

Zeitschrift: Geographica Helvetica : schweizerische Zeitschrift für Geographie = Swiss journal of geography = revue suisse de géographie = rivista svizzera di geografia

Herausgeber: Verband Geographie Schweiz ; Geographisch-Ethnographische Gesellschaft Zürich

Band: 54 (1999)

Heft: 4

Artikel: Merkmale der Artenvielfalt in Hochgebirgen : der Einfluss von Luftströmungen und hygrothermischen Vorgaben

Autor: Richter, Michael

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-872421>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 25.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Merkmale der Artenvielfalt in Hochgebirgen: Der Einfluß von Luftströmungen und hygrothermischen Vorgaben

Michael Richter, Erlangen

1 Gebirge als «hotspots» der Phytodiversität: Betrachtungsmaßstäbe

Hochgebirge gelten nach BARTHOLOTT et al. (1996) als «hotspots» der Biodiversität (zum Begriff s. MYERS 1988). Dieser Sachverhalt ist zunächst relativ zur jeweiligen Klima- bzw. Vegetationszone zu sehen, in die Gebirge eingebettet sind und aus der sie mit ihren verschiedenen Höhenstufen herausragen. Globale Maximalwerte werden in Tropengebirgen erreicht, da hier die evolutionsbedingte tropische Artenvielfalt mit einer höchsten Anzahl an Höhenstufen zusammentrifft.

Die Reliefierung als Ergebnis von Massenerhebung und Zertalung steuert das Ausmaß der γ -Diversität, die im Sinne von WHITTAKER (1972) die Gesamtvielfalt einer Landschaft zum Ausdruck bringt. Sie läßt sich nach BEIERKUHNLEIN (1998) in Erweiterung dieses Ansatz über die Artenzahl in einem größeren Gebiet kennzeichnen. In Gebirgen sorgen verschiedene Höhenstufen für einen höhenwärtigen Wandel der Artenzahlen und die Differenzierung der Vegetation. Hierbei kann eine Vielzahl an Reliefformen (Steilwände, Terrassen, Mulden, Sporne etc.) wiederum zu einer unterschiedlich hohen stufeninternen Anzahl an Biozönosen bzw. Habitaten führen. Somit tritt zum horizontalen Gradienten des Arten- und Vegetationswandels ein vertikaler, der die Erweiterung des Arteninventars bedingt (Foto 1).

Die solcherart erhöhte Variabilität läßt sich über Maße der Heterogenität bzw. Homogenität beschreiben (Diversitäts- und Ähnlichkeitsindizes s. RICHTER 1997). Die hierdurch ausgedrückte Summe der (Un-) Ähnlichkeiten wird durch die β -Diversität beschrieben. In Hochgebirgen erhöht sich die Anzahl verschiedener Raumeinheiten (Standort, Ökotope) aufgrund der Überlagerung durch verschiedene funktionale Steuergrößen. Hierzu zählen die mehr oder weniger häufigen Störungsprozesse in azonalen Ökosystemen wie Lawinenrinnen, Wildbäche oder aktive Sturzschutthalde. Sie verursachen ein Nebeneinander verschiedener Sukzessionsstadien, durch die zur räumlichen und funktionalen eine zeitliche Komponente tritt (« β -turnover» nach WILSON & SHMIDA (1984); VON WOLF (1993) und WITTE (1994) wird der Begriff aber auch zur Kennzeichnung eines räumlichen Höhenwandels verwendet). Die α -Diversität, die hier mit der Artenvielfalt pro Habitat gleichgesetzt wird, ist dagegen weniger an gebirgsspezifische Eigenschaften gebunden, sondern unterliegt verschiedenen prinzipiellen Faktoren (s.u.).

Die drei verschiedenen Diversitätsdimensionen sind zugleich mit verschiedenen Maßstabsebenen verbunden. Hiervon wird jener ausführlicher behandelt, der gesamte Gebirgskomplexe umfaßt, d.h. die übergeordnete Makroebene. Besonderes Augenmerk erfährt dabei die Luftmassenanströmung gegen ein Gebirge in ihrer Bedeutung auf die hygrothermische Vielfalt und den resultierenden Artenreichtum eines Gebirges, also auf die γ -Diversität. Vollständigkeitshalber werden die regionale Mesoebene (einzelne Höhenstufen) sowie die lokale Mikroebene (einzelne Standorte) in einer einleitenden Übersicht behandelt (Kap. 2 und 3).

Die vorliegenden Betrachtungen haben teilweise noch hypothetischen Charakter, erschließen sich jedoch zugleich aus Beobachtungen, die der Autor in den Alpen und Pyrenäen, in den Kordilleren zwischen Alaska und Feuerland, im Atlas, am Kilimanjaro und in den Dra-



Foto 1: Die erhöhte γ -Diversität in Hochgebirgen erklärt sich aus der breiten Ökotopevielfalt (β -Diversität) im Höhenwandel (Höhenstufen) und in horizontaler Richtung (Zerschneidung durch azonale Standorte); Lawinenbahnen im Fichten-Lärchenwald im Misox südlich San Bernardino in 1200 bis 1600m ü.M.
The increased γ -diversity in high mountains results from a large diversity of ecotopes (β -diversity) caused by variety in vertical and horizontal direction.
Avalanche ravines at Misox, Grisons
La grande γ -diversité dans les hautes montagnes s'explique par la large diversité des écotopes (β -diversité) avec les étages d'altitude et les changements horizontales. Tracés d'avalanche à Mixos, Grisons

kensbergen, in zentralasiatischen Hochgebirgen, an den Blue Mountains in Ostaustralien und auf Hawaii machen konnte. Aus den Schweizer Alpen, der Sierra Madre de Chiapas, der nordchilenischen Hochatacama sowie aus Zentralasien liegen zudem konkrete Daten von Transektaufnahmen vor, die die folgenden Überlegungen unterstützen. Laufende Studien in den Basin and Ranges, in den westlichen Rocky Mountains und in der Sierra Nevada tragen zur Vertiefung der vorliegenden Ausführungen bei.

2 Typisierung auf der Mesoebene

Für die Ausprägung der Artenvielfalt in einzelnen Höhenstufen, also für die bereits die γ -Diversität umfassende Mesoebene, sind folgende Kriterien in Betracht zu ziehen (Abb. 1):

- Evolution = Historisch-genetisches Potential des weiteren Umfeldes.

Beispiel: Die temperierte Zone in Europa weist aufgrund unterschiedlicher glazialzeitlicher Migrationsmöglichkeiten ein geringeres Artenreservoir als jene in Nordamerika auf; so daß sich aus verschiedenen Landschafts-, Klima- und Florengeschichten verschiedene Artenpotentiale rekrutieren.

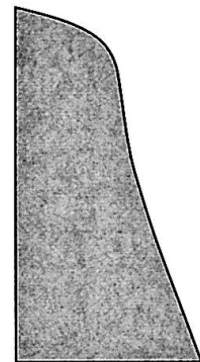
humide Außertropen

Faktorenbedeutung

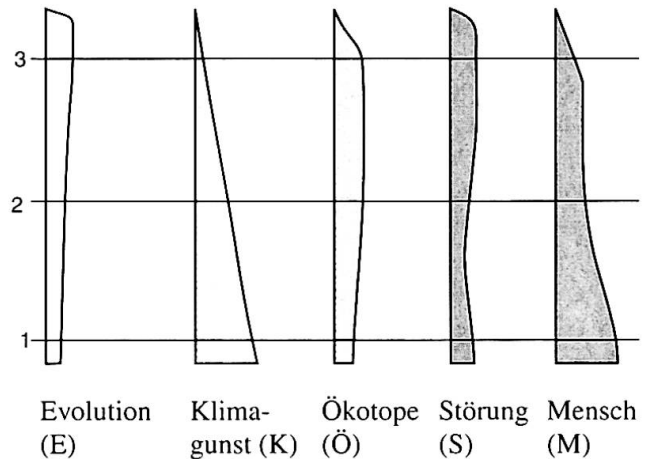
$$3) V = E + k + \ddot{O} + S + m$$

$$2) V = e + K + \ddot{O} + S + M$$

$$1) V = e + K + \ddot{o} + S + M$$



Artenvielfalt (V)
pro Höhengniveau



(semi-) humide Tropen

Faktorenbedeutung

$$3) V = E + K + \ddot{O} + S + M$$

$$2) V = E + K + \ddot{O} + S + m$$

$$1) V = E + K + \ddot{O} + S + m$$

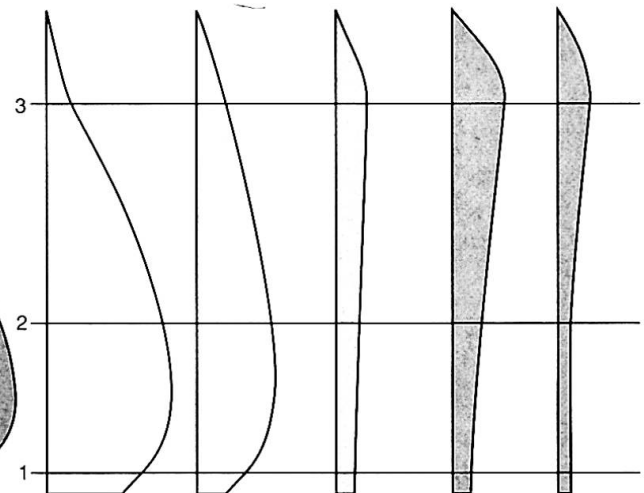
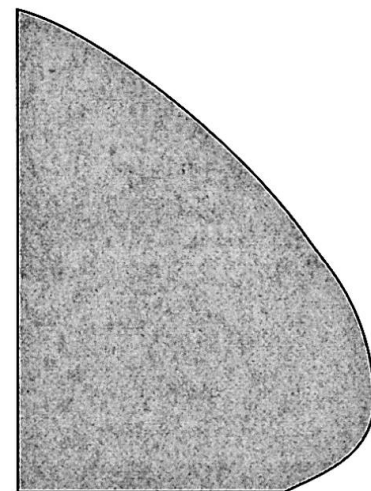


Abb. 1: Veränderung der Bedeutungswerte von Determinanten der höhenbedingten Artenvielfalt; Beispiele aus den humiden Außertropen mit geringerer und aus den semi- bis vollhumiden Tropen mit größerer Höhenverbreitung des Pflanzenwuchses; für die Höhenlagen in 1, 2 und 3 werden die Einflußgrößen der Steuerfaktoren in einfachen Summenformeln ausgedrückt:

Kleinschrift kursiv = unbedeutend bis artenmindernd, Normalschrift = normale Ausprägung, Fettschrift = artenbereichernd (theoretische Ableitungen)

The changing relative importance with height of the determinants of biodiversity (γ -diversity), presented by one example each from the humid extratropics and the semi- and eu-humid tropics

Changement vertical des significations de valeurs des facteurs qui conditionnent la diversité d'espèces selon les étages d'altitude (γ -diversité) dans les zones extra-tropicales humides et sous les tropiques semi- à eu-humides

- **Wuchsklima** = Höhenbereich der optimalen hygrophischen Voraussetzungen.
Beispiel: In Tropengebirgen wird die optimale Höhenlage zumeist durch die Stufe maximaler Niederschläge vorgegeben, in humiden ektropischen Gebirgen befindet sie sich in der warmen Fußstufe.
- **Ökotopvielfalt** = Anzahl der Pflanzengemeinschaften innerhalb eines Höhengniveaus.
Beispiel: In der subalpinen Nadelwaldstufe können z.B. Lawenrinnen und Bachröfen zur Ausbildung von mehr azonalen Sonderstandorten führen als es in der montanen Laubwaldstufe der Fall ist.
- **Störungszyklen** = Verschiedene Steuergrößen bei Regenerationsprozessen in einer Höhenstufe.
Beispiel: Kleine Störungen durch Wühler und Solifluktion in Rasen verursachen kürzere raumzeitliche Zyklen mit häufigeren «Zufällen» in der Artenzusammensetzung als langfristige Vorgänge der Selbstregeneration in Laubwäldern (Störung versus Autogenese, BÖHMER 1999).
- **Anthropogene Eingriffe** = Umfang und Intensität der menschlichen Beeinflussung.
Beispiel: Relativ unberührte, aber auch einseitig übernutzte Höhenabschnitte weisen eine relativ geringere Artenvielfalt auf als solche, wo der Naturraum durch vielfältige Nutzungssysteme mit zahlreichen Adventiven ergänzt wird (s.u.).

Die Bedeutung der einzelnen Faktoren variiert in den Gebirgen verschiedener Zonen beträchtlich. Die Faktorenbewertung in Abb. 1 ist daher nur beispielhaft als eine von vielen Möglichkeiten zu sehen. Jedoch ist der evolutive Beitrag zum Artenreichtum in den Außertropen grundsätzlich als vergleichsweise gering zu erachten, während ihm in den Tropen ein viel größerer Stellenwert zukommt. Hinsichtlich des Wuchsklimas ist allen Gebirgen eine frost- und schneebedingte Abnahme der Artenvielfalt gegen Null in den Hochlagen gemeinsam. Zumindest in den humiden außertropischen Gebirgen orientiert sich die Artenzahl an den thermisch günstigen Tieflagen. In Tropengebirgen folgt dagegen die Optimalzone der Phytodiversität pro Höhengniveau weitgehend dem Vertikalgradienten der Niederschläge; dieser wird durch eine Maximalstufe gekennzeichnet, deren Höhenlage von der Trockenheit der Fußstufe abhängt (RICHTER 1996).

Für die Standortvielfalt in einer Höhenstufe ist das Nebeneinander von Fragmenten zahlreicher zonaler und azonaler Ökotopkomplexe mit jeweils eigenen Regenerationssystemen in verschiedenen Sukzessionsstadien ausschlaggebend. In außertropischen Gebirgen können subalpine Wälder in den Steilabschnitten der Trogwände eine deutliche Zerschneidung durch Rinnen und Schuttanlagerungen aufweisen. In ektropischen wie auch tropischen Gebirgen befindet sich jedoch der Bereich einer maximalen β -Diversität oftmals oberhalb der Waldgrenze, wo eine enge morpho-topographische

Kammerung (Mulden und Kuppen) zusammen mit Störungen verschiedener Dimensionen (Einfluß von Wühlern, solifluidale Vorgänge, Schneeanomalien) ein enges Mosaik aus trockenen bis feuchten Ökotopten bzw. solchen mit unterschiedlichen edaphischen Voraussetzungen fördert. Generell erweisen sich Störungsfaktoren als sehr variabel, hängen sie doch von verschiedensten regionalen Vorgaben ab. In Hochgebirgen spielen die klimatisch, petrographisch und orographisch bedingten Frequenzen und Ausmaße rasch verlaufender Massenbewegungen eine besondere Rolle (Murgänge, Rutschungen, Steinschläge, Felstürze, Lawinen); auch Wind- oder Feuereinwirkungen gelten hier als maßgeblich für Vegetationslücken. Im Vergleich zum Flachland prägen derart definierte Störfälle aufgrund der Steilheit und der Exponiertheit des Reliefs die meisten Ökosysteme viel stärker und sind somit als charakteristisches Merkmal der Hochgebirge anzusehen. Hinzu tritt die Vielfalt verschiedenster Vegetationstypen mit jeweils eigenen Störungsregimen auf kleinem Raum.

Der menschliche Einfluß auf die Artenzahl pro Höhengniveau kann in vielen Fällen über den zufälligen Eintrag von Kulturbegleitern oder den gezielten durch fremde Weidepflanzen zur Zunahme der Artenvielfalt führen (was keineswegs mit einer erhöhten «Qualität» der Artenzusammensetzung gleichzusetzen ist!). Dies betrifft die Hochlagen in den Tropen durch den Eintrag adventiver Neophyten aus ektropischen Tieflagen noch stärker als die Hochlagen in den Außertropen selbst, wo naturgemäß das Angebot an alpinen Ruderalpflanzen geringer ist. Deutlich artenmindernd wirkt sich in den wechselbisch immerfeuchten Waldgebieten der Tropengebirge die menschliche Einwirkung dort aus, wo Abholzungen großflächig erfolgen.

3 Typisierung auf der Mikroebene

Die soeben aufgezeigten Gradienten treffen nur teilweise für den Artenbesatz pro Standort zu, der hier mit der α -Diversität gleichgesetzt wird. Für diese Maßstabsebene bietet sich für eine bessere Vergleichbarkeit die Erfassung einheitlicher Flächengrößen an. Anders als bei der komplexen Meso- und Makroebene, in der die Florenzzusammensetzung letztlich auf die Einwanderung mit anschließender Neubildung von Taxa zurückgeht, liegen dem Arteninventar eines Standortes vor allem interne Ökofaktoren zugrunde. Sie sind es, die ihn als ein bestimmtes Ökotop mit einer konkreten Pflanzengemeinschaft und einer gegebenen Artenzahl kennzeichnen. Dies schließt vegetationsdynamische Aspekte ein, insbesondere verschiedene Sukzessionsstadien innerhalb von Entwicklungsreihen. Zu beachten ist hierbei, daß zumindest in den Waldstufen der Ektropen «Vollserien» (DIERSCHKE 1994) der Sekundärsukzession durchweg mit einer Artenabnahme, in den Tropen

aber mit einer Artenzunahme einher gehen (RICHTER 1998). Dies hängt damit zusammen, daß im ersten Fall eine Pionierphase durch viele ephemere Arten, jedoch ein Reifestadium durch wenige Holzarten geprägt wird, das im zweiten Fall hingegen sehr viele Baum- und Epiphytenarten aufweist. Festzuhalten bleibt demnach, daß die folgenden Merkmale von internen Systemeigenschaften überlagert werden, die für weitere Differenzierungen in der Artenvielfalt sorgen.

- **Mikroklima:** Großräumige Unterschiede im Strahlungshaushalt steuern das Wärmepotential sowie die Verdunstungskraft und entscheiden ebenso wie kleinräumige Muster zwischen Schatten- und Sonnenlagen über die Qualität des Wuchsklimas, somit also auch das Artenpotential.
- **Wasserverfügbarkeit:** Niederschlagsmengen und -formen regeln im Verbund mit Bodenart und Humusform den Artenreichtum, indem zu feuchte und zu trockene Standorte die Ansiedlung zahlreicher Arten hemmen.
- **Bodenfruchtbarkeit:** Zumindest in außertropischen Regionen fördern fruchtbare Böden die Dominanz weniger Arten in Rasen, während auf armen Substraten Raum für viele Arten bleibt. Hingegen mindern in Wäldern unfruchtbare Böden die Artenzahl, da der Nährstoffbedarf von Bäumen die Reserven derart beansprucht, daß das Limit die meisten Begleiter unterschritten wird. In den Tropen ist dieser Faktor von untergeordneter Bedeutung.
- **Tier-Aktionen:** Dichte und Ausmaß von Wühl-, Grab- und Trittmustern mit Folgen für die Bioturbation und Stoffverlagerung, zoogene Erosions- und Akkumulationsprozesse, Fraß, Pollen- und Samenverbreitung in Verbindung mit Populationsschwankungen führen zu Fluktuationen in der Artenzusammensetzung und damit in der Artenzahl (HOLTMEIER 1999).
- **Strukturvielfalt:** Der Formationstyp einer gegebenen Pflanzengemeinschaft bzw. das Verteilungsmuster an Lebensformen sorgt über die Bestandsdichte für unterschiedliche Übershirmungsgrade, die über die Variabilität der Lichtklima und Humusgehalte für den Unter- und Zwischenwuchs entscheiden.

