

Kurt Jax (Hrsg.)

Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie

Beiträge zu einer Tagung des Arbeitskreises
„Theorie“ in der Gesellschaft für Ökologie
vom 10.-12. März 1999
im Heinrich-Fabri-Institut
der Universität Tübingen in Blaubeuren

Sonderdruck
2001



PETER LANG

Europäischer Verlag der Wissenschaften

Plant Functional Types: Einschränkungen und Möglichkeiten funktioneller Klassifikationsansätze in der Vegetationsökologie

Carl Beierkuhnlein¹ und Anja Schulte²

¹ Institut für Landschaftsplanung und Landschaftsökologie, Universität Rostock,
Justus von Liebig Weg 6, 18051 Rostock
e-mail: carl.beierkuhnlein@agrarfak.uni-rostock.de

² Anja Schulte, Botanisches Institut, Universität zu Köln, Gyrhofstr. 15, 50931 Köln
e-mail: a.schulte@uni-koeln.de

Abstract

Plant Functional Types (PFTs) are a modern concept in ecology. They are increasingly applied as abstract units for the description and analysis of real ecosystem functions. This paper aims at a critical analysis of the PFT concept contrasting pros and cons. Definitions of function and process are presented and basic aspects of the classification and typification of natural objects are discussed. We distinguish between functional types and functional groups according to the abstract or concrete nature of these terms, and suggest an extension of this concept of functional classification to other levels of organization (e.g. organs or communities). A short review on historical approaches of classifying plants according to their functional traits is part of this paper. Plant functional types can be regarded as a surrogate of biodiversity, reducing the variability and redundancy of data sets based on phylogenetic classification systems as species. Finally a dialectic discussion compares the arguments for and against this concept.

Keywords: *ecological processes, ecosystem functioning, functional attributes, functional classification, functional groups, life forms*

Schlüsselwörter: *funktionelle Attribute, funktionelle Gruppen, funktionelle Klassifikation, Lebensformen, ökologische Prozesse, Ökosystem-Funktionen*

Einführung

Motivation

Funktionelle Eigenschaften von Arten, Lebensgemeinschaften und Ökosystemen rücken in den letzten Jahren stärker in den Mittelpunkt der ökologischen Forschung als die reine Betrachtung von Stoffflüssen, des Energiehaushaltes und von Prozessen (u.a. BOWDEN 1995, CHAPIN et al. 1997). In Deutschland läuft beispielsweise während der Drucklegung dieses Artikels eine Ausschreibung des BMBF zum Themenbereich „Biodiversität und Globaler Wandel (BIOLOG)“ mit einem Schwerpunkt auf funktionellen Aspekten der Biodiversität (BMBF 1999).

Um die wissenschaftliche Kommunikation zu ermöglichen, müssen die im Gelände anzutreffenden biotischen Kompartimente klassifiziert und mit Begriffen versehen werden. In den letzten Jahren hat sich eine umfangreiche Literatur entwickelt, welche sich vor allem auf die

funktionelle Typisierung und Klassifizierung von Organismen - und speziell von Pflanzen („Plant Functional Types“) - konzentriert (LEISHMAN & WESTOBY 1992, BOUTIN & KEDDY 1993, BOX 1995, SKARPE 1996, SMITH et al. 1997). Zahlreiche Arbeiten interessieren sich für die grundsätzlichen Zusammenhänge zwischen dem Funktionieren von Ökosystemen und seiner Ausstattung mit Organismen spezifischer Eigenschaften (NAEEM et al. 1994, LAMONT 1995, AIGUAR et al. 1996, TILMAN et al. 1997). Im Rahmen der Biodiversitätsdiskussion hat allerdings in den 90er Jahren die Analyse der ökologischen Auswirkungen des globalen Verlustes von biologischer Vielfalt zunehmende Bedeutung erlangt (MOONEY et al. 1995, MOONEY 1996, SYMSTAD et al. 1998). Die Beurteilung globaler Veränderungen von Stoffkreisläufen (VITOUSEK & HOOPER 1993, HOOPER & VITOUSEK 1998), des Klimas (DIAZ 1995, WOODWARD & CRAMER 1996, CHAPIN et al. 1996, DIAZ et al. 1998) oder von Landnutzungsveränderungen (NOBLE & GITAY 1996) wird ebenfalls mit dem Werkzeug einer funktionellen Klassifikation von Organismen angegangen. Forschungsvorhaben in den USA (TILMAN & DOWNING 1994, TILMAN et al. 1996, TILMAN 1996) und in Europa (NAEEM et al. 1996, DIEMER et al. 1997, LAWTON et al. 1998, HECTOR et al. 1999) befassen sich auf experimentellem Weg mit der funktionellen Vielfalt von Ökosystemen und nutzen das Konzept der Plant Functional Types.

Gesellschaftliche und politische Kräfte stellen im Zusammenhang mit Biodiversität, neben moralisch-ethischen, vor allem utilitaristische Fragen, welche durch die naturwissenschaftliche Forschung reflektiert werden: Was bedeutet es eigentlich, viele Arten zu haben (LAWTON 1994)? Wozu ist Biodiversität gut? Wie macht sich ein Verlust bemerkbar (NAEEM et al. 1994)? Sind diverse Systeme stabil (GIVINISH 1994, DOAK et al. 1998, TILMAN et al. 1998)? Zeigen sie eine höhere Produktivität (HECTOR 1998)? Sind sie besser in ihrem Verhalten prognostizierbar (MCGRADY-STEED et al. 1997)? Enthalten diverse Lebensgemeinschaften Arten, die im Fall von Störungen quasi als Versicherung wirken (YACHI & LOREAU 1999)? Oder gibt es unter diesen Gesichtspunkten überflüssige Arten (LAWTON & BROWN 1993, NAEEM 1998)? Bloße Auflistungen von Arten werden als unbefriedigend angesehen, da sie keine Aufbereitung der qualitativen Eigenschaften der biotischen Kompartimente im Hinblick auf konkrete funktionelle Kriterien bieten. Über Erfahrungswissen sind Artenlisten individuell von Spezialisten interpretierbar, sie bieten aber lediglich die Grundlage von sich anschließenden funktionellen Bewertungen.

Ein weiterer nicht unwesentlicher Grund für die zunehmende Popularität funktioneller Typisierungen in der aktuellen wissenschaftlichen Veröffentlichungslandschaft ist, dass gerade in jenen Ökosystemen, die im Brennpunkt des öffentlichen Interesses stehen - wie die tropischen Regenwälder - bei weitem noch nicht alle Arten entdeckt und wissenschaftlich beschrieben sind. Das Wissen um die Zahl der vorkommenden Arten verändert sich in kurzen Abständen (z.B. MAY 1986, 1988, 1990). Das Unwissen über die taxonomische Vielfalt dieser Ökosysteme ist groß. Es ist nahezu unvorstellbar, in naher Zukunft deren Organismen auf der Grundlage ihrer systematischen Stellung zu kategorisieren und bestimmten Taxa zuzuordnen. Das Artenkonzept ist daher für die Bearbeitung solcher Ökosysteme wenig hilfreich. Vor dem Hintergrund der aktuellen Umweltprobleme werden jedoch möglichst rasch handhabbare Typisierungen der Organismen benötigt (STEFFEN et al. 1992). Diese sollten sich zudem an relevanten Kriterien orientieren, d.h. bestimmte funktionelle Eigenschaften berücksichtigen. Die Definition funktioneller Gruppen bzw. Typen, d.h. im speziellen von Plant Functional Types (SMITH et al. 1997), bietet daher einen pragmatischen Weg, mit überschaubarem Aufwand an Zeit und Material zu aussagefähigen Resultaten zu kommen.

Funktion, Prozess und Interaktion

In den letzten Jahren treten funktionelle Aspekte von Ökosystemen, angeregt u.a. durch einen Workshop zu Beginn der 90er Jahre, dessen Resultate von SCHULZE & MOONEY (1993) zusammengefasst wurden, mehr und mehr in den Fokus ökologischer Forschung. Statt lediglich die Vielfalt und die Stoffflüsse zu beschreiben oder zu messen, werden nun vermehrt die funktionellen Verknüpfungen, Bedingungen und Abhängigkeiten innerhalb der Systeme hinterfragt. Abbildung 1 veranschaulicht die Steuerung funktioneller und struktureller Eigenschaften von Ökosystemen, welche wiederum zur Biodiversität im Sinne von Artenvielfalt in Beziehung stehen (nach SCHULZE & MOONEY 1993). Biodiversität kann jedoch auch funktionelle und strukturelle Vielfalt beschreiben (BEIERKUHNEIN 1998).



Abb. 1: Wechselseitige Beeinflussung von Biodiversität, Struktur und Funktion in Ökosystemen (nach SCHULZE & MOONEY, 1993, verändert)

Man könnte daher funktionellen Aspekte in Ökosystemen (oder allgemeiner: in ökologischen Systemen) bezogen auf die wesentlichen Qualitäten des Austausches, beziehungsweise der gegenseitigen Beeinflussung, von Energie, Information und Stoffen darstellen, welche als Flüsse oder als Pools beschrieben werden können (Abb. 2). Dabei sind Skalenabhängigkeiten in Raum und Zeit zu beachten (GRUBB 1976, KÖRNER 1993). Raum-zeitliche Strukturen und Vielfalt spiegeln in diesem Verständnis bestimmte funktionelle Gegebenheiten wider.

Alle Systeme zeigen einen bestimmten Grad an Variabilität (beziehungsweise Diversität), die sich als räumliche, zeitliche oder funktionelle Variabilität ausdrücken kann (Abb. 3) (GRACIELA & OESTERHELD 1997). Die phylogenetische Variabilität wird hier der funktionellen gegenübergestellt, was die derzeitige kontroverse Diskussion verdeutlichen soll. Sie kann jedoch auch funktionell als Dokumentation der genetischen Vielfalt und damit gespeicherter biologischer Information verstanden werden.

