

## Muster der beta-Diversität in der pflanzengeographischen Hochgebirgsforschung am Beispiel des Great Basin (USA)

Über die beta-Diversität lässt sich das Ausmaß des Artwechsels zwischen zwei Einheiten quantifizieren, und ihre maßstabsübergreifende Anwendbarkeit macht sie zu einem bedeutenden Werkzeug zur Analyse und Beschreibung von Diversitätsmustern auf verschiedenen Skalenniveaus. Durch ihre maßstabsunabhängige Anwendbarkeit ist sie auch in Bezug auf die Skalierungsmöglichkeiten der Biodiversität bedeutsam, und kann herangezogen werden, um die Habitatvielfalt geographischer Räume zu erfassen. Gerade in Hochgebirgsregionen erzeugt die hohe Geodiversität in Verbindung mit den vielfältigen abiotischen und biotischen Störungsregimen deutliche floristische Kontraste zwischen benachbarten Gebirgsräumen, aber auch innerhalb der Gebirge zwischen Einheiten, die sich entlang komplexer Umweltgradienten aufspannen, was anhand ausgewählter Gebirge im Great Basin (USA) beispielhaft gezeigt werden soll.

Schlagnote: **Pflanzenvielfalt, Biodiversität, Habitatvielfalt, Florenkontrast, beta-turnover**

### 1 Einleitung

Beta-Diversität, auch als *beta-turnover* bekannt, wurde ursprünglich definiert als „*the extent of change of community composition, or degree of community differentiation, in relation to a complex-gradient of environment*“ (WHITTAKER 1960: 320), also als Ausmaß des Artwechsels oder der Differentiation von Vegetationseinheiten in Bezug auf einen Umweltgradienten. Verallgemeinert lässt sich das Konzept der beta-Diversität auf das Phänomen des Artwechsels generell anwenden, unabhängig vom Betrachtungsmaßstab und den zugrunde liegenden Mechanismen. Die beta-Diversität wird durch komplexe Interaktionen zwischen den aut- und synökologischen Vorgaben der Arten, ihren Habitatansprüchen und der raumzeitlich variierenden Standortcharakteristik bestimmt, und ihre graduelle Veränderung oder abrupter Wandel innerhalb eines heterogenen Raumes kann Zeiger sein für dort ablaufende Umweltveränderungen, ökologische Interaktionen, sowie für dessen biogeographische Entwicklung (MCKNIGHT et al. 2007). Die beta-Diversität spielt also eine fundamentale Rolle bei der Analyse und Beschreibung von Diversitätsmustern, da miteinander verglichene Einheiten bei sich erhöhender beta-Diversität einen immer deutlicheren Kontrast zwischen einander aufweisen. Sie repräsentieren damit einen immer geringeren Ausschnitt der Artenvielfalt auf übergeordneter Ebene, wodurch auf eine höhere gamma-Diversität des Gesamttraumes rückgeschlossen werden kann. Gerade durch ihre maßstabsunabhängige Anwendbarkeit ist sie auch in Bezug auf die Skalierungsmöglichkeiten der Biodiversität bedeutsam (MCKNIGHT et al. 2007), und kann auch herangezogen werden, um die Habitatvielfalt

geographischer Räume zu erfassen (vgl. WHITTAKER 1972, WILSON/SHMIDA 1984, KOLEFF et al. 2003).

Die Gebirgsräume der Erde, und insbesondere die Hochgebirge, zeichnen sich durch eine gegenüber dem Umland erhöhte Geodiversität aus (BARTHLOTT et al. 2005), die eine bedeutende Grundlage für die erhöhte Habitatvielfalt in diesen Räumen bildet. Der komplexe Faktor Höhe bedingt über die Änderung von Klimaelementen die Ausbildung vertikal gestaffelter Vegetationsgürtel, die mit gewissen Vorbehalten ein gestauchtes Abbild der in der Horizontalen ausgebildeten Ökozonen widerspiegeln (für eine eingehende Diskussion vgl. FICKERT 2011). Weiterhin zeichnen sich Gebirge aber auch durch eine in weiten Teilen erhöhte Prozessvielfalt aus und bieten so eine Vielfalt an mikro- und mesoskalig wirksamen Umweltgradienten und daran gekoppelten Vegetationsmustern auf engem Raum. Die Gebirgsvegetation unterliegt durch die erhöhte Geodiversität zudem verstärkt klimatisch, hydrologisch und bodenchemisch induzierten Stresssituationen und einer vertikalen Staffelung abiotischer und biotischer Umweltparameter, die ihrerseits spezifische Störungsregime kreieren, wodurch sich ein Mosaik an Lebensgemeinschaften und – je nach Betrachtungsmaßstab – zwischengeschalteten raumzeitlich fluktuierenden Ökotonen mit ganz eigener Struktur und Dynamik ergibt. Zusammen mit weiteren Aspekten wie z.B. der Florenhistorie vermögen diese Standortvorgaben und -dynamiken neben der lokalen alpha-Diversität auch die gamma-Diversität der Gebirge insgesamt zu erhöhen (vgl. JENTSCH/BEIERKUHNLEIN 2003, GRÜNINGER 2005, 2008), was sich anhand der beta-Diversität auf den verschiedensten Maßstabsebenen nachweisen und quantifizieren lässt. Das Konzept des Maßstabs ist im Allgemeinen elementar für die Beschreibung,

Untersuchung und das Verständnis landschaftsökologischer Prozesse (vgl. TURNER et al. 2001), aber gerade auch die Betrachtung einzelner bedeutender Größen von Raumeinheiten, wie der Diversität, setzt die Bezugnahme auf bestimmte Maßstabsebenen voraus. In Bezug auf Gebirgsräume lassen sich so etwa Muster auf der überregionalen Landschaftsebene von solchen auf der regionalen Gebirgsebene bis hin zu lokalen Phänomenen untersuchen und auch miteinander verknüpfen, was nachfolgend anhand des Gebirgsraumes des Great Basin im Südwesten der USA beispielhaft dargestellt werden soll.

## 2 Diversitätskonzepte – Hintergrundinformationen und Begriffsdefinitionen

Der 1980 von *Thomas Lovejoy* in den Wissenschaftsdiskurs eingeführte Begriff der „*biological diversity*“ erfuhr seit der *United Nations Conference on Environment and Development* (UNCED) 1992 in Rio de Janeiro auch in seiner deutschen Übersetzung als „Biodiversität“ einen großen populärwissenschaftlichen Bekanntheitszugewinn. In der dort verabschiedeten „*Convention on Biological Diversity*“ (CBD) wurde definiert: „*Biological diversity*“ means *the variability among living organisms from all sources, including inter alia, terrestrial, marine, and other aquatic ecosystems and the ecological complexes of which they are part: this includes diversity within species, between species and of ecosystems*“ (CBD, Article 2). Biodiversität versteht sich damit als Variabilität lebender Organismen jeglicher Herkunft und reicht von der genetischen Vielfalt über die Vielfalt funktioneller Gruppen oder Lebensformen, der Vielfalt trophischer Ebenen bis hin zur Vielfalt ganzer Lebensgemeinschaften (vgl. auch NENTWIG et al. 2004).

Diversität lässt sich direkt oder mithilfe von Indizes quantitativ erfassen und beschreiben. Die Wurzeln der modernen Diversitätsforschung gehen dabei bis ins frühe 20. Jahrhundert zurück, und neben der Artenzahl wurden bereits zu dieser Zeit auch andere quantitative Parameter in die Diversitätsberechnungen einbezogen, im Bereich der Vegetationsökologie z.B. die Vielfalt an pflanzenmorphologischen Ausprägungen, Fortpflanzungs- und Schutzmechanismen, die Spektren der Lebensformen bzw. funktionaler Typen, die Stratifizierung von Beständen, sowie die Biomasseproduktivität und weitere Produktivitätskriterien (vgl. WHITTAKER 1970, BARBOUR et al. 1999, BEIERKUHNLEIN 2007). Die in den Folgejahren entwickelten Indizes (vgl. SHANNON 1948, MCARTHUR 1965, PIELOU 1975, WHITTAKER 1972) bilden auch heute noch die Grundlage der Diversitätsbeschreibung und -berechnung.

Der amerikanische Ökologe *R.H. Whittaker* bündelte die Erfassung und Beschreibung der Diversität erstmals in einem übergreifenden Konzept, das sowohl ihrer Skalenabhängigkeit, als auch ihrem Bezug zu den jeweils bestimmenden Umweltgradienten Rechnung tragen konnte (vgl. z.B. WHITTAKER 1960, 1962, 1972, 1977). Bei den Diversitätsmaßen, die Whittaker unter dem Begriff der „*within-habitat-diversity*“ subsumiert, kann die alpha-Diversität genau wie die gamma-Diversität über eine diskrete Zahl (also z.B. über die Artenzahl) pro Fläche angegeben werden. Die gamma-Diversität ergibt sich hierbei für eine größere räumliche Einheit aus den alpha-Diversitäten ihrer einzelnen Teilräume. Die beiden Maße stehen damit auf unterschiedlichen Maßstabsebenen, die alpha-Diversität ist der gamma-Diversität untergeordnet. Die fundamentalste und zugleich einfachste Formel zur Bestimmung des Artenreichtums (der „*species richness*“) und damit einer Form der *within-habitat diversity* wurde von MACARTHUR (1965) definiert. Weitere und weitaus umfangreichere Formeln, vor allem in Bezug auf Dominanzverhältnisse und als Vergleichsmaß für verschieden große Flächen, brachten u.a. SHANNON (1948) und PIELOU (1966) ein. Die Shannon-Diversität, ausgedrückt durch den Shannon-Index ( $H'$ ), berücksichtigt neben der Artenzahl auch Abundanz oder Deckung der Arten, und wird auch als Shannon-Entropy bezeichnet. Pileou's Evenness nach PIELOU (1966) setzt die Shannon-Diversität mit den Dominanzverhältnissen der Arten durch Standardisierung des Terms mit der maximal möglichen Diversität in Relation, und drückt dadurch aus, ob der untersuchte Ökosystemausschnitt von bestimmten Arten (über ihre Abundanz oder Deckung) dominiert wird, oder ob die vorhandenen Arten einen hohen Grad an Gleichverteilung haben.

