©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 1, 15–45. Göttingen.

Ökologie und Geographie der oberen Waldgrenze

– Friedrich-Karl Holtmeier –

Öffentlicher Abendvortrag anläßlich der Verleihung des Reinhold-Tüxen-Preises an Herrn Prof. Dr. Erich Oberdorfer

1. Einleitung

Es ist für mich eine große Freude, heute und hier im Anschluß an die Verleihung des Reinhold-Tüxen-Preises an Herrn PROF. OBERDORFER diesen Vortrag halten zu dürfen, um so mehr als sich auch ERICH OBERDORFER bei seinen pflanzensoziologischen Pionierarbeiten in Chile und auch auf den Kanarischen Inseln mit der Waldgrenze befaßt hat.

Die obere Waldgrenze – sie wird auch als alpine Waldgrenze bezeichnet – ist ohne jeden Zweifel die auffälligste Höhengrenze der Vegetation und bildet eine einschneidende Grenze im Wandel der ökologischen Bedingungen mit zunehmender Meereshöhe. Keiner anderen Vegetationshöhengrenze kommt in dieser Hinsicht eine vergleichbare Bedeutung zu. Zudem handelt es sich um eine Vegetationsgrenze, die sich weltweit, d.h. überall dort, wo Gebirge hoch genug aus bewaldeten Gebieten aufragen, gut verfolgen läßt und somit eo ipso zur geographischen und ökologischen Differenzierung herausfordert.

Ich werde den Schwerpunkt auf die Waldgrenze in den Gebirgen der Nordhalbkugel legen, da ich dort auf eigene Feldforschung zurückgreifen kann. Nur in Neuseeland habe ich bislang die obere Waldgrenze der Südhemisphäre kennengelernt.

2. Allgemeine Grundzüge

2.1 Floristische Aspekte

Bei der oberen Waldgrenze handelt es sich um eine Wärmemangelgrenze, d.h. um eine durch die kurze und oft auch noch ungünstige Vegetationszeit bedingte Waldgrenze. Diese Wärmemangelgrenze des Waldes gibt es in Gebirgen aller Kontinente, mit Ausnahme der Antarktis. Die oberen Waldgrenzen in den Gebirgen der Nordhalbkugel sind aber floristisch viel enger miteinander verwandt als die auf der südlichen Erdhälfte. Sie werden im wesentlichen von Koniferen der Gattung *Pinus, Picea, Abies* und *Larix* gebildet, lokal auch von baumförmigen *Juniperus*-Arten (z.B. *Juniperus thurifera* im Großen Atlas von Marokko, *J. semiglobosa* und *J. turkestanica* im Nordwest-Himalaya), von *Tsuga (Tsuga mertensiana* in Nordamerika) und *Chamaecyparis (Chamaecyparis nootkatensis* in Nordamerika). Darüber hinaus sind an der oberen Waldgrenze zweikeimblättrige Baumarten weit verbreitet. Fast alle sind laubwerfend. So finden wir zum Beispiel Vertreter der Gattung *Betula* sowohl an der polaren Waldgrenze in Fennoskandien als auch an der oberen Waldgrenze einiger Hochgebirge Eurasiens, u.a. im Westkaukasus, in Nordasien von Kamtchatka bis Japan und im Himalaya. Die Gattung *Fagus* kommt an der Waldgrenze in den Randketten der Alpen, in den westlichen Vogesen, in den westlichen Pyrenäen und im Kantabrischen Gebirge, im Apennin und im Pontischen Gebirge Nordostanatoliens sowie im Kaukasus vor (vgl. TROLL 1973). *Rhododendron* – in den Alpen mit zwei Straucharten vertreten – bildet im feuchten Südosthimalaya mit baumförmigen Arten die obere Waldgrenze.

Ganz anders sieht es auf der Südhalbkugel aus. Afrika, Australien und Neuseeland sind von den großen zusammenhängenden Hochgebirgssystemen der übrigen Welt gut 3000 km entfernt. Ein Austausch boreal-arktischer und tropisch-subantarktischer Florenelemente war nur über die mittelamerikanische Landbrücke hinweg und im südostasiatisch-australischen Raum möglich. Die isolierte Lage der Hochgebirge auf der Südhalbkugel, die hoch genug sind, um

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

über die Waldgrenze aufzuragen, hat zu einer im Vergleich zu den außertropischen Gebirgen viel größeren Artenvielfalt geführt. Das kann hier nur schlaglichtartig beleuchtet werden.

In Neuguinea z.B. kommen an der oberen Waldgrenze allein 13 Baumarten aus mindestens fünf verschiedenen Gattungen vor, darunter *Podocarpus, Quintinia, Rhododendron, Vaccinium, Rapanea, Olearia* u.a. (WARDLE 1974, HOPE 1976). In Australien wird die obere Waldgrenze von *Eukalyptus niphophila* gebildet, in Tasmanien von *Eukalyptus coccifera,* von der laubwerfenden *Nothofagus gunnii* und von der Taxodiacee *Athrotaxis* sowie von den strauchförmigen Koniferen *Microcachrys, Phaerosphera* und *Diselma* (WARDLE 1974, 1980). In Neuseeland sind es die immergrünen Nothofagusarten *N.solandri* und *N.menziesii* oder auch – z.T. in ihrer Verbreitung abhängig von der regionalen postnacheiszeitlichen Vegetationsentwicklung – *Podocarpus* und *Dacrydium* (Podocarpaceae), *Hoheria* (Malvaceae), *Senecio* und *Olearia* (Compositae), *Dracophyllum* und *Acheria* (Espacridaceae) sowie *Hebe* (Scrophulariaceae). Sie bilden geschlossene Dickichte (subalpine shrub), die die Höhengrenze der hochstämmigen Waldbestände noch um 100–300 m übersteigen (WARDLE 1974), etwa vergleichbar dem Legföhrengürtel in den Alpen oder der Hohen Tatra.

In Afrika steigen *Erica arborea* und *Philippia* 3500–4000 m hoch. Darüber bilden Riesensenecionen zwischen 4000 und 4300 m (4700 m) waldähnliche Bestände. Sie sind das altweltliche Gegenstück zu den Espeletienbeständen der äquatorialen Anden. Es ist eine Definitionsfrage, ob man diese stammbildenden Compositen als „Bäume" bezeichnen will (s. HERMES 1955).

Auf den aus dem Hochland von Mexiko aufragenden Vulkanen ist *Pinus hartwegii* die waldgrenzbildende Baumart. Zwischen Mexiko und der nordargentinischen Provinz Tucuman bildet überall dort, wo die Rosacee *Polylepis* nicht vorkommt, *Alnus jorullensis* die Waldgrenze. Die Gattung *Polylepis* ist in Südamerika endemisch. Sie umfaßt mindestens 15 Arten. Ihr Areal ist lückenhaft und reicht von den venezolanischen Anden bis nach Cordoba in Argentinien (BAUMANN 1988). Einige dieser Arten treten in kleinen Ständen oberhalb des geschlossenen Bergwaldes bis in Höhen von um 5000 m auf (5200 m, BAUMANN 1988, ELLENBERG mdl.). Südlich 36° S wird die obere Waldgrenze dann von laubwerfenden Nothofagusarten (*Nothofagus pumilio*, lokal auch *N. antarctica)* gebildet. Den Waldgrenzgebieten der Nordhemisphäre klimaökologisch bis zu einem gewissen Grade vergleichbar sind – mit vielen Vorbehalten (vgl. z.B. SCHWEINFURTH 1966) – nur das südliche Südamerika und die Südinsel Neuseelands.

2.2 Waldgrenztypen

Trotz der regionalen und lokalen Vielfalt der Waldgrenze lassen sich drei physiognomische Haupttypen herausstellen. So endet der Wald zum Teil in linienhaft scharfer Front (Photo 1). Vielfach wird die Ansicht vertreten, diese Physiognomie sei typisch für eine vom Menschen unbeeinflußte klimatische Waldgrenze (SCHARFETTER 1938, ELLENBERG 1963, 1966, 1978, SCHIECHTL 1967, NÄGELI 1969, MAYER 1970, KÖSTLER und MAYER 1970, KRAL 1973) während Übergangssäume zumeist Ergebnis anthropogener Eingriffe oder edaphischer Ungunst seien. Letzteres wird zum Beispiel für die Alpen und auch andere vergleichbar lange und dicht besiedelte Hochgebirge angenommen. Ob der Wald dort aber seine klimatische Höhengrenze als geschlossener Bestand erreichen würde, ist kaum mit Sicherheit nachzuweisen – jedenfalls nicht durch Hinweise auf linienhaft scharfe klimatische Waldgrenzen in einigen vom Menschen nicht oder kaum beeinflußten Gebirgen (vgl. u.a. ELLENBERG 1978). Solche Analogieschlüsse sollten aber gerade bei einem so heterogenen Phänomen wie der Waldgrenze vermieden werden. Sie verschleiern eher, als daß sie offene Fragen klären helfen. Sie lassen sich dann auch leicht widerlegen durch Beobachtungen in anderen ebenfalls (weitgehend) unberührten Gebirgsregionen, in denen infolge der aktuellen Standortbedingungen, der Ökologie der jeweiligen Waldgrenzbaumarten sowie der „Standortgeschichte" (Klimaoszillationen, Klimaschwankungen, Waldbrand, zyklische Massenvermehrungen von den Baumwuchs schädigenden Insekten u.a.m.) die klimatische Waldgrenze als ein mehr oder weniger breiter Übergangssaum (Ökoton) in Erscheinung tritt – wie zum Beispiel in vielen Gebieten der Rocky Mountains und anderer Hochgebirge im Westen Nordamerikas oder auch im nördlichen Nordeuropa und Kanada (Photo 2, s. auch HOLTMEIER 1985).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 1: Scharfe, von *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* gebildete Waldgrenze in der Craigieburnrange (Neuseeland, Südinsel) bei ca. 1350 m. Darüber Tussock-Höhengrasland und vereinzelte *Podocarpus nivalis*-Büsche.
Photo: Holtmeier 24.11.1979

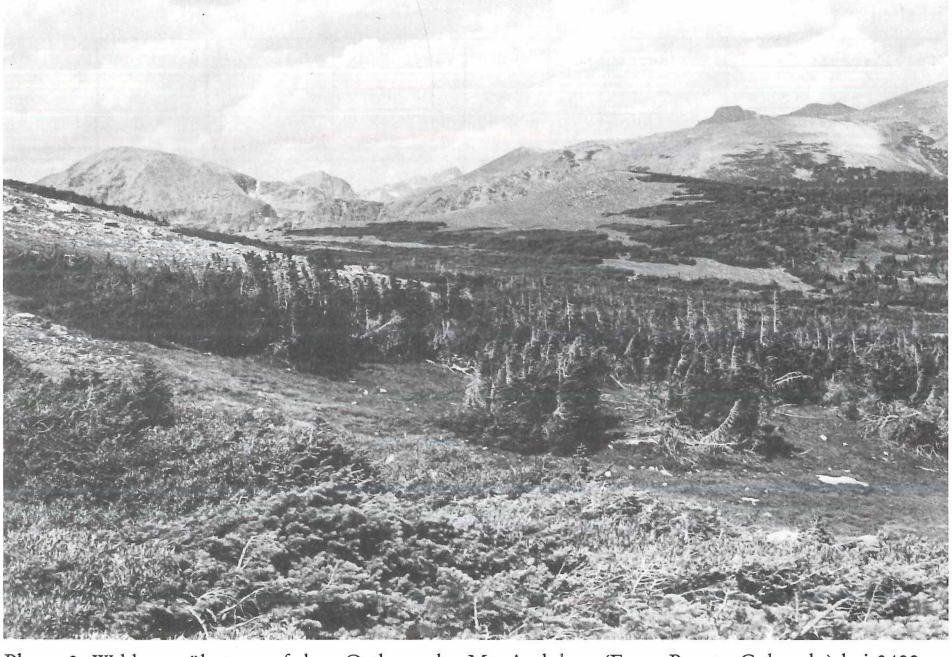


Photo 2: Waldgrenzökoton auf dem Osthang des Mt. Audubon (Front Range, Colorado) bei 3400 m. Der Waldgrenzsaum wird hier von *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa* gebildet.
Photo: Holtmeier 10.8.1977

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

In diesen Übergangssäumen vollzieht sich mit Annäherung an die Höhengrenze des Baumwuchses eine zunehmende Auflockerung des Waldes in meist scharf umrissene Baumgruppen und einzelne Bäume, bis schließlich mit den obersten, meist krüppelwüchsigen Exemplaren der weiter unten bestandesbildenden Baumarten die obere Grenze des Ökotons erreicht ist. Ursache der fortschreitenden Auflockerung können ungünstige edaphische Bedingungen sein. Meist ist es jedoch ein Komplex sich wechselseitig beeinflussender Faktoren. Dazu gehören zum Beispiel die geländeklimatischen Verhältnisse, im wesentlichen abhängig von der Wirkung der Reliefgestalt auf die gerichteten Klimaelemente Strahlung und Wind. Damit verbindet sich eine Reihe von Folgewirkungen auf die Schneedeckenhöhe und -dauer, die Länge der Vegetationszeit, die Verteilung und den Gang der Bodentemperaturen und der Bodenfeuchte usw. Durch die Wirkung der Baumgruppen auf ihren Standort und dessen unmittelbares Umfeld können die primär durch die Reliefgestaltung gesteuerten geländeklimatischen Verhältnisse entscheidend überprägt werden (s. Seite 37ff.).

