©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 15, 169-179. Hannover 2003

Diversität der Fauna in Wäldern – Gibt es Gesetzmäßigkeiten?

- Matthias Schaefer, Göttingen -

Abstract

The fauna of forests is diverse and comprises up to 2000 and more species. Some patterns of species diversity and possible underlying mechanisms are discussed. The local species pool is influenced by the regional species pool. Local species richness is positively related to structural complexity of the habitat. The species diversity of predators and parasitoids is high compared with phytophages and saprophages. The effects of many species are specific, this is especially true for ecosystem engineers. The food web is organized into 4 to 5 trophic levels. However, there are less distinct rules concerning species packing, the influence of disturbance, bottom-up and top-down control in food webs, the influence of diversity on ecosystem functions and processes and on stability. These relationships tend to be more vague and indeterminate and are characterized by high contingency. Rules and laws are mainly found on the level of the population; this is in accord with the view of LAWTON (1999).

1. Einleitung

Ökosysteme sind durch eine hohe Artenmannigfaltigkeit (Diversität) gekennzeichnet (RICKLEFS & SCHLUTER 1993, GASTON & SPICER 1998, KLAUS et al. 2001, LOREAU et al. 2002). In terrestrischen Ökosystemen der gemäßigten Breiten können 2000 und mehr Arten der Fauna vorkommen; die Spanne reicht dabei von den Protozoen bis zu den Säugern. Die Populationen der Biota sind durch Nahrungsbeziehungen miteinander verknüpft und bilden ein Nahrungsnetz, das Grundlage für Funktionen und Prozesse ist (COLEMAN & HENDRIX 2000, SCHAEFER 2003a). Für die Ausbildung von Biodiversität und den damit zusammenhängenden Funktionen gibt es offenbar – mindestens zum Teil – Muster, denen definierte oder weniger definierte Mechanismen zugrunde liegen.

In einem längerfristigen Ansatz wurde die Fauna von Buchenwäldern in Südniedersachsen untersucht (ELLENBERG et al. 1986, SCHAEFER 1996a, 1996b, 1999, 2003a, SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Dabei wurde die Fauna in einem hohen Vollständigkeitsgrad erfasst. Auf dieser Datengrundlage sollen in der vorliegenden Studie im Vergleich der verschiedenen Faunengruppen und im Vergleich zu Ergebnissen aus der Literatur folgende Fragen angesprochen werden:

- Welches sind die Muster für Ausbildung der Diversität?
- Gibt es Muster für den Zusammenhang zwischen Diversität und Funktionen?
- Ist eine Aussage über Mechanismen möglich, die Muster bedingen?
- Welchen Zusammenhang hat Diversitätsforschung mit der ökologischen Theorie?

Da ich schon mehrmals die Muster der Diversität für die untersuchten Buchenwälder dargestellt habe (SCHAEFER 1996a, 1996b, 1999, 2003a), möchte ich den Schwerpunkt der vorliegenden kleinen Abhandlung anders legen und gleichsam spielerisch nach den verschiedenen Brücken der Biodiversitätsforschung zur ökologischen Theorie fragen. Dabei dienen die

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
Untersuchungsergebnisse für die Wälder um Göttingen (vor allem für den Kalkbuchenwald) mehr als Stimulans und Motivation, Fragen aufzuwerfen und Nachdenken zu katalysieren.

2. Diversität und ökologische Theorie

Die ökologische Forschung wird stark von Paradigmen geprägt. Nach NAEEM (2002) ist die Zeit reif für eine allgemeine Theorie der Biodiversität. Nach seinen Vorstellungen über ein „Biodiversity-Ecoystem Function Paradigm" (BEFP) bestimmt Biodiversität die Ökosystemfunktionen. Seine Theorie umfasst im Prinzip den alten Dualismus zwischen „community-oriented approach" und „ecosystem-oriented approach" und fordert eine Synthese dieser zwei Ansätze.

In die ökologische Forschung fließen viele Sichtweisen ein, die zum Teil auch andere Paradigmen oder Leitideen zur Grundlage haben und in der früheren ökologischen Forschung eine größere Rolle gespielt haben oder heute noch spielen. Nennen möchte ich als Beispiele (nicht in einer strengen chronologischen Reihe): (1) Populationsökologie, Feinddruck; (2) Nische, interspezifische Konkurrenz; (3) Ökophysiologie von Pflanzen; (4) Produktionsbiologie, Ökosystemforschung; (5) Nahrungsnetz; (6) Makroökologie; (7) Diversität; (8) Landschaftsökologie, Regionalisierung. Paradigmenwechsel haben in der Ökologie des öfteren stattgefunden.

In einem wegweisenden Artikel fragt LAWTON (1999): Gibt es allgemeine Gesetze in der Ökologie? Nach ihm gibt es viele verallgemeinerbare Muster in der Ökologie, aber wenig universell zutreffende Gesetze. Das Problem ist die hohe Kontingenz bei Mustern und Mechanismen, diese ist besonders hoch auf der Ebene der Gemeinschaften, geringer in der Populationsökologie und auch auf höheren Integrationsebenen als statistische Muster über größere räumlich-zeitliche Skalen, also vor allem auf dem Gebiet der Makroökologie. Für den Bereich der Diversität spricht LAWTON (1999) folgende Gesetzmäßigkeiten an: die Relation lokaler/regionaler Artenpool, die Beziehung zwischen Artenzahl und Körpergröße, Abundanz wie auch Größe des Verbreitungsareals, die Abhängigkeit der Artenzahl von der Flächengröße, die Veränderung der Artenzahl mit der geographischen Breite und schließlich die Relation zwischen Produktivität und Artenzahl.

