

Hochgebirge als „hot spots“ der Biodiversität - dargestellt am Beispiel der Phytodiversität.

- Georg Grabherr, Michael Gottfried u. Harald Pauli, Wien -

Abstract

High mountains as hot spots of biodiversity - the example of phytodiversity.

The high mountains of the world are biodiversity hot spots, in absolute terms (tropical mountains) as well as in relative terms (related to the surrounding lowlands). For explanation the following hypothesis are relevant:

1. Mountains exploit the „third dimension“. A changing climate over short distances creates condensed diversity.
2. Habitat diversity of mountains is very high which is related to the high frequency of different kinds of disturbances, and the occurrence of deficit habitats (e.g. limitation of space on rock faces and cliffs, depauperate soils) as well as surplus habitats (surplus of water, snow, nutrients).
3. Alpha-diversity of plant communities is higher than that of corresponding habitats in the lowlands.
4. The floristic resources of mountains (many endemics) is higher than that for lowlands.

A global comparison of the different habitats occurring in mountains support hypothesis 2 whereas the combined effect of high habitat diversity and changing floristic composition of the related plant communities along the elevational gradient is most relevant. Alpha-diversity of montane and alpine communities does not exceed those of the corresponding habitats in the valleys and lowlands.

The elevational gradient of phytodiversity in the Alps shows discontinuities when studied at the landscape scale (>25 ha) but in some cases also at the community level. This is in contradiction to the observed linear decrease above 1000 m of tree and shrub diversity in tropical forests with increasing elevation. The contribution of endemics to the overall diversity increases with increasing elevation. Proofs were found in the Northeastern Alps as well as in the Sierra Nevada of Spain.

1. Einleitung

Global und großräumig betrachtet sind die Hochgebirge der Erde Biodiversitätszentren, sowohl absolut wie im Fall der subtropisch/tropischen Hochgebirge (BARTHLOTT & WINIGER 1998, BARTHLOTT, in diesem Band) als auch relativ zu ihrem Umland. In Europa sind es vor allem die alpinen und die mediterranen Hochgebirge, deren Artenzahl pro Flächeneinheit besonders hoch ist, bzw. eine hohe Zahl von Endemiten auftritt (WILLIAMS et al. 1999). Zur Erklärung dieser hohen Biodiversität bieten sich folgende Hypothesen an:

1. Hochgebirge erschließen die dritte Dimension. Die latitudinalen Klimazonen sind in Hochgebirgen auf eine kurze Distanz komprimiert, d.h. dass auch die verschiedenen Vegetationszonen gewissermaßen auf einen vergleichsweise kleinen Raum verdichtet sind (KÖRNER 1999).

2. Die Habitatsvielfalt in Hochgebirgen ist durch die Steilheit und das bewegte Relief besonders hoch („Habitat“ wird hier etwa im Sinne der „Biotope classes“ nach DEVILLIERS & DEVILLIERS-TERSCHUREN 1996 verstanden).
3. Die Lebensgemeinschaften, die Pflanzengesellschaften im speziellen, sind durch eine besonders hohe alpha-Diversität ausgezeichnet, d.h. die Artenzahl pro Gesellschaftstyp ist überdurchschnittlich hoch.
4. Hochgebirge haben immer als „Motoren der Evolution“ gewirkt, wodurch die verfügbaren Florenressourcen besonders hoch sind (bes. hoher Endemitenanteil).

In diesem Beitrag werden vor allem Hypothese 2 und 3 näher beleuchtet und diskutiert. Einer Sichtung der Habitatsvielfalt von Hochgebirgen im globalen Vergleich (vorwiegend aufgrund der eigenen Erfahrungen und der Beobachtungen des Erstautors) folgt die Darstellung von Mustern der alpha-Diversität im latitudinalen und altitudinalen Vergleich.

2. Habitatvielfalt als eine der Ursachen hoher Biodiversität in Hochgebirgen

Die Grundvoraussetzung für die hohe Biodiversität der Hochgebirge ist zweifellos die Erschließung der dritten Dimension. Damit verbunden ist aber nicht nur eine kontinuierliche Veränderung der Klimas (TURNER 1973, FRANZ 1979, BARRY 1992, KÖRNER 1999) bis an die Kältengrenzen des Pflanzenlebens (höchste Blütenpflanzenvorkommen: Himalaja bei 6500 m; siehe GRABHERR et al. 1995), Berge sind - und so einfach dies klingen mag - vor allem steil. Bodenerosion ist sehr wirksam. Die Böden sind - etwa im Gegensatz zu den arktischen Tundren - flachgründig, der Chemismus des Ausgangsgesteins wirkt vor allem über der Waldgrenze unmittelbar auf die Pflanzendecke (z.B. GIGON 1987). Steilheit bedingt auch ein weites Spektrum an Störungsregimen wie Lawinen, Steinschlag, Erdbeben, Regenschuttbildung. Übersteilte und senkrechte Flächen erlauben nur in Spalten, in Rillen und Felsabsätzen das Auftreten wurzelnder Pflanzen. Raummangel, also Ressourcenmangel im weitesten Sinne, wirkt hier als limitierender Faktor (GRABHERR 1995). Andererseits bedingt das steile Relief auch Ressourcenüberschuss durch Akkumulation von Nährstoffen, die von Hängen abgetragen werden. Es kommt auch zu Überschuss von Schnee, der von den steilen Hängen abrutscht bzw. in Mulden zusammengeweht wird. Ebenso fließt Wasser in der Regel rasch ab. Wasserüberschuss, bestimmte terrestrische Standorte (Moore, Sümpfe) oder Seen sind daher meistens nur kleinflächig ausgebildet.

All diese Phänomene bedingen ein kleinräumiges, reliefbetontes Habitats- und damit verbunden -Vegetationsmosaik, welches letzteres sich durch den höhenbedingten Klimagradianten zusätzlich ändert. Das hochgebirgstypische Habitatsensemble (i.e. geschützte oder exponierte Lage, Wasser- oder Nährstoffüberschuss, bestimmte Störungsregime, Fels) bleibt aber entlang des Höhengradienten mehr oder weniger dasselbe. In Tabelle 1 wurde der Versuch unternommen, diese Habitatsvielfalt für die alpine Stufe inklusive entsprechender Vegetationstypen und bezogen auf die verschiedenen Großlebensräume der Erde zusammenzustellen, wobei - der geobotanischen Tradition folgend - zwischen zonalen und azonalen Typen unterschieden wird (vgl. GRABHERR 1995).

