

Die Vielfalt der Vielfalt – Ein Vorschlag zur konzeptionellen Klärung der Biodiversität

- Carl Beierkuhnlein, Rostock -

Abstract

Until today, the term biodiversity, although successful in the public and in science, is not clearly defined. For some aspects of biodiversity, especially for species diversity, theories, concepts and definitions exist for decades. Nevertheless, a satisfying general framework for biodiversity has not yet been developed. This paper tries to clarify the term and develop a general concept of biodiversity.

Biodiversity can be investigated at different levels of organization (e.g.: organs, organisms, communities, ecosystems, landscapes, biomes). When considering the distribution of biotic units in space, different scales have to be taken into consideration. The spatial diversity at the species level can be analysed according to species number (alpha-diversity) and resemblance of species composition (beta-diversity). More generally, three aspects of biodiversity can be identified. The basic aspect is the variability between biotic objects. In this paper this is referred to as primary or qualitative biodiversity. As soon as objects are classified using their resemblance according to certain criteria, the number of types can be counted. This is defined here as secondary or quantitative biodiversity. The third form of biodiversity emerges from the ecological complexity of biotic objects. It is regarded as tertiary or functional biodiversity.

1. Einführung

Als Folge der globalen Umweltprobleme des späten 20. Jahrhunderts und eines zunehmenden Umweltbewusstseins, verbunden mit der Sorge um die Nachhaltigkeit der Nutzung von Ressourcen, wurde im Juni 1992 in Rio die „United Nations Conference on Environment and Development“ (UNCED, „earth summit“) abgehalten. Neben dem Nachhaltigkeitsgedanken war die „Krise der Biodiversität“ das zentrale Thema der Konferenz, an welcher Vertreter nahezu aller Staaten der Erde teilnahmen.

Die in den Jahren zuvor erfolgten politischen Willensbekundungen und Verträge auf internationaler Ebene kondensierten im Rahmen der UNCED zur „Convention on Biological Diversity“ (CBD, Biodiversitätskonvention). Damit wurde ein Thema aufgegriffen - und politisiert - welches von naturwissenschaftlicher Seite bereits seit Mitte der 80er Jahre intensiv diskutiert und als „Krise der Biodiversität“ bezeichnet worden war (z.B. WILSON 1985a, WILSON 1985b, WILSON 1989, SOULÉ 1991, WESTERN 1992). Es wurde offensichtlich, dass die natürliche Vielfalt der Erde gefährdet ist. Lokale Artenverluste wurden beobachtet. Auf globaler Ebene war vermehrt das völlige Aussterben von Tier- und Pflanzenarten festzustellen. Landschaftsräume verarmten an Biotopen und verloren Ökosysteme. Die wachsende Vereinheitlichung von Nutzungstechniken und andere Prozesse (z.B. Stoffdepositionen) förderten die Uniformierung ganzer Regionen. Zunächst bestanden aufgrund fehlender historischer Ver-

gleichsdaten Unsicherheiten bezüglich des Trends dieser Veränderungen der Artenzahl, da dieser sich in der Folge eines genaueren Hinsehens auch als Artefakt erweisen konnte, doch schälte sich die Entwicklung der globalen und regionalen Artenverluste immer deutlicher heraus.

Die Biodiversitätskonvention wurde am 12.6.1992 von 159 Nationen unterzeichnet, unter anderem von der Bundesrepublik Deutschland. Der Vertrag wurde am 21.12.1993 durch den Bundestag ratifiziert und trat am 29.12.1993 in Kraft. Dieser Kontrakt kennzeichnet einen Meilenstein der globalen Naturschutzgeschichte. Er dokumentiert die Sorge der internationalen Staatengemeinschaft um das biologische Erbe, welches paradoxerweise durch die Menschheit bedroht ist und gleichzeitig durch sie selbst geschützt werden muss (KIM & WEAVER 1994). Mit der Rio-Konferenz trat die globale Biodiversität und ihre Gefährdung in das Bewusstsein breiter Bevölkerungskreise (RITTER et al. 1995).

Die Unterzeichnung der Konvention macht das Bemühen um den Erhalt der Biodiversität zur staatlichen Aufgabe. Sie verpflichtet die beitretenden Staaten, in ihrem Zuständigkeitsbereich die für die Erhaltung und die nachhaltige Nutzung der „biologischen Diversität“ wichtigen Komponenten zu identifizieren, ihre Entwicklung im Rahmen eines Monitoring zu beobachten sowie die Vielfalt negativ beeinflussende Prozesse und Aktivitäten zu identifizieren. Es sollen konkrete Anstrengungen zum Schutz der Vielfalt 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 berücksichtigt werden. Forschung, die dazu beiträgt diese Maßnahmen umzusetzen, ist besonders zu fördern (Artikel 12).

Die Biodiversitätskonvention ist keine bloße Willensbekundung, sondern verpflichtet die unterzeichnenden Staaten zu konkreten Aktivitäten! Die Biodiversität der Staatsgebiete muss ermittelt und die Entwicklung verfolgt werden. Allerdings ist nicht festgelegt, wie dies geschehen soll (GLOWKA et al. 1994, WOLTERS 1995).

Die Biodiversitätskonvention hat ganz offenkundig spürbare Auswirkungen in den verschiedensten Bereichen des öffentlichen Lebens gezeitigt und nicht zuletzt die Ausrichtung naturwissenschaftlicher Forschung beeinflusst. Zahlreiche Forschungsvorhaben befassen sich heute mit Fragen der Biodiversität. Dies schlägt sich in einer umfangreichen Reihe von Publikationen nieder („The diversity of publications on diversity is overwhelming“, VAN DER MAAREL 1997). Neue wissenschaftliche Veröffentlichungsorgane wurden ins Leben gerufen (z.B. „Biodiversity Letters“, „Biodiversity and Conservation“). Tagungen zum Thema Biodiversität wurden abgehalten, Bücher und Sammelbände verfasst (u.a. GROOMBRIDGE 1992, PETERS & LOVEJOY 1992, WCMC 1992, WRI et al. 1992, RICKLEFFS & SCHLUTER 1993, BOYLE et al. 1994, HUSTON 1994, IUCN 1994, MARGULIS et al. 1994, SOLBRIG 1994, WCMC 1994, HEYWOOD & WATSON 1995, PERRINGS 1995, ABE et al. 1996, ENGELHARDT 1996, FALK & OLWELL 1996, GASTON 1996a, KÖNIG & LINSEMAIR 1996, MOONEY et al. 1996, CRAWLEY 1997, PERLMAN et al. 1997, PERRINGS et al. 1997, REAKA-KUDLA et al. 1997, VAN DER MAAREL 1997, TAKACS 1997, BARTHLOTT & WINIGER 1998, GASTON & SPICER 1998, GORKE 1999, KRATOCHWIL 1999, GLEICH et al. 2000, HOBOMH 2000, LEVIN 2000, PERLMAN & WILSON 2000, NOVACEK & FUTTER 2001). Auch das VI. Rintelner Symposium der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft befasste sich kürzlich mit diesem Thema (u.a. BARTHLOTT et al. 2000, GRABHERR et al. 2000, LINSEMAIR 2000, POTT 2000).

2. Ein erweitertes Verständnis der biotischen Diversität

Aus wissenschaftsgeschichtlicher Perspektive ist die Konvention nicht zuletzt terminologisch 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 (s.a. BEIERKUHNEIN 1998). Darüber hinaus werden Variabilität und Komplexität zwischen den Kompartimenten als Aspekte der Biodiversität verstanden. Diese Sichtweise manifestiert die Biodiversitätsdiskussion Ende der 80er und zu Beginn der 90er Jahre.

Damit wird der Diversitätsbegriff um wesentliche Aspekte erweitert. Bis dahin wurde Diversität vor allem mit Artenvielfalt in Verbindung gebracht (z.B. CONNELL 1978). Darüber hinaus wurden Diversitäts- bzw. Heterogenitätsindizes entwickelt (z.B. SIMPSON 1949, SHANNON & WEAVER 1949), doch beschränkte sich die Diversitätsforschung auf organismische Aspekte, zumeist auf der Grundlage der Artzugehörigkeit. Nun wird der Blick auf Lebensgemeinschaften, Ökosysteme und Landschaften geweitet. Ihre Vielfalt wird vermehrt als wertbestimmendes Merkmal im Naturschutz angesehen. Eine Ursache für den Bedeutungswandel könnte somit in der Zunahme der Eingriffe in Natur und Landschaft im Rahmen der wirtschaftlichen Entwicklung liegen.