Durch funktionelle Verknüpfungen einzelner Kompartimente entstehen Systeme. Die Ökosystemforschung der 70er und 80er Jahre konzentrierte sich allerdings nahezu ausschließlich auf die Beschreibung und quantitative Charakterisierung stofflicher Pools und von Stoffflüssen und blieb daher lange in einem deskriptiven Status verhaftet. Funktionelle Zusammenhänge wurden wegen ihrer eingeschränkten Zugänglichkeit und Messbarkeit vernachlässigt.

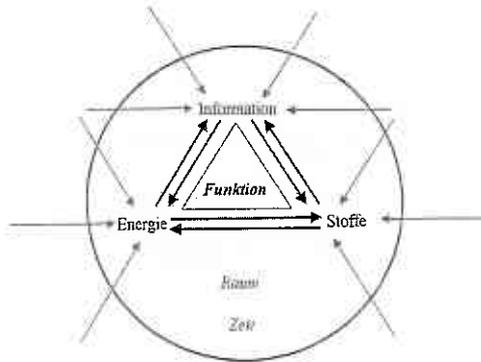


Abb. 2: Kategorien ökosystemarer Eigenschaften. Informationen, Stoffe und Energie sind funktionell miteinander verbunden und in räumlichen und zeitlichen Skalen zu betrachten

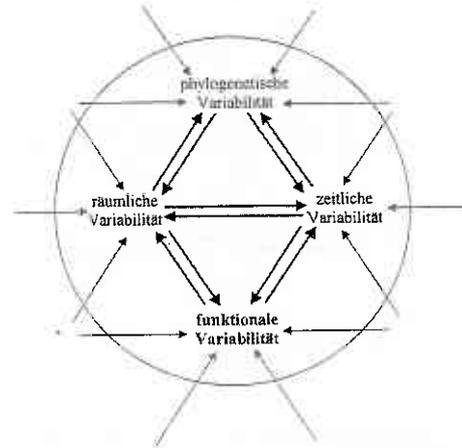


Abb. 3: Formen der biotischen Variabilität in Ökosystemen

Auf der Grundlage der Ähnlichkeit im jeweiligen Bezugsraum können einzelne Elemente (z.B. Pflanzenindividuen) schließlich gruppiert werden (Abb. 4). Dies kann statistisch oder durch subjektive Zuordnung geschehen. Die Vertreter der jeweiligen Gruppen sollten vergleichbares zeitliches Verhalten zeigen (z.B. Ephemere, Frühjahrsblüher, immergrüne Arten), vergleichbare räumliche Verteilungseigenschaften innerhalb des Ökosystems aufweisen (z.B. dominante Arten) oder ein ähnliches morphologisches Erscheinungsbild besitzen (z.B. Horstgräser, Laubbäume). Auch großräumige Verbreitungsmuster können als räumliches Gruppierungskriterium genutzt werden (z.B. alpine Pflanzen und Küstenpflanzen). Gruppen mit aus äußeren Merkmalen geschlossener hoher phylogenetischer Ähnlichkeit (Populationen von Arten) werden als Ansammlung von Elementen mit potentielltem Genaustausch aufgefasst.

Funktionelle Gruppen sind durch bestimmte funktionell zu interpretierende Merkmale (Attribute, Kriterien) gekennzeichnet. Jeder Organismus weist eine spezifische Kombination von Merkmalen oder Merkmalssyndromen auf, die zu seiner, vom Forschungsziel des Betrachters abhängigen, Klassifizierung herangezogen werden kann. Eine Art kann daher verschiedenen funktionellen Gruppen angehören, je nach ökologischer Fragestellung und den daraus resultierenden spezifischen Kriterien für die Klassifikation. Die Klassifizierung kann z.B. auf der Berechnung von Ähnlichkeiten zwischen Arten hinsichtlich ihrer gesamten bekannten Attribute fußen. Dem Vorteil dieses Vorgehens, verschiedene funktionelle Aspekte zu integrieren, steht der Nachteil der schlechteren Interpretierbarkeit gegenüber. Ein weiteres Problem liegt in der Wichtung der hinzugezogenen Merkmale. Werden etwa sehr viele Einzelelemente aus einem bestimmten Merkmalskomplex (Merkmalssyndrom) hinzugezogen, so erhalten andere Merkmale ein geringeres Gewicht.

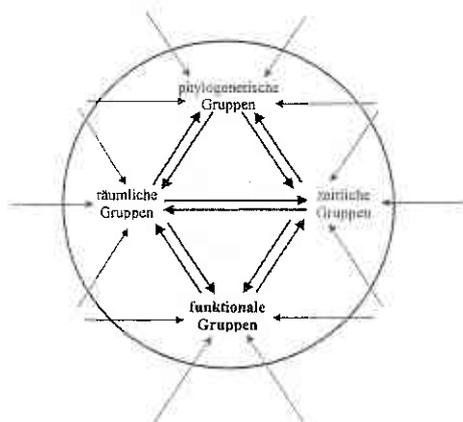


Abb. 4: Möglichkeiten der konkreten Gruppierung von biotischen Elementen (Organismen) in Ökosystemen aufgrund ihrer Ähnlichkeit bezüglich ökosystemarer Kategorien

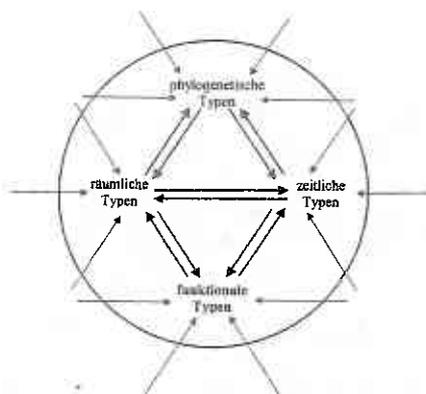


Abb. 5: Möglichkeiten der abstrakten Typisierung bzw. Klassifikation von biotischen Elementen (Organismen) in Ökosystemen aufgrund ihrer Ähnlichkeit bezüglich ökosystemarer Kategorien

Als Ableitung von den konkret aufgrund von Beobachtungen oder Messungen abzugrenzenden Gruppen oder Klassen werden verallgemeinernde abstrakte Typen definiert (Abb. 5), d.h. Bezeichnungen für regelhaft auftretende Erscheinungsformen gewählt. Dabei wird davon ausgegangen, dass sich ähnliche Merkmalsausprägungen regelhaft wiederfinden lassen. Auch Arten stellen solche Typen dar, mit unterstellter Fähigkeit zur Kreuzung zwischen den einzelnen Organismen, was sich jedoch experimentell nur schwer verifizieren lässt. Typen können also innerhalb verschiedener Kategorien (Bezugsräume) aufgrund phylogenetischer Verwandtschaft (z.B. Arten), zeitlich ähnlichen Verhaltens (z.B. Annuelle), vergleichbarer räumlicher Organisation (z.B. Lebensformen) oder funktioneller Merkmale (z.B. CAM-Pflanzen) definiert werden, was für ein konkretes Einzelindividuum die Möglichkeit verschiedener Zugehörigkeiten ergibt. Typen aus anderen Bezugsräumen, wie z.B. Wuchsformen, werden nicht selten mit Prozessen oder Funktionen verknüpft (CHAPIN 1993). Funktionelle Typen wurden bis zum Beginn der 90er Jahre allerdings selten explizit definiert, wie dies bei den stickstofffixierenden Leguminosen geschah (DEWITT et al. 1966).

Auf der Grundlage einer erfolgten Typisierung kann schließlich die Anzahl von Typen in einem Gebiet oder in einem Zeitraum bestimmt werden, zu welchen die konkreten Individuen gestellt werden. Daraus können Aussagen über die phylogenetische, zeitliche, räumliche und funktionelle Diversität, z.B. eines Ökosystems, abgeleitet werden.

Abbildung 6 veranschaulicht die Tatsache, dass in Abhängigkeit von den angewandten Kriterien die Individuen verschiedener Arten in unterschiedlicher Weise funktionellen Typen zugeordnet werden können. In dem dargestellten Fall ist dies mit der Berücksichtigung von funktionellen Redundanzen verbunden und führt zu einer geringeren Zahl funktioneller als taxonomischer Typen. Es ist jedoch auch denkbar, dass, wie in Abbildung 7 wiedergegeben, funktionelle Typen unterhalb des Art-niveaus ausgeschieden werden, und dann auch innerhalb einer Population einer Art verschiedene funktionelle Typen auftreten.

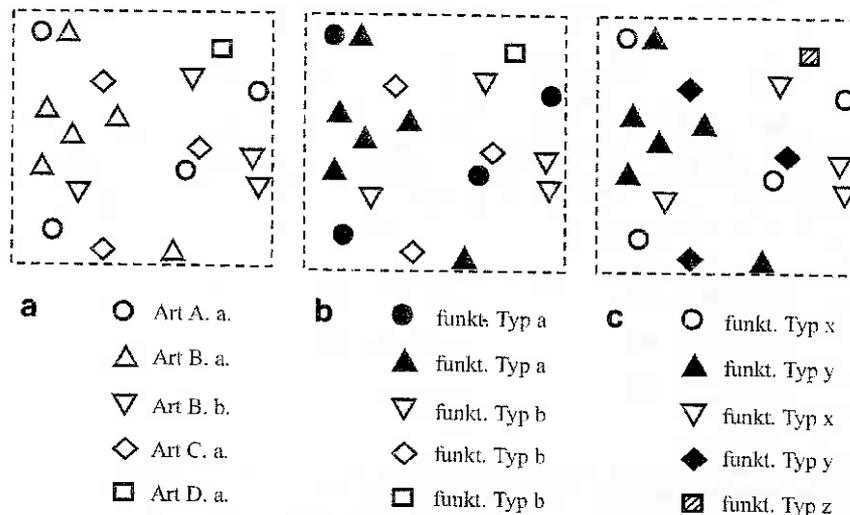


Abb. 6: Schematisierte Darstellung von auf einer konkreten Fläche wachsenden Pflanzenindividuen und deren a) phylogenetischer Klassifikation (4 Gattungen, 5 Arten); b) funktioneller Klassifikation (a, b) auf der Grundlage der Ökosystemfunktion i; c) funktioneller Klassifikation (x, y, z) auf der Grundlage der Ökosystemfunktion j. Konkrete Individuen werden in den jeweiligen Bezugssystemen unterschiedlich gruppiert.

