Beiheft 12 - Ber.d.ANL, S. 35-49 Bayer.Akad.Natursch.Landschaftspfl. - Laufen/Salzach 1995
Festschrift zum 70. Geburtstag von Prof. Dr. Dr. h.c. Wolfgang Haber

Die Diversität-Stabilitäts-Diskussion in der Ökologie

Ludwig TREPL

1 Einleitung

Hätte man in den 60er Jahren Ökologen gefragt, ob ihre Disziplin eine Erkenntnis von ganz besonderer wissenschaftlicher und praktischer Bedeutung hervorgebracht habe, so wäre vielleicht von den meisten die sogenannte Diversität-Stabilitäts-Theorie genannt worden. Zehn Jahre später hätte man, wenn auch selten explizit, in weiten Teilen der Öffentlichkeit die gleiche Antwort erhalten. Man sah die Welt nun vom ökosystemaren Zusammenbruch bedroht, und für diesen glaubte man eine Generalursache erkannt zu haben: Menschliche Eingriffe in die Natur seien grundsätzlich nivellierend. Es gebe aber eine Grenze der Vereinfachung, die nicht überschritten werden dürfe, wenn die Stabilität des ökologischen Systems nicht gefährdet werden soll. All die vielen Einzelfaktoren - die Ausrottung der Arten vor allem, und die "Umweltverschmutzung" hat ja, sofern nicht direkt in ihrer Schädlichkeit für Menschen betrachtet, nur als Ursache von Ausrottungen Bedeutung galten eigentlich nur deshalb als so bedrohlich, weil sie die Welt auf diese Grenze zusteuerten. Die sich nun ausbreitende Meinung brachten EHRLICH & EHRLICH (1981) in ihrer "rivet hypothesis" in eine anschauliche Form: Die Biosphäre oder das globale Ökosystem könnte einem Flugzeug gleichen, und die Arten entsprechen den Nieten. Man entfernt eine nach der anderen; das hat zunächst keine oder nur geringe Wirkungen, dann aber wird das Flugzeug allmählich wackliger ("instabil"), und schließlich wird ein Grenzwert überschritten, bei dem es auseinanderbricht. - Hätte man um *diese* Zeit aber *Ökologen* gefragt, wäre die Antwort wohl gewesen, über solche Zusammenhänge wisse man noch so gut wie nichts, vielleicht gar, derartige Auffassungen seien veraltet oder, mehr noch, bloßer Aberglaube, und nach dem derzeitigen Stand der Wissenschaft müsse man eher davon ausgehen, daß das Gegenteil zutreffe: Ökosysteme sind um so stabiler, je einfacher sie sind.

Wenig später schien das Thema in der Fachwelt kein sonderliches Interesse mehr zu finden, und erst in jüngster Zeit, wo der Begriff Diversität - "Biodiversität" sagt man jetzt, mit erweiterter Bedeutung gegenüber der alten Diskussion, die sich nur mit der ökologischen Ebene befaßte eine enorme Konjunktur hat, scheint die Debatte wieder in Gang zu kommen (z. B. DIAMOND 1988, SOLBRIG 1991, vor allem aber die Beiträge in SCHULZE & MOONEY 1993). Allerdings ist sie immer noch weit entfernt von der zentralen Stellung, die sie einmal hatte. - Die wichtigste Feststellung, die man heute trifft, ist wohl diese: "surprisingly, theory and empirical studies that might help us to answer so fundamental a question* are few (...)" (LAWTON & BROWN 1993). Das bestätigt Thomas Kuhns berühmte These, daß die Wissenschaftler im Normalfall eben nicht Fragen lösen (wollen), die "fundamental" oder praktisch wichtig sind, sondern "Rätsel" Rätsel zeichnen sich vor allem dadurch aus, daß sie garantiert eine Lösung haben. Ob das bei der Diversität-Stabilitäts-Frage der Fall ist, weiß man aber nicht, ja es hat sich der Eindruck verbreitet, daß man es vielleicht nie wissen wird. Dennoch muß man wohl feststellen, daß die - vorsichtig geäußerte Meinung, man habe die alte Auffassung doch etwas vorschnell aufgegeben, im Aufwind ist.

Daß trotz dieses verbreiteten Gefühls der Aussichtslosigkeit die Frage wieder aufgenommen wird, ist erfreulich. Denn wenn ein Thema aus einem wissenschaftlichen Diskurs verschwindet, pflegt das meist einen von diesen zwei Gründen zu haben: Erstens, man hat die betreffende Frage gelöst; zweitens, die Frage hat sich als zu schwierig erwiesen, man schiebt sie beiseite und wendet sich Dingen zu, bei denen man schneller Erfolg haben kann. Hier handelt es sich eindeutig um Fall Zwei.

Zudem ist zu bedenken: Hätten wir es mit einem ungelösten *rein wissenschaftlichen* Problem der typischen Art - einem Problem einer normal science - zu tun, so wäre es durchaus erlaubt und relativ unschädlich, jedenfalls ziemlich unvermeidlich, es als Anomalie auf Eis zu legen, wenn es den Lösungsversuchen allzu hartnäckig widersteht, und sich Aussichtsreicherem zuzuwenden. Für die *angewandte* Ökologie aber ist es unverzichtbar, selbst wenn eine Lösung nicht in Aussicht ist, zumindest die Debatte möglichst klarzulegen. Denn eine angewandte Wissenschaft lebt aus ihrer Relevanz für wissenschaftsexterne, praktische Probleme. In

* Diese Frage ist: "to what extent are patterns of biological diversity important in determining the behaviour of ecological systems?"

nichts konzentriert sich aber, wie schon angedeutet, die Annahme dieser Relevanz der Ökologie so sehr wie in eben dieser Theorie. Man konnte bzw. könnte, wenn sie zuträfe naturwissenschaftlich zeigen, daß die weitere Reduzierung der biotischen Vielfalt in eine Katastrophe führen muß. Man konnte nicht sagen, an welchem Punkt sie eintreten würde, aber daß sie eintreten würde, mußte als sicher gelten. Man hatte damit eine allgemeine Begründung für den Artenschutz (und vermutlich die einzige hieb- und stichfeste - wenn sie stimmt; alle anderen, soweit es naturwissenschaftliche sind, scheinen auf eher schwachen Beinen zu stehen, vgl. TREPL 1990).

Es wäre interessant, auf psychologischer sowie ideen- und ideologiegeschichtlicher Ebene zu untersuchen, woher jenes seltsam phasenverschobene Auf und Ab des Glaubens an die Diversität-Stabilitäts-These in- und außerhalb der Ökologie kam; man versteht, ohne diese Ebenen zu beachten, nicht wirklich, warum die Ökologie wann was für richtig hält. Daß das vom jeweiligen Stand der Erkenntnisse abhänge, ist ein Zirkelschluß; denn man will ja gerade wissen, warum es zu bestimmten Erkenntnissen kommt oder warum unter den so gut wie immer vorhandenen einander widersprechenden "Erkenntnissen" mal die einen, mal die anderen für richtig gehalten werden. Ich werde darauf hier allerdings nicht eingehen, sondern nur schildern, was in der ökologie*internen* Diskussion jeweils als Erkenntnis *gilt*.

Ich will - ohne irgend etwas Neues bieten zu können - eine Übersicht über diese Diskussion geben. Dabei ist Übersicht eigentlich bereits zu hoch gegriffen. Denn da die Frage in den letzten zwei Jahrzehnten nur noch wenig explizit behandelt wurde, ist man für diese Zeit weitgehend auf die - allerdings zahlreichen - in einer relativ heterogenen Literatur verstreuten Anmerkungen zum Thema und auf die für dieses relevanten, aber in anderem Kontext als dem der ökologischen Wissenschaft entstandenen Ergebnisse angewiesen. So etwas ist immer unvollständig und von subjektiver und einfach auch durch zufällige Kenntnis bedingter Auswahl abhängig. (Eine ganze Klasse wichtiger Diskussionen, solcher nämlich, die sich auf die Ebene von Mosaik- oder Inselsystemen beziehen, wo z.B. der Begriff der Metapopulation wichtig wird, werde ich nur am Rande berühren. Dies vor allem deshalb, weil die explizite Dikussion der hier interessierenden These bisher darauf nur wenig Bezug nahm, obwohl offensichtlich diese Ebene für das Problem relevant ist und es ergiebig sein dürfte, die einschlägige Literatur unter dem Diversität-Stabilitäts-Gesichtspunkt zu sichten). - Die Argumente gebe ich nicht immer einfach so wieder, wie sie gefallen sind, sondern versuche sie, zum Teil aus verstreuten Bemerkungen, so zu rekonstruieren, daß eine gewisse Logik der Debatte erkennbar wird.

2 Die Entstehung der Diversität-Stabilitäts-Theorie in der Ökologie

Was verschaffte in den 50er Jahren der Diversität-Stabilitäts-These Akzeptanz? Welcher Art war die Kritik, die in den Augen der Gemeinde die Theorie später zu Fall brachte? Und inwiefern ist es nicht bei dieser Niederlage geblieben in den 20 Jahren, die seither vergangen sind?
In der Ökologie sieht man diese Diskussion im allgemeinen so: In den 50er Jahren wurden von mehreren Autoren relativ unabhängig voneinander Thesen vertreten und Theorien aufgestellt, die einen Kausalzusammenhang von Diversität und Stabilität, bezogen auf Ökosysteme*, behaupteten. Mit Diversität war entweder in einem weiten und vagen Sinn "Vielfalt" gemeint, oder es wurde darunter ein genau definierter Wert verstanden, den man vorwiegend nach der bekannten Shannon-Formel errechnete. Daran interessiert hier vor allem zweierlei:

1. Der Diversitätsbegriff hat zwei Komponenten:
   "Reichtum" (richness), Zahl der Elemente (meist Arten);
   die "Bedeutungswerte" der Elemente (meist die Individuenzahlen der Arten).

Außer der Diversität wird auch noch häufig die Äquität (evenness) gebraucht, die ein Maß der Gleichverteilung der Elemente ist, oder die "Gleichmäßigkeitskomponente" der Diversität. Das Einbeziehen der Gleichmäßigkeit der Verteilung entspricht dem Alltagsgebrauch des Begriffs der Mannigfaltigkeit: Wenn - bei gleicher Individuenzahl - alle Individuen *einer* Art angehören, betrachten wir die Mannigfaltigkeit als gering ("eintönig"). Wenn jedes Individuum einer anderen Art angehört, scheint uns die Mannigfaltigkeit hoch. Wenn viele Individuen einer Art angehören und der Rest sich auf mehrere verteilt, so gilt uns die Gesellschaft als weniger mannigfaltig, als wenn alle mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind.

2. Die Formel stammt aus der Informationstheorie und wird in dieser als Maß des Informationsgehalts benutzt. Da ein Maximum an Information (bzw. Maximum an Negentropie) gleichzeitig ein Minimum an verfügbarer Energie ist, schien eine Möglichkeit zu bestehen, Theorien über Vielfalt unmit-

"Ökosystem" benutze ich im Sinne von Lebensgemeinschaft (Biozönose, Gesellschaft, community; die verschiedenen Nuancierungen dieser Begriffe vernachlässige ich), insofern sie als System betrachtet wird, idealerweise mit den Mitteln der modernen Systemtheorie (ähnlich z.B. STÖCKER 1979). Auffassungen, wonach ein Ökosystem "mehr" sei als eine Lebensgemeinschaft, weil es außer lebenden auch nicht lebende Bestandteile umfasse, halte ich für falsch (ähnlich z.B. BEGON et al. 1986, REBELE 1994).

telbar an Theorien über den Informationsgehalt von Systemen und an thermodynamische (energetische) Theorien anzuschließen.