Ergebnis ist ein zum Teil sehr kleinflächiges Mosaik von für den Baumwuchs relativ günstigen Standorten und solchen, an denen er selbst auf lange Sicht nicht aufzukommen vermag. Eine Beurteilung der Bedingungen ist schwierig, weil sie im zeitlichen Ablauf der Waldentwicklung u.U. eine unterschiedliche Bedeutung besitzen. So ist ein Standort mit guten Keimungsbedingungen (z.B. ausreichend Feuchtigkeit bis weit in den Sommer hinein) nicht unbedingt auch für das Wachstum der Sämlinge günstig. Umgekehrt kann ein warmer Standort mit guten Wachstumsbedingungen in manchen Jahren für die Keimung einfach zu trocken sein (vgl. dazu Tab. 1). All diese Bedingungen sind zudem nicht konstant, sondern verändern sich im Laufe der Zeit. Bei ausreichender Berücksichtigung der Wechselwirkungen zwischen Baumwuchs, Standort und dessen unmittelbarem Umfelde sowie der Überlagerung dieser Bedingungen durch die Auswirkungen von Klimaoszillationen oder gar Klimaschwankungen scheint mir die Existenz natürlicher Waldgrenzökotone sogar leichter erklärbar als die klimatisch bedingter linienhaft scharfer Waldgrenzen.

Tabelle 1: Verjüngungsintensität, Verbreitung, Wachstum und Wuchsform in verschiedenen Pflanzengesellschaften.

"Gesellschaft"*)	Standortcharakteristik	Verjüngung	Verbreitung	Wachstum	Wuchsform
Carex nigricans	lange Schneedeckendauer Vegetationszeit unter 3 Monaten	sehr gering	vereinzelt	sehr langsam	krüppelwüchsig
Phyllodoce empetriformis Vaccinium deliciosum	mäßig steile Hänge feuchte bis gut drainierte Böden 3-4 Monate schneefrei	hoch	überall	langsam	krüppelwüchsig
Valeriana sitchensis Veratrum viride	steile frische Hänge Lawinenzüge	mäßig	vereinzelt oder kleine Gruppen	mäßig	aufrecht
Festuca viridula	warm-trocken starker Einfluß von Taschenratten (Thomomys sp.)	gering	vereinzelt oder kleine Gruppen	mäßig	aufrecht

nach HENDERSON 1973 (in FRANKLIN und DYRNESS 1973), Standortcharakteristik und Artbezeichnung vom Verfasser hinzufügt
*) nach den dominierenden Arten

Unter dem dritten Typ fasse ich die Waldgrenzen zusammen, bei denen über dem hochstämmigen Wald noch eine von einer anderen Holzart gebildete „Krummholzstufe" folgt, die dann schließlich an die alpine Vegetation grenzt. Solche Waldgrenzen finden sich zum Beispiel verbreitet in den Kalkalpen oder auch in der Hohen Tatra (vgl. Photo 3), wo *Pinus mugo* über dem subalpinen Fichtenwald einen mehr oder weniger breiten Krummholzgürtel bildet. In Lawi-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

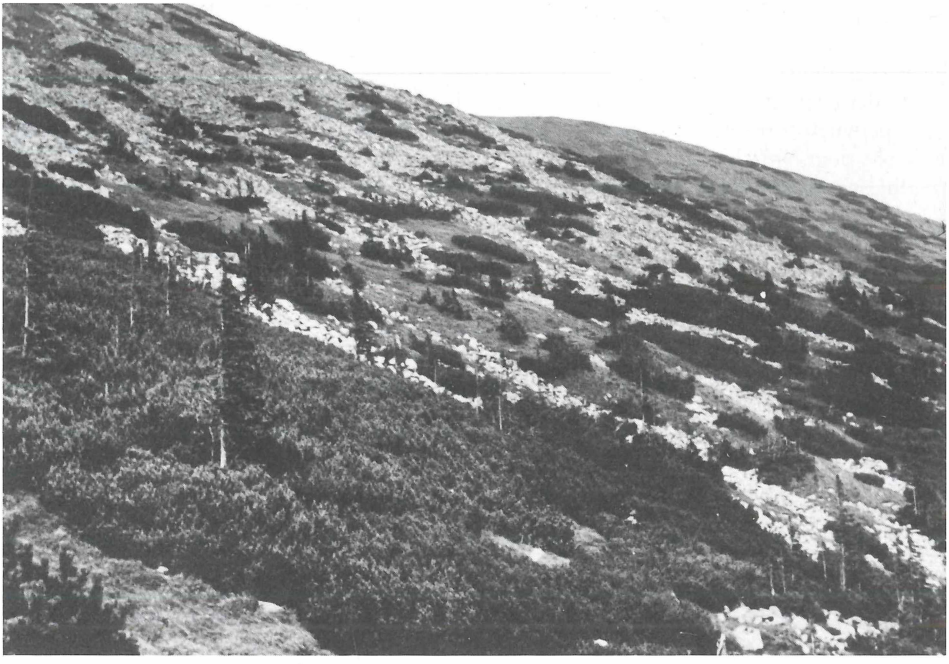


Photo 3: Von einzelnen, meist fahnenförmigen hochstämmigen Fichten *(Picea abies)* durchsetzter Legföhrengürtel *(Pinus mugo)* oberhalb des geschlossenen Fichtenwaldes in der Hohen Tatra bei Stary Smokovec. Photo: Holtmeier, August 1970

Photo 4: Legföhren *(Pinus mugo)* in einem Lawinenzug auf der Südflanke der Mieminger Gruppe (Tirol). Die gegen Lawinen relativ widerstandsfähigen Legföhren ersetzen an diesem Standort den hochstämmigen Nadelwald. Photo: Holtmeier, August 1970

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

nenzügen und auf Blockschutthalden dringt *Pinus mugo* von oben her in den subalpinen Fichtenwald vor (Photo 4). Ähnliches gilbt auch für die Verbreitung der Grünerle in den Zentralalpen (vgl. Photo 14).

In der englischsprachigen Literatur ist es üblich geworden, auch die klimatisch bedingten Krüppelwuchsformen, die insbesonders die oberen exponierten Bereiche der Waldgrenzökotone physiognomisch prägen (vgl. Photo 9–12, 22) als „Krummholz" zu bezeichnen. Wichtige ökologische Unterschiede werden dadurch allerdings verwischt (s. dazu HOLTMEIER 1981 b).

Photo 5: Über 1000-jährige Grannenkiefern *(Pinus aristata)* an der oberen Waldgrenze am Mt. Evans (Colorado). Die Bäume sind 4–6 m hoch.
Photo: Holtmeier 24.7.1977

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 6: Frosttrocknisschäden an einer jungen Kiefer *(Pinus sylvestris)* in Lappland.
Photo: Holtmeier 7.8.1976

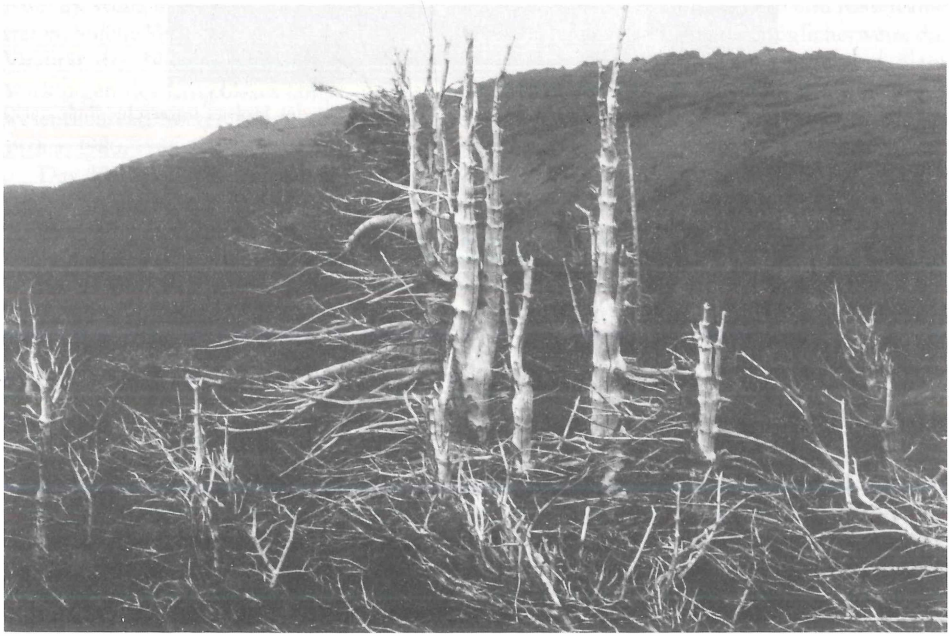


Photo 7: Eisgebläsewirkung (Wind aus Westen, rechts) an einer Fichtengruppe *(Picea engelmannii)* an der oberen Waldgrenze auf Trail Ridge (Rocky Mountain National Park) bei 3440 m.
Photo: Holtmeier 22.7.1987

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

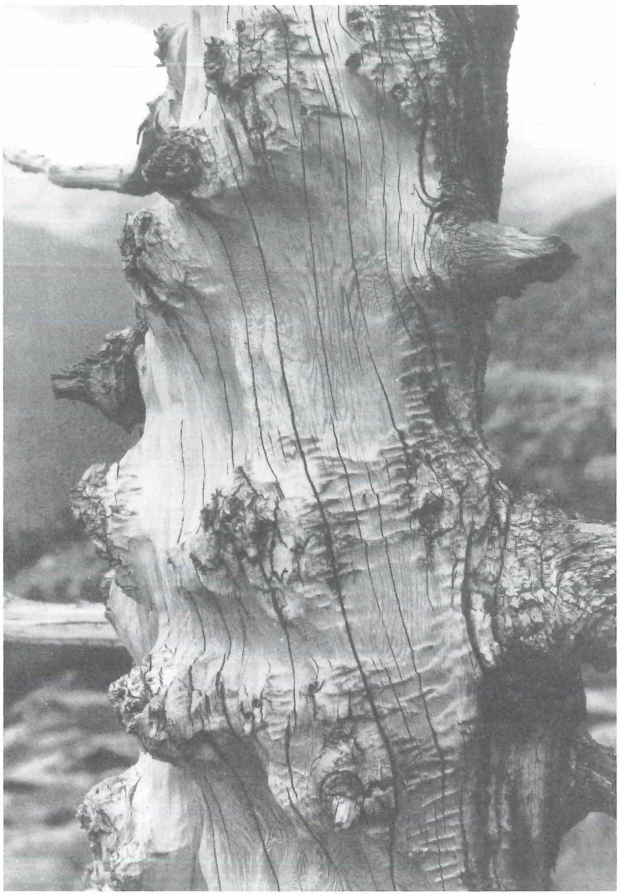


Photo 8: Detailaufnahme zu Photo 7. Deutlich ist die je nach Härte des Holzes unterschiedlich starke Korrasion durch das Eisgebläse zu erkennen (Windrichtung W, links).
Photo: Holtmeier 22.7.1987

3. Höhenlage der Waldgrenze, Ursachen

3.1 Klimatische Faktoren

Der großräumige Verlauf der oberen Waldgrenze spiegelt deutlich ihre Abhängigkeit von den thermischen Verhältnissen wider. Ihre größte Höhenlage erreicht sie in den strahlungsreichen subtropischen Hochgebirgen. Von dort sinkt sie gegen die höheren Breiten, aber auch gegen den Äquator hin ab. Ebenso läßt sich ein Absinken der Waldgrenze von Gebirgen mit kontinental getöntem Klima zu maritim geprägten Gebirgen hin feststellen sowie von den großen Massenerhebungszentren zu den Gebirgen geringer mittlerer Höhe. Die höhengrenzhebende Wirkung großer Massenerhebung beruht zu einem großen Teil auf einer Kontinentalisierung des Klimas (Abb. 1). Sie ist zurückzuführen auf große Strahlungsmengen (hochgelegene Heizfläche), relativ geringe Niederschläge (Binnenlage) und daher verminderten Energieverbrauch durch Verdunstung und Ablation, starke Bodenerwärmung und Abgabe großer Mengen fühlbarer Wärme an die Luft. Infolgedessen ist die Vegetationszeit in kontinentalen Gebirgen nicht nur wärmer, sondern auch länger als in maritim geprägten. Das kommt u.a. auch in der Länge der Schneedeckendauer zum Ausdruck. In 2000 m Höhe beträgt sie zum Beispiel in den stark advektiv beeinflußten Nordalpen rund 280 Tage, in den Zentralalpen aber nur 200 Tage (REICHEL 1931, TURNER 1961).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Der Wärmemangel wirkt teils direkt (z.B. niedrige Temperaturen während der Vegetationszeit, kurze Vegetationsperiode, Frost), teils ist er in anderen Standortfaktoren impliziert (Wind, Schneedeckendauer, Bodenfeuchte, mikrobielle Aktivität u.a.). Im Waldgrenzbereich ist die Zeit für eine ausreichende Stoffproduktion nicht nur sehr kurz, sondern die Photosynthese wird durch ungünstige Witterungsverhältnisse auch immer wieder beeinträchtigt. Das kann soweit gehen, daß die Stoffbilanz zeitweise negativ wird (vgl. SCHULZE et al. 1967, UNGERSON u. SCHERDIN 1968). Sehr langsames Wachstum und oftmals unvollständige Entwicklung (Ausreifung) der neugebildeten Nadeln und Triebe sind die unmittelbaren Folgen. Der geringe Zuwachs – insbesonders der Längenzuwachs – kommt in den gedrungenen Baumgestalten sichtbar zum Ausdruck (vgl. Photo 5). Unausgereifte Nadeln und Jahrestriebe erliegen zum Teil schon den ersten scharfen Frösten im Spätsommer und Herbst, oder sie trocknen während des Winters aus (Photo 6). Die gefährlichste Zeit ist dabei der Spätwinter, wenn sich die Nadeln und Triebe bei dann schon wieder starker Einstrahlung einige Grade über die Lufttemperatur erwärmen und ein entsprechendes Dampfdruckgefälle zur umgebenden Luft entsteht. Dann können unausgereifte Nadeln durch ihre nur dünne Kutikula mehr Wasser verlieren als aus der Pflanze selbst und dem (meist gefrorenen) Boden nachgeliefert werden kann (TRANQUILLINI 1979, dort umfassende Dokumentation der Literatur).

