

## **Landschaft und Biodiversität: Welche Faktoren bestimmen die Vielfalt der Gefäßpflanzen von Landschaften?**

- Carsten Hobohm, Flensburg -

### **Abstract**

This publication deals with the diversity of vascular plant taxa at landscape to regional scales. In general, evolution, dispersal and extinction together control species compositions of landscapes or regions composed by different landscapes. The amount of the diversity depends on the age of landscapes, productivity, catastrophies and other processes which reduce biomass, and species-pool dynamics. However, the impact of these factors is not clear, yet, and most likely differs from one region to the other.

Climate and spatial heterogeneity belong to the most important factors controlling biodiversity from regional to global scales. Climate constancy favours an uninterrupted evolution in a region if certain conditions are fulfilled (minimum water, energy, nutrients). Energy and water are responsible for two different aspects of the phytodiversity. One aspect is related to the constancy of the evolution in a region, the other is related to the speed of evolutionary processes. In general, spatial heterogeneity is positively correlated with species diversity. Heterogeneity promotes colonisation, speciation processes, and lowers competition and the extinction risk under changing conditions. Whenever heterogeneity is not in a positive manner correlated with phytodiversity one has to assume that this relation is masked by another important factor.

We assume that the relative position of a landscape or region, of barriers or dispersal axes, of mountain ranges and islands, of the distribution of land and sea are such important factors. In general, the diversity of vascular plant taxa is increasing in the following order: island far distant from the mainland, island close to the mainland, peripheral terrestrial region, and finally region of high refugial dynamics. This trend is only observable if the regions are comparable in area size, geological age, spatial heterogeneity and climate zone.

### **1. Einleitung**

Viele Studien haben sich mit den Gründen für die unterschiedliche Biodiversität von Landschaften und Regionen der Erde auseinandergesetzt. Dabei wurden einerseits Faktoren der rezenten Umwelt, andererseits aber auch historische Faktoren als maßgeblich herausgestellt. Zu den rezenten Faktoren zählen Umweltvariablen wie Temperatur, Niederschlag, Evapotranspiration, Produktivität und räumliche Heterogenität (QIAN et al. 2007, PENNISI 2005, HAWKINS et al. 2003). Auch innerhalb Europas sind Landschaften sehr unterschiedlich artenreich (vgl. die Karte zur Artenvielfalt in SVENNING et al. 2009). Ganz grob lassen sich artenreiche Landschaften in den Pyrenäen, Alpen und auf der Balkan-Halbinsel von artenarmen Landschaften, die in den wenig reliefierten Gegenden Nord-Skandinaviens gehäuft vorkommen, unterscheiden, und es stellt sich die Frage, welche Rahmenbedingungen und Prozesse die Vielfalt dieser Regionen maßgeblich beeinflusst haben und auch heute noch bestimmen. Mit solchen Gebieten befassten sich MUCINA & WARDELL-JOHNSON (2011), SVENNING et al. (2009), HOBOHM (2005), BURGA & KLÖTZLI (2004), KÜHN et al. (2003, 2004), WOHL-

GEMUTH (1998, 2002), VIRTANEN et al. (2002), BARTHLOTT et al. (2000), SCHROEDER (1998) sowie HAEUPLER et al. (1997).

Die vielen unterschiedlichen Faktoren, die allein oder in Kombination als bedeutsam für die Biodiversität herausgestellt wurden, bilden in ihrer gesamten Vielschichtigkeit möglicherweise nur wenige Prozessebenen ab (vgl. MOSER et al. 2005, HOBOHM 2000b, SHMIDA & WILSON 1985, CONNELL 1978, HUTCHINSON 1959), nämlich einerseits solche, die die Dauer einer insbesondere vom Klima abhängigen mehr oder weniger kontinuierlichen Evolution und die Evolutionsgeschwindigkeit betreffen (z.B. Klimafaktoren wie Temperatur, Licht, Wasser, Boden), und andererseits solche, die die Zuwanderung, Überdauerungsmöglichkeiten und das Risiko der Auslöschung betreffen. Bei letzteren handelt es sich vor allem um Aspekte der ökologischen Kontinuität im Verein mit Merkmalen der Heterogenität/Habitatvielfalt von Landschaften.

## 2. Material und Methoden

Im Folgenden soll es um die Erklärung der Artenvielfalt von Gefäßpflanzen in der landschaftlich-regionalen Dimension gehen. Dabei werden vor allem Flächen berücksichtigt, die deutlich größer als 1 km<sup>2</sup> und kleiner als 10.000 km<sup>2</sup> sind. Die Frage nach der Abgrenzung unterschiedlicher Landschaftstypen muss dabei unberücksichtigt bleiben. Auch die Frage der Enge oder Weite des Artbegriffes soll hier nicht diskutiert werden. Grundsätzlich verändern sich Populationen – und damit die Grundlage für die Beschreibung von Arten – im Lauf der Zeit. Das gilt auch dann, wenn der betrachtete Zeitraum klein ist; dann sind die Veränderungen zwar relativ gering, aber prinzipiell doch vorhanden.

Die folgenden Untersuchungen und Überlegungen beziehen sich schwerpunktmäßig auf Europa bzw. Mitteleuropa. SVENNING et al. (2009) haben eine Karte zur Phytodiversität Europas publiziert, die auf der Basis der in den Atlanten zur Flora Europaea bislang veröffentlichten Daten erarbeitet wurde. Die Karte berücksichtigt etwa 20% der Gefäßpflanzenarten Europas. Die Frage, ob sich die Relationen noch wesentlich verändern werden, wenn auch die anderen Arten betrachtet werden, ist derzeit kaum beantwortbar und soll daher hier nicht weiter verfolgt werden. Die einzelnen Farbpunkte dieser Karte repräsentieren 2500 km<sup>2</sup> große Flächen. Die Arbeit von SVENNING et al. (2009) mit den dazugehörigen statistischen Analysen sowie entsprechende Karten und Berechnungen für Österreich (MOSER et al. 2005), die Schweiz (WOHLGEMUTH 1998, 2002) und Deutschland (HAEUPLER 1997, KÜHN et al. 2003, 2004) dienen als Grundlage der folgenden Erörterungen. Die genannten Publikationen haben auf der Basis von unterschiedlich großen Kartiereinheiten und Methoden zu unterschiedlichen und sich teilweise widersprechenden Ergebnissen geführt. Da nicht davon ausgegangen werden kann, dass Prozesse und Bedingungen, die für die Verbreitung von Pflanzen verantwortlich sind, in den verschiedenen Ländern grundsätzlich andere sind, sollen vor allem Gemeinsamkeiten der genannten Arbeiten herausgestellt werden.

Die vorliegende Studie bezieht sich zum großen Teil auf bereits publizierte Daten, zum Teil aber auch auf empirische Daten, die hier erstmals veröffentlicht werden. Messtischblätter (TK 25) repräsentieren Flächen von ca. 120 bis 138 km<sup>2</sup>. 3 x 3 Messtischblätter haben zusammen eine Grundfläche von etwa 1.100 bis 1.200 km<sup>2</sup>. Um einen Eindruck davon zu bekommen, wie der Artenreichtum der artenreichsten und artenärmsten Gebiete in Deutschland (vgl. HAEUPLER et al. 1997) in einem überregionalen Vergleich zu beurteilen und zu erklären ist, wurde die Zahl der Gefäßpflanzenarten von zwei annähernd gleich großen Flächen in der Schweiz, deren besonderer Artenreichtum in der regionalen Dimension bereits bekannt war (WOHLGEMUTH 1998), mit Hilfe der Artenlisten in Swiss Web Flora (WOHLGEMUTH et al. 2006) bestimmt. Über das Internet und eine eigene Datenbank wurden weitere Regionen die-

ser Größe (1.000 bis 1.200 km<sup>2</sup>) mit Angaben zur Vielfalt der Gefäßpflanzen gesucht und ausgewertet (Tab. 1).

Zusätzlich wurden auf der Basis von Swiss Web Flora Berg- und Talflächen ähnlicher Größe hinsichtlich ihrer Phytodiversität verglichen. Kartierflächen unterhalb der aktuellen Waldgrenzen (Talflächen) in der Schweiz wurden tendenziell größer als Bergflächen (oberhalb der Waldgrenze) angelegt. Um annähernd gleichgroße Berg- und Talflächen in größerer Zahl vergleichen zu können, wurde in einem ersten Schritt ermittelt, in welchem Intervall möglichst viele von beiden Gruppen zu finden sein würden. Anschließend wurden Einheiten mit einer Fläche von 50-60 km<sup>2</sup> ausgewertet (Abb. 2).

Die Artenarmut von Wüsten oder Hochgebirgsregionen ist meistens über den Temperatur- oder Wasserfaktor leicht zu erklären (water-energy-hypothesis). Oft genug wundert man sich, dass dort überhaupt Pflanzen wachsen. Die Phytodiversität innerhalb artenreicher Landschaften ist im Gegensatz dazu in aller Regel nicht so leicht zu erklären - zumal sie als Extreme die „Ausreißer“ der statistischen Analysen repräsentieren (vgl. die Ausführungen zur ungewöhnlichen Diversität der Capensis in KREFT & JETZ 2007). In der vorliegenden Arbeit wird das besondere Augenmerk auch deshalb auf besonders artenreiche Landschaften gelegt, weil sie unter Umständen geeignet sind, Abhängigkeiten deutlicher zum Ausdruck zu bringen als gewöhnlich artenreiche Landschaften dies tun würden und weil Durchschnittswerte in der Ökologie und Biogeographie häufig viel weniger relevant sind als Extremwerte.

Um die Frage beantworten zu können, ob innerhalb Europas mehr Arten von Gefäßpflanzen im Grasland oder in den Fels- und Schuttfuren zu finden sind, wurde Flora Europaea (TUTIN et al. 1996) im Hinblick auf die Habitatzugehörigkeit ihrer Sippen ausgewertet. Angaben zu den bevorzugten Lebensräumen wurden den folgenden acht Habitatgruppen zugeordnet: Fels- und Schuttvegetation, Grasland, Heiden und Gebüsche, Wälder, Küsten- und Salzvegetation, anthropogene Habitate (Tritt-, Ruderalvegetation und Äcker), Moore und Sümpfe sowie Habitate der Still- und Fließgewässer (inkl. Ufervegetation). Wenn für ein Taxon mehrere Habitate aufgeführt waren, so wurden diese gleichberechtigt gelistet. Insgesamt wurden 1.010 Gefäßpflanzensippen repräsentativ für die Angaben in Flora Europaea einer oder mehreren Habitatgruppen zugeordnet. Da in Flora Europaea nur zum kleineren Teil Angaben zu den bevorzugten Habitaten der Gefäßpflanzen-Sippen gemacht werden und da die hier vorgenommene Stichprobe weniger als 10 % der Sippen Europas umfasst, kann die vorgelegte Auswertung nur Tendenzen aufzeigen, aber keine quantitativ vollwertigen Auskünfte erteilen. Die Zahlen wurden deshalb gerundet, und es ist durchaus möglich, dass genauere Untersuchungen zu einem differenzierteren Bild führen werden.

### **3. Artenreiche und artenarme Regionen der Erde - ein Überblick**

Tab. 1 gibt einen Überblick über Zahlen von Gefäßpflanzensippen ausgewählter Gebiete Europas im Vergleich mit Zahlen aus anderen Teilen der Erde. Diese Gebiete haben gemeinsam, dass sie fast gleich groß sind und sich daher im Hinblick auf die Vielfalt der Gefäßpflanzen direkt mit den in HAEUPLER et al. (1997; jeweils bezogen auf 9 Messtischblätter) vorgestellten Daten vergleichen lassen.

