

Tuexenia 29: 97–120. Göttingen 2009.

Artenreiche montane Rasengesellschaften auf Lawinenbahnen des Nationalparks Gesäuse (Österreich)

– Andreas Bohner, Heinz Habeler, Franz Starlinger und Michael Suanjak –

Zusammenfassung

Das Ziel dieser Untersuchung war es, Erkenntnisse über die Bedeutung von Lawinenbahnen für die Biodiversität zu gewinnen. Dazu wurden im Nationalpark Gesäuse (Steiermark, Österreich) 16 Pflanzenbestände in drei ausgewählten Lawinenbahnen pflanzensoziologisch untersucht, vegetationsökologisch charakterisiert sowie mit Vegetationstabelle, bodenkundlichen Analysedaten und topographischen Parametern dokumentiert. Außerdem erfolgte eine Bestandsaufnahme der Schmetterlinge. Die Pflanzenartenvielfalt wurde mit verschiedenen Diversitäts-Indizes beurteilt. Die Ursachen für den Artenreichtum in den untersuchten Lawinenbahnen werden diskutiert.

Die Pflanzenbestände wurden überwiegend zum *Origano-Calamagrostietum variaie* gestellt; eine Einzelaufnahme wurde dem *Seslerio-Caricetum sempervirentis* zugeordnet. Im Ersteren dominieren Arten mit hemikryptophytischer Lebensform; Therophyten erreichen die zweithöchste Deckung. Die Pflanzengesellschaft wird von CSR-, CS- und C-Strategen aufgebaut; alle anderen Lebensstrategietypen haben keine Bedeutung. Das *Origano-Calamagrostietum variaie* ist eine artenreiche, natürliche Dauergesellschaft, in der mäßiger Stress und schwache Störungen die Artenzusammensetzung maßgeblich bestimmen. Aktive Lawinenbahnen auf sehr flachgründigen, steinigen, nährstoffarmen, basenreichen Rendzinen in lokalklimatisch wärmebegünstigten steilen Hanglagen der montanen Höhenstufe zählen zu den arten-, blüten- und aspektreichsten und somit ökologisch wertvollsten Vegetationsformationen im Nationalparkgebiet. In den kräuterreichen Pflanzenbeständen wurden im Durchschnitt 71 Gefäßpflanzenarten und 5 Moosarten pro 20 m² Aufnahme­fläche gefunden. Mit dieser hohen Phytodiversität und dem Blütenreichtum ist auch eine große Artenvielfalt bei den Schmetterlingen verbunden. Die untersuchten Lawinenbahnen weisen nicht nur ein hohes Maß an Naturnähe auf, sie dürften auch der ursprüngliche Lebensraum einiger Pflanzenarten des Wirtschafts- und Extensivgrünlandes der Tallagen sein.

Auf Grund ihrer hohen naturschutzfachlichen Bedeutung müssen Lawinenbahnen als Ganzes geschützt werden. Periodische oder episodische Lawinenabgänge sind Voraussetzung für die Existenz dieser störungsgeprägten Ökosysteme. Unterhalb von Lawinenbahnen dürfen keine Gebäude oder Infrastrukturen errichtet werden, weil diese Bautätigkeit Schutzobjekte erzeugt. Dadurch würde ein Bedarf für Schutzmaßnahmen entstehen, vor allem in Form von Lawinenverbauungen und Aufforstungen, wodurch Lawinenabgänge verhindert werden.

Abstract: Species-rich montane grasslands on avalanche tracks in the Gesäuse National Park (Austria)

The aim of this study was to learn more about the importance of active avalanche tracks for biodiversity. For this purpose 16 vegetation stands on three different avalanche tracks in the national park "Gesäuse" (Styria, Austria) were examined and documented with a vegetation table, soil analysis data and topographical parameters. Additionally, butterfly species were recorded. Plant species richness was evaluated using different diversity indices. Furthermore, the reasons for the high plant-species density found on avalanche tracks are discussed.

The vegetation stands investigated belong mainly to the *Origano-Calamagrostietum variaie*; one stand is classified as *Seslerio-Caricetum sempervirentis*. In the former association hemikryptophytes are prevalent; therophytes exhibit the second highest vegetation cover. The plant community is dominated by CSR strategists, stress-tolerant competitors and competitors; all other life strategy types are insignificant. The *Origano-Calamagrostietum variaie* is a species-rich disclimax community. Moderate stress and low intensity of disturbance determine species composition. On the investigated avalanche tracks the soils are very shallow, stony, nutrient-poor, base-rich rendzinas that developed over limestone debris. The sites are steep and mainly east-facing slopes located in the montane belt. Under these conditions, the vegetation is characterized by a high species density. The average number of vascular plant species within a plot size of 20 m² is 71, and the number of bryophyte species is 5. The species-rich plant stands, colourful when in bloom, are dominated by herbs, resulting in a high aesthetic value and an increased

diversity of butterflies. The avalanche tracks show not only a high naturalness but could also be considered as the original habitat for some plant species of extant grassland.

Because of their great nature-conservation value active avalanche tracks have to be protected as a whole. Disturbances by periodic or occasional avalanche events are the precondition for the existence of these near-natural ecosystems. Hence the establishment of buildings and infrastructure below avalanche tracks should be prevented, because this building activity entails protective measures in the form of avalanche barriers and reforestation, leading to a suppression of avalanches.

Keywords: species density, natural disturbance, soil properties, phytosociology, butterflies.

1. Einleitung

Lawinenbahnen sind ein prägendes Landschaftselement des Alpenraumes. Sie zählen durch periodisch oder episodisch abgehende Lawinen zu den wenigen von Natur aus waldfreien Flächen unterhalb der klimatischen Baumgrenze (ELLENBERG 1996).

Lawinen sind ein natürlicher Umweltfaktor und ein häufiges Naturereignis in allen Hochgebirgen der Erde. Sie beeinflussen durch Verlagerung des Schnees den Wärme-, Wasser-, Luft- und Nährstoffhaushalt des Bodens und können die natürliche Bodenentwicklung durch Schürfwirkung stören (BRÜCKER 1981). Sie transportieren Samen, Spross- und Wurzelteile von Pflanzen und haben somit eine pflanzenverfrachtende Wirkung (BRÜCKER 1981, ERSCHBAMER 1989). Grundlawinen sind außerdem in der Lage, große Mengen an Schutt aufzunehmen, zu transportieren und wieder abzulagern (LUCKMAN 1978, BRÜCKER 1981, GARDNER 1983).

Bedingt durch die hohe kinetische Energie und das Auftreten außerhalb der Vegetationsperiode wirken Lawinen vor allem auf die Baum- und Strauchschicht zerstörend (EGGER 2001). Daher sind Lawinenbahnen durch natürliche Störung geprägte, waldfreie Ökosysteme. Für die Vegetations- und Bodenentwicklung sind vor allem Art, Größe und Häufigkeit der Lawinenabgänge von Bedeutung. Lawinen können auch beträchtliche Schäden an Personen, Gebäuden und an der Infrastruktur verursachen. Aus anthropozentrischer Sicht betrachtet sind daher Schutzmaßnahmen vor allem in Form von Lawinenverbauungen notwendig. Eine ständige Veränderung der natürlichen Störung durch Lawinen kann allerdings eine nachhaltige Veränderung der Vegetation bewirken (EGGER 2001, KULAKOWSKI et al. 2006, RIXEN et al. 2007). Es besteht somit ein Konflikt zwischen dem Naturschutz einerseits und dem Schutz vor Naturgefahren andererseits.

Der Naturschutz hat vier vorrangige Ziele (KNAPP 1998): Schutz bestimmter Arten (Artenschutz), Schutz bestimmter Biotope (Biotopschutz), Schutz abiotischer Ressourcen (Ressourcenschutz) und Schutz ökologischer Prozesse (Prozessschutz). Der Prozessschutz verfolgt primär das Ziel einer Erhaltung bzw. Schaffung eines hohen Natürlichkeitsgrades der Ökosysteme und somit das Zulassen von möglichst ungestörten natürlichen ökologischen Prozessen. Prozessschutz erfordert dauerhaft gesicherte, der natürlichen Dynamik vorbehaltene, ausreichend große Prozessschutzgebiete. Insbesondere Nationalparke bieten sich hierfür auf Grund der gesetzlichen und naturräumlichen Voraussetzungen an (KNAPP 1998, EGGER 2001). Die Sicherstellung natürlicher ökologischer Prozesse bildet die Grundlage für die langfristige Erhaltung natürlicher und naturnaher Ökosysteme. Oberstes Naturschutzziel in einem Nationalpark ist daher der Prozessschutz (SCHERZINGER 1990).

Für das Naturraum-Management in einem Nationalpark tritt im Hinblick auf Lawinen ein Zielkonflikt auf (E.C.O. 2005). Durch geeignete Maßnahmen müssen nämlich zwei kontroverse Ziele integriert werden:

1. maximaler Natürlichkeitsgrad der Ökosysteme, also das Zulassen natürlicher ökologischer Prozesse und
2. maximale Sicherheit, also das Kontrollieren und Verhindern natürlicher ökologischer Prozesse.

Um beide Ziele gegeneinander abwägen zu können, müssen zunächst einmal die Schutzwürdigkeit der einzelnen Lawinenbahnen und ihr Gefahrenpotenzial für den Menschen, seine Gebäude und die Infrastruktur erhoben werden.

Es gibt relativ wenig publizierte Untersuchungen über die Vegetation und floristische Artenvielfalt in Lawinenbahnen (BRÜCKER 1981, ERSCHBAMER 1989, PATTEN & KNIGHT 1994, EWALD 1996, EGGER 2001). Detaillierte Biodiversitätsstudien wurden vor allem in der Schweiz durchgeführt (BRUGGER 2002, RIXEN & BRUGGER 2004, RIXEN et al. 2007). Die Untersuchungsergebnisse zeigen höhere Pflanzenartenzahlen in den Lawinenbahnen als im umgebenden ungestörten Wald. Die floristische Diversität ist umso höher, je häufiger Lawinen abgehen. Lawinenbahnen haben auch für zahlreiche Tierarten eine große Bedeutung (GARCIA-GONZALEZ & CUARTAS 1996, KRAJICK 1998). Faunistische Untersuchungen in den österreichischen Alpen kommen zum Ergebnis, dass Lawinenbahnen für Spinnentiere und Insekten (ÖKOTEAM 2007) ein bevorzugter Lebensraum sind.

Für eine ökologische und naturschutzfachliche Gesamtbeurteilung fehlen vor allem aus dem österreichischen Alpenraum fundierte Grundlagendaten. Somit besteht zur dargestellten Thematik ein hoher Forschungsbedarf mit großer raumplanerischer und naturschutzfachlicher Relevanz. Der Nationalpark Gesäuse bietet sich auf Grund seiner klimatischen und topographischen Voraussetzungen und wegen seiner zahlreichen unverbauten Lawinenbahnen als Untersuchungsgebiet an. Die Ziele der vorliegenden Untersuchung waren:

- Einrichtung von vegetations- und bodenkundlichen Dauerbeobachtungsflächen in Lawinenbahnen und Dokumentation der Ausgangssituation im Hinblick auf Boden, Vegetation und Pflanzenartenvielfalt,
- pflanzensoziologische und ökologische Charakterisierung der Vegetation sowie Analyse der Phänophasen, Lebensformen und Lebensstrategien,
- Erfassung, Dokumentation, Analyse und Bewertung der Pflanzenartenvielfalt,
- Beschreibung des Bodens und Analyse der ökologisch relevanten chemischen Bodeneigenschaften zur Beurteilung der Standortsansprüche der Vegetation und
- Analyse der Bedeutung und Wirkung der natürlichen Störung durch Lawinen für die Biodiversität, Boden- und Vegetationsentwicklung.

2. Untersuchungsgebiet

Diese Studie wurde im Nationalpark Gesäuse (Obersteiermark, Österreich) durchgeführt. Das Nationalparkgebiet ist durch eine hohe Reliefenergie mit Seehöhen zwischen 490 und 2369 m geprägt. Das Untersuchungsgebiet gehört tektonisch zu den Nördlichen Kalkalpen; Dachsteinkalk und Wettersteinkalk herrschen in den Gesäusebergen vor (FLÜGEL & NEUBAUER 1984). Rendzinen, Kalklehm-Rendzinen und Kalkbraunlehme sind die häufigsten und flächenmäßig bedeutendsten terrestrischen Bodentypen.

Klimatisch bilden die Nördlichen Kalkalpen ein Nordstaugebiet vor allem für Wetterfrontensysteme aus westlichen bis nordöstlichen Richtungen (WAKONIGG 1978). Langjährige Klimadaten von den untersuchten Lawinenbahnen liegen leider nicht vor. Im nahegelegenen Hieflau (492 m) betragen im langjährigen Mittel (1971–2000) die Juli-Temperatur 16.9 °C, die Jänner-Temperatur –2.1 °C und die Jahresmittel-Temperatur 7.6 °C. Der Jahres-Niederschlag macht im Durchschnitt 1615 mm aus. Die Niederschläge sind relativ gleichmäßig über das Jahr verteilt; die höchsten Niederschlagsmengen fallen in den Monaten Juni bis September. Die Schneedeckenperiode beträgt im langjährigen Mittel 103 Tage im Jahr und die Vegetationszeit dauert rund 220 Tage. Hieflau weist somit ein relativ winterkaltes, sommerkühles, niederschlag- und schneereiches, ozeanisch beeinflusstes Talklima auf (SEISS 2005).

Fichten-Tannen-Buchenwälder bilden in der montanen Höhenstufe die Klimaxvegetation (KILIAN et al. 1994). Die häufigsten Waldgesellschaften sind *Adenostylo glabrae-Fagetum* und *Saxifrago rotundifoliae-Fagetum* (THUM 1978, WILLNER & GRABHERR 2007). Die subalpine Stufe wird vom *Erico-Pinion mugo* geprägt, in der alpinen Stufe herrschen auf Carbo-natgesteinen das *Seslerio-Caricetum sempervirentis* und das *Caricetum firmae* vor. Die aktuelle Waldgrenze liegt bei ca. 1700 m (GREIMLER 1997).