Die Austrocknung mangelhaft ausgereifter Nadeln kann durch starke Winde beschleunigt werden, auch wenn das Dampfdruckgefälle zwischen Nadeloberfläche und umgebender Luft wegen der Abkühlung der Nadeln im Wind wesentlich niedriger ist als bei Windstille. Bei hohen Windgeschwindigkeiten wird aber die den Nadeln unmittelbar anliegende hauchdünne Grenzschicht zerstört, die mit Wasserdampf angereicherte Luft weggeführt und durch relativ trockene ersetzt. Voll entwickelte Nadeln sind dagegen aufgrund ihres sehr hohen Transpirationswiderstandes (bei geschlossenen Stomata) sehr austrocknungsresistent und erleiden kaum letale Schäden (MARCHAND 1987, MARCHAND u. CHABOT 1978), es sei denn, sie sind durch Eisgebläse (Photo 7 und 8) oder auch durch das Aneinanderschlagen der Zweige im Wind mechanisch verletzt worden. Vor allem die Abrasion der kutikulären Wachsschicht durch das Eisgebläse setzt den Transpirationswiderstand deutlich herab (s. HADLEY und SMITH 1986, Abb. 2). Völlig ungehindert kann der Wasserdampf zudem aus den Bruchstellen und Rissen austreten. Solche Verletzungen erleichtern auch das Eindringen von Pilzen, die möglicherweise die Vitalität der Nadeln herabsetzen. In den vergleichsweise „windstillen" Alpen sind diese Wirkungen des Eisgebläses längst nicht so spektakulär und verbreitet wie in windklimatisch wesentlich extremeren Hochgebirgen, z.B. in den Rocky Mountains (vgl. dazu HOLTMEIER 1978 a, 1980, 1981 a, 1984).

Das dürfte auch der Grund dafür sein, daß dem Eisgebläse in den Alpen als Standortfaktor keine entscheidende Wirkung zugeschrieben wird (vgl. TURNER 1968 b, HOLZER 1959, TRANQUILLINI 1979). Gerade an diesem Beispiel zeigt sich wieder einmal, daß bei der Übertragbarkeit lokal gewonnener Erkenntnisse auf andere Gebirge größte Vorsicht angebracht ist.

In der einschlägigen Literatur wird vorwiegend der Einfluß des Windes während des Winters diskutiert, während die Windwirkung während der Wachstumszeit unberücksichtigt bleibt. Dabei vermag der Wind gerade dann durch die Erniedrigung der Temperatur (Lufttemperatur, Nadeltemperatur, Bodenoberflächentemperatur) den Baumwuchs nachhaltig zu beeinflussen, insbesonders, wenn eine bestimmte Windrichtung vorherrscht (vgl. HOLTMEIER 1978, 1980, 1984, HADLEY & SMITH 1986). So weisen im oberen Waldgrenzökoton der Colorado Front Range, aber auch anderer Gebirgsketten der Rocky Mountains, die Bäume auf ihrer Luvseite durchgehend kürzere Triebe und Nadeln auf als auf ihrer Leeseite (HOLTMEIER 1980, DAHMS 1984, vgl. auch Abb. 2, 3). Außerdem sind die luvseitigen Nadeln häufig unvollständig entwickelt. Solche Nadeln sind für Winterschäden prädisponiert (HOLTMEIER 1980, WARDLE 1981, HADLEY u. SMITH 1986).

Die Wirkung der Winde kommt daher vor allem in der Asymmetrie der Wuchsformen im Waldgrenzbereich deutlich zum Ausdruck. Das Spektrum reicht dabei von noch aufrechten, aber bereits fahnenförmigen Bäumen, bei denen der untere, im Winter durch die Schneedecke geschützte Bereich „normal" (=symmetrisch) ausgebildet ist bis zu keil- und mattenförmigen Exemplaren an extrem windexponierten und selbst im Hochwinter oft schneefrei geblasenen Standorten (Photo 9–11, 22).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

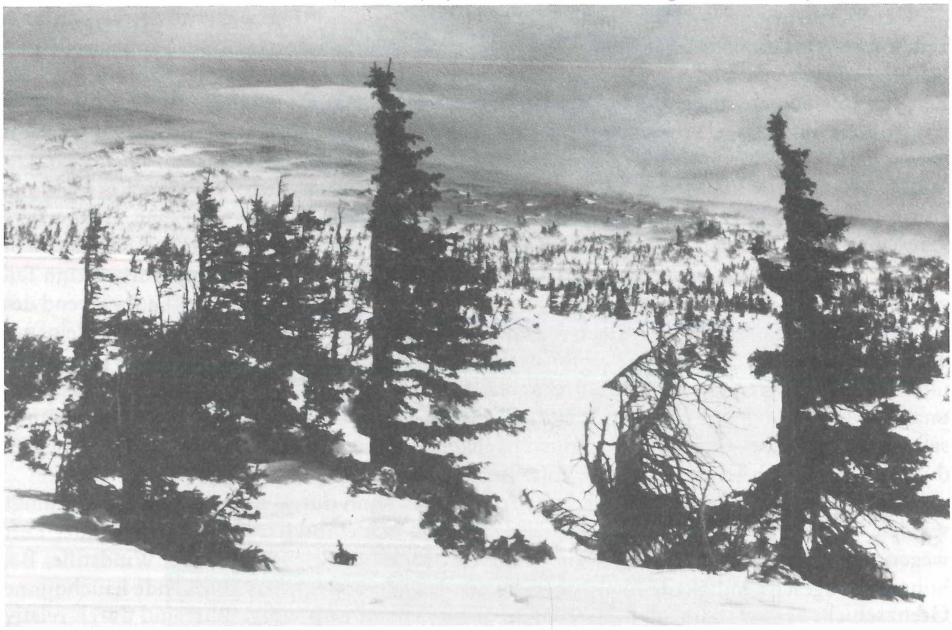


Photo 9: Fahnenförmige Fichten *(Picea engelmannii)* und Tannen *(Abies lasiocarpa)* im Waldgrenzökoton auf dem Niwot Ridge (Front Range, Colorado) bei 3420 m.
Photo: Holtmeier 7.4.1989

Photo 10: Keilförmige *Abies lasiocarpa* an der Waldgrenze am Mt. Rainier (Washington) bei Frozen Lake in 2065 m Höhe. Die durch Frost, Frosttrocknis und Eisgebläse geschädigten luvseitigen Triebe bieten den leewärtigen Schutz.
Photo: Holtmeier 4.8.1985

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

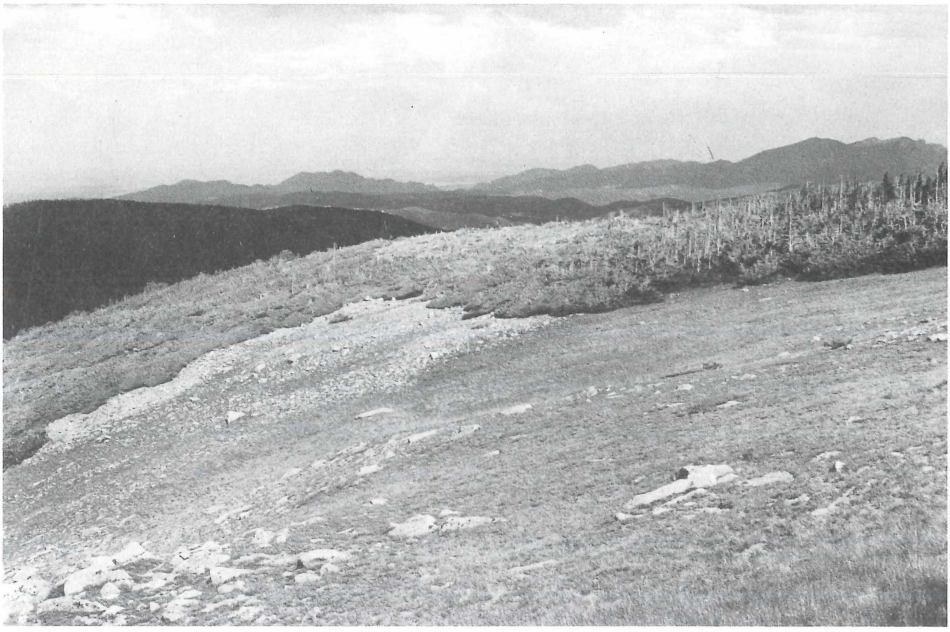


Photo 11: Mattenförmige *Abies lasiocarpa* und *Picea engelmannii* (linke Bildhälfte) auf einem den NW-Winden voll exponierten Hang an der Waldgrenze in der Front Range (Colorado) bei ca. 3400 m. Im weniger windausgesetzten Bereich (rechte Bildhälfte) können die Bäume auch Hochstämme ausbilden.
Photo: Holtmeier 7.8.1977

Photo 12: „Migrating Tree" *(Picea engelmannii)* im oberen Waldgrenzökoton auf dem Niwot Ridge (Front Range, Colorado) bei 3477 m. Während die Luvseite im Laufe der Jahrhunderte nach und nach abstirbt breitet sich der Baum im Windschutz der abgestorbenen Teile durch Ablegerbildung leewärts aus.
Photo: Holtmeier 30.7.1977

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

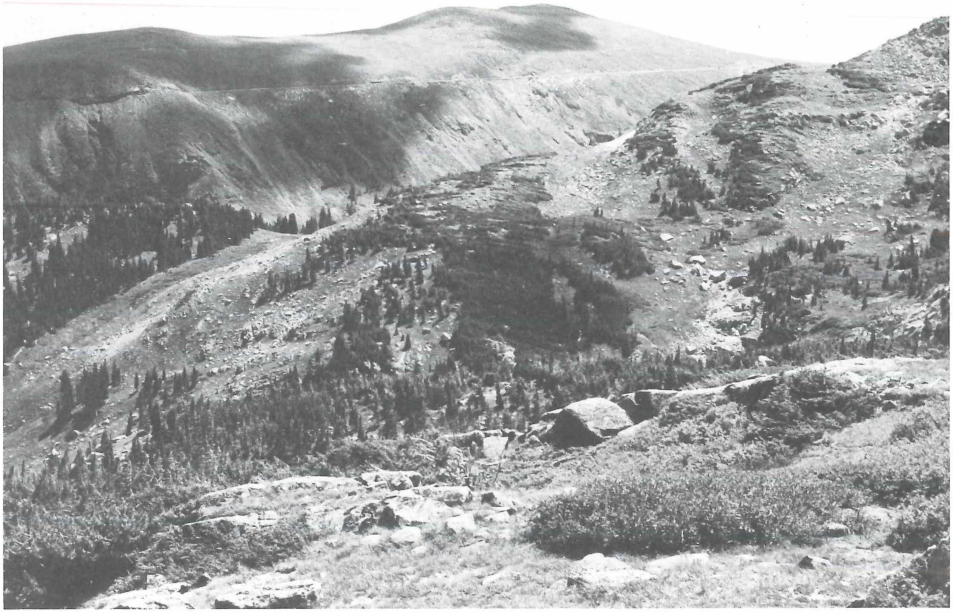


Photo 13: In der Verbreitung der Bäume – insbesondere der von heckenartigen Fichten *(Picea engelmannii)* und Tannen *(Abies lasiocarpa)* gebildeten Bestände – auf dem nordexponierten Hang des Woodland Mountain (Front Range, Colorado) zeichnet sich deutlich der Einfluß der Geländegestalt auf die Schneeumlagerung durch den Wind und die Schneedeckendauer ab. In den quer zur Hauptwindrichtung (West) verlaufenden Hangmulden und rinnenartigen Vertiefungen sammelt sich im Laufe des Winters derart viel Schnee an, daß dort die Vegetationszeit für den Baumwuchs zu kurz ist. Auf den windausgesetzten Geländewellen und -rippen dauert die Vegetationsperiode dagegen wesentlich länger, doch sind die Wintereinflüsse dort so stark, daß sich nur die niedrigen parallel zur Hauptwindrichtung streichenden „Hecken" haben entwickeln können.
Photo: Holtmeier 7.8.1977

Tabelle 2: Hohlkornanteil und Keimfähigkeit von *Picea engelmannii*- Samen.

