

Zur Biodiversität borealer und arktischer Vegetationskomplexe

- Klaus Dierßen, Kiel -

Summary

Discussing biodiversity is trendy. In this context, the authority of ecologists and the credibility of „ecological knowledge“ in nature conservation and landscape planning often suffers from too many generalizations or an insufficient scientific base. Strictly speaking, the dazzling term diversity is not applicable in science without restrictive definitions concerning time, space, gradients and reference systems.

Roughly, floristic diversity depends on large scale climatical gradients as well as on regional edaphical, biotical parameters and landuse systems. The diversity on the ecosystem level depends on the system characteristics and regional differentiation.

Including cryptogames in an analysis of species diversity, arctic and oroarctic (boreoalpine) tundras exhibit high diversity on small spatial scales. High diversity values are favoured by the micropattern of soil structures, cryoturbation, low primary production and low inter-specific competition.

In bogs and fens, diversity trends differ in various strata or synusiae according to the microscale hydrological and associated hydrochemical gradients. Drainage destroys these microgradients and results in the invasion of ubiquitous species. It seems useful to differentiate between an intrinsic diversity (diversity of the indigenous flora und fauna of the virgin sites or ecosystems) and an extrinsic diversity (diversity of invaders following hydrological deterioration of the systems).

In boreal forest ecosystems, the degree of differentiation between strata, the small scale horizontal pattern and the completeness of the intrinsic developmental cycles primarily determine the diversity on ecosystem level. Differences in edaphic and hydrological conditions on small and medium scales create different local species pools on the community level.

In mesohemerobic systems such as marginal cultivated grasslands, traditional management practices are abandoned. Their continuation, however, is the key prerequisite for the preservation of species diversity in cultural landscapes. Species diversity as well as the presence of rare species decrease where land use is intensified or fallow land experiences secondary successions.

1. Einleitung

„Biodiversitätsforschung“ ist „in“. In der Naturschutzforschung und -planung wird die Erhaltung der biologischen Vielfalt auf unterschiedlichen funktionellen Ebenen als prioritäres Ziel verfolgt. Auch in der öffentlichen Diskussion wird die Bewahrung oder Entwicklung von „Vielfalt“ auf unterschiedlichen räumlichen Niveaus durchweg und unhinterfragt als positiv gewertet, - als inhärenter Wert eines Lebensraumes oder eines Landschaftsausschnittes schlechthin.

Die Unbestimmtheit des Begriffes Biodiversität schließt unterschiedlichste Disziplinen mit theoretischem, experimentellem und anwendungsorientiertem Ansatz ein; praktisch jedes Forschungskonzept von der Genetik bis zur Ökosystemforschung lässt sich auch als Diversitätsforschung ausgeben. Somit ist Biodiversität „faktisch zum forschungslegitimierenden und -fördernden Begriff geworden“, dabei aber derzeit zumindest in schlichter und undifferenzierter Form zu inhaltsarm, um eine neue Forschungsrichtung und -praxis zu strukturieren (HAILA & KOUKI 1994, POTTHAST 1999).

Werden naturwissenschaftliche Begriffe normativ befrachtet und öffentlichkeitswirksam vermarktet, so stehen Wissenschaftler vor der Aufgabe, mit unterschiedlichen Inhalten und Ausdeutungen belastete Termini so eindeutig zu fassen, dass die zugrundeliegenden komplexen Phänomene einer wissenschaftlichen Analyse zugänglich bleiben oder werden. Im folgenden soll versucht werden, die großräumig vorherrschenden Lebensräume und Phytozönosenkomplexe der borealen und arktischen Zone der Holarktis bezüglich ihrer biologischen Vielgestaltigkeit zu charakterisieren. Angesichts der Ausdehnung der Biome kann dies nur exemplarisch erfolgen.

2. Begriffe

Allgemein kennzeichnet (Bio-)Diversität die Eigenschaft von Gruppen oder Klassen (lebender) Entitäten, nicht einheitlich zu sein: jede Klasse von Entitäten: Gen, Zelle, Individuum, Art, Population, Lebensgemeinschaft, Ökosystem - enthält mehr als nur einen Typus. Biologische Systeme sind hierarchisch strukturiert, und Diversitäten zeigen sich auf allen hierarchischen Ebenen der Systeme, vom Molekül bis zum Ökosystem (u.a. SOLBRIG 1994). Mathematisch und konzeptionell betrachtet ist der Begriff Diversität jenem der Unschärfe gleichzusetzen (u.a. MACARTHUR 1965). Diversitäten lassen sich nur kontextbezogen analysieren und vergleichen: Methodik, Bezugsraum, Zeitfenster und analysierte Organisationsstufe des Untersuchungsobjektes müssen eindeutig festgelegt sein und dem Forschungsgegenstand beziehungsweise der Arbeitshypothese angemessen.

Aussagen zur Biodiversität sind skalenabhängig: räumlich vom Habitat bis zur globalen Dimension, zeitlich von jahreszeitlichen Fluktuationen bis zu säkularen evolutiven Prozessen (u.a. MAGURRAN & MAY 1999). Bezüglich der Organisationsstufen reicht der Forschungsansatz von der genetische Variabilität innerhalb einer Population (als evolutionsbiologische Betrachtung) bis hin zur Abschätzung der durch die genetische Variabilität von Organismen in ein Ökosystem eingebrachten „Information“, wobei sich der Informationsgehalt eines Bakterium-Genoms von jenem eines Menschen grob um mehrere Zehnerpotenzen unterscheiden dürfte (als informationstheoretische Betrachtung, u.a. BENDORICCIO & JØRGENSEN 1997, NIELSEN 2000).

Im folgenden wird Diversität auf Artenniveau zunächst als Strukturmerkmal von Landschaftsausschnitten (Flora), Vegetationstypen und -komplexen (Vegetation) verstanden, zumal funktionale Überlegungen („Biodiversität wirkt auf Systeme stabilitäts erhöhend“, „Biodiversität erhöht das evolutive Potential einer Region oder eines Lebensraum“) zumindest in genereller Form derzeit eher metaphorische Postulate sind denn durch empirische Überprüfungen und Modelle eindeutig abgesicherte Hypothesen (hierzu in jüngerer Zeit unter anderem TILMAN & DOWNING 1994, GRIME 1997, HUSTON 1997). Naturraum- und systembezogen lassen sich konkretere (speziellere) funktionale Wechselbeziehungen zwischen Diversitäten und ökologischen Parametern ableiten.

Formal lässt sich unterscheiden zwischen:

- Der **Gesamtviefalt** eines Untersuchungsobjektes: Gensequenzen, Taxa, Systemelemente. Der Bezugsraum reicht von lokal und regional bis zur globalen Dimension, der Bezugs-

zeitraum ist variabel und kontextbezogen zu wählen. Bereits bei mittelkomplexen Systemen lässt sich die Analyse von Gesamtvielfalten rein arbeitstechnisch nicht bewältigen.

- Die **floristische und faunistische Vielfalt** beziehen sich auf (ausgewählte) taxonomische Gruppen der Flora und Fauna. Auch in diesem Zusammenhang reicht das Bezugssystem von lokalen zu globalen Dimensionen, und der Bezugszeitraum ist ebenfalls variabel und kontextbezogen zu bestimmen.
- Eine **systembezogene Vielfalt** charakterisiert von Zellen über Populationen Biotope, Biozönosen, Ökosysteme oder Ökosystemkomplexe; der Bezugsraum kann mikro- bis mesoskalig sein, der Bezugszeitraum wiederum abhängig von der Größe des Untersuchungsraumes kontextbezogen, im allgemeinen kurz- bis mittelfristig (Vegetationsperiode - Jahre).
 - Aussagen zur Vielfalt können sich auf abstrakte **Typen** beziehen: den Regenwald, das Hochmoor, den See. Sie charakterisieren dann beispielsweise die Erreichbarkeit (Isolation) oder Tragfähigkeit des Systems für definierte taxonomische Gruppen, deren fundamentale Nische.
 - Sofern sich Angaben zur Vielgestaltigkeit auf konkrete **Objekte** und Lokalitäten beziehen, lassen sich für definierte Gruppen oder Systemelemente die realisierten Nischen kennzeichnen.
 - Schließlich können sich Aussagen zur Vielfalt bei konkreten Objekten auf solche **intrinsischen** Artengruppen oder Abläufe beziehen, die (weitgehend) systemspezifisch sind, also etwa stenöke Sippen und systemimmanente (interne, emergente) Prozesse. Die anthropogenen Einflüsse in solchen Systemen sind dann durchweg ahemerob bis oligohemerob.
 - Umgekehrt lassen sich auch Aussagen zu **extrinsischen** taxonomischen Gruppen und Einflüssen treffen, die (tendenziell) systemfremd sind, also euryöke, invasive Sippen und fremdgesteuerte (externe) Prozesse. Die anthropogenen Einwirkungen auf solche Systeme sind im allgemeinen meso- bis polyhemerob.