Die beta-Diversität oder „*between-habitat-diversity*“ ist gegenüber der *within-habitat diversity* nach Whittaker als Vergleichsmaß zu verstehen, mit dem über verschiedene Ähnlichkeits- oder Distanzmaße Ähnlichkeiten oder Unterschiede zwischen zwei Einheiten quantifiziert werden können. Die beta-Diversität ist nicht skalenabhängig wie die beiden vorangestellten Maße und sie kann neben räumlichen auch zu zeitlichen Vergleichen herangezogen werden, um Unterschiede zwischen zwei Zeitschnitten zu dokumentieren. Sie kann für binäre oder quantitative Daten über Distanzen oder Ratios beschrieben werden, deren Algorithmen den Bedürfnissen ökologischer Daten genügen. Wichtige traditionell-ökologische Ratios sind der Jaccard-Index (auch „*similarity ratio*“, vgl. JACCARD 1901), bei dem als „*equal weight*“ gleiche und ungleiche Parameter zwischen den Einheiten gleich gewichtet werden, sowie der Soerensen-Index (auch Sørensen-Index, vgl. SØRENSEN 1948), bei dem als „*double weight match*“ gleiche Parameter

doppeltes Gewicht erhalten. Der Bray-Curtis Koeffizient (BRAY/CURTIS 1957, nach OKSANEN et al. 2015 auch als Steinhaus oder Czekanowski-Koeffizient bekannt) stellt den Soerensen-Index unter Verwendung quantitativer Daten dar. Er lässt sich leicht vom Ähnlichkeits- in ein Distanzmaß überführen und findet so bei vielen populationsökologischen Fragestellungen Anwendung. Er eignet sich als gutes Maß für die ökologische Distanz von Artabundanz, obwohl er semimetrische, also nicht euklidische Eigenschaften besitzt (LEGENDRE/ANDERSON 1999).

Die beta-Diversität wird in der Literatur auch als „*species-turnover*“, also als „Artenumsatz“ oder „*beta-turnover*“ bezeichnet (vgl. LEGENDRE/LEGENDRE 2012), und kann als Indikator für die Ausdehnung und die Kontraststärke gesehen werden, die innerhalb ökologischer Grenzräume zwischen angrenzenden Vegetationseinheiten überbrückt wird oder sich zwischen zwei Zeitschnitten zeigt. Diese Kontraststärke lässt sich ebenfalls quantifizieren, wie etwa von DELCOURT/DELCOURT (1992) auf Grundlage von trendbereinigten Korrespondenzanalysen (DCAs) über die Delta-Werte der beta-Diversität entlang der Gradientdaten ihrer Nullmodelle. DCAs eignen sich deshalb so gut, da ihre Ordinationsachsen über die Standardabweichung (SD) des Artwechsels – also der beta-Diversität – skaliert sind, und dadurch ökologisch interpretierbar werden (HILL & GAUCH 1980). Die Einheit 1 SD entspricht dabei einem Viertel eines kompletten *beta-turnovers*. Wenn die Gradientenlängen im Ordinationsraum mehr als 4 SD betragen, ist der Kontrast zwischen zwei verglichenen Einheiten oder Zeitschnitten so hoch, dass ein kompletter Artwechsel stattfindet und sich völlig verschiedene Pflanzengemeinschaften gegenüberstehen. Nach Hill/GAUCH (1980) findet ein 50%-iger Artenumsatz, also ein halber Artwechsel aber bereits über eine Gradientenlänge zwischen 1 und 1,4 SD statt (vgl. auch LEGENDRE/LEGENDRE 2012).

### 3 Der Untersuchungsraum

Das Great Basin im Südwesten der USA bietet sich in hervorragender Weise für beispielhafte Untersuchungen zur Beta Diversität auf der Landschaftsebene an. Es befindet sich innerhalb der Intermontanregion (vgl. CRONQUIST et al. 1986) im US-amerikanischen Westen zwischen den beiden großen Gebirgssystemen der Pazifischen Kordillere am westlichen Kontinentalrand und der Rocky Mountains, die den Großraum nach Osten hin abgrenzen. Das Gebiet wird nach seiner hydrographischen Definition (vgl. TRIMBLE 1989) über die Grenzen der abflusslosen Einzugsgebiete in diesem Großraum definiert. Die endorheischen

Becken bedecken insgesamt einen Bereich von über 400.000 km<sup>2</sup> und umfassen dabei fast den gesamten Bundesstaat Nevada sowie Teile Oregons, Idahos, Utahs und Kaliforniens (vgl. Abbildung 1).

Zahlreiche schmale Gebirgszüge charakterisieren die Topographie des Great Basin, die oftmals Höhen von mehr als 3000 m ü.d.M. erreichen. Der White Mountain Peak im Osten Kaliforniens stellt mit 4342 m ü.d.M. im gleichnamigen Gebirgszug den höchsten Gipfel des Great Basin dar. Die Gebirge fußen im zentralen und nördlichen Great Basin auf einem Hochplateau bei >1200 m ü.d.M. (WEST/YOUNG 2000), reichen aber in Kalifornien z.B. am Salton Sea mit -66 m oder im Death Valley mit -86 m ü.d.M. auch weit unter den Meeresspiegel. Diese bewegte Topographie ist das Ergebnis tektonischer Prozesse, welche die Landschaft des US-amerikanischen Westen seit dem Jungtertiär prägen und die zum Teil bis heute anhalten. So führte das Aufwölben der Landoberfläche seit dem Miozän zu Dehnung, Ausdünnung und Aufreißen der Erdkruste (vgl. FIERO 1986), was intensive Bruchschollentektonik zur Folge hatte, so dass heute schmale, oftmals verkippte und großteils NNE-SSW streichende Horste und Gräben den Gebirgsraum prägen. Petrographisch ist das Great Basin aufgrund der intensiven tektonischen Prozesse, Erosions- und Sedimentationsvorgänge von einem weiten Spektrum unterschiedlicher Sedimentgesteine und Metamorphite geprägt, vulkanische Aktivitäten sind durch ausgedehnte Calderen, Basaltdecken und Magmatite bezeugt.

Das Klima im westlichen Nordamerika wird übergeordnet geprägt durch den Einfluss des Aleutentiefs bzw. des Pazifikhochs. Diese Druckgebilde, ihre saisonale Lageveränderung sowie die Topographie der Landoberfläche führt nach WEISCHET (1996) zu einer klimagenetischen Dreiteilung: im Bereich nördlich von 45°N bringen Tiefdruckgebiete der Westwinddrift ganzjährig reichlich Niederschlag, im Bereich südlich von 35°N herrschen durch den ganzjährigen Einfluss des Pazifikhochs hohe Temperaturen und geringe Niederschlagsmengen vor, und zwischen den benannten Breitenkreisen entsteht durch den saisonalen Wechsel der Druckgebilde ein mediterranes Klima mit milden, feuchten Wintern und trockenen, heißen Sommern. Das Great Basin befindet sich im Übergangsbereich von den mediterranen Subtropen zu den ariden Mittelbreiten, liegt jedoch im Regenschatten der Gebirgszüge der Sierra Nevada-Cascade Range Achse. Dadurch erreicht ein Großteil der über die Westwinddrift gebrachten Niederschläge die Region nicht, sondern regnet sich bereits luvseitig an den Westabdachungen der Bergketten ab (BRYSON/HARE 1974). Dieser Umstand und die damit einhergehenden Föhn-Effekte führen zu ariden bis semiariden Klimabedingungen mit