	Subalpine Stufe 3350 - 3500m	Hochmontane Stufe 3150 - 3350m
Endosperm und Embryo fehlen	60,3%	52,9%
Endosperm vorhanden, Embryo fehlt	32,7%	18,3%
Nekrosen, Embryo nicht lebensfähig	6,6%	4,8%
Keimfähigkeit	0,4%	24,0%

nach DAHMS (1984)

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 14: Grünerlen *(Alnus viridis)* in einem Lawinenzug am Birgitzköpfel in der Axamer Lizum (Tirol) in ca. 1800 m Höhe.
Photo: Holtmeier 22.4.1981

Photo 15: Durch Ablegerbildung entstandene Bauminseln *(Abies lasiocarpa, Chamaecyparis nootkatensis)* im Waldgrenzökoton auf dem Südosthang des Mt. Angeles (1967 m) in den Olympic Mountains (Washington).
Photo: Holtmeier 5.8.1985

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 16: Abgetragene durch Ablegerbildung entstandene Baumgruppe *(Abies lasiocarpa)* im Waldgrenzökoton auf der südexponierten Flanke des Niwot Ridge (Front Range, Colorado) bei 3420 m. Deutlich sind die Verbindungen zwischen den einzelnen Klongliedern zu erkennen. Charakteristisch sind die Schwellungsstücke nach dem Bewurzelungspunkt der Ableger.
Photo: Holtmeier 5.8.1987

Photo 17: Dickschnäbeliger Tannenhäher *(Nucifraga caryocatactes caryocatactes)* an einem Winterfütterungsplatz im Oberengadin.
Photo: Heinrich

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 18: Clark's Nutcracker *(Nucifraga columbiana)* auf Trail Ridge (Rocky Mountain National Park).
Photo: Holtmeier, August 1974

Photo 19: Aus Vorratslagern des Tannenhähers hervorgegangene Arvenverjüngung *(Pinus cembra)* im ehemaligen Alpweidegebiet von Spuonda Rosatsch (Oberengadin) bei 2270 m.
Photo: Holtmeier 23.9.1968

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Je variabler eine Baumart hinsichtlich ihrer Wuchsform ist, um so eher ist sie in der Lage, auch solche Extremstandorte zu besiedeln. Besonders „plastisch" sind in dieser Hinsicht Vertreter der Gattungen *Picea*, *Abies* und *Larix*. Von Vorteil ist dabei auch deren Fähigkeit zur Ausbreitung durch Ablegerbildung (Proventiv- und Adventivwurzeln, s. HOLTMEIER 1986 a, STIMM 1987). An den windausgesetzten und schneearmen Standorten erfolgt die Ausbreitung dann in leewärtige Richtung, und es entstehen im Laufe der Jahrhunderte die keilförmigen Wuchsformen oder auch regelrechte Hecken (HOLTMEIER 1980, 1981 a, 1982, 1987 b). Dabei bieten die luvseitigen Teile der Bäume und Ablegergruppen den leewärtigen zunehmend Schutz vor den Windeinwirkungen. Zum Teil „wandern" diese Baumgruppen sogar mit dem Wind, indem sie auf ihrer dem Wind zugewandten Seite nach und nach absterben, während auf ihrer Leeseite immer wieder neue Ableger emporkommen (Photo 12, 13).

Genießen Keimlinge und junge Bäume unter der winterlichen Schneedecke auch einen guten Schutz vor den klimatischen Einflüssen, so kann an Standorten mit hoher Schneeakkumulation, z.B. in Mulden oder auf den Leeseiten von Geländewellen, die entsprechend lange Schneedeckendauer die Wachstumszeit derart einschränken, daß dort kein Baumwuchs mehr aufzukommen vermag (Photo 13). Immergrüne Nadelhölzer werden an lange schneebedeckten Standorten zudem häufig von parasitischen Pilzen befallen, die die Nadeln vernichten.

An schneereichen Standorten schädigen Schneekriechen und -gleiten sowie das Setzen der Schneedecke die Bäume mechanisch. Bruchstellen, Risse und Abschürfungen bieten wiederum Angriffsmöglichkeiten für Pilze und Schadinsekten.

In den winterkalten Hochgebirgen haben Lawinen den Waldgürtel vielfach in zahllose Waldstreifen, Baumreihen und -inseln aufgelöst. Nur widerstandsfähigere Krummhölzer (in den Alpen z.B. Latschen *(Pinus mugo)*, Grünerlen *(Alnus viridis)* vermögen sich auf die Dauer in den Lawinenzügen anzusiedeln (Photo 4 und 14).

Die von Wind- und Strahlungsexposition der Standorte abhängige Verteilung, Höhe und Dauer der winterlichen Schneedecke mit allen ihren Folgewirkungen prägen die Standortbedingungen an der oberen Waldgrenze in den außertropischen, winterkalten Hochgebirgen. Darin liegt ein wesentlicher Unterschied zur ökologischen Situation der oberen Waldgrenze in den tropischen Gebirgen – von den außerdem völlig anderen Strahlungs-, Temperatur- und Niederschlagsverhältnissen einmal abgesehen. Auch Lawinen kommen dort im Waldgrenzbereich nicht vor. Aus diesen Gründen sollte man davon absehen, auch die obere klimatische Waldgrenze in den tropischen Gebirgen als „alpine Waldgrenze" zu bezeichnen, wie es immer noch geschieht, denn mit dem Adjektiv „alpin" verbinden sich ja gerade Vorstellungen von Verhältnissen, wie sie für die Alpen und andere außertropische winterkalte Hochgebirge typisch sind (vgl. dazu TROLL 1959, 1961, HOLTMEIER 1965).

Am unverfänglichsten und terminologisch sauber wäre es, die Höhengrenze des Waldes in allen Klima- und Vegetationszonen als „obere Waldgrenze" zu bezeichnen. Eine weitergehende Differenzierung läßt sich durch Zusätze wie „klimatisch", „anthropogen" oder „orographisch" vornehmen.

3.2 Natürliche Verjüngung

Eine unmittelbare Folge des Wärmemangels ist die spärliche Verjüngung durch Sämlinge. Zwar produzieren die Bäume im Waldgrenzbereich Samen – nicht selten sogar in auffällig großen Mengen – doch sind die Samen größtenteils taub oder unvollständig entwickelt. Ihre Keimfähigkeit ist daher sehr gering (Tab. 2). Aber auch ein vom Blütenansatz bis zur vollständigen Ausreifung der Samen verlaufener Reproduktionsprozeß (ca. 5 Jahre) bedeutet noch keine Verjüngung, denn nur wenige der keimfähigen Samen gelangen auch tatsächlich in ein geeignetes Keimbeet. So fallen zum Beispiel für die Keimung und auch hinsichtlich des Überlebens der Sämlinge alle Geländepartien aus, in denen der Winterschnee zu lange liegen bleibt (bis in den Sommer hinein sehr niedrige Bodentemperaturen, zu kurze Vegetationszeit, parasitische Schneepilze). Aber auch voll strahlungsexponierte windgeschützte Standorte sind oft ungünstig, da sie nach der Schneeschmelze rasch austrocknen und zur Überhitzung neigen (TURNER 1958, NOBLE u. ALEXANDER 1977). Sind bei entsprechenden Temperatur-, Licht- und Feuch-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

tigkeitsverhältnissen schließlich Samen gekeimt, so ist keinesfalls sicher, daß aus den Keimlingen auch Bäume werden. Die meisten fallen den klimatischen Einflüssen, Pilzen, mechanischen Schädigungen durch die Schneedecke, Wurzelkonkurrenz, oder auch Verbiß und Vertritt durch Wild zum Opfer. Erliegt der Jungwuchs nicht schon im Keimlings- und Sämlingsstadium diesen Einwirkungen, so unter Umständen später, wenn er höher zu werden beginnt als die ihn umgebende Feldschicht der Vegetation. Dann ist er allerdings meist noch im Winter durch die Schneedecke geschützt. Im allgemeinen beginnt die kritischste Zeit für den Jungwuchs, wenn er über die mittlere winterliche Schneedeckenhöhe hinauswächst. Klimaschwankungen oder gar -änderungen wirken sich im Waldgrenzbereich zuerst auf die Reproduktion aus. In günstigen Phasen kommt Jungwuchs u.U. in großerZahl auf. Das war zum Beispiel während der Zwanziger bis Vierziger Jahre unseres Jahrhunderts an der polaren Waldgrenze in Nordeuropa und auch in vielen Hochgebirgen Nordamerikas der Fall. Verschlechtern sich aber die klimatischen Bedingungen (kühle kurze Sommer), so ist davon zuerst die Verjüngung durch Samen betroffen, lange bevor die Bäume den Einwirkungen der Klimaelemente nicht mehr widerstehen können. Viele hundert und sogar mehrere tausend Jahre alte Bäume (z.B. *Pinus aristata,* vgl. Photo 6) bezeugen ein großes Beharrungsvermögen. Bleibt die natürliche Verjüngung jedoch über lange Zeit aus, so überaltern die Bestände und zerfallen.

Wesentlich effektiver ist unter solchen Bedingungen die vegetative Vermehrung durch Ablegerbildung. Sie „funktioniert" auch dann noch, wenn längst keine keimfähigen Samen mehr gebildet werden. In den Hochgebirgen Nordamerikas, wo z.B. *Picea engelmannii* und/oder *Abies lasiocarpa* die Waldgrenze bilden, prägen deren scharf umrissene Ablegergruppen im Wechsel mit subalpinen Wiesen und/oder Zwergstrauch-Grasheiden die Physiognomie des Waldgrenzökotons (Photo 15, 16). Aus Samen hervorgegangener Jungwuchs ist in diesen Gebieten selten und fehlt fast völlig in den obersten Lagen. Ähnliche Verhältnisse sind übrigens auch an der polaren Waldgrenze zu beobachten (s. HOLTMEIER 1974, 1979, dort weitere Literatur).

Im Hinblick auf das Überleben unter ständigem Klimastreß bietet die Ablegergruppe deutliche Vorteile gegenüber dem einzeln stehenden Baum; zumindest sind die Ableger im Innern und auf der Leeseite der Gruppe relativ gut geschützt. Zudem bilden diese Ablegergruppen bis zum Zerfall der Verbindungen zwischen den einzelnen Klongliedern eine Versorgungsgemeinschaft, die bis zu einem gewissen Grade die Versorgung geschädigter Stämme mit Assimilaten durch die intakten Klonglieder ermöglicht (HOLTMEIER 1986 a, dort weitere Literatur). Solange Baumwachstum noch möglich ist, sind Ablegergruppen praktisch unbegrenzt lebensfähig. Darin liegt auch die Erklärung dafür, daß z.B. in manchen Hochgebirgen Nordamerikas ihre obere Verbreitungsgrenze angesichts der aktuellen Klimabedingungen zu hoch liegt (IVES 1973, HANSEN-BRISTOW & IVES 1985, IVES & HANSEN-BRISTOW 1983, HOLTMEIER 1985). Auch die Vorkommen von Fichten-Ablegergruppen weit jenseits der polaren Grenze des geschlossenen borealen Nadelwaldes müssen wohl als ein Relikt günstigerer Klimaphasen angesehen werden (dazu u.a. BRYSON et al. 1985, LARSEN 1985, TOLMACHEV 1970, NICHOLS 1974, 1975 a, 1975 b, 1976, NORTON und SCHÖNENBERGER 1984, PAYETTE 1978, PAYETTE & GAGNON 1979, PAYETTE et al. 1982).

Von großer Bedeutung für die ökologische Dynamik im Waldgrenzbereich ist die Art der Samenverbreitung – entweder durch den Wind (z.B. bei *Picea, Abies, Larix, Betula)* oder durch Tiere. Die schweren flügellosen Samen einiger waldgrenzbildenden Kiefernarten (z.B. *Pinus cembra, P. sibirica, P.pumila, P. flexilis, P.albicaulis)* werden an der Waldgrenze und darüber hinaus im wesentlichen durch Häher (*Nucifraga* spp. Photo 17, 18) verbreitet (s. HOLTMEIER 1966, TOMBACK 1977, MATTES 1978, 1982, HUTCHINS & LANNER 1982, LANNER 1982). Im Spätsommer und Herbst legen diese Vögel zahlreiche Vorratslager mit jeweils mehreren Kiefernnüssen an. Ein einzelner Häher kann pro Saison einige zehntausend Samen verstecken (KUZNEZOV 1959, REIJMERS 1959, MEZHENNYJ 1964, TOMBACK 1977, MATTES 1978, 1982, HUTCHINS & LANNER 1982, LANNER 1982). Für die Anlage der Depots wählen die Häher gewöhnlich Geländepartien aus, die ihre Umgebung etwas überragen. In guten Samenjahren werden diese Vorratslager nur zum Teil genutzt. Aus den verbleibenden Depots können sich dann, sofern es die Standortbedingungen erlauben, kleine Kieferngruppen entwickeln (Photo 19).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Wie bei den Ablegerkolonien bietet auch hier die relativ dichte Kieferngruppe der einzelnen Pflanze einen gewissen Schutz gegen die klimatischen Einwirkungen. Im Gegensatz aber zu den Fichten- und Tannen-Ablegergruppen nimmt in den aus Hähersaaten hervorgegangenen Jungwuchsgruppen die Wurzelkonkurrenz rasch zu und schaltet bald die schwächeren Exemplare aus.

