



DIE ERDE	128	1998	S. 81 - 101	Allgemeiner Beitrag
----------	-----	------	-------------	---------------------

• Ökologie - Diversitätsforschung - Naturelemente

Carl Beierkuhnlein (Bayreuth)

Biodiversität und Raum

Biodiversity and space

Mit 10 Figuren und 2 Tabellen

Die 'United Nations Conference on Environment and Development' von Rio griff im Jahr 1992 ein Thema auf, welches seit Mitte der 80er Jahre intensiv diskutiert wurde (Wilson 1985a, b; 1989). 159 Nationen unterzeichneten eine internationale Konvention zum Erhalt der 'Biodiversität'. Ende 1993 trat sie in Kraft. Wenn sich auch in den letzten Jahren zahlreiche wissenschaftliche Beiträge und Bücher mit dem Thema Biodiversität befassen, so ist doch die Fragestellung der Vielfalt bei ökologischen Arbeiten keineswegs neu. Die Wurzeln der (Bio-) Diversitätsforschung liegen Jahrzehnte zurück (Arrhenius 1921, Gleason 1922), allerdings hat der Begriff inzwischen eine inhaltliche Erweiterung von 'Artenvielfalt' hin zu 'Vielfalt an biotischen Eigenschaften' erfahren. Bislang wird die wissenschaftliche Diversitätsdiskussion vorwiegend von biologischer Seite geführt, doch ist es offensichtlich, daß der Raumbezug eine wesentliche Rolle bei der Analyse und Bewertung der Biodiversität spielt. Eine stärkere Beteiligung von Geographen wird daher auch von Biologen gefordert (Raven und Wilson 1992).

1. Biodiversität: Zur Klärung des Begriffes

Intosh 1967; Hurlbert 1971; Whittaker 1972; Hill 1973; Peet 1974; 1975).

Für die Kennzeichnung der Vielfalt von Lebensgemeinschaften wurde bis in die 80er Jahre in den Biowissenschaften der Begriff 'Diversität' benutzt. Diversität wurde allerdings nur im Sinne von 'Artenvielfalt' verstanden. Frühzeitig wurden Diversitätsindizes zur numerischen Kennzeichnung der Diversitätseigenschaften entwickelt (Simpson 1949; Shannon und Weaver 1949). Bereits Ende der 60er und Anfang der 70er Jahre erfolgte eine eingehende theoretische Auseinandersetzung mit diesem Diversitätsbegriff (Pielou 1966; Mc

Whittaker (1962; 1972; 1977) führte die spezifischeren Bezeichnungen: α -Diversität, β -Diversität und γ -Diversität ein, um Artenvielfalt auf verschiedenen Maßstabsebenen zu kennzeichnen. α - und γ -Diversität geben dabei eine Artenzahl pro Fläche an. α -Diversität bezeichnet die Artenzahl einer konkreten einheitlichen Fläche, z.B. eines Ökotops oder eines Pflanzenbestandes, und γ -Diversität die gesamte Artenzahl eines größeren Gebietes z.B. einer Landschaft oder eines Landes, β -Diversität hingegen beschreibt die Verände-

zung der Artenzusammensetzung im Vergleich verschiedener Ökotope, z.B. entlang eines Gradienten, und wird dimensionslos über Ähnlichkeitswerte ausgedrückt oder sie wird für einen zeitlichen Vergleich genutzt und ist dann als 'turnover'-Rate zu verstehen (Wilson und Shmida 1984).

Umfassender wurde 'biologische Diversität' von Lovejoy (1980) als Gesamtheit der biotischen Vielfalt verstanden und nicht mehr auf die Vielfalt der Lebewesen beschränkt. Die internationale Biodiversitätskonvention von 1992 definiert in ähnlicher Weise: '*Biological Diversity*' means the variability among living organisms from all sources, including, inter alia, terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and the ecological complexes of which they are part; this includes diversity within species, between species and of ecosystems.' Der Begriff wird damit auf die ökosystemare Ebene ausgedehnt. Zusätzlich wird ausgedrückt, daß Kulturpflanzen ein Teil der biotischen Diversität sind. Da nicht die Vielfalt der Wissenschaft der Biologie, sondern die Vielfalt der biotischen Eigenschaften gemeint ist, ist begrifflich 'biotische Diversität' vorzuziehen.

Die Formulierung biotische ('biological') Diversität als '*total variability of life on earth*' (Heywood und Baste 1995) zu bezeichnen, geht, ohne dies explizit auszudrücken, noch weiter über den bisherigen Sinngehalt des Begriffes hinaus.

Betrachtungsobjekten (Naturelementen) unterschiedlicher hierarchischer Zurordnung (Organe, Organismen, Lebensgemeinschaften, Ökosysteme) können räumliche, zeitliche und funktionale Eigenschaften beigemessen werden. Deren Variabilität stellt ebenfalls einen Aspekt der biotischen Vielfalt dar.

In Erweiterung des Whittakerschen Ansatzes kann man α -, β - und γ -Diversität nun allge-

meiner als Vielfalt eines bestimmten biotischen Parameters innerhalb einer räumlichen, zeitlichen oder funktionalen Einheit (α), im Vergleich einzelner Einheiten (β) und als Variabilität in der Gesamtheit aller Einheiten (γ) verstehen.

Die heute gebräuchliche Kurzform 'Biodiversität' geht auf W.G. Rosen zurück, der 1985 das Wort 'BioDiversität' im Rahmen der Planung des 'National Forum on Bio Diversity' kreierte. In der Folge wurde durch bibliographisch unexakten Gebrauch daraus Biodiversität. Die Resultate dieses ersten Biodiversitätsforums, welches im Jahr 1986 in Washington, D.C. stattfand, wurden von Wilson und Peter (1988) publiziert und stellten den Beginn weltweiter Aktivitäten zum Erhalt der biotischen Diversität dar. Eine aktuelle Fortschreibung liefern Reaka-Kudla et al. (1997). Der Begriff Biodiversität ist als singlegleich mit biotischer Diversität - wie oben umrissen - aufzufassen.

2. Formen der Biodiversität

2.1 Welche Formen der biotischen Diversität gibt es?

Zunächst interessiert vor allem die Diversität der Eigenschaften und Funktionen konkreter Objekte, real existierender räumlich oder zeitlich lokalisierbarer Einheiten. Wir haben von dieser die Diversität abstrakter Objekte zu unterscheiden (Tab. 1), die gedanklich definierte Einheiten (z.B. Taxa, Syntaxa, Geosyntaxa) behandelt und die Vielfalt innerhalb dieser abstrakten Einheiten ermittelt, also im Grunde die Varianz der Objekte (z.B. der Pflanzenbestände), welche dieser Einheit zugeordnet werden. Sie kann als eine Form der β -Diversität im Sinne von Whittaker (1972) verstanden werden. Die Diversität abstrakter Objekte ist von der konkreten zönotischen Diversität, wie sie unten beschrieben wird, zu

Tab. 1 Beispiele für konkrete und abstrakte biotische Einheiten auf den verschiedenen Integrationsstufen / Examples for concrete and abstract biotic units at the different levels of integration

Integrationsstufe	konkrete Einheit	abstrakte Einheit
Organ-Ebene	Pflanzenteil	Baelement
Organismische-Ebene	Individuum	Taxon
Zönotische-Ebene	Bestand	Syntaxon
Systemische-Ebene	Ökosystem	Geosyntaxon

unterscheiden, denn jene kennzeichnet die Vielfalt an unterschiedlichen Lebensgemeinschaften in einem konkreten topographischen Raum (z.B. einem Naturraum).

Die konkrete Vielfalt des Lebens läßt sich im Rahmen verschiedener hierarchisch in sich untergliederter Integrationsstufen betrachten. Die Schwierigkeit Naturelemente, also biotische Kompartimente verschiedener Organisationshöhe, zu abstrakten Einheiten zusammenzufassen und abzugrenzen, soll hier nur angerissen werden. Derartige Klassifikationen (z.B. zu Familien, Assoziationen, Formationstypen) sind eher als gedankliches oder sprachliches Hilfsmittel zu verstehen, denn als wirklich existent.

Figur 1 zeigt ein mögliches Gliederungs-schemata der biotischen Diversität. Darin werden die wesentlichen Integrationsstufen in einen räumlichen, zeitlichen und funktionalen Bezug gestellt. Ähnliche Schemata wurden u.a. von Noss (1990) entwickelt, wobei jedoch zeitliche Aspekte vernachlässigt werden. Auch Solbrig (1994) erarbeitet eine Gliederung der verschiedenen Formen der Biodiversität, welche allerdings nicht schlüssig ist, da sie unterhalb der Ebene der Organismen (Arten) und Populationen eine Ebene der Moleküle und

Gene ausscheidet. Gene sind jedoch eine Eigenschaft von Arten und nicht eine ihnen untergeordnete Organisationsebene. Sie können bestenfalls zur Differenzierung auf der Ebene der Organismen (Arten) verwendet werden, wenn man sich für Populationsstrukturen interessiert.

Generell wächst mit zunehmender Integration (Organisation) auch die Komplexität der Naturelemente. Für die Analyse von Eigenschaften einzelner Stufen können jeweils räumliche, funktionale und zeitliche Parameter oder Kombinationen hiervon ausgewählt werden. Als Arten klassifizierte Organismen verkörpern lediglich eine dieser Stufen. Die ihnen zuzuordnenden Individuen können sowohl in sich weiter differenziert, als auch umfassenderen Einheiten zugeordnet werden. Neben den Organismen sind ihre Untereinheiten (Organe) sowie übergeordnete Einheiten (Biozöosen, Ökosysteme, Formationen) als Objekte denkbar. Die Vielfalt ihrer verschiedenen Eigenschaften kann auf jeder Integrationsebene untersucht und einer Analyse unterzogen werden (Tab. 2).

