

## **Einblick in die Waldgrenzen der Trockenzonen aller Kontinente**

- Frank Klötzli, Wallisellen -

### **Abstract**

1. The main site factors responsible for the causes of a certain tree limit in dry zones of the earth are presented.

Fire and browsing provoking certain dynamic processes around forest isles often far from the interior of closed forests are described on the basis of experimental investigations and longtime observations.

2. One example each from longtime series of inventarisations in humid savanna and puna respectively are discussed regarding the differentiation forest and grassland and considering the intense vegetation dynamics in the lower strata of forest, bush and grassland. The most important results from the development of vegetation and landscape are listed.

3. The capacity of tree growth and forest formation in limiting areas are defined presenting an example of the humid tanzanian coastal savanna (see also BLOESCH & KLÖTZLI 2005). Most likely intrinsic chaotic processes are developing in the lower strata of such vegetation types, producing changes of unforeseeable nature in vegetation composition.

There is no natural succession between true closed forest and rather well-stocked tree savanna or open grassland.

4. An overview on sites with closed forests in the dry zones of the earth depicts some peculiarities.

Essentially, island sites with single trees or forest patches, outside of the limits of closed forest, are chiefly found on rock, boulder heaps and rough scree slopes. Besides that, there are a number of relict and enrichment sites, which may show tree growth. Regeneration in open grassland can only settle on special sites (e.g. decaying termite mounds).

Similar types of tree line complexes are also found in the humid areas of the earth, in temperate areas, in coniferous forests sometimes with ribbon-like structures.

### **1. Einleitung**

Wenn von **Waldgrenzen** gesprochen wird, dann soll gleichzeitig Klarheit bestehen über den Begriff „Waldfähigkeit“, bzw. auch über die Flexibilität zum Begriff „Wald“. Hier besteht die Möglichkeit, eine möglichst einfache Definition zu nehmen, die sowohl dem Bewohner temperater Gebiete als auch dem Siedler in tropennäheren und tropischen Regionen plausibel erscheint (für tropische [Savannen]-Gebiete, siehe z.B. MIÈGE 1966; HILLS & RANDALL 1968; SPICHTIGER 1975; BELSKY 1986, 1990; SKARPE 1991 a, 1992; ELLERY et al. 1992; FURLEY et al. 1992; JONES 1992; LONGMAN & JENIK 1992; DUBS 1994; LUDWIG et al. 1999; SCHIESSL 1999; BLOESCH 2002).

In diesem Sinne ist Wald eine Gruppierung von Bäumen, (dominanten, meist einstämmigen Holzpflanzen) von mindestens 2-3 Metern Höhe, derer Kronen sich zumindest in der

Mehrheit verschränken und eine Fläche einnehmen, die einen kleineren Durchmesser von durchschnittlich einer Baumhöhe hat (vgl. z.B. KÖRNER 1999, dort Lit.; HOLTMEIER 2000; Synthese in BURGA et al. 2004).

Diese Strukturen werden von mechanisch wirkenden Faktoren durchbrochen: Bekannt und recht gut untersucht ist die Wirkung von **Feuer** (GOLDAMMER & JENKINS 1990; GOLDAMMER 1993; siehe auch GILLON 1983; EDWARDS 1984; GIGNOUX et al. 1997; BLOESCH 1999; HOFFMANN et al. 2003 [Vergleich Savanne und Wald]) und **Verbiss** (HOLTMEIER 2002, ausführliche Darstellung für das Ökosystem Savanne; siehe auch KLÖTZLI 1977, 1981; SKARPE 1991 b; BERGSTRÖM 1992; O'CONNOR 1994; AUGUSTINE & MCNAUGHTON 1998; VAN DE KOPPEL & PRINS 1998; BLOESCH 2002; WALTHER 2002; AUGUSTINE et al. 2003 [inkl. Düngewirkung]; TREYDTE et al. 2005; Vegetationsveränderung z.B. LOCK 1993; LEUTHOLD 1995; TOBLER et al. 2003).

Aber auch ständig starke (Küsten-) Winde prägen die Wald-Offenland-Verteilung oder dann das jährliche Auftreten von Extremen. Auffällig sind in allen Zonen der Erde die spezifischen Anpassungen von Bäumen an die regelmäßig auftretenden Wirkungen stark fließender Gewässer oder an die Ränder von Hangeinschnitten unter dem Einfluss von Murgängen, Lawinen und Steinschlägen (Beispiel: zwergwüchsige Gebirgswälder im Einflussbereich solcher Standorte).

Weitere wachstumsbegrenzende Faktoren außerhalb der Feuchtigkeitsextreme liegen in extremen Konzentrationen am Zuviel oder Zuwenig an Nähr- und Mineralstoffen, dies auch bei geringeren Niederschlägen als in den temperaten bis tropischen Regenwaldgebieten. Ein Zuviel äußert sich z.B. in üppigen Hochstaudenfluren aller Art. (Diese geben auch unseren Förstern Probleme auf). Ausgewachsene tiefgründige Podsole erstrecken sich über riesige Flächen in N-Amazonien und Borneo, teilweise sogar ohne Baumbewuchs. Inselartige Kahlstellen ohne Moor-Charakter mit 2-3 m hohen Randwäldern sind im Einflussgebiet des Guyana-Hochlandes auf tiefgründigen Quarzsanden im Mosaik mit Zufuhrlagen mit tropischen Hochstauden (Musaceen, Zingiberaceen, Farne) recht verbreitet (z.B. amazonische „Bana“-Wälder). Ähnliche Strukturen erscheinen insbesondere in klimatischen, aber auch edaphischen Randbereichen der Trockengebiete, in den Savannen und Steppen der Erde, aber auch in den alpinen (inkl. Tropen) und polaren Waldgrenzen im Umgebungsbereich von Grasland aller Art.

Alle diese Grenzen zeigen ähnliche Übergangsstrukturen, die durch Schemata der nachfolgenden Abb. 1 dargestellt werden können. Somit sind die Grenzen selten von einfacher bzw. „geradliniger“ Form, sondern meist gepaart mit inselartigen Vorkommen im extremeren offenen Bereich und oft inselartigen Lücken im Waldbereich. Die Struktur ist mithin vergleichbar den Auflösungserscheinungen von Grasland auf der ungünstigeren Seite.

Bei den **Waldinseln im Grasland**, namentlich der tropischen Trockengebiete (Savannen im weiteren Sinne) kommt noch ein weiteres Moment dazu: Sie brennen schlecht oder gar nicht (zu Blättern siehe z.B. PHILPOT 1970; zur Rinde siehe z.B. VINES 1968; MEDINA & SILVA 1990; PINARD & HUFFMAN 1997). Kurz ausgedrückt: Würden sie brennen, wären sie in regelmäßig gebranntem Grasland gar nicht mehr vorhanden. Oder aber sie würden eine veränderte Artzusammensetzung zeigen: Sie wären vermischt mit Holzarten des Graslandes und wesentlich lockerer strukturiert. Entsprechende Feldexperimente mit starker Belastung des lokalen Waldrandes zeigen in klarer Weise die außerordentliche Resistenz gegenüber Feuer im angrenzenden Grasland (vgl. auch LIBEN 1961, Trockenbusch).

In Gebirgslagen kann es sich um kleinflächige Bestände auf andersartigen (z.B. stark skeletthaltigen) Standorten handeln. Diese zeigen wenig Tendenz, sich in günstigeren Jahren

außerhalb der klonartigen (Relikt-) Bestände zu verjüngen (vgl. z.B. BHIMA & BREDENKAMP 1999; BLOESCH 2002 sowie auch JELTSCH et al. 1998, JELTSCH 1999 in sehr ariden Savannen).

Bei regelmäßigem Einfluss von Feuer und Verbiss durch Großsäuger des Graslandes akzentuieren sich die Randlagen: Ein etwaiges Ökoton wird in seiner Ausdehnung eingeschränkt, aber die Insel-Struktur bleibt erhalten (ausführlicher in BLOESCH 1999, 2002; BLOESCH & KLÖTZLI 2005).

Um sich über die Stabilität (siehe z.B. SILVA 1996) solcher Grenzlagen klar zu werden, sollte eine **Beobachtungszeitreihe** mit Dauerflächen von mindestens 10-20 Jahren vorliegen. Diese Flächen sollten möglichst im ökotonalen Vorfeld platziert werden und dauerhaft markiert werden (am besten Armierreisen und/oder versenkbare Magnete sowie GPS-Einmessung). Damit kann die witterungsabhängige Eigendynamik im Übergang zum Grasland zuverlässig erfasst werden. In Steppengebieten zeigt sich dies z.B. an der Dynamik von ausläufer-treibenden Holzpflanzen wie *Rhus*-, *Prunus*-, *Juniperus*-Arten u.a..

Im Folgenden werden einige Beispiele aus den Trockengebieten der Erde, aus Waldinseln in Steppen, Savannen (ohne Dornsavanne) und Gebirgssteppe (Puna) vorgestellt. Alles sind Beispiele mit Dauerflächen, die über längere Zeit beobachtet wurden (vgl. z.B. MENAUT 1977, 13 J.; LEUTHOLD 1995, ca. 20 J.; LENZI-GRILLINI et al. 1996, 20 J.). In den meisten Fällen konnte die Wirkung von Feuer und Verbiss unter experimentellen Bedingungen verfolgt werden.

(Allgemeines über Savannen siehe z.B. bei HUNTLEY & WALKER 1982; BOURLIÈRE & HADLEY 1983; SARMIENTO 1984; WALTER & BRECKLE 1984; COLE 1986; WALKER 1987; SCHOLLES & WALKER 1993; YOUNG & SOLBRIG 1993; SOLBRIG et al. 1996; KLÖTZLI 2000).

## 2. Zur Dynamik in Feuchtsavannen- und Puna-Komplexen anhand zweier Zeitreihen

Nachstehend sollen wenigstens zwei Beispiele ausführlicher dargestellt werden – eines aus der semihumiden **Küstensavanne** Tanzanias und eines aus der semihumiden **Gebirgssteppe** (Puna) des Semien-Gebirges in N-Aethiopien, die für größere Gebiete standörtlich und strukturell als typisch erachtet werden können. In beiden Fällen konnte die Kontrolle für längere Zeiträume (z.T. sogar jährlich) aufrechterhalten werden. Dies gilt auch für die Wirkung von Feuer und Verbiss durch Haustiere (Einzäunungen). Außerdem konnten die Pflanzenarten in den Dauerflächen restlos, auch im vegetativen Zustand bestimmt werden (nationale Herbarien in Daressalaam, Nairobi und Addis Abeba).

Analoge „Partner-Flächen“ wurden überdies in den Gebirgen und Tiefland-Savannen Südamerikas, Australiens und z.T. Asiens besucht und vegetationskundlich-standörtlich analysiert.

Somit dürften die Ergebnisse der Zeitreihen<sup>1</sup> aus Tanzania und Aethiopien begleitend sein für die Interpretation der Vegetationsstrukturen in klimatisch-edaphisch vergleichbaren Gebieten in anderen Kontinenten.

<sup>1</sup> Die Original-Publikationen sind schlecht erhältlich. Deshalb sollen die Rahmenbedingungen und wichtigsten Ergebnisse und Schlussfolgerungen noch einmal zusammenfassend dargestellt werden.