Meist sind die von den Hähern für die Anlage der Samendepots ausgewählten Standorte im Hinblick auf die geländeklimatischen Bedingungen und damit für die Keimung und den Aufwuchs relativ günstig – wesentlich günstiger jedenfalls als Mulden und ähnliche Hohlformen. Das ist ein großer Vorteil gegenüber der anemochoren Samenverbreitung, die mehr oder weniger zufällig in Abhängigkeit von der jeweiligen Windrichtung und -stärke erfolgt. Dabei fällt zudem der größte Teil der Samen schon in unmittelbarer Nähe der Samenbäume zu Boden, und nur wenige werden über größere Entfernungen transportiert (KUOCH 1965, HOLTMEIER 1974), von denen wiederum nur einzelne in ein günstiges Keimbeet gelangen. Ein großes Hindernis kann dabei die verdämmende Wirkung der Feldschicht darstellen (HOLTMEIER 1967, 1974).

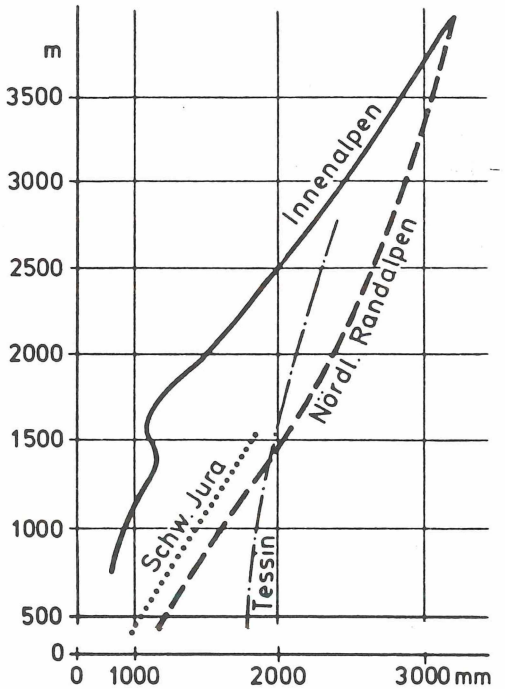
Die Gewohnheit der Häher, Depots auch weit oberhalb der geschlossenen Bestände und oft noch hoch über den obersten Vorposten des Baumwuchses anzulegen, hat z.B. in den Zentralalpen vielerorts die natürliche Wiederbewaldung aufgelassener Alpweiden bis hinauf zur potentiellen klimatischen Waldgrenze durch die Arve *(Pinus cembra)* eingeleitet (s. HOLTMEIER 1966, 1967, 1986 a, s. auch Photo 19). Die obere Waldgrenze war dort durch Eingriffe des Menschen (Alpwirtschaft, Holzeinschlag) zum Teil um mehrere hundert Meter abgesenkt worden (HOLTMEIER 1986 b).

3.3 Der Baumwuchs als klimaökologischer Faktor an der oberen Waldgrenze

Bis jetzt haben die direkten und indirekten Einflüsse des Klimas auf die Bäume an der oberen Waldgrenze im Mittelpunkt der Betrachtung gestanden. Von kaum geringerer Bedeutung für die ökologische Situation – in der einschlägigen Literatur allerdings kaum berücksichtigt – sind aber auch die Rückwirkungen der Bäume auf ihre unmittelbare Umgebung. Während in der baumlosen alpinen Stufe die gerichteten Klimaelemente Strahlung und Wind mit allen ihren Folgewirkungen für die Standortbedingungen allein von der Geländegestalt in ihrer Intensität modifiziert werden, werden sie im Waldgrenzökoton zusätzlich durch die Baumgruppen und Solitärbäume beeinflußt. Dabei ist der Einfluß von Baumgruppen naturgemäß größer als der einzelnstehender Bäume.

So hängen zum Beispiel die Verteilung, Höhe und Dauer der winterlichen Schneedecke dort direkt von den Wirkungen der Baumgruppen, genauer von ihrer Größe und unterschiedlichen Struktur (dicht, locker), auf das bodennahe Windfeld ab (Abb. 4 u. 5, vgl. HOLTMEIER 1986 a, 1987 b). Die wiederum dadurch veränderten Standortbedingungen (Bodentemperatur, Bodenfeuchte, Ablauf der Mineralisierungsprozesse usw.) zeichnen sich oft deutlich in der Verbreitung der Bodenvegetation ab. Da die Baumgruppen und Bäume die von ihnen absorbierte Strahlung zum Teil wieder als langwellige Wärmestrahlung an ihre Umgebung abgeben, beeinflussen sie auch die Wärmeverteilung im Ökoton. Besonders wirksam ist dieser „black body effect", wenn sich sein Einfluß auf die Ausblasungsbereiche unmittelbar auf der Luvseite und/oder an den seitlichen Rändern der Baumgruppen erstreckt, denn dann apert dort die Feldschicht schon sehr früh aus und verstärkt durch Strahlungsabsorption und Rückstrahlung den Erwärmungseffekt. Wenn allerdings die Hauptwindrichtung während des Winters dem Strahlungseinfall vorwiegend entgegengesetzt war, wird der „black body effect" auf den windgeschützten Sonnenseiten der Bauminseln durch die vermehrte Schneeakkumulation überkompensiert (s. Abb. 6, HOLTMEIER 1987 b). Auch in lückigen Baumgruppen, in denen sich gewöhnlich große Schneemengen ansammeln (vgl. Abb. 5), kommt der Rückstrahlungseffekt kaum zum Tragen. Die erhöhte Schneeakkumulation und die verlängerte Schneedeckendauer auf der Leeseite dichter Baumgruppen kann dazu führen, daß dort kein Jungwuchs mehr aufzukommen vermag. Als bislang nur aus den Rocky Mountains beschriebener Sonderfall sind hier auch die sogenannten „ribbon forests" zu nennen (Photo 20). Dabei handelt es sich um eine

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)



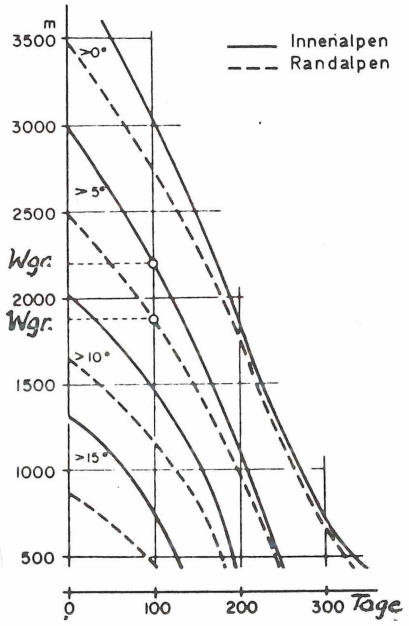


Abbildung 1: Niederschlagsmengen (oben) und Zahl der Tage mit Temperaturen über 0°, 5°, 10° und 15°C in Abhängigkeit von der Meereshöhe in den Innenalpen und Randalpen (nach ELLENBERG 1978).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

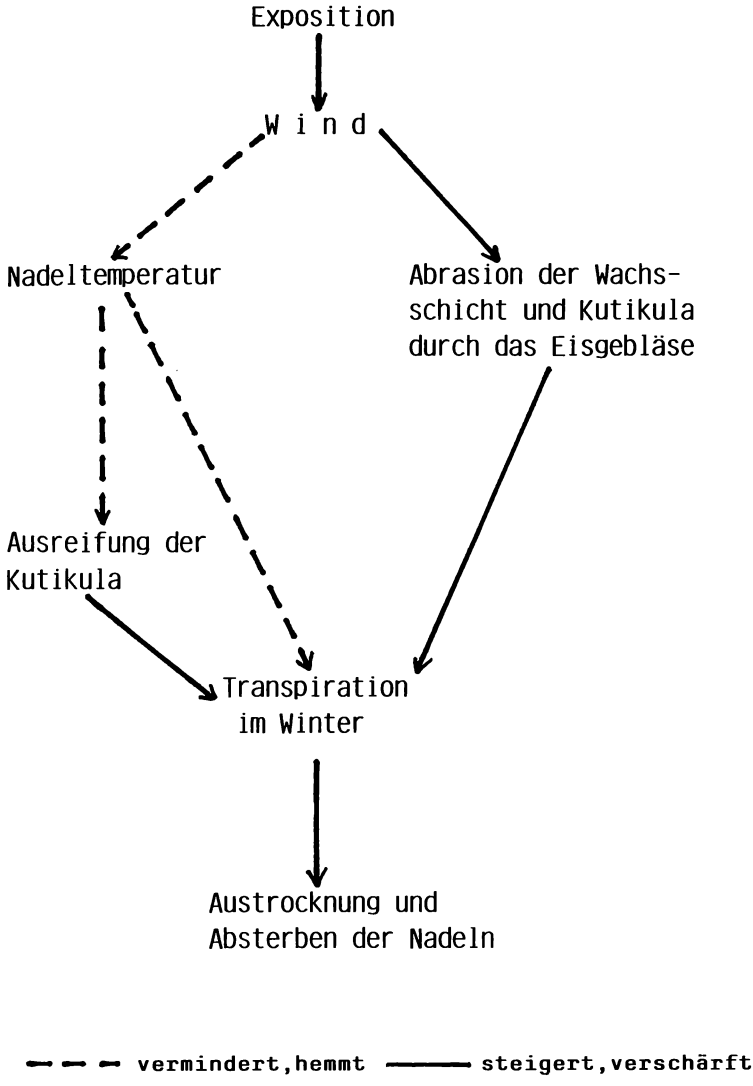


Abbildung 2: Einfluß des Windes auf die Koniferennadeln an der oberen Waldgrenze (in Anlehnung an HADLEY und SMITH 1986).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

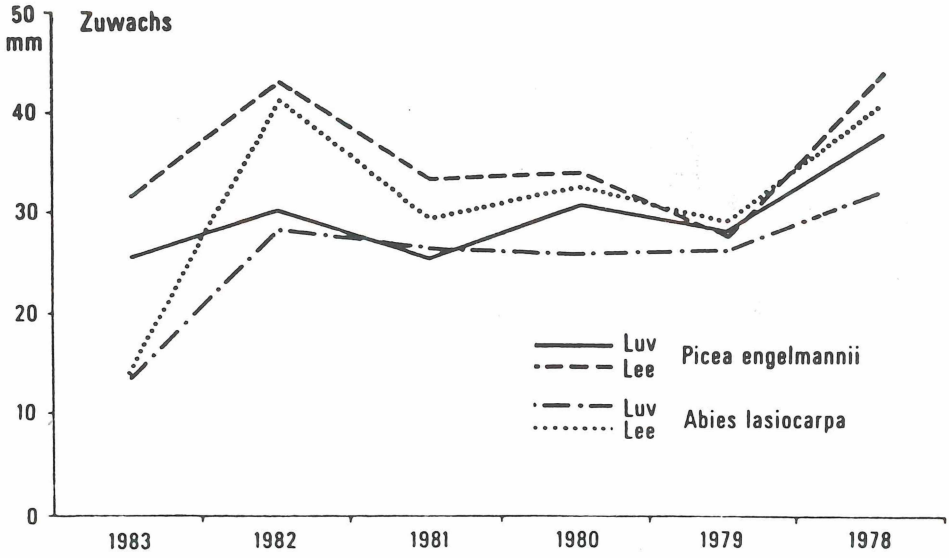


Abbildung 3: Jahreszuwachs der Seitentriebe 1. Ordnung auf Luv- und Leeseiten von *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa* in Krüppelholzbeständen des oberen Waldgrenzökotons auf Niwot Ridge (Front Range, Colorado). Aus DAHMS 1984.