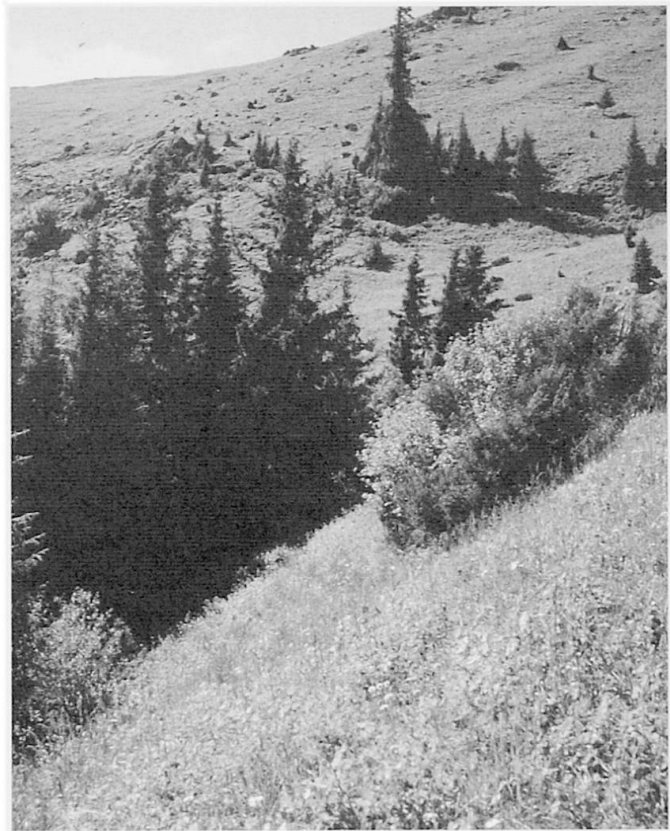


Foto 2: Die nischenreiche Mosaikstruktur im Waldgrenzökoton führt in den Ektropen in Relation zu den subalpinen Dunkelwäldern und mittelhohen Matten zum vorübergehenden Artenmaximum auf kleinem Raum (α - und β -Diversität); Turgen-Tal im in Kasakstan mit Waldgrenze bei 2750 m ü.M. Aspekt mit *Picea schrenkiana*, *Juniperus pseudosabina*, *Salix iliensis*, *Geranium saxatile*, *Festuca kryloviana*
The structural mosaic provides a large number of niches within the timberline ecotone with an increasing α - and β -diversity; Valley of Turgen in the Kazakh Zailiyskij-Alatau
Structure mosaïque riche en niches dans l'écotone de limite forestier avec augmentation d' α - et β -diversité; Vallée de Turgen dans le Zailiyskij-Alatau au Kasakstan

Veränderungstrends der Artenzahlen für Einzelstandorte in Vertikalprofilen werden in Abb. 2 als Kurven in Ideallinie dargestellt. Ihr jeweiliger Verlauf zeichnet nun den b-turnover im Sinne eines räumlichen Höhenwandels nach (s.o.). Hierbei können bestands- bzw. mikroklimatische «Sprünge» für eine rasche Veränderung der Artenzahlen pro Fläche sorgen: In den humiden Ektropen nimmt die Nischenvielfalt bei Bestandsöffnung im Waldgrenzökoton schlagartig zu (Abb. 2a und Foto 2), da das enge Muster von überschirmten und offenen Flecken zu komplexeren Flächenstrukturen und Lebensformenspektren führt als in dichten Dunkelwäldern mit abmildernden bestandsklimatischen Effekten (RICHTER 1994). In Gebirgen der semiariden Subtropen erfolgen

die Übergänge zumeist allmählicher, da es sich durchweg um Strauchformationen, Steppen oder Offenwälder mit höherem Lichtgenuß handelt. Kommt es zur Ausbildung dichter Wälder wie im Falle des östlichen Great Basin, kann sich ein Artenmaximum im unteren und oberen Waldgrenzbereich einstellen (doppelter Diversitätsgipfel in Abb. 2b). Im selben Koordinatensystem zeichnet sich für peraride Gebirge ein einfacher Höhenwandel ab, der z.B. auf die Westabdachung der Kordillere über der Atacama zutrifft (Foto 3). In diesem Beispiel fehlender Wälder orientiert sich die Artenvielfalt allein an den optimalen hygrothermischen Voraussetzungen für den Pflanzenwuchs und konzentriert sich

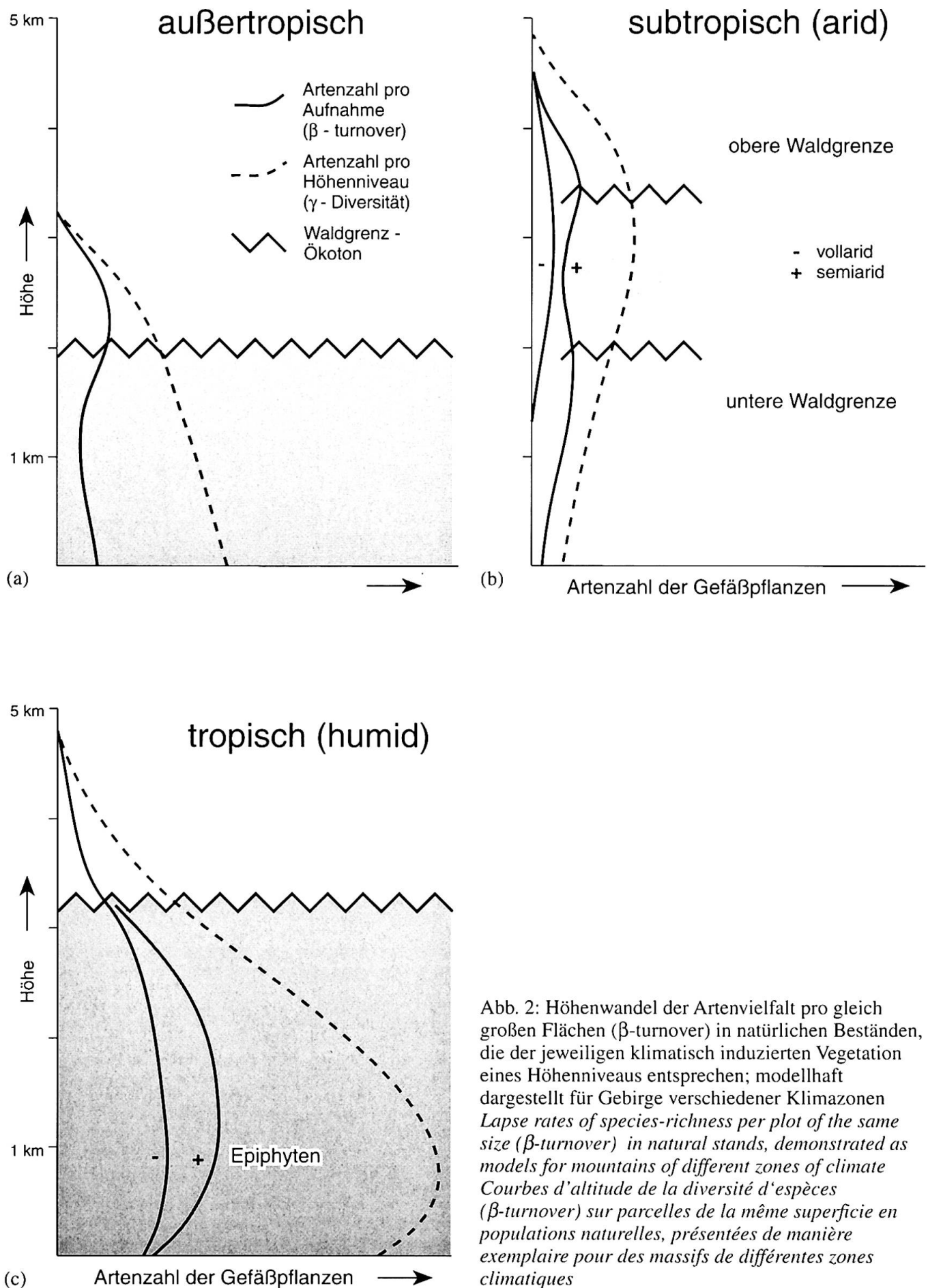


Abb. 2: Höhenwandel der Artenvielfalt pro gleich großen Flächen (β -turnover) in natürlichen Beständen, die der jeweiligen klimatisch induzierten Vegetation eines Höhenniveaus entsprechen; modellhaft dargestellt für Gebirge verschiedener Klimazonen
Lapse rates of species-richness per plot of the same size (β -turnover) in natural stands, demonstrated as models for mountains of different zones of climate
Courbes d'altitude de la diversité d'espèces (β -turnover) sur parcelles de la même superficie en populations naturelles, présentées de manière exemplaire pour des massifs de différentes zones climatiques



Foto 3: In waldlosen Gebirgen der Trockengebiete bindet sich die maximale Artenvielfalt an den Höhenbereich mit optimalen hygrothermischen Klimabedingungen an; Hochatacama in Nordchile bei 3900m ü.M. Aspekt mit *Fabiana denudata*, *Parastrephia quadrangularis*, *Baccharis incanum*, *Junellia seriphioides*
In high arid mountain regions without forests maximum species richness corresponds to optimum climatic conditions; upper part of the Atacama in Northern Chile

Dans les massifs sans forêts des régions sèches, la diversité d'espèces maximale se rapporte aux altitudes avec des conditions climatiques idéales; part supérieure de l'Atacama au nord du Chili

auf jenen Bereich, in dem es noch nicht zu kalt, aber schon deutlich feuchter als in der vegetationslosen Fußstufe ist.

In den feuchten Tropen folgt der Höhenwandel wiederum anderen Gesetzmäßigkeiten (Abb. 2c): Indem das Artenmaximum im Überschneidungsbereich der beiden häufigsten Lebensformen auftritt, die in den Tropen von Bäumen, Epiphyten und/oder Lianen gestellt werden, dürfte hier eine Anlehnung an das globale Reifezentrum einer fortgeschrittenen Evolution vorliegen. Der gleiche Höhenabschnitt erklärt sich im Sinne der Rapoport-Regel (RAPOPORT 1982) als Bereich, in dem viele der vertretenen Arten nur ein sehr limitiertes Verbreitungsareal bzw. enges Höhenspektrum ausweisen («accidentals» im Sinne von STEVENS 1989). Ob und inwiefern das Artenmaximum im tropischen Höhenprofil zugleich von einer optimalen Kombination des Temperatur- und Feuchteangebots wie im Falle der Biomasse gesteuert wird, ist ungeklärt. Ebenso bleibt zu überprüfen, inwiefern die weitläufig anerkannte «intermediate disturbance hypothesis» (mittlere Anzahl an Störungen = hohe Artenzahlen, seltene oder häufige Störungen auf gleichen Standorttypen = geringe Artenzahlen; GRIME 1973 und CONNELL 1978, Kritik bei HUSTON 1994 und RICHTER 2000) für die Artenzahl pro Standort in Tro-

