

Der Begriff Biodiversität

Carl BEIERKUHNLEIN (Bayreuth)

Mit 4 Abbildungen und 2 Tabellen

Zusammenfassung

»Biodiversität« scheint sowohl in der Wissenschaft, als auch in der Politik eine feste Größe geworden zu sein. Man könnte daher meinen, es wäre klar, was darunter zu verstehen sei. Bei genauerer Betrachtung stellt man aber fest, daß ein allgemein akzeptiertes Gedankengebäude der Biodiversität nicht existiert. Bedingt durch die Politisierung der biotischen Vielfalt als Folge der Rio-Konferenz ist eine grundsätzliche Klärung des Verständnisses der Biodiversität und die Klärung des Begriffsgehaltes dringend erforderlich. Dafür muß zunächst der historische Umgang mit der Vielfalt der Natur diskutiert werden. Darauf aufbauend werden verschiedene theoretische Ansätze ökologischer Disziplinen, welche teils aus der Physik oder der Informationstheorie entlehnt wurden, vorgestellt. Sie werden in ein allgemeines Konzept eingegliedert, welches auf unterschiedliche Objekte übertragen werden kann.

In dem hier vorgelegten Konzept werden drei Aspekte der Biodiversität unterschieden. Diese werden in Bezug zu räumlichen und zeitlichen Skalen gebracht und sind auf unterschiedliche Kategorien von Objekten anwendbar. Biodiversität spielt sich nicht nur auf der Ebene der Organismen ab. Auch die Vielfalt von Organen oder Geweben und die Vielfalt an Lebensgemeinschaften oder Ökosystemen sind Gegenstand der Biodiversität. Allerdings bereitet die zunehmende Unschärfe der Objekte mit wachsender Integration bzw. Komplexität sowohl in der abstrahierenden Typisierung als auch im konkreten raum-zeitlichen Bezug methodische Probleme.

Die qualitative Vielfalt ist der erste Aspekt der Diversität. Zunächst sind Ähnlichkeitsbeziehungen bzw. Variabilität zwischen Objekten zu klären. Sie ist die Grundlage von Klassifikationen (z. B. zu Arten). In Abhängigkeit vom angewandten Kriterium können unterschiedliche Zuordnungen für dieselben Objekte erfolgen. Darauf aufbauend werden Typen und die ihnen zugeordneten konkreten Objekte (z. B. Individuen, Bestände) gezählt und damit die quantitative Vielfalt beurteilt. Die dritte Kategorie der Diversität betrachtet die Prozesse und Wechselwirkungen zwischen den Objekten und wird als funktionelle Vielfalt oder ökologische Komplexität bezeichnet.

Abstract

»Biodiversity« seems to be an established term in science and politics. One could assume, that the meaning of this successful word is clear. But, looking closer, no generally accepted theory of biodiversity can be found. Since it became a political issue following the Rio-Conference it seems to be necessary to discuss the theoretical background of biodiversity and defining the term more explicitly seems to be necessary. In this context, the historical understanding of natural diversity has to be discussed. Then, different theoretical approaches from ecological science, partly based on physics or information theory, are integrated into a general concept of biodiversity that can be applied to biological objects of different kind.

Three aspects of biodiversity are distinguished in this article. They are related to spatial and temporal scales and can be applied to different categories of objects. Biodiversity is not limited to the level of organ-

isms. The diversity of organs and tissues as well as the diversity of communities and ecosystems are subject to biodiversity. Nevertheless, with increasing integration and complexity the fuzziness also rises and creates methodological problems in distinguishing abstract types and concrete spatial or temporal objects.

The »qualitative diversity«, the first category of biodiversity, considers the similarity or variability between objects. This is the basis of classifications (e. g. to species). Depending on the criteria applied, different classification can be developed for the same objects. This allows subsequently to count types and their objects (e. g. individuals, stands) and to calculate based on this the »quantitative diversity«. The third category of diversity looks at processes and interactions between types or objects and is called »functional diversity« or ecological complexity.

1. Einleitung

Die rasche Entwicklung der Biodiversitätsforschung Anfang der 90er Jahre brachte in Verbindung mit dem hohen Maß an Unkenntnis über die Komplexität und Variabilität biologischer Systeme nahezu zwangsläufig Probleme mit sich. Vor allem konnten die bisherigen Definitionen Ungeklärtheiten im Begriffsgehalt nicht ausräumen (z. B. OTA 1987, MCNEELY et al. 1990, MCALLISTER 1991, WILSON 1992, JOHNSON 1993, BISBY 1995, HEYWOOD und BASTE 1995, LOVEJOY 1997). Zwar sind diese Definitionen teilweise sehr explizit, aber in sich nicht immer konsistent. Zahlreiche Definitionsversuche sind stark deskriptiv und greifen nur verschiedene Bereiche und Teilaspekte der Biodiversität heraus. GASTON (1996b, S. 2) gibt einen Überblick über einige Definitionsversuche. Es bleibt der Eindruck, daß eine ausgesprochene Diversität der Ansichten zur Diversität besteht (TAYLOR 1978, GASTON und MAY 1992, BOWMAN 1993, HAILA und KOUKI 1994, MYERS 1997, WILSON 1997, TILMAN 1999).

Biodiversitätsforschung ist folglich eine moderne Erscheinung mit entsprechendem Klärungsbedarf. Doch ist dem wirklich so? Wenn sich auch in den letzten Jahren zahlreiche wissenschaftliche Beiträge und Bücher mit dem Thema befassen, so ist doch die Fragestellung der Vielfalt bei ökologischen Untersuchungen nicht neu. Hier kann sicherlich keine umfassende wissenschaftshistorische Aufarbeitung derartiger Forschungsansätze erfolgen, doch sollen einige Meilensteine der Entwicklung aufgezeigt werden.

2. Ein historischer Abriss

Die Suche nach der Erklärung der Vielfalt der Natur und mit ihr verbunden das Bedürfnis der Kommunizierbarkeit dieser Vielfalt ist sicherlich eine Grundfrage der Menschheit. Die Vielfalt von Pflanzen und Tieren sowie die Vielfalt von Lebensräumen zu kategorisieren, sich einen diesbezüglichen Überblick zu erarbeiten, die identifizierten Typen mit Begriffen zu versehen und vor allem nach den Zusammenhängen und Ursachen unterschiedlicher Vielfalt zu fragen, war für unsere Vorfahren von existenzieller Bedeutung bezüglich ihrer Ernährung und der Gefahren bedingt durch verschiedene Arten.

Seit der Antike ist die Suche nach einem System zur Beschreibung und Erklärung dieser Vielfalt eine entscheidende Triebkraft der Wissenschaftsentwicklung. ARISTOTELES (384–322 v. Chr.) und der »göttliche Redner« THEOPHRAST (371–288 v. Chr.) befaßten sich mit biologischen Fragestellungen, die sich durch die offensichtliche Vielfalt der sie umgebenden Natur ergaben. Sie versuchten dabei bereits standörtliche Zusammen-

hänge und im Falle von THEOPHRAST die Muster der Verbreitung bestimmter Vegetationseinheiten zu analysieren.

In Rom interessierte man sich dann einige Jahrhunderte vorwiegend für praktische Fragestellungen. PLINIUS d. Ä. (23–79 n. Chr.) konzentriert sich in seiner »Historia Naturalis«, aufbauend auf einer Beschreibung geographischer Zusammenhänge, auf die Nutzbarkeit der Pflanzen und Tiere bezüglich ihrer pharmakologischen Eigenschaften sowie im Gartenbau, im Ackerbau und in der Forstwirtschaft. Die zunehmende Bedeutung des Christentums war dabei, vielleicht vergleichbar zu rezenten Entwicklungen anderer Religionen, zunächst keineswegs förderlich. TERTULLIANUS schreibt ca. 200 n. Chr.: »Wissbegierde ist seit Christus, Forschung ist seit dem Evangelium [...] nicht mehr nötig!«

Es sollte bis zur Renaissance dauern, bis in Europa erneut Fragen nach den natürlichen Zusammenhängen bewußt gestellt wurden. Interessanterweise waren es Künstler, wie Albrecht DÜRER (1471–1528) mit seinem »kleinem Wiesenstück« von 1503, welche die Natur zunächst visuell analysierten und ihre Vielfalt darstellten. Auch LEONARDO DA VINCI (1452–1519), als Holotypus des »uomo universale« der Renaissance, suchte in der Natur nach Mustern und deren Erklärung. Ein Beispiel hierfür ist seine Besteigung des Monte Rosa bis zur Schneegrenze, motiviert durch reinen Forscherdrang.

Von entscheidender Bedeutung für die weitere Geschichte war dann die mehr und mehr naturwissenschaftliche Entwicklung der Medizin, welche eng mit der Zoologie und der Botanik verbunden war. Der wohl bemerkenswerteste Naturforscher im 16. Jahrhundert und ein erster Vertreter des erkenntnisorientierten, zweckfreien Forschens war Conrad GESNER (1516–1565). Neben seinen Arbeiten zur Systematisierung der Zoologie und der Botanik, charakterisierte er bereits die Höhenstufen der Gebirge am Beispiel der Alpen.

Carl von LINNÉ (1707–1778) ist es schließlich zu verdanken, ein bis heute akzeptiertes System der Klassifikation von Organismen auf der Grundlage der Ähnlichkeit ihrer Fortpflanzungsorgane installiert zu haben. Bis heute kategorisieren wir die natürliche Vielfalt vor allem auf der Grundlage der Arten. LINNÉ interessierte sich darüber hinaus aber ebenfalls für die Klassifikation übergeordneter Organisationseinheiten wie Lebensgemeinschaften. Die Typisierung auf der Grundlage formulierter Kriterien, verbunden mit der klassifizierenden Zuordnung von real existierenden Individuen zu solchen Einheiten, ist die Basis der Ermittlung von Vielfalt im Sinne von Anzahl. Es wird hier jedoch schon offensichtlich, daß durch die Wahl der Kriterien, die Zahl der Typen und die Zuordnung konkreter Objekte zu solchen Typen oder Klassen beeinflusst wird.