Im Zusammenhang mit biologischen Fragestellungen kann Funktion ganz allgemein verstanden werden als die Rolle, die biotische Einheiten (wie Organismen oder Pflanzengesellschaften) für ökologische Prozesse spielen, also inwiefern sie Energieflüsse, Stoffflüsse oder Informationsflüsse (für andere biotische Einheiten) bedingen oder modifizieren. Bislang war der übliche Blickwinkel in der Ökologie eher auf die Effekte ökologischer Prozesse auf biotische Einheiten ausgerichtet. Nach unserem Verständnis kann eine Funktion prinzipiell nur in eine Richtung weisen. Erst die Kombination von Einzelfunktionen führt zu Interaktionen zwischen verschiedenen Einheiten (Abb. 8) und ist damit die Grundlage ökologischer Komplexität. Interaktionen zwischen Organismen können unterschiedliche Kombinationen fördernder und einschränkender Prozesse darstellen.

Ob auf einen ökologischen Parameter eingewirkt wird, oder ob eine Reaktion auf ihn erfolgt, ist in vielen Fällen nicht deutlich unterschieden und oft auch schwer unterscheidbar. Reaktionen auf ökosystemare Prozesse können unterteilt werden in solche auf Ressourcen und solche auf biotische oder menschliche Einwirkungen. Derartige Einwirkungen wiederum sind auf-trennbar in systeminherente, permanente Einflüsse (Konkurrenz, Mutualismus), mehr oder weniger regelhaft, diurnal, saisonal oder periodisch auftretende (z.B. Nutzung, Düngung, Perturbation) und in nicht regelhaft auftretende Einwirkungen, die oft auch als nicht systeminherent angesehen werden müssen mit der Möglichkeit der Regeneration (Störungen) und ohne sie (Zerstörungen). Die Reaktion von Systemen auf Störungen ist im Rahmen der aktuellen anthropogenen Veränderungen der Biosphäre (Global Change) von besonderem Interesse, und damit auch, inwiefern Organismen durch gewisse Umweltveränderungen beeinflusst werden oder diese selbst steuern.

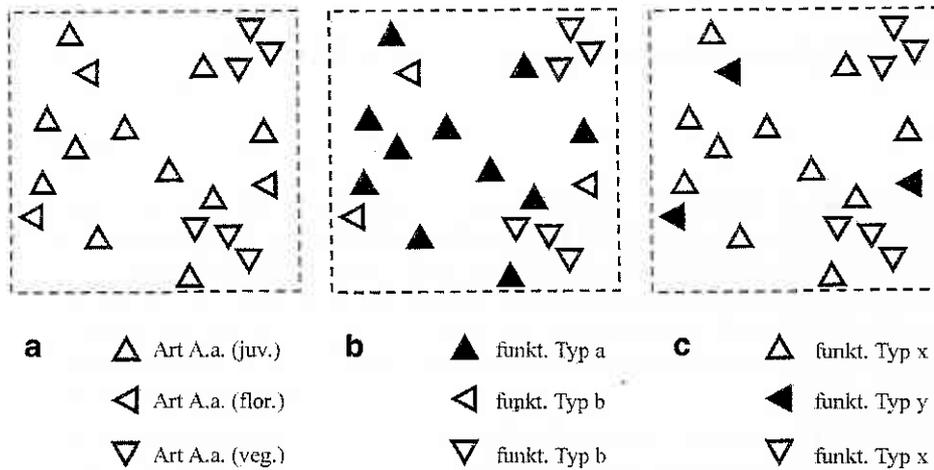


Abb. 7: a) Schematisierte Darstellung von auf einer konkreten Fläche wachsenden Pflanzenindividuen einer Art unterschiedlicher Entwicklung (juvenil, blühend, vegetativ). b) Die funktionelle Klassifikation nach dem Kriterium „verholzend/krautig“ führt zu zwei Klassen (funkt. Typen) (a, b). c) Die funktionelle Klassifikation nach dem Kriterium „Bereitstellung von Pollen“ führt ebenfalls zu zwei, jedoch in anderer Weise abgegrenzten, Klassen (x, y).

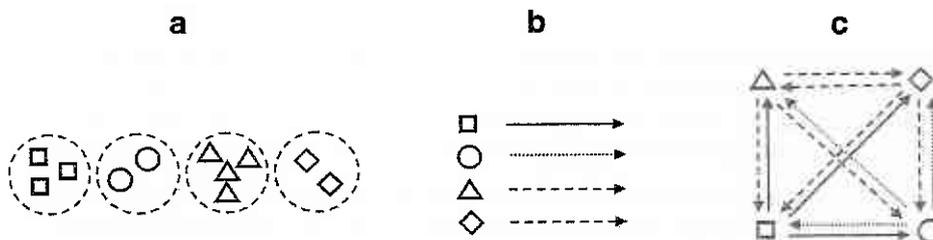


Abb. 8: a) Klassifikation von Typen ($n = 4$) von Organismen (z.B. Arten) basierend auf ihrer morphologischen oder phylogenetischen Ähnlichkeit; b) Klassifikation funktioneller Eigenschaften der Organismen ($n = 3$); c) Vielfalt der gegenseitigen funktionellen Beeinflussungen (Komplexität) in einem gegebenen System.

Ökologische Funktionen sind jedoch nicht zwangsläufig bedeutsam für die menschliche Gesellschaft. Die Funktion einer Pflanze für eine Insektenart beschäftigt den Ökologen, aber wird nur in wenigen Fällen wirtschaftliche Bedeutung erlangen oder für das Naturschutzmanagement relevant werden. Aus diesem Grund werden Ökosystemfunktionen mit konkretem Bezug zu menschlichen Bedürfnissen als Serviceleistungen oder Umweltdienstleistungen bezeichnet (WILLIAMS et al. 1996, DAILY 1997). Hierhin gehören neben direkter stofflicher Versorgung (z.B. Trinkwasserversorgung, Luftreinhaltung, Produktion von Nahrungsmitteln) auch Schutzfunktionen (Lawinenschutz, Hochwasserschutz) und die Befriedigung ästhetischer Bedürfnisse (Erholung) (HEERWAGEN & ORIANI 1993). Es wird angenommen, dass die Konfrontation mit Naturelementen, dass der Aufenthalt in der freien Natur und das Erleben von Tieren und Pflanzen von wesentlicher Bedeutung für die Persönlichkeitsent-

wicklung ist (WILSON 1984), dass die Natur also auch eine psychologische Funktion für uns Menschen hat.

Organisationsebenen

Funktionen und Serviceleistungen können sowohl Organismen, Lebensgemeinschaften als auch Ökosystemen zugeschrieben werden. Auf allen diesen Organisationsebenen (O'NEILL et al. 1986) sind, neben genetischen, zeitlichen und räumlichen auch funktionelle Kriterien anwendbar, um Gruppen auszuscheiden oder Typen zu klassifizieren und deren Diversität zu ermitteln (BEIERKUHNLEIN 1998). Mit zunehmender Organisationsebene wächst die Komplexität der Objekte. Funktionelle Aspekte nehmen daher mit zunehmender Integration eine wachsende Bedeutung ein.

Ökologische Funktionen von biotischen Objekten (Abb. 8a) können verschiedene Qualitäten aufweisen (Abb. 8b). Es sind Flüsse von Stoffen, von Energie oder von Information denkbar. Diese Prozesse können zudem eine unterschiedliche quantitative Bedeutung aufweisen. Aus den Wechselwirkungen zwischen den einzelnen biotischen Kompartimenten (Abb. 8c) ergeben sich nun neue Strukturen einer gewissen Komplexität, welche die Kompartimente höherer Organisationsebenen herausbilden. Zum Beispiel organisieren sich Pflanzenpopulationen durch regelhafte und nicht zufällige Interaktionen zu Pflanzengemeinschaften. Die Ausbildung räumlicher oder zeitlicher Strukturen oder regelhafter Muster per se ist nur bedingt als Funktion (gerichteter Prozess) zu verstehen, kann jedoch funktionelle Vorgänge reflektieren oder beeinflussen.

Eine wesentliche Eigenschaft biotischer Einheiten auf verschiedenen Organisationsebenen ist ihre Funktionsvielfalt. Sie muss nicht in direkter Korrelation zur Zahl biotischer Kompartimente stehen, doch liegt eine enge Verbindung zwischen der Anzahl biotischer Elemente (Individuen, Typen) und der funktionellen Variabilität des Systems nahe.

Beim Vergleich der eingangs aufgeführten Klassifikationsansätze auf verschiedenen Organisationsebenen zeigt sich, dass diese sehr häufig einen implizit funktionellen Charakter aufweisen. Wie bereits angesprochen, werden *Ökosysteme* gerade durch funktionelle Merkmale und durch die Art der Interaktion zwischen ihren Teilen definiert, sie werden durch diese funktionellen Eigenschaften erst zum „Öko-System“. Sie abzugrenzen, und damit die Grundlage für eine Klassifikation zu legen, erweist sich aber als problematisch, da sie in der Regel in hohem Maße offene Systeme verkörpern, welche räumlich nicht klar zu begrenzen sind. Zur Charakterisierung niedrigerer Organisationsebenen wie Pflanzengemeinschaften werden seltener funktionelle Aspekte herangezogen. Auch hier sind jedoch Interaktionen für die Entstehung der Systeme verantwortlich, in diesem Fall Interaktionen zwischen Organismen.