Die Tabelle zeigt zunächst, dass die Reihenfolge der Gebiete nach abnehmender Vielfalt an Gefäßpflanzen-Sippen nicht einer kontinuierlich aufsteigenden Reihung der Breitengrade entspricht (zum Breitengrad-Gradienten der Artenvielfalt vgl. z. B. HUSTON 1994).

Der Mount Cameroon ist das artenreichste Gebiet, auf das in Tab. 1 verwiesen wird. Er ist Teil derselben Vulkankette, zu der auch die Inselgruppe Sao Tomé und Príncipe gehört. Zwi-

Tab. 1: Phytodiversität von ausgewählten Regionen der Erde ähnlicher Flächengröße (zwischen 1.000 und 1.200 km<sup>2</sup>) mit Angaben zur physischen Geographie (nach absteigender Phytodiversität angeordnet)

Region (Breitengrad/Fläche)	Zahl der Gefäß- pflanzen- sippenn	Höhener- streckung (m)	Insel oder Teil des Festlandes	Lage; Klimazone (Anmerkungen)	Quellen
Mount Cameroon, Kamerun (5°N/1.100 km <sup>2</sup> )	ca. 3500	4095	Festland	West Afrika, nahe dem Äquator; feucht tropisches bis alpinen Tageszeitenklima, Niederschläge/a < 2000 mm (Gipfel) bis > 10.000 mm (Küste) (Einfluss der Kaltzeiten vermutlich unbedeutend)	FRASER et al. (1998), DAVIS et al. (1994)
Rhoneal südöstlich vom Genfer See mit westlichen Berner Alpen (46°N/1.104 km <sup>2</sup> )	2005	2863 (385-3248)	Festland	Alpen; temperat-alpin, sommerwarme Tallagen (beinhaltet sehr artenreiche Kartierflächen der Schweiz, die Städte Sion und Sierre und relativ sommerwarm-trockene Tallagen)	eigene Zählung aus Swiss web flora (WOHLGEMUTH et al. 2006); Kartierflächen 514-516, 525, 526, 545, 701-703, 711-713, 722-724
Rhein-Main-Gebiet zwischen Mainz und Binzheim (50°N/1.180 km <sup>2</sup> )	1803	435 (82-517)	Festland	Mitteleuropa; subozeanisch-temperat (artenreichste Region Deutschlands; ausgedehnte Tieflagen, Teile des Odenwaldes mit silikatischen Gesteinen im Osten, mesozoische Kalke im Westen)	HAEUPLER et al. (1997), MTB 6015, 6016, 6017, 6115, 6116, 6117, 6215, 6216, 6217
Ost-Schweiz südlich vom Bodensee mit Rheintal und Teil der Appenzeller Alpen (Säntis) (47°N/1.115 km <sup>2</sup> )	1720	2081 (420-2501)	Festland	Alpen; temperat-alpin, niederschlagsreich, Säntis: 2487 mm/a, -1,9 °C im Mittel (Gebiet beinhaltet die artenreichste Kartierfläche der Schweiz, aber keine größeren Städte oder besonders sommerwarm-trockene Tallagen)	eigene Zählung aus Swiss Web Flora (WOHLGEMUTH et al. 2006); Kartierflächen 692-698, 442, 443, 445, 446, 448, 449, 452
Okinawa, Japan (26°N/1.176 km <sup>2</sup> )	1404- 1451	498	Insel	Chinesisches Meer, zwischen den Hauptinseln Japans und Taiwan gelegen, subtropisches Klima, 22 °C Jahresmittel, Niederschläge zumeist > 2000 mm/a mit Maximum im Sommer, aber ohne ausgeprägte Trockenphase	MITSunORI et al. (2005), NAU (2003)
Martinique, Frankreich (15°N/1.128 km <sup>2</sup> )	1287	1463	Insel	Karibik, Kleine Antillen; feucht-tropisch, 25 °C Jahresmittel, 1640 mm/a, 2. Jahreshälfte niederschlagsreicher	FOURNET (2002), DAVIS et al. (1997)

Serra da Estrela, Portugal (40°N/1.011 km <sup>2</sup> )	ca. 1000	ca. 1900 (< 100-1993)	Festland	Nordwestl. Iberische Halbinsel; subatlantisch-mediterran-alpin (in den einst vergletscherten Hochlagen viel Schnee im Winter, Untergrund überwiegend silikatisch)	JANSEN (2002) + Jansen (mdl.) auf Grundlage von Flora Iberica (div.)
Sao Tomé and Principe (0-2°S/1.001 km <sup>2</sup> )	895	2.024	Inselgruppe	Atlantik, ca. 200 km westlich des afrikanischen Kontinents, Klima feucht-tropisch: 14 °C (Hochlagen) bis > 25 °C (Küste), Niederschlagsraten 1000->5000 mm/a; Regenzeit September bis Juni (gehört zur selben Vulkankette wie der Mount Cameroon, welcher ca. 500 km in nordöstlicher Richtung am Rande des Kontinents liegt)	MIETH & BORK (2009), GROOMBRIDGE & JENKINS (2002), WIRTH (2001)
Efaté, Vanuatu (18°S/1.076 km <sup>2</sup> )	<< 870	647	Insel	Pazifik, 1750 km östlich von N-Australien; feucht tropisch, relativ kühl in den Höhenlagen, z.T. mit Trockenphasen (Efaté ist die drittgrößte Insel von Vanuatu; 870 Gefäßpflanzen Sippen werden für das gesamte Staatsgebiet = 80 Inseln angegeben)	NAU (2003), MUELLER-DOMBOIS & FOSBERG (1998), DAVIS et al. (1995)
Nordwestdeutschland (53°N/1.100 km <sup>2</sup> )	810	ca. 70	Festland	Mitteleuropa; subozeanisch-temperat (artenärmste Region Deutschlands)	HAEUPLER et al. (1997), MTB 3012, 3013, 3014, 3112, 3113, 3114, 3212, 3213, 3214
Shetlandinseln, UK (60°N/1.125 km <sup>2</sup> )	704	453	Insel	Nord-Atlantik, 200 km NE von Großbritannien, 345 km westlich von Bergen, Norwegen, kühl ozeanisch-temperates Klima mit Jahresniederschlägen zwischen 1000 und 1270 mm (massiver Einfluss der Kaltzeiten: überwiegend vergletschert)	NAU (2003), ROPER-LINDSAY & SAY (1986)
Sao Tiago, Kapverden (15°N/1.026 km <sup>2</sup> )	446	1392	Insel	Atlantik, 680 km westlich von Afrika; Sahelzone, ca. 200-1200 mm/a und 19-25 °C im Jahresdurchschnitt (geringe und vor allem sehr variable Jahresniederschläge)	DUARTE et al. (2008), HOBOM (2000), BROCHMANN et al. (1997), DAVIS et al. (1994), KÄMMER (1982)
King George Island, Antarktis (62°S/1.150 km <sup>2</sup> )	2	655	Insel	Subarktis, 120 km nördlich der Antarktis; relativ trockenes, subarktisches Klima (rezente Vergletscherung: > 80 %)	PUTTEN et al. (2009), ROGERS (2007), NAU (2003)

schen dem Mount Cameroon und den Vulkaninseln liegt ein etwa 400 bis 500 km breiter Meeresstreifen. Beide Gebiete befinden sich in einer feucht-tropischen Zone des äquatorialen Afrika mit extrem hohen Niederschlägen: im Fall des Mount Cameroon mit Werten z.T. über 11.000 mm/a, im Fall der Inseln z.T. mit Werten über 5.000 mm/a.

Die Tabelle zeigt auch, dass die artenärmste Region in Deutschland artenreicher ist als beispielsweise die Kapverden-Insel Sao Tiego, die klimatisch der Sahelzone angehört. Das artenarme Flachland in Nordwest-Deutschland ist auch artenreicher als die Shetlandinseln (vgl. SVENNING et al. 2009), die im kühl-ozeanischen Bereich der temperaten Zone zwischen Großbritannien und Norwegen liegen. Beide Inseln bzw. Inselgruppen sind geomorphologisch deutlich stärker gegliedert als das nordwestdeutsche Flachland. Die Insel Efaté, die zu Vanuatu gehört und im feucht-tropischen Bereich des Pazifik liegt, ist mit Sicherheit nicht wesentlich artenreicher, möglicherweise sogar artenärmer als eine entsprechend große Fläche in Nordwestdeutschland; die in der Tabelle angegebene Zahl der Gefäßpflanzen-Sippen bezieht sich auf das gesamte Staatsgebiet von Vanuatu. Auch die Insel Efaté ist geomorphologisch deutlich stärker gegliedert als ein entsprechender Ausschnitt des Nordwestdeutschen Flachlandes.

Die Angaben in der Tabelle zeigen darüber hinaus, dass die Zahl der Gefäßpflanzen der artenreichsten Region in Deutschland (Rhein-Main-Gebiet zwischen Mainz und Binzheim), in den Schweizer Alpen z.T. deutlich übertroffen wird, obwohl das Rhein-Main-Gebiet im Gegensatz zu den Schweizer Alpen von einer pleistozänen Vereisung viel weniger direkt betroffen war (vgl. BRUCHMANN 2011).

Am unteren Ende der Liste steht die subarktische und größtenteils vergletscherte Insel King George mit zwei Gefäßpflanzenarten.

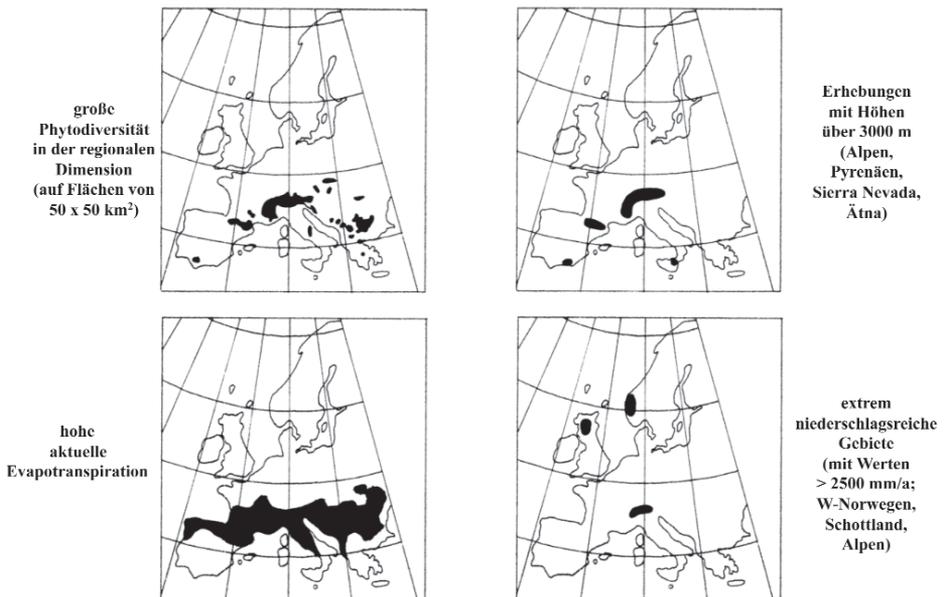


Abb. 1: Verbreitung artenreicher Regionen, von Erhebungen mit Höhen über 3000 m, Gebieten mit hohen Raten der aktuellen Evapotranspiration und extrem niederschlagsreichen Gebieten innerhalb Europas (nach SVENNING et al. 2009, Geographisch-Kartographisches Institut Meyer 1997, MÜLLER 1996).