## 1. Beispiel: Semihumide Savanne

Grasland mit Waldinseln und Baumsavannen in der extensiv bewirtschafteten Küstensavanne südlich des Pangani-Flusses in Tanzania

- a) Jahre mit intensiveren Untersuchungen: Beobachtung der Weidenutzung seit 1953; Dauerflächen seit 1975. Geobotanische Untersuchungen: 1974-81 und ab 1990, fast alljährlich bis 2005. Typisierung des Waldes ab 2003 (vgl. Experimentelle Untersuchungen bei HARUKI 1984).
- b) Publikationen zu Vegetation, Boden, Bewirtschaftung, (Viehzucht) (z.B. KLÖTZLI 1980; KLÖTZLI et al. 1995; WALTHER et al. 2002; Wald siehe z.B. BURGESS & CLARKE 2000; chaostheoretische Überlegungen siehe bei GASSMANN et al. 2000, 2005; Synthesen in KLÖTZLI 2000; BLOESCH & KLÖTZLI 2005).
- c) Spezielle Gesichtspunkte: Dynamik/Fluktuationen, Änderung der soziologischen und ökologischen Aussage sowie starke Änderung der Dominanzverhältnisse (siehe bei KLÖTZLI 1995; GASSMANN et al. 2000; siehe auch TOBLER et al. 2003).
- d) Auswahl von Ergebnissen:
  - 1) Je nach Pflanzengesellschaft recht stabile Verhältnisse, aber oft starke Schwankungen und oft chaotischer Wechsel in Dominanz und Funktion bei den wichtigen Arten, auch ohne Verbuschung.
  - 2) Außer Stockausschlag kaum Verjüngung. Ausnahme: *Acacia* div. spec., *Dichrostachys cinerea*, *Harrissonia aethiopica*.
  - 3) Kahlflächen werden abgedeckt durch Ausläufer-Gräser bzw. Leguminosen.
  - 4) Ohne Beweidung Aufwuchs von Hochgräsern (z.B. *Hyperthelia* und z.T. *Heteropogon*).
  - 5) Initiierung von Waldinseln aus Gruppen von Jungpalmen.
  - 6) Starke Fluktuationen z.B. bei Geophyten; Extremfall: Eine Art aus den Iridaceen ein Mal in 30 Jahren (über intrinsisch dominante Arten siehe dagegen bei OLFF & BAKKER 1998).
- e) Entwicklung der Landschaft (ohne Haustiere; vgl. TOBLER et al. 2003; BLOESCH & KLÖTZLI 2005):
  - 1) Starke Eindämmung der radialen Ausbreitung von Holzpflanzen der Waldinseln durch Verbiss und Feuer (meist schwache Wirkung). Verbiss von Großsäugern trotz Dornpflanzen und Sukkulenten.
  - 2) Ohne Feuer schwache, ohne Feuer und Verbiss langsame säkuläre Ausbreitung von Holzpflanzen (-Ausläufern) ab Insel.
  - 3) Ständige Entwicklung von kleinen Waldinseln bei Standortveränderungen (z.B. durch Termitarien oder bei lokaler geringfügiger Erosion).
  - 4) Relativ hohe Stabilität der Inseln-Zentren mit eigener charakteristischer Krautschicht (Sukkulenten). Fluktuationen randlich manchmal stark bei (ökotonalen) Mischungen von Wald- und Graslandarten.  
  
(Über Stabilität in Savannen siehe z.B. SILVA 1996, Stress und Störungen siehe z.B. FROST et al. 1986, über alternative stabile Zustände siehe bei SCHRÖDER et al. 2005).

## 2. Beispiel: Semihumide Gebirgssteppe (afrikanische Puna)

Grasland mit Busch- (Wald-) Inseln in der Gebirgssteppe sehr extensiv beweideter Gebirgssteppen Hoch-Semiens in N-Aethiopien

- a) Jahre mit intensiveren Untersuchungen: Beobachtungen von überweideten Flächen (*Erica*-Buschwald und Gebirgssteppe seit ca. 1968; wildkundliche Untersuchungen: 1968-1996; Geobotanische Untersuchungen: 1970-76, 1983; 1996; Dauerflächen seit 1972. Typisierung des Waldes und Graslandes ab 1972).
- b) Publikationen zu Vegetation, Boden, Beweidung (KLÖTZLI 1975, 1981; BURNAND 1998).
- c) Spezielle Gesichtspunkte: Verjüngungsdynamik; Wirkung von spezifischen größeren Säugern (wildbiologische Untersuchungen siehe z.B. bei NIEVERGELT 1981).
- d) Auswahl von Ergebnissen:
  - 1) Kaum größere Fluktuationen in der Dominanz, außer bei Auffassung der Beweidung (in Einzäunungen). Bemerkenswert stabil über längere Perioden.
  - 2) Keine Verjüngung von Holzarten (*Erica*, *Hypericum*), Ausnahme: starker Aufwuchs von *Lobelia rhynchopetalum* von 1974 auf 1996 (Krautschopfbaum). Abhängig von Dauer der Niederschläge in günstigeren Jahren.
  - 3) Sehr geringer Zuwachs an Zweigen von Holzarten.
  - 4) Ausbreitung von Ausläufergräsern und *Alchemilla* auf Kahlflächen (z.B. nach „Beackern“ durch Dscheladas) und Aushub durch Nager.
  - 5) Auch bei oben offener Einzäunung kaum Verbiss an der gesamten Artengarnitur.
- e) Entwicklung der Landschaft
  - 1) Eindämmung der lokalen Ausbreitung von Waldinseln durch Verbiss und Feuer (meist schwach!).
  - 2) Keine nachhaltig wirksame Ausbreitung von ausläufertreibenden Büschen und Zwergsträuchern; kaum Verjüngung.
  - 3) Stabile Strukturen auf unberührten (+/- unerreichbaren) Fels-Sporen.
  - 4) Bemerkenswert stabile Strukturen bei mäßiger Verbiss-Wirkung.
  - 5) Durchdringung der Inseln mit Grasland-Arten, aber ständige Präsenz von Waldarten.

## 3. Diskussion der Baum- und Waldfähigkeit am Beispiel der tanzanischen Küstensavannen

Zuverlässige Aussagen über die Dynamik in der Wald-Offenland-Verteilung lassen sich nur über längere Zeitreihen ermitteln (KLÖTZLI 1980 [Dynamik der Gräser und Kräuter]; O'CONNOR 1991; BACKÉUS 1992; FURLEY et al. 1992; SKARPE 1992; BACKÉUS et al. 1994; BELSKY & CANHAM 1994 [„patch dynamics“]; GANABA & GUINKO 1995; KLÖTZLI et al. 1995; LENZI-GRILLINI et al. 1996; GASSMANN et al. 2000, 2005 [Veränderungen in der charakteristischen Artenkombination]; COCHARD 2004; für Zeitreihen siehe z.B. bei SCHÜTZ et al. 1998; SCHAMINÉE et al. 2002; Chaostheorie siehe bei ANAND 1997; ANAND & ORLÓCI 1997). Dasselbe gilt für die Aufrechterhaltung von experimentellen Ansätzen. So soll z.B. das Anlegen oder Verhüten von Feuern, die Abschirmung oder die Zulassung von

Verbiss kontrolliert werden können (Feuer und Verbiss siehe Einleitung und BLOESCH 2002). Dies betrifft namentlich etwaige Dauerflächen, die teilweise jährlich inventarisiert werden konnten und zumeist in mehrfach vegetationskundlich kartierten größeren Offenland-Flächen lagen (vgl. z.B. HERBEN 1996).

Trotz guter Überwachung gingen im Savannen-Testgebiet gut ein Drittel der Dauerflächen „verloren“, dies durch unerwünschte Beweidung oder Brände zu nicht vorgesehener Jahreszeit (siehe KLÖTZLI 1995). Indessen konnten auch so über 100 Dauerflächen, in denen alle wichtigeren Vegetationseinheiten vertreten waren, einwandfrei ausgewertet werden (siehe auch BLOESCH 2002). Dasselbe gilt für den Vergleich der Vegetationskarten. Wälder unterschiedlicher Flächengröße konnten aus verschiedenen Gründen nur in wenigen Jahren besucht werden, zeigten jedoch keine Brandspuren. Wildwechsel blieben meist recht stationär.

Schon die Auswertungen der ersten 10 Jahre ließen erstaunliche, teilweise nicht erklärbar, über das ganze Untersuchungsgebiet nachweisbare dynamische Prozesse erkennen (KLÖTZLI 1995). So wurden hochstete Arten plötzlich selten und umgekehrt seltene Arten plötzlich häufiger bis hochstet. Und typische Arten einzelner Vegetationseinheiten erschienen in anderen Einheiten häufiger. Außerdem konnte sich die ursprüngliche Einheit für einige Jahre ändern und schließlich wieder zur ursprünglichen Einheit zurückkehren (Resilience siehe z.B. WALKER & NOY-MEIR 1982).

Besonderes Augenmerk wurde dabei der Wirkung von Bauten von Grasland-Termiten geschenkt (*Cubitermes* siehe z.B. WOOD & SANDS 1977; BLOESCH 2002) und deren häufige Besiedlung durch Jungpflanzen von Palmen und dikotylen Savannen-Baumarten. Dieser gelegentliche Aufwuchs wurde durch Feuer z.T. vernichtet, teilweise aber konnte er zum Kern kleiner Gehölzinseln werden (über die Wirkung beschattender Bäume siehe z.B. bei WELTZIN & COUGHENOUR 1990; BELSKY & AMUNDSON 1992; BELSKY 1994).

Ursächlich beteiligt war vermutlich auch die Folge von trockenen oder feuchten Jahren. Diese werden im Untersuchungsgebiet (UG) durch die schwankenden N- und S-Grenzen der Passatwinde beeinflusst, teilweise auch durch die stark mosaikartig verteilten Regengüsse im gesamten UG. WIEGAND et al. (2005) entwerfen ein eigenständiges Modell von zyklisch sich ersetzenden humiden Gras- und Baumsavannen, die jedoch sekulären Prozessen entsprechen dürften.

Somit zeigt sich auch hier, dass langjährige Beobachtungen Anhaltspunkte geben zur Ursächlichkeit der Bildung von Savannen-/Wald-Komplexen (Sukzession siehe bei WALKER 1981).

Eine Beleuchtung der Mosaikbildung in Savanne und Puna auf der Basis von unseren **langjährigen Inventarisierungen** (inkl. Vegetationsaufnahmen) ergibt sich aus Abschnitt 2. Vegetationskartierungen bzw. Beobachtungen und Vermessungen der Grenzlagen von Waldinseln wurden bereits publiziert. Die so erhaltenen zusammenfassenden Bemerkungen zu dynamischen Vorgängen im Mosaik von Wald und Offenland wurden anhand der Literatur und zahlreicher Dokumente aus zahlreichen Feldkampagnen bereits in KLÖTZLI 2000; BLOESCH & KLÖTZLI 2005 kritisch hinterfragt.

Voraussetzung für die Beurteilung der Dynamik war die Anerkennung von Feuer und Verbiss als natürliche Faktoren sowie der relativ rezente Nachweis des Ökosystems Savanne als spätestens miozäne Bildung (Literatur vgl. BLOESCH & KLÖTZLI 2005; siehe z.B. VAN DER HAMMEN 1983; JACOBS et al. 1999. Über weitläufige, auch experimentelle Untersuchungen in Steppen siehe z.B. COUPLAND 1979, 1993).

Wald und offenere Vegetation unterscheiden sich nicht nur graduell, sondern grundlegend und sind nicht durch Sukzessionsvorgänge miteinander verbunden (Diskussion in BLOESCH & KLÖTZLI 2005).

#### 4. Übersicht über waldfähige Standorte in den Trockengebieten der Erde (außerhalb der Dornsavannen und Wüsten)

Die nachfolgende Übersicht wird aus den langjährigen Zeitreihen, Beobachtungen und Messungen abgeleitet. In vergleichender Weise wird A (Baum-) Savanne (semihumid), B Steppe und C Gebirgssteppe (Puna) – inkl. mediterran getönter Dornpolster- und Igelgras-Bereiche – vorgestellt. In allen Biomen (A, B, C) werden die folgenden Standorte mit Vorzug von Holzpflanzen bzw. Bäumen besiedelt:

**Fels** (Gräte\*, Einhänge, Köpfe) Schwerpunkt: B, C

**Blöcke** (Halden [gefestigt], Block-Gruppen\*) Schwerpunkt: C

**Grobschutt** (Halden\*) (xerophytische Buschwälder meist in „hilltop“- und anderen, eher konvexen Lagen sowie „Thalweg“-Wälder u.ä).