Die Erweiterung des Begriffsgehaltes ist eng mit terminologischen Veränderungen verbunden. Zunächst wird ein umfassenderes Verständnis der Vielfalt von LOVEJOY (1980) über die Formulierung „biologische Diversität“ ausgedrückt. Von der Bedeutung „Artenvielfalt“ hat sich damit der Gültigkeitsbereich der Diversität hin zu einer allgemeineren und weit mehr Aspekte des Lebens umfassenden „Vielfalt an biotischen Eigenschaften“ entwickelt.

Im Laufe der 80er Jahre werden die negativen Entwicklungen der globalen Artenvielfalt verstärkt diskutiert. In der Vorbereitung der vom 21. bis 24.9.1986 in Washington D.C. stattfindenden Tagung des dann so bezeichneten „National Forum on BioDiversity“ fasst W.G. ROSEN im Jahr 1985 erstmals den Begriff „biologische Diversität“ zu „BioDiversität“ zusammen (BEIERKUHNEIN 1998). Dies geschieht in erster Linie, um der Veranstaltung einen prägnanten Titel zu geben. Durch ungenaues Zitieren sowie durch Bequemlichkeit verschwindet der Hybridcharakter des Wortes und das zusammengesetzte „BioDiversität“ mutiert schon nach kurzer Zeit zu „Biodiversität“. Hält man sich die Verbreitung und Akzeptanz des Begriffes vor Augen, so überrascht das geringe Alter natürlich sehr.

Da mit biologischer Vielfalt nicht die Vielfalt innerhalb der Wissenschaft der Biologie, sondern die Vielfalt biotischer Eigenschaften gemeint ist, ist „biotische Diversität“ terminologisch vorzuziehen. Durch die Verschmelzung der Wortbestandteile zu Biodiversität ist diese Begriffsdiskussion jedoch obsolet geworden.

Die Ergebnisse dieses Meetings von 1986 stellen, als Sammelband veröffentlicht (WILSON & PETER 1988), in dessen Untertitel der Verlust an Arten, Genen und Lebensräumen gleichrangig erwähnt wird, eine Initialzündung zur weiteren Entwicklung und den Beginn weltweiter Aktivitäten zum Erhalt der biotischen Diversität dar. Der Zoologe Edward WILSON, welcher die Konferenz von Washington geleitet und bereits frühzeitig auf die Krise der biologischen Diversität hingewiesen hatte (WILSON 1985a, WILSON 1985b), wird zum Nestor der Biodiversitätsforschung (u.a. WILSON 1988, WILSON 1989, WILSON 1992, WILSON 1994).

Mit der Einführung des Begriffes Biodiversität geht auch einher, dass der Vielfalt der Natur normative Qualität beigemessen wird. Die Bedrohung dieser Vielfalt wird als „schlecht“ angesehen, Biodiversität also als wertbestimmendes Kriterium akzeptiert. Dies hat neben Konsequenzen innerhalb des Naturschutzes, wo das Kriterium bereits vorher akzeptiert war, allerdings geringer gewichtet wurde, auch Auswirkungen auf das gesellschaftliche Leben und induziert die Formulierung politischer Willensbekundungen.

Die Konvention zum Erhalt der biologischen Vielfalt (s.a. JOHNSON 1993, JEDICKE 2001) 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 folgendes ableiten: Die Variabilität zwischen lebenden Organismen kann zwar auch als Artenvielfalt verstanden werden, ist jedoch weiter gefasst und beinhaltet ebenso die genetische Vielfalt innerhalb von Populationen (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 (s.a. LINSENMAIR 2000, BEIERKUHNLEIN & SCHULTE 2001).

Die Formulierung „diversity between species“ wiederum ist eine implizite Integration der beta-Diversität. Schließlich wird der Geltungsbereich der biologischen Vielfalt auf die ökosystemare Ebene ausgedehnt. Damit sind ausdrücklich übergeordnete Einheiten als Elemente der Biodiversität genannt.

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 verglichen werden kann. Verschiedene Autoren benutzen den Begriff nach wie vor sehr unterschiedlich. Um diese Verwirrung herauszustellen, nennt VAN DER MAAREL (1997) den Untertitel seines Buches „from babel to biosphere management“.

Nach Rio werden Definitionen der Biodiversität immer allgemeiner und verschwommener. SOLBRIGS (1994) Definition: „Biodiversität ist die Eigenschaft lebender Systeme unterschiedlich, das heißt von anderen spezifisch verschieden und andersartig zu sein“ mag man sich noch anschließen können, denn auch, wenn diese Formulierung sehr allgemein gehalten ist, so hat sie doch den Vorteil, nicht einschränkend von Arten zu sprechen. BOWMAN schreibt jedoch 1993 abwertend: „the term biodiversity is little more than a brilliant piece of worthmething“. Für HAILA & KOUKI (1994) ist es ein „umbrella-term“. HEYWOOD & BASTE (1995) verstehen biologische Vielfalt als „total variability of life on earth“. Und WILSON schließlich resümiert in der Fortschreibung seines Biodiversitätsbuches („Biodiversity II“) durch REAKA-KUDLA et al. (1997): „Biologists are inclined to agree that it is, in one sense, everything“. Sollte dies tatsächlich so sein, dann wäre, bedingt durch die Popularität und die Inflation der Benutzung in Verbindung mit einer wenig exakten Definition, der Terminus offensichtlich entwertet und damit die weitere Biodiversitätsforschung gefährdet.

Es ist also eine Entwicklung zu konstatieren, in deren Verlauf einerseits der Begriff Biodiversität in kurzer Zeit weltweite Verbreitung findet und in verschiedenste gesellschaftliche Bereiche hinein vordringt, die aber andererseits eine abnehmende Klarheit mit sich bringt. „Biodiversität“ dient heute tatsächlich neben seiner Bedeutung als naturwissenschaftliche Messgröße und Wissenschaftskonzept als umweltpolitisches Schlagwort, welches erfolgreich, wenn auch sehr allgemein, die Botschaft der bedrohten Vielfalt der Natur vermittelt. GASTON (1996b) bezeichnet diese Sicht als soziales und politisches Konstrukt. Dennoch, oder gerade deshalb, ist bei Naturschutzprojekten unterschiedlichster Zielsetzung, aber auch in der Politik dieser Ausdruck - oder sollte man sagen dieses Modewort ? - gang und gäbe (CONDON 1994).

Kehrt man in den naturwissenschaftlichen Bereich zurück, so wird deutlich, dass Biodiversität auf Zeit und Raum zu beziehen ist (TILMAN & KAREIVA 1998). NOSS (1990) oder LAMONT (1995) entwickeln Schemata und Konzepte zur Gliederung der biotischen Diversität, wobei jedoch zeitliche Aspekte vernachlässigt werden. Mit den raumzeitlichen Beziehungen geht die Maßstabsproblematik einher (LAWTON 1987, O'NEILL et al. 1989, CRACRAFT 1992, LEVIN 1992, PALMER & WHITE 1994, NOSS 1996, WILSON et al. 1998) – und die Einsicht, dass verschiedene Skalen miteinander verknüpft werden können. Beispielsweise kann die zeitliche

Vielfalt der Blütenentwicklung in den verschiedenen Höhengschichten eines Waldes untersucht werden. Einige Biologen fordern in diesem Zusammenhang eine stärkere Beteiligung von Geographen in der Biodiversitätsforschung (RAVEN & WILSON 1992), doch bestehen hier durchaus vorurteilsbelastete Vorbehalte – auf beiden Seiten.

Schließlich bestehen Ökosysteme oder Landschaften nur zum Teil aus biotischen Einheiten. Wasser, Luft, Gestein und Boden sind gleichfalls charakterbestimmende Bereiche. Auch die Vielfalt der geoökologischen Rahmenbedingungen ist wichtig und kann als Pedodiversität, Hydrodiversität oder Geodiversität verstanden werden (s.a. BARTHLOTT & WINIGER 1998, BARTHLOTT et al. 2000, JEDICKE 2001). Sie hat funktionelle und prozessurale Konsequenzen, z.B. für die Pufferung von Stoffeinträgen. Diese Begriffe sind allerdings noch sehr viel weniger geklärt oder definiert als die Biodiversität. Sie müssen kritisch hinterfragt und ihre spezifischen Einschränkungen aufgezeigt werden (BEIERKUHNEIN & JENTSCH in press). Das gilt vor allem für die „Ökodiversität“ (NAVEH 1994, DANSEREAU 1997, JEDICKE 2001), die den Titel eines schon 1975 von PIELOU verfassten Buches aufgreift („Ecological Diversity“), doch war sie damals noch rein biotisch verstanden worden.

