©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 2/02, S. 63 - 72 • Bayer. Akad. f. Naturschutz u. Landschaftspflege - Laufen / Salzach 2002

Räumliche und zeitliche Muster der Diversität von Pflanzen

Stefan POREMBSKI

Gliederung

1. Einleitung
2. Räumliche Muster der pflanzlichen Diversität
   - Großräumige Verteilung der Phytodiversität
   - Auswirkungen natürlicher und anthropogener Fragmentierungsprozesse auf pflanzliche Diversitätsmuster
3. Zeitliche Muster der pflanzlichen Diversität
Zusammenfassung
Danksagung
Literatur

1. Einleitung

Über den gesamten Zeitraum seiner evolutiven Entwicklung war der Mensch engstens mit den verschiedenen Komponenten seiner abiotischen und vor allem seiner biotischen Umwelt verbunden. Die aktive Beschäftigung des Menschen mit der Vielfalt des Lebendigen hat daher weit zurückreichende Wurzeln. Bereits im Altertum erfolgte „moderne“ Biodiversitätsforschung, beispielhaft sei auf die Schriften des Aristoteles (4. Jh. vor Chr.) verwiesen. Ein Meilenstein für die Biosystematik war das von Carl von Linné vorgelegte Werk „Systema naturae“ (1758, 10. Auflage) in dem ca. 9.000 Pflanzen- und Tierarten aufgeführt sind. Mit der naturkundlichen Erfassung der Artenvielfalt der Tropen und den Grundlagen ihrer Evolution beschäftigten sich u.a. die großen Forschungsreisenden des 19. Jahrhunderts, wie Alexander von Humboldt, Charles Darwin und Alfred Russell Wallace.

Unter dem Schlagwort Biodiversität (1986 geprägt auf einer Tagung des National Forum on BioDiversity; nach SOLBRIG et al. 1994 von den Genen bis zu Ökosystemen eine breite Palette von Hierachieebenen umfassend) hat das Thema Artenvielfalt im letzten Jahrzehnt verstärkt Eingang in wissenschaftliche, ökonomische und gesellschaftspolitische Diskussionen gefunden. Ein Höhepunkt dieser Entwicklung war 1992 die Verabschiedung der „Convention on Biological Diversity“ auf dem Umweltgipfel von Rio de Janeiro. Gleichwohl muss trotz des Vorliegens einer Fülle von Publikationen (s. Übersicht in HEYWOOD 1995) zum Thema Biodiversität davon ausgegangen werden, dass auf zahlreichen Feldern dieses komplexen Forschungsgebietes ein grundlegendes Verständnis zur Zeit noch nicht vorhanden ist (LINSENMAIR 1995).

Die verstärkte Berücksichtigung der Biodiversität in der Öffentlichkeit (erfreulicherweise inzwischen auch seitens der Forschungsförderer) und die Anerkennung ihrer sozio-ökonomischen und politischen Relevanz lässt sich vor allem auf drei Gründe zurückführen:

1. Basierend u.a. auf den Studien und Überlegungen von Terry ERWIN (1982) und Robert MAY (1988) kann davon ausgegangen werden, dass die bisher wissenschaftlich beschriebenen ca. 1,7 Mio. Organismenarten nur einen Bruchteil der globalen Biodiversität (nach HAWKSWORTH & KALIN-ARROYO 1995 ca. 14 Mio. Arten) darstellen. Vor dem Hintergrund stetig steigender Extinktionsraten und der abnehmenden Zahl qualifizierter Taxonomen und Systematiker ist mit einer Schließung dieser Wissenslücke in absehbarer Zeit nicht zu rechnen (WBGU 2000).
2. Zerstörerische Eingriffe des Menschen haben ein nie dagewesenes Ausmaß erreicht. Mehr als 40% der Landoberfläche sind bis heute in landwirtschaftliche und urbane Nutzflächen umgewandelt worden (VITOUSEK et al. 1997) mit dramatischen Folgen für die Biodiversität. Die Konsequenzen des Rückgangs der Biodiversität für das Funktionieren vieler Ökosysteme sind bisher nicht verstanden. Die in diesem Zusammenhang viel diskutierte Frage „wieviele Arten für das Funktionieren eines Ökosystems notwendig sind?“ berührt dabei neben wissenschaftlichen Aspekten auch moralisch-ethische Fragen (u.a. gibt es redundante Arten?). Einigkeit besteht jedoch darüber, dass im Zusammenhang mit dem Aussterben von Arten davon auszugehen ist, dass erhebliche wirtschaftliche und gesellschaftspolitische Folgen, u.a. betreffend die Sektoren Landwirtschaft, Medizin und Tourismus, auftreten werden.
3. Die unter dem Schlagwort *Bioprospektion* erfolgende Suche nach pflanzlichen und tierischen ökonomisch verwertbaren Produkten, die z. Zt. vor allem innerhalb der artenreichen tropischen Lebensräume erfolgt, hat in den letzten Jahren die Hoffnung geweckt, auf diese Weise zum Schutz einer als Rohstoffquelle verstandenen Biodiversität beizutragen. Inwieweit dieses potenzielle Nutzungspotential wirklich zum Schutz ausreichend großer Flächen naturbelassener Lebensräume beitragen kann ist gegenwärtig jedoch noch ungewiss.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Im vorliegenden Beitrag wird die grundlegende Bedeutung dynamischer Prozesse im Hinblick auf räumliche und zeitliche Diversitätsmuster in pflanzlichen Lebensgemeinschaften diskutiert. In Abhängigkeit von den jeweiligen abiotischen Umweltbedingungen und biotischen Interaktionen sind die meisten Ökosysteme durch einen ± stark ausgeprägten räumlichen und zeitlichen Artenturnover ausgezeichnet, der einen Ausdruck der natürlichen Systemdynamik darstellt. Im Mittelpunkt der Betrachtung steht hierbei die Bedeutung anthropogener, meist störender Einflüsse für den langfristigen Erhalt artenreicher Ökosysteme. Zu den wichtigsten Konsequenzen des menschlichen Handelns zählen die Fragmentierung ursprünglich zusammenhängender Lebensräume und die Umwandlung natürlicher in anthropogen beeinflusste Lebensgemeinschaften. Die Behandlung dieses Themenkomplexes berührt zentrale Fragen des Naturschutzes, u.a. im Hinblick auf Größe, Form und Lage von Naturschutzgebieten, die Überlebensfähigkeit isolierter Populationen, die Eignung ausgewählter Arten als Indikatoren für den Zustand von Ökosystemen sowie das Einwandern nicht-indigener Organismen. Unweigerlich führt die Diskussion über die Korrelationen zwischen räumlichen und zeitlichen Mustern der Phytodiversität zur Aufdeckung von erheblichen Defiziten hinsichtlich unserer Detailkenntnis der ursächlichen Zusammenhänge. Gleichwohl lassen sich grundlegende Tendenzen aufzeigen, die in praktische Umweltschutzmaßnahmen einfließen sollten.

Auf allen Ebenen der Biodiversität (z.B. Arten, Lebensgemeinschaften) ist eine ungleiche räumliche Verteilung auf der Erde zu beobachten. Für einige Organismengruppen (z.B. Angiospermen) erlaubt die vorliegende Datenlage bereits die Erstellung globaler Diversitätskarten (z.B. BARTHLOTT et al. 1996, BARTHLOTT et al. 1999). Die vergleichende Analyse verschiedener Organismengruppen führte zur Beschreibung immer wiederkehrender biogeographischer Muster, die auf gemeinsame Ursachen zurückgeführt werden können. Prinzipiell gilt, dass die meisten terrestrischen und die im Süßwasser lebenden Arten ihre größte Artenvielfalt in den äquatornahen Regionen erreichen. Über die Gründe für diesen latitudinalen Diversitätsgradienten wird bereits seit längerem intensiv diskutiert. Nach GASTON (2000) wurden mehr als 25 verschiedene Mechanismen vorgeschlagen, die die um ein Vielfaches höhere Biodiversität tropischer Lebensräume (insbesondere der Regenwälder) erklären sollen.

