



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

• Ökologie - Diversitätsforschung - Naturelemente

Carl Beierkuhnlein (Bayreuth)

Biodiversität und Raum

Biodiversity and space

Mit 10 Figuren und 2 Tabellen

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

1. Biodiversität: Zur Klärung des Begriffes

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2. Formen der Biodiversität

2.1 Welche Formen der biotischen Diversität gibt es?

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

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

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

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

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

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

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

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

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

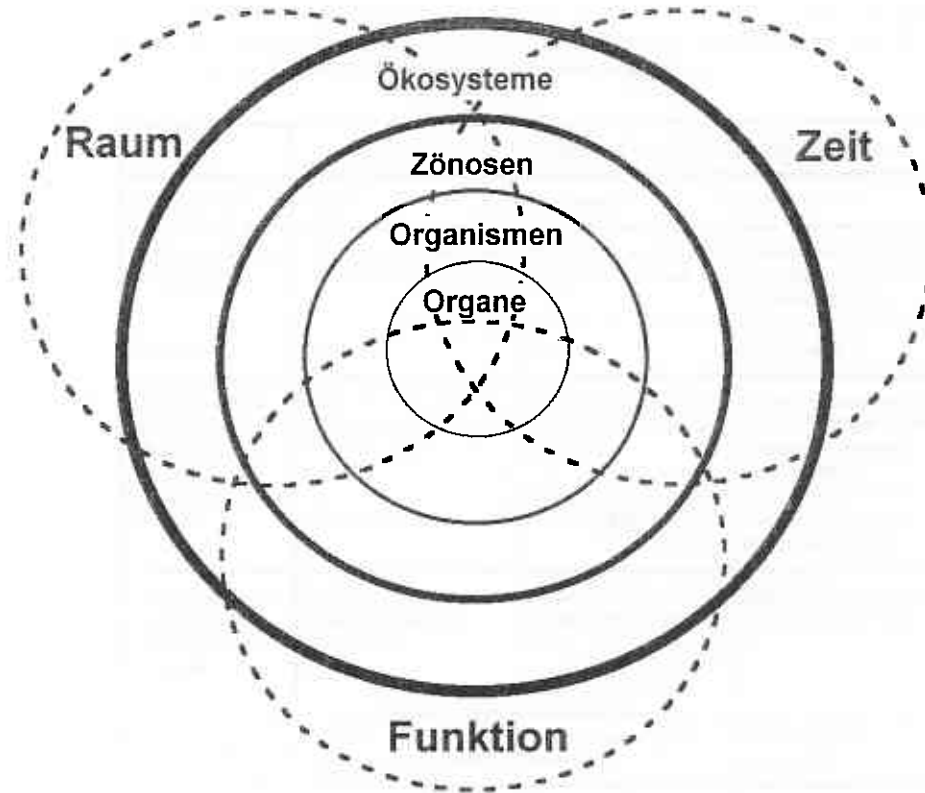


Fig. 1 Schematische Gliederung der Formen biotischer Diversität. Die konzentrischen Kreise repräsentieren die verschiedenen biotischen Integrationsebenen. Sie können in Bezug zu räumlichen, zeitlichen und funktionalen Aspekten gesetzt werden / *Schematic arrangement of different forms of biotic diversity.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

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

2.2 Die Integrationsstufen der Naturelemente

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

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

Zahlreiche Arbeiten zur Biodiversität befassen sich ausschließlich mit dem genetischen

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

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

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

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

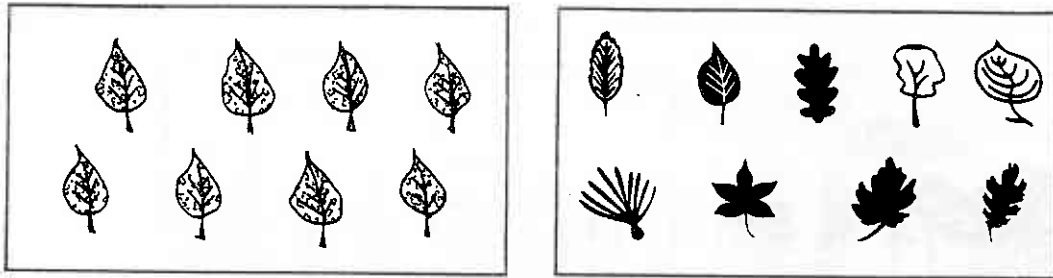


Fig. 2 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Organe am Beispiel unterschiedlich vielfältiger Blattformen zweier Bestände / Schematic diagram of low and high diversity at the level of organs presenting stands with different variety in leaf shapes