3. Welche Formen der biotischen Diversität gibt es?

Nun möchte ich zunächst die Auffassungen von und die Formen der Biodiversität strukturieren. In der Literatur finden sich sehr verschiedene Betrachtungsweisen und unterschiedliche Forschungsbereiche können abgegrenzt werden. Betrachtet man Biodiversität als Messgröße, so müssen für Eigenschaften von Teilbereichen der Biodiversität quantitative Daten zu erheben sein. Soll sie als Konzept verstanden werden, so muss nach der Komplexität der Objekte, nach der Qualität der Objekteigenschaften, nach Maßstäben und nach dem Grad der Abstrahierung gefragt werden.

Bezüglich der drei Stufen der Entwicklung, die eine Wissenschaftsdisziplin nach WIEGERT (1988) im Allgemeinen durchläuft (Was? Wie? Warum?), befindet sich die Biodiversitätsforschung laut GASTON (1996b) noch in der Was-Phase. Es besteht Unklarheit zu den Objekten der Biodiversität (SEPKOSKI 1988, CLARIDGE & DAWAH 1997). Prozesse stehen noch im Hintergrund, kausale Zusammenhänge werden kaum beleuchtet. Allerdings sind im Rahmen einiger kausalanalytisch konzipierter bzw. experimentell ausgerichteter Arbeiten der letzten Jahre doch Ansätze zu finden, die funktionelle Zusammenhänge zwischen der Biodiversität und ihren Ursachen beziehungsweise ihre Folgen beleuchten. Dies hat eine kritische und kontroverse Diskussion entfacht (z.B. NAEEM et al. 1996, TILMAN et al. 1997, HECTOR et al. 1999, 2000, HUSTON et al. 2000, AARSEN 2001).

Wie bereits angesprochen besitzt die Biodiversitätsforschung lediglich einen sehr allgemeinen Konsens zu ihrem Forschungsobjekt. Der erste Schritt einer Gliederung der Biodiversität muss es folglich sein, wesentliche terminologische Aspekte abzustecken. Hierzu müssen wir zunächst Objekteigenschaften von Typeigenschaften unterscheiden (GLAHN 1968).

Es ist zwischen der Diversität der Eigenschaften und Funktionen *konkreter Objekte*, also real existierender räumlich oder zeitlich lokalisierbarer Einheiten, und der Diversität *abstrakter Objekte* (Tab. 1), die gedanklich definierte Einheiten (z.B. Taxa, Syntaxa, Geosyntaxa) behandelt, zu trennen (s.a. ZONNEFELD 1974). Abstrakte Einheiten sind Typen, welche aufgrund bestimmter Kriterien (z.B. morphologische Ähnlichkeit, Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung etc.) erstellt werden oder sich begriffshistorisch herausgeschält haben. Konkrete Objekte können bestimmten abstrakten Einheiten (z.B. Individuen zu Arten oder zu Lebensformen) zugeordnet werden. Allerdings wird auch in einem solchen Fall die Vielfalt konkreter Objekte behandelt. Es ist schließlich denkbar, die konkreten Individuen höheren Taxa, wie Familien, zuzuordnen und dann nicht die Zahl der Arten sondern zum Beispiel der Familien

Tab 1: Konkrete und abstrakte biotische Einheiten als Elemente der Biodiversität.

| Organisationsebene | konkrete Einheit | abstrakte Einheit (Bsp.) |
|----------------------|--------------------------|--------------------------|
| | <i>wirklich existent</i> | <i>Typ, Klasse, Name</i> |
| Organe | Bauelement | Organtyp |
| Organismen | Individuum | Taxon |
| Lebensgemeinschaften | Bestand | Syntaxon |
| Ökosysteme | Geo-Ökosystem | Geosyntaxon |
| Landschaften | Landschaftsraum | Landschaftstyp |

zu ermitteln. Fragt man jedoch in der Systematik nach der Zahl der Arten in einer Gattung oder Familie, so werden abstrakte Objekte bearbeitet, denn sowohl die Arten als auch die höheren Taxa sind durch menschliches Tun auf der Grundlage bestimmter Kriterien konstruiert und den Veränderungen des Erkenntnisfortschrittes unterworfen.

Die Varianz konkreter Objekte (z.B. der Pflanzenbestände), welche einer abstrakten Einheit (z.B. einer Assoziation) zugeordnet werden, kann als eine Form der beta-Diversität im Sinne WHITTAKERS (1960, 1972) verstanden werden. Bestimmte abstrakte Einheiten, wie Syntaxa, besitzen ein höheres Maß an Variabilität der ihnen zugeordneten Bestände als andere. Gattungen und Familien sind unterschiedlich reich an Arten. Die Entwicklung der Systematik und Synsystematik muss daher aufmerksam verfolgt werden (BARROWCLOUGH 1992).

Die Diversität abstrakter Objekte, also zum Beispiel von Arten in einer Gattung oder von Assoziationen in einer Ordnung, ist folglich von der konkreten Diversität zu unterscheiden, die sich auf topographische und zeitliche Räume bezieht. Es macht eben einen wesentlichen Unterschied, ob die Zahl von Individuen auf einer Fläche gemeint ist oder die je nach verwendeter Flora unterschiedliche Zahl von Arten und Kleinarten.

4. Organisationsstufen und Komplexität

Biotischen Objekten unterschiedlicher hierarchischer Zuordnung (Organe, Organismen, Lebensgemeinschaften, Ökosysteme) können Eigenschaften der Stoffe, der Energie und der Information beigemessen werden, welche in Raum und Zeit organisiert sind, gespeichert, transportiert und umgewandelt werden (BEIERKUHNEIN in press). Betrachtet man den Haushalt dieser drei Bereiche, so ist jedes Objekt, auch ein Pflanzenindividuum, als ökologisches System zu begreifen. Strukturen wie Blattmorphologie, Schichtung oder Artverteilungsmuster sind nichts anderes als eine räumliche Organisation biotischer Objekte mit ihren stofflichen, energetischen und informationellen Eigenschaften zu einem bestimmten Zeitpunkt. Solche Eigenschaften können über einzelne erfassbare Parameter ermittelt werden. Ihre Variabilität verkörpert folglich einen Aspekt der biotischen Vielfalt.

Organismen stellen lediglich eine der sich hierarchisch aufbauenden Ebenen dar, für die dieses Konzept anzuwenden ist. Die ihnen zuzuordnenden Individuen können sowohl in sich weiter differenziert als auch zu umfassenderen Einheiten gestellt werden. Neben den Organismen sind ihre Untereinheiten (Organe) sowie übergeordnete Einheiten (Biozöosen, Ökosysteme, Formationen) als Objekte denkbar (z.B. GÖTZE 2000, SCHMIDTLEIN 2000). REAKAKUDLA et al. (1997) verstehen Biodiversität in diesem Sinne als „variation at all levels of organization“.

Die Vielfalt des Lebens lässt sich im Rahmen hierarchisch in sich untergliederter Integrationsstufen (NOVIKOFF 1945) bzw. Organisationsebenen (O'NEILL et al. 1986) betrachten. Der Begriff Integration bezeichnet die dingliche Zusammenstellung der jeweiligen Einheiten aus untergeordneten Objekten, Organisation hingegen nimmt darüber hinausgehend eine funktio-

nelle Verbindung zwischen den Objekten an. Die Probleme, die sich, bedingt durch ihre Komplexität und Individualität, bei der Klassifikation biotischer Kompartimente höherer Organisation ergeben (z.B. zu Assoziationen oder Ökosystemtypen), soll hier nur angerissen werden.

SOLBRIG (1994) erarbeitet eine diesbezügliche Gliederung der Biodiversität, welche allerdings nicht schlüssig ist, da sie unterhalb der Ebene der Organismen (Arten) und Populationen eine Ebene der Moleküle und Gene ausscheidet (ähnlich bei VAN DER MAAREL 1997). Gene sind jedoch eine Eigenschaft von Arten und nicht eine ihnen untergeordnete Organisationsebene. Sie können bestenfalls zur Differenzierung auf der Ebene der Organismen verwendet werden. Derartige Konzepte verraten die konventionelle Konzentration auf Organismen als zentrale Einheiten der Biologie und deren Typisierung als Arten.

