

Die Dimension Zeit in der Vegetationsökologie der Tropen – Paradoxes zwischen Störung und Stabilität

ANKE JENTSCH, Bayreuth/Leipzig & CARL BEIERKUHNLEIN, Bayreuth

1. Die Rolle der Zeit in der Ökologie und in der Biogeographie

Die Andauer, der Zeitpunkt und die Wiederholung bzw. die Rhythmik ökologischer Ereignisse und Prozesse und der Emergenz biologischer Phänomene sind auf allen Organisationsebenen, vom Molekül über die Zelle zu Organen, Organismen, Lebensgemeinschaften, Ökosystemen bis hin zu den Biomen, von essentieller Bedeutung. Unter Emergenz verstehen wir das sich Herausbilden bestimmter Eigenschaften im Verlauf der Zeit, mehr oder minder spontanes Entstehen von Ordnung auf der Grundlage bestimmter Regeln oder Prozesse. Sowohl bestimmte Anpassungen an einen Lebensraum, die immer wieder ähnlich zu beobachten sind, werden emergent, als auch die immer wieder ähnliche Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften aufgrund regelhafter Interaktionen zwischen den beteiligten Arten. Die Ursache von Emergenz ist also das jeweilige Prozessgefüge. Die Möglichkeit zum Entstehen einer immer wieder vergleichbaren (An-)Ordnung im Raum bietet die Zeit. Areale von Arten werden emergent und können klassifiziert werden (zum Beispiel als tropisch oder subtropisch). Ökosysteme sind auf verschiedenen Kontinenten unter vergleichbaren Bedingungen, wenn auch aus unterschiedlichen Arten zusammengesetzt, aber doch in ihrer

Struktur und Lebensformenausstattung vergleichbar (z.B. der tropische Regenwald).

Eine ganz grundsätzliche Herausforderung bezüglich der Beschäftigung mit der Bedeutung der Zeit bzw. bei der Analyse des Einflusses zeitlicher Abläufe ist die anthropozentrische Perspektive, welche oft auf eine oder wenige Generationen konzentriert ist. Es ist zwar trivial, aber in seinen Auswirkungen auf die Wissenschaftsgeschichte und auf die heuristische Auseinandersetzung mit der Rolle zeitlicher Phänomene nicht zu unterschätzen, dass jene Eigenschaften, die unsere eigenen Zeitskalen deutlich überschreiten, implizit oder explizit eher ignoriert werden als Phänomene, die sich auf wenige Wochen, Monate oder Jahre eingrenzen lassen. Auch längere Zeit zurückliegende, aber eventuell noch heute, beispielsweise evolutiv wirksame Ereignisse sind retrospektiv nur sehr bedingt oder teilweise gar nicht zu erfassen.

Aber auch innerhalb unserer menschlichen Zeitskala ist zu bemerken, dass beispielsweise tagaktive Arten sehr viel besser untersucht sind als nachtaktive. Und das gilt auch im Pflanzenreich, wo manche Arten in ihrer Reproduktionsbiologie erst zu verstehen sind, wenn man die nachtaktiven Bestäuber kennt. Das Aussterben von Singvögeln auf der Insel Guam wurde viele Jahre nicht verstanden, bis

man erkannte, dass eine eingeschleppte nachtaktive Baumnatter (*Boiega irregularis*), bei ihren nächtlichen Streifzügen die auf einen solchen Prädator nicht vorbereiteten endemischen Vogelarten erbeutete (KEGEL 1999). Wäre die Schlange tagaktiv gewesen, wäre die Ursache des Artensterbens sicherlich schon sehr bald ermittelt gewesen. Im Übrigen sind Schätzungen zum großen Anteil bis heute noch unbekannter Pflanzenarten in den Feuchttropen vor allem darauf zurückzuführen, dass sich dort ein wesentlicher Teil der Pflanzenartenvielfalt auf den Kronenraum der Bäume und die dort lebenden Epiphyten konzentriert. Diese liegen schlicht außerhalb der Erreichbarkeit des Menschen. Auch hier stellt also die menschliche Skala eine ganz einfache Einschränkung unseres Wissens dar, welche aber, im Gegensatz zur Tiefsee, mit überschaubarem technischen Aufwand (Installation von Kränen im Regenwald, wie inzwischen in verschiedenen Ländern der Tropen erfolgt) eingegrenzt werden kann.

Will man die Biosphäre verstehen, dann ist zu bedenken, dass dort nichts von Dauer ist: „*pantareia*“! Biologische Information, Gensequenzen, Populationsdichten, Artenvielfalt und Artenzusammensetzung, alles ist und war einer ständigen aber keineswegs deshalb kontinuierlichen Entwicklung ausgesetzt. Die Rekombination von Erbsubstanz über die sexuelle Reproduktion und die damit verbundene Evolution ist dabei nur ein, wenn auch ein wichtiger Prozess. Allerdings zeigen viele Artengruppen klonales Wachstum und auch klonale Vermehrung, was auch zu anderen Gesetzmäßigkeiten der zeitlichen Entwicklung führt. Auch hier ist die Endlichkeit der individuellen Existenz die Bedingung für das Beschreiten neuer Wege, für die Entwicklung neuer Lebensformen. Folglich wirken sich die artspezifische Dauer der Lebenszeit und auch ontogenetische Faktoren wie das Reproduktionsalter auf die Entwicklungsgeschwindigkeit einer Sippe aus.

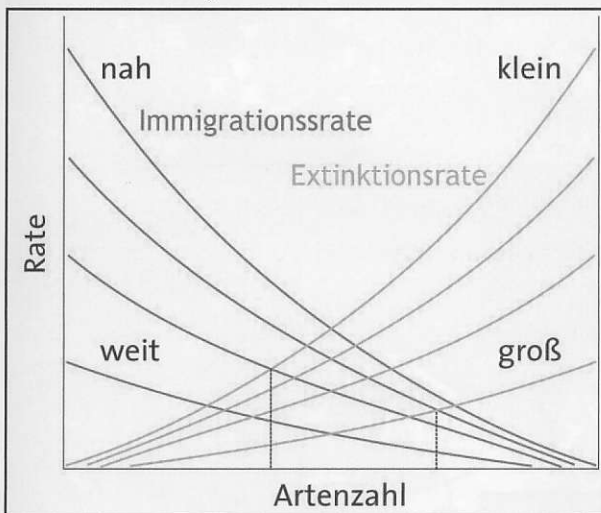
Mit der Dauer biotischer Strukturen und Prozesse ist also auch der Umsatz von Information, Stoffen

oder Energie in einem Zeitintervall verknüpft. Allerdings hängt der Umsatz auch von der physiologischen Leistungsfähigkeit der Organismen ab. Manche Organismen können sich mehrfach fortpflanzen, für andere ist mit der Fortpflanzung der Lebenszyklus abgeschlossen. Manche Organismen können unter bestimmten Umweltbedingungen pro Zeiteinheit eine hohe Stoffwechselrate zeigen und viel Biomasse aufbauen, während andere diesbezüglich stark limitiert sind. Manche Organismen haben einen hohen internen Energieumsatz, beispielsweise indem sie organische Reserven hierzu einbeziehen, andere sind den externen energetischen Rhythmen direkt ausgesetzt und reagieren eher passiv.

