

Funktionale Aspekte der Biodiversität

- K. Eduard Linsenmair, Würzburg -

Abstract

The enormous variety of organisms and the functional units that have been shaped by their intricate interrelationships represent our most remarkable biological heritage. They are one of our vital and completely indispensable life support systems. Without high levels of diversity the many free goods and services provided by ecosystems, upon which our existence depends, cannot be procured. All the processes that underlie these goods and services depend on the interaction of organisms in place and time. In spite of this fundamental importance the exploration of biological diversity and its underlying structures and functions have been strongly neglected for decades in the second half of the 20th century. Only after acknowledging the massive anthropogenic destruction of biological diversity in all its facets, which has reached global dimensions („global change“), has a re-evaluation in recent years and a renewed research interest been possible. Such efforts have come together under the catch word „biodiversity“.

The new research on biodiversity is, however, much more than only taxonomy and systematics whereby both of these disciplines are indispensable for it. The origin of high diversity is a steady evolutionary trend that we can repeatedly observe on various levels of analysis and thus appears to be a repeatedly time-tested principle. Nevertheless, diversity is distributed very unevenly between biocenoses. Questions that address the functional aspects and possible disturbances that are brought about by their reduction can only be answered on a relative level of observation. Uncontested when inquiring about the function of biodiversity is the large role of the various functional groups (guilds) and keystone species. Less clear and thus, in part, controversial is the importance of diversity within guilds. Some authors champion the hypothesis of large scale redundancy. In the following short and therefore necessarily very fragmentary presentation, an overview of the more recent results of the central theme will be presented, followed mainly by a discussion of the question concerning redundant species and a rejection of this concept in its narrow sense. Finally, the question will be discussed which conclusions should be drawn from current knowledge at the level of scientific policy. To preserve biodiversity it is necessary, among other things, to have sufficiently large protected areas in which natural processes can take place without human management and without too massive disturbances. Regarding the necessary research we need new tools that do justice to the temporal and spatial scales in which ecosystem processes take place.

1. Einleitung

Von den uns bekannten Planeten ist nur die Erde belebt. Dieses Leben hat im Lauf seiner Evolution unsere Welt - gegenüber dem zu erwartenden Entwicklungsweg eines leblosen Planeten - fundamental verändert. Alles heutige Leben hängt unabdingbar von anderem Leben ab, ist in das vielschichtige, dynamische Netz der weltumspannenden Biosphäre eingebunden. Basal bestehen die Knoten des Lebensnetzes aus allen im Moment gerade vorhandenen Organismen. Diese bilden überindividuelle Funktionsstrukturen und damit weitere Knoten auf höheren Integriationsebenen: u.a. in Form von Populationen, Arten, Gilden, Vegetationseinheiten, Zönosen, Ökosystemen und

Großbiomen. Diese Knoten und ihre Verbindungen weisen niveauspezifische Eigenschaften auf (die sich z.B. in für uns überlebenswichtige ökosystemare Leistungen niederschlagen), die mehr sind als die Summe dessen, was die einzelnen Einheiten des darunter liegenden Niveaus zeigen. Auf allen Ebenen stoßen wir dabei auf hohe Variabilität, besonders leicht erkennbar und allgegenwärtig (und Menschen seit Urzeiten bewusst) auf dem Artniveau, wo sich auch Nächstverwandte sehr deutlich voneinander unterscheiden können, wobei sich die Unterschiedlichkeit mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad aber immer verstärkt.

Die Diversität des Lebens hat die Biologen schon immer fasziniert. Sie zu erfassen und zu ordnen, wurde lange Zeit als eine ganz zentrale Aufgabe der Biologie gesehen. Mit der Entfaltung der molekularen Biologie und dem steilen Aufschwung apparativer und experimenteller Forschung in vielen weiteren Teilgebieten biologischer Forschung gerieten die mit der Diversität traditionell befassten Arbeitsfelder: Taxonomie, Systematik, Faunistik, Biogeographie für Jahrzehnte ins Abseits des Ansehens und der Förderung und damit unter anderem in eine Nachwuchskrise, die sich bei der bisher nur zaghafst begonnenen besseren Förderung dieser Disziplinen nicht schnell beheben lassen wird, zumal die Chance zur Kontinuität in der Weitergabe des Wissens in vielen Fällen durch den Tod des/der weltweit letzten Experten für zahlreiche Taxa schon verspielt worden ist.

Es bedurfte erst der Wahrnehmung der massiven Bedrohung der biologischen Diversität durch den anthropogenen „global change“, zunächst vermittelt durch die z.T. auch von einem breiteren Publikum rezipierten Bücher von RAVEN (1980), MYERS (1984), WILSON & PETER (1988), DEUTSCHER BUNDESTAG (1990), WILSON (1992) u.a., um wieder verstärktes Interesse an der Vielfalt des Lebens zu wecken und breiteren Kreisen innerhalb und außerhalb der Biologie klar zu machen, wie extrem weit wir von einer Erfassung der Vielfalt des Lebens auf unserer Erde entfernt sind (vgl. dazu die noch immer andauernde Diskussion um die Zahl der rezenten Arten: u.a. ERWIN 1982, STORK 1988, GASTON 1991, GROOMBRIDGE 1992, MAY 1992, MAY 1994, HEYWOOD & WATSON 1995, KÖNIG & LINSENMAIR 1996, REAKA-KUDLA et al. 1997, WATSON et al. 1995).

2. „Biodiversität“ - nur ein Schlagwort ohne neue Inhalte?

Das neuerwachte Interesse an der Vielfalt des Lebens findet man größtenteils unter dem Banner „Biodiversität“ versammelt. Dieser Terminus ist [vor allem nach der United Nations Conference on the Environment and Development (UNCED) in Rio 1992 mit den Agenda 21 und der Convention on Biological Diversity (CBD)] zum Schlagwort - ganz besonders auch auf der politischen Bühnengeworden. Damit ist dieser Begriff unvermeidlich auch vielfachem Missbrauch ausgeliefert. Solcher Missbrauch rechtfertigt aber nicht, Biodiversitätsforschung generell zum Verkaufstrick zu erklären, der nur die alten Gestalten Taxonomie und Systematik in neue Kleider hüllen und sich über die positive Wertbesetzung des Begriffs sonst unzugängliche Forschungsmittel aus öffentlichen Töpfen erschließen wolle, sonst aber nichts Neues zu bieten habe, wie auch von Kollegen aus Nachbarfeldern immer mal wieder behauptet wird (s.z.B. GHILAROV 1996).

Die akute Bedrohung der Diversität wurde zunächst von Naturschützern und dann von Ökologen erkannt und thematisiert (s. Literaturzitate im letzten Abschnitt der Einleitung, u.a. sind hier z.B. noch zu nennen: SOULÉ & WILCOX 1980, SOULÉ 1986, EHRLICH & WILSON 1991, EHRLICH & EHRLICH 1991, PIMM 1991, LOVEJOY 1994). Die Betrachtungsweisen dieser Disziplinen und fachübergreifende Diskussionen führten zu vielen neuen Fragen - und damit zu mehr als nur neuen Kleidern (s. hierzu z. B. HUSTON 1994, ROSENZWEIG 1995, REAKA-KUDLA et al. 1997). Ziel der klassischen Taxonomie und Systematik war es, Ordnung in eine gegebene Vielfalt zu bringen. Die Vielfalt selbst war dabei weder in ihrer Genese noch in ihren aktuellen Funktionen ein direkter Forschungsgegenstand dieser Fachdisziplinen.

Die Ökologen haben sich vor allem für Prozesse interessiert. Mit der großen Vielfalt von Lebensformen und Interaktionen in komplexeren Systemen konfrontiert, bestand ihre Problembewältigung fast immer darin, die Vielfalt der Mitspieler und ihrer oft nicht im Detail bekannten unterschiedlichen Beziehungen zu einander auf einige wenige funktionelle Gruppen und auf möglichst basale Funktionen zu kondensieren. Dabei verfahren sie oft ungemein großzügig. Den einzelnen Arten - von keystone species gelegentlich abgesehen - schenkten sie bei Prozessanalysen meist keine nähere Aufmerksamkeit („... biodiversity, which ten years ago was considered unimportant by most ecosystem ecologists ...“ (TILMAN 2000). Erst in jüngster Zeit wurde die Diversität der Akteure und die Diversität ihrer Beziehungen auch innerhalb eines Funktionskreises selbst zum expliziten Gegenstand sowohl der Evolutionsbiologie wie auch der Ökologie, wobei die folgenden basalen Fragen gestellt werden:

- 1) Was sind die evolutiven Ursachen der Entstehung dieser enormen Diversität auf allen Ebenen biologischer Funktionseinheiten?
- 2) Welche Bedeutung hat die Diversität für die strukturellen und funktionellen Eigenschaften von Ökosystemen, speziell für die von ihnen erbrachten Serviceleistungen, von denen wir z.T. existentiell abhängen.
- 3) Welches sind die aktuellen Mechanismen ihrer Bewahrung?