Einen weltweiten Überblick über die Mannigfaltigkeit der Natur zu gewinnen war sicherlich das Leitmotiv der Forschungsreisen Alexander von HUMBOLDTS (1769–1859). Seine Kategorisierungen von Lebensformen und Vegetationseinheiten sollten dazu dienen, deren Vielfalt besser beschreiben zu können. Er liefert in seinen »Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse« (1807) Hinweise zu den Ursachen der Verbreitung der Organismen. Interessant in unserem Zusammenhang ist jedoch seine, durch eigene Anschauung in sehr unterschiedlichen Biomen gewonnene, auf ihrer gesamten äußeren Erscheinung basierende Klassifikation der Pflanzenformen. Für HUMBOLDT spielt, wenn auch z. T. implizit, die funktionelle Stellung und Bedeutung der Organismen in der Lebensgemeinschaft eine entscheidende Rolle. Er sieht in den Lebewesen mehr oder minder feste und immer wiederkehrende Typen – heute würden wir diese als »Plant Functional Types« bezeichnen (BEIERKUHNEIN und SCHULTE 2001). HUMBOLDT verweist

ferner auf die Bedeutung des genauen physiognomischen Studiums der Pflanzen für die Landschaftsmalerei. Erneut wird die Verbindung zwischen Naturwissenschaften und Kunst in der Auseinandersetzung mit der Natur evident.

Die Ursachen der Vielfalt der Arten beschäftigten schließlich Charles DARWIN (1809–1882). Über das Hinterfragen der Artenvielfalt bzw. der morphologischen Ähnlichkeit und Unähnlichkeit der Organismen begründet er die Evolutionsforschung (1859). Zusammen mit WALLACE (DARWIN und WALLACE 1858) gibt er darüber hinaus schon Hinweise auf die Beziehung zwischen der Artenvielfalt und der Leistungsfähigkeit von Lebensgemeinschaften. Auch beschreibt er innerhalb des Niveaus der Arten die Variabilität von Organen als wesentlichen Teil der Vielfalt der Natur. Wir sehen also frühzeitig einen sehr viel breiteren Blick auf die biologische Vielfalt entwickelt, als er in zahlreichen rezenten Untersuchungen entwickelt ist, welche sich teilweise auf eine bloße Katalogisierung der Artenvielfalt beschränken.

Im 20. Jahrhundert wird die natürliche Vielfalt allmählich zu einem eigenen Forschungsgegenstand. Es interessiert nun die Frage: Was sind die Ursachen der Vielfalt? ARRHENIUS (1921) und GLEASON (1922) beschreiben erstmals explizit Zusammenhänge zwischen Artenzahl und Flächengröße. Die Inseltheorie von MACARTHUR (1965) sowie MACARTHUR und WILSON (1967) liefert dann ein umfassendes theoretisches Fundament zum Umgang mit Artenvielfalt. Neben der Flächengröße finden weitere geographische Kriterien wie Entfernung und zwischengelagerte Trittsteine Beachtung, vor allem aber wird nicht eine statische Artenzahl fokussiert, sondern der Artenumsatz, der »turn-over«.

Damit ist zusätzlich zu räumlichen Aspekten die Zeit als wesentliche Größe zur Beeinflussung der Biodiversität bereits integriert. Explizit wird dies durch die »time-stability-hypothesis« von SANDERS (1968) formuliert (siehe auch ABELE und WALTERS 1979).

CONNELL und ORIAS (1964) stellen daneben den Zusammenhang zwischen standörtlicher Heterogenität, also der Vielfalt der Umweltbedingungen, und der Artenvielfalt heraus.

Mit der Formulierung der »intermediate-disturbance-hypothesis« durch CONNELL (1978) ändert sich dies grundlegend. Nun werden auch zeitlich limitierte Ereignisse als bedeutsam erkannt und deren Beeinflussung der Artenvielfalt herausgestellt. Störungen werden, in Abhängigkeit von ihrer Frequenz, Stärke und ihres zeitlichen Abstandes, als wesentliche Triebfedern hoher oder niedriger Artenzahlen angesehen.

3. Die naturwissenschaftliche Motivation

Was ist also plötzlich so neu, so aktuell an der Thematik? Neben den anthropogen induzierten und in großem Umfang stattfindenden globalen Aussterbevorgängen ist die inhaltliche Erweiterung des Begriffes Diversität anzuführen, welche mit der Wandlung von der Diversität zur »Biodiversität« verbunden ist.

Bis in die 80er Jahre wurde in den Biowissenschaften für die Kennzeichnung der Vielfalt von Lebensgemeinschaften vor allem die »Artenvielfalt« und die »Artenzahl« (*species richness*) genutzt und, wenn auch nicht immer einheitlich und klar definiert, mit dem Begriff »Diversität« versehen. Es kann hier allerdings durchaus eine Unterscheidung gemacht werden und Artenvielfalt umfassender verstanden werden. Neben der Artenzahl sind noch weitere Aspekte der Variabilität wie quantitative Parameter der Arten (Dominanz, Verteilung etc.) mit einzubeziehen. Diversität im Sinne von Artenzahl

pro Fläche (Formel [1]) verkörpert eine sehr einfach zu ermittelnde und vor allem meßbare biotische Größe. Allerdings darf die unterschiedliche Schärfe der Abgrenzung einzelner Arten nicht ignoriert werden. Ein wesentlicher Vorteil dieses Vorgehens ist, daß es numerische Operationen mit den zu gewinnenden Daten erlaubt (z. B. MACARTHUR 1965). Nachteilig ist hingegen, daß damit nicht zwingend eine Standardisierung der Daten bezüglich des Zeitraumes oder der Fläche der Erhebungen verbunden ist, sondern diese jeweils einzeln festgelegt werden muß.

$$SR = n A^{-1} \quad [1]$$

SR = Artenreichtum, n = Artenzahl, A = Fläche

Bereits in der Mitte des 20. Jahrhunderts waren differenziertere Diversitätsindizes zur quantitativen Kennzeichnung von Diversitätseigenschaften entwickelt worden (z. B. SIMPSON 1949, SHANNON und WEAVER 1949). Besondere Verbreitung erfuhr bis in die heutige Zeit SHANNONS Diversitätsindex (Formel [2]), der im Rahmen der Informationstheorie zum Verständnis der Übertragung elektronischer Signale entwickelt worden war, aber rasch in die Biologie Eingang gefunden hatte. Er charakterisiert die Abundanz- und Dominanzverhältnisse einer Biozönose. Die mit diesem Index berechneten Werte werden direkt durch die Artzahl beeinflusst. Folglich ist der Shannon-Index keine unabhängige Größe und kann nicht zum Vergleich unterschiedlicher Bestände (mit unterschiedlicher Gesamtartenzahl) eingesetzt werden. Die unkritische Anwendung dieses Indices wurde verschiedentlich hervorgehoben (z. B. ALATALO 1981). Wesentlich ist, daß durch die Einbeziehung der Abundanz der Arten ein zusätzlicher Aspekt der Diversität zur reinen Artenzahl hinzutritt.

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i \quad [2]$$

H' = Diversität, p_i = relativer Anteil der Art i , n = Bestandesartenzahl

Diese Formel wird auch als »Shannon's entropy« bezeichnet, was verständlich wird, wenn man den zweiten Hauptsatz der Thermodynamik betrachtet (Formel [3]). Es besteht eine offensichtliche Ähnlichkeit zwischen diesen Gleichungen. Beide beschreiben den relativen Entropiegrad von Systemen.

$$\Delta S = -k \log p \quad [3]$$

ΔS = Entropie, p = Wahrscheinlichkeit eines Zustandes,
 k = Boltzmann-Konstante

Die durch PIELOU (1966) eingeführte »Evenness« (Formel [4]), welche auf dem Shannon-Index basiert, stellt ein weiteres häufig benutztes Diversitätsmaß dar. Sie charakterisiert die Gleichverteilung (»equitability« bei PEET 1974) und die Dominanzverhältnisse von Arten in Beständen. Durch die Normierung auf die maximal auftretende Diversität H'_{\max} ist es mit der Evenness möglich, Bestände unterschiedlicher Artenzahl miteinander zu vergleichen.

$$E = (H' H'_{\max}^{-1}) 100 \quad [4]$$

E = Evenness, H' = Diversität (aus Formel [2]),
 H'_{\max} = Maximale Diversität im jeweiligen Datensatz

Da diese Diversitätsindizes vielfache Anwendungen erfuhren, ergab sich die Notwendigkeit einer eingehenden theoretischen Auseinandersetzung mit ihren Möglichkeiten, Einschränkungen und vor allem mit ihren statistischen Eigenschaften (MCINTOSH 1967, HURLBERT 1971, LONGUET-HIGGINS 1971, WHITTAKER 1972, HILL 1973, DEBENEDICTIS 1973, PEET 1974, WEBB 1974, PEET 1975).

Verschiedene Kombinationen von Parametern wurden entwickelt. So erlaubt die Darstellung der Evenness gegen die Artzahl in den Vielfältigkeitsdiagrammen HAEUPLERS (1982) eine graphisch differenzierte Abbildung der Bestandeszusammensetzung.

Von der Diversitätsforschung ging sicherlich der Reiz der Möglichkeit eines an mathematisch-physikalischen Maßstäben ausgerichteten, naturwissenschaftlichen Arbeitens aus, auch wenn sich ihr theoretischer Unterbau nicht so einheitlich und klar darstellte wie jener der Inselbiogeographie (CONNELL und ORIAS 1964, MARGALEF 1969). Dies war bis dato in der ansonsten stark im Deskriptiven verhafteten Synökologie kaum etabliert. Vor allem aber bot dieser quantitative Ansatz, stärker als andere Arbeitsweisen, die Möglichkeit eines hypothesenorientierten Vorgehens und legte damit die Grundlage für die Bearbeitung wesentlicher ökologischer Fragestellungen, wie z. B. jener der Stabilität von Ökosystemen.

Einen bedeutsamen Schritt für das heutige Biodiversitätsverständnis verkörpern die Arbeiten WHITTAKERS (1960, 1972, 1977). Dies weniger, weil er die Bezeichnungen alpha-Diversität, beta-Diversität und gamma-Diversität einführt, sondern vielmehr, weil hiermit die Etablierung eines übergreifenden Konzeptes der Diversität verbunden ist, welches verschiedene Formen der Diversität unter einem Dach vereinigt. Somit war eine Entwicklung über eine reine Meßgröße hinaus erfolgt. Bei WHITTAKER ging es zum ersten Mal darum, Artenvielfalt auf verschiedenen Maßstabsebenen zu kennzeichnen und ein Gedankengebäude der verschiedenen Formen von Vielfalt von Arten zu entwerfen. Es wird explizit der Raumbezug beziehungsweise der Bezug zu Umweltgradienten eingeführt und die bislang als Diversität bezeichnete Artenvielfalt als alpha-Diversität in das Konzept integriert.