Die Vielfalt der Eigenschaften biotischer Objekte kann folglich auf verschiedenen Integrationsebenen (Organisationsebenen) untersucht und einer Analyse unterzogen werden. Die Einheiten jeder Ebene sind dann durch ihre Zusammensetzung aus Kompartimenten niedriger Stufen gekennzeichnet (Abb. 1). Hinzu kommen Eigenschaften, die eine neue Qualität aufweisen (z.B. genetische, zönotische, ökologische Eigenschaften). Es handelt sich um eine genestete Hierarchie (ACKER 1990). Mit wachsender Komplexität, das heißt mit zunehmender Ebene der Organisation, stellen sich neuartige Probleme. Die konkrete räumliche Abgrenzung von Objekten und die abstrakte Trennung von Typen werden zunehmend problematisch. Die konkreten Einheiten zeigen mehr und mehr individuellen Charakter.

Generell besteht mit zunehmender Integration aufgrund der Zunahme der Interaktionen mit wachsender Objektzahl die Tendenz der Zunahme der Komplexität. Werden Objekteigenschaften verschiedener Organisationsstufen integriert, ist die Zunahme der systemaren Kom-

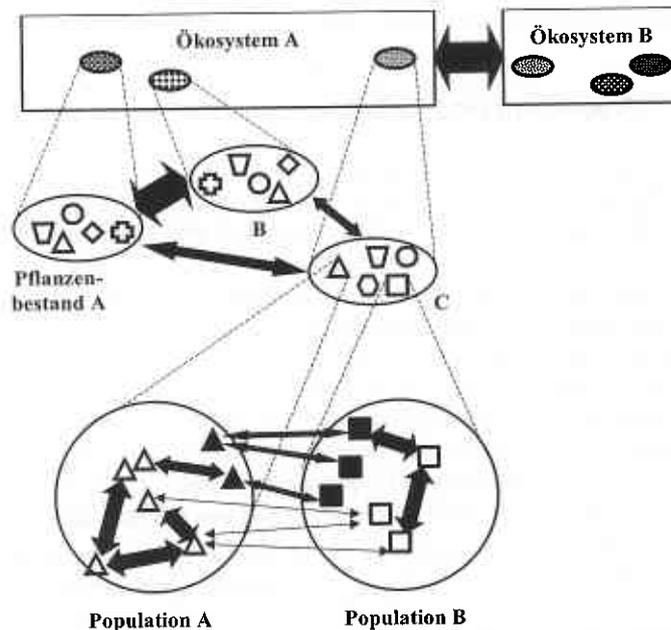


Abb. 1: Schematisierte Darstellung der Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen Naturelementen unterschiedlicher Organisationsstufen. Dicke Pfeile bedeuten Ähnlichkeit, dünne Unähnlichkeit. Die konkreten einzelnen Objekte können aufgrund ihrer Ähnlichkeit bestimmten abstrakten Typen (Symbole) zugeordnet werden (z.B. Ökosystem A und B zu Ökosystemtyp X; Pflanzenbestände A und B zu Pflanzengesellschaft X und Pflanzenbestand C zu Gesellschaft Y sowie Population A zu Art X und Population B zu Art Y).

plexität unausweichlich, eine Abnahme ist nicht möglich. Unter Komplexität verstehe ich das aus den Wechselwirkungen zwischen den Objekten entstehende Wirkungsgefüge und seine Qualität, welche wiederum Zustände wie Ordnung oder Chaos bestimmt. Muster und Erscheinungsformen (Lebensgemeinschaften oder Ökosysteme) sind Resultate von Komplexität, aber nicht selbst als Komplexität zu bezeichnen. Neuerdings wird in diesem Zusammenhang von Biokomplexität gesprochen (NATIONAL SCIENCE FOUNDATION 2001), was auch gerechtfertigt werden kann, da nicht die Vielfalt der Mechanismen ökologischer Systeme insgesamt, sondern der Beitrag der Lebewesen gemeint ist (BEIERKUHNEIN & JENTSCH in press).

Auch wenn es zu Zeiten der Etablierung der Bezeichnungen der Kompartimente der einzelnen Organisationsebenen noch nicht formuliert war, so verbirgt sich hier das Prinzip der Autopoiese, also einer epistemologischen Theorie der Selbstorganisation über die Wechselwirkungen zwischen einzelnen Objekten, welche hieraus die Emergenz neuer Strukturen auf höheren Organisationsebenen ableitet (FISCHER 1990, HAKEN & WUNDERLICH 1990, KRATKY 1990, NICOLIS 1991). Das Paradigma der Selbstorganisation, welches unter anderem durch die Meteorologie (LORENZ 1963), die fraktale Geometrie (MANDELBROT 1991) und durch die Quantenmechanik (HERBERT 1987) angeregt wurde, scheint die Grundlage der Erklärung von strukturbildenden Prozessen bei komplexen Systemen im Allgemeinen und in der Biologie im Speziellen zu liefern. Es kann als der erkenntnistheoretische Unterbau typisierender Disziplinen, wie der Pflanzensoziologie, angesehen werden.

Der sich aus der Selbstorganisation von Objekten ergebende hierarchische Aufbau natürlicher Systeme wird eingehend bei ALLEN & STARR (1982) sowie bei O'NEILL et al. (1986) beschrieben und zur Hierarchie-Theorie ausgebaut (s.a. FEOLI & SCIMONE 1984, KLIJN 1994). Diese Sicht wird mit einem Paradigmenwechsel in der Ökologie in Verbindung gebracht (WU & LOUCKS 1995). Einen aktuellen Überblick über die Literatur liefert WIEGLEB (1996).

5. Konzept und Definition der Biodiversität

Auf der Grundlage des bisherigen Überblicks soll im Folgenden ein neues übergreifendes Konzept der Biodiversität entwickelt werden, welches die verschiedenen angesprochenen Aspekte der Biodiversität abdeckt. Im Anschluss daran wird eine Definition der Biodiversität vorgeschlagen.

Wie erwähnt, verstand man lange Zeit unter dem bereits seit den 20er Jahren gebräuchlichen Begriff „Diversität“ ausschließlich Artenvielfalt. Diese eingeschränkte Sichtweise trifft nach wie vor auf Zielsetzung und Konzeption zahlreicher Arbeiten und Projekte zu, die sich mit dem Etikett Biodiversität versehen. Zumeist sind biotische Einheiten, welche zur Charakterisierung der Biodiversität herangezogen werden, auf der Ebene der Organismen angesiedelt. Wird ein erweiterter Ansatz verfolgt, so fällt auf, dass oft unscharfe Definitionen zum Begriffsgehalt der Biodiversität vorliegen. Es ist jedoch ebenfalls offensichtlich, dass die biotische Vielfalt durch Artenvielfalt allein nur unzureichend beschrieben wird.

Neben der Beschäftigung mit Organismen ist die Vielfalt von Einheiten untergeordneter (Organe) und übergeordneter Ebenen (Lebensgemeinschaften, Ökosysteme) ein nicht zu vernachlässigender Teil der Biodiversität. Sie können auf der Grundlage unterschiedlicher Kriterien typisiert werden (Charakterarten, Dominanzbestände, Formationen, Gilden etc.). Biotische Einheiten werden in der Regel auf der Grundlage einer vorgeschalteten terminologischen Klassifikation mit Namen versehen, so dass wir z.B. von taxonomischer oder syntaxonomischer Vielfalt sprechen können.

In der Landschaftsbewertung und im Naturschutz stellt die Vielfalt an Lebensgemeinschaften oder Ökosystemen in einer Landschaft ein wesentliches und wertbestimmendes

Merkmal dar. Zum Beispiel sind für den zoologischen Artenschutz Informationen zur Strukturvielfalt oder zur Vielfalt an Strukturelementen in einem Bezugsraum relevant (LAWTON 1983). So kann interessieren, welche unterschiedlichen Blütentypen existieren, ob unterschiedliche Baumrinden auftreten oder wie viele und welche Schichten in einem Wald ausgebildet sind (BEIERKUHNEIN 1998). Im Rahmen der Biodiversitätsforschung ist folglich die Beschäftigung mit der funktionellen Vielfalt von biotischen Systemen bedeutsam, also mit der Vielfalt der Prozesse zur Übertragung, Speicherung und Transformierung von Stoffen, Energie und Information. Es ergeben sich zahlreiche Fragestellungen, für welche mehr Gesichtspunkte als „nur“ die Artenvielfalt zu beachten sind. Dies soll aber nicht assoziieren, dass letztere wenig relevant sei, denn sie spielt nach wie vor eine zentrale Rolle.