\* Außerhalb stark windgeschützter Lagen

Außerdem: Zufuhrlagen verschiedener Art (Grundwasserböden [Alluvionen], Galeriewälder, Gullywälder); vorzugsweise in Savannen mit zwei Regenzeiten, Grenzen in Abhängigkeit von der Variabilität und jahreszeitlichen Verteilung der Niederschläge, allenfalls: im Bereich von Reliktlagen, auch ausgesprochene Nebellagen. Verteilungsmuster im eigentlichen Grenzbereich ähnlich (vgl. auch BLOESCH & KLÖTZLI 2005).

In den humiden Gebieten der Erde zeigen sich ähnliche Strukturen in den Waldgrenz-Komplexen, in Gebirgsnadelwäldern teilweise mit baumförmigen Strukturen (ausführliche Darstellung in HOLTMEIER 2000).

Entscheidende Vorgänge/Reaktionen:

##### In der Savanne (A):

- Keine Sukzession von Baum-Savanne zu („hilltop“-) Wald, eigenständige Artengruppen.
- Initiierung der **Verjüngung** auf Termitenbauten oder nach anderen Bodenbewegungen. Infolge Beschattung und Durchwurzelung Aufbereitung des Bodens im Bereich des Baus für die Naturverjüngung. Unregelmäßigkeiten durch die Wirkung von hochwachsenden Kräutern.
- Nach **Waldschlag** relativ schnelle Rückführung in Wald möglich, auch durch Stockausschlag und Naturverjüngung (nach 5-10 Jahren).
- Akzentuierung der Abgrenzung von Wald zu Offenland durch **Spätfeuer** und regelmäßigen **Verbiss** auch an Sukkulenten-Waldmänteln („hilltops“ etc. bei A, Waldinseln in der Steppe B), Brennfähigkeit von Blatt und Borke stark reduziert.
- Grenz-Fluktuationen v.a. abhängig von Menge und Verteilung der Niederschläge; ausläufertreibende Grenzpflanzen.
- Oft starke Schwankungen in Häufigkeit und Verbreitung von zeitweise sehr häufigen und stark verbreiteten Pflanzenarten.

Durch Organismen verursachte Beiträge zur Mosaikbildung in Savannen (nach Experimenten, siehe z.B. KLÖTZLI 1980).

- Bildung von Gebüschinseln auf Termitarien über Vertisol (mit *Cubitermes*) Oxi-/Luvisol (mit z.B. *Macrotermes*) (beschrieben in z.B. BLOESCH 2002; siehe auch BLOESCH & KLÖTZLI 2005; Böden in Grenzlagen, siehe z.B. ASKEW et al. 1970; FREI 1978; MEDINA 1996).

Beispiel Küstensavannen von Tanzania: Frühe Besiedlung mit *Hyphaene* auch bei zerfallenden *Cubitermes*-Bauten, anschließend Installation von typischen Baumarten der Baum-Savannen (ca. 30 häufigere Arten).

Achtung: Zu unterscheiden von Stockausschlag-Entwicklung nach Kahlschlag und Beweidung von ehemaligen Wald-Standorten.

- Verbuschungsvorgänge, flächig, mit *Acacia*-Arten, in Küstenregionen Tanzanias mit *Acacia zanzibarica*, namentlich randlich von Vertisol-Standorten: auf tiefergründigem Vertisol mit *Acacia mellifera*. Auch im Bereich von *Heteropogon*-Weide (Typus III) (Einzelheiten in COCHARD 2004).
- Verbuschungsvorgänge (mit *Acacia*, *Dichrostachys*, *Harrissonia*, *Waltheria* usw., zum Teil Arten der Baumsavanne) auf *Andropogon*-Weide (Typus II; teilweise auch Typus III und IV), namentlich nach Rodung mit Busch-Brechern (Brush-Cutter) und anschließender Beweidung – zum Teil auch Start von Wiederbewaldungsvorgängen der Weide-Typen II - IV nach Beweidung, oft sehr schneller Vorgang (1-3 Jahre; vgl. KLÖTZLI 1981).

Anflug und Verjüngung von Waldarten wurde nicht beobachtet. (Vgl. auch Wirkung von Bäumen auf Grasland bei z.B. BELSKY 1994; Verbuschungsvorgänge in arideren Gebieten, JELTSCH et al. 1998)

### **In der Gebirgssteppe (bzw. Steppe) (C, z.T. B)**

Durch Organismen verursachte Beiträge zur Mosaikbildung im Puna-Grasland (nach Experimenten, siehe z.B. KLÖTZLI 1975, 1977, 1990; ausführliche Erwägungen in VARESCHI 1980).

- Die erstmalige Neubildung von Gebüsch-Inseln wurde nie beobachtet, weder mit *Erica* noch mit *Hypericum*. Mögliche Standorte auf Blockhaufen, Grobschutthängen, Felsgräten in +/- geschützter Lage; galeriesartig an saisonalen oder perennierenden Fließgewässern u.a.m., dort meist stark besiedelt.
- Die verjüngungsartige Besiedlung in natürlich beweidetem Puna-Grasland unter Neubildung von Ericaceen- und *Helichrysum*-Gebüsch wurde nirgends festgestellt, auch nicht in der Nähe von Baum- und Gebüsch-Beständen (vgl. auch KLÖTZLI 1975).
- Auch Graslandnischen ähnlicher Zusammensetzung in großflächigen subalpinen *Erica*-Buschwäldern zeigen keine Tendenz sich zu bewalden. Denn auch unter diesen Bedingungen fehlt die Verjüngung.
- Natürliches Offenland auf vertisolartigem Andosol in Form von Puna-artigem Grasland oder Moorland (mit *Carex*, *Pennisetum*) ist unterhalb 3'400 m recht selten und ohne Verjüngung von Gebüscharten (inkl. *Rapanea*). Im gesamten Gebiet verjüngt sich *Lobelia rhyngopetalum* periodisch (BURNAND 1998).

In bewirtschafteten (z.T. beweideten) Gebieten werden regelmäßige Spätfeuer am Ende der Trockenzeit gelegt und es wird auch Weideland gerodet und mit Rindern, Schafen und z.T. Ziegen bestoßen. Im Naturzustand fällt die starke Nutzung durch Dscheladas (Hochland-Pavian) ins Gewicht, dies einschließlich der Blockhalden und -haufen (vgl. Einzelheiten in KLÖTZLI 1977, 1980). Auch die Wirkung von Muriden wurde von MÜLLER (1977) detailliert untersucht.

## **Annex: Zur Geschichte und Entwicklung der Dauerflächen** (vgl. Fußnote 1)

### **A Zur Geschichte der Dauerflächen in der Savanne**

#### ***Dauerflächen***

- in 2 größeren Vegetationskomplexen
  - = Vertisol-Komplex mit Galerie-Wäldern, ca. 100 Flächen in ca. 10 km<sup>2</sup>
  - = Hügelwald-Komplex mit natürlicher Savanne in Tälern, ca. 30 Flächen in ca. 2 km<sup>2</sup>
- entlang von Hauptwegachsen (ca. 50 Flächen, ab 1992 weitere ca. 50 Flächen)

Verlust durch kurzfristige Fremdeinflüsse ca. 10-20%

#### ***Weitere Untersuchungen***

- Mikroklima-Messungen
- Bodeneigenschaften (inkl. Messung der Saugspannung)
- Nettoprimärproduktion
- Ferner: endemische Pathologie der Rinder und Schafe, tierische Produktion, Grundumsatz (KOZÁK 1983)
- Gesamtvegetationskarte auf der Basis von Satellitenbildern (TOBLER et al. 2003; COCHARD 2004)

#### ***Vegetationsaufnahmen***

- etwa alle 1-2 Jahre ab 1975-80
- weitere Kampagnen alle 2-3 Jahre ab 1992-2003

#### ***Vegetationskartierung***

- 1975, 1979, 1992 Erfassung der Mosaik (vgl. Einzelheiten in KLÖTZLI 1980; BLOESCH & KLÖTZLI et al. 2005)

#### ***Waldinventarisierung***

- ab 2004

### **B Zur Geschichte der Dauerflächen in der Puna**

#### ***Dauerflächen***

- in einer größeren und drei kleineren Einzäunungen
  - = um Blockhaufen mit Umgelände in Puna-Grasland, ca. 3'600 m
  - = um Quellsumpf-Mulde mit Umgelände in subalp. *Erica*-Busch mit lichter grasiger Stelle, ca. 3'350 m
  - = an Bacheinhang mit lockerem subalp. *Erica*-Busch mit lichten, grasigen Stellen, ca. 3'550 m
  - = in flacher Hanglage mit kurzrasigem Puna-Grasland, ca. 3'650 m

#### ***Weitere Untersuchungen (Beispiele aus KLÖTZLI 1980)***

- Gesamt-Vegetationskarte und größere Ausschnitte auf der Basis von Luftbildern wie unter „Savanne“

#### ***Vegetationsaufnahmen***

- alle Jahre in den Einzäunungen: (1971), 1972-1976
- weitere Vegetationsaufnahmen im gesamten Untersuchungsgebiet mit *Erica*-Buschwald und Puna-Grasland

#### ***Vegetationskartierung***

- 1971-73
- weitere detaillierte Kampagnen 1983, 1997 (Einzelheiten in KLÖTZLI 1980 und BURN-AND 1998)

#### ***Waldinventarisierung***

- 1970-73

## Zusammenfassung

1. In der Einführung werden die energetischen, hydrischen, chemischen, biotischen (z.B. parasitologischen) und mechanischen Ursachen von Waldgrenzen in den Trockengebieten kurz vorgestellt.  
Die durch Feuer und Verbiss bedingte Dynamik in den Waldinseln außerhalb der geschlossenen Wälder wird anhand von experimentellen Untersuchungen und langjährigen Beobachtungen beschrieben.
2. Je ein Beispiel aus Feuchtsavanne und Puna wird auf der Grundlage langer Zeitreihen bezüglich der Differenzierung von Wald und Offenland und im Hinblick auf die intensive Dynamik in den unteren Vegetationsschichten zusammenfassend diskutiert.  
Die wichtigsten Ergebnisse aus der Entwicklung von Vegetation und Landschaft werden aufgelistet.
3. Baum- und Waldfähigkeit in Grenzlagen werden am Beispiel der tanzanischen Küstensavanne vegetations- und standortkundlich definiert (vgl. BLOESCH & KLÖTZLI 2005).  
Intrinsische chaotische Prozesse dürften sich namentlich in der Bodenschicht in unvorhersehbarer Weise abspielen.  
Zwischen eigentlichem Wald und Offenland (z.B. Baum-Savanne) gibt es keine natürlichen Sukzessionsbeziehungen.
4. Eine Übersicht über waldfähige Standorte in den Trockengebieten der Erde (außerhalb von Dornsavanne und Wüste) zeigt einige generelle Eigenheiten der Grenzlagen in Savanne, Steppe und Puna auf.  
Im Wesentlichen werden außerhalb der eigentlichen Grenze von geschlossenen Wäldern Insel-Standorte auf Fels, Blockschutt und Schutthängen besiedelt. Außerdem sind eine Reihe von Relikt- und Zufuhrlagen waldfähig. Eine Verjüngung in Offenland kann sich nur auf Spezial-Standorten durchsetzen.  
Ähnliche Waldgrenz-Komplexe zeigen sich auch in den feuchteren Gebieten der Erde, in Nadelwäldern teilweise mit bandförmigen Strukturen.

