

3.18 Verbuschung afrikanischer Savannen: Eine Gefährdung für die Artenvielfalt?

NIELS DREBER & NIELS BLAUM

Verbuschung afrikanischer Savannen: Eine Gefährdung für die Artenvielfalt? Die Ausbreitung und Zunahme holziger Vegetation in grasdominierten Ökosystemen Afrikas ist ein weit verbreitetes Phänomen mit häufig negativen ökologischen und ökonomischen Auswirkungen. Die Ursachen sind vielfältig und in der Regel anthropogen. Der Klimawandel und insbesondere steigende atmosphärische CO₂-Gehalte scheinen globale Treiber, welche die Dynamiken verstärken können. Hierbei bedingen strukturelle Veränderungen in der Vegetation je nach Ausmaß eine Zunahme oder Abnahme der Habitatvielfalt und Ressourcenheterogenität, was sich auf die lokalen Pflanzen- und Tiergemeinschaften auswirkt und zu einem signifikanten Verlust an Artenvielfalt führen kann. Häufig steigt die Gesamtartenzahl mit zunehmender struktureller Diversität erst an, fällt dann aber in stark verbuschten Systemen wieder ab. Allerdings reagieren Organismen-Gruppen oder Arten teils sehr unterschiedlich auf Verbuschung, wobei lokal-spezifische Einflussfaktoren und Ausgangssituationen Effekt und Effekstärke maßgeblich mit beeinflussen. Pauschale Antworten gibt es also nicht. Entsprechend sind Vorhersagemodelle noch mit großen Unsicherheiten behaftet, gehen teils aber aufgrund der prognostizierten bioklimatischen Veränderungen und Atmosphärenentwicklung von einem großräumigen Wandel der Savannen Afrikas aus mit weitreichenden Folgen für die Artenvielfalt.

Bush encroachment in African savannas: A threat to species diversity? The expansion and encroachment of woody vegetation in African grass-dominated ecosystems is a widespread phenomenon with often negative ecological and economic implications. Causes are manifold but mostly of anthropogenic origin. Climate change and rising atmospheric CO₂ levels are seen as global drivers having the potential to intensify bush encroachment dynamics. Local changes in vegetation structure cause changes in the amount of niche space and resource heterogeneity, which impact floral and faunal communities and may lead to loss of species diversity. While a gain in structural diversity often has a positive effect on species diversity, severe bush encroachment has an opposite effect by creating a rather homogeneous environment. However, responses among different taxonomic groups or species are varied. Further, effects and effect sizes may vary considerably with local factors and the initial situation specific for the system under investigation. Hence, there are no simple answers and predictive models have to deal with great uncertainties. Nevertheless, according to some predicted bioclimatic and atmospheric changes, large-scale transformations of African savanna vegetation can be expected with extensive implications for future species diversity.

Savannen sind ein weltweit verbreiteter Vegetationstyp der Tropen und Subtropen. Sie bedecken einen Großteil des afrikanischen Kontinents und beherbergen eine einzigartige und artenreiche Flora und Fauna. Die Vegetation zeichnet sich durch eine kontinuierliche Grasschicht mit vereinzelt wachsenden Bäumen oder Sträuchern aus. Je nach klimatischen und edaphischen Gegebenheiten existieren graduelle Übergänge zwischen offenen Grassavannen bis hin zu dichter bestanden Baumsavannen und Trockenwäldern. Während in ariden Savannen das Verhältnis von Gräsern zu holziger Vegetation vornehmlich über die Niederschlagsmenge bestimmt wird, sind es mit zunehmender Feuchtigkeit natürliche Störungsfaktoren wie Feuer und Herbivorie, welche der Entwicklung einer mehr oder weniger geschlossenen Baum- oder Strauchschicht entgegenwirken. Der Anteil holziger Vegetation beeinflusst hierbei eine Reihe von Ökosystemfunktionen und Prozesse, mit entsprechenden ökologischen Konsequenzen bei Änderung der Vegetationsstruktur (vgl. ELDRIDGE et al. 2011). In extremen Fällen kann dies zu einem kritischen Verlust an biologischer Vielfalt und ökosystemarer Stabilität führen, zu deren Hauptgefährdungsursachen der Klimawandel und eine nicht nachhaltige Landnutzung zählt.