Auch die Karte zur Artenvielfalt der Gefäßpflanzen in Europa (Fig. 1 in SVENNING et al. 2009; vgl. auch Abb. 2) lässt einen einfachen Zusammenhang von Breitengrad und Artenvielfalt in der regionalen Dimension nicht erkennen. Es ist weder ein ausgeprägter Nord-Süd-Gradient noch ein West-Ost-Gradient festzustellen. Sehr artenreiche Regionen (rote Punkte) sind im Bereich der Alpen, Pyrenäen und auf der Balkan-Halbinsel (etwa im westlichen Bulgarien) zu finden. Großräumig artenreich sind die Regionen (orangefarbene Punkte) vor allem in Frankreich sowie zwischen Mitteleuropa und Dänemark, Süd-Schweden und den Baltischen Staaten, in Polen und auf der Balkan-Halbinsel. Artenarme Gebiete (grüne Punkte) sind gehäuft in den wenig reliefierten Gegenden Nord-Skandinaviens zu finden, zertreut aber auch auf der Iberischen Halbinsel, auf Sardinien, in Süd-Italien, Griechenland und am Unterlauf der Donau in Süd-Rumänien bzw. Nord-Bulgarien. Die artenreichen Regionen Europas liegen fast alle zwischen 40 und 50°N, die etwas weniger artenreichen Gebiete konzentrieren sich zwischen 40 und 60°N und die artenärmeren Regionen liegen hauptsächlich südlich von 40° und nördlich von 60°N.

Diese wenigen Angaben deuten darauf hin, dass Faktoren, die mit der geographischen Breite oder Länge korrelieren, allein für die Phytodiversität nicht bestimmend sein können. Es ist davon auszugehen, dass neben klimatischen Faktoren wie Wärme oder potentielle Evapotranspiration weitere Faktoren bedeutsam sind. Möglicherweise haben die unterschiedlichen Faktoren in verschiedenen Regionen auch eine unterschiedliche Bedeutung (SVENNING et al. 2009, PARMENTIER et al. 2007). Mit Sicherheit spielen Fragen des Klimas, der Überdauerung ungünstiger Bedingungen, die Größe des Species-Pool, aber auch Zuwanderungsbedingungen und die regionale Evolution nach Überwindung ungünstiger Bedingungen eine wichtige Rolle (GASTON 1996, HUSTON 1994).

#### **4. Phytodiversität in der überregionalen, landschaftlich-regionalen und lokalen Dimension**

Nach den Ergebnissen einer Auswertung von Flora Europaea (TUTIN et al. 1996a-e) ist unter Beachtung der nötigen Vorsicht davon auszugehen, dass die Bewohner von Fels- und Schutthabitaten den größten Anteil des Species-Pool (25 %) in Europa ausmachen. Als möglicher Grund kann zum einen die relative Standortskonstanz und das hohe Alter von Fels- und Schuttstandorten geltend gemacht werden. Zum anderen sind diese Habitate von Natur aus viel stärker separiert als beispielsweise Wälder oder Grasland-Habitate; die Kombination von hohem Alter und ökologischer Eigenständigkeit ist möglicherweise bezeichnend für artenreiche Landschaftseinheiten. Für diese Annahme spricht auch der große Anteil endemischer Sippen mit Affinität zu Fels- und Schutthabitaten in Europa (vgl. BRUCHMANN 2011, HOBOHM & BRUCHMANN 2009, HOBOHM 2008).

An zweiter Stelle folgen Sippen des Graslandes (18 %), schließlich Sippen der Küsten und Salzhabitate (17 %) und anthropogene Habitate (13 %) wie Äcker, Siedlungen, Verkehrswege und Ruderalplätze. Nur ein kleinerer Teil des Species-Pool besiedelt Wälder (8 %), Heiden und Gebüsche (8 %), Gewässer (6 %) oder Moore und Sümpfe (5 %). Diese Reihe zeigt auch deutlich, dass der ganz überwiegende Teil der Arten in Europa Offenlandbewohner sind. Die Zahlen entsprechen nicht einfach einem Flächeneffekt, denn Siedlungen, Verkehrswege, Ackerbau und Waldflächen nehmen in Europa den größten Teil der Fläche ein, repräsentieren aber nur einen kleineren Teil des Species-Pool. Obwohl also Europa nach der Eiszeit zu großen Teilen bewaldet war, sind die meisten Arten dennoch keine Waldarten.

Die Analysen von CHYTRY et al. (2010, 2003), EWALD (2003) und PÄRTEL (2002; vgl. auch HOBOHM 2005b, KORSCH 1999, ELLENBERG 1992) haben gezeigt, dass der Basiphytenanteil innerhalb Europas bzw. Mitteleuropas deutlich größer als der Acidophytenanteil ist

- vermutlich deshalb, weil viele der Relikträume im Süden Europas und viele der südlichen Landschaften Kalklandschaften sind. In anderen Räumen der Erde, z.B. in den mediterranen Landschaften SW-Australiens und SW-Afrikas, aber auch in einigen feucht-tropischen Gegenden, überwiegen saure elektrolytarmer Böden und entsprechend Acidophyten (vgl. u. a. JÜRGENS et al. 2010, PÄRTEL 2002, LÜPNITZ 2000).

Da jede Sippe ihr eigenes Areal hat und innerhalb dieses Areals ganz unterschiedliche Verbreitungsmuster aufweisen kann, ist allerdings nicht davon auszugehen, dass die in der überregionalen Dimension (z.B. Europa) feststellbaren Habitatbindungen und Verbreitungen bestimmter Gruppen auf die landschaftlich-regionale Dimension direkt zu übertragen wären. Wenn die Fels- und Schuttbewohner beispielsweise, wie dies in Europa der Fall ist, den Löwenanteil des Species-Pool ausmachen, dann muss dies nicht auch für die Regionen oder Landschaften innerhalb einer Großregion oder Klimazone gelten.

Die Flächenanteile von offenen Felsmassiven und Schuttflächen nehmen in den Gebirgen tendenziell mit der Höhe zu, während die Vegetationsbedeckung immer mehr abnimmt. Auch die Artenzahl nimmt oberhalb einer - meistens sehr weit unten gelegenen - Zone maximaler Phytodiversität tendenziell zu den Gipfelregionen hin ab („floristic drainage“; MOSER et al. 2005, KÖRNER 2002, AGAKHANJANZ & BRECKLE 2002). Nach oben hin wird es zunehmend felsiger und artenärmer, nach unten hin schließt sich die Vegetation und die Kartierflächen werden artenreicher. Und dennoch konnten WOHLGEMUTH et al. (1998) gerade für Talflächen in der Schweiz einen positiven Zusammenhang zwischen der Vielfalt an Gefäßpflanzensippen und dem Anteil an Felsen (insbesondere Kalkfelsen) feststellen. Wie ist dies zu erklären bzw. dieser scheinbare Widerspruch aufzulösen?

Felsen und Felschutt als Landschaftseinheit sind im Vergleich mit den nicht felsigen Anteilen der Talflächen offensichtlich überdurchschnittlich artenreich. Dies bedeutet aber keineswegs, dass die Zusammensetzung der typischen Fels- und Schuttbewohner im Vergleich mit den Bewohnern der übrigen Landschaftseinheiten besonders artenreich sein muss. Fels- und Schutthänge unterhalb der Waldgrenze sind fast immer auch mit ganz anderen Landschaftselementen wie Graslandparzellen, Baumgruppen, Gebüsch, Wegen und Ruderalstandorten, kleinen Bächen etc. verzahnt. Der besondere Artenreichtum von Felslandschaften in tieferen Lagen wäre dann nicht direkt auf Fels- und Schuttpflanzen im pflanzensoziologischen Sinne zurückzuführen, sondern auf die Habitatvielfalt dieser Landschaftseinheit und den Artenreichtum der assoziierten Pflanzengesellschaften insgesamt. Es stellt sich generell die Frage, welche Bedeutung die Verteilungsmuster der einen Dimension für die Verteilungsmuster einer anderen haben kann.

LENOIR et al. (2010) verglichen die Phytodiversität der Alpen mit der Phytodiversität Skandinaviens und fanden keinen statistisch signifikanten Zusammenhang zwischen der Diversität in der lokalen und der Diversität in der regionalen Dimension. Zum Verhältnis von regionaler und überregionaler Vielfalt in Bezug auf konkrete Habitatgruppen wurde bis dato noch wenig publiziert und ein statistisch signifikanter Zusammenhang kann zumindest nicht vorausgesetzt werden. Der überregionale Artenreichtum einer Landschaftseinheit (Habitatgruppe) muss sich nicht in der regionalen Dimension oder gar in der lokalen fortsetzen, auch wenn anzunehmen ist, dass Zusammenhänge bestehen. Nach ZOBEL et al. (2010) ist die einstige Verbreitung von Habitattypen für die lokale Vielfalt derselben bedeutsam.

## 5. Alte und junge Landschaften

Eine alte Landschaft (HOPPER 2009, MUCINA & WARDELL-JOHNSON 2011) zeichnet sich dadurch aus, dass der geologische Untergrund, die geomorphologische Oberfläche und

die Komposition von Landschaftseinheiten und Vegetationsstrukturen seit wenigstens einigen Millionen Jahren nahezu unverändert sind; es gibt seit langem keine nennenswerten vulkanischen oder tektonischen Aktivitäten mehr, Gebirge sind großflächig abgetragen, abgeflacht und die aktuellen Erosions- und Sedimentationsraten sind im Durchschnitt nur noch klein. Diese Definition schließt die Möglichkeiten der Evolution und Wanderungen einzelner Arten keinesfalls aus. HOPPER (2009) führte das Landschaftsalter, die Kontinuität des Klimas und den Nährstoffgehalt des Bodens als Merkmale eines Kontinuums zwischen alten, klimatisch gepufferten Landschaften, die durch geringe Bodenfruchtbarkeit charakterisiert sind, auf der einen Seite, und jungen, häufig gestörten Landschaften mit fruchtbaren Böden auf der anderen Seite ein. Basierend auf dieser Vorstellung entwickelten MUCINA und WARDELL-JOHNSON (2011) das Konzept der alten, stabilen Landschaften (old stable landscapes, ODLs). Diese zeichnen sich durch Klima-Stabilität, geologische Inaktivität, Nährstoffarmut des Bodens als Funktion des Alters der Landschaft und gute Vorhersehbarkeit des Feuer-Regimes aus. Eine gute Vorhersehbarkeit kann ein Fehlen regelmäßiger Brände (tropische Regenwälder) ebenso implizieren wie das Auftreten regelmäßiger Feuer (z. B. in Winterregengebieten).

MUCINA und WARDELL-JOHNSON (2011) haben festgestellt, dass alte Landschaften innerhalb Europas insbesondere im Mittelmeerraum zu finden sind. Sie zählen u.a. die Mittelmeerinseln Zypern, Euboea, Kreta, Korsika, Sardinien und die Balearen sowie Festlandgebiete in Spanien, Frankreich und Griechenland zu den Regionen mit alten Landschaften. Die alpidischen Gebirge werden von ihnen aufgrund der relativ jungen geologischen Aktivität nicht zu den alten Landschaften gezählt.

