

DIE KLIMATISCHE WALDGRENZE – LINIE ODER ÜBERGANGSSAUM (ÖKOTON)?

Ein Diskussionsbeitrag unter besonderer Berücksichtigung der Waldgrenzen
in den mittleren und hohen Breiten der Nordhalbkugel¹⁾

Mit 4 Abbildungen, 3 Tabellen und 11 Photos

FRIEDRICH-KARL HOLTMEIER

Summary: The climatic forest limit – line or transitional belt (ecotone)? A contribution submitted to discussion with special reference to the timberlines in the middle and high latitudes of the northern hemisphere

In our days the opinion is widespread that under natural conditions the upper climatic forest limits would be rather sharp than a transitional belt. The existence of transitional belts is explained by unfavourable edaphic conditions and/or human influence. This concept has already been taken over in textbooks on plant geography. From his own experience in different timberline areas the present author does not agree with this opinion since the mountain and polar timberlines are so heterogeneous that they should not be generalized to such an extent. In fact, in various high mountains which have not or only randomly been influenced by Man the closed forest ends abruptly at its upper climatic limit. However, in some other high mountain areas as well as in the Subarctic the climatic timberline forms a more or less wide ecotone, extending from the closed forest to isolated crippled trees within the alpine belt or tundra. The existence of these ecotones cannot be primarily and everywhere attributed to human interferences and/or unfavourable edaphic conditions, but must be explained as the result of the complex influence of the actual and previous climate, fire, biotic factors and site history on tree growth. Furthermore, the different ecological requirements of the timberline species and their response to the environmental situation must also be considered. In many cases the existence of a timberline ecotone is the result of the oscillations of climate. Here the inertia of trees plays an important role. Many of them originated from seeds far beyond the closed forest during relatively warm periods and survived for hundreds of years although the climate became cooler. This is especially true for species which are able to regenerate and propagate vegetatively under conditions which would prevent sexual reproduction completely. On the other hand this does not mean that the whole ecotone was covered by forest in the past or could become completely forested in the future. The author gives some evidence that at many places the actual microclimatic conditions will prevent the progression of closed forest up to the actual treeline. In the end it depends on the local ecological situation and on site history whether the climatic forest limit is as sharp as a line or a more or less wide ecotone. As far as the Alps and some other high mountains are concerned, which have been similarly influenced by Man for thousands of years, there is no doubt that under natural conditions the closed forest would reach much higher and at places would also form an abrupt timberline, but there is no reason to assume that this would be the case everywhere.

1. Einleitung

Sichtbarer Ausdruck der mit der Höhe über dem Meer und der Annäherung an die hohen Breiten zunehmenden Verschärfung der Existenzbedingungen für die Pflanzen sind die Abfolge verschiedener Vegetationsstufen und -zonen

sowie das Zurückbleiben der Arten mit höheren Wärmeansprüchen. In diesem vertikalen und horizontalen Wandel des Pflanzenkleides sind die obere und die polare Waldgrenze die auffälligsten Erscheinungen.

Obwohl diese Waldgrenzen letztlich durch den Wärmemangel bedingt sind, der zum Teil direkt (z. B. niedrige Temperaturen während der Vegetationszeit, kurze Vegetationszeit) teils als implizierte Größe in der Wirkung anderer Standortfaktoren (Wind, Schneedeckendauer, Bodenfeuchte usw.) zur Geltung kommt, ist ihre Physiognomie mitunter doch recht verschieden. So erreicht der Wald in manchen Gebieten seine Grenze als geschlossene Front (vgl. Photos 2 u. 4), in anderen lockern sich die Bestände mit Annäherung an ihre Grenze allmählich auf, so daß ein Übergangssaum, ein Ökoton, entsteht. Dieser Saum wird auch als „Kampfzone“ bezeichnet (vgl. Photo 6).

In vielen Gebirgen, z. B. in manchen Teilen der Alpen, der Karpaten, der Dinariden, des Himalaya oder der japanischen Hochgebirge (vgl. u. a. SCHWEINFURTH 1957; WALTER 1968; MIYAWAKI et al. 1969; SUZUKI 1969; EM 1970; FUKAREK 1970; WRABER 1970; PLESNIK 1971, 1972, 1973; TROLL 1972; HÄMET-AHTI et al. 1974; ELLENBERG 1978; FRANZ 1979; OKITSU u. ITO 1984), erstreckt sich zwischen der baumlosen alpinen Stufe und dem hochstämmigen geschlossenen Wald ein echter Krummholzgürtel – bestehend aus erblich krummwüchsigen Holzarten (z. B. *Pinus mugo*, *Pinus pumila*, *Alnus viridis*)²⁾, in dem auch noch einzelne Exemplare oder auch Gruppen der tiefer unten waldbildenden Baumarten vorkommen (Photo 1).

Als markante Vegetations- und Landschaftsgrenze ist die Waldgrenze schon früh Gegenstand wissenschaftlicher Forschung gewesen. Am intensivsten wurde sie in den Alpen untersucht. Dort war man gezwungen, den nach der Depression der Waldgrenze gehäuft auftretenden Lawinen, Muren und Rufen, der Bodenerosion und den Wildbachkatastrophen durch Wiederaufforstung der Hochlagen vorzubeugen. Dazu bedurfte man verlässlicher Grundlagen.

Im unmittelbaren Zusammenhang mit diesen Bemühungen, die Hochlagen wieder zu bewalden, hat auch die alte Frage nach dem Aussehen und der Struktur der „natür-

¹⁾ Die diesen Ausführungen zugrunde liegenden eigenen Beobachtungen wurden während vieler Geländeaufenthalte gesammelt, die größtenteils von der Deutschen Forschungsgemeinschaft durch Reisekostenbeihilfen unterstützt worden sind, für die ich auch an dieser Stelle danken möchte.

²⁾ Zur Anwendung des Begriffes „Krummholz“ s. HOLTMEIER 1981b.



Photo 1: Legföhren (*Pinus mugo*) mit einzelnen Fichtenvorposten (*Picea abies*) in der Hohen Tatra bei Stary Smokovec. Photo: F.K. HOLTMEIER, August 1970

Mountain pines (*Pinus mugo*) with solitary spruces (*Picea abies*) in the High Tatra Mountains near Stary Smokovec



Photo 2: Von *Nothofagus solandri cliffortioides* gebildete Waldgrenze in der Craigieburn Range (Südninsel Neuseelands) bei ca. 1350 m, darüber Tussock-Hohengrasland und vereinzelt *Podocarpus nivalis*-Büsche. Photo: F. K. HOLTMEIER, 24. 11. 1979

Timberline of *Nothofagus solandri cliffortioides* in the Craigieburn Range (New Zealand, South Island) at about 1350 m, above the timberline tussock-grassland and solitary *Podocarpus nivalis* bushes

lichen“ (= klimatischen) Waldgrenze immer wieder Anlaß zu Diskussionen gegeben. Man ist heute weitestgehend der Auffassung, daß unter vom Menschen unbeeinflussten Verhältnissen der Wald zumindest dort, wo Boden und Relief es erlauben, geschlossen bis zu seiner oberen klimatischen Grenze vordringen würde (vgl. SCHARFETTER 1938; ELLENBERG 1963, 1966, 1978; SCHIECHTL 1967; NÄGELI 1969; MAYER 1970; KÖSTLER u. MAYER 1970; KRAL 1973). Das wird auch für manche anderen seit altersher besiedelten Hochgebirge, z. B. Asiens (SCHIECHTL et al. 1965; ELLENBERG 1966; HAFFNER 1972; MIEHE 1982), des Mittelmeerraumes (FUKAREK 1970) oder auch für die Tatra (PLESNIK 1971, 1972, 1978; MIDRIAK 1979), die Pyrenäen oder den Kaukasus (PLESNIK 1972) angenommen.

Zur Erhärtung dieser Ansicht hat vor allem ELLENBERG wiederholt (1963, 1966, 1978) auf einige noch weitgehend unberührte Landschaften der Erde, z. B. auf den argentinischen Nationalpark Nahuel Huapi und manche steilwandigen Fjorde der norwegischen Westküste verwiesen, wo der Wald geschlossen bis zu seiner Höhengrenze vordringt. Entsprechende Beobachtungen lassen sich auch aus manchen tropischen Hochgebirgen (vgl. z. B. TROLL, 1959, 1961; HUECK 1966; LAUER u. KLAUS 1975; LAUER 1978) oder Neuseeland anführen (Photo 2, s. auch WARDLE 1965, 1971, 1973, 1974, 1979; SCHWEINFURTH 1966; NORTON u. SCHÖNENBERGER 1984), und selbst in den Zentralalpen gibt es in einigen Talabschnitten noch sehr hoch hinaufreichende, geschlossene Waldbestände, die als sehr naturnah angesehen werden (z. B. Kaunertal, Matschertal, SCHIECHTL 1967; Sertigtal, NÄGELI 1969; Radurscheltal, TRANQUILLINI 1979).

Ob solche Vergleiche geeignet sind, eine Vorstellung von der Physiognomie der klimatischen Waldgrenze in einem seit mehreren tausend Jahren vom Menschen beeinflussten Gebirge zu gewinnen, mag dahingestellt bleiben. Wenn daraus aber gefolgert wird, daß der Winter unter natürlichen

Bedingungen „fast überall“ auf der Erde seine klimatische Höhengrenze in geschlossener Front erreicht und die Existenz eines Auflockerungsbereiches durchweg anthropogenen Einwirkungen zuzuschreiben ist³⁾, so bedeutet das eine die Heterogenität des Phänomens „Waldgrenze“ außer acht lassende Verallgemeinerung, deren Berechtigung durchaus in Frage gestellt werden muß – zumal sie in zunehmendem Maße auch in die Sekundärliteratur übernommen wird (z. B. KLINK u. MAYER 1983).

2. Natürliche Waldgrenzökologie und ihre Ursachen

Auch in noch weitestgehend unberührten Hochgebirgslandschaften finden wir neben (nahezu) linienhaften Waldgrenzen Übergangssäume, die auf ganz natürliche Weise entstanden sind: z. B. in manchen zentralasiatischen Gebirgen (Altai, Sajjanisches Gebirge, Tienshan), in vielen Gebieten des Himalaya, im mittleren und südlichen Ural, im Kaukasus

³⁾ „Auf homogenen Böden aber gilt an nahezu allen Baumgrenzen der Erde der Satz SCHARFETTERS: Wo ein Baum wachsen kann, vermögen neben ihm noch andere zu gedeihen. Deshalb macht der Wald in der Naturlandschaft fast überall in geschlossener Front halt und löst sich nicht in Einzelbäume auf. Erst die Menschen haben, zum Beispiel in vielen europäischen und asiatischen Hochgebirgen, den Wald durch Holzschlag und Weide in seinem Grenzgürtel so weit gelichtet, daß man eine Waldgrenze und eine Baumgrenze unterscheiden kann“ (ELLENBERG 1966, S. 134).

Das genaue Zitat (SCHARFETTER 1938, S. 134) lautet: „Denn wo klimatisch (!) ein Baum möglich ist, müssen doch auch viele, der Wald möglich sein. Da über die Logik des letzten Satzes kaum ein Zweifel möglich ist, ergibt sich von selbst, daß die Parklandschaft nicht klimatisch, sondern edaphisch bedingt sein muß“.