3. Diversitätsgradienten

Das Gefälle der (Arten-)Vielfalt in und zwischen Systemen kann unter anderem abhängen:

- Von der Flächengröße, der strukturellen Vielfalt und dem Betrachtungszeitraum der erfassten Systeme und ihrer Komplexe, häufig beispielhaft untersucht an Inseln oder isolierten oligohemeroben Systemen in euhemeroben Kulturlandschaften (u.a. KOHN & WALSH 1994, KÖCHY & RYDIN 1997, VIVIAN-SMITH 1997, KRATOCHWIL 1999). Auf die Problematik der Vergleichbarkeit und Übertragbarkeit der Ergebnisse solcher Untersuchungen soll hier nicht näher eingegangen werden.
- Von der Erreichbarkeit des Lebensraumes im Zusammenhang mit der Ein- und Auswanderungsrate und dem Extinktionsrisiko (z. B. HANSKI et al. 1995).
- Von der Dauer der ablaufenden Evolutionsprozesse, einer unterschiedlichen Evolutionsgeschichte ansonsten vergleichbarer Biota (u.a. HUGUENY et al. 1997), der Dauer der Siedlungskontinuität sowie vom Sukzessionsstadium (u.a. NILSSON 1984). NIMIS et al. (1998) etwa schließen bei Untersuchungen im Putorana-Plateau in N-Sibirien aus dem Vergleich von Chorogrammen von Artengruppen mit ähnlichen Verbreitungsmustern und Verbreitungszentren auf eisfreie Refugien, die sich während der vergangenen Kaltzeit entlang der nordostsibirischen Eismeerküste erstreckt haben könnten. Die nacheiszeitliche Besiedlungsgeschichte, dies die Konsequenz, wirkt sich offenkundig auf Artenverteilung, regionale Differenzierung und Artenanzahl in unterschiedlichen Bezugsräumen aus.
- Von der Intensität, Dauer und Frequenz sowie dem Charakter natürlicher und anthropoge-

ner Störungen (u.a. VAN DER MAAREL 1993, HUSTON 1994).

- Von der Qualität und Variabilität (räumlich und zeitlich) der abiotischen Standortfaktoren und der biotischen Interaktionen (u.a. NAEEM et al. 1994, GOLDBERG & NOVOPLANSKY 1997, TILMAN et al. 1997).

Daneben können Bearbeitungsunschärfen die realen Fakten überlagern. So veröffentlichten etwa HUMPHRIES et al. (1999) für 3.302 Gefäßpflanzenarten Europas eine Karte des „Taxonomischen Reichtums“. Neben dem - zu erwartenden - abfallenden „Reichtum“ von der mediterranen zur arktischen Zone zeichnet sich auch ein Ozeanitätsgradient ab - mit zurückgehenden Artenzahlen von West nach Ost. Der Sprung ist vor allem entlang der russischen Westgrenze außerhalb der baltischen Staaten steil. Bei den ausgedehnten berücksichtigten Bezugsräumen ist dies freilich eher ein Ausdruck der unterschiedlichen Daten- und Untersuchungs-dichte als ein wirklichkeitsgerechtes Abbild der Realität.

Schließlich hängt die Vielfalt eines Lebensraumes oder einer Region maßgeblich von der Auswahl der betrachteten taxonomischen Kategorien ab (Spechte oder Ameisen, Gefäßpflanzen, Basidiomyceten oder Moose). Letztere sind - teilweise - aufgrund ihrer Lebensstrategien gut an Extremstandorte angepasst, können sich indessen als konkurrenzschwache „Lückenbüßer“ unter Normalbedingungen vielfach nicht oder nicht auf generativem Wege etablieren (IGNATOV 1993). Zahlreiche und insbesondere auch seltene Arten sind an Felsklippen oder alpine Mesohabitate gebunden, während die in der Landschaft von der Ausdehnung her überwiegenden Mesohabitate wie Wälder und anthropogenes Grünland weniger oder doch eine geringere Anzahl seltenerer Arten beherbergen (u.a. VITT & BELLAND 1997).

4. Floristische Vielfalt und Eigenart der borealen und arktischen Zone der Holarktis

Allgemein sind boreale und arktische Vegetationskomplexe entwicklungsgeschichtlich vergleichsweise jung, unterliegen eher extremen Witterungsverhältnissen (niedrige Temperaturen und kurze Vegetationsperioden) und sind im Vergleich zu mediterranen und tropischen Systemen artenarm beziehungsweise arm an endemischen Sippen, - mithin keine „hot spots“ der Artenvielfalt. CHERNOV (1995) schätzt, dass in der Arktis 1-3 % der Fauna der Erde beheimatet sind. BILLINGS (1992) geht davon aus, dass nurmehr 0,4 % der Gefäßpflanzen hier beheimatet sind. ROHDE (1992, 1998) interpretiert den Diversitätsgradienten von den niedrigen zu den hohen Breiten mit einem abfallenden „effektiven Evolutionszeitraum“. Dem liegt die Annahme zugrunde, dass die Speziationsraten mit wachsenden Temperaturen und langer Kontinuität klimatischer Bedingungen ansteigen (u.a. CHAPIN III & KÖRNER 1995).

Regionale Unterschiede und Auswahl der analysierten taxonomischen Gruppe(n) modifizieren diesen allgemeinen Trend, wie sich am Beispiel Spitzbergens belegen lässt (Tab. 1). Dabei wird deutlich, dass sich nicht von den Werten einer ausgewählten taxonomischen Gruppe auf andere „hochrechnen“ lässt. Bezogen auf Bryophyten und Flechten erweist sich Spitzbergen als deutlich „weniger extrem“ als etwa bei Gefäßpflanzen.

5. Systembezogene Vielfalt

Die unvergletscherte arktische Tundra ist das größte Land-Biom der Erde; die boreale und arktische Zone Eurasiens bilden die ausgedehnteste kohärente Landmasse. Der floristische und faunistische Reichtum etwa im Vergleich zu den Tropen ist zwar bei den meisten Organismengruppen deutlich reduziert. Ein rein numerischer Vergleich ist allerdings insofern nicht angemessen, als den in diesem Raum „evolvierten“ spezifischen Sippen und Systemen durch-

Tab. 1: Artenzahlen ausgewählter taxonomischer Gruppen auf dem Spitzbergen-Archipel im Vergleich zu anderen Regionen Europas und Asiens.