Alpha- und gamma-Diversität besitzen bei WHITTAKER (1972) dieselbe Qualität der Daten, nämlich eine diskrete Zahl (z. B. Artzahl), welche lediglich durch relative Bedeutungswerte (z. B. Artmächtigkeiten) modifiziert werden kann (»[...] gamma samples have the same dimensional characteristics [...] as alpha samples«), wobei sich die gamma-Diversität aus der alpha-Diversität ergibt. WHITTAKER (1972) schreibt: »Gamma samples are usually alpha samples combined from several communities, or lists of species for geographic units, or non-areal samples drawing species from a number of communities.« Durch den Gebrauch des Wortes »communities« wird nahegelegt, daß konventionell die alpha-Diversität von (z. B. pflanzensoziologischen) Aufnahmen und aus dieser die gamma-Diversität eines Untersuchungsgebietes oder einer Assoziation ermittelt wird. Dies muß aber keineswegs zwingend so erfolgen, sondern es kann grundsätzlich auch z. B. die alpha-Diversität von Ökosystemen zur Ermittlung der gamma-Diversität einer Landschaft genutzt werden. Dennoch hat sich bei einigen Autoren offensichtlich die Korrelation zwischen der alpha- und gamma-Diversität und bestimmten Maßstabsebenen zu einer begrifflichen Identität verfestigt, welche dann zwingend weitere Diversitäten erfordert, wie delta- oder omega-Diversität (z. B. VAN DER MAAREL 1997). Dies ist bei WHITTAKER keineswegs so angelegt (siehe auch ROUTLEDGE 1977). Alpha-Diversität und gamma-Diversität werden bei ihm jeweils

nur auf einen bestimmten Datensatz bezogen, der sich aus Teildatensätzen zusammensetzt.

Bei räumlicher Betrachtung werden alpha- und gamma-Diversität folglich auf konkrete Flächen bezogen und als Artenzahl pro Fläche ausgedrückt. Allgemeiner kann alpha- und gamma-Diversität als Vielzahl eines bestimmten biotischen Parameters *innerhalb* einer räumlichen, zeitlichen oder funktionellen Einheit bezeichnet werden, ist also für bestimmte Raum- oder Zeitkompartimente absolut.

Beta-Diversität hingegen kennzeichnet die Veränderung der Artenzusammensetzung im Vergleich verschiedener Ökotope (siehe auch OKSANEN und TONTERI 1995), z. B. entlang eines Gradienten (Abb. 1, Tab. 1). Es ist also nicht zulässig, wie es die »alphabetische« Folge assoziiert, beta-Diversität als zwischen alpha- und gamma-Diversität angesiedelt aufzufassen und einer bestimmten räumlichen Maßstabebene zuzuordnen (vgl. VAN DER MAAREL 1997, S. 20). Vielmehr ist sie als Variabilität *im Vergleich* einzelner Einheiten zu verstehen. Beta-Diversität besitzt damit eine eigenständige Qualität. Auch MACARTHUR hatte schon 1965 auf den prinzipiellen Unterschied zwischen »within«- und »between-habitat diversity« verwiesen.

Alpha- und gamma-Diversität werden in der Regel gezählt (Ausnahme Diversitätsindizes wie Shannon oder Evenness), die beta-Diversität wird hingegen berechnet. Hierfür

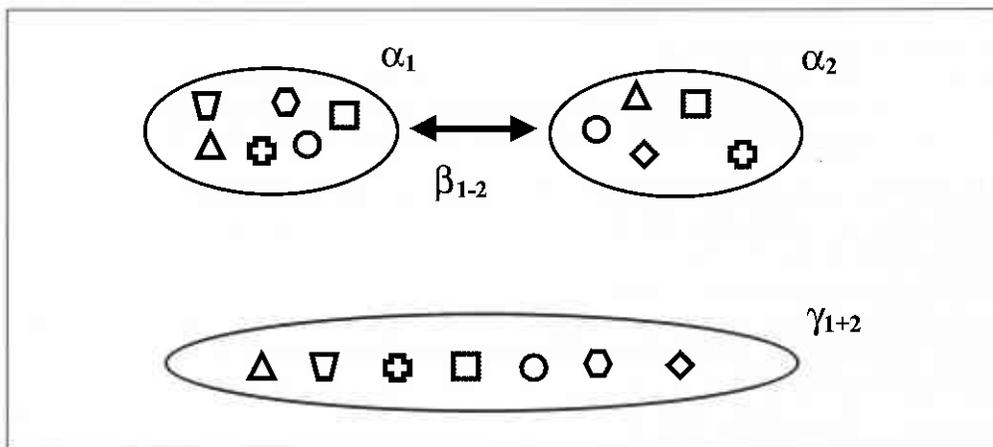


Abb. 1 Schematisierte Darstellung der alpha-, beta- und gamma-Diversität im Verständnis WHITTAKERS. Die verschiedenen Symbole repräsentieren zunächst Individuen verschiedener Arten. Alpha- und gamma-Diversität charakterisieren folglich eine Anzahl. Beta-Diversität beschreibt die Ähnlichkeit bzw. Unterschiedlichkeit zwischen zwei Einzeldatensätzen.

Tab. 1 Qualitative und quantitative Eigenschaften der alpha-, beta- und gamma-Diversität

	Qualität	Werte	Bereich	Beispiel
α	Zahl von Objekten	diskret	$0 - n_{\max}$	6 bzw. 5
β	dimensionslos	kontinuierlich	$0 - 1(0 - 100)$	0,37 (37)
γ	Zahl von Objekten	diskret	$0 - n_{\max}$	7

kommen Algorithmen zum Einsatz, welche teils speziell für ökologische Datensätze entwickelt wurden, teils aber allgemeinen mathematischen Zusammenhängen entlehnt wurden. Ein Beispiel für ein beta-Diversitätsmaß ist die bereits 1966 von ORLÓCI auf ökologische Daten angewandte Euklidische Distanz.

$$ED_{i,j} = \Sigma ((x_{i,n} - x_{j,n})^2) \quad [5]$$

ED = Euklidische Distanz für die Beziehung der Aufnahmen i, j ;
 x = Bedeutungswert von x_1 bis x_n (z. B. Artmächtigkeit, Deckung, Frequenz, Abundanz);
 i, j = Bezugsflächen i und j ; n = Zahl der Parameter (z. B. Arten)

WHITTAKER (1972) verweist neben der *Percentage Similarity* (RENKONEN 1938, BRAY und CURTIS 1957) auf die von JACCARD (1902) und von SOERENSEN (1948) (Formeln [6] und [7]) formulierten Ähnlichkeitswerte (»coefficients of community«). Verbreitung erfuhren diese Indizes vor allem im Rahmen der Entwicklung multivariater Methoden zur Datenaufbereitung im Vorfeld von Ordinationsverfahren (WILLIAMS und LAMBERT 1959, ORLÓCI 1978, HILL und GAUCH 1980, TER BRAAK 1986, WILDI 1986, DIGBY und KEMPTON 1987, PODANI 1994).

$$SI_J = a(a + b + c)^{-1} \quad [6]$$

$$SI_S = a(2a + b + c)^{-1} \quad [7]$$

SI_J = Jaccard-Index; SI_S = Sörensen-Index;
 a = Anzahl der Arten in beiden verglichenen Aufnahmen i und j
 b = Anzahl der Arten nur in Aufnahme j ; c = Anzahl der Arten nur in Aufnahme i

Des weiteren kann beta-Diversität dazu benutzt werden, Daten verschiedener Zeitpunkte miteinander zu vergleichen, und damit die zeitliche Entwicklung eines Bestandes zu charakterisieren. In diesem Fall wird die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der Artenzusammensetzung verschiedener Zeitpunkte berechnet. Beta-Diversität kann dann als »Turn-over«-Rate (»species turn-over«), also als Artenumsatz in der Zeit, verstanden werden (siehe auch WILSON und SHMIDA 1984, vgl. aber OKSANEN und TONTERI 1995, dort räumlich verstanden).

$$SI_{WS} = |b + c|(a + b + c)^{-1} \quad [8]$$

SI_{WS} = zeitliche beta-Diversität (»Beta-turnover« nach WILSON und SHMIDA 1984, verändert)

a = Anzahl der sowohl zu Zeitpunkt 1, als auch zu Zeitpunkt 2 vorhandenen Arten
 b = Anzahl der nur zu Zeitpunkt 1 vorhandenen Arten
 c = Anzahl der nur zu Zeitpunkt 2 vorhandenen Arten

Die bislang dargestellten Algorithmen berechnen aber immer die Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen zwei Aufnahmen unter Berücksichtigung ihrer Artenzusammensetzung und damit auch der jeweiligen alpha-Diversität. Bezieht man nun die gamma-Diversität, also den Artenpool des Gesamtdatensatzes, mit ein, so kann man zusätzlich die jeweils in einem einzelnen Datensatz (Aufnahme, Plot, Einzelerfassung) fehlenden Arten des Gesamtdatensatzes für die Ermittlung der beta-Diversität nutzen.

Daraus läßt sich nun eine allgemeine Formel für die Ermittlung von Ähnlichkeitswerten ableiten (Formel [9]), in welcher einzelne Koeffizienten die jeweilige Berücksichtigung und Gewichtung der verschiedenen Kategorien bestimmen.

$$S_{ij}^0 = (a + \delta d) (a + \delta d + \lambda(b + c))^{-1} \quad [9]$$

S_{ij}^0 = Ähnlichkeitswert für die Beziehung der Aufnahmen i, j ;

a = Arten in i und j gemeinsam; b = Arten nur in Aufnahme j ;

c = Arten nur in Aufnahme i ;

d = Arten, die weder in i noch in j vorkommen; δ, λ = Koeffizienten

Bei $\delta = 0$ und $\lambda = 1$ erhält man z. B. den »Jaccard«-Index, bei $\delta = 1$ und $\lambda = 1$ den »Simple Matching«-Index. Für $b, c = 0$, wenn keine der beiden Aufnahmen eigene Arten aufweist, die in der jeweils anderen Aufnahme fehlen, wird $S_{ij}^0 = 1$. Für $a = 0$, also wenn keine gemeinsamen Arten auftreten, wird $S_{ij}^0 = 0$.