3. Biodiversität: evolutive Trends

Zur Evolution soll hier nur Basalstes angemerkt werden, da sie aus Platzgründen aus der Darstellung weitestgehend ausgeblendet werden muss. Nach jedem der großen Diversitätseinbrüche, deren unmittelbare Ursachen ja nach den gängigen Theorien vergleichsweise sehr kurze Wirkzeiten hatten, gab es zunächst noch für viele 10- bis 100tausende von Jahren weitere starke Diversitätsabnahmen (HSU 1982, JABLONSKI 1986, RAUP 1986). Ihnen folgten dann aber stets wieder langandauernde exponentielle Diversitätszunahmen (s. COURTILLOT & GAUDEMER 1996). Blieb genügend Zeit, bevor die nächste diversitätsreduzierende Katastrophe eintrat, wurde stets höhere Vielfalt als zuvor erreicht. Dabei kam es nach den großen Faunenschnitten immer zu massiven Veränderungen bei den dominanten Taxa und die Zeiten, die verstrichen, bis das alte Diversitätsniveau wieder erreicht war, betrug stets viele Millionen Jahre (ELDREDGE 1997). Die Einstellung längerfristig ungefähr beibehaltener Diversitätsniveaus (relativer Stasis) beobachten wir nur auf hohem Diversitätsniveau. Evident ist die starke Ähnlichkeit der aus den paläontologischen Befunden erschlossenen Zunahme der Diversität mit logistischen Populations-Wachstumskurven (COURTILLOT & GAUDEMER 1996), was die vorerst unbeantwortbare Frage nach der Natur von Kapazitätsgrenzen für die Diversität aufwirft.

Die Entstehung hoher Diversität scheint ein genereller, globaler Evolutionstrend zu sein, der auch für jedes einzelne Ökosystem gilt: alle wirklich alten Systeme auf der Erde sind artenreich, soweit die abiotischen Randbedingungen nicht so extrem sind, dass sie für Organismen physiologisch unüberbrückbare Barrieren darstellen (HUSTON 1994, ROSENZWEIG 1995). Allein dieser im Verlauf der Stammesgeschichte der Lebewesen immer und immer wieder zu beobachtende Trend zur Evolution einer hohen Diversität sollten uns warnen, die Schraube der biologischen Diversität so stark zurückzudrehen, wie wir das derzeit tun. Starke Reduktionen scheinen, wie gerade zuvor anhand der historischen Befunde zu den Massenextinktionen schon dargelegt, stets zu Destabilisierungen mit weiteren massenhaften Dominoeffekten und verbundenen („linked“) Extinktionen und dann schließlich im Zuge einer prinzipiellen Erholung in aller Regel zu sehr anderen Systemen, was die dominierenden Taxa angeht, zu führen. Dabei liegt schon der Umkehrpunkt vom negativen zum positiven Wachstum völlig außerhalb der für uns relevanten zeitlichen Horizonte, von der Wiedereinstellung des alten Diversitätsniveaus einmal ganz abgesehen.

4. Relative Diversität als Betrachtungsebene

Im Beitrag von W. BARTHLOTT (in diesem Band) wird die sehr ungleiche Verteilung der Diversität der Gefäßpflanzen dargestellt. Solche vorerst nur für sehr wenige sonstige höhere Taxa möglichen Darstellungen der weltweiten Diversität sind eine Voraussetzung für das Verständnis der globalen Diversitätsverteilung. Diese zu verstehen, ist eine der wichtigsten Aufgaben, vor die sich die Ökologie und die Biogeographie gestellt sehen, bei der in jüngerer Zeit zwar deutliche Fortschritte gemacht wurden, die aber noch in keiner Weise als auch nur annähernd gelöst betrachtete werden kann (GASTON 2000). Neben extrem diversen (wie vielen Tieflandregenwald- oder Korallenriffzönosen) finden wir auch relativ arme, natürliche Gemeinschaften auf z.B. Sonderstandorten und zu dem/den extremen Ende(n) bei verschiedenen, z.B. klimatischen und anderen ökologische relevanten Gradienten hin (GASTON & WILLIAMS 1996, BROWN & LOMOLINO 1998) oder auch nur aufgrund der historischen Entwicklung (u.a. ELLISON et al. 1999). Auch dann, wenn starke Störungen (z.B. FIRTH & FISHER 1992) in der jüngeren Erdgeschichte diese Armut verursacht haben, ist doch in den meisten Fällen so viel Zeit verflossen, dass nur solche Ökosysteme bis in die heutige Zeit überdauert haben können, die alle essentiellen systemerhaltenden Leistungen in ausreichender Qualität und Quantität zu erbringen vermögen, wozu u.a. auch gehört, dass sie z.B. mit natürlichen Störungen, die in ihrer Geschichte relativ häufig aufgetreten sind, „umgehen“ können.

Das heißt aber, dass bei der Frage, welche Rolle die Diversität für das Funktionieren unterschiedlicher Systeme spielt, hohe und niedrige Diversität nur relative, auf das jeweils betrachtete System bezogene Größen sein können. Wo absolute Diversitätswerte sich um Zehnerpotenzen unterscheiden, wie dies beim Vergleich der besonders artenreichen tropischen mit vielen Systemen der gemäßigten und der höheren Breiten der Fall ist, müssen wir zwar in bestimmten Bereichen fundamentale Unterschiede in Strukturen und Funktionen erwarten (s.z.B. FLOREN & LINSENMAIR 1998, FLOREN & LINSENMAIR 2000), die sollten sich aber nicht auf alle Leistungen -z.B. auf die Stabilitätseigenschaften- auswirken (McCANN 2000), denn hier unterlagen alle Gefüge im ganz Grundsätzlichen prinzipiell vergleichbaren Selektionsdrucken, von denen wir erwarten sollten, dass sie zu ähnlichen Mechanismen z.B. einer Dämpfung biotisch bedingter Systemfluktuationen führen sollten. Keines der hier betrachteten terrestrischen Systeme ist in den letzten Jahrhunderttausenden von kurzfristigen starken Störungen und längerfristigen Veränderungen seiner (z.B. klimatischen) Randbedingungen verschont geblieben.

So trivial diese Einsicht ist, so wenig Beachtung findet sie in vielen Ausführungen zu diesem Thema. Es kann dann aber nicht wundernehmen, dass Ergebnisse dann widersprüchlich oder gänzlich unklar erscheinen müssen, wenn Unvergleichbares zusammengeworfen und auf einer z.B. absoluten anstelle einer relativen Diversitätsebene diskutiert wird.

Die Frage, die uns angesichts der Biodiversitätskrise zentral interessieren sollte, ist demnach also: Welche funktionale Rolle spielt die jeweilige spezifische Diversität in einem bestimmten System und was ist bei der Reduktion dieser Diversität als Reaktion dieser Gemeinschaft zu erwarten. Im Detail wird sich hier nicht nur jedes Ökosystem von jedem anderen unterscheiden, sondern schon kleinere funktionelle Gruppen, z.B. Gilden oder in ein Nahrungsnetz eingebundene Produzenten und Konsumenten dürften sich oft sehr verschieden verhalten.

5. Diversität ist Voraussetzung aller fundamentaler Ökosystemleistungen

Unzweifelhaft ist, dass ohne ein Mindestmaß an Diversität kein ökologisches System funktionsfähig ist, es keine der ökosystemaren Leistungen erbringen könnte, von denen einige hier genannt seien: Energieflüsse, Stoffflüsse und Stoffkreisläufe (BEGON et al. 1991); Bodenbildung, Bodenfruchtbarkeit, Schutz vor Bodenerosion, Nährstoffretention und Nährstoffbereitstellung (z.B.