Als Autoren, die für die Etablierung der These in den 50er Jahren wichtig waren, werden vor allem die folgenden genannt: der Engländer Charles Elton, die beiden Nordamerikaner Robert MacArthur und George Hutchinson und der Spanier Ramon Margalef.

ELTON (1958) hat im wesentlichen eine Reihe von Behauptungen, die in der Ökologengemeinde seit langem verbreitet waren, zusammengefaßt und auf den Punkt gebracht durch explizite Formulierung des Diversität-Stabilitäts-Kausalzusammenhanges. Seine Hauptargumente waren die folgenden:

> Mathematische Modelle von Systemen aus wenigen, insbesondere durch Räuber-Beute-Beziehungen verbundenen Populationen neigen zu starken Oszillationen oder Fluktuationen; das gleiche zeigt sich bei entsprechenden einfachen Experimenten.
>
> In einfachen Ökosystemen, vor allem Agrarökosystemen oder Systemen forstlicher Monokulturen, beobachten wir häufig explosionsartige Vermehrungen von Populationen (Schädlingskalamitäten). In artenreichen naturnäheren Lebensgemeinschaften beobachtet man so etwas nicht.
>
> Die artenarmen arktischen, borealen und auch temperaten Lebensgemeinschaften zeigen stärkere Populationsschwankungen als die artenreichen tropischen.
>
> Artenarme ozeanische Inseln sind viel häufiger Opfer biologischer Invasionen als artenreiche Kontinente.

MacARTHUR (1955) schrieb man vor allem das Verdienst zu, der Diversität-Stabilitäts-Theorie, oder wenigstens entscheidenden Aspekten derselben, eine zumindest der Tendenz nach exakte Form gegeben zu haben. Der Grundgedanke war einfach: Je mehr parallele Energiewege einen Konsumenten erreichen (je redundanter das Nahrungsnetz, je vielfältiger also die alternativen Nahrungsangebote), desto weniger schwer wiegt eine Störung, die einen oder einige Wege ausschaltet. MacArthur stellte die Beziehung zwischen Stabilität und der Zahl der Energiepfade mathematisch dar, und HUTCHINSON (1959) deutete etwas später diese Formel im Sinne eines Kausalzusammenhanges zwischen hoher Diversität und Stabilität (vgl. GOODMAN 1975).

MARGALEFs (1958, 1968) Beitrag bestand vor allem darin, die Diversität-Stabilitäts-Theorie in einen umfassenderen Rahmen einzufügen, nämlich in eine Theorie der Entwicklung biologischer Gemeinschaften vom Pionierstadium bis zur Reife (Sukzessionstheorie), und diese Theorie wiederum hat er in einem informationstheoretischen Rahmen formuliert. Die Aussage war, stark vereinfacht, diese: Lebensgemeinschaften entwickeln sich zu immer höherer (Arten-) Diversität, *weil* die diversen Systeme stabiler sind. Das übliche Maß für Diversität ist, wie oben erwähnt, ein informationstheoretisches (Shannon-Formel oder, so bei Margalef, der Brillouin-Index, ein Maß für den bit-Gehalt), und die entsprechende Gleichung läßt sich in Ausdrücke für Entropie und Energie umdeuten. Es läßt sich nun auf diesem Weg, so Margalef, zeigen, daß ein vielfältiges Ökosystem weniger Energie pro Individuum aufwenden muß als ein einfaches, um Störungen zu begegnen. Vielfältige Systeme sind darum, weil sie mit gleichem Aufwand mehr Stabilität bewirken, den einfachen überlegen und setzen sich folglich in der Sukzession durch. Die Stabilität steigt nun aber nicht endlos weiter, sondern es gibt ein Maximum, stabile Ökosysteme schlechthin. Das sind solche, die unter allen normalerweise auftretenden Störungen unverändert bleiben. Die Übersetzbarkeit der verwendeten energetisch-thermodynamischen in informationstheoretische Begriffe ausnutzend, meinte man, das Ergebnis auch so ausdrücken zu können: Die "reifen", hochdiversen Ökosysteme am Ende der Sukzessionsreihen haben ein Maximum an Information über ihre Umgebung (d.h. über mögliche Störungen aus dieser) inkorporiert, so daß sie gleichsam vorbereitet sind auf das, was auf sie zukommt und *darum* stabil sind. Diese Art der Darstellung hat man insofern als einen erheblichen wissenschaftlichen Fortschritt aufgefaßt, also man meinte, daß die alten Klimax-Vorstellungen nun eine exakte Formulierung gefunden haben.

Zu Beginn der 60er Jahre lagen damit eine Reihe lose verbundener Ansätze vor (es gab noch mehr Autoren), die, so schien es, mit empirisch gut abgesichertem Hintergrund dabei waren, der alten Überzeugung vom ursächlichen Zusammenhang zwischen Vielfalt und Stabilität die Form einer mathematisch fundierten Theorie zu geben und in den Rahmen einerseits der wichtigsten ökologischen Theorien, insbesondere der Sukzessions- bzw. Klimax-Theorien, andererseits in den Rahmen der allgemeinen und physikalischen Systemtheorien, insbesondere der Thermodynamik und der neu entstandenen Informationstheorie, einzubauen.

3 Die Kritik in den 60er und 70er Jahren

Mit der Formulierung der Theorie setzte auch die Kritik ein. Als Ergebnis der Debatte gewann die Meinung die Oberhand, die Diversität-Stabilitäts-Theorie sei wegen einer intuitiven Plausibilität, die sich nur psychologisch oder auf der ideologiekritischen Ebene erklären ließe, für richtig gehalten worden, und man konnte wieder einmal den Aufklärungswert von Wissenschaft feiern. Diese (vermeintliche) Widerlegung wurde von manchen als das wichtigste Ereignis der Ökologie dieser Zeit angesehen, oder wenigstens eines der wichtigsten (vgl. z.B. STENSETH 1984). Die Kritik hatte eine Vielzahl von Ansatzpunkten, und dies auf sehr ver-

schiedenen Ebenen. Ich will einige auswählen und unter folgenden Rubriken zusammenfassen:

1. Kritik an den vermeintlichen empirischen Beweisen.
2. Ergebnisse mathematischer Modelle bzw. Computer-Simulationen.
3. Die Relevanz der physikalischen bzw. informationstheoretischen Interpretationen für das biologische Problem.
4. *Wovon* wird eigentlich behauptet, daß es vielfältig und (folglich) stabil sei - und stabil gegenüber *welchen* Störungen?
5. Die Mehrdeutigkeit des Vielfalts-Begriffs.
6. Die Mehrdeutigkeit des Stabilitäts-Begriffs.

3.1 Kritik an den vermeintlichen empirischen Beweisen

Die Einwände gegen die vermeintlichen empirischen Beweise (einige hatte schon Elton angeführt, s.o.) stammten vor allem von den folgenden Beobachtungsgebieten:

1) Vergleiche zwischen Gebieten unterschiedlicher Vielfalt;
2) Vergleiche zwischen verschiedenen Stadien von Sukzessionen;
3) Untersuchungen über die Stabilität von Monokulturen;
4) Untersuchungen biologischer Invasionen;
5) Experimente mit künstlichen Kombinationen mehrerer Arten.

Zu 1) Gegen das Argument, die Populationsschwankungen in den artenärmeren außertropischen Gebieten seien größer als in den artenreichen tropischen, wurde aufgrund neuerer Untersuchungen eingewandt, daß das einfach nicht stimme (GOODMAN 1975; LEIGH 1975, WOLDA 1978), oder daß man darüber zumindest nicht genug wisse (z. B. DRURY & NISBET 1973 und dort zitierte Literatur). Sollten die Populationsschwankungen in außertropischen Gebieten aber tatsächlich größer sein, so könnte das ja auch an externen Faktoren, nämlich den stärkeren Umweltschwankungen, liegen, es muß nicht geringe Diversität als Ursache haben.

Gegen die These MacArthurs, daß eine größere Zahl von trophischen Pfaden hin zu einem Konsumenten die Stabilität der Konsumentenpopulation und damit letzten Endes des Gesamtsystems erhöhe, läßt sich einwenden, daß aus dieser Behauptung bei *höherer* Diversität ein Argument für das Gegenteil wird: Wenn das Stoff- und Energieversorgungsnetz eines Ökosystems sehr redundant ist und das scheint meist der Fall zu sein - dann bewirkt das in der Tat hohe Stabilität. Denn man kann, das impliziert der Redundanzbegriff, (Beute-)Arten vernichten, ohne daß das an den grundlegenden stofflich-energetischen Funktionen etwas ändert. Aber das heißt ja nichts anderes, als daß die hohe Diversität *überflüssig* ist. Allenfalls knapp über der Redundanzschwelle würde steigende Vielfalt die Stabilität wirklich steigern, weil hier die Gefahr groß ist, daß ein bestimmtes Störungsereignis nicht nur überzählige trophische Pfade zu einem Konsumenten hin, sondern zu viele und damit unverzichtbare durchtrennt.

Zu 2) Man glaubte empirische Beweise dafür zu haben, daß spätere Sukzessionsstadien von höherer Diversität seien (s. z.B. ODUM 1969). Die naheliegende Erklärung war: Sie sind es, *weil* sie stabiler sind und sich deshalb durchsetzen, während umgekehrt die früheren Stadien instabil sind, *weil* wenig divers, weshalb sie nicht dauerhaft existieren können in Konkurrenz mit stabileren diversen. Dagegen wurden zwei Haupteinwände vorgebracht, ein theoretischer und ein empirischer. Der theoretische ist, daß man in diesem Argument, wie es zumindest scheint, unterstellt, *zwischen Gesellschaften* finde ein Konkurrenzkampf statt; das heißt, daß die Arten gruppenweise, und zwar in derart durch notwendige interspezifische Beziehungen erzeugten Gruppen, daß sie als Einheit ankommen und als Einheit "kämpfen" müssen, in die Sukzession eintreten. Es könnte aber auch so sein, daß die Diversität einfach deshalb zunimmt, weil die Arten einzeln zuwandern, und dann trivialerweise nicht alle auf einmal, so daß die Diversität (gegebenenfalls bis zu einem bestimmten Zeitpunkt, an dem "Sättigung" eintritt oder an dem die Aussterbe- die Einwanderungsrate übertrifft - aber vielleicht unbegrenzt weiter) steigen *muß*, ohne daß das irgend etwas mit einer Stabilität einer *Gesellschaft* zu tun hätte (vgl. z.B. DRURY & NISBET 1973). - Das empirische Argument ist einfach: Es wurde, unter Anführung einer ganzen Reihe von gut untersuchten Beispielen, behauptet, daß keineswegs immer die späteren Stadien die höhere Diversität aufweisen, oder daß gerade das "Zurückversetzen" der Sukzession auf ein früheres Stadium durch bestimmte Störungen zur Diversitätssteigerung führt (z.B. DRURY & NISBET 1973, WHITTAKER 1965, HARPER 1969, sowie die Arbeiten zur "intermediate disturbance hypothesis", CONNELL 1978).