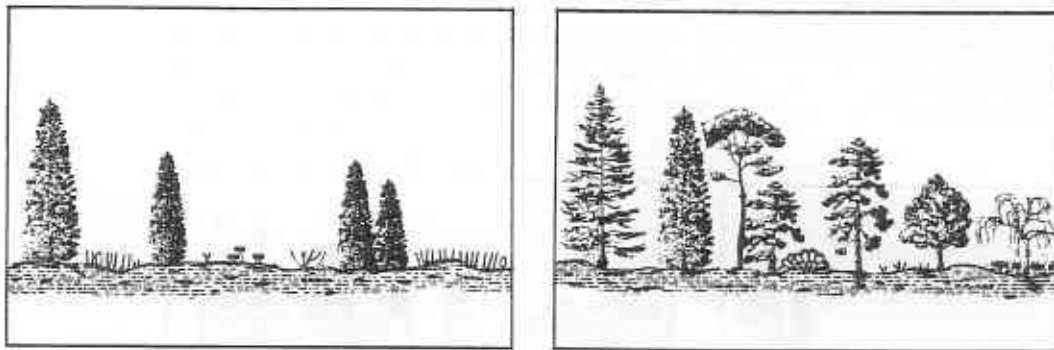


Fig. 3 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Arten am Beispiel unterschiedlich artenreicher Pflanzengemeinschaften / Schematic diagram of low and high diversity at the level of species showing communities with different plant species richness

Wachstum vorherrscht nur eingeschränkt anwenden.

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

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

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

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

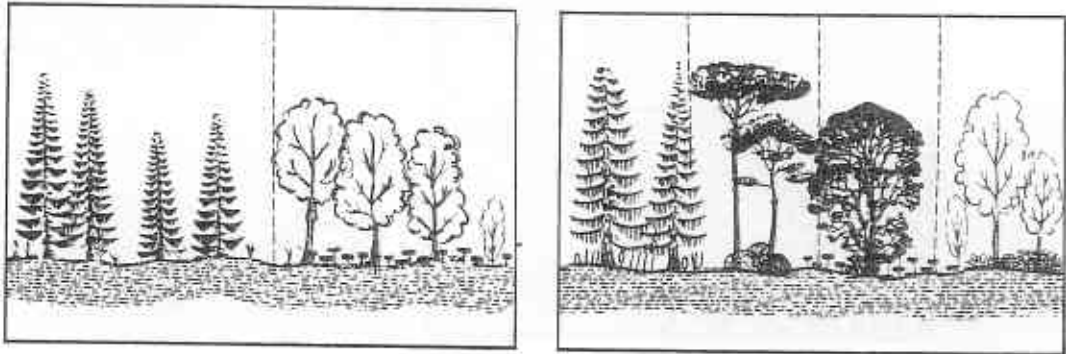


Fig. 4 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Biozönosen am Beispiel unterschiedlicher Zahl von Pflanzengesellschaften in Ökosystemen/ *Schematic diagram of low and high diversity at the level of communities showing ecosystems with different richness in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