Zonale Vegetationstypen können relativ große Flächen einnehmen (>100 ha), obwohl zu deren vollständiger Ausbildung oft nur wenige Quadratmeter genügen. In anderen Worten, ihr Raumbedarf ist - etwa im Gegensatz zu Wäldern - gering. Betreffend azonaler Vegetationstypen gilt für störungsbedingte das gleiche, ebenso für die Felsvegetation. Überschusssituationen hingegen treten meist nur sehr kleinräumig auf, auch wenn Hochstaudenfluren, oder Schneetälchen in manchen Gebirgen ausgedehnt sind. Besonders interessant sind Habitate

und Vegetationstypen, die am besten als extrazonal zu bezeichnen sind, wie etwa die Wärmeeasen auf einigen Vulkanen der Anden auf über 6000 m Seehöhe (HALLOY 1991). Im Gipfelbereich des Kilimantscharo, einer kälte- und trockenheitsbedingten Hochgebirgswüste, treten typische afroalpine Gefäßpflanzen an feuchten Stellen auf, wobei die Nässe von an Felsen herabtropfendem Kondensationswasser (Wasserdampf aus Fumarolen) stammt (BECK 1988).

Tab. 1: Versuch einer globalen Übersicht typischer Habitats der alpinen Lebensräume in den Hochgebirgen der Erde (inkl. Vegetationstypen im Sinne von Formationen). Besonders auffällige Formationen sind herausgehoben (fett), kleinflächig ausgebildete kursiv angeführt. Zur Unterscheidung von „Zonal, azonal, extrazonal“ siehe Text.

Tab. 1: Attempt to classify alpine habitats in the high mountain systems of the world (incl. vegetation types given as „formations“). Dominating formations are in bold letters, those only expanding over small areas are in italics. For definition of „zonal, azonal, extrazonal“ see text.

	Zonal	extrazonal			azonal		
			limited space	disturbance	surplus of water	Surplus of snow	Surplus of nutrients
Tropical	Paramos , dwarf shrubs heath		<i>Epilithic lichens and mosses</i>	<i>Screes, Brodelerden, solifluction, moraines, hurricanes</i>	<i>Springs, fens, lake shores, bogs</i>		
Wet subtropical	Dwarf shrub heath, alpine grasslands , <i>open cushion formations</i>		<i>Epilithic lichens & mosses, rock communities</i>	<i>Screes, solifluction, avellanches, moraines, hurricanes</i>	<i>Springs, fens, lake shores</i>	<i>Snow beds</i>	Megaforbic communities
Dry subtropical	Puna , dwarf shrub heath, semidesert	<i>Volcanic hot spots</i>	<i>Epilithic lichens</i>	<i>Screes, solifluction, avellanches, moraines</i>	<i>Springs, meltwater patches</i>	<i>Snow beds</i>	
Hot desertic	Open shrublands & grasslands, <i>semidesert</i>		<i>Epilithic lichens</i>	<i>Screes, moraines</i>	<i>Meltwater patches</i>		
Mediterranean	Thorny cushion - , open dwarf shrub heath		Epilithic lichens, rock communities	Screes	<i>Meltwater patches</i>	<i>Snow beds</i>	
Warm temperate	Dwarf shrub heath, alpine grasslands	Wind swept ridges	<i>Epilithic lichens & mosses, rock communities</i>	<i>Screes, avellanches, moraines</i>	<i>Springs, fens, lake shores</i>	<i>Snow beds</i>	Megaforbic communities
Cold temperate	Dwarf shrub heath, alpine grasslands	Wind swept ridges	<i>Epilithic lichens & mosses, rock communities</i>	<i>Screes, avellanches, moraines, solifluction</i>	<i>Springs, fens, lake shores</i>	<i>Snow beds</i>	Megaforbic communities
Cold desertic	Open dwarf shrubs heath, alpine steppes		<i>Epilithic lichens, rock communities</i>	<i>Screes, moraines, solifluction</i>	<i>Fens, bogs</i>	<i>Snow beds</i>	Herb fields
Boreal	Dwarf shrub heath, alpine tundra, fjell fields		<i>Epilithic lichens & mosses, rock communities</i>	<i>Screes, moraines, solifluction, avellanches</i>	<i>Springs, fens, lake shores</i>	<i>Snow beds</i>	Megaforbic communities
Arctic	<i>Mountain tundra, cold deserts</i>	<i>Polar oasis</i>	<i>Epilithic lichens & mosses</i>	<i>Screes, moraines, solifluction</i>	<i>Springs, fens</i>	<i>Snow beds</i>	<i>Herb fields</i>

2.1. Zonale Vegetation

Es sind vor allem vier Formationstypen, die die „alpinen Stufen“ der Hochgebirge in unterschiedlicher Weise als zonale Vegetation prägen: die Riesenschopfbäumvegetation oder Paramo der tropischen Hochgebirge, die hochwüchsige Horstgrasflur oder Puna in den subtropischen Gebirgen, die Zwergstrauchheide und das alpine, kurzrasige Grasland bzw. die Hochgebirgssteppe in den temperaten, kaltariden und borealen Hochgebirgen. In den Grasländern und Steppen dominieren oft Cyperaceen, wie in den Alpen die verschiedenen Seggen (*Carex curvula*, *C. sempervirens*, *C. firma*) oder in Hochasien die Kobresien. Der in der internationalen Literatur häufig verwendete Begriff „alpine tundra“ oder „fjell field“ für offene zwergstrauchbetonte Formationen passt vor allem zu den borealen und arktischen Hochgebirgen. Eine zweifellos besondere Stellung besitzen die Igelpolsterfluren auf den Hochgebirgen um das Mittelmeer, dem Nahen und mittleren Osten. Den mediterranen Hochgebirgen der Neuen Welt (Sierra Nevada in Kalifornien, Teile der Chilenische Anden) fehlt dieser auffällige Vegetationstyp und ist dort durch mehr oder weniger offene Zwergstrauchfluren ersetzt.