Sowohl die biogeographischen Vergleiche (1) als auch die Vergleiche von Sukzessionsstadien (2) haben, als Argumente für die Diversität-Stabilitäts-These genommen, darüber hinaus einen entscheidenden Mangel: Wenn man schon hohe Diversität und hohe Stabilität gemeinsam auftreten sieht, so *beobachtet* man doch nicht die *Verursachung* dieser durch jene. Es könnte ja auch die Stabilität die Ursache der Vielfalt sein (diese These ist ähnlich umstritten, s. z.B. BEGON et al. 1986, Kap. 23). Es könnten auch beide, Diversität und Stabilität, Folgen dritter Faktoren sein, z.B. der räumlichen Heterogenität der Umweltfaktoren.

Zu 3) Gegen das Monokultur-Argument wurde eingewandt, daß wir es hier mit "abgebrochenen Experimenten" zu tun hätten. Wir wissen ja nicht, ob sich diese Systeme nicht stabilisieren *würden* wenn

auch vielleicht bei einer Dichte der Nutzpflanzen, die wirtschaftlich uninteressant ist -, aber es wird ja entweder die Entwicklung unterbrochen und neu gepflanzt, oder es wird der Sukzession freier Lauf gelassen und eine Erhöhung der Diversität durch Immigration zugelassen. Man kann also gar nicht wissen, ob das System *bei gleicher Diversität* stabil bliebe oder nicht (GOODMAN 1975). Eingewandt wurde ferner, daß naturnahe "Monokulturen", z. B. Adlerfarnbestände, die sich auf ehemaligem Weideland ausbreiten, sehr stabil sein können. Gerade die *artenärmsten* natürlichen Lebensgemeinschaften, die man kennt (kryptoendolithische Ökosysteme in der Antarktis) haben eine sehr lange geologische Geschichte (FRIEDMANN 1982, nach WOODWARD 1993). Die Instabilität *künstlicher* Monokulturen könnte weniger ein Effekt niedriger Diversität sein als auf dem *Fehlen von Koevolution* des Systems aus Pflanze, Schädlingen und deren Konsumenten beruhen (MAY 1980), bzw. einfach auf nicht ausreichender Zeit, um das Sich-Zusammenfinden auch nicht koevolutiv entstandener, aber "zusammenpassender" Glieder dieser Nahrungsketten zu ermöglichen.

Zu 4) Daß die Lebensgemeinschaften entlegener Inseln besonders von biologischen Invasionen betroffen sind, ist seit langem bekannt und viel diskutiert worden. Die ursprünglich vorherrschende Erklärung, daß die Festlandsarten "aggressiver" seien (DARWIN, HOOKER, nach HARRIS 1962) wurde bald durch eine andere abgelöst, die nicht auf Eigenschaften der ankommenden Arten, sondern der betroffenen Ökosysteme verwies: Insel-Ökosysteme seien instabil, nämlich von geringer "Resistenz" in zweierlei Bedeutung: Sie vermögen zum einen einwandernde Arten nicht an der Etablierung zu hindern, und zum anderen zieht die Etablierung, wenn sie stattgefunden hat, weitere Veränderungen nach sich (z. B. Ausrottungen durch die Invasoren).

Als resistenzmindernde Eigenschaften gab man meist "Störung und Artenarmut" an (vgl. z.B. HARRIS 1962). Störung, so das plausible Argument, schwächt oder eliminiert definitionsgemäß anwesende Arten und verbessert so die Ansiedlungsmöglichkeiten von Neulingen, die sonst der Konkurrenz oder dem Angriff einheimischer Konsumenten nicht gewachsen wären, und Artenarmut verbessert die Etablierungschancen ebenfalls insofern, als sie damit einhergeht, daß die Arten breitere Realnischen einnehmen und deren für sie suboptimale Randbereiche nur "schwach besetzen" können, so daß sie hier von geringer Widerstandsfähigkeit gegen Invasoren sind. In artenreichen Gemeinschaften wären diese Randbereiche von anderen Arten besetzt, die gerade hier ihr Optimum finden und darum "stärker" sind.

Die gewichtigsten Einwände dagegen könnte man als Reformulierungen der alten Aggressivitäts-These bezeichnen. Das heißt, man rekurriert auf Eigenschaften der eindringenden *Arten* und nicht auf solche der Lebensgemeinschaften. Man kann darauf verweisen, daß nicht nur Inseln, sondern auch manche (artenreiche) Festländer bevorzugte Opfer biologischer Invasionen sind. Im Falle von Australien mit seiner archaischen Flora und Fauna hat man eine Überlegenheit der Einwanderer angenommen, auch hat man auf die "Naivität" der Indigenen verwiesen, die auf die neuartigen Feinde nicht vorbereitet sind. Das gilt in vielen Fällen von Invasionen auf Inseln (DIAMOND 1984).
Der biogeographisch bedeutendste Fall dieser Art ist aber wohl die mangelnde "Erfahrung" der Pflanzen derjenigen Grasländer, in denen es vor der Einführung der Weidewirtschaft durch Europäer eine (stärkere) Beweidung durch große Huftiere nicht gab (Nordamerika westlich des Felsengebirges, vgl. MACK 1989; Südamerika, Australien; vgl. DI CASTRI 1989, 1990). Diese Erklärungsweise bezieht sich also auf die Individualebene, während die Diversität eine Eigenschaft der Lebensgemeinschaft ist.

Als Eigenschaft der letzteren könnte man vielleicht die Gestörtheit auffassen, die man bei Insel- wie auch bei kontinentalen Ökosystemen oft als Ursache der Offenheit für Invasionen nennt. Aber daraus muß sich kein Argument für die Diversität-Stabilitäts-These ergeben, wie es der Fall wäre, wenn man die Störung zunächst als Ursache eines Artenrückgangs ansähe, so daß in einem zweiten Schritt neue Arten in die Lücken oder in leere Nischen eindringen können, eine Deutung, die man vor allem in der älteren Literatur häufiger findet. Denn es wäre ja möglich, daß *bestimmte Anpassungen* der einwandernden Arten an die spezifischen Störungsverhältnisse, also Eigenschaften auf Individualebene, für ihren Invasionserfolg ausschlaggebend sind. So scheint es plausibel, daß die über viele Jahrtausende in Agrarökosystemen lebenden und sich an deren Bedingungen anpassenden eurasiatischen Arten in den neu entstandenen Agrarökosystemen Amerikas und Australiens ebenso wie ozeanischer Inseln den einheimischen Arten, denen eine solche Adaption nicht möglich war, überlegen sind (vgl. DI CASTRI 1989, 1990). Man hat das für etliche Fälle auch genauer zeigen können (vgl. die Beiträge in DRAKE et al. 1989 und in den anderen Ergebnisbänden des Scope-Programmes über biologische Invasionen).

Als ein neuerer Beleg von Gewicht für die Diversität-Stabilitäts-These galt eine Zeitlang das folgende: MOULTON & PIMM (1983, 1986a, 1986b) glaubten gezeigt zu haben, daß der Erfolg von invadierenden Sperlingsvögeln und Tauben auf den Hawaii-Inseln mit zunehmender Artenzahl bereits anwesender Vögel (konkurrenzbedingt) sinkt. Insbesondere waren Einführungen immer dann erfolgreich, wenn weniger als 10 eingeführte Arten bereits auf der Insel waren. SIMBERLOFF & BOECKLEN (1991) überprüften den Fall und konnten die Schlußfolgerungen nicht bestätigen. Sie kamen zu

dem Ergebnis, daß der Invasionserfolg auf artenarmen Inseln nicht den auf artenreichen übersteigt.

Zu 5) Experimente mit wenigen Arten, insbesondere Systemen, die aus einer Räuber- und einer Beutepopulation bestehen, schienen die Instabilität solcher artenarmer "Biozönosen" zu zeigen, denn man beobachtet starke Schwankungen und im allgemeinen rasches Aussterben. Dagegen hat man vorgebracht, dies könnte nur dann als Beweis gelten, wenn *ebenfalls experimentell* gezeigt würde, daß artenreichere Systeme stabiler seien (GOODMAN 1975). Das heißt, es müßte Vergleichbarkeit mit jenen Laborsystemen hergestellt werden und es müßte insbesondere experimentell ausgeschlossen werden, daß die artenreicheren natürlichen Systeme ihre Stabilität anderen Faktoren verdanken. Solche Experimente mit artenreichen Systemen gebe es aber nicht.

3.2 Ergebnisse mathematischer Modelle bzw. Computer-Simulationen

Man hat eine große Zahl von Modellrechnungen und Simulationen im Computer durchgeführt, um Beziehungen zwischen Diversität und Stabilität zu erforschen (Literatur z.B. bei PIMM 1984). Meist kamen sie, jedenfalls bis Mitte der 70er Jahre, zu Ergebnissen, die der Diversität-Stabilitäts-Theorie direkt widersprachen. Die meistgenannte Arbeit ist die von MAY (1973). Sie wurde über etliche Jahre als das Kernstück der endgültigen Widerlegung immer wieder zitiert. May bezieht sich auf einen bestimmten Gebrauch des Stabilitätsbegriffs: Er identifiziert ihn mit "dynamisch robust" Damit ist gemeint: Kein System ist in dem ganzen Raum stabil - das heißt, es wird nach Veränderung wieder zum Ausgangszustand zurückkehren -, den seine Parameter, die etwa Wechselwirkungen zwischen Populationen oder Beziehungen zu Umweltfaktoren beschreiben, einnehmen können. Systeme mit großem Parameterraum sind "dynamisch robust", solche mit kleinem "dynamisch fragil":*

May führte nun eine Reihe von Modellrechnungen als Belege an bzw. führte auch selbst solche durch, von Ausweitungen der Lotka-Volterra-Modelle auf Systeme von mehr als zwei Arten bis zu abstrakteren Modellen, die die trophische Struktur zufällig zusammengesetzter Populationen simulieren. Es ergab sich jedes mal, daß die komplexeren Systeme instabiler (dynamisch fragil) sind. May deutete die Ergebnisse biologisch - er nahm an, daß sich reale Ökosysteme ähnlich verhalten wie seine Modelle - so, daß in stabilen, vorhersagbaren Umwelten die Ökosysteme, bzw. die sie zusammensetzenden Populationen, nur mit sehr geringen Störungen zu kämpfen haben und sich deshalb hohe Komplexität ("Diversität der Beziehungen") *leisten* können, weil sie sich nämlich Instabilität (Fragilität) leisten können; stabil ist ja die Umwelt. In instabilen, unvorhersehbaren Umwelten muß dagegen das Ökosystem einfach sein, denn wenn es einfach ist, kann es dynamisch robust sein und wird gleichsam auch nach starken Deformationen wieder seine alte Form annehmen. Während aus der Diversität-Stabilitäts-Theorie die praktische Nutzanwendung folgte, man müsse die vielfältigen Ökosysteme - z.B. die tropischen Regenwälder - schützen, weil sie stabil und damit "protektiv" seien, also auch irgendwie zur Stabilität ihrer Umgebung beitrügen (vgl. z.B. ODUM 1969), dreht sich das jetzt direkt um: Sie sind die zerbrechlichsten Systeme, sie sind nicht protektiv, sondern haben Protektion *nötig* (MAY 1980).