Das Phänomen der Savannenverbuschung

Seit einigen Jahrzehnten beobachten Wissenschaftler eine voranschreitende Verbuschung von grasdominierten Ökosystemen weltweit. Betroffen sind auch die Savannen z.B. auf dem südamerikanischen, australischen und afrikanischen Kontinent, wo die Deckung von Gehölzen auf Kosten einer produktiven Grasschicht stetig zunimmt. Die Auswertung unterschiedlicher Studien von den drei Kontinenten hat gezeigt, dass sich mit einer jährlichen durchschnittlichen Änderung des Gehölzanteils von 0,25% die Verbuschungsrate afrikanischer Savannen im mittleren Feld bewegt (STEVENS et al. 2016). In der südlichen Kalahari oder der Provinz KwaZulu-Natal in Südafrika, zum Beispiel, zeigen Vergleiche historischer Fotografien mit aktuellen Bildern eindrucksvoll, wie der Holzanteil in einst baum- und straucharmer Vegetation über die letzten 120 Jahre drastisch zugenommen hat und heute teils dichte Wälder formt. Dabei ist das Phänomen im südlichen Afrika keineswegs neu und taucht schon in Aufzeichnungen des späten 19. Jahrhunderts auf (O'CONNOR et al. 2014). Die Gründe für die Veränderungen sind anthropogen, die Komplexität der Wechselwirkungen

zwischen den beteiligten Parametern und bestehende Rückkopplungseffekte sind aber noch nicht in Gänze verstanden und werden teils kontrovers diskutiert. Eine zentrale Rolle spielen Konkurrenzeffekte zwischen Gräsern und Gehölzen um limitierende Ressourcen wie Wasser und Nährstoffe sowie Änderungen im Feuer-, Niederschlags- oder Nutzungsregime, also der bestimmenden Faktoren der Vegetationsstruktur. Häufig ist es die Störung der Grasschicht (z.B. durch Überbeweidung) in Kombination mit anhaltend günstigen Bedingungen für die Reproduktion und Etablierung holziger Arten (z.B. ausreichend Niederschlag, kein Feuer und Verbiss), welche das savanntypische Verhältnis von Gräsern zu Gehölzen zugunsten letzterer verschiebt (Abb. 3.20-1). Der Klimawandel und insbesondere die Atmosphärenentwicklung können diese Dynamiken direkt beeinflussen. So verweisen neuere Studien auf veränderte Niederschlagsregime und steigende atmosphärische CO₂-Gehalte als mögliche regionale bzw. globale Treiber hinter vielerorts beobachteten Verbuschungsdynamiken (siehe unten). Anders lässt sich auch nur schwer erklären, weshalb die Zunahme von Gehölzen unter unterschiedlichsten Landnutzungsformen auftritt, mit Ausnahme von Naturschutzgebieten, in denen eine entsprechend hohe Elefantendichte in der Lage ist, die Landschaft offen zu halten (STEVENS et al. 2016). Die Sensitivität von Savannen gegenüber diesen Einflussfaktoren zeichnet sie daher auch als metastabiles System aus, in dem Änderungen in der Vegetationsstruktur und –zusammensetzung relativ schnell erfolgen können (MIDGLEY & BOND 2015). Noch sind viele Fragen dazu offen, in welchem Ausmaß und wie schnell Pflanzen und Tiere afrikanischer Savannenlandschaften auf diese Veränderungen reagieren können.

In den folgenden Abschnitten werden die Konsequenzen von Verbuschung für die Artenvielfalt genauer erläutert. Zunächst wird kurz auf generelle Zusammenhänge und Effekte eingegangen, bevor beispielhaft Ergebnisse zur Tierartenvielfalt aus Savannen des südlichen Afrika vorgestellt werden. Die genannten Beispiele stehen meist im Kontext von Verbuschung als Form der Landdegradation durch eine nicht nachhaltige Ressourcennutzung. Gleichwohl lassen sich die durch sie gewonnenen Erkenntnisse für die Folgenabschätzung klimainduzierter Veränderungen der Savannenstruktur heranziehen und sind von zentraler Bedeutung für die Entwicklung von Vorhersagemodellen für verschiedene Organismen-Gruppen. Das Kapitel schließt mit einem entsprechenden Verweis auf mögliche künftige Entwicklungen und einem Fazit.