## Literatur

- ANAND, M. (1997): The fundamental nature of vegetation dynamics - a chaotic synthesis. – *Coenoses* **12**: 55-62.
- ANAND, M. & ORLÓCI, L. (1997): Chaotic dynamics in a multispecies community. - *Environ. Ecol. Stat.* **4**: 337-344.
- ASKEW, G.P., MOFATT, D.J., MONTGOMERY, R.F. & SEARL, P.L. (1970): Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of north-eastern Mato Grosso. – *Geogr. J.* **136**: 370-376.
- AUGUSTINE, D.J., MCNAUGHTON, S.J. (1998): Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. – *J. Wildl. Management.* **62**: 1165-1183.
- AUGUSTINE, D.J., MCNAUGHTON, S.J., FRANK, D.A. (2003): Feedback between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. – *Ecol. Applic.* **13**: 1325-1337.
- BACKÉUS, I. (1992): Distribution and vegetation dynamics of humid savannas in Africa and Asia. – *J. Veg. Sci.* **3**: 345-356.
- BACKÉUS, I., RULANGARANGA, Z.K. & SKOGLUND, J. (1994): Vegetation changes on formerly overgrazed hill slopes in semi-arid central Tanzania. – *J. Veg. Sci.* **5**: 327-336.
- BELSKY, A.J. (1986): Population and community processes in a mosaic grassland in the Serengeti, Tanzania. – *J. Ecol.* **74**: 841-856.
- BELSKY, A.J. (1990): Tree/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. – *J. Biogeogr.* **17**: 483-489.
- BELSKY, A.J. (1994): Influences of trees on savanna productivity: Tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. – *Ecology* **75**(4): 922-932.
- BELSKY, A.J. & AMUNDSON, R.G. (1992): Effects of trees on understorey vegetation and soils at for-

- est-savanna boundaries. – In: FURLEY, P.A., PROCTOR, J. & RATTER, J.A. (eds.): *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, pp. 353-366. – Chapman & Hall, London.
- BELSKY, A.J. & CANHAM, C.D. (1994): Forest gaps and isolated savanna trees. An application of patch dynamics in two ecosystems. – *BioScience* **44/2**: 77-84.
- BERGSTRÖM, R. (1992): Browse characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas. – *J. Veg. Sci.* **3**: 315-324.
- BHIMA, R. & BREDEKAMP, G.J. (1999): The effect of fire on regeneration of *Colophospermum mopane* and *Dalbergia melanoxylon* and on elephant browsing. – *Phytocoen.* **29(4)**: 469-484.
- BLOESCH, U. (1999): Fire as a tool in the management of a savanna/dry forest reserve in Madagascar. – *Appl. Veg. Sci.* **2**: 117-124.
- BLOESCH, U. (2002): The dynamics of thicket clumps in the Kagera savanna landscape, East Africa. – Diss. ETH, Nr. 14386. Shaker Verlag, Aachen.
- BLOESCH, U. & KLÖTZLI, F. (2002): The vegetation of the Saadani National Park and possible conservation- and management strategies. – Tanzania Wildlife Discussion Paper Nr. 33 (ed. by Baldus, R.D. & Siege, L.). Wildlife Division / GTZ, Dar es Salaam, Tanzania.
- BLOESCH, U. & KLÖTZLI, F. (2005): Zur Waldfähigkeit der Saadani-Küstensavannen in Tansania. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **17**: 55-69.
- BOURLIÈRE, F. (1983) (ed.): *Tropical savannas. – Ecosystems of the World* **13**. Elsevier, Amsterdam. 732 pp.
- BOURLIÈRE, F. & HADLEY, M. (1983): Present-day savannas: an overview. – In: BOURLIÈRE, F. (ed.): *Tropical savannas. – Ecosystems of the World* **13**: 1-17. Elsevier, Amsterdam.
- BURGA, C.A., KLÖTZLI, F., GRABHERR, G. (2004): *Gebirge der Erde*. – Ulmer-Verlag, Stuttgart. 504 S.
- BURGESS, N.D. & CLARKE, G.P. (eds.) (2000): *Coastal forests of eastern Africa*. – IUCN Forest Conservation Programme. Cambridge University Press, Cambridge.
- BURNAND, J. (1998): Vegetation structure of the Afroalpine Grassland on the Gich-Imet Gogo Range 24-39. – In: NIEVERGELT, B., GOOD, T., GÜTTINGER, R. (Hgr.): *A Survey on the Flora and Fauna of the Simen Mountains National Park Ethiopia*. Walia, J. Ethiop. Wildl. Nat. Hist. Soc. - Pano-Verlag, Zürich. 109 pp.
- COCHARD, R. (2004): Patterns and dynamics of secondary *Acacia zanzibarica* woodlands at Mkwaja Ranch, Tanzania. – Diss. ETH Zürich, Nr. 15830.
- COLE, M.M. (1986): *The Savannas. Biogeography and Geobotany*. – Academic Press, London. 438 pp.
- COUPLAND, R.T. (1979): Grassland ecosystems of the world. Analysis of grasslands and their uses. – *Intern. Biol. Progr.* **18**. Cambridge Univ. Press. 401 pp.
- COUPLAND, R.T. (1993): Overview of African Grasslands. – In: COUPLAND, R.T. (ed.): *Ecosystems of the World 8B: Natural Grasslands. Eastern hemisphere and résumé*, pp. 167-169. Elsevier, Amsterdam/London/New York/Tokyo.
- DUBS, B. (1994): Differentiation of woodland and wet savanna habitats in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. – *The Botany of Mato Grosso Ser. B, No. 1*, Betron.
- EDWARDS, P.J. (1984): The use of fire as a management tool. – In: BOOYSEN, P. DE V. & TAINTON, N.M. (eds.): *Ecological effects on fire in South African ecosystems*, pp. 349-362. Springer, Berlin.
- ELLERY, W.N., MENTIS, M.T. & SCHOLES, R.J. (1992): Modelling the location of woody-grassland boundaries. – In: FURLEY, P.A., PROCTOR, J. & RATTER, J.A. (eds.): *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*, pp. 569-582. Chapman & Hall, London.
- FREI, E. (1978): Andepts in some high mountains of East Africa. – *Geoderma* **21**: 119-131.
- FROST, P., MEDINA, E., MENAUT, J.-C., SOLBRIG, O., SWIFT, M. & WALKER, B. (1986): Responses of savannas to stress and disturbances. – *Biology International Special Issue No. 10*. International Union of Biology Science, Paris.
- FURLEY, P.A., PROCTOR, J. & RATTER, J.A. (eds.) (1992): *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. – Chapman & Hall, London. 616 pp.
- GANABA, S., GUINKO, S. (1995): Etat actuel et dynamique du peuplement ligneux de la région de la Mare d'Oursi (Burkina Faso). – *Et. flor. vég. Burkina Faso* **2**: 3-14.
- GASSMANN, F., KLÖTZLI, F. & WALTHER, G.-R. (2000): Simulation of observed types of dynamics of plants and plant communities. – *J. Veg. Sci.* **11**: 397-408.
- GASSMANN, F., KLÖTZLI, F. & WALTHER, G.-R. (2005): Vegetation change shows generic features of non-linear dynamics. – *J. Veg. Sci.* **16**: 703-712.
- GIGNOUX, J., CLOBERT, J., MENAUT, J.-C. (1997): Alternative fire resistance strategies in savanna trees. – *Oecologia* **110(4)** : 576-583.
- GILLON, D. (1983): The fire problem in tropical savannas. – In: BOURLIÈRE, F. (ed.): *Tropical savannas. – Ecosystems of the World* **13**: 617-641. Elsevier, Amsterdam.

- GOLDAMMER, J.G. (1993): Feuer in Waldökosystemen der Tropen und Subtropen. – Birkhäuser, Basel. 251 S.
- GOLDAMMER, J.G., JENKINS, M.J (eds.) (1990): Fire in Ecosystem Dynamics. Mediterranean and Northern Perspectives. – SBP Acad. Publ., The Hague/NL., 199 pp.
- HARUKI, M. (1984): Silvicultural studies in the savanna and forest zones of Cameroon. Natural and man-induced experimental changes in tropical Africa. Case studies in Cameroon and Kenya. – Hokkaido Univ., Sapporo, 75-91.
- HERBEN, T. (1996): Permanent plots as tools for plant community ecology. – J. Veg. Sci. 7: 195-202.
- HILLS, T.L. & RANDALL, R.E. (1968): The Ecology of the Forest/Savanna Boundary. – Proceedings of the IGU Humid Tropics Commission Symposium, Venezuela, 1964. Department of Geography, McGill University Montreal, Quebec.
- HOFFMANN, W.A., ORTHEN, B., KIELSE VARGAS DO NASCIMENTO, P. (2003): Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. – Funct. Ecol. 17: 720-726.
- HOLTMEIER, F.-K. (2000): Die Höhengrenzen der Gebirgswälder. – Arb. Inst. Landsch. ökol., Westfälische Wilhelms-Universität, Münster 8. 337 S.
- HOLTMEIER, F.-K. (2002): Tiere in der Landschaft. Einfluss und ökologische Bedeutung. – Ulmer-Verlag, Stuttgart. 367 S. (siehe auch HOLTMEIER (1999): Tiere als ökologische Faktoren in der Landschaft. – Arb. Inst. Landsch. ökol., Westfälische Wilhelms-Universität, Münster.
- HUNTLEY, B.J. & WALKER, B.H. (eds.) (1982): Ecology of tropical savannas. – Ecol. Stud. 42. Springer, Berlin. 689 pp.
- JACOBS, B.F., KINGSTON, J.D., JACOBS, L.L. (1999): The origin of grassdominated ecosystems. – Ann. Missouri Bot. Gard. 86: 590-643.
- JELTSCH, F. (1999): Ökologische Prozesse und Strukturen in semi-ariden Savannen. – Habil. Univ. Jena. 197 S.
- JELTSCH, F., MILTON, S.J., DEAN, W.R.J., VAN ROOYEN, N. & MOLONEY, K.A. (1998): Modelling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass coexistence in semi-arid savannas. – J. Ecol. 86: 780-793.
- JONES, J.A. (1992): Soil formation and nutrient dynamics at the woodland-savanna boundary in East Africa. – In: FURLEY, P.A., PROCTOR, J. & RATTER, J.A. (eds.): Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries, pp. 185-212. Chapman & Hall, London.
- KLÖTZLI, F. (1975): Zur Waldfähigkeit der Gebirgssteppen Hoch-Semiens (Nord-Äthiopien). – Beitr. naturk. Forsch. Südwest. Dtl. 24: 131-147.
- KLÖTZLI, F. (1977): Wild und Vieh im Gebirgsgrasland Äthiopiens (Einfluss der Nutzung auf die Stabilität des Graslandes). – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna. - Ber. Sympos. IVV: 499-512. J. Cramer, Vaduz.
- KLÖTZLI, F. (1980): Analysis of species oscillations in tropical grasslands in Tanzania due to management and weather conditions. – Phytocoen. 8(1): 13-33.
- KLÖTZLI, F. (1981): Zur Erfassung der Stabilität und der Nutzungsmöglichkeiten der Gebirgssteppe Hochsemiens (Äthiopien). – Geomethodica 6: 87-117. Basel.
- KLÖTZLI, F. (1990): African Mt. Grasslands in their global context with an overview on Puna as an orobiome. – In: WINIGER, M. et al. (eds.): Mt. Kenya Area-Differentiation & Dynamics of a Trop. Mt. Ecosystem. Proc. Internat. Worksh. Ecol. Socio-Econ. Mt. Kenya Area. Nanyuki, Kenya, III/1989, pp. 75-81.
- KLÖTZLI, F. (1995): Projected and chaotic changes in forest and grassland plant communities. Preliminary notes and theses. – Ann. Bot. 53: 225-231.
- KLÖTZLI, F. (2000): Savannen - in globaler Betrachtung. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 12: 31-63.
- KLÖTZLI, F., LUPI, C., MEYER, M. & ZYSSET, S. (1995): Veränderungen in Küstensavannen Tansanias. Ein Vergleich der Zustände 1975, 1979 und 1992. – Verh. Ges. Oekol. 24: 55-65.
- KÖRNER, C. (1999): Alpine plant life. – Springer, Berlin. 388 S.
- KOZÁK, A. (1983): Der Nährwert einer tropischen Naturweide in Tansania. – Diss. ETH. 153 S.
- LENZI-GRILLINI, C.R., VISKANIC, P. & MAPESA, M. (1996): Effects of 20 years of grazing exclusion in an area of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. – Afr. J. Ecol. 34: 333-341.
- LEUTHOLD, W. (1995): Langfristige Veränderungen der Vegetation im Tsavo-Nationalpark Kenya. – Vj.schr. Natf. Ges. Zürich 140: 163-171.
- LIBEN, L. (1961): Les bosquets xérophiles du Bugesera (Ruanda). – Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique 93: 93-111.
- LOCK, J.M. (1993): Vegetation change in Queen Elizabeth National Park, Uganda: 1970-1988. – Afr. J. Ecol. 31: 106-117.