Der Umsatz von biotischer Information, von Stoffen und von Energie kann aber auch auf der Ebene von Lebensgemeinschaften und von Ökosystemen betrachtet werden. Bei Populationen einer Art kann der Umsatz an Individuen genutzt werden um die Populationsentwicklung in einem Gebiet zu bestimmen. Lebensgemeinschaften, die aus mehreren Arten aufgebaut sind, zeigen in der Regel keine konstante Zusammensetzung. Auch auf dieser Ebene findet ein Umsatz an Arten statt, wobei sicherlich immer ein bestimmter Kern erhalten bleibt. Eine grundsätzliche, wenn auch vereinfachend mechanistische Auseinandersetzung mit dieser Thematik liefert die Theorie der Inselbiogeographie von MACARTHUR & WILSON (1967; vgl. auch *Abb. 1*). Dieser bis heute einflussreichsten biogeographischen und ökologischen Theorie zufolge ergibt sich die so genannte Gleichgewichtsartenzahl aus den Zuwanderungs- (Immigrations-) und regionalen Aussterberaten (Extinktionsraten), also aus dem Artenumsatz pro Zeiteinheit!

Die in dieser Theorie gemachten Vereinfachungen liegen auf der Hand, haben doch die verschiedenen Arten unterschiedlichste Ausbreitungsstrategien und Lebenszyklen. Sie alle gleich zu behandeln wird also der funktionellen Vielfalt der Natur nicht gerecht. Der Artenumsatz eines Gebietes ist sicher

Abb. 1: Grundkonzept der Inseltheorie. Die Gleichgewichtsartenzahl ergibt sich aus den jeweiligen Einwanderungsraten und Aussterberaten pro Zeiteinheit. Diese Raten werden modifiziert durch die Entfernung von einem Quellgebiet bzw. Kontinent (Immigrationsrate) und durch die Flächengröße des Lebensraumes bzw. der Insel (Aussterberate) (verändert nach MACARTHUR & WILSON 1967).



durch weitere Faktoren beeinflusst. Aber dennoch ist der „Erfolg“ dieser Theorie nicht unbegründet, denn diese vereinfachenden Annahmen führen unter anderem zu prognostischen Szenarien und ermöglichen die Übertragung auf terrestrische Isolationen. Und schließlich können die dann getroffenen Aussagen widerlegt und damit die Analyse der Ursachen von Artenwechselraten weiter entwickelt werden.

Heute ist es der menschliche Einfluss, der in allen Lebensräumen der Erde, verstärkt aber in den Tropen mit ihrer rasanten demographischen Entwicklung, die Eigenschaften der natürlichen Lebensgemeinschaften und der Vegetation bestimmt. Das Problem der heutigen Zeit ist, dass die Veränderungen der Umwelt teils auf einer zeitlichen Skala beziehungsweise mit einer Geschwindigkeit erfolgen, die nicht durch biologische Prozesse beantwortet werden können (JENTSCH & BEIERKUHLEIN 2003).

Weder evolutive Anpassungen noch Migrationsbewegungen von Organismen können in den zur Verfügung stehenden kurzen Zeiträumen reagieren. Der derzeit konstatierte globale Verlust der Biodiversität ist deshalb nicht zuletzt auf die Geschwindigkeit der Entwicklungen zurückzuführen.

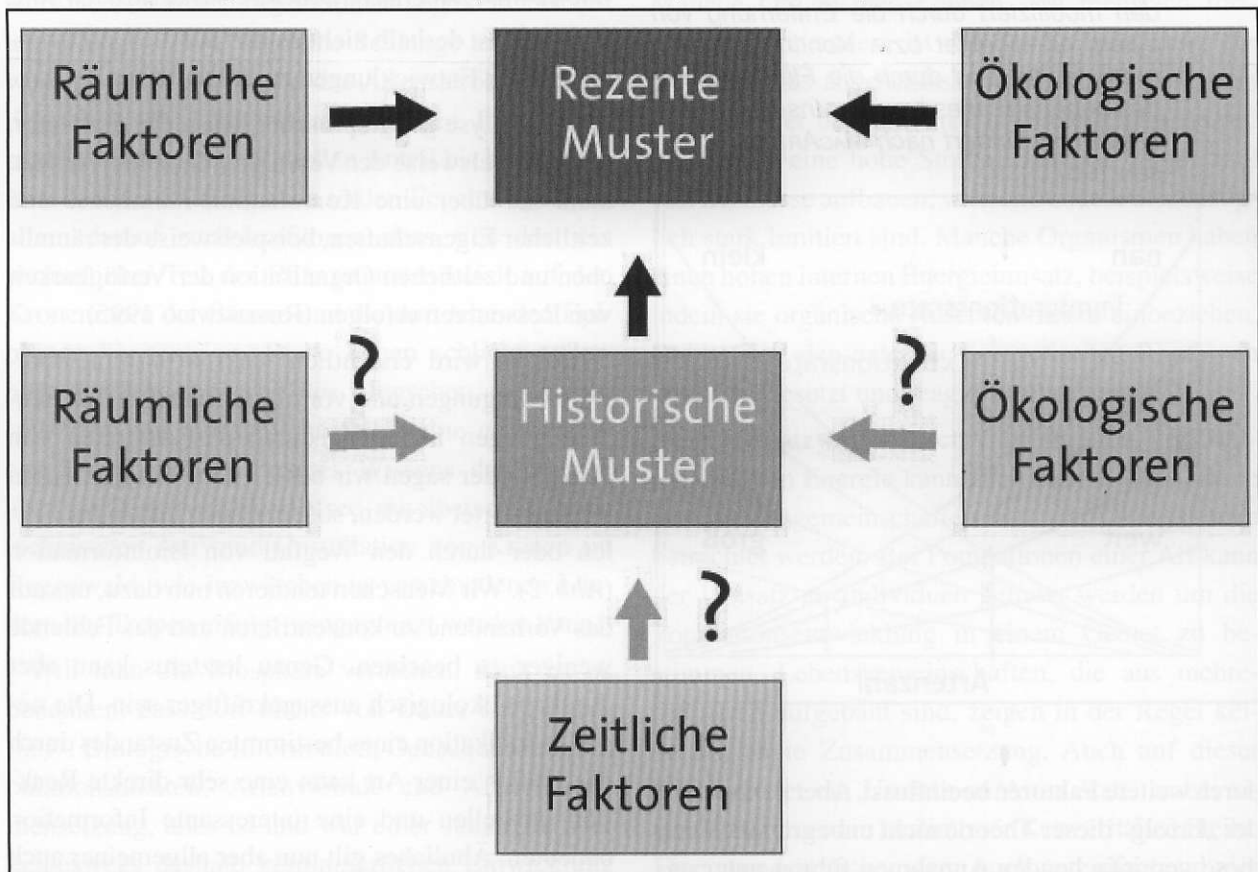
Die Analyse geographischer Muster in der Natur, wie beispielsweise der Verteilung der Biodiversität, kann nur über eine Kombination räumlicher und zeitlicher Eigenschaften, beispielsweise der räumlichen und zeitlichen Organisation der Verfügbarkeit von Ressourcen erfolgen (ROSENZWEIG 1995).

Hieraus wird ersichtlich, dass bestimmte Umweltbedingungen und vor allem zeitliche Rahmenbedingungen nicht nur durch das Auftreten von Arten – oder sagen wir besser von Bioinformation – beantwortet werden, sondern auch durch das Fehlen oder durch den Wegfall von Bioinformation (Abb. 2). Wir Menschen tendieren nun dazu, uns auf das Vorhandene zu konzentrieren und das Fehlende weniger zu beachten. Genau letzteres kann aber durchaus ökologisch aussagekräftiger sein. Die negative Indikation eines bestimmten Zustandes durch das Fehlen einer Art kann eine sehr direkte Reaktion darstellen und eine interessante Information bedeuten. Ähnliches gilt nun aber allgemeiner auch für das Fehlen eines bestimmten Verhaltens (z.B. Fluchtverhalten auf Inseln), das Fehlen von bestimmten Lebensformen (z.B. Kräuter und Gräser im tropischen Regenwald aufgrund des Lichtmangels am Boden), oder das Fehlen oder die geringe Bedeutung bestimmter funktioneller Gruppen (z.B. große Räuber im tropischen Regenwald aufgrund des Fehlens von Großherbivoren am Boden aufgrund des Fehlens von Biomasse am Boden).