Oberhalb des sich über ca. 1000 Höhenmetern erstreckenden (GRABHERR et al. 1995), geschlossenen Vegetationsgürtels folgt die nivale Zone mit offenen Vegetationstypen, die aber noch bis in große Höhen nach dem prinzipiellen Hochgebirgshabitatmuster differenziert sein können (PAULI et al. 1999).

2.2. Azonale Vegetation

2.2.1. Felsfluren

Felsen und Karstflächen als azonale Habitate besitzen besonders in den temperaten und mediterranen Hochgebirgen einen sehr eigenständigen Charakter, wobei der Endemitenanteil besonders unter den Gefäßpflanzen auffällig ist. Mit Ausnahme der Makro- und Nanophanerophyten können sämtliche Lebensformen in den höheren Lagen der Hochgebirge in diesen Gesellschaften auftreten, vor allem aber Polster- und Rosettenpflanzen.

2.2.2. Störungsgeprägte Habitate (Lawinen- und Schuttfluren, Frostböden)

Von den störungsgeprägten Habitaten seien zuerst die Lawinenbahnen mit ihren „Urwiesen“ genannt. Sie sind eine Domäne schneereicher Hochgebirge wie der warm-temperaten und temperaten Zone bzw. ozeanisch geprägter borealer Gebirge (z.B. Skanden). In den tropischen Hochgebirgen fehlen die nötigen Schneemengen für Lawinen. In der Nacht gefallener Schnee schmilzt untertags ab. Wohl aber können Hagel- und Graupelschauer ganze Felswände „kahl schleifen“ (z.B. am Ruwenzori). Geschützte Felsflächen tragen hingegen besonders in den feuchten Tropen eine üppige Moos- bzw. Flechtendecke, die über glatten Harnschflächen aufgrund eigener Schwere abrutschen kann.

Von ständigem Steinschlag gespeiste Regschutthalden beherbergen - ähnlich den Felsfluren - oft Endemitemgemeinschaften, besonders in den mediterranen und temperaten Hochgebirgen, und hier vor allem dort, wo Kalke oder Dolomite als Felsbildner auftreten. Es dominieren Spezialisten, die mechanischen Stress ertragen und über ein hohes vegetatives Regenerationsvermögen verfügen. Über hohes Regenerationsvermögen verfügen auch Arten in Hochgebirgen, die extremen Stürmen wie den Taifunen in den Japanischen Bergen ausgesetzt sind. Windkantenvegetation und Steinpflasterböden sind hier besonders auffällig und beherrschen das Landschaftsbild mitunter mehr als die zonalen Vegetationstypen (z.B. Daisestusan, Hokkaido). Kryoturbation, auf geeigneten Flächen in Form von Solifluktion, spielt auch in den anderen Hochgebirgen eine große Rolle und verhindert nicht selten die Ausbildung geschlossener Vegetation. Dem mechanischen Stress auf solchen Flächen widerstehen nur „Soliflukti-

onsakrobaten“ (MIEHE 1997). Die Permafrostgrenze dürfte übrigens in vielen Hochgebirgen mit der Obergrenze geschlossener Vegetationsformen übereinstimmen (so nicht trockenheitsbedingte Hochgebirgswüsten auftreten).

2.2.3. Primäre Sukzession

Hochgebirge mit rezenten Vergletscherungen sind in allen Großlebensräumen zu finden. Die Sukzession auf frei werdenden Moränen beginnt zwangsläufig mit Pionierarten. Diese „alpinen Ruderalia“ sind aber selten annuell, sondern mehrjährig und vergleichsweise langlebig, bei weitem aber nicht so langlebig, wie die dominanten Arten der zonalen Vegetation, deren klonale Populationen mitunter „ewiges“ Alter erreichen. Diese Arten treten in der Sukzession erst sehr spät auf bzw. dauert die Ausbildung eines ausgereiften Rasen (z.B. eines Krummseggenrasens der Alpen) tausend Jahre und mehr. Es ist deshalb falsch, auf den ältesten rezenten Moränen der Kleinen Eiszeit (meist ca. 150 Jahre, ausnahmsweise bis 400 Jahre alt) von späten Sukzessionsstadien zu sprechen. Verglichen mit der langsamen Entwicklung der Klimaxgesellschaften sind dies immer noch Pionierstadien!

Wie die Gletschervorstöße sind auch Vulkanausbrüche mit Lavaergüssen und Ascheregen in vielen Hochgebirgen der Erde (z.B. Anden, nördliche Rocky Mountains) katastrophale Ereignisse, die Primärsukzessionen auslösen bzw. wo sich in Verbindung mit Kryoturbation in den Lockermaterialien permanente Störungsregime ausbilden, die eine Entwicklung zur geschlossenen Vegetation verhindern. Ein besonders katastrophales Ereignis ist der Ausbruch eines vergletscherten Vulkans, was mit gewaltigen Muren- und Schlammlawinen verbunden ist.

2.2.4. „Überschusshabitate“

Die Habitatsvielfalt der alpinen Stufe der Hochgebirge wird weiters von Überschusssituationen stark mitbestimmt. Alpine Moore und Sümpfe sind in niederschlagsreichen Hochgebirgen (allerdings selten großflächig) häufig und je nach Wasserchemismus, Lage im Gelände, Dauer der Überschusssituation (z.B. obligat, fakultativ, nie austrocknend) sehr vielfältig ausgebildet. Schmelzwässer spielen bei der Moorbildung eine große Rolle. In besonders niederschlags- und nebelreichen Gebirgen ist die Ausbildung von Deckenmooren möglich. Relativ großflächig und die Landschaft mit bestimmend können Hochmoore in Talböden arider Hochgebirge sein, deren Wasserversorgung etwa im Falle der Moore in den Syrtten des Tianschan von Eislinsen im Boden gespeist wird. Besonders eigenwillig sind die Hochtalmoore in den ariden Anden, die in diesem Band von RUTHSATZ monographisch behandelt werden. Typisch azonale Elemente der Hochgebirge sind auch Quellmoore bzw. Quellfluren im engeren Sinne. Schüttmenge, Wasserchemismus und Periodizität der Schüttung bedingen auch hier eine enorme Vielfalt. GEISLER (1976) unterschied in ihrer Monographie der alpinen Quellfluren der Alpen beispielsweise 36 Quellflurtypen. Vergleichbar den Quellfluren sind Taustellen in Gebirgen mit Permafrost. Durch Wasserüberschuss bedingte Habitate finden sich ferner an den Ufern von Hochgebirgsseen bzw. der vielen Fließgewässer, unter denen die Gletscherbäche mit ihren spezifischen Schwemmsandgesellschaften spezielle Erwähnung verdienen.