- LONGMAN, K.A. & JENIK, J. (1992): Forest-savanna boundaries: general considerations. – In: FURLEY, P.A., PROCTOR, J. & RATTER J.A. (eds.): *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, pp. 3-20. Chapman & Hall, London.
- LUDWIG, J.A., TONGWAY, D.J., EAGER, R.W., WILLIAMS, R.J., COOK, G.D. (1999): Fine-Scale vegetation patches decline in size and cover with increasing rainfall in Australian savannas. – *Landscape Ecol.* **14**: 557-566.
- MEDINA, E. (1996): Biodiversity and nutrient relations in savanna ecosystems: Interactions between primary producers, soil microorganisms, and soils. – In: SOLBRIG, O.T., MEDINA E. & SILVA, J.F. (eds.): *Biodiversity and savanna ecosystem processes*. – *Ecol. Stud.* **121**: 45-57. Springer, Berlin.
- MEDINA, E., SILVA J.F. (1990): Savannas of northern South-America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. – *J. Biogeogr.* **17**: 403-413.
- MENAUT, J.C. (1977): Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast. – In: *Acta del IV Symposium Internacional de Ecologia Tropical*, Panama.
- MIÈGE, J. (1966): Observations sur les fluctuations des limites savanes-forêts en basse Côte d'Ivoire. – *Annales de la faculté des Sciences de l'Université de Dakar* **19**: 149-166.
- MÜLLER, J.P. (1977): Populationsökologie von *Arvicanthis abyssinicus* in der Grassteppe des Semien Mountains National Park (Äthiopien). – *Z. Säugetierkde.* **42**: 145-172.
- NIEVERGELT, B. (1981): *Ibexes in an African Environment*. – *Ecol. Stud.* **40**. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 189 S.
- O'CONNOR, T.G. (1991): Patch colonization in a savanna grassland. – *J. Veg. Sci.* **2**(2): 245-254.
- O'CONNOR, T.G. (1994): Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing. – *J. Appl. Ecol.* **31**: 155-171.
- OLFF, H. & BAKKER, J.P. (1998): Do intrinsically dominant species exist? A test statistic for field data. – *Appl. Veg. Sci.* **1**: 15-20.
- PHILPOT, C.W. (1970): Influence of mineral content on the pyrolysis of plant materials. – *Forest Science* **16**: 467-471.
- PINARD, M.A. & HUFFMAN, J. (1997): Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. – *J. Trop. Ecol.* **13**: 727-740.
- SARMIENTO, G. (1984): *The Ecology of Neotropical Savannas*. – Harvard Univ. Press, Cambridge/Mass., London/U.K. 235 pp.
- SCHAMINÉE, J.H.J., VAN KLEY, J.E., OZINGA, W.A. (2002): The analysis of long-term changes in plant communities: case studies from the Netherlands. – *Phytocoen.* **32**: 317-335.
- SCHIESSL, M. (1999): Floristic composition and structures of floodplain vegetation in the Northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. – *Phyton (Horn, A)* **39**: 303-326.
- SCHOLES, R.J. & WALKER, B.H. (1993): *An African Savanna. Synthesis of the Nylsvley*. – University Press, Cambridge.
- SCHRÖDER, A., PERSSON, L. & DE ROOS, A.M. (2005): Direct experimental evidence for alternative stable states - a review. – *Oikos* **110**: 3-19.
- SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.D., ACHERMANN, G., GRÄMIGER, H. (1998): Zeitreihenanalyse in der Vegetationskunde. – *Bot. Helv.* **108**: 105-124.
- SILVA, J.F. (1996): Biodiversity and stability in tropical savannas. – In: SOLBRIG, O.T., MEDINA E. & SILVA, J.F. (eds.): *Biodiversity and savanna ecosystem processes*. – *Ecol. Stud.* **121**: 161-171. Springer, Berlin.
- SKARPE, C. (1991 a): Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. – *J. Veg. Sci.* **2**: 565-572.
- SKARPE, C. (1991 b): Impact of grazing on savanna ecosystems. – *Ambio* **20**:351-356.
- SKARPE, C. (1992): Dynamics of savanna ecosystems. – *J. Veg. Sci.* **3**: 293-300.
- SOLBRIG, O.T., MEDINA, E., SILVA, J.F. (1996): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. – Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 233 pp.
- SPICHTIGER, R. (1975): Contribution à l'étude du contact entre flores sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides, semi-décidues du V baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire Centrale). – Thèse Univ. Genève. 261 pp.
- TOBLER, M.W., COCHARD, R., EDWARDS, P.J. (2003): The impact of cattle ranching on large-scale vegetation patterns in a coastal savanna in Tanzania. – *J. Appl. Ecol.* **40**: 430-444.
- TREYDTE, A.C., EDWARDS, P.J., SUTER, W. (2005): Shifts in native ungulate communities on a former cattle ranch in Tanzania. – *Afr. J. Ecol.* **43**: 302-311.
- VAN DE KOPPEL, J. & PRINS, H.H.T. (1998): The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: an hypothesis. – *Trop. Ecol.* **14**: 565-576.

- VAN DER HAMMEN, T. (1983): The palaeoecology and palaeogeography of savannas. – In: BOURLIÈRE, F. (ed.): Tropical savannas. – Ecosystems of the World **13**: 19-35. Elsevier, Amsterdam.
- VARESCHI, V. (1980): Vegetationsökologie der Tropen. – Ulmer-Verlag, Stuttgart. 293 S.
- VINES, R.G. (1968): Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. – Austr. J. Bot. **16**: 499-514.
- WALKER, B.H. (1981): Is succession a viable concept in African savanna ecosystems? – In: WEST, D.C., SHUGART, H.H. & BOTKIN, D.B. (eds.): Forest succession, pp. 431-447. Springer, New York.
- WALKER, B.H. (ed.) (1987): Determinants of tropical savannas. – IUBS Monogr. Ser. **3** (Harare, Zimbabwe, Dec. 1985). ICASA- and IRL-Press, Oxford. 150 pp.
- WALKER, B.H. & NOY-MEIR, I. (1982): Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. – In: HUNTLEY, B.J. & WALKER, B.H. (eds.): Ecology of tropical savannas. – Ecol. Stud. **42**: 556-590. Springer, Berlin.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1984 f.): Ökologie der Erde. 1-4, 2. Aufl. – G. Fischer, Stuttgart, Jena.
- WALTHER, G.-R. (2002): Einfluss der Beweidung auf afrikanische Savannen-Ökosysteme. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **14**: 131-143.
- WALTHER, G.-R., PETERSEN, J. & POTT, R. (2002): Concepts and application of non-linear complex systems theory to ecological succession. – In: AMBASHT, R.S. & AMBASHT, N.K. (eds.): Modern trends in applied terrestrial ecology, pp. 303-314. Kluwer, London.
- WELTZIN, J.F. & COUGHENOUR, M.B. (1990): Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. – J. Veg. Sci. **1**: 325-332.
- WIEGAND, K., SALTZ, D. & WARD, D. (2005): A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment - Insights from an arid savanna. – Persp. Pl. Ecol., Evol. Syst. **7**: 229-242. Elsevier, Amsterdam.
- WOOD, T.G. & SANDS, W.A. (1977): The role of termites in ecosystems. – In: BRIAN, M.V. (ed.): Production Ecology of Ants and Termites. – Internat. Biol. Progr. **13**: 245-392. Cambridge University Press, Cambridge.
- YOUNG, M.D., SOLBRIG, O.T. (eds.) (1993): The world's savannas. – MAB-Ser. 12, Parthenon-Unesco, Paris. 350 pp.

## Danksagungen

Eine Reihe von Personen und Institutionen haben unsere Forschung mitgetragen.

Die Untersuchungen in Aethiopien (Gebirgssteppe) wurden damals logistisch vom aethiopischen Wildlife Department und von der Schweiz. Botschaft, finanziell von WWF, IUCN, World Bank und vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt.

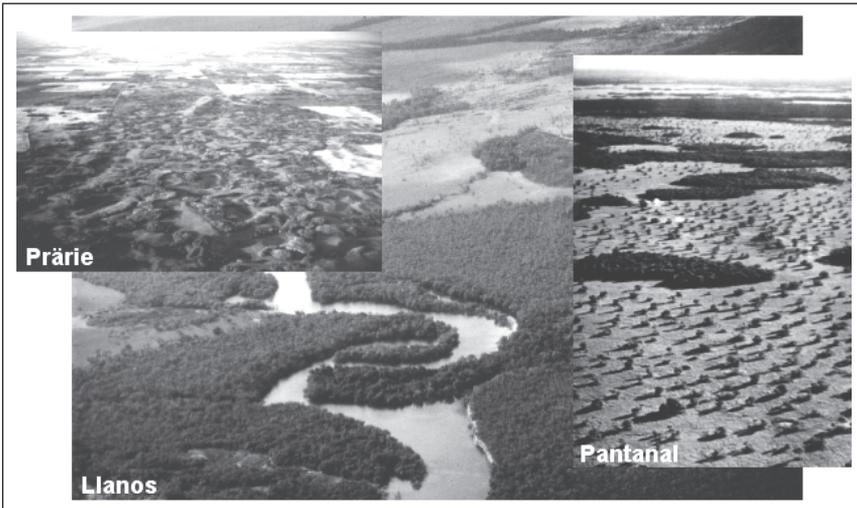
In den Anfängen wurden die ausgedehnten Erhebungen in den tanzanischen Küstensavannen für die Agava Handels AG durchgeführt. Dabei genossen die Arbeitsgruppen durch all die Jahre die Gastfreundschaft der Ranch-Manager-Familie von E. und M. Blaser (†), später von der Familie G. Fox, wofür wir heute noch sehr dankbar sind.

In späteren Jahren – vor allem nach Auffassung der Mkwaja Cattle Ranch und in der Übergangsphase zum Saadani National Park – wurden die wissenschaftlichen Projekte von der Firma Albers und Co. und von Dr. U. Albers persönlich sowie von der Syngenta Basel, Herr F. Nicolier und von Dr. J. Goebel, bis ca. 2000 Manager der Amboni Ltd., Tanga (inkl. Ranch), unterstützt.

Ihnen allen sei für die langjährige finanzielle Hilfe herzlich gedankt.