Effekte auf die Artenvielfalt

Verschiedene Studien zeigen, dass sich der Grad an Vielfalt von Vegetationsstrukturen (oder strukturelle Diversität) in Savannen positiv auf die lokale Artenvielfalt auswirken kann. Erklärungsansätze verweisen auf die damit einhergehende Nischen- und Ressour-



Abb. 3.20-1: Beispiel unterschiedlicher Ausprägungen semi-arider Savannenvegetation von offen bis stark verbuscht - hier mit der Dornakazie *Senegalia mellifera* subsp. *detinens* (Syn.: *Acacia* m.) in der südlichen Kalahari. Fotos: N. Dreber.

cenheterogenität und positive interspezifische Interaktionen (facilitation). Gerade in offeneren Ökosystemen kommt einzelnen Holzigen Arten und besonders größeren Individuen – z.B. der Kameldornakazie (*Vachellia erioloba* - Syn.: *Acacia e.*) in den semi-ariden Savannen des südlichen Afrika – eine Schlüsselfunktion zu. Als attraktive Strukturelemente und Nährstoffinseln in der Landschaft wirken sie positiv auf die Artenvielfalt von Pflanzen und Tieren. So ist der Kronenbereich Anziehungspunkt für Vögel und Kleinsäuger auf der Suche nach Nahrung oder für den Nestbau, während größere Säuger den Schatten darunter suchen. Häufig finden sich bestimmte Straucharten mit größeren Bäumen assoziiert, während in geschützten Bereichen

angepasste Gräser und Kräuter vom speziellen Mikrohabitat profitieren (DEAN et al. 1999). Solche Effekte können sich allerdings mit einem zunehmenden Anteil holziger Vegetation ins Negative verkehren. Durch die Dominanz einiger weniger, konkurrenzstarker Gehölze (Verbuschung) kommt es zu einer horizontalen und vertikalen Homogenisierung der Vegetationsmatrix und einem quantitativen und qualitativen Verlust von (Mikro-)Habitaten (Abb. 3.20-1). Dies wirkt sich negativ auf das Vorkommen und die Häufigkeit einzelner Arten aus und kann somit zu Veränderungen ganzer Pflanzen- und Tiergemeinschaften auf Landschaftsebene führen.

Trägt man Artenvielfalt und Dichte oder Deckung holziger Vegetation gegeneinander auf, zeigt sich

