

FORSCHUNGSBERICHT ZUR DISSERTATION

# **Impact of pastoral land use on central Namibian savanna vegetation**

**- Methods for indicator development and perspectives for their  
application**

vorgelegt von

**Dirk Wesuls**

aus

Meißen

Hamburg, Dezember 2011



# Inhaltsverzeichnis

Vorbemerkungen .....	1
1. Einleitung .....	2
2. Einführung in das untersuchte System .....	4
2.1 Lage des Untersuchungsgebiets.....	4
2.2 Klima und Vegetation .....	4
2.3 Weideökologie in Trockengebieten .....	8
2.4 Landnutzungswandel und Degradation.....	9
2.5 Funktionelle Merkmale als Indikatoren .....	11
3. Ziele der Arbeit .....	13
4. Methoden und Datengrundlage .....	15
5. Abstracts der Publikationen .....	20
6. Zusammenfassung und abschließende Diskussion.....	25
Publikationsliste .....	30
Literaturverzeichnis .....	32

## Vorbemerkungen

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) von 2001 bis 2010 finanzierten Forschungsprojekts *BIOTA Southern Africa* (Biodiversity Monitoring Transect Analysis in Africa). Ziel von BIOTA war die Etablierung eines Langzeitbeobachtungssystems für den Einfluss von veränderter Landnutzung und Klimawandel auf Biodiversität im südlichen Afrika. Ein wichtiger Teil des Projekts war es auch die erzielten Forschungsergebnisse für lokale und nationale Entscheidungsträger verfügbar zu machen und aufzubereiten.

Im Rahmen des BIOTA Projekts absolvierte ich in den Jahren 2005 bis 2009 jeweils mehrmonatige Forschungsaufenthalte in Namibia. Diese Aufenthalte dienten zum Einen der Durchführung des jährlichen vegetationsökologischen Monitorings auf den BIOTA Dauerbeobachtungsflächen (Observatorien) im mittleren Namibia. Zum Anderen konnte ich im zentralnamibischen Rehobother Farmgebiet in Zusammenarbeit mit anderen BIOTA-Wissenschaftlern einige vertiefende Untersuchungen zum Hintergrund und den Auswirkungen von Landnutzungsintensität auf den Zustand der Vegetation und zu möglichen Indikatoren für Weidedegradation durchführen.

Die vorliegende Dissertation basiert auf zwei Publikationen in wissenschaftlichen Fachzeitschriften, zwei veröffentlichten Buchkapiteln sowie einem zur Veröffentlichung eingereichten Manuskript. Die Veröffentlichungen behandeln verschiedene Aspekte möglicher Indikatoren für Weidezustände und Degradation. Sie spannen einen Bogen von den Wahrnehmungen der lokalen Landnutzer und möglichen sozio-ökonomischen Einflussgrößen auf die Landnutzungsintensität über die Untersuchung von verschiedenen Indikatoren für den Vegetationszustand bis hin zu der generellen Frage des Gleichgewichts und der Degradierbarkeit semi-arider Weideökosysteme.

Wenn ich mich im Forschungsbericht auf eine zur Dissertation gehörende Publikation bzw. ein Manuskript berufe, geschieht dies durch Angabe der Nummer des Artikels (z.B. **Artikel 1**). Alle anderen Quellen sind der beigefügten Publikationsliste oder dem Literaturverzeichnis zu entnehmen.

# 1. Einleitung

Der globale Wandel, verursacht durch ungebremsstes Wirtschaftswachstum in Industrie- und Schwellenländern und den Anstieg der Weltbevölkerung auf mittlerweile sieben Milliarden Menschen (UNFPA 2011), äußert sich in Klimaveränderungen, Veränderung der Landbedeckung und intensiverer Landnutzung. Damit verbunden sind Verlust von Biodiversität, fortschreitende Landdegradation und Einschränkungen von Ökosystemfunktionen (Chapin et al. 2000; Sala et al. 2000; Foley et al. 2005).

Um die Veränderungen auf einer wissenschaftlichen Basis zu erfassen, sind globale Beobachtungsnetzwerke nötig, die mögliche Ursachen und Folgen dokumentieren und identifizieren (Scholes et al. 2008; Verstraete et al. 2011). Mit Implementierung des BIOTA Africa Monitoring-Projekts (Jürgens et al. 2011) wurde ein Langzeitbeobachtungssystem für Biodiversität ins Leben gerufen dessen Ziel es war, den aktuellen Zustand von Biodiversität und möglichst viele der treibenden Faktoren zu erfassen und somit die Analyse von Prozessen zu ermöglichen. Eine wichtige Aufgabe des Projekts war es auch, Entscheidungsträger von lokaler bis hin zu internationaler Ebene zu informieren und Möglichkeiten der Intervention aufzuzeigen. Für die Kommunikation von wissenschaftlichen Erkenntnissen stellen Indikatoren eine wichtige Grundlage dar, da sie komplexe Zusammenhänge in kondensierter Form widerspiegeln und auch als Parameter in Vorhersagemodelle integriert werden können (Scholes & Biggs 2005; Butchart et al. 2010; Reynolds et al. 2011). Indikatoren des Zustands von Biodiversität können einzelne Arten, Populationen, deren Anzahl oder die Anzahl an funktionellen Typen sein. Oft bedient man sich auch zusammenfassender oder abgeleiteter Maße, wie Diversitätsindizes (Magurran 2004; Tuomisto 2010) oder Proxies für Diversität (z.B. spektrale Heterogenität, siehe Oldeland et al. 2010). Ebenso wichtig ist die Einbeziehung von Indikatoren aus dem ökonomischen oder kulturellen Bereich die den Intaktheitsgrad des gesamten sozio-ökologischen Systems anzeigen (Loh & Harmon 2005; Reed et al. 2008).

Im Savannen- und Nama-Karoo-Biom Zentral-Namibias, wo die vorliegende Arbeit angesiedelt war, ist Weidewirtschaft wie in den meisten ariden und semi-ariden Gebieten des südlichen Afrikas die Hauptlandnutzungsform (Hoffman 1997; Mendelsohn et al. 2002). Von ihr ist die Existenz eines Großteils der dort lebenden Bevölkerung abhängig. Veränderte Nutzungsmuster haben jedoch in weiten Teilen dieses von hoher Variabilität der Niederschläge und der Ressourcenverfügbarkeit geprägten Systems zur Degradation von Weideland geführt (Snyman 1998). Die Auswirkungen der Degradation infolge von Überbeweidung oder nicht angepasster Beweidung sind sowohl im bio-physikalischen als auch im sozio-ökonomischen Kontext zu verstehen (Vogt et al. 2011; Domptail in **Artikel 2**; Dreber & Falk in **Artikel 2**). Degradation in zentralnamibischen Weidegebieten äußert sich unter anderem im Verlust mehrjähriger Gräser, einer Zunahme an invasiven Arten, verstärkter Bodenerosion sowie Bodenverkrustung und der verringerten Wasseraufnahmefähigkeit des

Bodens (Ward et al. 2004; Klintonberg & Seely 2004; Getzin 2005). Vieles deutet darauf hin, dass trotz relativ konstant gebliebener Niederschläge die Produktivität der Weiden im Untersuchungsgebiet in den letzten 50 Jahren stark zurückgegangen ist (Ward & Ngairorue 2000). Mögliche Folge der anthropogenen Veränderungen könnte die dauerhafte Verschiebung des Spektrums der Lebensformen zugunsten der holzigen Vegetation sein (Hoffman 1997). Eine Annäherung an das Problem der Degradation besteht darin, Indikatoren zu identifizieren, die die Intaktheit oder eine Verschlechterung des Weidezustands anzeigen. Trotz der schon seit den 1930er Jahren im südlichen Afrika etablierten weideökologischen Forschung (Hoffman et al. 1999) gibt es für die ariden Teile des Subkontinents, insbesondere den namibischen Teil der Nama Karoo, wenig gesicherte wissenschaftliche Erkenntnisse über den Zusammenhang von veränderter Weidenutzung und Dynamik der Vegetation (Palmer & Hoffman 1997). Oft werden von den Farmern Pflanzenarten (zumeist Gräser) als Indikatoren für den Weidezustand benutzt, deren Zeigerwerte aber aufgrund verschiedener ökologischer Standortbedingungen von denen anderer Regionen abweichen können. Außerdem basiert die weit verbreitete Zuordnung von Pflanzen zu verschiedenen Sukzessionskategorien (z.B. Klimax- oder Pionierarten, siehe Trollope 1990; Van Oudtshoorn 2004; Müller 2007) auf der Annahme, dass es nur einen (End-) Gleichgewichtszustand (Equilibrium) der Vegetation gibt und folglich alle anderen Zustände nur „Entwicklungsstadien“ darstellen. Daraus begründet sich auch die Annahme einer feststehenden Tragfähigkeit des Systems, welche allerdings Fluktuationen infolge der hohen raum-zeitlichen Niederschlagsvariabilität vernachlässigt (Behnke & Scoones 1993). Bestimmte Indikatorengruppen besitzen demzufolge nur räumlich begrenzte Aussagekraft, solange diese nicht auch in anderen Systemen getestet wurde. Sie sind also abhängig von der betrachteten räumlichen und auch von der zeitlichen Skala (Scholes & Biggs 2005). In der vorliegenden Arbeit wurde das Verhalten vegetationsbasierter Weidezustandsindikatoren auf unterschiedlich bewirtschafteten Farmen und entlang von Beweidungsgradienten in zentralnamibischen Trockensavannen getestet. Neben der Artenzusammensetzung, der Diversität und Produktivität als zu testende Indikatoren lag in dieser Arbeit ein besonderer Fokus auf funktionellen Merkmalen von Pflanzenarten und funktionellen Strategietypen in Bezug auf Beweidungsanpassung.

Im Rahmen interdisziplinärer Zusammenarbeit mit Sozialanthropologen im BIOTA Southern Africa Projekt stellte das nach sozio-ökonomischen und kulturellen Kriterien einheitliche Rehobother Farmgebiet in Zentral-Namibia den gemeinsam definierten Untersuchungsraum für die vorliegende Arbeit dar. Auf den dort gelegenen Farmen Narais und Duruchaus dienen zwei von BIOTA angelegte Biodiversitätsobservatorien dem detaillierten Monitoring auf Flächen, deren Vegetation aufgrund langjähriger Managementunterschiede verschiedene Zustände aufweist und die einen zeitlich stabilen Zaunkontrast bilden (Haarmeyer et al. 2010). Um dieses Modellsystem in Bezug zum weiteren Untersuchungsraum zu setzen, wurde nach sozio-ökonomischen Faktoren, die zu Landnutzungsunterschieden im Gebiet führen können sowie nach standortökologischen Kriterien eine Reihe von Farmen ausgewählt. Auf diesen Farmen wurde unter Beachtung der

zeitlichen und räumlichen Variabilität untersucht, inwieweit Landnutzungsunterschiede zu unterschiedlichen stabilen Vegetationszuständen (alternative stable states, siehe Westoby et al. 1989; Walker 1993; Whalley 1994; Rodriguez Iglesias & Kothmann 2003; Briske et al. 2005) geführt haben, die sich in ihrer Produktivität, der Artenzusammensetzung und der Zusammensetzung funktioneller Gruppen unterscheiden. Entlang von kontinuierlichen Beweidungsgradienten (Piosphären, siehe Lange 1969; Andrew 1988) wurde untersucht, welche möglichen Indikatoren für landnutzungsbedingte Vegetationsunterschiede mit der graduellen Zu-/Abnahme der Beweidungsintensität korreliert sind. Ein Augenmerk lag hierbei darauf, ob die getesteten Indikatoren entlang der Gradienten kontinuierliche oder sprunghafte Veränderungen zeigten. Kontinuierliche Änderungen würden bedeuten, dass Vegetationsveränderungen im Falle der Verminderung der Beweidungsintensität reversibel sind. Plötzliche Änderungen hingegen deuten auf das Vorhandensein ökologischer Schwellenwerte (thresholds) hin, die Übergänge zwischen unterschiedlichen, stabilen Vegetationszuständen darstellen, was wiederum Konsequenzen für die Regenerationsfähigkeit des Weidelands hätte (Friedel 1991; Bestelmeyer 2006; Sasaki et al. 2008; Briske et al. 2010).

## **2. Einführung in das untersuchte System**

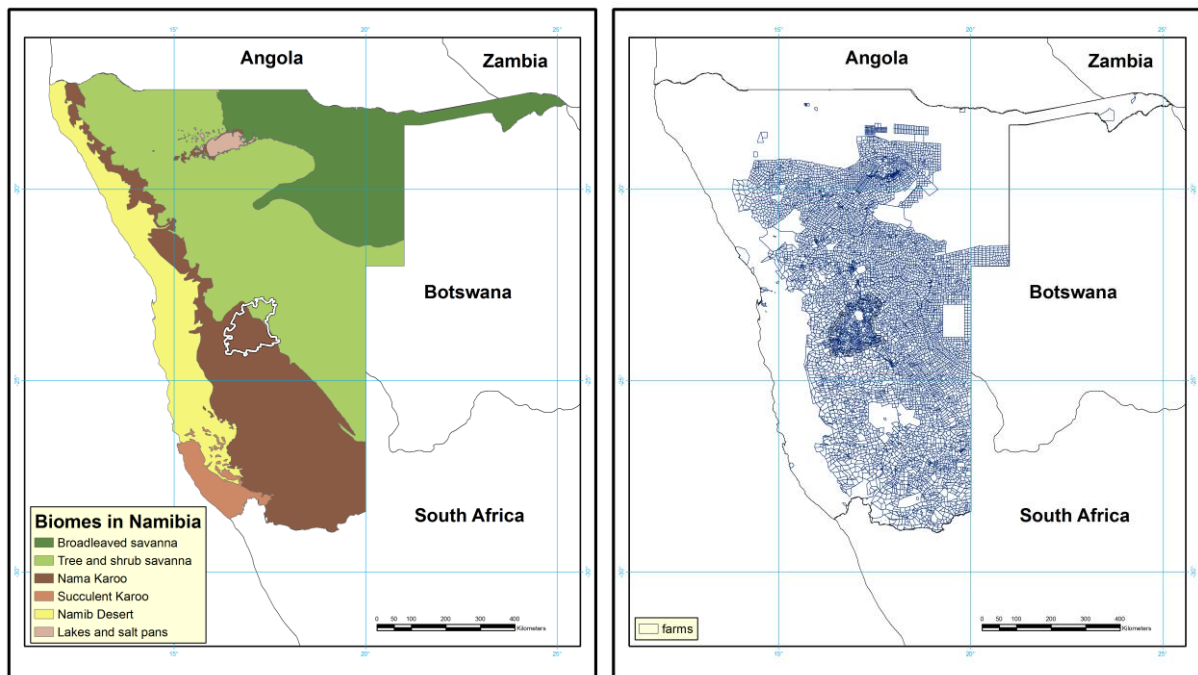
### **2.1 Lage des Untersuchungsgebiets**

Die Daten für die vorliegende Dissertation wurden im Farmgebiet um die Stadt Rehoboth im zentralen Teil Namibias erhoben (Abb. 1). Die Nordgrenze des Gebiets liegt etwa 50 km südlich der namibischen Hauptstadt Windhoek. Von dort erstreckt es sich ca. 150 km nach Süden. Die Ost-West-Ausdehnung beträgt 80–100 km. Das Gebiet, gelegen auf dem Inlandplateau Namibias, grenzt im Westen an das Escarpment – einen zerklüfteten, mehr oder weniger steilen Abfall des Geländes zu den niedriger gelegenen küstennahen Ebenen der Namib-Wüste. Die Topographie des Gebietes ändert sich von Norden nach Süden: während die nördlichen Bereiche noch zu den Ausläufern des zentralnamibischen Khomas-Hochlands gehören und vereinzelte Gebirgszüge mit Höhen von 1700–2000 m über N.N. aufweisen, flacht das Gelände nach Süden hin zum Rehoboth-Plateau und zum Nama-Karoo-Becken merklich ab. Dort werden nur noch Höhen von 1200–1400 m erreicht, ausgedehnte Schwemmebenen dominieren die Landschaft und vereinzelt treten Inselbergmassive auf. Ein geringer Teil des östlichen Rehobother Farmgebiets gehört zum insgesamt flachen, von longitudinalen Sanddünen geprägten Kalahari-Sandveld (Mendelsohn et al. 2002).