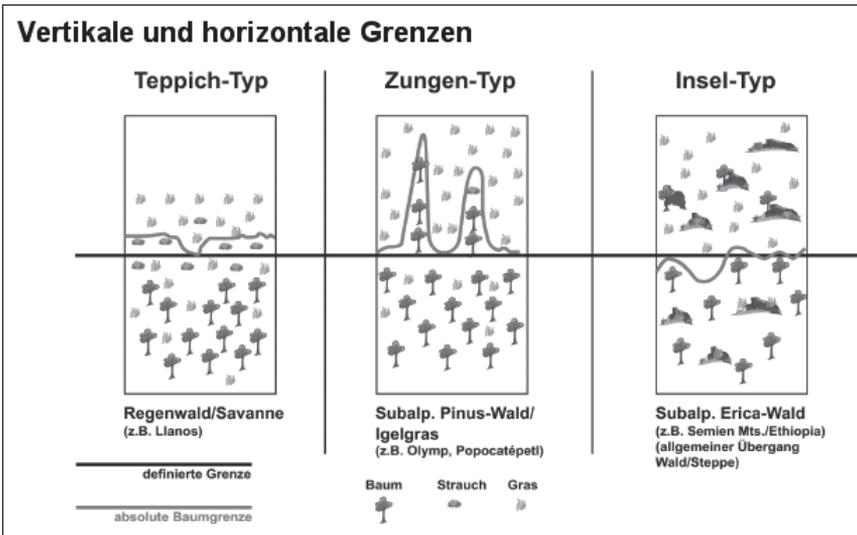
In das Matador-Projekt wurde ich 1972 in verdankenswerter Weise von Dr. R. Coupland eingeführt.

Die Forschungsprojekte wurden von Anfang an in Obliegenheiten des Geobotanischen Institutes der ETH (heute: Institut für Integrative Biologie der ETH, Departement Umweltwissenschaften) integriert und werden aktuell noch fortgesetzt, vor allem in den Waldbereichen.

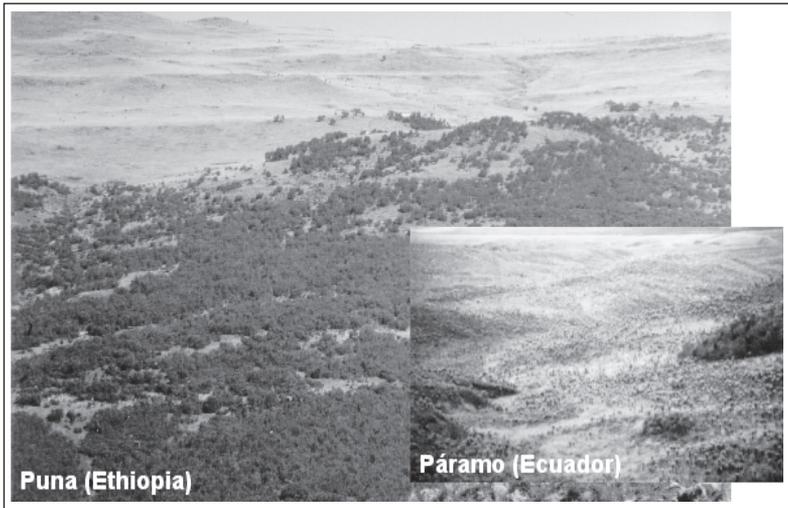


**Abb. 1: Typen von Waldgrenzen**

- a) Prärie bei Saskatoon, IX/72  
Sand-Prärie mit *Symphoricarpus*, *Prunus*, *Rosa*  
Lehm-Prärie mit Ackerkulturen, z.T. Inseln mit *Populus*, Insel-Typus
- b) Savannen-Grasland (Llanos) südlich von Puerto Ayacucho/Venezuela, akzentuiert durch Feuer, Übergang zu saison. Regenwald, Teppich- und Zungen-Typus, XI/91
- c) Savannen-Grasland (Pantanal) mit Baum- und Buschinseln, etwas konvexe Flächen mit Buschwald, Insel-Typus, VI/84



**Abb. 2: Beispiele typisierbarer Waldgrenzen**



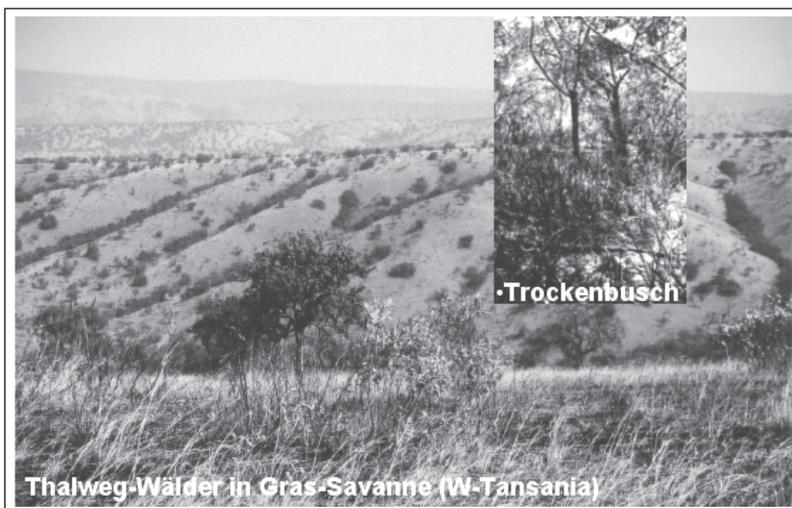
**Abb. 3: Auflösung des Waldes im Gebirge**

- a) Gebirgssteppen- (Puna-) Mosaik im Semien-Gebirge N-Aethiopiens; „Waldgrenze“ (am kleinen Hügel rechts) bei 3'600 m, XII/72; (Einzelheiten in KLÖTZLI 1975, 2004)
- b) Zum Vergleich: Páramo-Mosaik östlich Tulcan/Ecuador; Waldreste an den Flanken der Hangrippen (dunklere Stellen links und rechts im Bild), ca. 3'800 m; Grasland mit *Espeletia* und *Puya*, XI/91; (Einzelheiten in KLÖTZLI 2004)



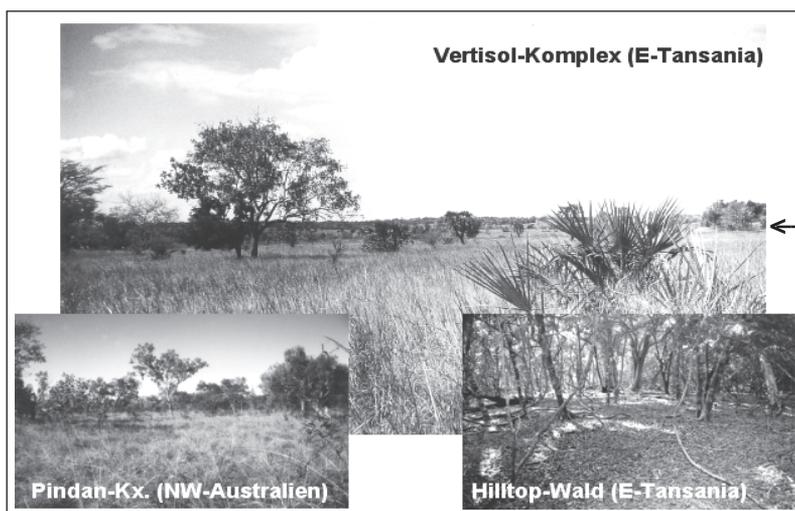
**Abb. 4: Wald-Savannen-Komplex**

- a) Campo-Cerrado-Komplex: Campo Cerrado im Vordergrund, Cerradão im Hintergrund; bei Guri/Venezuela („hilltop“-Lage), XI/91; (Einzelheiten in KLÖTZLI 2000)
- b) „Hilltop“-Komplex: Übergang zu Vertisol-Grasland im Vordergrund, „hilltop“-Wald im Hintergrund; bei Mkwaja/Tanzania, IX/03
- c) Miombo-Savannen-Komplex: Typischer „hilltop“-Bestand auf dem Hügel, Grasland mit viel Baobab ab Vordergrund (nicht mehr im Bild); C-Tanzania, VIII/81
- d) Spezialfall Gran Sabana-Mosaik: Wald auf mesischen bis trockeneren Lagen, vor allem am Einhang zur Ebene und auf flachen Hügeln in der Ebene; *Mauritia*-Palmen-Bestände als gewässerbegleitende Bestände; gehölzfreie Flächen auf feuchten bis nassen Quarzsand-Ablagerungen (z.T. Moore); Venezuela, XII/91



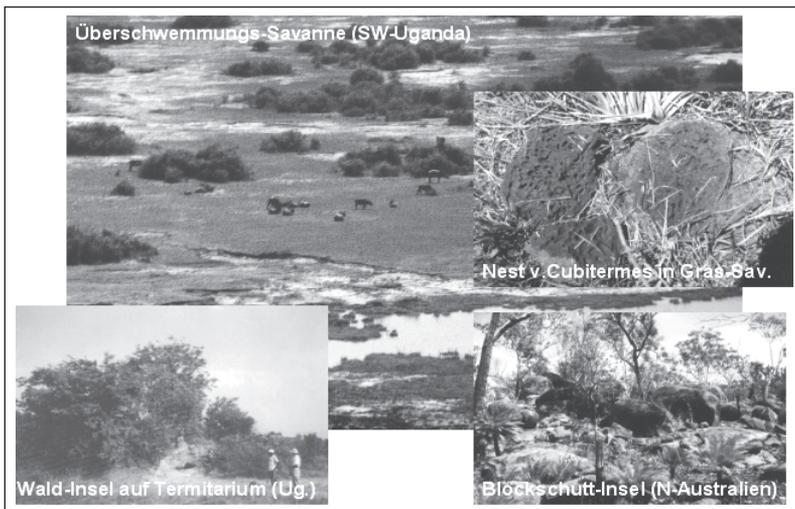
**Abb. 5: Trockenbusch und „Thalweg“-Wald**

- a) „Thalweg“-Wälder in Gras-Savanne: Typischer Komplex mit Sukkulenten-reichem Trockenbusch („bosquet xérophytique“) = (b) und wüchsigeren „Thalweg“-Wäldern; unweit vom Akagera National Park in SE-Rwanda, IX/92



**Abb. 6: Vertisol-Komplex ebener Lagen**

- a) Vertisol-Komplex: Im Vordergrund Übergang zum baumfreien Vertisol-Grasland mit *Hyphaene compressa* und *Balanites aegyptiaca* (Mittelgrund), hinten auf Hügelrücken „hilltop“-Wald (c) und am rechten Rand (Pfeil); Saadani National Park/Tanzania, X/76
- b) Pindan-Komplex: Kleinflächiges Mosaik im NW-australischen (*Eucalyptus*-) Trockenwald unweit Darwin, VIII/81; (Dynamik der Inselbildung siehe bei BLOESCH 2002)



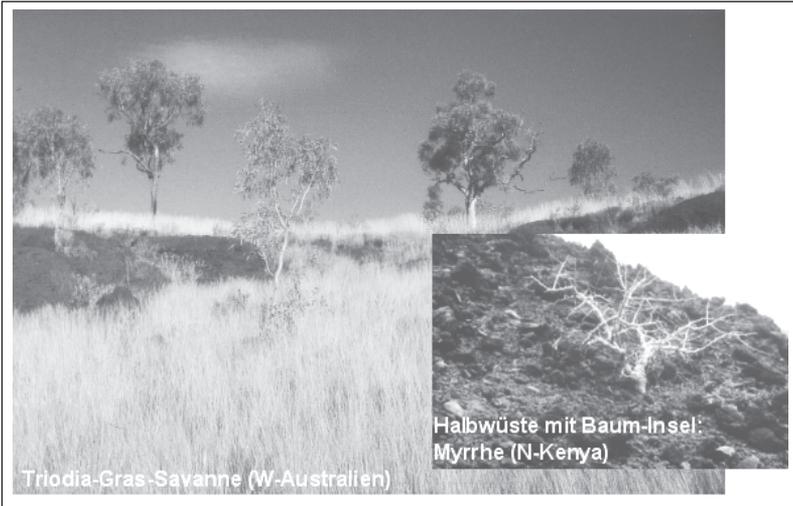
**Abb. 7: Waldinsel-Bildung auf Termitarien**