(WBGU - Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung 1994), Wasserreinigung (und z.B. auch Bildung und Freihaltung des für den Grundwasserfluss unabdingbar notwendigen Boden-Porenvolumens (HUSMANN 1978), Klimakontrolle und Regelung der Atmosphärenzusammensetzung (z.B. auch biologische Kondensationskeime für Regenbildung (SANDS et al. 1982 u.a.), Produktivität, Stabilitätseigenschaften, kurzfristige Anpassungsfähigkeit und langfristiges Evolutionspotential und nicht zuletzt auch die Erhaltung der Diversität selbst. Alle diese und zahlreiche weitere Leistungen sind ohne biotische Interaktionen zwischen verschiedenen Arten, die verschiedene Funktionstypen repräsentieren und sich auf verschiedene Weise regelnd und steuernd fördern oder hemmen, nicht vorstellbar. Da alle Organismen stets nur an bestimmte Umwelten angepasst sind und dominante Kosmopoliten - zumindest auf der Ebene der höheren Pflanzen und vielzelligen Tiere (vom Menschen und von ihm direkt oder indirekt geförderten Arten dabei abgesehen) nicht existieren, bedarf es allein schon aus diesem Grund — der stets gegebenen lokalen bzw. regionalen Anpassung — einer hohen Diversität auch bei solchen Arten, die gleiche Funktionstypen repräsentieren.

Von der **klassischen Nischentheorie** her hätte man erwarten sollen, dass nicht mehr Arten in einem Habitat koexistieren können, als es dort limitierende Ressourcen gibt. Schon früh aber zeigte sich, dass dies wohl nicht so ohne weiteres zutreffen kann [s. Hutchinsons (HUTCHINSON 1961) „paradox of diversity“]. Im Modell zeigt sich aber, dass neben etlichen weiteren theoretischen Möglichkeiten z.B. räumlich-zeitliche Heterogenität in der Verfügbarkeit von zwei oder mehr limitierenden Ressourcen, diese Beschränkung auch in einer durch interspezifische Konkurrenz strukturierten Lebensgemeinschaft aufhebt und damit eine dichtere Artenpackung erlaubt als zunächst theoretisch angenommen [Zusammenfassung z.B. TILMAN & PACALA (1993)].

6. Zusammenhang zwischen Diversität und Ökosystemleistungen: basale Modelle

Abb. 1 gibt in sehr einfacher und schematischer Form die verschiedenen Hypothesen wieder, die hier für den Zusammenhang zwischen der Diversität und Ökosystemleistungen vorgeschlagen wurden. In 1a wird ein linearer Zusammenhang zwischen der Ökosystemfunktion und der Artenzahl postuliert (MACARTHUR 1955).

In 1b wird angenommen, dass zwar jede Art etwas zur Leistung beiträgt, dass aber stets eine gewisse Redundanz herrscht und somit einzelne Arten ausfallen können, ohne dass es zu erheblichen Leistungseinbußen kommt, dass es aber unterhalb einer bestimmten Diversitätsschwelle zum plötzlichen und katastrophalen Zusammenbruch kommt - wie im etwa diesem Schema entsprechenden Nietenmodell von EHRlich und EHRlich, in dem beim Ziehen zu vieler Nieten, an einer kritischen Stelle der plötzliche Absturz des Flugzeugs resultiert.

Hypothese 1c Redundanzhypothese von WALKER (1992): Sie geht von einer äußerst weitgehenden Redundanz aus, die bei Zutreffen die radikale Reduktion der Betrachtung nur auf funktionale Gruppen rechtfertigen würde. Die Arten innerhalb einer Gilde sollen sich bei Ausfall gegenseitig voll ersetzen können, so dass auch starke Reduktionen der Diversität innerhalb einer Gilde zu keinen Leistungseinbußen führen.

In 1d schließlich nach LAWTON (1994) gibt es keinen oder keinen eindeutig definierbaren Zusammenhang zwischen Artenzahl und Leistung, entscheidend ist allein die Kombination der Arten.

Klar ist, trotz unseres noch höchst begrenzten Wissens, dass diese sehr abstrakten Modelle von der Realität der meisten Ökosysteme weit entfernt sind. Zumindest artenreiche Ökosysteme dürften vermutlich Elemente aller 4 Hypothesen enthalten und zusätzlich viele nicht-lineare Eigenschaften, die sich allenfalls im Modell von LAWTON andeuten. Wobei inzwischen allgemein akzeptiert

tiert ist, dass die artenmäßige Zusammensetzung einer Zönose sehr wichtig ist, z.B. das Vorhandensein oder Fehlen von Schlüsselarten (key-stone species), die speziellen Formen der Interaktionen der Organismen in den entsprechenden Lebensgemeinschaften eine große funktionale Bedeutung hat (z.B. JOHNSON et al. 1996).

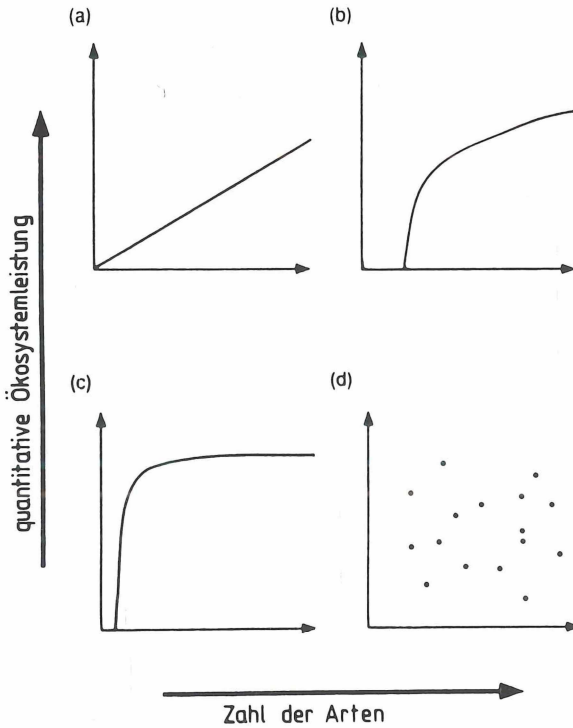


Abb. 1: Schematische Darstellung der Grundhypothesen zum Zusammenhang zwischen Diversität (= hier Zahl der Arten) und quantitativen Leistungen von Ökosystemen (nach JOHNSON, K.H. et al., 1996 und LAWTON, J.H., 1994, verändert). Zur näheren Erläuterung, s. Text

Bekanntlich können einzelne Arten ganze Ökosysteme tiefgreifend verändern: Der Nilbarsch im Victoria-See (u.a. WITTE et al. 1992a, WITTE et al. 1992b, KITCHELL et al. 1997) oder die Trugnatter *Boiga irregularis*, die die endemische Vogelfauna Guams im Verlauf von etwa 30 Jahren ausgerottet hat (PIMM et al. 1995), sind 2 von vielen Beispielen. Demnach hat man bei solchen Studien, die nach der funktionalen Bedeutung allein der höheren oder niedrigeren Diversität fragen, das Problem, dass man Effekte der spezifischen Artenzusammensetzung von reinen Diversitätseffekten unterscheiden können sollte (s. dazu z.B. TILMAN 1999, JOHNSON et al. 1996). Es scheint sehr fraglich, ob man dies wirklich kann (s.z.B. SCHLÄPFER & SCHMID 1999), denn verschiedene Arten haben verschiedene Geschichten und damit auch verschiedene Reaktionsnormen, auch wenn sie sich ökologisch sehr ähnlich zu sein scheinen.

7. Die funktionale Bedeutung der Biodiversität innerhalb von Gilden

Die Frage nach der funktionalen Bedeutung der Diversität lässt sich nun einengen, nachdem nicht strittig sein kann, dass man unterschiedliche Funktionstypen für die Ökosystemleistungen braucht. Sie lautet: Wie wichtig ist die Diversität innerhalb von funktionalen Gruppen. Herrscht hier vielleicht tatsächlich die hohe Redundanz, die von WALKER (loc.cit.) in seinem Modell ange-

nommen wird und sind damit viele Arten letztlich funktional überflüssig? Können sich die Mitglieder einer Gilde gegenseitig weitgehend bis vollständig ersetzen? Dabei soll das Problem, ob die zuverlässige Gildeneinteilung und Gildenzuordnung in komplizierteren Gemeinschaften überhaupt mit der nötigen Schärfe und Eindeutigkeit möglich ist (was sicher nicht immer der Fall ist, wo Autoren dies tun), hier ganz ausgeklammert werden und davon ausgegangen werden, dass dies möglich sei.

Es sei zunächst aber noch auf zwei allgemeine Punkte hingewiesen, die man sich bei dieser Analyse stets vergegenwärtigen sollte.