3.3 Die Relevanz der physikalischen bzw. informationstheoretischen Interpretationen für das biologische Problem

Die Möglichkeit des Anschlusses an informationstheoretische und thermodynamische Theorien hat sicher die Attraktivität der Diversität-Stabilitäts-Theorie sehr gesteigert (GOODMAN 1975). Gewiß *wäre* der Nachweis, daß es sich bei dieser ökologischen Theorie nur um einen speziellen Fall einer physikalischen oder einer allgemeinen Systemtheorie handelt, in deren Rahmen sich jener Diversität-Stabilitäts-Zusammenhang streng zeigen ließe, der beste Weg der Bestätigung. Vor allem Goodman aber hat eingewandt, daß dann die physikalischen Theorien erst einmal so konstruiert werden müßten, daß sie auf die ökologischen Systeme anwendbar sind. Das sei aber bisher so wenig der Fall, daß sich nicht einmal sagen lasse, ob hohe Diversität als Ordnung oder als Unordnung zu interpretieren sei, bzw. als hohe Entropie oder als ihr Gegenteil. Als Gegenteil von Entropie wird Diversität gedeutet, wenn man etwa sagt, daß "das Leben" gerade in seiner Vielfalt ein äußerst unwahrscheinlicher Zustand (= niedrige Entropie) sei und daß diese seine Unwahrscheinlichkeit, damit seine Ordnung, es sei, die für seine erstaunliche Stabilität über die Erdgeschichte hin verantwortlich sei, und daß diese Ordnung der lebenden Natur mit jeder neuen Form, also mit steigender Vielfalt, zunehme. Aber andererseits kann die große Zahl alternativer Zustände, wie sie die redundanten trophischen Pfade der hochdiversen Systeme in MacArthurs Theorie darstellen, auch als gleichbedeutend mit hoher Entropie, also als Unordnung betrachtet werden (GOODMAN ebd.). Es kann, gegenüber der eindeutigen Zuordnung eines Räubers zu der Beute, an die er obligatorisch gebunden ist, als ein Zustand geringerer Ordnung gesehen werden, wenn er unter einer Viel-

---

Anders als der Begriff der Resilienz (s. 3.6) bezieht sich der der dynamischen Robustheit nicht auf die *Rückkehrgeschwindigkeit*, sondern auf die *Größe* des (Parameter-)*Raumes* (also die mögliche Abweichung), innerhalb dessen Rückkehr möglich ist.

zahl von Beutearten wählen kann (= hohe Diversität trophischer Pfade).

3.4 *Wovon* wird eigentlich behauptet, daß es vielfältig und (folglich) stabil sei - und stabil gegenüber *welchen* Störungen?

In der älteren Diskussion hat man mit *Diversität* der Ökosysteme im allgemeinen die der *Arten*, also taxonomischer Einheiten, gemeint. In einer Vielzahl von Arbeiten meist ganz ohne Bezug auf unser Thema - wurde aber immer deutlicher, daß diese taxonomische Ebene relativ irrelevant für viele ökologische Fragestellungen ist, oft auch irreführend. Vor allem HARPER (1977) hat das herausgestellt.

Auf der anderen Seite hat man sich für *Stabilität* vor allem auf der *Ebene einzelner Populationen* (also auch von taxonomischen Einheiten) interessiert oder *deren* Stabilität als Indiz für so etwas wie die Stabilität des Systems der Lebensgemeinschaft schlechthin genommen. Anzeichen für Instabilität waren dementsprechend in den eingängigsten Argumenten, wie dem der Anfälligkeit von Monokulturen gegen Schädlinge, starke Schwankungen der Individuendichten einzelner Populationen.

Man betonte nun aber mehr und mehr, daß sich Stabilität auch auf andere Eigenschaften von Populationen und vor allem von Lebensgemeinschaften beziehen kann, insbesondere die Artenkombination oder die Biomasse, und daß man dann oft durchaus andere Ergebnisse hinsichtlich des Diversität-Stabilitäts-Zusammenhanges erhält (vgl. z.B. PIMM 1984; näheres s. u.).

Aber auch wenn man beim Stabilitätsverhalten *einer* Eigenschaft bleibt, kann man ganz unterschiedliche Ergebnisse erhalten je nach dem *Maßstab*, den man anlegt. Das war einer der verbreitetsten Einwände. An einem Ort, an dem man eine dynamische Folge verschiedener Sukzessionsstadien beobachtet, wenn man einen Zeitraum von 100 Jahren untersucht, scheint vielleicht über 10.000 Jahre hin gesehen immer der gleiche Wald vorhanden zu sein (zeitlicher Maßstab), und während ein Quadratkilometer tropischen Regenwaldes über tausende von Baumgenerationen immer tropischer Regenwald war, wechselt die Lebensgemeinschaft eines Quadratmeters innerhalb dieser Fläche ständig (räumlicher Maßstab).

Beide Kritikrichtungen - Frage des Maßstabes und Frage "welche Variablen" - kann man auch als Teile einer breiten kritischen Strömung in der Biologie auffassen (mehr in der Evolutionsbiologie als in der Ökologie, der gesamte Neodarwinismus gehört hierher), die sich als anti-essentialistisch versteht (s. z.B. MAYR 1984). Man kritisierte die Vorstellung, daß die Untersuchungsobjekte Wesenheiten (Essenzen) seien, mithin von "ganzheitlichem" Charakter, und daß ihnen bestimmte Eigenschaften "an sich" zukämen, daß also z.B. bestimmte ökologische Gegenstände wie etwa Biozönosen "als solche" stabil seien, als ob ein Gegenstand der Ökologie (d. h. im allg. eine *Gruppe* von Lebewesen) ein einziges lebendes Wesen wäre, für das es in der Tat in gewisser Weise* sinnvoll ist zu sagen, daß es als Ganzes, als "Wesen", bestimmte Zustände haben kann, z.B. "Gesundheit" Aussagen beispielsweise über die Stabilität können sich aber jedenfalls in der Ökologie von Lebensgemeinschaften nur auf bestimmte, jeweils definierte Eigenschaften beziehen.

Die Frage nach der Rolle der Diversität hat mit Sicherheit je nach Referenzeigenschaft eine andere Antwort. Das heißt *praktisch* aber nicht, daß die Frage sich in unendlich viele auflösen muß, auch wenn es streng genommen unendlich viele geben muß. Denn - so LAWTON & BROWN (1993) - die wichtigsten und interessantesten Prozesse dürften sich ziemlich leicht aus einer langen Kandidatenliste herauslesen lassen. Die Wirkung dieser anti-essentialistischen Kritik war aber auf jeden Fall, daß der Glaube an die Diversität-Stabilitäts-Theorie untergraben wurde. Denn bei jedem bestätigenden Befund lag jetzt der Einwand nahe, auf einer anderen Ebene oder bei Betrachtung anderer Variablen könnte das Ergebnis ja ein ganz anderes sein. Kritik dieser Art hatte also zumindest eine beträchtliche forschungspsychologische Wirkung.

Naheliegend war schließlich der Einwand, daß es eine wenigstens in vielen Fällen unzulässige Vereinfachung sein dürfte, die Stabilität eines Ökosystems allein von *dessen* Eigenschaften her bestimmen zu wollen und die Faktoren, *gegenüber* deren Einwirkung es stabil sein soll, außer Acht zu lassen bzw. als quantifizierbaren Faktor "Störung" zusammenzufassen. Auch hierbei handelt es sich ja um Veränderungen qualitativ verschiedener Eigenschaften, und bei der natürlich immer möglichen Reduktion auf einen gemeinsamen Nenner stellt sich die Frage nach deren biologischem Sinn. Sogar wenn verschiedene Störungen in Veränderungen ein und desselben Faktors bestehen, ist ein quantitativer Vergleich hinsichtlich des "Störungsgrades" oft nicht sinnvoll möglich, weil etwa Intensität, Dauer und Rhythmik der Faktorenänderungen in ganz verschiedenen Verbindungen vorliegen können und die Rolle der Diversität bezüglich jeder dieser Verbindungen eine andere sein könnte.

3.5 Die Mehrdeutigkeit des Vielfalts-Begriffs

Artenreichtum und Äquität

Der Diversitätsbegriff bezieht sich, wie erwähnt, auf zwei Komponenten, den Reichtum an (gegebe-

---

Das heißt dann, wenn man die "Innenperspektive" des Lebewesens einnimmt; damit verläßt man aber den Bereich der Naturwissenschaft.

nenfalls unterschiedlich bedeutsamen) Elementen und ihre Gleichverteilung. Es hat sich nun gezeigt (allerdings erst nach der eigentlichen Kritikphase, nämlich um 1980), daß beide Komponenten ganz unterschiedliche Wirkungen im Hinblick auf die Stabilität haben können. In Modellrechnungen hat man gefunden, daß die Biomasse-Stabilität einer Gesellschaft (hier: "the lack of change in plant biomass", und zwar "following the removal of a herbivore", KING & PIMM 1983) *steigt*, wenn die Äquität, die Gleichverteilungskomponente, größer wird, während sie *sinkt*, wenn die Artenreichtumskomponente (hier die Artenzahl) wächst. Man könnte nun folgern: Wenn man findet, daß steigende Diversität zu mehr Stabilität führt, so wird dies daran gelegen haben, daß man einen Index zur Diversitätsmessung gewählt hat (neben der Shannon-Formel sind noch andere üblich), in welchem die Äquitätskomponente ein größeres Gewicht hat als die Artenreichtumskomponente. Gibt man aber der letzteren durch geeignete Formulierung des Index ein größeres Gewicht - in vielen Arbeiten wird Diversität allein durch die Arten*zahl* ausgedrückt, d. h. mit dieser identifiziert - dann ergibt sich das Gegenteil, Diversität erscheint negativ mit Stabilität korreliert, und der Schluß liegt nahe, "Einfachheit" sei die Ursache von Stabilität (vgl. ebd.). - Das gilt natürlich nur für dieses Modell; diese Einschränkung sollte man im Auge behalten, auch für die folgenden Argumente. Man darf nicht glauben, man hätte jetzt den *wirklichen* Zusammenhang entdeckt: nicht die Diversität schlechthin, sondern ihre Äquitätskomponente sei die Ursache von Stabilität. Tatsächlich handelte es sich nur um das Ergebnis einer Modellrechnung unter sehr restringierten Bedingungen: Allein die trophische Ebene der grünen Pflanzen wurde simuliert, eine ganz bestimmte Art der Störung wurde angenommen, es wurde nur die Biomasse-Stabilität betrachtet; das sind nur einige der Vereinfachungen. Es ist fraglich, ob es überhaupt eine reale Situation gibt, die durch dieses Modell zufriedenstellend abgebildet wird.