Die weltweit zu beobachtende Tendenz der Fragmentierung ursprünglich zusammenhängender Lebensräume ist in ihren Folgen für den langfristigen Erhalt artenreicher Ökosysteme noch nicht verstanden, obwohl die Ableitung generell gültiger Prinzipien (in Ansätzen etwa die Theorie der Inselbiogeographie von MacARTHUR & WILSON 1967 sowie die Metapopulationskonzepte s. HANSKI & GILPIN 1997) von erheblicher Relevanz für den Artenschutz in anthropogen beeinflussten Ökosystemen wäre. Aufgrund unserer Unkenntnis über wichtige Prinzipien der Steuerung des Artenreichtums in pflanzlichen Lebensgemeinschaften kann über die langfristige Überlebensfähigkeit isolierter Populationen gegenwärtig nur spekuliert werden. Anhand der bisher vorliegenden Daten kann jedoch davon ausgegangen werden, dass sich für zahlreiche Pflanzenarten mit zunehmender Isolation einzelner Populationen ein höherer Gefährdungsgrad (u.a. bedingt durch Inzuchteffekte) ergibt. Inwieweit ein Habitatverbund den Isolationsgrad einzelner Pflanzenpopulationen verringern kann und daher ihre Überlebensfähigkeit erhöht ist momentan unklar. Auf diesem Feld besteht somit ebenfalls dringender Forschungsbedarf.

2. Räumliche Muster der pflanzlichen Diversität

Biodiversität tritt in Form unterschiedlich gestalteter räumlicher Muster auf, für deren Zustandekommen eine Reihe von Faktoren verantwortlich gemacht wird. Zu den in diesem Zusammenhang am häufigsten diskutierten Einflussgrößen zählen u.a. Produktivität, Flächengröße, historische Entwicklung und Störungen.

Global betrachtet, ist die Primärproduktion der terrestrischen Vegetation positiv mit der Phytodiversität korreliert. Beispielsweise sind produktive Waldökosysteme wesentlich artenreicher als wenig produktive Wüsten. Der Faktor Produktivität dürfte im globalen Maßstab vor allem durch klimatische Parameter beeinflusst werden. So konnten CURRIE (1991) und ADAMS & WOODWARD (1989) zeigen, dass zwischen der Höhe der potentiellen Evapotranspiration, die in den äquatornahen Regionen am höchsten ist und der pflanzlichen Produktivität sowie der Artenzahl verschiedener Organismengruppen ein signifikanter Zusammenhang besteht. Insbesondere in aquatischen Ökosystemen konnte jedoch vielfach ein negativer Zusammenhang zwischen Produktivität und Diversität beobachtet werden. Hierbei ist es eine bekannte Tatsache, dass es bei der Eutrophierung eines Gewässers zu einer Erhöhung der Produktivität kommt, die mit einer Verminderung der Phytoplanktondiversität verbunden ist. Auch in zahlreichen terrestrischen Pflanzengemeinschaften kommt es in ähnlicher Weise zu einem Rückgang der Artenzahl nach Düngerzufuhr (AERTS & BERENDSE 1988).

Bereits seit langem ist der scheinbar triviale Zusammenhang bekannt, dass mit Zunahme der Flächengröße die Artenzahl zunimmt (s. z.B. WILLIAMS 1943). Anhand von Arten-/Areal-Kurven lässt sich der Frage nachgehen, in welcher Weise die Artenzahl mit der Fläche ansteigt. Mittels der Formel $S = cA^z$ (S = Artenzahl, c = eine Konstante, A = Flächengröße) kann der Anstieg der Artenzahl mit zunehmender Fläche berechnet werden, wobei der exponentielle Parameter *z* die regionenspezifische Zunahme der

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Artenzahl in einem bestimmten Gebiet ausdrückt (vgl. LOMOLINO 1989). Artenreiche Regionen zeichnen sich hierbei durch einen besonders hohen *z*-Wert aus. Zu den gängigsten Erklärungen für die positive Korrelation zwischen Artenzahl und Flächengröße zählt die Annahme, dass die umweltbedingte Heterogenität einer Fläche mit ihrer Größenzunahme ansteigt und somit mehr Habitattypen und damit verbunden auch mehr Arten vorhanden sein sollen.

Als Ausdruck einer historischen Entwicklung beeinflusst das Alter einer Region oftmals die Diversität rezenter Ökosysteme. Hierbei zeigt sich, dass mit zunehmendem Alter eines Ökosystems vielfach eine Zunahme der Artenzahlen zu verzeichnen ist, wenn es, bedingt durch Störungen, nicht zum Konkurrenzausschluss durch einige wenige konkurrenzstarke Arten kommt. Dieser Zusammenhang gilt weltweit für ein breites Spektrum räumlicher und zeitlicher Skalen.