3. Hypothesen über Regeln und Gesetzmäßigkeiten

Zwei Typen von Schwierigkeiten können die Erkenntnis über die Bedeutung allgemeiner Regeln, von Gesetzmäßigkeiten, von Gesetzen in der Ökologie behindern.

Zum einen kann es bei der Analyse ökologischer Phänomene Simplifizierung, taxonspezifische Blickverengung und Teilbetrachtungen geben. Beispiele hierfür: Ein Nahrungsnetz kann nur in grober Vereinfachung analysiert werden. Botaniker und Zoologen haben in vielen Fällen einen verschiedenen Blick für ökologische Phänomene, z. B. für die Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe im ökologischen Kontext. Unter der Biota wird fast stets entweder die Flora oder die Fauna oder die Mikroflora betrachtet; ein Ornithologe wird sich selten für Zusammenhänge bei Protozoen oder anderen Kleintieren interessieren.

Zum anderen wird häufig nicht darauf geachtet, ob die Nullhypothese zutrifft, diese wird bisweilen leichtfertig verworfen (Typ I-Fehler). In ökologischen Systemen wirken viele zufällige Faktoren, die deterministischen Beziehungen, wenn sie denn überhaupt bestehen, überlagert sind. Auf die Allgegenwärtigkeit dieser „Kontingenz" weist – wie oben diskutiert – LAWTON (1999) hin.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Besonderen Bezug zur Diversität haben aus den oben erwähnten Leitfeldern die Themenbereiche „Nische, Interspezifische Konkurrenz", „Diversität und Community Ecology", „Makroökologie", „Nahrungsnetz", „Produktionsbiologie und Ökosystemforschung". Im folgenden seien wichtige mögliche Regeln und Gesetzmäßigkeiten im Hinblick auf Diversität diskutiert, wobei auch die jeweiligen Nullhypothesen kurz angesprochen werden.

Nische und interspezifische Konkurrenz. Über Konkurrenzausschluss und/oder Kontrastbetonung werden Arten entlang von Nischenachsen gepackt, wobei die Packungsdichte Beziehung zur Diversität hat. Die *Nullhypothese* ist, dass der potentielle Nischenraum nicht ausgefüllt ist und die Position von Arten in der Gemeinschaft eher „Zufallswürfe" und das Ergebnis zufälliger Kolonisation sind.

Community Ecology und Makroökologie. Das Raum-Zeitmuster von Arten unter statistischen Gesichtspunkten kann viele Regelhaftigkeiten haben. So hängt die Artenzahl von der Flächengröße einer Insel (oder eines Habitatfragmentes) ab. Die Größe des regionalen Artenpools kann die Artenzahl in der lokalen Gemeinschaft bestimmen. Die Artenzahl in der lokalen Gemeinschaft wird eher selten von biotischen Interaktionen begrenzt; Biozönosen sind also ungesättigt. Gemeinschaften sind häufig geschachtelt („nested subsets"). Die *Nullhypothese* kann sein: Die lokale Artenmenge wird von zufälligen Einflüssen bestimmt, sie sortiert sich gemäß der Lotteriemodellvorstellung nach Kolonisationserfolg und Umwelteignung und wird in ihrem Umfang nicht vom Pool bestimmt.

Nahrungsnetz. Für die Ausprägung des Nahrungsnetzes sind viele Gesetzmäßigkeiten genannt worden, die der „food web theory" (z. B. PIMM et al. 1991, PIMM 1992, HALL & RAFFAELLI 1993, 1997) zugerechnet werden und hier nicht weiter besprochen werden sollen, da sie heute zum Teil als obsolet gelten (POLIS 1998, LAWTON 1999). Nach neuerer Anschauung steigt mit der Komplexität des Netzes, also der Zahl der Elemente (Arten), seine Stabilität an, vor allem weil die Zahl der schwachen Verknüpfungen (weak interactions) zunimmt (POLIS 1998, MCCANN 2000). Es gibt ein Aggregationsmuster in Teilnetze und eine trophische Kette über etwa 4 bis 5 trophische Ebenen. Trophische Funktionen sind positiv mit der Diversität korreliert, wobei es auch Redundanz gibt. Nach einer allgemeinen *Nullhypothese* würden sich Populationen zufällig zusammenfinden, woraus sich eine Menge an Interaktionen ergibt, aus der sich kein vorhersagbares Muster ergibt.

Ökosystemforschung. Die Biota ist in funktionelle Gruppen differenziert, diese sind Träger und/oder Steuergrößen für Prozesse. Das System besteht aus Kompartimenten, die hierarchisch organisiert sind (z. B. Pflanzenindividuen, Rhizosphäre, Extrarhizosphäre, Drilosphäre als der von tiefgrabenden Regenwürmern beeinflusste Bereich im Boden). Diversität hat bis zu einer gewissen Schwelle Einfluss auf Prozesse. Eine *Nullhypothese* ließe sich so formulieren, dass Diversität und Prozesse nicht zusammenhängen und Ressourcen ungeregelt nach wechselndem Angebot und wechselnder Nachfrage genutzt werden.