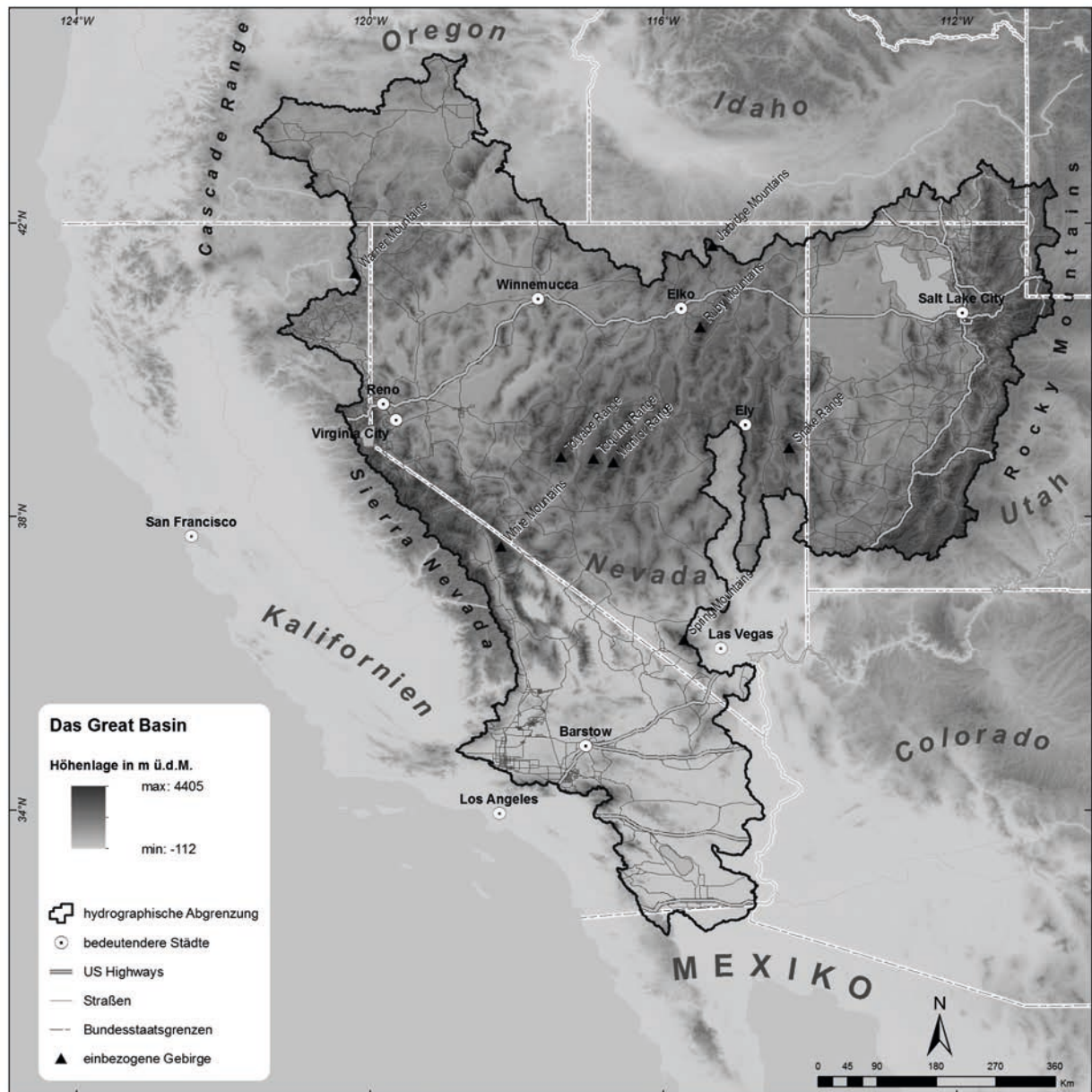


Abb. 1: Karte des Great Basin mit Lage der in die Untersuchungen einbezogenen Gebirge (verändert nach GRÜNINGER (2016). Quelle der Kartengrundlage: <https://earthexplorer.usgs.gov/>)

Niederschlägen zwischen 50-300 mm/a in den Tiefen (WEISCHET 1996), geringer Luftfeuchte, sowie hohen Ein- und Ausstrahlungswerten. Im westlichen und zentralen Great Basin fällt durch das Vordringen humider polarer Luftmassen aus der Westwinddrift im Spätwinter der ergiebigste Niederschlag, ein Großteil davon als Schnee. Im Sommer leitet ein thermisches Hitzetief ursprünglich passatische Luftmassen als monsunale Strömungen aus dem Golf von Mexiko in den östlichen Teil des Great Basin ein, die über den Gebirgsstöcken aufsteigen und dort in Form konvektiver Wärmegewitter vor allem den Hochlagen der massiveren Gebirge signifikante Niederschläge und ein sekundäres Niederschlagsmaximum bescheren.

Floristisch gesehen umfasst das hydrographische Great Basin nach RIVAS-MARTÍNEZ (1997) acht Florenprovinzen. Den flächenmäßig größten Anteil hat die *Intermountain-Province* des nördlichen und zentralen Great Basin, die genau wie die flächenmäßig an zweiter Stelle stehende „*Mohave-Province*“ im Bereich von Las Vegas und weiter nach Süden zur Florenregion des Great Basin zählt. Der südlichste spitz zulaufende Einzugsbereich des Great Basin gehört floristisch zur „*Sonoran Province*“, und ist damit Teil der „*Mexican Xerophytic Region*“. Die übrigen Florenprovinzen liegen mit geringen Flächenanteilen in den Randbereichen (vgl. auch GRÜNINGER 2016). Die Halbwüsten- bzw. Steppenregionen dieser drei

Florenprovinzen, die in Abhängigkeit der absoluten Höhen der Beckenlagen sowie deren geographischer Breite von verschiedenen Pflanzengemeinschaften dominiert werden, schließen an die Salztonebenen in den Endbecken der tiefsten Lagen an, die abgesehen von biologischen Bodenkrusten und wenigen Halophyten weitgehend vegetationsfrei sind. In der eigentlichen, „kalten“ *Great Basin Desert* im nördlichen und zentralen Teil (vgl. Abbildung 2) dominieren *Artemisia* spp., *Atriplex* spp., *Ephedra nevadensis* und *Grayia spinosa*, in der „warmen“ *Mojave Desert* *Larrea tridentata*, *Atriplex* spp. und *Coleogyne ramosissima* (die oft mit dem Mojave-Endemiten *Yucca brevifolia* vergesellschaftet ist), und in der „heißen“ *Sonora Desert* im Süden bzw. äußersten Süden des hydrographischen Great Basin *Ambrosia dumosa*, *Larrea tridentata* und *Atriplex* spp. Oberhalb der Strauchsteppengesellschaften folgen jenseits der unteren hygrischen Waldgrenze orodesertische Offenwaldgesellschaften, die von niedrigwüchsigen Kiefern (*Pinus monophylla*, *P. edulis*) und Wachholdern (*Juniperus osteosperma*, *J. scopulorum*) dominiert werden. Im westlichen Great Basin schließen mit zunehmender Höhe direkt die oromediterranen Offenwälder mit *Pinus flexilis* und/oder *P. longaeva* an, im östlichen Great Basin jedoch eine supramediterrane Höhenstufe, die von „dunkleren“ Koniferengemeinschaften mit Nadelbaumarten wie *Abies concolor* var. *concolor*, *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* und *Pinus ponderosa* ssp. dominiert wird (Abbildung 2). Die oromediterrane Stufe im östlichen Great Basin ist durch *Pinus flexilis* und *Picea engelmannii* gekennzeichnet. Jenseits der oberen Baumgrenze sind je nach Relief, Feuchtigkeit

und Art der Florenanbindung bzw. -isolation alpine Rasengemeinschaften ausgebildet oder absent. Von den Gebirgen der Fallstudie weisen nur die White Mountains und die Ruby Mountains bedeutendere Bereiche grasreicher alpiner Steppen auf. Die anschließenden subnivalen Schuttfloren sind im gesamten Great Basin spärlich bewachsen, die Pflanzenindividuen sind hier auf Gunststandorte angewiesen, und durch den hohen Grad an Isolation finden sich neben subnivalen Florenelementen der umgrenzenden Gebirgsketten vor allem im zentralen Great Basin und auf den höchsten Gipfeln lokale Endemiten (GRÜNINGER 2016).

Zu den in Abbildung 1 gezeigten Gebirgen der Fallstudie gehören die eben erwähnten White Mountains in Ostkalifornien, die wie die Toiyabe, Toiyama und Monitor Ranges in Zentralnevada und die Snake Range in Ostnevada nach RIVAS-MARTINEZ (1997) floristisch der *Intermountain-Province* zuzuordnen sind. Im Süden fußen die Spring Mountains in der *Mohave-Province*, die Warner Mountains im Nordwesten finden sich am Übergang zwischen der *Intermountain-* und der *Columbia Plateau-Province*, aber auch in unmittelbarer Nähe zur *Northern California Province* (vgl. auch GRÜNINGER 2005). Bei allen Gebirgen der Fallstudie handelt es sich um homogene Gebirgstypen im Sinne von RICHTER (2000), die auf den beiden Hauptabdachungsseiten geringe klimatische Unterschiede und damit im gleichen Höhengiveau hohe syntaxonomische und strukturelle Ähnlichkeiten aufweisen, und in ihrer Artenvielfalt oftmals hinter heterogenen Gebirgen wie der Sierra Nevada mit ihrer feuchten Luv- und trockenen Lee-Seite zurückstehen (vgl. auch FICKERT 2006).