Von einem ursächlichen Verständnis, der von den oben genannten Faktoren beeinflussten diversitätssteuernden Mechanismen, sind wir jedoch trotz der Fülle der vorliegenden theoretischen und praktischen Befunde noch weit entfernt. Für weitergehende, detaillierte Schilderungen dieses Themenkomplexes sei u.a. auf HUSTON (1994) und ROSENZWEIG (1995) verwiesen.

Zwischen einzelnen, räumlich abgegrenzten pflanzlichen Lebensgemeinschaften bestehen große Unterschiede im Hinblick auf ihren Artenreichtum. Die Artenzahl per se gilt als gut geeigneter Indikator für die Phytodiversität einer pflanzlichen Lebensgemeinschaft. Daneben steht eine Vielzahl von Diversitätsindices bereit, mit deren Hilfe vergleichende Analysen pflanzlicher Lebensgemeinschaften möglich sind (s. Übersicht in HAEUPLER 1982, MAGURRAN 1988). Auf die Methodik zur Erfassung pflanzlicher Diversität und ihrer räumlichen Verteilung mittels der gängigen pflanzensoziologischen Methodik kann in diesem Rahmen nur am Rande eingegangen werden und es sei daher auf die einschlägige Literatur verwiesen (s. z.B. CRAWLEY 1997, GLAVAC 1996). Im folgenden soll ein Überblick über die räumliche Verteilung der Phytodiversität auf verschiedenen Maßstabsebenen gegeben werden.

Großräumige Verteilung der Phytodiversität

Nach Schätzungen von HAWKSWORTH & KALIN-ARROYO (1995) dürfte es weltweit 250.000 Gefäßpflanzenarten geben, von denen zur Zeit ca. 8% durch menschliche Aktivitäten vom Aussterben bedroht sind (STUART CHAPIN III et al. 2000). Die Tropen gelten seit langem als Zentren der pflanzlichen Artenvielfalt (HUMBOLDT 1807), während polwärts eine kontinuierliche Abnahme der Artenzahl festzustellen ist. Nach BARTHLOTT et al. (1999) sind innerhalb der Tropen insbesondere folgende Regionen durch eine besonders hohe (> 5000 Arten/10.000 km^2) Phytodiversität charakterisiert: Chocó-Costa Rica-Zentrum, tropisches Ost-Anden-Zentrum, atlantisches Brasilien-Zentrum, Ost-Himalaya-Yunnan-Zentrum, Neu Guinea-Zentrum (Abb. 1). Gleichwohl gibt es auch in den Tropen einzelne Gebiete, deren Phytodiversität nicht wesentlich über der der meisten Regionen in den gemäßigten Zonen liegt, wie das vor allem dort der Fall ist, wo es in der Vergangenheit durch Klimaschwankungen zu großflächigen Verschiebungen von Vegetationsgürteln kam, wie z.B. in großen Teilen Westafrikas.

Durch außergewöhnlich hohe, den äquatornahen Zonen vergleichbare Artenzahlen zeichnen sich in den gemäßigten Breiten die südafrikanische Kapregion und der Südwesten Australiens aus. Im globalen Vergleich nimmt Mitteleuropa einen mittleren Platz (1000-1500 Arten/10.000km^2) auf der Phytodiversitätsskala ein. In Deutschland ist ein ausgeprägter Diversitätsgradient zu beobachten, mit einer Zunahme der Pflanzenartenzahl von Nord nach Süd. Zu den pflanzenartenreichsten deutschen Regionen zählen verschiedene Gebiete südlich der Mittelgebirgsgrenze mit teilweise mehr als 1750 Taxa/Messtischblatt (HAEUPLER 1997). Von den in Deutschland insgesamt indigenen 3084 Sippen sind 0,7% endemisch, wobei hierbei apomiktische Großgruppen (u.a. *Rubus*) nicht eingerechnet sind (HAEUPLER 1999). Bei den apomiktischen Vertretern in der deutschen Flora handelt es sich vor allem um Sippen der Gattungen *Rubus, Sorbus* und *Hieracium*.