4. Wälder und ihre Fauna

Die untersuchten Buchenwälder liegen in Südniedersachsen; Schwerpunkt der Studien sind der Solling und der Göttinger Wald (ELLENBERG et al. 1986, SCHAEFER 1990, 1996a, 1996b, SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Für die studierten Tiergruppen wurden etwa 1700 Arten gefunden (Tab. 1), im Sauerhumusbuchenwald auf Buntsandstein etwas weniger als im Göttinger Kalkbuchenwald. Besonders artenreich sind Hautflügler (Hymenoptera), Zweiflügler (Diptera), Käfer (Coleoptera) und Spinnen (Araneida). Das Gros der Arten kommt in der Bodenzone vor (Subsystem Boden-Streu), viele Arten besiedeln spezifische Mikrohabitate. In dem Kalkbuchenwald gehörten 236 Arten zu den Pflanzenfressern (Phytophagen), 204 zu den

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Streufressern (Saprophagen), 176 zu den Bakterien- und Pilzfressern (Mikrophytophagen), 405 sind Räuber und 679 Parasitoide (Zoophage).

In einem Modell für die funktionelle Verknüpfung werden nur wenige große Gilden als Kompartimente unterschieden (Abb. 1). Das Angebot an Ressourcen (Pflanzen, Pflanzenstreu und Detritus) stellt eine Einflussgröße „von unten" („bottom-up") dar, der Feinddruck wirkt

Tab. 1: Artenzahl der Fauna im "Göttinger Wald" ($S_{GÖ}$) und im "Solling" (S_{SO}) im Vergleich zum regionalen Artenpool in Mitteleuropa (S_{ME}). % = Prozentsatz vom regionalen Artenpool, der in den Wäldern vorkommt. Aus Schaefer (1999).

Tiergruppe	S_{ME}	%→	$S_{GÖ}$	%→	S_{SO}
Mikrofauna					
Testacea, Thekamöben	900	7.2	65	5.7	51
Turbellaria, Strudelwürmer	150	2	3	2.0	3
Nematoda, Nematoden	1100	5.9	65	8.2	90
Rotatoria, Rädertierchen	600	2.2	13	?	?
Tardigrada, Moostierchen	60	6.7	4	?	?
Saprophage und mikrophytophage Mesofauna					
Enchytraeidae, Enchyträen	100	36.0	36	15.0	15
Uropodina, Schildkrötmilben	184	6.0	11	2.2	4
Cryptostigmata, Hornmilben	447	16.8	75	16.1	72
Collembola, Springschwänze	300	16.0	48	16.7	50
Saprophage Makrofauna					
Lumbricidae, Regenwürmer	70	15.7	11	5.7	4
Gastropoda, Schnecken	400	7.5	30	1.0	4
Isopoda, Asseln	40	15.0	6	0	0
Diplopoda, Doppelfüßer	130	4.6	6	0.8	1
Elateridae, Schnellkäfer	150	7.3	11	2.7	4
Zoophage Mesofauna					
Gamasina, Raubmilben	1000	8.0	80	5.3	53
Phytophage Makrofauna					
Heteroptera, Wanzen	800	2.4	19	1.8	14
Auchenorrhyncha, Zikaden	500	3.6	18	0.2	1
Aphidina, Blattläuse	850	>0.9	>8	0.1	1
Chrysomelidae, Blattkäfer	500	2.4	12	1.8	9
Curculionidae, Rüsselkäfer	1000	3.3	34	1.2	12
Lepidoptera, Schmetterlinge	3000	1.8	53	1.3	40
Zoophage Makrofauna					
Araneida, Spinnen	900	11.3	102	10.3	93
Pseudoscorpionida, Pseudoskorpione	30	10.0	3	6.7	2
Opilionida, Weberknechte	40	20.0	8	10.0	4
Chilopoda, Hundertfüßer	50	20.0	10	14.0	7
Carabidae, Laufkäfer	500	4.8	24	5.2	26
Staphylinidae, Kurzflügler	1300	6.5	85	9.0	117
Hymenoptera, Hautflügler	10000	7.0	704	?	?
Taxa mit unterschiedlichen Nahrungsgilden					
Coleoptera, Käfer (total)	8000	3.2	254	2.8	225
Diptera, Zweiflügler	8000	3.7	299	?	?

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

von oben („top-down"). Interaktionen können direkt sein (Nahrungsbeziehungen, Stoff- und Energieflüsse von trophischer Ebene zu trophischer Ebene), oder es gibt indirekte Wirkungen über Beeinflussung von Strukturen und Prozessen (Wirkung auf den Boden, Wirkung auf die Pflanzen).