Ein bewusst funktioneller Ansatz für die Klassifikationen von *Gemeinschaften* ist das Gildenkonzept (ROOT 1967, JAKSIC 1981, HAWKINS & MACMAHON 1989, SIMBERLOFF & DAYAN 1991, WILSON & ROXBURGH 1994), in welchem Organismen als Gruppen ähnlicher morphologischer und ökologischer Eigenschaften, beziehungsweise Ressourcennutzung, aufgefasst werden (KINDSCHER & WELLS 1995). Der von FABER (1991) eingeführte Begriff Liga („league“) für eine Gruppe von Organismen vergleichbarer Ressourcennutzung konnte sich bislang nicht durchsetzen.

Heute werden funktionelle Gruppen und Gilden häufig synonym verwandt (HAWKINS & MACMAHON 1989). GITAY & NOBLE (1997) schlagen dagegen eine Unterscheidung zwischen Gilden und funktionellen Gruppen vor, wobei Gilden durch gleichartige Ressourcennutzung und Gruppen durch eine gleichartige Reaktion auf Störungen gekennzeichnet werden.

Demnach zeigten die Vertreter einer funktionellen Gruppe auf Störungen die gleiche Reaktion, wobei diese (anders als bei der „Response Group“) auch auf einem gleichgearteten Mechanismus beruht. Allerdings wird das Gildenkonzept vorwiegend auf Zoozönosen angewandt. In der Vegetationskunde ist traditionell eher der Ansatz der Synusien gebräuchlich, welche jedoch ebenso kontrovers verstanden werden. Teils werden sie räumlich definiert, vorwiegend aber als funktionelle Untereinheiten von Gesellschaften aufgefasst (DU RIETZ 1965, WILMANN 1970, BARKMAN 1973).

Bisher konzentrierten sich die meisten Klassifikationsansätze auf die *organismische Ebene*. Ein klassischer Ansatz für pflanzliche Organismen ist das Artkonzept. Neben dieser phylogenetischen existieren nicht klar voneinander trennbare morphologische (räumliche), zeitliche und funktionelle Klassifikationen. Selbst Pflanzenarten sind nicht strikt durch ihre genetische Ähnlichkeit oder durch potentiellen Genfluss definiert. Dies ist u.E. nur in der Zoologie wirklich der Fall, wo die Beteiligung einzelner Individuen an der Fortpflanzung offensichtlich ist. Botaniker beschreiben Arten als „Morphospezies“, d.h. nach der äusseren Ähnlichkeit (v.a. der Blüten und Früchte). Mikrobiologen hingegen verfolgen ein stärker funktionell ausgerichtetes Artkonzept, welches u.a. in der Namengebung bei zahlreichen Bakterien offensichtlich wird.

Zunehmend wird der Ebene der *Organe* Beachtung geschenkt. Ein Textur und Struktur unterscheidendes Konzept zur Analyse morphologischer Eigenschaften von Pflanzenorganen wurde bereits von BARKMAN (1979) vorgestellt. Nun werden vermehrt funktionelle Attribute bestimmten Pflanzenarten zugeordnet (MCINTYRE et al. 1995, NEBHÖVER 1999).

Exkurs zur historischen Beachtung funktioneller Aspekte

Organismen

Im Laufe der Geschichte sind etliche Versuche unternommen worden, Pflanzen auf der Grundlage ihrer funktionellen Merkmale zu klassifizieren. Der einfachste Ansatz ist dabei die Unterteilung in essbare und ungenießbare oder giftige Pflanzen bzw. in Futterpflanzen und nichtfressbare Pflanzen. Dieser Ansatz gründet sich auf den Wert der Pflanzen für die Ernährung des Menschen oder seiner domestizierten Tiere.

Funktionelle oder zumindestens morphologische Klassifikationen sind auf der Ebene von Organismen eigentlich der naheliegendste Klassifikationsansatz, während phylogenetische Beziehungen sehr viel schwieriger nachzuvollziehen sind und die Bekanntheit und Akzeptanz des Paradigmas der organismischen Verwandtschaft voraussetzen. Aus diesem Grund sind seit den Anfängen der Dokumentation naturwissenschaftlich-botanischer Denkansätze in den westlichen Zivilisationen (THEOPHRAST) zahlreiche funktionelle Klassifikationen entwickelt worden. Mehr noch als ihre griechischen Vorgänger waren römische Gelehrte (z.B. PLINIUS) an pflanzlichen Serviceleistungen und Funktionen interessiert und stuften Pflanzen entweder als nützlich oder nutzlos für die Ernährung, als Rohstoff oder für Heilzwecke ein (SCHMITHÜSEN 1985).

Eines der ersten ausformulierten, nicht genetisch orientierten Klassifikationssysteme für Organismen war Alexander von HUMBOLDTs „Physiognomik der Gewächse“ (1806). Diesem Ansatz liegen die morphologischen Merkmale von Pflanzen zugrunde, welche bestimmte Genera oder Familien kennzeichnen. DE CANDOLLE (1874) unterschied zwischen Pflanzentypen mit unterschiedlichen Temperaturpräferenzen (Megistotherme, Megatherme, Xerotherme, Mesotherme, Mikrotherme, Hekistotherme). Er betonte darüberhinaus die große Rolle

der Wasserverfügbarkeit. Als erster verwies SCHIMPER (1898) auf die enge Beziehung zwischen physiologischen und funktionellen Pflanzenmerkmalen und ihrer Morphologie. Sämtliche dieser Ansätze des 19. Jahrhunderts waren - auch wenn diese Vorstellung selten eindeutig formuliert wurde - durch den Wunsch motiviert, geographische Regionen zu beschreiben und zu kategorisieren, und zwar auf der Grundlage von Vegetationsmerkmalen, welche ökologische Verhältnisse widerspiegeln.

Eine wissenschaftsgeschichtlich besonders erfolgreiche Pflanzenklassifikation des 20. Jahrhunderts wurde durch RAUNKIAER (1907, 1934) entwickelt. Seine „Lebensformen“ basieren auf morphologischen Kriterien und sind in veränderter und erweiterter Form heute noch in Gebrauch (vgl. ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS 1967b, ORSHAN 1983, JÜRGENS 1986, BARKMAN 1988). Das Konzept umfasst neben morphologischen Aspekten auch funktionelle Attribute. Die Lage der Erneuerungsknospen während der ungünstigen Jahreszeit hat natürlich auch funktionelle Qualität. Eine gewisse Überlappung zwischen der reinen Beschreibung von morphologischen Eigenschaften und deren Interpretation als Funktionen im pflanzlichen Leben ist offensichtlich unvermeidbar, doch macht BARKMAN (1988) ausdrücklich darauf aufmerksam, dass sein System morphologisch ausgerichtet sei und eine ökologische Interpretation der Typen kritisch zu prüfen ist.

Ein weiteres bekanntes Beispiel für die Übertragung funktioneller Aspekte auf Organismen ist das Nischenkonzept (HUTCHINSON 1957, CODY 1991). Jede Art hat demnach spezifische Funktionen und Ansprüche, übt einen spezifischen „Beruf“ aus, wobei eine zu starke Überlappung dieser Funktionen zum Konkurrenzausschluss der weniger konkurrenzkräftigen Taxa führt. Dieses individualistische Paradigma erlaubt daher keine klassifizierende Zuordnung, denn es bringt zwingend mit sich, dass sich jede Art, zumindestens in Bezug auf eine bestimmte Umweltvariable, klar von allen anderen abgrenzen lassen muss.

In der Zoologie sind funktionelle Klassifikationen seit langem üblich (vgl. ELTON 1927), weil aufgrund der immens hohen Artenzahl eine Zusammenfassung zu funktionellen Einheiten aus Gründen der Handhabbarkeit nahezu unumgänglich ist. CUMMINS (1973, 1974) wollte mit seiner „funktionellen Gruppierung“ prozessorientierte ökologische Fragen beantworten. Kurz darauf prägte BOTKIN (1975) den Begriff „funktionelle Gruppe“. Er unterteilt z.B. Prädatoren in echte Prädatoren, Weidegänger und Parasiten bzw. Parasitoide. Ein weiteres zuerst für Tiere entwickeltes, explizit funktionell orientiertes Konzept ist das bereits angesprochene der Gilde (ROOT 1967). Sie bezeichnet eine Gruppe von Organismen, die sich die selben Ressourcen teilt.

Als ebenfalls eher ordnend (wie die ökologische Nische) denn klassifizierend stellt sich das für Pflanzen-Lebenszyklen entwickelte Strategietypen-Konzept GRIMES (GRIME 1974, 1977, 1979, s.a. TURKINGTON et al. 1993) dar, welches auf die Arbeiten RAMENSKYs (1924, 1930) zurückgeführt werden kann. Es beschreibt die Reaktion einer Art auf die drei Selektionsfaktoren interspezifische Konkurrenz, Störung und Stress. Dies ist eindeutig ein funktioneller Ansatz. GRIME et al. (1988) benutzen den Begriff Strategie für eine Gruppierung mit gleichen oder analogen genetischen Charakteristika, welche auf der Ebene von Arten oder Populationen regelmäßig anzutreffen sind und eine gleichartige Ökologie bedingen. GOLLUSCIO & SALA (1993) verknüpfen das Konzept der Plant Functional Types mit der GRIMESchen Idee der Strategietypen.