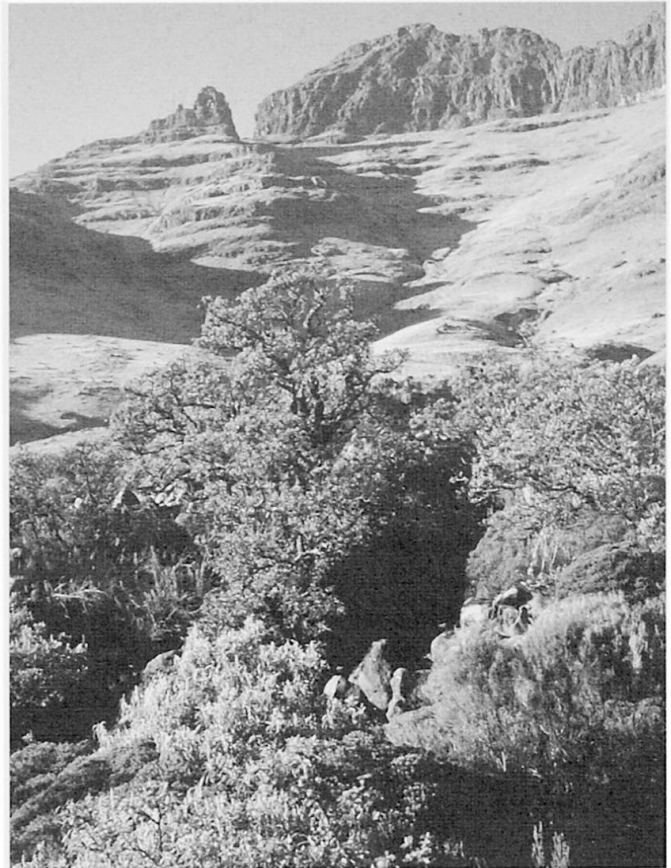
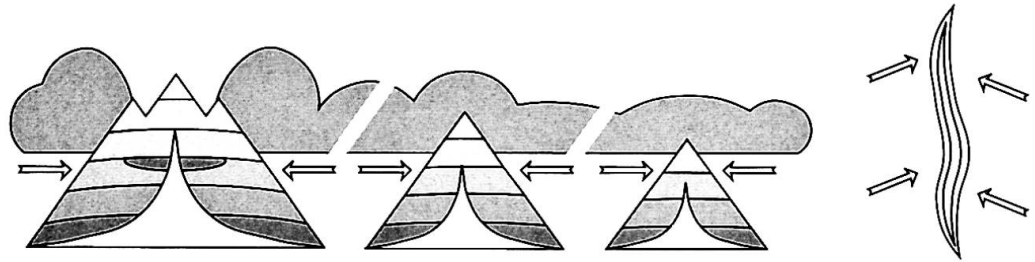


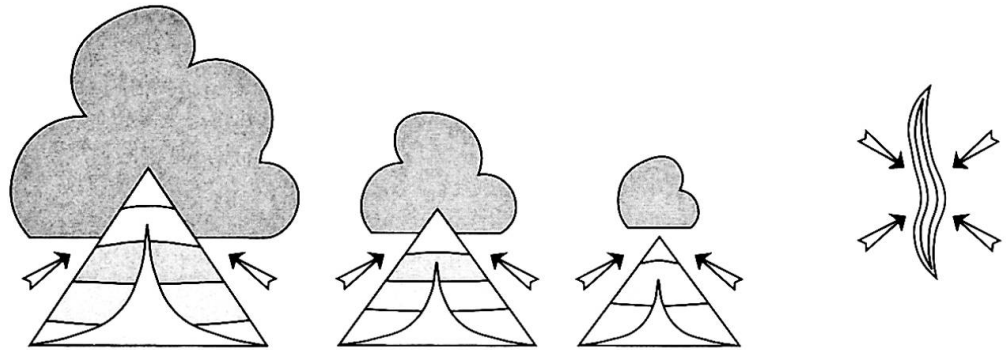
Foto 4: Da die tropische Artenvielfalt evolutionsbedingt ist und vor allem auf dem Reichtum an Baumarten beruht, kommt es im Waldgrenzbereich zum deutlichen Artenrückgang; Giants Castle in den Drakensbergen in Südafrika bei 2350 m ü.M. Aspekt mit *Leucosidea sericea*, *Buddleia salviifolia*, *Helichrysum trilineatum*, *Erica* spp., *Themeda triandra*
Caused by evolutionary events, tropical species richness is based on a large variety of tree species; therefore, the timberline ecotone is characterized by a pronounced increase of taxa; Giants Castle in the Southern African Drakensberge
Etant donné que la diversité d'espèces en zone tropicale repose sur la richesse en arbres, la diminution des variétés est évidente à la limite de l'écotone forestier; Drakensberge au dessus d'Homestead en Afrique du Sud

pengebirgen überhaupt relevant ist. Stattdessen können zumindest für die Wälder der tieferen und mittleren Hanglagen laufende Prozesse sehr lebhafter Speziationen auf kleinem Raum mit regelrechten «species swarms» (GENTRY 1982) für Diversitätsunterschiede wesentlicher sein. Anders als in den Ektropen geht in den Tropen der Wechsel vom Wald zu den Grasformationen der Hochlagen mit einer deutlichen Artenminderung einher, sobald die zahlreichen Baumarten und Epiphyten als maßgebliche Träger der tropischen Vielfalt ausfallen (WITTE 1994; Ableitungen aus GENTRY 1988 und ALMEIDA-LEÑERO 1997; Foto 4).

Kontinentalitäts- effekt



Merriam - Effekt



Stau- und Föhn - Effekt

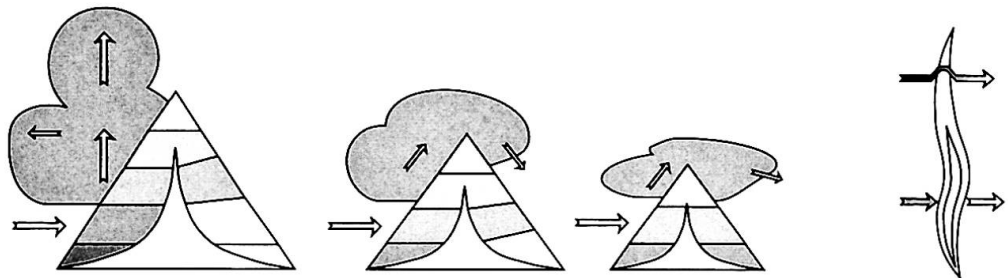


Abb. 3: Typen der Luftmassen-Anströmung in Relation zur Massenerhebung, dargestellt in drei verschiedenen Dimensionen als Profilbilder mit Höhenstufen

(dunkel = dichte, hell = offene Vegetation), zugehörige Aufsichtsskizzen jeweils in den rechten Bildern

Different types of air streams related to the mass elevation

Différents types des courants d'air en relation avec l'élévation des masses

4 Typisierung auf der Makroebene

Auf der Makroebene, in diesem Fall also die Betrachtung der γ -Diversität eines ganzen Gebirges, sind für die Ausprägung der Artenvielfalt folgende Kriterien ausschlaggebend, die wieder mit Beispielen erläutert werden:

- Höhe und Umfang eines Gebirges (inkl. Erstreckung) steuern die Anzahl verschiedener Höhenstufen.
Beispiel: Innerhalb der gleichen Klimazone beherbergen die Alpen mehr Arten als die Sudeten.
- Interne Orographie und petrographische Heterogenität eines Gebirges.
Beispiel: Eine einfach strukturierte Gebirgskette wie die Pyrenäen weist weniger Arten auf als die hochkomplexen Dinariden, die ein bedeutendes Endemitenzentrum stellen.
- Anzahl an Störungsregimen.
Beispiel: Gebirge mit vielen Störungstypen (z.B. die Rocky Mountains mit Waldbränden und Dürren in Tieflagen, Wühlern und Solifluktion in Hochlagen, Lawinen und Ausuferungen in Mittellagen) beinhalten mehr Sukzessionen mit verschiedenartigen Entwicklungsstadien als Gebirge mit wenig Störungstypen (z.B. die White Mountains).
- Florenräumliche Position des Gebirges.
Beispiel: Der Hohe Balkan gilt aufgrund seiner Stellung zwischen der pontischen, euxinischen, illyrischen und ostmediterranen Florenprovinz als Endemitenzentrum mit höherem Artenpotential als die Karpaten zwischen der pannonischen und pontischen Florenprovinz.
- Klimazonale Position des Gebirges.
Beispiel: Ein Hochgebirge in der polaren Zone kann aufgrund seiner aktuellen klimaökologischen Voraussetzungen und in Anlehnung an die Rapoport-Regel

wegen der paläoklimatischen Entwicklungsvorgaben nicht so viele Arten beherbergen wie ein tropisches Gebirge.

- Position des Gebirges gegenüber advectiven Luftmassen.
Beispiel: Die Sierra Nevada in Kalifornien weist mit deutlichen Luv-Lee-Effekten einen klaren Expositions-kontrast auf, der den leelägigen Ketten in der Basin and Range Province weitgehend fehlt.

Während die ersten Punkte offensichtlich und in groben Zügen bekannt sind, findet der letzte bislang kaum Beachtung und wird hier näher erläutert. Unterschieden werden drei Typen und in einem Fall mehrere Untertypen, in denen verschieden stark ausgeprägte Expositionsunterschiede zu verschiedenen Artenzahlen in den jeweiligen Gebirgen führen:

- Der *heterogene Typ* mit vorherrschend advectiver Luftmassenzufuhr, z.B. bei frontalem Wettergeschehen innerhalb des Westwindgürtels oder monsunaler Beeinflussung in den Rand- und Subtropen.
- Der *homogene Typ* mit vorherrschend konvektiver Luftmassenzufuhr bei konvergenten Wetterlagen, vorzugsweise in den Wüstenregionen.
- Die *intermediären Untertypen* mit einem vertikalen Wandel des Verhältnisses advectiver zu konvektiven Strömungen oder mit wechselnden Advektionsrichtungen.

Vor der Erläuterung der Wirkungsweise dieser jeweiligen Typen seien drei verschiedene Grundprinzipien des Massenerhebungseffektes in Bezug auf Luftmassenströme vorgestellt: der Kontinentalitätseffekt, der Merriam-Effekt und der Stau- bzw. Föhneffekt (Abb. 3).