Gildennahrungsgesetz

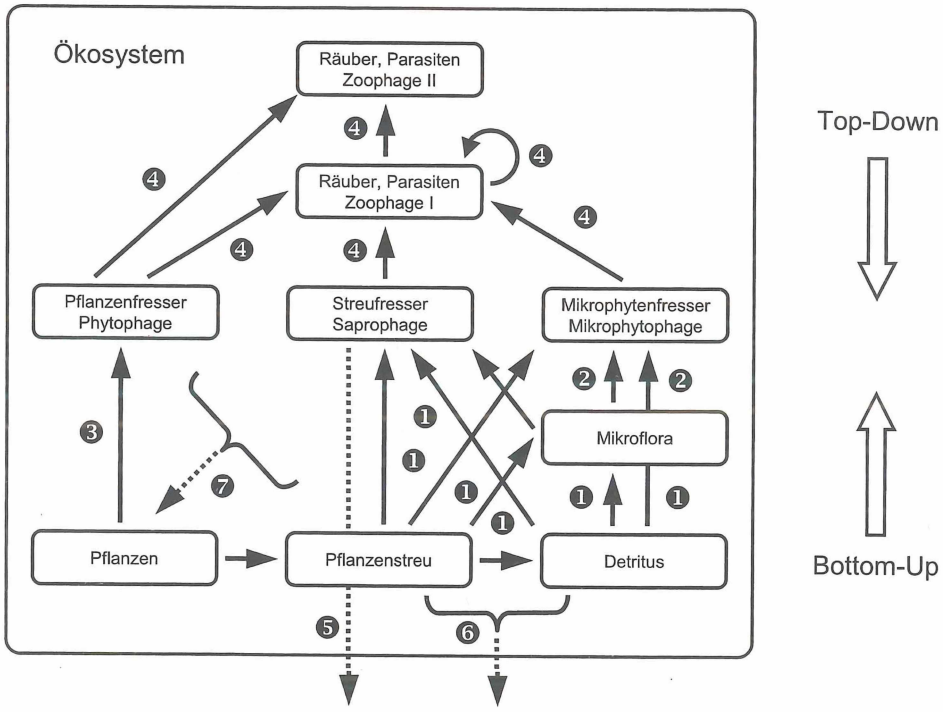

Abb. 1: Modell eines Nahrungsnetzes, wobei die Gilden zu wenigen Elementen aggregiert sind. Durchgezogene Linien bedeuten Stoffflüsse, gestrichelte Linien indirekte Wirkungen. 1 = Zersetzung von Pflanzenstreu und Detritus, 2 = Grazing an der Mikroflora, 3 = Fraß an Pflanzen, 4 = Feinddruck durch Räuber, Parasitoide und Parasiten, 5 = Wirkung auf das Milieu Boden, 6 = Wirkung auf den Nährstoffhaushalt, 7 = (indirekte) Wirkung auf die Pflanzen. In Anlehnung an SCHAEFER (2003b).

5. Regeln und Gesetzmäßigkeiten – Prüfung der Hypothesen

In unseren Studien zur Diversität der lokalen Gemeinschaften der Fauna in den Wäldern wurden verschiedene Gesichtspunkte angesprochen (Abb. 2). In der Artenmenge, die in Struktur und Funktion organisiert ist (LAWTON 2000), wurde nach taxonomischen und funktionellen Gruppen differenziert, wichtig war der Aspekt der Einnischung (1). Das Studium der Nahrungsnetze (6) fordert besonders die Fragen nach der Zahl der trophischen Ebenen, der Steuerung von oben durch Feinde (Top-Down-Wirkung) oder von unten durch das Ressourcenangebot (Bottom-Up-Wirkung) heraus. Damit zusammen hängt die Frage der Kompartimentalisierung/hierarchischen Struktur. Auf die lokale Artenmenge wirken unter anderem der regionale Artenpool (2), die Habitatstruktur (3) und Störungen (4). Unter funktionellen Gesichtspunkten sind spezifische Wirkungen von Schlüsselarten/Ökosystemingenieuren (5), der Zusammenhang zwischen Diversität und Funktionen/Prozessen (7) und die Relation Diversität – Stabilität (8) hervorzuheben.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

(1) Ressourcennutzung entlang von Nischenachsen

Für die einzelnen Gilden gibt es in der Nutzung von Ressourcen eine Packung entlang der Achsen von Nischendimensionen. Eine enge Packung kann nach einer verbreiteten Vorstellung zu einer hohen Artendiversität in der lokalen Gemeinschaft beitragen. Ein bekanntes Beispiel ist die unterschiedliche Verteilung von Minen und Gallen auf Blättern der Buche (NIELSEN 1978). In den von uns untersuchten Wäldern wurde differenzierte Ressourcennutzung für alle Taxa nachgewiesen, z. B. Laufkäfer (MARTIUS 1986), Spinnen (STIPPICH 1986), parasitoide Hymenopteren (ULRICH 1987) oder Chilopoden (POSER 1991). So fand die letztgenannte Autorin, dass die dominanten Arten der Hundertfüßer – *Lithobius mutabilis*, *L. crassipes*, *Strigamia acuminata* und *Geophilus insculptus* in den Dimensionen „Raum" und „Nahrung" ökologisch separiert sind. Im Prinzip ist aber schwer nachzuweisen, dass die Nischendifferenzierung keinem Zufallsmuster unterliegt. Man müsste Nullmodelle zum Vergleich heranziehen. Es besteht der Verdacht auf nicht gerechtfertigte Ablehnung der Nullhypothese, weil weder die Muster eventueller interspezifischer Konkurrenz noch die zufälliger Einflüsse bekannt sind.

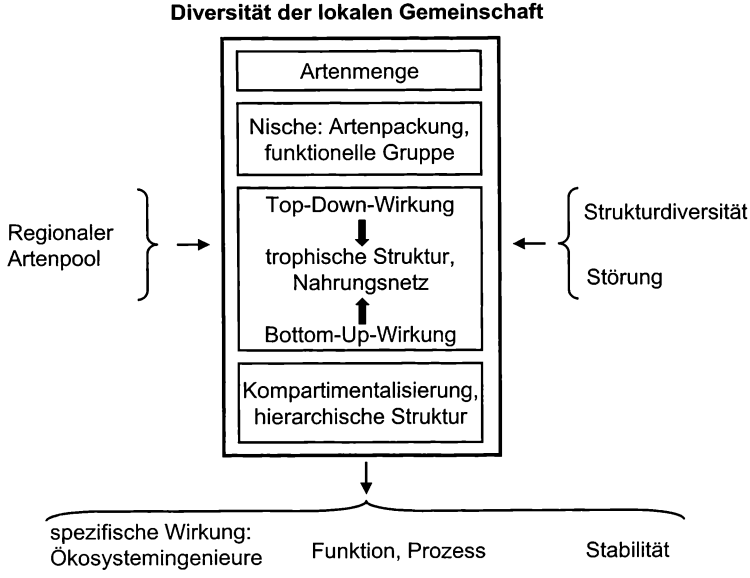

Abb. 2: Schematische Darstellung einiger Einflussgrößen auf die Diversität der Fauna in den Wäldern und Effekte von Diversität auf Systemeigenschaften. Weitere Erklärung im Text.