Schneeakkumulation in Mulden und Senken bestimmt das Vegetationsmuster der temperaten, borealen und arktischen Hochgebirge wesentlich mit, fehlt aber auch den mediterranen und kaltariden Hochgebirgen nicht. In letzteren sind sie besonders auffällig, da sie oft die einzigen Habitate in der alpinen Stufe sind, die über den trockenen Sommer feucht bleiben. In den Mittelmeergebirgen findet man daher Rasengesellschaften und typische Polsterpflanzen (z.B. *Moeringia pilifera*) nur in den Schneeböden. Besonders ausgeprägt in sehr schneereichen Gebirgen zeigen Schneeböden eine deutliche Zonation, je nach Dauer der Schneebedeckung. Die extremen Innenzonen besiedeln nur noch Moose

Lawinen, Kriechschnee, Schmelzwasser transportieren organisches Material mit, ebenso Bodenreste oder mehr oder weniger fein zerriebenes Gesteinsmaterial, welches in den Ablagerungszonen des Schnees, in Mulden und auf Hangverflachungen deponiert bleibt. Unter Legerlen, die mittels Actinomycetensymbiose Luftstickstoff assimilieren, kommt es zu Stickstoffakkumulation. Wildtierläger, etwa unter Balmen, besonders aber Lägerstellen des Weideviehs sind ein dritter Typus von Nährstoffüberangebot. Gemeinsam ist allen Typen das Auftreten von Hochstaudenfluren, so genügend Feuchtigkeit vorhanden ist. Diese Fluren besitzen eine enorme Primärproduktivität und können übermannshohe Bestände bilden. Solche Riesenstaudenfluren sind vor allem aus Gebirgen mit sehr warmen Sommern aus den temperaten Lebensräumen bekannt (z.B. Westabdachung des Kaukasus), besonders aber aus ostasiatischen Hochgebirgen (z.B. Kamtschatka, Hokkaido). Hochstauden fehlen zwar den arktischen Gebirgen (zu kalt), das hohe Nährstoffangebot unter Vogelfelsen etwa, führt auch dort zu deutlichen Zonationen in der Vegetation (THANNHEISER & WÜRTHRICH 1999).

Der globale Vergleich der Habitatsdiversität der Hochgebirge zeigt deutlich, dass bestimmte Habitattypen in allen Hochgebirgen vorkommen, die zugehörigen Vegetationstypen, d.h. der regionale Charakter, aber sehr stark durch das Klima, das Niederschlagsregime im speziellen, bestimmt wird. In jedem Fall liefern azonale, teils auch extrazonale Standorte einen wesentlichen Beitrag zur hohen Biodiversität der Hochgebirge. Diese große Bedeutung der meist unbeachteten azonalen und extrazonalen Habitate gilt auch für die tieferen Lagen, wobei dort die Diversität der synanthropen Vegetation in Hochgebirgen, welche dicht besiedelt sind, zusätzlich bereichernd wirkt.

3. Artendiversität in Hochgebirgshabitaten (alpha-Diversität)

3.1. Latitudinaler Vergleich

Die Zahl an Gehölzarten (BHD >2 cm) in tropischen Bergwäldern kann noch über 100 liegen (bezogen auf 0,1 ha; CHURCHILL et al. 1995) und an der Waldgrenze über 30 betragen. Sie sind daher auf jeden Fall reicher als Gebirgswälder höherer Breiten, deren Gehölzbestand in warmtemperaten Gebirgen allenfalls 30 Arten übersteigt. In kaltemperaten und borealen Gebirgen reduziert sich die Zahl auf 10 und weniger (GRABHERR 2000). Oft beherrscht nur mehr eine Baumart die Wälder an der Waldgrenze. Die Artenzahl anderer Lebensformen (Chamaephyten, Hemikryptophyten, Epiphyten, Lianen) folgt nicht zwangsläufig diesem Schema. Beispielsweise beherbergen hochmontan-subalpine Wälder in den Alpen im Schnitt 30 - 40 Gefäßpflanzen im Unterwuchs (Abb. 1b), Kalk-Kiefernwälder in dieser Höhenlage noch 70 Arten und mehr (Abb. 2b). Der Flechten- und Moosbestand ist in temperaten und borealen Gebirgswäldern nicht weniger artenreich als in tropischen (dort allerdings oft sehr hohe Biomasse). Andererseits fehlen Gefäßpflanzen-Epiphyten den Bergwäldern außerhalb der Tropen und sind Lianen mehr oder weniger unbedeutend.

Oberhalb der Waldgrenze bietet sich ein anderes Bild. Die Diversität der ostafrikanischen Paramo (nur Gefäßpflanzen) übersteigt 15 Arten nur in Ausnahmefällen, wogegen die zonalen Rasen der Alpen wesentlich artenreicher sind (GRABHERR et al. 1995). Ihre Artenzahl bewegt sich im Schnitt zwischen 30-40 mit Maxima über 50 und Minima nicht unter 20. Ähnliches gilt für Zwergstrauchheiden (besonders jene auf Kalk). Gemeinsam ist allen zonalen Vegetationstypen, dass wenige Arten dominieren und die übrigen nur mit geringer Abundanz auftreten.