Diversität und Komplexität

Meist wurde zwar von der *Diversität*-Stabilitäts-Theorie gesprochen, und man stellte sich in der Regel eine Beziehung zwischen der Vielfalt an *Arten* und der Stabilität vor. Oft sprach man aber auch von Beziehungen zwischen *Komplexität* und Stabilität. Dahinter steckt die naheliegende Annahme, daß der *Mechanismus*, den man hinter der Steigerung der Stabilität vermutet, ja nicht einfach auf Zahl und Verteilung der Elemente beruhen kann, sondern daß es auf *Beziehungen* zwischen diesen Elementen ankommt (vgl. z.B. MAYNARD-SMITH in RAVERA 1984). Komplexität ist ein Ausdruck, der im weitesten Sinne so etwas wie Zahl von Bestandteilen *und* Zahl der Beziehungen zwischen ihnen meint. Nun hat ein System hoher Diversität zwar die *Möglichkeit* zu hoher Komplexität bzw. zu der Komponente derselben, die man "Konnektivität" nennen kann (connectance, "the number of actual interspecific interactions devided by the number of possible interspecific interactions", PIMM 1984), aber diese Möglichkeit muß ja nicht realisiert sein. Man kann sich Lebens"gemeinschaften" mit großer Artenzahl vorstellen, in denen kaum Beziehungen zwischen den Arten ausgebildet sind, in denen die Komplexität viel geringer ist als in artenarmen, aber hochgradig vernetzten Gesellschaften. Man müßte also den Begriff der Diversität im diskutierten Zusammenhang besser fallenlassen und fragen, ob es eine Beziehung zwischen Komplexität (oder Konnektivität) und Stabilität gebe. Dazu liegen in der Tat zahlreiche Untersuchungen mit unterschiedlichen Ergebnissen vor. Unter anderem hat man in den oben bereits zitierten Modellrechnungen gefunden, daß Steigerung der connectance, wobei aber ausschließlich Konkurrenzbeziehungen berücksichtigt worden waren, zur Steigerung der Biomassestabilität führt, aber zum Sinken der Stabilität der Artenkomposition der Gesellschaft (KING & PIMM 1983). Insbesondere sank mit steigender Komplexität die "species deletion stability", d. h. die Wahrscheinlichkeit des Verlustes weiterer Arten nach experimenteller Entfernung einer Art wuchs, wenn bei gleichbleibender Zahl der Arten die Zahl der Verbindungen zwischen ihnen stieg (PIMM 1982).

Mit dem Begriff der Komplexität handelt man sich aber einige Folgeprobleme ein. Sie werden relevant, wenn man ihn quantifizieren möchte, und das muß man hier, denn man behauptet ja Wirkungen unterschiedlicher Größe von Komplexität. Ein Problem ist, daß die pure Zahl der Beziehungen (die unter Umständen leicht erhebbar sein könnte) biologisch bzw. für die hier interessierende Frage unwichtig sein mag, denn es könnte ja viel mehr auf die *Stärke* der Beziehungen ankommen.

Dann stellt sich die Frage, wie man die Stärke der Beziehungen messen soll. Man könnte bei negativen Beziehungen (wie Konkurrenz, zum Teil Predation) festlegen, daß die "Stärke" um so größer ist, je größer die negative Beeinträchtigung des Konkurrenten oder Opfers ist, und diese z.B. messen als Verminderung der Zuwachsrate einer Population. Die Beziehung zwischen Katze und Mäusen, von denen eine Vielzahl einer einzigen Katze zum Opfer fällt, wäre demnach eine weit stärkere als die zwischen einem Parasitoiden, z.B. einer Schlupfwespe, und ihrem Wirtsinsekt, wo immer nur ein Individuum im Verlaufe seines Lebens eines tötet (vgl. PIMM 1984). Aber was ist der biologische Sinn einer solchen Festlegung? Dem Alltagssinn von "Beziehungsintensität" würde jedenfalls eine Definition, die auf das Gegenteil hinausläuft, nicht weniger gerecht. Wenn man nun gar *verschiedene Typen* von Interaktionen berücksichtigen und auf einer Skala stark-schwach anordnen will, scheinen der Willkür alle Türen geöffnet. Wie soll man eine mutualistische Beziehung hinsichtlich ihrer Stärke mit einer Konkurrenzbeziehung vergleichen, um beide addieren zu können? Das Ergebnis scheint

jedenfalls zu sein, daß die Frage, ob Komplexität die Stabilität steigere, derart vieldeutig ist, daß mit einer einfachen Ja-Nein-Antwort gar nicht gerechnet werden kann.

Bei der Diversität der Elemente hat man zwar im Prinzip eine ähnliche Schwierigkeit, da ja durchaus Unterschiedliches als Element definiert werden kann. *Praktisch* aber ist die Lage einfacher, weil es meist sinnvoll ist, sich auf Individuen und Arten bzw. Populationen zu beziehen. Man kann jedenfalls, wenn man bestimmt hat, was die Elemente sein sollen und was ihre "Bedeutungswerte" sind, ihre Diversität als eine Zahl angeben. Betrachtet man aber die *Beziehungen* zwischen den Elementen, so ergibt sich über die schon genannten Schwierigkeiten hinaus das Problem, daß sich durch die Beziehungen *Gestalten* bilden. Die gleiche Zahl von Beziehungen kann eine Kette, einen Kreis oder eine andere Figur bilden. Offensichtlich ist die Angabe, es handle sich um die gleiche Größe der Konnektivität oder Komplexität, in einem solchen Fall wenig aussagefähig. (Ähnlich die Kritik daran, daß bei der Diskussion um die Diversität-Stabilitäts-These unerlaubterweise meist von einer Zufallsverteilung der Elemente ausgegangen werde, s. z.B. MAYNARD-SMITH in RAVERA 1984).

Gegen die Annahme, als Ursache des Stabilitätsverhaltens ließe sich mit der Diversität oder, eingeschränkt, der Komplexität eine als eine Zahl angebbare Eigenschaft des Ökosystems betrachten, sprach schließlich auch die oft ausschlaggebende ökosystemare Rolle einzelner Arten ("keystone species"). Man kann sich leicht vorstellen, daß beispielsweise die Fähigkeit einer Art zur Stickstofffixierung oder die Standfestigkeit einer häufigeren Baumart jeden Einfluß der puren Diversität auf die Stabilität, sollte es ihn geben, überspielt.

3.6 Die Mehrdeutigkeit des Stabilitäts-Begriffs

So wie auf diese Weise der Eindruck entstanden war, man habe eigentlich gar nicht gewußt, *wovon* man behauptet hat, es steigere die Stabilität, so setzte sich auch die Auffassung durch, man habe gar nicht gewußt, *was* da gesteigert werden soll. Denn unter "Stabilität" verbirgt sich ganz Verschiedenes, was sich zudem gegenüber dem Faktor Diversität oder Komplexität möglicherweise geradezu entgegengesetzt verhält. Auf dem Internationalen Ökologenkongreß in DEN HAAG 1974, der oft als eine Art offizielle Beerdigung der Diversität-Stabilitäts-Theorie gesehen wurde (vgl. van DOBBEN & LOWE-MCCONNELL 1975; zuvor war bereits auf dem "Brookhaven-Symposium" die Kritik in unübersehbarer Weise hervorgetreten, vgl. WOODWELL & SMITH 1969), hat ORIANS (1975) nicht weniger als 6 verschiedene Bedeutungen von Stabilität herausgestellt; andere haben weitere hinzugefügt. Einige der wichtigsten sind (die Termini werden nicht einheitlich benutzt):

Persistenz; dieser Begriff bezieht sich auf die Zeit, über die eine bestimmte Variable ihren Wert behält.

Resistenz, die "Widerstandsfähigkeit" gegen Störung, (negativ) meßbar etwa als das Ausmaß, in welchem eine Variable sich nach einer Störung verändert.

Resilienz (Elastizität); dieser Begriff bezieht sich auf die Rückkehrgeschwindigkeit einer Variablen zum alten Wert (Gleichgewicht) nach Störung.

relative zeitliche *Konstanz* bzw. geringe zeitliche Variabilität im Sinne des Ausmaßes der Abweichungen von einem Mittel- oder Ausgangswert.

Es gibt, wie gesagt, noch etliche weitere Bedeutungen. Erschwerend kommt hinzu, daß sie in komplizierter Weise miteinander verbunden sind (vgl. PIMM 1984). Man kann sich vorstellen, daß die Wirkung "der" Diversität oder Komplexität (wie wir gesehen haben, kann ja bereits das sehr verschiedenes bedeuten) auf verschiedene Bedeutungsvarianten von Stabilität ganz unterschiedlich sein kann.

Betrachten wir den Stabilitätstyp Resilienz. Man kann folgendermaßen argumentieren (vgl. z.B. PIMM 1993): Populationen von r-Strategen sind zeitlich sehr variabel und in diesem Sinne höchst instabil. Instabil sind sie auch im Sinne von Resistenz, denn die Individuen sind wenig geschützt gegenüber ungünstigen Umweltverhältnissen, so daß Zusammenbrüche von Populationen die Regel sind. Nach einer Störung ist aber die Rückkehrgeschwindigkeit zur alten Populationsdichte hoch. Das heißt, im Sinne von Resilienz sind diese Populationen sehr stabil. Betrachtet man ganze Lebensgemeinschaften, so ergibt sich: Um nach einer Störung zur ursprünglichen Dichte zurückzukehren, ist es für eine Population meist erforderlich, daß manche andere Populationen, mit denen sie interagiert, ebenfalls zur ursprünglichen Dichte zurückkehren. Denn wenn auch z.B. eine Population von r-Strategen die *Möglichkeit* hat, rasch wieder anzuwachsen (hohe "ideale Natalität"), so benötigt sie doch eine hinreichende Menge von Ressourcen dazu, z.B. Beuteorganismen, deren Dichte aber durch die Störung auch reduziert worden sein kann. Je artenreicher nun eine Lebensgemeinschaft ist, desto mehr interagierende Populationen müssen zum alten Zustand zurückkehren, desto länger - weil mit steigender Artenzahl auch die Wahrscheinlichkeit steigt, daß langsame, nicht resiliente Populationen darunter sind - wird die Rückkehr dauern. Daraus folgt: Arten*arme* Lebensgemeinschaften sind stabil im Sinne von Resilienz.

PIMM (1993) hat auf einen weiteren sehr verbreiteten Fehler in der üblichen Argumentation aufmerksam gemacht. Er hat mit der Konfusion zu tun, die in der Ökologie oft im Hinblick auf die Unterscheidung zwischen der Ebene der Beschreibung

und der der Bewertung herrscht (bedingt wohl auch dadurch, daß die Ökologen *in* der Naturwissenschaft ständig mit einer Art von Sollwert zu tun haben - nämlich wenn sie über "Funktionen" von etwas für etwas reden so daß es ihnen häufig schwer fällt zu bemerken, daß sie auf eine andere, nicht naturwissenschaftliche Ebene gerutscht sind und einen Kategorienfehler begehen, wenn sie mit Sollwerten, die einen gesellschaftlich definierten Nutzen ausdrücken, umgehen). Der Fehler ist dieser: Wir nennen meist ohne nachzudenken ein Ökosystem, in dem die *erwünschten* Arten hohe Resilienz zeigen, stabil (man denke an einen Wald, bei dem die Bäume sich nach Schädlingsbefall rasch erholen). Zeigen aber die *unerwünschten* Arten Resilienz (sind sie einfach nicht zu bekämpfen, weil sich ihre Populationen sofort wieder erholen), so ist uns das ein Zeichen für die Instabilität des Systems. Vermutlich kommt ein beträchtlicher Teil der Überzeugungskraft der Diversität-Stabilitäts-Theorie für eher praxisorientierte Ökologen aus solchen Kurzschlüssen.