- 1) Ein Grund dafür, dass die Biodiversitätsproblematik nicht frühzeitiger erkannt und intensiver bearbeitet wurde, ist in der Biogeographie der Ökologen zu suchen. Sie sind nur in den gemäßigten und hohen Breiten abundant. Deshalb haben sie sich in erster Linie mit — durch die Eiszeiten verarmten und vom Menschen schon vor dem Beginn jeder Forschung massiv beeinflussten — Gemeinschaften befasst (s. dazu auch Angaben im Beitrag von BARTHOLOTT in diesem Band). Nur aus der Analyse solcher Systeme heraus kann man folgern (HOLLING 1992), nur eine kleine Zahl von Pflanzen, Tieren und abiotischen Prozessen würde Ökosysteme über viele Stufen räumlicher und zeitlicher Dimensionen prägen. Wer ältere, „reifere“ Systeme - z.B. einen Tieflandregenwald oder ein Korallenriff - untersucht, dürfte wohl kaum zu solchen Schlussfolgerungen kommen - und prototypisch sind eher solche Systeme, die eine sehr lange evolutive, nie ganz massiv unterbrochene Evolutionszeit hinter sich haben, als in jüngerer Zeit massiv gestörte, die sich vermutlich in einem Prozess einer zunehmenden Diversifizierung befinden (LEIGH 1999: „ ... I am convinced that the road to a proper understanding of ecology and evolution begins and ends in the tropics.“)
- 2) Ein weiterer Punkt ist der, dass uns durch die räumliche und zeitliche Beschränktheit unserer Forschungen makroökologische Prozesse entgehen. Damit laufen wir große Gefahr im räumlichen Ausschnitt nur Mosaiksteine und kein Gesamtbild erkennen, in der kurzen Zeit nur einzelne Schritte verfolgen, nicht aber daraus den Gesamtweg extrapolieren zu können (MAURER 1999). Solche Prozesse, die vom einzelnen Forscher nicht mehr erfasst werden können, wirken allenthalben und ruinieren die Mehrzahl der wenigen langfristigen Experimente, in denen versucht wurde, durch experimentelle Eingriffe Gemeinschaften über längere Zeit zu verändern, um die Folgen ihrer Elimination oder Abundanzreduktion zu studieren (s. dazu Beispiele im gerade zitierten Buch von MAURER).

8. Biodiversität (vor allem innerhalb von Gilden) und Ökosystemleistungen

Was sind nun Befunde, die zur Frage der Diversität innerhalb von Gilden Aussagen erlauben?

Eine Hauptfrage ist, wieweit hohe Diversität die Stabilität von Ökosystemen positiv oder negativ beeinflusst (s. dazu als jüngste Diskussionsbeiträge: CHAPIN et al. 2000, McCANN 2000, TILMAN 2000). Dabei verbergen sich unter dem Begriff Stabilität recht verschiedene ökologische Eigenschaften (s.z.B. LINSSENMAIR 1995): **Konstanz** gegen Umweltschwankungen, **Resistenz** gegen aperiodische Störungen, **Elastizität**: nach störungsbedingten Ausschwingen kehrt das System wieder zum alten Zustand zurück, **Persistenz** als Zeithorizont der Existenz des Systems.

Die Annahme der positiven Korrelation zwischen der Diversität von Lebensgemeinschaften und solchen Stabilitätseigenschaften war bis zum Beginn der 70er Jahre ein weit verbreitetes intuitives Konzept (ELTON 1958, MACARTHUR 1955). Dann wies MAY (1972) nach, dass im Lotka-Volterra Konkurrenz-Modell höhere Diversität lokal geringere Stabilität verursacht. Allerdings bezog sich diese Aussage auf die Abundanzen der interagierenden Populationen und nicht auf die Zönose als Ganzes (s. dazu MAY (1974, 2nd edition), MACARTHUR 1955).

Dies fand aber keine weitere Beachtung— und die ganze Diversitäts-/Stabilitätsdiskussion erstarb für mehr als ein Jahrzehnt weitgehend (s. auch LINSENMAIR 1995). Im Zuge des neu erwachten Interesses an Diversitätsfragen wurde diese Diskussion in den letzten Jahren aber wiederbelebt. Die Mehrzahl der publizierten theoretischen und empirischen Studien sprechen für eine positive Korrelation. Die letzteren sind aber fast alle kleinräumig und kurzzeitig (MCNAUGHTON 1993) und die Ergebnisse z.T. unterschiedlich interpretierbar.

Längerfristiger Untersuchungen haben Tilman mit Mitarbeitern (s. TILMAN 1999 und dort aufgeführte Publikationen aus seiner Arbeitsgruppe) durchgeführt. Sie haben über 11 Jahre auf mehr als 200 Experimental- und Kontrollflächen eines Graslands in Minnesota die Diversität der Primärproduzenten manipuliert und die resultierenden Effekte auf die Produktivität, die stehende Biomasse, die Resistenz gegen Einwanderung von Arten - bei von Jahr zu Jahr variierenden klimatischen Bedingungen - und die Folgen einer starken Dürre untersucht. Sie fanden, dass zunehmende Diversität die Produktivität und stehende Biomasse stabilisierte, die Varianz reduzierte und dass die diverseren Flächen resistenter gegen Dürre waren. Dies gilt aber nur für die Gemeinschaft insgesamt. Die Abundanzschwankungen der einzelnen Arten nahmen in Übereinstimmung mit den Modellrechnungen von MAY (1974) bei steigender Diversität zu. Die Resistenz gegen die Einwanderung zusätzlicher Arten stieg in allen Versuchsflächen mit zunehmender Diversität signifikant an, was ja auch in unmanipulierten Systemen immer wieder belegt wurde (s.z.B. HUSTON 1994, pp.329-340) und schon lange bekannt ist (ELTON 1958).

Welcher Mechanismus ist hier für die Stabilisierung des Gesamtsystems verantwortlich? Nimmt man an, dass die miteinander koexistierenden Arten sich so unterscheiden, dass sie als Antwort auf veränderte Randbedingungen in ihren Abundanzen zufallsverteilt und unabhängig voneinander reagieren, dann sollte mit zunehmender Zahl der Arten die Varianz der Gesamtabundanzen abnehmen, weil sich positive und negative Veränderungen im statistischen Mittel bei größeren Zahlen die Waage halten sollten. Dies wird in Anlehnung an das entsprechende Prinzip ökonomischer Risikoabsicherung durch Diversifikation als „Portfolio effect“ bezeichnet (TILMAN et al. 1998).

Eine alternative Möglichkeit der Stabilisierung könnte sich allein aus Konkurrenzverhältnissen ergeben, dann wenn die Abundanzzunahme einer Art in einer bestimmten Situation voll aus ihrer Konkurrenzüberlegenheit gegenüber einer oder mehreren anderen Arten resultiert. Wäre dies das Hauptprinzip, dann müsste die Kovarianz mit zunehmender Diversität auch zunehmend negativ werden, weil sich jede zusätzliche Art, nur auf Kosten von konkurrenzunterlegenen Arten etablieren könnte. Die Analyse zeigt eine starke Abnahme der Gesamtvarianz mit zunehmender Diversität, aber keine entsprechende Abnahme der Kovarianz. Das spricht für die hauptsächliche Stabilisierung durch den Portfolio-Effekt: Die hier miteinander koexistierenden Arten sind unterschiedlich eingemischt - dies fördert die ökologische Gesamtpotenz einer artenreicheren Gemeinschaft (TILMAN 1999).

Versuche von SANKARAN & MCNAUGHTON (1999) zeigten bei Primärproduzentengemeinschaften indischer Savannenhabitate, dass zwar auch hier wieder die Varianz der Abundanzen der einzelnen Arten mit der Diversität nach Störungen zunimmt, aber trotzdem die Rate des Artenturnovers mit der Diversität abnimmt - hohe Diversität also auf demselben tropischen Niveau die Erhaltung von Diversität fördern kann.

Naeem und Mitarbeiter (NAEEM & LI 1997) haben die Diversitäts-Stabilitäts- bzw. Leistungskonstanz-Frage („ecosystem reliability“) an Kleinsystemen in Mikrokosmen bearbeitet: sie haben Algen als Primärproduzenten und Bakterien als Destruenten und zusätzlich z.T. noch Primär- und Sekundärkonsumenten der beiden Kerngruppen verwendet. Die maximal 6 funktionalen Gruppen bestanden aus 1-3 „Arten“. Neben Licht und Nährstoffniveaus wurden die Zahl der funktionalen Gruppen und deren Mitgliederzahl systematisch variiert. Gemessen wurde die Biomasse der Primärproduzenten und die Dichte der Bakterien in insgesamt 318 verschiedenen Kleinsystemen. Mit zunehmender Diversität der funktionalen Gruppen und der Mitgliederzahl der Gilden stabili-

sierten sich auch hier die Meßgrößen: sie wurden sehr viel besser voraussagbar und die Meßwerte, hier die Bakteriendichte, zeigten eine signifikant abnehmende Varianz. Die Diversität innerhalb der Gilden sichert die beteiligten funktionalen Gruppen zum einen gegen Ausfall durch Aussterben, zum anderen führt der Portfolio-Effekt zu einer Leistungssteigerung innerhalb der funktionalen Gruppe. Eine lebhaft Diskussions wird nach wie vor noch zur Interpretation dieser Ergebnisse geführt: Fördert allein die höhere Diversität höhere Produktivität bzw. Stabilität von Ökosystemleistungen oder ist es umgekehrt die höhere Produktivität, die die höhere Diversität bedingt und wieweit gibt es reine Diversitätseffekte oder sind diese nie von Portfolio-Effekten zu trennen (s. dazu TILMAN 1999 und dort angegebene Literatur).