Die alpha-Diversität azonaler Gesellschaften ist aufgrund des „Spezialistencharakters“ dieser Vegetation in der Regel artenärmer. In den Alpen bestehen die Gesellschaften der Geröllhalden und die Nivalfluren aus meist nicht mehr als 15-25 Gefäßpflanzenarten, jene der Fel-

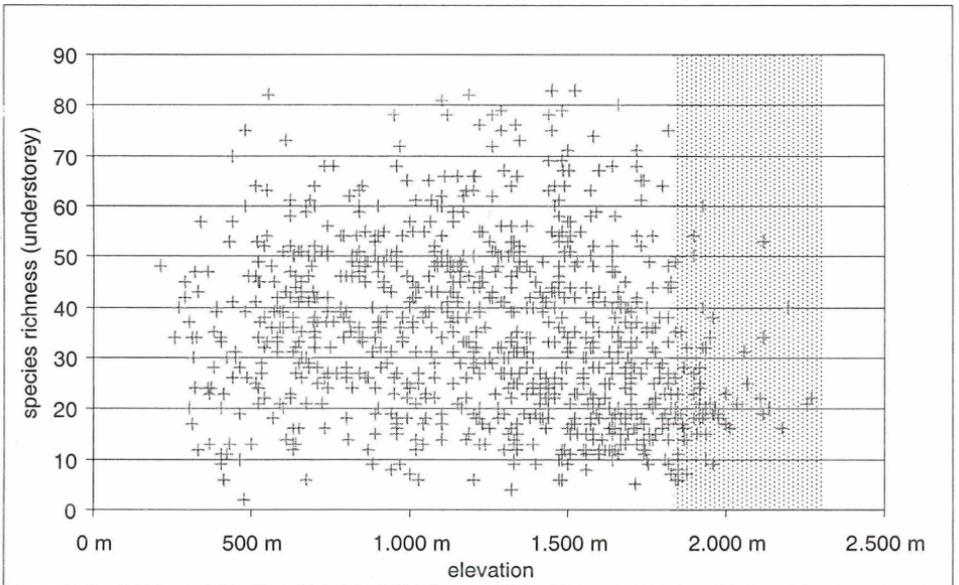
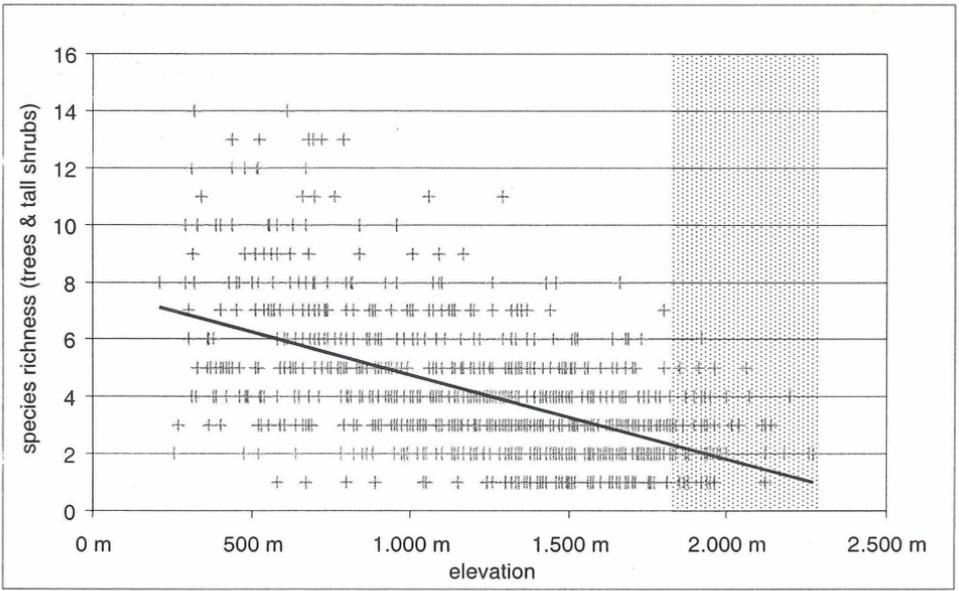
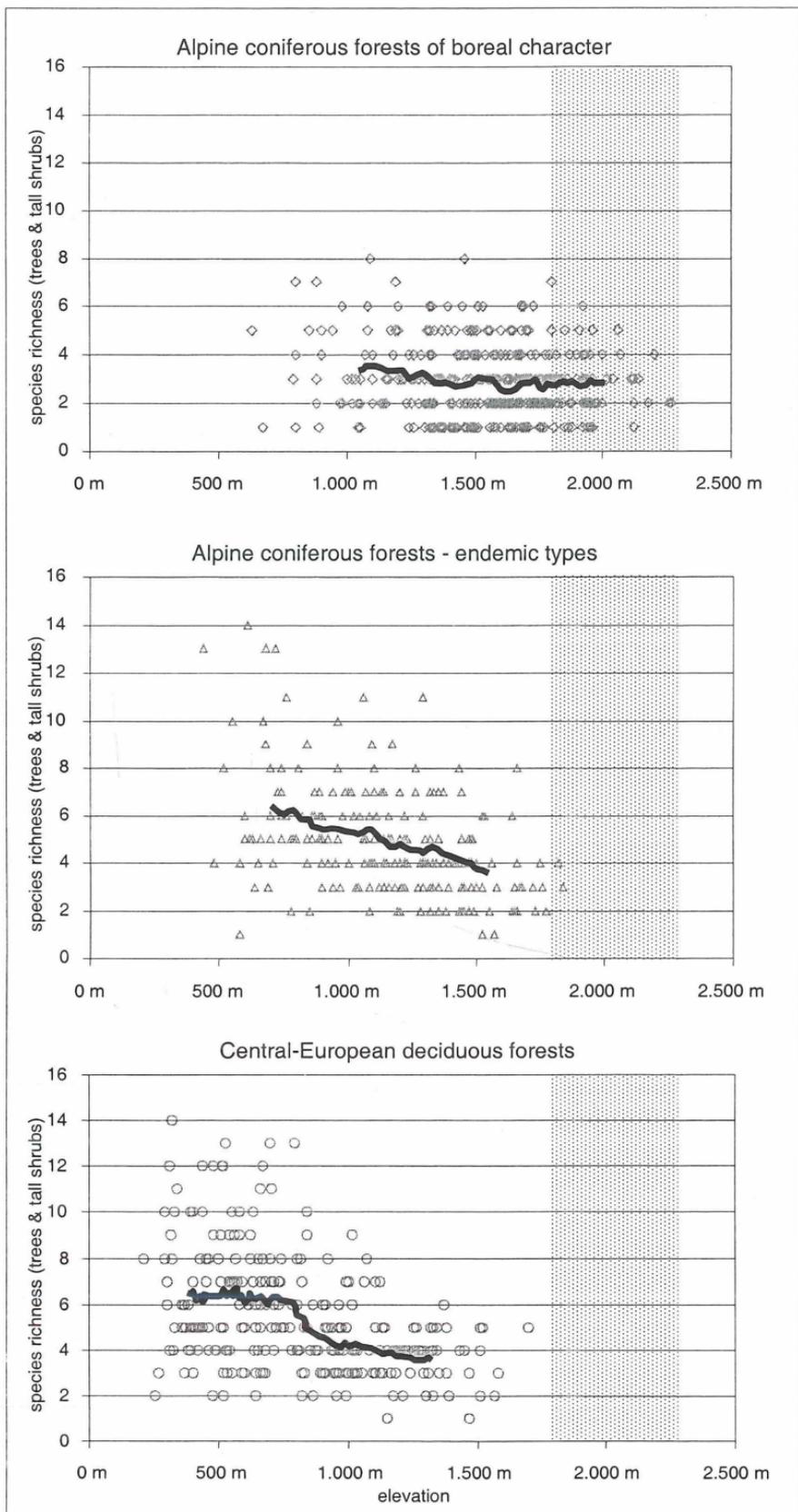