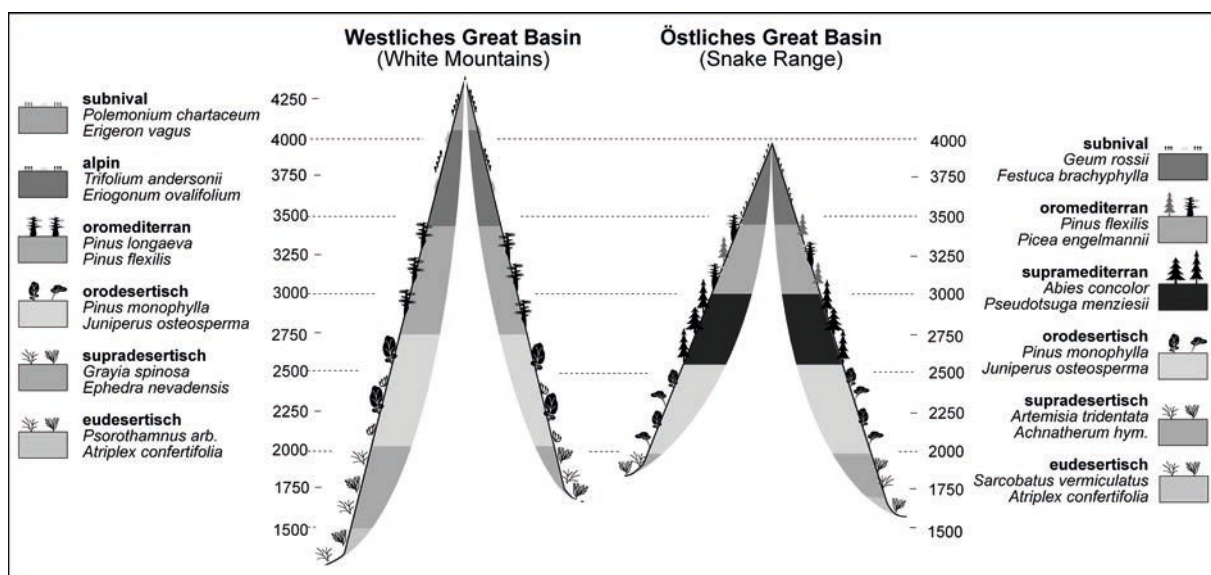


Abb. 2: Schematische Übersicht der Vegetationshöhenstufen im westlichen und östlichen Great Basin (verändert nach GRÜNINGER/FICKERT (2003) aus GRÜNINGER (2016))

Alle Gebirge reichen von den (semi)ariden Fußstufen bis an die thermische Baumgrenze (Warner Mountains und Monitor Range) oder (weit) darüber hinaus in den alpinen/subnivalen Bereich hinein. Der größte Vertikalgradient wird in den White Mountains erreicht, die das westlich vorgelagerte Owens Valley um mehr als 3000 m überragen, und auch in den Spring Mountains ist der Reliefsprung von über 2800 m zu den umgebenden Beckenlagen beträchtlich. Die Snake Range stellt zwar nach den White Mountains den zweithöchsten Gebirgszug des Great Basin dar, wird aber wie auch die anderen Gebirge des zentralen Great Basin von höheren Beckenlagen des tektonisch uhrglasförmig aufgewölbten Great Basin umgeben (vgl. FIERO 1986).

#### 4 Muster der Beta-Diversität auf der Landschaftsebene

Für eine beispielhafte Beschreibung der Muster der beta-Diversität auf der Landschaftsebene wird der Florenvergleich von neun Great Basin Gebirgen nach GRÜNINGER/FICKERT (2003) herangezogen, der allerdings auf der Basis einer modifizierten Datengrundlage (nach CLOKEY 1951; MOREFIELD et al. 1988; CHARLET 2001) und unter Verwendung des Soerensen-Index als Ähnlichkeitsmaß neu gerechnet wurde.

Bei einer Klassifikation auf Grundlage des Soerensen-Index (Abbildung 3) weisen die sehr nahe benachbarten Monitor und Toquima Ranges die höchste Ähnlichkeit (61%) auf, was sich auch in der Lage ihres gemeinsamen Datenpunktes in Abbildung 4 zeigt. Obwohl die Toiyabe Range in vergleichbar großer Nähe zur Toquima Range steht, ist die floristische

Ähnlichkeit hier geringer, aber noch immer über 50%, und auch die Beziehungen zwischen den Floren der Toiyabe und Monitor Range sind damit vergleichbar eng. Die Floren der drei Gebirge repräsentieren die Artenausstattung des trockenen westlichen Great Basin. Eine zweite Gruppe größerer Ähnlichkeit wird durch die Gebirge des humideren nördlichen Great Basin geformt, zu der die Jarbidge, die Ruby und mit Abstrichen auch die Warner Mountains zu zählen sind, die durch ihre westliche Lage weiter entfernt von den beiden erstgenannten und als Teil des Modoc Plateaus im Übergangsbereich zur Cascade Range eine in Teilen eigenständige Flora aufweisen (vgl. GRÜNINGER/FICKERT 2003). Die Snake Range, die im humideren östlichen Great Basin fußt, ist mit dieser Gruppe auf Grundlage geringerer Ähnlichkeit assoziiert (vgl. Abbildung 3), zeigt im Einzelabgleich aber sowohl räumlich als auch floristisch eine hohe Distanz vor allem zu den Warner Mountains.

Die White und Spring Mountains separieren sich in einem eigenen Cluster von den anderen Gebirgen, zeigen aber auch innerhalb diesem einen hohen floristischen Kontrast, der nicht über die räumliche Distanz der Gebirge (270 km) erklärbar ist. Trotz einer ähnlich großen vertikalen Erstreckung weisen sich die White Mountains mit einer alpha-Diversität von 1026 Pflanzenarten als nahezu doppelt so artenreich wie die Spring Mountains (665 Arten) aus, und bestreiten alleine bereits gut 40% der gamma-Diversität der untersuchten Gebirge (vgl. Abbildung 3). Die White Mountains liegen im unmittelbaren Regenschatten der Sierra Nevada und werden auch in den Hochlagen mit nur geringen Niederschlägen im Jahresverlauf versorgt, wodurch sich ein hoher Anteil an Xerophyten entlang des Höhengradienten auch über die ariden Tallagen hinaus ergibt. Die heterogene Petrographie der White Mountains ist weiterhin bedeutsam für die Eigenständigkeit ihrer floristischen Ausstattung, und schlägt sich auch in ihrer hohen alpha-Diversität nieder (vgl. GRÜNINGER/FICKERT 2008). Die dahingegen ausschließlich aus Kalk aufgebauten Spring Mountains bieten eine vergleichsweise geringere petrographische Vielfalt, und die Flora der Mittel- und Hochlagen erscheint durch die tiefliegenden, umgebenden Beckenlagen auch deutlicher isoliert. Ihre geographische Lage im südlichen Great Basin, der Mohave Desert, und ihre Position in der *Mohave Floristic Province* führt zudem bereits in den Fußstufen zu einer größeren Zahl an eigenständigen Florenelementen.

Die maximale beta-Diversität im Datensatz lässt sich anhand der Gradientlänge der ersten Achse einer trendbereinigten Korrespondenzanalyse (DCA) bestimmen, die im vorliegenden Fall bei 3,6 Einheiten der Standardabweichung des Artwechsels liegt, und damit fast einen kompletten Artwechsel anzeigt

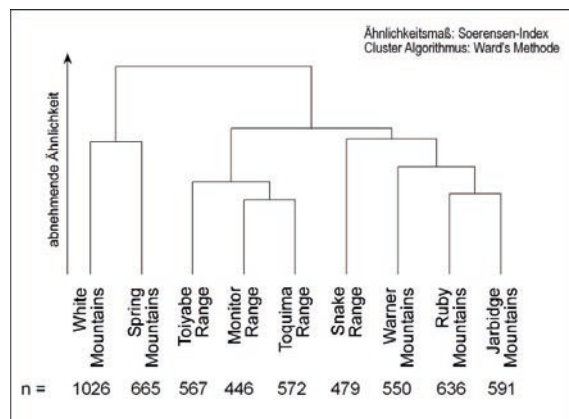


Abb. 3: Ergebnis der Clusteranalyse der neun Gebirgsfloren (gesamt = 2473) auf Grundlage von presence/absence Daten mit Angabe der Alpha-Diversität der Einzelfloren.

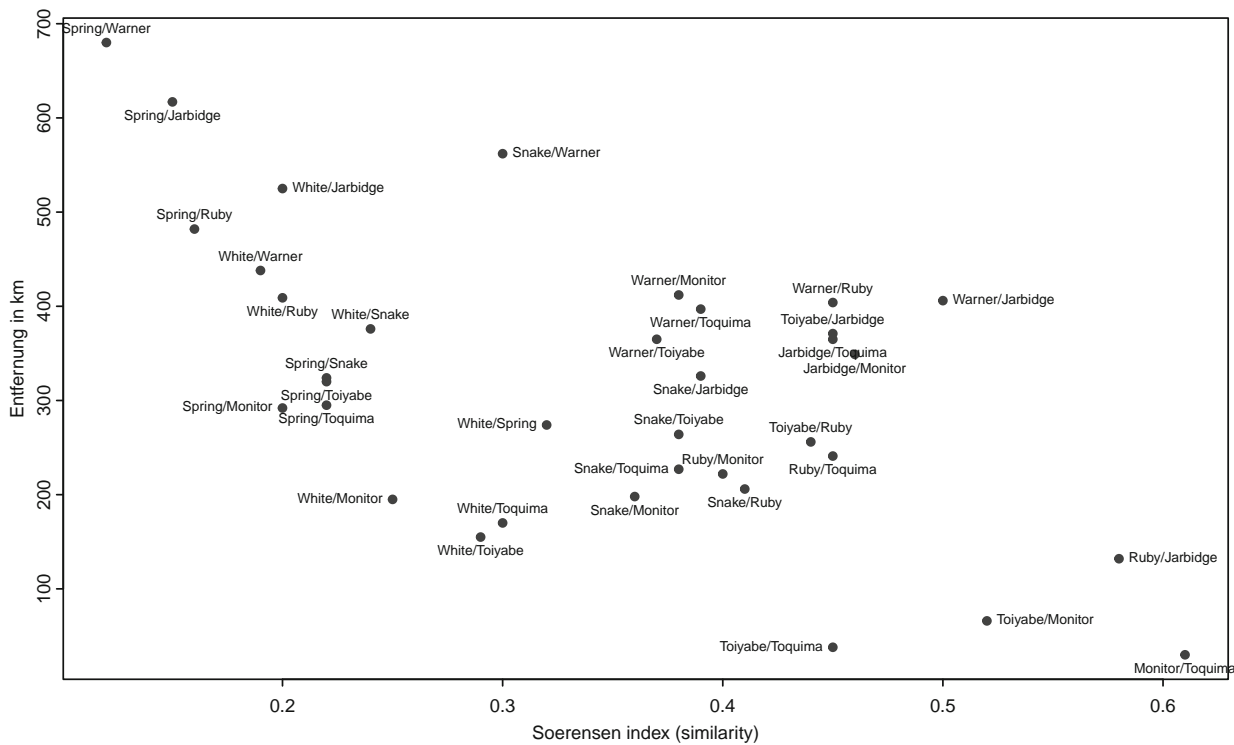


Abb. 4: Scatterplot zwischen der Ähnlichkeit der Gebirgsflora auf Grundlage des Soerensen-Index und der Entfernung zwischen den Gebirgen, gemessen auf Grundlage des WGS84 zwischen den jeweils höchsten Gipfeln (Quelle der Kartengrundlage: Google Earth)