2. Der Rhythmus von Organismen, Lebensformen und Ökosystemen

Betrachten wir die Organismen, dann ist offensichtlich, dass sie bezüglich ihrer diurnalen Aktivitätsmuster (tag-, nachtaktiv) bezüglich ihres po-

Abb. 2: Die heutigen räumlichen Muster von Organismen und Ökosystemen können nicht rein aktualistisch verstanden werden. Nur wenn sowohl die aktuellen räumlichen und ökologischen Bedingungen analysiert werden als auch gleichzeitig die historischen Faktoren beachtet werden, ist die räumliche Anordnung von Bioinformation (z.B. Biodiversität) zu verstehen (aus BEIERKUHLEIN 2007).



tenziellen Lebensalters, ihres in Erscheinung tretens im Jahresverlauf, aber auch ihres evolutiven Alters, also bezüglich der Zeit, seit der sie auf der Erde in ähnlicher Weise existieren, sehr unterschiedlich zu beurteilen sind. Mikroorganismen können schon nach wenigen Stunden der Aktivität wieder absterben. Ähnliches gilt für einige Insekten. Andere Arten überdauern Jahrzehnte und Jahrhunderte. Einige wenige langsamwüchsige Baumarten und klonale Sträucher sowie Gräser erreichen sogar Lebensalter von einigen tausend Jahren. Solche besonders langlebigen Arten sind vor allem auf relativ lebensfeindliche Hochgebirgsräume konzentriert, wo die kurze Vegetationsperiode eine allmähliche

Akkumulation biologischer Ressourcen erfordert und kurzlebige Arten durch die Risiken natürlicher Klimaschwankungen stärker betroffen und negativ beeinflusst werden.

Annuelle bzw. ephemere Arten, welche teils schon nach Tagen ihren Lebenszyklus abschließen, sind eher in Räumen mit starken saisonalen Schwankungen, wie den Trockengebieten der Erde, zu finden. Sie nutzen dort das kurze jahreszeitliche Fenster günstiger Lebensbedingungen für ihre Lebensäußerungen und für die Fortpflanzung. Bis zum erneuten Auftreten vergehen Monate und manchmal sogar Jahre. Um kurzlebigen Arten zu verstehen, muss man daher auch ihre Dauer- und Überdauerungsstadien (Samen, Rhizome, Knollen) kennen.

Foto 1: Rand-tropischer Küsten-Regenwald in der „Mata Atlantica“ in Brasilien (Foto: JENTSCH)



Die Tropen sind durch die Konstanz ihrer Umweltbedingungen im Jahresverlauf und zum Teil auch über erdgeschichtliche Zeiträume hinweg bekannt. Wir könnten deshalb auch erwarten, dass die Besonderheiten saisonaler (klimatischer) Rhythmik und entsprechenden Anpassungen in den Tropen keine Rolle spielen. Im Grunde stimmt dies auch, denn das Spektrum der Lebensformen der Vegetation der Tropen (Foto 1), welches sich insbesondere auf Phanerophyten (Bäume), Lianen und Epiphyten konzentriert, spiegelt gerade die Langfristigkeit und Konstanz tropischer Klimate wider (VARESCHI 1980). Phänologische Rhythmen, wie Blüte und Blattfall, werden in den Tropen eher durch andere Triebkräfte wie z.B. lokale Herbivorie durch Insekten geprägt.

In der äquatorialen Zone herrscht im Tiefland ein immerfeuchtes (perhumides) und warmes bis heißes Tageszeiten-Klima vor. Die thermischen Unterschiede zwischen den ganzjährig etwa 12 Stunden langen Tag- und Nachtphasen sind größer als im Vergleich der teils leicht ausgeprägten saisonalen Extreme und bewegen sich bei 6 bis 11 °C. Fröste fehlen vollständig. Die Jahresniederschläge bewegen sich bei 2.000 bis 4.000 mm. Sie fallen relativ gleichmäßig über das Jahr verteilt (WALTER & LIETH 1967). Deutlich anders sind allerdings die durch monsunale Niederschläge oder Trockenzeiten beeinflussten Tropen, wo teils noch deutlich höhere Jahresniederschläge erreicht werden.

Die rand- bis subtropischen Savannen, welche auch in den kontinentaler getönten Bereichen so-

Foto 2: Typische Baum-Grasvegetation einer Savannenlandschaft in Namibia (Kaokoveld) mit *Colophospermum mopane* (Foto: JENTSCH)



wie in manchen Bergländern der Tropen in Erscheinung treten, unterscheiden sich gerade aufgrund der Saisonalität der Niederschläge sehr deutlich von den Regenwäldern (WALTER & BRECKLE 1984). Diese Saisonalität bedingt dort die charakteristische Kombination der Lebensform Phanerophyt mit teils kurzlebigen teils klonalen Gräsern. Diese beiden Lebensformen ergänzen sich in der Effizienz der hygrischen Ressourcennutzung im Jahresverlauf. Bei den mit gewisser Regelmäßigkeit auftretenden aber zeitlich begrenzten Regenphasen perkoliert das nicht von den Gräsern genutzte, weil zu stoßartig auftretende Niederschlagswasser in der Bodensäule

hin zum Grundwasser. Diese von den Gräsern nicht mehr zu erreichenden Wasservorräte können von den tiefwurzelnden Bäumen genutzt werden. Sie reichen aber nicht aus, eine geschlossene Baumschicht bzw. Kronenschicht zu entwickeln (Foto 2). Auch zeigen viele Baumarten das Phänomen der Symbiose mit stickstofffixierenden Mikroorganismen in ihrem Wurzelraum (Leguminosen), was ihnen eine ausgezeichnete Nährstoffversorgung auch bei geringem Wasserdurchsatz ermöglicht. Sie gehen daher besonders sparsam mit den zeitlich begrenzten Wasservorräten um. Wir sehen an diesem Beispiel, dass auch die ökosystemare Funktionalität des

Stoffhaushaltes eng mit zeitlichen Rhythmen verknüpft ist.

In einem Jahreszeitenklima sind wir es gewohnt, die Limitation der biologischen Aktivität, also das Fehlen bzw. Aussetzen bestimmter Prozesse während eines Teiles des Jahres, als wesentlichen Aspekt der ökosystemaren Rahmenbedingungen zu sehen. Wir bezeichnen die Phase, in der Pflanzen photosynthetisch aktiv sind, als Vegetationszeit oder Vegetationsperiode. Die Dauer der Vegetationsperiode wird traditionell mit der Zahl der Tage angegeben, welche einen Schwellenwert im Tagesmittel der Lufttemperatur $>10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (bei manchen Autoren auch der Wert $5\text{ }^{\circ}\text{C}$) überschreiten. Die Begrenztheit dieses Konzeptes zeigt sich schon an der Tatsache, dass verschiedene Pflanzen auch unterschiedliche Temperaturansprüche besitzen. Das Konzept kann also nicht als tatsächliche Kenngröße, sondern nur als grobe Orientierung bezüglich der zonalen Gegebenheiten angesehen werden. In den Tropen kann eine solche Auffassung aber keine Differenzierung mehr bringen, selbst wenn Unterschiede in biologischer Aktivität insbesondere aufgrund der saisonal eventuell schwankenden Wasserverfügbarkeit offensichtlich sind.