Nun soll versucht werden, ein Konzept der Biodiversität zu entwerfen, welches einerseits in sich konsistent ist und andererseits diesem erweiterten Verständnis Rechnung trägt. Ein übergreifendes Konzept der Biodiversität, welches einzelne Messgrößen (Variable), wie Artenzahl oder beta-Diversität, integrieren und in einen sinnvollen Bezug zueinander stellen würde, böte bei gegebener Vermittelbarkeit auch die Möglichkeit, den Gehalt des Schlagwortes Biodiversität mit Inhalt zu füllen. Es müsste aber zusätzlich dem durchaus berechtigten holistischen Sinngehalt der Biodiversität Rechnung tragen, um die verschiedenen Aspekte der Biodiversität zu berücksichtigen.

Ohne *Zeit- und Raumbezug* ist konkrete Biodiversität nicht sinnvoll zu charakterisieren. Als eine erfass- und messbare Größe beschreibt Biodiversität die Vielfalt biotischer Einheiten zu einem bestimmten Zeitpunkt (bzw. über einen bestimmten Zeitraum) in einem bestimmten Raum bzw. zeitliche und räumliche Veränderungen. Sie ist auf zeitliche und räumliche Skalen zu beziehen. Und auch die zeitliche und räumliche Vielfalt *innerhalb* der Einheiten stellt einen Teilbereich der Biodiversität dar.

In einem ersten Schritt muss die Ähnlichkeit bzw. Verschiedenartigkeit zwischen den Einheiten bzw. Objekten festgestellt werden. Ihre qualitativen Eigenschaften sind zu bestimmen. Dies ist die Grundlage der sich anschließenden Erfassungen und daher als *primäre oder qualitative Biodiversität* aufzufassen (Abb. 2). Die Ermittlung der Variabilität zwischen den Einheiten wird konventionell beta-Diversität genannt, bei zeitlichem Bezug „turn-over“. Aus ihrem Gesamtbild ergibt sich ein Maß für die Homogenität bzw. Heterogenität des Datensatzes (vgl. FIELD 1969) oder des Raumes. Diese Form der Biodiversität kann auf Organismen oder Blattformen aber auch auf Gesellschaften oder Ökosystemtypen angewandt werden.

Aufbauend auf der primären Ermittlung der Ähnlichkeit der Einheiten in einzelnen Flächen kann dann die Zahl der ausgeschiedenen Typen ermittelt werden. Die Bestimmung der Zahl von Einheiten in einem Bezugsraum, z.B. auf einem Untersuchungsplot, wird konventionell als alpha-Diversität bezeichnet, kann aber allgemeiner als *sekundäre oder quantitative Biodiversität* angesehen werden. Allgemeiner deshalb, weil auch die Ermittlung der gamma-Diversität, d.h. der Gesamtzahl von Einheiten in einem Untersuchungsgebiet, keinen grundsätzlichen Unterschied hierzu aufweist und lediglich die Maßstabsabhängigkeit der so gewonnenen Daten dokumentiert. In einem erweiterten Bezugsrahmen kann die gamma-Diversität einer vorher bearbeiteten Teilfläche zur alpha-Diversität werden. Primäre Biodiversität beschreibt also die quantitative Diversität innerhalb konkreter Flächen oder dreidimensionaler Räume (z.B. Artenzahl, Strukturvielfalt, geographische Muster), innerhalb bestimmter Zeiträume (z.B. unterschiedliche Saisonalität, Vielfalt an Sukzessionsstadien) und auch innerhalb von abstrakten Einheiten bestimmter Organisationsebenen (z.B. genetische Diversität von Arten, Artenvielfalt von Assoziationen).

Schließlich ist eine weitere Form der Biodiversität zu diskutieren, welche die Vielfalt der funktionellen Beziehungen zwischen den einzelnen Einheiten betrachtet (z.B. Vielfalt an Prozessen und Stoffflüssen). Die *tertiäre oder funktionelle Biodiversität* beschreibt die ökologi-

sche Komplexität, welche in der UNCED-Definition explizit als Teil der Biodiversität angesprochen wird. In der Praxis ist es jedoch problematisch und kaum vorstellbar, tatsächlich die Vielfalt der Wechselbeziehungen zwischen den Organismen oder zwischen Gesellschaften zu ermitteln, zu typisieren und zu katalogisieren. Diese Form der Biodiversität entzieht sich noch weitgehend der wissenschaftlichen Bearbeitung oder kann nur fragmentarisch und beispielhaft in Angriff genommen werden. Sie sollte deshalb aber nicht ignoriert werden. Die folgende neue Definition spiegelt diese Aspekte der Biodiversität wider:

„Biodiversität beschreibt die qualitative, quantitative oder funktionelle biotische Vielfalt mit konkretem, und damit räumlichem oder zeitlichem, oder abstraktem Bezug.“

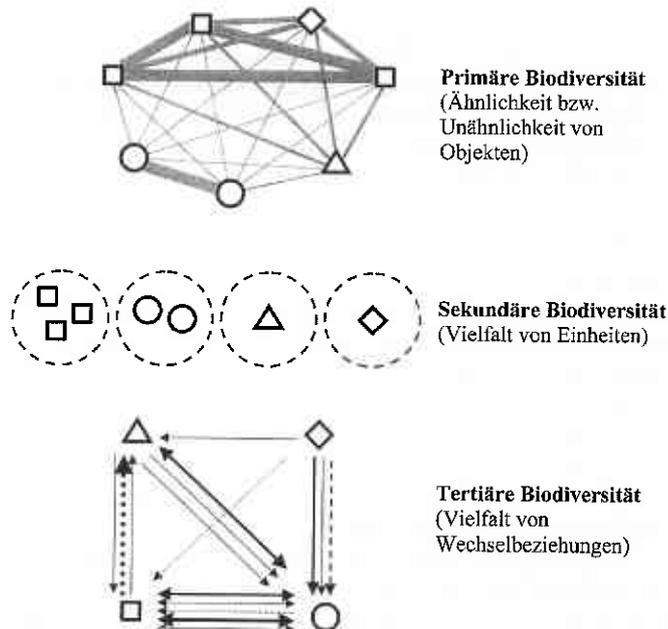


Abb. 2: Die drei Grundaspekte der Biodiversität: Die primäre Diversität ist die qualitative Vielfalt oder Ähnlichkeit und Unähnlichkeit zwischen den Objekten. Daraus kann sekundär die quantitative Vielfalt oder Anzahl von Objekten abgeleitet werden. Aus dieser wiederum ergibt sich tertiär die funktionelle Vielfalt beziehungsweise die ökologische oder biotische Komplexität. Diese drei Aspekte können auf verschiedenen Organisationsebenen (z.B. Organismen, Lebensgemeinschaften, Ökosysteme) erkannt und bearbeitet werden. Die Symbole stehen allgemein für biotische Objekte und sind nicht auf eine bestimmte Organisationsstufe bezogen, die verbindenden Linien stehen für Beziehungen zwischen den Objekten.

6. Diskussion

Der Begriff der Biodiversität scheint seit der Konferenz von Rio durch seinen inflationären Gebrauch in Verbindung mit der unklaren Abgrenzung seines Gehaltes mehr und mehr entwertet zu werden. Dies ist um so bedauerlicher, als das Problem eines globalen Biodiversitätsverlustes nach wie vor besteht und seine Konsequenzen unklar sind. Es sollten daher Bemühungen unternommen werden, Biodiversität qualitativ, quantitativ und funktionell zu charakterisieren und darauf aufbauend die Zusammenhänge zwischen steuernden Umweltvariablen und der Biodiversität zu analysieren. Dies ist nicht zuletzt als Grundlage für die Konzeption von Schutzmaßnahmen bzw. für die Umsetzung gezielter Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen zu fordern.