3. Methoden

Im Nationalpark Gesäuse wird vom Erstautor seit dem Jahr 2005 auf waldfreien Flächen ein Netz von Dauerbeobachtungsflächen angelegt. Es ist primär für Biodiversitätsuntersuchungen konzipiert. Die Flächen (bisher 161 in verschiedenen Pflanzengesellschaften) sollen aber auch zur Erfassung, Dokumentation, Analyse und Bewertung der langfristigen Vegetations- und Bodenentwicklung dienen. Sie wurden mit GPS vermessen und zum Teil mit Pflöcken dauerhaft markiert. Alle Flächen haben eine einheitliche Größe von 20 m² und sind nach feldbodenkundlichen Kriterien weitgehend homogen. Diese Flächengröße ist für eine vollständige Erfassung der Gefäßpflanzen in den meisten Offenlandgesellschaften notwendig. Nur durch eine einheitliche Flächengröße ist ein Vergleich der Artenvielfalt verschiedener Vegetationstypen möglich (KIEHL 2000, DOLNIK 2003). Alle Vegetationsaufnahmen wurden nach der BRAUN-BLANQUET-Methode (BRAUN-BLANQUET 1964) durchgeführt. Die Artmächtigkeit der Gefäßpflanzen wurde allerdings nach einer modifizierten Skala geschätzt. Die Braun-Blanquet-Klassen 1–5 wurden jeweils in drei Subklassen unterteilt (z. B. 1a = 1.0–1.9 % Deckung; 1 = 2.0–3.9 % Deckung; 1b = 4.0–5.0 % Deckung).

Die Taxonomie und Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtete sich nach FISCHER et al. (2008) und jene der Moose nach GRIMS (1999). Die Zuordnung der Gefäßpflanzenarten zu den Lebensformen erfolgte nach FISCHER et al. (2008). Die Strategietypen nach GRIME (1979) wurden aus BIOLFLOR (KLOTZ et al. 2002) entnommen; berücksichtigt wurden nur Farn- und Blütenpflanzen. Die Zuordnung der Gefäßpflanzenarten zu den Phänophasen erfolgte nach DIERSCHKE (1995). Der Mittlere Gruppemengenanteil für die gewichtete Phänophasen-, Lebensformen- und Lebensstrategie-Analyse wurde nach DIERSCHKE (1994) berechnet. Zur Beurteilung der Pflanzenartenvielfalt wurden folgende Diversitäts-Indizes ausgewertet:

- Alpha-Diversität (Artenzahl pro 20 m² Aufnahmefläche),
- Evenness-Wert und Shannon-Index (DIERSCHKE 1994, HOBOHM 2000).

Die Vegetationsaufnahmen und bodenkundlichen Untersuchungen in den Sturzbahnen der Lawinenzüge wurden in der Vegetationsperiode 2006 durchgeführt. Zwei Lawinenbahnen an der Südostseite des Tamischbachturms bei Hieflau wurden untersucht. Diese Lawinenbahnen wurden ausgewählt, weil sie zu den flächenmäßig größten und markantesten im Nationalpark Gesäuse zählen. Sie durchqueren einen Fichten-Tannen-Buchenwald. In einer Seehöhe zwischen 523 und 960 m wurden insgesamt 15 Dauerbeobachtungsflächen in Form eines Höhenprofils angelegt. Es wurden nur Flächen untersucht, die für die beiden Lawinenbahnen repräsentativ sind und einen höheren Deckungsgrad der Vegetation aufweisen. Artenarme, äußerst lückenhafte Kalkschuttgesellschaften haben nur einen geringen Flächenanteil und wurden daher nicht berücksichtigt. Zusätzlich wurde eine weitere Dauerbeobachtungsfläche in einer dritten Lawinenbahn an der Südostseite des Zinödls unterhalb der Sulzkaralm in einer Seehöhe von 1451 m angelegt. Diese Lawinenbahn ist im Bereich der Untersuchungsfläche von einem Latschen-Gebüsch und von einem Fichten-Tannen-Buchenwald umgeben. In den Sturzbahnen der untersuchten Lawinenzüge fehlen höherwüchsige Bäume und Sträucher weitgehend. Allerdings kommen Baumsämlinge, Jungbäume, niedrigwüchsige Sträucher und Bäume sowie liegendes Totholz von höherwüchsigen Bäumen mehr oder weniger regelmäßig vor. Vereinzelt erreicht *Fraxinus excelsior* eine Höhe bis zu 3 m.

Um das Nährstoffangebot am Standort abschätzen zu können, wurden auch Bodenanalysen durchgeführt. Die Bodenproben für die chemischen Untersuchungen wurden im Herbst 2006 aus dem H- bzw. A-Horizont in Form einer repräsentativen Mischprobe gezogen. Wegen der zum Teil überaus flachgründigen Böden konnten nur 10 von insgesamt 16 Vegetationsaufnahmeflächen beprobt werden. Die Bodenproben wurden luftgetrocknet, homogenisiert und bei 2 mm Maschenweite gesiebt. Die Analysemethoden richteten sich nach der jeweiligen ÖNORM (pH-Wert in einer 0.01 M CaCl₂-Lösung; elektrische Leitfähigkeit konduktometrisch; organischer Kohlenstoff durch trockene Verbrennung; Gesamt-Stickstoff mittels CNS-Analyser; Phosphor und Kalium mit der Calcium-Acetat-Lactat [CAL]-Methode; Phosphor im Wasserextrakt 1:20; austauschbare mineralische Kationenbasen, Kationensäuren und effektive Kationen-Austauschkapazität durch Extraktion mit einer 0.1 M BaCl₂-Lösung). Die Bezeichnung der Bodentypen folgte NESTROY et al. (2000).

Für die Bestandsaufnahme der Schmetterlinge in den beiden Lawinenbahnen an der Südostseite des Tamischbachturms kamen Leuchtgeräte mit superaktinischer Strahlung und Fluoreszenzvorhang (HABELER 2003, 2004, 2005a) sowie Lebend-Lichtfallen zum Einsatz. Die Speicherung und Auswertung der Funddaten erfolgte im Lepidat-System, einem Datenbank-Programm für die Schmetterlinge der Regionen Europas.

Die untersuchten Lawinenbahnen sind anthropogen weitgehend unbeeinflusst. Es gibt keine Lawinenverbauungen, Aufforstungen oder Pflegemaßnahmen und es erfolgt keine landwirtschaftliche Nut-

zung in Form von Mahd oder Beweidung. Die Lawinenbahnen werden allerdings von Wildtieren, insbesondere Gämsen, zur Nahrungsaufnahme aufgesucht. Über die Art, Größe und Häufigkeit der Lawinenabgänge als Maß für die Intensität und Häufigkeit der Störung können leider keine Angaben gemacht werden. Auch die oberirdische Phytomasse, eine wesentliche Determinante der Phytodiversität, wurde nicht gemessen. Die subjektive Auswahl der Untersuchungsflächen erschwert Verallgemeinerungen. Allerdings erfolgte die Flächenauswahl in den Lawinenbahnen kurz nach der Schneeschmelze, daher hat die Phytodiversität die Auswahl nicht beeinflusst.

4. Ergebnisse

4.1. Standortsbedingungen

Die Pflanzenbestände wurden zwischen 523 und 1451 m Seehöhe auf schuttreichen, nicht windexponierten, steilen Hanglagen (25–30°) vorwiegend in östlicher und südöstlicher Exposition untersucht (Tabelle 1 am Ende).

Die Bodentypen sind Proto-Rendzinen und Kalklehm-Rendzina. Die Proto-Rendzinen haben sich auf ruhendem Hangschutt aus Dachsteinkalk gebildet. Sie weisen die Horizontfolge L, F-H-C auf. Die Streuauflage (L, F) ist durchgehend vorhanden und bis zu 5 mm mächtig. Sie besteht aus unzersetzten und nur wenig zersetzten oberirdischen pflanzlichen Bestandesabfällen. Der H-Horizont ist mehr oder weniger flächendeckend ausgebildet, 2 bis 5 cm mächtig (Tabelle 1), sehr stark humos, feinerdearm, steinig bis stellenweise stark steinig und intensiv durchwurzelt. Die Humusform ist Rendzinamoder (KUBIENA 1948). Der geringmächtige H-Horizont ist extrem wechsellustig. Lawinen können offensichtlich den Bodenbildungsprozess durch Schürfwirkung stören. Die Bodenentwicklung kommt dadurch nicht über das Stadium der Proto-Rendzina hinaus; durch gelegentlich flächenhaften Bodenabtrag wird die Weiterentwicklung zur Mull-Rendzina verhindert.

Die Kalklehm-Rendzina ist durch die Horizontfolge L, F-Ab-AB-C charakterisiert. Das Ausgangsmaterial für die Bodenbildung ist stabiler Hangschutt aus Dachsteinkalk. Die Streuauflage, bestehend aus unzersetzten und wenig zersetzten oberirdischen pflanzlichen Bestandesabfällen, ist mehr oder weniger durchgehend vorhanden und 1 bis 2 mm mächtig. Der stark humose, feinkrümelige, stark durchwurzelte, carbonatfreie, steinige A-Horizont ist 20 cm mächtig, enthält Reste von Braunlehmmaterial und weist die Bodenart sandiger Lehm auf. Die Humusform ist Mull, Regenwürmer sind bereits vorhanden. Der Wasserhaushalt ist frisch (ausgeglichen).

In den Tabellen 2 und 3 sind ökologisch relevante bodenchemische Kennwerte des H- bzw. A-Horizonts der Proto-Rendzinen und Kalklehm-Rendzina angeführt. Die Streuung der Einzelwerte innerhalb der Proto-Rendzinen ist zum Teil beträchtlich; sie ist am Variabilitätskoeffizienten ersichtlich. Die untersuchten Böden befinden sich ausschließlich im Carbonat-Pufferbereich ($\text{pH CaCl}_2 > 6.2$). Sie weisen im H- bzw. A-Horizont eine relativ hohe elektrische Leitfähigkeit sowie einen überaus hohen Humusgehalt und folglich auch einen beträchtlichen Gehalt an Gesamt-Stickstoff auf. Das $C_{\text{org}} : N_{\text{tot}}$ -Verhältnis ist im A-Horizont der Kalklehm-Rendzina mit 10,7 ziemlich eng. Im H-Horizont der Proto-Rendzinen ist dieser Quotient etwas ungünstiger; er variiert zwischen 11,5 und 14,2. Die Gehalte an CAL-löslichem und wasserlöslichem Phosphor sind meist sehr niedrig. Der Gehalt an CAL-löslichem Kalium hingegen ist vor allem im H-Horizont der Proto-Rendzinen ziemlich hoch. Dies dürfte primär eine Folge der niedrigen bis fehlenden Kalium-Entzüge und der daraus resultierenden Bioakkumulation in der gering mächtigen Humusauflage sein. Die effektive Kationenaustauschkapazität ist ein Maß für die Speicher- und Nachlieferungsfähigkeit des Bodens für kationische Nähr- und Schadstoffe. Sie ist in den Carbonat-gepufferten Böden im H- bzw. A-Horizont auf Grund des außerordentlich hohen Humusgehaltes sehr groß. Die chemischen Bodeneigenschaften werden in den sehr flachgründigen Böden maßgeblich vom geologischen Untergrund und somit von der Calciumcarbonatauflösung geprägt. Dementsprechend weisen die untersuchten Böden im H- bzw. A-Horizont eine extrem hohe Calcium-Sättigung auf und die Basensättigung beträgt nahezu 100 %. Dies bewirkt eine hohe Säureneutralisationskapazität der Carbonat-gepufferten Rendzinen. Die

Gefahr einer Säuretoxizität für Pflanzenwurzeln kann somit ausgeschlossen werden. Das Calcium : Kalium-Verhältnis in der BaCl₂-Fraktion ist aus Sicht der Pflanzenernährung extrem weit.