Besonders zu beachten sind innerhalb der Tropen und Subtropen die Anpassungen an die Variabilität der Niederschläge. Teils wurden Überdauerungsstrategien entwickelt, um die Trockenperiode zu überstehen. Manche Arten schließen in der kurz andauernden feuchten Zeit ihre Entwicklung vollständig ab. Sie überdauern als Samen, Ruhe- oder Dauerstadien. Ausdauernde Pflanzen haben Speicherorgane entwickelt oder werfen ihre Blätter in der folgenden Trockenperiode ab. Mobile Arten, wie die Megaherbivoren der Savannengebiete haben als Anpassung an diese jahreszeitliche Variabilität saisonale Migrationsbewegungen in großen Herden entwickelt (NENTWIG ET AL. 2003). Dies ermöglicht die effiziente Ressourcennutzung der nur kurze Zeit zur Verfügung stehenden Biomasse und ge-

währt Schutz vor Prädatoren. Es führt aber auch in der Vegetation zu Anpassungen, um den Fraßdruck zu reduzieren.

In den tropischen Hochlagen wird die Kontinuität der Lebensbedingungen in der montanen Höhenstufe durch die Regelmäßigkeit der „Nebel“bildung bzw. die Ausbildung einer konvektiven Wolkenschicht bestimmt (MIEHE & MIEHE 1996). Die Vegetation zeigt dort Anpassungen an diese speziellen hygri-schen Bedingungen. Die natürlichen Wälder sind besonders reich an Epiphyten, welche effiziente Mechanismen zur Aufnahme und Speicherung des Nebelniederschlags entwickelt haben. Vor allem in den Randtropen, beispielsweise in Mittelamerika, zeigt sich in den letzten Jahren, sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem globalen Klimawandel, eine Abnahme der Zahl der Tage mit hoher Luftfeuchte und Nebelbildung (POUNDS ET AL. 1999). Die besonders artenreichen Bergnebelwälder können durch diese Entwicklung, also durch den Verlust der Kontinuität ihrer Lebensbedingungen, in ihrem Bestand gefährdet werden.

Erreichen wir die alpine Stufe, dann wird die Spezifik des tropischen Tageszeitenklimas immer deutlicher. Wird es einem unvoreingenommenen Betrachter in den Tieflagen vielleicht gar nicht so sehr bewusst, dass es im Jahresverlauf der Tropen kaum Veränderungen in der Andauer der Tages- und Nachtzeiten gibt, so werden in den höchsten Gebirgslagen, vor allem oberhalb der geschlossenen Wolkendecke, die extremen Unterschiede zwischen den einstrahlungsreichen Tageszeiten mit Temperaturen bis zu 30°C und den abstrahlungsintensiven Nächten, in welchen der Gefrierpunkt erreicht werden kann, sehr deutlich spürbar. Das Tageszeitenklima bewirkt ganzjährig starke Temperaturfluktuation.

Die ökologischen und biologischen Besonderheiten beispielsweise der afro-alpinen Stufe mit ihren extremen Umweltbedingungen und hohen Endemitenreichtum erklären sich gerade durch das extre-

Tab. 1: Vikariierende afro-alpine Schopfpflanzen bei den Gattungen *Lobelia* und *Senecio* (auch oft als *Dendrosenecio* abgetrennt) (nach BEIERKUHNLEIN 2007)

	Riesen-Lobelien	Riesen-Senecien
Mount Kenya	<i>Lobelia keniensis</i>	<i>Senecio keniodendron</i>
Kilimanjaro	<i>Lobelia deckerii</i>	<i>Senecio kilimanjari</i>
Ruwenzori	<i>Lobelia bequarti</i>	<i>Senecio adnivalis</i>
Bale Mountains	<i>Lobelia rynchopetalum</i>	<i>Senecio keniensis</i>

me Tageszeitenklima, welches sehr spezifische Anpassungen erfordert, welche in den Tieflagen nicht erforderlich sind (HEDBERG 1955). Hinzu kommt allerdings gerade in Afrika, mit seinen vulkanisch entstandenen Hochgebirgsgipfeln, der inselartige Charakter solcher Lebensräume, so dass wir in der selben ökologischen Nische nahe verwandte vikariierende Arten antreffen können (Tab. 1).

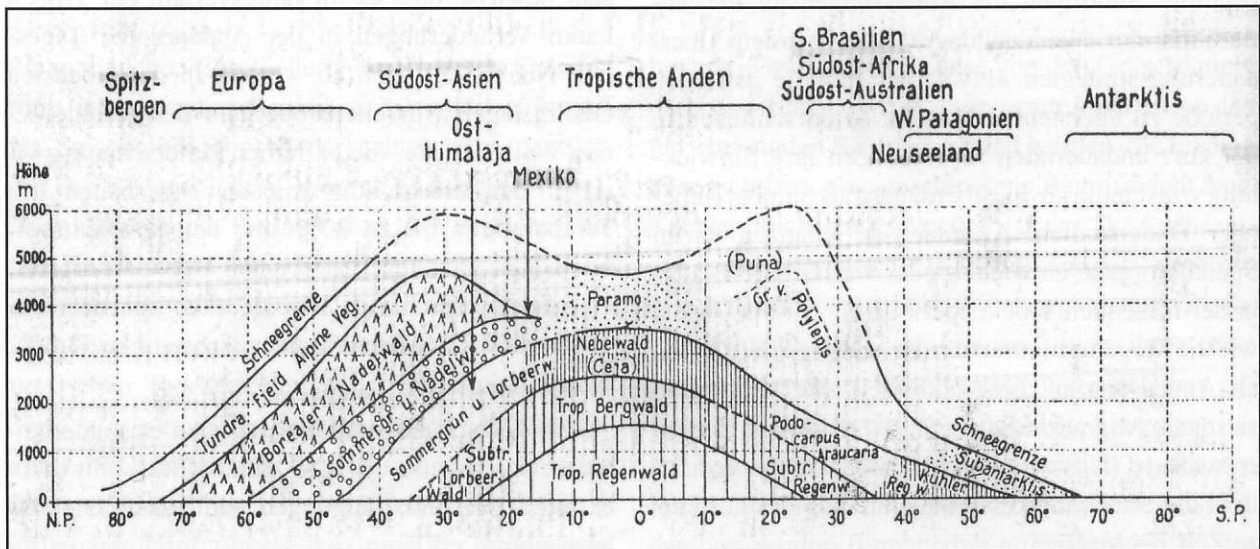
Diese extreme Auswirkung des Tageszeitenklimas hat sogar Auswirkungen auf das globale Muster der Höhenstufung der Vegetation. Entgegen der Erwartung steigt die Waldgrenze nicht kontinuier-

lich von den subpolaren Gebieten bis zum Äquator an. Vielmehr zeigt sich eine Depression der oberen Höhenstufen in den inneren Tropen. Bereits Carl Troll (TROLL 1948) hat dies dokumentiert und auf die Besonderheiten des tropisch-alpinen Tageszeitenklimas zurückgeführt (Abb. 3).