Die verschiedenen Formen der Biodiversität müssen daher quantifiziert und in ihren räumlichen und zeitlichen Verteilungseigenschaften analysiert werden. Erst dann ist die Entwicklung von Strategien zum Erhalt der Diversität sinnvoll. Um dies zu erreichen, müssen aber möglichst nachvollziehbare und exakt beschriebene Methoden zur Ermittlung von Diversitätseigenschaften entwickelt werden. Traditionelle Methoden, z.B. der Vegetationskunde, wurden mit anderen Zielsetzungen und vor einem anders gearteten theoretischen Hintergrund entwickelt (z.B. wurde die Homogenität der betrachteten Bestände gefordert). Grenz- und Übergangsbereiche wurden lange vernachlässigt. Sie sind daher nur eingeschränkt für einen flächenhaften Vergleich von Räumen geeignet.

Bei einer eingehenden Beschäftigung mit dem Thema wird allerdings schnell offensichtlich, dass vor der Entwicklung spezifischer Methoden zunächst das Verständnis von Biodiversität geklärt werden muss. Hat man ein klar umrissenes Konzept, dann lässt sich definieren, welche Form, welchen Aspekt man untersucht. Hier ist eine starke Diskrepanz zwischen der Verbreitung des Begriffes und der theoretischen Festigung des wissenschaftlichen Ansatzes zu bemerken. Auch die „Ökologie“ erlebte in den 70er Jahren einen vergleichbaren Boom. Die unreflektierte Verwendung des Begriffes für unterschiedlichste Sachverhalte führte dort zu einer Diskreditierung der gesamten Disziplin.

Ein wesentliches Anliegen künftiger Biodiversitätsanalysen sollte es ferner sein, charakteristische Raumausschnitte aus Landschaften zu betrachten. Sich mit der Vielfalt befassende Arbeiten tendieren bisher dazu, sich die vorgeblich reichen Gebiete oder Lebensgemeinschaften auszusuchen. Wir haben daher gute Kenntnisse über die Artenvielfalt von Kalkmagerrasen, wissen aber nur wenig über die Vielfalt konventionell genutzter Mähwiesen oder über die flächige Relation artenreicher und artenarmer Bestände. Auch sind bislang kaum quantitative Methoden zur Charakterisierung landschaftlicher Heterogenität auf der Grundlage biotischer Daten entwickelt worden. Der Kontrast zwischen benachbarten Gesellschaften wird ebenfalls kaum beachtet.

Ein weiteres Problem der Biodiversitätsdiskussion soll hier kurz angesprochen werden. Da der Aspekt der Biodiversität sehr eng mit ihrem Erhalt und damit mit normativen Aspekten des Naturschutzes verbunden ist, wird Vielfalt oft per se mit hoher Wertigkeit versehen. Dies kann so gesehen werden, nur sollte dann die naturschutzfachliche Bewertung von der naturwissenschaftlichen Analyse getrennt werden. Biodiversität ist zudem nur eines von zahlreichen weiteren Kriterien der Naturschutzbewertung. Diese können durchaus miteinander einhergehen (z.B. das Auftreten seltener Arten ist in artenreichen Beständen wahrscheinlicher), müssen es aber nicht zwangsläufig tun. Ein wichtiges Kriterium, welches nur schwer messend zu erfassen ist, ist die Natürlichkeit bzw. der Natürlichkeitsgrad (oder anders betrachtet die Hemerobie). Gerade diverse Systeme zeichnen sich oft durch Hemerobie aus. Erst bei sehr stark gestörten Systemen nimmt die Artenvielfalt dann wieder ab. Hier entsteht folglich ein Bewertungskonflikt.

7. Zusammenfassung

Biodiversität wurde in den vergangenen Jahren zu einem wichtigen Thema für Wissenschaft und Gesellschaft. Hierbei erweist sich der Mangel an einem akzeptierten theoretischen Konzept sowie die sich daraus ergebenden Auffassungsunterschiede als wachsendes Problem.

In diesem Beitrag wird deshalb ein allgemeines Konzept der Biodiversität entwickelt. Es unterscheidet die qualitative, die quantitative und die funktionelle Diversität. Das Konzept ist nicht auf Organismen begrenzt, sondern kann auch auf Lebensgemeinschaften und Ökosysteme angewandt werden. Eine klare Verbindung zu raum-zeitlichen Skalen wird gefordert.

8. Literatur

- AARSEN, L.W. (2001): On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. - *Basic and Applied Ecology* **2**: 105-114.
- ABE, T., LEVIN, S.A., HIGASHI, M. (Hrsg.) (1996): *Biodiversity – An Ecological Perspective*. Springer, New York, 294 S.
- ACKER, S.A. (1990): Vegetation as a component of a non nested hierarchy: a conceptual model. – *Journal of Vegetation Science* **1**: 683-690.
- ALLEN, T.F.H., STARR, T.B. (1982): *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago, 310 S.
- ARRHENIUS, O. (1921): Species and area. - *Journal of Ecology* **9**: 95-99.
- BARROWCLOUGH, G.F. (1992): Systematics, biodiversity and conservation biology. – In: ELDRIDGE, N. (Hrsg.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press, New York, 122-143.
- BARTHLOTT, W., MUTKE, J., BRAUN, G., KIER, G. (2000): Die ungleiche globale Verteilung pflanzlicher Artenvielfalt – Ursachen und Konsequenzen. – *Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges.* **12**: 67-84.
- BARTHLOTT, W., WINIGER, M. (eds.) (1998): *Biodiversity – A Challenge for Development Research and Policy*. Springer Verlag, Berlin, 429 S.
- BEIERKUHNLEIN, C. (1998): Biodiversität und Raum. - *Die Erde* **128** (2): 81-101.
- BEIERKUHNLEIN, C. (in press): Problemfelder und Aufgaben der Landschaftsökologie in einer sich verändernden Welt. - *Agrar- und Umweltwissenschaftliche Beiträge Univ. Rostock*.
- BEIERKUHNLEIN, C., JENTSCH, A. (in press): Die Vielfalt ökologischer Systeme. – *Naturschutz und Landschaftsplanung*.
- BEIERKUHNLEIN, C., SCHULTE, A. (2001): Plant Functional Types - Einschränkungen und Möglichkeiten funktionaler Klassifikationsansätze in der Vegetationsökologie. - In: JAX, K., BRECKLING, B. (Hrsg.). *Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie*. Peter Lang Verlag, 45-64.
- BOWMAN, D.M.J.S. (1993): Biodiversity - much more than biological inventory. - *Biodiversity Letters* **1**: 163.
- BOYLE, T.J., BOYLE, C.E. (Hrsg.) (1994): *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change*. Springer, Heidelberg, 456 S.
- CLARIDGE, M.F., DAWAH, A.H. (1997): *The Units of Biodiversity – Species in Practice*. Chapman & Hall, London, 386 S.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* **199**: 1302-1310.
- CONNELL, J.H., ORIAS, E. (1964): The ecological regulation of species diversity. - *American Naturalist* **98**: 399-414.
- CONDON, M.A. (1994): Tom Sawyer meets insects: how biodiversity opens science to the public. – *Biodiversity Letters* **2**: 159-161.
- CRACRAFT, J. (1992): Explaining patterns of biological diversity: Integrating causation at different spatial and temporal scales. – In: ELDRIDGE, N. (Hrsg.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press, New York, 59-76.
- CRAWLEY, M.J. (1997): Biodiversity. – In: CRAWLEY, M.J.: *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, 595-632.
- DANSEREAU, P. (1997): Biodiversity, ecodiversity, soziodiversity – three aspects of diversity. Part 1: Biodiversity. Part 2: Ecodiversity. Part 3: Soziodiversity. - *Global Biodiversity* **6**: (4): 2-9; **7** (1): 2-8; **7** (3): 44-53.
- EHRlich, P.R., EHRlich, A.H. (1981): *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. Random House, New York, 305 S.
- ENGELHARDT, W. (1997): *Das Ende der Artenvielfalt*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 130 S.
- FALK, D.A., OLWELL, M. (Hrsg.) (1996): *Restoring Diversity - Strategies for Reintroduction of Endangered Plants*. Island Press, Washington, D.C., 505 S.
- FEOLI, E., SCIMONE, L.A. (1984): Hierarchical diversity: an application to broad leaved woods of the Apennines. – *Giorn. Bot. Ital.* **118**: 1-5.
- FIELD, J.G. (1969): The use of information statistics in the numerical classification of heterogeneous