Photo 3: *Picea engelmannii* an der oberen Waldgrenze auf der Westflanke der Colorado Front Range bei 3568 m. Blickrichtung N. Immer wieder beginnen einzelne Triebe über die wie geschoren wirkende Oberfläche hinauszuwachsen, erliegen dann aber bald den klimatischen Einwirkungen. Photo: F. K. HOLTMEIER, 2. 9. 1977

Picea engelmannii at the upper timberline on the west slope of the Colorado Front Range at 3568 m. View to the North. Shoots starting to grow higher than the windsheared tree surface succumb to climatic influences

(s. HÄMET-AHTI 1978, dort weitere Literatur) und vor allem auch in vielen Gebirgsregionen des westlichen und nordwestlichen Nordamerika (u. a. GRIGGS 1938; MOSS 1955; BRINK 1959; VAN VECHTEN 1960; MARR 1961, 1977; WARDLE 1965, 1968; FONDA 1967; FRANKLIN u. MITCHELL 1967; FONDA u. BLISS 1969; BROOKE et al. 1970; WALTER 1971; BAIG 1972; OGILVIE 1972; DOUGLAS u. BALLARD 1973; FRANKLIN u. DYRNESS 1973; HENDERSON 1973; LÜLLAU 1976; HÄMET-AHTI 1978; HOLTMEIER 1978, 1980, 1981a, 1982; PEET 1981; HEIKKINEN 1984).

Unter „Waldgrenzökoton“ verstehe ich hier den Übergangssaum von den noch geschlossenen Waldbeständen, in denen nur noch gelegentlich eine generative Verjüngung erfolgt (= physiognomische Waldgrenze i. S. v. HUSTICH 1966), bis zu dem am weitesten in die alpinen Zwergstrauch-Grasheiden und Wiesen bzw. in die Tundra vorgeschobenen Exemplaren der auch die geschlossenen und hochstämmigen Bestände bildenden Baumarten (= Artgrenze).

Sie sind meist krüppelwüchsig, oft nur wenige Dezimeter hoch und zum Teil, aber nicht immer, im Winter durch die Schneedecke vor den Klimaeinwirkungen geschützt (vgl. auch Photo 3). Entsprechen sie somit auch nicht den gängigen, von mehr oder weniger subjektiv festgelegten Mindesthöhen ausgehenden Definitionen eines Baumes (detailliert dazu HOLTMEIER 1974), so besitzen sie jedoch die genetische Anlage zu makrophanerophytem Wuchs. Dadurch unterscheiden sie sich grundsätzlich von den erblich krummwüchsigen Krummhölzern (HOLTMEIER 1981b).

An Extremstandorten, an der endgültigen Grenze des Baumlebens, sind zweifelsohne die Baumarten im Vorteil, die in der Lage sind, unter Klimastreß auch weit von ihrer „Normalform“ abweichende Wuchsformen zu entwickeln,

Tabelle 1: Durchschnittliche Höhenlage der Wald- und Krüppelholzgrenze (m) in einigen Gebirgen Oregons und Washingtons

Mean altitudinal position of the forest line and the upper limit of crippled trees in some mountains of Oregon and Washington

Gebirgsregion	Waldgrenze	Krüppelholzgrenze	Differenz
Mt. Baker	1400	1750	350
Nordöstl. Olympic Mtns.	1680	1980	300
Zentrale Olympic Mtns.	1460	1890	430
Wenatchee Mtns.	2000	2440	440
Mt. Rainier (außer NE-Seite)	1580	2100	520
Mt. St. Helens	1340	–	–
Mt. Hood	1680	1980	300
Wallowa Mtns.	–	2700	–
Three Sisters	1980	2290	310
Mt. McLoughlin	2130	2440	310

Quelle: FRANKLIN a. DYRNESS 1973 (Reihenfolge der Gebirge verändert, Differenzen hinzugefügt)

z. B. mattenförmigen Wuchs, der auch an extrem windbeeinflussten und selbst mitten im Winter völlig oder zeitweise schneefreien Standorten ein Überleben im relativ „windstillen“ und thermisch günstigen bodennahen Klimaraum ermöglicht. Die Tatsache, daß auch hier immer wieder Triebe über die Mattenoberfläche hinauszuwachsen versuchen, zeigt eindeutig, daß der arteigene Trend zum aufrechten Wuchs auch dort unvermindert vorhanden ist (vgl. auch GRIGGS 1938; LÖVE et al. 1970; HOLTMEIER 1981a, 1985, s. Photo 3).

Die Breite und die Bestockungsdichte der Waldgrenzökotone variiert lokal und regional beträchtlich. Im Cascaden-Gebirge (Oregon, Washington) z. B. erstreckt sich dieser Übergangssaum zum Teil über 300 bis 500 Höhenmeter (Tab. 1). Auf den hochgelegenen Rumpfflächenresten der Ostabdachung der Colorado Front Range umfaßt er bis



Photo 4: Scharfe klimatische Waldgrenze (*Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*) auf der Westflanke der Colorado Front Range bei ca. 3500 m. Photo: F. K. HOLTMEIER, 14. 8. 1977

Abrupt climatic timberline (*Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*) on the west slope of the Colorado Front Range at about 3500 m

Tabelle 2: Anteil der Waldfläche in verschiedenen Höhen unterhalb der mittleren Obergrenze der höchsten aufrechten Baumgruppen (aus HÖLLERMANN 1980)

Percentage of forested area at different altitudes below the mean altitudinal limit of the upright growing tree clumps

Relative Höhe	Colorado Front Range E-Seite	Sierra Nevada S-Teil	White Mts. Calif.	Olympic Mts. N-Seite	Mt. Hood S-Seite
-100	35%	26%	33%	23%	15%
-200	74%	36%	38%	42%	36%
-300	96%	47%	50%	65%	43%
-400	98%	54%	63%	78%	59%

zu 300 m in der Vertikalen (vgl. Photo 6), während auf der steilen Westflanke die Waldgrenze vielfach sehr scharf ist und meist auch von aufrechten Bäumen gebildet wird. Erst kurz unter der oberen Bestandesgrenze ist eine deutliche Abnahme des Höhenwachstums zu beobachten (Photo 4, s. auch LÜLLAU 1976; HOLTMEIER 1978).

Eine grobe Vorstellung von der unterschiedlichen Ausdehnung der Waldgrenzökotone in den Gebirgen im Westen der USA vermittelt auch die von HÖLLERMANN zusammengestellte Übersicht (Tab. 2), wenngleich darin nur der unterhalb der obersten aufrechten Bäume liegende Teil der Übergangssäume erfasst ist.

Auch die polare Waldgrenze in Eurasien und Nordamerika stellt zumeist einen Übergangssaum dar (vgl. u. a. RÖDER 1895; BLÜTHGEN 1942; TRICHOMIROV 1962, 1970; HUSTICH 1966, 1983; NICHOLS 1967, 1975, 1976; KAY 1970; ALDRICH et



Photo 5: Vorwiegend durch Ablegerbildung entstandene „tree-islands“ von *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa* an der oberen Waldgrenze auf einem westexponierten Hang im Rocky Mountain National Park (Colorado Front Range) bei 3500 m. Photo: I. LÜLLAU, August 1973

Tree islands of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* which expanded primarily by layering. Upper timberline on a west-facing slope in Rocky Mountain National Park (Colorado Front Range) at 3500 m



Photo 6: Waldgrenzökoton auf dem südostexponierten Hang des Niwot Ridge (Ostflanke der Colorado Front Range) zwischen 3350 und 3500 m. Blickrichtung SW. Bei den krüppelwüchsigen Baumgruppen und Einzelbäumen handelt es sich um *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa*, die weiter unten im windgeschützten Gelände (links) den hochstämmigen Wald bilden. Geländepartien mit starker Schneeeakkumulation und langer Schneedeckendauer (Hangmulden, Leeseiten von Solifluktionsterrassen u. ä.) sind weitestgehend baumlos. Die vorwiegend keilförmigen Wuchsformen an den wesentlich früher ausapernden und auch im Winter gelegentlich schneefreien Standorten lassen den permanenten Einfluß der die Ostabdachung herabwehenden westlichen Wind deutlich erkennen. Die Vermehrung erfolgt in dieser Höhenlage fast ausschließlich durch Ablegerbildung. Photo: F. K. HOLTMEIER, 2.7. 1984

Timberline ecotone on the southwest-facing slope of Niwot Ridge (east slope, Colorado Front Range) between 3350 and 3500 m. View to the Southwest. The crippled tree groups and stunted trees belong to the same species (*Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*) which form the forest at sites below less exposed to the wind (left). There are almost no trees at sites with high accumulation of snow and a long duration of the snow cover (hollows, leeward sides of solifluction terraces etc.). The wedge-like growth forms at stands where the snow in general melts much earlier and which sometimes are free of snow even in winter show the permanent influence of the westerly winds blowing down the east slope. The regeneration at these altitudes primarily takes place by layering

al. 1971; RITCHIE u. HARE 1971; LARSEN 1972; HOLTMEIER 1974; GORCHAKOVSKY u. SHIYATOV 1978; ELLIOT 1979; PAYETTE 1983). Nur lokal haben zu seiner Entstehung auch anthropogene Einflüsse beigetragen (u. a. TICHOMIROV 1962, 1970; HOLTMEIER 1974).

Manche der Übergangssäume finden schon in den ökologischen Eigenschaften und Ansprüchen der jeweils wandgrenzbildenden Baumarten ihre Erklärung. Schatthölzer (z. B. der Gattung *Fagus* oder *Picea*) bilden an ihrer oberen Verbreitungsgrenze eher geschlossene Bestände, während lichtbedürftige Arten (etwa der Gattung *Pinus*) zur Auflockerung neigen (WALTER 1968).

So sieht z. B. WARDLE (1965, 1971, 1973; vgl. auch SCHÖNENBERGER 1984a; NORTON u. SCHÖNENBERGER 1984) die wesentliche Ursache für die außerordentlich scharfe, von *Nothofagus solandri cliffortioides* gebildete Waldgrenze

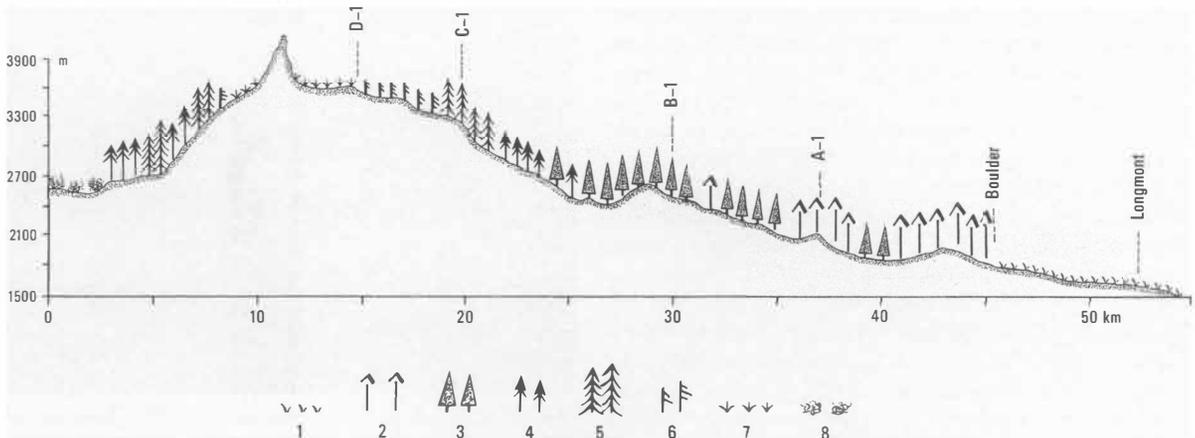


Abb. 1: West-Ost-Profil durch die Colorado Front Range bei Boulder (nach LÜLLAU 1976)

- | | |
|---|-----------------------------------|
| 1: <i>Bouteloua gracilis</i> , <i>Buchloe dactyloides</i> | Kurzgrasprairie |
| 2: <i>Pinus ponderosa</i> | untere und mittlere montane Stufe |
| 3: <i>Pseudotsuga menziesii</i> | mittlere montane Stufe |
| 4: <i>Pinus contorta</i> | |
| 5: <i>Picea engelmannii</i> , <i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Pinus flexilis</i> | obere montane Stufe |
| 6: Krüppelwüchsige Koniferen (5) | subalpine Stufe |
| 7: <i>Kobresia myosuroides</i> | alpine Stufe |
| 8: <i>Artemisia</i> ssp. | Strauchsteppe |
| A-1-D-1: Klimastationen | |
| West-East slice through the Colorado Front Range near Boulder | |

in der Craigieburn - Range, Neuseeland, Südsinsel, vgl. Photo 2) darin, daß Sämlinge dieser Baumart die starke Einstrahlung und Austrocknung im offenen Tussock-Höhengrasland (*Chionochloa* sp.) nicht vertragen und nur im Schatten der geschlossenen Bestände zu gedeihen vermögen.