Bei der Beurteilung der Standortsbonität sollten neben den (Nähr)stoffgehalten (mg kg⁻¹) immer auch die (Nähr)stoffvorräte (kg ha⁻¹) mitberücksichtigt werden. Insbesondere auf den Proto-Rendzinen dürfte das Pflanzenwachstum in erster Linie durch das geringe mineralische Stickstoff-Angebot begrenzt werden. Der Vorrat an Gesamt-Stickstoff ist in den untersuchten Böden trotz hoher Gehalte auf Grund ihrer Flachgründigkeit relativ gering. In den Proto-Rendzinen sind 2100 bis 5250 kg Stickstoff pro Hektar vorhanden (Annahme: Lagerungsdichte 0,5 g cm⁻³; durchschnittlicher Stickstoff-Gehalt 2,1 %; Mächtigkeit des H-Horizontes 2 bis 5 cm). Bei einer angenommenen jährlichen Stickstoff-Mineralisationsrate

Tabelle 2: Allgemeine Bodenkennwerte (H- bzw. A-Horizont)

pH in CaCl₂-Lösung; eL = elektrische Leitfähigkeit in $\mu\text{S cm}^{-1}$; P-CAL, K-CAL = lactatlösllicher Phosphor- und Kalium-Gehalt in mg kg⁻¹; P-H₂O = wasserlöslicher Phosphor-Gehalt in mg kg⁻¹; X = arithmetischer Mittelwert; M = Median; V% = Variabilitätskoeffizient

Table 2: Soil chemical properties (H or A horizon)

pH in a CaCl₂-solution; eL = electrical conductivity in $\mu\text{S cm}^{-1}$; P-CAL, K-CAL = lactate-soluble phosphorus and potassium content in mg kg⁻¹; P-H₂O = water-soluble phosphorus content in mg kg⁻¹; X = arithmetic mean; M = median; V% = variation coefficient

Aufn. Nr.	pH	eL	C _{org} %	N _{tot} %	C _{org} :N _{tot}	P-CAL	K-CAL	P-H ₂ O
1	6,8	225	33,6	2,4	14,2	17	215	5,1
2	6,5	175	21,5	1,8	12,3	10	181	3,2
3	6,3	177	29,3	2,1	14,1	20	158	3,4
4	6,7	166	25,5	2,1	12,3	12	130	3,2
5	6,9	299	40,7	2,9	14,0			
6	6,9	212	35,3	2,8	12,8	23	207	7,8
7	7,1	269	23,2	2,0	11,5	12	110	
8	6,9	309	24,5	2,1	11,9	14	144	4,1
9	7,1	260	24,0	2,0	12,2	8	161	
10	7,1	246	22,8	1,9	11,8	8	184	3,9
16	6,2	225	14,7	1,4	10,7	7	80	2,5
X (1-10)	6,8	234	26,1	2,1	12,4	13	151	4,1
M (1-10)	6,9	235	24,2	2,0	12,2	12	158	3,6
V% (1-10)	4	22	23	17	8	39	21	40

Tabelle 3: Allgemeine Bodenkennwerte (H- bzw. A-Horizont)

Prozentuale Erdalkali- und Alkalisättigung (BaCl₂-Extrakt); BS = prozentuale Basensättigung (BaCl₂-Extrakt); KAK_{eff} = effektive Kationenaustauschkapazität in cmol kg⁻¹ (BaCl₂-Extrakt); Ca:K im BaCl₂-Extrakt; X = arithmetischer Mittelwert; M = Median; V% = Variabilitätskoeffizient

Table 3: Soil chemical properties (H or A horizon)

Percentage earth-alkali and alkali saturation (BaCl₂-extract); BS = percentage base saturation (BaCl₂-extract); KAK_{eff} = effective cation exchange capacity in cmol kg⁻¹ (BaCl₂-extract); Ca:K in a BaCl₂-extract; X = arithmetic mean; M = median; V% = variation coefficient

Aufn. Nr.	Ca	Mg	K	Na	BS	KAK _{eff}	Ca : K
1	94,7	4,6	0,6	0,0	99,9	104	159
2	94,7	4,6	0,6	0,0	99,9	82	167
3	92,8	6,6	0,4	0,1	99,9	93	231
4	96,5	3,1	0,3	0,0	99,9	92	280
5	93,8	5,0	1,1	0,0	99,9	121	82
6	94,4	5,1	0,4	0,0	99,9	108	229
8	94,4	5,0	0,5	0,1	99,9	96	207
9	95,3	4,0	0,6	0,0	99,9	94	169
10	95,5	3,8	0,6	0,0	99,9	96	166
16	96,4	2,9	0,4	0,1	99,8	63	250
X (1-10)	94,9	4,5	0,5	0,1	99,9	94	198
M (1-10)	94,7	4,6	0,5	0,0	99,9	94	207
V% (1-10)	1	21	42	32	0	11	30

von 1 % werden durch Humusmineralisation maximal 21 bis 53 kg mineralischer Stickstoff pro Hektar und Jahr freigesetzt. Dieser berechnete Wert entspricht in etwa der geringen Stickstoff-Versorgung von Trespen-Halbtrockenrasen, in denen 20 bis 30 kg Stickstoff pro Hektar und Jahr mineralisiert werden (GIGON 1968).

Ein weiterer limitierender Faktor ist das disharmonische Nährstoffangebot für die Pflanzenwurzeln. Es resultiert aus der überhöhten Calcium-Sättigung (Ca: > 90 %) im Boden. Eine Calcium-Übersättigung ist ungünstig, weil der absolute und relative Überschuss an Calcium-Ionen im Boden einen ausgeprägten Nährstoffstress (selektiven Nährstoffmangel) bei vielen Pflanzenarten bewirkt (BOHNER 2008). Carbonat-gepufferte, flachgründige Rendzinen mit niedrigen CAL-löslichen Phosphor-Gehalten und hoher Calcium-Sättigung weisen in der Regel auch eine schlechte Phosphor-Versorgung der Pflanzen auf (EWALD 2000, BOHNER 2008). Somit dürften vor allem Stickstoff und Phosphor die limitierenden Nährstoffe insbesondere in den untersuchten Proto-Rendzinen sein.

Die Flachgründigkeit und Feinerdearmut, der hohe Grobsteingehalt sowie die zeitweilig ungünstige Wasserversorgung können ebenfalls das Wachstum zahlreicher Gefäßpflanzenarten auf den Proto-Rendzinen hemmen. Flachgründige, steinige Böden in ost- bis südostexponierter, steiler Hanglage sind gut durchlüftet und erwärmen sich tagsüber rasch und stark. Sie weisen relativ große Temperaturschwankungen auf und zeichnen sich durch einen geringen pflanzenverfügbaren Bodenwasser-Vorrat aus. Während der Schneeschmelze können diese Böden allerdings auch wassergesättigt sein. Es sind also edaphisch wechsellöckere und relativ warme Standorte. Während einer längeren niederschlagsarmen Witterung kann es zu einem Wassermangel für die Pflanzen kommen. Die relativ hohen Niederschlagsmengen im sommerkühlen Untersuchungsgebiet verbessern allerdings in Verbindung mit einer mehr oder weniger gleichmäßigen Niederschlagsverteilung während der Vegetationsperiode die Wasserversorgung der Vegetation.

4.2. Artenzusammensetzung und pflanzensoziologische Zuordnung

In der Vegetationstabelle (Tabelle 1) sind die Vegetationsaufnahmen nach der Höhenlage, Exposition und Bodengründigkeit geordnet. Der letztgereichte Pflanzenbestand kann pflanzensoziologisch dem *Seslerio-Caricetum sempervirentis* angeschlossen werden (GRABHERR et al. 1993). Diese Zuordnung ist allerdings problematisch, denn es fehlen höhenbedingt zahlreiche charakteristische *Seslerion*-Arten, dafür sind Hochstauden, Wald-, Saum- und Grünlandpflanzen überrepräsentiert.

Die Pflanzenbestände 1–15 können dem *Origano-Calamagrostietum varia*, der Buntreitgrasflur, angegliedert werden (LIPPERT 1966, THIELE 1978, GRABHERR et al. 1993). Standortlich, floristisch, strukturell und physiognomisch ist eine Ähnlichkeit mit der *Helictotrichon parlatorei-Carex sempervirens*-Gesellschaft, dem Staudenhafer-Horstseggenrasen, festzustellen (GREIMLER 1997). Eine gewisse Verwandtschaft besteht auch mit dem *Vincetoxicum hirundinariae* (ENGLISCH et al. 1993). Synhierarchisch gehört das *Origano-Calamagrostietum varia* zum Verband *Calamagrostion varia* und zur Ordnung *Seslerietalia caeruleae* (GRABHERR et al. 1993). Als lokale Kennarten gelten *Vincetoxicum hirundinaria*, *Calamagrostis varia* und *Origanum vulgare* ssp. *vulgare*. Diese Kennarten sind allerdings nicht auf Buntreitgrasfluren beschränkt, sondern sie kommen in verschiedenen Pflanzengesellschaften (thermophile Saumgesellschaften, lichtreiche Föhrenwälder, Kalk-Buchenwälder, Waldschläge) mehr oder weniger regelmäßig vor.

Die untersuchte Buntreitgrasflur ist eine natürliche Dauergesellschaft in der tiefmontanen Höhenstufe, sofern die erhaltenden Faktoren, periodische oder episodische Lawinenabgänge, bestehen bleiben. Die Vegetationsdeckung variiert auf den Untersuchungsflächen zwischen 40 und 90 % (Tabelle 1). Es handelt sich um eine relativ kräuter- und hochstaudenreiche, lückige Pflanzengesellschaft auf schuttreichen Steilhängen. Hochstauden wie *Aconitum variegatum* ssp. *variegatum* treten zum Teil aspektbestimmend auf. Die namengebende Kennart *Calamagrostis varia* und andere hochwüchsige Grasarten erreichen hingegen keinen besonders hohen Deckungsgrad. Für den relativ hohen Kräuteranteil ist die stickstoffarme

Proto-Rendzina hauptverantwortlich. Ein geringes pflanzenverfügbares Stickstoff-Angebot im Boden fördert generell Kräuter zu Lasten der Gräser (KLAPP 1971).

Das *Origano-Calamagrostietum variae* ist eine ausgesprochen basiphile Pflanzengesellschaft, denn die überaus flachgründigen, steinigen, nährstoffarmen Böden befinden sich im Carbonat-Pufferbereich und die Basensättigung beträgt nahezu 100 %. Dementsprechend wird die Phytozönose von calcicolen Pflanzenarten dominiert, während ausgesprochen calcifuge Farn- und Blütenpflanzen fehlen.

Das *Origano-Calamagrostietum variae* lässt zwei lokale Ausbildungen erkennen: Die Pflanzenbestände 1–10 (*Salvia verticillata*-Ausbildung) enthalten vergleichsweise mehr Halbtrockenrasen- und Magerrasen-Arten sowie Arten des Wirtschaftsgrünlandes, dafür aber deutlich weniger typische Kalkmagerrasen-Arten und Arten der Kalkschuttgesellschaften als die Pflanzenbestände 11–15 (*Phyteuma orbiculare*-Ausbildung). Die geringfügigen Unterschiede hinsichtlich Bodengründigkeit und Höhenlage sind die wichtigsten Gründe für diese schwache floristische Differenzierung. Außerdem weist die *Phyteuma orbiculare*-Ausbildung im Durchschnitt eine niedrigere Alpha-Diversität (65 versus 74 Gefäßpflanzenarten) und einen deutlich geringeren Vegetationsdeckungsgrad (48 versus 85 %) als die *Salvia verticillata*-Ausbildung auf.

Bemerkenswert ist die gesamte Artenkombination der Buntreitgrasflur, weil in ihr Gefäßpflanzenarten mit Verbreitungsschwerpunkt in unterschiedlichen Pflanzengesellschaften am Bestandaufbau beteiligt sind.

Im *Origano-Calamagrostietum variae* kommen zahlreiche licht- und wärmebedürftige, trockenheitsertragende Farn- und Blütenpflanzen zum Teil mit hoher Stetigkeit vor, während typische Kälte-, Feuchtigkeits- und Nässezeiger fehlen. *Primula veris* beispielsweise gilt in der Obersteiermark als Wärmezeiger. Das Vorkommen dieser Pflanzenarten mit höheren Wärmeansprüchen und die zahlreichen Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Halbtrockenrasen kennzeichnen lokalklimatisch wärmebegünstigte, mäßig trockene Hangstandorte sowie eine relativ thermo- und xerophile Pflanzengesellschaft. An schuttreichen Steilhängen mit flachgründigen Proto-Rendzinen treten länger andauernde stärkere Vernässungen wegen des raschen Versickerns und Abfließens von Regen- und Schneeschmelzwasser und auf Grund der geringen Wasserspeicherkapazität der Böden nicht auf; daher fehlen im *Origano-Calamagrostietum variae* typische Feuchtigkeits- und Nässezeiger. Die nur vereinzelt vorkommende *Molinia caerulea* ist nicht ausschließlich an Feucht- und Nasstandorte gebunden. Ihre ökologische Amplitude ist in Bezug auf den Wasserhaushalt ziemlich weit. So kann *Molinia caerulea* bei ausreichenden Niederschlägen auch flachgründige, bodenskelettreiche, extrem wechsellückige Standorte besiedeln (vgl. EWALD 1996).

Im *Origano-Calamagrostietum variae* kommen auch Arten der Kalkschuttgesellschaften und Felsfluren vor. Sie profitieren von den zahlreichen Vegetationslücken im flachgründigen, steinigen, feinerdearmen Boden. Eine höhere Stetigkeit erreichen allerdings nur *Helictotrichon parlatorei* und *Poa compressa*. Auf besonders flachgründigen Böden sind vor allem *Thalictrum minus* ssp. *majus*, *Allium lusitanicum* und *Rumex scutatus* präsent. Die montane Buntreitgrasflur enthält auch Gefäßpflanzenarten, deren Verbreitungsschwerpunkt in der subalpinen bis alpinen Höhenstufe liegt. Lawinenbahnen stellen somit natürliche Korridore dar, in denen eine Linienmigration der Pflanzen zwischen verschiedenen Höhenstufen stattfinden kann (ERSCHBAMER 1989, ELLENBERG 1996, RIXEN & BRUGGER 2004). Der Lebensraum zahlreicher lichtbedürftiger Farn- und Blütenpflanzen wird dadurch ausgeweitet.

Besonders nitrophile Ackerwildkraut-, Ruderal- und Saumpflanzen fehlen im *Origano-Calamagrostietum variae* oder erreichen nur einen geringen Deckungsgrad. Erwähnenswert ist vor allem das spärliche Vorkommen von *Urtica dioica*, die im Grünland als Zeigerpflanze für nitratstickstoffreiche, extensiv genutzte Standorte gilt. Das vereinzelte Auftreten dieser „Nitratpflanze“ in den untersuchten Lawinenbahnen dürfte vor allem mit den Gämsen zusammenhängen, die den nährstoffarmen Boden durch ihre Losung punktuell mit Nährstoffen, insbesondere Nitratstickstoff, anreichern. *Urtica dioica* erträgt ebenso wie die spärlich vorkommenden Nährstoffzeiger *Lamium maculatum* und *Geranium robertianum* steinige, feinerdearme, flachgründige Böden.

Zu den erwähnenswerten Gefäßpflanzenarten zählen außerdem *Cuscuta epithymum* und *Clematis vitalba*. *Cuscuta epithymum* erreicht im *Origano-Calamagrostietum variae* nicht nur eine hohe Stetigkeit, sondern zum Teil auch eine beachtliche Artmächtigkeit. Stellenweise werden Trägerpflanzen dieses epiphytischen Holoparasiten regelrecht zu Boden gedrückt. Auch *Clematis vitalba* erreicht in der Buntreitgrasflur vereinzelt einen höheren Deckungsgrad und kann als Bodenkriecher ganze Teppiche bilden. Sie besiedelt in den untersuchten Lawinenbahnen außerdem carbonathaltige Grobmaterial-Rohböden und ist somit auch ein Rohbodenpionier.