Spitzbergen ¹		Vergleichsdaten	
Anthophyta und Pteridophyta	173	Island ²	365
		nordische Länder ³	1.846
		Europa ⁴	11.560
Bryophyta	375	Island ⁵	414
		Schweden ⁶	753
		ehem. UdSSR einschl. Sibirien ⁷	1.573
		Europa ⁸	1.750
Lichenes	593	Schweden/Norwegen ⁹	2.271
Basidiomycota	175	Deutschland (West) ¹⁰	3 511
Ascomycota	226	Deutschland (West) ¹¹	1 987

¹ ELVEBAKK & PRESTRUD 1996

² KRISTINSSON 1991

³ HULTÉN 1971, ausschl. Island und Spitzbergen, einschl. Kola und westl. UdSSR

⁴ TUTIN et al. 1964-1980

⁵ JOHANSSON 1983, ausschließlich Laubmoose

⁶ HALLINGBÄCK & SÖDERSTRÖM 1987, ausschließlich Laubmoose

⁷ IGNATOV & AFONINA 1992, KONSTANTINOVA et al. 1992

⁸ DIERSSEN, ined., einschließl. Makaronesien

⁹ SANTESSON 1993

¹⁰ KRIEGELSTEINER 1991, 1993

¹¹ KRIEGELSTEINER 1991, 1993.

aus Vielfältigkeitsschwerpunkte und ein beträchtliches Entwicklungspotential zukommen (u.a. bei den Gattungen *Salix*, *Carex*, *Pedicularis*, *Dicranum*, *Bryum*, *Umbilicaria*, *Rhizocarpon*). Überdies umfassen die boreale Taiga und die arktischen Tundren der Holarktis mit über 16 Millionen km² neben der Antarktis die ausgedehntesten Wildnis-Gebiete der Erde (McCLOSKEY & SPALDING 1989), - Räume mithin, wo weithin vom Menschen wenig oder nicht beeinflusste Prozesse ablaufen können.

Auf dem Abstraktionsniveau von Vegetationstypen sind vor allem Windheiden, Schneebo-den-Vegetation, Moorsysteme und Koniferen-beherrschte Wälder weiträumig und land-schaftsbeherrschend vertreten. Ihre standörtliche mikro- und mesoskalige sowie die überregional makroskalige Differenzierung sind Biom-spezifisch und bilden damit ein nur in diesem Raum zu erhaltendes phytozoölogisches Potential. Mesoskalig zeigt sich eine feinere Diffe-renzierung. Eine von PEDERSEN (1990) entwickelte Karte (Abb. 1) etwa differenziert für Dänemark, Norwegen, Schweden und Finnland Räume ähnlichen floristischen Inventars auf der Basis einer Auswertung von Rasterkarten von Gefäßpflanzen. Die Verantwortlichkeit für die Erhaltung jeweils gebietsspezifischer Floren und Faunen (der regionale Artenpool im Sinne von PARTEL et al. (1996)) sollte sich sinnvollerweise an solchen oder nach ähnlichen Verfahren abgegrenzten Raumeinheiten orientieren.

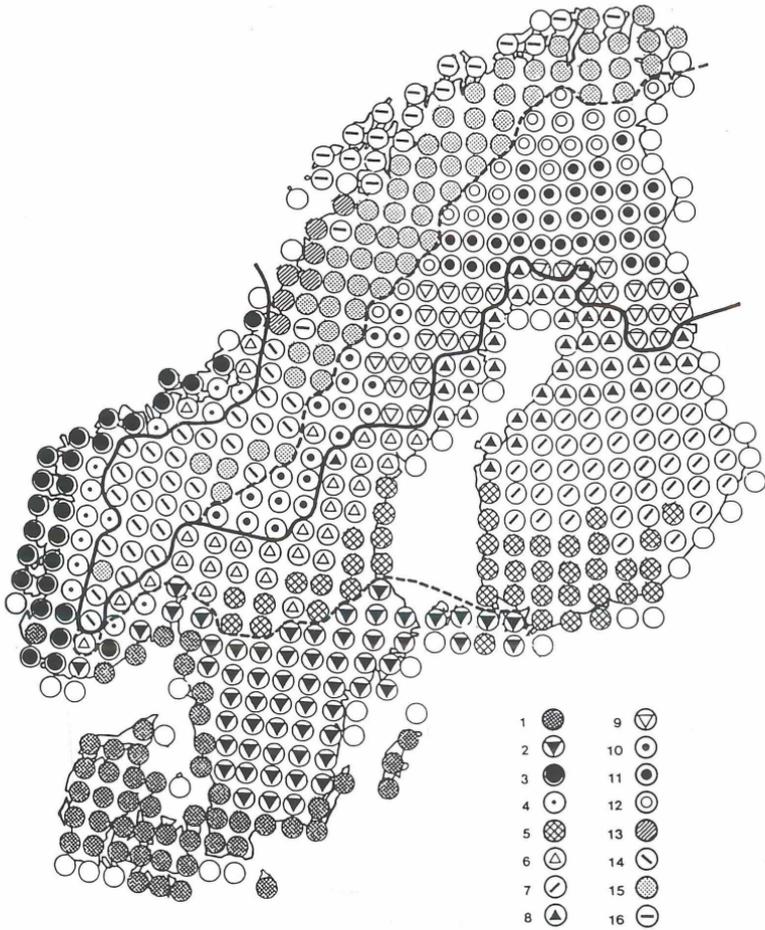


Abb. 1: Übersicht von Räumen ähnlichen floristischen Inventars in Dänemark, Norwegen, Schweden und Finnland, abgeleitet aus einer Rasterkartierung der Gefäßpflanzen (nach PEDERSEN 1990).

6. Fallstudien

6.1 arktische und oroarktische Systeme

Unter Permafrostbedingungen wird insbesondere bei geringer Gesamt-Deckung und Produktivität der Vegetation die Anzahl der auftretenden Arten nicht von der Konkurrenz bestimmt, sondern von extremen Umweltbedingungen beziehungsweise Störungen, unter anderem infolge starker und häufiger Winde, Abrasion und Solifluktion. Kleinräumige floristische Gradienten (Feuchte, Korngrößenverteilung, Intensität der Kryoturbation) sind relief- und klimaabhängig. Solche Systeme sind permanent hochgradig „ungesättigt“, das heißt, Gleichgewichtszustände, bei denen sich Konkurrenzmechanismen um Licht, Wasser und Mineralstoffe aufbauen, werden im Regelfall nicht erreicht. Dies schließt mutualistische, also positive Wechselbeziehungen zwischen den beteiligten Arten gerade unter Extrembedingungen keineswegs aus, beispielsweise die Stabilisierung des kleinräumigen Wasserhaushalts durch Moosrasen (BROOKER & CALLAGHAN 1998).

In Tabelle 2 sind Beispiele von kleinräumig (mikroskalig) entwickelten Vegetationsmosaiken zusammengestellt, die sich durch beträchtliche Artenzahlen auf engem Raum auszeich-

Tab. 2: Floristische Diversität an kleinflächig entwickelten Vegetationsmosaiken, Liefdefjord, NW-Spitzbergen (Daten aus DIERBEN 1996).

I: Schneeböden: Phippsietum albedo-concinnae - Salicetum polaris					
1 m ²	20 - 38 Arten:	Gefäßpflanzen	4 - 10,	Kryptogamen	16 - 31
6 m ²		Gefäßpflanzen	13,	Kryptogamen	33
26 m ²		Gefäßpflanzen	24,	Kryptogamen	81
II: Gradient: Carici rupestris-Dryadetum - Cerastio (regelii)-Poetum alpinae					
1 m ²	12 - 18 Arten:	Gefäßpflanzen	2 - 7,	Kryptogamen	6 - 13
10 m ²		Gefäßpflanzen	4,	Kryptogamen	32
III: Saxifraga oppositifolia- [Arenarion norvegicae]-Gesellschaft					
0,5 m ²	9 - 25 Arten:	Gefäßpflanzen	3 - 9,	Kryptogamen	9 - 14
8 m ²		Gefäßpflanzen	18,	Kryptogamen	35

nen. Infolge des abfallenden Konkurrenzdruckes seitens der Gefäßpflanzen ist der Kryptogamenanteil an der Artenzusammensetzung qualitativ wie quantitativ beträchtlich.

Die hier gezeigten Daten sind von konkreten Beständen entlang von Transekten gewonnen worden. Deutlich ist insbesondere bei den Standorten mit unterschiedlich langen Aperzeiten (I) die stark anwachsende Artenanzahl mit zunehmender Flächenausdehnung.

6.2 Moore

Moore gelten überregional als azonale Systeme: edaphische Faktoren und Gradienten auf lokaler und regionaler Ebene bestimmen die Vegetationszusammensetzung eindeutiger als klimatische. Die Variabilität der Habitats ist bei basenreichen Niedermooren größer als bei sauren Hochmooren. Basenarme Niedermoore nehmen eine mittlere Position ein. Insofern fällt auf lokaler wie regionaler Ebene mit sinkender Nischenvielfalt die Artenzahl von „reichen Niedermooren“ zu „armen“ Hochmooren hin ab. Dies gilt überregional sowohl für die Gefäßpflanzen wie die Bryophyten (u.a. VITTT et al. 1995).