Bedingt durch das Wirken des Menschen hat, trotz des Aussterbens einiger Arten, die Zahl der in Deutschland vorkommenden Pflanzenarten zugenommen. Neben den in Deutschland indigenen Pflanzenarten sind in vorgeschichtlicher (Archäophyten) und geschichtlicher Zeit (Neophyten) mehrere Hundert Arten eingewandert. Vordergründig betrachtet haben die Eingriffe des Menschen nicht nur für eine reichere Strukturierung der mitteleuropäischen Landschaft gesorgt (Abb. 2), gleichzeitig hat auch die Phytodiversität – jedoch nicht die indigene – deutlich zugenommen. In diesem Zusammenhang ist es jedoch notwendig, neben der Quantität auch die Qualität der Phytodiversität zu betrachten, d.h. die Frage nach den ökologischen Eigenheiten der Archäophyten und Neophyten zu stellen. Hierbei zeigt sich, dass sich insbesondere unter den Neophyten sogenannte „invasive weeds“ (u.a. *Impatiens glandulifera, Solidago* spp.) befinden, die heute stellenweise in hoher Abundanz einzelne Lebensräume dominieren. Vieler dieser Arten sind heute zu Kosmopoliten geworden, die in vielen Regionen (vor allem auf ozeanischen Inseln) für eine großräumige Uniformisierung pflanzlicher Lebensgemeinschaften gesorgt haben. In besonders drastischer Weise zeigt sich dieses Problem bei ozeanischen Inseln. Am Beispiel Neuseelands wird deutlich, dass insbesondere das