4 Teilweise Rehabilitation der Diversität-Stabilitäts-These

Seit den 80er Jahren, so mein Eindruck, gewinnt die Diversität-Stabilitäts-These wieder an Boden.

Argumente für eine abgeschwächte Version der Diversität-Stabilitäts-Theorie sind offensichtlich bereits in manchen der Widerlegungsversuche enthalten: Sofern die Kritik darin bestand, anti-essentialistisch zu betonen, daß Diversität und Stabilität sich nur auf bestimmte Variablen beziehen können und nicht etwa auf eine "Lebensgemeinschaft als solche", so lauteten die Einwände ja oft, daß die alte These in bezug auf manche Variablen oder manche Aspekte von Diversität und Stabilität nicht gilt. Aber dann gilt sie *doch für andere*. Die erwähnten Modellierungen der Pimm-Arbeitsgruppe ergaben ja z.B., daß Komplexitätssteigerung doch zur Steigerung der Stabilität führt, wenn auch nur hinsichtlich einer bestimmten Variablen, nämlich der Biomasse, nicht aber der Artenkombination (KING & PIMM 1983). Und betrachtet man nicht die Vielfalt der Beziehungen, sondern die der Elemente, so hatte zwar nicht der Artenreichtum einen der alten These entsprechenden Effekt, aber doch die Äquität; dies allerdings nur unter ganz bestimmten Bedingungen, während unter anderen ("donor controlled systems") durchaus die Artenreichtums-Komponente zur Steigerung bestimmter Aspekte von Stabilität führt (PIMM 1984).

Ähnlich ließ sich dem oben genannten Argument, das klassische MacArthur-Modell spreche doch in Wirklichkeit dafür, daß in vielfältigen Ökosystemen viele Arten überflüssig seien und damit auch ohne Wirkung auf die Stabilität verschwinden könnten, leicht ein *für* die Diversität-Stabilitäts-These sprechender Aspekt abgewinnen (vgl. LAWTON & BROWN 1993): Unter *normalen* Verhältnissen mag eine große Zahl von Arten redundant sein. Aber bei *starker* Belastung, die ja (in diesem Modell) darin besteht, daß sehr viele Energiepfade ausgeschaltet werden, könnten die sonst überflüssigen Arten eine Funktion bekommen.

So gewann - denn Ergebnisse und Äußerungen dieser Art gab es viele, vgl. z.B. KIKKAWA (1986) und die dort zitierte Literatur - die Auffassung an Einfluß, daß die Meinung, die ab Mitte der 70er Jahre von vielen geteilt worden war, die Diversität-Stabilitäts-These sei erledigt und vielleicht sei sogar das Gegenteil erwiesen, doch nicht zurecht bestehe. Hinzu kam, daß inzwischen einige experimentelle Untersuchungen vorlagen, die die Mängel der alten empirischen "Beweise" nicht hatten. Eine der ersten dieser Arbeiten, die für einiges Aufsehen sorgte, weil sie "den theoretischen Ergebnissen" - womit vor allem Mays Modellierungsresultate gemeint waren - direkt zu widersprechen schien, stammte von McNAUGHTON (1977, 1979, s. auch 1993). Er fand, daß Störungen durch Herbivorie sich in artenreichem Grasland der Serengeti weniger stark auf die Stabilität (im Sinne von Resistenz und Resilienz) der Biomasseproduktion auswirkten als in artenarmen.

Vor allem ist hier aber eine umfangreiche und langfristige Studie von Tilman und Mitarbeitern (TILMAN 1988, TILMAN & WEDIN 1991, TILMAN & DOWNING 1994) aus jüngerer Zeit zu nennen. Man untersuchte über 12 Jahre 207 Grasland-Dauerflächen im Hinblick auf die Stabilität der "Ökosystemproduktivität" in Antwort auf Trockenheit als Störfaktor. Gefunden wurde unter anderem eine starke Beziehung zwischen der Artenreichtums-Komponente der Diversität und der Stabilität, und zwar sowohl im Sinne von Resistenz als auch im Sinne von Resilienz. Das heißt, die artenreicheren Systeme widerstanden einerseits längere Zeit der Trockenheit, und zudem stärkerer, als die artenarmen. Andererseits kehrten sie auch, wenn durch zu starke Störung der Widerstand gebrochen worden war, schneller zum ursprünglichen Zustand zurück. Es gab Einwände der Art, daß die artenarmen Gesellschaften besser mit Nährstoffen versorgt gewesen sein könnten (ein Hauptgrund für die Verarmung von Wiesen und Weiden an Arten ist ja bekanntlich starke Düngung), daß unter solchen Bedingungen aber sich das Sproß-Wurzel-Verhältnis zugunsten der oberirdischen Teile zu verschieben pflegt, so daß es wegen der schwächeren Wurzelausbildung zu stärkerer Anfälligkeit gegen Trockenheit kommt (neben weiteren physiologisch-morphologischen Veränderungen, die unter solchen Bedingungen guter Nährstoffversorgung zu verringerter Tockenheitsresistenz führen). Damit müßte nicht die Diversität, sondern könnte auch ein weiterer, auf der autökologischen Ebene der Morphologie und Physiologie der Einzelpflanze liegender Faktor die Ursache der Stabilitätsverringerung sein (GIVNISH 1994). Dieser Einwand aber konnte, soweit ich sehe, von TILMAN et al. (1994) zurückgewiesen werden.

Solche Zusatzfaktoren würden zwar eine Rolle spielen (es ist zudem, wie die Autoren einräumen, *nie* möglich, den Einwand definitiv zu widerlegen, es gebe noch bisher unbekannte Faktoren), doch habe gezeigt werden können, daß wenigstens der Sproß-Wurzel-Effekt nur einen kleinen Anteil der beobachteten Unterschiede erklären kann.

CASE (1990) bestätigte diese Befunde durch Modelluntersuchungen. Er verglich Modelle unterschiedlich artenreicher Gesellschaften und unterschiedlich starker (Konkurrenz-) Interaktionen zwischen den Arten im Hinblick auf ihre Resistenz gegenüber Invasionen. Er fand, daß artenreiche Gesellschaften mit starken Interaktionen den Invasionserfolg ähnlicher Arten vermindern, und zwar durch Errichten einer "activation barrier", die in der Lage ist, Neuansiedler kompetitiv zu verdrängen, wenn diese in zu geringer Zahl ankommen ("priority effect for residents"). Den Widerspruch dieser Ergebnisse zu den älteren Modellierungen von May und anderen, die eine geringere Stabilität diverser Gesellschaften ergaben, erklärt Case so, daß es sich bei der Invasionsresistenz insofern um einen ganz anderen Fall handle, als es hierbei nicht um die "asymptotic response" der *bestehenden* Gesellschaft auf Störungen gehe, sondern um die Dynamik einer *neuen* Gesellschaft, welche auch die hinzugefügten Arten (die dann entweder eliminiert werden oder deren Populationen wachsen und sich etablieren) enthält.

Case konnte auch Eltons These, daß das Eindringen fremder Arten in Lebensgemeinschaften von Inseln zeige, artenreiche Gesellschaften seien resistenter gegen biologische Invasionen als artenarme, empirisch untermauern. Bei einer weltweiten Übersicht über Introduktionen von Vögeln auf Inseln und Kontinenten ergab sich eine steile Abnahme des Invasionserfolges mit der Artenzahl der bereits vorhandenen Avifauna. Auch bezüglich anderer Vertebraten erhielt er ähnliche Ergebnisse (DIAMOND & CASE 1986).

5 Resümee

Die hier angeführten Pro- und Contra-Argumente der neueren Diskussion sind eine relativ kleine Auswahl. Aber auch eine vollständige Wiedergabe würde es wohl nicht einfacher machen, ein Gesamtbild des Stands der Forschung - d. h. dessen, was als gesichertes Wissen gilt - zu skizzieren. Nur bezüglich einiger Teilfragen zeichnet sich das ab. Im ganzen aber gibt es einander widersprechende Ansichten. Für manche Ökologen scheint die alte Auffassung fast wieder hergestellt. Pimm meinte bereits 1984 (PIMM 1984), daß man anfangs andere Kombinationen von Bedeutungen der Diversitäts- und Stabilitätsbegriffe als später in der Kritikphase vor Augen hatte. Beziehe man sich aber auf die gleichen, so sei die Übereinstimmung oft gut. Andere Autoren sehen für eine solche Rehabilitierung weniger gute Gründe, so etwa LAWTON & BROWN (1993), wenn sie Ehrlichs "rivet hypothesis" mit dem Verweis auf die Redundanz der Arten und vor allem die ökologische Einflußlosigkeit des Großteils der seltenen Arten kritisieren. Im folgenden werden einige der Punkte angesprochen, hinsichtlich derer man meint, sicheren Boden erreicht zu haben; doch auch da gibt es mitunter noch Zweifel.

"Gummi und Glas"

Eine Zeitlang schien es, als ob sich eine von der traditionellen Diversität-Stabilitäts-Theorie sehr verschiedene, aber erneut überaus einfache Lösung abzeichne. Sie wurde oben, als auf die dynamische Fragilität der komplexen Gesellschaften und die Resilienz der "instabilen" einfachen Gesellschaften hingewiesen wurde, schon angedeutet. HAMPICKE (1979) schrieb: "Ein Hauptmangel des traditionellen Diversitäts-Stabilitäts-Theorems war die Unschärfe hinsichtlich des Inhalts von 'Stabilität', umso mehr, als sich hierunter nicht nur graduell verschiedene, sondern einander ausschließende, antagonistische Konzepte verbergen. (...) Da in den reifen, protektiven Klimaxökosystemen gerade die komplexen Beziehungen stark vertreten sind, ist es nicht verwunderlich, wenn diese Systeme unelastisch sind. Konstante ('resistance') und elastische ('resilience') Ökosysteme verhalten sich zueinander etwa wie Glaskörper und Gummimassen. Erstere behalten ihre Gestalt gegenüber äußerem Streß bis zu einem gewissen Grad vollständig; wird aber eine Grenze überschritten, so zerbrechen sie. Die zweiten sind nicht 'formbeständig', aber auch unter massiven äußeren Einflüssen wesentlich überlebensfähiger."

Dieses Bild ist sehr eingängig. Gerade deshalb sollte es, wie GOODMAN (1975) anläßlich anderer Metaphern, die den Sachverhalt "offensichtlich" erscheinen lassen, warnte, mißtrauisch machen. Auch wenn es in vielen realen Situationen eine gute Orientierung zu geben scheint, dürfte es doch allzu sehr vereinfachen, als daß man in ihm die Lösung des Problems schlechthin sehen könnte. In Tilmans und McNaughtons Experimenten z. B. waren Resistenz und Resilienz *gleichsinnig* mit der Diversitätsänderung korreliert, und zwar im Sinne der alten Diversität-Stabilitäts-These.