Die in der Tabelle 3 zusammengefassten Daten entstammen Vegetationsaufnahmen des Verfassers von definierten Vegetationstypen aus Norwegen (DIERBEN 1982). Die Probeflächen waren etwa 1 m² groß. Angegeben sind die Artenzahlen aus jeweils 10 zufällig ausgewählten Vegetationsaufnahmen sowie die mittleren Artenzahlen je Vegetationsaufnahme aus größeren Datenkollektiven. Die folgenden Trends werden deutlich:

- Stark saure Moorstandorte (< pH 4,5, Gesellschaftsgruppe I) sind im allgemeinen bei gleicher Bezugsfläche artenärmer als basenreiche (> pH 6,0; Gesellschaftsgruppe V), solche vergleichsweise trockenerer Bulten und Rasen (Gesellschaftsgruppen I und V) artenreicher als solche nasser Schlenken (Gesellschaftsgruppen II und III). Da die Uniformität der Probeflächen bei basenreicheren Standorten (Gesellschaftsgruppen III und V) üblicherweise geringer ist als bei stark sauren (Gesellschaftsgruppen I, II und IV), resultierten bei den basenreicheren Standorten höhere Gesamtartenzahlen.
- Der kleinräumige hydrologische Gradient ist im allgemeinen an sauren Moorstandorten und mit zunehmender geographischer Breite deutlicher ausgeprägt als bei basenreichen

Tab. 3: Mittlere Artenzahlen je Vegetationsaufnahme und Gesamtartenzahlen von jeweils 10 zufällig ausgewählten Vegetationsaufnahmen von Vegetationstypen borealer Moore aus Norwegen (Daten aus DIERBEN 1982).

	Arten/ 10 Aufn.	Mittl. AZ	Anzahl Aufn.
I	Empetro-Sphagnetum fusci sph. papilloso	38	378
	Erico-Sphagnetum magellanici typicum	41	131
	Empetro-Sphagnetum fusci cladonietosum	64	188
	Erico-Sphagnetum magellanici cladonietosum	54	81
II	Caricetum limosae sphagnetos. cuspidati	17	36
	Sph.-Rhynchosporium sphagnetos. tenelli	23	78
	Caricetum rotundatae sphagnetos. lindbergii	23	56
III	Caricetum limosae scorpidietosum	34	51
	Caricetum diandrae	62	24
	Caricetum rariflorae drepanocl. revolventis	41	47
	Drepanoclado-Caricetum chordorrhizae	66	80
IV	Caricetum magellanicae	40	46
	Caricetum nigrae	43	149
	Menyantho-Sphagnetum teretis	58	177
V	Drepanoclado-Trichophoretum cespitosae	89	123
	Caricetum atrofusco-vaginatae	87	20
	Kobresietum simpliciusculae	85	46

(Bulten und Stränge sind, soweit entwickelt, auch in basenreichen Niedermooren die kleinräumig stärker sauren Biotope).

- Moose und Gefäßpflanzen verhalten sich im Feuchtegradienten an Moorstandorten unterschiedlich. Für Bryophyten ist die artspezifische, im Mikrorelief tiefer gelegene standörtliche Wachstumsgrenze im allgemeinen biotisch determiniert (Raumkonkurrenz, Koexistenz), die obere durch standörtlichen Stress (meist Trockenheit, ggf. Konkurrenz durch Gefäßpflanzen). Bei Gefäßpflanzen ist dies eher umgekehrt: die nasseren Standorte sind wegen des zeitweiligen Sauerstoffdefizits vor allem für Zwergsträucher die Stresshabitate.

Folgende Ergänzungen seien angefügt:

- Die Oligotrophierung von Niedermooren als regional natürlicher Entwicklungsprozess ist ein säkularer Vorgang („global change“); sie führt generell zu artenärmeren (stärker spezialisierten) Systemen.
- Jede Entwässerung von Moorstandorten dämpft den mikroskaligen hydrologischen Gradienten und führt für die meisten Arten zu weniger extremen Verhältnissen. Die Produktivität der Phytomasse (vor allem der Gehölze und Zwergsträucher) und Artenzahl steigen dabei im allgemeinen zunächst an, dies aber zulasten der stenöken Arten (extrinsische D.), da Hemerophile (anthropogen geförderte, ubiquitäre Arten) verstärkt einwandern können (u.a. VASANDER 1987). Sowohl für stark saure wie auch basenarme Moore dürfte gelten, dass das Verhältnis von intrinsischer zu extrinsischer Diversität kleiner wird.

6.3 Wälder

Der boreale Nadelwaldgürtel, die Taiga, ist eines der ausgedehntesten Biome der Welt. Allein die überwiegend in der borealen Zone liegenden Wälder Russlands bilden den weltweit

größten zusammenhängenden Komplex Koniferen-beherrschter Waldsysteme. Diese akkumulieren überschlüssig jährlich etwa 662 Tg Kohlenstoff. Davon werden durch Waldbrände und Einschlag jährlich rund 137 beziehungsweise 115 Tg Kohlenstoff wieder an die Atmosphäre abgegeben (KOLCHUGINA & VINSON 1995). Die Bedeutung dieses Megaökosystems für den globalen Kohlenstoffhaushalt ist also evident.

Die Ausdehnung der Taiga wird wie jene der arktischen und alpinen Tundren durch klimatische Bedingungen kontrolliert. Sie liegt zwischen der nördlichen Sommergrenze temperater Luftmassen und der südlichen Wintergrenze arktischer: warme Sommer und kalte Winter sind die Folge, abgepuffert in Regionen ozeanischer Luftmassen (DEL COURT & DEL COURT 1991). Das Verbreitungsmuster der Taigavegetation und -fauna spiegelt die nacheiszeitliche Klimaentwicklung und Ausbreitungsgeschichte der biomspezifischen Arten. Dennoch ist die Struktur der Wälder weiträumig recht gleichförmig und wird durch wenige Schlüsselarten in den jeweiligen Schichten bestimmt. Die Lebenszyklen, Stoffflüsse und Sukzessionen der Organismengruppen und Gilden vollziehen sich in den einzelnen Schichten mit teilweise unterschiedlicher zeitlicher und räumlicher Dynamik. Sie können dabei zumindest kleinräumig und zeitweilig entkoppelt sein.

Die kommerzielle forstliche Nutzung modernerer Prägung ist kaum älter als 200 Jahre, hat indessen regional und vor allem in der jüngsten Zeit zu starken Veränderungen der Waldstrukturen geführt. Vor allem unter ökonomischem Aspekt wurde das Ziel verfolgt, uniforme und gleichalte Forstbestände mit möglichst einer einzigen beherrschenden Gehölzart zu begründen. Bis in die 50er Jahren des vergangenen Jahrhunderts und teilweise bis heute andauernd bestimmte und prägt eine solche Auffassung etwa die waldwirtschaftlichen Produktionsziele in Finnland. Traditionelle sowie ökologisch begründete Formen der Waldnutzung treten demgegenüber in den Hintergrund (u.a. HAILA 1994). Ziel einer „modernen“ Forstwirtschaft ist zwar eine „nachhaltige“ Bewirtschaftung der Bestände, freilich mit der Holzproduktion als einzigem oder doch vorrangigem Kriterium.