Mit den zuvor geschilderten Ergebnissen von NAEEM & LI (1997) gut vergleichbare Resultate wurden bei ähnlichen Untersuchungen von mehreren Gruppen erzielt (Zusammenfassung s. SCHLÄPFER & SCHMID (1999), so z.B. von MCGRADY-STEED et al. (1997) an experimentell in ihrer Diversität verschieden stark manipulierten Mikrobengemeinschaften des Süßwassers (s. hierzu auch WETZEL 1999), der zusammenfassend den derzeitigen Stand der Kenntnisse zum deutlichen Zusammenhang zwischen hoher Diversität, hoher Nährstoff-Nutzungs-Effizienz und Elastizität von limnischen Systemen darstellt und diskutiert.

Die Tatsache, dass die Zahl seltener Arten positiv mit der Diversität in Lebensgemeinschaften korreliert (SANKARAN & MCNAUGHTON 1999, TILMAN 1998 u.a.), könnte ein rein statistisches Phänomen sein (DOAK et al. 1998), sie könnte aber auch - und dafür scheint mir doch angesichts der ungemein viel seltenen Arten in den hochdiversen tropischen Systemen (u.a. FLOREN & LINSENMAIR 1998, HORSTMANN et al. 1999, NOVOTNÝ & BASSET 2000) viel zu sprechen - auf spezielle Systemeigenschaften hinweisen, die einerseits Seltenheit bedingen und andererseits die Persistenz seltener Arten fördern. Dies ist aber nur Spekulation, denn so überaus spannend die Biologie der Seltenheit ist, so schwierig und undankbar ist ihre Bearbeitung (SOULÉ 1986).

9. Diskussion: Diversität innerhalb von Gilden - in erster Linie Redundanz?

In den hier zuvor erwähnten Studien näherten sich die untersuchten und quantifizierten Leistungen schon bei vergleichsweise niedrigen Artenzahlen (zwischen ca. 8 bis etwa 20-30) ihren höchsten Werten. Wurden den Gilden weitere Arten zugefügt, änderte sich im Rahmen der Messparameter und der Versuchszeiten nichts mehr. Diese weiteren Arten werden dann in der Regel als redundant bezeichnet - und implizit und explizit wird von vielen Autoren angenommen, dass auch viele Arten in natürlichen Ökosystemen solche rein redundanten Spezies sind, deren Verlust ökosystemar keine Auswirkungen hätte - zumindest nicht aktuell (denn niemand wird wohl leugnen wollen, dass wir mit jeder Art, die wir ausrotten, Evolutions- und u.U. auch Nutzungspotential verlieren). Wie gerechtfertigt erscheint dieses Konzept der ökologischen redundanten Arten?

Betrachtet man, wie in den vorgestellten Experimenten, eine bestimmte Leistung kurzzeitig in einem eingeschränkten Variationsbereich der Randbedingungen, dann scheint diese Schlussfolgerung gerechtfertigt. Aus einer solchen Momentaufnahme lassen sich aber natürlich keine Folgerungen dazu ziehen, wie sich die Verhältnisse in einer Gilde unter anderen, natürlicherweise zumindest gelegentlich vorkommenden - immer auch mal wieder extremen - Bedingungen darstellen (s. dazu auch TRAVIS & FUTUYMA 1993, ORIANS & DIRZO 1996, JANZEN 1997). In keinem Fall kennen wir auch nur in Annäherung die volle Variabilität dieser Bedingungen, denen Lebensgemeinschaften im Lauf ihrer jüngeren, sie derzeit noch prägenden Geschichte ausgesetzt waren und von Zeit zu Zeit auch derzeit vielleicht immer einmal wieder ausgesetzt sind und wir wissen nicht, zu welchen numerischen und funktionellen Antworten diese Veränderungen in den verschiedenen Gilden führten und führen können. Arten auf derart unfundierter Basis einer Kurzzeitanalyse als redundant zu erklären, wäre jedenfalls äußerst leichtfertig.

Dazu kommen, wie schon betont, die Probleme des Erkennens makroökologischer Prozesse (s. MAURER 1999). Weiter müssen wir sehen, dass wir die grundlegende Dynamik von Ökosystemen vorerst nicht kennen. Zumindest in artenreichen Systemen müssen wir mit sehr komplexen, teilweise chaotischen und - auch ohne starke Veränderungen der ökologischen Randbedingungen - mit dauernd stochastisch gestörten Dynamiken rechnen. Der Voraussagbarkeit von möglichen Zuständen und der Rollen, die dabei die einzelnen Arten zu spielen vermögen, könnten hier also nicht überwindbare Grenzen gesetzt sein (HASTINGS et al. 1993, NICOLIS 1994, PIMM 1991).

Darüber hinaus ist das Problem der Redundanz noch prinzipiellerer Natur. Eine volle ökologische Äquivalenz kann hinsichtlich bestimmter wichtiger Eigenschaften - wie der Nutzung gleicher, prinzipiell limitierter Ressourcen - dann langfristig gegeben sein, wenn die limitierende Ressource de facto nie, zumindest nie längerfristig limitierend ist. Räuber und Parasiten könnten hier z.B. die Gesamtheit aller Nutzer so regulieren, dass diese nie die Kapazität erreichen, wie dies bei vielen der besonders artenreichen tropischen Insektenherbivoren der Fall zu sein scheint, auch weitere Mechanismen könnten dafür sorgen, dass immer wieder konkurrenzfreie Räume vorhanden sind (LINSENMAIR 1990).

In solchen Fällen liegt aber selbst bei noch so weitgehender Äquivalenz keine funktionale Redundanz vor, da sich die Abundanzen dieser Arten gegenseitig nicht beeinflussen, keine Konkurrenzverhältnisse vorliegen, bei denen gegenseitiger Ersatz möglich ist. Das gesamte System aber profitiert hier in seiner Effizienz, weil sich die parallel ablaufenden Leistungen addieren - genau wie die von Artgenossen unter der Kapazitätsgrenze. Der in den Experimenten immer wieder gefundene Portfolio-Effekt (s.o.) ist kein reiner Diversitätseffekt, sondern primär ein Effekt der Kombination bestimmter Arten, der seine Wurzel in der unterschiedlichen Einnischung von Arten und ihren unterschiedlichen, durch ihre lange Evolutionsgeschichte bedingten, z.T. sehr verschiedenen Reaktionsnormen hat. Betrachtet man nur eine oder sehr wenige Dimensionen des n-dimensionalen Nischenraums, dann ist die Variabilität innerhalb einer Gilde natürlich limitiert - und damit können reine Diversitätseffekte entstehen: d.h. Arten sind dann in zeitlichen und räumlich definierten Fenstern voll austauschbar und ihre An- oder Abwesenheit für bestimmte Ökosystemleistungen belanglos (s.z.B. LAWTON & BROWN 1994). Dies kann aber kein Dauerzustand für alle Populationsmitglieder solcher Arten in allen Situationen sein, da sie dann immer Konkurrenz ausgeschlossen wären und Aussterben unvermeidbar würde.

Das Fazit hieraus ist also:

- a) Redundanz bei einzelnen Leistungen: ja und sicher oft in erheblichem Umfang und unter Beteiligung sehr unterschiedlicher Organismen: man denke z.B. nur daran, mit welchem Spektrum von Organismen wir um Nahrung konkurrieren.
- b) Im strengen, zuvor definierten Sinn redundante Arten: in aller Regel nein, da hier Konkurrenzausschluss greifen müsste.

10. und wie viel Diversität brauchen wir?