Einen Zusammenhang mit der Phytodiversität von Landschaften haben die genannten Autoren nicht diskutiert. HOPPER (2009, seine Tabelle 4), der sich vor allem auf Süd-Afrika und Südwest-Australien bezieht, sagt für alte Landschaften zumindest eine Reduktion der Ausbreitungsfähigkeit (dispersibility), zunehmenden lokalen Endemismus und verbreitet seltene Arten voraus. Artenreiche Landschaften sind allerdings sehr häufig auch reicher an Endemiten und seltenen Arten als artenärmere (COWLING & LOMBARD 2002, TRINDER-SMITH et al. 1996, HUSTON 1994, STEBBINS & MAJOR 1965). Insofern spiegeln die hohen Zahlen an Endemiten und seltenen Arten in S-Afrika und SW-Australien möglicherweise nur den Artenreichtum insgesamt.

Wie auch immer ein Vergleich von Artenvielfalt und Alter von Landschaften global ausfallen mag, die von MUCINA & WARDELL-JOHNSON (2011) konkret genannten Gebiete mit alten Landschaften innerhalb Europas sind nach der Karte in SVENNING et al. (2009) nicht auffallend artenreich, die besonders artenreichen Landschaften sind überwiegend in Gebirgen der alpidischen Orogenese zu finden und daher nicht alt im Sinne von MUCINA & WARDELL-JOHNSON (2011).

## 6. Produktivität

Großräumig betrachtet sind sehr nährstoffreiche und produktive Ökosysteme wie Salzwiesen, Sumpfbereiche und Marschen, aber auch nährstoffarme und produktionschwache Moore in der temperaten und borealen Zone vergleichsweise artenarm, die hochproduktiven Regenwälder, die zumeist auf mäßig bis sehr nährstoffarmen Substraten zu finden sind, dagegen artenreich (CLARK et al. 2001, DIERBEN 1996, LERCH 1991). Diese Daten weisen auf einen komplexen Zusammenhang hin, mit dem die Bodenfruchtbarkeit, Produktivität (Netto-Primärproduktion) und der Artenreichtum der Gefäßpflanzen in der landschaftlich-regionalen Dimension verknüpft sind.

MUCINA & WARDELL-JOHNSON (2011) und HOPPER (2009) gehen davon aus, dass Mineralstoffverarmung der Böden alte Landschaften kennzeichnen, Sie geht auf lang andau-

ernde Auswaschung der Böden und fehlende Deposition neuer Mineralstoffe zurück.

Zu den alten Landschaften mit sehr nährstoffarmen Böden gehören zweifellos die extrem artenreiche Capensis, die artenreichen südwest-australischen Kwongan-Gebiete und viele der sehr artenreichen tropischen Regenwaldgebiete. Es ist deshalb viel über den Zusammenhang von Nährstoffarmut und Artenreichtum und über den Effekt des „paradox of enrichment“ (Düngung führt zu Artenarmut) gemutmaßt worden (vgl. u. a. WISHEU et al. 2000, TILLMANN 1982). Auf der anderen Seite haben sehr viele Untersuchungen vor allem im Grasland, aber auch beim Vergleich von Wäldern einen positiven Zusammenhang von Artenvielfalt und Produktivität nachgewiesen (vgl. ISBELL et al. 2009, HECTOR & LOREAU 2005, HECTOR et al. 1999, HOUPER & VITOUSEK 1997). Danach ist artenreiches Grasland, vergleicht man Flächen derselben Trophiestufe miteinander, in aller Regel produktiver als artenarmes. Tropische Regenwälder sind artenreicher, haben größere Biomassen und sind zugleich produktiver als temperate Laubwälder, welche wiederum tendenziell artenreicher und produktiver als boreale Nadelwälder sind (CLARK et al. 2001, LERCH 1991, weitere Literaturangaben dazu in HOBOHM 2000b). Aber auch wenn fast immer ein positiver Zusammenhang von lokalem Artenreichtum und Produktivität bei einem überregionalen Vergleich von Grasland-Parzellen oder Waldtypen gefunden wurde, so stellt sich zum einen die Frage, ob die Ökosysteme artenreicher sind, weil sie produktiver sind, oder ob die Produktivität eine Funktion des Artenreichtums ist? Darüber hinaus ist fraglich, ob dieser Zusammenhang auch bestehen bleibt, wenn verschiedene Landschaften mit ganz unterschiedlichen Kompositionen von Landschaftseinheiten miteinander verglichen werden.

Wie dem auch sei, ein einfacher Zusammenhang zwischen der Produktivität und dem Artenreichtum von Landschaften wurde bislang nicht nachgewiesen, und nährstoffarme Substrate schließen weder Artenreichtum noch Artenarmut aus. Lediglich die Kombination aus Nährstoffreichtum, hoher Produktivität und großem Artenreichtum ist vermutlich nur unter künstlichen Bedingungen erreichbar und in der Natur kaum auffindbar.

## 7. Zerstörungen

Unterscheidet man im Sinne von MUCINA & WARDELL-JOHNSEN (2011) unterschiedliche Feuer-Regime und vor allem die Vorhersehbarkeit derselben, so kann man ganz grob drei Gruppen von Regionen differenzieren: 1. solche ohne Feuer (z.B. in der Arktis, in den euozeanischen Küstenregionen und auf Inseln des Atlantik, in den Hochalpen oder kleinflächig auch in Auen und Feuchtgebieten; gute Vorhersehbarkeit), 2. Gebiete mit nicht kalkulierbarem Feuererisiko (schlechte Vorhersehbarkeit, z.B. in den temperaten und borealen Nadelwaldregionen, Flächenbrände z.B. bei ungewöhnlicher Trockenheit), und 3. viele Landschaften und Landschaftseinheiten im Mittelmeerraum mit regelmäßigen Bränden (ebenfalls gute Vorhersehbarkeit). Feuer ist allerdings nur eine von vielen Möglichkeiten der Zerstörung von Vegetation bzw. der Reduktion von Biomasse. Zu den weiteren Möglichkeiten gehören die Beweidung oder anthropogene Maßnahmen wie Mahd, Ackerbau oder auch Abholzung. Und auch der Laubabwurf oder der natürliche Tod führt zur partiellen Reduktion lebender Biomasse. Der Verlust von Biomasse kann also exogene und endogene Ursachen haben, und er kann regelmäßig und unregelmäßig stattfinden. Die Betrachtungen von MUCINA & WARDELL-JOHNSEN (2011) zur Bedeutung des Feuers bei der Betrachtung alter und junger Landschaften sollten deshalb in einen allgemeineren Zusammenhang des Wechselspiels von Verlust und Erneuerung von Biomasse gestellt werden.

Möglicherweise spielt die langfristige Kontinuität bzw. Regelmäßigkeit des Ab-, Um- und Aufbaus von Biomasse eine zentrale Rolle für die Vielfalt der Pflanzen in der landschaftlichen Dimension (CONNELL 1978, vgl. auch HOBOHM 2005).

## 8. Klimazonen und Klima-Stabilität

Vor allem tropische und subtropische, z.T. aber auch temperate Zonen beherbergen artenreiche Regionen, während boreale und arktische Räume generell artenärmer sind. Ein kontinentaler Breitengrad-Gradient der Artenvielfalt ist allerdings nur entlang weniger Längengrade nachvollziehbar (vgl. die Karte zur Phytodiversität in BARTHLOTT et al. 2000, HOBOHM 2000b, SCHRÖDER 1998, BAILEY 1998, HUSTON 1994).

Viele Untersuchungen, welche sich mit den Gründen für Artenreichtum oder Artenarmut in der landschaftlichen, regionalen oder überregional-globalen Dimension auseinandergesetzt haben, kamen zu dem Ergebnis, dass Klimaparameter wie die Durchschnittstemperatur, die Sommertemperatur, die Evapotranspiration oder der Jahresniederschlag bedeutsam sind (vgl. Tab. 2). Überregional wird die Beziehung der Phytodiversität mit dem Klima am besten

Tab. 2: Beispiele von Studien zur Phytodiversität

Autoren	Region	Pflanzengruppe	Einzelfaktoren, die mit der Artenvielfalt in einem besonders engen Zusammenhang stehen
BRUCHMANN 2011	Europa	Endemische Gefäßpflanzen	Höhenerstreckung
SVENNING et al. 2009	Europa	Gefäßpflanzen	Höhenerstreckung
KREFT & JETZ 2007	Erde	Gefäßpflanzen	Aktuelle Evapotranspiration
MOSER et al. 2005	Österreich	Gefäßpflanzen	Potentielle Evapotranspiration im Sommer (bezogen auf den 21. 6.)
KÜHN et al. 2003, 2004	Deutschland	Gefäßpflanzen	Geologische Diversität
GLASER 1992	NE Nordamerika	Moorpflanzen	Temperatur
WOHLGEMUTH 2002	Schweiz (oberhalb der Waldgrenze)	Gefäßpflanzen	Fläche der Kalkgesteine
KESSLER 2001	Bolivien	Farne	Niederschlag
WOHLGEMUTH 1998	Schweiz (unterhalb der Waldgrenze)	Gefäßpflanzen	Spanne der Jahres-Mitteltemperaturen
SCHULZE et al. 1996	Namibia	Gräser	Niederschlag
MOURELLE & EZCURRA 1996	Argentinien	Cactus spp.	Sommer-Niederschlag
BIRKS 1996	Norwegen	Gefäßpflanzen	Juli-Temperatur
DZWONKO & KORNAS 1994	Ruanda	Farne	maximaler Niederschlag
O'BRIEN 1993	Südafrika	Holzpflanzen	Niederschlag
CURRIE & PAQUIN 1987, CURRIE 1991	Nord-Amerika	Baumarten	aktuelle Evapotranspiration
RICHERSON & LUM 1980	Kalifornien	Gefäßpflanzen	Jahresniederschlag
MESERVE & GLANZ 1978	Chile	Kräuter und Sträucher	Niederschlag

modelliert, wenn Parameter wie die Temperatur mit dem Wasserdefizit (mm/a) kombiniert werden oder die vom Niederschlag und der Temperatur abhängige aktuelle Evapotranspiration zugrunde gelegt wird. Dies hängt vor allem damit zusammen, dass die Artenvielfalt in kalten Regionen tendenziell stärker von der Temperatur als von der Variabilität der Niederschläge abhängig ist, während die Beziehung von Vielfalt und Temperatur in den Tropen und Subtropen stärker mit den Jahresniederschlägen covariiert. Die Water-Energy-Hypothese baut auf der Prämisse auf, dass Wasser und Energie maßgeblichen Einfluss auf die Muster der globalen Vielfalt haben (vgl. KREFT & JETZ 2007, FRANCIS & COURRIE 2003, HAWKINS et al. 2003).

Auch wenn diese Beziehung inzwischen für die globale Dimension als statistisch gut gesichert gelten kann, so ist das Wissen über die Vorgänge, die innerhalb unterschiedlicher Klimate zu unterschiedlicher Phytodiversität in der regionalen Dimension geführt haben, noch immer als sehr ungenügend zu bezeichnen. Üblicherweise wird argumentiert, dass eine Begrenzung der Menge von Energie und Wasser auch die Artenvielfalt der höheren Pflanzen einschränkt (vgl. MOSER et al. 2005, HUTCHINSON 1959). Dieser Begründungszusammenhang ist allerdings auch deshalb wenig überzeugend, da die verantwortlichen Prozesse kaum jemals konkretisiert werden. Energie und Wasser nehmen sehr wohl Einfluss auf die Vegetationsstruktur und Lebensformen (traits, functional types), auf die Biomasse und damit z.T. auch auf die Dichte der Individuen. Wie dem auch sei, die Frage, warum die Begrenzung von Wasser und Energie die Phytodiversität regional oder überregional begrenzen sollte, könnte noch genauer untersucht werden (MAGURRAN & MCGILL 2011, BAILEY 1998).