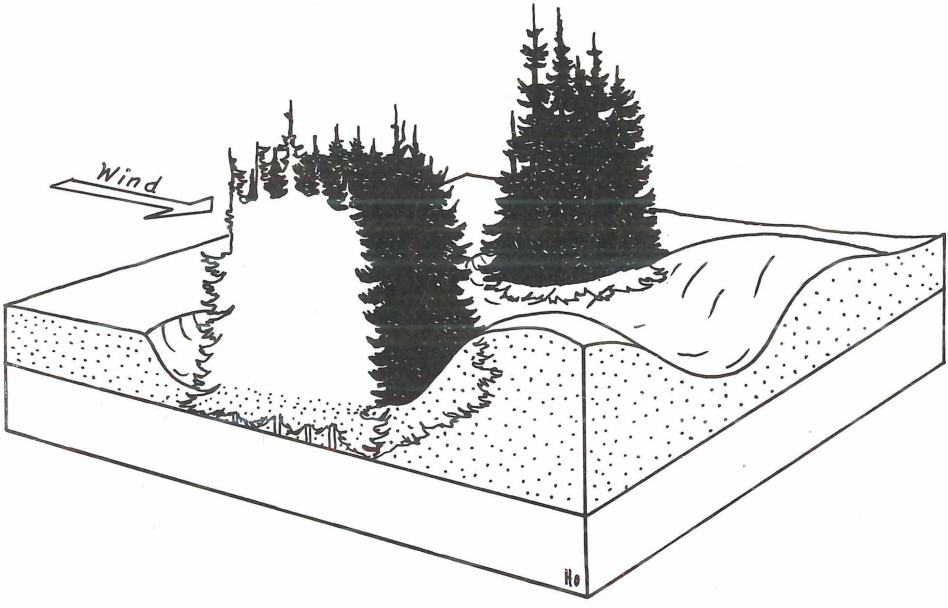


Abbildung 4: Schneeumlagerung im Einflußbereich dichter Baumgruppen (Ablegergruppen).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

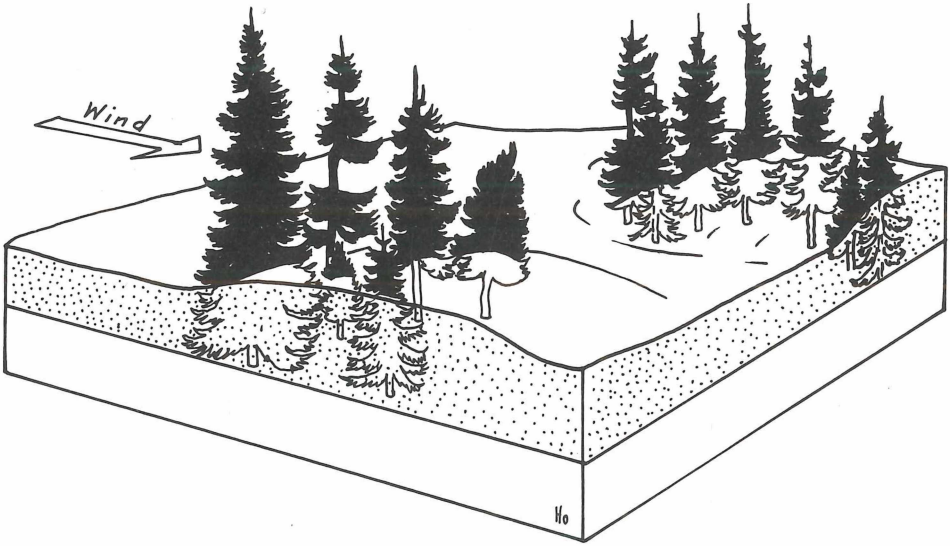


Abbildung 5: Schneeumlagerung im Einflußbereich lockerer Baumgruppen.

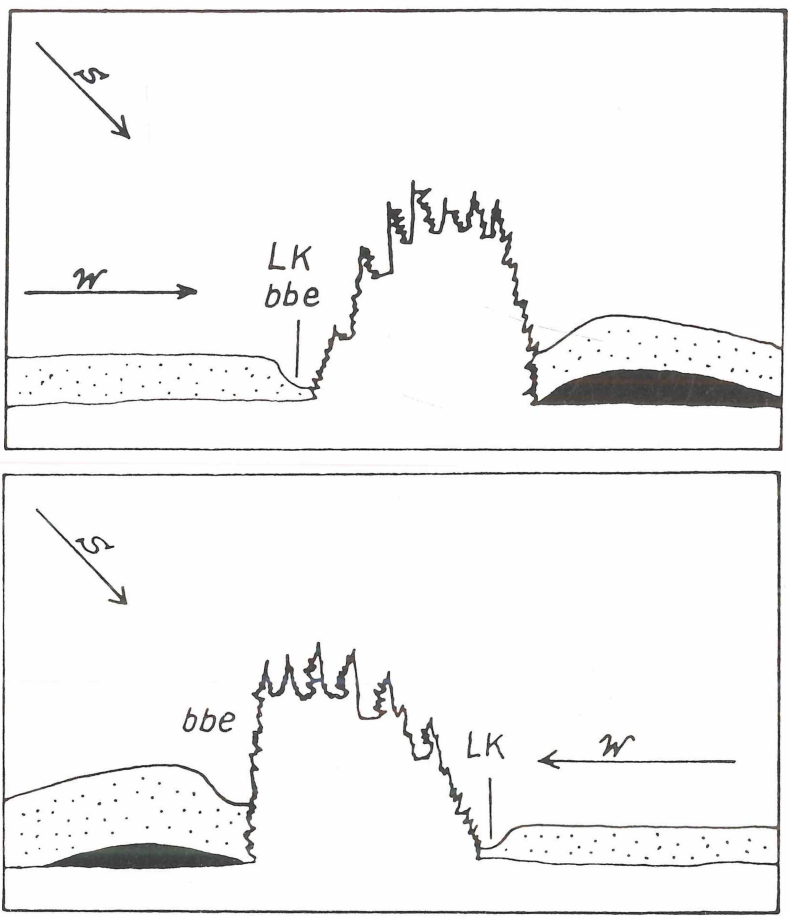


Abbildung 6: Schneeverteilung durch den Wind und Ausaperung in Abhängigkeit von Schneehöhe und „blackbody effect". W = Wind; S = kurzwellige Einstrahlung; LK = Luvseitenkolk; bbe = „blackbody effect" (Wärmestrahlung); punktiert = Schneedecke im Winter; schwarz = Schneereste Ende Juli/Anfang August (aus HOLTMEIER 1987b).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

wechselweise Abfolge quer zur Hauptwindrichtung verlaufender Waldstreifen von 10 bis 50 m Breite („ribbons") und weitgehend baumloser, z.T. über 50 m breiter Lichtungen (Photo 21), deren Existenz mit dem „Schneezauneffekt" der luvwärtigen Waldstreifen erklärt wird („snow glades": vgl. BILLINGS 1969, BRUCKNER 1977, HOLTMEIER 1978, 1982, 1987 a).

Am deutlichsten werden diese Wechselwirkungen zwischen Baumwuchs, Wind und Schneedecke in relativ ebenem oder nur schwach reliefiertem Gelände. Ein typisches Beispiel gibt das Photo 21 von der Westflanke der Colorado Front Range wieder. In dem dort durch den kleinräumigen Wechsel von meist scharf umrissenen Bauminseln (Ablegergruppen von *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa)* mit subalpinen Zwergstrauch-Grasheiden charakterisierten Waldgrenzsaum liegt die winterliche Schneedecke wesentlich länger als in den geschlossenen Waldbeständen (hohe Interzeption) und in der alpinen Stufe (Deflation, geringe Schneedeckenhöhe). So verleiht der Einfluß der Baumgruppen auf die Schneeverteilung und Schneedeckendauer dem Übergangssaum einen eigenständigen ökologischen Charakter.

In den höchstgelegenen, extrem windbeeinflußten Bereichen der Waldgrenzökotone der Front Range und anderer Gebiete der Rocky Mountains kommt es – von Mulden und Leelagen abgesehen – überhaupt nur im Windschatten der meist krüppelwüchsigen Baumvorposten zur Akkumulation größerer Schneemengen, während das übrige Gelände nahezu schneefrei geblasen wird (vgl. Photo 22). Dabei handelt es sich dann nicht um spektakuläre Einzelfälle, sondern die Physiognomie und die Standortbedingungen des gesamten obersten Ökotons ist in dieser Weise geprägt. Das sind Verhältnisse, wie wir sie z. B. aus den Alpen nicht kennen. Man könnte den Grund dafür darin sehen, daß es in diesem seit einigen tausend Jahren besiedelten Gebirge keine natürlichen Waldgrenzen mehr gibt. Angesichts des in den Alpen bis hinauf zur potentiellen Waldgrenze wesentlich steileren und bewegten Reliefs sowie der längst nicht so extremen Windverhältnisse liegt aber eher die Vermutung nahe, daß dort auch unter natürlichen Bedingungen keine in vergleichbarer Weise durch den Wind geprägte breite Waldgrenzökotone bestanden haben und sich nach Aufhören der Nutzung auch nicht entwickeln würden.

3.4 Anthropogene Einflüsse

Im Gegensatz zu den Hochgebirgen Nordamerikas und Neuseelands sind die altweltlichen Hochgebirge oft schon in prähistorischer Zeit besiedelt worden. Ein mehr oder weniger breiter zusammenhängender Waldgürtel bedeckte die Talflanken bis hinauf zur klimatischen Höhengrenze des Baumwuchses, ausgenommen lediglich die Bereiche, in denen steile Felswände, Lawinenzüge, Schutthalden u.a. dem Wald schon in geringerer Höhe eine (meist sehr scharfe) Grenze setzten. Da die klimatischen Bedingungen und die Reliefverhältnisse dem Menschen bei der Erschließung und wirtschaftlichen Nutzung des Raumes nicht viel Spielraum ließen, konzentrierten sich seine Eingriffe von Anfang an „notgedrungen" gerade auf die Höhenstufe, die von Natur aus der Wald innehat. Entsprechend tiefgreifend und nachhaltig waren die Wirkungen. Die Eingriffe konzentrierten sich dabei nicht nur auf die klimatisch günstigen Südlagen, sondern praktisch auf alle nur einigermaßen zugänglichen Geländebereiche. Auf Südhängen wurde der Wald vielfach völlig beseitigt (Photo 23) oder zumindest auf steile Hangbereiche zurückgedrängt – von unten her gewöhnlich durch den Ackerbau, von oben her durch die Alpwirtschaft (Photo 24). Übrig blieb dann ein schmaler, von zahlreichen Lawinenbahnen durchzogener Waldstreifen. Da durch die Beweidung die natürliche Verjüngung weitgehend unterbunden wurde, sind die Waldgrenzbestände oftmals überaltert und befinden sich im Zerfallstadium.

Infolge der Waldvernichtung und der Depression der oberen Waldgrenze haben Lawinen, Hangerosion und Wildbachkatastrophen erheblich zugenommen. Etwa 60 % aller Schadenslawinen brechen heute in den entwaldeten Hochlagen ab. Auf Dauer ist diesen Ereignissen nur durch einen möglichst hoch die Hänge hinaufreichenden, geschlossenen und gut strukturierten Waldgürtel vorzubeugen. In vielen Gebirgen – insbesonders in den dicht besiedelten Alpen – ist daher die Hochlagenaufforstung von vorrangiger Bedeutung, will man die Bewohnbarkeit der Gebirgstäler und die Existenz der Gebirgsbewohner sichern. Dort, wo die Alpwirtschaft zurückgegangen ist, dringt der Baumwuchs vielfach spontan in die aufgelassenen Alpweiden

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

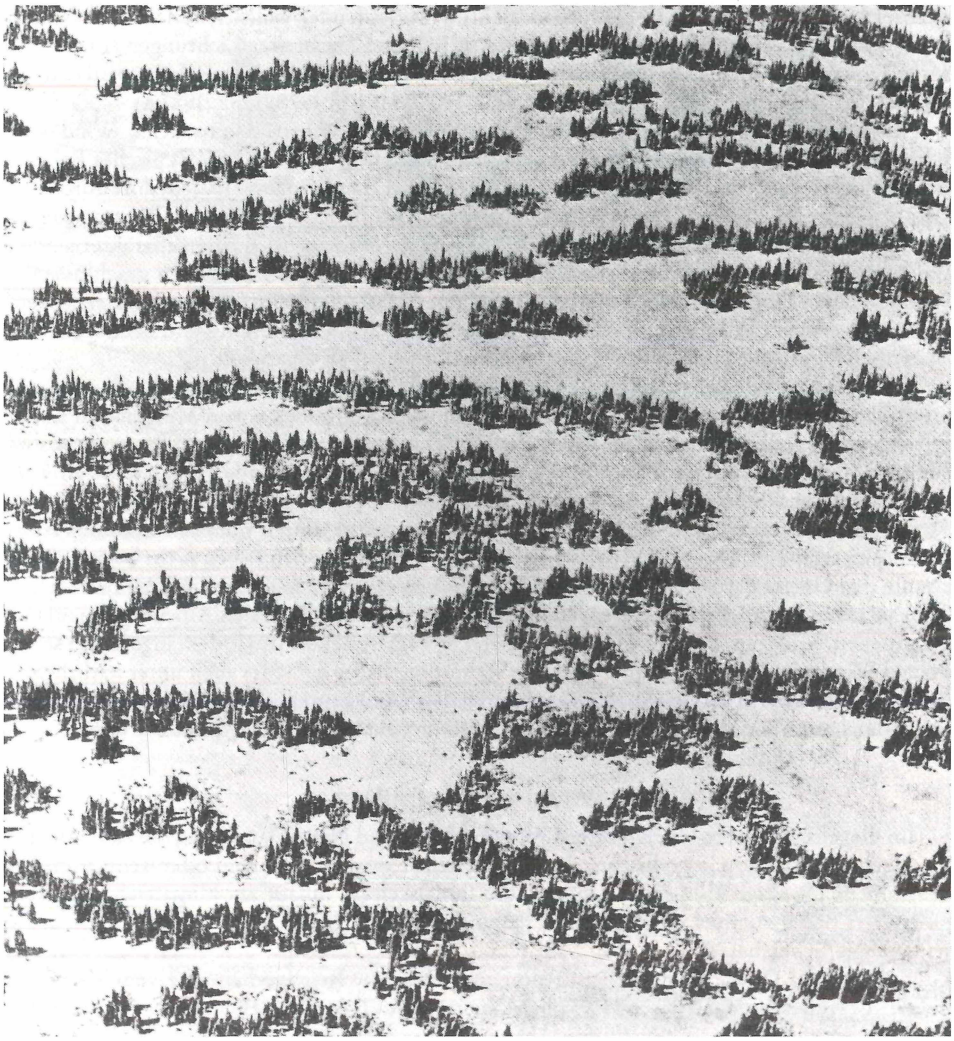


Photo 20: Ribbon-forest auf dem West Flat Top Mountain (1950 m) im Glacier National Park, Montana. Blickrichtung West.
Photo: Hartley, E. (aus Billings 1969)

vor (HOLTMEIER 1967, 1974, 1986 b). Seine Ausbreitung folgt dabei den geländeklimatisch relativ günstigen Geländewellen, Felsrippen und Kuppen (vgl. Photo 19). Bereiche mit langer Schneedeckendauer werden kaum besiedelt. Wenn dort einmal Jungwuchs aufkommt, so erliegt er innerhalb weniger Jahre den Schneepilzen und/oder den durch die Schneedecke (Gleitschnee, Kriechschnee, Lawinen) verursachten mechanischen Schäden. Man kann daher die Wiederbewaldung der Hochlagen nicht der Natur allein überlassen und muß große Bereiche aufforsten. Diese Aufforstungsbemühungen gestalten sich aber wesentlich schwieriger, als man angesichts der anthropogenen Depression der Waldgrenze weit unter ihre ehemalige klimatisch bedingte Höhenlage vermuten sollte. Die Ursache liegt im wesentlichen darin, daß sich die Standortbedingungen im ehemaligen Waldbereich erheblich verschärft haben. Statt des ausgeglichenen Bestandesklimas herrscht ein von extremen Gegensätzen geprägtes Geländeklima, das den Verhältnissen in einer natürlichen Kampfzone durchaus entspricht. Auch die edaphi-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 21: Der Waldgrenzökoton auf der Westseite des Rollins Passes (Front Range, Colorado) um 3470 m. Blickrichtung Südost.
Photo: Holtmeier 8.7.1979