Ein weiterer Faktor, der zur Entstehung natürlicher Waldgrenzökotone beigetragen hat, ist die bei manchen Baumarten (vor allem der Gattungen *Picea*, *Abies*, *Betula*, aber auch *Larix*) ausgeprägte Fähigkeit zur vegetativen Verjüngung durch Adventivwurzelbildung (Photo 5). Sie „funktioniert“ auch noch unter Klimabedingungen, die jede Vermehrung durch Samen ausschließen. Auf diese Weise haben in manchen Hochgebirgen und im subarktischen Raum einzelne Baumgruppen und „Waldinseln“ auch langfristige Klimaverschlechterungen überdauert und bilden heute im unregelmäßigen Wechsel mit Tundraflecken oder subalpinen Wiesen und Zwergstrauch-Grasheiden den mehr oder weniger breiten Übergangssaum. LÜDİ (1961) nimmt an, daß in den Alpen auf diese Weise entstandene Auflockerungsbereiche an der oberen Fichtenwaldgrenze (*Picea abies*) erst durch die im Verlauf der Alpweidewinnung durchgeführten Rodungen verschwunden sind.

Bei der Auflockerung der Waldgrenzbestände in den genannten Hochgebirgen und in der Subarktis spielen hier und da auch ungünstige edaphische Verhältnisse eine Rolle, z. B. dort, wo das Gelände vermoort ist (Mulden, Schmelzwasserrinnen, Kluftlinien u. ä.) oder auf Steilhängen (z. B. Trogwände) mit nur flachgründigen und lückenhaften Böden. Sie sind aber keinesfalls allein und überall die Ursache der natürlichen Auflockerung. In manchen Gebirgen

der westlichen USA z. B. erstrecken sich die Waldgrenzökotone zum Teil auf hochgelegenen und nur schwach reliefierten Verebnungen (Reste alter Landoberflächen), die recht mächtige Böden (z. T. über 1,50 m) aufweisen (vgl. GRIGGS 1938; BURNS 1980), während auf Steilhängen im eigentlichen Waldbereich die edaphischen Bedingungen oft weit ungünstiger sind.

Die unterschiedliche Breite dieser Waldgrenzökotone, die Physiognomie der Bäume, die Altersklassenverteilung sowie die Verbreitungsmuster der Feldschicht im oft von extremen Kontrasten geprägten Standortmosaik spiegeln das ökologische Geschehen beherrschenden langfristigen (Klimaschwankungen) und aktuellen Einfluß des Klimas wider.

So ist die unterschiedliche Breite und Physiognomie des Waldgrenzökotons auf der West- und Ostseite der Colorado Front Range (vgl. Photos 4 u. 6) im wesentlichen auf verschiedene windklimatische Situationen beider Gebirgsflanken zurückzuführen, die wiederum durch den meridionalen Verlauf des Gebirges und sein asymmetrisches Querprofil (Abb.1) verursacht werden. Die Winde wehen nahezu permanent aus westlichen Richtungen, und ihre Wirkungen überlagern vielfach die der anderen Standortfaktoren (s. dazu HOLTMEIER 1978).

Die auf das Gebirge auftreffenden Luftmassen müssen nach oben hin ausweichen. Durch den geschlossenen Wald werden sie zudem am gesamten Luvhang vom Boden abgehoben. So schützen die tieferliegenden Bestände die sich ihnen hangaufwärts anschließenden. Erst an deren oberer Grenze können die Winde bis zum Boden durchgreifen.

Nur die obersten, meist noch aufrecht wachsenden Baumvorposten lassen stärkere Windwirkungen in Gestalt fahnenförmiger oder nach Lee umgebogener und in dieser Zwangstellung verholzter Baumkronen erkennen. In extremer Weise durch den Wind geprägte Wuchsformen, wie sie auf der Ostabdachung für den größten Teil des forest-tundra-ecotone charakteristisch sind, kommen hier nur an besonders exponierten Standorten (Geländewellen, Felsrippen, Kuppen und dergl.) vor (vgl. Photo 3, s. auch Abbildungen in HOLTMEIER 1980, 1981 a).

Die orographische Gesamtsituation führt dazu, daß die höchsten Windgeschwindigkeiten nicht am Luvhang selbst, sondern unmittelbar über dem Gebirgskamm und dicht dahinter auftreten, wo sie zum Teil durch Kanalisierungseffekte noch verstärkt werden (z. B. in den hochgelegenen Tal-schlüssen der Ostflanke, vgl. auch RUWISCH 1983); und so bleibt auch auf dem Luvhang die Feldschicht bis dicht unter den Hauptkamm relativ dicht geschlossen und lockert erst dort auf.

Auf der Ostflanke blasen die Winde mit großer Stärke aus der subnivalen und alpinen Stufe in den Waldgrenzbereich hinein und führen zur extremen Standortbedingungen mit scharfen Luv-Lee-Kontrasten, nicht nur auf den hochgelegenen Rumpfflächen, sondern auch in den W-E-verlaufenden Tälern.

Der Schnee wird aus der alpinen Stufe und den Krüppelholzbeständen leewärts in den tieferliegenden Waldbereich verfrachtet. Selbst mitten im Winter ist in den Hochlagen nur gelegentlich eine durchgehend geschlossene Schneedecke vorhanden. Eisgebläse, Frostrocknis und Frost setzen den Bäumen zu. Matten-, keil- und wächtenförmiger Wuchs ist die Regel. In den oberen Lagen vermögen sie nicht über den bodennahen Bereich relativer Windruhe hinauszuwachsen (vgl. Photo 6). Zuwachsminderungen auf den Luvseiten der Bäume von ca. 20% (vgl. Abb. 2) sowie regelmäßig auftretende Frostrocknisschäden als Folge unzureichender

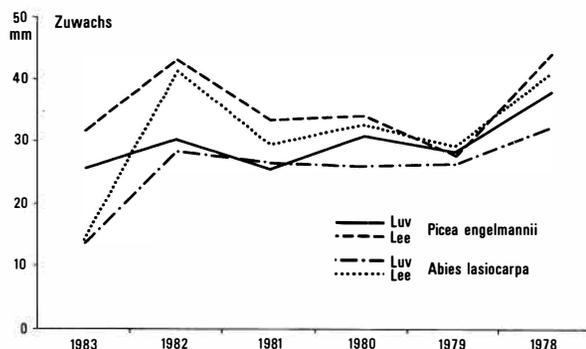


Abb. 2: Jahreszuwachs der Seitentriebe 1. Ordnung auf Luv- und Leeseiten von *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa* in Krüppelholzbeständen auf dem Niwot Ridge, 3400–3500 m (aus DAHM 1984)

Annual growth increment of lateral shoots (primary order) on the windward and leeward sides of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in the „Krummholzzone“ on Niwot Ridge, 3400–3500 m



Photo 7: „Ribbon forest“ auf dem ostexponierten Hang des Mt.

Audubon (Colorado Front Range) zwischen 3300 und 3350 m. In diesem Hangbereich werden große, aus den höheren Lagen stammende Schneemassen abgelagert, wobei die ribbons die Akkumulation zum Teil noch verstärken. In der wesentlich schneeärmeren Stufe darüber krüppelwüchsige Gruppen und Einzelbäume der waldbildenden Baumarten (*Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*). Photo: F. K. HOLTMEIER, 4. 8. 1984

Ribbon forest on the east-facing slope of Mt. Audubon (Colorado Front Range) between 3300 and 3350 m. Big snow masses accumulate within this area. The accumulation is partly increased by the ribbons themselves. Crippled tree groups and trees of the forest species (*Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*) in the zone above with considerably less snow

Ausreifung der neugebildeten Nadeln und Triebe weisen auf negative Wirkungen der Winde gerade auch während der Wachstumsperiode hin (vgl. HOLTMEIER 1980, 1981 a). Die Vermehrung erfolgt in den Krüppelholzbeständen fast ausschließlich vegetativ durch Adventivwurzelbildung (*Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*). Eine Ausbreitung ist aber nur in leewärtige Richtung möglich. Auf diese Weise sind die oft heckenartigen, parallel zur Hauptwindrichtung angeordneten Krüppelholzgruppen entstanden (s. HOLTMEIER 1978, 1980, 1982).

Auch die Verbreitung der Pflanzengesellschaften der Feldschicht in der alpinen Stufe und im oberen Waldgrenzbereich spiegelt die Einflüsse der permanenten Westwinde und der durch diese geprägten Standortbedingungen (Temperatur, Bodenfeuchte, Schneedeckendauer) wider (s. dazu auch KOMARKOVA u. WEBBER 1978; LÜLLAU 1976; MARR 1961; HOLTMEIER 1978; HASE 1983).

In den tieferliegenden Bereichen der Leehänge (3300–3350 m) kommt es dann zur Ablagerung der aus den Hochlagen verblasenen Schneemassen, die durch die Baumvegetation noch verstärkt wird. Dies hat u. a. auch zur Entstehung der ribbon forests geführt mit ihrem vermutlich seit Jahrtausenden stabilen Verbreitungsmuster von quer zur Hauptwindrichtung abgeordneten Baumstreifen und dazwischenliegenden weitestgehend baumlosen Lichtungen (s. Photo 7). Die subalpinen ribbon forests kommen nur im Akkumulationsbereich der Leehänge, nicht aber auf der Luvseite des Gebirges vor (s. auch HOLTMEIER 1982, 1985).

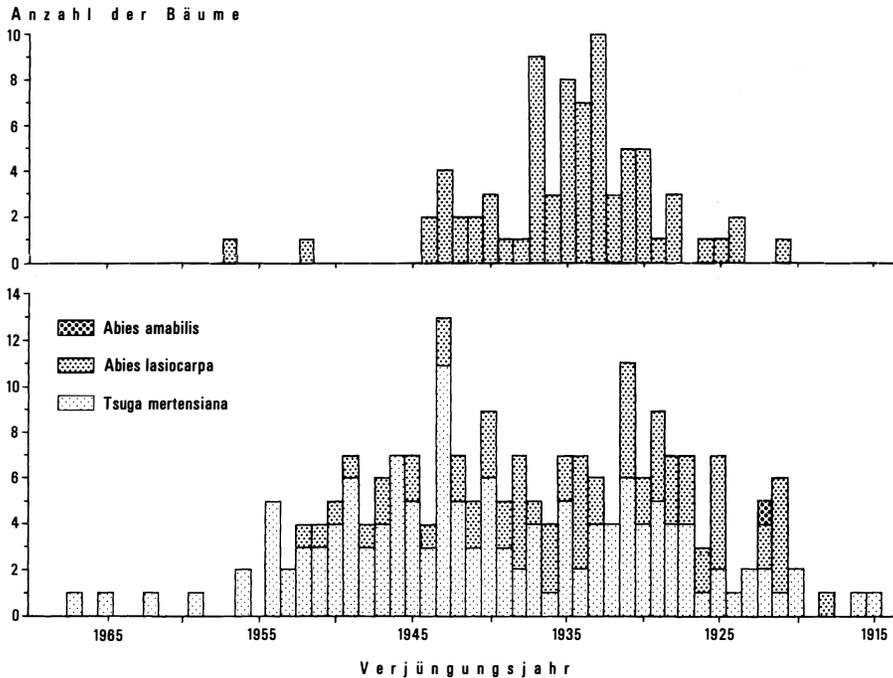


Abb. 3: Altersklassen von Koniferensämlingen im Paradise Valley am Mt. Rainier (oben) und im Mt. Baker-Gebiet (unten) (nach LOWERY 1972, verändert)

Age distribution of conifer seedlings at Paradise Valley on Mt. Rainier (upper) and in the Mt. Baker area (lower)

Vielfach ist die Existenz von Waldgrenzökotonen sichtbarer Ausdruck dynamischer Veränderungen der Pflanzendecke unter dem Einfluß von Klimaschwankungen. Schon geringfügige Veränderungen können die ökologische Situation, die Wachstums- und Regenerationsverhältnisse tiefgreifend und nachhaltig beeinflussen.