Die Evapotranspiration, welche nach KREFT & JETZ (2007) neben der Zahl von Regentagen pro Jahr und der Habitatvielfalt/Heterogenität in einem engen Verhältnis mit der globalen Artenvielfalt steht, ist ein guter Indikator für die Länge der Vegetationsperiode und damit möglicherweise auch für die Evolutionsgeschwindigkeit. SVENNING et al. (2009) kamen bei der Analyse der Phytodiversität in Europa zu einem ganz ähnlichen Ergebnis. Die beste Modellierung der Gefäßpflanzen-Vielfalt Europas konnte auf Grundlage empirischer Daten zur Habitatvielfalt im Verein mit den Klimavariablen aktuelle Evapotranspiration und Wasserdefizit erzielt werden.

GOLDIE et al. (2010) sind der Ansicht, dass der Artenreichtum in unterschiedlichen Klimazonen auf die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit zurückzuführen ist. Sie konnten im ariden Australien im Vergleich zu feuchteren Regionen derselben Breitengradzone eine deutlich reduzierte Evolutionsgeschwindigkeit durch Wasser-Begrenzung bei Gehölzen nachweisen.

Es ist aber nach wie vor ungeklärt, ob der Zusammenhang von Artenvielfalt, Energie und Wasser eher auf eine unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit (positiver Zusammenhang) oder auf Zerstörungen zurückzuführen ist, die mit Kaltzeiten und Vergletscherungen oder durch den Wechsel von trockenen und feuchten Perioden (Australien, Sahelzone, Kapverden) in Verbindung stehen (negativer Einfluss auf die Biodiversität). Der Wechsel von Warm- und Kaltzeiten wirkt sich in warmen Regionen der Erde viel weniger dramatisch aus als in den hohen Breiten, die während der Kaltphasen großflächig vergletschert waren. Der Wechsel von trockenen und feuchteren Phasen hat in niederschlagsreicheren Gebieten einen geringeren Einfluss als in ohnehin niederschlagsarmen Regionen wie der Sahelzone oder in ariden Gebieten Australiens (CRISP et al. 2001, HAWKINS et al. 2003). Es ist daher nicht auszuschließen, dass die Evapotranspirationsrate, die sowohl von der Temperatur als auch der Niederschlagsmenge abhängig ist, zusätzlich ein recht guter Indikator für die langfristige Kontinuität der Lebensbedingungen bzw. die Auswirkungen auf die Biodiversität infolge von Veränderungen ist.

Diese Vorstellung wird durch Gebiete mit geringen Niederschlags- oder Evapotranspirationsraten, die dennoch sehr artenreich sind, unterstützt. Insbesondere die Wüsten-, Halbwüsten- und Winterregengebiete in Südwest-Afrika - Namib, Karoo und Fynbos-Region - zeigen, dass auch relativ niederschlagsarme Gegenden sehr artenreich sein können. Diese geringen Niederschläge fallen allerdings mit einer sehr großen Regelmäßigkeit und Vorhersehbarkeit und die entsprechenden Klimazonen sind möglicherweise annähernd stabil, seit sich der Benguelastrom vor etwa 15 Millionen Jahren entwickelte (MUCINA & WARDELL-JOHNSON 2011, JÜRGENS et al. 2010, COWLING & PIERCE 2005a, 2005b, COWLING et al. 1996, DEAN & MILTON 1999).

Kurzum: Die Bedeutung von Energie und Wasser für die Phytodiversität ist also möglicherweise auf zwei unterschiedliche Faktoren zurückzuführen: zum einen auf die in unterschiedlichen Klimaten unterschiedlich schnell verlaufende Evolution (Evolutionsgeschwindigkeit), zum anderen auf die Vermeidung von Extinktion durch Klimawandel und damit auf die Klima-Stabilität, die eine mehr oder weniger kontinuierliche Evolution ermöglicht.

## 9. Räumliche Heterogenität

Zu den häufig verwendeten Variablen, die Auskunft über die Heterogenität einer Landschaft oder Region geben, gehören u. a. die Diversität der Bodentypen bzw. geologischen Substrate, die Spanne der Jahresmitteltemperaturen, die Spanne der Evapotranspirationswerte oder auch die Höhererstreckung (vgl. Tab. 2, BRUCHMANN 2011, SVENNING et al. 2009, EUROPEAN COMMISSION DG ENVIRONMENT 2007, MOSER et al. 2005, KÜHN et al. 2003, 2004, WOHLGEMUTH 2002, BARTHLOTT et al. 2000, HOBOHM 2000a, b, SCHÄFER 1992).

Fast immer, wenn Muster der Artenvielfalt in der landschaftlich-regionalen oder überregional-globalen Dimension analysiert werden, wird die Bedeutung der räumlichen Heterogenität statistisch bestätigt. Reich strukturierte Landschaften sind tendenziell artenreicher als weniger reich strukturierte oder monotone Landschaften in ansonsten klimatisch vergleichbarer geographischer Lage. Diese Tendenz wird u. a. durch die Untersuchungen von SVENNING et al. (2009), DEUTSCHEWITZ et al. (2003) und WOHLGEMUTH (1998) bestätigt. Die entsprechenden Karten zeigen, dass Landschaften in den Alpen, Pyrenäen und auf der Balkanhalbinsel besonders artenreich sind, dass aber Kartiergebiete innerhalb Deutschlands im Norddeutschen Flachland tendenziell artenärmer sind als Gebiete südlich der Mittelgebirgs-grenze und dass die Gebiete der Schweizer Alpen zumeist deutlich artenreicher sind als die des Schweizer Plateaus; Jura und Nordalpen stehen hinsichtlich der Phytodiversität in der Schweiz zwischen Plateau und Zentralalpen.

Für das extrem stark gegliederte Österreich ergaben die Analysen zur Vielfalt der Gefäßpflanzensippen allerdings, dass die Indikatoren der räumlichen Heterogenität zwar einen signifikanten, aber nur sehr geringen Einfluss auf die Vielfalt der Pflanzen haben (MOSER et al. 2005). Vergleicht man darüber hinaus etwa gleichgroße Berg- und Talflächen in der Schweiz (Abb. 2), dann zeigen sich deutliche Unterschiede in der Phytodiversität, die kaum durch Unterschiede in der Heterogenität erklärt werden können. Talflächen sind generell artenreicher als gleich große Bergflächen. Zumindest die durchschnittliche Höhererstreckung, die häufig als Maßstab für die topographische Heterogenität verwendet wird, ist bei den Talflächen (1078 m) im Durchschnitt sogar kleiner als bei den Bergflächen (1353 m). Die auffälligen Unterschiede zwischen dem Artenreichtum von Berg- und dem der Talflächen in der Schweiz müssen deshalb auf andere Faktoren zurückgeführt werden. Möglicherweise wird ein auch hier wirksamer positiver Zusammenhang von Phytodiversität und landschaftlicher Heterogenität, der sowohl für die Bergflächen (WOHLGEMUTH 2002) als auch für die Talflächen (WOHLGEMUTH 1998) getrennt voneinander nachgewiesen wurde, nur durch einen anderen

Faktor, z.B. den offensichtlich bedeutsamen Aspekt der Ausbreitungsachsen, überlagert und dadurch maskiert.

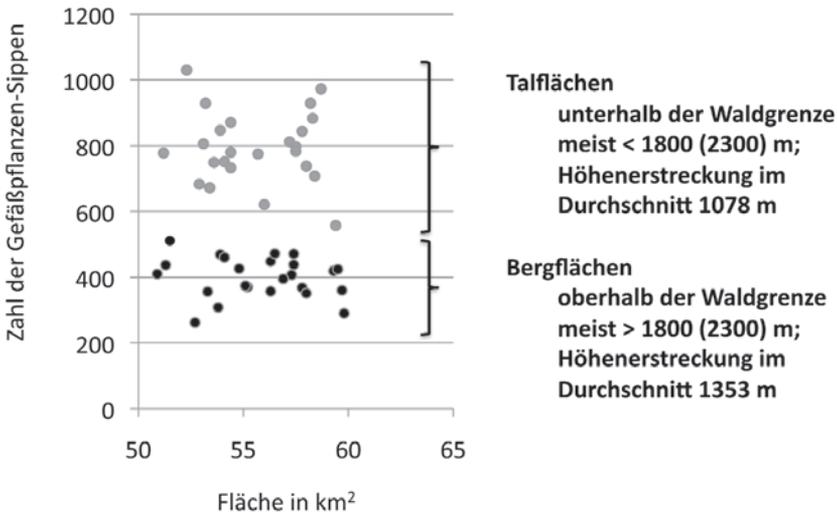


Abb. 2.: Vielfalt der Gefäßpflanzen auf annähernd gleich großen Berg- und Talflächen in der Schweiz (Größe zwischen 50 und 60 km<sup>2</sup>; nach Angaben in Swiss Web Flora, WOHLGEMUTH et al. 2006). Talflächen sind generell artenreicher als Bergflächen.

Wie dem auch sei, unterschiedliche Gründe werden für den positiven Zusammenhang von räumlicher Heterogenität und Phytodiversität angeführt, wo immer dieser numerisch nachgewiesen werden kann. Die Gesamtartenvielfalt einer Landschaft ist das Ergebnis von Zuwanderungs- und Auslöschungsereignissen und der genetischen Veränderungen aller beteiligten Abstammungsgemeinschaften. Es wird angenommen (vgl. SCHERRER & KÖRNER 2011, SVENNING et al. 2009, SHMIDA & WILSON 1985, HENDRYCH 1982, RICHERSON & LUM 1980), dass sich große Habitatvielfalt in mehrfacher Weise positiv auf die Artvielfalt auswirken kann; die Möglichkeit einer erfolgreichen Zuwanderung wird durch ein breites Nischenangebot unterstützt und das Risiko der Extinktion durch die Möglichkeiten der erfolgreichen Nahausbreitung (u. a. vertical displacement, RULL 2004) reduziert. Unterschiedliche Standorte bedeuten Vermeidung von Konkurrenz. Es gibt darüber hinaus empirische Belege, die die Annahme bestätigen, dass auch die innerartliche Variabilität in räumlich reich strukturierten Gebieten größer ist als in weniger heterogenen Räumen. Von den vielen Prozessen, die auf unterschiedlichen Wegen zur Artbildung führen können, werden nicht wenige durch Umweltfaktoren kontrolliert, die mit einer heterogenen Umwelt in einer positiven Beziehung stehen (BURGA & KLÖTZLI 2004, KATO 2000, STUESSY & ONO 1998, HUSTON 1994).

## 10. Refugialräume, Ausbreitungskorridore, Barrieren und Inseln

Welche Rolle spielt die relative Lage einer Landschaft oder Region im überregionalen Kontext? Welche Bedeutung für die heutigen Verbreitungsmuster der Pflanzen haben Vorgänge wie die Wiederbesiedlung nach der Eiszeit auch unter Berücksichtigung der Einflüsse von Menschen? Auf welche Weise beeinflusst die relative Lage von Refugialräumen, Ausbreitungskorridoren, Barrieren und Inseln die regionale Artenvielfalt?

Evolutionkundlich und historisch bedeutsame Vorgänge sind im Nachhinein häufig nur sehr schwer oder überhaupt nicht mehr zu rekonstruieren. Aus diesem Grunde gehen sie in

statistische Untersuchungen als Parameter meistens nicht direkt ein oder sie werden in besonderer Weise codifiziert: z.B. als Gesamtfläche der maximalen Vereisung einer Region als Indikator für Klimawandel (BRUCHMANN 2011; zur Verbreitung von Endemiten in Europa) oder als Angabe des Florenreiches (KREFT & JETZ 2007; Gefäßpflanzen global). Oder sie werden bei statistischen Analysen als Prediktor-Variablen überhaupt nicht berücksichtigt und werden dann zur Erklärung von biogeographischen Unterschieden herangezogen (SVENNING et al. (2009, PARMENTIER et al. 2007).