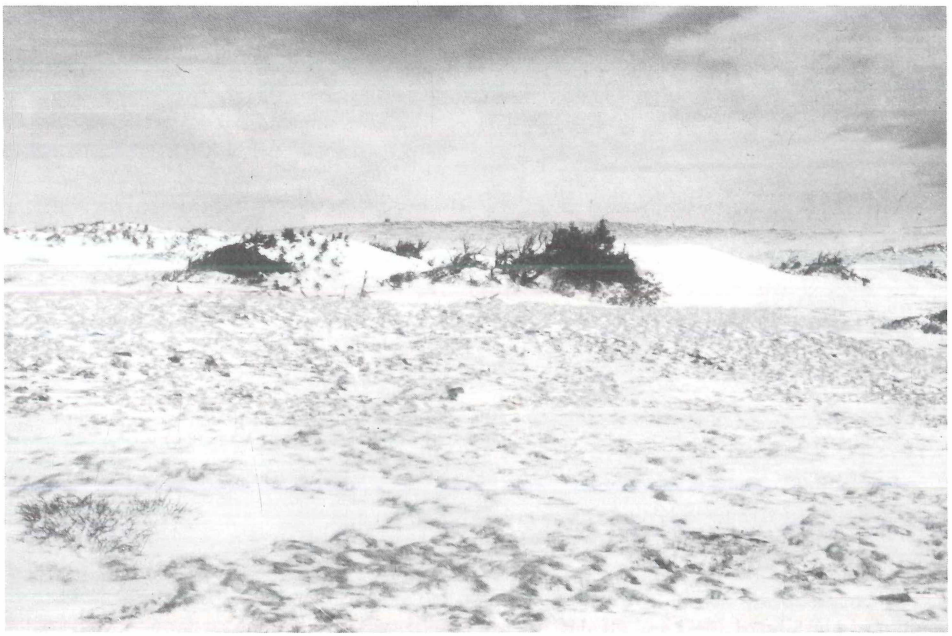


Photo 22: Einfluß der Baumvorposten (hier *Abies lasiocarpa)* auf die Schneeverteilung im obersten Bereich des Waldgrenzökotoms auf dem Niwot Ridge (Front Range, Colorado) in ca. 3500 m Höhe.
Photo: Holtmeier 7.4.1989

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Photo 23: Zuoz (1716 m) im Oberengadin (Schweiz). Bis auf kleine Restbestände am unteren Hang und in den Taleinschnitten ist der Wald auf diesem gleichmäßig ansteigenden und südostexponierten Hang der Alpweide und dem Ackerbau (s. künstliche Terrassen oberhalb des Ortes) zum Opfer gefallen.
Photo: Holtmeier 5.9.1968

Photo 24: Alp Suroval (2251 m) auf dem südostexponierten Hang des Rosegtales im Oberengadin (Schweiz). Das Alpgebäude liegt auf einer Hangverebnung. Von dort wurde der Arven-Lärchenwald *(Pinus cembra, Larix decidua)* auf den darunterliegenden Steilhang (Trogwand) zurückgedrängt.
Photo: Holtmeier 24.10.1967

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

schen Verhältnisse unterlagen nach der Entwaldung und unter dem Einfluß der jahrhundertelangen Beweidung zum Teil tiefgreifenden und nachhaltigen Veränderungen. Die Böden sind vielfach verdichtet und an Nährstoffen verarmt. Oft fehlen auch die für die Nährstoffaufnahme der Bäume wichtigen Wurzelpilze (HORAK 1963, MOSER 1981.)

Viele der frühen Aufforstungsbemühungen – die ersten wurden schon vor rund 100 Jahren durchgeführt – schlugen fehl, weil man versucht hatte, die Berghänge flächenhaft aufzuforsten und dabei den veränderten Standortbedingungen nicht in ausreichendem Maße Rechnung getragen hatte. Oftmals wurden auch ungeeignete Provenienzen verwendet. Dank der Ergebnisse umfangreicher und langjähriger Forschungsprogramme – insbesonders der forstlichen Versuchsanstalten in der Schweiz und Österreich – sind die Voraussetzungen für eine erfolgreiche Hochlagenaufforstung heute wesentlich günstiger. Es zeigt sich aber auch, daß manche ungünstigen Geländebereiche auf absehbare Zeit nicht wieder bewaldet werden können (vgl. SCHÖNENBERGER 1985). Im Hinblick auf eine größtmögliche Effektivität sollten nur die Bereiche in die Aufforstungen einbezogen werden, in denen von vornherein keine gravierenden Schädigungen des Baumwuchses durch klimatische, biotische und mechanische Standortfaktoren zu erwarten sind (SCHÖNENBERGER 1985). Nicht aufforstbare Geländepartien sollten, wenn nötig, künstlich verbaut werden. Für die Selbsterhaltungskraft der künftigen Hochlagenbestände und damit auch für ihre Wirksamkeit als Schutzwälder ist entscheidend, daß sich, gefördert durch waldbauliche Maßnahmen, auf lange Sicht natürliche Altersstrukturen einstellen und unterschiedliche Entwicklungsstadien in räumlicher Verzahnung entwickeln (vgl. MAYER 1979).

Die Depression der Waldgrenze und die heutigen Probleme bei der Hochlagenaufforstung sind zumeist das Ergebnis weit zurückliegender Epochen; in den Alpen war es vor allem das Mittelalter, in dem die Wälder der Ausdehnung der Alpweiden und Rodungen im Gefolge der Salzsiederei und des Bergbaus zum Opfer fielen (HOLTMEIER 1974, 1986 b). Nach Rückgang dieser Einflüsse hat die Waldfläche dort wieder zugenommen, doch sind heute die Bestände neuen Belastungen ausgesetzt, insbesonders durch den Massentourismus, dessen Auswirkungen sozusagen „von außen her" die Existenz der Hochlagenbestände gefährden. Das trifft auch für viele andere in der Nähe von Ballungszentren gelegene bzw. von dort leicht erreichbare Gebirge zu. Besonders nachteilig wirkt sich der Skisport aus. Er führt zu einem großen Flächenverbrauch, vor allem oberhalb der aktuellen Waldgrenze. Ausgespart bleiben oftmals nur die für das Skifahren weniger geeigneten Geländeabschnitte (zu steile und von Felsabstürzen durchsetzte Hangteile, lawinengefährdete Bereiche). Während der „Skiverkehr" im geschlossenen Waldgürtel gewöhnlich noch in schmalen Schneisen „kanalisiert" und somit kontrolliert werden kann, ist dies im waldlosen und hindernisfreien Gelände oberhalb der Hochwaldgrenze nur bedingt möglich, und das immer weiter umsichgreifende „Fahren abseits der Piste" verursacht denn vielfach schwere Schäden in den dortigen spontanen Verjüngungen und Aufforstungen. Die Belastungen der Hochlagenbestände durch den Sommertourismus sind demgegenüber gering. Anders aber sind in dieser Hinsicht die Verhältnisse in vielen Hochgebirgen Nordamerikas mit ihrem scheinbar unerschöpflichen „Vorrat an Natur" zu beurteilen. Wandern, Reiten, der Gebrauch von „mountain bikes" und nicht zuletzt auch von geländegängigen Motorfahrzeugen sind dort gerade in den letzten 10–15 Jahren außerordentlich populär geworden. Zwar ist man bemüht, die Entwicklung durch Ausweisung von Bergpfaden und Zeltmöglichkeiten unter Kontrolle zu halten, gleichwohl nehmen die durch das Sammeln und Schlagen von Feuerholz und auch durch außer Kontrolle geratene Lagerfeuer verursachten Schäden im Waldgrenzbereich ein immer größeres Ausmaß an. Angesichts des dort außerordentlich langsamen Wachstums der Bäume, der seltenen Verjüngung und vor allem auch der Tatsache, daß die obersten Bereiche der Waldgrenzökotone in vielen Gebieten mit großer Wahrscheinlichkeit Relikte einer günstigeren Klimaphase darstellen (vgl. Seite 31), deutet sich hier eine irreversible Entwicklung an, die zum völligen Zerfall der obersten Baumvorkommen führen kann.

Schlimmer noch als diese Einflüsse wirken sich dort in manchen Gebieten die Erz- und Erdölprospektierungen auf die Waldgrenzbestände aus. Die gesetzlichen Möglichkeiten, diesen Eingriffen Einhalt zu gebieten, sind gering (ARNO und HAMMERLY 1984). Außerdem sind für die meisten Amerikaner diese Regionen viel zu weit entfernt und die Gebirge viel zu dünn

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

besiedelt, als daß diese Entwicklung eine allgemeine Betroffenheit erzeugen könnte, die ein wesentliches Motiv für die Durchsetzung von griffigen Schutzmaßnahmen sein würde.

Anschließend noch ein Blick auf das sogenannte Wildschadensproblem. Es hat seine Ursache darin, daß natürliche Regulierungsmechanismen weitgehend außer Kraft gesetzt sind – meist durch den Menschen. So ist dieses Problem geradezu symptomatisch für die Alpen, in denen schon früher die Landesherren bemüht waren, die Wildbestände auf einer möglichst großen Höhe zu halten, u.a. durch die Einrichtung von Winterfütterungsstellen und die Ausrottung der Beutegreifer. Gegen solche tiefverwurzelten Traditionen sind neue Einsichten und Notwendigkeiten nur schwer durchzusetzen. Dabei besteht kein Zweifel darüber, daß die Selbsterhaltungskraft der Waldgrenzbestände und insbesonders auch das Gedeihen der natürlichen Verjüngungen sowie der Aufforstungen oberhalb der heutigen Waldgrenze in erheblichem Maße durch zu hohe Wildbestände beeinträchtigt werden. Wildschäden der Intensität, wie sie dort auf Schritt und Tritt zu beobachten sind, habe ich zum Beispiel in den Rocky Mountains und auch anderen Hochgebirgen Nordamerikas nirgends beobachten können.

Völlig anders geartet sind wiederum die Verhältnisse in den Gebirgen Neuseelands, wo sich die vor ca. 150 Jahren von den Einwanderern eingeführten Wildarten (u.a. Europäischer Rothirsch, Wapiti, Thar, Gemse u.v.a.) unter relativ günstigen Biotopbedingungen und dank fehlender Freßfeinde sich in einem Maße vermehren konnten, so daß sie den Bestand vieler Hochlagenwälder gefährdeten.

4. Schlußbemerkung

Den Hochlagenwäldern kommt heute in zunehmendem Maß eine Schutzfunktion zu. Ihrer Erhaltung ist gegenüber jeglicher wirtschaftlichen Nutzung der Vorrang zu geben. Der Waldgürtel sollte möglichst bis zu seiner klimatisch möglichen Höhengrenze hinaufreichen. Wo dies nicht mehr der Fall ist, sollte die Wiederbewaldung betrieben werden. In jedem Falle ist eine auf natürliche Strukturen der Waldgrenzbestände abzielende Pflege unumgänglich. Diese Ziele dürften in den Hochgebirgen, die zu den Industrieländern gehören, größtenteils erreichbar sein, wenngleich vielfach auch dort noch die notwendige Einsicht fehlt. Wohl kaum zu verwirklichen sind diese Vorstellungen aber in den Hochgebirgen der Entwicklungsländer, in denen der bei anhaltend wachsender Bevölkerung zunehmende Landmangel (Ausweitung der Produktionsflächen) und Energiebedarf (Brennholz) die Menschen zwingen, die Rodung und Nutzung der noch verbliebenen Bergwälder, zum Teil bis hinauf zur Waldgrenze, voranzutreiben.

5. Literatur

ARNO, ST. F., HAMMERLY, R. F. (1984): Timberline, mountain and arctic frontiers. Seattle.