(LEGENDE/LEGENDE 2012, vgl. hierzu auch GRÜNINGER 2016). Aufgespannt ist dieser maximale floristische Kontrast zwischen den Spring Mountains und den Warner Mountains, deren Flora nur 12% Ähnlichkeit aufweisen, und die auch die weiteste räumliche Distanz aller einbezogenen Gebirge voneinander aufweisen (vgl. Abbildung 4). Wie bereits erwähnt, liegen beide Gebirge in verschiedenen Florenregionen – die Warner Mountains beherbergen neben Florenelementen des Great Basin auch Arten, die typisch für die Sierra Nevada und die Cascade Ranges sind, während die Spring Mountains in der Mohave Desert als einem der Endemismus-Zentren der südwestlichen USA fußen. Diese beispielhaft angeführten Unterschiede klimatischer, topographischer und geologischer Natur können dadurch auch zu größeren Florenkontrasten zwischen näher benachbarten Gebirgen führen, wie das z.B. zwischen den White Mountains und der Toiyabe bzw. der Monitor Range der Fall ist (vgl. Abbildung 4).

Mit Blick auf die Florenhistorie lässt sich generell konstatieren, dass im Gegensatz zu den Alpen, die aufgrund ihrer west-östlichen Ausrichtung für viele Pflanzen im Pleistozän eine unüberwindbare Ausbreitungsbarriere auf ihrem Weg in erreichbare Refugialräume darstellten, die vorwiegend Nord-Süd ausgerichteten Gebirgszüge des Great Basin günstige Migrationswege boten (AXELROD/RAVEN

1985, BROWN 1994, BILLINGS 1978, 2000). Entlang der Gebirgsstränge und zwischengeschalteten Talbereiche konnten sich die Pflanzen vor der voranschreitenden Vereisung und den verschlechterten klimatischen Bedingungen nach Süden ausbreiten. Viele dieser Arten mit ursprünglich nördlicheren Verbreitungsgebieten sind heute noch in den höheren Lagen der Rocky Mountains, der Sierra Nevada und der höheren Gebirgszüge des Great Basin als Relikte zu finden. In den Beartooth Mountains im zentralen Bereich der Rocky Mountains beträgt der Anteil an arktischen Florenelementen an der gesamten alpinen Flora stattliche 50%, während der weit geringere Anteil von 20% (nach BILLINGS 1978) in der alpinen Flora der Sierra Nevada wahrscheinlich eine Folge ihres vergleichsweise jungen erdgeschichtlichen Alters darstellt (vgl. AXELROD 1962), und sich ein Großteil der dortigen alpinen Arten durch Speziation aus Wüstenarten entwickelt hat (WENT 1948, CHABOT/BILLINGS 1972).

Während der wärmeren und trockeneren Interglaziale wanderten Arten aus dem Süden in das Great Basin ein und reicherten das Artenspektrum der Tieflandsflora an (REVEAL 1979). Zusätzlich fanden im Zuge der klimatischen Fluktuationen zwischen den Glazialen und Interglazialen aber auch zyklische vertikale Verschiebungen der Verbreitungsgrenzen von Arten zwischen den höheren Gebirgslagen und ihren Vorländern statt, was wohl gerade für die Flora

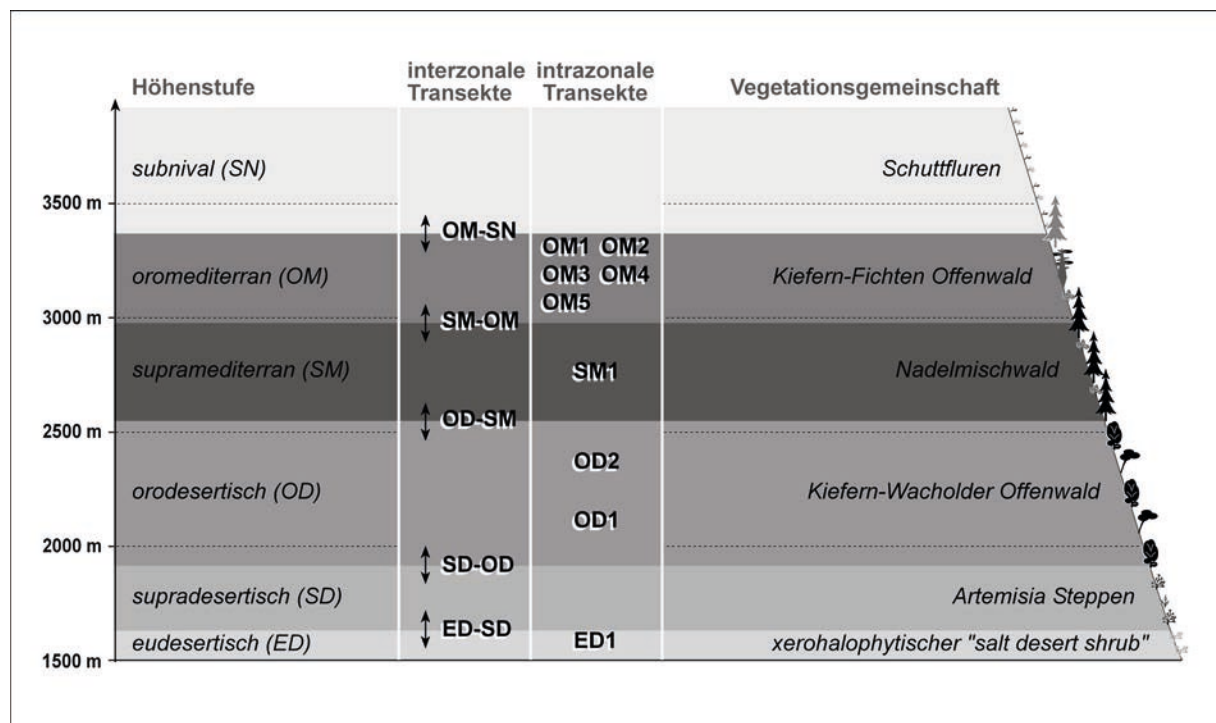


Abb. 5: Vertikale Ausdehnung der Vegetationshöhenstufen der Snake Range mit Angabe der führenden zonalen Vegetationsgemeinschaften und Verortung der inter- bzw. intrazonalen Transektstudien entlang des Höhengradienten aus GRÜNINGER (2016). Die Höhenstufennomenklatur folgt GRÜNINGER & FICKERT (2003).

der isolierten Gebirgsbereiche im Great Basin von besonderer Bedeutung war. Pollenanalysen und die fossilen Abfallhaufen amerikanischer Buschstratten (die sog. „packrat-middens“, die von großer Bedeutung für die paläoökologische und paläoklimatische Forschung im Great Basin sind), belegen eindeutig das Herabsinken der Höhengrenzen der Vegetation in den südwestlichen Steppen und Halbwüstenregionen zu Zeiten des Wisconsin-Hochglazials (MEHRINGER 1965, COLE 1985, WELLS/WOODCOCK 1985).

Es gibt verschiedene Ansichten zu den floristischen Verwandtschaftsbeziehungen des Great Basin. Autoren wie BROWN (1978), HARPER et al. (1978), BILLINGS (1978), THOMPSON/MEAD (1982) und WELLS (1983) sahen die Gebirge des Great Basin als „Inseln“ im „Wüstenozean“ und wendeten die Theorie der Inselbiogeographie nach MACARTHUR/WILSON (1967) zur Erklärung für die Zusammensetzung und Herkunft ihrer Floren an. Ihrer Meinung nach ergaben sich dadurch stärkere floristische Beziehungen der Great Basin Flora zu den Florenregionen der östlich gelegenen Rocky Mountains als zu denen der westlichen Gebirgsstränge der Sierra Nevada und der Cascade Range. CHARLET (1991) sieht hingegen weder die östliche noch die westliche Kordillere als Ursprung der Flora des Great Basin an, sondern stellt vielmehr fest, dass diese hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung sowohl der Pazifischen Gebirgsachse als

auch den Rocky Mountains sehr stark ähnelt (vgl. GRÜNINGER/FICKERT 2003, 2008), und sich eher durch die Durchmischung östlicher und westlicher Elemente abhebt.