4. Rio und die Folgen

Eine wesentliche Motivation zur Befassung mit der biologischen Vielfalt waren die sich im letzten Viertel des 20. Jahrhunderts abzeichnenden globalen Artenverluste. Seit Mitte der 80er Jahre war die »Krise der Biodiversität« intensiv diskutiert worden (z. B. WILSON 1985a,b, 1989, SOULÉ 1991, ELDRIGE 1992, WESTERN 1992, GREHAN 1993, PLATNICK 1997). Bestanden zunächst aufgrund fehlender historischer Vergleichsdaten Unsicherheiten bezüglich der Prozesse, so wurde die Entwicklung in den 80er Jahren immer deutlicher.

Die Erkenntnis der menschlichen Verantwortung für das neue Ausmaß von Aussterbevorgängen, als deren Konsequenz 1991 die »United Nations Conference on Environment and Development« (UNCED), der »Earth Summit« von Rio, veranstaltet wurde, ist wohl die entscheidende Triebkraft der heutigen Entwicklung (siehe auch BEIERKUHNLEIN 1998, 2001). Die aus dieser Konferenz erwachsene Biodiversitätskonvention wurde als rechtsverbindlicher Vertrag in der Folge von nahezu allen Staaten der Erde unterzeichnet und ratifiziert. Das Bemühen um die biologische Vielfalt wurde damit zu einer staatlichen Aufgabe. Man verpflichtete sich, die Biodiversität zu erfassen, ihre Entwicklung zu beobachten sowie negative Einflüsse zu identifizieren. Konkrete Anstrengungen zum Schutz der Vielfalt müssen unternommen werden (Artikel 7). Des Weiteren sollen in der wissenschaftlichen und technischen Lehre und Ausbildung Maßnahmen zur Identifizierung, zum Schutz und zur nachhaltigen Nutzung von biologischer Diversität integriert werden. Es wird explizit formuliert, daß Forschung, die dazu beiträgt, diese Maßnahmen zu entwickeln, besonders zu fördern ist (Artikel 12). Man sollte daher annehmen, daß relativ klar ist, was man unter dieser biologischen Vielfalt zu verstehen habe, doch mangelt es an konkreten Angaben, Definitionen und Handlungsanweisungen (GLOWKA et al. 1994, WOLTERS 1995).

Aus wissenschaftsgeschichtlicher Perspektive ist die Konvention terminologisch jedoch bemerkenswert, denn in ihr wird der bis dahin noch sehr junge Begriff der Biodiversität neben Organismen auch auf biotische Kompartimente höherer Integration (z. B. auf Ökosysteme) ausgedehnt (siehe auch BEIERKUHNLEIN 1998). Darüber hinaus werden

Variabilität und Komplexität zwischen den einzelnen Kompartimenten als Elemente der Biodiversität verstanden. Diese Sichtweise manifestiert die Biodiversitätsdiskussion Ende der 80er Jahre und zu Beginn der 90er Jahre.

Inzwischen befassen sich zahlreiche Forschungsvorhaben und Veröffentlichungen mit Fragen der Biodiversität. Neue wissenschaftliche Zeitschriften werden begründet (z. B. *Biodiversity Letters*, *Biodiversity and Conservation*), Konferenzen werden abgehalten, Bücher verfaßt (u. a. WILSON und PETER 1988, GROOMBRIDGE 1992, PETERS und LOVEJOY 1992, RICKLEFFS und SCHLUTER 1993, BOYLE et al. 1994, HUSTON 1994, MARGULIS et al. 1994, SOLBRIG 1994, HEYWOOD und WATSON 1995, PERRINGS 1995, ABE et al. 1996, ENGELHARDT 1996, FALK und OLWELL 1996, GASTON 1996a, KÖNIG und LINSSENMAIR 1996, MOONEY et al. 1996, CRAWLEY 1997, ELDRIDGE 1997, PERLMAN et al. 1997, PERRINGS et al. 1997, REAKA-KUDLA et al. 1997, VAN DER MAAREL 1997, TAKACS 1997, BARTHLOTT und WINIGER 1998, GASTON und SPICER 1998, GORKE 1999, KRATOWIL 1999, GLEICH et al. 2000, HOBBOHM 2000, LEVIN 2000, PERLMAN und WILSON 2000, NOVACEK und FUTTER 2001).

Auch in populärwissenschaftlichen Artikeln, in Titelthemen und in Sonderbänden wird die Biodiversität in den Vordergrund der Umweltdiskussion gerückt (z. B. *GEO* 7/1999, *National Geographic* 195/1999), und selbst in der Tagespresse werden die möglichen Auswirkungen des rezenten Biodiversitätsverlustes an prominenter Stelle diskutiert. Der Zeitraum 2001 bis 2002 wurde zum internationalen Jahr der Biodiversität erklärt (WALL et al. 2001).

Besonders deutlich wird die Entwicklung des Interesses am Thema in den letzten Jahren im Internet. Sucht man nach dem Begriff Biodiversität als moderne Kurzform für Biologische Diversität erhält man eine Unzahl von Treffern (Tab. 2).

Tab. 2 Treffer bei verschiedenen Suchalgorithmen für die Begriffe: »biodiversity«, »biological diversity« und »biological + diversity« (1996 nach CARLING und HARRISON 1996)

Suchmaschine	23. 6. 1996	23. 3. 1998	1. 10. 1998	27. 9. 1999	26. 9. 2001
»biodiversity«					
Alta Vista	73 999	238 470	308 980	404 700	809 299
Excite	61 143	40 256	34 774	53 732	58 825
Info Seek	2 655	36 583	40 070	70 110	145 708
Lycos	10 247	12 664	21 646	40 169	437 376
Magellan	4 446	1 909	1 231	53 732	–
Web Crawler	1 199	1 909	890	2 539	56 825
Yahoo	47	76	142	190	181
Google					836 000
»biological diversity«					
Alta Vista	~9 000	25 620	30 241	34 268	69 609
Excite	44 578	9 690	436 277	639 423	5 520
Info Seek	467	9 944	979 128	443 761	28 875
Lycos	–	3 279	14 920	23 704	97 296
Magellan	53 300	336	15 449	639 423	–
Web Crawler	227	336	12 549	29 655	5 520
Yahoo	–	19	29	32	31
Google					175 000

5. Das erweiterte Verständnis der biotischen Diversität

In den 80er und 90er Jahren wird das Diversitätsverständnis um wesentliche Aspekte erweitert. Bis dahin ausschließlich auf Organismen bezogen, welche in der Regel als Arten typisiert wurden, wird seine Gültigkeit nun auch auf Lebensgemeinschaften, Ökosysteme und Landschaften ausgedehnt. Deren Vielfalt bzw. deren Vielfaltseigenschaften werden nun ebenfalls als normative Merkmale bei Naturschutzfragen angesehen.

Hintergrund dieser Entwicklung ist der umfassende Begriffsgehalt des Terminus »biologische Vielfalt«, welcher durch LOVEJOY (1980) eingeführt wurde. In den 80er Jahren werden Aussterbevorgänge und der damit verbundene Artenverlust zunehmend erkannt und kritisch diskutiert. Es wird auf die sich abzeichnende Krise der Biodiversität hingewiesen. Erste Konferenzen zur biologischen Diversität werden organisiert, in deren Rahmen im Jahr 1985 auch der Begriff BioDiversität komprimiert wurde (siehe auch BEIERKUHNLEIN 2001). Generell wäre, da mit »biologischer Vielfalt« nicht die Vielfalt innerhalb der Wissenschaft der Biologie, sondern die Vielfalt der biotischen Eigenschaften gemeint ist, die »biotische Diversität« terminologisch vorzuziehen. Durch die Verschmelzung der Wortbestandteile zu »Biodiversität« ist dies jedoch obsolet geworden.

Die Rio-Konvention zur Erhaltung der biologischen Vielfalt (JOHNSON 1993) vermeidet den Begriff »Biodiversität« noch und definiert: »Biological Diversity means the variability among living organisms from all sources, including, inter alia, terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and the ecological complexes of which they are part; this includes diversity within species, between species and of ecosystems.«

Aus dieser Definition läßt sich für die aktuelle Diskussion folgendes ableiten: Die Variabilität zwischen lebenden Organismen kann nach wie vor zwar auch als Artenvielfalt verstanden werden, ist jedoch eindeutig allgemeiner formuliert und umfaßt des Weiteren die genetische Vielfalt innerhalb von Populationen einerseits (auch ausgedrückt durch »diversity within species«), wie auch die morphologische Variabilität bzw. die Vielfalt an Lebensformen. Mit der Einbeziehung der ökologischen Komplexität als Teil der Biodiversität ist eine funktionelle Sichtweise in die Definition integriert (vgl. auch NOSS 1990). Die Formulierung »diversity between species« wiederum, kann als implizite Integration der beta-Diversität verstanden werden. Die Diversität zwischen Arten ist als Unähnlichkeit zu begreifen und ist dann als eine Form der beta-Diversität auf der Ebene der Organismen aufzufassen. Letztlich wird der Geltungsbereich der biologischen Vielfalt auf die ökosystemare Ebene ausgedehnt. Damit sind ausdrücklich auch Einheiten höherer Organisationsstufen als Elemente der Biodiversität definiert. Dennoch bleibt manches unklar und bedarf der Interpretation. Die Definition ist nicht konsistent und in ihren Formulierungen nicht eindeutig. Eine Konsequenz hiervon sind die Unklarheiten zum Gehalt des Begriffes, die sich in der Folge ergaben und dazu führten, daß Biodiversität in einem Zusammenhang nicht mit Biodiversität in einem anderen gleichgesetzt werden kann. VAN DER MAAREL (1997) nennt vielleicht auch deshalb den Untertitel seines Buches »from babel to biosphere management«.

Selbst der wichtigste Protagonist der Biodiversitätsforschung, Edward O. WILSON, scheint in der Fortschreibung seines Biodiversitätsbuches (»Biodiversity II«) durch REAKA-KUDLA et al. (1997) zu resignieren: »Biologists are inclined to agree that it is, in one sense, everything«. Wenn dem so wäre, dann wäre der Terminus entwertet und die Biodiversitätsforschung als solche gefährdet.