- systems. – *Journal of Ecology* **57**: 565-569.
- FISCHER, H.R. (1990): Selbstorganisation. Kritische Bemerkungen zur Begriffslogik eines neuen Paradigmas. – In: KRATKY, K.W., WALLNER, F. (Hrsg.): Grundprinzipien der Selbstorganisation. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 156-181.
- GASTON, K.J. (1996a): Species richness: measure and measurement. – In: GASTON, K.J. (Hrsg.): Biodiversity - A Biology of Numbers and Difference. Blackwell, Oxford, 77-113.
- GASTON, K.J. (1996b): What is biodiversity? – In: GASTON, K.J. (Hrsg.): Biodiversity - A Biology of Numbers and Difference. Blackwell, Oxford, 1-9.
- GASTON, K.J., SPICER, J.I. (1998): Biodiversity - An Introduction. Blackwell, Oxford, 113 S.
- GLAHN, H. von (1968): Der Begriff des Vegetationstyps im Rahmen eines allgemeinen naturwissenschaftlichen Typenbegriffes. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Pflanzensoziologische Systematik. Berichte des Symposiums der Internationalen Vegetationskundlichen Vereinigung 1964. Junk, Den Haag, 1-14.
- GLEASON, H.A. (1922): On the relationship between species and area. – *Ecology* **3**: 158-162.
- GLEICH, M., MAXEINER, D., MIERSCH, M., NICOLAY, F. (2000): Life Counts. Berlin Verlag, Berlin, 288 S.
- GLOWKA, L., BURHENNE-GUILMIN, F., SYNGE, H. (1994): A Guide to the Convention on Biological Diversity. IUCN, Cambridge, 161 S.
- GOETZE, D. (2000): Zur Biodiversität von Landschaftsausschnitten: Erfassung und Analyse der Diversität mit Hilfe von Vegetationskomplexen. – *Phytocoenologia* **30** (1): 1-129.
- GORKE, M. (1999): Artensterben. Klett-Cotta, Stuttgart, 376 S.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M., PAULI, H. (2000): Hochgebirge als „hot spots“ der Biodiversität – dargestellt am Beispiel der Phytodiversität. – *Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges.* **12**: 101-112.
- GROOMBRIDGE, B. (Hrsg.) (1992): Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources. Chapman & Hall, London, 585 S.
- HAILA, Y., KOUKI, J. (1994): The phenomenon of biodiversity in conservation biology. – *Ann. Zool. Fennici* **31**: 4-18.
- HAKEN, H., WUNDERLICH, A. (1990): Die Anwendung der Synergetik auf Musterbildung und Mustererkennung. – In: KRATKY, K.W., WALLNER, F. (Hrsg.): Grundprinzipien der Selbstorganisation. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 18-30.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNLIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P.G., FINN, J., FREITAS, H., GILLER, P.S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGBERG, P., HUSS-DANELL, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY, P.W., LOREAU, M., MINNS, A., MULDER, C.P.H., O'DONOVAN, G., OTWAY, S.J., PEREIRA, J.S., PRINZ, A., READ, D.J., SCHERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.-D., SIAMANTZIOURAS, A.-S.D., SPEHN, E., TERRY, A.C., TROUMBIS, A.Y., WOODWARD, F.I., YACHI, S., LAWTON, J.H. (1999): Plant diversity and productivity of European grasslands. – *Science* **286**: 1123-1127.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNLIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P.G., FINN, J., FREITAS, H., GILLER, P.S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGBERG, P., HUSS-DANELL, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY, P.W., LOREAU, M., MINNS, A., MULDER, C.P.H., O'DONOVAN, G., OTWAY, S.J., PEREIRA, J.S., PRINZ, A., READ, D.J., SCHERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.-D., SIAMANTZIOURAS, A.-S.D., SPEHN, E., TERRY, A.C., TROUMBIS, A.Y., WOODWARD, F.I., YACHI, S., LAWTON, J.H. (2000): No consistent effect of plant diversity on productivity. Response. – *Science* **289**: 1255.
- HERBERT, N. (1987): Quantenrealität. Birkhäuser, Basel, 342 S.
- HEYWOOD, V.H., BASTE, I. (1995): Introduction. – In: HEYWOOD, V.H., WATSON, R.T. (Hrsg.): Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 5-19.
- HEYWOOD, V.H., WATSON, R.T. (Hrsg.) (1995): Global Biodiversity Assessment. UNEP, Cambridge University Press, Cambridge, 1140 S.
- HOBOHM, C. (2000): Biodiversität. Quelle & Meyer, Wiebelsheim, 214 S.
- HUSTON, M.A. (1979): A general hypothesis of species diversity. – *American Naturalist* **113**: 81-101.
- HUSTON, M.A., AARSEN, L.W., AUSTIN, M.P., CADE, B.S., FRIDLEY, J.D., GARNIER, E., GRIME, J.P., HODGSON, J., LAUENROTH, W.K., THOMPSON, K., VANDERMEER, J., WARDLE, D.A. (2000): No consistent effect of plant diversity on productivity. – *Science* **289**: 1255.

- HUSTON, M.A. (1994): *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, 681 S.
- IUCN (Hrsg.) (1994): *Report of the Global Biodiversity Forum*. – IUCN, Gland, 115 S.
- JEDICKE, E. (2001): Biodiversität, Geodiversität, Ökodiversität. Kriterien zur Analyse der Landschaftsstruktur – ein konzeptioneller Diskussionsbeitrag. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* **33** (2/3): 59-68.
- JOHNSON, S.P. (1993): *The Earth Summit: The United Nations Conference on Environment and Development (UNCED)*. Graham & Trotman, London, 532 S.
- KIM, K.C., WEAVER, R.D. (1994): Biodiversity and humanity: paradox and challenge. – In: KIM, K.C., WEAVER, R.D. (Hrsg.): *Biodiversity and Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, 3-27.
- KLJUN, F. (1994): Spatial nested ecosystems: guidelines for classification from a hierarchical perspective. – In: KLJUN, F. (Hrsg.): *Ecosystem Classification for Environmental Management*. Kluwer, Dordrecht, 85-116.
- KÖNIG, B., LINSENMAIR, K.E. (1996): *Biologische Vielfalt*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 215 S.
- KRATKY, K.W. (1990): Der Paradigmenwechsel von der Fremd- zur Selbstorganisation. – In: KRATKY, K.W., WALLNER, F. (Hrsg.): *Grundprinzipien der Selbstorganisation*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 3-17.
- KRATOCHWIL, A. (1999): Biodiversity in ecosystems: some principles. In: KRATOCHWIL, A., ed., *Biodiversity in ecosystems. Tasks for vegetation science* **34**, Kluwer, Dordrecht, 5-38.
- KRATOCHWIL, A. (ed.) (1999): *Biodiversity in Ecosystems. Tasks for vegetation science* **34**, Kluwer, Dordrecht.
- LAWTON, J.H. (1983): Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – *Ann. Rev. Entomol.* **28**: 23-39.
- LAWTON, J.H. (1987): Problems of scale in ecology. – *Nature* **325**: 206.
- LAMONT, B.B. (1995): Testing the effect of ecosystem composition / structure on its functioning. – *Oikos* **74**: 283-295.
- LAWTON, J.H. (1983): Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – *Ann. Rev. Entomol.* **28**: 23-39.
- LAWTON, J.H. (1987): Problems of scale in ecology. – *Nature* **325**: 206.
- LEVIN, S.A. (1992): The problem of pattern and scale in ecology. – *Ecology* **73**: 1943-1967.
- LEVIN, S.A. (ed.) (2000): *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, 5 Bde., 4700 S.
- LINSENMAIR, K.E. (2000): Funktionale Aspekte der Biodiversität. – *Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges.* **12**: 85-100.
- LORENZ, E.N. (1963): Deterministic nonperiodic flow. – *Journal of the atmospheric sciences*. (20): 130-141.
- LOVEJOY, T.E. (1980): Changes in biological diversity. In: *The Global 2000 Report to the President*. Vol. 2 (The Technical Report). Penguin Books, Harmondsworth.
- MANDELBROT, B.B. (1991): *Die fraktale Geometrie der Natur*. Birkhäuser, Basel, 491 S.
- MARGULIS, L., SCHWARTZ, K.V., DOLAN, M. (1994): *The Illustrated Five Kingdoms. A Guide to the Diversity of Life on Earth*. Harper Collins, New York, 229 S.
- MOONEY, H.A. (1996): *Functional Roles of Biodiversity – A Global Perspective*. J. Wiley & Sons, Chichester, 493 S.
- NAEEM, S., HÅKANSSON, K., LAWTON, J.H., CRAWLEY, M.J., THOMPSON, L.J. (1996): Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. – *Oikos* **76**: 259-264.
- NAEEM, S., CHAPIN III, F.S., COSTANZA, R., EHRLICH, P.R., GOLLEY, F.B., HOOPER, D.U., LAWTON, J.H., O'NEILL, R.V., MOONEY, H.A., SALA, O.E., SYMSTAD, A.J., TILMAN, D. (1999): Biodiversity and ecosystem functioning - maintaining natural life support processes. - *Issues in Ecology (ESA)* **4**: 1-11.
- NATIONAL SCIENCE FOUNDATION (2001): NSF Program Announcement/Solicitation. Biocomplexity in the Environment (BE) Integrated Research and Education in Environmental Systems. <http://www.nsf.gov/pubs/2001/nsf0134/nsf0134.htm>.
- NAVEH, Z. (1994): From biodiversity to ecodiversity. A landscape ecology approach to conservation and restoration. - *Restoration Ecology* **2**(3): 180-189.