Abb. 1: Gehölzartenzahl (oben, 1a) bzw. Artenzahl des Unterwuchses (unten, 1b; nur Gefäßpflanzen) österreichischer Waldgesellschaften entlang des Höhengradienten. Der laufende Mittelwert ist als Linie dargestellt. Probenwahl nach einem stratifizierten Zufallsauswahlverfahren. Zusammengestellt nach Daten aus GRABHERR et al. (1998).

Fig. 1: Species richness of trees and tall shrubs (above, 1a), and species richness of the understorey (below, 1b) of Austrian forest communities in relation to the elevational gradient. The line indicates the running mean. Sampling design: stratified random sampling. Analysis of data taken from GRABHERR et al. (1998).



sen aus 10-20. Schneeböden sind ebenfalls nicht besonders artenreich (<20 Arten), ebenso Hochstaudenfluren (15-25 Arten). Den geringsten Artenbestand weisen Quellfluren (<15 Arten), Schwemmfluren (an Gletscherbächen) und Ufersäume von Tümpeln und Hochgebirgsseen auf. Diese Relationen dürften für die alpinen Lebensräume allgemein gelten. Quell- und Schuttfluren sind z.B. auch auf den ostafrikanischen Inselbergen (Ruwenzori) bzw. am Kinabalu (Borneo) sehr artenarm.

Insgesamt kann davon ausgegangen werden, dass die alpha-Diversität (hier nur verstanden im Sinne von Artenzahl = species richness) von Pflanzengesellschaften der Hochgebirge (nur Gefäßpflanzen) nicht höher ist als jene vergleichbarer Gesellschaften tieferer Lagen und des Flachlandes. Die Gehölzdiversität von tropischen Bergwäldern liegt sogar unter der von Tieflandsregenwäldern. Allerdings haben sich manche Verwandtschaftsgruppen (Baumfarne, Lauraceen, Rosaceen, strauchige Compositen, Ericaceen) in den tropischen Bergwäldern besonders reich entfaltet (CHURCHILL et al. 1995). Dieser qualitative Wechsel entlang des Höhengradienten schlägt deshalb bei Diversitätszahlen bezogen auf große Flächeneinheiten (z.B. in der Phytodiversitätskarte von BARTHOLOTT, in diesem Band) besonders zu Buche.

3.2. Höhengradienten

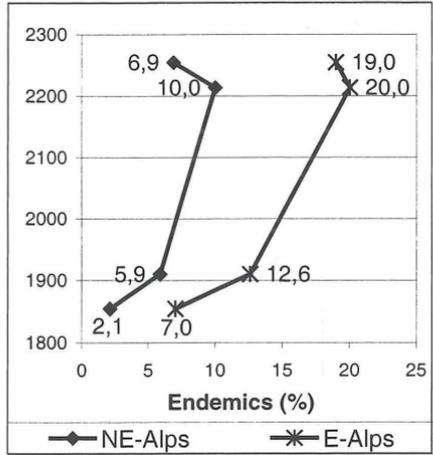
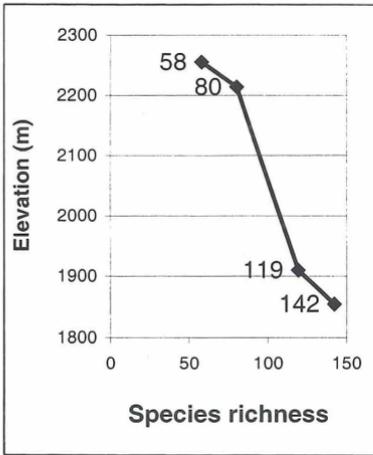
Allgemein wird angenommen, dass die Artenzahlen mit der Höhe mehr oder weniger kontinuierlich abnehmen. Dies gilt zweifellos für die Gehölze der Bergwälder, die tropischen Nebel- und Wolkenwäldern im speziellen (GENTRY in CHURCHILL et al. 1995). Dass diese Abnahme kontinuierlich verläuft, dürfte im Detail aber nicht allgemein stimmen. Die Auswertung eines Datensatzes von über 2000 Vegetationsaufnahmen österreichischer Bergwälder ergab zwar ein mehr oder weniger lineares Absinken der Gehölzartenzahl (Abb. 1a), bei Aufgliederung in die drei wichtigsten Großgruppen (*Erico-Pinetea*, *Vaccinio-Piceetea*, *Quercu-Fagetea*) zeigte sich überraschenderweise ein linearer Trend nur bei den Kiefernwäldern (Abb. 2b). Die Gehölzdiversität der Laub- und Laubmischwälder hingegen knickt bei ca. 800 m gewissermaßen ein (Abb. 2c), wogegen die Artenzahl der Nadelwälder sich überhaupt nicht verändert (Abb. 2a). Es sind Diskontinuitäten, wie sie etwa die Laubwaldkurve zeigt, die zum Konzept der Höhenzonen geführt haben. Ein weiterer Grund für „Zonierungsversuche“ liegt darin, dass taxonomische Gruppen eindeutige Optima in bestimmten Höhenstufen aufweisen. So etwa die Flechten, Moose, Baumfarne, Rosaceen, Lauraceen in tropischen Bergwäldern. Diese qualitativen Änderungen können auftreten, auch wenn sich die Artenzahlen selbst nicht ändern. Der Unterwuchs der Alpenwälder beispielsweise pendelt zwischen 20 und 40 Arten unabhängig von der Höhenlage (Abb. 3). Dabei werden „Buchenwaldbegleiter“ tieferer Lagen durch „Nadelwaldbegleiter“ höherer Lagen entlang des Höhengradienten ersetzt.