Lebensgemeinschaften

Die Klassifikation von Vegetationseinheiten konzentriert sich heute im wesentlichen auf Ähnlichkeiten in der Artenzusammensetzung (Pflanzenassoziationen), doch sind auch für komplexe Lebensgemeinschaften morphologische, zeitliche und funktionelle Klassifikationsansätze entwickelt worden. Mit der Renaissance besannen sich die Botaniker erneut auf die naturwissenschaftlichen Grundlagen eines ARISTOTELES oder THEOPHRAST. Nützlichkeitsüberlegungen traten zumindestens bei Forschern wie GESSNER (1516-1565) oder KRISZANIC (1618-1683) in den Hintergrund. Sie beschrieben bereits komplette Vegetationseinheiten sowie deren geographische Verbreitung. TOURNEFORT (1656-1708) verband Vegetationstypen und Höhenstufen und stellte damit zwischen Pflanzengesellschaften und bestimmten Standortbedingungen eine funktionelle Verknüpfung her. Eine weitergehende ökologische Sichtweise wurde, wenn auch implizit, durch KING (1663-1712) verkörpert, der die Bildung von Torf (als Substrat) in Mooren (als Ökosystemen) auf Wachstum und Abbau von *Sphagnum*-Moosen zurückführte und damit als Funktion biotischer Aktivität identifizierte (SCHMITHÜSEN 1985).

LINNAEUS (1707-1778) entwickelte neben seinem phylogenetisch orientierten und bis heute erfolgreichen Klassifikationssystem für Organismen auch ein deskriptives System für Vegetationseinheiten. HUMBOLDT verwies 1807 auf die auffällige Knüpfung großräumiger Vegetationseinheiten an bestimmte Klimaverhältnisse und unterstellte damit die Notwendigkeit bestimmter Umweltverhältnisse für ihre Ausbildung. Ähnlichen Überlegungen folgte WAHLENBERG (1780-1851), der die Bedeutung der saisonal gemittelten Temperaturen, und damit der Wärmesummen, für die Vegetation herausstellt (SCHMITHÜSEN 1985).

Als heute noch gebräuchlichen terminus technicus (ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS 1967a) gebraucht GRISEBACH (1872) schließlich den schon 1863 von KERNER benutzten Ausdruck der „Pflanzengeographischen Formation“, um Bestände mit vergleichbarem „physiognomischen Charakter“ abzugliedern und anhand klimatischer Verhältnisse zu interpretieren.

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts entwickelte KÖPPEN (1901) ein global gültiges Klima-Klassifikationssystem, das im wesentlichen auf Vegetationsmerkmalen basiert. JAX (1998) verweist auf die zu Beginn des Jahrhunderts formulierten Ansätze zur Gliederung und Definition von Biozönosen, welche auf THIENEMANN & KIEFFER (1916) zurückzuführen sind. In all diesen Ansätzen werden explizit oder implizit Effekte bestimmter Standortbedingungen auf Organe, Organismen, Gemeinschaften oder Ökosysteme betrachtet. Die Funktion einzelner biotischen Elementen für einen Zielparameter wird allerdings erst gegen Ende des 20. Jahrhunderts als Forschungsgebiet identifiziert.

Ökosysteme

Der von TANSLEY (1935) eingeführte Begriff „Ökosystem“ ist bis heute umstritten (s. BEGON et al. 1990) und wird in der Regel als Beziehungsgefüge der Organismen verstanden. Allerdings wird diese rein biologische Sicht keineswegs allgemein geteilt und vor allem von geowissenschaftlicher Seite wird auf den Raumbezug verwiesen. Die ganzheitliche Sichtweise, die sich hinter dem Ökosystembegriff verbirgt, wurde bereits durch den von FRIEDERICHS (1927) geprägten Begriff Holozön verdeutlicht, welcher allerdings im Verlauf dieses Jahrhunderts durch den Begriff Ökosystem verdrängt wurde (JAX 1998).

Verdeutlichen lässt sich der bis heute in teilweise unverträglichen methodischen Ansätzen niederschlagende Konflikt (s.a. FEOLI 1984) zwischen einem individualistischen Konzept

(RAMENSKY 1924, GLEASON 1926) und der Auffassung der Lebensgemeinschaft als Superorganismus (CLEMENTS 1916) an der Organisationsebene der Ökosysteme. Mit zunehmender Komplexität tritt neben die Bedingtheit gemeinsamen Auftretens von Arten verstärkt die Varianz zwischen den Einheiten, der individuelle Charakter der Ökosysteme in den Vordergrund. Typisierungen, wenn sie nicht auf einem sehr allgemeinen Niveau verbleiben wollen (z.B. Waldökosysteme), werden zunehmend erschwert.

Aufgrund der unterschiedlichen Qualität der am Aufbau von Ökosystemen beteiligten Kompartimente, konnte sich bislang keine einheitliche Ökosystemklassifikation entwickeln. ELLENBERG (1973) schlägt zwar eine Klassifikation von Ökosystemen auf funktioneller Grundlage vor, doch bestehen daneben stark geographisch (TROLL 1970) und biologisch (BEGON et al. 1990) ausgerichtete Konzepte.

Aus der heutigen Sicht betrachtet eine ökosystemare Sichtweise den stofflichen oder energetischen Austausch zwischen den Organismen beziehungsweise Lebensgemeinschaften oder ihre gegenseitige Beeinflussung sowie die Beziehungen zum Standort. Es liegt auf der Hand, dass bei der Vielzahl der Prozesse und Wechselwirkungen eine umfassende Klassifikation von Ökosystemen auf funktioneller Grundlage kaum möglich ist. Diese Schwierigkeit wird schließlich in der Umweltdiskussion des ausgehenden 20. Jahrhunderts offensichtlich. Vermehrt müssen nun auch abiotische Aspekte in die Ökosystemforschung integriert werden. Eine Vermittlung der Auswirkungen ökosystemarer Veränderungen sowie der Bedeutung der Ökosysteme für die menschliche Gesellschaft (DAILY 1997) wird zunehmend bedeutsam und aufgrund der Verschiedenartigkeit und Unvorhersagbarkeit der Effekte gleichermaßen schwierig.

Diskussion

Es stellen sich Probleme bei der Definition und Abgrenzung von diskreten funktionellen Typen. Individuelle, konkret existierende Objekte (Pflanzenindividuen) können anhand funktioneller Merkmale nicht immer eindeutig abstrakten Gruppen zugeteilt werden, da oft graduelle Unterschiede zwischen funktionellen Eigenschaften biotischer Einheiten (Organismen) bestehen. Doch trifft dies im Grunde auch auf sonstige Einteilungs- und Begriffssysteme der Ökologie zu. Selbst die räumliche Abgrenzung eines Pflanzenindividuums kann bei klonalem Wachstum Schwierigkeiten bereiten. Wie andere ökologische Konzepte dienen PFTs dazu, komplexe Muster darzustellen und zu verstehen. Kontinuierliche Merkmalssequenzen sind bei biotischen Objekten verschiedener Organisationsebenen zu beobachten. Dennoch existieren auf der organismischen Ebene diskrete und statistisch nachweisbare Merkmalskombinationen („Syndrome“), die verschiedene Pflanzenstrategien bezüglich eines begrenzten Ressourcenbudgets reflektieren.

Beim Einsatz von PFTs können Redundanzen auftreten. Verschiedene funktionelle Klassifikationen geben eventuell weitgehend dieselbe Information wieder. Das Lebensformenkonzept RAUNKIAERS (1907) und andere Wuchsformkonzepte (ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS 1967b) können beispielsweise nicht komplementär verwendet werden, sondern verkörpern vergleichbare Information in verschiedener Auflösung. Andererseits ist zu beachten, dass – z.T. geringfügige – qualitative Unterschiede zwischen den verschiedenen Kriterien bestehen. Korrelierte Pflanzenmerkmale sind hingegen nur in dem Sinne redundant, dass sie gemeinsam einen klar abgegliederten „Plant Functional Type“ oder zumindest ein Merkmalsyndrom kennzeichnen.

Des Weiteren sind morphologische Pflanzenmerkmale nicht zwangsläufig repräsentative Kennzeichen für die tatsächliche Erfüllung bestimmter ökologischer Funktionen. Es mangelt an empirischen Belegen für die angenommene Funktion bestimmter Organe oder Wuchsformen. Aufgrund der engen Korrelation zwischen morphologischen, anatomischen und physiologischen Pflanzenmerkmalen, die zur gleichen Funktion beitragen, reicht es aber aus, sich auf ausgewählte, gut sicht- und messbare Merkmale zu beschränken – vorzugsweise auf solche, deren funktionelle Bedeutung bereits durch autökologische Studien bestätigt ist.

Vielleicht die schwerwiegendste Kritik an PFTs ist die große Subjektivität bei der Auswahl der jeweiligen pflanzlichen Funktionen. Der Einfluss persönlicher Vorlieben ist immens, da es bis heute kein Standardverfahren zur Identifikation differenzierender Merkmale gibt. Daher hängt es ausschließlich von der Erfahrung des Bearbeiters ab, welche Merkmale berücksichtigt werden. Bedeutsame Merkmale können übersehen oder vernachlässigt werden. Viele bewährte Verfahren in der Vegetationskunde, wie die Auswahl homogener oder repräsentativer Aufnahmeflächen, sind jedoch in hohem Maße subjektiv, da sie auf implizitem Wissen und persönlichen Vorlieben basieren.

Auflistungen von PFTs verkörpern i.d.R. weniger aber spezifischere Information als Artenlisten. Diese ist auf einige wenige Aspekte eines pflanzlichen Organismus reduziert und stellt eine Art von modellhafter (Über-) Vereinfachung dar. Eine gewisse Vereinfachung und Generalisierung ist aber nicht unbedingt negativ zu werten. Ein Informationsverlust kann zudem allenfalls dann erfolgen, wo bereits fundierte botanische und ökologische Kenntnisse über eine Pflanze und ihre Antwort auf verschiedene Umweltbedingungen vorliegen. Dies ist aber in vielen Ökosystemen (tropischer Regenwald, Savannen) nicht der Fall.