Auf diese Frage, die man immer wieder gestellt bekommt, wie viel brauchen wir denn, um die wichtigen Ökosysteme für unsere Bedürfnisse funktionsfähig zu erhalten? - gibt es also sicher keine generelle Antwort, die lautet zumindest z.B. so und soviel %. Die sich abzeichnende vergleichsweise geringe Bedeutung im engeren Sinne reiner Diversitätseffekte und die große Wichtigkeit der Artenkombinationen lassen keine Pauschalantworten zu. Arten sind keine Einheitsbacksteine, mit denen man je nach zahlenmäßiger Verfügbarkeit beliebig größere oder kleinere, aber stets noch funktionsfähige Gebäude errichten kann. Sie repräsentieren vielmehr ganz unterschiedliche Bauelemente, die alle wenigstens etwas differieren, z.T. aber sogar sehr verschieden sind, z.T. tragende, mehr oder weniger unverzichtbare Elemente darstellen, z.T. auch nur etwas Außenverputz, dessen Fehlen das Gebäude nicht gefährdet (s. HUSTON's (1995) Einteilung in

„structural“ und „interstitial“ Arten). Solche Einteilungen können aber nicht statisch gesehen werden. Sie stellen Momentaufnahmen unter bestimmten Blickwinkeln und implizierten Kriterien dar. In verschiedenen Kombinationen und unter sich ändernden Betrachtungsebenen und -skalen können sich diese Eigenschaften ganz wesentlich verändern. Sie sind aber infolge ihrer Evolutionsgeschichte auch nicht beliebig flexibel, daher spielen die Artenkombinationen eine so wichtige Rolle.

Insgesamt können wir derzeit m.E. nur feststellen: Wir wissen zu der hier gestellten Frage der funktionalen Bedeutung der Diversität in vieler Hinsicht noch minimal wenig. Die Probleme, die hier einem raschen Erkenntnisgewinn im Wege stehen, sind sehr groß und werden auch bei einer viel stärkeren Förderung entsprechender ökologischer Forschung, als sie derzeit gegeben ist, nur langsam überwunden werden können. Viele der drängenden Fragen haben zeitliche und räumliche Dimensionen, für die es in der Biologie derzeit gar keine passenden Arbeits- und Förderkonzepte gibt. Weder die Zeitspannen noch die räumlichen Dimensionen, die durch kontinuierliche Forschung abgedeckt werden müssten, passen in die heutige Forschungslandschaft. Hier sind ganz neue Konzepte und Strukturen gefragt.

Was kann man bei den noch sehr beschränkten Einsichten, die wir zum hier behandelten Thema haben, und angesichts der nicht mehr in Frage zu stellenden Tatsache, dass die Menschheit die sechste große Aussterbewelle verursacht, die die Biosphäre seit dem Erdaltertum heimsucht (MAY & LAWTON 1995, PIMM et al. 1995, CHAPIN et al. 2000) als praktische Folgerung, als politischen Imperativ ableiten? Was sollen, was müssten wir tun, um unsere, von der Funktionsfähigkeit der Ökosysteme abhängigen Lebensgrundlagen zu erhalten, wie die dazu notwendige Diversität erhalten?

Meines Erachtens kann man nur das ganz simple und vermutlich am schlechtesten verkäufliche Rezept propagieren: alles daran zu setzen, um das noch mögliche Maximum an Diversität zu erhalten. Die, ja auch gelegentlich von Ökologen zu hörende Aussage, es geht auch mit deutlich weniger Diversität, wäre — unter Nichtberücksichtigung vieler anderer Gesichtspunkte, die ebenfalls dafür sprechen, ein Höchstmaß an Biodiversitätserhaltung zu erhalten, nur dann akzeptabel, wenn wir gezielt darüber entscheiden könnten, wen wir der Ausrottung preisgeben und wen nicht. Dies würde aber natürlich voraussetzen, dass wir die Rolle aller Arten zumindest unter allen sehr wahrscheinlich eintretenden Bedingungen kennen und sicher wüssten, wer jetzt und auch in Zukunft unwichtig ist. Letzteres können wir prinzipiell nicht wissen, die anderen Kenntnisse könnten wir zumindest in Annäherung haben, de facto haben wir sie aber absolut nicht.

Nur bei einigen wenigen der uns besonders nahestehenden Wirbeltiere haben wir - zumindest prinzipiell - eine Wahl, ob wir sie wenigstens noch für einige Jahrzehnte erhalten oder aber schon in wenigen Jahren aussterben lassen wollen. Bei ihnen besitzen wir zumindest z.T. auch brauchbare Informationen über ihre ökologische Rolle, die nicht selten relativ bescheiden ist - und wir wissen von zahlreichen Arten soviel von ihrer Biologie, um zumindest theoretisch erfolversprechende Schutzkonzepte entwickeln zu können (s. z.B. HUNTER 1995).

Die ganz große Mehrzahl der heute von uns ausgerotteten Arten gehen aber völlig ungezielt infolge von Habitatzerstörungen zugrunde (am ausgeprägtesten in den Tropen - s. unter vielen anderen: TERBORGH (1999)). Sie können nicht nach irgendwelchen sachlichen Abwägungen entweder geopfert oder aber bewahrt werden. Nicht nur, dass wir nicht das geringste über ihre ökologische Rolle wissen, sondern wir haben sie noch nicht einmal wissenschaftlich erfasst (GROOMBRIDGE 1992, HEYWOOD & WATSON 1995, PIMM et al. 1995). Sie sind namenlose Tote, sie verschwinden undokumentiert, ungezählt, nicht einmal ihre Größenordnung kennen wir, weil wir nach wie vor nicht einmal der Größenordnung nach wissen, wieviel wir an rezenter Diversität überhaupt haben - ob eher 8 oder eher 100 Millionen Arten - und wie sich diese auf nur kleinräumig vorkommende, besonders aussterbegefährdete endemische und weit verbreitete und damit gegen Extinktion im Schnitt weniger empfindliche Arten verteilt

Diese Namenlosen leben überwiegend in den Tropen (KÖNIG & LINSENMAIR 1996), wo wir z.B. selbst bei den bestuntersuchten Gruppen nur sehr beschränkte Kenntnisse zu den Endemismustarten und den Größen der Verbreitungsareale haben, um wenigstens Gefährungsgrade quantitativ abschätzen zu können. Auch in unseren Breiten gibt es noch viele Namenlose und gänzlich Unbekannte: Sie gehören in unseren Breiten zu solchen Taxa oder zu solchen Systemteilen, die noch nicht oder nur ganz fragmentarisch und nur pauschal untersucht wurden, wie z.B. die großen Mehrzahl der bodenlebenden Kleinarthropoden und Mikroorganismen (HAWKSWORTH 1994, BEHAN-PELLETIER & NEWTON 1999), die ökologisch eine sicher überhaupt nicht überschätzbar wichtige Rolle - auch für unsere eigene Zukunft - spielen, denn gute Böden sind genauso essentiell wie Wasser und eine zum Atmen geeignete Luft (WBGU - Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung 1994). Nur indem wir noch einigermaßen intakten oder noch regenerationsfähigen Naturräumen ein unbedingtes Existenzrecht einräumen, kann es uns gelingen, noch ein relativ hohes Maß an Diversität erhalten. Dabei müssen diese Areale groß genug sein, um sich selbst erhalten zu können und um die von unseren Aktivitäten ausgehenden, inzwischen in jede Ecke der Welt einstrahlenden negativen Wirkungen einigermaßen abpuffern zu können. Diese Gebiete müssen vor unseren Eingriffen weitestgehend geschützt bleiben - vorerst zumindest auch vor den gut gemeinten Managementmaßnahmen, denn bisher laufen die noch alle mehr oder weniger nur nach dem Versuchs- und Irrtumsprinzip ab, wobei wir bisher wohl fast nur Irrtümer produziert haben (TERBORGH 1999, OATES 1999). Natürlich müssen wir auch versuchen, unsere Nutzungssysteme so zu gestalten, dass sie möglichst viel Diversität erhalten. Hiervon sind wir aber gerade in den diversesten Lebensräumen noch so weit entfernt, dass man da keine große Hoffnungen hegen kann. Möglicherweise ist dort der Zug für die verbal überstrapazierte nachhaltige, ökologisch akzeptable Entwicklung schon weitgehend abgefahren (MEADOWS 2000).

Die Diversität des Lebens war Voraussetzung für unsere Evolution und ist und bleibt Existenzgrundlage für unsere weitere Persistenz. Dies ist der ganz großen Mehrzahl von Menschen ganz offensichtlich in seiner möglichen vollen Tragweite immer noch nicht wirklich klar geworden, sonst würden sie der Zerstörung der Natur — durch oft nur kleine Interessengruppen — mehr Widerstand entgegensetzen. Wenn wir abwarten, bis die Probleme auf allen Kontinenten - oder gar in jedermanns Vorgarten - unübersehbar geworden sind, dann haben wir keine Option mehr.