In Pflanzengesellschaften steigert Vielfalt die Stabilität der Biomasseproduktion

Bezüglich einiger *Teil*aspekte dieser These scheint die neuere Forschung aber doch zu Ergebnissen geführt zu haben, die Bestand haben dürften. Dazu gehören vor allem die eben genannten Befunde von McNaughton und Tilman. Zu bedenken ist aber, daß sie sich nur auf den Zusammenhang zwischen Artendiversität von *Pflanzen*gesellschaften und der Stabilität ihrer Biomasseproduktion beziehen. Daß es einen solchen Zusammenhang gibt, ist allerdings im Prinzip schon viel länger bekannt und auch experimentell demonstriert worden (WOODWARD 1993 weist auf ELLENBERG 1954 hin). Er liegt im Grunde auf der Hand: Wenn - so Woodward

beispielsweise in einem trockenen Jahr einige Arten besonders produktiv sind, so werden dies in einem nassen andere sein. Die durchschnittliche "ecosystems response", etwa die Nettoprimärproduktivität über einige Jahre, wird um so konstanter sein, je höher die Vielfalt an Arten (mit unterschiedlichen Ansprüchen) ist.

Bei Tiergesellschaften und Lebensgemeinschaften aus Tieren und Pflanzen haben wir es allerdings mit einem ganz anderen Fall zu tun. Anders als zwischen Pflanzen, wo an Interaktionen im wesentlichen nur Konkurrenz eine Rolle spielt, sind vor allem konsumtive Beziehungen relevant, so daß sich insbesondere der Interaktionen betreffende Begriff der Komplexität auf einen völlig anderen Sachverhalt bezieht.
Die meisten Theorien, von MacArthur an, und auch die meisten der neueren Modellierungen befassen sich mit Systemen, in denen konsumtive Interaktionen entscheidend sind und nicht mit Systemen, wie sie Tilman und McNaughton untersucht haben.

Irrelevanz der Diversität für großräumige Stoff- und Energieströme

Ein weiteres wichtiges, allerdings weniger gut gesichertes Ergebnis hat SOLBRIG (1991) in der Hypothese formuliert, daß bezüglich der Stabilität der Stoff- und Energieströme kleinräumig die Artenzahl sehr relevant sei, großräumig aber gelte: "biodiversity is not important in carbon, nutrient, and water balance due to internal redundancies and compensations" Das scheint vor allem durch die Paläontologie bestätigt zu werden. Nach LAWTON und BROWN (1993) waren die meisten Ökosysteme der letzten 600 Millionen Jahre wesentlich artenärmer als die heutigen. Das größte von mehreren Ausrottungsereignissen (im späten Perm) könnte zudem 95-96 % dieser wenigen Arten vernichtet haben. Es gebe keinen Hinweis, daß die wichtigsten "life supporting systems", vor allem die grundlegenden biogeochemischen Zyklen, dadurch verändert worden seien, daß weniger Arten an den Prozessen beteiligt waren. Diese Zyklen und auch das Klima haben sich mehrmals erheblich gewandelt, aber man habe keinen Grund anzunehmen, daß dies eine Folge stark verringerten Artenreichtums gewesen sei (LAWTON & BROWN 1993). Allerdings bleibt fraglich, ob sich daraus ableiten läßt, daß der derzeitige Artenrückgang keine ökosystemaren Folgen dieser Art haben wird. Die genannten Autoren geben zu bedenken: Die Geschwindigkeit der Ausrottung ist heute um ein Vielfaches höher als die der größten Massenausrottungen der Vergangenheit. Es dürfte - in dieser globalen Dimension - vermutlich nicht das *Ausmaß* des Verlustes eine Stabilitätsgefährdung sein, aber vielleicht könnte das *Tempo* der Diversitätsminderung eine darstellen.

Diversitätsverminderung durch Diversitätsverminderung

Die stofflich-energetischen ökosystemaren Funktionen sind aber nicht alles, was man durch die aktuelle Diversitätsverminderung in seiner Stabilität gefährdet sieht. Die Befürchtungen richten sich auch auf eine Instabilität des Artenbestandes selbst durch die Reduzierung der Artenzahl. Sicher sind viele der einschlägigen Formulierungen zirkulär; dennoch könnte die Befürchtung berechtigt sein. Denn es wäre ja möglich, daß das Unterschreiten einer bestimmten Grenze der Vielfalt die Existenzmöglichkeit weiterer Arten gefährdet und eventuell gar eine Kettenreaktion von Extinktionen auslöst; externe Ausrottungsursachen könnten interne in Gang setzen.
Gewiß kennt man zahlreiche Beispiele für solche Prozesse, doch sind wir weit von der Möglichkeit einer Verallgemeinerung entfernt. Es ist dabei vor allem zu bedenken, daß eine Aussage über die Wirkung der Änderung der puren Arten*zahl* (und -verteilung) verlangt ist, und daß alle Beispiele, die zeigen, daß die Eliminierung *bestimmter* Arten den Verlust anderer Arten nach sich zieht, nicht als Argument für die "Erhaltung *der Biodiversität*" gelten können (denn über mögliche Redundanz ist mit noch so vielen Beispielen dieser Art nichts ausgesagt). Arbeiten, die so argumentieren (z.B. EHRLICH & EHRLICH 1992), sind darum bereits im Ansatz verfehlt.

Statt Generalbegründung für Naturschutz: Forschungsprogramm

Die generelle für die Naturschutzdiskussion relevante Aussage, die sich dem heutigen Stand der Forschung entnehmen läßt, ist, daß von einem allgemeinen Zusammenhang zwischen hoher Diversität und hoher Stabilität nicht ausgegangen werden kann, und daß dem Naturschutz damit auf der Ebene der Begründung durch "materiellen Nutzen" sein Hauptargument entfällt. Aber auch die gegenteilige allgemeine These, wie sie in den 70er Jahren unter Fachleuten verbreitet war, kann nicht aufrechterhalten werden. Es gibt offenbar doch zahlreiche Situationen, in denen ein Zusammenhang zwischen Diversität und Stabilität besteht. Welche dies sind, ist allerdings kaum in ersten Umrissen geklärt. Das heißt, an die Stelle einer Generalbegründung für "ökologisches" Handeln hätte zunächst ein Forschungsprogramm zu treten, das absehbar für viele, aber nicht alle Konstellationen Begründungen, die auf einem Diversität-Stabilitäts-Zusammenhang aufbauen, liefern wird.

Es mangelt weniger an Daten als an richtigen Fragen

Was die Forschungsfragen angeht, die ein solches Programm beinhalten müßte, so lassen sich dem bisher Angeführten bereits viele entnehmen, und die in dieser Auswahl nicht berücksichtigte Literatur enthält weitere. Statt des Versuchs einer Aufzählung soll nur ein allgemeiner Hinweis gegeben werden; für ein solches Programm wäre vor allem folgendes zu beachten: Die bisherige Debatte hat erkennbar gemacht, daß es weniger an Daten gefehlt hat als daß die Fragen meist falsch gestellt bzw. die Probleme unzulässig vereinfacht worden waren. Die anti-

essentialistische Kritik hat das am deutlichsten gezeigt; auch wenn der Inhalt des jeweils verwendeten Stabilitäts- und des Diversitätsbegriffs klar ist, so zielen doch Fragen ins Leere, die sich auf "das Ökosystem" oder "die Lebensgemeinschaft" richten.

Beispiele für Differenzierungsmöglichkeiten wurden oben bereits etliche genannt, etwa bezüglich der unterschiedlichen Wirkung von Artenreichtum und Äquität. Andere, vor allem was die verschiedenen Positionen in der Nahrungskette betrifft (z.B. ist es von jeweils ganz anderer Bedeutung, ob Diversität auf Predatoren- oder auf Konsumentenebene sich ändert, vgl. z.B. PIMM 1984, KIKKAWA 1986), werden seit einiger Zeit relativ intensiv untersucht. Um die Notwendigkeit differenzierterer Fragestellung zu betonen, sei als Beispiel für die Kompliziertheit des Problems noch einmal das Monokultur-Argument aufgegriffen. Wovon wird hier eigentlich behauptet, daß es instabil sei, und wessen Diversität ist die "Diversität"?

Meist bezieht sich dieses Argument auf Predatoren-Beute-Beziehungen, insbesondere parasitische. Die Monokulturart ist die Beute (Wirt). Die Diversität der Wirtsebene ist definitionsgemäß die geringste, die möglich ist. Damit ist aber über die Diversität (oder Komplexität) des Wirt-Parasiten-*Systems* nichts gesagt. Es ist, nach allem, was insbesondere Computersimulationen ergeben haben, von Bedeutung, ob es viele oder wenige Parasitenarten gibt (Diversität bzw. Artenreichtum), ob diese untereinander in Konkurrenzbeziehungen stehen, ob sie ihrerseits Predatoren haben (Komplexität) usw. Wenn obligatorische Konsumtionsbeziehungen eine Beuteart und das Nahrungsnetz, in dessen Zentrum sie steht, aus dem biozönotischen Zusammenhang isolieren, so hat man es synökologisch gesehen mit "Monokulturen" zu tun, auch wenn diese Bestandteile von Mischbeständen sind. Andererseits sind viele Monokulturen (im Sinne von Beständen einer Art) synökologisch gesehen gar keine, weil manche Predatoren nicht obligatorische Spezialisten sind und auch außerhalb der Monokultur Nahrung finden.

Ferner ist zu fragen, auf welche Eigenschaft welcher Arten sich (welche Art von) "Stabilität" bezieht. Es ist ein Unterschied, ob Persistenz, Resistenz und Resilienz der Monokulturart gemeint sind (vgl. das oben genannte Argument von PIMM 1984) oder die Stabilität der Predatoren oder die Stabilität des Gesamtsystems (etwa hinsichtlich der Eigenschaft der Artenzahl). Das Monokulturargument bezieht sich üblicherweise auf das erstgenannte, behauptet einen ursächlichen Zusammenhang zwischen minimaler Diversität des Bestandes der Beutearten (Wirtsarten) und seiner geringen Stabilität. Die destabilisierende Wirkung geht aber von den Predatoren aus. So ist ein vermutlich stichhaltiges Argument das bekannte epidemiologische, daß wegen der geringen Wirtsdichte in Mischbeständen die überwiegend monophagen Parasiten meist auf den "falschen" Arten landen, weshalb hier Gradationen kaum auftreten (unterhalb einer bestimmten Wirtsdichte hört die Ausbreitung überhaupt auf). Daraus folgt aber zunächst nur etwas für bestimmte Aspekte der Stabilität der Predatoren- bzw. *Parasiten*population. *Ihre* Schwankungen sind in Reinbeständen größer, doch auch dies nur unter der Bedingung, daß es nicht dämpfende Mechanismen vor allem im Bereich der Interaktionen mit Predatoren, Konkurrenten und Mutualisten gibt. Ob die Wirtsart (die Art in "Monokultur") ihrerseits auf die Populationsschwankungen der Parasitenart reagiert, hängt weitgehend von Dingen ab, die sich auf der Ebene "Diversität" gar nicht behandeln lassen, etwa von bestimmten koevolutionären Beziehungen, die z.B. dafür gesorgt haben könnten, daß die Folgen des Befalls für den Wirt gering bleiben (was wohl eine allgemeine Tendenz ist, BEGON et al. 1986, Kap. 12). Zu bedenken ist auch, daß unter der Perspektive der in Monokulturen durch die Dichte der Wirtspopulation ermöglichten Gradationen der Predatoren- bzw. Parasitenpopulation wegen der verbreiteten Genotypspezifität von Wirt-Parasit-Beziehungen Monokulturen einer *Art* oft, ja meist gar nicht als Monokulturen fungieren, sondern als hochdiverse "Gesellschaften", wobei hier aber gar nicht die *Vielfalt* der Wirtspopulation an Genotypen relevant ist, sondern der *Anteil* der resistenten Linien.