4.1 Massenerhebungseffekte

Als bekanntester, zugleich aber seltenster Massenerhebungseffekt gilt jener, in dem advective Luftmassenströmungen aus verschiedenen Richtungen gegen ein Gebirge erfolgen. In diesem Fall ist bei einem umfassenden und hohen Gebirgskomplex von einer Abschirmung durch die Randpartien auszugehen. Hier herrschen feucht-milde Luftmassen vor, während sich das trockenere Gebirgszentrum durch größere Temperaturschwankungen auszeichnet. Zwar sind die Winter kühler als in den Randlagen, die wärmeren Sommer tragen aber entscheidend zur Anhebung der Waldgrenze bei. Unter Umständen kommt es zur Ausbildung zusätzlicher Pflanzengemeinschaften mit kontinentalen Vertretern wie z.B. die Arve als Prototyp für den «Kontinentalitätseffekt» in den Zentralalpen. Nur bei gebirgsparalleler Luftströmung kann es beidseitig zu advectiven Staus kommen; häufiger tritt jedoch Zufuhr feuchter Luftmassen von einer Seite auf, die auf der Gegenseite zu einzelnen Föhnereignissen führt. Indem aber in solchen Gebirgen der humiden Ektropen keine eindeutige Richtungskonstanz herrscht, erfolgen Stau und Föhn

z.B. zwischen Nord- und Südalpen im häufigen Wechsel, so daß auf beiden Seiten halbwegs ausgewogene Verhältnisse herrschen - im Gegensatz zum richtungs-konstanten Stau- und Föhn-Effekt (s.u.). In Abb. 3 werden die Folgen des Kontinentalitätseffektes durch den peripher-zentralen Anstieg der Höhenstufen und einen eingeschobenen, tockeneren Vegetationskomplex angedeutet.

Der Merriam-Effekt bezieht sich auf Gebirge, in denen konvektive Prozesse gegenüber advectiven bei weitem überwiegen. Dies sind in erster Linie subtropische Trockengebiete wie z.B. die N-S-verlaufenden Ketten in der Basin and Range Provinz oder die zentralsaharischen Bergstöcke. Konvergente Strömungen aus dem erhitzten Umfeld sorgen hier tagsüber an den Hängen für aufsteigende Luftmassen, die aufgrund der trockenen Luft erst in großen Höhen kondensieren. Aus diesem Grunde bauen sich über hohen, umfangreichen Gebirgen regenbringende Wolkentürme eher als über niedrigen auf. Mit einer Verstärkung des feuchtebringenden Merriam-Effekts steigt die Gesamt-Artenzahl eines Gebirges. Bei erhöhter Massenerhebung ergibt sich aus Abb. 3 erneut eine zusätzliche, diesmal allerdings feuchtere Höhenstufe sowie aufgrund der erhöhten Niederschläge eine Absenkung der üblicherweise xerothermen unteren Waldgrenze.

In allen Klimazonen, in denen frontale, passatische oder monsunale Strömungen feuchte Luftmassen gegen ein Gebirge treiben, spielen Stau- und Föhneffekte eine maßgebliche Rolle. Dieser Typus mit ausgeprägtem Luv-Lee-Unterschieden ist am weitesten verbreitet, betrifft er doch einen Großteil der meridional verlaufenden Gebirge, also z.B. die gesamten Kordilleren zwischen Alaska und Feuerland, aber auch W-E verlaufende Ketten in Asien wie jene des Tian Shan und des Himalaya. Eine zunehmende Massenerhebung, hier vor allem eine zunehmende Kammhöhe, führt zur Abschirmung der leeseitigen Hänge, so daß sich der hygrometrische Kontrast zwischen den beiden Abdachungen verstärkt. Bei geringeren Kammhöhen kommt es indes zu einer mehr oder weniger starken Überlappung der advectiven Luftmassen mit Föhnwirkung bei mittelhohen bis ungehindertem Transfer bei geringen Passhöhen. Im gleichen Sinne nehmen die Höhenstufenkontraste zwischen Luv- und Leeseite ab.

Die entsprechenden klimatischen Auswirkungen auf die Gesamt-Artenzahl eines jeweiligen Gebirges lassen sich nun theoretisch ableiten und werden in den folgenden Kapiteln erläutert.

4.2 Homogener Typ

Aus Abb. 4 leitet sich ab, daß der «homogene» Typus maßgeblich durch konvektive Prozesse geprägt wird. Dies führt nach Auslegung der einfachen hygrometrischen Differenzierung im Teilbild unten rechts zur einfachen Abfolge von einer trocken-heißen zu einer wechselfeucht-kalten Höhenstufe; nach der vorliegenden

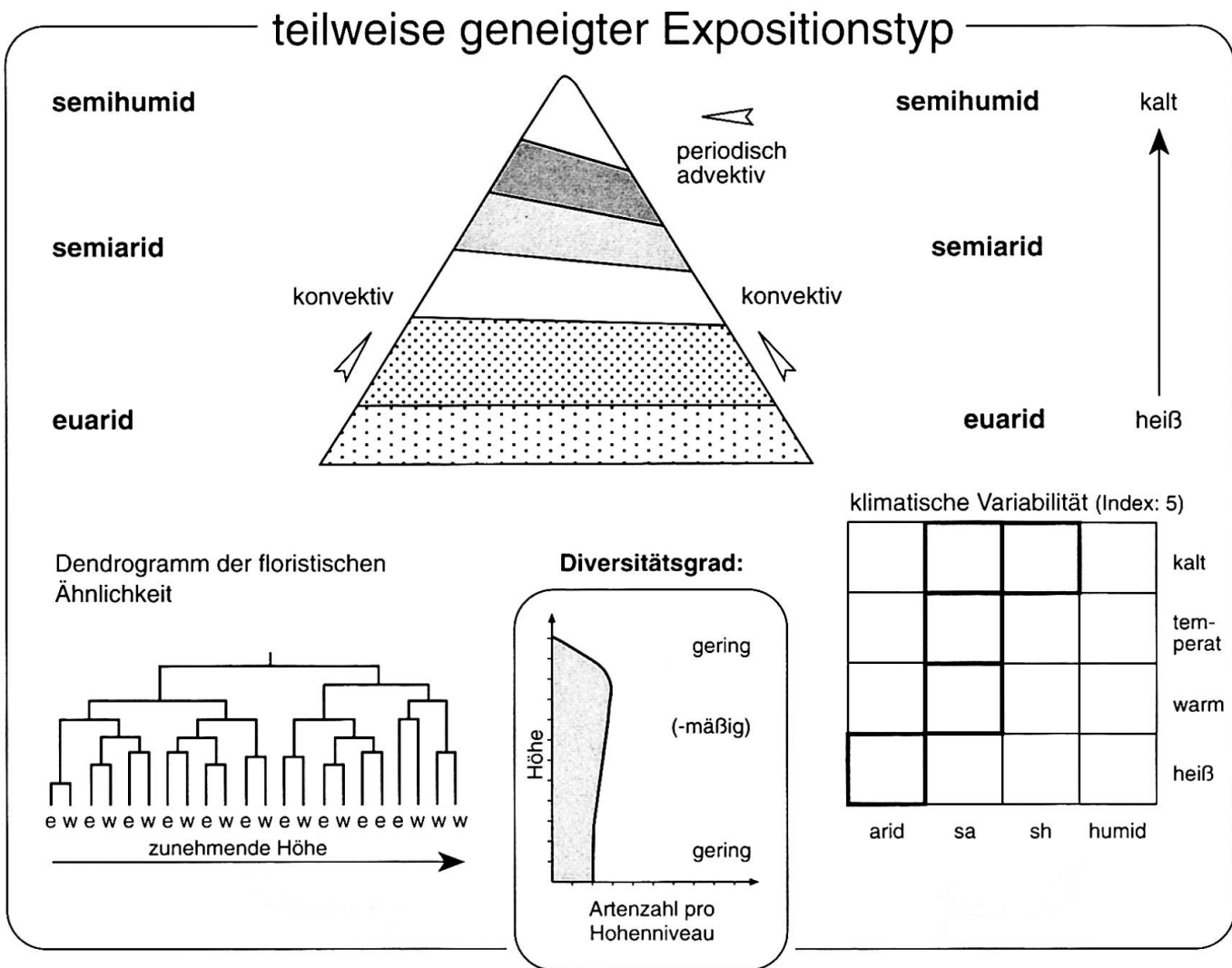


Abb. 5: Intermediärer Typ mit teilweise geneigten Höhenstufen (Prototyp: Snake Range in Nevada, HETZNER et al. 1998)

Intermediate type with partially inclined belts (prototype: Snake Range in Nevada)

Type intermédiaire avec des étages partiellement inclinés (prototype: Snake Range en Nevada)

zählen die Cordillera de Talamanca in Costa Rica und einige Gebirge auf den südostasiatischen Inseln. Zwar ist die Artenvielfalt hier tropenbedingt als sehr hoch zu erachten, jedoch ist denkbar, daß sie gegenüber dem in Tropengebirgen vorherrschenden heterogenen Typ geringer ist; eine Überprüfung dieser vorerst hypothetischen Ausführung fehlt bislang und dürfte nur unter erheblichem Aufwand zu bewerkstelligen sein.

4.3 Intermediäre Typen

«Intermediäre» Typen mit einer strahlungsabhängigen Verschiebung der Höhenstufen in verschiedenen Expositionen oder mit einseitig zwischengeschalteten Pflanzengemeinschaften an Gebirgsabdachungen bilden hinsichtlich der Artenvielfalt und der strömungsklimatischen Positionen einen Übergang zwischen den beiden Extremtypen (heterogen und homogen). Ihnen lassen

sich die meisten Gebirge zuordnen, wobei verschiedene Ursachen zu verschiedenen Mustern führen. Daraus ergeben sich mehrere Untertypen, von denen hier drei vorgestellt werden.