Jede der verschiedenen Formen der biotischen Diversität (räumlich, zeitlich, funktional) kann

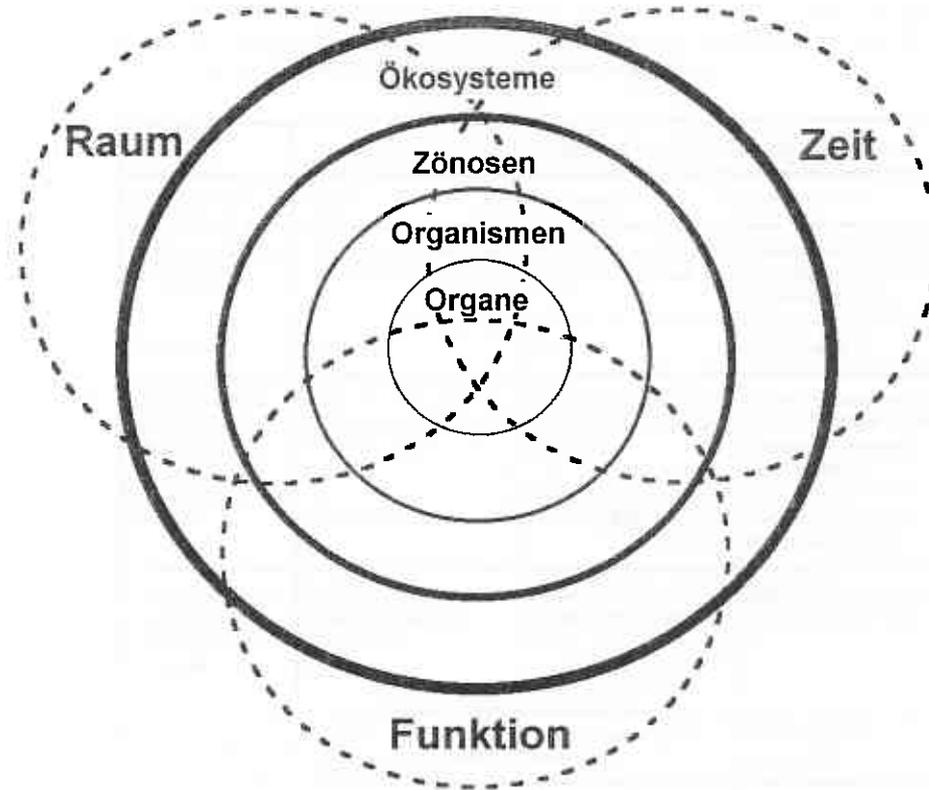


Fig. 1 Schematische Gliederung der Formen biotischer Diversität. Die konzentrischen Kreise repräsentieren die verschiedenen biotischen Integrationsebenen. Sie können in Bezug zu räumlichen, zeitlichen und funktionalen Aspekten gesetzt werden / *Schematic arrangement of different forms of biotic diversity. The concentric circles represent the different levels of biotic organisation. They can be related to aspects of space, time and function*

zu Aspekten eines anderen Bereiches in Bezug gesetzt werden. Beispielsweise kann die zeitliche Vielfalt der Blütenentwicklung in den verschiedenen Hörschichten eines Waldes untersucht werden.

2.2 Die Integrationsstufen der Naturelemente

Organe von Tieren und Pflanzen können auf der Grundlage ihrer physiognomischen Viel-

falt klassifiziert werden (Organ-Ebene). Diese Daten können ökologisch (funktional) oder bezüglich ihrer räumlichen und zeitlichen Verteilung ausgewertet werden. Es kann interessieren, welche Formen von Wurzelsystemen bestehen, wie groß der Anteil von immergrünen Blättern an der Biomasse ist oder wie sich die Vielfalt der Blattformen darstellt (Fig. 2).

Zahlreiche Arbeiten zur Biodiversität befassen sich ausschließlich mit dem genetischen

Tab. 2 Räumliche, funktionale und zeitliche Aspekte der Diversität auf vier Integrationsebenen mit Beispielen aus der Vegetation / *Spatial, functional and temporal aspects of diversity at different levels of integration demonstrated at examples from vegetation*

	1. Integrationsebene	2. Integrationsebene	3. Integrationsebene	4. Integrationsebene
Kompartimente	Organe	Organismen	Zönosen	Ökosysteme
Vielfalt bezüglich der <u>Einheiten</u>	Differenzierung nach der Ähnlichkeit der Form	Differenzierung nach der Ähnlichkeit der Gene	Differenzierung nach der Ähnlichkeit der Arten-Zusammensetzung	Differenzierung nach der Ähnlichkeit der Funktionen
Beispiele	Laubblätter	Baumarten	Buchenwald	Laubwaldökosystem
Vielfalt bezüglich der räumlichen Eigenschaften in der <u>Fläche</u>	Differenzierung nach den Verteilungseigenschaften der Pflanzenteile in der Fläche	Differenzierung nach der Verteilung der Arten in der Fläche	Differenzierung nach der Bildung flächiger Muster („patterns“) einzelner Gesellschaften	Differenzierung nach der flächigen funktionalen Verknüpfung diverser Vegetationseinheiten
Beispiele	Blattflächenindex	Individuendichte	Lineare Vegetationsstrukturen (Hecken)	(Hochmoor-) Vegetationskomplexe
Vielfalt bezüglich der räumlichen Eigenschaften in der <u>Höhe</u>	Differenzierung nach der Höhenverteilung der Pflanzenteile	Differenzierung nach der Höhenverteilung der Arten	Differenzierung nach der Bestandesschichtung	Differenzierung nach der höhenmäßigen funktionalen Verknüpfung diverser Vegetationseinheiten
Beispiele	Lage der Überdauerungsknospen	Naturverjüngung von Baumarten	Mehrschichtige Laubwälder	Tropische Regenwald-Ökosysteme
Vielfalt bezüglich der <u>funktionalen</u> Eigenschaften	Differenzierung nach funktionalen Eigenschaften der Pflanzenteile	Differenzierung nach den funktionalen Leistungen der Arten	Differenzierung nach den funktionalen Beziehungen zwischen den Arten	Differenzierung nach funktionalen Beziehungen zwischen der Lebensgemeinschaft und dem Standort
Beispiele	Rhizome als Speicherorgane	Stickstoff-Fixierer	Moos-Synusien	Mangroven
Vielfalt bezüglich der <u>zeitlichen</u> Eigenschaften	Differenzierung nach der Lebensdauer der Pflanzenteile	Differenzierung nach der Lebensdauer der Individuen	Differenzierung nach der Entwicklungsdauer der Zönosen	Differenzierung nach der zeitlichen Variabilität der Ökosysteme
Beispiele	Wintergrüne Blätter	Annuelle Arten	Sukzessionsstadien	Stabile Quellökosysteme

Betrachtungsmaßstab (Organismische Ebene), der Betrachtung der Vielfalt des Genpools. Bei Populationen kann sie sich in verschiedenen Genotypen ausdrücken, muß dies aber physiognomisch nicht tun. Die Angabe der Vielfalt (Zahl) an Spezies als Maß für die genetische Vielfalt ist die häufigste Form der

Biodiversitätskennzeichnung (Fig. 3). Es ist einfach Auflistungen von Arten zu erstellen. Arten erscheinen klar abgegrenzt und beschrieben. Das Art-Konzept des potentiell freien Genflusses zwischen den Individuen läßt sich allerdings auf 'Arten' bei welchen Selbstbestäubung, Parthenogenese oder klonales

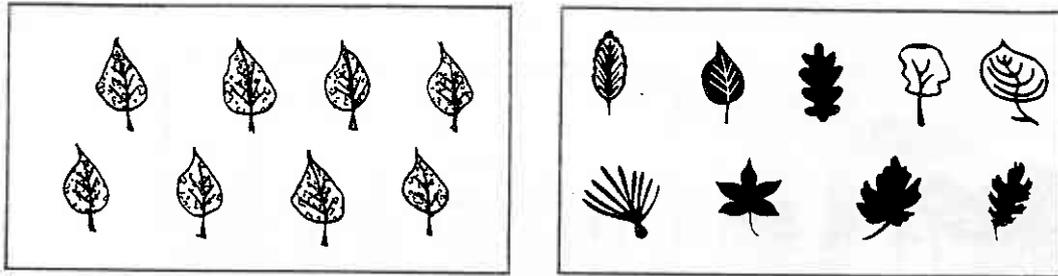


Fig. 2 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Organe am Beispiel unterschiedlich vielfältiger Blattformen zweier Bestände / Schematic diagram of low and high diversity at the level of organs presenting stands with different variety in leaf shapes

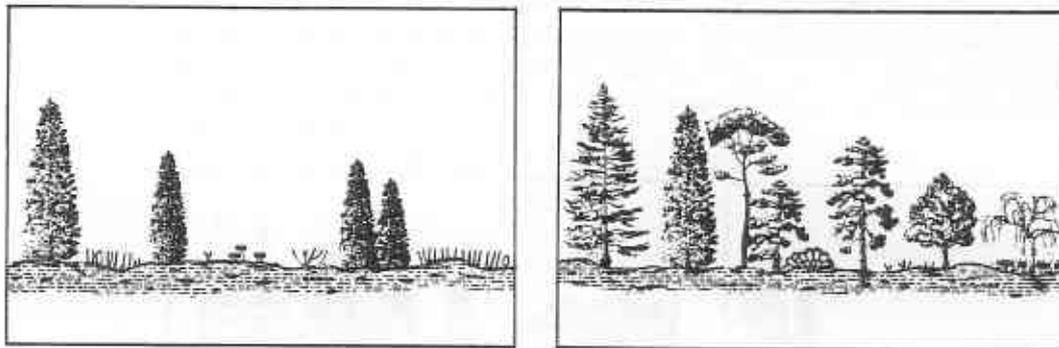


Fig. 3 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Arten am Beispiel unterschiedlich artenreicher Pflanzengemeinschaften / Schematic diagram of low and high diversity at the level of species showing communities with different plant species richness

Wachstum vorherrscht nur eingeschränkt anwenden.

Auf der Ebene der Lebensgemeinschaften (Zönotische Ebene) kann für bestimmte Räume, Zeiten oder Ökosysteme bei Tieren z.B. die Vielfalt an Gilden, bei Pflanzen an Synusien, Pflanzengesellschaften oder Sigmäten angegeben werden (Fig. 4). Nun interessieren die Wechselwirkungen zwischen Arten und die Regelmäßigkeiten ihres gemeinsamen Auftretens.

Schließlich ist es auch bei Ökosystemen (Systemische Ebene) möglich die Vielfalt der Einheiten eines Gebietes zu erfassen und zu vergleichen. Die Unterschiedlichkeit der Öko-

systeme (Fig. 5) erlaubt Aussagen über die Diversität auf einer hohen Integrationsstufe.

Die Einheiten jeder Ebene sind durch ihre Zusammensetzung aus Kompartimenten niedrigerer Stufen gekennzeichnet. Hinzu kommen Eigenschaften, die eine neue Qualität aufweisen (genetische, zönotische, ökologische). Mit wachsender Komplexität erweist sich allerdings die räumliche und inhaltlich-abstrakte Abgrenzung von Einheiten zunehmend als problematisch. Sie zeigen mehr und mehr individuellen Charakter.