In den untersuchten Pflanzenbeständen des *Origano-Calamagrostietum variae* kommen mehrere heute weitverbreitete und häufige Pflanzenarten des Wirtschaftsgrünlandes und der Magerwiesen vor. Die ständig wald- und gebüschfreien Lawinenbahnen der montanen Stufe dürften somit – neben den Flußauen, Moorrändern und lichtreichen Trockenwäldern (DIERSCHKE & BRIEMLE 2002) – ein wichtiger ursprünglicher Lebensraum für einige Pflanzenarten des Wirtschafts- und Extensivgrünlandes der Tallagen sein. Sie kommen als Evolutionszentren einer mesophilen Wiesenflora und -vegetation in Frage (ELLENBERG 1996). Die in der Buntreitgrasflur vorkommenden Grünlandpflanzen ertragen die ungünstigen edaphischen Standortbedingungen wie Nährstoffarmut, Calcium-Überschuss im Boden, Flachgründigkeit, Feinerdemangel und zeitweilige Trockenheit. Sie sind somit geeignete Pflanzenarten für Begrünungs- oder Renaturierungsmaßnahmen auf bodenskelettreichen, flachgründigen, wenig Wasser speichernden, nährstoffarmen Carbonatstandorten und deshalb potenzielle Partner in Saatgutmischungen für den Landschaftsbau.

Im *Origano-Calamagrostietum variae* kommen auch mehrere Laubbaum- und Straucharten mit geringer Artmächtigkeit vor. Die zahlreichen Vegetationslücken und die geringmächtige Streuaufgabe begünstigen das Aufkommen der vorwiegend durch Wind oder Vögel verbreiteten Gehölzarten. *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* erreichen eine hohe Stetigkeit und eine Wuchshöhe bis zu 80 cm. Sie sind durch ihre Flugfrüchte sehr gut befähigt, Vegetationslücken zu besiedeln. Sie zeigen nach klimatischen und edaphischen Gesichtspunkten potenziell waldfähige Standorte an. Die Sträucher erreichen eine Wuchshöhe bis zu 50 cm. Lawinen schließen somit hochwüchsige Bäume und Sträucher, nicht aber den Baum- und Strauchwuchs aus (BRÜCKER 1981). Die Schlusswaldbaumart *Fagus sylvatica* kann mit ihren relativ schweren Diasporen die Standorte auf Grund der zu großen Entfernung von Samenbäumen nicht besiedeln. Die in der Buntreitgrasflur vorkommenden typischen Waldarten gehören großteils zur Kraut- und Strauchschicht der Kalk-Buchenwälder, Fichten-Tannen-Buchenwälder und Schneeheide-Föhrenwälder. Charakteristische Fichtenwaldarten fehlen hingegen.

Die Laubbaum- und Straucharten, Hochstauden und hochwüchsigen Gräser bilden gemeinsam mit den niedrigwüchsigen Kräutern und Gräsern eine komplexe Vertikalstruktur. Davon profitieren auch einige wenige schattentolerante krautige Waldpflanzen. Sie können auf stärker beschatteten Mikrostandorten auf Grund der günstigeren Bodenwasserverhältnisse neben den zahlreichen lichtbedürftigen Arten existieren.

In den untersuchten Pflanzenbeständen variiert die Moosdeckung von 1 bis 10 % (Tabelle 1). Nur im *Origano-Calamagrostietum variae* wurden Moose gesammelt und bestimmt; allerdings fehlen Angaben zur Artmächtigkeit. In den 15 Pflanzenbeständen wurden insgesamt 28 Laubmoosarten und eine Lebermoosart nachgewiesen. Die ausgeprägte Dominanz der Laubmoosarten gegenüber der einzigen Lebermoosart (*Lophocolea minor*) gibt einen Hinweis auf die Trockenphasen, die an den Substratoberflächen der Standorte auftreten. *Thuidium philibertii*, *Plagiomnium affine* und *P. cuspidatum* verzeichnen im *Origano-Calamagrostietum variae* eine höhere Stetigkeit. *Thuidium philibertii* ist eine häufige Art der basenreichen, wenig gedüngten Rasen und Mähwiesen. Es hat diese anthropogenen Standorte vermutlich ausgehend von natürlichen Lebensräumen wie Lawinenbahnen in Besitz genommen. Die *Plagiomnium*-Arten sind schattenliebende Laubmoosarten mit weiter ökologischer Amplitude vor allem hinsichtlich des Wasserhaushaltes. Während *Plagiomnium cuspidatum* insbesondere carbonathaltige Böden und Carbonatgesteinsoberflächen besiedelt, bevorzugt *P. affine* carbonatfreie, mäßig saure Habitate. Ein verzögerter Abbau der oberir-

dischen pflanzlichen Bestandesabfälle kann lokal zur Bildung von schwach saurem Auflagehumus führen. An solchen versauerten Mikrostandorten können typische Säurezeiger wie vor allem *Pleurozium schreberi* auch über Carbonatgestein vorkommen. Bemerkenswert ist das Auftreten von *Tayloria serrata*. Diese in den Nördlichen Kalkalpen Österreichs seltene Art (GRIMS 1999) gedeiht auf den Exkrementen von Pflanzenfressern bzw. auf von diesen stark gedüngten Substraten.

4.3. Lebensformen und Lebensstrategie

Die gewichtete Lebensformen-Analyse zeigt, dass im *Origano-Calamagrostietum variae* erwartungsgemäß die Lebensform der Hemikryptophyten dominiert (Tabelle 4). Die Therophyten erreichen im Durchschnitt die zweithöchste Deckung. Der relativ hohe Therophyten-Anteil ist vor allem auf das höchste Auftreten und die teilweise große Artmächtigkeit von *Rhinanthus glacialis* zurückzuführen. Dieser lichtbedürftige Hemiparasit profitiert von den zahlreichen Vegetationslücken, vom nährstoffarmen Boden und den daraus resultierenden günstigen Lichtverhältnissen in Bodennähe. Da *Rhinanthus glacialis* einjährig ist und deshalb regelmäßig versamen muss, findet sie in der lückigen Buntreitgrasflur günstige Lebensbedingungen vor. Therophyten aus der ökologisch-soziologischen Gruppe der besonders nährstoffbedürftigen Ackerwildkraut- und Ruderalarten fehlen in den Pflanzenbeständen vor allem wegen der Nährstoffarmut des Bodens. Nur in der dritten Aufnahme ist auch der Chamaephyten-Anteil, bedingt vor allem durch die größere Artmächtigkeit von *Erica carnea*, etwas höher.

Die gewichtete Lebensstrategie-Analyse zeigt, dass im *Origano-Calamagrostietum variae* die CSR- und CS-Strategen dominieren (Tabelle 5). Einen relativ hohen Anteil an der Vegetationsdeckung erreichen auch die C-Strategen. Alle anderen Lebensstrategietypen haben keine Bedeutung. Somit können in der Buntreitgrasflur extreme Standortsbedingungen (hoher Stress, ständige bzw. starke Störung) ausgeschlossen werden. Setzt man die gewichteten Lebensstrategie-Spektren mit den Standortsbedingungen in den Lawinenbahnen in Beziehung, kommt man zum Ergebnis, dass die Artenzusammensetzung der Vegetation weniger von der natürlichen Störung durch Lawinen, sondern in erster Linie von Stressfaktoren (insbesondere Nährstoffarmut und Calcium-Überschuss im Boden, zeitweilige Trockenheit) kontrolliert wird.

Lawinen bedingen somit eine niedrig-intensive Störung (vgl. RIXEN et al. 2007). Die mechanische Schädigung erfolgt außerhalb der Vegetationsperiode der krautigen Pflanzen. Daher sind hauptsächlich hochwüchsige Bäume und Sträucher von der Störung betroffen. Vor allem Bäume werden ab einer bestimmten Wuchshöhe durch Lawinenabgänge entwurzelt oder abgeknickt (JOHNSON 1987). Lawinen verhindern somit in erster Linie das Aufkommen schattenwerfender, hochwüchsiger Bäume, wodurch lichtbedürftige krautige Pflanzen, insbesondere Hemikryptophyten, gefördert werden. Lawinen können aber auch Teile der Grasnarbe mitreißen. Dies stellt eine Störung für die Krautigen dar. Lawinen schaffen durch Schürfwirkung Vegetationslücken, dadurch entstehen potenzielle Lebensräume für Therophyten und Arten, die gut befähigt sind, Lücken zu besiedeln.

Die Buntreitgrasflur ist auf Grund dieser Lebensformen- und Lebensstrategie-Analyse eine natürliche Dauergesellschaft, in der mäßiger Stress und schwache Störung die Artenzusammensetzung maßgeblich bestimmen.

4.4. Natürlichkeitsgrad und Rote Listen

In den untersuchten Lawinenbahnen laufen natürliche ökologische Prozesse noch ab. Die aktuelle und die potenziell natürliche Vegetation sind auf Grund des fehlenden anthropogenen Einflusses weitgehend identisch. Dies sind Kennzeichen für einen hohen Natürlichkeitsgrad der Vegetation. Somit kann die Buntreitgrasflur als naturnaher (oligohemer-ober) Vegetationstyp eingestuft werden.

In den untersuchten 16 Pflanzenbeständen kommen insgesamt 17 für Österreich geltende Rote Liste-Arten vor (Tabelle 1); dies entspricht 8 % der 211 nachgewiesenen Gefäßpflanzen-taxa. Allerdings sind die meisten Rote Liste-Arten nur in Regionen außerhalb des

Tabelle 4: Gewichtete Lebensformen-Spektren der Gefäßpflanzen

Th = Therophyten; He = Hemikryptophyten; Ge = Geophyten; Ch = Chamaephyten; Ph = Phanerophyten; X = arithmetischer Mittelwert; M = Median; V% = Variabilitätskoeffizient

Table 4: Weighted life-form spectra of vascular plants

Th = therophytes; He = hemicryptophytes; Ge = geophytes; Ch = chamaephytes; Ph = phanerophytes; X = arithmetic mean; M = median; V% = variation coefficient

Aufn. Nr.	%				
	Th	He	Ge	Ch	Ph
1	5,0	87,4	2,8	3,3	1,4
2	7,5	85,5	2,9	3,5	1,1
3	14,2	59,7	3,6	15,5	7,4
4	15,4	72,5	4,2	4,3	3,5
5	18,9	70,8	2,7	4,1	3,4
6	15,7	74,6	3,5	5,0	1,2
7	14,8	75,1	4,4	5,3	0,4
8	17,4	73,2	3,0	3,3	3,1
9	13,7	77,3	2,9	4,5	1,6
10	12,8	81,2	1,6	4,1	0,5
11	1,1	89,9	2,3	4,7	2,0
12	1,8	90,1	1,6	2,7	3,8
13	0,5	93,0	2,9	2,2	1,5
14	1,6	93,1	1,0	2,8	1,4
15	1,0	94,6	1,0	2,7	0,7
16	2,4	80,9	3,5	13,1	0,1
X (1-15)	9,3	80,8	2,7	5,2	2,2
M (1-15)	13	81	3	4	1,5
V% (1-15)	74	13	39	70	83

Tabelle 5: Gewichtete Lebensstrategie-Spektren

C = Konkurrenz-Strategen; CR = Konkurrenz-Ruderal-Strategen; CS = Konkurrenz-Stress-Strategen; CSR = Konkurrenz-Stress-Ruderal-Strategen; R = Ruderal-Strategen; S = Stress-Strategen; SR = Stress-Ruderal-Strategen; X = arithmetischer Mittelwert; M = Median; V% = Variabilitätskoeffizient

Table 5: Weighted spectra of strategy types

C = competitors; CR = competitive ruderals; CS = stress-tolerant competitors; CSR = CSR strategists; R = ruderals; S = stress tolerators; SR = stress-tolerant ruderals; X = arithmetic mean; M = median; V% = variation coefficient

Aufn. Nr.	%						
	C	CR	CS	CSR	R	S	SR
1	36	0	27	34	1	0	0
2	24	0	34	38	1	0	0
3	17	0	40	40	0	0	0
4	18	0	28	50	0	0	0
5	23	1	36	35	2	0	0
6	14	1	28	53	2	0	0
7	9	0	25	63	0	0	0
8	18	1	35	44	2	0	0
9	7	0	24	67	0	0	0
10	14	0	40	45	0	0	0
11	8	0	61	30	0	0	0
12	8	0	61	28	0	1	0
13	8	0	67	23	0	1	0
14	8	0	66	24	0	0	0
15	11	0	48	39	0	0	0
16	12	1	31	48	0	1	0
X (1-15)	14,6	0,3	40,6	41,3	0,6	0,2	0,0
M (1-15)	13	0	35	40	0	0	0
V% (1-15)	55	137	37	31	127	0	0

Untersuchungsgebietes gefährdet (NIKLFIELD et al. 1999). Als floristische Raritäten sind vor allem *Anacamptis pyramidalis* und *Neotinea ustulata* var. *ustulata* zu erwähnen. Diese Orchideen gelten in der Steiermark als gefährdet (ZIMMERMANN et al. 1989). Bemerkenswert ist ferner *Malus sylvestris*; sie wird in der Roten Liste gefährdeter Pflanzen Österreichs mit „stark gefährdet“ eingestuft (NIKLFIELD et al. 1999).

Der Seltenheitsgrad von Pflanzengesellschaften ist ein wichtiges Bewertungskriterium für den Naturschutz. Das *Origano-Calamagrostietum variae* kommt im österreichischen Alpenraum mäßig häufig vor; es wird in der Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen Österreichs derzeit mit „ungefährdet“ eingestuft (ESSL et al. 2004).