Die Möglichkeiten der Differenzierung des zunächst so einfach scheinenden Problems ("ist die Instabilität von Monokulturen ein Beweis für die Diversität-Stabilitäts-Theorie?") sind damit noch nicht erschöpft. Was man an diesem Beispiel vor allem sieht, ist die Notwendigkeit geeigneter *Fragestellungen*. Denn die empirischen Untersuchungen, die darunter ausgewertet werden *könnten*, sind gerade auf diesem Gebiet enorm zahlreich, während auf Basis der alten undifferenzierten Frage auch noch so viele und genaue Daten nicht weiterhelfen können. Zudem betreffen die empirischen Untersuchungen immer nur einen winzigen Bruchteil der möglichen Fälle, und wir können nicht wissen, ob sie verallgemeinerbar sind. Es mangelt generell nicht an empirischen Ergebnissen, sondern daran, daß man selten genau weiß, worauf sie eine Antwort geben. Jede neu konstruierte Frage zeigt, daß es eine Vielzahl von Daten, Beobachtungen, Experimenten bereits gibt, deren Relevanz aber erst mit der neuen Frage hervortritt.

Danksagung

Den Teilnehmern des Seminars "Die Diversität der Diversität" im Sommer 1995 in Iffeldorf - Rainer Jakob, Franziska Knüsel, Stefan Radlmair, Jürgen Schoerbel, Angela Weil, Susanne Wildner und vor allem Astrid Schwarz und Wolfgang Zehlius - danke ich für Anregungen und Kritik.

Literatur

BEGON, M., HARPER, J. & TOWNSEND, C. (1986): Ecology. Individuals, populations and communities. Oxford.

CASE, T.J. (1990): Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA 87: 9610 - 9614.

CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - Science 199: 1302 - 1310.

DI CASTRI, F. (1989): History of biological invasions with special emphasis on the old world. - In: DRAKE et al. (Hrsg.), S. 2 - 29.

—— (1990): On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. - In: DI CASTRI, F., HANSEN, A.J. & DEBUSSCHE, M. (Hrsg.): Biological invasions in Europe and the Mediteranean Basin. Dordrecht, S. 3 - 16.

DIAMOND, J.M. (1984): Historic extinctions: a Rosetta Stone for understanding prehistoric extinctions. - In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (Hrsg.): Quaternary Extinctions: a prehistoric revolution. Tucson, S. 824 - 862.

—— (1988): Factors controlling species diversity: overview and synthesis. - Annals of Missouri Botanical Garden 75: 117 - 129.

DIAMOND, J.M. & CASE, T.J. (1986): Overview: introductions, extinctions, and invasions. - In: DIAMOND, J.M. & CASE, T.J. (Hrsg.): Community Ecology. New York, S. 65 - 79.

DOBBEN, W.H. van & LOWE-MCCONNELL, R.H. (Hrsg.) (1975): Unifying concepts in ecology. Den Haag.

DRAKE, J.A., MOONEY, H.A., DI CASTRI, F., GROVES, R.H., KRUGER, F.J., REJMÁNEK, M., WILLIAMSON, M. (Hrsg.) (1989): Biological Invasions: a Global Perspective. - Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapur.

DRURY, W.H. & NISBET, I.C.T. (1973): Succession. - Arnold Arbor. J. 54 (3): 331 - 368.

EHRLICH, P.R. & EHRLICH, A.M. (1981): Extinction. The causes and conseqences of the disappearance of species. - New York.

EHRLICH, P.R. & EHRLICH, A.H. (1992): The value of biodiversity. - Ambio 21 (3): 219 - 226.

ELLENBERG, H. (1954): Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. Vegetatio 5/6: 199 - 211.

ELTON, C.S. (1958): The ecology of invasions by animaly and plants. - London.

GIVNISH, T.J. (1994): Does diversity beget stability? - Nature 371: 113 - 114.

GOODMAN, D. (1975): The theory of diversity-stability relationships in ecology. - The Quarterly Review of Biology 50 (3): 237 - 266.

HAMPICKE, U. (1979): Ökologie und Umweltideologie. In: IMMLER, H. (Hrsg.): Materialien zur Sozialökologie. Kassel, S. 34 - 49.

HARPER, J.L. (1969): The role of predation in vegetational diversity. - Brookhaven Symposia in Biology 22: 48 - 61.

—— (1977): Population biology of plants. - London.

HARRIS, D.R. (1962): The invasion of oceanic islands by alien plants: an example from the Leeward Islands, West Indies. - The Inst. of Brit. Geographers Publ. 31: 67 - 82.

HUTCHINSON, G.E. (1959): Hommage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? - Am. Nat. 93: 145 - 159.

KIKKAWA, J. (1986): Complexity, diversity and stability. In: KIKKAWA, J. & ANDERSON, D.J. (Hrsg.): Community ecology: pattern and process. Melbourne, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, S. 41 - 62.

KING, A.W. & PIMM, S.L. (1983): Complexity, diversity, and stability: a reconcialisation of theoretical and empirical results. - Am. Nat. 122: 229 - 239

LAWTON, J.H. & BROWN, V.K. (1993): Redundancy in ecosystems. In: SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H.A. (Hrsg.), S. 255 - 270.

LEIGH, E.G. (1975): Population fluctuations, community stability, and environmental variability. In: CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (Hrsg.): Ecology and evolution of communities. Cambridge (Mass.), S. 51 - 73.

MACARTHUR, R.H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. - Ecology 36: 533 - 536.

MACK, R.N. (1989): Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. - In: DRAKE et al. (Hrsg.), S. 155 - 179.

MARGALEF, R. (1958): Information theory and ecology. - Gen. Syst. 3: 36 - 71.

—— (1968): Perspectives in ecological theory. - Chicago.

MAY, R.M. (1973): Stability and complexity in model ecosystems. - Princeton.

—— (1980): Muster in Gesellschaften aus mehrern Arten. - In: MAY, R. M. (Hrsg.): Theoretische Ökologie. Weinheim, Deerfield Beach, Basel, S. 128 - 146.

MAYR, E. (1984):
Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. - Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.

MCNAUGHTON, S.J. (1977):
Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. - Am. Nat. 111: 515 - 525.

—— (1979):
Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. - Am. Nat. 113: 691 - 703.

—— (1993):
Biodiversity and function of grazing ecosystems. In: SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H.A. (Hrsg.), S. 361 383.

MOONEY, H.A. & DRAKE, J.A. (Hrsg.) (1986):
Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. - Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokio (Ecological Studies 58).

MOULTON, P.M. & PIMM, S.L. (1983):
The introduction of Hawaiian avifauna: biogeographic evidence for competition. - Am. Nat. 121: 669 - 690.

—— (1986a):
Species introduction to Hawaii. - In: MOONEY, H.A. & DRAKE, J.A. (Hrsg.), S. 231 - 249.

—— (1986b):
The extent of competition in shaping an introduced avifauna. In: DIAMOND, J.M. & CASE, T.J. (Hrsg.): Community Ecology. New York, S. 80 - 87.

ODUM, E.P. (1969):
The strategy of ecosystem development. - Science 164: 262-270.

ORIANS, G.H. (1975):
Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. - In: DOBBEN, W.H. VAN, & LOWE-MCCONNELL, R.H. (Hrsg.), S. 139 - 150.

PIMM, S.L. (1982):
Food webs. - London.

—— (1984):
Food chains and return times. In: STRONG, D.R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L.G. & THISTLE, A.B. (Hrsg.) 1984: Ecological Communities: Conceptual issues and the evidence. Princeton, New Jersey, S. 397 - 412.

—— (1993):
Biodiversity and the balance of nature. In: SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H.A. (Hrsg.), S. 347 - 359.

RAVERA, O. (1984):
Considerations on some ecological principles. In: COOLEY, J.H. & GOLLEY, F.B. (Hrsg.): Trends in ecological research for the 1980s. NATO Conference Series I: Ecology.

REBELE, F. (1994):
Stadtökologie und Besonderheiten städtischer Ökosysteme. - Geobot. Kolloq. 11, 33 - 48.

SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H.A. (Hrsg.) (1993):
Biodiversity and ecosystem funktion. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokio.

SIMBERLOFF, D. & BOECKLEN, W. (1991):
Patterns of extinction in the introduced Hawaiian avifauna: A reexamination of the role of competition. Am. Nat. 138 (2): 300 - 327.

SOLBRIG, O.T. (1991):
Biodiversity. Sientific issues and collaborative research proposals. - MAB Digest 9: 1-77.

STENSETH, N.Chr. (1984):
Why mathematical models in evolutionary ecology? - In: COOLEY, J.H. U. GOLLEY, F.B. (Hrsg.): Trends in ecological research for the 1980s. NATO Conference Series I: Ecology, S. 239 - 287.

STÖCKER, G. (1979):
Ökosystem - Begriff und Konzeption. - Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 3: 157 - 176.

TILMAN, D. (1988):
Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. - Princeton, New Jersey.

TILMAN, D. & DOWNING, J.A. (1994):
Biodiversity and stability in grasslands. - Nature 367: 363 - 365.

TILMAN, D. & WEDIN, D.A. (1991):
Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. - Ecology 72 (3): 1038 - 1049.

TILMAN, D. DOWNING, J.A. & WEDIN, D.A. (1994):
Reply. - Nature 371: 114.

TREPL, L. (1990):
Forschungsdefizite: Naturschutzbegründungen. In: HENLE, K. & KAULE, G. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland (Berichte aus der Ökologischen Forschung Band 4 KFA Jülich), S. 424 - 432.

WHITTAKER, R.H. (1965):
Dominance and diversity in land plant communities. Science 147: 250 - 260.

WOLDA, H. (1978):
Fluctuations in abundance of tropical insects. - Am. Nat. 112: 1017 - 1045.

WOODWARD, F.I. (1993):
How many species are required for a functional ecosystem? - In: SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H.A. (Hrsg.), S. 271 - 291.

WOODWELL, G.M. & SMITH, H.H. (Hrsg.) (1969):
Diversity and stability in ecological systems.- New York (Brookhaven Symposia in Biology 22).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Ludwig Trepl
Lehrstuhl für Landschaftsökologie der
Technischen Universität München
D-85356 Freising-Weihenstephan

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: Beiheft_12

Autor(en)/Author(s): Trepl Ludwig

Artikel/Article: Die Diversität-Stabilitäts-Diskussion in der Ökologie 35-49