(2) Regionaler und lokaler Artenpool

Differenziert man die Fauna der untersuchten Wälder nach Tiergruppen, so wird ein Einfluss des regionalen Artenpools in Mitteleuropa auf die Artenzahl im Wald deutlich. Im Schnitt waren 5,3% der Arten Mitteleuropas im Göttinger Kalkbuchenwald präsent, wobei der Anteil der Phytophagen mit 2,4% geringer war als der Anteil der Saprophagen (5,4%), Mikrophytophagen (6,3%) und Zoophagen (5,3% für Prädatoren, 8,4% für Parasitoide) (SCHAEFER 1996a, 1999). Ähnliche Gilden sind in vergleichbarer Größenordnung repräsentiert (vgl. Tabelle 1). Dies steht im Einklang mit der ökologischen Theorie, die einen positiven Zusammenhang zwischen regionaler und lokaler Diversität fordert (MORIN 1999, SCHAEFER 1999, LAWTON 2000).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

(3) Wirkung der Strukturmannigfaltigkeit

Komplexität der Struktur kann in Wäldern verschiedene Komponenten umfassen: Mischung der Baumarten, Etagenbildung, Anteil von Totholz, Heterogenität der Krautschicht, Dicke der Streuschicht. Es gibt eine nachvollziehbare positive Beziehung zwischen der Komplexität der Struktur und der Diversität. Hierzu seien zwei Beispiele gegeben.

Wälder mit einem höheren Anteil von Totholz haben eine deutlich diversere Käferfauna (BORCHERDING 1994). Unter den 992 Käferarten, die am Südhang des Wittekindsberges an der Porta Westfalica und am Westerberg am Südrand des Göttinger Waldes vorkommen, gehörten 344 Arten zur Totholzfauna.

In Mischwäldern und lichteren älteren Fichtenforsten ist die Diversität von prädatorischen Gruppen wie Spinnen, Laufkäfer und Kurzflügelkäfer erhöht (ROTHLÄNDER & SÜHRIG, in Vorbereitung). Dafür ist die höhere strukturelle Diversität der Bestände – Baumartenmischung, geringerer Kronenschluss durch Auflichtung, Mannigfaltigkeit der Krautschicht und Dicke der Streuschicht – verantwortlich.

Im Umkehrschluss eignen sich Eigenschaften der Struktur als Bioindikator für Diversität der Fauna (SCHAEFER 2002).

(4) Wirkung von Störungen

Nach der „intermediate disturbance hypothesis" von Connell kann Störung die Mannigfaltigkeit der Arten erhöhen (MORIN 1999). Für einige Gruppen der Bodenfauna wurde die Wirkung von Störung geprüft. Im Sauerhumusbuchenwald des Sollings wurde der F-H/Ah-Horizont mit der Hand abgetragen, durch Sieben mit 4 mm Maschenweite zerkleinert und anschließend wieder auf die Parzellen aufgetragen (SALAMON 2001). Bei einmaliger Störung in dieser Form nahmen manche Arten der Springschwänze in ihrer Siedlungsdichte ab, manche nahmen zu. Höherfrequente Störung führte zu einem Absinken der Abundanz aller Collembolenarten. Gegen derartige Störungen sind Hornmilben noch empfindlicher als Collembolen (MARAUN & SCHEU 2000).

Die erhöhte Diversität der Bodenfauna im Mullboden im Vergleich zu Moderböden wird unter anderem auch als Folge der Bioturbation durch Regenwürmer angesehen (z. B. bei Protozoen, Nematoden, Collembolen). Allerdings kann diese Umlagerung auch negativ wirken (z. B. für Hornmilben und weitere Collembolen) (MARAUN & SCHEU 2000).

Im Resümee ergibt sich, dass ein positiver oder negativer Effekt auf die Entfaltung der Fauna vom Typ der Störung, von der Stärke der Störung und mit den Charakteristika der betroffenen Tiergruppe zusammenhängt. Wo ist also die Grenze der Störungsintensität, die zur Abnahme der Diversität führt? Störung kann also in beiden Richtungen wirken; es ist schwierig, Vorhersagen zu machen.

(5) Spezifische Wirkung von Ökosystemingenieuren

Die Artenzahl hat zum einen als reine Menge Bedeutung; Arten wirken aber auch spezifisch. Diese Spezifität ist besonders deutlich bei den Ökosystemingenieuren. So gibt es beschreibbare Effekte bei anözischen Regenwürmern in der „Drilosphäre": MARAUN et al. (1999) fanden in den Regenwurmhaufen von *Lumbricus terrestris* im Göttinger Kalkbuchenwald im Vergleich zur nicht durch Regenwürmer beeinflussten Umgebung eine erhöhte mikrobielle Biomasse und höhere Zahlen von Nematoden, Raubmilben, Schildkrötmilben und Collembolen; die Zahl der Hornmilben hingegen blieb etwa gleich. Es ergab sich auch eine Verschiebung im Artenspektrum.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

(6) Nahrungsnetz und Diversität

In der Theorie der Ökologie der Nahrungsnetze gibt es viele Regeln, die mit der „Artendiversität" zu tun haben (PIMM et al. 1991, PIMM 1992, HALL & RAFFAELLI 1993, 1997), sie betreffen z. B. die Größe des Netzes, Grad der Verknüpfung (Konnektanz), Zahl der basalen, intermediären und apikalen Elemente, oder Zahl der Omnivoren. Ich möchte mich hier auf das Verhältnis Räuber zu Beute, die Länge der Nahrungsketten, die Wirkung von Feinden (Top-Down-Effekte) oder von Ressourcen (Bottom-Up-Effekte) und die Organisation in Kompartimente beschränken.