Oberhalb der Waldgrenze nimmt die Artenzahl weiter ab. Aber auch hier ist der Referenzraum zu beachten. Hinsichtlich die alpha-Diversität sind die nivalen Gesellschaften artenär-

Abb. 2: Gehölzartenzahl österreichischer Waldgesellschaften entlang des Höhengradienten (vgl. Abb. 1a), differenziert dargestellt für die 3 dominanten Vegetationsklassen (= Gebirgsnadelwälder borealen Charakters/ *Vaccinio-Piceetea*, 2a; alpinisch, endemische Kiefernwälder und Nadelmischwälder/ *Erico-Pinetea*, 2b; mitteleuropäische Laub- und Laubmischwälder/ *Quercu-Fagetea*, 2c). Der laufende Mittelwert ist als Linie dargestellt. Schattierte Fläche: Höhenzone der Waldgrenzen.

Fig. 2: Species richness of trees and tall shrubs of the Austrian forest communities (see Fig. 1) but separately displayed for mountain forests of boreal character (*Vaccinio-Piceetea*, 2a), endemic Alpine mountain forests (*Erico-Pinetea*, 2b), and Central European deciduous forests (*Quercu-Fagetea*, 2c). The line indicates the running mean. Shaded area: elevation of forest timber lines.

a) NORTHEASTERN LIMESTONE ALPS (HOCHSCHWAB AREA)



b) SIERRA NEVADA / SPAIN

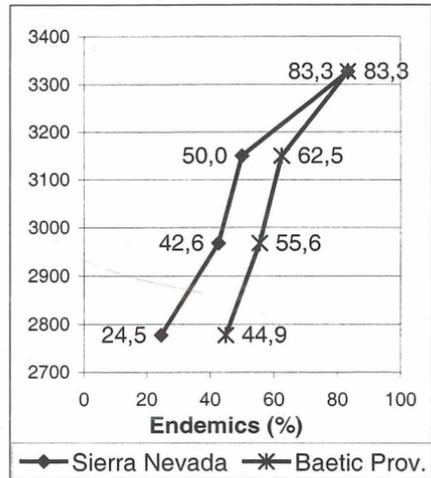
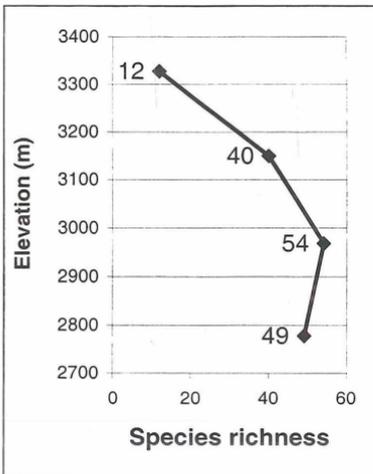


Abb. 3: Linke Abbildungen: Durchschnittliche Artenzahl (Gefäßpflanzen) pro 1 m² (n=16) auf je 4 unterschiedlich hohen Gipfelarealen der Nordost-Alpen (3a) und der Sierra Nevada (Spanien; 3b). Rechte Abbildungen: Anteil an endemischen Arten an der Gesamtartenzahl. Endemismen im enge Sinne: linke Kurve; Subendemiten: rechte Kurve.

Fig. 3: Left: Average species richness (Vascular plants) per 1 m² (n=16) at summit areas of 4 Mountains of different elevation. Comparison of the North-Eastern Alps (3a) with Sierra Nevada in Spain (3b). Right: Percentage of endemics (left hand line) and subendemites (right hand line).

mer, bis schließlich an den Kältgrenzen des Pflanzenlebens nur mehr eine oder wenige Arten auftreten. Durch die große Bedeutung des Reliefs und damit verbunden, des Auftretens azonaler Gesellschaften, sind aber Trends im alpinen Bereich schwer zu fassen. Eine standardisierte Erhebung der Arten in Flächen von 1 m² in den Nördlichen Kalkalpen bzw. der Sierra Nevada in Spanien ergab jedenfalls, dass die Artenzahlen auf Gipfelarealen mit der Höhe nicht linear abnehmen (Abb. 3). Der relative Anteil an Endemiten nimmt eindeutig zu (Abb. 3).

Landschaftsbezogen (= gamma-Diversität) lieferte die Analyse eines Datensatzes aus dem Montafon (Vorarlberg, Österreich) mit Artenzahlen auf Flächen von 500x500 m den Hinweis, dass auf dieser Raumskala die Diversität der Blütenpflanzen diskontinuierlich mit zunehmender Höhe abnimmt (GRABHERR et al. 1995). Diskontinuitäten bei 2300 m und 2700 m beweisen, dass etwa die traditionelle Untergliederung in eine untere und obere alpine Stufe in den Alpen ihre Berechtigung hat. Weniger deutliche Diskontinuitäten zeigen Untersuchungen entlang eines Höhentransektes in den Walliser Alpen (THEURILLAT & SCHLÜSSEL 1996). Nimmt man die gesamten Alpen als Bezugsraum, so erscheint die Diversität kontinuierlich, aber nicht linear abzunehmen. Dies gilt zumindest oberhalb 3000 m (GRABHERR et al. 1995).