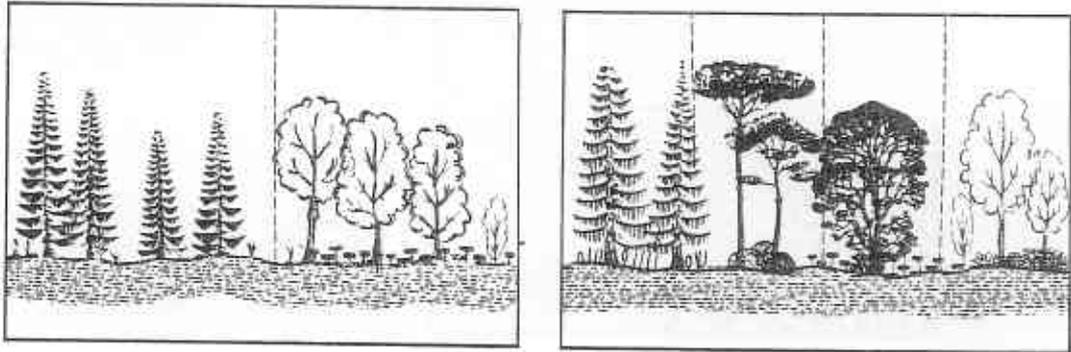


Fig. 4 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Biozönosen am Beispiel unterschiedlicher Zahl von Pflanzengesellschaften in Ökosystemen/Schematic diagram of low and high diversity at the level of communities showing ecosystems with different richness in plant communities

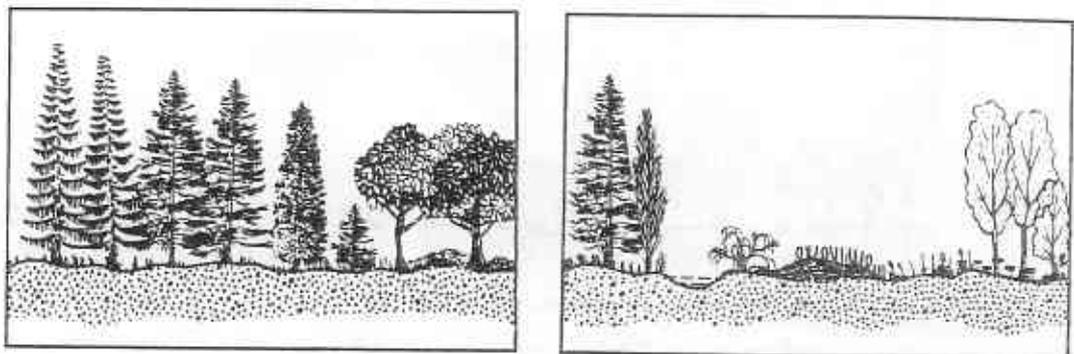


Fig. 5 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Ökosysteme am Beispiel unterschiedlich diverser Ökosystem-Ausstattung von Landschaften/Schematic diagram of low and high diversity at the level of ecosystems showing landscapes with different richness in ecosystems

2.3 Diversität von Naturelementen im Raum

Stellt man einen expliziten Bezug zum Raum und seinen Eigenschaften her, so kann man das zunächst flächenbezogen tun (Größe, Lage, Abgrenzung etc.). In konkreten Flächen können Verteilungseigenschaften (z.B. Biomasse, Deckung etc.) von Organen, Organismen, Zönosen oder Ökosystemen erfaßt werden. Nimmt man Arten, so können die Dichte der Individuen, ihre relative Frequenz, Deckung

oder Abundanz Parameter für die α -Diversität sein. Die Gleichförmigkeit innerhalb von Zönosen kann über die Evenness beurteilt, ihre Unterschiedlichkeit (β -Diversität) über Ähnlichkeits- oder Distanzmaße beschrieben werden. Auf landschaftlicher oder naturräumlicher Ebene wird entsprechend die Vielfalt an ökosystemaren Einheiten (Fig. 6), ihre Homogenität bzw. Heterogenität untersucht. Naturelemente können musterbildend auftreten ('pattern diversity') und auf diese Weise

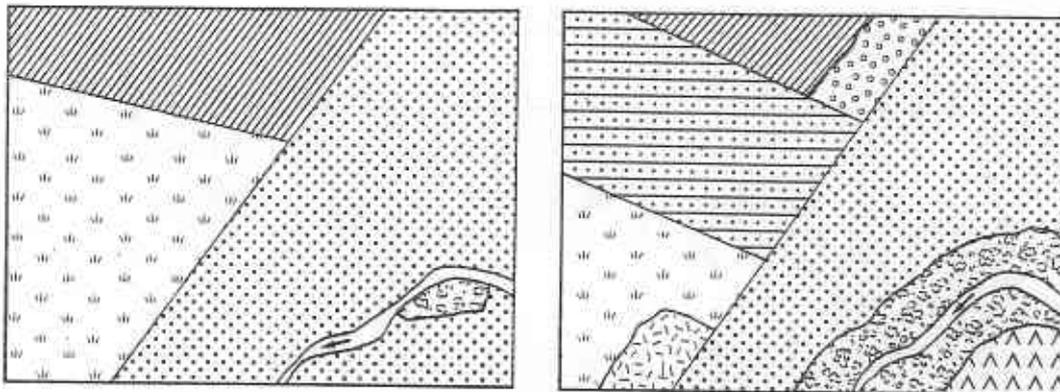


Fig. 6 Schematisierte Darstellung geringer und hoher horizontal-räumlicher Diversität flächiger Raumeinheiten (z.B. Biotopausstattung) / Schematic diagram of low and high twodimensional spatial diversity of units (e.g. biotopes) at the surface of an area

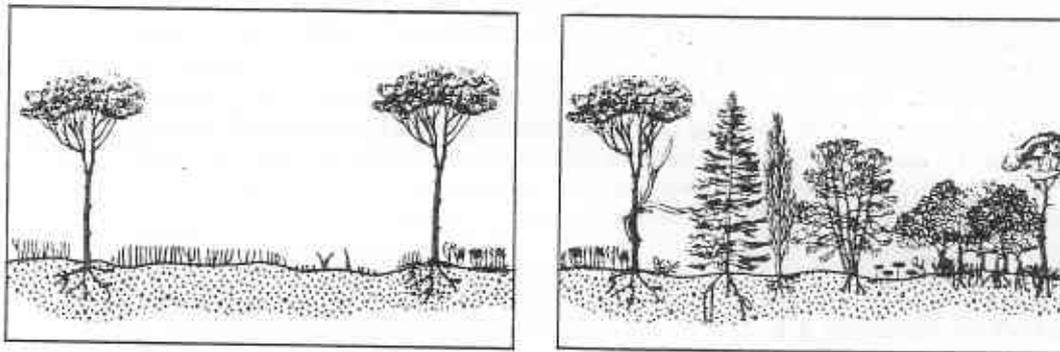


Fig. 7 Schematisierte Darstellung geringer und hoher struktureller Diversität am Beispiel unterschiedlich strukturierter Vegetationseinheiten / Schematic diagram of low and high structural diversity representing structurally different vegetation types

zur Vielfalt einer Untersuchungseinheit beitragen.

Ein wesentlicher Teil der räumlichen Vielfalt ist die dreidimensionale physiognomische Organisation der Zönosen. Strukturvielfalt geht oft mit einer Vielfalt verschiedener Integrationsstufen einher. In Vegetationsbeständen ist die Raumnutzung am besten über biometrische Parameter zu charakterisieren. Als Strukturelemente, welchen neben strukturellen auch textuelle (Barkman 1979) Ei-

genschaften zugemessen werden können, eignen sich verschiedenste Pflanzenteile. Ein weiterer Ansatz ist die Untersuchung der dreidimensionalen Verteilung der Arten in Zönosen (Fig. 7) um z.B. Aussagen über die Altersstruktur zu ermöglichen oder die Vegetationsstruktur zur Kennzeichnung von Formationen zu nutzen.

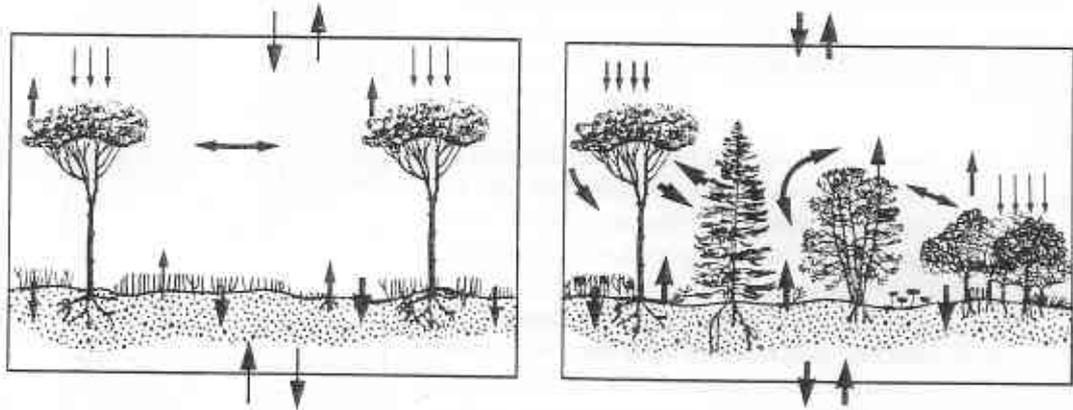


Fig. 8 Schematisierte Darstellung geringer und hoher funktionaler Diversität (Ökologische Komplexität) im Vergleich verschiedener Ökosysteme. Für die Beurteilung dieser Form der Diversität spielt die Vielfalt an verschiedenen Interaktionstypen sowie deren Intensitätsspanne eine Rolle. Die Eigenschaften von Prozessen sowie von Stoff- und Informationsflüssen können sowohl zwischen Lebewesen als auch zwischen ihnen und der unbelebten Umwelt interessieren / Schematic diagram of low and high functional diversity (ecological complexity) comparing different ecosystems. Evaluating this form of diversity the diversity of interactions and their intensities have to be regarded. The properties of processes and flows of compounds and information may interest between biota themselves as well as between them and their environment

2.4 Diversität von Naturelementen in der Zeit

Wird die Vielfalt des zeitlichen Auftretens von Naturelementen und deren quantitative Variabilität beschrieben, so kann deren diurnales, saisonales und langjähriges Verhalten unterschieden werden. Es kann gefragt werden, ob eine Art immergrün, ob sie ausdauernd ist. Das Blütenangebot zu bestimmten Jahreszeiten, die Verteilung der Fruchtreife oder der Bedeckungsgrad in seiner zeitlichen Variabilität können Objekte der zeitlichen Diversität sein. Die Unterschiedlichkeit der Oszillationen der Artenzahlen durch alljährlich zu- und abwandernde Arten (z.B. Vögel) können untersucht werden. Ein Vergleich der von Ökotyp zu Ökotyp sehr unterschiedlichen Sukzessionsabläufe kann Aussagen über charakteristische zeitliche Diversitätseigenschaften der Räume erlauben (Fig. 8).