Im Kalkbuchenwald gibt es deutlich mehr Räuber und Parasitoide (Zoophage) als nichtzoophage Arten. Ein Grund dafür ist sicher die Diversität der Nahrungsressourcen. Dieses Muster entspricht auch den Befunden anderer Autoren (HALL & RAFFAELLI 1997, MORIN 1999).

Eine stark schematisierte Aggregation der Gilden zu wenig Elementen führt zur Aussonderung von 4 trophischen Ebenen, für die Detrituskette über die Mikroflora ergeben sich 5 trophische Ebenen (vgl. Abb. 1). Diese Modellvorstellung suggeriert eine Kettenlänge von 4-5. SCHEU & FALCA (2000) fanden tatsächlich über die Verwendung stabiler Isotope (^{15}N) für den Göttinger Kalkbuchenwald eine Struktur der Bodentiergemeinschaft mit 5 trophischen Ebenen: Primärzersetzer, Sekundärzersetzer, Prädatoren I, Prädatoren II, Prädatoren III. Allerdings gab es stärkere Überlappungen zwischen den einzelnen trophischen Typen. Die Position der Arten in dem Kontinuum Primärkonsument zu Prädator höherer Ordnung zeigte Anklänge an einen Gradienten. Es ist unsicher, wie verallgemeinerbar diese Befunde sind.

Im Verlauf der Ökosystem-Studien in den Buchenwäldern gab es drei Typen von Versuchen, in denen die basalen Ressourcen verändert wurden: Manipulation der Streumenge (JUDAS 1990, HÖVEMEYER 1992), Zugabe von festem Dünger (SALAMON 2001), Zugabe von Düngungslösungen (SCHEU & SCHAEFER 1998, MARAUN et al. 2001). Die Erhöhung des Ressourcenangebots führte zu unterschiedlichen Formen der Reaktion: Zunahme der Individuendichte, Abnahme der Individuendichte, Verschiebung im Artenspektrum. Generell wird aber deutlich, dass sich eine Vermehrung der Ressourcen im Nahrungsnetz fortpflanzen kann.

Die Wirkung von Feinddruck in terrestrischen Ökosystemen zu studieren, ist schwierig. POSER (1990) hat die Produktion an Biomasse potentieller Beutegruppen der Konsumptionsrate durch Chilopoden gegenübergestellt. Auf einige Gruppen der Bodenfauna (z. B. Collembolen) war der Feinddruck hoch; für andere war er niedriger.

Im Ergebnis könnte die Aussage zutreffen, dass es im Nahrungsnetz ein Ineinander von Bottom-Up- und Top-Down-Wirkungen gibt, wie dies schon POWER (1992) herausgestellt hat.

Für die Buchenwälder ist eine Kompartimentalisierung in Untersysteme typisch; Beispiele sind Buchen, Krautpflanzen, Rhizosphären, Drilosphären, die Extrarhizosphäre. Diese Kompartimente sind hierarchisch organisiert. Die Beziehung zwischen Diversität der Arten und Hierarchie der Kompartimente ist nicht klar. Es ist zu vermuten, dass eine derartige Struktur Bedeutung für die Stabilität der Systeme hat (BEARE et al. 1995).

(7) Diversität und Funktionen

In einer kaum überschaubaren Fülle von Arbeiten wurde und wird die Relation zwischen Artendiversität und Funktionen/Prozessen in Nahrungsnetzen und Ökosystemen studiert und diskutiert (LAWTON 2000, LOREAU et al. 2001, NAEEM 2002). Es gibt sechs Hypothesen für den Zusammenhang zwischen Diversität und Ökosystemfunktionen (Ökosystemprozessen):

(a) Neutralitätshypothese, Nullhypothese (neutral hypothesis, null hypothesis): Es besteht kein Zusammenhang zwischen Diversität und Funktion.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

(b) Nietenhypothese, Nischen-Komplement-Hypothese (rivet hypothesis, niche complement hypothesis): Mit zunehmender Diversität nimmt die „Ausprägung" der Funktion zu.
(c) Redundanzhypothese (redundant species hypothesis): Mit zunehmender Diversität werden Funktionsabläufe zuerst positiv beeinflusst, weitere Arten (redundante Arten) führen nur zu geringem oder keinem weiteren Anstieg von „Funktion".
(d) Hypothese der idiosynkratischen Relation (hypothesis of idiosyncratic response): Der Zusammenhang zwischen Diversität und Funktion ist nicht vorhersagbar; es gibt essentielle Arten (darunter auch Schlüsselarten und Ökosystemingenieure) und weitere Arten mit größerer positiver oder negativer Wirkung und redundante Arten.
(e) Zuverlässigkeitshypothese (reliability hypothesis): Redundante Arten erhöhen bei kurzfristigen Störungen die Verlässlichkeit von Funktionen.
(f) Versicherungshypothese (insurance hypothesis): Im jetzigen Systemzustand redundante Arten können bei Systemänderungen in der Zukunft Funktionen übernehmen und sicherstellen.