Der Typus der partiell geneigten Höhenstufen weicht vom homogenen Typ nur leicht ab. Die in Abb. 5 dargestellte Konfiguration kommt aufgrund einer einseitigen Absenkung der oberen Vegetationsstufen zustande, die durch die Zunahme eines advektiven Stroms in den Hochlagen von Gebirgen mit ansonsten vorherrschender Konvektion verursacht wird. Die resultierende Asymmetrie der Höhengürtel mit (noch) mesothermen, trockentoleranten Elementen auf der einen und (schon) mikrothermen, feuchteliebenden auf der gegenüberliegenden Abdachung führt zur vorübergehenden Artenzunahme pro Höhengiveau. Diese bedingt aber noch nicht zwangsläufig einen Anstieg des Florenreichtums im ge-

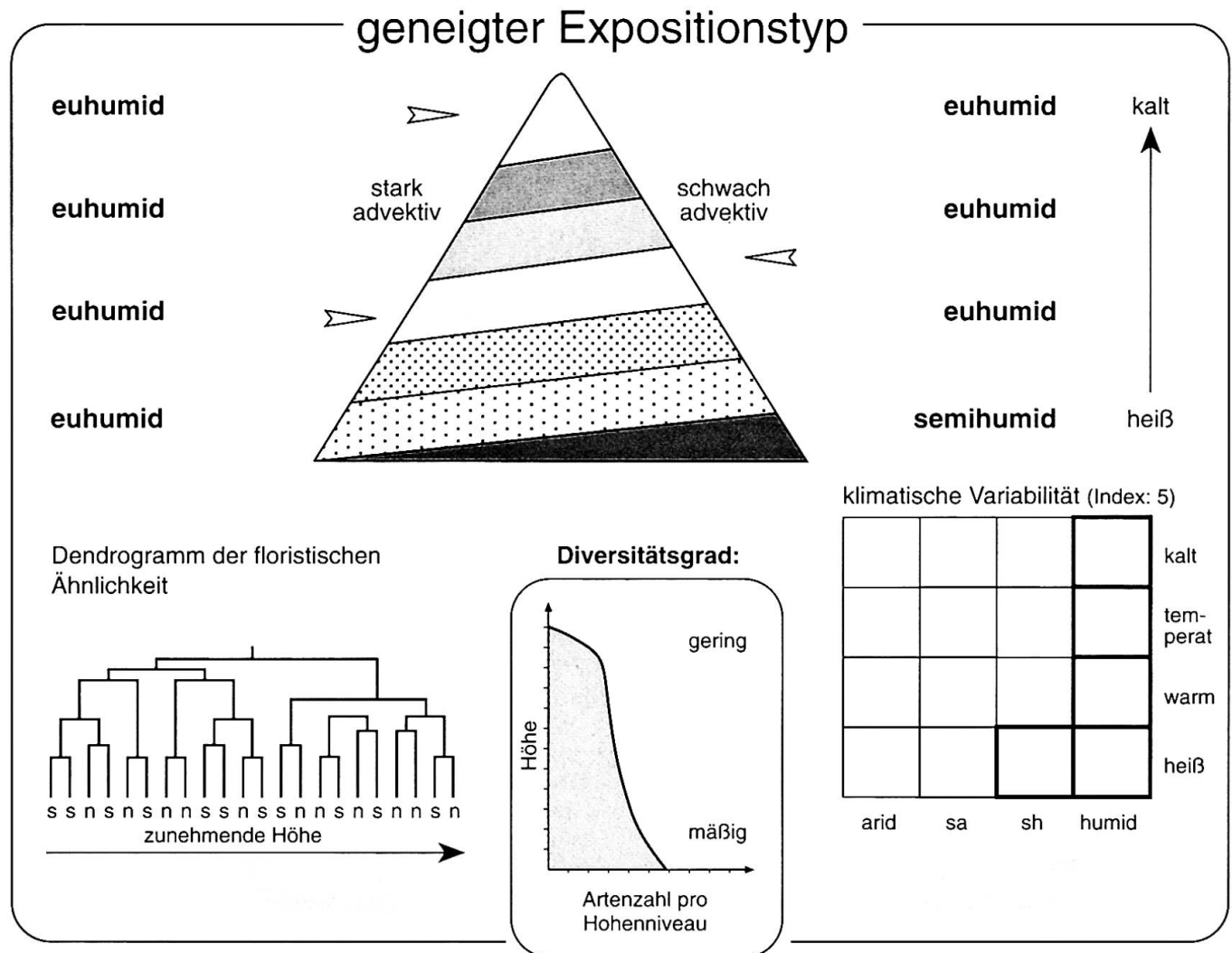


Abb. 6: Intermediärer Typ mit geneigten Höhenstufen (ohne Berücksichtigung des Kontinentalitätseffektes in Abb. 3; Prototyp: Alpen und Pyrenäen)

Intermediate type with inclined belts (prototype: Alps and Pyrenees)

Type intermédiaire des étages inclinés (prototype: Alpes et Pyrénées)

samen Gebirge. Im Dendrogramm zeichnen sich für die tiefen und mittleren Höhenstufen ähnliche Arteninventare bzw. Pflanzengemeinschaften für die verschiedenen Expositionen ab, während in den Hochlagen die Abweichungen zunehmen und die vertikale Differenzierung relativ in den Hintergrund rückt. Diese Situation ist bislang nur für einige Gebirge des östlichen Great Basin nachgewiesen.

Eine ganzseitig gleichförmige Verschiebung der Höhenstufen von unten bis oben kommt bei strömungsparalleler Gebirgserstreckung zur Hauptwindrichtung zustande. In den Außertropen, auf die sich dieser Typus weitgehend beschränkt, betrifft dies in erster Linie breitenkreisparallel verlaufende Ketten wie die Alpen oder Pyrenäen. In diesen Fällen strömen feuchte Luftmassen verstärkt von Westen ein, wobei der Schwankungsbereich je nach Wetterlage und Jahreszeit aus südwestlichen bis nordwestlichen Richtungen variieren kann.

Daß in Abb. 6 Strömungspfeile aus zwei entgegengesetzten Richtungen auf das Gebirge treffen, ist demnach nicht als realistische Situation zu erachten; sie deuten lediglich die Variationsbreite an, die dafür sorgt, daß beide Abdachungen mehr oder weniger humid sind. Der Anstieg der Höhenstufen hat dabei durchweg thermische Ursachen, so daß auf der Südabdachung der beiden genannten Gebirge noch eine zusätzliche Vegetationszone in der Fußstufe auftritt. Im Bereich der Alpen ist dies z.B. der sommerfeuchte insubrische und in den Pyrenäen der mesomediterrane Komplex; beide sorgen für eine Erhöhung der γ -Diversität, wobei sich gerade die Gebirgsvorländer auf den wärmeren Südseiten als relativ artenreich erweisen (s. breiterer Sockel des Höhengradienten im mittleren Diagramm). Im Dendrogramm stehen nun die beiden Expositionen nicht mehr wechselseitig einander gegenüber; statt dessen kommt es aufgrund des Höhenstufenanstieges stellenweise zu re-

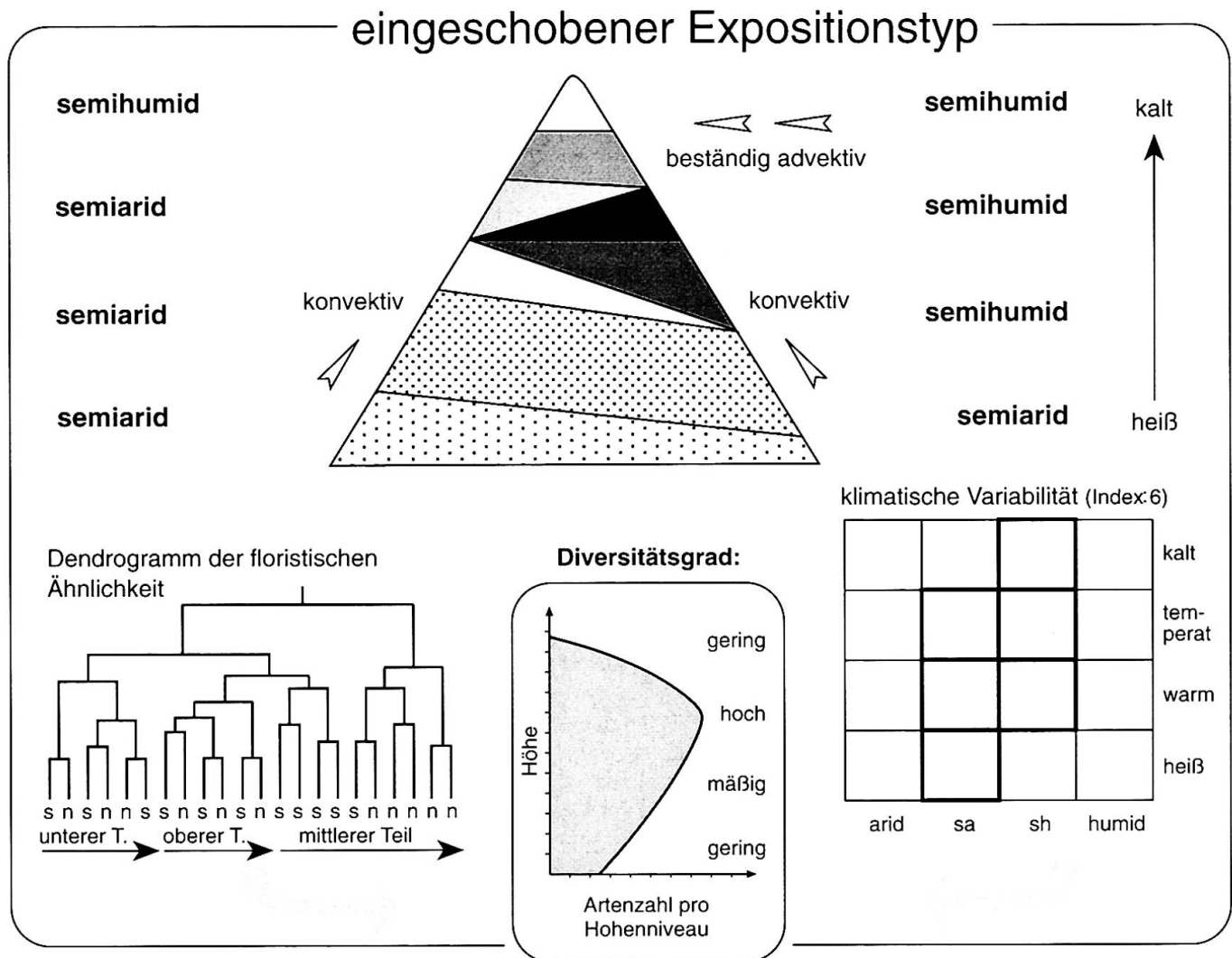


Abb. 7: Intermediärer Typ mit einseitig eingeschobenen Höhenstufen (Prototyp: Tian Shan, RICHTER et al. 1999)
Intermediate type with increased belts (prototype: Tian Shan)
Type intermédiaire avec des étages poussés sur un seul côté (prototype: Tian Shan)

lativ größeren Gemeinsamkeiten des Arteninventars zwischen dem einen und dem nächst höheren Niveau. – Die beschriebenen Verhältnisse treffen auf einige andere europäische Gebirge ebenfalls zu, so auf die Tatra und auf den Südbereich des Karpatenbogens. Von deutlicheren Luv-Lee-Unterschieden ist in jenen Gebirgen auszugehen, wo Höhenstufen einseitig eingeschoben sind, die den übrigen Expositionen fehlen (Abb. 7, Profil oben). Solche Verhältnisse sind dort anzutreffen, wo die Fußstufe vollarid und die Hochlagen vollhumid sind, also eine höhenwärtig deutliche Zunahme advektiver Luftmassen mit Feuchtetransfer erfolgt. In diesem Fall ist die Luvseite gegenüber einer Leeseite mit weiterhin dominierenden Konvektionsprozessen hygrisch bevorteilt, insbesondere wenn sie mit einer schattseitigen Exposition zusammenfällt, wo die Verdunstungsverluste geringer sind. In solchen Fällen bestehen zwischen der hygrophilen Vegetation auf der ei-

nen und der xerophilen auf der entgegengesetzten Gebirgsabdachung kaum Gemeinsamkeiten. Demzufolge kommt es im Übergangsbereich zwischen den artenarmen trockenen Tieflagen und kalten Hochlagen zu einem beachtlichen Gesamtartenreichtum, da hier eine erhöhte Klimavarianz vorliegt. In Abb. 7 wird dies durch nunmehr sechs verschiedene Klimatypen beispielhaft verdeutlicht, wobei im Dendrogramm der Vegetationskontrast zwischen Nord- und Südhang für die mittleren Höhenlagen durch eine hohe Brücke gekennzeichnet ist, die eine geringe Ähnlichkeit des Artenpotentials der beiden Seiten verdeutlicht. Die beschriebenen Verhältnisse eines artenreichen Übergangsbereiches in mittleren Höhenlagen lassen sich für die Gebirgszüge des Tian Shan, für den Hunza-Karakorum und für Abschnitte des westliche Kunlun belegen (RICHTER et al. 1999).