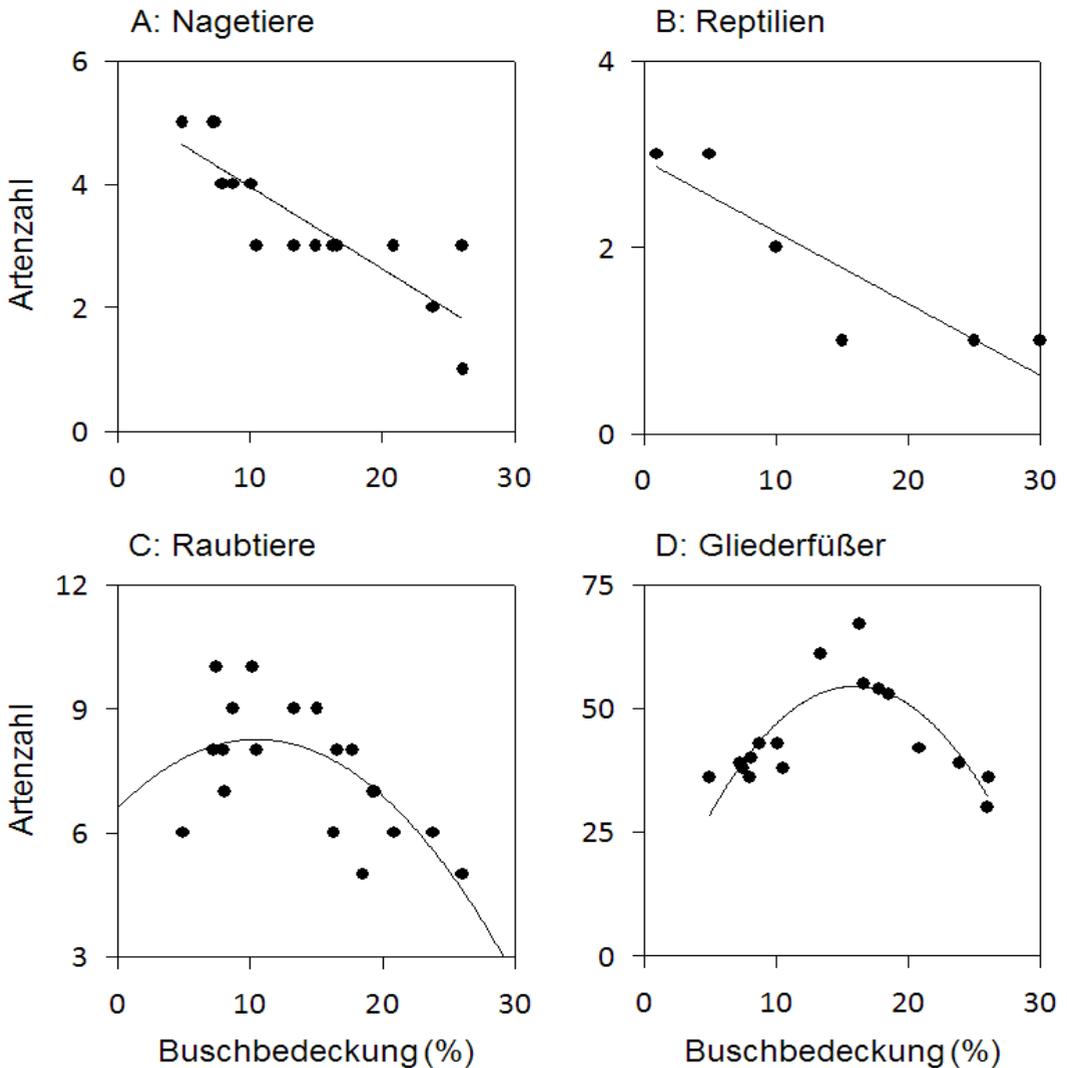


Abb. 3.20-2: Zusammenhang der Buschbedeckung und der Artenvielfalt verschiedener Organismen-Gruppen in Savannen der südlichen Kalahari (nach BLAUM et al. 2007-2009).

häufig ein entsprechend glockenförmiger Verlauf der Gesamtartenzahl. SOLIVERES et al. (2014) fassen zusammen, dass dies für eine Reihe unterschiedlicher Organismen-Gruppen gefunden wurde (z.B. Vögel, Säugetiere, Pflanzen) und sich hierbei der Schwellenwert, bei denen sich der anfänglich positive Trend ins Gegenteil verkehrt, häufig im Bereich von 20-40% Deckung holziger Vegetation bewegt. Trotz dieses wiederkehrenden Musters ist festzuhalten, dass dies keineswegs auf alle Organismen-Gruppen gleichermaßen zutrifft, auch weil Arten verschieden sensitiv reagieren und unterschiedlich anpassungsfähig sind. Die Antwortmuster entlang von Verbuschungsgradienten können daher auch linear positiv, negativ oder neutral sein (vgl. auch Abb. 3.20-2). Es ist bekannt, dass Verbuschungseffekte auch in Abhängigkeit klimatischer Faktoren, der Systemeigenschaften und ortsspezifischen Einflussfaktoren stark variieren können. So zeigt sich am Beispiel der Effekte auf die pflanzliche Artenvielfalt, dass die Auswirkungen von Verbuschung auch von den funktionellen Eigenschaften der dominierenden holzigen Arten wie z.B. Wuchsform beeinflusst werden können (LINSTÄDTER et al. 2015). Die Effektstärke wiederum kann maßgeblich durch den lokalen Beweidungsdruck herabgesetzt werden, z.B. wenn dieser so hoch ist, dass er der Entwicklung einer artenreichen Gras- und Krautschicht entgegenwirkt (ELDRIDGE & SOLIVERES 2014). Ferner kann die jährliche Nettoprimärproduktion für regionale Unterschiede in der Effektstärke sorgen, da das Aufkommen und die Dominanz holziger Vegetation in niederschlagsreicheren Regionen stärker ausfällt (RATAJCZAK et al. 2012). Dies verdeutlicht, dass Verbuschungseffekte auf die Artenvielfalt immer im jeweiligen Kontext zu analysieren und zu interpretieren sind.