4. Schlussfolgerungen

1. Die Hochgebirge der Erde sind regionale hot spots der Biodiversität, tropische Hochgebirge auch aus globaler Sicht.
2. Zu den wesentlichen Ursachen zählt zweifellos eine hohe Habitatdiversität, bedingt durch die große Zahl azonaler Standorte. Entscheidend ist aber zweifellos die mehrfach differierende, höhenstufenspezifische Ausbildung des gebirgstypischen Habitatensembles. Der floristische Wechsel von Höhenstufe zu Höhenstufe bedingt hohe Diversitätswerte bezogen auf große Flächen (> 100 km²).
3. Die Gehölz-Diversität tropischer Bergwälder ist höher als jene von Bergwäldern höherer Breiten, nicht zwangsläufig auch jene der assoziierten Begleitflora.
4. Die alpha-Diversität alpiner Pflanzengesellschaften ist in den Tropen eher geringer als in den mittleren Breiten, d.h. die höhere Diversität tropischer Hochgebirge ist primär auf den Artenreichtum der Wälder zurückzuführen. Insgesamt ist die Phytodiversität von Hochgebirgsgesellschaften nicht höher als jene vergleichbarer Gesellschaften der Tallagen und Tiefländer.
5. Die altitudinale Verteilung der Diversität folgt keiner generellen Regel.
Es gilt aber:
 - Die bei tropischen Gehölzen zu beobachtende lineare Abnahme der Diversität mit der Höhe gilt nicht grundsätzlich; Diskontinuitäten können auftreten.
 - Moose und Flechten, aber auch bestimmte Gefäßpflanzengruppen zeigen Diversitätsspitzen in bestimmten Höhenlagen; besonders ausgeprägt in tropischen Bergwäldern.
6. Der Anteil an Endemismen an der Gesamtdiversität nimmt mit zunehmender Höhe zu.

Literatur

- BARRY, R.G. (1972): Mountain weather and climate. - 2nd ed., Routledge, London.
- BARTHLOTT, W. & WINIGER, M. (eds.) (1998): Biodiversity. A challenge for development research and policy. - Springer Verlag, Berlin, 429pp.
- BARTHLOTT, W., J. MUTKE, G. BRAUN & KIER, G. (2000): Die ungleiche globale Verteilung pflanzlicher Artenvielfalt - Ursachen und Konsequenzen. - Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges. **12**: 67-84.
- BECK, E. (1988): Plant life on top of Mt. Kilimanjaro (Tanzania). - Flora **181**: 379-381.

- CHURCHILL, S.P., BALSLEV, H., FORERO, E. & LUTEYN, J.L. (1995): Biodiversity and conservation in neotropical montane forests. - The New York Botanical Garden, Bronx, New York, 702pp.
- DEVILLIERS, P. & DEVILLIERS-TERSCHUREN, J. (1996): A classification of Palaearctic habitats. - Nature and Environment, Council of Europe, 194pp.
- FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. - Ulmer, Stuttgart, 495pp.
- GEISLER, P. (1976): Zur Vegetation alpiner Fließgewässer. - Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz **14**, 52pp.
- GIGON, A. (1987): A hierarchical approach in causal ecosystem analysis. The calcifuge-calcicol problem in alpine grasslands. - Ecol. Studies **61**: 228-244.
- GRABHERR, G. (1995): Alpine vegetation in a global perspective. In: BOX, E.O. et al. (eds.) Vegetation science in forestry, Kluwer, The Hague, p. 441-451.
- GRABHERR, G. (2000): Biodiversity of mountain forests. In: PRICE, M.F. & BUTT, N. (eds.) Forests in sustainable mountain development: a state of knowledge, report for 2000. IUFRO 5 Research Series. CABI Publishing, New York. Pp.28-38.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M., GRUBER, A. & PAULI, H. (1995): Pattern and current changes in alpine plant diversity. In: CHAPIN, F.S. & KÖRNER, C. (eds.) Arctic and alpine biodiversity. Springer, Heidelberg, p. 167-181.
- GRABHERR, G., KOCH, G., KIRCHMEIR, H. & REITER, K. (1998): Hemerobie österreichischer Waldökosysteme. - MAB-Berichte, Band **18**; Universitätsverlag Wagner, Innsbruck. 493pp.
- HALLOY, S. (1991): Islands of life at 6000 m altitude: the environment of the highest autotrophic communities on earth (Socompa vulcano, Andes). - Arct. Alp. Res. **23**: 247-262.
- KÖRNER, C. (1999): Alpine plant life. - Springer, Berlin, 338pp.
- MIEHE, G. (1997): Alpine vegetation types of the Central Himalaya. In: WIELGOLASKI, F.: Polar and alpine tundra. - Elsevier, Amsterdam, p. 161-185.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M. & GRABHERR, G. (1999): Vascular plant distribution patterns at the low temperature limits of plant life - the alpine-nival ecotone of Mount Schrankogel (Tyrol, Austria). - Phytocoenologia **29**: 297-325.
- RUTHSATZ, B. (2000): Die Hartpolstermoore der Hochanden und ihre Artenvielfalt. - Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges. **12**: 351-371.
- THANNHEISER, D. & WÜRTHRICH, C. (1999): Flora und Vegetation am St. Jonsfjord (Spitzbergen). - Norden **13**: 291-301.
- THEURILLAT, J.P. & SCHLÜSSEL, A. (1996): L'ecocline subalpin-alpin: diversité et phenologie des plantes vasculaires. - Bull. Murithienne **114**: 163-169.
- WILLIAMS, P., HUMPHRIES, C. & ARAUJO, M. (1999) Mapping Europe's biodiversity. Making a start with species: Combining atlas data for plants and vertebrates. - European Centre for Nature Conservation and the Natural History Museum, London.

Dank

Die hier verwendeten eigenen Datensätze stammen von Projekten, die von der Österreichischen Akademie für Wissenschaften finanziert wurden. Für Auswerte- und Darstellungsarbeiten sei den Herren Mag. Wolfgang Willner, Mag. Hanns Kirchmeir und Mag. Dr. Karl Reiter herzlich gedankt.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Georg Grabherr, Michael Gottfried, Harald Pauli, Institut für Ökologie und Naturschutz, Universität Wien, Althanstr. 14, A-1090 WIEN

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Grabherr Georg, Gottfried Michael, Pauli Harald

Artikel/Article: [Hochgebirge als "hot spots" der Biodiversität - dargestellt am Beispiel der Phytodiversität 101-112](#)