Auch im Zeitalter der rapiden Entwicklung von Genmanipulationen und Klonierung sind ausgerottete Arten größtenteils und Lebensgemeinschaften stets ein für allemal verloren. Dies unterscheidet die Biodiversitätserosion prinzipiell von allem anderen, was wir der Welt an Schädlichem derzeit antun. Um wieviel werden wir moralisch, ästhetisch, wissenschaftlich und nicht auch zuletzt ökonomisch ärmer sein, wenn die faszinierende und im Moment noch so hohe Diversität unserer Mitgeschöpfe zu einem großen Teil nur noch Geschichte ist, der wir dann allenfalls noch in Ausschnitten in der virtuellen Medienwelt und in Form von Belegexemplaren in Museen begegnen können?

11. Zusammenfassung

Die Vielfalt der Organismen und der von ihnen in Beziehungsgefügen gebildeten Funktionseinheiten stellen unser bedeutendstes biologisches Erbe dar. Sie sind eine unserer vitalen, völlig unverzichtbaren Lebensgrundlagen. Ohne ein hohes Maß an Diversität könnten die vielen kostenlosen Leistungen der Ökosysteme, von denen wir in unserer Existenz abhängen, nicht erbracht werden. Alle diesen Leistungen zu Grunde liegenden Prozesse setzen die Interaktion unterschiedlicher Organismen in Raum und Zeit voraus. Trotz dieser fundamentalen Bedeutung wurde die Erforschung der biologischen Diversität und der auf sie zurückgehenden Strukturen und Funktionen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts für Jahrzehnte stark vernachlässigt. Erst die Wahrnehmung der massiven anthropogenen Zerstörung der biologischen Diversität auf allen Ebenen ihrer Mani-

festation durch immer tiefere Eingriffe des Menschen in die Natur, die inzwischen globale Maßstäbe („global change“) erreicht haben, führte hier in der jüngeren Zeit zu einer Neubewertung und damit auch gesteigertem Forschungsinteresse. Dieses bündelt sich nun unter dem Schlagwort „Biodiversität“.

Die neue Biodiversitätsforschung ist dabei sehr viel mehr als nur Taxonomie und Systematik, wobei diese beiden Teildisziplinen für sie aber unverzichtbar sind. Die Entstehung hoher Diversität ist ein steter evolutiver Trend, den wir auf den verschiedensten Maßstabebenen immer wieder beobachten können, scheint also ein sich stets wieder von Neuem bewährendes Prinzip zu sein. Trotzdem ist die Diversität in verschiedenen Lebensgemeinschaften sehr unterschiedlich verteilt. Fragt man daher nach funktionalen Aspekten und den möglichen Störungen, die durch ihre Reduktion ausgelöst werden, kann dies immer nur auf einer relativen Betrachtungsebene erfolgen. Unstrittig ist im Zusammenhang mit den Fragen nach der Funktion der Biodiversität die große Bedeutung der verschiedenen funktionalen Gruppen (= Gilden) und einzelner Schlüsselarten („keystone species“). Noch weniger klar und daher z.T. umstritten ist die Bedeutung der Diversität innerhalb von Gilden. Hier vertreten manche Autoren die Hypothese einer sehr weitgehenden Redundanz. In der hier vorliegenden kurzen und daher notwendigerweise sehr fragmentarischen Darstellung wird daher, nach einem Überblick über die Resultate jüngerer Arbeiten zum Kernthema, vor allem die Frage der redundanten Arten etwas näher diskutiert und dieses Konzept im engen Sinn abgelehnt. Abschließend wird noch die Frage diskutiert, welche Folgerungen aus den bisherigen Erkenntnissen auf der (forschungs)politischen Handlungsebene zu ziehen sind. Zur Bewahrung der Diversität bedarf es u.a. ausreichend großer Schutzgebiete, in denen die natürlichen Prozesse noch ohne menschliches Management und ohne allzu massive Störungen ablaufen können. Hinsichtlich der notwendigen Forschung brauchen wir neue Instrumente, die den zeitlichen und räumlichen Skalen gerecht werden, in denen sich Ökosystemprozesse abspielen.

12. Literatur

- BARTHLOTT, W., J. MULTKE, G. BRAUN & G. KIER (2000): Die ungleiche globale Verteilung pflanzlicher Artenvielfalt - Ursachen und Konsequenzen. - Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges. **12**: 67-84.
- BEGON, M., HARPER J.L., & C.R. TOWNSEND (1998): Ökologie. Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften. - Birkhäuser Verlag, Basel.
- BEHAN-PELLETIER, V. & G. NEWTON (1999): Linking soil biodiversity and ecosystem function- the taxonomic dilemma.- *BioScience* **49**: 149-153.
- BROWN, J. & M. LOMOLINO (1998): Biogeography - Sinauer, Sunderland, MA.
- CHAPIN III, F., E. S. ZAVALA, et al. (2000): Consequences of changing biodiversity. - *Nature* **405**: 234-242.
- COURTILLOT, V. & Y. GAUDEMER (1996): Effects of mass extinctions on biodiversity. - *Nature* **381** (6578): 146-148.
- DEUTSCHER BUNDESTAG, Ed. (1990): Protecting the tropical forests: a high priority international task. Report of the Enquete Commission „Preventive Measures to Protect the Earth's Atmosphere“ of the 11. German Bundestag; Bonner Universitätsdruckerei, Bonn,
- DOAK, D., BIGGER, D., HARDING, E.K., MARVIER, M.A., O'MALLEY, R.E. & D. THOMPSON (1998): The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. - *Am. Nat.* **151**: 264-276.
- EHRlich, P. & A. H. EHRlich (1991): Healing the planet: Strategies for resolving the environmental crisis. - Addison Wesley, Reading
- EHRlich, P. R. & E. O. WILSON (1991): Biodiversity Studies: Science and Policy. - *Science* **253**(5021): 758-762.
- ELDRIDGE, N. (1997): Extinction and the evolutionary process. - In: T. ABE et al. (eds): Biodiversity: an ecological perspective. 59-73. - Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin

- ELLISON, A., FARNSWORTH, E. J. & R.E. MERKT (1999): Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* **8**: 95-115.
- ELTON, C. S. (1958): *The ecology of invasions by animals and plants.* - Chapman & Hall, London.
- ERWIN, T. L. (1982): Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species.- *Coleopt. Bull.* **36**: 74-75.
- FIRTH, P. & S. FISHER, Eds. (1992): *Global climate change and freshwater ecosystems.* - Springer-Verlag, New York, Berlin etc..
- FLOREN, A. & K. E. LINSENMAIR (1998): Non equilibrium communities of Coleoptera on trees in a lowland rain forest of Borneo. - *Ecotropica* **4**: 55-67.
- FLOREN, A. & K.E. LINSENMAIR (2000): Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forest? - *Oecologia* **123**: 129-137.
- GASTON, K. (1991): The magnitude of global insect species richness. - *Conserv. Biol.* **5**: 283-296.
- GASTON, K. (2000): Global patterns in biodiversity. - *Nature* **405**: 220-227.
- GASTON, K. & P. WILLIAMS (1996): Spatial patterns in taxonomic diversity. - In: K. GASTON (ed): *Biodiversity: A biology of numbers and differences.* 202-229. - Oxford, Blackwell Science.
- GHILAROV, A. (1996): What does 'biodiversity' mean: Scientific problem or convenient myth? - *TREE* **11**(7): 304-306.
- GROOMBRIDGE, B., Ed. (1992): *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources.* - Chapman & Hall, London.
- HASTINGS, A., HOM, L.C., ELLNER, S., TURCHIN P. & H.C.J. GODFRAY (1993): Chaos in Ecology: is mother nature a strange attractor? - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 1-33.
- HAWKSWORTH, D. (1994): Biodiversity in microorganisms and its role in ecosystem function. - In: SOLBRIG, O.T., VAN EMDEN, H.M. & P.G.M.T. VAN OORDT: *Biodiversity and global change.* 85-95. - CAB International, Wallingford.
- HEYWOOD, V. & R. WATSON, Eds. (1995): *Global biodiversity assessment.* - Cambridge University Press, Cambridge.
- HOLLING, C. (1992): Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems.- *Ecol. Monogr.* **62**: 447-502.
- HORSTMANN, K., A. FLOREN & K.E. LINSENMAIR (1999): High species richness of Ichneumonidae from the canopy of a primary lowland rain forest in Sabah, Malaysia. - *Ecotropica* **5**: 1-12.
- HSU, K. (1982): Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences. - *Science* **216**: 249-250.
- HUNTER, M. L. (1995): *Fundamentals of conservation biology.* - Oxford University Press, Oxford.
- HUSMANN, S. (1978): Die Bedeutung der Grundwasserfauna für biologische Reinigungsvorgänge im Interstitial von Lockergesteinen. - *gwf-Wasser/Abwasser* **119**: 293-302.
- HUSTON, A. (1994): *Biological Diversity. The coexistence of species in changing landscapes.* - Cambridge University Press, Cambridge.
- HUTCHINSON, G. (1961): The paradox of the plancton. - *Am. Nat.* **95**: 137-147.
- JABLONSKI, D. (1986): Causes and consequences of mass extinction: A comparative approach. - In: D. ELLIOTT (ed): *Dynamics of extinction.*: 183-230. -Wiley, New York.
- JANZEN, D. (1997): Wildland biodiversity management in the tropics.. - In: REAKA-KUDLA, M.L., WILSON, D.E. & E.O. WILSON: *Biodiversity II.* 411-431. - Joseph Henry Press, Washington DC.
- JOHNSON, K.H., VOGT, K.A., CLARK, H.J., SCHMITZ, O.J. & D.J. VOGT (1996): Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. - *TREE* **11**(9): 372-377.
- KITCHELL, J., SCHINDLER, D., OGUTU, O.R. & P.N. REINTHAL (1997): The Nile perch in Lake Victoria: Interactions between predation and fisheries. - *Ecol. Applicat.* **7**: 653-664.
- KÖNIG, B. & K.E. LINSENMAIR, Eds. (1996): *Biologische Vielfalt.- Spektrum Akademischer Verlag.* Heidelberg, Berlin, Oxford.
- LAWTON, J.H. (1994): What do species do in ecosystems. - *Oikos* **71**: 367-374.
- LAWTON, J.H. & V. K. BROWN (1994): Redundancy in ecosystems. - In: E. SCHULZE & H. MOONEY (eds): *Biodiversity and ecosystem function.* 255-270. - Berlin, Springer Verlag.
- LEIGH, E. J. (1999): *Tropical forest ecology: A View from Barro Colorado Island.* - Oxford University Press, Oxford etc..