Mittlerweile werden auch verstärkt andere Sichtweisen erörtert. Sowohl die Begründung von Monokulturen als auch die Bewirtschaftung in Form großräumiger Kahlhiebs zeigt unter anderem beträchtliche negative Auswirkungen auf die Bodenerosion und den Gebietswasserhaushalt. Abgesehen von den durch eine solche Bewirtschaftung offenkundig ausgelösten Umweltproblemen wird in die Zielsysteme die Auffassung integriert, dass Waldlandschaften strukturell wie funktionell etwa bezüglich der Standortparameter und des Artenbestandes heterogen sind und sich dynamisch verhalten. Die sich dadurch entwickelnden mosaikartigen Bestandstrukturen verändern sich in zeitlich und räumlich verschiedenartigen Skalen. Unter dem Eindruck einer geringeren Windwurfanfälligkeit und reduzierter Gefahren durch Schädlingskalamitäten wird deswegen die künftige Begründung und Nutzung heterogener Bestandsstrukturen zwar als angemessene Bewirtschaftungsform erachtet (u.a. MLADENOFF & PASTOR 1993), aber noch keineswegs durchgängig praktiziert. Schließlich heben Forstwirte auf die Bedeutung der genetischen Vielfalt für die Adaptationsfähigkeit der Schlüsselarten ab, zwar vornehmlich bezogen auf die wirtschaftlich bedeutsamen Gehölze, aber zunehmend auch unter Berücksichtigung der übrigen, begleitenden Arten (z. B. MÜLLER-STARCK 1996). Eine Konsequenz ist die Forderung nach Ausweisung einer angemessenen Anzahl von Genreservaten von ausreichender Größe (MÜLLER 1996), wobei derzeit noch unklar bleibt, was als „angemessen“ oder „ausreichend“ anzusehen ist.

Auf standörtlicher Ebene sind Wälder durch Regenerationszyklen („patch dynamics“) charakterisiert, die sich besonders deutlich in der Struktur und Zusammensetzung der Baumschicht manifestieren. Windwurf sowie natürliche und anthropogene Feuer werden dabei als steuernde Elemente eines Störungsregimes betrachtet und akzentuieren die Musterbildung und das Sukzessionsgeschehen in Wechselbeziehung zu den standörtlichen Voraussetzungen

(u.a. WEIN & MACLEAN 1983, SHUGART et al. 1992, SYRJÄNEN et al. 1994). Daneben wirken sich auch selektives Fraßverhalten von Großsäugern und säkulare Klimaschwankungen auf das Sukzessionsgeschehen aus und beeinflussen zyklische Veränderungen bei der Zusammensetzung von Tiergemeinschaften (u.a. KULLMANN & ENGELMARK 1991, ESSEEN et al. 1992, KIELLAND & BRYANT 1998).

Die Mehrzahl der beherrschenden Arten der Taiga vermag eine breite Spanne an Entwicklungsstadien und Mikrohabitaten zu besiedeln. Gleichwohl ergibt sich für stenöke Sippen eine engere Einnischung. Der Artenreichtum von Coleopteren, Ameisen und Spinnen scheint in jungen Entwicklungsstadien der Wälder oder nach Waldbränden höher zu sein als in alten (PUNTTILA et al. 1991, NIEMELÄ et al. 1992, HAILA 1994, HAILA et al. 1994, MUONA & RUTANEN 1994). Eine Ursache dürfte die stärker differenzierte Krautschicht in den jüngerer Waldentwicklungsstadien sein. Zahlreiche Organismengruppen finden demgegenüber in strukturreichen Mikrohabitaten der Altholz- und Zerfallsstadien von Wäldern optimale Entwicklungsbedingungen. Die Diversität der hier eingenischten epixylischen Gilden ist in diesen Altholzbeständen am höchsten. Vor allem stenöke, regional wie lokal seltenere und in kleineren Populationen auftretende Sippen mit eingeschränkter sexueller wie asexueller Reproduktion („Satelliten-Arten“) sind in diesen Beständen angereichert (SÖDERSTRÖM 1988a,b, 1989, ANDERSSON & HYTTBORN 1991, FRISVOLL 1997, QIAN et al. 1999). Bei Pilzen etwa treten in frühen Zersetzungsstadien wenige häufige Arten in großen Mengen auf, in späten zahlreiche seltenere in geringen Abundanzen; die Gesamtartenzahlen steigen an. An langen und dicken Stämmen ist die Diversität höher als an dünnen und kurzen; eine Reihe von Arten ist für nicht oder wenig forstlich behandelte Standorte bezeichnend (KARSTRÖM 1992, BENDIKSEN 1994, BADER et al. 1995, RENVALL 1995, HØILAND & BENDIKSEN 1996). Die hier für epixyle Mikrohabitate aufgezeichneten Verhältnisse lassen sich auch auf epigäische Gilden übertragen (z.B. RAMBO & MUIR 1998).

Zahlreiche an Wälder gebundene Sippen reagieren empfindlich auf stärkere Schwankungen des Mikroklimas und zeigen ein geringes Wanderungs- beziehungsweise Ausbreitungspotential. Sie bleiben damit weitgehend auf Waldstandorte mit geringer Eingriffsintensität und hoher zeitlicher Kontinuität des Waldsystems beschränkt. In Schweden etwa ist 1/4 der der seltenen und gefährdeten Moosarten an Wälder gebunden (HALLINGBÄCK 1998). Pioniere an lebenden Bäumen wie die Krustenflechte *Phlyctis argena* an *Populus tremula* sind demgegenüber in den am intensivsten bewirtschafteten Beständen am häufigsten vertreten (KUUSINEN 1994).

Die starke Streubildung in der Mehrzahl der borealen Wälder und die Entwicklung geschlossener Decken von Flechten und Bryophyten wirkt als Wärmefilter und Nährstoffsenke (OECHEL & VAN CLEVE 1986). Sie erschwert für viele Gefäßpflanzen-Sippen eine Samenkeimung und die Entwicklung von Jungpflanzen. Episodische Störungen wie Waldbrände insbesondere an den trockeneren Standorten können sich in solchen Fällen bereichernd auswirken.

Die hier referierten Zusammenhänge sind stark generalisiert, vor allem auch in Ermangelung konkreter empirischer Daten. Unstrittig zeigt sich in den Wäldern auf Bestandesebene eine beträchtliche Variabilität. Die Tabelle 4 umfasst orientierende Angaben zu mittleren Artenzahlen aus Vegetationsaufnahmen ausgewählter skandinavischer Waldgesellschaften der borealen Zone sowie Hinweise über die relative Bedeutung der steten Kryptogamen des Waldbodens an der Gesamtheit steter Arten und damit am strukturellen Aufbau der Bestände. Die gewählte Reihung führt von azonal weit verbreiteten Waldtypen oligotropher und trockener Standorte mit Rohhumusauflagen (*Cladonio-Pinetum*, *Empetro-Betuletum cladonietosum*) zu solchen frischer und trockenerer Standorte mit günstigeren Humusformen (*Melico-Piceetum*, *Geranio-Betuletum*, *Melico-Pinetum*). Allgemein zeigt sich in den Aufnahmen ein eher

Tab. 4: Aus Vegetationsaufnahmen abgeleitete mittlere Artenzahlen von Beständen ausgewählter Waldgesellschaften der borealen Zone Skandinaviens und Anteil steter Kryptogamen (> 20 % Steigtigkeit in den Aufnahmekollektiven).

	Mittl. Artenzahl/ Aufnahme	% steter Kryptogamen/ Aufnahme	Anzahl der Aufnahmen
<i>Cladonio-Pinetum</i>	29	78	69
<i>Barbilophozio-Pinetum</i>	29	68	180
<i>Empetro-Betuletum cladonietosum</i>	30	60	101
<i>Linnaeo-Piceetum</i>	30	47	265
<i>Corno-Betuletum</i>	26	27	104
<i>Melico-Piceetum</i>	45	25	155
<i>Geranio-Betuletum</i>	48	10	101
<i>Melico-Pinetum</i>	37	8	42

¹ Daten zusammengestellt nach DIERBEN 1996: Tab. 3, Spalten 1,3,6; Tab. 5, Spalten 3,8,9; Tab. 7, Spalte 1; Tab. 8, Spalte 1.

schwacher Anstieg der Artenzahlen von den mageren zu den reicheren Systemen. Die letzteren sind zugleich strukturell heterogener und regional stärker differenziert, was sich aus den dargestellten Daten nicht unmittelbar entnehmen lässt. Der reale Anstieg der Artenanzahlen in den Beständen dürfte folglich erheblich größer sein. In gleicher Reihenfolge fällt der prozentuale Anteil steter (und zumeist stark deckender) Kryptogamen am Aufbau der Bestände merklich ab.