4.5. Phytodiversität

Im *Origano-Calamagrostietum variae* wurden im Durchschnitt 71 Gefäßpflanzenarten pro 20 m² Aufnahme­fläche festgestellt; die Schwankungsbreite innerhalb der Gesellschaft reicht von 58 bis 77 verschiedenen Arten von Farn- und Blütenpflanzen (Tabelle 1). Die Artendichte ist somit ähnlich hoch wie in den extensiv genutzten Narzissen-Wiesen oder Trespren-Halbtrockenrasen in der Steiermark; hier beträgt die Alpha-Diversität im Assoziationsmittel 70 bzw. 68 Gefäßpflanzenarten (BOHNER 2007).

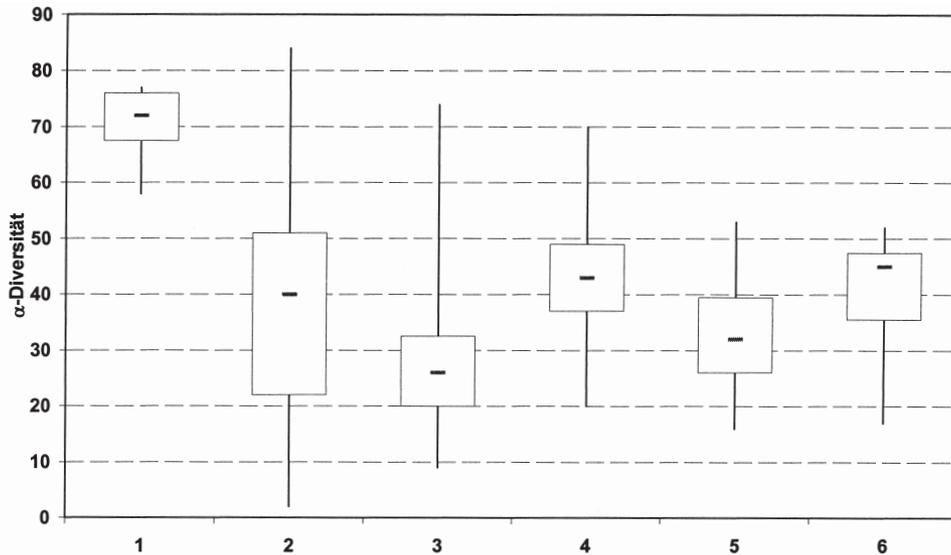


Abb. 1: Pflanzenartenvielfalt (Minimum, Maximum, Median, oberes und unteres Quartil).

1 = Lawenbahnen (Artenzahl Gefäßpflanzen pro 20 m² Aufnahme­fläche, 16 Vegetationsaufnahmen); 2 = waldfreie Flächen im Nationalpark Gesäuse (pro 20 m², 145 Vegetationsaufnahmen); 3 = Laub- und Nadelwälder knapp außerhalb des Nationalparkgebietes (pro 300 bis 500 m², 123 Vegetationsaufnahmen, Daten aus MÜLLER 1977); 4 = ausgewählte Pflanzengesellschaften des Extensiv- und Wirtschaftsgrünlandes in der Steiermark, Österreich (pro 5–100 m², Daten aus BOHNER 2007); 5 = ausgewählte Pflanzengesellschaften des Kulturgraslandes in Deutschland (pro 15–30 m², Daten aus DIERSCHKE 2008); 6 = ausgewählte Waldgesellschaften in den Bayerischen Alpen, Deutschland (pro 144 m², Daten aus EWALD 2002, 2005).

Fig. 1: Plant species density (minimum, maximum, median, upper and lower quartile).

1 = plant species density on avalanche tracks (total number of vascular plant species within a plot size of 20 m², 16 relevés); 2 = non-forest areas in the Gesäuse National Park (plot size of 20 m², 145 relevés); 3 = deciduous and coniferous forests adjacent to the Gesäuse National Park (plot size of 300 to 500 m², 123 relevés, data from MÜLLER 1977); 4 = selected grassland communities (extensively and intensively managed grasslands) in Styria, Austria (plot size: 5–100 m², data from BOHNER 2007); 5 = selected grassland communities in Germany (plot size: 15–30 m², data from DIERSCHKE 2008); 6 = selected forest communities in the Bavarian Alps, Germany (plot size: 144 m², data from EWALD 2002, 2005).

In Abbildung 1 ist die Pflanzenartenvielfalt von Einzelbeständen und Pflanzengesellschaften (Grünland- und Waldgesellschaften) dargestellt. Ein direkter Vergleich der Artenzahlen ist wegen der unterschiedlichen Artenpools (EWALD 2003) und auf Grund der Unterschiede hinsichtlich Größe der Aufnahmefläche, Anzahl und Genauigkeit der Vegetationsaufnahmen (Stichprobengröße, Berücksichtigung von Unterarten) zum Teil problematisch (vgl. KIEHL 2000). Der Vergleich der Artendichte von Pflanzenbeständen auf Lawinenbahnen mit jenen auf anderen waldfreien Flächen im Nationalpark Gesäuse lässt erkennen, dass die Vegetation in den untersuchten Lawinenbahnen hinsichtlich Farn- und Blütenpflanzen besonders artenreich ist. Allerdings können Pflanzenbestände von extensiv beweideten Almflächen noch höhere Artenzahlen erreichen als jene in naturnahen Lawinenbahnen. Menschliche Eingriffe in ein Ökosystem müssen somit nicht zwangsläufig zu einem Diversitätsverlust führen. In den Laub- und Nadelwäldern knapp außerhalb des Nationalparkgebietes ist die Diversität von Gefäßpflanzen meist deutlich niedriger als in den untersuchten Lawinenbahnen. Nur in einer Einzelaufnahme (*Phyllitido-Aceretum*) wurde eine Artendichte von 74 verschiedenen Farn- und Blütenpflanzen festgestellt (MÜLLER 1977).

Aus Abbildung 1 wird ferner ersichtlich, dass die Buntreitgrasflur zu den Pflanzengesellschaften mit großer Alpha-Diversität gehört, dass mesohemerobe Grünlandgesellschaften (insbesondere Narzissen-Wiesen und Trespen-Halbtrockenrasen) in der Steiermark eine ähnlich hohe floristische Artenvielfalt wie die oligohemerobe Buntreitgrasflur erreichen können und dass Waldgesellschaften sowie Pflanzengesellschaften des Kulturgraslandes eine vergleichsweise niedrigere Artendichte aufweisen. In Europa werden Pflanzengesellschaften bei einer Flächengröße von 100 m² als sehr artenreich angesehen, wenn mehr als 50 Arten von Gefäßpflanzen, Moose und Flechten vorkommen (HOBÖHM 2005). Die Pflanzenbestände in den untersuchten Lawinenbahnen gehören somit zu den floristisch artenreichsten Phytozönosen in Europa.

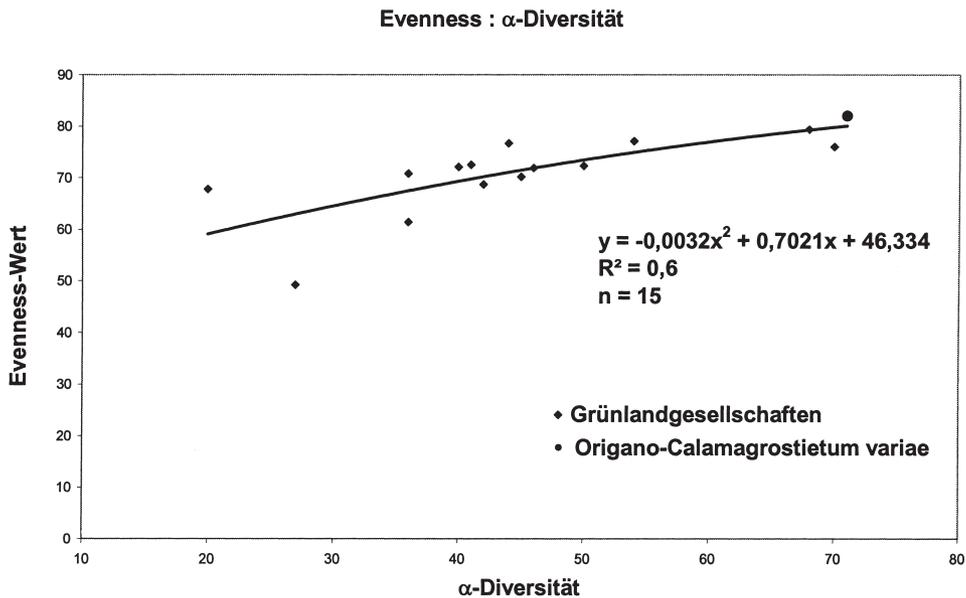


Abb. 2: Beziehungen zwischen Alpha-Diversität und Evenness-Werten bei ausgewählten Pflanzengesellschaften des Extensiv- und Wirtschaftsgrünlandes in der Steiermark (Daten aus BOHNER 2007) inklusive *Origano-Calamagrostietum variaie*.

Fig. 2: Relationships between alpha-diversity and evenness values of selected grassland communities (extensively and intensively managed grasslands) in Styria (data from BOHNER 2007) plus *Origano-Calamagrostietum variaie*.

Auch die Evenness (75–87) und der Shannon-Index (1,4–1,7) erreichen Spitzenwerte (Tabelle 1); beim *Origano-Calamagrostietum variae* beträgt der arithmetische Mittelwert 82 bzw. 1,5. Für die artenreichen Narzissen-Wiesen und Trespen-Halbtrockenrasen in der Steiermark wurden zum Vergleich Evenness-Werte von 76 bzw. 79 und ein Shannon-Index von jeweils 1,8 errechnet (BOHNER 2007). Die bei HAEUPLER (1982) angeführten Evenness-Werte von ausgewählten Pflanzengesellschaften sind meist niedriger als jene in der untersuchten Buntreitgrasflur.

In Abbildung 2 sind die Alpha-Diversität und der Evenness-Wert von ausgewählten Pflanzengesellschaften des Extensiv- und Wirtschaftsgrünlandes in der Steiermark und vom *Origano-Calamagrostietum variae* dargestellt. Zwischen den beiden Diversitäts-Indizes besteht eine relativ gute polynomische Regression. Das *Origano-Calamagrostietum variae* weist sowohl eine hohe Evenness als auch eine große Artendichte auf und ist somit ökologisch eine besonders wertvolle Pflanzengesellschaft. Auch innerhalb der Phytozönose besteht zwischen der Alpha-Diversität und dem Evenness-Wert eine relativ gute Regression (keine Abbildung), das Bestimmtheitsmaß ist ähnlich hoch wie in Abbildung 2. Die hohen Evenness-Werte in den Pflanzenbeständen der Buntreitgrasflur sind ein Hinweis für eine mehr oder weniger gleichmäßige Abundanzverteilung der erfassten Arten. Es gibt also keine eindeutig dominierende Gefäßpflanzenart.

In den 15 pflanzensoziologischen Aufnahmen vom *Origano-Calamagrostietum variae* wurden insgesamt 187 verschiedene Farn- und Blütenpflanzen nachgewiesen; dies entspricht rund 6 % der österreichischen Gefäßpflanzenflora. Pro 20 m² Aufnahmefläche wurden auch 3 bis 11 Moosarten festgestellt (Tabelle 1). Ihr Anteil an der Phytodiversität (Gefäßpflanzen und Moose) beträgt im Durchschnitt 7 %, die Schwankungsbreite reicht von 4 bis 13 %.

4.6. Phänophasen

Tabelle 6 zeigt die Abfolge von Blühphasen der untersuchten Pflanzenbestände im Jahresverlauf. Das *Origano-Calamagrostietum variae* ist eine arten-, kräuter- und vor allem hochstaudenreiche montane Pflanzengesellschaft. Die Phytozönose weist deshalb ein relativ ausgeglichenes und ziemlich breites Phänospektrum mit zahlreichen blühenden Arten vom Vorfrühling bis Hochsommer auf. Das Blühgeschehen beginnt zeitig im Frühling mit einigen Frühblühern wie *Helleborus niger*, *Primula veris* und *Viola riviniana*. Der Höhepunkt der Blüte wird am Beginn des Frühsommers (Phase 6) erreicht. Zahlreiche Sommerblüher wie beispielsweise *Vincetoxicum hirundinaria*, *Betonica alopecurus*, *Buphthalmum salicifolium*, *Rhinanthus glacialis* und *Aconitum variegatum* ssp. *variegatum* kommen zur Blüte. Sie bilden einen weißen, gelben und blauen Sommeraspekt. Vor allem *Aconitum variegatum* fällt mit seinen großen blauen Blüten besonders auf. Auch im Hochsommer (Phase 8) kommen noch zahlreiche Arten zur Blüte. Für das relativ hohe Blütenangebot im Hochsommer sind Spätblüher wie *Calamagrostis varia*, *Anthericum ramosum*, *Clinopodium vulgare*, *Teucrium chamaedrys* und *Cyclamen purpurascens* verantwortlich. Die arten- und kräuterreichen, bunt blühenden Pflanzenbestände vor allem der Buntreitgrasflur haben durch ihren Blütenreichtum vom Vorfrühling bis Hochsommer einen hohen ästhetischen Wert.