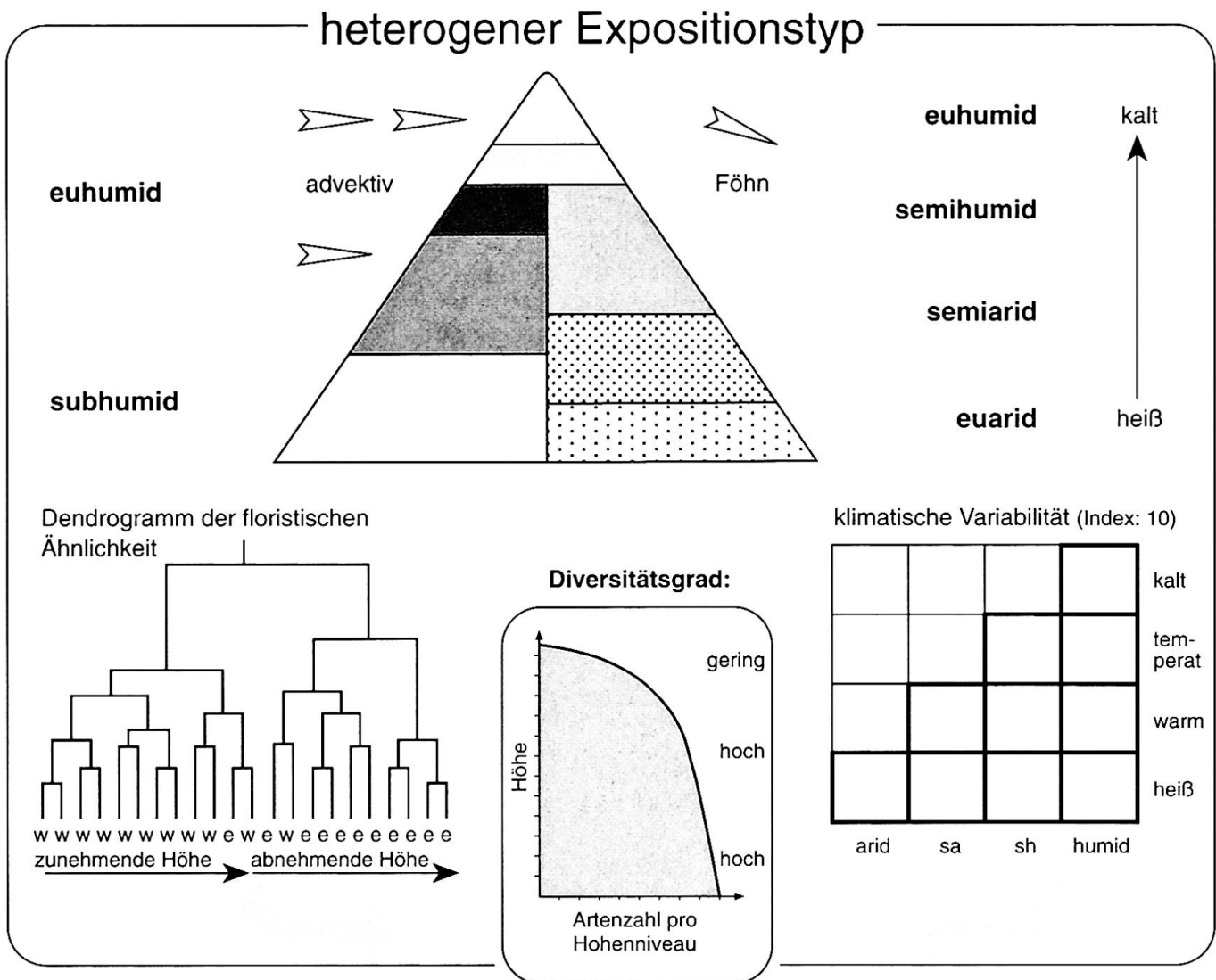


Abb. 8: Heterogener Typ (Prototyp: Sierra Nevada in Kalifornien, HETZNER et al. 1998)

Heterogenous type (prototype: Sierra Nevada in California)

Type hétérogène (prototype: Sierra Nevada en Californie)

4.4 Heterogener Typ

Aus Abb. 8 wird ersichtlich, daß sich der «heterogene» Typus durch eine eindeutige, konstante Advektionsrichtung auszeichnet. Niederschlagsreichtum auf der Luv- und Niederschlagsarmut auf der Leeseite bedingen eine gänzlich unterschiedliche Höhenstufung auf beiden Seiten, da sowohl feuchte als auch trockene Abfolgen von den warmen Tief- zu den kalten Hochlagen vorliegen. In diesem Beispiel liegt also im Teilbild unten rechts mit zehn verschiedenen Klimatypen ein breites ökologisches Spektrum für die Ausbildung verschiedener Pflanzengemeinschaften vor. Demnach zeigen floristische Ähnlichkeitsanalysen eine höhenwärts nur geringe Übereinstimmung des Artenbesatzes zwischen beiden Expositionen. Im Dendrogramm ergeben sich dadurch für die höhenwärtige Abfolge von Artenaufnahmen größere Ähnlichkeitswerte als im Expositionsvergleich gleicher Höhenniveaus (s. linksseitige Posi-

tion von Westhang- und rechtsseitige von Osthang-Standorten im Beispiel). Erst im Kammbereich kommt es zur taxonomischen Angleichung, indem hier die feuchten Luftmassen auf die Leeseite übergreifen; dies wird aus dem vorübergehenden Wechsel an Hochlagen-Gemeinschaften der West- und Ostseite ersichtlich. Die relativ große Höhe der Brücken im Diagramm belegt schließlich die geringe Ähnlichkeit der Pflanzeninventare aller Aufnahmen. Demnach ist auf ein hohes Gesamtartenpotential zu schließen, das sich zumindest auf den beiden präsentierten Abdachungen der Gebirgskette aus verschiedenen Genpools rekrutiert. In diesem Fall sorgen also die andersartigen hygrothermischen Vorgaben für zwei unterschiedliche Höhenstufenabfolgen in einem Gebirge bzw. zwei verschiedene Höhenstufen pro Höhenniveau (Profil in Abb. 8) und somit für eine deutliche Steigerung der β - und γ -Diversität.

Dieser artenreiche Gebirgstypus kann in allen Klimazonen auftreten. In den Ektropen läßt er sich in der Alaska Coast Range, in den patagonischen Süanden und den neuseeländischen Alpen nachweisen; im schwächeren Maße zeichnet er sich auch in den Skanden ab. In den Subtropen sind die mediterranen Westseiten und die monsunalen Ostseiten der Kontinente zu trennen. Im erstgenannten Fall sorgen frontale Winterregen für Luv-Lee-Kontraste am Mittleren und Hohen Atlas, an der Sierra Nevada in Kalifornien und in Spanien sowie im bescheideneren Umfang auch am Apennin und im mediterranen Andenabschnitt Chiles bzw. Argentiniens; im zweiten Fall verursachen monsunale Sommerregen Kontraste zwischen den feuchten Ost- und den trockenen Westabdachungen etwa am Kongur Shan in Südchina, an den südlichen Drakensbergen in Südafrika, an der Great Dividing Range in Ostaustralien sowie im geringen Maße in der Sierra do Mar del Sur in Südbrasilien. Teile des Kaukasus und des pontischen Gebirges nehmen innerhalb der Subtropen eine Sonderstellung zwischen dem mediterranen und monsunalen Typus ein, zeichnen sich aber ebenfalls durch erhebliche Vegetationsunterschiede mit entsprechendem Artenreichtum aus. In den Tropen treten entsprechende Gegensätze zum Beispiel in der mexikanischen Sierra Madre Oriental, in den Zentralanden oder an den ostafrikanischen Hochbergen und am Mauna Loa und Mauna Kea auf Hawaii auf.

Die Rocky Mountains und die Appalachen weisen zwischen der West- und Ostabdachung ebenfalls deutliche floristische Unterschiede in den unteren Höhenstufen auf, während die Expositionskontraste bereits in den mittleren Lagen aufgrund der klimatischen Angleichung nachlassen. Klimatische Unterschiede in den Fußstufen liegen zwar vor, sind jedoch in diesen Fällen für die Abweichungen zwischen den Arteninventaren weniger ausschlaggebend als die floristischen Vorgaben, da beide Gebirge verschiedene Florenregionen abtrennen (TAKHTAJAN 1986).

5 Schlußfolgerungen

Dieser letzte Hinweis auf die Bedeutung des floristischen Genpools als mitentscheidende Größe des Artenreichtums in Gebirgen ruft in Erinnerung, daß Strömungsaspekte nur einen von verschiedenen Steuerfaktoren des Artenreichtums in Gebirgen bilden: Alle genannten Regeln sind theoretisch zutreffend, aber nicht zwangsläufig gültig. Bei einer vergleichenden Betrachtung zur Artenvielfalt mehrerer Gebirge sind stets die anderen genannten Einflußgrößen ebenfalls zu berücksichtigen. Dabei bieten sich als Grundmaß für die Beurteilung der florenhistorisch ableitbaren Vielfalt bzw. des Endemismus z.B. das grundlegende Werk von TAKHTAJAN (1986), ferner hinsichtlich einer zonalen Abschätzung die Arbeiten von BARTHOLOTT et al. (1996)

und RICHTER (1998) an. Klimatische Höhengradienten zur Überprüfung optimaler Wuchsbedingungen lassen sich aus BARRY (1992) und RICHTER (1996) entwickeln. Für eine Beurteilung der Bedeutung von Störungseinflüssen und Regenerationsprozessen liefert die Übersicht von BÖHMER & RICHTER (1997) erste Anhaltspunkte. Die klimazonale Position eines Gebirges läßt sich aus Klima- und hier vor allem Strömungskarten ableiten. Höhe und Umfang eines Gebirges als Gesamtmaß ergeben sich über Erhebungen zur Reliefenergie aus topographischen Karten, die petrographische Heterogenität eines Gebirges aus geologischen Karten.