2.5 Diversität der Funktionen von Naturelementen

Bei einer funktionalen Betrachtung interessiert die Vielfalt der Prozesse (z.B. Assimilation, Transpiration) und Stoffflüsse (Transport und Speicherung) sowie deren quantitative Bedeutung (Fig. 9). Auf der Ebene der Organe können Wasserspeicherung, Mykorrhizierung, Biomasseentwicklung oder Blütenangebot interessieren, bei Individuen die Formen des Kohlenstoff-Metabolismus, Nutzung von Stickstoffquellen, Gasaustausch etc. Auch kann ihre Bedeutung für andere Organismen betrachtet werden. Zönosen können ebenfalls funktional zusammengefaßt bzw. unterschieden werden (Synusien) und Ökosysteme sind grundsätzlich funktional definiert. Ihre Vielfalt an trophischen Ebenen, ökologischen Nischen, Nahrungsnetzen kann qualitativ gekennzeichnet werden.

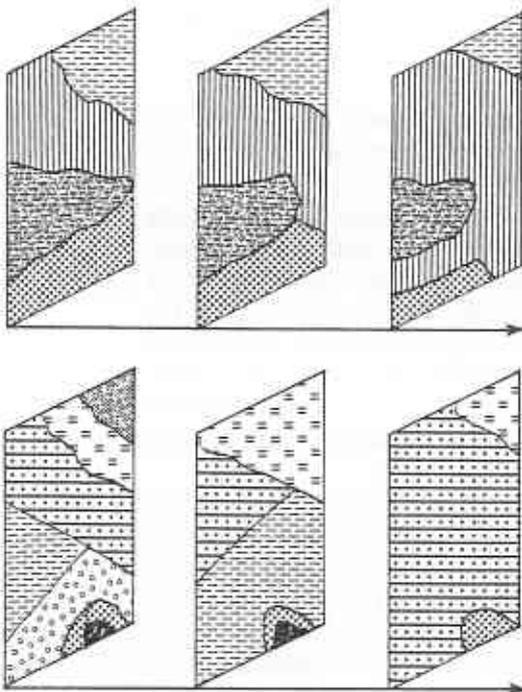


Fig. 9 Schematisierte Darstellung geringer (oben) und hoher (unten) zeitlicher Diversität am Beispiel unterschiedlicher Variabilität der Ausstattung von Räumen mit flächigen Elementen in einer gegebenen Zeitspanne / Schematic diagram of low (top) and high (bottom) temporal diversity represented by the different variability of areas according to the spatial arrangement of their elements

3. Die Entwicklung der Biodiversität

3.1 Wie viele Arten gibt es?

Die Angaben zur Zahl der bislang beschriebenen Arten weichen stark voneinander ab. Nach Wilson (1988) sind es $1,4 \cdot 10^6$, nach Groombridge (1992) $1,5 - 1,7 \cdot 10^6$ Arten und nach Stork (1988) $1,8 \cdot 10^6$ Arten an. Schätzungen zu der Zahl tatsächlich existierender Arten bewegen sich zwischen $5 \cdot 10^6$ und 10^8 Arten. (May 1986; 1988; 1990; Wilson 1988, Raven und Wilson 1992; Rosenzweig 1995).

Besonders artenreich sind die Tropen (80 % der weltweit auftretenden Arten) und vor allem die tropischen Regenwälder, die als 'Hot-spots der Biodiversität' (Myers 1988) angesehen werden. Sie enthalten mehr als 50 % der existierenden Arten.

Ein Großteil der bislang beschriebenen Arten bzw. die Vertreter der besonders gut bearbeiteten Artengruppen sind entweder vergleichsweise groß (nimmt man die mittlere Größe der Tier- oder Pflanzenarten insgesamt) oder besonders attraktiv. Vögel, Schmetterlinge oder großschalige Muscheln sind sehr gut bearbeitet, unscheinbare Artengruppen wurden vernachlässigt. Offensichtlich sind unsere Kenntnisse über die Artenvielfalt sehr von ästhetischen Eigenschaften und Zugänglichkeit beeinflusst, sonst wäre der geringe Kenntnisstand zur Artenzahl der Bakterien (lediglich 4 000 Arten bekannt), Pilze (69 000 Arten bekannt - 1,5 Millionen Arten vermutet) oder kleinwüchsigen Tierarten wie Insekten nicht zu erklären. Dabei stellen Arthropoden einen überragenden Teil der Tiere (91 %) und damit etwa 79 % der globalen Artenvielfalt (Wilson 1985). Im Grunde ist nach Rosenzweig (1995) die Antwort auf die Frage 'Wie viele Insekten?' die Antwort auf die Frage 'Wie viele Arten?'

Selbst bei scheinbar gut bekannten Artengruppen gelangen immer noch Neufunde. May (1986) rechnet mit der jährlichen Neuentdeckung eines Säugetiers und dreier Vogelarten. Ähnliches gilt für Gefäßpflanzen. In Mittelamerika wurden in den 80er Jahren Vertreter dreier neuer Pflanzenfamilien gefunden (Raven und Wilson 1992). Insgesamt sind es jedoch vor allem entomologische Studien in den Kronenbereichen der tropischen Regenwälder (Erwin 1982), welche bisherige Hochrechnungen zur Artenzahl nach oben korrigieren (Wilson 1988).

3.2 Welche Zeiträume sind für die Entwicklung der Biodiversität relevant?

Biodiversität ist keine statische Eigenschaft, sondern Spiegelbild von Prozessen und ihrer zeitlichen Variabilität. Bei globaler Sicht ist auf der genetischen Ebene z.B. die Artbildung zu beachten. Lokal sind erfolgreiche Etablierung von Ausbreitungseinheiten sowie aktive Zuwanderung bedeutsam. Es wirken sehr unterschiedliche Zeitskalen.

Die phylogenetische Entwicklung (und Verdrängung) von Arten über geographische und kompetitive Speziation ist von zeitlichen Prozessen im Bereich 10^8 bis 10^0 Jahre beeinflusst. Für nacheiszeitliche Ausbreitungs- und Verdrängungsprozesse in den gemäßigten Breiten und den borealen Regionen ist eine Zeitskala von 10^5 bis 10^0 Jahre relevant. Sie sind bis heute nicht abgeschlossen. Die Ausbreitung (und Verdrängung) von Arten als Folge der menschlichen Besiedlung und Landbewirtschaftung ('agrarisches Revolution') erfolgte in Mitteleuropa in der Zeitskala von 10^3 bis 10^0 Jahren. Und letztlich ist die Verdrängung und Ausbreitung von Arten als Folge der 'industriellen Revolution' in der Zeitskala von 10^2 bis 10^0 Jahren zu verstehen. Für die letzten 50 Jahre müßte jedoch noch ein Begriff gefunden werden, vielleicht der der 'infrastrukturellen Revolution'. In diesem Zeitraum überwiegt, bedingt durch die Auswirkungen der zunehmenden Verknüpfung der Märkte (technologischer Austausch, Globalisierung des Handels), erstmals der Artenverlust im Vergleich zu Zuwanderung oder Artbildung (Ehrlich 1988).

4. Raum-zeitliche Beeinflussungen der Biodiversität

Zumeist wird bei Arbeiten zur Biodiversität bestimmter Gebiete deren Artenvielfalt be-

urteilt. Im weiteren werden ebenfalls Aspekte der Artenvielfalt besonders beleuchtet, sie stehen jedoch in enger Wechselbeziehung mit der Diversität höherer und tieferer Integrationsstufen.

Eines der bekanntesten theoretischen Modelle der Biogeographie zur räumlichen Analyse der Artenvielfalt ist das Konzept der Inselbiogeographie von MacArthur und Wilson (1967). Neben anderen Größen (Entfernung, benachbarte Trittsteine etc.) wird darin - modifiziert durch Konstanten (c , z) - eine enge Beziehung zwischen Flächengröße (A) und Artenzahl (S) entwickelt ((1) und (2)). Dieser Zusammenhang wird bis heute als eine der 'most robust conclusions of ecological science' angesehen (Reid 1994).

$$S_{(A)} = c A^z \quad (1)$$

Geht A_0 nach A_n so wird angenommen, daß sich S_0 zu S_n entwickelt. Daraus folgt:

$$S_n / S_0 = c A_n^z / c A_0^z = A_n^z / A_0^z \quad (2)$$

Das bedeutet, daß eine Veränderung der Flächengröße eng mit einer Veränderung der Artenzahl einhergeht. z kann zwischen 0,1 und 1 variieren, liegt in der Regel jedoch bei 0,15 bis 0,35. Wir nehmen im Weiteren den Wert 0,25 an. Bei einer Verzehnfachung der Fläche verdoppelt sich etwa die Artenzahl. S ist also eine Funktion von A (3) und A kann sich in der Zeit ändern (4). Daraus ergibt sich die Abhängigkeit der Veränderung der Artenzahl in der Zeit von der Veränderung der Flächengröße (5). Zusätzlich wäre noch die zeitliche Variabilität im Flächenangebot zu beachten. Sie ist jedoch schwierig zu fassen.

$$S_{(A)} = f_{(A)} \quad (3)$$

$$A = f_{(t)} \quad (4)$$

$$S'_{(t)} = f'_{(A)} \quad (5)$$

Bezüglich der Beeinflussung der Biodiversität durch Raumeigenschaften simplifiziert diese Formel zu stark. Die Vielfalt der Naturelemente (Arten, Lebensgemeinschaften, Formationen, Ökosysteme etc.) eines Gebietes ist nicht zuletzt durch die Vielfalt der Umweltbedingungen, die innere abiotische Heterogenität oder Standortvielfalt ('*habitat diversity*', HD) ((6) bis (8)) (Connell und Orias 1964; Johnson et al. 1968; Ricklefs 1977). Da sich Habitate diverser Arten in unterschiedlichem Maß überlappen sollten bei räumlichen Fragen flächenbezogene Bezeichnungen wie Bio-, Physio- oder Ökotope vorgezogen werden.