Insgesamt zeigt sich gegenwärtig bezüglich der Beurteilung der Biodiversität borealer Wälder ein heterogenes Bild. Zwischen den Experten für unterschiedliche Artengruppen stehen inhaltlich abgestimmte Forschungsansätze zum Komplex Artenvielfalt derzeit aus. Unstrittig kommt forstlich unbeeinflussten Primärwäldern für eine Vielzahl von Artengruppen und insbesondere selteneren stenöken Sippen eine hohe Bedeutung zu. In den bestehenden Nationalparks versucht man, dem Rechnung zu tragen. Darüber hinausgehend sind mittel- und langfristig Formen der Waldnutzung weiterzuentwickeln, die ökonomische und ökologische Aspekte stärker integrieren.

6.4 Grünland

Alpine und arktische Tundren, Moore und Wälder der arktischen und borealen Zone bedürfen zur Wahrung ihrer Eigenart und Vielgestaltigkeit lediglich eines Schutzes von zu starker ökonomischer Inanspruchnahme. Die Aufgabe wird durchweg komplexer bei solchen Standorten, die in der Vergangenheit einer moderaten Nutzung unterlegen haben und aktuell unter ökonomischem Aspekt entweder intensiviert oder aus der Nutzung entlassen worden sind. So ist die Anzahl der bewirtschafteten Almen („Seter“) in Norwegen zwischen 1850 und 1979 um 94 % zurückgegangen (OLSSON & AUSTRHEIM 1993). Vor allem die Nutzungsveränderungen in mesohemeroben Lebensräumen und Lebensgemeinschaften der Extensivweiden, Mahd- und Wässerwiesen und Laubwiesen haben auch in der borealen Zone zu massiven floristischen und faunistischen Veränderungen geführt (u.a. EKSTAM & FORSHED 1992). Während auf den intensiver bewirtschafteten Flächen die eingesäten Grassorten und eine verstärkte Düngerapplikation die konkurrenzschwächeren Sippen unterdrücken, führen bei den Brachen verstärkte Streuakkumulation und das veränderte Lichtklima zum Rückgang der empfindlicheren Sippen und damit einer floristischen Verarmung (Dediversifizierung).

EKSTAM & FORSHED (1992) belegen an Beispielen vom trockenen, frischen und feuchten Magergrünland Schwedens, dass nach Aufgabe der Nutzung im wesentlichen vier strukturell klar trennbare Brachestadien durchlaufen werden, bei denen sich verschiedenartige Strate-

gietyten unter den beteiligten Gefäßpflanzen durchsetzen (vergl. Abb. 2). Trägt man in einem zweidimensionalen Koordinatensystem die Deckungswerte von Arten im zeitlichen Verlauf auf (Nutzungsaufgabe als Ausgangswert 0 der Deckung), so bleiben in jungen Brachen (A) zunächst die generativ reproduktionskräftigen und damit ausbreitungsfreudigen, aber kurzlebigen Arten der Ausgangsgesellschaften erhalten (R und SR-Typen nach GRIME 1979), fallen aber in Deckung und Präsenz rasch ab. Entsprechendes gilt für weniger reproduktionsstarke und zugleich konkurrenzschwache Sippen (csr-Typ nach GRIME), die ihr Entwicklungsoptimum in Brachen etwas später erreichen (B) und in der Folgezeit vor allem von polykormonbildenden Gräsern und Stauden (RK-Typ nach GRIME im meist recht lange persistenten Brachetyp C) ersetzt werden. Schließlich folgen als Kapazitätsstrategen (K) Gehölze im Brachestadium D. Sie können als Jungpflanzen schon früh im betrachteten System vorhanden sein, werden aber erst in den späten Entwicklungsstadien dominant. In der Bilanz zeigt sich für praktisch alle Grünland-Typen ein Maximum der Gesamtartenzahlen in frühen Brachestadien (A und B) und ein Abfallen der Artenvielfalt in den späten Brachen (C und D), verbunden mit einem starken Rückgang oder völligen Ausfällen ganzer Artengruppen - vornehmlich solcher, die bereits in den Ausgangsbeständen seltener und mit geringer Deckung vertreten waren. Überlagert man die Fundpunkte aktuell stark gefährdeter Gefäßpflanzen in Ländern der borealen Zone, so überrascht nicht, dass das Arteninventar der stärker kulturgeprägten Regionen mit mesohemeroben Vegetation durchweg stärker bedroht ist als jenes der weniger genutzten, oligohemeroben Räume.

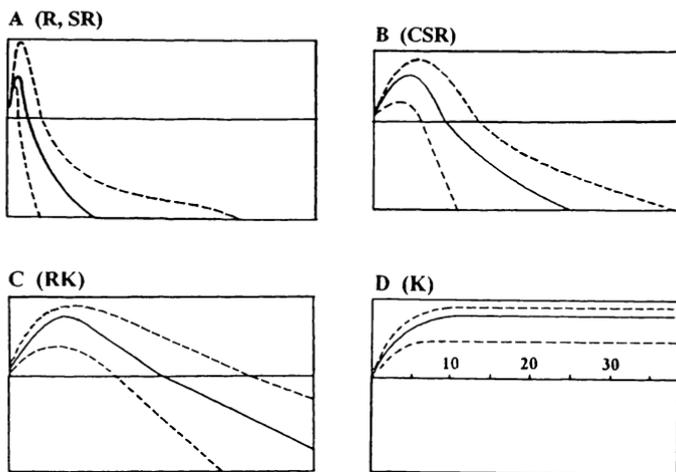


Abb. 2: Die Entwicklung von Artengruppen unterschiedlicher Strategietypen in strukturell definierten, unterschiedlich alten Brachestadien (A-D), schematisiert (nach EKSTAM & FORSHED 1992). Zeitskala: Jahre; gestrichelte Linie: geschätzte Variation.

Der Rückgang der gefährdeten Arten infolge Nutzungsauffassung ist daher in den nördlichen Ländern gerade in der Kulturlandschaft evident. Wie in Mitteleuropa vereint die Erhaltung der Eigenart mesohemeroben Lebensräume der Kulturlandschaft Aspekte der „Nachhaltigen Landschaftsentwicklung“, des klassischen Artenschutzes und des Schutzes von Kulturgütern.

7. Zusammenfassung und Ausblick

Die Glaubwürdigkeit der Ökologen und die Anwendbarkeit ihrer Aussagen in Naturschutz und Landschaftsplanung leiden darunter, dass zu viele Generalisierungen auf einer unzuläng-

lich abgesicherten Grundlage beruhen. Um den schillernden Begriff Diversität zu strukturieren, sollten Aussagen ohne Angabe eines - einschränkenden - Bezuges generell vermieden werden. Darüber hinaus ist es bei botanischen Objekten zunächst zweckmäßig, zwischen floristischer Diversität (Bezug: Flora) und auf Ökosysteme oder deren Kompartimente zielende Diversität (Bezug: Vegetation) zu trennen.

Die floristische Diversität unterliegt großräumig einem klimatischen Gradienten und wird regional unter anderem florensgeschichtlich und durch edaphische, biotische und nutzungsgeschichtliche Bedingungen modifiziert.