- LINSENMAIR, K.E. (1990): Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme. - Verh. Deutsch. Zool. Ges. **83**: 245-261.
- LINSENMAIR, K.E. (1995): Biologische Vielfalt und ökologische Stabilität. - In: H. MARKL (ed): Wissenschaft in der globalen Herausforderung. 267-295. - Hirzel, Stuttgart.
- LOVEJOY, T. (1994): The quantification of biodiversity: An esoteric quest or a vital component of sustainable development. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **345**: 81-87.
- MACARTHUR, R. H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. - Ecology **36**: 533-536.
- Maurer, B. (1999): Untangling ecological complexity. The macroscopic perspective. - The University of Chicago Press, Chicago.
- MAY, R. M. (1972): Will a large complex system be stable? - Nature **238**: 413-414.
- MAY, R. M. (1974): Stability and complexity in model ecosystems. - Princeton Univ. Press, Princeton, N.J..
- MAY, R. M. (1992): How many species inhabit the earth? - Scient. Am. **267**: 18-24.
- MAY, R.M. (1994). Past efforts and future prospects towards understanding how many species there are. In: SOLBRIG, O.T., VAN EMDEN, H.M. & P.G.M.T. VAN OORDT: Biodiversity and global change. 71-84. - CAB International, Wallingford.
- MAY, R.M. & J. LAWTON, Eds. (1995): Extinction rates. - Oxford University Press, Oxford.
- MCCANN, K. (2000): The diversity -stability debate. - Nature **405**: 228-233.
- MCGRADY-STEED, J., HARRIS, P.M. & P.J. MORIN (1997): Biodiversity regulates ecosystem predictability. - Nature **390**: 162-165.
- MEADOWS, D. (2000): Es ist zu spät für eine nachhaltige Entwicklung. Nun müssen für eine das Überleben sichernde Entwicklung kämpfen. In: W. KRULL: Zukunftstreit. 125-149.- Velbrück Wissenschaft, Weilerswist.
- MYERS, N. (1984): The primary source. Tropical forests and our future. - W.W.Norton, New York, London.
- NAEEM, S. & S. LI (1997): Biodiversity enhances ecosystem reliability. - Nature **390**: 507-509.
- NICOLIS, G. (1994). Dynamical systems, biological complexity, and global change. In: SOLBRIG, O.T., VAN EMDEN, H.M. & P.G.M.T. VAN OORDT: Biodiversity and global change. 21-32. - CAB International, Wallingford.
- NOVOTNY, V. & Y. BASSET (2000): Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. - Oikos **89**: 564-572.
- OATES, J. (1999): Myth and reality in the rain forest: How conservation strategies are failing in West Africa. - University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London.
- ORIANI, G. & C. DIRZO, JH, Eds. (1996): Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. Ecological Studies. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- PIMM, S. L. (1991): The balance of nature. - Univ Chicago Press, Chicago,
- PIMM, S.L., RUSSELL, G., GITTLEMAN, J.L. & T.M.BROOKS (1995): The future of biodiversity. - Science **269** (5222): 347-350.
- RAUP, D. (1986): Biological extinction in earth history. - Science **231**: 1528-1533.
- RAVEN, P., Ed. (1980): Research priorities in tropical biology. - National Academic Press, Washington, DC.
- REAKA-KUDLA, M. L., WILSON, D.E. & E.O. WILSON (1997): Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources. - Joseph Henry Press, Washington DC.
- ROSENZWEIG, M. (1995): Species diversity in space and time. - Cambridge University Press, Cambridge.
- SANDS, D.C., LANGHANS, V.E., SCHAREN, A.L. & G. DESMET (1982): The association between bacteria and rain and possible resultant meteorological implications. - J. Hungar. Meteor. Serv. **86**: 148-152.
- SANKARAN, M. & S. MCNAUGHTON (1999): Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. - Nature **401**: 691-693.
- SCHLÄPFER, F. & B. SCHMID (1999): Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. - Ecol. Applicat. **9**: 893-912.
- SOULÉ, M. & B. WILCOX, Eds. (1980): Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- SOULÉ, M., Ed. (1986): Conservation biology: The science of scarcity and diversity. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- STORK, N. E. (1988): Insect diversity: facts, fiction and speculation. - Biol. J. Linn. Soc. **35**: 321-337.
- TERBORGH, J. (1999): Requiem for nature. - Island Press, Washington.
- TILMAN, D. & S. PACALA (1993): The maintenance of species richness in plant communities. - In: R. RICKLEFS & D. SCHLUTER: Species diversity in ecological communities. 13-15. - The University of Chicago Press, Chicago, London.
- TILMAN, D., LEHMAN, C.L. & C.E. BRISTOW (1998): Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? - Am. Nat. **151**: 277-282.
- TILMAN, D. (1999): The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. - Ecology **80**(5): 1455-1474.
- TILMAN, D. (2000): Causes, consequences and ethics of biodiversity. - Nature **405**: 208-211.
- TRAVIS, J. & D. FUTUYMA (1993): Global change: lessons from and for evolutionary biology. In: KAREIVA, P.M., KINGSOLVER, J.G. & R.B. HUEY: Biotic interactions and global change. - 251-263. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- WALKER, B. (1992): Biodiversity and ecological redundancy. - Conserv. Biol. **6**: 18-23.
- WATSON, R.T., HEYWOOD, V.H., BASTE, I., DIAS, B., GAMEZ, R., JANETOS, T., REID, W. & G. RUARK (1995): Global biodiversity assessment: Summary for policy-makers. - UNEP, Washington.
- WBGU - Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen (1994): Welt im Wandel: Die Gefährdung der Böden. Jahrgutachten 1994. - Economica, Bonn.
- WETZEL, R. (1999): Biodiversity and shifting energetic stability within freshwater ecosystems. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. **54**: 19-32.
- WILSON, E. O. (1992): The diversity of life. - The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass..
- WILSON, E. O. & F. M. PETER, Eds. (1988): Biodiversity. - National Academy Press, Washington.
- WITTE, F., WITTE, F., GOLDSCHMIDT, T., WANINK, H.J., VAN OIJEN, M.J.P., GOUDSWAARD, K., WITTE-MAAS, E. & N. BOUTON (1992a): The destruction of an endemic species flock: Quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. - Environment. Biol. Fishes **34**: 1-28.
- WITTE, F., GOLDSCHMIDT, T., GOUDSWAARD, P.C., LIGTVOEGT, W., VAN OIJEN, M.J.P. & J. WANINK(1992b): Species extinction and concomitant ecological changes in Lake Victoria. - Netherl. J. Zool. **42**: 214-232.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. K. Eduard Linsenmair, Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften der Universität Würzburg (Biozentrum), Lehrstuhl Tierökologie und Tropenbiologie (Zoologie III), Am Hubland, D-97074 Würzburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Linsenmair Karl Eduard

Artikel/Article: [Funktionale Aspekte der Biodiversität 85-100](#)