3. Rhythmen in tropischen Lebensräumen

Setzt man sich mit der Frage auseinander, ob in den Tropen rhythmische, das heißt immer wiederkehrende Erscheinungen eine Rolle spielen, dann

Abb. 3: Verlauf der Höhenstufung der humiden Vegetationstypen der Erde entlang der Breitengrade. Deutlich zu erkennen ist die Abweichung von der unimodalen Verteilung bei den Höhenlagen ab 3000 m mit maximalen Werten der Waldgrenze in den Subtropen und nicht in Äquatornähe. Das ungleiche Verhalten der beiden Hemisphären ist auf die unterschiedliche Landmassenverteilung zurückzuführen (aus MÜLLER-HOHENSTEIN 1981, S. 136, nach TROLL 1948)



ist man versucht anzunehmen, dass dies kaum der Fall sein wird. Rhythmisch und zyklisch auftretende Aspekte sind vor allem aus den gemäßigten, borealen und arktischen Lebensräumen bekannt. Ein wichtiger Taktgeber der Natur, die Jahreszeiten, fehlen schließlich in den inneren Tropen. Doch schon in den Randtropen sowie in den von monsonalen Niederschlägen beeinflussten Seiten der Kontinente und Halbinseln ist dies offensichtlich einzuschränken. Auch dort sind jene Pflanzen im Vorteil, welche sich optimal an diesen äußeren Zeitfaktor angepasst haben.

Nicht weniger relevant ist die tägliche Rhythmik im Tageszeitenklima der Tropen. Im tropischen Hochgebirge haben Pflanzen charakteristische Anpassungen an die extremen Unterschiede zwischen Tag und Nacht entwickelt, beispielsweise das tägliche Öffnen und Schließen der großen Blattrosetten bei den Baumsenecien. Zeitliche Rhythmen sind also auf sehr unterschiedlichen Skalen angesiedelt.

Betrachtet man anstelle von täglichen oder jährlichen Rhythmen eher langfristige Rhythmen wie die Klimaschwankungen im Pleistozän, dann zeigt sich, dass mit wachsender Amplitude die Gleichförmigkeit der Rhythmen abnimmt. Ursache hierfür ist die wachsende Überlagerung unterschiedlichster Prozesse und Einflüsse.

Zyklisches Auftreten von Arten oder von Strukturen ist vornehmlich durch äußere Einflüsse gesteuert (Taktgeber). Häufig spielen aber auch biotische Faktoren eine Rolle, beispielsweise zyklische Populationsschwankungen bei einer Art. Dies ist aber eher in den artenarmen, individuenreichen und funktionell wenig komplexen Ökosystemen der subpolaren und borealen Zone der Fall als in den artenreichen Lebensräumen der Tropen, wo selten von einer einzelnen Art eine große Population aufgebaut wird. Auch die geringe Bedeutung von einzelnen Prädatoren in den Tropen bedingt, im Gegensatz zum borealen Großlebensraum, die komplexe Vernetzung der trophischen Ebenen und damit die wenig

direkte Reaktion auf Populationsschwankungen einzelner Arten.

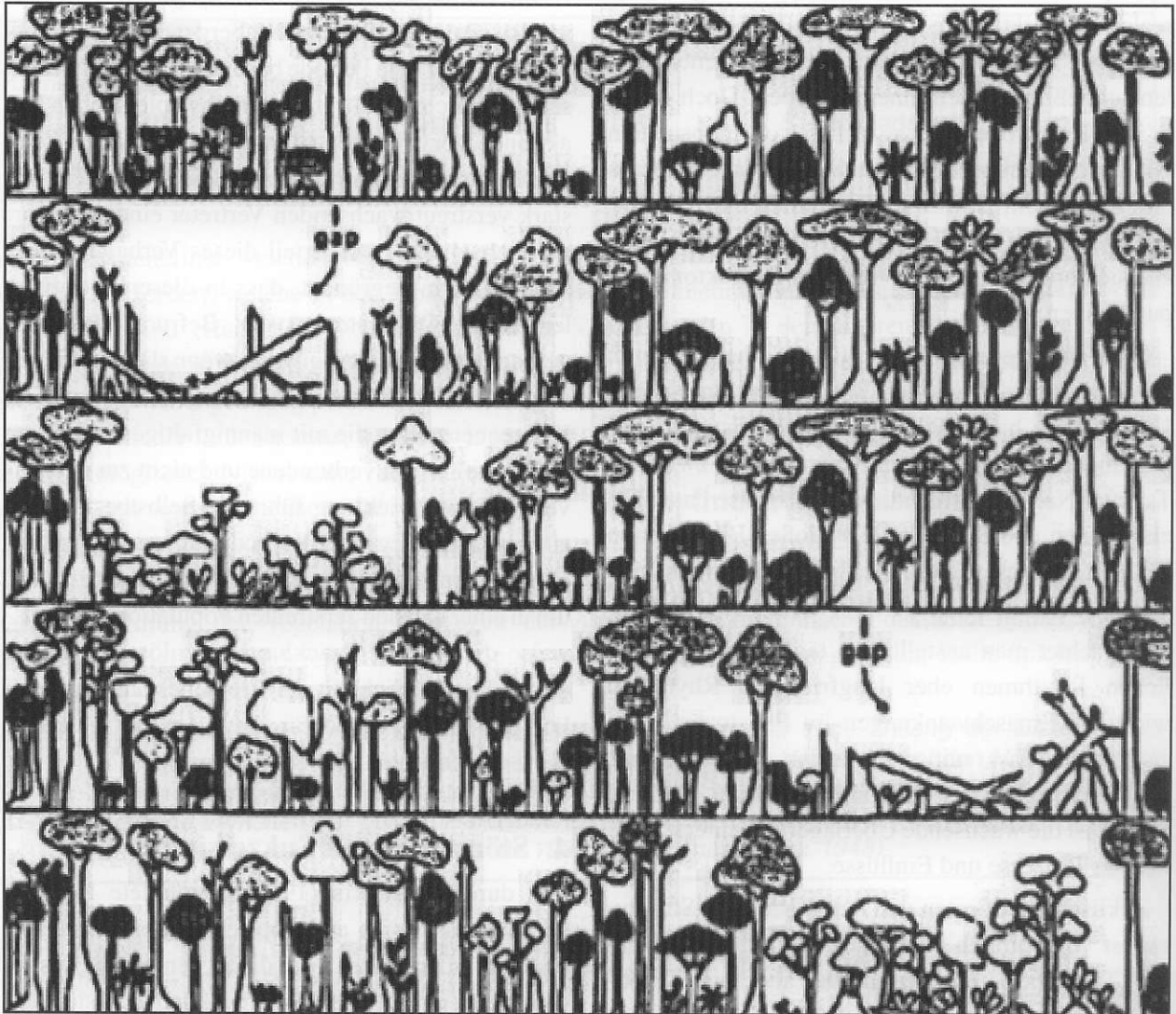
Allerdings können zeitliche Impulse, wie beispielsweise eine Phase mit außergewöhnlicher Trockenheit oder eine Periode besonders starker Niederschläge durchaus zu getakteten physiologischen Reaktionen von Pflanzen führen. Immer wieder ist in tropischen Wäldern das zeitgleiche Blühen der stark verstreut wachsenden Vertreter einer Baumart zu beobachten. Der Vorteil dieses Verhaltens liegt schlicht darin begründet, dass in diesen enorm artenreichen Ökosystemen der Befruchtungserfolg vernachlässigbar gering wäre, wenn die Individuen stochastisches Blühverhalten zeigen würden. Die Konsequenz wäre die mit mannigfaltigen negativen Nebenwirkungen verbundene und nicht zur evolutiven Weiterentwicklung führende Selbstbestäubung als einziger Weg den Reproduktionserfolg zu sichern. Wird jedoch ein äußerer Taktgeber genutzt, um in einer solchen zerstreuten Population beispielsweise die Blütenentwicklung auszulösen, dann ist die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung deutlich erhöht und damit für diese Art ein selektiver Vorteil gegeben.