### **2.2 Klima und Vegetation**

Das Klima im Untersuchungsgebiet ist mit einem Ariditätsindex von 0,20 nach der Klassifikation der UNEP (1992) als semi-arid zu bezeichnen. Entsprechend dem in diesem Teil Afrikas in Nord-Süd-Richtung verlaufenden Niederschlagsgradienten nehmen die

durchschnittlichen Jahresniederschläge vom zentralnamibischen Hochland von etwa 350 mm nach Süden hin bis auf ca. 200 mm ab. Nahe der im Norden des Untersuchungsgebiets gelegenen BIOTA Observatorien Narais/Duruchaus wurden im langjährigen Mittel (1993–2009) 289 mm Niederschlag gemessen (Haarmeyer et al. 2010). Die interannuelle Niederschlagsvariabilität beträgt 40–50 % (Mendelsohn et al. 2002). Hauptniederschlagszeit sind die Sommermonate Dezember bis April. Außerhalb dieser Zeit fällt nur sehr wenig Regen. Auch räumlich variiert der Niederschlag stark, Regenfälle treten meist nur lokal als heftige, kurze Schauer auf. Im statistischen Mittel ist alle 14 Jahre ein Trockenjahr mit nur etwa der Hälfte des durchschnittlichen Jahresniederschlags zu verzeichnen (Turpie et al. 2010). Aufgrund der relativ stark ausgeprägten Kontinentalität zeigt der Jahresverlauf der Temperatur starke Schwankungen mit sehr hohen mittleren Maximaltemperaturen von 30–35°C im Sommer und niedrigen Wintertemperaturen, teilweise mit recht starken Nachtfrösten (Desmet & Cowling 1999).



**Abb. 1: Links:** Biomkarte von Namibia nach Mendelsohn et al. (2002). Die zentrale, weiß umgrenzte Fläche kennzeichnet das Rehobother Farmgebiet (ehemaliges Homeland „Basterland“) und entspricht in etwa dem Untersuchungsraum. **Rechts:** Die Farmkarte von Namibia zeigt mittig eine Konzentration von sehr kleinen Farmen im Rehobother Farmgebiet aufgrund früherer starker Zersplitterung (siehe Lang 2005; C. Limpricht in **Artikel 2**)

Das Rehobother Farmgebiet befindet sich in der Übergangszone zweier großer Biome des südlichen Afrikas, der nördlich gelegenen Dornbuschsavanne und der sich weit nach Süden erstreckenden Nama Karoo (Abb.1). Im Sinne von Scholes (1997) kann man die Nama-Karoo-Vegetation im Untersuchungsgebiet als „leicht von holzigen Arten durchsetztes Grasland“ oder als „arides Strauchland“ betrachten und damit strukturell und funktionell den Savannen zuordnen. Nach der in Cowling et al. (1997) enthaltenen Karte zur Vegetation des südlichen Afrikas stellt ein großer Teil des Untersuchungsgebietes den Kalahari/Karoo-



Namib-Übergang dar. Eine flächendeckende, detaillierte Beschreibung der Vegetation von Namibia fehlt bisher (Strohbach 2001), soll aber in den nächsten Jahren fertig gestellt werden (Strohbach & Jürgens 2010). Nach der vorläufigen Vegetationskarte von Giess (1971) treffen im Untersuchungsgebiet drei Vegetationszonen aufeinander: die Hochlandsavanne im Norden, die offene Baum- und Strauchsavanne der südlichen Kalahari im Osten und die Zwergstrauchsavanne der Nama Karoo im Süden (siehe auch Wesuls, in press und Fig. 6 in **Artikel 2**).



**Abb. 2:** Vegetation im nördlichen (links), östlichen (Mitte) und südlichen (rechts) Rehobother Farmgebiet. Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit fanden im nördlichen Teil (Übergangsbereich zur Dornbuschsavanne), vor allem aber im südlichen Teil (offene Strauchsavanne/Zwergstrauchsavanne = Nama Karoo) statt.

Die Hochlandsavanne als typische Vegetation des Khomas-Hochlands ist eine Dornbuschsavanne, die von niedrigwüchsigen Bäumen und dornigen Sträuchern dominiert wird. Typische holzige Arten sind *Albizia anthelmintica*, *Acacia hereroensis*, *Acacia erubescens* sowie weitere *Acacia*-Arten. Im östlichen Teil in Richtung des Kalaharibeckens herrschen tiefere Sandböden vor, die für die Wasserversorgung insbesondere der tiefwurzelnden Arten günstig sind. Deshalb ist hier ein größerer Anteil an höheren Sträuchern und Bäumen zu verzeichnen. Diese kommen im Bereich der Nama Karoo, zu dem der größte Teil des Untersuchungsgebiets zählt (siehe Abb. 1), nur vereinzelt vor (z.B. *Acacia erioloba*, *Boscia albitrunca*) oder sind auf die Randbereiche von Trockenflusstälern, sog. Rivieren und ephemeren Fließrinnen beschränkt. Im Gegensatz zum südafrikanischen Teil der Nama Karoo (siehe Palmer & Hoffman 1997) ist die Vegetation in diesem nördlichen Teil des Bioms in seltenen Fällen eine reine Zwergstrauchsavanne. Meist handelt es sich um eine offene Strauchsavanne, in der perennierende Gräser der Gattungen *Stipagrostis* und *Eragrostis* den Hauptbestandteil der Matrixvegetation mit einer Deckung von ca. 40–60 % bilden. Eingestreut finden sich Zwergsträucher bis 0,5 m Höhe und Sträucher wie *Phaeoptilum spinosum*, *Rhigozum trichotomum*, *Catophractes alexandri* sowie verschiedene *Acacia*-Arten mit einer Höhe bis etwa 2 m und einer Deckung von etwa 10 %. Zu den häufigsten Familien zählen *Poaceae*, *Asteraceae* und *Fabaceae* (Haarmeyer et al. 2010; **Artikel 3**; **Artikel 4**). Weitere wichtige Pflanzenarten des Gebiets sind in Wesuls et al. (2009) aufgeführt. In den mehr als 700 Vegetationsaufnahmen, die in dem Untersuchungsgebiet durchgeführt wurden,

wurden mehr als 400 Gefäßpflanzenarten gefunden. Diese Zahl ist aufgrund unterrepräsentierter, besonders artenreicher Sonderhabitate wie Inselberge oder Flusstäler sicherlich noch als zu gering einzuschätzen (Wesuls, in press).

Die Grasflora wird von C<sub>4</sub>-Gräsern dominiert und ist damit gut an hohe Temperaturen und Sommerniederschläge angepasst (Schulze et al. 1996). Die meisten nicht grasartigen Pflanzen betreiben hingegen C<sub>3</sub>-Photosynthese. Unter den ausdauernden Pflanzen gibt es wenige stammsukkulente (z.B. *Stapelia*, *Hoodia*) aber kaum blattsukkulente Taxa, was wahrscheinlich auf deren verbreitete Frostempfindlichkeit zurückzuführen ist (Midgley & Van der Heyden 1999). Stattdessen zeigen die perennierenden holzigen Arten Anpassungen an Saisonalität in Form von Laubabwurf und Anpassungen an hohe Temperaturen in Form von kleinen und/oder gefiederten Blättern, Ausbildung von Schutzschichten (kutikuläre Wachse) und Sklerophyllie. Trotz der Dominanz perennierender Arten machen annuelle Arten einen Großteil der Artenvielfalt aus (Cowling & Hilton-Taylor 1999; Haarmeyer et al. 2010, **Artikel 3**). Annuelle Arten sind an die klimatischen Bedingungen durch eine Strategie der Vermeidung von Trockenstress angepasst, indem sie ihren Lebenszyklus vor Beginn der Trockenperiode vollenden, eine persistente Samenbank ausbilden und opportunistische Keimungsstrategien aufweisen (Van Rooyen 1999; Tielbörger & Valleriani 2005; Dreber et al. 2011).

Neben dem angesprochenen Faktor saisonbedingter hochvariabler Wasserverfügbarkeit sind die Populationsdynamiken der Hauptlebensformen im Untersuchungsgebiet von Herbivorie/Beweidung bestimmt. Feuer spielt im Vergleich zu anderen Savannengebieten nur eine untergeordnete Rolle, da von menschlicher Seite mit allen Mitteln versucht wird, die Ausbreitung von Feuern einzudämmen, um wertvolle Weideressourcen zu erhalten. Außerdem ist die natürliche Feuerhäufigkeit gering (im Gebiet um die Stadt Rehoboth alle 10 Jahre, pers. Kommentar P. Diergaardt), da sie an die Menge der entzündbaren Gras-Biomasse nach sehr guten Regenjahren gebunden ist. Herbivorie hingegen repräsentiert einen wichtigen aktuellen und auch evolutiv wirksamen Umwelteinfluss. Es ist wahrscheinlich, dass Herden von wandernden Huftieren schon seit zehntausenden von Jahren die Vegetation im Gebiet beweidet hatten (Roux & Theron 1986), bevor seit mindestens 2000 Jahren pastoralnomadische Khoikhoi-Gruppen und seit Mitte des 19. Jahrhunderts auch Siedler europäischen Ursprungs Weideviehhaltung betrieben (Owen-Smith & Danckwerts 1997). Anpassungen der lokalen Flora an Herbivorie sind vielfältig. Sie umfassen neben chemischen und mechanischen Abwehrmechanismen (z.B. Dornen) auch Toleranzstrategien wie z.B. das hohe Wiederaustriebspotential von Gräsern nach Beweidung oder Verlagerung von Kohlenstoffreserven in unterirdische oder nicht fressbare Pflanzenteile (Midgley & Van der Heyden 1999).

## 2.3 Weideökologie in Trockengebieten

Viele aride und semi-aride Weideländer sind durch eine hohe zeitliche und räumliche Variabilität des Niederschlags gekennzeichnet (Ellis et al. 1993; Chesson et al. 2004). Die stochastischen Niederschlagsimpulse bedingen eine stark variierende pflanzliche Biomasseproduktion und damit variierende Nahrungsverfügbarkeit. Es wurde angenommen, dass die Populationsgrößen der Herbivoren, inklusive des Weideviehs, nicht in der Lage sind, diesen Schwankungen zu folgen und deshalb immer unterhalb der Kapazitätsgrenze (Tragfähigkeit) des Systems liegen (Behnke & Scoones 1993). Diese biotische Entkopplung und die systemimmanente Stochastizität hat dazu geführt, (semi-) aride Weideländer als Nicht-Gleichgewichtssysteme („non-equilibrium systems“) zu klassifizieren (Ellis & Swift 1988; Behnke & Scoones 1993; Oba et al. 2000). Der Zustand solcher Systeme ist weniger von der Dichte des Weideviehs als vielmehr von der Menge und Verteilung des Niederschlags abhängig. Dem gegenüber steht das klassische Range-Condition Modell (Dyksterhuis 1949), das auf der gerichteten Sukzession und dem Prinzip des „Gleichgewichts in der Natur“ beruht (siehe Briske et al. 2003). Dieses Modell setzt direkte Rückkopplungseffekte zwischen Produzenten (Pflanzen) und Konsumenten (Herbivore) voraus. Dies impliziert, dass Störungen (Beweidung) eine Veränderung des Systems in eine vom Gleichgewicht („equilibrium“) abweichende Richtung bedingen, dass aber bei Aufhebung der Störung wiederum eine gerichtete, lineare Entwicklung (sekundäre Sukzession) hin zum ursprünglichen Gleichgewichtszustand erfolgt.

Die Relevanz des Gleichgewichts- und des Nicht-Gleichgewichtsparadigmas für semi-aride Weidesysteme wurde stark debattiert (siehe Illius & O'Connor 1999; Briske et al. 2003; Vetter 2005), da dies direkte Implikationen für das Weidemanagement hat: (i) Der Zustand von Gleichgewichtssystemen ist allein durch die Anzahl an Weidetieren bestimmt. Folglich kann Weidedegradation verhindert werden, indem die Bestockungsdichte auf einem niedrigen Niveau gehalten wird (Milton et al. 1994; Dean & Macdonald 1994; Verlinden & Kruger 2007). (ii) Im Gegensatz dazu sind in Nicht-Gleichgewichtssystemen die abiotischen Faktoren, vorrangig der Niederschlag für Schwankungen des Systems verantwortlich. Beweidung hätte demzufolge nur einen geringen Einfluss auf die Degradation, und statt fest stehender Bestockungsdichten werden opportunistische Managementstrategien empfohlen (Westoby et al. 1989). Im letzten Jahrzehnt setzte sich verstärkt die Ansicht durch, dass beide Paradigmen zur Erklärung der Dynamiken in trockenen Weidegebieten dienen können (Briske et al. 2003; Gillson & Hoffman 2007) und zwar in Abhängigkeit von der betrachteten räumlichen und zeitlichen Skala (räumliche Skalenunterschiede: Illius & O'Connor 1999; Oba et al. 2003; zeitliche Schwankungen: Miede et al. 2010).

## 2.4 Landnutzungswandel und Degradation

Die Weidenutzungsmuster in den afrikanischen Savannen südlich der Sahara haben sich im letzten Jahrhundert drastisch geändert (Oba et al. 2000). Besonders im südlichen Afrika sind die komplexen, an die zeitliche und räumliche Variabilität hoch angepassten nomadischen oder halbnomadischen Beweidungsstrategien größtenteils durch stationäre Farmwirtschaft auf Basis von ausgezäunten Flächen ersetzt worden. Die Mobilität der Viehherden ist auch in den größeren kommunalen Weideländern trotz geringerer Auszäunungen eingeschränkt, was die Nutzung der zeitlichen und räumlichen Ressourcenheterogenität nicht mehr optimal zulässt (Hoffman et al. 1999). Nachhaltiges und angepasstes Weidemanagement ist oft nur dort möglich, wo die sozio-ökonomischen Rahmenbedingungen dies erlauben, etwa für Farmer, denen genügend große Flächen zur Verfügung stehen (siehe z.B. Müller et al. 2007) oder die über entsprechende Bildung und Erfahrung verfügen.