Die Stickstofffixierung schließlich ist ein Beispiel dafür, dass nicht immer die Pflanzen allein für die Regulation von entscheidenden ökologischen Prozessen verantwortlich sind. Nicht die Pflanzenindividuen steuern die Fixierung, sondern ihre Symbiosepartner. Das Vorkommen beider Partner ist für das Ablaufen dieses Prozesses erforderlich. Daher kann dieser Prozess nicht zur Klassifikation einzelner pflanzlicher Organismen herangezogen werden. Die Fähigkeit des pflanzlichen Symbiosepartners, an einer symbiotischen Beziehung teilzunehmen und davon zu profitieren, kann jedoch andererseits als ein Komplexmerkmal von hoher ökologischer Aussagekraft angesehen werden. Dies wird durch die Tatsache unterstrichen, dass bei weitem nicht alle Arten aus denjenigen Familien, die im Laufe der Evolution Stickstofffixierung entwickelt haben, auch die Fähigkeit dazu besitzen.

Man muss fragen, ob wirklich ein Bedarf für ein neues Klassifikationssystem besteht. PFTs basieren zum Teil auf Merkmalen, die sich mit bereits bestehenden Methoden und Systemen ebenso gut charakterisieren lassen. Diese bereits existierenden Ansätze sind aufgrund langjähriger Anwendung und Modifikation mitunter logischer, konsistenter und konsequenter als Plant Functional Types. Ganz offensichtlich existiert allerdings ein Bedarf für Konzepte, welche Pflanzenfunktionen und Ökosystemfunktionen verknüpfen zur Beantwortung neuartiger Probleme und Fragestellungen. Der Erfolg der PFTs wäre sonst nicht zu erklären.

Pflanzenfunktionen, die für die Klassifikation von PFTs benutzt werden, sind unterschiedlich skaliert (nominal, kardinal, linear oder logarithmisch). Daher können sie nicht miteinander verglichen oder gar zu kumulativen Merkmalen vereinigt werden. Es ist methodisch problematisch, Pflanzenfunktionen für eine vereinheitlichte Klassifizierung heranzuziehen, die mit unterschiedlichen Skalierungen ermittelt worden sind, auch wenn die Vermischung von unterschiedlich skalierten Daten in vielen ökologischen Auswertungsmethoden (wie etwa in der DCCA) praktiziert wird.

Organismen einer Art können unterschiedlichen funktionellen Typen angehören. Gerade im Fall der Lebensformen liegt es auf der Hand, dass innerhalb einer Population einzelne Individuen je nach Lebensspanne und Morphologie in ganz unterschiedliche Typen eingeteilt werden müssten. So gibt es etwa zahlreiche Übergänge zwischen Chamaephyten, Nano-Phanerophyten und Phanerophyten. Es sind daher Methoden zur eindeutigen Klassifikation funktioneller Typen unter bestimmten Kriterien zu entwickeln. Grundsätzlich ist jedoch zu klären, ob ein Organismus im Verlauf seiner Lebensdauer unterschiedlichen funktionellen Typen angehören kann. Die Genauigkeit der Klassifikation von Merkmalen und funktionellen Typen hängt von der Fragestellung ab. Es gibt nicht das PFT-Spektrum eines Ökosystems oder den Typ, zu dem eine Art eindeutig gehört. Individuen der gleichen Art – oder der gleichen Population – können sehr weit gefassten oder sehr eng begrenzten funktionellen Gruppen zugeordnet werden.

Manche funktionell interpretierten Merkmale entpuppen sich bei näherem Hinsehen als bloße Reaktionen auf veränderliche Umweltbedingungen: Sie sind nicht genetisch fixiert. Wenn die Umweltbedingungen sich ändern, ändern sich auch die Pflanzenantworten. Da die Zuordnung zu feststehenden funktionellen Typen der hohen zeitlichen Variabilität im Laufe eines individuellen Lebens nicht gerecht werden kann, dürfen Arten oder Individuen hinsichtlich solcher Kriterien nicht klassifiziert werden. Die Fähigkeit bestimmter Pflanzenarten, auf kurzfristige Umweltveränderungen zu reagieren oder sich modifikatorisch zu differenzieren, ist allerdings per se ein wichtiges und genetisch determiniertes Merkmal (ganz abgesehen von erblich fixierten Ökotypen). Arten, die unter hochvariablen Umweltbedingungen, wie ariden Klimaten, leben, müssen über Mechanismen verfügen, die ihnen die Nutzung sporadisch verfügbarer Ressourcen gestatten. Eine Strategie von Wüstenpflanzen ist die einer flexiblen Physiologie, in extremer Form Poikilohydrie. Weitere Strategien beruhen auf anatomischer oder morphologischer Flexibilität, wie im Falle der Sukkulenz, oder auf einer flexiblen Lebensdauer, wie bei fakultativ ausdauernden Arten.

Es sollte eine Differenzierung zwischen funktionellen Merkmalen von Organen und von Organismen erfolgen. Dass dies nicht immer geschieht, zeigt der Begriff „sklerophylle Pflanzen“. Hier charakterisiert eine funktionell zu interpretierende Organeigenschaft den Pflanzentyp. Verschiedene Organisationsebenen sollten jedoch nicht miteinander vermischt werden. Funktionelle Attribute sollten klar einer bestimmten Ebene zugeordnet werden, so dass etwa die funktionellen Merkmale eines Organs zu einer bestimmten Klassifikation führen können und Merkmale der gesamten Pflanze eine andersgeartete Klassifikation offenlassen, da eine neue Qualität der Information hinzutritt. Da die verschiedenen Organisationsebenen hierarchisch organisiert sind, ist jedoch ein integratives Vorgehen möglich.

Die Gefahr von Zirkelschlüssen ist die gewichtigste Kritik an PFTs. Die Möglichkeit einer zwingenden Vorgabe von Ergebnissen einer Auswertung von PFTs durch die Wahl der Pflanzenfunktionen im Hinblick auf die Fragestellung ist offensichtlich. Funktionelle Typen stehen in direkter Verbindung zu Ökosystemfunktionen. PFTs sind ein simplifiziertes und verallgemeinerndes Modell für funktionelle Strategien in Ökosystemen und stellen somit ein Bindeglied zwischen einzelnen pflanzlichen Funktionen und dem Funktionieren des gesamten Ökosystems dar. Werden sie nicht als analytische Größen aufgefasst, sondern als Werkzeug zur Darstellung komplexer Interaktionen zwischen Pflanzen und ihrer Umwelt, kann die Problematik von Zirkelschlüssen umgangen werden.

Fazit

Als Folge der wachsenden Umweltprobleme im späten 20. Jahrhundert änderte sich die Blickrichtung in der Ökologie. Standen bis in die 80er Jahre die spezifischen Reaktionen von Arten, Gemeinschaften oder Ökosystemen auf Umweltbedingungen im Mittelpunkt ökologischer Fragen, war es nun verstärkt der Einfluss biotischer Einheiten auf die Umwelt. Allerdings ist das Wissen über die Artenfülle in bestimmten Teilen der Welt auch heute noch viel zu gering für eine sinnvolle Anwendung taxonomischer oder systematischer Methoden. Darüber hinaus verlangen die drängenden Probleme nach schnell verfügbaren Informationen zu den komplexen ökologischen Strukturen und Prozessen, sie lassen nur wenig Zeit für eine fundierte, systematische Erforschung der Taxa. Statt eine aufwendige Ermittlung von Artenzusammensetzungen zu betreiben, wird daher zunehmend mit „ökologischen Artgruppen“ operiert, um die Artenvielfalt mit Hilfe pragmatischer und relevanter Kriterien in Gruppen zu untergliedern. Dies macht allerdings nur Sinn, wenn die Organismen im Feld solchen funktionellen Einheiten auch klar zugeordnet werden können.

Mit den „Plant Functional Types“ werden im Gegensatz zu einer phylogenetischen Artklassifikation die funktionellen Eigenschaften der Pflanzenindividuen, und damit die funktionelle Diversität, direkt berücksichtigt (s.a. SOLBRIG 1993). Ein zentrales Argument für die Ausweisung funktioneller Typen ist die postulierte funktionelle Komplementarität bzw. Redundanz der Biodiversität in Ökosystemen (WALKER 1992, HECTOR 1998, HOOPER 1998). Arten tragen in sehr unterschiedlichem Maße zum Funktionieren eines Ökosystems bei, für bestimmte Funktionen können sie bedeutungslos sein, bei weiteren durch andere Arten ersetzt werden. Vor allem seltenen Arten, sehr nahe verwandten Taxa und solchen, die der gleichen Lebensform angehören, wird ein hohes Maß an Redundanz zugeschrieben (LAWTON & BROWN 1993, NAEEM 1998). Gerade bei seltenen Arten mit geringem Raumanspruch erscheint die Koexistenz verschiedener Vertreter mit großer funktioneller Ähnlichkeit als sehr plausibel („funktionelle Analoge“ nach BARBAULT et al. 1991). Obwohl sie in derselben Vegetationsaufnahme oder Pflanzengemeinschaft vorkommen, haben sie keinen direkten Kontakt in Raum oder Zeit und stehen daher nicht im Konkurrenzgleichgewicht miteinander (HUSTON 1994).

Im Grunde steht hinter der gesamten Diskussion um funktionelle Eigenschaften der Organismen oder Ökosysteme die gesellschaftliche Erwartung eines ökonomischen Profites aus dem wissenschaftlichen Erkenntnisgewinn (PERRINGS 1995, COSTANZA et al. 1997, SIMPSON & CHRISTENSEN 1997). Nicht weniger gewichtig ist das Bedürfnis nach Schutz vor katastrophalen Naturereignissen, also gewissermaßen ökologische Planungssicherheit, oder vor den Auswirkungen menschlicher Eingriffe in biogeochemische Kreisläufe. Einerseits versucht man, die Auswirkungen menschlicher Eingriffe in den Naturhaushalt zu erkennen, die mit dem Verlust von Biodiversität verbunden sind, andererseits soll Biodiversität als Ressource auch unter diesen veränderten Bedingungen erhalten werden (PETERS 1994), da man befürchtet, durch einen weiteren Verlust künftig Einschränkungen in der gesellschaftlichen Entwicklung hinnehmen zu müssen.