4. Störungen und Sukzession

Das durch CLEMENTS (1919) begründete Konzept der Sukzession ist auf tropische Ökosysteme nur bedingt anzuwenden, da die Artenvielfalt insbesondere der tropischen Regenwälder eine sich immer wieder nach denselben Regeln wiederholende und mit vergleichbarer Artenzusammensetzung in der entsprechenden Sukzessionsphase verbundene Vegetationsentwicklung nach einer Störung kaum wahrscheinlich erscheinen lässt.

Dennoch stellen natürliche Störungen, wie umstürzende Baumriesen, Hangrutschungen oder vegetationszerstörende Hochwässer, auch im Regenwald ein wichtiges Element der ökosystemaren Dynamik dar (WHITE & JENTSCH 2001). Sie erlauben

Abb. 4: Dynamik eines tropischen Regenwaldes. Einstürzende Baumriesen bewirken die Ausbildung von Waldlichtungen, an welchen eine Verjüngung des Waldes erfolgen kann (Gap-Dynamics) (aus RICHTER 1999).

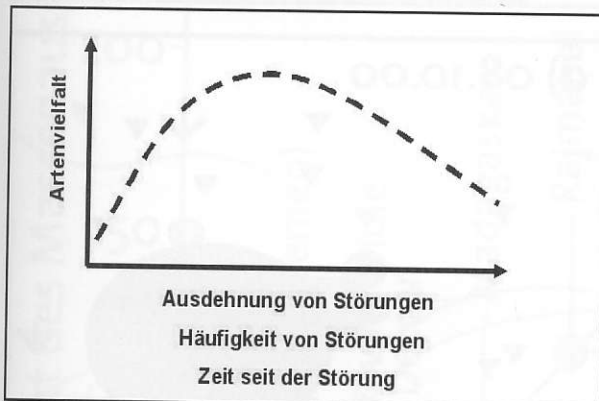


durch die Freilegung von Substrat und die Bereitstellung von Licht am Waldboden, dass die unter dem dichten Kronendach nicht zu beobachtende oder mit geringem Erfolg beschiedene Etablierung von Jungpflanzen erfolgen kann (Abb. 4). Dies ist gerade für die Regeneration formationsbestimmender Bäume essentiell. Lianen und Epiphyten haben effektive Strategien entwickelt, um dem dunklen Waldboden zu entfliehen.

Störungen tragen daher grundlegend zur Aufrechterhaltung der Biodiversität im tropischen Regenwald bei (PICKETT & WHITE 1985). Würden sie ausbleiben, dann würden sich wesentlich weniger, langlebigere und konkurrenzstärkere Arten durchsetzen. Nehmen Störungen aber einen sehr großen Raum ein oder wiederholen sie sich zu häufig, dann ist die Entwicklung adulter Pflanzen und damit der Erhalt der Arten gefährdet. Es ist daher nahelie-

gend, dass mittlere Störungsintensitäten, Störungshäufigkeiten und auch mittlere Störungsflächen, jeweils bezogen auf das betrachtete Ökosystem, am ehesten zum Erhalt der Biodiversität beitragen. Dies wurde bereits durch CONNELL (1978) festgestellt und als „Intermediate Disturbance Hypothesis“ (IDH) bezeichnet (Abb. 5). Diese These wurde an verschiedenen tropischen Systemen überprüft (Regenwald, Korallenriffe) und bestätigt.

Abb. 5: Die „Intermediate-Disturbance-Hypothesis“ (IDH) nimmt an, dass bei mittlerer Ausdehnung, Häufigkeit und bei mittlerem Abstand seit der letzten Störung, jeweils bezogen auf die spezifischen ökosystemaren Bedingungen, die höchste Artenvielfalt zu beobachten ist (nach CONNELL 1978, verändert).



Im Zusammenhang mit der Erklärung der tropischen Vegetationsdiversität ist aber auch die über sehr lange Zeiträume bestehende relative Stabilität der zonalen Umweltbedingungen zu bedenken. Die Tropen waren durch die Eiszeiten des Pleistozän nur sehr gering beeinflusst. Zwar kam es zu einer Fluktuation der Erstreckung des Regenwaldes, doch war dieser sowohl während der Warm- als auch während der Kaltzeiten ausgebildet und konnte damit eine ungebrochene evolutive Entwicklung und vor allem die lange Zeiträume beanspruchende Ausfüllung vieler ökologischer Nischen ge-

währleisten („Time-Stability-Hypothesis“, ABELE & WALTERS 1979). Diese Stabilität oder Kontinuität sollte aber nicht als „Gleichgewichtszustand“ missverstanden werden (ROHDE 2005). Ein wie auch immer zu interpretierendes Gleichgewicht im eigentlichen Sinn kann es in der Natur nicht geben.

5. Der Einfluss unregelmäßig auftretender Ereignisse auf die Artenvielfalt in den Tropen

Kann sich die Vegetation sowohl an Stabilität als auch an rhythmische Variabilität anpassen, können sich Strategien zur Überdauerung und zur zeitlichen Einnischung herausbilden, so ist die Anpassung an unregelmäßig auftretende Ereignisse bei weitem weniger wahrscheinlich.

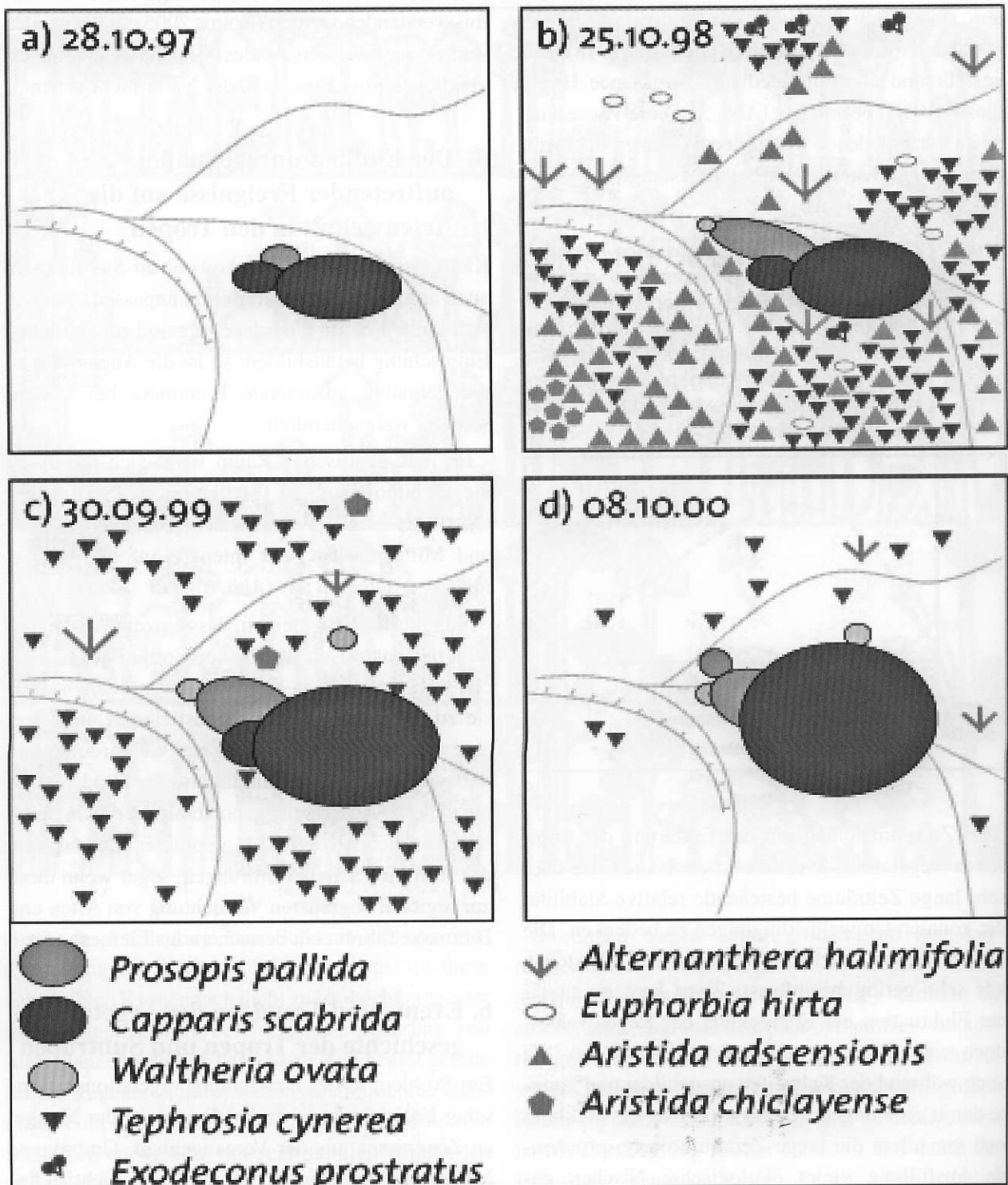
Im indo-pazifischen Raum wirkt sich die durch die El Niño Southern Oszillation (ENSO) ausgelöste Niederschlagsvariabilität insbesondere in Süd- und Mittelamerika sehr intensiv auf die Vegetationseigenschaften aus (Abb. 6).