Klimaverschlechterungen – das bedeutet im Hinblick auf die Verhältnisse an den Waldgrenzen in erster Linie eine Häufung wenn auch nicht unbedingt kurzer so doch insgesamt kühler Sommer – wirken sich zuerst auf die Regeneration des Baumwuchses aus. Die Samen reifen nicht mehr aus und büßen ihre Keimfähigkeit ein. Samenjahre werden seltener und fallen unter Umständen ganz aus. Sämlinge und erst wenige Jahre alte Jungpflanzen erliegen in zunehmendem Maße den winterlichen Klimateinflüssen, da auch sie in ungünstigen Wachstumsperioden keine ausreichende Widerstandskraft entwickeln können (vgl. dazu WARDLE 1965, 1968, 1971, 1974; SAKAI 1970; HOLTMEIER 1971, 1974; LINDSAY 1971; TRANQUILLINI 1979). Die Waldgrenzbestände beginnen zu überaltern und zu zerfallen.

Der Zerfall vollzieht sich aber nicht auf breiter und geschlossener Front, sondern ganz allmählich in Abhängigkeit von der individuellen Resistenz der Bäume und den lokalen Standortverhältnissen (z. B. Lokalklima). Ältere Bäume und Bestände besitzen ein großes Beharrungsvermögen und können Jahrhunderte überdauern unter Bedingungen, die jegliche generative Verjüngung ausschließen (s. auch STERN 1966; KRAL 1973; HOLTMEIER 1974).

Davon legen u. a. die Vorkommen mehrere tausend Jahre alter Bristlecone Pines (*Pinus aristata*) in den Hochlagen der White Mountains (Ostkalifornien) und der Snake Range (östl. Nevada, s. auch LA MARCHE 1969, 1973, 1977; LA MARCHE u. MOONEY 1967, 1972; HÖLLERMANN 1980) oder auch mehr als tausendjähriger Whitebark Pines (*Pinus albicaulis*) im Grand Teton (GRIGGS 1938) Zeugnis ab. Auch die sehr große Höhenlage der oberen Baumvorpasten in der Colorado Front Range (3500–3600 m, maximal 3730 m (WARDLE 1968) ist vermutlich eine „Nachwirkung“ wärmerer Klimaperioden, möglicherweise sogar der postglazialen Wärmezeit (= Hypsithermal, 3500 bis 5000 v. h., vgl. IVES 1973, 1978; HANSEN-BRISTOW 1981; IVES u. HANSEN-BRISTOW 1983).

Grund zu dieser Annahme liefern nicht nur die fast fehlende Verjüngung im oberen Waldgrenzökoton, sondern auch der Verlauf der 10°-Juliisotherme. Im Mittel der letzten 30 Jahre⁴⁾ liegt sie etwa in Höhe der geschlossenen hochstämmigen Waldbestände bei ca. 3350 m, aber 200–300 m unter der oberen Grenze des Ökoton. Trotz aller sehr wohl begründeter Vorbehalte gegenüber der Verwendung dieser Isotherme als Indikator für die Lage der klimatischen Wald-

⁴⁾ Die Höhenlage der Isotherme wurde von mir anhand der für die Periode 1953–1982 zur Verfügung stehenden Messungen an den zwischen 2931 und 3743 m auf dem Niwot Ridge gelegenen Klimastationen (vgl. Abb. 1) des Institutes of Arctic and Alpine Research (LOSLEBEN 1983) näherungsweise berechnet.

grenze (z. B. BROCKMANN-JEROSCH 1919; HOLTMEIER 1974; TUHKANEN 1980; HUSTICH 1983), kann man darin durchaus einen Hinweis auf die gegenwärtig für den Baumwuchs ungünstige thermische Situation sehen.

Vergleichbare Phänomene werden des Weiteren von der polaren Waldgrenze im Keewatin-Distrikt (NW-Territorien) beschrieben (BRYSON et al. 1965; LARSEN 1965; NICHOLS 1974, 1975a, 1975b, 1976; ELLIOT 1979). Auch dort sollen die nördlichsten Baumgruppen ihren Ursprung während einer wärmeren Klimaperiode genommen und sich bis heute durch vorwiegend vegetative Verjüngung erhalten haben. Um Relikte einer wärmeren Epoche mit günstigeren Reproduktionsbedingungen handelt es sich auch bei den krüppelwüchsigen Fichtenvorkommen (*Picea marina*) in Nord Quebec-Labrador (PAYETTE 1976; PAYETTE u. GAGNON 1979; PAYETTE et al. 1982; PAYETTE 1983). Vorkommen von Waldinseln in der russischen Tundra erklärt TOLMACHEV (1970) in entsprechender Weise, und auch KARLEN (1976, 1983) findet bei seinen Untersuchungen der oberen Waldgrenze in Schwedisch Lappland Zeugen für das große Beharrungsvermögen des Baumwuchses.

Im Vergleich zum Rückzug erfolgen die Vorstöße des Baumwuchses über die Altbestände hinaus zunächst sehr rasch. Den besten Einblick in einen solchen Ausbreitungsprozeß hat die kurzfristige Klimabesserung während der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts gegeben, die zu einer Folge guter Samenjahre (= Produktion von ausreichend vielen Samen mit guter Keimfähigkeit) führte und auch etwas längere Vegetationsperioden mit sich brachte. Der Baumwuchs drang in die alpine Stufe vieler nordhemisphärischer Hochgebirge und in die Wald-Tundra vor – wenn auch mit lokal und regional unterschiedlicher Intensität und leichten zeitlichen Verschiebungen (vgl. HOLTMEIER 1979b, dort ca. 40 Literaturhinweise, sowie KULLMAN, 1979, 1981, 1983; ELLIOT 1979; PAYETTE u. GAGNON 1979; KARLEN 1983; PAYETTE 1983; HEIKKINEN 1984; vgl. auch Abb.3). Diese Vorstöße vollzogen sich nicht auf breiter und einheitlicher Front, sondern in enger Abhängigkeit von den unterschiedlichen standörtlichen Gegebenheiten.

Teils erweist sich dabei die Wirkung der Standorte auf die Keimung der Samen, teils auf die weitere Entwicklung der Sämlinge als der den Ausbreitungsprozeß entscheidend beeinflussende Faktor. Tab. 3 vermittelt einen Eindruck von den Auswirkungen unterschiedlicher Standortbedingungen während der ersten Phasen des Eindringens der Baumvegetation in die für die Waldgrenzökotone im NW der USA typischen „subalpine meadows“. Zum Beispiel ist in der *Festuca viridula*-Gesellschaft die Verjüngung zwar gering, weil Trockenheit und möglicherweise auch Überhitzung des Bodens die Keimung der Koniferensamen (*Abies lasiocarpa*, *Tsuga mertensiana*) hemmen. Das Wachstum dennoch aufgekommener Sämlinge ist dann aber besser als in den *Phyllodoce empetriformis* – *Vaccinium deliciosum* – Heiden, die eine sehr lange Schneedeckendauer und somit viel kürzere Vegetationszeit aufweisen. Dank der hier aber bis weit in den Sommer hinein anhaltenden Feuchtigkeit sind dafür die Keimungsbedingungen günstiger als in den *Festuca*-Wiesen.

Im allgemeinen sind die Bedingungen für den Jungwuchs an nicht zu lange schneebedeckten Standorten (Geländewellen, deren Hänge, Kuppen u. ä.) relativ günstig. In schnee-reichen Geländepartien ist er sehr bald den winterlichen Klimaeinwirkungen (Frosttrocknis, Frost, Eisgebläse) ausgesetzt, denen er nur bei ausreichender Ausreifung der Jahrestriebe und Nadeln widerstehen kann. In schnee-reichen Muldenlagen und dergleichen leidet er unter Schneedruck, Schneekriechen und Pilzinfektionen und hat nur eine geringe Überlebenschance. Das gilt selbst für die in vielen aufgelassenen Weidegebieten der Alpen aufgekommene Verjüngung (vgl. auch Photo 9), obwohl es sich dort nicht um eine natürliche Kampfzone, sondern um ursprüngliches Waldgebiet handelt.

Durchweg nimmt die Dichte des Jungwuchses mit wachsender Entfernung von Samenbäumen in den noch geschlossenen Waldbeständen sehr rasch ab (vgl. auch HESSELMAN 1934, 1938; LEHTO 1957; KUOCH 1965; HOLTMEIER 1974; NOBLE u. RONCO 1978). Davon ausgenommen sind lediglich Baumarten, deren Samen durch Tiere – vorwiegend durch

Tabelle 3: Verjüngungsintensität, Verbreitung, Wachstum und Wuchsform in verschiedenen Pflanzengesellschaften
Intensity of natural regeneration, distribution, growth and growth forms in different plant associations

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

Quelle: FRANKLIN a Dyrness 1973 (nach HENDERSON 1973), Standortcharakteristik und Artbezeichnung vom Verfasser hinzugefügt



Photo 8: Aus Vorratslagern des Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*) hervorgegangene *Pinus flexilis*-Gruppen auf dem Bald Mountain (Ostseite der Colorado Front Range) bei ca. 3380 m. Photo: F. K. HOLTMEIER, 30. 7. 1977

Groups of *Pinus flexilis* originating from seed caches of the Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*) on Bald Mountain (east slope, Colorado Front Range) at 3380 m



Photo 9: Arven-Jungwuchs (*Pinus cembra*), der aus Depots des Tannenhähers (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) hervorgegangen ist, auf einer Geländerippe im aufgelassenen Alpweidegebiet von Spuonda Rosatsch (NW-exp. Hang d. Oberengadiner Haupttales) bei 2220 m. Die bodennahen Zweige der älteren Bäume sind nur zum Teil durch die Schneeschütte (*Phacidium infestans*) entnadeln worden, die jüngeren Pflanzen haben alle Nadeln verloren. Photo: F. K. HOLTMEIER, 23. 9. 1968

Regeneration of stone pine (*Pinus cembra*) from seed caches of the Thick-billed Nutcracker (*Nucifraga c. caryocatactes*) on a small ridge within the abandoned alpine pasture area of Spuonda Rosatsch (north-west-facing slope of the Upper Engadine) at 2220 m. The lower branches of the older trees and all the young trees have lost their needles already due to infections by *Phacidium infestans*

Häherarten – über die aktuelle Waldgrenze hinaus verbreitet werden (z.B. *Pinus cembra*, *Pinus flexilis*, *Pinus alba-caulis*, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*). Hier ist vielfach eine Massierung von Jungwuchs zum Teil weit jenseits der Waldgrenze zu beobachten, an Stellen, die zum Beispiel dem Dickschnäbeligen Tannenhäher (*Nucifraga c. caryocatactes*, Alpen) oder dem Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*, Rocky Mountains) zur Anlage von Vorratslagern geeignet erscheinen (s. HOLTMEIER 1966; TOMBACK 1977; MATTES 1978, 1982; HUTCHINS u. LANNER 1982; s. auch Photos 8 u. 9).