## 5 Muster der beta-Diversität auf regionaler und lokaler Ebene

Zur Veranschaulichung von Mustern der beta-Diversität werden Ergebnisse aus Transektstudien in der Snake Range (Ostnevada) präsentiert (vgl. GRÜNINGER 2016), die aufgrund ihrer Lage und floristischen Ausstattung als idealtypisch für das zentrale Great Basin angesehen werden kann. Aus ihrer nordnordost-südsüdwestlichen Streichrichtung und ihrer nach Osten verkippten Bruchschollenstruktur resultiert eine steilere West- und eine weniger steile und stärker topographisch differenzierte Ostseite (ORNDORFF et al. 2001). Der Sacramento Pass (2320 m ü.d.M.) gliedert das Gebirge in zwei Teilbereiche, von denen der weniger erschlossene und etwas niedrigere nördliche Teil im Mount Moriah auf 3678 m ü.d.M. gipfelt. Im südlichen Teil finden sich mit dem Jeff Davis Peak (3895 m) sowie mit dem Wheeler Peak (3982 m) die höchsten Gipfel des Gebirgsstocks, die auch das Herzstück des Great Basin Nationalparks



bilden. Die tiefsten Bereiche des westlich angrenzenden Spring Valleys erreichen Minimalhöhen von ca. 1750 m ü.d.M., die des Snake Valleys im Osten, durch das sich die Grenze nach Utah zieht, liegen gut 200 m tiefer bei ca. 1525 m ü.d.M.

In Hinblick auf die Vegetation weist die Ostabdachung der Snake Range aufgrund ihrer petrographisch- und reliefbedingten erhöhten Geodiversität sowie durch den erhöhten Anteil an verfügbarem Oberflächenwasser ein hohe strukturelle Vielfalt und Verzahnung verschiedener Vegetationseinheiten auf. Im Gegensatz dazu erscheint die Vegetation auf der sowohl petrographisch als auch topographisch gleichförmigeren Westflanke stärker zoniert und weniger verzahnt (vgl. auch GRÜNINGER 2005 und 2016). Die Vegetationshöhenstufung lässt sich Abbildung 5 entnehmen, in der auch die Nomenklatur und die Lage der einzelnen Transektstudien angegeben sind, die in die folgenden Ausführungen einfließen. Impressionen aus den einzelnen Höhenstufen vermittelt Abbildung 6.

Auf der regionalen Ebene sollen Muster der beta-Diversität über die Kontraststärke zwischen den Vegetationshöhenstufen dargestellt werden. Diese verzahnen sich über mehr oder weniger breite Ökoklinenbereiche (vgl. VAN LEEUWEN 1966) entlang des Höhengradienten miteinander, innerhalb derer sich der Artwechsel zwischen den charakterisierenden Florenelementen der jeweiligen Höhenstufen vollzieht. Neben dem absoluten *beta-turnover* lässt sich über die hier vorgestellten Vegetationsuntersuchungen entlang des Höhengradienten über die Ökoklinen hinweg auch die Tiefe der Verzahnungsbereiche ermitteln. Neben Ordinationsmethoden haben sich hierfür auch gleitende Distanzanalysen, sog. „*Split Moving Window Boundary Analyses*“ zur direkten Sprungstellenanalyse als wertvoll erwiesen. Eine ausführliche Würdigung der Ökotonforschung und der verwendeten Methoden findet sich in GRÜNINGER (2016).

Die pflanzenökologische Datenerhebung fand mittels geschlossener Bandtransekte statt. Als Größe der Aufnahmesegmente wurde entlang der interzonalen Transekttaufnahmen zwischen den Höhenstufen einheitlich 10 m<sup>2</sup> festgelegt, die Gesamtlänge der Transekte richtete sich nach der Tiefe der Ökoklinen, die über Voruntersuchungen abgesichert werden konnte (vgl. GRÜNINGER 2005, 2016). Entlang der Transekte wurde innerhalb der Segmente jeweils die floristische Artenzusammensetzung mit den geschätzten prozentualen Deckungsanteilen der Gefäßpflanzenarten (in Prozent Anteilen mit einem Minimumwert von 0,05% Deckung) erhoben.

Wie oben beschrieben, lässt sich der *beta-turnover* aus den maximalen Gradientlängen trendbereinigter Korrespondenzanalysen (DCAs) bestimmen, die daher über alle Transekt Datensätze gerechnet wurden.

In Tabelle 1 sind die Gradientlängen der errechneten DCAs über alle Höhenstufengrenzen entlang der 1. Achse aufgeführt.

Das Transekt im Bereich der oberen Baumgrenze („*subnival-oromediterran*“) überspannt durch den markanten Artwechsel in Bereich der oberen Baumgrenze den höchsten Florenkontrast aller interzonalen Transekte. Auf Grundlage der Artdeckung beträgt die Länge des Gradienten entlang der 1. Achse 4,9 SD, was einen mehr als einfachen *beta-turnover* entlang des erhobenen Transekts anzeigt. Während typische Vertreter der subalpinen Stufe Arten wie *Potentilla concinna* und *Phlox pulvinata* entlang des Transektverlaufs mit abnehmender Höhe ausfallen, setzen Phanerophyten der Baumgrenze ein, wobei neben *Picea engelmannii* und *Pinus flexilis* vor allem *Populus tremuloides* hohe Deckungswerte erreicht. Zusätzlich zeigen zwei strauchige Unterwuchsarten unimodale Antwortkurven entlang des Transekts und erreichen höchste Deckungswerte im zentralen Ökoklinenbereich, wodurch ein Randeffect erhöhter alpha-Diversität im Ökoklinenbereich geschaffen wird.

Ein ähnlich hoher Kontrast wie im Bereich der oberen Baumgrenze könnte entsprechend auch für die untere Baumgrenze („*orodesertisch-supradesertisch*“) erwartet werden. Tatsächlich ist der errechnete Gradient für die Datengrundlage der Artdeckung mit 2,2 SD (vgl. Tabelle 1) jedoch deutlich kürzer und der floristische Kontrast der angrenzenden Einheiten geringer. Wie die Gradientlänge vermuten lässt, werden entlang des Transekts eher lineare Artantworten abgebildet. Der in der supradesertischen Stufe dominante Wüstenbeifuß *Artemisia tridentata* besitzt eine weite Höhenamplitude und ist in der Strauchschicht bis in Höhen von 3000 m ü.d.M. zu finden, nimmt im Transektverlauf hangaufwärts also nur in seiner Dominanz ab. Die einsetzenden Baumarten *Pinus monophylla* und *Juniperus osteosperma* nehmen entlang des Transektverlaufs dahingegen in ihrer

Tab. 1: Gradientlängen entlang der 1. Achse von errechneten DCAs der Artdeckung der interzonalen Transekttaufnahmen als Ausdruck ihres Kontrasts/beta-turnovers. Werte von 4 SD zeigen einen kompletten turnover im Datensatz an, bei Werten zwischen 1 SD und 1,4 SD findet bereits ein mindestens 50%-iger turnover statt.

Transektname	Transektlänge (m)	Gradientlänge DCA Artdeckung 1. Achse (turnover) in SD
subnival-oromediterran	215	4,9
oromediterran-supramediterran	500	3,0
supramediterran-orodesertisch	200	3,3
orodesertisch-supradesertisch	255	2,2
supradesertisch-eudesertisch	100	2,0