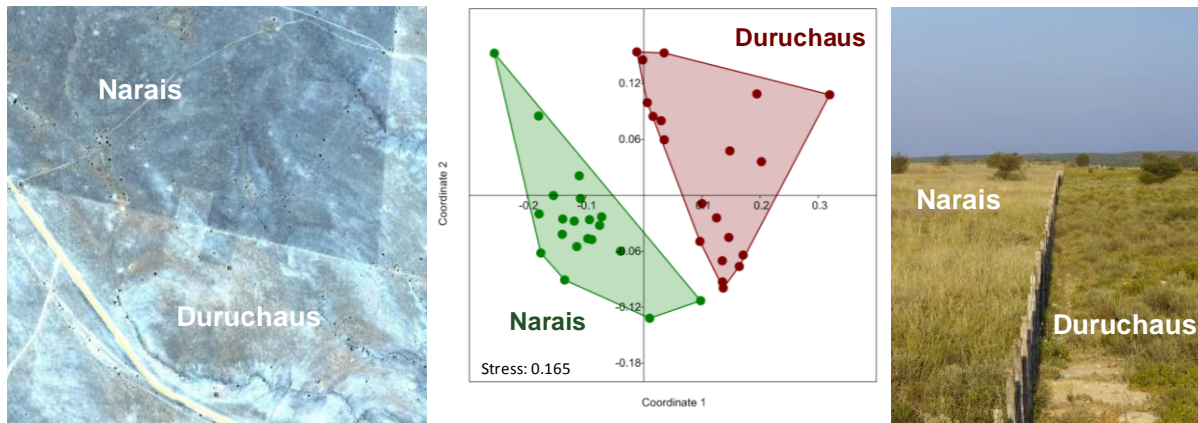
Bis zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde das Weideland im Untersuchungsgebiet kommunal genutzt, zunächst von den Nama und seit etwa 1870 auch von den aus der Kap-Region eingewanderten sogenannten Rehobother Bastern (Lang 1999; **Artikel 1**; C. Limpricht in **Artikel 2**). Es folgte eine Aufteilung und Auszäunung von privatem Weidegrund. Aufgrund eines starken Bevölkerungswachstums und der späteren südafrikanischen Apartheid-Politik, verbunden mit der Ausweisung des von Bastern und Nama bewohnten Rehobother Gebiets als Homeland, kam es zur Aufteilung und Zersplitterung der Farmen infolge von Erbteilung (Lang 2005). Dies führte dazu, dass ein großer Teil der Farmen im Gebiet aufgrund ihrer geringen Flächengröße (siehe Abb. 1) ökonomisch nicht mehr tragfähig waren. In der Folge wurde Farmwirtschaft oft nur noch als Nebenerwerb betrieben, was zum Verlust von weideökologischem Verständnis führte (Naumann 2009). Außerdem entstanden sogenannte „Estate-Farmen“, kleine Farmen mit mehreren gleichberechtigten Besitzern (C. Limpricht in **Artikel 1**), die „quasi-kommunal“ genutzt werden und die kein einheitliches Farmmanagement aufweisen. Der Überbesatz mit Weidevieh und nicht angepasstes Management sind relativ weit verbreitet, was in der Wahrnehmung vieler Landnutzer zu einer Verschlechterung des Zustands großer Anteile der Weideflächen im Untersuchungsgebiet geführt hat (pers. Mitteilung C. Limpricht), wobei es hierzu noch keine gesicherten Erkenntnisse gibt.



**Abb. 3:** Degradation von Weideland im Untersuchungsgebiet. **Links:** kompletter Verlust der krautigen, oberirdischen Vegetation in der Nähe eines Viehpostens. **Rechts:** stark aufgelichtete Krautschicht, hoher Offenbodenanteil mit Bodenverkrustung und leichte Verbuschung durch *Rhigozum trichotomum*.

Milton et al. (1994) beschreiben die Degradation infolge von Überweidung als mehrstufigen Prozess beginnend mit einer Veränderung der Populationsstruktur der Hauptfutterpflanzen über eine Verminderung der Produktivität des gesamten Systems, den Rückgang von mehrjährigen Arten, einen sich selbst verstärkenden Prozess der Bodenerosion bis hin zum kompletten Verlust der Vegetation. Beispiele für jede dieser Stufen konnten im Untersuchungsgebiet auf Patches von unterschiedlicher Größe beobachtet werden (Abb. 3). Aufgrund der hier zwangsläufig höheren Besatzdichten befand sich das am weitesten fortgeschrittene Degradationsstadium meist in der Nähe von Farmhäusern, Viehposten oder Wasserstellen. In weiterer Entfernung dieser „Degradations-Hotspots“ waren aber die extrem degradierten Flächenanteile eher gering und nicht vergleichbar mit Ausmaßen, wie sie für kommunale Weideländer an einem Beispiel für das südliche Namibia beschrieben werden (Kuiper & Meadows 2002; Dreber & Falk in **Artikel 2**). Vor allem im nördlichen Untersuchungsgebiet konnte stärkere Verbuschung („bush encroachment“) durch den dornigen Strauch *Acacia mellifera* beobachtet werden (siehe Joubert et al. 2008). Diese Art der Degradation war jedoch für den größten Teil der untersuchten Flächen nicht relevant. Das Nebeneinander von managementbedingten unterschiedlichen Vegetationszuständen wird durch viele im Gebiet anzutreffende, zeitlich stabile Zaunkontraste ersichtlich (Zimmermann 2009), so auch bei den eingangs erwähnten BIOTA Observatorien Narais und Duruchaus (Abb. 4). Hier stellten sich nach 30 Jahren unterschiedlichen Managements (Narais: extrem geringe Beweidung mit Rindern, Duruchaus relativ hohe Bestockung mit Schafen, Ziegen, Pferden und Rindern) unterschiedliche Vegetationszustände ein. Dies ging einher mit Änderung der Arten- und Wuchsformenzusammensetzung und Deckung, jedoch nicht mit einer Veränderung der Artenzahlen (Wesuls, unveröffentl. Daten; Peters 2010).





**Abb. 4:** Satellitenbild (**links**, Quelle: Google 2010) und Foto (**rechts**, 2009) des Zaunkontrasts zwischen den Farmen Narais und Duruchaus in Zentralnamibia. **Mitte:** Ordination (NMDS: Bray-Curtis) der BIOTA-Observatoriendaten (mittlere Deckung aller Arten in den Jahren 2005–2009 auf 1000 m<sup>2</sup>-Plots,  $n=40$ ).

Einige nicht fressbare Arten haben sich auf der stark beweideten Seite ausgebreitet, jedoch nicht flächendeckend. Perennierende Arten (Gräser und Zwergsträucher) sind auch weiterhin noch durchgehend vorhanden. Es scheint, als ob dieser intermediäre Degradationszustand (*sensu* Milton et al. 1994) relativ stabil und darüber hinaus noch hinreichend produktiv ist, um eine angemessene Bestockung zu gewährleisten. Wie lange dieser Zustand in Hinblick auf die Artenzusammensetzung, das Gleichgewicht der Lebensformen, die Produktivität und die Bodenstabilität unter dem Einfluss eines variablen Niederschlags und Weidemanagements Bestand hat, wird die Langzeitbeobachtung zeigen. Dieses Beispiel deutet jedoch darauf hin, dass der Prozess der Degradation nicht unbedingt kontinuierlich vonstatten geht und dass stabile intermediäre Vegetationszustände auftreten können, die besser durch ein „state-and-transition“-Modell zu beschreiben sind (Westoby et al. 1989; Oba et al. 2000). Des Weiteren ist bei der Beurteilung von Degradation auch die Sichtweise der Landnutzer zu beachten (siehe Stringer & Reed 2007), für die eine Änderung des Zustands nicht zwangsläufig eine Verschlechterung bedeuten muss, solange eine ausreichende Produktivität und Qualität der Weide gewährleistet ist.

## 2.5 Funktionelle Merkmale als Indikatoren

Geläufige Indikatoren für Weidedegradation oder den Zustand von Weideland im Allgemeinen basieren meist auf der Beurteilung des Bodens bzw. der Bodenoberfläche (Mills & Fey 2003; Ludwig et al. 2004; Al Awadhi & Misak 2005; Smet & Ward 2006), der stehenden Vegetation (Trollope 1990; Van Rooyen et al. 1991; Fuhlendorf et al. 2001) und/oder der Bodensamenbank (Kinloch & Friedel 2005; DeFalco et al. 2009; Dreber & Esler 2011). Landnutzer verwenden oft eigene, meist integrative Indikatoren, wobei es auch Analogien zu den oben genannten Kategorien gibt (siehe Reed & Dougill 2002; Reed et al. 2008; **Artikel 1**, Domptail in **Artikel 2**).

In dieser Arbeit wurden vor allem vegetationsbasierte Indikatoren getestet. Verwendung fanden Merkmale wie die Produktivität (Biomasse), Diversität, Häufigkeit der Hauptfutterpflanzen und Häufigkeit bekannter „Increaser“/„Decreaser“-Arten, das Verhältnis von ein- und mehrjährigen Pflanzen und die Häufigkeitsverteilungen der Wuchs- und Lebensformen. Die zuletzt genannten Kategorien entsprechen einer Einteilung der Arten in funktionelle Gruppen und basieren auf der Annahme, dass die Kombination bestimmter Eigenschaften (Traits) die konvergente Entwicklung und Anpassung an die herrschenden Umweltbedingungen repräsentiert und dass diese Gruppen ähnlich auf Veränderungen/Störungen reagieren (McIntyre et al. 1999; Reich et al. 2003; Violle et al. 2007). Die Einteilung von Arten in gröbere Kategorien, wie z.B. Wuchsformen, erlaubt eine Vereinfachung der taxonomischen Vielfalt in besonders artenreichen Systemen und ermöglicht im Vergleich zu artenbasierten Ansätzen allgemeingültigere Aussagen hinsichtlich grundlegender Funktionen der Vegetation in ökosystemaren Prozessen (Box 1996; Midgley & Van der Heyden 1999; Duckworth et al. 2000). Traits und wiederkehrende Trait-Kombinationen (Syndrome) bestimmen wie Pflanzen auf Umweltveränderungen reagieren („response traits“), wie sie andere trophische Ebenen beeinflussen und selbst Einfluss auf die Umwelt nehmen („effect traits“), und sie stellen die Verbindung zwischen Artenvielfalt und funktioneller Diversität dar (Kattge et al. 2011). Die funktionelle Diversität wiederum ist Grundlage für die Vielfalt an Ökosystemfunktionen und ökosystemaren Dienstleistungen (de Bello et al. 2010; Cadotte et al. 2011).

Zunehmend bedienen sich Studien Trait-basierter Ansätze zur Erklärung des Einflusses von Beweidung auf die Vegetation (z.B. McIntyre & Lavorel 2001; Jauffret & Lavorel 2003; Adler et al. 2004; Cingolani et al. 2005; de Bello et al. 2005; **Artikel 4** und **5**). Die Trockengebiete des südlichen Afrikas sind jedoch in dieser Hinsicht noch stark unterrepräsentiert, sowohl was die Anzahl der Studien, als auch die Auswahl der Traits betrifft. Oft wurden deduktiv (*sensu* Woodward & Cramer 1996) einige wenige Traits, meist basierend auf Lebens- und Wuchsformen ausgewählt (Todd 2006; Anderson & Hoffman 2007). Anderson & Hoffman (2011) geben in Ihrer Beweidungsstudie in der Sukkulente Karoo auch zu bedenken, dass eine universell gültige Auswahl an Traits, wie sie z.B. von Cornelissen et al. (2003) vorgeschlagen werden, sich nur bedingt dazu eignet, Indikatoren für einen Umwelteinfluss (in diesem Fall Beweidung) zu identifizieren. Dies hängt mit der spezifischen Eigenheit jeder Region in Hinblick auf Evolutionsgeschichte und aktuelle Umwelteinflüsse und in Hinblick auf die Spannbreite der vorgeschlagenen Traits zusammen (Anderson & Hoffman 2011). Unabhängig davon besteht für die trockenen Savannen des südlichen Afrikas inklusive der Nama Karoo Forschungsbedarf hinsichtlich der Eignung von Traits als Indikatoren für Beweidung. Die Datenverfügbarkeit bezüglich Traits aus Literatur oder Datenbanken ist dort äußerst gering. Selbst für die Hauptlebensformen ist wenig über den funktionellen Zusammenhang zwischen Vegetationsdynamiken, Beweidung und klimatischer Variabilität bekannt (Palmer & Hoffman 1997). Hinzu kommt, dass die Betrachtung der Hauptlebens- oder Wuchsformen (Zwerg-) Sträucher und perennierende

Gräser als funktionelle Einheiten oft nicht differenziert genug ist und die funktionelle Vielfalt innerhalb dieser Gruppen außer acht lässt (O'Connor & Roux 1995; Diaz et al. 2007).

### 3. Ziele der Arbeit

In den vorangegangenen Anführungen wurden die Besonderheiten des Klimas, der Vegetation, der Landnutzung und der damit verbundenen Weidedynamik im Untersuchungsgebiet dargestellt. Als ein wesentliches Forschungsdefizit für das Gebiet des Nama-Karoo-Savannen-Übergangs wurde identifiziert, dass dort bisher nur sehr wenige wissenschaftliche Erkenntnisse im weideökologischen Kontext vorliegen, die über eine Evaluierung und Festlegung der Tragfähigkeit hinausgehen (siehe MAWRD 1998). Ein generelles Ziel dieser Arbeit war es daher festzustellen, inwiefern und auf welchen räumlichen Skalenebenen die unterschiedliche Weidenutzung im Gebiet zur Degradation von Weideland geführt hat und ob sich Degradation als kontinuierlicher Prozess oder in der Entstehung unterschiedlicher stabiler Vegetationszustände manifestiert. Der sozio-ökonomische Hintergrund der Landnutzung spielte hierbei eine wichtige Rolle. Weiterhin sollte untersucht werden, welche Indikatoren sich dazu eignen, den Weidezustand unter dem Einfluss unterschiedlichen Managements und entlang von Beweidungsgradienten zu charakterisieren. Ein wesentlicher methodischer Aspekt hierbei war die Verwendung verschiedener Indikatorgruppen und die Weiterentwicklung von Methoden zur skalenabhängigen Analyse und Evaluierung der verwendeten Indikatoren. Die konkreten Ziele der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Studien waren:

- Die Gegenüberstellung von empirischen Methoden und Wahrnehmungen der Landnutzer in Hinblick auf die Einschätzung des Weidezustands auf privatem Farmland mit unterschiedlichem Management (**Artikel 1**).
- Eine Einschätzung der vorkommenden, natürlichen Heterogenität auf weidewirtschaftlich genutzten Flächen des Untersuchungsgebiets, und die Einteilung in grobe, durch Vegetation und Böden charakterisierte Klassen (**Artikel 2**).
- Die Evaluierung des Weidezustands basierend auf der Artenzusammensetzung, der Abundanz und der Biomasse von Gräsern unter dem Einflusses sozio-ökonomisch bedingter Unterschiede in der Weidenutzungsintensität auf verschiedenen Farmen im Untersuchungsgebiet (**Artikel 1 und 2**).
- Die Charakterisierung typischer Antwortmuster anhand der skalenabhängigen Reaktion von häufigen und dominanten Pflanzenarten, Diversitätsparametern und funktionellen Merkmalen entlang von Beweidungsgradienten (**Artikel 3**).
- Die Untersuchung der Eignung funktioneller Merkmale als Indikatoren für Beweidungsintensität entlang von Beweidungsgradienten, und die Abhängigkeit der Indikatorstärke von räumlicher und zeitlicher Variabilität (**Artikel 4**).