Es zeigt sich, daß relativ kleine isolierte terrestrische Lebensräume aufgrund der die Standortvielfalt fördernden Randeffekte außergewöhnlich artenreich sind. Eine Reduzierung der Fläche einer Einheit führt dann also nicht zwingend zu einer Verringerung der Artenzahl, sondern ist eventuell mit dem Verlust weniger spezialisierter, bei gleichzeitigem Zugewinn zahlreicher ubiquitärer Arten verbunden. Die Vielfalt der Standortbedingungen kann physikalisch (z.B. Reliefgegebenheiten, Bodengefüge, Klimaeigenschaften) oder chemisch (z.B. Bodenchemismus, Nährstoffverfügbarkeit, Nährstoffeinträge) betrachtet werden.

$$S_{(A)} = f_{(HD)} \quad (6)$$

$$HD = f_{(t)} \quad (7)$$

$$S'_{(t)} = f'_{(HD)} \quad (8)$$

Eine ähnliche Einflußgröße ist die Diversität der anthropogenen Standortbeeinflussungen (Nutzung, Störung, Belastung) ('*land use diversity*', LUD) ((9) bis (11)). Menschliche Einflüsse können bezüglich ihrer Zielgerichtetheit, Intensität, zeitlichen und räumlichen Wirksamkeit differenziert werden. Die wesentliche flächenbedeutsame Einflußgröße

ist die menschliche Landnutzung. In der Regel sind derartige gezielte anthropogene Beeinflussungen von Ökosystemen mit einem Eintrag von Energie verbunden. Dieser erfolgt entweder in chemischer Form (z.B. Düngung) oder physikalisch durch mechanische Eingriffe (z.B. Mahd, Ernte). Bis in die Mitte dieses Jahrhunderts wirkte sich dieser Energieinput positiv auf die Artenvielfalt aus. Die Rodung von Waldflächen oder die Entwicklung extensiver Landnutzungstechniken erhöhten aus der Sicht der Biota die Vielfalt der Standortbedingungen und erweiterten somit das Habitatangebot. Durch menschliche Einflüsse können also lokal durch die zunehmende Standortvielfalt Lebensbedingungen für eine höhere Zahl von Arten geschaffen werden. Dies führt in manchen Fällen zur Ausdifferenzierung genetisch stabiler Arten. Wahrscheinlicher ist, daß Arten aus benachbarten Gebieten einwandern. Bei zunehmender Eingriffsintensität nimmt die Artenvielfalt erneut ab. Flächen mit hohen Düngereinträgen, häufiger Mahd oder starken Störungen erlauben nur wenigen spezialisierten Arten ein Auskommen.

$$S_{(A)} = f_{(LUD)} \quad (9)$$

$$LUD = f_{(t)} \quad (10)$$

$$S'_{(t)} = f'_{(LUD)} \quad (11)$$

Neben konkreten räumlichen Gegebenheiten ist für den Erhalt oder die Entwicklung der Biodiversität die Existenz bestimmter Vektoren (V) von Bedeutung ((12) bis (14)). Darunter fallen räumliche Elemente (Fließgewässer, Hecken), abiotische Medien (Wind, Meeresströmungen) oder biotische Faktoren (Vogelwanderungen, Schafherden). Sie sind von essentieller Bedeutung für die Bewertung räumlicher Gegebenheiten. Vektoren können neben ihrer Qualität bezüglich Richtung, Intensität (Stärke) und zeitlicher Dauer charakterisiert werden. Auch sie sind zeitlich

veränderbar, wenn z.B. Ausbreitungsmöglichkeiten unterbunden werden.

$$S_{(A)} = f_{(V)} \quad (12)$$

$$V = f_{(t)} \quad (13)$$

$$S'_{(t)} = f'_{(V)} \quad (14)$$

Daraus ergibt sich, daß die Veränderung der Artenzahl eines räumlichen Objektes in der Zeit wie folgt beschrieben werden kann (15):

$$S'_{(t)} = f'_{(A, HD, LUD, V)} \quad (15)$$

5. Der Verlust von Biodiversität

Da nur für den Verlust genetischer Diversität (Arten) Daten vorliegen, kann der Verlust von Naturelementen anderer Integrationsstufen hier nicht eingehender behandelt werden. Damit geht einher, daß auch keine differenzierten Aussagen zum Verlust von Funktionen und zeitlicher Variabilität gemacht werden können, auch wenn derartige Veränderungen teilweise offensichtlich sind (Verlust der Wasser-rückhaltung in geschädigten Bergwäldern, Veränderung des Zugverhaltens von Vögeln).

Beim Verlust von Artenvielfalt muß unterschieden werden, ob Arten global aussterben oder lokal. Auf lokaler Ebene können neben dem Absterben von Populationen mobile Arten mit Hilfe von Vektoren ein Gebiet verlassen oder Ausbreitungseinheiten freigesetzt werden, welche die genetische Information der Population erhalten. Der Begriff 'Erlöschen' ist dann besser geeignet dies zu beschreiben als 'Aussterben'.

Das totale Aussterben von Arten ist im Verlauf der Erdgeschichte ein normaler und durchaus häufiger Vorgang, der seit dem Auftreten der ersten Organismen vor etwa $3,5 \cdot 10^6$ Jahren nachzuweisen ist (Kim und Weaver

1994). Das natürliche Aussterben wird entweder direkt durch Umweltveränderungen ausgelöst oder durch das Auftreten neuer Organismen, die an bestehende Umweltverhältnisse oder ökosystemare Strukturen besser angepaßt sind.

Frühere natürliche Aussterberaten können auf der Grundlage fossiler Artenlisten geschätzt werden. Sie bewegen sich im Bereich zwischen $0,12$ und $0,36 \cdot 10^{-6} \text{ a}^{-1}$ (Rosenzweig 1995). In solchen Werten werden vor allem häufige und weitverbreitete Arten, welche die Vegetation oder die Tierwelt dominieren, hoch gewichtet (Pimm et al. 1995), so daß anzunehmen ist, daß die tatsächlichen Aussterberaten durchaus höher waren. Heute tragen vor allem seltene und nur kleinräumig vorkommende Arten zum Artenverlust bei. Es ist zu erwarten, daß die Wahrscheinlichkeit, solche Arten in Fundstätten anzutreffen sehr gering ist.

Ein massenhaftes Aussterben von Arten war in der geologischen Zeitskala an global wirksame natürliche Umweltkatastrophen gekoppelt, welche sich z.B. über Klimaveränderungen auf die Ökosysteme auswirkten. Die besten Kenntnisse bestehen für das kreidezeitlich/tertiäre Ereignis, welches u.a. mit dem Aussterben der Dinosaurier verbunden war. Dabei wurden 60 bis 80 % der Lebewesen vernichtet (Raup 1992). Dennoch gehen Valentine et al. (1978) davon aus, daß insgesamt nur 2 % der im Vorlauf der Erdgeschichte ausgestorbenen Arten durch die großen Massensterben (Ende Kreide, Späte Trias, Spätes Perm, Spätes Devon, Spätes Ordovizium) verloren gingen.

Wenn argumentiert wird, daß sich die Artenvielfalt nach solchen Katastrophen schließlich immer wieder erholen konnte, so ist zu bedenken, daß sich sowohl der Prozeß des Aussterbens, als auch der der erneuten Artbildungen über mehrere Millionen Jahre erstreck-

te. Der jetzige Artenverlust droht ähnlichen Umfang einzunehmen, wie diese vergangenen Ereignisse, erfolgt äußerst rasch und ist auf den Einfluß einer einzigen Art zurückzuführen, *Homo sapiens*. Weaver und Kim (1994) formulieren das Paradoxon, daß die menschliche Existenz von den Leistungen einer Vielzahl anderer Arten abhängt, die wiederum gerade durch die menschliche Existenz gefährdet sind.

Seit dem Auftreten des Menschen hat dieser, zunächst als Jäger und Sammler, zum Aussterben von Arten beigetragen. Die letzten bewohnbaren Gebiete der Erde, die Pazifischen Inseln, wurden von den Polynesiern erst vor 4000 bis 1000 Jahren erreicht. Aus Knochenfunden kann geschlossen werden, daß es mit steinzeitlicher Technologie gelang, mehr als 2000 Vögel auszurotten, etwa 15 % der globalen Avifauna (Steadman 1995; Pimm et al. 1995).

Allgemein erweisen sich Inseln als besonders empfindlich bezüglich der Beeinflussung ihrer Artenausstattung, wie sich durch die hohen Verluste von Vögeln, Reptilien und Landschnecken auf Hawaii (Steadman 1995), Mauritius, Rodrigues, Réunion, St. Helena und Madeira (WCMC 1992) zeigen läßt. Vermehrt wird der Ansatz der Inselbiogeographie auch auf terrestrische 'Inseln', also auf natürlicherweise isolierte Biotope (z.B. Inselberge) oder auf Fragmente ehemals zusammenhängender Habitats (z.B. Waldinseln) übertragen. Von ökologischen Inseln sollte man aber nur sprechen, wenn die Räume zwischen solchen Raumeinheiten grundsätzlich lebensfeindlich für die in ihnen auftretenden Arten sind. Ist dies nicht der Fall, sind derartige Lebensräume besser als Isolate zu bezeichnen.

Die Ursache für die Empfindlichkeit von Inseln ist ihr hoher Anteil an Endemiten (Pimm

und Askins 1995). Eine lokale Auslöschung der Population auf einer Insel kommt dem totalen Verlust der Art gleich. Generell sind alle Gebiete mit hohen Aussterberaten durch einen hohen Endemitenanteil gekennzeichnet. Dieser ist zwar besonders charakteristisch für Inseln (z.B. sind 90 % der Pflanzen und 100 % der Landvögel Hawaiis dort endemisch), doch ist er auch in lange isolierten Landmassen wie Australien (74 % der Säugetiere) und in klimatisch isolierten Regionen wie Südafrika (70% der Pflanzen des 'Fynbos') (Pimm et al. 1995) zu beobachten. Solche Gebiete sind potentielle Auslöschungszentren. Die Wälder Indonesiens und der Philippinen besitzen - selbst ohne Irian Jaya - 545 endemische Vogelarten. Ihre exzessive und vergleichsweise schnelle und großflächige Abholzung sowie die aktuellen Waldbrände müssen zwangsläufig mit hohen totalen Artenverlusten verbunden sein.

Es sind also nicht unbedingt die artenreichsten Gebiete, die am stärksten vom Artenverlust, und damit auch vom Verlust ökosystemarer Strukturen und Funktionen betroffen sind, sondern jene, die sich durch eine besonders eigenständige Flora und Fauna auszeichnen. Neben der räumlichen Mobilität der Arten ist das Überleben dieser Sippen eine Frage des Raumes, der für ein Ausweichen zur Verfügung steht. Wenn ein Überleben in unbeeinträchtigten Bereichen stattfinden kann, erfolgt lediglich ein lokaler Artenverlust. In isolierten Lebensräumen stehen keine Ausweichflächen zur Verfügung, es kommt zum totalen Verlust von Arten.