Fallbeispiele zur Tierartenvielfalt

Savannen des südlichen Afrika stehen durch sozioökonomische Veränderungen unter einem starken Landnutzungsdruck, der sich auf unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Skalen auf die Biodiversität auswirken kann (CHOWN 2010). Im Zuge der prognostizierten Klimaveränderungen wird erwartet, dass sich der Landnutzungsdruck zudem weiter verschärft. Auch wenn es keine verlässlichen Zahlen zum Gesamtumfang gibt, so sind schon weite Teile der Savannen im südlichen Afrika großflächig verbuscht und die betroffenen Flächen nehmen jährlich zu (O'CONNOR et al. 2014), weshalb die Entwicklung als eine der bedrohlichsten Formen der Weidelanddegradierung angesehen wird. Neben der Veränderung der Pflanzendiversität wirkt sich eine in der Regel durch Landnutzung ausgelöste Verbuschung ganz unterschiedlich auf die Artenvielfalt von Tieren aus. Entscheidend ist häufig, dass einzelne Tiergrup-

pen ihr Habitat und die Vegetationsstrukturen darin auf unterschiedlichen räumlichen Skalen wahrnehmen und sie als Nahrungs- bzw. Schutzstrukturen nutzen.

Untersuchungen entlang von Verbuschungsgradienten in der südlichen Kalahari zeigen für Insekten (BLAUM et al. 2009a) und kleine bis mittelgroße Raubtiere (BLAUM et al. 2009b) unimodale Zusammenhänge zwischen Verbuschung und Artenvielfalt mit maximaler Diversität bei einer mittleren Buschbedeckung von ca. 15%. Im Gegensatz dazu wurden ausschließlich negative Effekte für Reptilien (WASIOŁKA & BLAUM 2011) und Nagetiere (BLAUM et al. 2007a) beobachtet (Abb. 3.20-2). BLAUM et al. (2007b) stellen heraus, dass die Veränderung der strukturellen Diversität entscheidend die Artenvielfalt von Raubtieren bestimmt im Vergleich zur Abundanz ihrer Hauptbeutetiere (Nagetiere, Reptilien und Insekten). Ähnliche Auswirkungen von veränderter struktureller Diversität durch Verbuschung auf die Artenvielfalt in afrikanischen Savannen wurden auch für Vögel (SIRAMI et al. 2009) und Eidechsen (MEIK et al. 2002) beobachtet. Auch positive Effekte wurden für einzelne Arten dokumentiert. Ein Beispiel dafür ist der Elsterdrossling (*Turdoides bicolor*), der im Schutz von Gehölzen nach Nahrung sucht. In offenen Savannenhabitaten können die Entfernungen zwischen geeigneten Bäumen und Büschen zur Nahrungssuche so groß werden, dass das Prädationsrisiko während der Nahrungssuche deutlich erhöht ist. Daher kann eine Zunahme von Gehölzen zunächst durchaus positive Auswirkungen auf die Qualität der Nahrungsplätze haben (THIELE et al 2008).

Eine Zunahme holziger Vegetation kann auch zu Veränderungen der Artenzusammensetzung nativer Herbivorengemeinschaften führen. Im südafrikanischen Krüger Nationalpark führte die Unterdrückung der Grasbedeckung durch die Zunahme des Buschanteils zu einem Rückgang grasfressender Herbivoren der Offenlandschaften wie u.a. Zebras (*Equus burchellii*) und Gnus (*Connochaetus taurinus*), die wiederum von laubfressenden Herbivoren wie z.B. Kudu-Antilopen (*Tragelaphus strepsiceros*) und Giraffen (*Giraffa camelopardalis*) ersetzt wurden (SMIT & PRINS 2015). Die Änderungen in der Vegetationsstruktur und den Herbivorengemeinschaften können sich dann auch negativ auf Topprädatoren auswirken, sei es wegen geringerer Beutedichten, schlechten Sichtverhältnissen oder eingeschränkter Bewegungsräume, die zu einer geringen Jagdeffizienz und einem geänderten Jagdverhalten zwingen (z.B. MUNTIFERING et al. 2006).