- Überschwemmungs-Savanne mit hohen Termitarien (b) in SW-Uganda, VII/71
- Detail von *Cubitermes*-Nest auf Vertisol-Grasland, (VIII/78)
- Analoge Blöckschütt-Insel mit *Eucalyptus*-Wald mit *Macrozamia*, teilweise in Vertisol-Grasland in N(E)-Australien, VIII/81



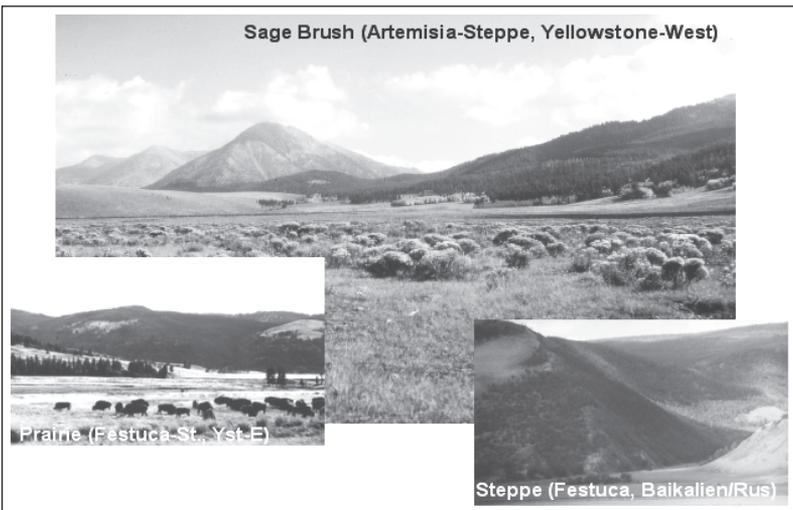
**Abb. 8: Mechanische Wirkungen von Säuger-Konsumenten (Verbiss und Feuer)**

- Elefant stößt Palme um (*Hyphaene compressa*); Selous Game Reserve/Tanzania, VIII/76
- Nashorn frisst Akazien-Zweige (*Acacia drepanolobium*); Nairobi National Park/Kenya, X/78
- Dikdik knabbert Akazien-Spross-Enden (*Acacia seyal*); Samburu National Park/Kenya, VII/71
- Feuer in *Hyparrhenia*-Grasland im Mosaik mit *Crossopterix febrifuga*-Einzelstämmen und (Sukkulenten-) Trockenbusch (beide nicht brennbar); Burigi Game Reserve/Tanzania, VIII/97



**Abb. 9: (Halb-) Wüsten-Randbereich**

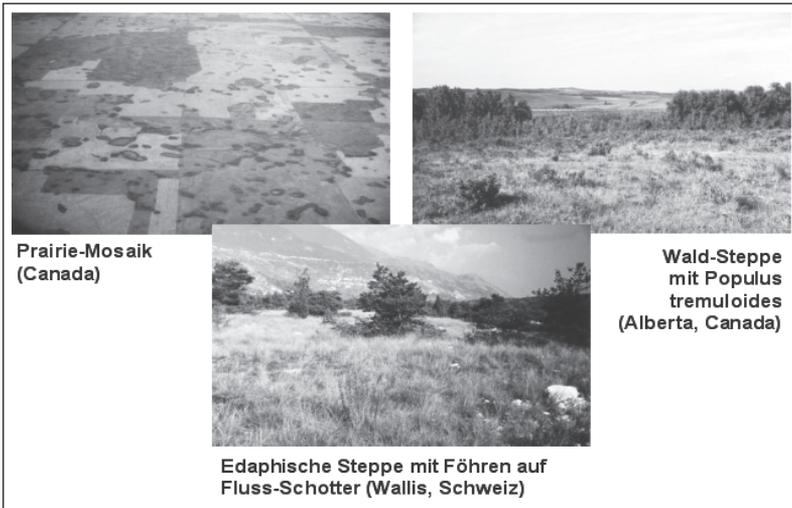
- a) Spinifex-(*Triodia*)-Grasland in NW-Australien, unweit Port-Hedland; Felspartien mit baumförmigen Vertretern von *Eucalyptus* und *Acacia*, VIII/81
- b) Gras-Halbwüste im Chalbi-Desert in N-Kenya, Blockinsel mit einzelnen *Commiphora*-„Halbstämmen“, IV/76



**Abb. 10: Wald-Steppen-Grenze in Ebenen und Tal-Lagen**

Wald in Hanglage, inselartig in der Ebene: Fluss-Einhänge, Schotter-Hügel. Grasland auf feinkörnigen Löss-Hängen und Tal-Ebenen.

- a) Sage Brush (*Artemisia tridentata*-Steppe); Yellowstone-West, IX/76
- b) Prairie (*Festuca*-Steppe), Hanglagen mit *Pinus contorta*; Yellowstone-East, X/01
- c) Steppe (*Festuca*-Steppe), Hanglagen mit *Pinus silvestris*; N-Ausläufer des Sayan-Gebirges, Baikalien/Russland), VIII/75



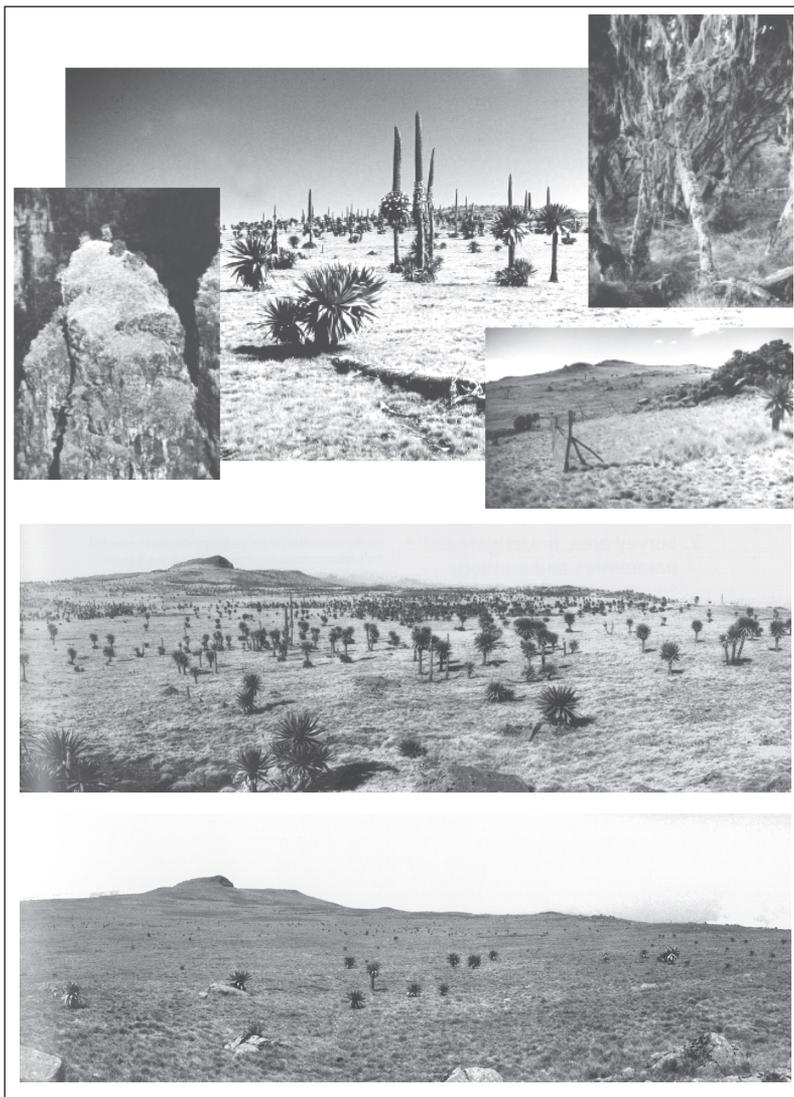
**Abb. 11: Inseln mit Steppenbusch**

- a) Prairie-Mosaik mit Wald-Steppe mit *Populus tremuloides* (b); bei Calgary, Alberta/Canada, IX/72
- c) Edaphische *Stipa capillata*-Steppe mit Föhren auf Fluss-Schotter; Rottensand, Wallis/Schweiz, IX/70



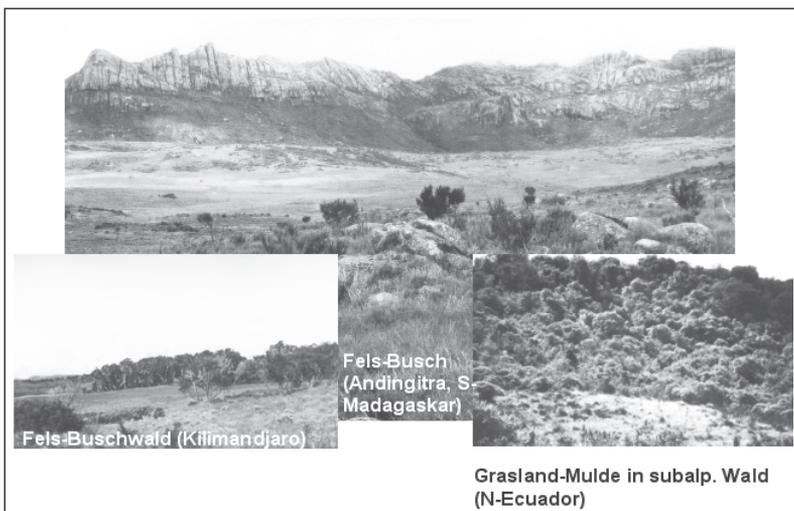
**Abb. 12: Buschartiger Wald in der Steppe mit steilen Gradienten**

- a) Mongolische Steppe mit Lärche (*Larix sibirica*) auf Felskuppe; Insel Zugumoy im mittl. Baikalsee, VII/75
- b) Argentinische Pampa mit *Celtis tala* auf altem Strandwall; Küstenregion unweit Dolores/Argentinien, X/81
- c) Patagonische Steppe mit Steppenbusch (*Nothofagus antarctica*); Flachhügel unweit Bariloche/Argentinien, X/81



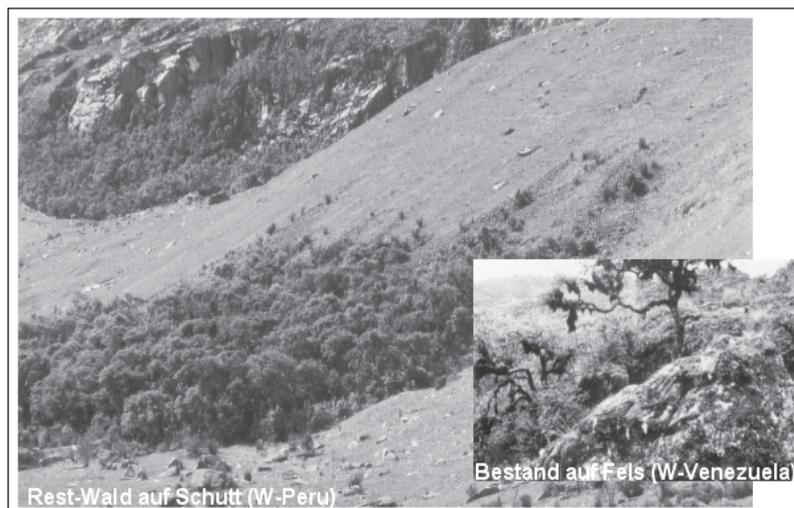
**Abb. 13: Puna-Waldgrenz-Lagen am Beispiel des zentralen Semien-Gebirges (1971-1973)**