Hypothese (a) trifft sicher nicht zu. Die Hypothesen (e) und vor allem (f) sind im Prinzip nicht testbar. Für die Prüfung der Hypothesen (b), (c) und (d) sind Experimente notwendig. Unter den Reaktionstypen sind vorherrschend Redundanz und Idiosynchrasie (SCHAEFER 2003a). Wichtige durch Tiere bestimmte Prozesse sind Zersetzung und Feinddruck. Im Prinzip ist in diesem Zusammenhang die Wirkung der „Diversität an sich" schwer nachweisbar, vor allem weil die Übertragbarkeit von Labor- oder Freilandexperimenten auf mikro- oder mesoskaliger Ebene auf natürliche Ökosysteme mit einer hohen Artenzahl gering ist.

(8) Diversität und Stabilität

Stabilitätskriterien für die Wälder sind unter anderem konstante Primärproduktion, konstante Zersetzung, Persistenz in der Struktur. Ist die Diversität der Biota mit verantwortlich für die Stabilität? Diese Frage ist kaum beantwortbar. Hatte die klassische „Food Web"-Theorie auf der Basis von Modellen die Antwort gegeben, dass komplexere, also artenreichere Systeme weniger stabil seien (PIMM 1992, PIMM et al. 1991), wird neuerdings umgekehrt angenommen, dass Zunahme der Diversität die Stabilität erhöht, unter anderem auch durch schwache Interaktionen („weak interactions") (POLIS 1998, MCCANN 2000), z. B. durch in geringer Dichte vertretene Arten oder durch Artenaustausch zwischen Ökosystemen oder durch die Verzahnung von Vegetations- und Bodenzone (SCHEU 2001). Diese schwachen Verknüpfungen können bei Störungen – messbar als Schwankungen von Bevölkerungsdichten oder Verlust von Arten im Nahrungsnetz – funktionell wichtig werden.

Die Bedeutung von schwachen Interaktionen und losen Koppelungen („weak interactions") ist im Prinzip nicht testbar, weil geringe Effekte von Populationen nicht in Experimenten gemessen werden können.

Eine sehr handfeste und konkrete Vorstellung ist, dass die bestandsbildende Baumpopulation (hier die Buche) in ihrer Beständigkeit über die Zeit ein Stabilitätsfaktor ist, da die Buche die Struktur des Systems bestimmt und eine verlässliche Ressource für die nachgeschalteten Nutzer darstellt.

6. Schlussfolgerungen

Die gefundenen Gesetzmäßigkeiten beziehen sich auf biologische Wirkungen wie Ausbreitung, Dispersion, Kolonisation, Effekte lokaler (vor allem struktureller) Umweltfaktoren, d.h. Wirkungen auf der Ebene der Population. Dies steht im Einklang mit der These von LAWTON (1999), dass Muster und Mechanismen auf dieser Stufe der ökologischen Hierarchie einer geringeren Kontingenz unterliegen.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Die übrigen Evidenzen für Gesetzmäßigkeiten im Zusammenhang mit der Diversität, die sich auf die Lebensgemeinschaft und das komplexere Ökosystem beziehen, sind eher undeutlich und wenig ausgeprägt.

Dies kann zwei Gründe haben. Es gibt zum einen methodische Probleme: Bei Populationen ist es einfacher, Zusammenhänge zu erkennen. In Vielarten-Systemen mit ihrer Fülle von Interaktionen ist es schwierig, Gesetzmäßigkeiten zu finden. Zum anderen ist zu erwarten, dass es in derartigen ökologischen Systemen im Prinzip weniger Regelhaftigkeiten für Muster von Diversität gibt als in einfacheren.

Literatur

BEARE, M.H., COLEMAN, D.C., CROSSLEY, D.A., HENDRIX, P.F. & ODUM, E.P. (1995): A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. - Plant and Soil **170**:5-22.

BORCHERDING, R. (1994): Die Käferfauna zweier wärmebegünstigter Buchenwälder Norddeutschlands. – 147 S., Diplomarbeit, Göttingen.

COLEMAN, D.C. & HENDRIX, P.F. (2000): Invertebrates as webmasters in ecosystems. – 336 S., CABI Publishing, Wallingford, New York.

ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (Hrsg.) (1986): Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986. – 507 S., Eugen Ulmer, Stuttgart.

GASTON, K.J. & SPICER, J.I. (1998): Biodiversity: an introduction. – 331 S., Blackwell Science, Oxford.

HALL, S.J. & RAFFAELLI, D.G. (1993): Food webs: Theory and reality. Advances in Ecological Research **24**:187-239.

HALL, S.J. & RAFFAELLI, D.G. (1997): Food web patterns: what we really know. In: GANGE, A.C. & BROWN, V.K. (eds.). Multitrophic interactions in terrestrial ecosystems, Oxford: Blackwell Science. pp. 395-417.

HÖVEMEYER, K. (1992): Response of Diptera populations to experimentally modified leaf litter input in a beech forest on limestone. - Pedobiologia **36**:35-49.

JUDAS, M. (1990): The development of earthworm populations following manipulation of the canopy leaf litter in a beechwood on limestone. - Pedobiologia **34**:247-255.

KLAUS, G., SCHMILL, J., SCHMID, B. & EDWARDS, P.J. (2001): Biologische Vielfalt - Perspektiven für das neue Jahrhundert. – 174 S., Birkhäuser Verlag, Basel.