Daraus ergibt sich, daß die Flächengröße eines Bezugsgebietes allein, die nach der Arten-Areal-Beziehung die Artenzahl maßgeblich positiv beeinflusst (s.o.), kein ausreichender Parameter zur Beurteilung der potentiellen Gefährdung ihrer Biota ist, wenn auch eine große Fläche, eher die Möglichkeit

bietet bei Beeinträchtigungen 'safe sites' zur Verfügung zu stellen.

Als wichtigste Ursache für den starken rezenten Verlust von Artenvielfalt werden lokale Habitatverluste als Folge der Ausweitung oder Intensivierung menschlicher Aktivitäten angesehen. Die Flächenverluste des tropischen Regenwalds belaufen sich auf etwa $17 \cdot 10^6 \text{ ha} \cdot \text{a}^{-1}$ (Reid 1994). Die Artenzahl der Hylaea wird allein durch diese Rodung um 0,5% pro Jahr reduziert (Raven und Wilson 1992). Für die relativ gut bearbeiteten Artengruppen der Vögel, Säugetiere und Gefäßpflanzen ergibt sich durch die gegenwärtigen Verluste an tropischem Regenwald täglich das Aussterben einer Art (Reid 1992). Generell müssen solche Schätzungen kritisch hinterfragt werden. Dennoch ist selbst bei einer gewissen Reduzierung der Eingriffe zu erwarten, daß innerhalb der nächsten 30 Jahre allein in diesem Biom 5 bis 10 % der Arten aussterben werden und damit bis zu 5 % der weltweit existierenden.

In Mitteleuropa ist der Verlust traditioneller Landnutzungsformen - wie der Streuwiesennutzung in Feuchtgebieten, der Niederwaldwirtschaft oder der Wanderschäferei - bereits seit Jahrzehnten im Gange oder mehr oder weniger erfolgt (z.B. Flachsanzbau im Mittelgebirge, norddeutsche Plaggenwirtschaft). Ähnliche Vorgänge sind, oft mit noch größerer Geschwindigkeit ablaufend, auch in anderen Teilen der Erde zu beobachten. Ihre Ursache ist die technische und wirtschaftliche Entwicklung sowie die infrastrukturelle Verknüpfung der Märkte. Bedingt durch die technologische Entwicklung werden vermehrt einheitliche, im gemeinsamen globalen Markt erfolgreiche Landnutzungstechniken eingesetzt. Es erfolgt eine Uniformierung der landschaftsökologisch wirksamen anthropogen gesteuerten Prozesse (z.B. durch Agrochemikalien). Eine Folge ist der Verlust der oft über

Jahrhunderte entwickelten bisherigen Arbeitsweisen und der daran angepaßten Pflanzen- und Tierarten.

Die über die Landnutzung erfolgenden direkten menschlichen Einflüsse können folglich unterschiedliche Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung haben. Über eine Erhöhung der Strukturvielfalt, über die Beeinflussung der Dynamik und des Stoffhaushaltes kann es lokal zur Erhöhung der Artenvielfalt kommen. Andererseits kann die Zerstörung oder Beeinträchtigung von Flächen mit einem hohen Anteil an spezialisierten oder endemischen Arten zu einem globalen Verlust von Artenvielfalt führen. Dies kann in ein und demselben Gebiet geschehen (Fig. 10). Entscheidend ist, welche Arten gefördert, welche beeinträchtigt werden. Um die Arten jedoch werten zu können, müssen neben Kenntnissen über ihre Standortansprüche vor allem Informationen über ihre geographische Verbreitung vorliegen.

Die atmosphärischen Einträge von Schad- aber auch Nährstoffen haben eine zunehmende Uniformierung der Standortbedingungen zur Folge. Bislang extrem nährstoffarme Flächen, wie Moore oder Binnendünen, werden durch atmosphärische Depositionen aufgedüngt. Die auf solche Biotop beschränkten Spezialisten werden durch konkurrenzstärkere Arten verdrängt. Die Auswirkungen der globalen Erwärmung auf die Artenvielfalt sind noch nicht abzusehen. Es ist denkbar, daß Veränderungen des Strahlungs- und Wärmehaushaltes die Biodiversität negativ beeinflussen (Peters 1994, Fjeldså et al. 1997).

Bedingt durch die zunehmende infrastrukturelle Verknüpfung von Regionen werden vermehrt (gezielt oder zufällig) Organismen in Gebiete gebracht, in welchen sie vorher nicht vorkamen. Zu- und Abwanderung nehmen zu. Der Mensch oder seine Hilfsmittel wirken nun

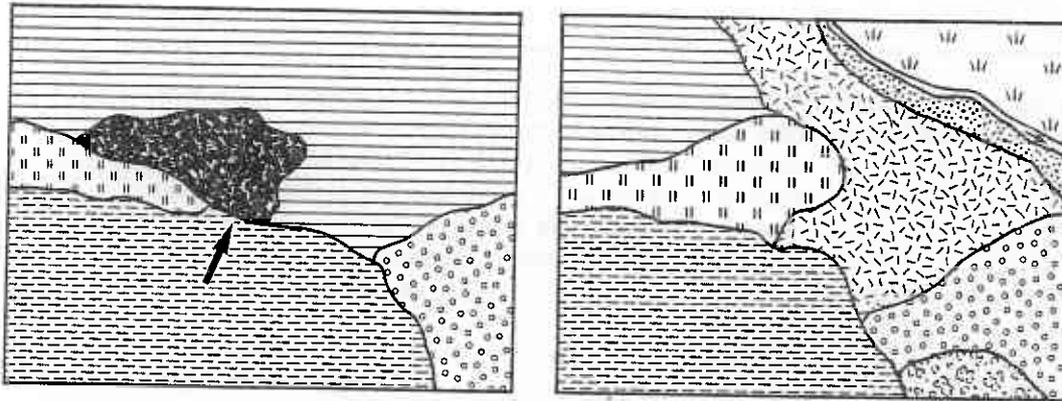


Fig. 10 Während der zeitlichen Veränderung von Räumen kann die Erhöhung der räumlichen Diversität (z.B. an Biozönosen) mit dem Verschwinden eines Naturelementes (Pfeil) einhergehen. In diesem Fall wird die räumliche Diversität erhöht bei gleichzeitigem Verlust von (evtl. seltenen) Elementen / During the temporal changes of areas the increase in spatial diversity (e.g. biocoenoses) can go along with the disappearance of a certain natural element (arrow). In this case the spatial diversity will increase while (perhaps rare) elements are lost

als neue Vektoren. Natürliche Verbreitungsgrenzen werden überwunden. Zunächst wird damit die lokale Biodiversität erhöht. In vielen Fällen sind die indirekten Auswirkungen solcher Neubürger dennoch negativ für die Gesamtartenzahl. Es sind drei Möglichkeiten denkbar:

1. Eingeführte Arten gefährden direkt Arten einer bestehenden Flora oder Fauna, indem sie sich als konkurrenzstärker erweisen. Das Aussterben zahlreicher Beutetiere, wie des Beutelwolfs auf Tasmanien, als Folge der Einführung mittel-europäischer jagdbarer Säugetiere ist ein beredtes Beispiel.
2. Sie können als Prädatoren Arten gefährden, die keine Schutzmechanismen oder Verhaltensweisen bezüglich dieses Tieres besitzen. Eine eingeführte Landschneckenart, welche zur biologischen Kontrolle einer anderen anthropogen verschleppten Art auf den Pazifischen Inseln gezielt eingesetzt wurde, führte zur Auslöschung von

hundertern lokaler Landschneckenarten und -varietäten (Pimm et al. 1995).

3. Es ist letztlich auch naheliegend, daß über das Ausrotten einer bestimmten Art durch einen eingeführten Organismus, die von dieser Art abhängigen Organismen ebenfalls aussterben. Der Verlust einer Wirtspflanzenart kann für spezialisierte Tierarten das Aus bedeuten.

Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens einzelner Arten (X) ist durch die Verknüpfung des Endemitenanteils (E) und der Gesamtartenzahl (S) mit deren Veränderung (S') zu beschreiben (16).

$$X = S'_{(t)} * E * S^{-1} = f'_{(A, HD, LUD, V, S; E)} \quad (16)$$

Wir beobachten weltweit einen deutlichen Anstieg der Artenverluste. Die heutigen Aussterberaten liegen 20- bis 200-fach über den natürlichen Werten (Pimm et al. 1995). Allerdings ist ihre Ermittlung mit zahlreichen Problemen behaftet (Lawton und May 1995).

Es wird erwartet, daß in den nächsten 30 Jahren etwa 20 % aller Arten aussterben werden (Raven und Wilson 1992). Für die nächsten hundert Jahre geht Soulé (1991) von einem Verlust von 50 % der Arten aus. Damit wäre die derzeitige Aussterberate 10^6 mal höher als die Artbildungsrate (May 1988).

Der globale Verlust von Biodiversität betrifft nicht nur wildlebende Organismen. Das World Resources Institute hat zusammen mit der World Conservation Union und dem United Nations Environment Programm (WRI, IUCN und UNEP 1992) festgestellt, daß zunehmend Varietäten, Sorten und Arten von Feldfrüchten gefährdet sind. Ursache ist der zunehmende globale Wirtschaftsaustausch. Indonesien verlor allein im Verlauf der letzten 15 Jahre 1500 lokale Reis-Sorten und bei den sieben weltweit wichtigsten Haustierarten sind etwa 700 Rassen vom Aussterben bedroht (Bisby 1995).

6. Forschungsdefizite und offene Fragen

Es bestehen erhebliche Defizite um das Wissen über die konkrete Zahl der auf der Erde existierenden Arten. Hochrechnungen lassen vermuten, daß wir heute weniger als 15 Prozent aller Arten kennen. Darüber hinaus ist das Wissen um die Verbreitung der Arten eine unabdingbare Grundlage für Schutzbestrebungen. Arten müssen diesbezüglich differenziert betrachtet werden. Pimm et al. (1995) formulieren deutlich diese Defizite: 'Unfortunately, we know the geographical ranges of only a small proportion of species for which we have names.' Hier ist die Biogeographie gefordert.