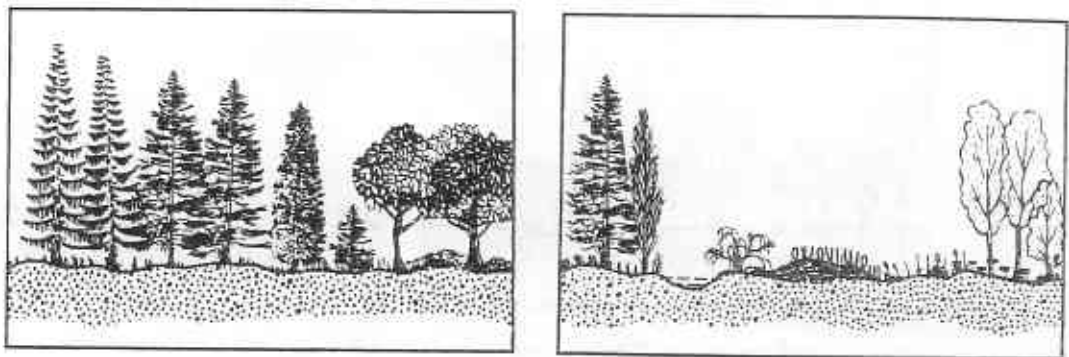


Fig. 5 Schematisierte Darstellung geringer und hoher Diversität auf der Integrationsebene der Ökosysteme am Beispiel unterschiedlich diverser Ökosystem-Ausstattung von Landschaften/ *Schematic diagram of low and high diversity at the level of ecosystems showing landscapes with different richness in ecosystems*

2.3 Diversität von Naturelementen im Raum

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

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

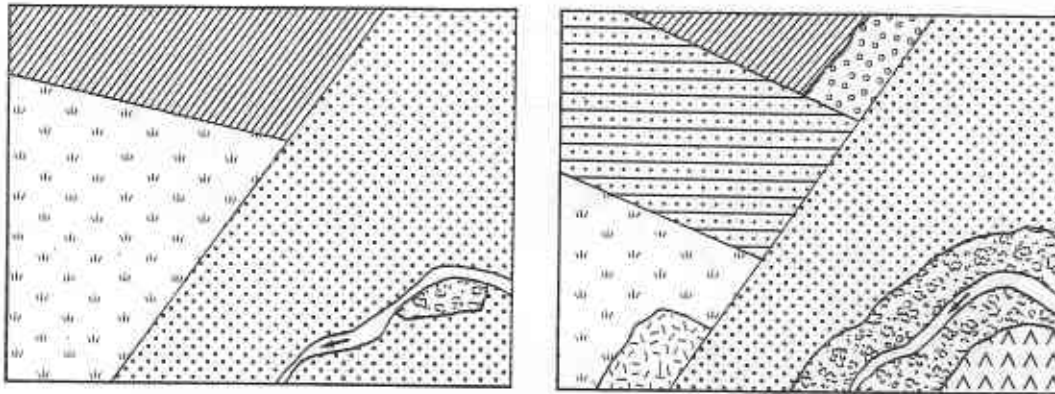


Fig. 6 Schematisierte Darstellung geringer und hoher horizontal-räumlicher Diversität flächiger Raumeinheiten (z.B. Biotopausstattung) / Schematic diagram of low and high twodimensional spatial diversity of units (e.g. biotopes) at the surface of an area

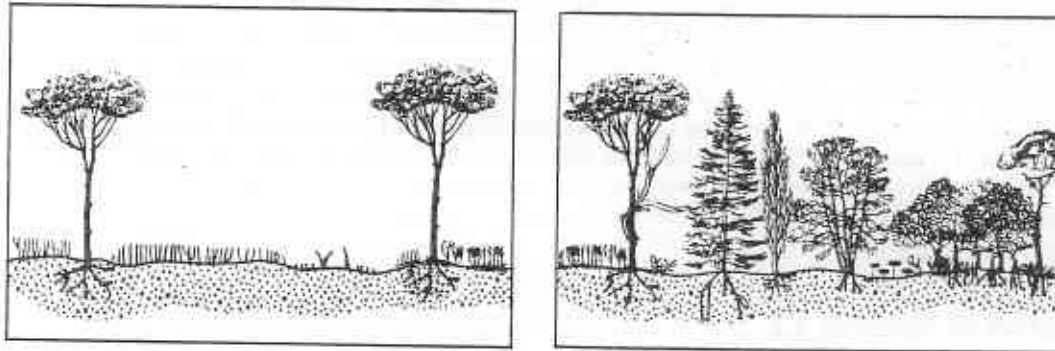


Fig. 7 Schematisierte Darstellung geringer und hoher struktureller Diversität am Beispiel unterschiedlich strukturierter Vegetationseinheiten / Schematic diagram of low and high structural diversity representing structurally different vegetation types

zur Vielfalt einer Untersuchungseinheit beitragen.