Als Synthese der Diskussion lässt sich formulieren, dass die Argumente, welche gegen das Konzept der Plant Functional Types sprechen, auf verschiedene biologisch-ökologische Klassifikationsansätze ebenfalls zutreffen. Werden inhärente Einschränkungen des Ansatzes beachtet und PFTs nicht als real existierende Organismen verstanden, so können PFTs, neben ökologischem Erkenntnisgewinn, eventuell zur Bearbeitung globaler Umweltprobleme beitragen (s.a. DIAZ & CABIDO 1997).

Zusammenfassung

Plant Functional Types stellen ein modernes Konzept vegetationsökologischen Arbeitens dar, welches vor allem im Zusammenhang mit der Global Change Problematik verstärkt eingesetzt wird. Dies geschieht vor dem Hintergrund, einerseits damit nicht alle Pflanzenindividuen bestimmten Arten zuordnen zu müssen, und andererseits physiko-chemische Messungen von Umweltvariablen zu reduzieren. Auch erhofft man sich Einsicht in das Funktionieren von Ökosystemen. In diesem Beitrag wird versucht, einen Überblick über die derzeitige Diskussion zu geben. Grundlegende Begriffe wie Funktion oder Prozess werden geklärt, eine Unterscheidung zwischen konkreten Gruppen und abstrakten Typen vorgenommen. Diese Termini werden in der Literatur bislang uneinheitlich benutzt. Doch auch aufgrund der in einigen Fällen wenig reflektierten Benutzung der Plant Functional Types besteht Bedarf, dieses Konzept und insbesondere methodische Einschränkungen der funktionellen Klassifikation und Typisierung kritisch zu diskutieren. Vor- und Nachteile werden herausgearbeitet sowie Argumente für und wider den Gebrauch solcher Typisierungen gegenübergestellt. Eine Erweiterung des Ansatzes auf andere Organisationsebenen (z.B. Lebensgemeinschaften) wird angedacht.

Literatur

- AIGUAR, M.R., PARUELO, J.M., SALA, O.E. & W.K. LAUENROTH 1996: Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from Patagonian steppe. - *J. Veg. Sci.* 7: 381-390.
- BARBAULT, R., COLWELL, R.K., DIAS, B., HAWKSWORTH, D.L., HUSTON, M., LASERRE, P., STONE, D. & T. YOUNES 1991: Conceptual framework and research issues for species diversity at the community level. - In: SOLBRIG, O.T. (ed.): *From Genes to Ecosystems: a Research Agenda for Biodiversity*. IUBS, Cambridge, Mass.: 37-71.
- BARKMAN, J.J. 1973: Synusial approaches to classification. - In: WHITTAKER, R.H. (ed.): *Classification and Ordination of Vegetation*. Den Haag: 435-491.
- BARKMAN, J.J. 1979: The investigation of vegetation texture and structure. - In: WERGER, M.J.A. (ed.): *The study of Vegetation*. Den Haag: 123-160.
- BARKMAN, J.J. 1988: New system of plant growth forms and phenological plant types. - In: WERGER, M.J.A. et al. (Hrsg.): *Plant Form and Vegetation Structure*. Den Haag: 9-44.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & C.R. TOWNSEND 1990: *Ecology – Individuals, Populations, Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BEIERKUHNLEIN, C. 1998: Biodiversität und Raum. - *Die Erde* 128: 81-101.
- BMBF, Bundesministerium für Bildung und Forschung 1999: Richtlinien über die Förderung „Biodiversität und Globaler Wandel (BIOLOG)“ im Programm der Bundesregierung „Forschung für die Umwelt“ vom 7.4.1999. [http://www.dlr.de/PT/UF\(Mai 1999\)](http://www.dlr.de/PT/UF(Mai 1999)).
- BOTKIN, D.B. 1975: Functional groups of organisms in model ecosystems. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): *Ecosystem Analysis and Prediction*. Soc. for Industr. and Appl. Mathemat., Philadelphia: 98-102.
- BOUTIN, C. & P.A. KEDDY 1993: A functional classification of wetland plants. - *J. Veg. Sci.* 4: 591-600.
- BOWDEN, R.D. 1995: Biodiversity and ecosystem function: Using natural attributes of islands. - In: VITOUSEK, P.M., LOOPE, L.L. & H. ADERSEN (eds.): *Islands*, Springer, Berlin u.a.: 221-226.
- BOX, E.O. 1995: Factors determining distributions of tree species and plant functional types. - *Vegetatio* 121: 101-116.
- BOX, E.O. 1996: Plant functional types and climate at the global scale. - *J. Veg. Sci.* 7: 309-320.
- CANDOLLE, A. de. 1874: Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques. - *Arch. Sci. Phys. Nat. (Genève)* 50.
- CHAPIN, F.S. III 1993: Functional role of growth forms in ecosystems and global processes. - In: EHLERINGER, J.R. & C.B. FIELD (eds.): *Scaling physiological processes: leaf to globe*. Academic Press, San Diego: 287-312.
- CHAPIN, F.S. III, BRET-HARTE, M.S., HOBBS, S. & H. ZHONG 1996: Plant functional types as predictors of the transient response of arctic vegetation to global change. - *J. Veg. Sci.* 7: 347-357.
- CHAPIN, F.S., WALKER, B.H., HOBBS, R.J., HOOPER, D.U., LAWTON, J.H., SALA, O.E. & D. TILMAN 1997: Biotic control over the functioning of ecosystems. - *Science* 277: 500-504.

- CLEMENTS, F.E. 1916: Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Washington, D.C.: 512 S.
- CODY, M.L. 1991: Niche theory and plant growth form. – *Vegetatio* 97: 39-55.
- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R.V., PARUELO, J., RASKIN, R.G., SUTTON, P. & M. VAN DEN BELT 1997: The value of the world's ecosystem services and natural capital. – *Nature* 387: 253-260.
- CUMMINS, K.W. 1973: Trophic relations of aquatic insects. – *Ann. Rev. Entomol.* 18: 183-206.
- CUMMINS, K.W. 1974: Structure and functioning of stream ecosystems. – *Bioscience* 24: 631-641.
- DAILY, G.C. (ed.) 1997: *Nature's Services*. Island Press, Washington, D.C..
- DE WIT, C.T., TOW, G.P. & G.C. ENNIK 1966: Competition between legumes and grasses. *Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen* 687: 1-30.
- DIAZ, S. 1995: Elevated CO₂ responsiveness, interactions at the community level, and plant functional types. – *J. Biogeogr.* 22: 289-295.
- DIAZ, S. & M. CABIDO 1997: Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. – *J. Veg. Sci.* 8: 463-474.
- DIAZ, S., CABIDO, M. & F. CASANOVES 1998: Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. – *J. Veg. Sci.* 9: 113-122.
- DIEMER, M., JOSHI, J., SCHMID, B., KÖRNER, C. & E. SPEHN 1997: An experimental protocol to assess the effects of plant diversity on ecosystem functioning utilised by a European research network. *Bull. Geobot. Inst. ETH Zürich* 63: 95-107.
- DOAK, D.F., BIGGER, D., HARDING, E.K., MARVIER, M.A., OMALLEY, R.E. & D. THOMSON 1998: The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. – *American Naturalist* 151: 264-276.
- DU RIETZ, G.E. 1965: Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie. – In: TÜXEN, R. (ed.) *Biosozologie*. Den Haag: 23-42.
- ELLENBERG, H. 1973: Die Ökosysteme der Erde. Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme auf funktionaler Grundlage. – in: ELLENBERG, H. (ed.): *Ökosystemforschung*. Springer, Berlin: 235-265.
- ELLENBERG, H. & D. MÜLLER-DOMBOIS 1967a: Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. – *Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* 37: 21-55.
- ELLENBERG, H. & D. MÜLLER-DOMBOIS 1967b: A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. – *Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* 37: 56-73.
- ELTON, C.S. 1927: *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- FABER, J.H. 1991: Positive associations among riparian bird species correspond to elevational changes in plant communities. – *Canadian Journal of Zoology* 69: 951-963.
- FEOLI, E. 1984: Some aspects of classification and ordination of vegetation data in perspective. – *Studia Geobotanica* 4: 7-21.
- FRIEDRICH, K. 1927: Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. – *Naturwissenschaften* 8: 153-157, 182-186.
- GITAY, H. & I.R. NOBLE 1997: What are plant functional types and how should we seek them? – In: SMITH, T.M., SHUGART, H.H. & F.I. WOODWART (eds.): *Plant functional types*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 3-19.
- GIVNISH, J.G. 1994: Does diversity beget stability? – *Nature* 371: 113-114.
- GLEASON, H.A. 1926: The individualistic concept of the plant association. – *Bull. Torrey Bot. Club* 53: 7-26.
- GOLLUSCIO, R.A. & O.E. SALA 1993: Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. – *J. Veg. Sci.* 4 (6): 839-846.
- GRACIELA, M. & M. OESTERHELD 1997: Relationship between productivity, species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. – *Oikos* 78: 519-526.
- GRIME, J.P. 1974: Vegetation classification by reference to strategies. – *Nature* 250: 26-31.
- GRIME, J.P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. – *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- GRIME, J.P. 1979: *Plant Strategies and Vegetation Processes*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & R. HUNT 1988: *Comparative Plant Ecology*. Unwin Hyman, London.
- GRISEBACH, A. 1872: *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*. 2 Bde. Leipzig.
- GRUBB, P.J. 1976: A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. – *Biol. Conserv.* 10: 53-76.
- HAWKINS, C.P. & J.A. MACMAHON 1989: Guilds: the multiple meanings of a concept. – *Ann. Rev. Entomol.* 34: 423-451.