BAUMANN, F. (1988): Geographische Verbreitung und Ökologie südamerikanischer Hochgebirgspflanzen. Beitrag zur Rekonstruktion der quartären Vegetationsgeschichte der Anden. Physische Geographie 28.

BILLINGS, D. W. (1969): Vegetational pattern near alpine timberline as affected by fire-snow drift interactions. Vegetatio 19; 192–207.

BRYSON, R. A., IRWING, W. N. und LARSEN J. A. (1965): Radiocarbon and soils evidence of former forest in the southern Canadian tundra. Science 147; 46–48.

BUCKNER, D. L. (1977): Ribbon forest development and maintenance in the Central Rocky Mountains of Colorado. Univ. of Colorado at Boulder, Ph. D,. thesis.

DAHMS, A. (1984): Die natürliche Vermehrung verschiedener Baumarten im oberen Waldgrenzbereich der olorado Front Range in ökologischer Sicht. Staatsarbeit Inst. f. Geogr. Univ. Münster.

ELLENBERG, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 1. Aufl., Stuttgart.

– (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. Naturwiss. Rdsch. 19/4; 133–139.

– (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Aufl., Stuttgart.

FRANKLIN, J.F. und DYRNESS, T. (1973): Natural vegetation of Oregon and Washington. USDA Forest Service, General Techn. Report PNW 8.

HADLEY, J.L. und SMITH, W.K. (1986): Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence on mortality. Ecology 67, 1; 12–19.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

HANSEN-BRISTOW, K.J. und IVES, J.D. (1985): Environmental controls influencing the altitude and form of the forestalpine tundra ecotone.
– (1985): Composition, form and distribution of the forest-alpine tundra ecotone, Indian Peaks, Colorado, USA. Erdkunde 39/4; 286–295.
HENDERSON, J.A. (1973): Composition. distribution and succession of subalpine meadows in Mt. Rainier National Park, Washington. Unveröff. Ph. D. thesis State Univ., Corvallis.
HERMES, K. (1955): Die Lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze. Kölner Geogr. Arbeiten 5.
HOLTMEIER, F. K. (1965): Die obere Waldgrenze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Bonn.
– (1966): Die ökologische Funktion des Tannenhähers im Zirben-Lärchenwald und an der Waldgrenze im Oberengadin. J.f. Ornithologie 4; 337–345.
– (1967): Zur natürlichen Wiederbewaldung aufgelassener Alpweiden im Oberengadin. Wetter und Leben 19; 195–202.
– (1968): Entgegnung zu „Schneeschiff in den Alpen" von H. Turner. Wetter und Leben 20, 9/10; 201–205.
– (1974): Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht (nördliches Fennoskandien/Zentralalpen). Erdwiss. Forschung VIII.
– (1978): Die bodennahen Winde in den Hochlagen der Indian Peaks Section (Colorado Front Range). Münstersche Geogr. Arbeiten 3; 4–47.
– (1979): Die polare Waldgrenze (forest-tundraecotone) in geoökologischer Sicht. Trierer Geogr. Studien, Sonderheft 2; 230–246.
– (1980): The influence of wind on tree physiognomy to the upper timberline in the Colorado Front Range. Proc. IUFRO workshop, Nov. 1979, Christchurch, New Zealand, New Zealand Forest Service Techn. Paper 70; 247–261.
– (1981 a): Einige Besonderheiten des Krummholzgürtels in der Colorado Front Range. Wetter und Leben 33; 150–160.
– (1981 b): What does the term „krummholz" really mean? Observations with special reference to the Alps and the Colorado Front Range. Mountain Research and Development 1/3–4; 253–260.
– (1982): „Ribbon-forest" und „Hecken" – streifenartige Verbreitungsmuster des Baumwuchses an der oberen Waldgrenze in den Rocky Mountains. Erdkunde 36; 142–153.
– (1984): Climatic stress influencing the physiognomy of trees at the polar and mountain timberline. Proc. 3rd IUFRO-workshop, Eig. Anst.f.d.forstl. Versuchswesen, Ber. 270; 31–40.
– (1985): Die klimatische Waldgrenze – Linie oder Übergangssaum (Ökoton)? – Ein Diskussionsbeitrag unter besonderer Berücksichtigung der Waldgrenzen in den mittleren und hohen Breiten der Nordhalbkugel. Erdkunde 39/4; 271–285.
– (1986 a): Über Bauminseln (Kollektive) an der klimatischen Waldgrenze – unter besonderer Berücksichtigung von Beobachtungen in verschiedenen Hochgebirgen Nordamerikas. Wetter und Leben 38; 121–139.
– (1986 b): Die obere Waldgrenze unter dem Einfluß von Klima und Mensch. Abh. aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde zu Münster 48, 2/3; 395–412.
– (1987 a): Ökologische Untersuchungen über den Ausaperungsverlauf und einige Folgewirkungen in „ribbon-forests" an der oberen Waldgrenze in der Front Range, Colorado. Phytocoenologia 15/3; 373–396.
– (1987 b): Der Baumwuchs als klimaökologischer Faktor an der oberen Waldgrenze. Münstersche Geogr. Arbeiten 27; 145–151.
HOLZRER, K. (1959): Winterliche Schäden an Zirben nahe der alpinen Baumgrenze. Cbl.f.d.ges. Forstwesen 76; 232–244.
HOPE, G.S. (1976): The Vegetation history of Mt. Wilhelm. Papua New Guinea. J. of Ecology 64; 627–664.
HORAK, E. (1963): Pilzökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe *(Piceetum subalpinum* und *Rhodoreto vaccinietum)* der Rhätischen Alpen (Dischmatal, Graubünden). Mitt. Eidg. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen 39/1; 1–112.
HUTCHINS, H.E. und LANNER, R. M. (1982): The central role of Clarks Nutcracker in the dispersal and establishment of whitebark pine. Oecologia 55; 192–201.
IVES, J.D. (1973): Studies on high altitude geoecology of the Colorado Front Range. A review of the research program of the Institute of Arctic and Alpine Research. Arctic and Alpine Research, Vol. 5, No. 3, Pt. 2; 67–75.
KÖSTLER N. und MAYER, H. (1970): Waldgrenzen im Berchtesgadener Land. Jubiläumsjahrbuch 1900–1970, Ver. z. Schutze der Alpenpflanzen und -tiere; 1–33.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

KRAL, F. (1973): Zur Waldgrenzdynamik im Dachsteingebiet. Jb. Ver. z. Schutze der Alpenpflanzen und -tiere 38; 71–79.
KUOCH, R. (1965): Der Samenanfall 1962/63 an der oberen Fichtenwaldgrenze im Sertigtal. Mitt. schweiz. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen 41; 63–85.
KUZNEZOV, N.I. (1959): On the ecology of the nutcracker *Nucifraga caryocatactes* in the Mid-Urals. Bjull. Moip. Biol. SSSR 64; 132–133.
LANNER, R.M. (1982): Adaptations of whitebark pine for seed dispersal by Clarks Nutcracker. Canad. J. of Forest Res. 12; 391–402.
LARSEN, J.A. (1965): The vegetation of the Ennadai Lake Area, N.W.T.: Studies in subarctic and arctic bioclimatology. Ecol. Monographs 35/1; 37–59.
MARCHAND, P. (1987): Life in the cold – an introduction to winter ecology. Hannover und London.
MARCHAND, P.J. und CHABOT, B.F. (1978): Winter water relations of three-line species on Mt. Washington, New Hamsphire. Arctic and Alpine Res. 10/1; 105–116.
MATTES, H. (1978): Der Tannenhäher im Engadin. Studien zu Ökologie und Funktion im Arvenwald. Münstersche Geogr. Arbeiten 2.
– (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. Eidg. Anst. f. d. forstl, Versuchswesen, Ber. 241.
MAYER, H. (1970): Waldgrenzen in den Berchtesgadener Kalkalpen. Mitt. ostalpin-dinarische Ges. f. Vegetationskde. 11; 109–120.
– (1979): Ökosystem Lawinenschutzwald. Proc. IUFRO Seminar Mountain Forests Avalanches, Davos 1978; 281–299.
MEZHENNYI, A.A. (1964): Biology of the nutcracker *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* in South Yakutia. Zool Žurnal 43; 1679–1687.
MOSER, M. (1981): Mycroflora of the transitionalzone from subalpine forest to alpine tundra. in: G.A. Laursen und J.F. Ammirati (Eds.) „Arctic and Alpine Mycology". Proc. 1st Internat. Symp. (FISAM). Barrow, Alaska.
NÄGELI, W. (1969): Waldgrenze und Kampfzone in den Alpen. HESPA-Mitt. 19/1.
NICHOLS, H. (1974): Arctic North America palaeoecology: the recent history of vegetation and climate deduced from pollen analysis. in: Ives, J.D. und R. G. Barry (Eds.) „Arctic and Alpine Environment London".
– (1975 a): The time perspective in northern ecology: Palynology and the history auf Canadian boreal forest. Proc. Circumpolar in Northern Ecology, Sept. 15–18; I–157–I–165.
– (1975 b): Palynological and palaeoclimatic study of the late quaternary displacement of the boreal forest-tundra ecotone in Keewatin and Mackenzie N.W.T., Canada. Inst. of Arctic and Alpine Res., Univ. of Colorado, Occ. Paper. No. 15.
NOBLE, D.L. und ALEXANDER, R.R. (1977): Environmental factors affecting natural regeneration of Engelmann spruce in the central Rocky Mountains. Forest Sci. 23, 4; 420–429.
NORTON, D.A. und SCHÖNEBERGER, W. (1984): The growth forms and ecology of *Nothofagus solandri* at the alpine timberline, Cragieburn Range, New Zealand. Arctic and Alpine Research 16/3; 361–370.
PAYETTE, S. (1976): Succession écologiques des forêsts dépignette blanche et fluctuations climatiques. Post-dela Baleine, Noveau Québec. Canad. J. Bot. 54; 1394–1402.
– (1983): The forest tundra and present treeline of the northern Quebec-Labrador Peninsula. Coll. Nordicana 47; 3–23.
PAYETTE, S. und GAGNON, R. (1979): Tree-line dynamics in Ungava Peninsula, northern Quebec. Holarctic Ecology 2; 239–248.
PAYETTER, S., DESHAYE, J. und GILBERT, H. (1982): Tree seed populations at the treeline in Riviere aux feuilles area, Northern Quebec, Canada. Arctic and Alpine Res. 14/3; 215–221.
REICHEL, E. (1931): Die Niederschlagsverteilung in den Alpen. Jb. DÖAV; 21–88.
REIJMERS, N.F. (1959): Birds of the cedar pine forest of South-Central Sibiria and their role in the life of cedar-pine. Trudy biolog. Inst. sibirsk. Otdel. Akad. Nauk. SSSR 5; 121–166.
SCHARFETTER, R. (1938): Pflanzengesellschaften der Ostalpen. Wien.
SCHIECHTL, H.M. (1967): Die Physiognomie der potentiellen natürlichen Waldgrenze und Folgerungen für die Praxis der Aufforstung in der subalpinen Stufe. Mitt. forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 75; 5–55.
SCHULZE, E.D., MOONEY, H.A. und DUNN, E.L. (1967): Wintertime photosynthesis of bristlecone pine *(Pinus aristata)* in the White Mountains of California. Ecology 48; 1044–1047.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

SCHÖNEBERGER, W. (1985): Performance of a high altitude afforestation under various site conditions. Proc. 3rd IUFRO workshop, Eidg. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen, Ber. 270; 233–240.
STIMM, B. (1987): Morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Ablegerbildung und sproßbürtigen Bewurzelung der Fichte *(Picea abies* (L.) KARST). Flora 179; 421–443.
TRANQUILLINI, W. (1979): Physiological ecology of the alpine timberline. Ecological Studies 31.
TROLL, C. (1959): Die tropischen Gebirge. Bonner Geogr. Abh. 25.
– (1961): Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Die Naturwissenschaften 48/9; 332–348.
– (1973): The upper timberline in different climatic zones. Arctic and Alpine Research, Vol. 5, Mo. 3, Pt. 2; 3–18.
TOLMACHEV, A.I. (197=): Die Erforschung einer entfernten Waldinsel in der Großlandtundra. Coll. Geographicum 12; 98–103.
TOMBACK, D.F. (1977): The behavioral ecology of the Clark's Nutcracker *(Nucifraga columbiana)* in the eastern Sierra Nevada. Ph. D. thesis Univ. of California. Santa Barbara.
TURNER, H. (1958): Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. Wetter und Leben 10, 1/2; 1–11.
– (1961): Die Niederschlags- und Schneeverhältnisse. Mitt. d. forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 59; 265–315.
– (1968): Über „Schneeschliff" in den Alpen. Wetter und Leben 20, 9/10; 192–200.
UNGERSON, J. und SCHERDIN, G. (1968): Jahresgang von Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen von *Pinus silvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subarktis. Flora, Abt. B, 157; 391–434.
WARDLE, P. (1974): Alpine timberlines. in: Arctic and Alpine Environment, London; 371–402.
– (1980): Tree species and growth forms at timberline in different parts of the world. Proc. IUFRO workshop, Nov. 1979, Christchurch, New Zealand, New Zealand Forest Service Techn. Paper 70; 175–177.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Holtmeier Friedrich Karl

Artikel/Article: Ökologie und Geographie der oberen Waldgrenze 15-45