Aber auch ohne historische Vorgänge zu quantifizieren oder deren Bedeutung in Form von Variablen numerisch zu erfassen fällt zunächst auf, dass artenreiche Gebiete ganz unterschiedlicher Größenordnungen - Biodiversity Hotspots, Ökoregionen oder annähernd gleich große Quadrate oder Rechtecke - sich nah der Küsten oder in der Nähe von Fließgewässern häufen (vgl. NICOLAS et al. 2011, sowie die entsprechenden Karten in MOSER et al. 2005, MITTERMEIER et al. 2005, CRISP et al. 2001, WOHLGEMUTH 1998, HAEUPLER et al. 1997, DAVIS et al. 1994, 1995, 1997). Dies geht sicher auf die dortige große Vielfalt an azonalen Standorten zurück, kann aber auch im Fall der küstennahen Gebiete mit der das Klima stabilisierenden Wirkung des Meeres und seiner Strömungen erklärt werden (HOPPER 2009, CRISP et al. 2001). An großen Flüssen und niedrig gelegener Pässen ist der Artenreichtum im Zusammenhang mit den guten Ausbreitungsbedingungen zu sehen.

Das nach derzeitigem Kenntnisstand artenreichste Gebiet in Deutschland, das Rhein-Main-Gebiet zwischen Mainz und Binzheim (Tab. 1), liegt direkt am Zusammenfluss von Main und Rhein. Mehr noch, es repräsentiert die einzige Stelle in Deutschland, an der sich eine bedeutende Nord-Süd-Achse (Rhein) und eine wichtige Ost-West-Verbindung (nach Osten: Main mit Verbindungen über sehr flache Schwellen zur Donau und damit zum Schwarzen Meer, nach Westen: Mosel mit Verbindungen über sehr niedrige Schwellen ins französische Tiefland und damit bis zum Mittelmeer und Atlantik) kreuzen. Über sehr niedrige Schwellen sind auch Verbindungen nach Nordosten bis in den Bereich der Odermündung zu finden.

Eine Karte zur Verteilung des Artenreichtums in Österreich (MOSER 2005: 1120) zeigt, dass die allermeisten der sehr artenreichen Kartiereinheiten im Bereich der Flusstäler zu finden sind. Auch die beiden artenreichen Regionen in der Schweiz liegen an bedeutsamen Fließgewässern, das Gebiet in der W-Schweiz im Wallis an der Rhone und das Gebiet in der E-Schweiz am Rhein. Vergleicht man die Positionen dieser beiden Gebiete mit den wichtigsten Römerstraßen durch die Alpen (vgl. OSTER 2006), dann ist festzustellen, dass jeweils eine sehr wichtige Römerstraße durch jedes dieser Gebiete führte. Eine Römerstraße führte aus der Po-Ebene über das Aoastatal und den Großen Sankt Bernhard (2469 ü. d. M.) bzw. über den Simplonpass (2006 m ü. d. M.) in das Wallis und verband das Rhonetal auf dem weiteren Wege mit dem Rheintal. Auf diese Weise wurden die drei großen Flusssysteme Po, Rhone und Rhein durch regen Materialtransport und Handel miteinander verbunden. Eine zweite wichtige Römerstraße verband die Po-Ebene über Como (Comum) und mehrere alternative Pässe mit dem Bodensee-Gebiet und dem Donautal. Auch hier wurden drei große Flusssysteme - Po, Rhein, Donau - miteinander verbunden. Die Bedeutung der Nähe zu Ausbreitungskorridoren wurde von WOHLGEMUTH (1998) statistisch über den Faktor „proximity to big river or lake (< 700 m a.s.l.)“ bestätigt; je näher ein Kartiergebiet in der Schweiz an einem großen Fließgewässer oder See liegt, desto größer ist seine Phytodiversität.

Dies soll keinesfalls bedeuten, dass der Artenreichtum dieser Gebiete vor allem auf den Einfluss der Römer zurückzuführen wäre. Welche Ausbreitungsvektoren man aber auch betrachten mag, Römer, andere Völker, Haus- oder Wildtiere, das Wasser, oder auch moderne Fortbewegungsmittel: Für die allermeisten Vektoren sind die großen Flusstäler und niedriggelegenen Alpenpässe günstigere Ausbreitungsachsen als beispielsweise hohe Berge oder

hochgelegene Bergketten (vgl. BONN & POSCHLOD 1998).

Biogeographisch bedeutet die Lage einer Insel im Meer vor allem eine erschwerte Zuwanderung für die allermeisten Taxa, die nicht hydrochor ausgebreitet werden. Inseln sind insofern das ausbreitungsbiologische Gegenteil zu Ausbreitungskorridoren wie Flusstälern im Festlandsbereich. Inseln sind tendenziell artenärmer als klimatisch und ökologisch vergleichbare Festlandsareale und daher nur bedingt mit ihnen vergleichbar. Diese Artenarmut kann nur z.T. durch erhöhte Speziationsraten und einen daraus resultierenden Endemismus ausgeglichen werden. Die absoluten Spitzenwerte der regionalen Gesamtartenvielfalt sind auf dem Festland, im Bereich Mittelamerikas und im Norden Südamerikas, festgestellt worden. Regionen kontinentaler Inseln wie Borneo und Neuguinea folgen erst an zweiter Stelle, ozeanische Inseln sind meistens deutlich artenärmer. Dies gilt auch für Archipele wie Hawaii, die fälschlicherweise gelegentlich als artenreich bezeichnet werden (KREFT & JETZ 2007, HOBOHM 2003, HOBOHM 2000b; vgl. auch Tab. 1). Es ist daher anzunehmen, dass die Artenvielfalt in der folgenden Reihe unter ansonsten vergleichbaren Bedingungen - Flächengröße, Klimazone, Habitatvielfalt - zunimmt: Insel fern der Küste, Insel nah der Küste, Festlandsgebiet fern der Ausbreitungskorridore und Rückzugsgebiete, Festlandsgebiet im Bereich wichtiger Ausbreitungskorridore und Rückzugsgebiete.

## 11. Diskussion

Beim Studium der Analysen zur Diversität von Gefäßpflanzen in der landschaftlich-regionalen Dimension (u.a. Tab. 2) fällt auf, dass überwiegend Faktoren der rezenten Umwelt, des Klimas, der Geomorphologie etc. als Variable verwendet werden. Parameter, die sich auf evolutionskundlich bedeutsame Vorgänge, auf stetig ablaufende Prozesse der Artbildung, Auslöschungereignisse, auf die Nutzungsgeschichte oder allgemein auf die ökologische Kontinuität beziehen, werden in aller Regel nicht in gleicher Weise berücksichtigt. Dies ist verständlich, da Bedingungen und Vorgänge der Vergangenheit viel schwieriger zu ermitteln sind als solche, die sich auf die Gegenwart beziehen und einer direkten Messung zugänglich sind.

Wie dem auch sei, Biodiversität in der landschaftlichen Dimension kann hinreichend nur erklärt werden, wenn historische Ereignisse, evolutionskundlich bedeutsame Prozesse und Klimaveränderungen der Vergangenheit mit berücksichtigt werden.

## Zusammenfassung

Die Artenvielfalt einer Landschaft ist das Ergebnis von Evolutionsprozessen unter Einschluss genetischer Veränderungen, der Isolation und der (vor allem disruptiven) Selektion sowie von vielfältigen Ausbreitungs- und Extinktionsvorgängen.

Es ist anzunehmen, dass das Alter von Landschaften, die Produktivität, katastrophale Zerstörungen von Landschaftseinheiten, aber auch andere Vorgänge, die zur Reduktion von Biomasse führen, sowie die Habitatspezifität der Sippen des überregionalen Species-Pool für die regionale Phytodiversität mit verantwortlich sind. Aber auch wenn viele Daten auf entsprechende Zusammenhänge hindeuten, so kann die Kenntnis derselben noch nicht als ausreichend bezeichnet werden, zumal die Prozesse sich z.T. gegensätzlich auf die Phytodiversität auswirken.

Ein konstantes Klima ist Bedingung für eine kontinuierliche Evolution, wenn bestimmte Mindestvoraussetzungen erfüllt sind (Wasser, Energie, Wurzelraum, Nährstoffe etc.). Wärme und Niederschläge bestimmen mutmaßlich auch die Evolutionsgeschwindigkeit. Die wichtigsten Klimafaktoren Energie und Wasser sind damit für zwei unterschiedliche Aspekte ver-

antwortlich: zum einen für die Dauer einer ungestörten Entwicklung, zum anderen aber auch für die Geschwindigkeit, mit der diese Entwicklung vonstatten geht. Beide Aspekte stehen mit der großräumigen Phytodiversität in einer direkten Beziehung.

Die räumliche Heterogenität ist vor allem in der regionalen Dimension bedeutsam, weniger in der lokalen oder überregionalen. Die Möglichkeiten der Zuwanderung werden in heterogenen Landschaften durch Nischenreichtum begünstigt. Gleichzeitig wird durch Besiedlung unterschiedlicher Standorte Konkurrenz vermieden oder zumindest reduziert. Die innerartliche Differenzierung und Speziation wird durch Verringerung des Genflusses unterstützt. Bei Klimaänderungen wird das Extinktionsrisiko durch die Möglichkeiten der erfolgreichen Nahausbreitung möglicherweise reduziert. All diese Prozesse und damit auch die Artenvielfalt stehen mit der Vielgestaltigkeit der Landschaften (der räumlichen Heterogenität) in einer positiven Beziehung. Sofern dieser Zusammenhang durch numerische Analysen nicht statistisch bestätigt wird, liegt der Verdacht nahe, dass er durch andere Faktoren, z.B. unterschiedliche Zuwanderungsbedingungen, maskiert wird.

Die Zuwanderungsbedingungen hängen maßgeblich von der Komposition der Land-Meer-Verteilungen, der geographischen Lage von Inseln, Refugialräumen, Ausbreitungskorridoren und Barrieren ab und beeinflussen die regionale Artenvielfalt in entscheidender Weise. Es ist anzunehmen, dass der Artenreichtum in der folgenden Reihe unter ansonsten vergleichbaren Bedingungen (Größe, Klimazone, Habitatdiversität) zunimmt: ozeanische Insel fern der Küste, kontinentale Insel nah der Küste, Festlandsgebiet fern der Ausbreitungskorridore und Rückzugsgebiete, Festlandsgebiet im Bereich wichtiger Ausbreitungskorridore und Rückzugsgebiete. Die relative Lage einer Lokalität, Landschaft oder Region ist möglicherweise auf verschiedenen räumlichen Betrachtungsebenen bedeutsam für die Phytodiversität.

## Dank

Ich danke den beiden Gutachtern und Dr. Brunhild Gries für wertvolle Hinweise und Anregungen.