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

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

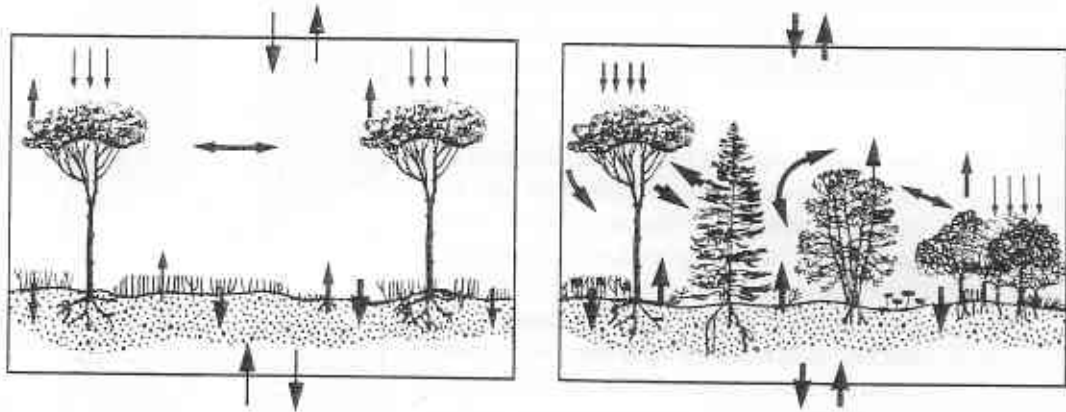


Fig. 8 Schematisierte Darstellung geringer und hoher funktionaler Diversität (Ökologische Komplexität) im Vergleich verschiedener Ökosysteme. Für die Beurteilung dieser Form der Diversität spielt die Vielfalt an verschiedenen Interaktionstypen sowie deren Intensitätsspanne eine Rolle. Die Eigenschaften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

2.4 Diversität von Naturelementen in der Zeit

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

2.5 Diversität der Funktionen von Naturelementen

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

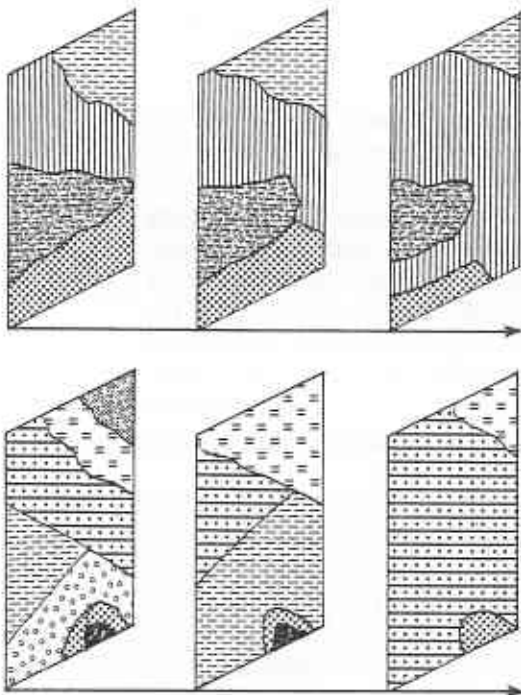


Fig. 9 Schematisierte Darstellung geringer (oben) und hoher (unten) zeitlicher Diversität am Beispiel unterschiedlicher Variabilität der Ausstattung von Räumen mit flächigen Elementen in einer gegebenen Zeitspanne / Schematic diagram of low (top) and high (bottom) temporal diversity represented by the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

3. Die Entwicklung der Biodiversität

3.1 Wie viele Arten gibt es?

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

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

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

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

3.2 Welche Zeiträume sind für die Entwicklung der Biodiversität relevant?

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

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

4. Raum-zeitliche Beeinflussungen der Biodiversität

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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