Nun müsste man meinen, dass einzelne und eventuell nur cursorisch auftretende Ereignisse, an welche sich Organismen kaum anpassen können, weil sie zu selten und nicht prognostizierbar auftreten, eine Beeinträchtigung oder gar Gefährdung von ökosystemarer Funktionalität und der Biodiversität darstellen. Andererseits kann gerade in einem durch hohe zeitliche Kontinuität geprägten Lebensraum das Auftreten seltener Störungen, sogar wenn diese zur regional begrenzten Vernichtung von Arten und Biomasse führen, ein bereicherndes Element sein.

6. Events und Trends in der Vegetationsgeschichte der Tropen und Subtropen

Ein Problem in der Beurteilung vegetationshistorischer Entwicklungen in den Tropen ist der Mangel an Zeugnissen aus der Vergangenheit. Ombrogene Moore sind vor allem in tieferen Lagen nicht zu fin-

Abb. 6: Reaktion der küstennahen Vegetation Perus auf ein El Niño-Ereignis. Die hiermit verbundenen Niederschläge bringen die Vegetation in kurzer Zeit zur Entfaltung und sorgen für Regeneration und vegetatives Wachstum (verändert nach RICHTER & ISE 2005)

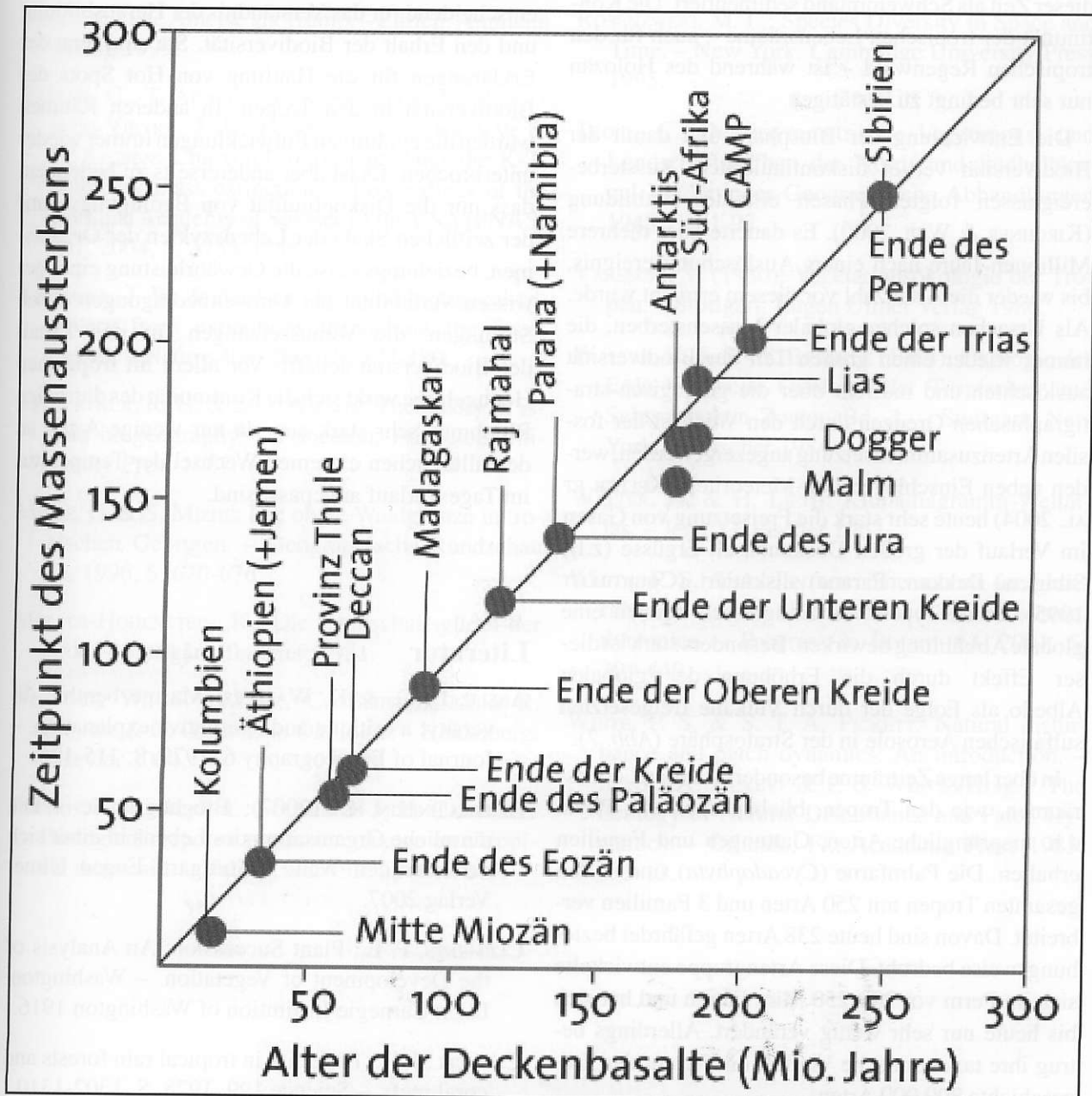


den. Erst in der jüngeren Zeit werden Seesedimente sowie die Sedimente von abgeschnittenen Altarmen und Lagunen palynologisch ausgewertet. Die Ergebnisse zeigen, dass auch in den Tropen, beispielsweise am Amazonas durchaus substantielle

Verschiebungen in der Artenzusammensetzung während des Pleistozän auftraten.

Allerdings ist gerade für die tropischen Tieflandregenwälder zu bedenken, dass die eiszeitlichen Meeresspiegelschwankungen mit bis zu 160 m nied-

Abb. 7: Zusammenhang zwischen Massensterben und den großen Deckenbasalten (Trappbasalten) (nach COURTILLOT 1995, aus BEIERKUHLEIN 2007).



rigerem Wasserstand zu einem im Vergleich zu heute ganz wesentlich anderen Abflussregime und entsprechenden Eintalungen geführt haben. Weite Teile der heute kaum über Meeresniveau erhabenen tropischen Ebenen hatten während der Eiszeiten den Charakter von Hochterrassen oder relik-tischer Ebenen. Teils wurden die Flächen des tropischen Tieflandregenwaldes aber auch erst seit dieser Zeit als Schwemmland sedimentiert. Die Kontinuität der tropischen Lebensräume – auch für den tropischen Regenwald – ist während des Holozän nur sehr bedingt zu bestätigen.