4.7. Fauna

Lawinenbahnen bieten auch für Schmetterlinge optimale Bedingungen; diese Tiergruppe wird durch Lawinenabgänge nicht beeinträchtigt. Fast alle Arten überwintern in Ruhestadien im Boden oder in der Streuauflage und nur wenige an verholzten Pflanzenteilen. Selbst die paar im Imaginalstadium überwinternden Arten wie *Chlorochysta siterata* oder die seltenere *Chlorochysta miata* überstehen Lawinenabgänge. Das Wesentliche bei Lawinenbahnen ist ihre offene Struktur, ihre Waldfreiheit und das damit verbundene strahlungsreiche Klima. Daraus resultiert eine hohe Phytodiversität und Blütenvielfalt, folglich ein großes Angebot an Raupennahrungspflanzen mit strahlungsdominiertem Mikroklima sowie ein hohes Angebot an Nektar spendenden Blüten für die Imagines. Daher haben aktive Lawinenbahnen eine weit höhere Artendiversität und Individuendichte bei den Schmetterlingen als der umgebende

Wald, und sie weisen auf Grund der Dominanz-Analyse eine ausgewogenere Mengenverteilung der Schmetterlingsarten auf (HABELER 1981, 2005b). Sogar Arten mit Larvalentwicklung auf Laubgehölzen bevorzugen Waldränder mit anschließenden Nektarquellen, und nicht den geschlossenen Waldbestand.

Obwohl die Bestandsaufnahmen in den beiden Lawinenbahnen auf der Südostseite des Tamischbachturms erst seit 2005 laufen, konnten bisher bereits 501 Arten von Schmetterlingen nachgewiesen werden; als Höchstwert wurden in einer Nacht 228 Arten registriert. Darin enthalten sind allerdings auch Arten, die ihren Lebenszyklus nicht ausschließlich in den Lawinenbahnen vollenden, sondern aus den benachbarten Wäldern oder Waldrändern stammen oder überhaupt ihre Larvalentwicklung als Binnenwanderer woanders erlebt haben. Mit dem Referenzpunkt in der Dominanz-Analyse (ENGELMANN 1978), bei dem 85 % der Individuen von 33 % der Arten gestellt werden, liegen die untersuchten Lawinenbahnen im bestmöglichen Bereich für Ökosysteme. Die Artenliste enthält neben zahlreichen Rote Liste-Arten auch einige seltene Arten, die aus der Steiermark aktuell nur von diesen Lawinenbahnen bekannt sind. Der Schmetterlingsbestand in den Lawinenbahnen besteht aber nicht nur aus seltenen Arten. Nicht sie, sondern die häufigen und regelmäßig erscheinenden Arten dienen großteils als Nahrung für Vögel, Fledermäuse und weitere Tiergruppen. Sie halten dadurch ganz wesentlich den Kreislauf des Lebens aufrecht. Insgesamt handelt es sich bei den beiden Lawinenbahnen auch aus der Sicht der Schmetterlingskunde um höchst wertvolle Ökosysteme.

Die untersuchten Lawinenbahnen sind außerdem eine wertvolle Äsungsfläche für Wildtiere. Sie werden insbesondere von Gämsen zur Nahrungsaufnahme aufgesucht. Das Äsungsangebot dürfte trotz zahlreicher Giftpflanzen wie *Vincetoxicum hirundinaria*, *Euphorbia cyparissias*, *Aconitum variegatum* ssp. *variegatum*, *Cyclamen purpurascens* oder *Helleborus niger* besonders attraktiv sein.

Tabelle 6: Gewichtete Phänospektren

Phänophasen: 1 = Vorfrühling; 2 = Beginn Erstfrühling; 3 = Ende Erstfrühling; 4 = Beginn Vollfrühling; 5 = Ende Vollfrühling; 6 = Beginn Frühsommer; 7 = Ende Frühsommer; 8 = Hochsommer; 9 = Frühherbst; 10 = keine Zuordnung; X = arithmetischer Mittelwert; M = Median; V% = Variabilitätskoeffizient

Table 6: Weighted spectra of phenophases

Phenophases: 1 = earliest spring; 2 = beginning of early spring; 3 = end of early spring; 4 = beginning of spring; 5 = end of spring; 6 = beginning of early summer; 7 = end of early summer; 8 = mid summer; 9 = early autumn; 10 = no classification; X = arithmetic mean; M = median; V% = variation coefficient

Aufn. Nr.	Phänophasen (%)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0,5	5,5	2,1	10,4	5,2	31,9	26,8	14,8	0,0	2,8
2	0,0	5,2	4,4	9,7	5,2	36,7	15,3	18,4	0,0	5,0
3	12,0	7,1	4,2	4,2	9,1	37,9	5,6	17,0	0,0	2,7
4	2,2	10,3	4,2	8,7	7,2	43,4	6,2	14,7	0,0	3,3
5	0,5	5,6	5,8	5,4	5,6	43,1	11,3	20,8	0,0	2,0
6	2,1	2,9	3,1	11,4	2,7	38,9	20,3	16,6	0,0	2,0
7	2,2	5,9	2,6	17,7	5,1	41,1	8,8	12,5	0,0	3,6
8	1,3	5,3	4,3	11,3	3,3	43,5	13,1	15,8	0,0	2,2
9	0,4	5,2	2,8	19,5	5,6	31,8	16,7	16,1	0,0	1,7
10	6,2	5,7	2,2	11,2	5,4	37,0	11,6	19,5	0,0	1,4
11	2,5	4,7	3,7	6,9	8,4	41,4	2,1	26,0	0,0	4,8
12	13,6	4,5	6,6	6,4	4,3	45,4	2,6	10,1	0,0	6,6
13	12,5	4,4	2,9	6,2	7,1	39,9	3,2	20,8	0,0	3,0
14	17,1	6,1	4,7	4,2	2,2	48,7	4,2	7,6	0,0	5,2
15	8,8	15,6	9,1	1,9	4,1	24,7	1,1	11,4	0,1	23,2
16	3,0	2,2	6,8	5,3	6,8	43,9	0,4	8,9	0,5	22,3
X (1-15)	5,6	6,0	4,5	8,7	5,5	39,8	8,2	15,7	0,0	5,9
M (1-15)	2	5	4	9	5	40	9	16	0	3
V% (1-15)	107	49	45	54	37	16	75	29	387	116

5. Diskussion

Mehrere Einzelfaktoren sind für den Artenreichtum der Gefäßpflanzen in den untersuchten Lawinenbahnen verantwortlich:

Ein geringes mineralisches Stickstoff-Angebot im Boden und ein niedriger pflanzenverfügbarer Phosphor-Gehalt sind entscheidend für eine hohe Pflanzenartenvielfalt in Grünlandgesellschaften (GRUBB 1977, GRIME 1990, JANSSENS et al. 1998, CRITCHLEY et al. 2002, BOHNER 2005). In den flachgründigen, steinigen, basenreichen Böden der untersuchten Lawinenbahnen sind vor allem Stickstoff und Phosphor die limitierenden Nährstoffe. Die artenreichen Pflanzenbestände sind deshalb relativ kräuterreich und es dominieren Pflanzenarten, die an nährstoffarme Böden angepasst sind. Konkurrenzkräftige und die Artenvielfalt vermindernde höherwüchsige Gräser hingegen erreichen vor allem wegen der geringen Stickstoff-Verfügbarkeit im Boden keinen hohen Deckungsgrad. Stickstoff ist der primär limitierende mineralische Nährstoff für Gräser (GRUBB 1977). Eine geringe Stickstoff-Verfügbarkeit im Boden verhindert daher die Etablierung einer grasreichen Phytozönose mit großer oberirdischer Biomasseproduktion (TILMAN & DOWNING 1994). Die Artenvielfalt ist niedrig, wenn höherwüchsige Gräser im Pflanzenbestand dominieren. Beispielsweise konnte in einer Lawinenbahn in den Kärntner Nockbergen in 1905 m Seehöhe ein relativ artenarmes *Chaerophyllo villarsii-Agrostietum schraderianae* mit nur 21 Gefäßpflanzenarten auf einer Fläche von 24 m² beobachtet werden. Der Boden war eine tiefgründige, relativ stickstoffreiche Braunerde im Aluminium-Pufferbereich mit Phyllit als Muttergestein. Unter diesen Standortsbedingungen konnte sich *Agrostis agrostiflora* in der Lawinenbahn stark ausbreiten und einen artenarmen, monodominanten Pflanzenbestand bilden (BOHNER 1998).

Die Pflanzenartenvielfalt wird sehr wesentlich von der Menge an oberirdischer Biomasse (AL-MUFTI et al. 1977, GRIME 1973a, 1973b, 1974, WHEELER & SHAW 1991) und von der Größe des regionalen Artenpools (PÄRTEL et al. 2000, EWALD 2002) bestimmt. Die Artenvielfalt ist am höchsten auf Standorten mit mittlerer oberirdischer Biomasse und bei hohem regionalem Artenpool (EWALD 2002). Der Artenpool für kalkreiche Standorte ist größer als jener für saure Böden (EWALD 2002). Pflanzengesellschaften auf Kalkböden haben daher tendenziell höhere Artenzahlen als jene auf sauren Böden (EWALD 2002, CRITCHLEY et al. 2002, BOHNER 2008). Die flachgründigen, steinigen, wenig Wasser speichernden, nährstoffarmen Böden in den untersuchten Lawinenbahnen ermöglichen nur eine mittlere oberirdische Biomasseproduktion. Die Carbonatstandorte weisen außerdem einen hohen Artenpool auf. Deshalb sind die Pflanzenbestände in den untersuchten Lawinenbahnen besonders artenreich.

Der Eintrag von Diasporen ist ebenfalls wichtig für die Phytodiversität (ZOBEL 1992, PÄRTEL et al. 2000). Lawinen transportieren Samen, Spross- und Wurzelteile einzelner Pflanzen (BRÜCKER 1981, ERSCHBAMER 1989). In den untersuchten Lawinenbahnen kommen auch einige wenige Hochgebirgspflanzen vor. Sie dürften vom Diasporeneintrag durch Lawinen und von den zahlreichen Vegetationslücken profitieren. Außerdem stellen Lawinenbahnen natürliche Korridore dar, in denen eine Linienmigration der Pflanzen zwischen verschiedenen Höhenstufen stattfinden kann (ERSCHBAMER 1989, ELLENBERG 1996, RIXEN & BRUGGER 2004). Der Lebensraum zahlreicher lichtbedürftiger Arten wird dadurch ausgeweitet und die Phytodiversität durch den Masseneffekt (SHMIDA & WILSON 1985) zusätzlich erhöht.

In Lawinenbahnen haben auch Wildtiere eine biodiversitätssteigernde Wirkung (RIXEN et al. 2007). In den untersuchten Lawinenbahnen erhöhen insbesondere Gämsen durch ihre Losung die Phytodiversität. Nährstoffbedürftige Arten sind wegen der Nährstoffarmut der Böden auf diese punktuelle Nährstoffanreicherung angewiesen.

Lawinen verhindern durch mechanische Schädigung in erster Linie das Aufkommen höherwüchsiger Bäume und Sträucher. Dadurch entstehen in den Lawinenbahnen Lebensräume für zahlreiche lichtbedürftige Arten. Die Störung durch Lawinenabgänge ist deshalb eine entscheidende Voraussetzung für den Artenreichtum der Phytozönosen. Die Störung ist ein wichtiger Bestandteil des Ökosystems, die Pflanzengesellschaften in den Lawinenbahnen

sind von der Störung abhängig. Bei Ausbleiben der Störung, beispielsweise infolge einer Lawinenverbauung, beginnt eine Sukzession hin zu artenärmeren Waldgesellschaften. Lawinen schaffen durch Schürfwirkung auch Vegetationslücken. Davon profitieren Arten, die gut befähigt sind, Lücken zu besiedeln. Lawinen können gelegentlich auch Nekromasse und Teile der Streuauflage entfernen. Allerdings kommt es zumindest in den untersuchten Pflanzenbeständen vor allem wegen der relativ guten Zersetzungsbedingungen zu keiner bedeutenden und die Artenvielfalt reduzierenden Streuakkumulation.

Die untersuchten Lawinenbahnen repräsentieren Lebensräume, in denen mäßiger Stress und schwache Störungen die Artenzusammensetzung der Vegetation und die Pflanzenartenvielfalt maßgeblich bestimmen. Daher dominieren CSR- und CS-Strategen und die Arten-dichte ist sehr hoch. Diese Untersuchungsergebnisse stehen somit im Einklang mit der „intermediate disturbance hypothesis“ (CONNELL 1978). Das Phänomen, wonach mäßiger Stress und schwache Störungen die Phytodiversität erhöhen, wurde auch in Grünlandgesellschaften gefunden (GRIME 1973a,b, 1990, PEET et al. 1983). Nach HOB OHM (2005) zählen Pflanzengesellschaften des Grünlandes, insbesondere Trocken- und Halbtrockenrasen, zu den besonders artenreichen Vegetationstypen. In den Halbtrockenrasen herrschen ähnliche Standortbedingungen (zeitweilige Trockenheit, Nährstoffarmut) wie in der Buntreitgrasflur. Durch Mahd oder Beweidung wird der Gehölzaufwuchs verhindert. Die Häufigkeit dieser Störung ist gering. Daher haben insbesondere Trespens-Halbtrockenrasen eine ähnlich hohe Artendichte und einen vergleichbaren Evenness-Wert wie die Buntreitgrasflur.