Viele traditionelle ökologische Untersuchungen nehmen aus Gründen der Vereinfachung und der besseren Handhabbarkeit, aber auch aufgrund des mangelnden Wissens über die

räumliche Diversität von Ökosystemen, an, die untersuchten Einheiten seien räumlich homogen. Dies wird v.a. von landschaftsökologischer Seite als Manko angesehen (Turner und Gardner 1991). Die Kenntnisse über den Einfluß räumlicher Heterogenität auf ökosystemare Prozesse und Stoffflüsse und re-sultierend auf die Biodiversität sind gering.

Aussagen zur Biodiversität haben in der Regel einen klaren Raumbezug. Zeitliche und funktionale Aspekte treten dagegen oft in den Hintergrund. Eine Bewertung der biotischen Diversität erfolgt zumeist mit dem Bezug zu einer konkreten Fläche oder zu einem Betrachtungsmaßstab. In vielen Bereichen, z.B. bei der Beurteilung des Endemismus, stellen sich allerdings Maßstabsprobleme. Sie werden u.a. von Meentemeyer und Box (1987) diskutiert. Eine analytische Auswertung von Daten zur Biodiversität erfordert folglich nicht zuletzt geographische Methoden. Mit Hilfe von GIS können in jüngster Zeit Daten zur Biodiversität mit standörtlichen Daten oder Angaben zur Landnutzung verknüpft werden. Es mangelt jedoch an konkreten Umsetzungen (Wickham et al. 1995).

Während bislang die Erfassung und Beschreibung von Artenvielfalt und deren aktueller Rückgang im Vordergrund der Forschung stand, ist die Bedeutung der Biodiversität für das 'Funktionieren' von Ökosystemen kaum untersucht worden.

Auch sind Fragen der Dynamik, der räumlichen Entwicklung in der Zeit, bisher im Zusammenhang mit der Biodiversität vernachlässigt worden. Die zu untersuchenden Systeme sind nicht statisch, sie unterliegen einer ständigen zeitlichen Veränderung. Arten (Zönosen, Ökosysteme) verändern sich. Ebenso die Standortbedingungen unter welchen sie leben und ihre Verbreitung. Es stellt

sich die Frage: Welche Zeiträume benötigen biotische Kompartimente, um sich an neue Bedingungen anzupassen?

Für die weitere Entwicklung der Biodiversität müssen Vorhersagemodelle entwickelt werden. Auf einfachen inselbiogeographischen Modellen basierende Berechnungen bezüglich zu erwartender Artenverluste haben sich als unzulänglich erwiesen (Heywood und Baste 1995). Parameter wie der Anteil an Endemiten, Nischensättigung und Variabilität der zeitlichen und räumlichen Bedingungen innerhalb der Untersuchungsgebiete sind in Modellberechnungen mit einzubeziehen.

7. Zusammenfassung und Ausblick

Die biotische Vielfalt von Naturelementen kann auf verschiedenen Ebenen untersucht werden. Konventionell werden Organe, Organismen, Zönosen und Ökosysteme bearbeitet. Der Schwerpunkt liegt im Bereich der Organismen und wird als Artenvielfalt ausgedrückt. Manchen Regionen (Tropen) oder Ökosystemen (tropische Regenwälder) wird eine besonders hohe Wertigkeit zugemessen. Auf allen Ebenen lassen sich funktionale, zeitliche und vor allem räumliche Bezüge herstellen.

Für die Artenzahl eines Gebietes, aber auch für die strukturelle und funktionale Vielfalt sowie für deren Veränderung in der Zeit sind vor allem Flächengröße, Habitatvielfalt, Vorhandensein von Vektoren von Bedeutung. Im Vergleich verschiedener Räume zeigen sich große Unterschiede. Einzelne Biome sind besonders artenreich, wie der tropische Regenwald. Die Artenvielfalt dieser Region ist durch Habitatverluste stark bedroht. Ein anderer Gefährdungsschwerpunkt sind endemitenreiche ökologisch isolierte Räume.

Unsere Kenntnisse über die biotische Vielfalt ist noch sehr gering. Die Auswirkungen des derzeitigen Biodiversitätsverlustes sind daher kaum abzuschätzen.

Mit der wachsenden menschlichen Bevölkerung nimmt die Gefährdung von Naturelementen durch menschliche Eingriffe zu und legt eine Verknüpfung biogeographischer und anthropogeographischer Ansätze nahe. Nicht zuletzt forcieren ökonomische Notwendigkeiten erste Bemühungen zum Erhalt der Biodiversität (Costanza et al. 1997). Die Weltbank investiert bereits dreistellige Millionenbeträge und große Pharmakonzerne engagieren sich für den Erhalt der tropischen Biodiversität (Reid 1994).

8. Literatur

- Arrhenius, O. 1921: Species and area. - *J. Ecol.* **9**: 95-99
- Barkman, J.J. 1979: The investigation of vegetation texture and structure. - In: *Werger, M.J.A.* (ed.): *The Study of Vegetation*: 123-160
- Bisby, F.A. 1995: Characterization of biodiversity. - In: *Heywood, V.H., R.T. Watson* (eds.): *Global Biodiversity Assessment*: 21-106
- Connell, J.H., E. Orias 1964: The ecological regulation of species diversity. - *Am. Nat.* **98**: 399-414
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton, M. van den Belt 1997: The value of the world's ecosystem services and natural capital. - *Nature* **387**: 253-260
- Ehrlich, P.R. 1988: The loss of biodiversity. - In: *Wilson, E.O., F.M. Peter* (eds.): *Biodiversity*: 21-27
- Ehrlich, P.R., A.H. Ehrlich 1981: *Extinction. The Causes and Consequences of the Disappearance of Species.* - New York
- Erwin, T.L. 1982: Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species - *Coleopt. Bull.* **35**: 4-75

- Fjeldså, T., D. Ehrlich, E. Lambin, E. Prins* 1997: Are biodiversity 'hotspots' correlated with current ecoclimate stability? A pilot study using the NOAA-AVHRR remote sensing data. - *Biodiversity and Conservation* **6** (3): 401-422
- Gleason, H.A.* 1922: On the relationship between species and area. - *Ecology* **3**: 158-162
- Groombridge, B.* (ed.) 1992: *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. - London
- Heywood, V.H., I. Baste* 1995: Introduction. - In: *Heywood, V.H., R.T. Watson* (eds.): *Global Biodiversity Assessment*: 5-19
- Heywood, V.H., R.T. Watson* (eds.) 1995: *Global Biodiversity Assessment*. UNEP. - Cambridge
- Hill, M.O.* 1973: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. - *Ecology* **54**: 427-431
- Hurlbert, S.H.* 1971: The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. - *Ecology* **52**: 577-586
- Johnson, M.P., L.G. Mason, P.H. Raven* 1968: Ecological parameters and plant species diversity. - *Am. Nat.* **102**: 297-306
- Kim, K.C., R.D. Weaver* 1994: Biodiversity and humanity: paradox and challenge. - In: *Kim, K.C., R.D. Weaver* (eds.): *Biodiversity and Landscapes*: 3-27
- Lawton, J.H., R.M. May* (eds.) 1995: *Extinction Rates*. - Oxford
- Lovejoy, T.E.* 1980: Changes in biological diversity. - In: *The Global 2000 Report to the President*. Vol. 2 (The Technical Report). - Harmondsworth
- MacArthur, R.H.* 1965: Patterns of species diversity. - *Biol. Rev.* **40**: 510-533
- MacArthur, R.H., E.O. Wilson* 1967: *The Theory of Island Biogeography*. - Princeton, N.J.
- May, R.M.* 1986: How many species are there? - *Nature* **324**: 514-515
- May, R.M.* 1988: How many species are there on earth? - *Science* **324**: 1441-1449
- May, R.M.* 1990: How many species? - *Philos. Trans. Roy. Soc. b* **330**: 293-304
- McIntosh, R.P.* 1967: An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. - *Ecology* **48**: 392-404
- Meentemeyer, V., E.O. Box* 1987: Scale effects in landscape studies. - In: *Turner, M.G.* (eds.): *Landscape Heterogeneity and Disurbance*: 15-34
- Mooney, H.A., J.H. Cushman, E. Medina, O.E. Sala, E.-D. Schulze* (eds.) 1996: *Functional Roles of Biodiversity - A Global Perspective*. - Chichester
- Myers, N.* 1979: *The Sinking Arc: A New Look at the Problem of Disappearing Species*. - Oxford
- Myers, N.* 1988: Threatened biotas: „Hotspots“ in tropical forests. - *Environmentalist* **8**: 1-20
- Noss, R.F.* 1990: Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. - *Conservation Biology* **4**: 355-364
- Peet, R.K.* 1974: The measurement of species diversity. - *Ann. Rev. Ecol. System.* **5**: 285-307
- Peet, R.K.* 1975: Relative diversity indices. - *Ecology* **56**: 496-498
- Peters, R.L.* 1994: Conserving biological diversity in the face of climate change. - In: *Kim, K.C., R.D. Weaver* (eds.): *Biodiversity and Landscapes*: 105-132
- Peters, R.L., T.E. Lovejoy* (eds.) 1992: *Global Warming and Biological Diversity*. - New Haven
- Pielou, E.C.* 1966: The measurement of diversity in different types of biological collections. - *J. Theor. Biol.* **13**: 131-144
- Pimm, S.L., R.A. Askins* 1995: Forest losses predict bird extinctions in eastern North America. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**: 9343-9347
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman, Brooks, T.M.* 1995: The future of biodiversity. - *Science* **269**: 347-350
- Raup, D.M.* 1992: Large-body impact and extinction in the Phanerozoic. - *Paleobiology* **18**: 80-88
- Raven, P.H., E.O. Wilson* 1992: A fifty-year plan for biodiversity surveys. - *Science* **258**: 1099-1100
- Reaka-Kudla, M.L., D.E. Wilson, E.O. Wilson* (eds.) 1997: *Biodiversity II*. - Washington, D.C.
- Reid, W.V.* 1994: Formulating the future of diversity. - *Amer. Zool.* **34**: 165-171
- Richerson, P.J., K.-L. Lum* 1980: Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. - *Am. Nat.* **116**: 504-536
- Ricklefs, R.E.* 1976: Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. - *Am. Nat.* **111**: 376-381