- a) Typisches Gebirgs-Grasland mit v.a. *Festuca*-Arten, *Danthonia*, *Poa*, *Pentastichis*, *Agrostis* und vielen *Lobelia rhynchopetalum*-Stämmchen
- b) Subalpiner *Erica arborea*-Buschwald mit viel *Festuca*, *Poa*, *Heliototrichon*
- c) Unberührte Felsnadel mit (Fels-) Wald-Grasland-Mosaik
- d) Versuchsfläche mit Blockschutt-*Hypericum revolutum*-Busch (1970-75: ohne Verjüngung) (Bodenverhältnisse siehe in KLÖTZLI 1975, 1981)
- e) Puna-Grasland am Imiet Gogo und Shayno Sefer (Semien): Starke Verjüngung von *Lobelia rhynchopetalum* von 1974-1996, ohne Verjüngung von *Erica* u./o. *Hypericum*



**Abb. 14: Gebirgssteppen-Grenzlagen**

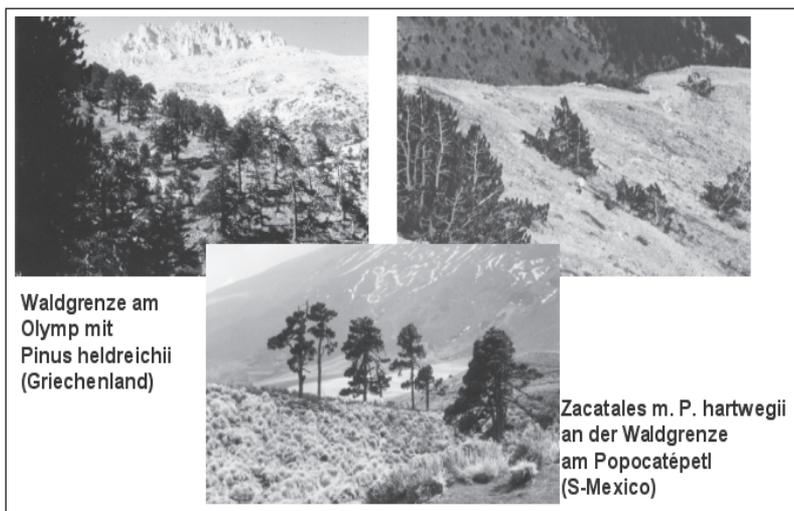
- Fels-Busch, Blockhalden mit erikoiden Sträuchern (*Philippia*, *Stoebe*) und in Felslagen auf anderer Talseite, ca. 2'000 m; Andringitra-Gebirge/Madagaskar, II/97
- Fels-Buschwald, flach-konvexe Hanglagen mit *Erica/Philippia*-Buschwald, ca. 3'200 m; Kilimandjaro/Tanzania, VII/68
- Mulde in subalpinem Wald, paramo-artiges Grasland in vernässter Kältemulde; bei Tulcan/Ecuador, XI/91



**Abb. 15: Spezialfall *Polylepis*-Bestände**

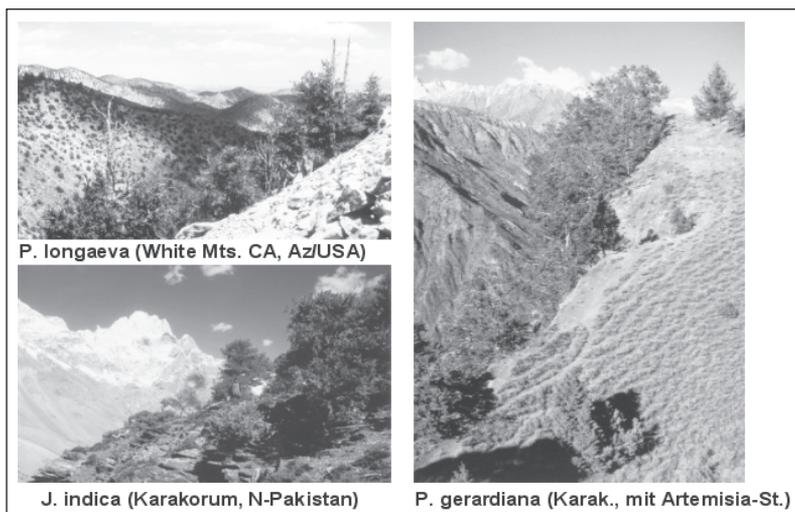
Nur ein Blick auf diese zwei Standorte auf Schutt und Fels! Diese stehen hier stellvertretend für viele ähnliche Fälle, vor allem im Norden, dort auch seltener in etwas tieferer Lage auch auf tiefergründigen Böden (meist in Hanglage). (Diskussion z.B. in VARESCHI 1980, KESSLER 1995, HOLTMEIER 2000, KLÖTZLI in BURGA et al. 2004).

- Rest-Wald mit *Polylepis* (Artname unsicher: *P. cf. pepeii*) auf Schutt, >4'000 m, Peru
- Polylepis sericea*-Bestand auf Fels, ca. 3'200 m, Venezuela



**Abb. 16: Igelgras-Stufe (Winter- und Sommerregengebiet) mit auslaufender, z.T. zwergiger Bestandesgrenze**

- a) und b) Grasland (mit *Festuca graeca*) mit Bäumen an der Waldgrenze, mit *Pinus heldreichii*; am Olymp/Griechenland, IX/85
- c) Zacatales (mit *Festuca toluensis*) an der Waldgrenze, mit *Pinus hartwegii*, *Juniperus flaccidus* ssp. *monticola* auf Fels bis ca. 4'300 m; am Popocatepetl/Mexico, IV/88



**Abb. 17: Subalpine Waldgrenze im Halbwüsten-Gebiet in Form von „Hainen“**

- a) *Pinus longaeva* auf Dolomit, älteste Bäume bei 4'700 Jahren; White Mountains, E-California/USA, IX/88
- b) *Juniperus indica* auf Schiefer, älteste Bäume bei 2'500 Jahren, im Mosaik mit Dornpolstern; im obersten Hunzatal, Karakorum/Pakistan, VIII/89
- c) *Pinus gerardiana* am N-Hang (Fels) mit *Artemisia*-Steppe am E-Hang (feinkörniger Boden); Hunzatal, Karakorum/Pakistan, VIII/89

**Bildautoren:**

Abb. 1 c	Time/Kontinente	Abb. 7 b	U. Bloesch
Abb. 10 a, b	A. Holstrom	Abb. 13 eJ.	Burnand
Abb. 14 b	A. Wydler	Abb. 15 aP.	Bolliger
alle übrigen Abb. F. Klötzli			

## **Bezüge zu Symposiumsbeiträgen (Dynamik, Entwicklung, Typisierung)**

Mögliche klimatisch bedingte Änderungen in Grenzlagen finden sich auch in Beiträgen dieses Symposiumsbandes, so werden z.B. bei WITTIG Verschiebungen in den sahelisch-saharischen Grenzlagen in Burkina Faso diskutiert. Einen Vorschlag über eine Neueinteilung der Savanntentypen im südlichen Afrika bringt BREDENKAMP, einschließlich Betrachtungen zu Stabilität, Gleichgewicht, Fluktuationen und Typen von Waldgrenzen.

Aufschluss über die (teilweise anthropogene) Dynamik in Randlagen zur Halbwüste vermitteln WILDPRET DE LA TORRE (Kanaren) und PIGNATTI (NW-Australien) sowie BOX (W- und SW-USA), dies über verschiedenen Substraten unter Berücksichtigung von baumförmigen, meist sukkulenten Pflanzen der Trockengebiete. Über die Baumfähigkeit und die Langzeitdynamik in Grenzlagen zentralasiatischer Steppen und Halbwüsten sowie zu mediterranem Grasland äußern sich SPEIER, WERGER bzw. LOIDI und GUARINO unter Einschluss ihrer Entstehungsgeschichte und von Auswirkungen der Beweidung. Aus dem praktischen Bereich behandelt FINCKH die Verschiebung von Vegetationsmustern nach Aufgabe der Beweidung im südlichen Marokko.

Und schließlich befassen sich zwei Beiträge mit feuchtem Gras- und Weideland: HEISE-PAVLOV mit dem Grenzbereich von den offenen Monsun- und Regenwäldern im feuchten NE-Australien und PFADENHAUER mit den durchaus vergleichbaren Vegetationsstrukturen im feuchten Grasland im Übergang zu Lorbeer- und Regenwäldern in SE-Brasilien und SE-Afrika (vgl. „Thalweg“- und „hilltop“-Wälder in ostafrikanischen Savannengebieten).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Frank Klötzli, Gartenstrasse 13, CH-8304 Wallisellen





## Hinweise für Autoren

In den Berichten der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft werden Originalarbeiten, thematische Übersichten und Zusammenfassungen, wissenschaftliche Ergebnisse unserer Stipendiaten sowie die Vorträge der Rintelner Symposien publiziert.

Druckfertige **Manuskripte** sind an den Herausgeber zu schicken. Sie werden von zwei unabhängigen Gutachtern anonym referiert.

Der **Text** soll in normaler Maschinschrift (ohne Unterstreichungen und Versalien bei Autorennamen und im Literaturverzeichnis) vorliegen und zusätzlich als PC Diskette (MS-DOS oder MAC, gängiges Programm, etwa WORD) eingereicht werden. Alle Auszeichnungen für besondere Schriftformen (kursiv, fett, Kapitälchen ...) in der Datei erfolgen durch die Schriftleitung.

### Aufbau und Form des Manuskriptes:

1. Überschrift (kurz und prägnant; in normaler Schrift in Groß- und Kleinbuchstaben).
2. Ausgeschriebener Vor- und Nachname des Autors; Wohnort.
3. Zusammenfassung (Abstract) in Englisch.
4. Text:
  - Normalschrift auf DIN-A4-Seiten; 1½ -zeilig, links 4 cm Rand
  - Gliederung im Dezimalsystem
  - Zitate mit Autor und Jahreszahl; zwei Autoren durch „&“ verbunden; bei mehreren Autoren nur erster Autor mit „et al.“ (ausführlich nur im Literaturverzeichnis)
  - Vorschläge für besondere Schriftformen mit den üblichen Auszeichnungen nur in der aus-gedruckten Version (nicht auf der Diskette)
5. Zusammenfassung in Deutsch.
6. Literaturverzeichnis: Autoren in alphabetischer Reihenfolge; Arbeiten zeitlich geordnet. Zeitschriftentitel in den üblichen Abkürzungen mit Angabe von Band und Seitenzahlen, Erscheinungsort; bei Büchern Verlag und Erscheinungsort. Beispiele: BURRICHTER, E. (1969): Das Zwillbrocker Venn, Westmünsterland, in moor- und vegetationskundlicher Sicht. (Abh. a. d. Landesmus. f. Naturk. Münster/Westf. **31** (1).) 60 S. – Münster.  
ELLENBERG, H. (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl., 1095 S. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.  
BARKMAN, J.J., MORAVEC, J. & S. RAUSCHERT (1986): Code der pflanzensoziologischen Literatur. – Vegetatio **67**: 147-195. Dordrecht.
7. Name, Titel und Anschrift des Autors; ev. e-mail-Adresse.
8. Tabellen: durchnummeriert, mit Überschrift; Datei und guter, reproduzierbarer Ausdruck auf separaten Blättern; Abmessungen am Satzspiegel orientiert (12,5 x 20,2 cm).
9. Abbildungen: als Schwarzweiß-Vorlagen im Original; Beschriftungen und Signaturen sind in die Abbildungen zu integrieren und müssen bei Verkleinerung auf Satzspiegelmaße lesbar sein. Fotos als Diapositiv oder Schwarzweiß-Hochglanzabzug. **Dateien** zu den Abbildungen im **Original** einreichen.  
Abbildungsunterschriften in numerischer Reihenfolge auf separatem Blatt.

**Korrekturfahren** werden dem Autor einmalig zugestellt; Korrekturen gegen das Manuskript gehen zu Lasten des Autors.







# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Klötzli Frank

Artikel/Article: [Einblick in die Waldgrenzen der Trockenzonen aller Kontinente  
229-252](#)