Die Entwicklung der Biosphäre und damit der Biodiversität verlief diskontinuierlich. Aussterbeereignissen folgten Phasen erhöhter Artbildung (KIRCHNER & WEIL 2000). Es dauerte aber mehrere Millionen Jahre nach einem Auslöschungsereignis, bis wieder die Artenzahl vor diesem erreicht wurde. Als Ursachen solcher globaler Massensterben, die immer wieder einen großen Teil der Biodiversität auslöschten und indirekt über die geologisch-stratigraphischen Grenzen durch den Wechsel der fossilen Artenzusammensetzung angezeigt werden, werden neben Einschlägen von Meteoriten (KELLER ET AL. 2004) heute sehr stark die Freisetzung von Gasen im Verlauf der großen Deckenbasalt-Ergüsse (z.B. Sibirien, Dekkan, Parana) diskutiert (COURTILLOT 1995). Beide Typen von Ereignissen können eine globale Abkühlung bewirken. Besonders stark ist dieser Effekt durch die Erhöhung der globalen Albedo als Folge der durch Vulkane freigesetzten sulfatischen Aerosole in der Stratosphäre (Abb. 7).

In über lange Zeiträume besonders stabilen Lebensräumen, wie den Tropen, blieben auch alte Phyla d.h. ursprüngliche Arten, Gattungen und Familien erhalten. Die Palmfarne (*Cycadophyta*) sind in den gesamten Tropen mit 250 Arten und 3 Familien verbreitet. Davon sind heute 238 Arten gefährdet beziehungsweise bedroht. Diese Artengruppe entwickelte sich im Perm vor 300-250 Mio. Jahren und hat sich bis heute nur sehr wenig verändert. Allerdings betrug ihre taxonomische Vielfalt im Verlauf der Erdgeschichte 300.000 Arten.

7. Zusammenfassung

Die geographischen Muster der Vegetation sind eng mit zeitlich organisierten Prozessen verbunden und können nicht alleine über chemisch oder physikalisch messbare mittlere Bedingungen erklärt werden. Auch wenn zum Teil kaum saisonale Unterschiede merkbar werden, so ist einerseits die langfristige Konstanz ihrer Umweltbedingungen entscheidend für das Verständnis der Herausbildung und den Erhalt der Biodiversität. Sie sind eine der Erklärungen für die Häufung von Hot Spots der Biodiversität in den Tropen. In anderen Räumen wurden die evolutiven Entwicklungen immer wieder unterbrochen. Es ist aber andererseits zu bedenken, dass nur die Diskontinuität von Bedingungen auf der zeitlichen Skala der Lebenszyklen der Organismen, beziehungsweise die Gewährleistung einer gewissen Variabilität der Umweltbedingungen durch Störungen, die Voraussetzungen für den Erhalt der Biodiversität schafft. Vor allem im tropischen Hochgebirge wirkt sich die Kontinuität des diurnalen Rhythmus sehr stark aus, da nur wenige Arten an den alltäglichen extremen Wechsel der Temperatur im Tagesverlauf angepasst sind.

Literatur

- ABELE, L. G. & K. WALTERS: Marine benthic diversity: a critique and alternative explanation. – *Journal of Biogeography* 6. 1979, S. 115-126.
- BEIERKUHNLIN, C. (2007): *Biogeographie – Die räumliche Organisation des Lebens in einer sich verändernden Welt*. – Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag 2007.
- CLEMENTS, F. E.: *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. – Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington 1916.
- CONNELL, J. H.: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* 199. 1978, S. 1302-1310.

- COURTILLOT, V.: La vie en catastrophes : du hasard dans l'évolution des espèces. – Paris: Ed. Fayard 1995.
- JENTSCH, A. & C. BEIERKUHNLEIN: Global climate change and local disturbance regimes as interacting drivers for shifting altitudinal vegetation patterns in high mountains. – *Erdkunde* 57. 2003, S. 218-233.
- KEGEL, B.: Die Ameise als Tramp. – Zürich: Ammann Verlag 1999.
- KELLER, G., T. ADATTE, W. STINNESBECK, M. REBOLLEDO-VIEYRA, J. U. FUCUGAUCHI, U. KRAMAR & D. STÜBEN: Chicxulub impact predates the K-T-boundary mass extinction. – *Proceedings of the National Academy of Science of the USA (PNAS)* 101. 2004, S. 3753-3758.
- KIRCHNER, J. W. & A. WEIL: Delayed biological recovery from extinctions throughout the fossil record. – *Nature* 404. 2000, S. 177-180.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON: The theory of island biogeography. – Princeton: Princeton University Press 1967.
- MIEHE, G. & S. MIEHE: Die obere Waldgrenze in tropischen Gebirgen. – *Geographische Rundschau* 48. 1996, S. 670-676.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K.: Die Landschaftsgürtel der Erde. – Stuttgart: Teubner 1981.
- NENTWIG, W., S. BACHER, C. BEIERKUHNLEIN, R. BRANDL & G. GRABHERR: *Ökologie*. – Heidelberg: Elsevier 2004.
- POUNDS, J. A., M. P. L. FOGDEN & J. H. CAMPBELL: Biological response to climate change on a tropical mountain. – *Nature* 398. 1999, S. 611-615.
- RICHTER, M.: *Vegetationszonen der Erde*. – Gotha, Stuttgart: Klett-Perthes 2001.
- RICHTER, M. & M. ISE: Monitoring plant development after el Niño 1997/98 in northwestern Peru. – *Erdkunde* 59. 2005, S. 136-155.
- ROHDE, K.: *Non-equilibrium Ecology*. – Cambridge: Cambridge University Press 2005.
- ROSENZWEIG, M. L.: *Species Diversity in Space and Time*. – New York: Cambridge University Press 1995.
- TROLL, C.: Der asymmetrische Vegetations- und Landschaftsaufbau der Nord- und Südhalbkugel. – *Göttinger Geographische Abhandlungen* 1948, S. 81-92.
- VARESCHI, V. (1980): *Vegetationsökologie der Tropen*. – Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag 1980.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (1984): *Ökologie der Erde. Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen*, Bd. 2. – Stuttgart, New York: G. Fischer 1984.
- WALTER, H. & H. LIETH: *Klimadiagramm-Weltatlas*. – Jena: G. Fischer 1967.
- WHITE, P. S. & A. JENTSCH: The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. – *Progress in Botany* 63. 2001, S. 399-449.
- WHITE, P. S. & S. T. A. PICKETT: Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. – In: S.T.A. PICKETT & P. S. WHITE (Hrsg.): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. – Orlando, Fl.: Academic Press 1985, S. 3-13.

Jun.-Prof. Dr. Anke Jentsch

Störungsökologie und Vegetationsdynamik, Universität Bayreuth, und Department Naturschutzforschung, Helmholtzzentrum für Umweltforschung, Leipzig
Universitätsstraße 30
D-95447 Bayreuth

E-mail:

anke.jentsch@uni-bayreuth.de

Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein

Universität Bayreuth
Lehrstuhl für Biogeographie
Univesitätsstraße 30
D-95447 Bayreuth

E-mail:

beierkuhnlein@uni-bayreuth.de