Einerseits hat der Begriff Biodiversität rasche Verbreitung gefunden, was auf einen gewissen Konsens zum Begriffsgehalt hinweisen mag, andererseits hat seine mangelhafte Eindeutigkeit den Begriff verwässert und teilweise zum umweltpolitischen Schlagwort verkommen lassen. Die sich dahinter implizit verbergende Botschaft von der »bedrohten Natur« wird durch GASTON (1996 a) als soziales und politisches Konstrukt angesehen.

6. Bio-Geo-Öko-Diversität

Kehrt man in den naturwissenschaftlichen Bereich zurück, so ist zu erkennen, daß dem Raumbezug sowie dem Bezug zu geökologischen Rahmenbedingungen eine wachsende Rolle bei der Analyse und Bewertung der Biodiversität einzuräumen ist. Deshalb wird, auch von Biologen, eine stärkere Beteiligung von Geographen bei der Bearbeitung von Fragen der Biodiversität gefordert (RAVEN und WILSON 1992).

Es muß bedacht werden, daß Ökosysteme oder Landschaften nur zum Teil aus biotischen Einheiten aufgebaut sind. Wasser, Luft und Boden sind wesentliche charakterbestimmende Elemente. Auch deren Vielfalt ist zu beachten und kann zum Beispiel als Pedodiversität, Hygrodiversität, Geodiversität bezeichnet werden (JEDICKE 2001). Die Vielfalt an abiotischen Eigenschaften hat funktionelle und prozessurale Konsequenzen, z. B. für die Pufferung von Stoffeinträgen. Es wäre daher angebracht, bei Einheiten höherer Komplexität von »Ökodiversität« zu sprechen. Dies würde den Titel des schon 1975 verfaßten Buches von PIELOU »Ecological Diversity« aufgreifen, allerdings war diese damals rein biologisch verstanden. Um jedoch nicht einen weiteren Beitrag zur Begriffsverwirrung zu leisten, ist es sicherlich sinnvoller ein umfassendes Verständnis des Begriffes Biodiversität zu vertreten.

7. Konzept und Definition der Biodiversität

Das bislang Formulierte macht klar, daß einerseits ein erheblicher Bedarf nach Klärung des Begriffes besteht, diese jedoch nicht ohne die Formulierung eines theoretischen Fundamentes verbunden mit einer konzeptionellen Aufarbeitung erfolgen kann.

Es scheint erforderlich zu sein, die verschiedenen Aspekte der Biodiversität in ein gedankliches Gebäude zu fügen, welches einerseits Spielraum für die unterschiedlichen Diversitätseigenschaften erlaubt, andererseits jedoch den teilweise bestehenden Eindruck der Beliebigkeit beseitigt. Bislang muß zunächst das grundsätzliche Verständnis eines Autors zum Begriff Biodiversität geklärt werden. Es ist zu prüfen: Von welcher Biodiversität ist die Rede (vgl. WALDHARDT und OTTE 2000)? Versteht der Autor Biodiversität als Meßgröße, Konzept oder als Schlagwort (siehe auch GASTON 1996 a)?

Sicherlich ist Biodiversität mehr als Artenvielfalt. Neben dem Kriterium phylogenetische Ähnlichkeit bzw. Ähnlichkeit in der Morphologie der Fortpflanzungsorgane kommen auf der Ebene der Organismen weitere Kriterien wie funktionelle Vielfalt in Frage.

Oft sind die betrachteten biotischen Einheiten, welche zur Charakterisierung der Biodiversität herangezogen werden, auf der Ebene der Organismen angesiedelt. Daneben ist

die Vielfalt von Einheiten untergeordneter (Organe) und übergeordneter Organisationsebenen (Lebensgemeinschaften, Ökosysteme) ein wichtiger Aspekt der Biodiversität (Abb. 2; siehe auch BEIERKUHNLEIN 1998). Auch diese Einheiten können auf der Grundlage unterschiedlicher Kriterien typisiert werden (z. B. nach ihrer Artenzusammensetzung, Symmorphologie, Saisonalität). Grundsätzlich kann also ein konkret existierendes Objekt (Organ, Organismus, Bestand), je nach den angewandten Kriterien, unterschiedlichen Kategorien zugeordnet werden, welche wiederum die Grundlage einer quantitativen Ermittlung der Vielfalt darstellen. Die Klärung solcher Kriterien, verbunden mit den einhergehenden Einschränkungen der auf dieser Grundlage erzielten Aussagen, ist daher ein wichtiger Schritt im Rahmen von Biodiversitätsanalysen.

Es lassen sich neben dem Kriterium der Verwandtschaft (welche in der Regel aus den Fortpflanzungsorganen abgeleitet wird) vor allem funktionelle Kriterien sowie räumliche und zeitliche Kriterien erkennen. Funktionelle Kriterien sind auf die wesentlichen Mechanismen Transport, Speicherung und Transformation zu beziehen, welche sowohl auf energetische, stoffliche und informationelle Eigenschaften angewandt werden können.

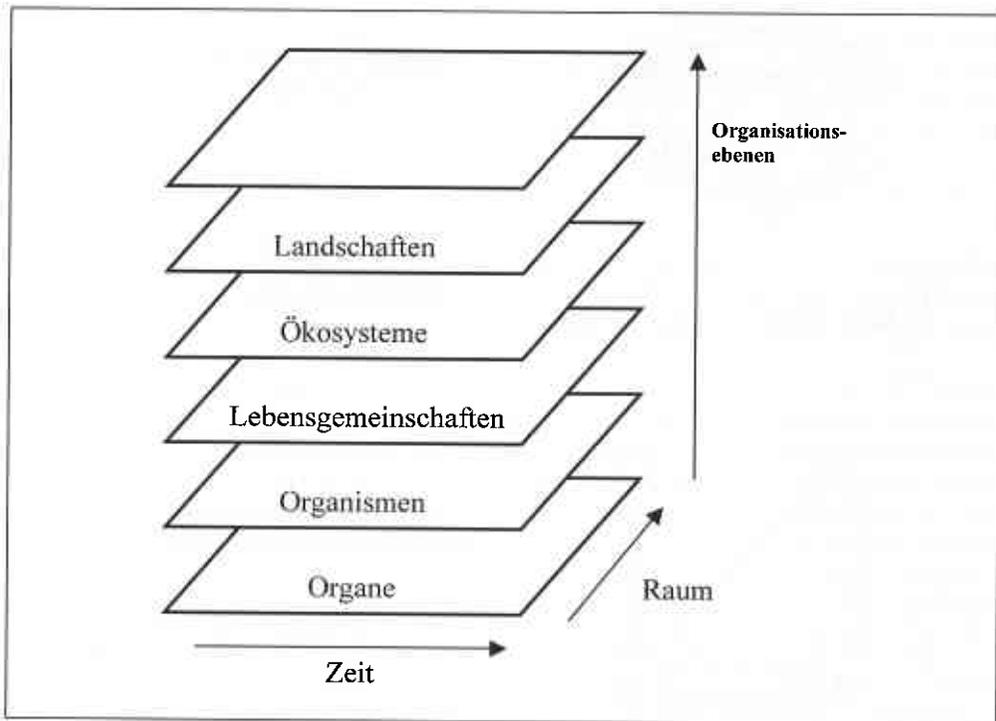


Abb. 2 Organisationsebenen natürlicher Systeme. Durch nicht-zufällige Interaktionen ergeben sich über Selbstorganisation Strukturen einer gewissen Regelmäßigkeit, welche in ähnlicher Form und mit ähnlichen Eigenschaften immer wieder angetroffen werden können und daher typisierbar sind. Mit zunehmender Organisationshöhe wächst jedoch auch die ökologische Komplexität der Objekte und damit die Unschärfe in der Abgrenzung der Einheiten.

Auf der Ebene der Organe kann beispielsweise die Vielfalt von Blütentypen interessieren oder die Unterschiedlichkeit von Baumrinden. Auf der Ebene der Bestände sind neben der Artenzusammensetzung auch strukturelle Eigenschaften oder die jahreszeitliche Unterschiedlichkeit bedeutsam.

Leitet man aus dem Gesagten ein umfassendes Konzept der Biodiversität ab, so wird klar, daß Biodiversität ohne konkreten *Zeit- und Raumbezug* nicht sinnvoll charakterisiert werden kann. Biodiversität kennzeichnet die Vielfalt biotischer Einheiten zu einem bestimmten Zeitpunkt (bzw. über einen bestimmten Zeitraum) in einem bestimmten Raum. Und auch die zeitliche und räumliche Variabilität innerhalb der Einheiten stellt einen Teilaspekt der Biodiversität dar.