Im Hinblick auf die Existenz der natürlichen Waldgrenzökotone interessiert in erster Linie die Entwicklung seit dem wärmezeitlichen Klimaoptimum. Mehrmals hat sich während dieses Zeitraumes die Lage der Waldgrenze geändert.

In den Hochgebirgen spielten sich die nachwärmezeitlichen Verschiebungen der Waldgrenze in einem relativ schmalen Höhensaum ab. In den Zentralalpen entspricht diesem in etwa der Bereich, den heute die Zwergstrauchheiden (Rhodoreten, Vaccinieten, z. T. auch Loiseleurieten) einnehmen (vgl. EBLIN 1901; SCHRÖTER 1908; PALLMANN u. HAFFTER 1933; GAMS 1937, 1970; SCHARFETTER 1938; FURRER 1957). Demnach hat dort die wärmezeitliche Waldgrenze rund 300–400 m höher gelegen als die rezente.

Für die östlichen Nordalpen (Berchtesgadener Alpen, Steinernes Meer, KÖSTLER u. MAYER 1970; MAYER 1970) und die Karawanken (WRABER 1970) wird mit 300 m, für die Tatra mit 250–400 m gerechnet (SZAFER 1939; PLESNIK 1938). Ohne den waldgrenzniedrigenden Einfluß des Menschen wären die Differenzen nur halb so groß oder sogar geringer – wie z. B. in manchen Hochgebirgen Amerikas.

Für die White Mountains (Kalifornien, vgl. Tab. 2) und die Snake Range (östl. Nevada) werden 120–150 m Höhendifferenz zwischen der aktuellen und der wärmezeitlichen Waldgrenze angegeben (LA MARCHE u. MOONEY 1967, 1972;

LA MARCHE 1973, 1977). In den San Juan Mountains (südwestl. Colorado) soll die wärmezeitliche Waldgrenze sogar nur wenig höher als die rezente gelegen haben (ANDREWS et al. 1973). Auf die der Höhenlage der wärmezeitlichen Waldgrenze vermutlich nahezu entsprechende aktuelle Grenze der krüppelwüchsigen Baumvorpösten (3500–3600 m, vereinzelt auch höher) in der Colorado Front Range wurde schon hingewiesen.

Während in den Gebirgen der Saum, in dem sich die nachwärmezeitliche Waldgrenzgeschichte abgespielt hat, im Höchstfall einige hundert Höhenmeter umfaßt, ist er im Polargebiet meist viele Kilometer breit – sofern die Waldgrenze als horizontale Grenze in Erscheinung tritt. In Keewatin z. B. beträgt der Abstand zwischen den nördlichsten Vorkommen krüppelwüchsiger Fichten, deren Nordgrenze annähernd der Position der wärmezeitlichen Waldgrenze entsprechen soll, rund 240 km. Nach Westen hin wird er dann allmählich schmaler (s. dazu LARSEN 1965, 1972; BRYSON et al. 1965; ROWE 1972; SORENSEN u. KNOX 1974; NICHOLS 1975, 1976). In Asien weisen die Übergangsaume ähnliche Ausdehnungen auf (vgl. HUSTICH 1966).

Für das nördliche Nordeuropa lassen sich kaum vergleichbare Angaben machen, da dort die Waldgrenze im Skandenbereich und in den von Inselbergen überragten Rumpfflächenlandschaften Lapplands (Finnmarks Vidda, Finnisch-Lappland) durchweg als Höhengrenze ausgebildet ist (HOLTMEIER 1974).

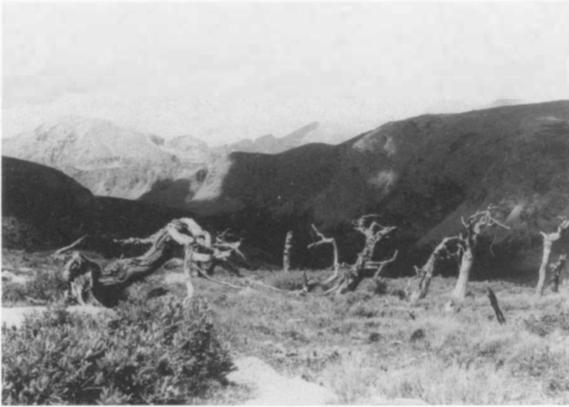


Photo 10: Abgestorbene *Pinus flexilis* (Durchmesser 30–50 cm) auf dem nordostexponierten Hang des Mt. Audubon (Colorado Front Range) bei 3420 m. Brandspuren an den ausgebleichten Stämmen deuten darauf hin, daß diese Bäume vor langer Zeit durch Feuer vernichtet worden sind. Seither konnte der Wald dieses Areal nicht wieder in Besitz nehmen. Photo: F. K. HOLTMEIER, 10. 8. 1977

Dead *Pinus flexilis* (diameter 30–50 cm) on the north-east-facing slope of Mt. Audubon (Colorado Front Range) at 3420 m. From some traces of burning on the bleached trunks one may conclude that these trees were killed by fire a long time ago. Since then limberpine-forest has not been able to resettle this area again

Als weitere Ursache des Ökoton-Charakters vieler Waldgrenzen dürfen auch die Wirkungen des Feuers nicht außer acht gelassen werden. Gerade in diesen Bereichen mit ihren während langer Zeiträume für die generative Verjüngung sehr ungünstigen Bedingungen haben selbst im Abstand von vielen Jahrzehnten oder gar einigen Jahrhunderten aufgetretene Brände die Situation nachhaltig beeinflusst (Photo 10).

So spricht vieles dafür, daß z. B. die Ausbreitung der Lärche (*Larix laricina*) im Waldgrenzökoton des nördlichen Quebec wesentlich durch Waldbrände während und seit der Kleinen Eiszeit gefördert worden ist. Die Nordgrenze des Ökoton wird von krüppelwüchsigen Fichtengruppen (*Picea mariana*) gebildet, die aus einer wärmeren Klimaperiode stammen (s. S. 278). Dort, wo Brände diese Fichtenklone bzw. die sich aus ihnen zusammensetzenden Bestände vernichteten, konnte die Lärche, deren Samenreifegrenze nördlich der der Fichte liegt, vordringen, während in den weiter südlich gelegenen Wäldern, in denen sich auch die Fichte noch durch Samen vermehrt, die Lärche ihr gegenüber ins Hintertreffen geraten ist (PAYETTE u. GAGNON 1979).

In der gleichzeitigen Wirkung von Waldbränden und kühleren Klimaperioden, die einerseits die natürliche Verjüngung hemmten und andererseits die Waldbrandhäufigkeit erhöhten⁵⁾, sieht NICHOLS (1975) die entscheidende

⁵⁾ In südwärts vorstoßender Polarluft sinkt mit zunehmender Erwärmung die relative Luftfeuchte, und die Waldbrandgefahr nimmt zu.

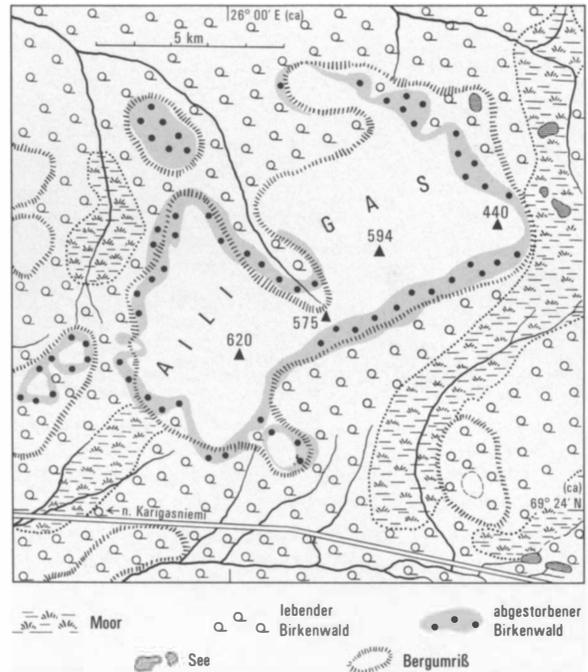


Abb. 4: Absenkung der Waldgrenze auf dem Ailigas (bei Karigasniemi) und benachbarten Höhen durch *Epirrita autumnata* (nach NOURTEVA 1963, verändert)

Depression of the timberline on Ailigas (near Karigasniemi) and some neighbouring hills by *Epirrita autumnata*

Ursache für die Südwärtsverlagerung der polaren Waldgrenze im Mackenzie- und Keewatin-Distrikt. In solchen Perioden (z. B. 3600–3400 v. h.) sollen zehntausende von Quadratkilometern Wald dem Feuer zum Opfer gefallen sein, die später nur zu einem geringen Teil wiederbesiedelt werden konnten (s. auch BRYSON et al. 1965).

Auch die Entstehung der den Waldgrenzbereich vieler Gebirge im Westen und Nordwesten der USA prägenden subalpinen Wiesen (s. S. 278) wird zum Teil dem Feuer zugeschrieben (u. a. KURAMOTO u. BLISS 1970; DOUGLAS u. BALLARD 1971; BOCKHEIM 1973; HENDERSON 1973). Gleichwohl scheinen Brände die Waldgrenzen in den kontinentalen, trockeneren Gebirgs- und auch Polarregionen stärker beeinflusst zu haben als in maritim geprägten Räumen (FRANKLIN u. DYRNESS 1973; PAYETTE u. GAGNON 1979; PEET 1981).

Die Entstehung mancher Waldgrenz-Ökotone ist auch durch Massenvermehrungen baumwuchschädigender Insekten begünstigt oder sogar ausgelöst worden.

An der oberen Waldgrenze in den Rocky Mountains hat vielfach *Dendroctonus engelmannii* (bark beetle) zu hohen Verlusten von *Picea engelmannii* geführt (MILLER 1970). In Neuseeland fallen die vermutlich schon vorher durch andere Umwelteinflüsse (Wind-, Schneebruch) geschwächten Südbuchen an der Waldgrenze dem cambium-girdling beetle (*Nascioides ensyii*) zum Opfer (WARDLE 1971).



Photo 11: Durch *Epirrita autumnata* 1965/66 zerstörter Birkenwald auf dem Skallovaara (nördl. Utsjoki) bei ca. 220 m. Inzwischen hat eine langsame Regeneration durch Stockausschlag eingesetzt. Photo: F. K. HOLTMEIER, 5. 9. 1980

Birch forest destroyed by *Epirrita autumnata* in 1965/66 on Skallovaara (N-Utsjoki) at about 220 m. Since then a slow regeneration by basal shoots can be observed

In weiten Gebieten Lapplands z. B. wurden und werden immer wieder die Birkenwälder (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) durch den Grünen Spanner (*Epirrita* (= *Oporinia*) *autumnata*) vernichtet. Zum Teil erliegen die durch den Kahlfraß geschwächten Bäume auch erst in den folgenden Jahren den extremen Klimaeinflüssen und Schwächeparasiten (z. B. Bohrer, wie *Hylcoetes dermestioides*, *Agrilus viridis*, PALM 1959). So kam es u. a. am Ailigas bei Karigasniemi (622 m, Nordfinnland) nach einer solchen Massenvermehrung (1927) zu einer Absenkung der Waldgrenze, wobei auf den nur sanft geneigten Hängen dieses Inselbergmassives der Birkenwald in einem zwischen 600 und 1000 m breiten und rund 16 km² umfassenden Höhensaum zerstört wurde (NUORTEVA 1963, vgl. Abb. 4). Im Sommer 1969, als Verfasser dieses Gebiet besuchte, war nur vereinzelt etwas Stockausschlag zu beobachten. Aus dem Paistunturi-Gebiet (646 m, westliches Utsjoki) berichtet KALLIOLA (1941) über Waldgrenzdepressionen, die vermutlich ebenfalls auf *Epirrita*-Kalamitäten zurückzuführen sind (s. HOLTMEIER 1974).