LAWTON, J.H. (1999): Are there general laws in ecology? - Oikos **84**:177-192.

LAWTON, J.H. (2000): Community ecology in a changing world. Excellence in Ecology Series Book 11. – 227 S., Inter-Research Science Publisher and Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.

LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P. (eds) (2002): Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives. – 304 S., Oxford University Pressm, Oxford.

LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSSON, J., GRIME, J.P., HECTOR, A., HOOPER, D.U., HUSTON, M.A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D. & WARDLE, D.A. (2001): Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. - Science **294**:804-808.

MARAUN M., ALPHEI J., BESTE P., BONKOWSKI M., BURYN R., MIGGE S., PETER M., SCHAEFER M. & SCHEU S. (2001): Indirect effects of carbon and nutrient amendments on the soil meso-and microfauna of a beechwood. - Biology and Fertility of Soils **34**:222-229.

MARAUN, M., ALPHEI, J., BONKOWSKI, M., BURYN, R., MIGGE, S., PETER, M., SCHAEFER, M. & SCHEU S. (1999): Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil. - Pedobiologia **43**:276-287.

MARAUN, M. & SCHEU, S. (2000): The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research. - Ecography **23**:374-383.

MARTIUS, C. (1986): Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) eines Kalkbuchenwaldes. - Drosera **86**:1-11.

MCCANN, K.S. (2000): The diversity-stability debate. - Nature **405**:228-233.

MORIN, P. (1999): Community ecology. – 424 S., Blackwell Science, Oxford.

NAEEM, S. (2002): Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of paradigm. - Ecology **83**:1537-1552.

NIELSEN, B.O. (1978): Food resource partition in the beech leaf-eating guild. - Ecological Entomology **3**:193-201.

PIMM, S.L. (1992): The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. – 434 S., University of Chicago Press, Chicago.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

PIMM, S.L., LAWTON, J.H. & COHEN, J.E. (1991): Food web patterns and their consequences. - Nature **350**:669-674.

POLIS, G.A. (1998): Ecology - stability is woven by complex webs. - Nature **395**:744-745.

POSER, T. (1991): Die Hundertfüßer (Myriapoda, Chilopoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsökologie, Nahrungsbiologie und Gemeinschaftsstruktur. - Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Göttingen (A) **71**:1-211.

POWER, M.E. (1992): Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? - Ecology **73**:733-746.

RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. (eds.) (1993): Species diversity in ecological communities. – 414 S., University of Chicago Press, Chicago, London.

SALAMON, J. (2001): Die Collembolengemeinschaften in Buchen- und Fichtenwäldern des Sollings: Der Einfluss von Baummischung, Nahrung und mechanischer Störung. - Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme (A) **176**:1-166 .

SCHAEFER, M. (1990): The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget. - Oecologia **82**:128-136.

SCHAEFER, M. (1996a): Die Artenzahl von Waldinsekten: Muster und mögliche Ursachen der Diversität. - Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **10**:387-395.

SCHAEFER, M. (1996b): Die Bodenfauna von Wäldern: Biodiversität in einem ökologischen System. - Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse; Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz **1996**, **2**:1-81.

SCHAEFER, M. (1999): The diversity of the fauna of two beech forests: some thoughts about possible mechanisms causing the observed patterns. In: KRATOCHWIL, A. (ed.). Biodiversity in ecosystems: Principles and case studies of different complexity levels, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp. 45-64.

SCHAEFER, M. (2002): The relationship between forest structure and animal species diversity. In: SPELLMANN, H. (ed.). Presentations of the 5th International Workshop of the EU-Life-Project: „Demonstration of Methods to Monitor Sustainable Forestry" 2001-05-05 - 2001-05-08, Germany, Göttingen: Cuvillier Verlag. pp. 59-67.

SCHAEFER, M. (2003a): Biozönosen und Ökosysteme: Welche Bedeutung hat die Diversität der Fauna? In: GRADSTEIN, S.R. & WILLMANN, R. (eds.). Perspektiven der Biodiversitätsforschung. Kleine Senckenbergreihe. Waldemar Kramer, Frankfurt.

SCHAEFER, M. (2003b): Die Bodenfauna in Agrarökosystemen: von der Diversität zum Nahrungsnetz. - Nova Acta Leopoldina NF **87**, 328: 195-214.

SCHAEFER, M. & SCHAUERMANN, J. (1990): The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and moder forest. - Pedobiologia **34**:299-314.

SCHEU, S. & FALCA, M. (2000): The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus form: stable isotope analysis of a macro- and mesofauna dominated community. - Oecologia **123**:285-296.

SCHEU, S. & SCHAEFER, M. (1998): Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. - Ecology **79**:1573-1585.

STIPPICH, G. (1986): Die Spinnenfauna (Arachnida: Araneida) eines Kalkbuchenwaldes: Bedeutung von Habitatstruktur und Nahrung. - 118 S., Dissertation, Göttingen.

ULRICH, W. (1987): Wirtsbeziehungen der parasitoiden Hautflügler in einem Kalkbuchenwald (Hymenoptera). - Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere **114**:303-342.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Matthias Schaefer, Abteilung Ökologie, Institut für Zoologie und Anthropologie, Universität Göttingen, Berliner Str. 28, 37073 Göttingen
e-mail mschaef@gwdg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Schaefer Matthias

Artikel/Article: Diversität der Fauna in Wäldern - Gibt es Gesetzmäßigkeiten? 169-179