- NICOLIS, G. (1991): Non linear dynamics, self-organization and biological complexity. – IUBS Monograph Series **6**: 7-49.
- NOVACEK, M.J., FUTTER, E.V. (2001): The Biodiversity Crisis: Losing What Counts. American Museum of Natural History Books, 224 S.
- NOVIKOFF, A.B. (1945): The concept of integrative levels and biology. - Science **101**: 209-215.
- NOSS, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. – Conservation Biology **4**: 355-364.
- NOSS, R.F. (1996): Conservation of biodiversity at the landscape scale. – In: SZARO, R.C., JOHNSTON, D.W. (Hrsg.): Biodiversity in Managed Landscapes: Theory and Practice. Oxford University Press, Oxford, 574-589.
- O'NEILL, R.V., DEANGELIS, D.L., WAIDE, J.B., ALLEN, T.F.H. (1986): A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, 253 S.
- O'NEILL, R.V., JOHNSON, A.R., KING, A.W. (1989): A hierarchical framework for the analysis of scale. – Landscape Ecology **3**: 193-205.
- PALMER, M.W., WHITE, P.S. (1994): Scale dependence and the species-area relationship. – American Naturalist **144**: 717-740.
- PERLMAN, D.L., ADELSON, G., WILSON, E.O. (1997): Biodiversity: Exploring Values and Priorities in Conservation. Blackwell Science, 208 S.
- PERLMAN, D.L., WILSON, E.O. (2000): Conserving Earth's Biodiversity. Island Press, CD-ROM.
- PERRINGS, C. (Hrsg.) (1995): Biodiversity Loss – Economic and Ecological Issues. Cambridge University Press, Cambridge, 332 S.
- PERRINGS, C., MALER, K.-G., FOLKE, C. (eds.) (1997): Biodiversity Loss: Economic and Ecological Issues. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 348 S.
- PETERS, R.L., LOVEJOY, T.E. (Hrsg.) (1992): Global Warming and Biological Diversity. Yale University Press, New Haven, 386 S.
- PIELOU, E.C. (1975): Ecological Diversity. Wiley & Sons, New York, 165 S.
- POTT, R. (2000): Eröffnung des Symposiums. – Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges. **12**: 65-66.
- RAVEN, P.H., WILSON, E.O. (1992): A fifty-year plan for biodiversity surveys. – Science **258**: 1099-1100.
- REAKA-KUDLA, M.L., WILSON, D.E., WILSON, E.O. (Hrsg.) (1997): Biodiversity II. Joseph Henry Press, Washington, D.C., 551 S.
- RICKLEFFS, R.E. (1976): Environmental heterogeneity and plant species diversity - a hypothesis. American Naturalist **111**: 376-381.
- RICKLEFFS, R.E., SCHLUTER, D. (Hrsg.) (1993): Species Diversity in Ecological Communities -Historical and Geographical Perspectives. University Chicago Press, Chicago, 414 S.
- RITTER, M., BIBER-KLEMM, S., ICKSTADT, K., KOCHER, C., SCHMID, B., STETTLER, N. (1995): Gesellschaftliche Wahrnehmung, Bewertung und Umsetzung von Biodiversität. – Gaia **4**(4): 250-260.
- SCHWABE, A. (1999): Spatial arrangements of habitats and biodiversity - an approach to a sigmasociological view. - In: KRATOCHWIL, A. (ed.): Biodiversity in Ecosystems. Tasks for vegetation science **34**, Kluwer, Dordrecht, 75-106.
- SEPKOSKI, J.J. (1988): Alpha, beta or gamma: Where does all the diversity go? – Paleobiology **14**(3): 221-234.
- SHANNON, C.E., WEAVER, W. (1949): The Mathematical Theory of Communication. University Illinois Press, Urbana, 125 S.
- 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, 88 S.
- SOULÉ, M.E. (1991): Conservation: tactics for a constant crisis. – Science **253**: 744-750.
- TILMAN, D., KAREIVA, P. (1998): Spatial Ecology. Princeton University Press, Princeton, N.J., 368 S.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M., SIEMANN, E. (1997): The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. – Science **277**: 1300-1302.
- TAKACS, D. (1997): The Idea of Biodiversity – Philosophies of Paradise. Johns Hopkins, Baltimore, 500 S.

- TANSLEY, A.G. (1935): The use and the abuse of vegetational concepts and terms. - *Ecology* **16**: 284-307.
- UNCED (1992) – United Nations Conference on Environment and Development: Convention on Biological Diversity. UNEP, 52 S.
- VAN DER MAAREL, E. (1997): *Biodiversity: From Babel to Biosphere Management*. Opulus Press, Uppsala, 60 S.
- WESTERN, D. (1992): The biodiversity crisis: A challenge for biology. – *Oikos* **63**: 29-38.
- WHITE, D., PRESTON, E.M., FREEMARK, K.E., KIESTER, A.R. (1999): A hierarchical framework for conserving biodiversity. In: KLOPATEK, J.M., GARDNER, R.H., eds., *Landscape ecological analysis – issues and applications*. Springer, New York, 127-153.
- 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.
- WIEGERT, R.G. (1988): Holism and reductionism in ecology: hypotheses, scale and systems. – *Oikos* **53**: 267-269.
- WIEGLEB, G. (1996): Konzepte der Hierarchie-Theorie in der Ökologie. – In: MATHES, K., BRECKLING, B., EKSCHMITT, K. (Hrsg.): *Systemtheorie in der Ökologie*. Ecomed, Landsberg: 7-24.
- 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., PETER, F.M. (eds.): *BioDiversity*. National Academy Press, Washington, D.C., 3-18.
- WILSON, E.O. (1989): Threats to biodiversity. – *Scientific American* **261**, 108-116.
- WILSON, E.O. (1992): *The Diversity of Life*. Penguin Books, London, 512 S.
- WILSON, E.O. (1994): Biodiversity: Challenge, science, opportunity. – *American zoologist* **34**: 5-11.
- WILSON, E.O. (1997): Introduction. - In: REAKA-KUDLA, M.L., WILSON, D.E., WILSON, E.O. (eds.): *Biodiversity II*. Joseph Henry Press, Washington, D.C., 1-3.
- WILSON, J.B., GITAY, H., STEEL, J.B., KING, W.M. (1998): Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale. – *Journal of Vegetation Science* **9**: 213-220.
- WILSON, E.O., PETER, F.M. (Hrsg.) (1988): *BioDiversity*. National Academy Press, Washington, D.C., 521 S.
- WOLTERS, G. (1995): „Rio“ oder die moralische Verpflichtung zum Erhalt der natürlichen Vielfalt - Zur Kritik einer UN-Ethik. – *Gaia* **4**(4): 244-249.
- World Conservation Monitoring Centre (WCMC) (1992): *Global Biodiversity: Status of the Earth's living resources*. Chapman & Hall, London, 594 S.
- World Conservation Monitoring Centre (WCMC) (1994): *Biodiversity Data Sourcebook*. World Conservation Press, Cambridge, 115 S.
- 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), Washington, D.C., 244 S.
- WU, J., LOUCKS, O.L. (1995): From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. – *The quarterly review of biology*. **70**: 439-466.
- ZONNEFELD, I.J. (1974): On abstract and concrete boundaries, arranging and classification. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*. Berichte des Symposiums der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Rinteln **1968**, 17-44.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein, Landschaftsökologie, Institut für Landschaftsplanung und Landschaftsökologie, Universität Rostock, D-18051 Rostock, carl.beierkuhnlein@agrarfak.uni-rostock.de