Außerdem wurden die eigenen Ergebnisse zur Eignung funktioneller Merkmale als Indikatoren für Landnutzungsintensität im Kontext weiterer Trait-basierter Studien entlang des BIOTA Southern Africa Transekts betrachtet (**Artikel 5**), diesbezügliche Forschungsdefizite identifiziert und Ausblicke auf mögliche Anwendungen gewährt (**Artikel 4 und 5**).

## 4. Methoden und Datengrundlage

Die in den Publikationen dieser Dissertation verwendeten Daten wurden zum größten Teil selbst erhoben (siehe Abschnitt 5 – Erläuterung der Publikationen). Die meisten Methoden der Datenerhebung und –auswertung sind in den jeweiligen Publikationen erläutert. Wo nötig, sollen diese methodischen Erläuterungen im Folgenden ergänzt bzw. noch einmal zusammengefasst dargestellt werden.

### Vegetationsaufnahmen

Ein wesentlicher Teil der Daten beruht auf Vegetationsaufnahmen die in den Jahren 2006 bis 2008 im Untersuchungsgebiet mit verschiedenen Flächengrößen und Anordnungen (zufällige Verteilung, Transekte), auf unterschiedlichen Farmen in verschiedenen Kampen (engl.: paddocks) und entlang von Beweidungsgradienten (Piosphären) angefertigt wurden. Neben der Deckung der Gefäßpflanzenarten wurden Bodenparameter (Bodentiefe, bodenphysikalische und –chemische Parameter), Gras-Biomasse (siehe unten), abiotische Parameter der Bodenoberfläche sowie Lageparameter erhoben. Aktuelle Nutzungsdaten wurden z.T. vom sozioökonomischen Teilprojekt von BIOTA erhoben (Naumann 2009). Zum größeren Teil jedoch wurden Befragungen der Farmer zur aktuellen Bestockung, Bestockung in den vorangegangenen Jahren, Art des Weideviehs und des Managements selbst durchgeführt. Tabelle 1 bietet eine Übersicht aller angefertigten Vegetationsaufnahmen.

**Tabelle 1:** Übersicht über die im Rahmen dieser Doktorarbeit erhobenen Daten (Vegetationsaufnahmen, Biomasse, Bodenproben, funktionelle Merkmale häufiger und dominanter Arten)

Beschreibung - Jahr	Plotgröße	Anzahl	Zusätzliche Untersuchungen	Publikationen
Weideökologischer Farmvergleich auf 10 Farmen im Rehobother Farmgebiet - <b>2006</b>	10 x 10 m	120	Grasbiomasse auf 1m <sup>2</sup> Subplot Mischprobe Oberboden Erhebung funktioneller Merkmale	<b>Artikel 2;</b> Wesuls (in press); <b>Artikel 4; Artikel 5</b>
Untersuchung von Beweidungsgradienten (Transekte 1500 m) auf 5 Farmen - <b>2007</b>	10 x 10 m 20 x 50 m	163 30	Grasbiomasse auf 1m <sup>2</sup> Subplot (innerhalb 100m <sup>2</sup> -Fläche) Mischprobe Oberboden Erhebung funktioneller Merkmale	<b>Artikel 3; Artikel 4;</b> <b>Artikel 5</b>
Untersuchung von Beweidungsgradienten (Transekte 150 m und 1500 m) auf 6 Farmen - <b>2008</b>	1 x 1 m 10 x 10 m 20 x 50 m	1025 216 40	Grasbiomasse auf 1m <sup>2</sup> Subplot (innerhalb 100m <sup>2</sup> -Fläche) Mischprobe Oberboden Erhebung funktioneller Merkmale	<b>Artikel 3; Artikel 4;</b> <b>Artikel 5</b>

### Biomasseerhebungen

Annuelle und perennierende Gräser stellen im Untersuchungsgebiet einen großen Anteil der jährlich produzierten Biomasse und die Hauptfutterpflanzen für das Weidevieh dar. Um die Produktivität auf den untersuchten Flächen abschätzen zu können, wurde auf einem repräsentativen Subplot von 1 m<sup>2</sup> Größe pro Vegetationsaufnahme die Gras-Biomasse

erhoben. Diese Erhebung erfolgte nicht-destruktiv, d.h. sie wurde durch Auszählung und Vermessung einer repräsentativen Anzahl an Individuen pro Art und durch Berechnung der Trockenbiomasse mittels allometrischer Formeln ermittelt (siehe Wesuls, in press). Die Ermittlung der allometrischen Formeln erfolgte für die häufigsten der auf den Flächen vorkommenden *Poaceae*-Arten (insgesamt 13 Arten, siehe Tabelle 2). Dafür wurden etwa 40–50 Individuen pro Art ausgewählt, die insgesamt die Spannweite der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Größenklassen widerspiegeln. An diesen Individuen wurden folgende Parameter gemessen bzw. bestimmt:

- *absolute Höhe* (cm)
- *größter Durchmesser* (cm)
- *zweitgrößter Durchmesser* (cm), rechtwinklig zum größten Durchmesser
- *Dichte* (Abschätzung der Wuchsdichte in Klassen: 1= locker, 2= mittel, 3= sehr dicht)
- *Blütestadium* (Vorhandensein von Ähren oder Rispen in Klassen: 0= keine, 1= wenige, 2= einige, 3= viele)

Zusätzlich wurde noch der Parameter *Volumen* durch Multiplikation der Höhe, des größten und des zweiten Durchmessers berechnet. Anschließend wurden die Individuen getrocknet und deren Trockengewicht mit einer Präzisionswaage bestimmt. Mit Hilfe linearer Regressionen wurde für jede Art die bestmögliche Formel ermittelt indem verschiedene Kombinationen der verfügbaren Parameter (jeweils logarithmiert und nicht logarithmiert) in die Grundgleichung für lineare Regressionen ( $Trockengewicht = a \cdot x + b$ ) eingesetzt und das bestmögliche  $R^2$  bestimmt wurde. Das Bestimmtheitsmaß ( $R^2$ ) der ermittelten Formeln lag zwischen 0,79 und 0,90 was einer recht hohen Vorhersagegenauigkeit entspricht (Guevara et al. 2002). Es ist hinzuzufügen, dass die in dieser Untersuchung aufgestellten allometrischen Beziehungen eine erste Näherung darstellen und eventuell noch verifiziert werden müssten, zum Einen weil sie in der überdurchschnittlich guten Regenzeit des Jahres 2006 erstellt wurden und zum Anderen, weil durch Verwendung anderer Parameter unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Wuchsformen der Gräser sicherlich noch genauere Ergebnisse erzielt werden können. Die Biomasse-Proben wurden anschließend vom Forschungslabor des namibischen Ministry of Agriculture, Water and Forestry auf ihren Nährstoffgehalt untersucht. Außer dem Eintrag in die Datenbank des ChemGrass-Projekts (Coetzee et al. nicht veröffentl.) sind diese Daten bisher nur zum Teil verwertet worden (siehe Wesuls et al. 2009). Biomasse-Daten wurden bisher nur für die in verschiedenen Kampen auf unterschiedlich bewirtschafteten Farmen (Feldkampagne 2006) aufgenommenen Vegetationsaufnahmen ausgewertet (**Artikel 2**; Wesuls, in press). Die Erhebungen der Gras-Biomasse entlang von Beweidungsgradienten sind bisher noch nicht analysiert worden.

**Tabelle 2:** Allometrische Formeln für 13 namibische Gras-Arten zur Berechnung ihres Trockengewichts aus verschiedenen gemessenen Variablen. Die jeweils zu benutzenden Variablen sind in der Formel neben den Artnamen angegeben. Die Parameter a und b der Determinationskoeffizient R<sup>2</sup> und die Anzahl der gemessenen Individuum n sind unter der Zeile mit Artnamen und Formel angegeben (aus Wesuls, in press).

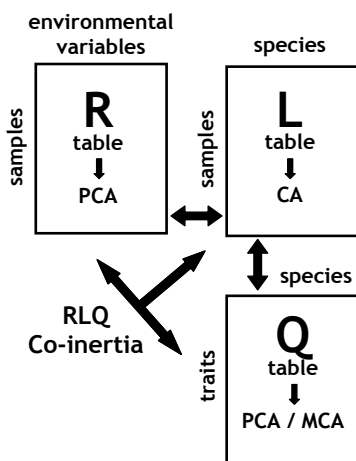
<b><i>Stipagrostis uniplumis:</i></b>	<b>Gewicht = a x Volumen + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.000062	1.553	0.90	39
<b><i>Cenchrus ciliaris:</i></b>	<b>log Gewicht = a x log Volumen + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.924679	-3.484	0.87	40
<b><i>Stipagrostis ciliata:</i></b>	<b>log Gewicht = a x log Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.031212	0.567	0.79	39
<b><i>Enneapogon desvauxii:</i></b>	<b>Gewicht = a x Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.000058	0.188	0.87	50
<b><i>Stipagrostis obtusa:</i></b>	<b>Gewicht = a x 2. Durchmesser + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.231454	-3.066	0.89	40
<b><i>Eragrostis nindensis:</i></b>	<b>log Gewicht = a x log Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.033260	0.083	0.86	50
<b><i>Melinis repens:</i></b>	<b>Gewicht = a x Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.000008	0.129	0.82	49
<b><i>Schmidtia kalahariensis:</i></b>	<b>Gewicht = a x Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.000016	0.529	0.90	50
<b><i>Eragrostis porosa:</i></b>	<b>Gewicht = a x Volumen + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.000061	0.059	0.81	48
<b><i>Aristida adscensionis:</i></b>	<b>Gewicht = a x height x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.002265	-0.065	0.86	50
<b><i>Enneapogon cenchroides:</i></b>	<b>Gewicht = a x height x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.005379	-0.181	0.85	50
<b><i>Eragrostis echinochloidea:</i></b>	<b>log Gewicht = a x log Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.049990	-0.155	0.88	50
<b><i>Fingerhuthia africana:</i></b>	<b>log Gewicht = a x log Volumen x (Dichte + Blütestadium) + b</b>		
<b>a</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
0.043521	0.167	0.89	40

## Erhebung und Auswertung von funktionellen Merkmalen

Die Erhebung funktioneller Merkmale (Traits) konzentrierte sich vornehmlich auf die Traits, für die in der Literatur ein Zusammenhang mit Störungs-/Beweidungsintensität festgestellt werden konnte (Westoby 1998; Weiher et al. 1999; Bullock et al. 2001; Vesk & Westoby 2001; Cornelissen et al. 2003). Von den Hauptkategorien, denen sich die

aufgenommen Traits (siehe Tabelle 3) zuordnen lassen, repräsentieren insbesondere die regenerativen Merkmale einen direkten Bezug zum Umweltfaktor Beweidung (z.B. Samenausbreitungsstrategien). Andere Merkmale hingegen sind primär keine Anpassungen an Beweidung, wie beispielsweise die Art und Schnelligkeit der Ressourcennutzung (z.B. specific leaf area) oder auch die Anpassung an Trockenheit (z.B. Blattkonsistenz), weisen aber starke Trends entlang von Beweidungsachsen auf und stellen damit indirekte Anpassungen dar. Zum Teil wurden eigene Trait-Kategorien aufgenommen, die auf früheren, innerhalb des BIOTA-Projekts geführten Diskussionen zu einem gemeinsamen Schema der Trait-Erfassung oder auf eigenen Beobachtungen basieren. Die noch zu Beginn der Untersuchungen erhobenen Traits „palatability“ (Fressbarkeit) und „leaf tensile strenght“ (Blattfestigkeit in kg/cm<sup>2</sup>) wurden später verworfen, da sie nur ungenau bzw. schwierig zu erheben waren. Die in Tabelle 3 dargestellten Traits stellen einen Mittelweg zwischen deduktiver und induktiver Trait-Erfassungsstrategie dar. Die Anzahl von 21 erhobenen Traits steht eher für eine induktive Trait-Auswahl, während viele der qualitativen Traits eher auf einer deduktiv-intuitiven Erfassung von morphologischen/ wuchsformbezogenen Merkmalen beruhen. Die in Tabelle 3 aufgeführten Traits wurden für insgesamt 120 Arten erfasst.

Eine Schwierigkeit in Trait-basierten Ansätzen besteht darin, die erfassten Traits direkt mit Umweltparametern in Beziehung zu setzen. Möchte man den Einfluss eines oder mehrerer Umweltparameter auf die Verteilung bestimmter Traits in einer Artengemeinschaft untersuchen so werden meist Umweltparameter und Abundanz oder Deckung der Arten auf



**Abb. 5:** Schema der RLQ Analyse nach Dolédec et al. (1996). Bei der Methode handelt es sich um eine sog. „double coinertia“-Analyse, bei der die zunächst getrennten Ordinationen unterworfenen Umwelt-Plot (R)- und Arten-Trait-Matrix (Q) über die Art/Abundanz-Plot-Matrix (L) in direkte Beziehung gesetzt werden.

Probeflächen aufgenommen und für die vorkommenden Arten die Traits gemessen. Daraus ergeben sich drei Datenmatrizen: die Umwelt-Plot-Matrix, die Art-Plot-Matrix und die Art-Trait-Matrix (Abb. 5). Die Schwierigkeit, direkte Beziehungen zwischen Umweltparametern und Traits zu analysieren, besteht darin, die Umwelt-Plot Matrix mit der Art-Trait-Matrix in Beziehung zu setzen.