Ein anderes Beispiel für eine durch Verbuschung ausgelöste Verhaltensänderungen zeigt sich an der afrikanischen Eidechsenart *Pedioplanis l. lineoocellata*. Normalerweise wird diese Art als »sit and wait for-

ger« klassifiziert. Das heißt, sie sitzt versteckt an einem Grashorst und wartet auf vorbeikommende Beute. In verbuschten Habitaten mit geringer Nahrungsverfügbarkeit verändert Pedioplanis ihr Nahrungssuchverhalten in »actively foraging«, d.h. Individuen suchen aktiv nach Beute und legen dabei signifikant längere Strecken mit erhöhtem Prädationsrisiko zurück. Diese Verhaltensplastizität wirkt als Puffermechanismus gegen die ansonsten negativen Effekte von Verbuschung und ermöglicht es dieser Art auch noch in stark verbuschten Savannen vorzukommen, allerdings in deutlich niedrigeren Dichten (BLUMRÖDER et al. 2012).

Bedeutung des Klimawandels

Die zentralen Klimavariablen für Änderungen in der Vegetationsstruktur der Savannen sind Niederschlag, Temperatur und CO_2 -Gehalt der Atmosphäre. Die Trends in den Variablen für Afrika sind regional mitunter recht verschieden. Über die letzten Jahrzehnte zeichnen sich aber generell steigende Temperaturen und CO_2 -Gehalte, eine Zunehmende Variabilität im Niederschlag (bei teils zu- und andernorts eher abnehmenden Mengen), länger anhaltende Trockenphasen und vermehrt Starkregenereignisse ab, insbesondere in den südlichen Regionen des Kontinents (vgl. NIANG et al. 2014). Diese Veränderungen wirken direkt und indirekt auf das Pflanzenwachstum durch die Beeinflussung der Wasserverfügbarkeit und der Effizienz in der Wassernutzung. Dabei spielen auch Rückkopplungseffekte auf die Häufigkeit und Intensität von Feuer durch die Zu- oder Abnahme von Gräsern eine wesentliche Rolle. In Savannen-Regionen mit einer prognostizierten Abnahme der jährlichen Niederschlagsmenge dürfte unter wärmeren Bedingungen der Wasserstress für die Pflanzen im Allgemeinen zunehmen und sich negativ auf die Vegetationsbedeckung auswirken. Häufigere Dürreperioden würden zudem Reproduktionserfolge mindern, vor allem in den trockeneren Savannensystemen. Dem gegenüber stehen die Effekte einer CO_2 -Düngung durch steigende atmosphärische Konzentrationen. Hierbei sind Gehölze, generell Pflanzen vom CO_2 -Fixierungstyp C_3 , meist im Vorteil gegenüber den dominanten C_4 -Gräsern der Savanne, deren Photosyntheseleistung unter heutigen CO_2 -gehalten weitestgehend gesättigt ist. Durch eine höhere CO_2 -Aufnahmekapazität steigt aber jene von Gehölzen, und, bei gleichzeitig geringeren Transpirationsraten, die Gefahr von Verbuschung durch einen schnelleren Biomassezuwachs und höhere Überlebenschancen von Keimlingen (z.B. TIETJEN et al. 2010). Auch längere Vegetationsperioden (SCHEITER & HIGGINS 2009), der Rückgang von Frostereignissen (O'CONNOR et al. 2014) oder das häufigere Auftreten von einzelnen Starkregen (KULMATISKI & BEARD 2013,

siehe auch Kap. 3.15 - HICKLER) könnte die Vermehrung und Ausbreitung von Gehölzen lokal begünstigen. Dynamisch-globale Vegetationsmodelle (DGVM) prognostizieren sogar Verschiebungen ganzer Biogrenzen bzw. Vegetationszonen in Afrika (SCHEITER & HIGGINS 2009). Die Konsequenz eines bioklimatischen Wandels und großräumiger Verluste ökologischer Nischen würde sich in artspezifischen Antworten auf die Veränderungen des Lebensraumes ausdrücken, Änderungen in der geographischen Verbreitung von Tieren und Pflanzen bedingen, und die heimische Artenvielfalt insgesamt gefährden (MIDGLEY & BOND 2015).