Zunächst muß die Unterschiedlichkeit beziehungsweise die Ähnlichkeit von Objekten ermittelt werden (Abb. 3). Wie bereits dargelegt, können hierzu unterschiedliche Kriterien zur Anwendung kommen, doch müssen diese klar formuliert sein. Die qualitative Differenzierung der Objekte legt die Grundlage für eine sich anschließende Typisierung

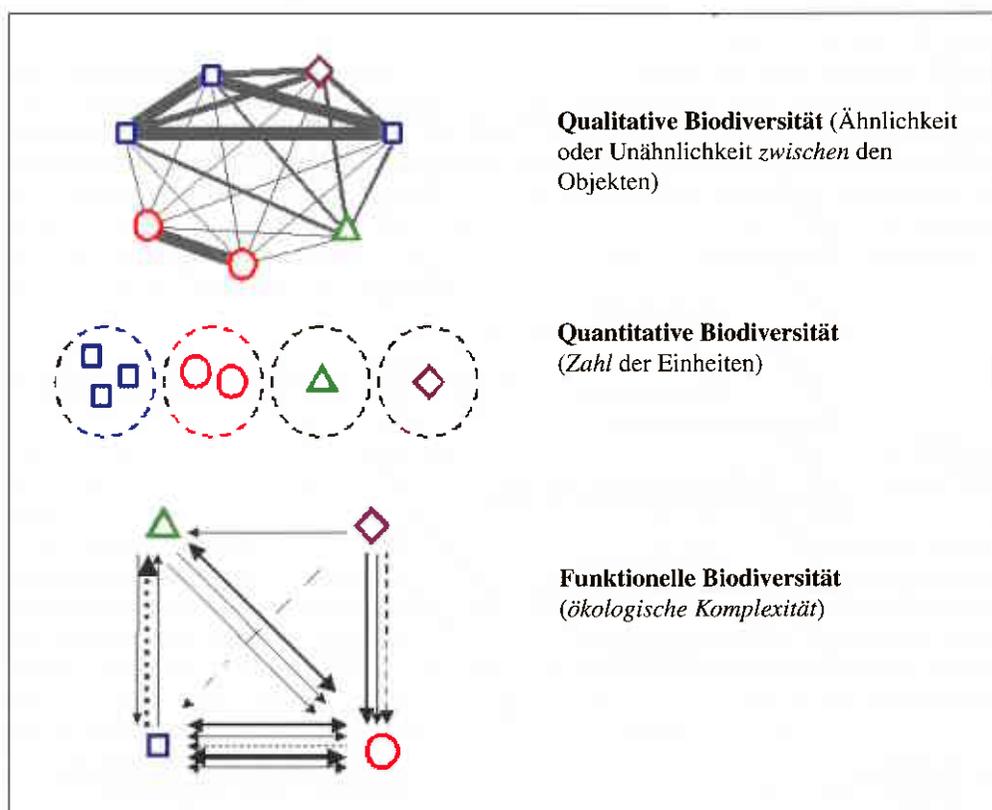


Abb. 3 Schematisierte Darstellung der drei Grundformen der Biodiversität: qualitative Vielfalt (primäre Diversität, Ähnlichkeit, beta-Diversität, *turn-over*), quantitative Vielfalt (sekundäre Diversität, Vielzahl, alpha-, gamma-Diversität) und funktionelle Vielfalt (tertiäre Diversität, ökologische Komplexität). Auf der Ebene der Organe können die Symbole als Individuen bzw. Arten verstanden werden.

und Klassifikation. Im Falle von Organismen ist dies für das Kriterium »phylogenetische Verwandtschaft« bereits erfolgt, weshalb wir diesen ersten Schritt, z. B. wenn wir uns mit Organismen befassen, oft ignorieren und in diesem Fall in der Regel etablierte Artklassifikationen akzeptieren. Dabei sollte nicht vergessen werden, daß zwischen den einzelnen Arten ein unterschiedlicher Grad von Ähnlichkeit besteht, was durch die hierarchische Nomenklatur angedeutet ist. Arbeiten wir mit reinen Artenzahlen, wird diese qualitative Unterschiedlichkeit ignoriert.

Diese primäre **qualitative Diversität** ist mit der beta-Diversität und, bei zeitlichem Bezug, mit dem »turn-over« vergleichbar. Aus der Gesamtheit solcher Daten ergibt sich ein Maß für die Homogenität bzw. Heterogenität des Datensatzes (vgl. FIELD 1969) oder des Raumes.

Auf der Grundlage qualitativer Unterschiede und Ähnlichkeiten können Typen gebildet oder Objekte bereits definierten Typen zugeordnet werden, welche ihrerseits dann quantitativ erfaßt werden können.

Die Ermittlung der Zahl von Einheiten in einem Bezugsraum wird konventionell mit der alpha-Diversität charakterisiert. Da es sich jedoch in der Folge des Vorgehens grundsätzlich um einen nachgeschalteten, sekundären Schritt handelt und weil auch die gamma-Diversität, d. h. die Gesamtzahl von übergeordneten Einheiten, lediglich die Maßstabsabhängigkeit der gewonnenen Daten dokumentiert, ist begrifflich hierfür **quantitative Vielfalt** (bzw. quantitative Diversität) vorzuziehen. Es wird hier auch offensichtlich, daß neben einem konkreten Bezug Biodiversität auch abstrakt verstanden werden kann, beispielsweise wenn man ganz allgemein auf der Grundlage ihrer Ähnlichkeit die Zahl der Arten in einer Gattung oder Familie ermittelt.

Auf diese Weise klassifizierte und gezählte Objekte stehen in einem ökologischen System in funktioneller Wechselbeziehung. Damit kommen wir zum vielleicht interessantesten, aber gleichzeitig schwierigsten Aspekt der Biodiversität, der **funktionellen Vielfalt**. Sie wird in der Rio-Definition mit »ökologischer Komplexität« umschrieben und neuerdings auch als »Biokomplexität« ausgegrenzt (EMMET 2000, FREEMAN et al. 2001).

Die Vielfalt der Transport-, Speicherungs- und Transformationsprozesse für Stoffe, Energie und Information ist allerdings messend kaum zu erfassen. Zahlreiche dieser Mechanismen werden schon durch das In-Erscheinung-Treten des messenden Wissenschaftlers beeinträchtigt, so daß nur sektoral bestimmte funktionelle Eigenschaften, aber kaum jemals deren gesamte Vielfalt ermittelt werden kann. Dennoch ist offensichtlich, daß sich die verschiedenen mehr oder minder hierarchisch in sich geschachtelten Ebenen ökologischer Systeme gerade durch nicht zufällige und regelhaft auftretende Interaktionen zwischen den Objekten ergeben. Die sich durch diese nicht zufälligen Interaktionen ergebende Selbstorganisation wird dann in der Ausbildung von Ähnlichkeitsmustern (qualitative Vielfalt) auf dem nächsthöheren Organisationsniveau reflektiert, welche uns erneut die Ermittlung von Typen und die Beurteilung ihrer Mannigfaltigkeit (quantitative Vielfalt) erlaubt.

Die Abfolge von qualitativer, quantitativer und funktioneller Vielfalt ist auf verschiedenen Organisationsniveaus zu konstatieren (Abb. 4). Diese Aspekte der Biodiversität müssen deshalb nicht nur bezüglich ihres räumlichen und zeitlichen Maßstabes konkretisiert werden, sondern auch bezüglich der Objekteigenschaften.

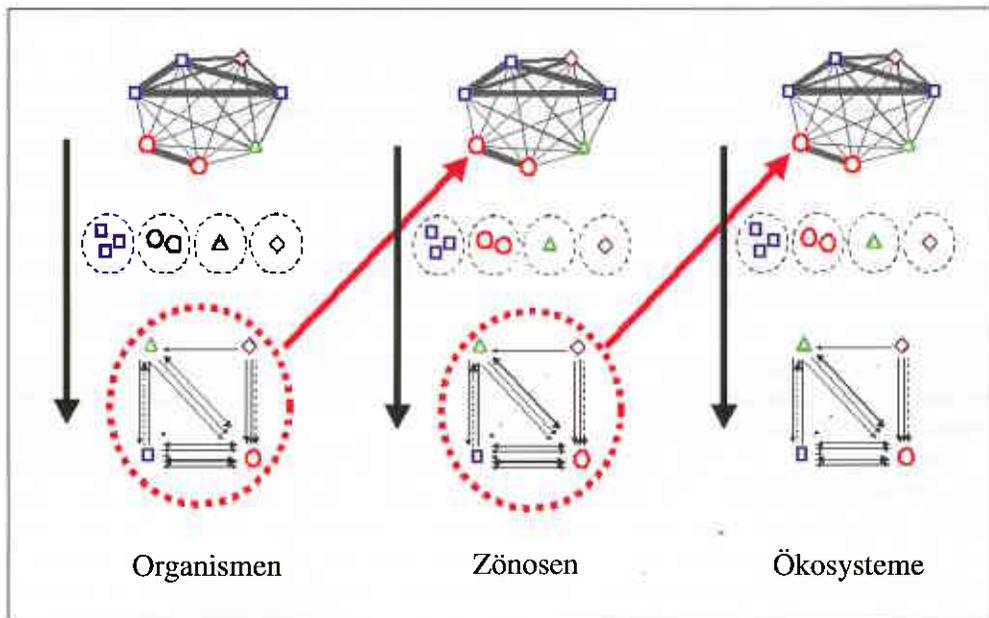


Abb. 4 Grundformen der Biodiversität: auf verschiedenen Organisationsebenen. Über regelhafte funktionelle Interaktionen und sich daraus ergebende Selbstorganisation ergibt sich ein Ähnlichkeitszusammenhang auf übergeordneten Niveaus, welcher über Typenbildung erneut zur quantitativen Ermittlung von Vielzahl genutzt werden kann.

Die folgende Definition versucht, die hier vorgestellten Aspekte der Biodiversität widerzuspiegeln: »Biodiversität ist ein Maß für die qualitative, quantitative oder funktionelle Vielfalt biotischer Objekte aller Organisationsebenen in einem konkreten oder abstrakten, räumlichen oder zeitlichen Bezugsraum.«

8. Unschärfe und Komplexität (anstelle einer Diskussion)

Mit zunehmender Organisation ergibt sich das Problem der mit der Komplexität wachsenden Unschärfe in der Abgrenzung abstrakter Einheiten, von zu Typen zusammengefaßten Gruppen konkreter Objekte – und damit von Begriffen. Damit verbunden ist die in einzelnen Fällen nicht eindeutige Zuordnung konkreter Objekte in räumlichem und zeitlichem Bezugsraum zu bestimmten Typen, nämlich dann, wenn diese Eigenschaften verschiedener Typen aufweisen und Übergangscharakter zeigen.

Zwar existieren offensichtliche Bereiche der Homogenität und damit der Ähnlichkeit innerhalb von Einheiten, verbunden mit scharfen Abgrenzungen, z. B. im Raum, die klassifizierende Ansätze sinnvoll erscheinen lassen und geradezu fordern. Daneben finden wir jedoch, auch in den mitteleuropäischen Kulturlandschaften, Übergänge zwischen den Einheiten (DEL COURT und DEL COURT 1992). Dies gilt besonders für Lebensgemeinschaften, Ökosysteme und Landschaften geringer Hemerobie (siehe auch TREPL 1988).

Scharfe Grenzbereiche in der Natur werden vor allem durch die menschliche Bewirtschaftung, z. B. durch Bodenveränderungen (BLUME und SUKOPP 1976), akzentuiert oder erst geschaffen. Man kann dies als einen anthropogenen Beitrag zur Vielfalt bzw. Heterogenität ansehen (ANGERMEIER 1994). Natürliche Verhältnisse sind hingegen oft mit allmählichen Übergängen zwischen den Einheiten verbunden, welche standörtliche Gradienten nachvollziehen.