In den Jahren 1965/66 wurden in Nordfinnland die Birkenwälder der Hochlagen auf weiten Strecken durch den Grünen Spanner zerstört (KALLIO u. LEHTONEN 1973, 1975; SEPPÄLÄ u. RASTAS 1980). Die Entwicklung in den folgenden Jahren deutet darauf hin, daß auf lange Sicht die Zwergstrauch-Flechtenheide zumindest die Befallszentren, d. h. mehr als 1000 km² des ehemaligen Birkenwaldareals, in Besitz nehmen wird (KALLIO u. LEHTONEN 1975).

Andererseits habe ich verschiedentlich beobachtet, wie aus den Wurzelstöcken abgestorbener Birken nach Jahrzehnten wieder zahlreiche Schößlinge austrieben (Photo 11). Bei dem sehr langsamen Wachstum und der permanenten Beeinträchtigung der frischen Austriebe durch den Verbiß der Rentiere wird es sehr lange dauern, bis sich dort wieder ein geschlossener Birkenwald gebildet hat (vgl. auch

HOLTMEIER 1974). Die Beobachtungen dieser rezenten Vorgänge legen die Vermutung nahe, daß auch in der Vergangenheit solche Katastrophen zu Waldgrenzdepressionen geführt und die Ausbildung von Waldgrenzsäumen begünstigt haben, zumal dann, wenn sie sich in Zeiten mit zu kühlen Vegetationsperioden abgespielt haben, in denen es den Birken nicht möglich gewesen wäre, genügend Energie-reserven für einen erneuten Austrieb nach dem Kahlfraß anzulegen (s. auch KALLIO u. LEHTONEN 1975).

3. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen

In manchen Hochgebirgen und im subarktischen Raum treten die Waldgrenzen zum Teil als mehr oder weniger breite Übergangssäme in Erscheinung, ohne daß diese Auflockerung der Waldbestände anthropogenen Eingriffen oder ungünstigen edaphischen Verhältnissen (s. a. SCHARFETTER 1938; ELLENBERG 1963, 1966, 1978) zugeschrieben werden könnte.

Vielmehr sind die unterschiedliche Ausdehnung dieser Ökotope, das Verbreitungsmuster und die Physiognomie der Bäume und auch der übrigen Vegetation in den Übergangssäumen Ausdruck einer in komplexer Weise von Klimaschwankungen, aktual-klimatischen Einflüssen, Feuer, biotischen Faktoren sowie von den verschiedenen ökologischen Ansprüchen und Eigenschaften der waldgrenzbildenden Baumarten geprägten langfristigen Entwicklung. Die Existenz dieser Übergangssäme findet oftmals eher in der Klima- und Standortgeschichte denn in der aktuellen Situation eine Erklärung.

So sind auch die in diesen Ökotonen zum Teil weit jenseits der aktuellen Grenze der geschlossenen Waldbestände vorkommenden Einzelbäume und Baumgruppen keineswegs ein zwingender „Beweis“ dafür, daß es sich um potentielles (= unter den gegenwärtigen Klimaverhältnissen) Waldgebiet handelt. Zumindest kann man das nicht aus der durchaus richtigen Feststellung ableiten, daß diese Bäume sehr viel stärker den wachstumshemmenden klimatischen Einwirkungen ausgesetzt sind, als es im geschlossenen Bestand der Fall sein würde, und sie dennoch zu überleben vermögen (z. B. KLINK u. MAYER 1983, s. auch ELLENBERG 1966; SCHARFETTER 1938).

Es gehört zum Wesen der klimatischen Waldgrenze, daß sich dort die Bestände nur in günstigen Perioden nachhaltig durch Samen verjüngen können. In der übrigen Zeit liegt die generative oder rationale Waldgrenze zum Teil weit südlich bzw. unterhalb der physischen „Resistenzgrenze“ des Baumwuchses (= Grenze an der die Widerstandskraft noch ein Überleben ermöglicht).

Die vorgeschobenen Bäume und Baumgruppen (meist Klone) stammen vielfach aus für die generative Verjüngung und auch die ersten Entwicklungsphasen der Sämlinge günstigeren Jahren. Ihr weiteres vegetatives Wachstum erfolgte dann – wenn auch langsam und oftmals gestört durch klimatische Schädigungen (z. B. Frosttrocknis) – unter Bedingungen, die eine für eine Bewaldung dieser Gebiete ausreichende Verjüngung (keimfähige Samen, ungestörtes Säm-

lingswachstum usw.) ausgeschlossen haben. Am Beispiel der Waldgrenzverhältnisse im nördlichen Kanada und in einigen amerikanischen Hochgebirgen wurde gezeigt, daß es sich dabei um sehr lange Zeiträume handeln kann.

Auf die unter diesen Bedingungen besonderen Vorteile der manchen Baumarten eigenen Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung durch Adventivwurzelbildung wurde hingewiesen.

Aber nicht nur ein zu geringes Angebot keimfähiger Samen, sondern auch die direkt das Baumwachstum hemmenden Einwirkungen des Klimas können die Entstehung von geschlossenen Waldbeständen verhindern. Das wurde u. a. durch die Beobachtungen im oberen Waldgrenzökoton der Colorado Front Range belegt, wo nur an relativ günstigen Standorten (Windschutz, ausreichend feucht, keine zu hohen Bodentemperaturen usw.) allenfalls krüppelwüchsige Bäume zu existieren vermögen, während die übrigen jeglichen Baumwuchs ausschließen.

Auch in den Alpen (sowie in anderen gleichermaßen intensiv durch den Menschen beeinflussten Gebirgen) kann man aus dem Vorkommen von Bäumen und Baumgruppen über der aktuellen Grenze der geschlossenen Bestände nicht ohne weiteres darauf schließen, daß auf diesen Flächen durchgehend Wald möglich sein müßte, denn die Entwaldung hat eine zum Teil erhebliche Verschärfung der Standortbedingungen – insbesondere der geländeklimatischen Verhältnisse mit sich gebracht. Deren Folgen zeigen sich allenthalben bei der natürlichen „Wiederbewaldung“ und auch bei Aufforstungen aufgelassener Alpweiden (vgl. HOLTMEIER 1967). Obwohl es sich um künstlich entwaldete Flächen handelt, vermag der Baumwuchs in stärker reliefiertem Gelände mit aufengem Raum wechselnden klimatischen Verhältnissen zunächst nur an den günstigen Standorten aufzukommen und dringt auf Geländerippen, -wellen und anderen konvexen Geländeformen am weitesten hangaufwärts vor. Man nimmt an, daß sich mit dem Heranwachsen der Bäume die jetzt noch zum Teil extremen geländeklimatischen Bedingungen im Hinblick auf die weiteren Ausbreitungsmöglichkeiten des Baumwuchses bessern werden, doch schon jetzt – nur wenige Jahrzehnte nach Beginn der „Wiederbewaldung“ – ist nicht zu übersehen, daß viele Geländeabschnitte infolge zu langer Schneedeckendauer (zum Teil erst durch den Einfluß der heranwachsenden Bäume auf das bodennahe Windfeld verursacht), Schneekriechen, Pilzbefall u. a. m. auf lange Sicht als Waldstandorte ausfallen. Darauf weisen u. a. auch die Ergebnisse der Versuchspflanzungen im Dischmatal (bei Davos, s. SCHÖNENBERGER 1985) hin. Eine wesentliche Ursache vieler Mißerfolge bei Hochlagenaufforstungen liegt darin, daß u. a. die geländeklimatischen Standortbedingungen nicht in ausreichendem Maße berücksichtigt wurden (vgl. PITTERLE 1985).

Es steht außer Zweifel, daß – wäre die Waldgrenze nicht künstlich herabgedrückt worden – die Bestände auch im Bereich der heutigen „sekundären“ Kampfzone größtenteils geschlossen sein würden – von Lawinenzügen, Schuttkegeln, vermoorten Arealen u. ä. einmal abgesehen – und hier und da auch eine scharfe Waldgrenze bilden würde.

Es gibt aber kein überzeugendes Argument dafür, daß es hier anders sein sollte als in anderen, noch ungestörten Gebieten, wo der Wald seine klimatische Grenze teils in geschlossener Front erreicht, teils unter Auflockerung der Bestände und Niedrigerwerden der Bäume in die alpine Stufe oder die Tundra übergeht.

Schlußendlich wird man die eingangs gestellte Frage „Linie oder Übergangssaum“ mit „sowohl als auch“ beantworten müssen.

Literatur

- ALDRICH, S. A., ALDRICH, F. T. and R. D. RUDD: An effort to identify the Canadian forest-tundra ecotone signature on weather satellite imagery. In: Remote Sensing of Environment, Vol. 2, No. 1, 1971, 9–20.
- ANDREWS, J. T., CARRERA, P. E., BARTOS, F. and R. STUCKENRATH: Holocene stratigraphy and geochronology of four bogs (3700 a. s. l.) San Juan Mountains, SW Colorado and implications for the neoglacial record. In: Geol. Soc. America, Abstracts with programs 5 (6) 1978, 460–461.
- BAIG, M. N.: Ecology of timberline vegetation in the Rocky Mountains of Alberta. Thesis Univ. of Calgary, Alberta 1972.
- BLÜTHGEN, J.: Die polare Baumgrenze. Veröff. Dtsch. Wiss. Inst. Kopenhagen, Reihe I, Arktis 10, 1952.
- BOCKHEIM, J. G.: Effects of alpine and subalpine vegetation on soil development, Mt. Baker, Washington. Unveröff. Ph. D. Thesis Univ. of Washington, Seattle 1973.
- BRINK, V. C.: A directional change in the subalpine forest-heath ecotone in Garibaldi Park, British Columbia. Ecology Vol. 40, No. 1, 1959, 10–16.
- BROCKMANN-JEROSCH, H.: Baumgrenze und Klimacharakter. Beitr. z. geobot. Landesaufn. 6, 1919.
- BROOKE, R. C., PETERSON, E. B. and V. J. KRAJINA: The subalpine mountain hemlock zone. In: KRAJINA, V. J. (Ed.): Ecology of western North America, Vol. 2, 1970, 147–349.
- BRYSON, R. A., IRWING, W. N. and J. A. LARSEN: Radiocarbon and soils evidence of former forest in the southern Canadian tundra. In: Science 147, 1965, 46–48.
- BURNS, S. F.: Alpine soil distribution and development, Indian Peaks, Colorado Front Range. Diss. Univ. of Colorado, Boulder 1980.
- DOUGLAS, G. W. and T. M. BALLARD: Effects of fire on alpine plant communities in the North-Cascades, Washington. In: Ecology 52, 1971, 1058–1064.
- EBLIN, B.: Die Vegetationsgrenzen der Alpenrose als unmittelbare Anhalte zur Festsetzung früherer bzw. möglicher Waldgrenzen in den Alpen. In: Schweiz. Ztschr. f. Forstw. 52, 1901, 133–157.
- ELLENBERG, H.: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 1. Auflage, Stuttgart 1963.
- : Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. In: Naturw. Rdsch., Bd. 19, H. 4, 1966, 133–139.
- : Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, 2. Auflage, Stuttgart 1978.
- ELLIOT, D. L.: The current regenerative aspect of the northern Canadian trees, Keewatin. N. W. T., Canada: Some preliminary observations. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 11, No. 2, 1979, 243–251.
- EM, H.: Höhengürtel in der Vegetation von Hochgebirgen Mazedoniens. In: Mitt. ostalpin-din. Ges. f. Vegetationskde., Bd. 11, 1970, 33–44.
- FONDA, R. W.: Ecology of montane and subalpine forests, Olympic

