa*: 147-170. The Hague: W. Junk.
- WILLIAMSON, G. (1996): New *Bulbine* species (Asphodelaceae) from the northwestern Cape. – *Haseltonia* **4**: 13-23.
- WILLIAMSON, G. & KENNEDY, H. C. (1997): A new *Conophytum* from the north-east Richtersveld. – *Cact. Succ. J. (US)* **69**: 205-208.
- ZIMMERMAN, N. F. (1996): The genus *Schwantesia* Dinter. – *Cact. Succ. J. (US)* **68**: 257-266.
- ZIMMERMAN, N. F. & HARTMANN, H. E. K. (1995): Studies in *Schwantesia*. The rediscovery of *S. borchersdii*. – *Cact. Succ. J. (US)* **67**: 162-165.