Bezüglich der zeitlichen Klassifikation wird beim Ablauf von Sukzession offensichtlich, daß eine Zuordnung bestimmter Zustände zu Einheiten (Stadien) immer einen gewissen artifiziellen Charakter hat. Es überrascht vielleicht, daß CLEMENTS (1916) sein Konzept, die Lebensgemeinschaft im Sinne eines »superorganism« zu begreifen, gerade für die Sukzession entwickelt hat. Generell zeigen Lebensgemeinschaften und Einheiten übergeordneter Organisationsebenen zunehmende Komplexität und damit inhärente Einschränkungen der Typisierbarkeit und der quantitativen Erfassung.

Eine Eigenschaft komplexer biotischer Systeme ist ihre Dynamik. Es zeichnet die Ökosysteme, Lebensgemeinschaften und Organismen besonders aus, daß sie ständigen Veränderungen unterliegen (KÜPPERS 1987). Diese sich einstellende dynamische Ordnung dient dem Zweck der Aufrechterhaltung von Lebensfunktionen unter sich ändernden äußeren Bedingungen.

Ein weiteres Problem der klassifizierenden Behandlung von integrativen Naturelementen ist daher die eingeschränkte Vergleichbarkeit der heutigen Zusammensetzung biotischer Kompartimente (z. B. von Pflanzengesellschaften) mit historisch beschriebenen. Sie ist durch die im ausgehenden 20. Jahrhundert veränderten Umwelt- und Landnutzungsverhältnisse sowie durch das Hinzutreten bzw. Verlöschen diagnostisch nutzbarer Arten bedingt. Auch wenn diese Kritik sowie die starke Bearbeiterabhängigkeit akzeptiert wird, so stellt eine klassifizierende Ausscheidung von Einheiten höherer Organisationsstufen eine sinnvolle Möglichkeit dar, biotische Vielfalt zu beschreiben. Biotopkartierungen sind z. B. eine eingeführte Technik, die Vielfalt, aber auch die Verbreitung solcher integrativer Einheiten zu erfassen.

Es besteht ein zunehmender Bedarf, weitere Möglichkeiten einer möglichst Bearbeiter unabhängigen Charakterisierung biotischer Vielfalt von Naturelementen hoher Organisationsebenen zu entwickeln (z. B. JOHNSTON et al. 1992). Auch BLAB und KLEIN (1997) beklagen das Fehlen wissenschaftlicher Grundlagen auf der Ebene der Lebensraumvielfalt sowie die gerade in diesem Bereich erheblichen Handlungsdefizite des Naturschutzes.

Literatur

- ABE, T., LEVIN, S. A., and HIGASHI, M. (Eds.): Biodiversity – An Ecological Perspective. New York: Springer 1996
- ABELE, L. G., and WALTERS, K.: The stability-time hypothesis: re-evaluation of the data. *Amer. Naturalist* 114, 559–568 (1979)
- ALATALO, R. V.: Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37 (2), 199–204 (1981)
- ANGERMEIER, P. L.: Does biodiversity include artificial diversity? *Conservation Biology* 8, 600–602 (1994)
- ARRHENIUS, O.: Species and area. *J. Ecology* 9, 95–99 (1921)
- BARTHLOTT, W., and WINIGER, M. (Eds.): Biodiversity. A Challenge for Development Research and Policy. Berlin: Springer 1998
- BEIERKUHNLEIN, C.: Biodiversität und Raum. *Die Erde* 128, 81–101 (1998)

- BEIERKUHNLEIN, C.: Die Vielfalt der Vielfalt – Ein Vorschlag zur konzeptionellen Klärung der Biodiversität. *Berichte der Reinhold Tüxen Gesellschaft* 13, 103–118 (2001)
- BEIERKUHNLEIN, C., and SCHULTE, A.: Plant Functional Types – Einschränkungen und Möglichkeiten funktionaler Klassifikationsansätze in der Vegetationsökologie. In: JAX, K. (Ed.): *Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie*. S. 45–64. Frankfurt (Main): Peter Lang 2001
- BISBY, F. A.: Characterization of biodiversity. In: HEYWOOD, V. H., and WATSON, R. T. (Eds.): *Global Biodiversity Assessment*; pp. 21–106. Cambridge: Cambridge University Press 1995
- BLAB, J., und KLEIN, M.: Biodiversität – ein neues Konzept im Naturschutz? In: ERDMANN, K.-H., und SPANDAU, L. (Eds.): *Naturschutz in Deutschland*. S. 201–219. Stuttgart: Ulmer 1997
- BLUME, P., und SUKOPP, H.: Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10, 7–89 (1976)
- BOWMAN, D. M. J. S.: Biodiversity: much more than biological inventory. *Biodiversity Letters* 1, 163 (1993)
- BOYLE, T. J., and BOYLE, C. E. (Eds.): *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change*. Heidelberg: Springer 1994
- BRAY, J. R., and CURTIS, J. T.: An ordination of the upland forest communities of northern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27, 325–349 (1957)
- CARLING, R. C. J., and HARRISON, J.: Biodiversity information on the internet: cornucopia of confusion. *Biodiversity Letters* 3, 125–135 (1996)
- CLEMENTS, F. E.: *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation*. Washington (DC) 1916
- CONNELL, J. H.: Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310 (1978)
- CONNELL, J. H., and ORIAS, E.: The ecological regulation of species diversity. *Amer. Naturalist* 98, 399–414 (1964)
- CRAWLEY, M. J.: Biodiversity. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.): *Plant Ecology*; pp. 595–632. Oxford: Blackwell 1997
- DARWIN, C.: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray 1859
- DARWIN, C., and WALLACE, A. R.: On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *J. Proceed. Linnean Soc. London, Zoology* 3, 45–62 (1858)
- DEBENEDICTIS, P. A.: On the correlation between certain diversity indices. *Amer. Naturalist* 107, 295–302 (1973)
- DELCOURT, P. A., and DELCOURT, H. R.: Ecotone dynamics in space and time. In: HANSEN, A. J., and DICASTRI, F. (Eds.): *Landscape Boundaries. Ecological Studies* 92, pp. 19–54. Berlin: Springer 1992
- DIGBY, P. G. N., and KEMPTON, R. A.: *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. New York: Chapman & Hall 1987
- ELDRIGE, N. (Ed.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. New York: Columbia University Press 1992
- ELDRIGE, N. (Ed.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. New York: Columbia University Press 1997
- EMMETT, A.: Biocomplexity: A new science for survival? *The Scientist* 14 (19), 1 (2000)
- ENGELHARDT, W.: *Das Ende der Artenvielfalt – Aussterben und Ausrottung von Tieren*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft 1996
- FALK, D. A., and OLWELL, M. (Eds.): *Restoring Diversity – Strategies for Reintroduction of Endangered Plants*. Washington (DC): Island Press 1996
- FIELD, J. G.: The use of information statistics in the numerical classification of heterogeneous systems. *J. Ecology* 57, 565–569 (1969)
- FREEMAN, W. J., KOZMA, R., and WERBOS, P. J.: Biocomplexity: adaptive behavior in complex stochastic dynamical systems. *Biosystems* 59, 109–123 (2001)
- GASTON, K. J.: Species richness: measure and measurement. In: GASTON, K. J. (Ed.): *Biodiversity – A Biology of Numbers and Difference*; pp. 77–113. Oxford: Blackwell 1996a
- GASTON, K. J.: What is biodiversity? In: GASTON, K. J. (Ed.): *Biodiversity – A Biology of Numbers and Difference*; pp. 1–9. Oxford: Blackwell 1996b
- GASTON, K. J., and MAY, R. M.: The taxonomy of taxonomists. *Nature* 356, 281–282 (1992)
- GASTON, K. J., and SPICER, J. I.: *Biodiversity – An Introduction*. Oxford: Blackwell 1998
- GLEASON, H. A.: On the relationship between species and area. *Ecology* 3, 158–162 (1922)
- GLEICH, M., MAXEINER, D., MIERSCH, M., and NICOLAY, F.: *Life Counts*. Berlin: Berlin Verlag 2000
- GLÓWKA, L., BURHENNE-GUILMIN, F., and SYNGE, H.: *A Guide to the Convention on Biological Diversity*; pp. 161. Cambridge: IUCN 1994