- Ricklefs, R.E., D. Schluter (eds.) 1993: Species Diversity in Ecological Communities. - Chicago
- Rosenzweig, M.L. 1995: Species Diversity in Space and Time. - Cambridge
- Shannon, C.E., W. Weaver 1949: The mathematical theory of communication. - Urbana
- Simpson, E.H. 1949: The measurement of diversity. - Nature **163**: 688
- Solbrig, O. T. 1994: Biodiversität. Wissenschaftliche Fragen und Vorschläge für die internationale Forschung. Deutsches Nationalkomitee für das UNESCO-Programm MAB (Hrsg.).- Bonn
- Soulé, M.E. 1991: Conservation: tactics for a constant crisis. - Science **253**: 744-750
- Steadman, D.W. 1995: Prehistoric extinctions of pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology. - Science **267**:1123-1131
- Stork, N.E. 1988: Insect diversity: facts, fiction and speculation. - Biol. J. Linn. Soc. **35**: 321-337
- Turner, M.G., R.H. Gardner (eds.) 1991: Quantitative Methods in Landscape Ecology. - Ecol. Studies **82**
- Valentine, J.W., T.C. Foin, D. Peart 1978: A provincial model of Phanerozoic marine diversity. - Paleobiology **4**: 55-66
- Vitousek, P.M., D.U. Hooper 1993: Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. - In: Schulze, E.-D., H.A. Mooney (eds.): Biodiversity and Ecosystem Function: 3-14
- WCMC - World Conservation Monitoring Centre 1992: Global Biodiversity: Status of the Earth's living Resources. - London
- Weaver, R.D., K.C. Kim 1994: Biodiversity and humanity: toward a new paradigm. - In: Kim, K.C., R.D. Weaver (eds.): Biodiversity and Landscapes: 393-423
- Whittaker, R.H. 1960: Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. - Ecological Monographs **30**: 279-338
- Whittaker, R.H. 1972: Evolution and measurement of species diversity. - Taxon **12**: 213-251
- Whittaker, R.H. 1977: Evolution of species diversity in land communities. - Evol. Biol. **10**: 1-67
- Wickham, J.D., T.G. Wade, K.B. Jones, K.H. Ritters, R.V. O'Neill 1995: Diversity and ecological communities of the United States. - Vegetatio **119**: 91-100
- Wilson, E.O. 1985a: The biological diversity crisis. - BioScience **35**: 700-706
- Wilson, E.O. 1985b: The biological diversity crisis: a challenge to science. - Issues in Science and Technology **11(1)**: 22-29
- Wilson, E.O. 1988: The current state of biological diversity. - In: Wilson, E.O., F.M. Peter (eds.): Biodiversity: 3-18
- Wilson, E.O. 1989: Threats to biodiversity. - Sci. Am. **261**: 108-116
- Wilson, E.O., F.M. Peter (eds.) 1988: Biodiversity. - Washington, D.C.
- Wilson, M., A. Shmida 1984: Measuring beta diversity with presence-absence data. - J. Ecol. **72**: 1055-1064
- WRI, IUCN & UNEP 1992: Global Biodiversity Strategy. Guidelines for Action to Save, Study and Use the Earth's Biotic Wealth, Sustainably and Equitably. World Resources Institute (WRI), The World Conservation Union (IUCN), United Nations Environment Programme (UNEP)

Zusammenfassung: Biodiversität und Raum

Ausgehend von einer Definition des Begriffes 'Biotische Diversität' als Synonym zu 'Biodiversität' wird eine Strukturierung der Objekte der Diversitätsforschung (Naturelemente) sowie ihrer räumlichen, zeitlichen und funktionalen Bezüge vorgenommen. Es werden vier hierarchisch in sich gegliederte Integrationsstufen ausgeschieden (Organe, Organismen, Zönosen, Ökosysteme) und erläutert. Am Beispiel der Arten werden geographische Aspekte der Vielfalt (Flächenbezug, Endemismus, Vektoren) diskutiert. Rahmenbedingungen für die Entwicklung und den Verlust der Biodiversität werden erläutert. Abschließend werden einige Forschungsdefizite skizziert. Insgesamt sind die Ansätze zur Beurteilung der Biodiversität bisher eher deskriptiv und nur selten analytisch angelegt. Sie konzentrieren sich auf die Artenvielfalt und vernachlässigen zeitliche Dynamik, räumliche Bezüge und Ökosystem-Funktionen. Die stärkere Einbindung geowissenschaftlicher Disziplinen in die Biodiversitätsforschung wird gefordert.

Summary: Biodiversity and space

Beginning with a definition of the expression 'biotic diversity' as synonymous with 'biodiversity' an overview on the objects of biodiversity research (natural elements) as well as on spatial, temporal and functional relations is given. Four hierarchical levels of integration (organs, organisms, communities, ecosystems) are defined and explained. Geographical aspects of biodiversity are discussed at the species level (e.g. species-area-relationships, endemism, vectors). A framework on the gain and loss of biodiversity is developed. Finally scientific deficits are demonstrated. Until now the concepts of biodiversity have been descriptive rather than analytical. They concentrate on species diversity and neglect dynamic and spatial relations as well as ecosystem functions. In biodiversity research a stronger cooperation with geographical disciplines is required.

Résumé: Biodiversité et espace

A partir d'une définition de l'expression „diversité biotique“ comme synonyme pour „biodiversité“, on structurera les objets des investigations sur la

biodiversité (les éléments de la nature) ainsi que leurs relations spatiales, temporelles et fonctionnelles. On discernera et expliquera quatre niveaux d'intégration (les organes, les organismes, les biocénoses et les écosystèmes) dont chacun est en soi hiérarchiquement organisé. En prenant l'exemple des espèces, on analysera des aspects géographiques de la diversité (les relations spatiales, l'endémisme, les vecteurs). Ensuite, on étudiera les conditions qui encadrent le développement et le déclin de la biodiversité. Enfin, on esquissera quelques lacunes dans la recherche. En général, les approches pour juger la biodiversité ont été conçues jusqu'à présent plutôt de façon descriptive et rarement analytique. Elles se concentrent sur la diversité des espèces et négligent la dynamique temporelle, les relations spatiales et les fonctions de l'écosystème. Il est nécessaire d'établir une coopération plus forte avec les disciplines géographiques.

Dr. Carl Beierkuhnlein, Lehrstuhl Biogeographie,
Universität Bayreuth, 95440 Bayreuth

Manuskripteingang: 20.08.1997
Annahme zum Druck: 20.11.1997

Neue Literatur

Böckmann, Dorit: **Die gesamtwirtschaftliche Bedeutung des Agrarsektors im LK Vechta** - unter besonderer Berücksichtigung der zugeordneten Wirtschaftsbereiche.- Vechta: Vechtaer Druckerei und Verlag 1998.- 248 S., Abb., Tab.- Vechtaer Studien zur Angewandten Geographie und Regionalwissenschaft 21.- ISBN 3- 88441- 151-9

Dichtl, Hermann: **Vorbereitung auf das Geographie-Abitur.** Mit ausgewählten Abituraufgaben.- München: Manz 1998.- 247 S., Abb., Tab.- ISBN 3-7863-0409-2

Klagge, Britta: **Internationalisierung des Bankwesens in Osteuropa:** Die ausländische Direktinvestitionstätigkeit im ungarischen und tschechischen Bankensektor im Spannungsfeld zwischen nationalen Bedingungen und der internationalen Niederlassungspolitik multinationaler Banken.-Münster : LIT Verlag 1996.- XXI, 329 S., Abb., Tab.- Wirtschaftsgeographie 12.- ISBN 3- 8258-3532-4

Kovacs, Zoltan, Reinhard Wießner (Hrsg.): **Prozesse und Perspektiven der Stadtentwicklung in Ostmitteleuropa.**- Passau: L.I.S Verlag 1997.- 293 S., Abb., Tab.- Münchner Geographische Hefte 76. -ISBN 3-932820-00-2, ISSN 0580-1443

Lee, Yong-Woo: **Die Abfallwirtschaft in den Gemeinden von Nordrhein-Westfalen.** - Bonn: Ferd. Dummlers Verlag 1998.- XIV, 171 S., Abb., Tab.- Arbeiten zur Rheinischen Landeskunde 67. - ISBN 3-427-71671-6, ISSN 0373-7187

Nüsser, Markus: **Nanga Parbat (NW-Himalaya): Naturräumliche Ressourcenausstattung und humanökologische Gefügemuster der Landnutzung.**- Bonn: Ferd. Dummler Verlag 1998.- XII, 226 S., Abb., Tab., Fotos.- Bonner Geographische Abhandlungen 97.- ISBN 3-427-76471-0, ISSN 0373-0468

Ott, Thomas: **Erfurt im Transformationsprozeß der Städte in den neuen Ländern.** Ein regulations-theoretischer Ansatz.- Erfurt: Selbstv. Inst. f. Geogr. der Päd. Hochschule Erfurt 1997.- 259 S., Abb., Tab., Fotos.- Erfurter Geographische Studien 6.- ISBN 3-9803607-5-X

Pörtge, Karl-Heinz (Hrsg.): **Forschungen im Sudan. Ergebnisse der interdisziplinären Sudantagung im Februar 1996 in Erfurt.**- Erfurt: Selbstv. Inst. f. Geogr. der Päd Hochschule Erfurt 1997.- 211 S., Abb., Tab., Fotos.- Erfurter Geographische Studien 5.- ISBN 3-9803607-4-1

Preu, Christoph (Hrsg.): **Aktuelle Beiträge zur interdisziplinären Meeres- und Küstenforschung.** Ansätze - Methoden - Perspektiven.- Vechta: Vechtaer Druckerei und Verlag 1998.- 180 S., Abb., Tab., Fotos.- Vechtaer Studien zur Angewandten Geographie und Regionalwissenschaft 20.- ISBN 3- 88441- 156-X

Runge, Jürgen (Hrsg.): **Geographische Forschungen in Afrika - Hans Karl Barth zum 60. Geburtstag.**- Paderborn: Selbstv. des Faches Geographie (Universität Paderborn) 1998.- 122 S., Abb., Tab., Fotos.- Paderborner Geographische Studien 11.- ISBN 3-9804893-1-0, ISSN 0935-9621

Schlottmann, Antje: **Entwicklungsprojekte als „strategische Räume“.**- Saarbrücken: Verlag für Entwicklungspolitik 1998.- XIII, 149 S., Abb., Tab.- Freiburger Studien zur Geographischen Entwicklungsforschung 15.- ISBN 3-924829-30-6

Schmedes, Claudia: **Das hessische Dorferneuerungsprogramm** im Spannungsfeld von administrativer Wirklichkeit und dörflichem Lebensraum.- Frankfurt/Main: Selbstverlag Universität Frankfurt/Main, Inst. für Kulturgeographie, Stadt- und Regionalforschung 1998.- 152 S., Abb., Tab.- Materialien 22.- ISBN 3-923218-15-X, ISSN 0170-897 X