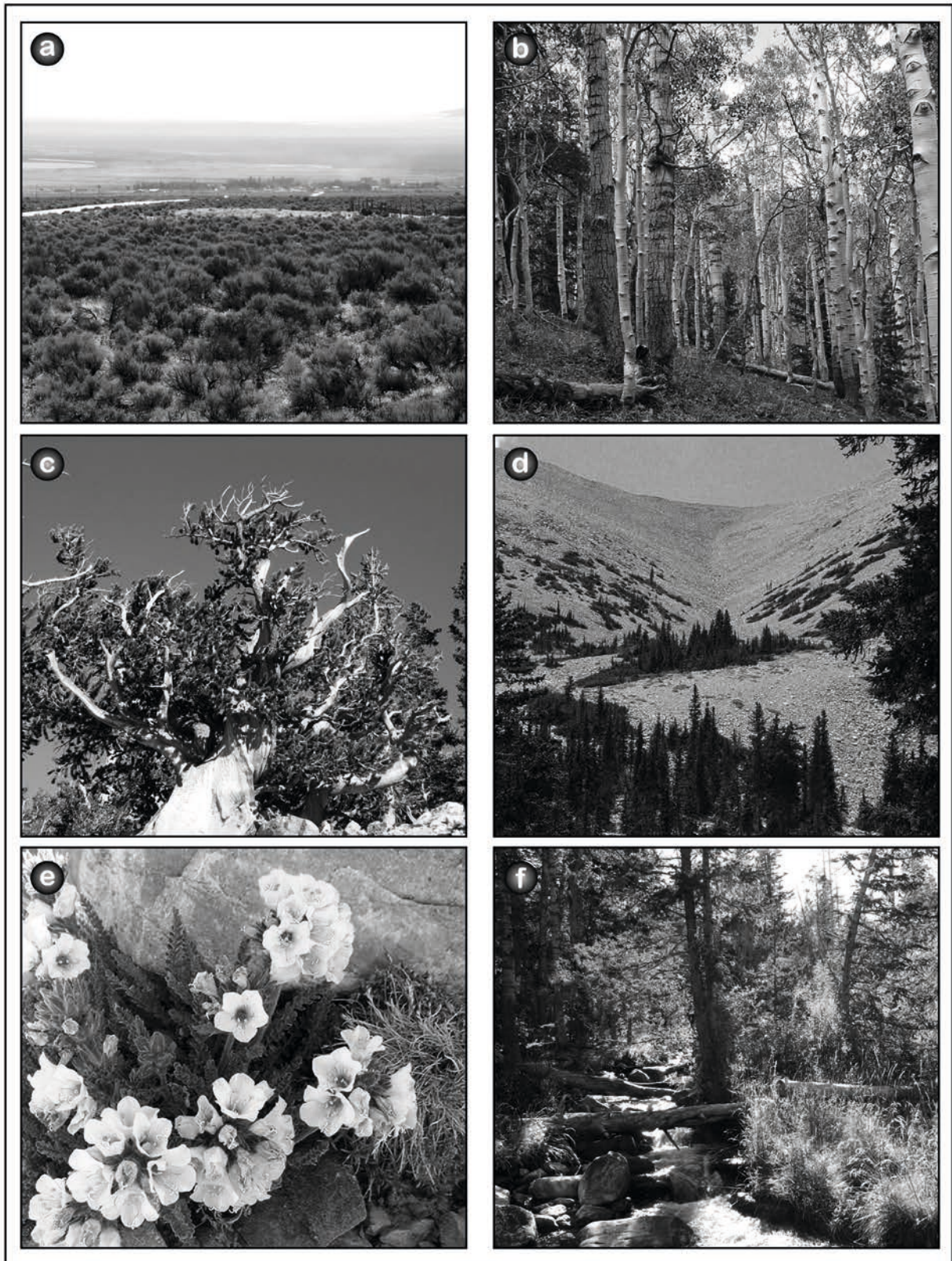


Abb. 6: Impressionen aus der Snake Range: a) supradesertische Artemisia-Steppen an der Ostabdachung mit Blick auf das Snake Valley; b) oromediterraner *Populus tremuloides* Bestand als Sukzessionsstadium mit Koniferenjungwuchs bei ca. 3100 m ü.d.M.; c) *Pinus longaeva* auf Quarzitschutt bei ca. 3200 m ü.d.M. in der oromediterranen Stufe; d) Blick auf das Baumgrenzökoton am Übergang zum Subnival; e) *Polemonium viscosum* im Subnival in Schutzlage eines stabilisierenden Grobblocks; f) Bachlauf als azonaler Standort mit Begleitvegetation in der oromediterranen Stufe bei ca. 3000 m ü.d.M. (Photo a, b, c: Th. Fickert)

Dominanz zu, sind aber auch im Transektbereich der supradesertischen Stufe bereits mit vereinzelt Jungwuchs vertreten. Weitere assoziierte Arten mit höheren Deckungswerten bilden dagegen nur sehr flache Antwortkurven entlang des Gradienten aus; Insgesamt ist der Florenkontrast entlang des Transekts im Bereich der unteren Baumgrenze also weniger deutlich ausgeprägt.

Den geringsten Kontrast der interzonalen Transekte weist das Transekt zwischen der eudesertischen und der supradesertischen Stufe auf („supradesertisch-eudesertisch“ in Tabelle 1), der floristische *turnover* auf Basis der Artdeckung beträgt 2,0 SD. Die Transektdaten spiegeln damit die Charakteristik der Ökokline auch in anderen Bereichen der Fußstufen gut wider, in denen sich der Übergang zwischen den beiden Steppenformationen graduell im Bereich eines breiten Übergangssaumes vollzieht, die floristische Ausstattung insgesamt aber weite Überschneidungsbereiche aufweist.

Die beiden Ökoklinen der Transekte in den mittleren Lagen, die aus der orodesertischen Vegetationshöhenstufe in die supramediterrane Zone und aus dieser in den oromediterranen Vegetationsgürtel überleiten (also „supramediterran-orodesertisch“ bzw. „oromediterran-supramediterran“), erscheinen hinsichtlich ihrer Kontraststärke der aufgenommenen Transekte vergleichbar. In Bezug auf den *turnover* in der Artdeckung ergeben sich Gradientenlängen von 3,3 bzw. 3,0 SD. Die ähnliche Vegetationsstruktur der Offenwälder, welche die „dunklen“ Nadelmischwälder der supramediterranen Stufe oberhalb und unterhalb flankieren, könnte bei diesen Ökoklinenbereichen einen Anhaltspunkt für die ähnlichen Kontrastmuster geben.

## 6 Abschließende Betrachtung

Wenngleich nach TOBLER (1970: 236) als erster Satz der Geographie gilt: „*everything is related to everything else, but near things are more related than distant things*“, müssen bei der Erklärung der aufgezeigten Florenkontraste auf der Landschaftsebene des Great Basin neben der räumlichen Distanz zwischen den untersuchten Gebirgen auch die florenhistorische Entwicklung innerhalb des Great Basin und floristische Verwandtschaftsbeziehungen zu den benachbarten Gebirgsketten der Sierra Nevada und der Rocky Mountains einbezogen werden. Außerdem spielen natürlich auch Parameter wie die standortabhängigen gebirgsklimatischen Faktoren und die Petrographie eine bedeutende Rolle für die Vielfalt und den Kontrast zwischen der Florenausstattung der Gebirge.

Bei den Transektstudien auf der regionalen und lokalen Ebene sind Vergleiche zwischen den Ergebnissen aufgrund von Einschränkungen in Bezug auf die Platzierung und Länge der Aufnahmen nur unter Vorbehalt möglich. Und auch die natürliche Variabilität der Artenzusammensetzung innerhalb der verglichenen Vegetationseinheiten vor dem Hintergrund standörtlicher Gegebenheiten und dem Ablauf meso- bis mikroskaliger dynamischer Prozesse erschwert die Übertragbarkeit der Ergebnisse (vgl. GRÜNINGER 2016). Es lässt sich dennoch zusammenfassend festhalten, dass für die gezeigten interzonalen Transekte der Snake Range, denen aufgrund ihrer Lage zwischen den Vegetationshöhenstufen generell der hypsometrische Wandel bedeutsamer Klimaelemente zugrunde liegt, in den meisten Fällen eher graduelle Ökoklinenbereiche nachgewiesen werden konnten. In diesen blieb der Kontrast unter dem eines kompletten *beta-turnovers* und die Arten zeigten eher lineare Antwortmuster in Bezug auf den zugrundeliegenden komplexen Umweltfaktor. Im Fall des oberen Baumgrenzökotons lag der floristische Kontrast jedoch deutlich höher, was auf die unimodale Antwortkurve einzelner Arten zurückzuführen ist, die in diesem Transektausschnitt des untersuchten Ökoklinenbereichs ihre höchsten Deckungswerte erreichen, die aber keine spezialisierten Ökotonarten darstellen.

Weitere Transektstudien wurden innerhalb der einzelnen Höhenstufen der Snake Range zwischen angrenzenden Vegetationseinheiten entlang ganz unterschiedlicher Umwelt- und Störungsgradienten durchgeführt (vgl. GRÜNINGER 2016). Ohne hier näher auf die Einzelergebnisse eingehen zu können zeigte sich, dass hohe beta-Diversitäten vor allem bei denjenigen Transekten erreicht wurden, die den Übergang zwischen der Vegetation azonaler Feuchtstandorte und zonaler Vegetationseinheiten beschrieben. Hier fanden sich durchwegs große Gradientenlängen von SD 6-7. Außerdem scheinen diese Ökotonbereiche zumindest in zwei Fällen eigene Ökotonhabitate aufzuweisen, die neben der lokalen auch die regionale alpha-Diversität erhöhen, und die Bedeutung azonaler Feuchtstandorte für die Biodiversität in semiariden Gebirgsräumen wie jenen des Great Basin herausstellen.

## Literatur

- AXELROD, D. I.; RAVEN, P. H. 1985: Origins of the Cordilleran flora. In: *Journal of Biogeography* 12: 21–47.
- BARBOUR, Michel G. et al. 1999: *Terrestrial plant Ecology*. Menlo Park.
- BARTHLOTT, Wilhelm et al. ; MUTKE, Jens; RAFIQPOOR, Daud; KIER, Gerold; KREFT, Holger. 2005: Global centers of Vascular Plant Diversity. In: *Nova Acta Leopoldina* NF 92/342: 61–83.