Fazit

Es kann festgehalten werden, dass sich in den trockeneren, strukturarmen Savannen eine Zunahme holziger Vegetation häufig erst einmal positiv auf die lokale Artenvielfalt auswirkt, zumindest bis zum Erreichen eines lokal-spezifischen Optimums. In den feuchteren, produktiveren Systemen besteht die Gefahr, dass dieses durch die schnellere Zunahme pflanzlicher Biomasse und Dominanz von Gehölzen früher erreicht und überschritten wird. Organismen-Gruppen oder Arten reagieren teils sehr unterschiedlich auf Verbuschung, wobei sich negative Effekte auch über Trophieebenen hinweg auswirken können und eine Reihe von Rückkopplungseffekten existieren. Unterschiede ergeben sich auch aus nicht einheitlichen Umweltbedingungen und Ausgangssituationen, was zur Beurteilung der Effekte immer mit herangezogen werden sollte. Beobachtungen von positiven oder neutralen Effekten auf die Artenvielfalt sollten nicht darüber hinwegtäuschen, dass die stattfindenden ökosystemaren Veränderungen zu einem stabilen alternativen Vegetationszustand führen können, egal ob artenreicher oder nicht. Die Folgen sind häufig, wenn überhaupt, nur schwer und mit viel Restaurationsaufwand umkehrbar, wobei die Eingriffe nur selektiv auf die Artenvielfalt wirken mögen und unter Umständen Raum für invasive Arten schaffen (ARCHER & PREDICK 2014).

Die eingangs gestellte Frage, ob Verbuschung eine Gefahr für die Artenvielfalt afrikanischer Savannen darstellt, ist somit nicht eindeutig zu beantworten. Trotz teils gegensätzlicher Niederschlagszenarien prognostizieren verschiedene Modelle aufgrund der atmosphärischen Entwicklungen eine voranschreitende Ausbreitung und Zunahme von Gehölzen auf dem Kontinent. Hierbei hängt das Ausmaß stark von den jeweiligen Nettoeffekten der wirkenden Klimavariablen ab, aber auch von deren Interaktion mit anderen relevanten Faktoren wie Landnutzung oder Rückkopplungseffekten auf das Feuerregime. Was dies im Einzelnen für die lokale Artenvielfalt bedeutet und wel-

che Maßnahmen zu ihrem Schutz und Erhalt ergriffen werden müssen, ist daher schwer vorherzusagen. Hier bedarf es weiterer Anstrengungen in der Erforschung der Ursachen und Auswirkungen von Verbuschung auf lokaler bis regionaler Ebene, ergänzt durch experimentelle Untersuchungen möglicher Klimawandeleffekte. Dies würde für die Entwicklung langfristiger Strategien für ein angepasstes und nachhaltiges Management von Savannenökosystemen von zentraler Bedeutung sein.