Die „ökosystemare“ Diversität hängt stark von den Systemeigenschaften und deren regionaler Differenzierung ab. Bei detaillierterer Analyse lassen sich einige Gesetzmäßigkeiten zwischen den spezifischen standörtlichen Qualitäten und der zu erwartenden Artenvielfalt formulieren:

- Arktische und oroarktische (boreoalpine) Kältesteppen zeigen unter Berücksichtigung der Kryptogamen auf kleinen Flächen eine hohe Artenvielfalt. Das Mikromosaik von Bodenstrukturen, Störungen durch Kryoturbationsprozesse und Konkurrenzausschluss aufgrund klimatisch bedingt geringer Produktivität wirken offenkundig diversitätserhöhend.
- Am Beispiel von Moorkomplexen der borealen und arktischen Zone lässt sich belegen, dass sich die Konkurrenzmechanismen bei verschiedenen Synusien beziehungsweise Straten (Kryptogamen versus Gefäßpflanzen) gegenläufig verhalten, und dass sich anthropogene Eingriffe wie eine Absenkung der Wasserstände auf das Konkurrenzgefüge auswirken und damit die Diversität der Systeme meist ansteigt. In diesem Zusammenhang wird angeregt, zwischen intrinsischer Diversität (das Artengefüge der primären Standorte betreffend) und extrinsischer Diversität (das Einwandern ubiquitärer Generalisten in sekundäre Lebensräume charakterisierend) zu unterscheiden. An unbeeinträchtigten Moorstandorten trägt die klimatisch und hydrologisch gesteuerte regionale und lokale Strukturmorphogenese der Mooroberfläche zur kleinräumigen Musterbildung bei und steuert damit das strukturelle und floristische Entwicklungspotential.
- In borealen Wäldern trägt das Ausmaß der Schichtendifferenzierung und kleinräumigen horizontalen Musterbildung zur räumlichen, die Vollständigkeit der intrinsischen Entwicklungszyklen zur zeitlichen Heterogenität der Strukturen und Gilden und damit zur Artenvielfalt bei. Die Bedeutung kleinräumig wechselnder edaphischer Bedingungen für die Differenzierung von Waldgesellschaften mit unterschiedlichem Artenpool sollte in diesem Zusammenhang nicht unterschätzt werden.
- In mesohemeroben Systemen wie dem bewirtschafteten Grünland sind darüber hinaus Nutzungsgeschichte und -kontinuität neben dem Nährstoffstatus prägend für die Artenvielfalt.

In allen Fällen bedürfen Analysen und Aussagen zur Diversität von Systemen eines eindeutigen räumlichen und zeitlichen Bezuges. - Eine durch gemessene Daten abgesicherte Diversitätsforschung ohne normative Postulate steckt noch in den Kinderschuhen.

Literatur

- ANDERSSON, L.I. & HYTTEBORN, H. (1991): Bryophytes and decaying wood - a comparison between a managed and a natural forest. - *Hol. Ecol.* **14**: 121-130.
- BADER, P., JANSSON, S. & JONSSON, B.G. (1995): Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forest. - *Biol. Conserv.* **72**: 355-362.
- BENDIKSEN, E. (1994): Fennoscandian forestry and its effects on the fungus flora, especially with regard to threatened species. - *Agarica* **13**: 61-86.
- BENDORICCHIO, G. & JÖRGENSEN, S.E. (1997): Exergy as a goal function of ecosystems dynamic. - *Ecol. Modelling* **102**: 5-15.

- BILLINGS, W.D. (1992): Phytogeographic and evolutionary potential of the arctic flora and vegetation in a changing climate. - In: CHAPIN III, F.S., JEFFERIES, R.L., REYNOLDS, J.F., SHAVER, G.S., SVOBODA, J. (eds.) Arctic environments in a changing climate: an ecophysiological perspective. - pp. 91-109, Acad. Press, San Diego.
- BROOKER, R.W. & CALLAGHAN, T.V. (1998): The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. - *Oikos* **81**: 196-207.
- CHAPIN III, S.F. & KÖRNER, V.C. (1995): Patterns, causes, changes, and consequences of biodiversity in arctic and alpine ecosystems. - *Ecol. Stud.* **113**: 313-320.
- CHERNOV, Y.I. (1995): Diversity of the arctic terrestrial fauna. - *Ecol. Stud.* **113**: 81-95.
- DELCOURT, H.R. & DELCOURT, P.A. (1991): Quaternary ecology. A palaeoecological perspective. - Chapman & Hall, London.
- DIERBEN, K. (1982): Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. - Ed. Conservatoire Jard. Bot. Genève hors sér 6, Genève.
- DIERBEN, K. (1996): Vegetation Nordeuropas. - 838 S., Ulmer, Stuttgart.
- EKSTAM, U. & FORSHED, N. (1992): Om hävden upphör. Kärllväxter som indikatorarter i ängs- och hagmarker. - Naturvårdsverket, 135 S., Solna.
- ELVEBAKK, A. & PESTRUD, P. (1996): A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. - Norsk Polarinst. Skr. **198**: 395 pp..
- ESSEEN, P.A., EHNSTRÖM, B., ERICSON, L. & SJÖBERG, K. (1992): Boreal forests - the focal habitat of Fennoscandia. - In: HANSSON, L. (ed.) Ecological principles of nature conservation, 251-325, Elsevier, London.
- FRISVOLL, A.A. (1997): Bryophytes in spruce forest stands in Central Norway. - *Lindbergia* **22**: 83-97.
- GOLDBERG, D. & NOVOPLANSKY, A. (1997): On the relative importance of competition in unproductive environments. - *J. Ecol.* **85**: 409-418.
- GRIME, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. - Wiley, New York.
- GRIME, J.P. (1997): Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. - *Science* **277**: 1260-1261.
- HAILA, Y. (1994): Preserving ecological diversity in boreal forests: ecological background, research, and management. - *Ann. Zool. Fenn.* **31**: 203-217.
- HAILA, Y., HANSKI, I.K., NIEMELÄ, J., PUNTTILA, P., RAIVIO, S. & TUKIA, H. (1994): Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. - *Ann. Zool. Fenn.* **31**: 187-202.
- HAILA, Y. & KOUKI, J. (1994): The phenomenon of biodiversity in conservation biology. - *Ann. Zool. Fenn.* **31**: 5-18.
- HALLINGBÄCK, T. (ed.) (1998): Rödlistade mossor i Sverige. - *Artfacta*, ArtDatabanken SLU, 328 pp., Uppsala.
- HALLINGBÄCK, T. & SÖDERSTRÖM, L. (1987): Sveriges mossor och deras svenska namn - en kommenterad checklista. - *Sv. Bot. Tidskr.* **81**: 357-388.
- HANSKI, I., PAKKALA, T., KUUSSARI, M. & LEI, G. (1995): Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. - *Oikos* **72**: 21-28.
- HUGUENY, B., TITO DE MORAIS, L., MÉRIGOUX, S., DE MÉRONA, B. & PONTON, D. (1997): The relationship between local and regional species richness: comparing biotas with different evolutionary histories. - *Oikos* **80**: 583-587.
- HULTÉN, E. (1971): Atlas över växternas utbredning i Norden. - 531 pp., Generalstabens litografiska anstalts Förlag, Stockholm.
- HUMPHRIES, C., ARAÚJO, M., WILLIAMS, P., LAMPINEN, R., LAHTI, T. & UOTILA, P. (1999): Plant diversity in Europe: Atlas Florae Europaeae and Worldmap. - *Acta Bot. Fenn.* **162**: 11-21.
- HUSTON, M.A. (1994): Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HUSTON, M.A. (1997): Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. - *Oecologia* **110**: 449-460.
- HØILAND, K. & BENDIKSEN, E. (1996): Biodiversity of wood-inhabiting fungi in a boreal coniferous forest in Sør-Trøndelag County, Central Norway. - *Nord. J. Bot.* **16**(6): 643-659.
- IGNATOV, M.S. (1993): Moss diversity patterns on the territory of the former USSR. - *Arctoa* **2**: 13-47.