- GORKE, M.: Artensterben. Stuttgart: Klett-Cotta 1999
- GREHAN, J. R.: Conservation biogeography and the biodiversity crisis: a global problem in space/time. *Biodiversity Letters* 1, 134–140 (1993)
- GROOMBRIDGE, B. (Ed.): *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. London: Chapman & Hall 1992
- HAEUPLER, H.: Evenness als Ausdruck der Vielfalt in den Vegetationsuntersuchungen zum Diversitätsbegriff. *Dissertationes Botanicae* 65, 268 (1982)
- HAILA, Y., and KOUKI, J.: The phenomenon of biodiversity in conservation biology. *Ann. Zool. Fennici* 31, 5–18 (1994)
- HEYWOOD, V. H., and BASTE, I.: Introduction. In: HEYWOOD, V. H., and WATSON, R. T. (Eds.): *Global Biodiversity Assessment*; pp. 5–19. Cambridge: Cambridge University Press 1995
- HEYWOOD, V. H., and WATSON, R. T. (Eds.): *Global Biodiversity Assessment*. UNEP, p. 1140. Cambridge: Cambridge University Press 1995
- HILL, M. O.: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54, 427–431 (1973)
- HILL, M. O., and GAUCH, H. G.: Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47–58 (1980)
- HOBOHM, C.: *Biodiversität*. Wiebelsheim: Quelle & Meyer 2000
- HURLBERT, S. H.: The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52, 577–586 (1971)
- HUSTON, M. A.: *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press 1994
- IUCN (Eds.): *Report of the Global Biodiversity Forum*. IUCN, Gland, 115 S. (1994)
- JACCARD, P.: Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 38, 69–130 (1902)
- JEDICKE, E.: Biodiversität, Geodiversität, Ökodiversität. Kriterien zur Analyse der Landschaftsstruktur – ein konzeptioneller Diskussionsbeitrag. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 33 (2/3), 59–68 (2001)
- JOHNSON, S. P.: *The Earth Summit: The United Nations Conference on Environment and Development (UNCED)*. London: Graham & Trotman 1993
- JOHNSTON, C. A., PASTOR, J., and PINAY, G.: Quantitative Methods for Studying Landscape Boundaries. In: HANSEN, A. J., and DICASTRI, F. (Eds.): *Landscape Boundaries. Ecological Studies* 92, pp. 107–125. Berlin: Springer 1992
- KÖNIG, B., and LINSENMAIR, K. E.: *Biologische Vielfalt*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag 1996
- KRATOCHWIL, A. (Ed.): *Biodiversity in Ecosystems. Tasks for Vegetation Science* 34. Dordrecht: Kluwer 1999
- KÜPPERS, B.-O. (Ed.): *Ordnung aus dem Chaos*. München: Piper 1987
- LEVIN, S. A. (Ed.): *Encyclopedia of Biodiversity*. 5 Bde. Orlando: Academic Press 2000
- LONGUET-HIGGINS, M. S.: On the Shannon-Weaver index of species diversity in relation to distribution of species in bird census. *Theoret. Population Biol.* 2, 271–289 (1971)
- LOVEJOY, T. E.: Changes in biological diversity. In: *The Global 2000 Report to the President*. Vol. 2 (The Technical Report). Harmondsworth: Penguin Books 1980
- LOVEJOY, T. E.: Biodiversity: What is it? In: REAKA-KUDLA, M. L., WILSON, D. E., and WILSON, E. O. (Eds.): *Biodiversity II*; pp. 7–14. Washington (DC): Joseph Henry Press 1997
- MACARTHUR, R. H.: Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40, 510–533 (1965)
- MACARTHUR, R. H., and WILSON, E. O.: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton (N. J.): Princeton University Press 1967
- MARGALEF, R.: Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.* 22, 25–37 (1969)
- MARGULIS, L., SCHWARTZ, K. V., and DOLAN, M.: *The Illustrated Five Kingdoms. A Guide to the Diversity of Life on Earth*. New York: Harper Collins 1994
- MCALLISTER, D. E.: What is biodiversity? *Canad. J. Biodiversity* 1, 4–6 (1991)
- MCINTOSH, R. P.: An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48, 392–404 (1967)
- MCNEELY, J. A., MILLER, K. R., REID, M. V., MITTERMEIER, R. A., and WERNER, T. B.: *Conserving the World's Biological Diversity*. Gland: IUCN 1990
- MOONEY, H. A., CUSHMAN, J. H., MEDINA, E., SALA, O. E., and SCHULZE, E.-D. (Eds.): *Functional Roles of Biodiversity – A Global Perspective*. Chichester: Wiley & Sons 1996
- MYERS, N.: The rich diversity of biodiversity issues. In: REAKA-KUDLA, M. L., WILSON, D. E., and WILSON, E. O. (Eds.): *Biodiversity II*; pp. 125–138. Washington (DC): Joseph Henry Press 1997

- NOSS, R. F.: Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355–364 (1990)
- NOVACEK, M. J., and FUTTER, E. V.: *The Biodiversity Crisis: Losing What Counts*. American Museum of Natural History Books, 224 pp. (2001)
- OXSANEN, J., and TÖNTERI, T.: Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length. *J. Veg. Sci.* 6, 815–824 (1995)
- ORLÓCI, L.: Geometric models in ecology. I. The theory and application of some ordination methods. *J. Ecology* 54, 193–215 (1966)
- ORLÓCI, L.: Ordination by resemblance matrices. In: WHITTAKER, R. H. (Ed.): *Ordination of Plant Communities*; pp. 239–276. Den Haag: SPB 1978
- OTA (US Congress, Office of Technology Assessment): *Technologies to Maintain Biological Diversity*. Washington (DC): US Government Printing Office 1987
- PEET, R. K.: The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. System.* 5, 285–307 (1974)
- PEET, R. K.: Relative diversity indices. *Ecology* 56, 496–498 (1975)
- PERLMAN, D. L., ADELSON, G., and WILSON, E. O.: *Biodiversity: Exploring Values and Priorities in Conservation*. Oxford: Blackwell Science 1997
- PERLMAN, D. L., and WILSON, E. O.: *Conserving Earth's Biodiversity*. Island Press, CD-ROM. (2000)
- PERRINGS, C.: The economic value of biodiversity. In: HEYWOOD, V. H., and WATSON, R. T. (Eds.): *Global Biodiversity Assessment*; pp. 823–914. Cambridge: Cambridge University Press 1995
- PERRINGS, C., MALER, K.-G., and FOLKE, C. (Eds.): *Biodiversity Loss: Economic and Ecological Issues*. Cambridge: Cambridge University Press 1997
- PETERS, R. L., and LOVEJOY, T. E. (Eds.): *Global Warming and Biological Diversity*. New Haven: Yale University Press 1992
- PIELOU, E. C.: The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13, 131–144 (1966)
- PIELOU, E. C.: *Ecological Diversity*. New York: Wiley & Sons 1975
- PLATNICK, N. I.: Patterns of biodiversity. In: ELDRIGE, N. (Ed.): *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*; pp. 15–24. New York: Columbia University Press 1997
- PODANI, J.: *Multivariate Data Analysis in Ecology and Systematics – A Methodological Guide to the SYNTAX 5.0 Package*. Ecological Computations Series 6. SPB, 316 pp. Den Haag: Academic Publishing 1994
- RAVEN, P. H., and WILSON, E. O.: A fifty-year plan for biodiversity surveys. *Science* 258, 1099–1100 (1992)
- REAKA-KUDLIA, M. L., WILSON, D. E., and WILSON, E. O. (Eds.): *Biodiversity II*. Washington (DC): Joseph Henry Press 1997
- RENKONEN, O.: Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Ann. Zool.-Bot. Fennica Vanamo* 6 (1), 1–231 (1938)
- RICKLEFS, R. E., and SCHLUTER, D. (Eds.): *Species Diversity in Ecological Communities – Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University Chicago Press 1993
- ROUTLEDGE, R. D.: On Whittaker's components of diversity. *Ecology* 58, 1120–1127 (1977)
- SANDERS, H. L.: Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Naturalist* 102, 243–282 (1968)
- SHANNON, C. E., and WEAVER, W.: *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University Illinois Press 1949
- SHMIDA, A., and WILSON, M. V.: Biological determinants of species diversity. *J. Biogeography* 12, 1–20 (1985)
- SIMPSON, E. H.: The measurement of diversity. *Nature* 163, 688 (1949)
- SOERENSEN, T. A.: A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr. K. danske Vidensk. Selsk.* 5 (4), 1–34 (1948)
- SOLBRIG, O. T.: Biodiversität. Wissenschaftliche Fragen und Vorschläge für die internationale Forschung. Deutsches Nationalkomitee für das UNESCO-Programm MAB (Ed.), Bonn 1994
- SOULÉ, M. E.: Conservation: tactics for a constant crisis. *Science* 253, 744–750 (1991)
- TAKACS, D.: *The Idea of Biodiversity – Philosophies of Paradise*. Baltimore: Johns Hopkins 1997
- TAYLOR, L. R.: Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversities. *Symposium of the Royal Entomological Society* 9, 1–18 (1978)
- TER BRAAK, C. J. F.: Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167–1179 (1986)
- TILMAN, D.: Diversity by default. *Science* 283, 495–496 (1999)
- TREPL, L.: Gibt es Ökosysteme? *Landschaft + Stadt* 20 (4), 176–185 (1988)

- VAN DER MAAREL, E.: Biodiversity: From Babel to Biosphere Management. Uppsala: Opulus Press 1997
- WALDHARDT, R., and OTTE, A.: Zur Terminologie und wissenschaftlichen Anwendung des Begriffs Biodiversität – On the use of the concept »biodiversity«. *Wasser und Boden* 52, 10–13 (2000)
- WALL, D. ADAMS, G., MOONEY, H., BOXSHALL, G., DOBSON, A., and NAKASHIZUKA, T.: An international biodiversity observation year. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (1), 52–54 (2001)
- WEBB, D. J.: The statistics of relative abundance and diversity. *J. Theoret. Biol.* 43, 277–291 (1974)
- WESTERN, D.: The biodiversity crisis: A challenge for biology. *Oikos* 63, 29–38 (1992)
- WHITTAKER, R. H.: Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338 (1960)
- WHITTAKER, R. H.: Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12, 213–251 (1972)
- WHITTAKER, R. H.: Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10, 1–67 (1977)
- WILDI, O.: Analyse vegetationskundlicher Daten – Theorie und Einsatz statistischer Methoden. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* 90, 226 S. (1986)
- WILLIAMS, W. T., and LAMBERT, J. M.: Multivariate methods in plant ecology. I. Association analysis in plant communities. *J. Ecology* 47, 83–101 (1959)
- WILSON, E. O.: The biological diversity crisis. *BioScience* 35, 700–706 (1985a)
- WILSON, E. O.: The biological diversity crisis: a challenge to science. *Issues in Science and Technology* 11 (1), 22–29 (1985b)
- WILSON, E. O.: Threats to biodiversity. *Scientific American* 261, 108–116 (1989)
- WILSON, E. O.: *The Diversity of Life*. London: Penguin Books 1992
- WILSON, E. O.: Biodiversity: challenge, science, opportunity. *Amer. Zool.* 34, 5–11 (1994)
- WILSON, E. O.: Introduction. In: REAKA-KUDLA, M. L., WILSON, D. E., and WILSON, E. O. (Eds.): *Biodiversity II*, pp. 1–3. Washington (DC): Joseph Henry Press 1997
- WILSON, E. O., and PETER, F. M. (Eds.): *BioDiversity*. Washington (DC): National Academy Press 1988
- WILSON, M. V., and SHMIDA, A.: Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecology* 72, 1055–1064 (1984)
- WOLTERS, G.: »Rio« oder die moralische Verpflichtung zum Erhalt der natürlichen Vielfalt – Zur Kritik einer UN-Ethik. *Gaia* 4 (4), 244–249 (1995)

Prof. Dr. Carl BEIERKUHNEIN
Lehrstuhl für Biogeographie
Universität Bayreuth
Universitätsstraße 30
95440 Bayreuth
Bundesrepublik Deutschland
Tel.: ++49 (0) 9 21 55 22 70
Fax: ++49 (0) 9 21 55 23 15
E-Mail: carl.beierkuhnlein@uni-bayreuth.de