Beide Matrizen stehen nur indirekt über die Art-Plot-Matrix in Verbindung, eine Tatsache, die von Legendre et al. (1997) als das „fourth corner problem“ bezeichnet wurde. Meist wurde dieses Problem auf indirekte Weise angegangen z.B. durch Bildung von „emergent groups“ (Lavorel et al. 1997), indem die Arten zuerst nach häufig auftretenden Trait-Kombinationen klassifiziert wurden, um dann die Abhängigkeit dieser Gruppen von Umweltparametern zu untersuchen. Direkte Methoden der Analyse von Trait-Umwelt-Beziehungen wurden mehrfach entwickelt, wie z.B. rekursives polythetisches Clustering (Pillar & Sosinski 2003), Kombination von Ordination, Klassifikationsbäumen, ANOVA und anschließender Kreuzvalidierung (Nygaard & Ejrnaes 2004) oder die gleichzeitige Ordination

dreier Matrizen (RLQ-Analyse, Abb.5, Dolédec et al. 1996). Die zuletzt genannte RLQ-Analyse setzt sich in jüngster Zeit immer mehr durch (z.B. Lacourse 2009; Römermann et al. 2009; Pavoine et al. 2011) und stellt in Verbindung mit der „Fourth-Corner-Analyse“ (Dray & Legendre 2008) eine sehr gute Methode der gleichzeitigen Analyse quantitativer und kategorialer Traits dar. RLQ- und Fourth-Corner-Analyse wurden im Rahmen dieser Arbeit verwendet und weiterentwickelt, um den in unterschiedlichen Habitaten und in unterschiedlichen Jahren aufgenommenen Daten gerecht zu werden (**Artikel 4**). Ziel war es dabei vor allem, Traits und Trait-Syndrome zu identifizieren, für die der Beweidungseinfluss über mehrere räumliche und zeitliche Ebenen hinweg den wesentlichen Umweltfilter darstellt.

**Tabelle 3:** Funktionelle Merkmale die im Rahmen dieser Arbeit erhoben wurden. Angegeben ist die Bezeichnung der Traits unter der jeweiligen Kategorie (Whole plant, leaf und regenerative traits) und eine kurze Beschreibung mit Angabe der Einheiten für quantitative Traits (**quant**) und Aufzählung der Kategorien für die qualitativen Traits (modifiziert aus **Artikel 4**).

<b>Traits</b>	<b>Trait attributes of categorical traits, units of quantitative traits</b>
<b>Whole plant traits</b>	
life cycle	annual, weak perennial, perennial
growth form	tree, shrub, dwarf shrub, grass/sedge, woody forb, herbaceous forb
habit (including aspects of shoot architecture)	upright, compact, caespitose (graminoids only), rhizomatous (graminoids only), prostrate, prostrate/creeping, rosette
height ( <b>quant</b> )	plant maximum height (cm)
above cover density ( <b>quant</b> )	percentage cover of the plant canopy above a vertically projected contour of the plant
stem leaf ratio	leafy, moderately leafy, not leafy
spinescence	none, sparse, intermediate, dense
spine length ( <b>quant</b> )	spine length (mm)
hairiness	none, sparse, intermediate, dense
waxes	yes, no
<b>Leaf traits</b>	
leaf blade fragmentation	entire, compound
leaf consistency	soft mesomorphic, hard mesomorphic, scleromorphic, leathery, subsucculent
ratio leaf length/width ( <b>quant</b> )	leaf length (mm) divided by leaf width (mm)
leaf height ( <b>quant</b> )	leaf height (thickness) (mm)
leaf area ( <b>quant</b> )	leaf area (mm <sup>2</sup> )
specific leaf area ( <b>quant</b> )	specific leaf area (mm <sup>2</sup> /mg), i.e., leaf area divided by dry weight of the leaf
<b>Regenerative traits</b>	
flower position	exposed, not exposed
diaspore length ( <b>quant</b> )	length of diaspore (mm)
seed length ( <b>quant</b> )	length of seed (mm)
dispersal	autochorous, anemochorous, endozoochorous, exozoochorous
clonality	none, aboveground clonality, belowground clonality

## 5. Abstracts der Publikationen

### Artikel 1

**Wesuls, D. & Lang, H.** (2010) Perceptions and Measurements: The Assessment of Pasture States in a Semi-Arid Area of Namibia. *Human Ecology*, **38**, 305-312.

**Abstract:** How farmers perceive the state of their pastures is an important component of their management decision and affects natural resources in arid and semi-arid regions. In an explorative study conducted in the Rehoboth farm area of central Namibia, we addressed the question whether the judgments of commercial farmers on pasture conditions are consistent with a botanical assessment of these pastures based on measurements. The perceptions were inferred from the comparative statements of farmers on the pasture quality of adjacent farm pairs. For the botanical assessment, biomass and plant species frequency counts of the same pastures were used. The results of the statistical analysis show a large agreement between perceived and measured pasture states of corresponding farm pairs, thus pasture quality dimensions perceived by the farmers agreed with the measured pasture quality variables. We also discuss the problems of designing more elaborate studies of this type.

**Keywords:** Cognition; Private land tenure; Range management; Biomass; Rangeland evaluation

## Artikel 2

Domptail, S. E., Dreber, N., Falk, T., Gibreel, T., Kirk, M., Limpricht, C., Naumann, C., Prediger, S., Vollan, B. & **Wesuls, D.** (2010) An ecological-economic analysis of the pastoral systems of the Nama Karoo in southern Namibia. – In: Hoffman, M. T., Schmiedel, U., Jürgens, N. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 3: Implications for landuse and management*: pp. 75–107, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.

**Summary:** The chapter presents an ecological-economic analysis of pastoral systems in the form of an interdisciplinary study on livelihoods, landuse practices, and related environmental impacts. The study focuses on three different pastoral systems of the Namibian Nama Karoo that differ in terms of climate, and cultural and socio-economic backgrounds: (i) the northern and more humid farmlands of the Rehoboth area about 80 km south of the capital Windhoek, characterised by small farm sizes and private and multiple-ownership land tenure; (ii) the large private meat- and pelt-producing ranches in the arid southern Namibia in the vicinity of the city of Keetmanshoop; and (iii) the semi-commercial goat production system in the communal areas of the neighbouring Namaland. Research results from nine case studies constitute the basis for the analysis. After a brief description of the landuse and management history of each pastoral system, three subchapters summarise the investigation of important drivers of the landuse strategies and of the dynamics of each system in general. Related impacts on biodiversity are also reported, with a special focus on land degradation. The multi-faceted diversity, which characterises the Namibian Nama Karoo, was one of the most striking results. A major aspect is the diversity of tenure systems: the analysis reveals that no tenure system is a panacea and solutions for sustainable management should be sought within each social-ecological system as they consist of tightly coupled dynamics between the natural rangelands and the local social and economic systems. However, some general insights into the functioning of these systems were gained and are presented in an overall summary at the end of the chapter, which points out some implications for research with regard to the different pastoral systems in the Nama Karoo.



## Artikel 3

**Wesuls, D.,** Pellowski, M., Suchrow, S., Oldeland, J., Jansen, F. & Dengler, J. (submitted)  
The grazing fingerprint: modelling species and community responses along grazing gradients in semi-arid African savannas. Manuscript for *Journal of Applied Ecology*.

**Summary:** 1. Persistence or disappearance of plants under grazing pressure has led to their categorisation as grazing increasers or decreasers. We aimed to extend the classical increaser/decreaser concept by interpreting the shape of species responses and trait patterns modelled along continuous grazing gradients at different spatial scales.

2. Taking transects of two different lengths, we recorded the cover of vascular plant species along grazing gradients in central Namibian rangelands. We used a hierarchical set of ecologically meaningful models with increasing complexity – the HOF (Huisman-Olff-Fresco) approach – to investigate species' grazing responses, diversity parameters and pooled cover values for two traits: growth form and life cycle.

3. Based on our modelling results, we classified species responses into eight types: no response, monotonic increasers/decreasers, threshold increasers/decreasers, symmetric unimodal responses, left skewed and right skewed unimodal responses.

4. The most common category was that of no response (42% of the short and 79% of the long transect responses). At both scales, decreases with higher grazing pressure were more frequent than increases. Monotonic and threshold responses were more frequent along the short transects.

5. Diversity parameters showed a slight but continuous decline towards higher grazing intensities. Responses of growth form and life cycle categories were mostly consistent at both scales. Trees, shrubs, dwarf shrubs, and perennials declined continuously. Woody forbs tended to show a symmetric unimodal distribution along the gradients, while herbaceous forbs and annuals showed skewed unimodal responses towards lower grazing intensities.

6. Synthesis & application: The different grazing response types proposed in this study allow for a differentiated picture of niche patterns along grazing gradients and provide a basis to use species as indicators for a continuum of vegetation states altered by livestock impact. The general decline of plant diversity with increasing grazing intensities highlights the importance of reserves that are less impacted by grazing to support the resilience of the studied system.

**Keywords:** decreaser plant, HOF modelling, increaser plant, indicator species, Namibia, niche, piosphere, rangeland, species response curve, species richness

## Artikel 4

Wesuls, D., Oldeland, J. & Dray, S. (2012) Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 98-113

**Abstract:** *Questions:* Which plant traits consistently respond to grazing in different years and across habitat-related environmental heterogeneity? Does the proposed partial RLQ approach allow partitioning of grazing-related environmental parameters from other environmental and temporal variations?

*Location:* Semi-arid savannas of central Namibia.

*Methods:* We recorded nine quantitative and 12 categorical traits from 87 plant species along grazing gradients in semi-arid Namibian rangelands. We sampled from gradients in different habitat settings in 2 yr with differing total rainfall amounts. We first examined trait–environment relations with RLQ analysis. To remove confounding effects of temporal and habitat-related environmental variation on trait performance, we introduced a novel partial RLQ analysis approach. Furthermore, we used the fourth-corner statistic to quantify and test relations between traits, environmental factors and RLQ axes.

*Results:* Habitats and years had strong influences on trait patterns. After removing environmental variation caused by habitats and years, grazing became the most influential factor on trait responses. Traits negatively correlated with increasing grazing pressure were common to perennial grasses, such as long and entire leaves, anemochorous dispersal and rhizomatous growth. Positively correlated traits were those common to herbaceous, annual plants with a prostrate-creeping habit, compound leaves, high specific leaf area (SLA) and exo- or endozoochorous dispersal. Some previously acknowledged grazing response traits, like growth form and plant height, were strongly influenced by variations in habitats and years and showed no significant correlation with grazing pressure.

*Conclusion:* We emphasize that some traits that respond to grazing may also vary under different habitat conditions and among years, especially in highly variable environments like semi-arid savannas. When analysing trait–environment relations we recommend using approaches that partition environmental variation, particularly when applying broad sampling schemes at larger geographical scales.

**Keywords:** Covariables; Fourth-corner analysis; Namibia; Piosphere; Plant functional types; Savanna; Semi-arid rangeland; Variation partitioning

## Artikel 5

**Wesuls, D.**, Strohbach, M., Horn, A., Kos, M., Zimmermann, J., Hoffmann, J., Geldenhuys, C., Dreber, N., Kellermann, L., van Rooyen, M. W. & Poschlod, P. (2010) Plant functional traits and types as a tool to analyse landuse impacts on vegetation. – In: Schmiedel, U., Jürgens, N. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 2: Patterns and processes at regional scale*: pp. 222–232, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.

**Summary:** Landuse, such as livestock grazing, has a major impact on the vegetation of semi-arid and arid ecosystems in southern Africa. Plant functional types and traits have proven to be useful tools in helping to understand the complexity of vegetation responses to landuse change, and to predict the impacts of landuse on the vegetation. Plant functional approaches were applied and tested in various studies of vegetation change along landuse intensity- and environmental gradients within the BIOTA project.

In the Thornbush Savanna of Namibia, a monitoring tool based on plant functional types and Landscape Function Analysis (LFA) was developed in order to characterise the state of the rangelands. In a trait based study in central Namibia, the influence of different major habitat types was found to be important for patterns of plant trait responses along grazing gradients. In studies of trait composition under different landuse intensities in the southern Kalahari, fleshy-fruited species were found to have decreased while poisonous and spiny species increased with increasing landuse intensity. Furthermore, it was observed that range condition influences plant life form composition. In the same study region, it was found that intensive sheep farming leads to an increase of animal dispersed plant species. A study of the seed bank composition in Nama Karoo rangelands of southern Namibia revealed varying patterns of seed distribution depending on seed size and microtopographical soil surface parameters. In the Succulent Karoo of South Africa, it was found that the recovery of vegetation on abandoned agricultural fields depends on landuse management practise, as indicated by the composition of plant growth forms and life history traits.

The results of all these studies contribute towards improved monitoring and management of semi-arid and arid rangelands. Further studies of plant functional types and traits could provide valuable information with regard to the restoration of degraded rangelands.

## 6. Zusammenfassung und abschließende Diskussion

Abschließend möchte ich wichtige Ergebnisse der einzelnen Studien noch einmal zusammenfassen, die sich daraus ergebenden Konsequenzen kurz diskutieren und jeweils einen Ausblick auf mögliche Anwendbarkeit der erzielten Ergebnisse gewähren.

Gegenstand von weideökologischen Untersuchungen sind immer gekoppelte soziale und ökologische Systeme (Walker & Janssen 2002). Sie sollten im Sinne einer möglichst ganzheitlichen Betrachtungsweise neben den natürlichen Gegebenheiten und biophysikalischen Prozessen auch die sozioökonomischen Rahmenbedingungen berücksichtigen (Hoffman et al. 1999; Gillson & Hoffman 2007). Zum Einen stellen diese Bedingungen ein wichtiges Faktorengemenge dar, welches Rückschlüsse auf mögliche Zusammenhänge z.B. zwischen historischem/aktuellem Management und dem aktuellen Vegetationszustand erlaubt. Zum Anderen können wissenschaftliche Erkenntnisse nur unter Berücksichtigung des sozialen, ökonomischen, politischen und kulturellen Hintergrunds implementiert werden (Walker & Janssen 2002).

In dieser Arbeit ging es unter anderem darum, Indikatoren für den Weidezustand bzw. Weidedegradation in zentralnamibischen Savannen zu definieren und zu testen. In Anbetracht möglicher Anwendung dieser Indikatoren auf der Ebene der Landnutzer, beispielsweise im Rahmen von entscheidungsunterstützenden Systemen (Decision Support Systems, siehe Joubert et al. 2008; Reed & Dougill 2010) ist es wichtig, das lokale Wissen und die Wahrnehmungen der Landnutzer mit einzubeziehen (Reed & Dougill 2002; Reed et al. 2008; **Artikel 1**). Wissenschaftliche Konzepte von Degradation und Degradationsindikatoren können stark von den oft mehr holistisch ausgeprägten Konzepten der Landnutzer abweichen. **Artikel 1** stellt eine Annäherung an das Thema der Erfassung lokalen Wissens und an generelle Konzepte und Kategorien lokalen Wissens dar. Trotz der Einfachheit sowohl der empirischen Methoden der Vegetationserfassung als auch der Erfassung der Landnutzer-Wahrnehmungen, konnte ein Einblick gewährt werden, worauf die Entscheidungen der Landnutzer bezüglich des Weidemanagements in diesem hochvariablen System beruhen. Zudem gibt es in Namibia wenig vergleichbare Studien zu Landnutzerwahrnehmungen und -wissen auf privat/kommerziell genutztem Weideland (aber siehe Domptail in **Artikel 2**), obwohl diese Art der Landnutzung den flächenmäßig weit überwiegenden Anteil darstellt. Im Unterschied zu kommunalen Weideländern (vgl. Ward et al. 2000; Verlinden & Kruger 2007; Vollan & Domptail in **Artikel 2**) werden auf privaten „single owner“ Farmen Entscheidungen individuell getroffen und sind schneller umsetzbar.