- BEIERKUHNEIN, Carl. 2007: Biogeographie. Stuttgart.
- BILLINGS, W.D. 1978: Alpine Phytogeography across the Great Basin. In: Great Basin Naturalist Memoirs 2: 105–117.
- BILLINGS, W.D. 2000: Alpine Vegetation. In: Barbour, M.G.; W.D. Billings (Hg.): North American terrestrial vegetation. Cambridge University Press: 537–572.
- BRAY J. Roger; CURTIS, J.T. 1957: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. In: Ecological Monographs 27: 325–349.
- BROWN, D.E. (Hg.). 1994: Biotic communities: Southwestern United States and Northwestern Mexico. University of Utah Press, Salt Lake City.
- BROWN, J.H. 1978: The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. In: Great Basin Naturalist Memoirs 2: 209–77.
- BRYSON, Reid A.; HARE, Frederick K. 1974: Climates of North America. World Survey of Climatology Volume 11. Amsterdam, London, New York.
- CBD*: Convention on Biological Diversity. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, United Nations Environment Programme. Online: <https://www.cbd.int/>, (2/2016).
- CHABOT, B.F.; BILLINGS, W.D. 1972: Origins and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation. In: Ecological Monographs 42/2: 163–199.
- CHARLET, David A. 2001: Plants of the Great Basin. Online: [www.brrc.unr.edu](http://www.brrc.unr.edu) (nicht mehr online verfügbar).
- CLOKEY, Ira W. 1951: Flora of the Charleston Mountains, Clark County, Nevada. Berkeley, Los Angeles.
- COLE, K. 1985: Past rates of change, species richness, and a model of vegetation inertia in the Grand Canyon, Arizona. In: American Naturalist 125: 289–303.
- DELCOURT, P.A.; DELCOURT, H.R. 1992: Ecotone dynamics in space and Time. In: HANSEN, A.J.; F. Di CASTRI (Hg.): Landscape boundaries; Consequences for biotic diversity and ecological flows. Ecological Studies 92: 19–54.
- FICKERT, Thomas 2006: Phytogeographische Studien als Mittel zur Klimaableitung in Hochgebirgen. Eine Fallstudie im Südwesten der USA. Passauer Schriften zur Geographie 22.
- FICKERT, Thomas 2011: Höhenstufen in Hochgebirgen – ein vertikales Abbild der Ökozonen der Erde? In: ANHUF, D.; FICKERT, TH.; GRÜNINGER, F. (Hg.): Ökozonen im Wandel. Passauer Kontaktstudium Geographie 11: 117–144.
- FIERO, B. 1986: Geology of the Great Basin. – Reno.
- GRÜNINGER, Friederike; FICKERT, Thomas. 2003: Revealing diversity patterns of vascular plants and their causes in semiarid high mountain regions – a top down approach for Great Basin mountain ranges, USA. In: Erdkunde 57/3: 199–215.
- GRÜNINGER, Friederike; FICKERT, Thomas. 2008: Diversity is in the eye of the beholder – Plant diversity patterns and their Relation to Scale: Examples from the south–western USA. In: LÖFFLER, J.; STADELBAUER, J. (Hg.): Diversity in Mountain Systems. Colloquium Geographicum 31: 33–56.
- GRÜNINGER, Friederike 2005: Scale dependent aspects of plant diversity in semiarid high mountain regions. An exemplary top–down approach for the Great Basin (USA). Passauer Schriften zur Geographie 21.
- GRÜNINGER, Friederike 2008: Ursachen, Muster und Wert der Biodiversität, dargestellt an Beispielen aus den Americas. In: Rothfuss, E. (Hg.): Entwicklungskontraste in den Americas. Passauer Kontaktstudium Erdkunde 9: 193–210.
- GRÜNINGER, Friederike. 2016: Zu Charakteristik und Bedeutung von Ökotonen in der Gebirgsvegetation. Ein methodischer Beitrag mit Beispielen aus der Snake Range (Nevada, USA). Unveröffentlichte Habilitationsschrift.
- HARPER, K.T. et al. 1978: The flora of Great Basin mountain ranges: diversity, sources and dispersal ecology. In: Great Basin Naturalist Memoirs 2: 81–103.
- HILL, M.O.; GAUCH, H.G. 1980: Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. In: Vegetatio 42: 47–58.
- JACCARD, P. 1901: Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et de quelque regions voisines. In: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles 37: 241–272.
- JENTSCH, Anke; BEIERKUHNEIN, Carl 2003: Global climate change and local disturbance regimes as inter–acting drivers for shifting altitudinal vegetation patterns. In: Erdkunde 57/3: 216–231.
- KOLEFF, P.; GASTON, K. J.; LENNON, J.J. 2003: Measuring beta diversity for presence–absence data. In: Journal of Animal Ecology 72: 367–382
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L.F.J. 2012: Numerical Ecology. Amsterdam.
- LEGENDRE, P.; ANDERSON, M.J. 1999: Distance–based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. In: Ecological Monographs 69/1: 1–24.
- MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. 1967: The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- MACARTHUR, R.H. 1965: Patterns of species diversity. In: Biological Review 40: 510–533.
- MCKNIGHT, Megan W. et al. 2007: Putting Beta-Diversity on the Map: Broad-Scale Congruence and Coincidence in the Extremes. PLoS Biol 5/10: e272. doi:10.1371/journal.pbio.0050272
- MEHRINGER, P.J. Jr. 1965: Late Pleistocene vegetation in the Mojave Desert of southern Nevada. In: Journal of Arizona Academy of Science 3: 172–187.
- MOREFIELD, J. D.; TAYLOR, D. W.; DEDECKER, M. 1988: Vascular flora of the White Mountains of California and Nevada: An updated, synonymized working checklist. In: HALL, C. A. a.; DOYLE-JONES, V. (Hg.): Plant Biology of Eastern California. Los Angeles: 310–364.
- OKSANEN, J. et al. 2015: vegan: Community Ecology Package. R package version VEGAN 2.3–5. Online: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>, (4/2016).
- ORNDORFF, R.L., WIEDER, R.W.; FILKORN, H.F. 2001: Geology underfoot in central Nevada. Missoula, Montana.
- PIELOU, E. C. 1966: The measurement of diversity in different types of biological collections. In: Journal of Theoretical Biology 13: 131–44.
- PIELOU, E. C. 1975: Ecological diversity. New York.
- REVEAL, J. L. 1979: Biogeography of the Intermountain Region. In: Mentzelia 4: 1–92.
- RICHTER, M. 2000: A hypothetical framework for testing phytodiversity in mountainous regions: the influence of airstreams and hygrothermic conditions. In: Phytocoenologia 30/3–4: 519–541.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1997: Syntaxonomical synopsis of the potential natural plant communities of North America, I. In: Iterna Geobotanica 10: 5–148.
- SHANNON, C.E. 1948: A mathematical theory of communication. In: Bell Systems Technical Journal 27: 379–423.
- SØRENSEN, Th. 1948: A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. In: Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab; Biologiske Skrifter 5/4: 1–34.
- THOMPSON R.S.; MEAD, J.I. 1982: Late Quaternary environments and biogeography in the Great Basin. In: Quaternary Research 17: 39–55.
- TOBLER, W.R. 1970: A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. In: Economic Geography, 46: 234–240.

- TRIMBLE, S. 1989: The Sagebrush Ocean; A Natural History of the Great Basin. Reno, Las Vegas.
- TURNER, M.G.; RARDNER, R.H.; O'NEILL, R.V. 2001: Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process. New York.
- VAN LEEUWEN, C.G. 1966: A relation-theoretical approach to pattern and process in vegetation. In: *Wentia* 15: 25–41.
- WEISCHET, W. 1996: Regionale Klimatologie Teil 1. Die Neue Welt: Amerika, Neuseeland, Australien. Stuttgart.
- WELLS, P.V.; Woodcock, D. 1985: Full-glacial vegetation of Death Valley, California: Juniper woodland opening to Yucca semidesert. In: *Madroño* 32, 11–23.
- WELLS, P.V. 1983: Paleobiogeography of montane islands in the Great Basin since the last glaciopluvial. In: *Ecological Monographs* 53/4: 341–382.
- WENT, F.W. 1948: Some parallels between desert and alpine flora in the Sierra Nevada, California. In: *Madroño* 9: 241–249.
- WEST, N.E.; Young, J.A. 2000: Intermountain Valleys and lower mountain slopes. In: BARBOUR, M.G.; BILLINGS, W.D. (Hg.): *North American terrestrial vegetation*. Cambridge: 255–284.
- WHITTAKER, R.H. 1960: Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. In: *Ecological Monographs* 30: 279–338.
- WHITTAKER, R.H. 1962: Classification of natural communities. In: *Botanical Review* 28/1: 1–239.
- WHITTAKER, R.H. 1970: *Communities and Ecosystems*. Current concepts in biology series. New York.
- WHITTAKER, R.H. 1972: Evolution and measurement of species diversity. In: *Taxon* 21: 213–251.
- WHITTAKER, R.H. 1977: Evolution of species diversity in land plant communities. In: Hecht, M.K.; STEERE W.C.; WALLACE, B. (Hg.): *Evolutionary Biology* 10. New York: 1–67.
- WILSON, M.V.; SHMIDA, A. 1984: Measuring beta diversity with presence-absence data. In: *Journal of Ecology*, 72: 1055–1064.

**Abstract: Patterns of beta-Diversity in vegetation of high mountain regions – examples from the Great Basin (USA)**

Beta-Diversity is defined as the extent of replacement or „turnover“ in species composition between two or more local assemblages. It can be quantified at any scale, regardless of mechanism, and is important for many ecological topics, such as scaling of diversity or the study of habitat diversity in different systems. The high geodiversity and complex disturbance regimes stimulate strong floristic contrasts between vegetation units in high mountain regions, either between neighboring mountain ranges or along complex environmental factors within the ranges. Exemplary mountain ranges within the Great Basin (USA) are used as case -studies to reveal patterns of beta-diversity within their floristic composition on different scales of observation.

Tags: **Plant diversity, biodiversity, habitat diversity, floristic contrast, species turnover**

**Autorin:** Friederike Grüninger, [friederike.grueninger@uni-passau.de](mailto:friederike.grueninger@uni-passau.de), Lehrstuhl für Physische Geographie, Passau