6. Schlussfolgerungen

Aus den bisherigen Untersuchungsergebnissen lassen sich für das Naturraum-Management im Nationalpark Gesäuse folgende Schlussfolgerungen ableiten:

- In aktiven Lawinenbahnen kommen auf sehr flachgründigen, steinigen, nährstoffarmen, basenreichen Rendzinen in lokalklimatisch wärmebegünstigten steilen Hanglagen der montanen Höhenstufe Kräuter-dominierte, arten-, blüten- und aspektreiche Phytozönosen vor. Damit verbunden ist auch eine hohe Artenvielfalt bei Schmetterlingen. Relativ kleine, mehr oder weniger isolierte Lebensräume, wie Lawinenbahnen, können somit durchaus eine hohe Biodiversität aufweisen.
- Jede naturschutzfachliche Bewertung setzt einen Vergleich voraus (HEIDT & PLACHTER 1996). Lawinenbahnen repräsentieren die potenziell natürliche Biodiversität auf wald- und gebüschfreien Flächen. Die aktuelle und die potenziell natürliche Vegetation sind weitgehend identisch. Es handelt sich dabei um „Urwiesen“. Die Pflanzenbestände können daher innerhalb eines Naturraumes als Basis für den Vergleich der Artenvielfalt und Artenzusammensetzung mit jenen anderer Offenlandgesellschaften dienen. Sie stellen einen Referenzzustand dar, an Hand dessen die Biodiversität und der Natürlichkeitsgrad von Pflanzengesellschaften des Graslandes durch Vergleiche bewertet werden können.
- Lawinenbahnen sind Ökosysteme, in denen natürliche ökologische Prozesse (periodische oder episodische Lawinenabgänge) noch wirksam werden können. Sie haben daher einen hohen Naturschutzwert.
- In Zukunft werden extensiv genutzte Alm- und Grünlandflächen im österreichischen Berggebiet durch Klimaerwärmung und veränderte Landnutzung flächenmäßig vermutlich weiter zurückgehen. Die Erwärmung kann zu einem Anstieg der Waldgrenze und die Aufforstung oder Wiederbewaldung bisher extensiv genutzter Grünland- und Almflächen zu einer weiteren Ausdehnung des Waldes führen. In den Gunstlagen hingegen wird vermutlich eine Nutzungsintensivierung stattfinden. Außerdem ist zumindest in der Obersteiermark, somit auch im Nationalpark Gesäuse, durch den Klimawandel mit einer verstärkten Lawinentätigkeit im Frühjahr durch Nassschneelawinen zu rechnen (BAUMANN 2008). Die Bedeutung der Lawinenbahnen als ökologisch wertvolle Rückzugsgebiete und naturnahe (oligohemerobe) Lebensräume für zahlreiche Pflanzen- und Tierarten wird daher in Zukunft weiter steigen (HABELER 1981, 2005b, RIXEN & BRUGGER 2004). Dies gilt im Besonderen für jene Arten, die im geschlossenen Wald oder in den relativ intensiv genutzten Grünlandflächen keinen geeigneten Lebensraum mehr finden.

– Lawinenbahnen prägen das Landschaftsbild zumindest in Teilen des Nationalparkgebietes. Sie erhöhen die naturräumliche Vielfalt und sind daher insbesondere in waldreichen Gebieten ein schützenswertes und für den gesamten Alpenraum charakteristisches Landschaftselement.

Je nach Blickwinkel des Menschen können Lawinen sowohl positiv als auch negativ beurteilt werden. Aus ökologischer und naturschutzfachlicher Sicht bewertet wirken Lawinen nicht nur zerstörend, sondern sie sind auch Lebensraumerhalter. Sie verhindern in der montanen und subalpinen Höhenstufe die Sukzession zum Klimaxwald und bewirken somit das Freihalten von artenreichen, buntblühenden, ästhetisch wertvollen Lebensräumen (HABELER 1981, 2005b). Zumindest die untersuchten Lawinenbahnen müssen als naturnahe Ökosysteme langfristig in typischer Ausprägung erhalten werden. Sie stellen kein Gefahrenpotenzial für den Menschen, seine Gebäude und die Infrastruktur dar und sollten deshalb als Vorrangflächen für den Arten-, Biotop- und Prozessschutz ausgewiesen werden. Unterhalb dieser Lawinenbahnen dürfen keine Gebäude oder Infrastrukturen errichtet werden, weil diese Bautätigkeit Schutzobjekte erzeugt. Dadurch würde ein Bedarf für Schutzmaßnahmen entstehen, vor allem in Form von Lawinenverbauungen und Aufforstungen. Die daraus resultierende Verhinderung von Lawinenabgängen kann durch Ausbleiben der natürlichen Störung eine nachhaltige Veränderung der Vegetation und Biodiversität bewirken (RIXEN et al. 2007). Als Alternative bieten sich Lawinengalerien an, denn sie gewährleisten einen Schutz vor Lawinen ohne den natürlichen ökologischen Prozess zu verhindern.

Diese Biodiversitätsstudie wurde in drei Lawinenbahnen auf flachgründigen, nährstoffarmen, basenreichen Rendzinen in der montanen Stufe im Nationalpark Gesäuse durchgeführt. Weitere systematische Biodiversitätsuntersuchungen in anderen Naturräumen, in verschiedenen Höhenlagen und auf unterschiedlichen Standorten sind für eine ökologische und naturschutzfachliche Gesamtbeurteilung sowie für einen überregionalen Vergleich erforderlich.

Bei künftigen Untersuchungen sollten neben der oberirdischen Phytomasse vor allem auch die Lawinenhäufigkeit und -intensität ermittelt werden. Hierfür können Lawinensimulationen (BRUGGER 2002) und das Expertenwissen von Mitgliedern der Lawinenkommission nützlich sein. Größere Lawinenereignisse können an Hand von Verletzungen an Stämmen und Ästen von Bäumen und Sträuchern festgestellt werden (JOHNSON 1987). In bewohnten Gebieten oder in Gebieten mit touristischer Infrastruktur dokumentiert der Österreichische Forsttechnische Dienst für Wildbach- und Lawinenverbauung Lawinenabgänge.

Danksagung

Für die Überprüfung bzw. Bestimmung kritischer Pflanzenarten danken wir G. Gottschlich (*Hieracium*), Prof. Dr. J. Greimler (*Gentianella*), F. Grims (*Alchemilla*), Dr. W. Gutermann (*Anthyllis*), Dr. R. Hand (*Thalictrum*), P. Koutecky (*Centaurea*), Dr. F. Krendl (*Galium*), Dr. J. Nauenburg (*Viola tricolor*), Dr. G.M. Schneeweiss (*Orobancha*) und Dr. W. Starmühler (*Aconitum*). Prof. Dr. H. Dierschke und Prof. Dr. J. Ewald danken wir für Anmerkungen und konstruktive Kritik. Diese Untersuchungen wurden zum Teil im Rahmen des INTERREG IIIB-Projektes MONITOR durchgeführt.

Tabelle 1: Allgemeine Standortangaben und Vegetation
 1–15 = *Origano-Calamagrostietum variae*, 16 = *Seslerio-Caricetum sempervirentis*;
 KIR = Kalklehm-Rendzina, PR = Proto-Rendzina; (!) = Rote Liste-Arten

Table 1: Site conditions and species composition
 1–15 = *Origano-Calamagrostietum variae*, 16 = *Seslerio-Caricetum sempervirentis*;
 KIR = Kalklehm-Rendzina, PR = Proto-Rendzina; (!) = Red Data Book species

Nummer der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Seehöhe in m	523	539	571	587	606	621	624	649	663	683	896	904	905	909	960	1451
Hangneigung in °	27	25	27	28	27	28	30	28	28	28	28	30	28	30	30	30
Exposition	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	SO	SO	SO	SO	SO	NO
Bodentyp	PR	KIR														
Bodengründigkeit in cm	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	2	2	2	2	2	20
pH-Wert in CaCl ₂	6,8	6,5	6,3	6,7	6,9	6,9	7,1	6,9	7,1	7,1	7,1	7,2	7,2	7,1	7,3	6,2
Artenzahl Gefäßpflanzen (20 m ²)	77	77	68	76	76	72	71	77	70	74	74	58	66	63	62	72
Artenzahl Moose (20 m ²)	5	7	7	5	3	5	5	5	3	11	3	6	3	7		
Evenness-Wert	87	87	83	85	84	83	85	84	82	83	78	78	75	77	79	81
Shannon-Index	1,7	1,6	1,5	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,5	1,6	1,5	1,4	1,4	1,4	1,4	1,5
Deckung Krautschicht in %	85	90	90	85	85	85	85	80	85	80	55	55	45	40	45	90
Deckung Moosschicht in %	5	3	3	10	2	3	8	2	3	1	4	1	2	3	1	5
Arten der Böschungen, Schlagflur-,																
Gebüsch- und Saumgesellschaften																
Vincetoxicum hirundinaria	15	2	2b	2	2	2	2b	2	2b	2	2b	2b	2b	2	1	.
Valeriana officinalis ssp.tenuifolia	15	+	+	r	+	1a	1a	1a	+	+	+	+	+	+	+	+
Anthericum ramosum (!)	14	+	+	+	.	1a	1	+	1	+	1	1a	1a	1a	+	.
Clinopodium vulgare	14	1a	1	1b	1	1	1a	1a	1	1	1a	+	1	+	.	1
Cruciala laevipes	13	+	1a	+	.	1a	1a	1	+	1	1a	1	+	1a	.	+
Origanum vulgare ssp.vulgare	11	1a	+	+	1a	+	1a	+	+	+	+
Fragaria moschata	11	+	1	1b	1b	1	1a	1a	+	1a	1a	+
Verbascum nigrum	11	r	+	r	.	+	+	+	r	+	+	.	r	.	.	.
Aconitum variegatum ssp.variegatum	10	1	.	1a	1a	1	+	2	2	2	2	2
Silene nutans ssp.nutans	10	+	+	+	1a	.	+	1a	.	+	.	+	.	+	+	r
Laserpitium latifolium	9	2	+	.	.	1	1a	.	.	+	1a	r	.	+	.	.
Polygonatum odoratum	9	1a	.	.	+	+	+	1a	.	+	.	+	+	+	.	.
Agrimonia eupatoria	8	1a	1	+	+	1a	+	.	r	.	r
Hypericum perforatum	8	1a	1a	+	1a	+	.	1a	+	.	.
Trifolium medium ssp.medium	8	1	1b	.	.	+	1a	+	+
Fragaria vesca	6	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	1a	r	1	.	+
Eupatorium cannabinum	5	r	+	r	+	.
Trifolium aureum	5	.	.	.	r	.	r	+	+	+
Senecio ovatus	4	r	+	r	.
Viola collina (!)	3	.	.	.	+	1a	1a
Galeopsis pubescens ssp.pubescens	3	1a	+	.	+
Seseli libanotis ssp.libanotis	3	r	.	r	+	.
Arten der Halbtrockenrasen																
Euphorbia cyparissias	15	1a	1a	+	1	+	+	1	1a	1	1b	1	1	1a	1	1a
Teucrium chamaedrys	15	1a	1a	1a	1a	1a	1	1	+	1	1a	1a	1a	+	1a	1a
Allium carinatum ssp.carinatum	10	1a	1	+	1a	+	1a	1	+	+	+
Salvia verticillata	10	+	1a	+	+	1a	2	1	+	2	1
Brachypodium pinnatum	8	1	1	.	.	+	2a	1	.	1	1b	2a
Dianthus carthusianorum ssp.carthusianorum	8	.	.	+	.	.	.	+	r	+	.	r	.	.	+	+
Medicago lupulina	8	+	+	.	1a	.	.	+	+	+
Primula veris	7	+	1a	.	1a	+	.	.	+	+	1
Pimpinella saxifraga ssp.saxifraga	7	+	.	r	r	.	r	+	1a
Campanula glomerata ssp.glomerata	6	r	.	.	.	r	+	r	+	+	.
Arabis hirsuta	5	.	r	+	.	.	.	+	.	+	.	.
Sanguisorba minor ssp.minor	4	+	+	.	+
Arten der Kalkmagerrasen																
Betonica alopecuroides	15	1	1a	1	+	1	1	1	1a	+	1a	1	1	1	2	2a
Buphthalmum salicifolium	15	1	1a	1a	2a	1	+	+	1a	+	1a	+	1a	+	1	1a
Carduus defloratus ssp.viridis	14	+	.	1a	1	+	1a	1	1a	+	+	1a	+	+	1	1a
Sesleria caerulea	13	1a	1a	1b	2a	.	1a	1b	1a	1b	1	1a	.	.	1	2
Carex flacca	12	1	+	+	+	+	1a	1a	+	1	1	+	.	r	.	.
Arabis ciliata	12	.	+	.	.	+	r	+	r	+	.	.	+	+	+	+
Scabiosa lucida	12	+	.	.	+	+	r	+	+	.	1a	+	+	+	+	+
Clinopodium alpinum	10	.	+	+	+	.	.	+	+	+	.	1	.	1a	1	2
Hippocrepis comosa	7	.	.	+	.	.	+	.	+	1a	1a
Carex sempervirens	6	+	.	.	1a	1	1a	1	2
Phleum hirsutum	6	+	+	+	1
Phyteuma orbiculare	5	+	+	+	r	.
Festuca pulchella ssp.pulchella	4	1a	r	.	.	+
Heracleum austriacum ssp.austriacum	4	+	+	2
Anthyllis vulneraria ssp.alpicola	3	+	1
Helianthemum nummularium ssp.glabrum	3	.	1a	+	.
Polygala amara ssp.brachyptera	3	r	r	2a
Thymus praecox ssp.polytrichus	3	.	.	+	1a	1a	.
Crepis alpestris	3	+
Arten der Kalkschuttgesellschaften und Felsfluren																
Helictotrichon parlatorei	10	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	1a	+	1a
Poa compressa	9	1a	1a	.	1a	+	1a	1a	+
Thalictrum minus ssp.majus	5	r	+	+	1	r
Allium lusitanicum (!)	4	+	+	.	+
Rumex scutatus	4	.	.	.	+	+	.	+
Arten der Magerrasen																
Lotus corniculatus var. corniculatus	15	1a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1a	1
Rhinanthus glacialis	15	1	1b	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	+	+	.
Cuscuta epithymum	14	1a	1	1	1	1	1	1	1a	1	1a	+	1a	.	1a	.
Galium pumilum	12	1a	1a	1	1a	.	1a	1	1a	1	1a	.	1a	+	1a	.