Die in **Artikel 1** verwendeten einfachen weideökologischen Indikatoren zeigten in Ihrer Gesamtheit eine gute Übereinstimmung mit den Wahrnehmungen der Landnutzer. Ein nächster Schritt wäre die Gegenüberstellung von Landnutzerwahrnehmungen und weiteren, im Rahmen dieser Doktorarbeit als geeignet befundene Weidezustandsindikatoren. Unter

Beachtung der verschiedenen Wissensdomänen (Fazey et al. 2006), die die Wahrnehmung der Landnutzer beeinflussen, könnten auf diese Weise praktisch anwendbare Monitoring-Konzepte entwickelt werden, die seitens der Landnutzer auf mehr Verständnis und Akzeptanz treffen als rein wissenschafts-basierte Konzepte (siehe auch Stuart-Hill et al. 2005).

Ein weiterer wichtiger Schritt in der Erfassung der sozio-ökonomischen und ökologischen Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet war die Untersuchung der natürlichen räumlichen Heterogenität auf zehn ausgewählten Farmen im Rehobother Farmland (siehe Fig. 6 in **Artikel 2**). Heterogenität im Sinne von interagierenden und sich überlagernden ökologischen Gradienten stellt in ökologischen Untersuchungen die das Ziel verfolgen, den Einfluss eines bestimmten Faktors auf die Struktur und Zusammensetzung von Artengemeinschaften herauszuarbeiten meist ein Hindernis dar (Gauch & Whittaker 1972). Möglichkeiten, dieses Hindernis zu umgehen bestehen in präferentieller Auswahl der Probeflächen (Rolecek et al. 2007) und/oder in der Erfassung möglichst vieler messbarer Umweltfaktoren und der nachfolgenden multivariaten Partitionierung der einzelnen erklärenden Komponenten (Borcard et al. 2004).

In **Artikel 2** wurden zunächst die auf regionaler Ebene vorhandenen Vegetationseinheiten grob klassifiziert. Unter diesen Einheiten finden sich aufgrund der gezielt (präferentiell) ausgewählten, in den Ebenen gelegenen Probeflächen, keinerlei Klassen auf Sonderhabitaten wie Tonpfannen, Inselbergen oder Trockenflusstälern. Sie repräsentieren vor allem die wesentlichen edaphisch bedingten Einheiten, die zum Einen dazu dienen sollten, die im Untersuchungsgebiet installierten BIOTA Observatorien im Rahmen eines Upscaling-Ansatzes in Relation zur Umgebung zu stellen. Zum Anderen war die Klassifikation für eine spätere Auswahl von Beweidungsgradienten nützlich, in welcher die wesentlichen Habitat-Vegetations-Kombinationen im Sinne der von den Farmern konzeptualisierten „Veld-Typen“ enthalten sein sollten.

Die in **Artikel 2** untersuchten zehn Farmen stellten eine Teilmenge der gleichzeitig vom sozioökonomischen BIOTA Teilprojekt untersuchten Farmen dar. Ziel der gemeinsamen Untersuchungen war es detaillierte Erhebungen der Sozioökonomien von Farmparametern (Größe, Infrastruktur, Bestockung), Management, Farmgeschichte und Wissen der Farmer mit den von mir erhobenen Vegetationsdaten in Beziehung zu setzen. Zum einen erwies sich die oben beschriebene Umweltheterogenität als der bedeutendste erklärende Faktor für die Unterschiede in Artenzusammensetzung und Deckung (eigene Daten, nicht veröffentl.). Zum Anderen zeigte sich auch, dass sozioökonomische Hintergrundparameter, wie z.B. die Farmgröße sich nicht unmittelbar auf die Produktivität, genauer die Gras-Biomasse auswirkt, wenn unbekannt ist, wie stark der kritische Parameter Beweidungsintensität auf unterschiedlich großen Farmen schwankt. Es stellte sich heraus, dass die erhobenen Bestockungsdichten zwar mit der Größe der Farmen korreliert waren, dass jedoch die zeitliche und räumliche Auflösung dieser Daten nicht ausreichte, um sie mit den punktuell erhobenen Vegetationsdaten in Beziehung zu setzen. Nichtsdestotrotz konnte ein Trend

festgestellt werden bezüglich der höheren Biomassewerte der perennierenden Gräser auf den größten Farmen, die gleichzeitig von den erfahrensten Farmern betrieben wurden. Ein möglicher Ansatz zur Verbesserung der Aussagekraft solcher interdisziplinärer Untersuchungen wäre die Klassifikation von Untersuchungseinheiten nach gemeinsamen Kriterien und die detaillierte Untersuchung ausgewählter, repräsentativer Beispiele (siehe z.B. Müller et al. 2007)

Der in **Artikel 2** und auch in Wesuls (in press) präsentierte Ansatz spiegelt die Schwierigkeiten der interdisziplinären weideökologischen Forschung wider, die geprägt sind von auf unterschiedlichen Skalenebenen agierenden Teildisziplinen. Da dies oft notwendigerweise so ist, sollten die im Rahmen integrativer Forschungsansätze untersuchten Parameter und mögliche Indikatoren trotz unterschiedlicher Skalenebenen ineinander verschachtelt sein, wobei die niedrigere Ebene jeweils eine Teilmenge der höheren Ebene darstellt (Reynolds et al. 2007; Sommer et al. 2011).

Skalenabhängigkeit ist ein wichtiges Merkmal vieler ökologischer Prozesse, dessen Unterschätzung in hochvariablen Systemen wie ariden und semi-ariden Weideländern zu Missverständnissen bezüglich der zugrunde liegenden Dynamiken geführt hat (Briske et al. 2003; Bestelmeyer 2006). Für diese Systeme kann angenommen werden, dass unter Beweidungseinfluss, je nach betrachteter räumlicher und zeitlicher Skala, Gleichgewichtsdynamiken mit gleichmäßigen und reversiblen Veränderungen oder Ungleichgewichtsdynamiken mit sprunghaften Veränderungen der Vegetation einhergehen, die zu alternativen, stabilen Zuständen führen können (Rietkerk et al. 1997; Oba et al. 2003; Miede et al. 2010). Obwohl in **Artikel 3** das Verhalten von Arten, Diversitätsparametern und funktionellen Gruppen entlang von Beweidungsgradienten nur auf zwei, relativ nah beieinanderliegenden räumlichen Ebenen betrachtet wurde konnten hier viele skalenbedingte Unterschiede festgestellt werden. Es zeigte sich, dass die Methode der HOF-Modellierung (Huisman et al. 1993), mit der Arten-Antworten entlang von ökologischen Gradienten mittels hierarchischer Modelle analysiert werden, sich gut dafür eignet, typische und ökologisch gut interpretierbare Antwortmuster zu finden. Diese Muster wurden auf den verschiedenen Skalen verglichen und klassifiziert. Dies führte zum Vorschlag von insgesamt acht möglichen Antwort-Typen, denen Pflanzenarten unter Beweidungseinfluss zugeordnet werden können. Zum Einen ist stellt dies eine wesentliche Erweiterung im Vergleich zur bisher verwendeten Increaser/Decreaser-Dichotomie der Klassifikation von Arten-Antworten in Bezug auf Beweidungsdruck dar. Zum Anderen bieten die vorgeschlagenen Antwort-Typen die Möglichkeit, beweidungsbedingte Nischenmuster von Arten zu beurteilen und zwischen kontinuierlichen und sprunghaften Veränderungen (threshold changes) zu unterscheiden. Dies weist möglicherweise auf Übergänge zwischen alternativen Vegetationszuständen hin. Die Anzahl und die räumliche Streuung der für **Artikel 3** analysierten Beweidungsgradienten erlaubt die Aussage, dass die Antwortkurven der analysierten Arten regionale Gültigkeit haben und sie somit auf dieser Ebene als Indikatoren nutzbar sind. Dies bezieht sich allerdings

nur auf die Form der Antwort-Kurve (Antwort-Typ). Individuell festgestellte Optima und die genauen Werte der Kurvenparameter sind sicherlich durch zu viele Faktoren (z.B. zeitlich-niederschlagsbedingte, edaphische oder mikrotopographische Parameter) beeinflusst, als dass sie generalisiert werden könnten.

Generelle Modelle für Beweidungs-Diversitäts-Beziehungen, sagen für (semi-) aride Weideländer mit langer Beweidungsgeschichte eine langsam aber stetig sinkende Diversität mit steigender Beweidungsintensität voraus (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005). Diese Beziehung konnte für die in **Artikel 3** analysierten Diversitätsparameter (Artenzahl, Simpson Index) bestätigt werden. Die Antwort-Kurven der Traits Wuchsform und Lebenszyklus zeigten für mehrjährige und holzige Pflanzen einen mehr oder weniger steilen Abfall während einjährige und krautige Arten mit steigender Beweidungsintensität zunahmen. Auch die verwendeten Traits und Diversitätsparameter können damit als Indikatoren für Beweidungsintensität genutzt werden. Allerdings ist hierbei hinzuzufügen, dass die Auswahl der zu analysierenden Parameter und auch die analytischen Methoden für den vorhandenen Datensatz noch nicht voll ausgeschöpft sind. Denkbar sind andere, möglicherweise für Gemeinschaftsparameter (Diversitätsmaße etc.) besser geeignete Analysemethoden (siehe Lennon et al. 2011), Auswahl anderer Diversitätsparameter (Beta-Diversität, funktionelle Diversität) und auch die Verwendung einer erweiterten Auswahl an Traits (siehe **Artikel 4**).

Die Verbindung von funktionellen Pflanzenmerkmalen und Umwelteinflüssen resultieren aus dem Filterprozess bestimmter Merkmalsausprägungen durch Faktoren wie Klima, Standortbedingungen und Störungen, was letztendlich die Zusammensetzung von lokalen Pflanzengemeinschaften bestimmt (Diaz et al. 1998). Da diese Umweltfilter auf unterschiedlichen Skalen wirken, variieren auch die Trait-Kombinationen und Trait-Ausprägungen auf den jeweiligen Ebenen (Messier et al. 2010). Im Rahmen dieser Arbeit bestand eine wichtige Aufgabe darin, den Einfluss der auf verschiedenen Skalen wirkenden Umwelteinflüsse auf die Trait-Zusammensetzung vom Faktor Beweidung zu trennen. Das Ziel in **Artikel 4** (und **5**) war es, Traits zu identifizieren, die über mehrere Ebenen hinweg zuverlässige Indikatoren für Beweidungsintensität darstellen. Im Fokus stand dabei insbesondere die Habitat-Ebene, welche die räumliche Heterogenität im Untersuchungsgebiet widerspiegelt (**Artikel 2**) und die eine Basis der für das Farmmanagement gebräuchlichen „Veld-Typen“ darstellt. Zwei methodische Mittel kamen dafür im **Artikel 4** zur Anwendung. Zum einen wurde, wie schon in **Artikel 3**, der Piosphärenansatz verwendet (Andrew 1988), der bei sorgfältiger Auswahl von Beweidungsgradienten, die Möglichkeit bietet, Beweidungseinfluss unabhängig von anderen Umwelteinflüssen zu untersuchen (Todd 2006). Zum anderen wurden die derzeit aktuellsten Verfahren der Analyse von Trait-Umwelt-Beziehungen (RLQ- und Fourth-Corner-Analyse Dolédec et al. 1996; Legendre et al. 1997; Dray & Legendre 2008) erweitert, um zu beurteilen auf welcher Umweltebene (Beweidung einerseits und räumlich-zeitliche Variablen andererseits) die verschiedenen Traits oder Trait-Ausprägungen gefiltert werden. Viele der Traits, die im Ergebnis über habitatbedingte und

zeitliche Variabilität hinweg konsistente Indikatoren für Beweidungsintensität waren (z.B. liegend-kriechender Wuchs, Zoochorie und hoher Blattflächenindex [SLA] als Indikatoren für starke Beweidung), werden durch die Ergebnisse anderer Studien bestätigt (Jauffret & Lavorel 2003; de Bello et al. 2005; Diaz et al. 2007). Ein sehr wichtiges Ergebnis war allerdings auch, dass Traits, die als nahezu unzweifelhaft beweidungsrelevant gelten, wie z.B. Lebenszyklus oder Wuchsform, in ihrem Vorkommen auf regionaler Ebene auch stark durch andere Faktoren bestimmt sind. Dies spricht dafür, dass eher Trait-Kombinationen und nicht isoliert betrachtete Traits als Indikatoren für einen Umwelteinfluss genutzt werden sollten. Bei den Wuchsformen, die eher deduktiv, auf Basis von Beobachtung ausgewählten Trait-Ausprägungen entsprechen und oft funktionellen Typen gleichgesetzt werden (Midgley & Van der Heyden 1999), ist es wichtig die funktionelle Vielfalt innerhalb der Gruppen (Zwergsträucher, Gräser etc.) zu beachten. Hier wären möglichst feine Unterteilungen der groben Klassen nötig, um auf kleineren, beweidungsrelevanten Skalen konsistente Muster festzustellen.

Trotzdem Trait-Ansätze versprechen, allgemeingültige Aussagen über große räumliche Skalen hinweg treffen zu können (siehe z.B. Diaz et al. 2007) ist die Verwendung von Traits als Indikatoren für Beweidung nur unter Beachtung der räumlichen und zeitlichen Umweltvariabilität möglich. Ein analytischer Ansatz, den „trait-filtering“-Prozess auf verschiedenen Skalenebenen zu untersuchen wurde mit dieser Arbeit geschaffen. Dieser wäre auch ein mögliches Mittel, um die auf überregionaler Ebene erzielten, in **Artikel 5** dargestellten Ergebnisse von Trait-basierten Ansätzen miteinander zu verbinden und deren skalenabhängige Relevanz zu testen.

Die Anwendung der Ergebnisse von Studien zum Landnutzungseinfluss auf die Verteilungsmuster funktioneller Merkmale bedarf noch einiger zusätzlicher Schritte. Wie schon erwähnt, sollte vor der Anwendung (Trait-basierter) Indikatoren zunächst die Anwendungsebene festgelegt werden (siehe Sommer et al. 2011). Auf der wichtigsten, der Landnutzer Ebene, auf welcher täglich die Management-Entscheidungen getroffen werden, müssten die wissenschaftlichen Ergebnisse auf ein handhabbares Maß kondensiert werden. Ein gutes Beispiel dafür gibt Strohbach in **Artikel 5** mit einer für die Anwendung von Traits modifizierten Landschaftsfunktionsanalyse (LFA, Tongway & Hindley 2000). Allerdings sollte vor der Festlegung von zu messenden Parametern (Traits) getestet werden, inwieweit die Landnutzer mit den dahinterstehenden Konzepten vertraut sind (siehe **Artikel 1** und darin zitierte Referenzen). Vor einer letztendlichen Anwendung der Indikatoren sollten diese dann noch einmal in unterschiedlichen ökologischen und sozio-ökonomischen Umgebungen getestet werden.