## Literatur

- AGAKHANJANZ, O. & BRECKLE, S.-W. (2002): Plant diversity and endemism in high mountains of Central Asia, the Caucasus and Siberia. - In: KÖRNER, C. & SPEHN, E. M. (Hrsg.): Mountain biodiversity: a global assessment. - S. 117-127, Parthenon Publishing, Boca Raton et al.
- BAILEY, R. G. (1998): Ecoregions: The ecosystem geography of the oceans and continents. - Springer, New York et al.
- BARTHLOTT, W., MUTKE, J., BRAUN G. & KIER, G. (2000): Die ungleiche globale Verteilung pflanzlicher Artenvielfalt - Ursachen und Konsequenzen. - Berichte der RTG **12**: 67-84.
- BIRKS, H. J. B. (1996): Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora. - *Ecography* **19**: 332-340.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. - UTB f. Wissenschaft, 404 S., Wiesbaden.
- BROCHMANN, C., RUSTAN, O. H., LOBIN, W. & KILIAN N. (1997): The endemic vascular plants of the Cape Verde Islands, W Africa. - *Sommerfeltia* **24**: 356 S.
- BRUCHMANN, I. (2011): Plant endemism in Europe: spatial distribution and habitat affinities of endemic vascular plants. - Diss. Univ. Flensburg.
- BURGA, C. A. & KLÖTZLI, F. (2004): Bedeutung der Gebirge für die Florenzentwicklung. - In: BURGA, C. A., KLÖTZLI, F. & GRABHERR, G. (Hrsg.): Gebirge der Erde. - S. 25-30, Ulmer, Stuttgart.
- CHYTRY, M., DANIHELKA, J., AXMENOVÁ, I., BOZKOVÁ, J., HETTENBERGEROVÁ, E., LI, C.-F., ROZBROJOVÁ, Z., SEKULOVÁ, L. TICH Y, L. VYMAZALOVÁ, M. & ZELENY, D. (2010): Floristic diversity of an eastern Mediterranean dwarf shrubland: the importance of soil pH. - *Journal of Vegetation Ecology*

- tation Science **21**: 1125-1137.
- CHYTRY, M., LUBOMIR, T. & ROLECEK, J. (2003): Local and regional patterns of species richness in Central European vegetation types along the pH/Calcium gradient. - *Folia Geobotanica* **38**: 429-442.
- CLARK, D. A., BROWN, S., KICKLIGHTER, D. W., CHAMBERS, J. Q. THOMLINSON, J. R. & NI, J. (2001): Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. - *Ecological applications* **11**: 356-370.
- CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science* **199**: 1302-1310.
- COWLING, R. M. & LOMBARD, A. T. (2002): Heterogeneity, speciation/extinction history and climate: explaining regional plant diversity patterns in the Cape Floristic Region. - *Diversity and Distributions* **8**: 163-179.
- COWLING, R. M. & PIERCE, S. M. (2005a): Cape Floristic Province. - In: MITTERMEIER, R. A., GIL, P. R., HOFFMAN, M. PILGRIM, J., BROOKS, T., MITTERMEIER, C. G. LAMOREUX, J. & DA FONSECONDA, G. A. B. (Hrsg.)(2005) Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Conservation International, Cemex, Mexico City: 219-226.
- COWLING, R. M. & PIERCE, S. M. (2005b): Succulent Karoo. - In: MITTERMEIER, R. A., GIL, P. R., HOFFMAN, M. PILGRIM, J., BROOKS, T., MITTERMEIER, C. G. LAMOREUX, J. & DA FONSECONDA, G. A. B. (Hrsg.; 2005) Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Conservation International, Cemex, Mexico City: 229-234.
- COWLING, R. M., RUNDEL, P. W., LAMONT, B. B., ARROYO, M. K. & ARIANOUTSOU, M. (1996): Plant diversity in mediterranean-climate regions. - *TREE* **11/9**: 362-366.
- CRISP, M. D., LAFFAN, S., LINDER, H. P. & MONRO, A. (2001): Endemism in the Australian flora. - *J. of Biogeography* **28**: 183-198.
- CURRIE, D. J. & PAQUIN, V. (1987): Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. - *Nature* **329**: 326-327.
- CURRIE, D. J. (1991): Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. - *Am. Nat.* **137**: 27-49.
- DAVIS, S. D., HEYWOOD, V. H. & HAMILTON, A. C. (Hrsg.; 1994): Centres of Plant Diversity Vol. 1: Europe, Africa, South West Asia and The Middle East. - IUCN Publications, Unit, Cambridge.
- DAVIS, S. D., HEYWOOD, V. H. & HAMILTON, A. C. (Hrsg.; 1995): Centres of Plant Diversity Vol. 2: Asia, Australasia and the Pacific. - IUCN Publications, Unit, Cambridge.
- DAVIS, S. D., HEYWOOD, V. H., HERRERA-MACBRYDE, O., VILLA-LOBOS, J. & HAMILTON, A. C. (Hrsg.)(1997): Centres of Plant Diversity: Vol. 3: The Americas. - IUCN Publications, Unit, Cambridge.
- DEAN, W. R. J. & MILTON, S. J. (Hrsg.)(1999): The Karoo: Ecological patterns and processes. - 374 S., Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- DEUTSCHEWITZ, K., LAUSCH, A., KÜHN, I. & KLOTZ, S. (2003): Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. - *Global Ecol. Biogeogr.* **12**: 299-311.
- DIERBEN, K. (1996): Vegetation Nordeuropas. - Ulmer, Stuttgart.
- DUARTE, M. C., REGO, F., ROMEIRAS, M. M. & MOREIRA, I. (2008): Plant species richness in the Cape Verde islands - eco-geographical determinants. - *Biodiversity and Conservation* **17**: 453-466.
- DZWONKO, Z. & KORNAS, J. (1994): Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (Central Africa): a numerical approach. - *J. Biogeogr.* **21**: 491-501.
- ELLENBERG, H. (1992): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne Rubus). - In: Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Pulißen, D.: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica* XVIII, 2. Aufl., S. 9-166.
- EUROPEAN COMMISSION DG ENVIRONMENT (2007): Interpretation Manual of European Union Habitats. EUR 27. - Brüssel.
- EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European Flora? - *Folia Geobot.* **38**: 357-366.
- FALCUTTI, A., MAIORANO, L. & BOITINI, L. (2007): Changes in land-use/land-cover patterns in Italy and their implications for biodiversity conservation. - *Landscape Ecology* **22**: 617-631.
- FOURNÉT, J. (2002): Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique. - 2. Aufl., o. O., 2538 pp.
- FRANCIS, A. P. & CURRIE, D. J. (2003): A globally consitant richness-climate relationship for angiosperms. - *American Naturalist* **161**: 523-536.

- FRASER, P. J., HALL, J. B. & HEALEY, J. R. (1998): Climate of the Mount Cameroon Region: long and medium term rainfall, temperature and sunshine data. - *School of Agricultural and Forest Sciences* **16**: 56 S.
- GASTON, K. J. (1996): *Biodiversity*. - 396 S., Oxford et al.
- GEOGRAPHISCH-KARTOGRAPHISCHES INSTITUT MEYER (Hrsg.)(1997): *Brockhaus Die Enzyklopädie - Weltatlas*. - 2. Aufl., F. A. Brockhaus, Leipzig, Mannheim.
- GLASER, P. H. (1992): Raised bogs in eastern North Amerika: regional controls for species richness and floristic assemblages. - *J. of Ecology* **80**: 535-554.
- GOLDIE, X., GILLMAN, L., CRISP, M. & WRIGHT S. (2010): Evolutionary speed limited by water in arid Australia. - *Proc. Biol. Sci.* **277**: 2645-2653.
- GROOMBRIDGE, B. & JENKINS, M. D. (2002): *World Atlas of Biodiversity: Earth's Living Resources in the 21st Century*. - University of California Press, Berkeley.
- HAEUPLER, H., KORSCH, H., MAY R., SCHEUERER, M., SCHÖNFELDER, P. & VOGEL, A. (1997): *Datenbank Gefäßpflanzen - Methoden und Ergebnisse - ein Abschlußbericht*. - Zentralstelle für die Floristische Kartierung Deutschlands, Bochum, Halle, Regensburg, 104 + 62 pp.
- HAWKINS, B. A., FIELD, R., CORNELL, H. V., CURRIE, D. J. GUEGAN, J. F., et al. (2003): Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. - *Ecology* **84**: 3105-3117.
- HECTOR, A. & LOREAU M. (2005): Relationships between biodiversity and production in grasslands at local and regional scales. - In: MCGILLOWAY, D. A. E. (ed.): *Grassland: a global perspective*.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNEIN C., CALDEIRA, M. C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS P. G., FINN, J. A., FREITAS, H., GILLER, P. S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGBERG, P., HUSS-DANELL, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY, P. W., LOREAN, M., MINNS, A., MULDER, C. P. H., DONOVAN, G. O., OTWAY, S. J., PEREIRA, J. S., PRINZ, A., READ, D. J., SCHEERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.-D., SIAMANTZIOURAS, A.-S. D., SPEHN, E. M., TERRY, A. C., TROUMBIS, A. Y., WOODWARD, F. I., YACHI, S. & LWATON, J. H. (1999): *PLANT DIVERSITY AND PRODUCTIVITY EXPERIMENTS IN EUROPEAN GRASSLANDS*. - *SCIENCE* **286**: 1123-1127.
- HENDRYCH, R. (1982): Material and notes about the geography of the highly stenochoric to monotypic endemic species of the European flora. - *Acta Universitatis Carolinae-Biologica*: 335-372.
- HOBOHM, C. (2000a): Plant species diversity and endemism on islands and archipelagos, with special reference to the Macaronesian Islands. - *Flora* **195**: 9-24.
- HOBOHM, C. (2000b): *Biodiversität*. - 214 S., Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- HOBOHM, C. (2003): Characterizing and ranking of biodiversity hotspots: centres of species richness and endemism. - *Biodiversity and Conservation* **12/2**: 279-287.
- HOBOHM, C. (2005a): Was sind Biodiversity Hotspots - global, regional, lokal? - *Tuexenia* **25**: 379-386.
- HOBOHM, C. (2005b): Die Erforschung der Artenvielfalt in Pflanzengesellschaften - eine Zwischenbilanz. - *Tuexenia* **25**: 7-28.
- HOBOHM, C. (2008): Ökologie und Verbreitung endemischer Gefäßpflanzen in Europa. - *Tuexenia* **28**: 7-22.
- HOBOHM, C. & BRUCHMANN, I. (2009): Endemische Gefäßpflanzen und ihre Habitate in Europa - Plädoyer für den besonderen Schutz der Grasland-Ökosysteme. - *Berichte d. RTG* **21**: 142-161.
- HOBOHM, C., HENNEKENS, S. M. & SCHAMINEE, J. H. J. (2003): Zur Pflanzenartenvielfalt in den Niederlanden. - *Tuexenia* **23**: 51-56.
- HOOPER, D. U. & VITOUSEK, P. M. (1997): The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes. - *Science* **277**: 1302-1305.
- HOPPER, S. D. (2009): OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. - *Plant Soil* **322**: 49-86.
- HUSTON, M. A. (1994): *Biological diversity*. - 681 S., Cambridge.
- HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. - *American Naturalist* **93**: 145-159.
- ISELL, F. I., POLLEY, H. W. & WILSEY, B. J. (2009): Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. - *Ecology Letters* **12**: 443-451.
- JANSEN, J. (2002): *Geobotanical guide of the Serra da Estrela*. - 276 S., Manteigas.
- KÄMMER, F. (1982): Beiträge zu einer kritischen Interpretation der rezenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira-Archipels, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Inseln und der Kapverdischen Inseln, mit einem Ausblick auf Probleme des Artenschwundes