Literatur

- AL-MUFTI, M.M., SYDES, C.L., FURNESS, S.B., GRIME, J.P. & BAND, S.R. (1977): A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. – *J. Ecol.* 65: 759–791.
- BAUMANN, G. (2008): 100 Jahre Forsttechnischer Dienst für Wildbach- und Lawinenverbauung – Sektion Steiermark. – *Wasserland Steiermark* 2/2008: 2–5.
- BOHNER, A. (1998): Almwirtschaft und Gebirgs-Ökosysteme. – Diss. BOKU Wien: 169 S. + 215 S. (Tabellenband).
- (2005): Soil chemical properties as indicators of plant species richness in grassland communities. – *Grassland Science in Europe* 10: 48–51.
- (2007): Phytodiversität im Wirtschafts- und Extensivgrünland der Tallagen. – Bericht HBLFA Raumberg-Gumpenstein, Biodiversität in Österreich: 29–36.
- (2008): Relationship between vascular plant species richness and soil chemical properties of alpine meadows and pastures. – *Grassland Science in Europe* 13: 81–83.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensozioökologie. – Springer Verlag: 865 S.
- BRÜCKER, W.J. (1981): Vegetationsuntersuchungen in Lawinenablagungsgebieten des Kantons Uri. – Diss. Universität Zürich. *Ber. Naturforsch. Ges. Uri* 9: 254 S.
- BRUGGER, S. (2002): Auswirkungen von Lawinen auf die Vegetation: Eine Studie im Dischmatal. – Dipl. Arb. Universität Zürich: 67 S.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1310.
- CRITCHLEY, C.N.R., CHAMBERS, B.J., FOWBERT, J.A., BHOGAL, A., ROSE, S.C. & SANDERSON, R.A. (2002): Plant species richness, functional type and soil properties of grasslands and allied vegetation in English Environmentally Sensitive Areas. – *Grass and Forage Science* 57: 82–92.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensozioökologie. – Ulmer Verlag: 683 S.
- (1995): Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen Mitteleuropas. – *Tuexenia* 15: 523–560.
- & BRIEMLE, G. (2002): Kulturgrasland. – Ulmer Verlag: 239 S.
- (2008): Biodiversität im Kulturgrasland (Molinio-Arrhenatheretea): Welche Artenzahlen können wir erwarten? – Expertenworkshop „Biodiversität der Graslandökosysteme Mitteleuropas“ 8. und 9. April 2008, Andreas Hermes Akademie Bonn-Röttgen, Kurzfassungen der Vorträge: 21–23.
- DOLNIK, C. (2003): Erfassung der Artenvielfalt auf Standardflächen am Beispiel der Phytodiversität. – *Kieler Notiz. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein* Hamb. 31: 72–83.
- E.C.O. (2005): Natur-Gefahren-Schutz. Biotische Naturprozesse. – Unveröffentlichtes Konzeptangebot zum INTERREG IIIB-Projekt, MONITOR: 18 S.
- EGGER, G. (2001): Vegetationsdynamik und Struktur alpiner Ökosysteme. Diskussionsbeitrag einer prozessorientierten Ökosystemdarstellung am Beispiel eines lawinaren Urrasens im Nationalpark Hohe Tauern. – *Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern* 6: 119–137.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Ulmer Verlag: 1095 S.
- ENGELMANN, H. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. – *Pedobiologia* 18: 378–380.
- ENGLISCH, T., VALACHOVIC, M., MUCINA, L., GRABHERR, G. & ELLMAUER, T. (1993): *Thlaspietea rotundifolii*. – In: GRABHERR, G. & MUCINA, L. (Hrsg.): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II: 276–342 – Gustav Fischer Verlag.
- ERSCHBAMER, B. (1989): Vegetation on avalanche paths in the Alps. – *Vegetatio* 80: 139–146.
- ESSL, F., EGGER, G., KARRER, G., THEISS, M. & AIGNER, S. (2004): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Österreichs. – Monographien M-167, Umweltbundesamt GmbH, Wien: 272 S.
- EWALD, J. (1996): Graslahner – Rasengesellschaften in der montanen Waldstufe der Tegernseer Kalkalpen. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 66/67: 115–133.
- (2000): Ist Phosphormangel für die geringe Vitalität von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) in den Bayerischen Alpen verantwortlich? – *Forstw. Cbl.* 119: 276–296.
- (2002): Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. – *Phytocoenologia* 32: 85–100.
- (2003): The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the Central European flora? – *Folia Geobotanica* 38: 357–366.
- (2005): Schlusswaldgesellschaften des Werdenfeller Landes (Bayerische Alpen). – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 66: 377–406.
- FISCHER, M.A., OSWALD, K. & ADLER, W. (2008): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. 3. Auflage. – Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen: 1391 S.

- FLÜGEL, H.W. & NEUBAUER, F. (1984): Steiermark. Geologie der österreichischen Bundesländer in kurzgefassten Einzeldarstellungen. – Geologische Bundesanstalt Wien:127 S.
- GARCIA-GONZALEZ, R. & CUARTAS, P. (1996): Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. – *Forest Ecology and Management* 88: 15–23.
- GARDNER, J.S. (1983): Observations on erosion by wet snow avalanches, Mount Rae area, Alberta, Canada. – *Arctic and Alpine Research* 15: 271–274.
- GIGON, A. (1968): Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. – *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel*, 38: 28–85.
- GRABHERR, G., GREIMLER, J. & MUCINA, L. (1993): *Seslerietea albicantis*. – In: GRABHERR, G. & MUCINA, L. (Hrsg.): *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II.* – Gustav Fischer Verlag: 402–446.
- GREIMLER, J. (1997): *Pflanzengesellschaften und Vegetationsstruktur in den südlichen Gesäusbergen (nordöstliche Kalkalpen, Steiermark).* – Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum, Referat Botanik, Graz: 238 S.
- GRIME, J.P. (1973a): Control of species density in herbaceous vegetation. – *J. Environmental Management* 1: 151–167.
- (1973b): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. – *Nature* 242: 344–347.
- (1974): Vegetation classification by reference to strategies. – *Nature* 250: 26–31.
- (1979): *Plant strategies and vegetation processes.* – Wiley Verlag: 222 S.
- (1990): Mechanisms promoting floristic diversity in calcareous grasslands. – *Calcareous Grassland Ecology and Management 1990*: 51–56.
- GRIMS, F. (1999): *Die Laubmoose Österreichs.* – *Catalogus Florae Austriae, II. Teil, Bryophyten (Moose), Heft 1, Musci (Laubmoose).* – *Biosystematics and Ecology Series* 15: 418 S.
- GRUBB, P. (1977): The maintainance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche. – *Biol. Rev.* 52: 107–145.
- HABELER, H. (1981): Lawinen als Lebensraumerhalter für Schmetterlinge. – *Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum Jg. 10, Heft 2*: 95–97.
- (2003): *Die Schmetterlinge der Adria-Insel Krk.* – *Esperiana, Buchreihe zur Entomologie, Verlag Delt-Druck Peks, Schwanstein*: 221 S.
- (2004): *Die Schmetterlingsfauna des Zinsberges in der Südost-Steiermark (Lepidoptera).* – *Joannea Zool.* 6: 81–148.
- (2005a): *Die Schmetterlingsfauna an der Mur flussabwärts von Graz (Lepidoptera).* – *Joannea Zool.* 7: 35–169.
- (2005b): Brauchen Schmetterlinge Lawinenrinnen? – *Im Gseis*: 20–21.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. – *Diss. Bot.* 65: 268 S.
- HEIDT, E. & PLACHTER, H. (1996): *Bewerten im Naturschutz: Probleme und Wege zu ihrer Lösung.* – *Beiträge Akademie für Natur- und Umweltschutz, Baden-Württemberg* 23: 193–252.
- HOBOHM, C. (2000): *Biodiversität.* – UTB, Verlag Quelle & Meyer: 214 S.
- (2005): Was sind Biodiversity Hotspots – global, regional, lokal? – *Tuexenia* 25: 379–386.
- JANSSENS, F., PEETERS, A., TALLOWIN, J.R.B., BAKKER, J.P., BEKKER, R.M., FILLAT, F. & OOMES, M.J.M. (1998): Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. – *Plant and Soil* 202: 69–78.
- JOHNSON, E.A. (1987): The relative importance of snow avalanche disturbance and thinning on canopy plant populations. – *Ecology* 68: 43–53.
- KIEHL, K. (2000): Probleme bei der Erfassung und Bewertung von Daten zur Arten- und Strukturvielfalt der Vegetation. – *Treffpunkt Biologische Vielfalt*: 229–235.
- KILIAN, W., MÜLLER, F. & STARLINGER, F. (1994): *Die forstlichen Wuchsgebiete Österreichs.* – *FBVA-Berichte* 82: 60 S.
- KLAPP, E. (1971): *Wiesen und Weiden.* – Parey Verlag: 620 S.
- KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. (2002): *BIOLFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland.* – *Schr.-R. Vegetationskd.* 38, Bonn: 334 S.
- KNAPP, H.D. (1998): Freiraum für natürliche Dynamik – „Prozessschutz“ als Naturschutzziel. – *Schr.-R. Landschaftspl. Natursch.* 56: 401–412.
- KRAJICK, K. (1998): Animals Thrive in an Avalanche's Wake. – *Science* 279: 1853.
- KUBIENA, W.L. (1948): *Entwicklungslehre des Bodens.* – Springer Verlag: 215 S.
- KULAKOWSKI, D., RIXEN, C. & BEBI, P. (2006): Changes in forest structure and in the relative importance of climatic stress as a result of suppression of avalanche disturbances. – *Forest Ecology and Management* 223: 66–74.

- LIPPERT, W. (1966): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 39: 67–122.
- LUCKMAN, B.H. (1978): Geomorphic work of snow avalanches in the Canadian Rocky Mountains. – *Arctic and Alpine Research* 10: 261–276.
- MÜLLER, F. (1977): Die Waldgesellschaften und Standorte des Sengsengebirges und der Mollner Voralpen (Oberösterreich). – *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien* 121: 242 S.
- NESTROY, O. et al. (2000): Systematische Gliederung der Böden Österreichs. – *Mitt. Österr. Bodenkundl. Ges.* 60: 124 S.
- NIKLFIELD, H. et al. (1999): Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. – Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie. Band 10: 292 S.
- ÖKOTEAM (2007): Lawinenrinnen als bedeutsame Sonderlebensräume im Nationalpark Gesäuse (Spinentiere und Insekten). Tamischbachturm: Kalktal und Scheibenbauernkar. Vorprojekt. – Unveröffentlichter Projektendbericht im Auftrag der Nationalpark Gesäuse GmbH: 50 S.
- PÄRTEL, M., ZOBEL, M., LIIRA, J. & ZOBEL, K. (2000): Species richness limitations in productive and oligotrophic plant communities. – *Oikos* 90: 191–193.
- PATTEN, R.S. & KNIGHT, D.H. (1994): Snow avalanches and vegetation pattern in Cascade Canyon, Grand Teton National Park, Wyoming, U.S.A. – *Arctic and Alpine Research* 26: 35–41.
- PEET, R.K., GLENN-LEWIN, D.C. & WALKER WOLF, J. (1983): Prediction of man's impact on plant species diversity. – In: HOLZNER, W., WERGER, M.J.A. & IKUSIMA, I. (eds.): *Man's impact on vegetation*. – W. Junk Publishers: 41–54.
- RIXEN, C. & BRUGGER, S. (2004): Naturgefahren – ein Motor der Biodiversität. – *Forum für Wissen* 2004: 67–71.
- , HAAG, S., KULAKOWSKI, D. & BEBI, P. (2007): Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt. – *J. Veg. Sci.* 18: 735–742.
- SCHERZINGER, W. (1990): Das Dynamik-Konzept im flächenhaften Naturschutz, Zieldiskussion am Beispiel der Nationalpark-Idee. – *Natur und Landschaft* 65: 292–298.
- SEISS, M. (2005): Landschaftsökologische Untersuchungen in Johnsbach. – Diplomarbeit Karl Franzens-Universität Graz: 82 S.
- SHMIDA, A. & WILSON, M.V. (1985): Biological determinants of species diversity. – *J. Biogeography* 12: 1–20.
- THIELE, K. (1978): Vegetationskundliche und pflanzenökologische Untersuchungen im Wimbachgries. – Bayerisches Landesamt für Umweltschutz. Oldenbourg Verlag: 73 S.
- THUM, J. (1978): Analyse und waldbauliche Beurteilung der Waldgesellschaften in den Ennstaler Alpen. – Diss. Univ. Bodenkultur, Wien.
- TILMAN, D. & DOWNING, J.A. (1994): Biodiversity and stability in grasslands. – *Nature* 367: 363–365.
- WAKONIGG, H. (1978): Witterung und Klima in der Steiermark. – Verlag TU Graz: 473 S.
- WHEELER, B.D. & SHAW, S.C. (1991): Above-ground crop mass and species richness of the principal types of herbaceous rich-fen vegetation of lowland England and Wales. – *J. Ecology* 79: 285–301.
- WILLNER, W. & GRABHERR, G. (Hrsg.) (2007): *Die Wälder und Gebüsche Österreichs. Ein Bestimmungswerk mit Tabellen*. – Spektrum Akademischer Verlag, München: 302 S. + 290 S. (Tabellenband).
- ZIMMERMANN, A., KNIELY, G., MELZER, H., MAURER, W. & HÖLLRIEGL, R. (1989): *Atlas gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen der Steiermark*. – Amt der Steiermärkischen Landesregierung: 302 S.
- ZOBEL, M. (1992): Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. – *Oikos* 65: 314–320.

Dr. Andreas Bohner
 Lehr- und Forschungszentrum für Landwirtschaft Raumberg-Gumpenstein (LFZ)
 Raumberg 38
 A-8952 Irdning
 e-mail: andreas.bohner@raumberg-gumpenstein.at

DI Heinz Habeler
 Auersperggasse 19
 A-8010 Graz

Dr. Franz Starlinger
Bundesamt und Forschungszentrum für Wald
Seckendorff-Gudent-Weg 8
A-1131 Wien
franz.starlinger@bfw.gv.at

Dr. Michael Suanjak
Kogelbuch 34
A-8302 Nestelbach bei Graz
michael.suanjak@aon.at

Manuskript eingereicht am 06.10.2008, endgültig angenommen am 17.02.2009.