## Publikationsliste

### *Eingereicht:*

Hanke W., **Wesuls, D.** & Schmiedel, U. (submitted) The paradigm shift in restoration ecology: implications for the restoration of a Succulent Karoo rangeland. Manuscript for *Restoration Ecology*.

**Wesuls, D.**, Pellowski, M., Suchrow, S., Oldeland, J., Jansen, F. & Dengler, J. (submitted) The grazing fingerprint: modelling species and community responses along grazing gradients in semi-arid African savannas. Manuscript for *Journal of Applied Ecology*.

### *Veröffentlicht/im Druck:*

Oldeland, J., **Wesuls, D.** & Jürgens, N. (accepted) Fourth-corner analysis of plant species traits and spectral indices derived from HyMap and CHRIS-Proba imagery. Manuscript for *International Journal of Remote Sensing*.

Oldeland, J., Dorigo, W., **Wesuls, D.** & Jürgens, N. (2010) Mapping bush encroaching species by seasonal differences in hyperspectral imagery. *Remote Sensing* **2**: 1416-1438.

Oldeland, J., Dreber, N. & **Wesuls, D.** (2010) Diversity measures in comparative rangeland studies: application and advantages of SADs and diversity profiles. *Diversity* **31**: 50-66.

Oldeland, J., **Wesuls, D.**, Rocchini, D., Schmidt, M. & Jürgens, N. (2010) Does using species abundance data improve estimates of species diversity from remotely sensed spectral heterogeneity? *Ecological Indicators* **10**: 390-396.

Rocchini, D., He, K., Oldeland, J., **Wesuls, D.** & Neteler, M. (2010) Spectral variation versus species beta-diversity at different spatial scales: a test in African highland savannas. *Journal of Environmental Monitoring* **12**: 825-831.

**Wesuls, D.** & Lang, H. (2010) Perceptions and Measurements: The Assessment of Pasture States in a Semi-Arid Area of Namibia. *Human Ecology*, **38**: 305-312.

**Wesuls, D.**, Oldeland, J. & Dray, S. (2012) Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 98-113.

### *Buchbeiträge:*

Domptail, S. E., Dreber, N., Falk, T., Gibreel, T., Kirk, M., Limpricht, C., Naumann, C., Prediger, S., Vollan, B. & **Wesuls, D.** (2010) An ecological-economic analysis of the pastoral systems of the Nama Karoo in southern Namibia. – In: Hoffman, M. T., Schmiedel, U., Jürgens, N. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 3: Implications for land use and management*: pp. 75–107, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.

Haarmeyer, D. H., Luther-Mosebach, J., Dengler, J., Schmiedel, U., Finckh, M., Berger, K., Deckert, J., Domptail, S. E., Dreber, N., Gibreel, T., Grohmann, C., Gröngröft, A., Haensler, A., Hanke, W., Hoffmann, A., Husted, L. B., Kangombe, F. N., Keil, M., Krug, C. B., Labitzky, T., Linke, T., Mager, D., Mey, W., Muche, G., Naumann, C.,

- Pellowski, M., Powrie, L. W., Pröpper, M., Rutherford, M. C., Schneiderat, U., Strohbach, B. J., Vohland, K., Weber, B., **Wesuls, D.**, Wisch, U., Zedda, L., Büdel, B., Darienko, T., Deutschewitz, K., Dojani, S., Erb, E., Falk, T., Friedl, T., Kanzler, S.-E., Limpricht, C., Linsenmair, K. E., Mohr, K., Oliver, T., Petersen, A., Rambold, G., Zeller, U., Austermühle, R., Bausch, J., Bösing, B. M., Classen, N., Dorendorf, J., Dorigo, W., Esler, K. J., Etzold, S., Graiff, A., Grotehusmann, L., Hecht, J., Hoyer, P., Kongor, R. Y., Lang, H., Lieckfeld, L. A. B., Oldeland, J., Peters, J., Röwer, I. U., September, Z. M., Sop, T. K., van Rooyen, M. W., Weber, J., Willer, J., Jürgens, N. (2010) The BIOTA Observatories. In: Jürgens, N., Haarmeyer, D. H., Luther-Mosebach, J., Dengler, J., Finckh, M., Schmiedel, U. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 1: Patterns at local scale - the BIOTA Observatories*. pp 6–801, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.
- Jeltsch, F., Blaum, N., Claasen, N., Eschenbach, A., Grohmann, C., Gröngröft, A., Joubert, D. F., Horn, A., Lohmann, D., Linsenmair, K. E., Lück-Vogel, M., Medinski, T. V., Meyfarth, S., Mills, A., Petersen, A., Popp, A., Poschlod, P., Reisch, C., Rossmanith, E., Rubilar, H., Schütze, S., Seymour, C., Simmons, R., Smit, G. N., Strohbach, M., Tews, J., Tietjen, B., **Wesuls, D.**, Wichmann, M., Wiczorek, M. & Zimmermann, I. (2010): Impacts of landuse and climate change on the dynamics and biodiversity in the Thornbush Savanna Biome. In: Hoffman, M. T., Schmiedel, U., Jürgens, N. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 3: Implications for landuse and management*. pp 33–74, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.
- Wesuls, D.** (in press) Rangeland ecology in the Rehoboth area. In: Limpricht, C. [Ed.]: *Rehoboth / Namibia*. Demasius Publications, Windhoek.
- Wesuls, D.**, Strohbach, M., Horn, A., Kos, M., Zimmermann, J., Hoffmann, J., Geldenhuys, C., Dreber, N., Kellermann, L., van Rooyen, M. W. & Poschlod, P. (2010) Plant functional traits and types as a tool to analyse landuse impacts on vegetation. In: Schmiedel, U., Jürgens, N. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 2: Patterns and processes at regional scale*: pp. 222–232, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.
- Zimmermann, I. & **Wesuls, D.** (2010) Exclosures and experimental grazing plots at the BIOTA Observatories Narais and Duruchaus. In: Schmiedel, U., Jürgens, N. [Eds.]: *Biodiversity in southern Africa. Volume 2: Patterns and processes at regional scale*. pp 251-254, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.

### ***Sonstige Publikationen:***

- Wesuls, D.**, Naumann, C., Limpricht, C. (2009) *Allgemeene Plante in die Rehoboth Streek - veld Gids vir Plaasboere / Common Plants in the Rehoboth Area - A Farmers Field Guide*. BIOTA Southern Africa, Hamburg & Windhoek.

# Literaturverzeichnis

(exklusive der in der Publikationsliste enthaltenen Veröffentlichungen)

- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E. & Burke, I.C. (2004) Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 653-663.
- Al Awadhi, J.M., Omar, S.A. & Misak, R.F. (2005) Land degradation indicators in Kuwait. *Land Degradation & Development*, **16**, 163-176.
- Anderson, P.M.L. & Hoffman, M.T. (2007) The impacts of sustained heavy grazing on plant diversity and composition in lowland and upland habitats across the Kamiesberg mountain range in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*, **70**, 686-700.
- Anderson, P.M.L. & Hoffman, M.T. (2011) Grazing response in the vegetation communities of the Kamiesberg, South Africa: Adopting a plant functional type approach. *Journal of Arid Environments*, **75**, 255-264.
- Andrew, M.H. (1988) Grazing Impact in Relation to Livestock Watering Points. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 336-339.
- Behnke, R.H. & Scoones, I. (1993) Rethinking range ecology: Implications for Rangeland Management in Africa. *Range Ecology at Disequilibrium: New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in Africa Savannas* (eds R.H. Behnke, I. Scoones & C. Kerven), pp. 1-30. Overseas Development Institute, London, UK.
- Bestelmeyer, B.T. (2006) Threshold Concepts and Their Use in Rangeland Management and Restoration: The Good, the Bad, and the Insidious. *Restoration Ecology*, **14**, 325-329.
- Borcard, D., Legendre, P., Vois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**, 1826-1832.
- Box, E.O. (1996) Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 309-320.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. (2003) Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 601-614.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. (2005) State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangeland Ecology & Management*, **58**, 1-10.
- Briske, D.D., Washington-Allen, R.A., Johnson, C.R., Lockwood, J.A., Lockwood, D.R., Stringham, T.K. & Shugart, H.H. (2010) Catastrophic Thresholds: A Synthesis of Concepts, Perspectives, and Applications. *Ecology and Society*, **15**.
- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J. & Tofts, R. (2001) A plant trait analysis of responses to grazing in a long term experiment. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 253-267.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C. & Watson, R. (2010) Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, **328**, 1164-1168.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079-1087.
- Chapin, F.S.I., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E. & others. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.

- Chesson, P., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S.K., Sher, A., Novoplansky, A. & Weltzin, J.F. (2004) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, **141**, 236-253.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I. & Diaz, S. (2005) Grazing effects on rangeland diversity: A synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, **15**, 757-773.
- Cingolani, A.M., Posse, G. & Collantes, M.B. (2005) Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 50-59.
- Cornelissen, J.H.C., Cerabolini, B., Castro-Diez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Marti, G., Puyravaud, J.P., Maestro, M., Werger, M.J.A. & Aerts, R. (2003) Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, **14**, 311-322.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **335-380**.
- Cowling, R.M. & Hilton-Taylor, C. (1999) Plant biogeography, endemism and diversity. *The Karoo - Ecological patterns and processes* (eds W.R.J. Dean & S.J. Milton), pp. 42-56. Cambridge University Press.
- Cowling, R.M., Richardson, D.M. & Pierce, S.M. (Eds.). (1997) *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge Univ.Press.
- de Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A. & Harrison, P.A. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity And Conservation*, **19**, 2873-2893.
- de Bello, F., Leps, J. & Sebastia, M.T. (2005) Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 824-833.
- Dean, W.R.J. & Macdonald, I.A.W. (1994) Historical changes in stocking rates of domestic livestock as a measure of semi-arid and arid rangeland degradation in the Cape Province, South Africa. *Journal of Arid Environments*, **26**, 281-298.
- DeFalco, L.A., Esque, T.C., Kane, J.M. & Nicklas, M.B. (2009) Seed banks in a degraded desert shrubland: Influence of soil surface condition and harvester ant activity on seed abundance. *Journal of Arid Environments*, **73**, 885-893.
- Desmet, P.G. & Cowling, R.M. (1999) The climate of the Karoo - a functional approach. *The Karoo - Ecological patterns and processes* (eds W.R.J. Dean & S.J. Milton), pp. 3-16. Cambridge University Press.
- Diaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 113-122.
- Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B.D. (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*, **13**, 313-341.
- Dolédec, S., Chessel, D., terBraak, C.J.F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143-166.
- Dray, S. & Legendre, P. (2008) Testing the Species Traits-Environment Relationships: the Fourth-Corner Problem Revisited. *Ecology*, **89**, 3400-3412.
- Dreber, N. & Esler, K.J. (2011) Spatio-temporal variation in soil seed banks under contrasting grazing regimes following low and high seasonal rainfall in arid Namibia. *Journal of Arid Environments*, **75**, 174-184.
- Dreber, N., Oldeland, J. & van Rooyen, G.M.W. (2011) Species, functional groups and community structure in seed banks of the arid Nama Karoo: Grazing impacts and implications for rangeland restoration. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **141**, 399-409.
- Duckworth, J.C., Kent, M. & Ramsay, P.M. (2000) Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography*, **24**, 515-542.
- Dyksterhuis, E.J. (1949) Condition and management of range land based on quantitative ecology. *Journal of Range Management*, **2**, 104-115.

- Ellis, J.E. & Swift, D.M. (1988) Stability of African Pastoral Ecosystems - Alternate Paradigms and Implications for Development. *Journal of Range Management*, **41**, 450-459.
- Ellis, J.E., Coughenour, M.B. & Swift, D.M. (1993) Climate Variability, Ecosystem Stability and Range and Livestock Development. *Range Ecology at Disequilibrium: New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in Africa Savannas* (eds R.H. Behnke, I. Scoones & C. Kerven), pp. 31-41. Overseas Development Institute, London, UK.
- Fazey, I., Proust, K., Newell, B., Johnson, B. & Fazey, J.A. (2006) Eliciting the implicit knowledge and perceptions of on-ground conservation managers of the Macquarie Marshes. *Ecology and Society*, **11**, 25.
- Foley, J., DeFries, R., Asner, G., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S., Chapin, F., Coe, M., Daily, G., Gibbs, H., Helkowski, J., Holloway, T., Howard, E., Kucharik, C., Monfreda, C., Patz, J., Prentice, I., Ramankutty, N. & Snyder, P. (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570-574.
- Friedel, M.H. (1991) Range Condition Assessment and the Concept of Thresholds: A Viewpoint. *Journal of Range Management*, **44**, 422-426.
- Fuhlendorf, S.D., Briske, D.D. & Smeins, F.E. (2001) Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: The relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science*, **4**, 177-188.
- Gauch, H.G. & Whittaker, R.H. (1972) Coenocline Simulation. *Ecology*, **53**, 446-451.
- Getzin, S. (2005) The suitability of the degradation gradient method in arid Namibia. *African Journal of Ecology*, **43**, 340-351.
- Giess, W. (1971) A preliminary Vegetation Map of South West Africa. *Dinteria*, **4**, 1-114.
- Gillson, L. & Hoffman, M.T. (2007) Rangeland ecology in a changing world. *Science*, **315**, 53-54.
- Guevara, J.C., Gonnet, J.M. & Estevez, O.R. (2002) Biomass estimation for native perennial grasses in the plain of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments*, **50**, 613-619.
- Hoffman, M.T. (1997) Human impacts on vegetation. *Vegetation of Southern Africa* (eds R.M. Cowling, D.M. Richardson & S.M. Pierce), pp. 507-534. Cambridge Univ.Press.
- Hoffman, M.T., Cousins, B., Meyer, T., Petersen, A. & Hendricks, H. (1999) Historical and contemporary land use and the desertification of the Karoo. *The Karoo - Ecological patterns and processes* (eds W.R.J. Dean & S.J. Milton), pp. 257-273. Cambridge University Press.
- Huisman, J., Olff, H. & Fresco, L.F.M. (1993) A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 37-46.
- Illius, A.W. & O'Connor, T.G. (1999) On the relevance of nonequilibrium concepts to arid and semiarid grazing systems. *Ecological Applications*, **9**, 798-813.
- Jauffret, S. & Lavorel, S. (2003) Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science*, **14**, 399-408.
- Joubert, D.F., Rothauge, A. & Smit, G.N. (2008) A conceptual model of vegetation dynamics in the semiarid Highland savanna of Namibia, with particular reference to bush thickening by *Acacia mellifera*. *Journal of Arid Environments*, **72**, 2201-2210.
- Joubert, D.F., Zimmermann, I. & Graz, P. (2008) *A decision support system for bush encroachment*. Polytechnic of Namibia, Windhoek, Namibia.
- Jürgens, N., Schmiedel, U., Haarmeyer, D.H., Dengler, J., Finckh, M., Goetze, D., Gröngröft, A., Hahn, K., Koulibaly, A., Luther-Mosebach, J., Mucbe, G., Oldeland, J., Petersen, A., Porembski, S., Rutherford, M.C., Schmidt, M., Sinsin, B., Strohbach, B.J., Thiombiano, A., Wittig, R. & Zizka, G. (2011) The BIOTA Biodiversity Observatories in Africa — a standardized framework for large-scale environmental monitoring. *Environmental Monitoring and Assessment*.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., BöNisch, G., et al. (2011) TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, **17**, 2905-2935.
- Kinloch, J.E. & Friedel, M.H. (2005) Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: seed bank and vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments*, **60**, 133-161.
- Klintonberg, P. & Seely, M. (2004) Land degradation monitoring in Namibia: A first approximation. *Environmental Monitoring and Assessment*, **99**, 5-21.