- in Makaronesien. - Polykopie, 179 S., Freiburg i. Br.
- KATO, M. (Hrsg.)(2000): The Biology of Biodiversity. - 324 S., Tokyo et al.
- KESSLER, M. (2001): Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. - *Biodiversity and Conservation* **10**: 1473-1495.
- KÖRNER, C. (2002): Mountain biodiversity, its causes and function: an overview. - In: KÖRNER, C. & SPEHN, E. M. (Hrsg.): Mountain biodiversity: a global assessment. - S. 3-20, Parthenon Publishing, Boca Raton et al.
- KORSCH, H. (1999): Chorologisch-ökologische Auswertungen der Daten der Floristischen Kartierung Deutschlands. - *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **30**: 200 S.
- KREFT, H. & JETZ, W. (2007): Global patterns and determinants of vascular plant diversity. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 5925-5930.
- KÜHN, I., BRANDL, R. & KLOTZ, S. (2004): The flora of German cities is naturally species rich. - *Evolutionary Ecology Research* **6**: 749-764.
- KÜHN, I., BRANDL, R., MAY R. & KLOTZ, S. (2003): Plant distribution patterns in Germany - Will aliens match natives. - *Feddes Repertorium* **114/7-8**: 559-573.
- KÜHN, I. & KLOTZ, S. (2003): The alien flora of Germany - basics from a new German database. - In: CHILD, I. E., BROCK, J. H., BRUNDU, G., PRACH, K., PYSEK, P., WADE, P. M. & WILLIAMSON, M. (Hrsg.): *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*. - Backhuys Publishers, Leiden: 89-100.
- LENOIR, J., GEGOUT, J.-C., GUISAN, A., VITTOZ, P., WOHLGEMUTH, T., ZIMMERMANN, N. E., DULLINGER, S., PAULI, H., WILLNER, W., GRYTNES, J.-A., VIRTANEN, R. & SVENNING, J.-C. (2010): Cross-scale analysis of the region effect on vascular plant species diversity in southern and northern European mountain ranges. - *PLoS ONE* **5/12** (e15734): 1-13.
- LERCH, G. (1991): *Pflanzenökologie*. - 535 S., Berlin.
- LUCK, G. W., SMALLBORNE L., MCDONNALD, S. & DUFFY, D. (2010): What drives the positive correlation between human population density and bird species richness in Australia? - *Global Ecology and Biogeography* **19/5**: 673-683.
- LÜPNITZ, D. (2000): Die Biodiversität australischer Lebensräume. – *Berichte d. RTG* **12**: 283-318.
- MAGURRAN, A. E. & MCGILL, B. J. (2011): *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. - Oxford University Press, Oxford.
- MESERVE, P. L. & GLANZ, W. E. (1978): Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. - *J. of Biogeography* **5**: 135-148.
- MIETH, A. & BORK, H.-R. (2009): *Inseln der Erde: Landschaften und Kulturen*. - 208 S., Darmstadt.
- MITSUNORI, A., TAKAKAZU, S., ISAO, A., CHOKEN, I. & LICHAO, W. (2005): Resources plant studies on the natural forest in subtropical Okinawa: VII. About plant distribution on the main islands of the Ryukus. - *Science Bulletin of the Faculty of Agriculture* **52**: 9-14.
- MITTERMEIER, R. A., GIL, P. R., HOFFMAN, M., PILGRIM, J., BROOKS, T., MITTERMEIER, C. G., LAMOREUX, J., DA FONSECONDA, G. A. B. (2005): Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. - Cemex, Mexico City.
- MOSER, D., DULLINGER, S., ENGLISCH, T. NIKLFELD, H., PLUTZAR, C., SAUBERER, N., ZECHMEISTER, H. G. & GRABHERR, G. (2005): Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. - *J. of Biogeography* **32**: 1117-1127.
- MOURELLE, C. & EZCURRA, E. (1996): Species richness of Argentine cacti: A test of biogeographic hypotheses. - *J. of Vegetation Science* **7**: 667-680.
- MUCINA, L. & WARDELL-JOHNSON G. W. (2011): Landscape age and soil fertility, and fire regime predictability: beyond the OCBIL framework. - *Plant Soil* DOI 10.1007/s11104-011-0734-x.
- MÜLLER, M. J. (1996): *Handbuch ausgewählter Klimastationen der Erde*. - 5. Aufl., Forschungsstelle Bodenerosion, Trier.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & FOSBERG, F. R. (1998): *Vegetation of the tropical Pacific Islands*. - Springer, New York.
- NAU, C. (2003): *Das Insel-Lexikon*. - Heel, Königswinter.
- NICOLAS V., MISSOUP, A. D., DENYS, C. PETERHANS J. K., KATUALA, P., COULOUX, A. & COLYN, M. (2011): The roles of rivers and Pleistocene refugia in shaping genetic diversity in *Praemys missoni* in tropical Africa. - *J. of Biogeography* **38/1**: 191-207.
- O'BRIEN, E. M. (1993): Climatic gradients in woody plant-species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa woody flora. - *J. of Biogeography* **25**: 379-398.

- OSTER, U. A. (Hrsg.)(2006): Wege über die Alpen: Von der Frühzeit bis heute. - 160 S., Darmstadt.
- PARENTIER, I., MALHI, Y., SENTERRE, B., WHITTAKER, R. J., ALONSO, A., BALINGA, M. P. B., BAKAYOKO, A., BONGERS, F. J. J. M., CHATELEIN, C., COMISKEY, J., CORTAY, R., DJUIKUO KAMDEM, M. N., DOUCET, J. L., GAUIER, L., HAWTHORNE, W. D., ISSEMBE, Y. A., KOUAMÉ, F. N., KOUKA, L., LEAL, M. E., LEJOLY, J., LEWIS, S. L., NEWBERRY, D., NUSBAUMER, L., PAREN, M. P. E., PEH, K. S.-H., PHILLIPS, O. L., SHEIL, D., SONKÉ, B., SOSEF, M. S. M., SUNDERLAND, T. STROOP, J., STEEGE, H. TER, SWAINE, M., TCHOUTO, P., GEMERDEN, B. S. VAN, VALKENBURG, J. & WÖLL, H. (2007): The odd man out? Might climate explain the lower tree  $\alpha$ -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? - *J. Ecol.* **95**/5: 1058-1071.
- PÄRTEL, M. (2002): Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. - *Ecology* **83**: 2361-2366.
- PENNISI, E. (2005): What determines species diversity. - *Science* 309: 90.
- PUTTEN, N. VAN DER, VERBRUGGEN, C., OCHYRA, R., VERLEYEN, E. & FRENOT, Y. (2009): Sub-antarctic flowering plants: pre-glacial survivors or post-glacial immigrants? - *J. Biogeogr.*: 1-11.
- QIAN, H., WHITE, P. S. & SONG, J.-S. (2007): Effects of regional vs. ecological factors on plant species richness: an intercontinental analysis. - *Ecology* **88**/6: 1440-1453.
- RICHERSON, P. J. & LUM, K. (1980): Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. - *American Naturalist* **116**: 504-536.
- ROGERS, A. D. (2007): Evolution and biodiversity of Antarctic organisms: a molecular perspective. - *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **362**: 2191-2214.
- ROPER-LINDSAY, J. & SAY, A. M. (1986): Plant communities of the Shetland Islands. - *J. of Ecology* **74**: 1013-1030.
- SCHAEFER, M. (1992): Ökologie - Wörterbücher der Biologie. - 3. Aufl., 433 S., Jena.
- SCHERRER, D. & KÖRNER, C. (2011): Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against global warming. - *Journal of Biogeography* **38**/2: 406-416.
- SCHROEDER, F.-G. (1998): Lehrbuch der Pflanzengeographie. - Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- SCHULZE, E.-D., ELLIS, R., SCHULZE, W., TRIMBORN, P. & ZIEGLER, H. (1996): Diversity, metabolic types and delta C-13 carbon isotopes in the grassflora of Namibia in response to growth form, precipitation and habitat conditions. - *Oecologia* **106**: 352-369.
- SHMIDA, A. & WILSON, M. V. (1985): Biological determinants of species diversity. - *J. of Biogeography* **12**: 1-20.
- STEBBINS, G. L. & MAJOR, J. (1965): Endemism and speciation in the California flora. - *Ecological Monographs* **35**: 2-35.
- STUESSY, T. F. & ONO, M. (Hrsg.)(1998): Evolution and speciation of island plants. - 358 S. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SVENNING, J.-C., NORMAND, S. & SKOV, F. (2009). Plio-Pleistocene climate change and geographic heterogeneity in plant diversity-environment relationships. - *Ecography* **32**: 13-21.
- TILMAN, D. (1982): Resource competition and community structure. - Princeton, New Jersey.
- TRINDER-SMITH, T. H., COWLING, R. M., LINDER, H. P. (1996): Profiling a besieged flora: Endemic and threatened plants of the Cape Peninsula, South Africa. - *Biodiversity and Conservation* **5**: 575-589.
- TUTIN, T. G., BURGESS, N. A., CHATER, A. O., EDMONDSON, J. R., HEYWOOD, V. H., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (1996a): Flora Europaea Vol. 1: Psilotaceae - Platanaceae. Cambridge University Press, Cambridge.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (1996b): Flora Europaea Vol. 2: Rosaceae - Umbelliferae. Cambridge University Press, Cambridge.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (1996c): Flora Europaea Vol. 3: Diapensiaceae - Myoporaceae. Cambridge University Press, Cambridge.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (1996d): Flora Europaea Vol. 4: Plantaginaceae- Compositae (and Rubiaceae). Cambridge University Press, Cambridge.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (1996e): Flora Europaea Vol. 5: Alismataceae - Orchidaceae. Cambridge University Press, Cambridge.

- VIRTANEN R., DIRNBÖCK, T., DULLINGER, S. PAULI, H. STAUDINGER, M. & GRABHERR, G. (2002). Multi-scale patterns in plant species richness of european high mountain vegetation. - In: KÖRNER, C. & SPEHN, E. M. (Hrsg.): Mountain Biodiversity: a Global Assessment. - Parthenon Publishing, Boca Raton et al.: 91-101.
- WIRTH, W. (Hrsg.)(2001): Kleiner Welt Almanach 2002. - 241 S., Gotha.
- WISHEU, I. C., ROSENZWEIG, M. L., OLSVIG-WHITTAKER, L. & SHMIDA, A. (2000): What makes nutrient-poor mediterranean heathlands so rich in plant diversity? - Evolutionary Ecology Research 2: 935-955.
- WOHLGEMUTH, T. (1998): Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. - Biodiversity and Conservation 7: 159-177.
- WOHLGEMUTH, T. (2002): Environmental determinants of vascular plant species richness in the Swiss alpine Zone. - In: KÖRNER, C. & SPEHN, E. M. (Hrsg.): Mountain Biodiversity: a Global Assessment. - Parthenon Publishing, Boca Raton et al.: 103-116.
- WOHLGEMUTH, T., BOSCHI, K. & LONGATTI, P. (2006): Swiss Web Flora. - ([www.wsl.ch/land/products/webflora/floramodul2-de.html](http://www.wsl.ch/land/products/webflora/floramodul2-de.html); downloaded 9.12. 2010 bis 15. 3. 2011).
- ZOBEL, M., OTTO, R., LAANISTO, L. NARANJO-CIGALA, A., PÄRTEL, M. & FERNANDEZ-PALACIOS, J. M. (2011): The formation of species pools: historical habitat abundance affects current local diversity. - Global Ecology and Biogeography 20/2: 251-259.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Carsten Hobohm, Universität Flensburg, Biologie, Auf dem Campus 1, D-24943 Flensburg,

[hobohm@uni-flensburg.de](mailto:hobohm@uni-flensburg.de)

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Hobohm Carsten

Artikel/Article: [Landschaft und Biodiversität: Welche Faktoren bestimmen die Vielfalt der Gefäßpflanzen von Landschaften? 37-58](#)