- HECTOR, A. 1998: The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. - *Oikos* 82: 597-599.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNEIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P.G., FINN, J., FREITAS, H., GILLER, P.S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGGER, 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., & J.H. LAWTON 1999: Plant diversity and productivity of European grasslands. - *Science* 286: 1123-1127.
- HEERWAGEN, J.H. & G.H. ORIANS 1993: Humans, habitats, and aesthetics. - In: KELLERT, S.R. & E.O. WILSON, (eds.): *The Biophilia Hypothesis*. Island Press, Washington, D.C.: 138-172.
- HOOPER, D.U. & P.M. VITOUSEK 1998: Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. - *Ecological Monographs* 68 (1):121-149.
- HOOPER, D.U. 1998: The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. - *Ecology* 79 (2): 704-719.
- HUMBOLDT, A. von 1807: Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. In: HUMBOLDT, A. von: *Ansichten der Natur, mit wissenschaftlichen Erläuterungen*. J.G. Cotta'scher Verlag, Tübingen: 157-278.
- HUSTON, M.A. 1994: *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. 681 p.; Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HUTCHINSON, G.E. 1957: Concluding remarks. - *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- JAKSIC, F.M. 1981: Abuse and misuse of the term „guild“ in ecological studies. - *Oikos* 37: 397-400.
- JAX, K. 1998: Holocoen and ecosystem - on the origin and historical consequences of two concepts. - *Journal of the History of Biology* 31: 113-142.
- JÜRGENS, N. 1986: Untersuchungen zur Ökologie sukkulenter Pflanzen des südlichen Afrika. - *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 21: 139-365.
- KINDSCHER, K. & P.V. WELLS 1995: Prairie plant guilds: a multivariate analysis of prairie species based on ecological and morphological traits. - *Vegetatio* 117: 29-50.
- KÖPPEN, W. 1901: Versuch einer Klassifikation der Klimate. - *Geogr. Ztschr.* 6: 1-45.
- KÖRNER, C. 1993: Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. - In: SCHULZE, E.D. & H.A. MOONEY (eds.): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin: 117-140.
- LAMONT, B.B. 1995: Testing the effect of ecosystem composition / structure on its functioning. - *Oikos* 74: 283-295.
- LAWTON, J.H. 1994: What do species do in ecosystems? - *Oikos* 71: 367-374.
- LAWTON, J.H. & V.K. BROWN 1993: Redundancy in Ecosystems. - In: SCHULZE, E.D., MOONEY, H.A. (Hrsg.): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin: 255-253.
- LAWTON, J.H., NAEEM, S., THOMPSON, L.J., HECTOR, A. & M.J. CRAWLEY 1998: Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. - *Functional Ecology* 12: 848-852.
- LEISHMAN, M.R. & M. WESTOBY 1992: Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits - evidence from Australian semi-arid woodlands. - *J. Ecol.* 80: 417-424.
- MAY, R.M. 1986: How many species are there? - *Nature* 324: 514-515.
- MAY, R.M. 1988: How many species are there on earth? - *Science* 324: 1441-1449.
- MAY, R.M. 1990: How many species? - *Philos. Trans. Roy. Soc. b* 330: 293-304.
- MCGRADY-STEED, J., HARRIS, P.M. & J.P. MORIN 1997: Biodiversity regulates ecosystem predictability. - *Nature* 390: 162-165.
- MCINTYRE, S., LAVOREL, S. & R.M. TREMONT 1995: Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. - *J. Ecol.* 83: 31-44.
- MOONEY, H.A. 1996: *Functional Roles of Biodiversity - A Global Perspective*. - Wiley & Sons, Chichester: 493 S.
- MOONEY, H.A., LUBCHENKO, J., DIRZO, R. & E.O. SALA 1995: *Biodiversity and ecosystem functioning*. Cambridge University Press. Cambridge.
- NAEEM, S. 1998: Species redundancy and ecosystem reliability. - *Conservation Biology*, 12, 39-45.
- NAEEM, S., HÅKANSSON, K., LAWTON, J.H., CRAWLEY, M.J. & L.J. THOMPSON 1996: Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. - *Oikos*, 76, 259-264.
- NAEEM, S., THOMPSON, L.J., LAWLER, S.P., LAWTON J.H. & R.M. WOODFIN 1994: Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. - *Nature* 368: 734-737.

- NEBHÖVER, C. 1999: Charakterisierung der Vegetationsdiversität eines Landschaftsausschnittes durch funktionelle Attribute von Pflanzen. Diplomarbeit um Lehrstuhl für Biogeographie der Universität Bayreuth.
- NOBLE, I.R. & H. GITAY 1996: A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. – *J. Veg. Sci.* 7:329-336.
- O'NEILL, R.V., DEANGELIS, D.L., WAIDE, J.B. & T.H.F. ALLEN 1986: A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton.
- ORSHAN, G. 1983: Approaches to the definition of Mediterranean growth forms. – In: KRUEGER, F.J. (ed.): Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. – *Ecological Studies* 43: 86-100.
- PERRINGS, C. 1995: The economic value of biodiversity. – In: HEYWOOD, V.H. & R.T. WATSON (eds.): *Global Biodiversity Assessment*: 823-914.
- PETERS, R.L. 1994: Conserving biological diversity in the face of climate change. – In: KIM, K.C. & R.D. WEAVER (eds.): *Biodiversity and Landscapes*: 105-132.
- RAMENSKY, L.G. 1924: Die Grundsatzmäßigkeiten im Aufbau der Vegetationsdecke. (russ.) – *Osnovnye zakonomernosti rastitelnogo pokrova i ich izucenie*. – *Vëstn. opyt. dëla Svedne-Chemoz. Obl. Voronezh* 1924, 37-73. (auch: *Bot. Centralbl.*, N.F.7 (1926), 453-455, Kassel).
- RAMENSKY, L.G. 1930: Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objecten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende, Factoren bestimmt werden. – *Beitr. Biol. Pfl.* 18: 269-304, Breslau.
- RAUNKIAER, C. 1907: Planterigets Livsformer og dres Betydning for geografien. – Kristiana, Kopenhagen.
- RAUNKIAER, C. 1934: The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford Press, London.
- ROOT, R.B. 1967: The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. – *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- SCHIMPER, A.F.W. 1898: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Gustav Fischer, Jena.
- SCHMITHÜSEN, J. 1985: Vor- und Frühgeschichte der Biogeographie. – *Biographica* 20, 166 S., Saarbrücken.
- SCHULZE, E.D. & H.A. MOONEY (eds.) 1993: *Biodiversity and Ecosystem Function*. – *Ecological Studies*, Volume 99. Springer, Berlin.
- SIMBERLOFF, D. & T. DAYAN 1991: The guild concept and the structure of ecological communities. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- SIMPSON, R.D. & N. CHRISTENSEN 1997: *Ecosystem Function and Human Activities - Reconciling Economics and Ecology*. Chapman & Hall, London.
- SKARPE, C. 1996: Plant functional types and climate in a southern African savanna. – *J. Veg. Sci.* 7: 397-404.
- SMITH, T.M., SHUGART, H.H. & F.I. WOODWART (eds.) 1997: *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SOLBRIG, O.T. 1993: Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. – In: SCHULZE, E.D. & H.A. MOONEY (eds.): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin: 97-116.
- STEFFEN, W.L., WALKER, B.H., INGRAM, J.S.I. & G.W. KOCH (eds.) 1992: *Global Change in Terrestrial Ecosystems: The Operational Plan*. – IGBP and ICSU, Stockholm.
- SYMSTAD, A.J., TILMAN, D., WILLSON, J. & J.M.H. KNOPS 1998: Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81:389-397.
- TANSLEY, A.G. 1935: The use and the abuse of vegetational concepts and terms. – *Ecology* 16: 284-307.
- THIENEMANN, A. & J.J. KIEFFER 1916: Schwedische Chironomiden. – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2: 489.
- TILMAN, D. & J.A. DOWNING 1994: Biodiversity and stability in grasslands. – *Nature* 367: 363-365.
- TILMAN, D. 1996: Biodiversity: population versus ecosystem stability. – *Ecology* 77 (2): 350-363.
- TILMAN, D. 1999: Diversity by Default. – *Science* 283: 495-496.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M. & E. SIEMANN 1997: The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. – *Science* 277: 1300-1302.
- TILMAN, D., LEHMAN, C.L. & C.E. BRISTOW 1998: Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? – *Am. Nat.* 151: 277-282.
- TILMAN, D., WEDIN, D. & J. KNOPS 1996: Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. – *Nature* 379: 718-720.
- TROLL, C. 1970: Landschaftsökologie (Geoecology) und Biocoenologie – Eine terminologische Studie. – *Rév. Géol., Gégoph. et Géogr., Sér. Géogr.* 14: 9-18.
- TURKINGTON, R., KLEIN, E. & C.P. CHANWAY 1993: Interactive effects of nutrients and disturbance: an experimental test of plant strategy theory. – *Ecology* 74 (3): 863-878.
- VITOUSEK, P.M. & D.U. HOOPER 1993: Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. – In: SCHULZE, E.-D. & H.A. MOONEY (eds.): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin: 3-14.
- WALKER, B.H. 1992: Biodiversity and ecological redundancy. – *Conserv. Biol.* 6: 18-23.

- WILLIAMS, P., HUMPHRIES, C., VANEWRIGHT, D. & K. GASTON 1996: Value in biodiversity, ecological services and consensus. - *Trends Ecol. Evol.* 11: 385.
- WILMANN, O. 1970: Kryptogamen-Gesellschaften oder Kryptogamen-Synusien? - In: Tüxen, R. (Hrsg.): *Gesellschaftsmorphologie*. Den Haag: 1-7.
- WILSON, E.O. 1984: *Biophilia*. Harvard Univ. Press, Cambridge/Mass.
- WILSON, J.B. & S.H. ROXBURGH 1994: A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. - *Oikos* 69: 267-276.
- WOODWARD, F.I. & W. CRAMER 1996: Plant functional types and climatic changes: Introduction. - *J. Veg. Sci.* 7: 306-308.
- YACHI, S. & M. LOREAU 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 1463-1468.