Literatur

- ARCHER, S. R. & K. I. PREDICK (2014): An ecosystem services perspective on brush management: research priorities for competing land use objectives. *Journal of Ecology* 102:1394-1407.
- BLAUM, N., E. ROSSMANITH & F. JELTSCH (2007a): Land use affects rodent communities in Kalahari savannah rangelands. *African Journal of Ecology* 45:189-195.
- BLAUM, N., E. ROSSMANITH, M. SCHWAGER & F. JELTSCH (2007b): Responses of mammalian carnivores to land use in arid Kalahari rangelands. *Basic & Applied Ecology* 8:552-564.
- BLAUM, N., C. SEYMOUR, E. ROSSMANITH, E. SCHWAGER et al. (2009a): Changes in arthropod diversity along a land use driven gradient of shrub cover in savanna rangelands: identification of suitable indicators. *Biodiversity and Conservation* 18:1187-1199.
- BLAUM, N., B. TIETJEN & E. ROSSMANITH (2009b): The impact of livestock husbandry on small and medium sized carnivores in Kalahari savannah rangelands. *Journal of Wildlife Management* 73:60-67.
- BLUMRÖDER, J., J. ECCARD & N. BLAUM (2012): Behavioural flexibility in foraging mode of the spotted sand lizard (*Pedioplanis l. lineoocellata*) seems to buffer negative impacts of savanna degradation. *Journal of Arid Environments* 77:149-152.
- CHOWN, S. L. (2010): Temporal biodiversity change in transformed landscapes: a southern African perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 365:3729-3742.
- DEAN, W. R. J., S. J. MILTON & F. JELTSCH (1999): Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments* 41:61-78.
- ELDRIDGE, D. J., M. A. BOWKER, F. T. MAESTRE, E. ROGER et al. (2011): Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14:709-722.
- ELDRIDGE, D. J. & S. SOLIVERES (2014): Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany* 62:594-608.
- KULMATISKI, A. & K. H. BEARD (2013): Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change* 3:833-837.
- LINSTÄDTER, A., Z. BORA, A. TOLERA & A. ANGASSA (2015): Are trees of intermediate density more facilitative? Canopy effects of four East African legume trees. *Applied Vegetation Science* 19:291-303.
- MEIK, J. M., R. M. JEO, J. R. MENDELSON & K. E. JENKS (2002): Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation* 106:29-36.
- MIDGLEY, G. F. & W. J. BOND (2015): Future of African terrestrial biodiversity and ecosystems under anthropogenic climate change. *Nature Climate Change* 5:823-829.
- MUNTIFERING, J. R., A. J. DICKMAN, L. M. PERLOW et al. (2006): Managing the matrix for large carnivores: a novel approach and perspective from cheetah (*Acinonyx jubatus*) habitat suitability modelling. *Animal Conservation* 9:103-112.
- O'CONNOR, T. G., J. R. PUTTICK & M. T. HOFFMAN (2014): Bush encroachment in southern Africa: changes and causes. *African Journal of Range and Forage Science* 31:67-88.
- NIANG, I., O. RUPPEL, M. A. ABDRABO, A. ESSEL et al. (2014): Africa. In: BARROS, V. R., C. B. FIELD, D. J. DOKKEN et al. (eds.) - Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: Regional aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, NY, USA. 1199-1265.
- RATAJCZAK, Z., J. B. NIPPERT & S. L. COLLINS (2012): Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology* 93:697-703.
- SCHEITER, S. & S. I. HIGGINS (2009): Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology* 15:2224-2246.
- SMIT, I. P. J. & H. H. T. PRINS (2015): Predicting the effects of woody encroachment on mammal communities, grazing biomass and fire frequency in African savannas. *PLoS ONE* 10:e0137857.
- SOLIVERES, S., F. T. MAESTRE, D. J. ELDRIDGE, M. DELGADO-BAQUERIZO et al. (2014): Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Global Ecology and Biogeography* 23:1408-1416.
- SIRAMI, C., C. SEYMOUR, G. MIDGLEY & P. BARNARD (2009): The impact of shrub encroachment on savanna bird diversity from local to regional scale. *Diversity and Distributions* 15: 948-957.
- THIELE, T., F. JELTSCH & N. BLAUM (2008): Importance of woody vegetation for foraging site selection in the Southern Pied Babbler (*Turdoides bicolor*) under two different land use regimes. *Journal of Arid Environments* 72: 471-482.
- TIETJEN, B., F. JELTSCH, E. ZEHE, N. CLASSEN et al. (2010): Effects of climate change on the coupled dynamics of water and vegetation in drylands. *Ecohydrology* 3:226-237.
- WASIOŁKA, B. & N. BLAUM (2011): Comparing biodiversity between protected savanna and adjacent non-protected farmland in the southern Kalahari. *Journal of Arid Environments* 75:836-841.

Kontakt:

Dr. Niels Dreber

Ökosystemmodellierung, Büsingen-Institut

Universität Göttingen

ndreber@uni-goettingen.de

Dr. Niels Blaum

Vegetationsökologie und Naturschutz, Universität Potsdam

blaum@uni-potsdam.de

Dreber, N. & N. Blaum (2016): Verbuschung afrikanischer Savannen: Eine Gefährdung für die Artenvielfalt? In: Lozán, J. L., S.-W. Breckle, R. Müller & E. Rachor (Hrsg.). Warnsignal Klima: Die Biodiversität. 210-215. Online: www.klima-warnsignale.uni-hamburg.de. doi:10.2312/warnsignal.klima.die-Biodiversität.34.