So gesehen lassen sich also die Schlüsselfaktoren des Ausmaßes der γ -Diversität eines einzelnen oder mehrerer Gebirge relativ problemlos theoretisch ableiten und beurteilen. Was aber noch fehlt oder nur unzulänglich bekannt ist, sind harte Daten über Artenzahlen entlang von Höhengradienten, die die Gültigkeit solch abgeleiteter Faktorenwerte be- oder widerlegen. Auswertungen etwaig vorhandener Florenlisten mögen hierzu erste Hinweise liefern, sind aber aufgrund ihrer verschiedenen Qualitäten, seltener Aktualisierungen und oftmals fehlenden Trennungen zwischen natürlichen und anthropogenen Elementen für eine Überprüfung der Bedeutung der Steuerfaktoren nur bedingt geeignet. Hinzu kommt, daß für viele tropische Gebirgsabschnitte die Erfassung vollständiger Listen aufgrund der extremen Artenvielfalt utopisch bleibt. Angemessener erscheint dagegen ein Programm, in dem Transsekteerhebungen mit Aufnahmen in bestimmten Höhenabständen (z.B. 100 Höhenmeter) und auf Grundlage festgelegter Flächengrößen erfolgen (10x10m eignen sich hierbei als vermittelndes Maß zwischen den üblichen Minimumarealen von Rasen und Wäldern am besten, RICHTER 1997). Erst der Vergleich der resultierenden Relativwerte solcher Untersuchungen auf unberührten oder zumindest naturnahen Standorten ermöglicht eine genauere Überprüfung und Beweisführung der vorgestellten Überlegungen.

Danksagung

Herrn Dr. CARL BEIERKUHNLEIN (Bayreuth) danke ich für kritische Anmerkungen zum Inhalt und für rege Diskussionen sowie einem ungenannten Gutachter für konstruktive Hinweise.

Literatur

- ALMEIDA-LEÑERO, L. (1997): Vegetación, fitogeografía y paleoecología del zacatonal alpino y bosques montanos de la región central de México. – Amsterdam, Universiteit van Amsterdam: 1-255.
BARTHOLOTT W., LAUER W. & A. PLACKE (1996): Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. – In: Erdkunde 50: 317-327.

- BARRY, R.G. (1992): Mountain weather and climate. – London/New York, Routledge: 1-460.
- BEIERKUHNLEIN, C. (1998): Biodiversität und Raum. – In: Die Erde 128: 81-101.
- BÖHMER, H.J. (1999): Vegetationsdynamik im Hochgebirge unter dem Einfluß natürlicher Störungen. – = Dissertationes Botanicae 311, Berlin/Stuttgart: 1-180.
- BÖHMER, H.J. & M. RICHTER (1997): Regeneration of plant communities – an attempt to establish a typology and a zonal system. – In: Plant Research and Development, 45: 74-88.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – In: Science 199: 1302-1309.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Stuttgart, Ulmer: 1-683.
- GENTRY, A. (1982): Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? – In: Annals of the Missouri Botanical Garden 69: 557-593.
- GENTRY, A. (1988): Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. – In: Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 1-34.
- GRIME, J.P. (1973): Control of species density in herbaceous vegetation. – In: Journal of Environmental Management 1: 151-167.
- HETZNER S., RICHTER M., RIEN M., SPENGLER TH. & VERLEGER, K. (1997): Climatic-ecological aspects of the arid American Southwest, with special emphasis on the White Mountains. – In: International Geology Review 39: 1010-1032.
- HOLTMEIER, F.-K. (1999): Tiere als ökologische Faktoren in der Landschaft. – = Arbeiten aus dem Inst. f. Landschaftsökologie WWU 6, Münster: 1-348.
- HUSTON, M.A. (1994): Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes. – Cambridge, Cambridge Univ. Press: 1-681.
- MYERS, N. (1988): Threatened biotas: «Hotspots» in tropical forests. – In: Environmentalist 8: 1-20.
- RAPOPORT, E.H. (1982): Areography: geographical strategies of species. – New York, Pergamon: 1-121.
- RICHTER, M. (1994): Die Pflanzensukzession im Vorfeld des Tschierwa-Gletschers/Oberengadin. – In: Geoökodynamik 15: 55-88.
- RICHTER, M. (1996): Klimatologische und pflanzenmorphologische Vertikalgradienten in Hochgebirgen. – In: Erdkunde 50: 205-237.
- RICHTER, M. (1997): Allgemeine Pflanzengeographie. – Stuttgart, Teubner: 1-256.
- RICHTER, M. (1998): Zonal features of phytodiversity under natural conditions and under human impact – a comparative survey. – In: BARHLOTT, W. & WINIGER, M. (eds.): Biodiversity – a challenge for development research and policy. – Berlin etc., Springer: 83-109.
- RICHTER, M. (2000): Zonal features of phytodiversity and regeneration. – Internet: <http://www.rrze.uni-erlangen.de/geographie/ric-Lit.html>
- [eingereicht für: MILLINGTON, A. et al. (eds.): Spatial Analysis in Biogeography. – Dordrecht etc: Kluwer.
- RICHTER M., PFEIFER H. & TH. FICKERT (1999): Differences in exposure and altitudinal limits as climatic indicators in a profile from Western Himalaya to Tian Shan. – In: Erdkunde 53: 89-107.
- STEVENS, G.C. (1989): The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. – In: American Naturalist 133: 240-256.
- TAKHTAJAN, A. (1986): Floristic regions of the world. – Berkeley/Los Angeles/London, Univ. of California Press: 1-522.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – In: Taxon 12: 213-251.
- WILSON, M.V. & A. SHMIDA (1984): Measuring beta diversity with presence-absence data. – In: Journal of Ecology 72: 1055-1064.
- WITTE, H.J.L. (1994): Present and past vegetation and climate in the Northern Andes (Cordillera Central, Colombia): A quantitative approach. – Amsterdam, Universiteit von Amsterdam: 1-269.
- WOLF, J.H.D. (1993): Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. – In: Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 928-960.

Zusammenfassung: Merkmale der Artenvielfalt in Hochgebirgen: Der Einfluß von Luftströmungen und hygrothermischen Vorgaben.

Gebirge bilden aufgrund ihrer geomorphologischen, petrographischen und klimatischen Komplexität in Relation zur umgebenden Klima- bzw. Vegetationszone «hot spots» der Phytodiversität. Das Ausmaß der erhöhten Artenzahlen (Abb. 2) hängt dabei von verschiedenen Faktoren ab: Massenerhebung, interne orographische Differenzierung, floristische und klimazonale Lage, Frequenz und Umfang natürlicher Störungen sowie Position des Gebirges gegenüber advektiven Luftmassen. Der letzte Punkt wird nach Klärung verschiedener Effekte der Massenerhebung (Abb. 3) ausführlich behandelt. Unterschieden wird ein artenarmer Typus bei konvektiver Luftmassenzufuhr mit einheitlichen Expositionsmerkmalen und ein artenreicher unter advektiver Luftmassenzufuhr mit deutlichen klimatischen Unterschieden zwischen Luv- und Leeseite (Abb. 4 und 8). Dazwischen bilden mehrere intermediäre Typen (Abb. 5 bis 7) einen Übergang in der Artenvielfalt. Es sei betont, daß das Ausmaß advektiver Luftströme einen wichtigen, aber nur einen der Steuerfaktoren für das Ausmaß der γ -Diversität bildet.

Summary: Features of Species Richness in High Mountains: The Impact of Air Streams and Hygrothermic Conditions

High mountain ranges are considered as «hot spots» of phytodiversity due to their geomorphological, petrographical and climatic complexity in relation to the surrounding climate and vegetation zone. The degree of elevated species numbers (fig. 2) depends on different factors: mass elevation, orographic heterogeneity, location within a floristic region and climate zone, frequency and amount of natural disturbances, as well as the position of the mountain chain against advective air streams. This paper focuses on the latter after analysing different effects caused by mass elevation (fig. 3). A main distinction is presented by the comparison of a species-poor type given by convective air flows and a species-rich type given by obvious climatic differences between windward and leeward exposures (fig. 4 and 8). Intermediate types result in transitional numbers of species (fig. 5 to 7). It must be emphasized that the extent of advective currents is only one of the decisive determinants of the degree of γ -diversity of a high mountain range.

Résumé : Caractéristiques de richesse d'espèces dans les hautes montagnes : Influence des courants d'air et des conditions hygrothermiques

Les montagnes présentent en raison de leurs complexités géomorphologiques, pétrographiques et climatiques en relation avec les climats et végétations environnantes des «hot spots» de la phytodiversité. L'ampleur d'augmentation des espèces (fig. 2) dépend cependant de différents facteurs : élévation des masses, disposition

interne, position dans des zones floristiques et climatiques, fréquence et périmètre de perturbations ainsi que la position du massif par rapport aux courants d'air advectif. Ce dernier aspect sera développé après l'explication des effets différents dus aux élévations des masses (fig. 3). Un type pauvre en espèces sous l'influence des courants d'air convectif caractérisé par expositions uniformes sera distingué d'un type riche en espèces sous l'influence des courants d'air advectif avec des différences nettes entre le climat et la flore du côté au vent et du côté sous le vent (fig. 4 et 8). Entre ceux-ci plusieurs types intermédiaires forment un pont entre la diversité minimale et maximale d'espèces. Il doit être souligné que les courants d'air advectif jouent un rôle important, mais qu'ils ne représentent qu'un facteurs qui conditionnent l'ampleur de la γ -diversité.

Prof. Dr. **Michael Richter**, Institut für Geographie FAU, Kochstr. 4/4, D-91054 Erlangen.
e-mail: mrichter@geographie.uni-erlangen.de

Manuskripteingang/received/rentree du manuscrit:
30.10.1999

Annahme zum Druck/Accepted for publication/
acceptation à l'impression: 15.1.2000