- Kuiper, S.M. & Meadows, M.E. (2002) Sustainability of livestock farming in the communal lands of southern Namibia. *Land Degradation & Development*, **13**, 1-15.
- Lacourse, T. (2009) Environmental change controls postglacial forest dynamics through interspecific differences in life-history traits. *Ecology*, **90**, 2149-2160.
- Lang, H. (1999) The transition from communal to private land ownership in Rehoboth, Namibia. *Zeitschrift für Ethnologie*, **124**, 319-333.
- Lang, H. (2005) The farm system of the Rehoboth Basters (Namibia): The situation in 1999/2000. *Zeitschrift für Ethnologie*, **130**, 223-243.
- Lange, R.T. (1969) The piosphere: Sheep track and dung patterns. *Journal of Range Management*, **22**, 396-400.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474-478.
- Legendre, P., Galzin, R. & HarmelinVivien, M.L. (1997) Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, **78**, 547-562.
- Lennon, J.J., Beale, C.M., Reid, C.L., Kent, M. & Pakeman, R.J. (2011) Are richness patterns of common and rare species equally well explained by environmental variables? *Ecography*, **34**, 529-539.
- Loh, J. & Harmon, D. (2005) A global index of biocultural diversity. *Ecological Indicators*, **5**, 231-241.
- Ludwig, J.A., TONGWAY, D.J., Bastin, G.N. & James, C.D. (2004) Monitoring ecological indicators of rangeland functional integrity and their relation to biodiversity at local to regional scales. *Austral Ecology*, **29**, 108-120.
- Magurran, A. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishers, Malden, Massachusetts.
- MAWRD (1998) *Preliminary Agro Ecological Zones. Addendum to the Agricola 1998/1999*. Ministry of Agriculture, Water and Rural Development, Windhoek, Namibia.
- McIntyre, S. & Lavorel, S. (2001) Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, **89**, 209-226.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1999) Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 621-630.
- Mendelsohn, J., Jarvis, A., Roberts, C. & Robertson, T. (2002) *Atlas of Namibia*. David Philip Publishers, Cape Town.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, **13**, 838-848.
- Midgley, G.F. & Van der Heyden, F. (1999) Form and function in perennial plants. *The Karoo - Ecological patterns and processes* (eds W.R.J. Dean & S.J. Milton), pp. 91-106. Cambridge University Press.
- Miehe, S., Kluge, J., Von Wehrden, H. & Retzer, V. (2010) Long-term degradation of Sahelian rangeland detected by 27 years of field study in Senegal. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 692-700.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1988) A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist*, **132**, 87-106.
- Mills, A.J. & Fey, M.V. (2003) Declining soil quality in South Africa: effects of land use on soil organic matter and surface crusting. *South African Journal of Science*, **99**, 429-436.
- Milton, S.J., Dean, W.R.J., Plessis, M.A. du & Siegfried, W.R. (1994) A Conceptual Model of Arid Rangeland Degradation. *BioScience*, **44**, 70-76.
- Müller, B., Frank, K. & Wissel, C. (2007) Relevance of rest periods in non-equilibrium rangeland systems - A modelling analysis. *Agricultural Systems*, **92**, 295-317.
- Müller, M.A.N. (2007) *Grasses of Namibia*. Ministry of Agriculture, Water and Forestry, Windhoek, Namibia.
- Naumann, C. (2009) Weidemanagement und ethnobotanisches Wissen bei den Rehobother Bastern. MA thesis. University of Hamburg, Germany.
- Nygaard, B. & Ejrnaes, R. (2004) A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 49-56.

- O'Connor, T.G. & Roux, P.W. (1995) Vegetation changes (1949-71) in a semiarid, grassy dwarf shrubland in the Karoo, South-Africa - influence of Rainfall variability and grazing by sheep. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 612-626.
- Oba, G., Stenseth, N.C. & Lusigi, W.J. (2000) New perspectives on sustainable grazing management in arid zones of sub-Saharan Africa. *Bioscience*, **50**, 35-51.
- Oba, G., Weladji, R.B., Lusigi, W.J. & Stenseth, N.C. (2003) Scale-dependent effects of grazing on rangeland degradation in northern Kenya: A test of equilibrium and non-equilibrium hypotheses. *Land Degradation & Development*, **14**, 83-94.
- Oldeland, J., Wesuls, D., Rocchini, D., Schmidt, M. & Jürgens, N. (2010) Does using species abundance data improve estimates of species diversity from remotely sensed spectral heterogeneity? *Ecological Indicators*, **10**, 390-396.
- Owen-Smith, N. & Danckwerts, J.E. (1997) Herbivory. *Vegetation of Southern Africa* (eds R.M. Cowling, D.M. Richardson & S.M. Pierce), pp. 397-420. Cambridge Univ.Press.
- Palmer, A.R. & Hoffman, M.T. (1997) Nama-karoo. *Vegetation of Southern Africa* (eds R.M. Cowling, D.M. Richardson & S.M. Pierce), pp. 167-188. Cambridge Univ. Press.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., de Belair, G. & Bonsall, M.B. (2011) Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 165-175.
- Peters, J. (2010) Plant diversity patterns on different spatial scales in a semi-arid savanna ecosystem in central Namibia. Diploma thesis, University of Greifswald, Germany.
- Pillar, V.D. & Sosinski, E.E. (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 323-332.
- Reed, M.S. & Dougill, A.J. (2002) Participatory selection process for indicators of rangeland condition in the Kalahari. *Geographical Journal*, **168**, 224-234.
- Reed, M.S. & Dougill, A.J. (2010) Linking degradation assessment to sustainable land management: A decision support system for Kalahari pastoralists. *Journal of Arid Environments*, **74**, 149-155.
- Reed, M.S., Dougill, A.J. & Baker, T.R. (2008) Participatory indicator development: What can ecologists and local communities learn from each other? *Ecological Applications*, **18**, 1253-1269.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 143-164.
- Reynolds, J.F., Grainger, A., Stafford Smith, D.M., Bastin, G., Garcia-Barrios, L., Fernández, R.J., Janssen, M.A., Jürgens, N., Scholes, R.J., Veldkamp, A., Verstraete, M.M., Von Maltitz, G. & Zdruli, P. (2011) Scientific concepts for an integrated analysis of desertification. *Land Degradation & Development*, **22**, 166-183.
- Reynolds, J.F., Stafford Smith, D.M., Lambin, E.F., Turner, B.L., Mortimore, M., Batterbury, S.P.J., Downing, T.E., Dowlatabadi, H., Fernandez, R.J., Herrick, J.E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T., Maestre, F.T., Ayarza, M. & Walker, B. (2007) Global desertification: Building a science for dryland development. *Science*, **316**, 847-851.
- Rietkerk, M., van den Bosch, F. & van de Koppel, J. (1997) Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos*, **80**, 241-252.
- Rodriguez Iglesias, R.M. & Kothmann, M.M. (2003) Structure and causes of vegetation change in state and transition model applications. *Journal of Range Management*, **50**, 399-408.
- Rolecek, J., Chytry, M., Hajek, M., Lvoncik, S. & Tichy, L. (2007) Sampling design in large-scale vegetation studies: Do not sacrifice ecological thinking to statistical purism! *Folia Geobotanica*, **42**, 199-208.
- Römermann, C., Bernhardt-Römermann, M., Kleyer, M. & Poschlod, P. (2009) Substitutes for grazing in semi-natural grasslands - do mowing or mulching represent valuable alternatives to maintain vegetation structure? *Journal of Vegetation Science*, **20**, 1086-1098.
- Roux, P.W. & G.K. Theron (1986) Vegetation change in the Karoo biome. *The Karoo biome: a preliminary synthesis. Part 2 - Vegetation and history.* (eds R. M. Cowling and P. W. Roux), South African National Scientific Programmes Report No. 142.

- Sala, O., Chapin, F., Armesto, J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L., Jackson, R., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., Mooney, H., Oesterheld, M., Poff, N., Sykes, M., Walker, B., Walker, M. & Wall, D. (2000) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Sasaki, T., Okayasu, T., Jamsran, U. & Takeuchi, K. (2008) Threshold changes in vegetation along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Journal of Ecology*, **96**, 145-154.
- Scholes, R.J. & Biggs, R. (2005) A biodiversity intactness index. *Nature*, **434**, 45-49.
- Scholes, R.J. (1997) Savanna. *Vegetation of Southern Africa* (eds R.M. Cowling, D.M. Richardson & S.M. Pierce), pp. 258-277. Cambridge Univ. Press.
- Scholes, R.J., Mace, G.M., Turner, W., Geller, G.N., Jürgens, N., Larigauderie, A., Muchoney, D., Walther, B.A. & Mooney, H.A. (2008) Ecology - Toward a global biodiversity observing system. *Science*, **321**, 1044-1045.
- Schulze, E.-D., Ellis, R., Schulze, W., Trimborn, P. & Ziegler, H. (1996) Diversity, metabolic types and  $\delta^{13}\text{C}$  carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. *Oecologia*, **106**, 352-369.
- Smet, M. & Ward, D. (2006) Soil quality gradients around water-points under different management systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Arid Environments*, **64**, 251-269.
- Snyman, H.A. (1998) Dynamics and sustainable utilization of rangeland ecosystems in arid and semi-arid climates of southern Africa. *Journal of Arid Environments*, **39**, 645-666.
- Sommer, S., Zucca, C., Grainger, A., Cherlet, M., Zougmore, R., Sokona, Y., Hill, J., Della Peruta, R., Roehrig, J. & Wang, G. (2011) Application of indicator systems for monitoring and assessment of desertification from national to global scales. *Land Degradation & Development*, **22**, 184-197.
- Stringer, L.C. & Reed, M.S. (2007) Land degradation assessment in southern Africa: Integrating local and scientific knowledge bases. *Land Degradation & Development*, **18**, 99-116.
- Strohbach, B. (2001) Vegetation survey of Namibia. *Journal of the Namibia Scientific Society*, **49**, 93-124.
- Strohbach, B.J. & Jürgens, N. (2010) Towards a user-friendly vegetation map of Namibia: ground truthing approach to vegetation mapping. *Biodiversity in Southern Africa 2: Patterns and processes at regional scale* (eds U. Schmiedel & N. Jürgens), pp. 46-56. Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek.
- Stuart-Hill, G., Diggle, R., Munali, B., Tagg, J. & Ward, D. (2005) The event book system: A community-based natural resource monitoring system from Namibia. *Biodiversity And Conservation*, **14**, 2611-2631.
- Tielbörger, K. & Valleriani, A. (2005) Can seeds predict their future? Germination strategies of density-regulated desert annuals. *OIKOS*, **111**, 235-244.
- Todd, S.W. (2006) Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 293-304.
- Tongway, D. & Hindley, N. (2000) *Understanding more about your landscape. A method for monitoring landscape productivity*. CSIRO, Canberra.
- Trollope, W.S.W. (1990) Development of a technique for assessing veld condition in the Kruger National Park using key grass species. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa*, **7**, 46-51.
- Tuomisto, H. (2010) A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, **164**, 853-860.
- Turpie, J., Midgley, G., Brown, C., Barnes, J., Pallet, J., Desmet, P., Tarr, J. & Tarr, P. (2010) *Climate change vulnerability and adaptation assessment for Namibia's biodiversity and protected area system*. Global Environment Facility, Windhoek, Namibia.
- UNEP (1992) *World Atlas of Desertification*. United Nations Environment Programme.
- UNFPA (2011) *The State of World Population 2011*. United Nations Population Fund.
- Van Oudtshoorn, F. (2004) *Guide to Grasses of Southern Africa*. Briza Publications, Pretoria, South Africa.
- Van Rooyen, M.W. (1999) Functional aspects of short-lived plants. *The Karoo - Ecological patterns and processes* (eds W.R.J. Dean & S.J. Milton), pp. 107-122. Cambridge University Press.
- Van Rooyen, N., Bredenkamp, G.J. & Theron, G.K. (1991) Kalahari vegetation: veld condition trends and ecological status of species. *Koedoe*, **34**, 61-72.



- Verlinden, A. & Kruger, A.S. (2007) Changing grazing systems in central north Namibia. *Land Degradation & Development*, **18**, 179-197.
- Verstraete, M.M., Hutchinson, C.F., Grainger, A., Smith, M.S., Scholes, R.J., Reynolds, J.F., Barbosa, P., Leon, A. & Mbow, C. (2011) Towards a global drylands observing system: Observational requirements and institutional solutions. *Land Degradation & Development*, **22**, 198-213.
- Vesk, P.A. & Westoby, M. (2001) Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 897-909.
- Vetter, S. (2005) Rangelands at equilibrium and non-equilibrium: recent developments in the debate. *Journal of Arid Environments*, **62**, 321-341.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *OIKOS*, **116**, 882-892.
- Vogt, J.V., Safriel, U., Von Maltitz, G., Sokona, Y., Zougmore, R., Bastin, G. & Hill, J. (2011) Monitoring and assessment of land degradation and desertification: Towards new conceptual and integrated approaches. *Land Degradation & Development*, **22**, 150-165.
- Walker, B.H. & Janssen, M.A. (2002) Rangelands, pastoralists and governments: interlinked systems of people and nature. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **357**, 719-725.
- Walker, B.H. (1993) Rangeland Ecology: Understanding and Managing Change. *Ambio*, **22**, 80-87.
- Ward, D. & Ngairorue, B.T. (2000) Are Namibia's grasslands desertifying? *Journal of Range Management*, **53**, 138-144.
- Ward, D., Ngairorue, B.T., Apollus, A. & Tjiveze, H. (2000) Perceptions and realities of land degradation in arid Otjimbingwe, Namibia. *Journal of Arid Environments*, **45**, 337-356.
- Ward, D., Saltz, D. & Ngairorue, B.T. (2004) Spatio-temporal rainfall variation and stock management in arid Namibia. *Journal of Range Management*, **57**, 130-140.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213-227.
- Westoby, M., Walker, B. & Noy-Meir, I. (1989) Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, **42**, 266-274.
- Whalley, R.D.B. (1994) State and Transition Models for Rangelands .1. Successional Theory and Vegetation Change. *Tropical Grasslands*, **28**, 195-205.
- Woodward, F.I. & Cramer, W. (1996) Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 306-308.
- Zimmermann, I. (2009) Causes and consequences of fence-line contrasts in Namibian rangeland. PhD thesis. University of the Free State, Bloemfontein, South Africa.