- Mountains, Washington. Unveröff. Ph.D. thesis Univ. of Illinois, Urbana 1967.
- FONDA, R. W. and L. C. BLISS: Forest vegetation of the montane and subalpine zones, Olympic Mountains, Washington. In: *Ecol. Monogr.* 39(3), 1969, 271–301.
- FRANKLIN, J. F. and R. G. MITCHELL: Successional status of subalpine fir in the Cascade Range. U.S. Forest Service Res. Paper PNW-46, 1967, Pac. Northwest Forest and Range Exp. Stn., Portland, Oregon.
- FRANKLIN, J. F. and C. T. DYRNES: Natural vegetation of Oregon and Washington. USDA Forest Service, General Techn. Report PNW-8, 1973.
- FRANZ, H.: Ökologie der Hochgebirge. Stuttgart 1979.
- FUKAREK, P.: Beitrag zur Kenntnis der oberen Waldgrenze in einigen Gebirgszügen der südlichen Dinariden. In: *Mitt. ostalpin-din. Ges. f. Vegetationskde.*, Bd. 11, 1970, 45–54.
- FURRER, E.: Das schweizerische Arvenareal in pflanzengeographischer und forstgeschichtlicher Sicht. *Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich*, 1957, 16–23.
- GAMS, H.: Aus der Geschichte der Alpenwälder. In: *Zeitschr. DÖAV*, 1937, 157–170.
- : Die Erforschung der Floren- und Vegetationsgeschichte der Ötztaler Alpen. In: *Mitt. ostalpin-din. Ges. f. Vegetationskde.*, Bd. 11, 1970, 55–62.
- GORCHAKOVSKY, P. L. and S. G. SHIYATOV: The upper forest limit in the mountains of the boreal zone of the USSR. In: *Arctic and Alpine Res.*, Vol. 10, No. 2, 1978, 349–363.
- GRIGGS, R. F.: Timberlines in the northern Rocky Mountains. In: *Ecology* 19, 1938, 548–564.
- HAASE, R.: Verbreitungsmuster und Standorte der alpinen Vegetation in der Inidan Peaks Area, Colorado Front Range, U.S.A. Diss. Univ. Münster 1983.
- HAFFNER, E.: Khumbu Himalaya – Landschaftsökologische Untersuchungen in den Hochtälern des Mt. Everest-Gebietes. In: *Erdwiss. Forschung*, Bd. IV, 1972, 244–263.
- HÄMET-AHTI, L.: Timberline meadows in Wells Gray Park, British Columbia and their comparative geobotanical interpretation. In: *Syesis* 11, 1978, 187–211.
- HÄMET-AHTI, L., AHTI, T. and T. KOPONEN: A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions. In: *Ann. Bot. Fenn.* 11, 1974, 59–88.
- HANSEN-BRISTOW, K. J.: Environmental controls influencing the altitude and form of the forest-alpine tundra ecotone, Colorado Front Range. Ph. D. thesis, Univ. of Colorado, Boulder 1981.
- HEIKKINEN, O.: Forest expansion in the subalpine zone during the past hundred years, Mount Baker, Washington, U.S.A. In: *Erdkunde*, Bd. 38, 1984, 194–202.
- HENDERSON, J. A.: Composition, distribution and succession of subalpine meadows in Mount Rainier National Park, Washington. Unveröff. Ph. D. thesis, Oregon State Univ., Corvallis 1973.
- HESSLEMAN, H.: Några studier över fröspridningen hos gran och tall och kalhyggets besäning. In: *Medd. Stat. Skogsförsöksanst.* 27, 1934, 145–182.
- : Fortsatta studier över tallens och granens fröspridning samt kalhyggets besäning. In: *Medd. Stat. Skogsförsöksanst.* 31, 1938, 1–64.
- HÖLLERMANN, P.: Naturräumliche Höhengrenzen und die Hochgebirgsstufe in den Gebirgen des westlichen Nordamerika. In: JENTSCH, C. und H. LIEDTKE (Hrsg.): *Höhengrenzen in Hochgebirgen*. Arb. a. d. Geogr. Inst. d. Univ. d. Saarlandes, Bd. 29, 1980, 75–117.
- HOLTMEIER, F.-K.: Die ökologische Funktion des Tannenhähers im Zirben-Lärchenwald und an der Waldgrenze im Oberengadin. In: *J. f. Ornithologie* 4, 1966, 337–345.
- : Zur natürlichen Wiederbewaldung aufgelassener Alpen im Oberengadin. In: *Wetter und Leben* 19, 1967, 195–202.
- : Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht (nördliches Fennoskandien/Zentralalpen). *Erdwiss. Forschg.* VIII, 1974.
- : Die bodennahen Winde in den Hochlagen der Indian Peaks Section (Colorado Front Range). In: *Münstersche Geogr. Arbeiten*, H. 3, 1978, 5–47.
- : Remarks on oscillations of the arctic and alpine timberline. In: *Acta Univ. Oulensis*, A. 82, Geol. 3, 1979a, 165–171.
- : Die polare Waldgrenze (forest-tundra-ecotone) in geoökologischer Sicht. In: *Trierer Geogr. Studien*, Sonderh. 2, 1979b, 230–246.
- : The influence of wind on tree physiognomy at the upper timberline in the Colorado Front Range. In: *Mountain environment and subalpine tree growth*. Proc. IUFRO workshop, November 1979, Christchurch, New Zealand. New Zealand Forest Service, Techn. paper 70, 1980, 247–261.
- : Einige Besonderheiten des Krummholzgürtels in der Colorado Front Range. In: *Wetter und Leben* 33, 1981a, 150–160.
- : What does the term „Krummholz“ really mean? Observations with special reference to the Alps and the Colorado Front Range. In: *Mountain Res. and Development*, Vol. 1, No. 3–4, 1981b, 253–266.
- : „Ribbon-forest“ und „Hecken“ – streifenartige Verbreitungsmuster des Baumwuchses an der oberen Waldgrenze in den Rocky Mountains. In: *Erdkunde*, Bd. 36, 1982, 142–153.
- : Climatic stress influencing the physiognomy of trees at the polar and mountain timberline. In: H. TURNER and W. TRANQUILLINI (Eds.): *Establishment and tending of subalpine forest: research and management*. Proc. 3rd IUFRO workshop P 1.07–00, 1984, Eidg. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen, Ber. 270, 1985, 31–40.
- HUECK, K.: Die Wälder Südamerikas. Stuttgart 1966.
- HUSTICH, I.: On the forest-tundra and the northern tree lines. In: *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 3, 1966, 7–47.
- : Tree-line and tree growth studies during 50 years: some subjective observations. In: *Coll. Nordicana*, No. 47, 1983, 181–188.
- HUTCHINS, H. E. and R. M. LANNER: The central role of Clark's Nutcracker in the dispersal and establishment of whitebark pine. In: *Oecologia* 55, 1982, 192–201.
- IVES, J. D.: Studies in high altitude geoecology of the Colorado Front Range. A review of the research program of the Institute of Arctic and Alpine Res. Vol. 5, No. 3, Pt. 2, 1973, 67–75.
- : Remarks on the stability of timberline. In: TROLL, C. and W. LAUER (Hrsg.): *Geoökologische Beziehungen zwischen der temperierten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebirgen*. *Erdwiss. Forschung* 11, 1978, 313–317.
- IVES, J. D. and K. J. HANSEN-BRISTOW: Stability and instability of natural and modified upper timberline landscapes in the Colorado Rocky Mountains. U.S.A. In: *Mountain Res. and Development*, Vol. 3, No. 2, 1983, 149–155.
- KALLIO, P. and J. LEHTONEN: Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* (BKH.) in 1965–1966 in Utsjoki, N-Finland. In: *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 10, 1973, 55–59.
- : On the ecocatastrophe of birch forest caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation. In: WIEGOLASKI, F. E. (Ed.): *Fennoscandian Tundra Ecosystem*, Pt. 2, Animal and Systems Analyses, *Ecological Studies Analysis and Synthesis* 17, 1975, 174–180.
- KALLIOLA, R.: Tunturimittari (*Oporinia autumnata*), subalpiniisten koivikoiden tuholainen luonnon ystävä, 45, 1941, 53–60 (zit. in NUORTEVA 1963).
- KARLEN, W.: Lacustrine sediments and tree-limit variations as