- IGNATOV, M.S. & AFONINA, O.M.A. (eds.) (1992): Checklist of mosses of the former USSR. - *Arctoa* **1**: 1-85.
- JOHANSSON, B. (1983): A list of Icelandic bryophyte species. - *Acta naturalist. Island.* **30**: 1-29.
- KARSTRÖM, M. (1992): Steget före - en presentation. - *Sv. bot. tidskr.* **86**: 103-114.
- KIELLAND, K. & BRYANT, J.P. (1998): Moose herbivory in taiga: effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession. - *Oikos* **82**: 377-383.
- KÖCHY, M. & RYDIN, H. (1997): Biogeography of vascular plants on habitat islands, peninsulas and mainlands in an east-central Swedish agricultural landscape. - *Nord. J. Bot.* **17**: 215-223.
- KOHN, D.D. & WALSH, D.M. (1994): Plant species richness - the effect of island size and habitat diversity. - *J. Ecol.* **82**: 367-377.
- KOLCHUGINA, T.P. & VINSON, T.S. (1995): Role of Russian forests in the global carbon balance. - *Ambio* **24**: 258-264.
- KONSTANTINOVA, N.A., POTEMKIN, A.D. & SCHLIJAKOV, R.N. (1992): Checklist of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR. - *Arctoa* **1**: 87-127.
- KRATOCHWIL, A. (1999): Biodiversity of ecosystems: some principles. - In: KRATOCHWIL, A. (ed.) *Biodiversity in ecosystems*. - 5-38, Kluwer, The Netherlands.
- KRISTINSSON, H. (1991): Die Blütenpflanzen und Farne Islands. - 310 S., Örn og Örlygur.
- KRIEGLSTEINER, G. (1991, 1993): Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands. - 2 Bde, 1016+596 S., Ulmer, Stuttgart.
- KULLMAN, L. & ENGELMARK, O. (1991): Historical biogeography of *Picea abies* (L.) Karst. at its subarctic limit in northern Sweden. - *J. Biogeogr.* **18**: 63-70.
- KUUSINEN, M. (1994): Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland. - *Ann. bot. Fenn.* **31**: 245-260.
- MACARTHUR, R.H. (1965): Patterns of species diversity. - *Biol. Rev.* **40**: 510-533.
- MAGURRAN, A.E. & MAY, R.M. (eds.) (1999): *Evolution of Biological Diversity*. - 329 S., Oxford Univ. Press.
- MCCLOSKEY, J.M. & SPALDING, H. (1989): A reconnaissance-level inventory of the amount of wilderness remaining in the world. - *Ambio* **18**: 221-227.
- MLADENOFF, D.J. & PASTOR, J. (1993): Sustainable forest ecosystems in the northern hardwood and conifer region: concepts and management. - In: OLSON, J.T., SAMPLE, V.A. & JOHNSON, H. (eds.) *Defining sustainable forestry*. Island Press, Washington DC.
- MÜLLER, F. (1996): Ausscheidung und waldbauliche Behandlung von Genreservaten in Österreich. - In: MÜLLER-STARCK, G. (ed.): *Diversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. - 330-340, Ecomed, Landsberg.
- MÜLLER-STARCK, G. (ed.): (1996): *Diversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. - 340 S., Ecomed, Landsberg.
- MUONA, J. & RUTANEN, I. (1994): The short-term impact of fire on the beetle fauna in boreal coniferous forests. - *Ann. Zool. Fenn.* **31**: 109-121.
- NAEEM, S., THOMPSON, L.J., LAWLER, S.P., LAWTON, J.H. & WOODFIN, R.M. (1994): Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. - *Nature* **368**: 734-737.
- NIEMELÄ, J., HAILA, Y., HALME, E., PAJUNEN T. & PUNTTILA, P. (1992): Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. - *J. Biogeogr.* **19**: 173-181.
- NIELSEN, S.N. (2000): Ecosystems as Information systems. In: JÖRGENSEN, S.E. & MÜLLER, F. (eds.) *Handbook of ecosystem theories and management*. - 217-247, CRC Press LLC, Boca Raton.
- NILSSON, A.N. (1984): Species richness and succession of aquatic beetles in some kettle-hole ponds in northern Sweden. - *Holarct. Ecol.* **7**: 149-156.
- NIMIS, P.L., MALYSHEV, I., BOLOGNINI, G. & FRIESEN, N. (1998): A multivariate phytogeographic analysis of plant diversity in the Putorana Plateau (N Siberia). - *Opera Bot.* **136**: 72 pp.
- OECHEL, W.C. & VAN CLEVE, K. (1986): The role of Bryophytes in nutrient cycling in the Taiga. - *Ecol. Stud.* **57**.
- OLSSON, G. A. & AUSTRHEIM, G. (1993): Konsekvenser av bruksendringer i seterlandskapet for biodiversitet: landskap, vegetasjon og plantearter. - *Univ. Trondheim vitensk. Mus. rapp. bot. ser.* 1993(2), 54-61.

- PÄRTEL, M., ZOBEL, M., ZOBEL, K. & VAN DER MAAREL, E. (1996): The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. - *Oikos* **75**: 111-117.
- PEDERSEN, B. (1990): Distributional patterns of vascular plants in Fennoscandia: a numerical approach. - *Nord. J. Bot.* **10** (2): 163-189.
- POTTHAST, T. (1999): Die Evolution und der Naturschutz - Zum Verständnis von Evolutionsbiologie, Ökologie und Naturethik. - Campus Forschung 777, 307 S., Frankfurt/Main.
- PUNTTILA, P., HAILA, Y., PAJUNEN, T. & TUKIA, H. (1991): Colonization of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. - *Oikos* **62**: 250-262.
- QIAN, H., KLINKA, K. & SONG, X. (1999): Cryptogams on decaying wood in old-grown forests of southern coastal British Columbia. - *J. Veg. Sci.* **10**: 883-894.
- RAMBO, T.R. & MUIR, P.S. (1998): Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory. - *Bryol.* **101**: 116-130.
- RENVALL, P. (1995): Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. - *Karstenia* **35**: 1-51.
- ROHDE, K. (1992): Latitudinal gradients in species diversity. The search for the primary cause. - *Oikos* **65**: 514-527.
- ROHDE, K. (1998): Latitudinal gradients in species diversity. Area matters, but how much? - *Oikos* **82**: 184-190.
- SHUGART, H.H., LEEMANS, R. & BONAN, G.B. (eds.) (1992): A system analysis of the global boreal forest. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SANTESSON, R. (1993): The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. - 240 S., SBT-förlaget, Lund.
- SÖDERSTRÖM, L. (1988a): Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. - *Nord. J. Bot.* **8**(1): 89-97.
- SÖDERSTRÖM, L. (1988b): The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in Northeast Sweden. - *Biol. Conserv.* **45**: 169-178.
- SÖDERSTRÖM, L. (1989): Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in Northern Sweden. - *Bryol.* **92**(3): 349-355.
- SOLBRIG, O.T. (1994): Biodiversität - Wissenschaftliche Fragen und Vorschläge für die internationale Forschung (engl. Orig. 1991). - Dt. Nationalkomitee für das UNESCO-Programm „Der Mensch und die Biosphäre“ (MAB), 88 S., Bonn.
- SYRJÄNEN, K., KALLIOLA, R., PUOLASMAA, A. & MATTSSON, J. (1994): Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga. - *Ann. Zool. Fenn.* **31**: 19-34.
- TILMAN, D. & DOWNING, J.A. (1994): Biodiversity and stability in grasslands. - *Nature* **367**: 363-365.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M. & SIEMANN, E. (1997): The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. - *Science* **277**: 1300-1302.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB (eds.) (1964-1980) *Flora Europaea*, 5 Vols. Cambridge Univ. Press.
- VAN DER MAAREL, E. (1993): Some remarks on disturbance and its relation to diversity and stability. - *J. Veg. Sci.* **4**: 733-736.
- VASANDER, H. (1987): Diversity and understory biomass in virgin and in drained and fertilized southern boreal mires in eastern Fennoscandia. - *Ann. bot. fenn.* **24**: 137-153.
- VITT, D. H., LI, Y. & BELLAND, R. J. (1995): Patterns of diversity in peatlands of continental western Canada. - *Bryol.* **98**(2): 218-227.
- VITT, D. H. & BELLAND, R. J. (1997): Attributes of rarity among Alberta mosses: patterns and prediction of species diversity. - *Bryol.* **100**: 1-12.
- VIVIAN-SMITH, G. (1997): Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. - *J. Ecol.* **85**: 71-82.
- WEIN, R.W. & MACLEAN, D.A. (1983): An overview of fire in northern ecosystems. - In: WEIN, R.W. & MACLEAN, D.A. (eds.) *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, 1-18. John Wiley & Sons, New York.

Anschrift des Verfassers: Klaus Dierßen, Ökologiezentrum der Univ. Kiel, D-24098 Kiel

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): Dierßen Klaus

Artikel/Article: [Zur Biodiversität borealer und arktischer Vegetationskomplexe 335-350](#)