- indicators of holocene climatic fluctuations in Lapland, Northern Sweden. In: Geogr. Anal. 58, Ser. A. 1976, 1-34.
- : Holocene fluctuations of the Scandinavian alpine tree-limit. In: Collection Nordicana, No. 47, 1983, 55-59.
- KAY, P. A.: Dendroecology in Canada's forest-tundra transition zone. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 10, No. 1, 1978, 133-138.
- KLINKE, H.-J. und E. MAYER: Vegetationsgeographie. Das Geogr. Seminar, Braunschweig 1983.
- KOMARKOVA, V. and P. J. WEBBER: An alpine vegetation map of Niwot Ridge, Colorado. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 10, No. 1, 1978, 1-29.
- KÖSTLER, N. und H. MAYER: Waldgrenzen im Berchtesgadener Land. In: Jubiläumsjahrbuch 1900-1970. 35. Bd. d. Ver. z. Schutze der Alpenpflanzen und -tiere e. V., 1970, 1-33.
- KRAL, F.: Zur Waldgrenzdynamik im Dachsteingebiet. In: Jb. Ver. z. Schutze der Alpenpflanzen und -tiere, 38, 1973, 71-79.
- KULLMAN, L.: Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975. Acta phyto-geogr. suec., No. 65, 1979.
- : Recent tree-limit dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the southern Swedish Scandes. Wahlenbergia 8, 1981.
- : Past and present tree-limit of different species in the Handölan-Valley, Central Sweden. In: Coll. Nordicana, No. 47, 1983, 25-45.
- KUOCH, R.: Der Samenflug 1963/1964 an der oberen Fichtenwaldgrenze im Sertigtal. In: Mitt. schweiz. Anst. f. d. forstl. Versuchsw. 41,3, 1965, 63-85.
- KURAMOTO, R. T. and L. C. BLISS: Ecology of subalpine meadows in the Olympic Mountains, Washington. Unveröff. Ph. D. thesis Univ. of Illinois, Urbana 1970.
- LAMARCHE, V. C.: Environment in relation to the age of bristlecone pines. In: Ecology 50, 1969, 53-59.
- : Holocene climatic variations inferred from treeline fluctuations in the White Mountains, California. In: Quaternary Res. 3, 1973, 632-660.
- : Dendrochronological and paleoecological evidence for holocene climatic fluctuations in the White Mountains, California. In: Erdwiss. Forschung, Bd. 13, 1977, 151-155.
- LAMARCHE, V. C. and H. A. MOONEY: Altithermal timberline advance in western United States. In: Nature 213, 1967, 980-982.
- : Recent climatic change and development of the bristlecone pine (*P. longaeva* Bailey) krummholz zone, Mt. Washington, Nevada. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 4, No. 1, 1972, 61-72.
- LARSEN, J. A.: Growth of spruce at Dubawnt Lake, Northwest Territories. In: Arctic 25, 1972, 59.
- LAUER, W.: Timberline studies in Central Mexiko. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 10, No. 2, 1978, 383-396.
- LAUER, W. and D. KLAUS: Geoeological investigations of the timberline of Pico de Orizaba, Mexico. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 7, No. 4, 1975, 315-330.
- LEHTO, J.: Tutkimuksia männyn luontaisesta undistumisesta eteläsuomen kangasmailla (Ref.: Studies on the natural reproduction of scotspine on the upland soil of southern Finland). Acta Bot. Fenn. 66,2, 1957.
- LINDSAY, J. H.: Annual cycle of leafwater potential in *picea engelmannii* and *abies lasiocarpa* at timberline in Wyoming. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 3, No. 2, 1971, 131-138.
- LOSLEBEN, M.: Climatological data from Niwot Ridge, East slope, Front Range, Colorado, 1970-1982. Institute of Arctic and Alpine Res., Long-term ecological res. data report 83/10, 1983.
- LÖVE, D., McLELLAN, C. and I. GAMOV: Coumarin and coumarin derivatives in various growth types of Engelmann spruce. In: Svensk. Bot. Tidskr. 64, 1970, 284-296.
- LÜDI, W.: Botanische Streifzüge durch die Rocky Mountains Nordamerikas. In: Ber. Geobot. Inst. Rübel in Zürich 32, 1961, 217-236.
- LÜLLAU, I.: Studien und Beobachtungen zum Landschaftsgefüge in der Front Range, Colorado. Diss. Univ. Münster 1976.
- MARR, J. W.: Ecosystems of the east slope of the Front Range in Colorado. Univ. of Colorado Studies, Ser. Biol. 8, 1961.
- : The development and movement of tree islands near the upper limit of tree growth in the southern Rocky Mountains. In: Ecology 58, 1977, 1159-1164.
- MATTES, H.: Der Tannenhäher im Engadin - Studien zu seiner Ökologie und Funktion im Arvenwald. Münstersche Geogr. Arbeiten 2, 1978.
- : Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. Eid. Anst. f. d. forstl. Versuchsw., Berichte. No. 241, 1982.
- MAYER, H.: Waldgrenzen in den Berchtesgadener Kalkalpen. In: Mitt. ostalpin-din. Ges. f. Vegetationskde. Bd. 11, 1970, 109-120.
- MIDRIAK, R.: Zur Notwendigkeit einer Hebung der oberen Waldgrenze im Bereich der tschechoslowakischen Karpaten. In: Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien, H. 115, 1976, 85-99.
- MIEHE, G.: Vegetationsgeographische Untersuchungen im Dhaulagiri und Annapurna-Himalaya. Diss. Botanicae, Bd. 66, 1 u. 2, Vaduz 1982.
- MILLER, P. C.: Age distributions of spruce and fir in beetlekilled forests on the White River Plateau, Colorado. In: Amer. Midl. Nat. 83, 1970, 206-212.
- MIYAWAKI, A., OHBA, T. und S. OKUDA: Pflanzensoziologische Studien über die alpine Stufe des Norikura-dake, Mitteljapan. In: Rep. Nat. Conserv. Soc. 36, 1969, 50-103.
- MOSS, E. H.: The vegetation of Alberta. In: The Bot. Review, Vol. XXI, No. 9, 1955, 493-567.
- NÄGELI, W.: Waldgrenze und Kampfzone in den Alpen. HESPA-Mitt., 19,1, 1969.
- NICHOLS, H.: Arctic North America palaeoecology: the recent history of vegetation and climate deduced from pollen analysis. In: IVES, J. D. and R. G. BARRY (Eds.): Arctic and Alpine Environments. London 1974.
- : The time perspective in northern ecology: Palynology and the history of Canadian boreal forest. In: Proc. circumpolar conf. in Northern Ecology Sept. 15-18, 1975 a, I-157-I-165.
- : Palynological and paleoclimatic 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, 1975 b.
- : Historical aspects of the northern Canadian treeline. In: Arctic, Vol. 29, No. 1, 1976, 38-47.
- NOBLE, D. L. and F. RONCO: Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir in clearcut openings in Colorado. USDA Forest Service Res. Paper RM-200, 1978.
- NORTON, D. A. and W. SCHÖNENBERGER: The growthforms and ecology of nothofagus solandri at the alpine timberline. Craigieburn Range, New Zealand. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 16, No. 3, 1984, 361-370.
- NUORTEVA, P.: The influence of *Oporinia autumnata* (Bkh.) (Lep., Geometridae) on the timberline in subarctic conditions. In: Ann. ent. fenn. 29, 1963, 270-277.
- OGILVIE, R. T.: The mountain forest and alpine zones of Alberta. Symp. IGU-Comm. on high altitude geoeology, Calgary, Alberta, Aug. 1-8, unveröff. Manuskript, 1972.
- OKITSU, S. and K. ITO: Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. In: Vegetatio 58, 1984, 105-113.
- PALLMANN, H. und P. HAFFTER: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin. In: Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42, 1933, 357-466.

- PALM, T.: Föjldverknningar av fjällbjörkmätarens härjning i Abiskodalen 1954–1956. En koleopterologisk undersökning somrarna 1958 och 1959. Ent. Tidskr. 80, 1959.
- PAYETTE, S.: Succession écologiques des forests d'épignette blanche et fluctuations climatiques, Poste-de-la-Baleine, Nouveau Quebec. In: Can. J. Bot. 54, 1976, 1394–1402.
- : The forest tundra and present tree-line of the northern Quebec-Labrador-Peninsula. In: Coll. Nordicana, No. 47, 1983, 3–23.
- PAYETTE, S. and R. GAGNON: Tree-line dynamics in Ungava Peninsula, northern Quebec. In: Holarctic Ecology 2, 1979, 239–248.
- PAYETTE, S., DESHAYE, J. M. and H. GILBERT: Tree seed populations at the treeline in Riviere aux feuilles area, Northern Quebec, Canada. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 14, No. 3, 1982, 215–221.
- PEET, R. K.: Forest vegetation of the Colorado Front Range. In: Vegetatio 45, 1981, 3–75.
- PITZERLE, A.: Performance of high altitude afforestations in the Alps since 1895: Analysis of damages and chances of success. In: TURNER, H. and W. TRANQUILLINI (Eds.): Establishment and tending of subalpine forest: research and management. Proc. 3rd. IUFRO workshop P.1.07-00, 1984, Eidg. Anst. f. d. forst. Versuchswesen. Ber. 270, 1985, 241–250.
- PLESNIK, P.: Horna Hranica Lesa vo vysokych av Belanskych Tatrah (Ref.: Die obere Waldgrenze in der Hohen und Belauer Tatra). Bratislava 1971, 203–224.
- : Obere Waldgrenze in den Gebirgen Europas von den Pyrenäen bis zum Kaukasus. In: Erdwiss. Forschung, Bd. IV, 1972, 73–92.
- : Some problems of the timberlines in the Rocky Mountains compared with Central Europa. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 5, No. 3, Pt. 2, 1973, 77–84.
- : Man's influence on the timberline in the West Carpathian Mountains, Czechoslovakia. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 10, No. 2, 1978, 491–504.
- RITCHIE, J. C. and F. K. HARE: Late quaternary vegetation and climate near the arctic tree line of northern North America. In: Quaternary Res., Vol. 1, No. 3, 1971, 331–342.
- RODER, K.: Die polare Waldgrenze. Diss. Univ. Leipzig, Dresden 1895.
- ROWE, J. S.: Forest regions of Canada. Canada Dept. North Aff. Nat. Res., For. Branch, Bull. 123, 1959 (1972).
- RUWISCH, K.: Der Einfluß von Relief und Bodenbedeckung auf das bodennahe Windfeld im oberen Fourth of July Valley (Colorado Front Range). Diss. Univ. Münster 1983.
- SAKAI, A.: Mechanism of dessication damage to conifers wintering in soil frozen areas. In: Ecology 51, 1970, 657–664.
- SCHARFETTER, R.: Pflanzengesellschaften der Ostalpen. Wien 1938.
- SCHIECHTL, H. M.: Die Physiognomie der potentiellen natürlichen Waldgrenze und Folgerungen für die Praxis der Aufforstung in der subalpinen Stufe. In: Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Maria-brunn 75, 1967, 5–55.
- SCHIECHTL, H. M., STERN R. und E. H. WEISS: In anatolischen Gebirgen. In: Kärtner Museumsschriften 31, 1965, 1–187.
- SCHÖNENBERGER, W.: Performance of high altitude afforestation under various site conditions. In: TURNER, H. and W. TRANQUILLINI (Eds.): Establishment and tending of subalpine forest: research and management. Proc. 3rd. IUFRO workshop P.1.07 – 00, 1984, Eidg. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen, Ber. 270, 1985, 233–240.
- SCHRÖTER, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
- SCHWEINFURTH, U.: Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. Bonner Geogr. Abh., H. 20, 1957.
- : Neuseeland – Beobachtungen und Studien zur Pflanzengeographie und Ökologie der antipodischen Inselgruppe. Bonner Geogr. Abh., H. 36, 1966.
- SORENSON, C. J. and J. C. KNOX: Paleosols and paleoclimate related to late holocene forest-tundra border migrations: Mackenzie and Keewatin, N. W. T., Canada. In: Intern. Conf. Prehistory and paleoecology of Western North American Arctic and Subarctic, Calgary, 1974, 187–203.
- STERN, R.: Der Waldrückgang im Wipptal. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 70, 1966.
- SUZUKI, T.: Übersicht auf die alpinen und subalpinen Pflanzengesellschaften im inneren Kurobe-Gebiet. The Synthetic Sci. Res. Org. of the Toyama Univ., Japan, 1964.
- SZAFER, W.: Flora dryasowa z krosienka nad Dunajcem oraz uwagi o klimacie ostatniego zlodowacenie w Karpatach Zachodnich. Biul. Panstw. Inst. Geol. 24, 1939 (zit. in PLESNIK 1971).
- TICHOMIROV, B. A.: Die Waldlosigkeit der Tundra, ihre Ursachen und die Möglichkeiten ihrer Überwindung. Moskau, Leningrad (Orig. russ., zit. in WALTER 1968).
- : Forest limits as the most important biogeographical boundary in the North. In: Ecology and Conversation 1, 1970, 35–40.
- TOLMACHEV, A. I.: Die Erforschung einer entfernten „Waldinsel“ in der Großlandtundra. In: Coll. Geographicum 12 (Troll-Festschr.), 1970, 98–103.
- TOMBACK, D. F.: The behavioral ecology of the Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*) in the eastern Sierra Nevada. Ph. D. thesis Univ. of California, Santa Barbara 1977.
- TRANQUILLINI, W.: Physiological ecology of the alpine timberline. Ecological Studies 31, 1970.
- TROLL, C.: Die tropischen Gebirge. Bonner Geogr. Abh. H. 25, 1959.
- : Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. In: Die Naturwissenschaften 48,9, 1961, 332–348.
- : The three-dimensional zonation of the Himalaya System. In: Erdwiss. Forschung IV, 1972, 264–275.
- TUHKANEN, S.: Climatic parameters and indices in plant geography. Acta Phytogeographica Suecica 67, 1980.
- VAN VECHTEN, G. W.: The ecology of the timberline and alpine vegetation of the Tree Sisters, Oregon. Unveröff. Ph. D. thesis Oregon State Univ., Corvallis 1960.
- WALTER, H.: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Stuttgart 1968.
- : Ökologische Verhältnisse und Vegetationstypen in der Inter-montanen Region des westlichen Nordamerikas. In: Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 1971, 111–123.
- WARDLE, P.: A comparison of alpine timberlines in New Zealand and North America. In: New Zeal. J. Bot., Vol. 3, No. 2, 1965, 113–135.
- : Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Engel.) at its upper limits on the Front Range, Colorado. In: Ecology 49, 1968, 483–495.
- : An explanation for alpine timberline. In: New Zeal. J. Bot. 9, 1971, 371–402.
- : New Zealand timberlines. In: Arctic and Alpine Res., Vol. 5, No. 3, Pt. 2, 1973, 127–135.
- : Alpine timberlines. In: IVES, J. D. and R. G. BARRY (Eds.): Arctic and Alpine Environment. London 1974, 371–402.
- : Plants and landscape in Westland National Park. National Parks Scientific Series, No. 3, 1979.
- WRABER, M.: Die obere Wald- und Baumgrenze in den slowenischen Hochgebirgen in ökologischer Betrachtung. In: Mitt. ostalpin-din. Ges. f. Vegetationskde. Bd. 11, 1970, 235–248.