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

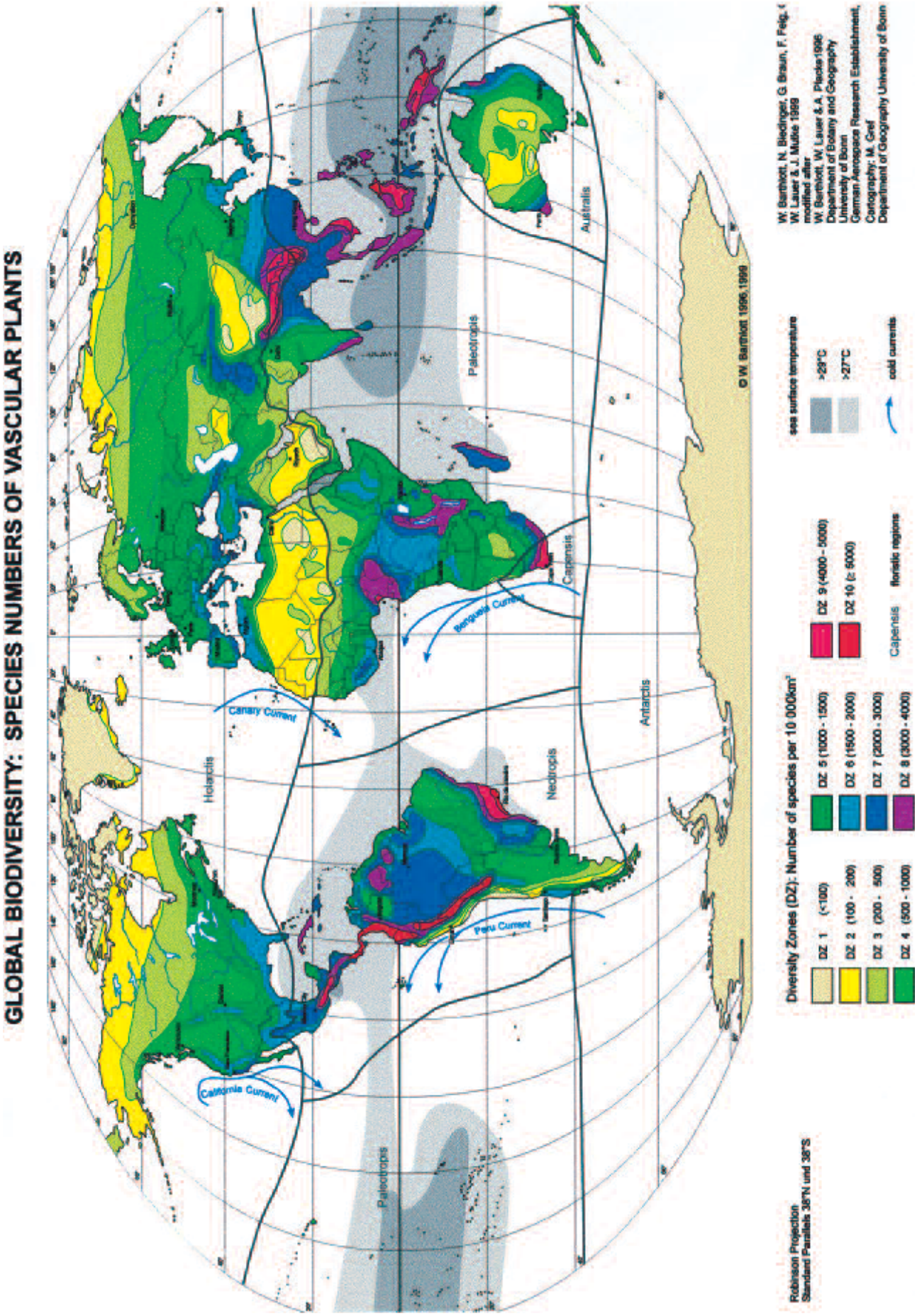


Abbildung 1

Die ungleiche Verteilung der Biodiversität im globalen Maßstab nach BARTHLOTT et al. 1999.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Abbildung 2

Teile der mitteleuropäischen Kulturlandschaft (hier Nahetal) zeichnen sich durch einen außerordentlich großen Strukturreichtum aus. Letzterer bedingt das Vorkommen artenreicher Lebensgemeinschaften.

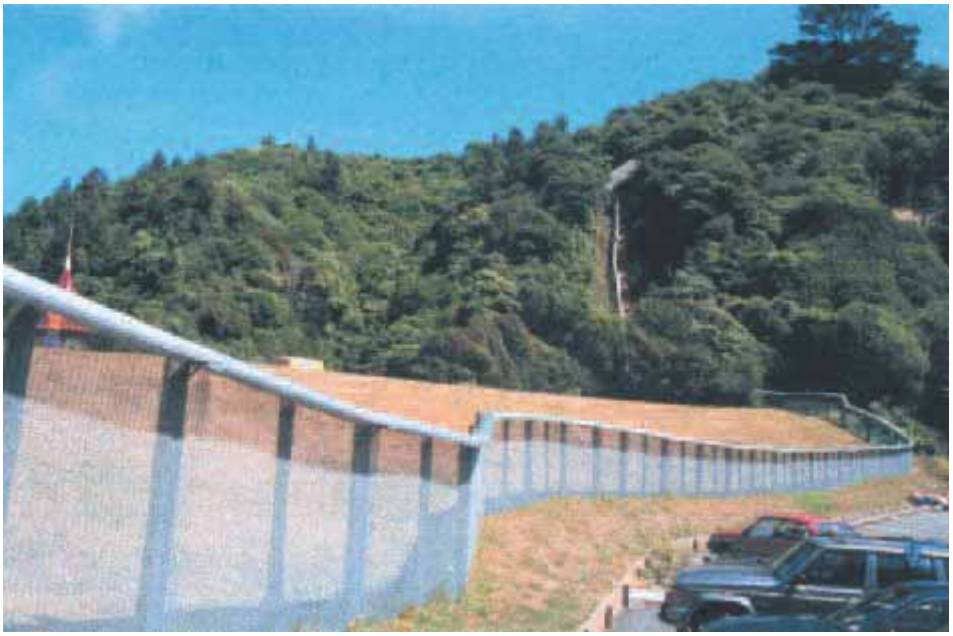


Abbildung 3

Mit einem als Sicherung gegen Neozoen dienenden Spezialzaun eingezäuntes Naturreservat in der Nähe von Wellington (Neuseeland). Neozoen, verhindern in weiten Teilen Neuseelands die natürliche Waldregeneration.

gleichzeitige Auftreten von Neophyten und Neozoen eine erhebliche Gefährdung für indigene Lebensgemeinschaften darstellt. In einer Reihe von neuseeländischen Ökosystemen erschwert bzw. verunmöglicht letzterer Umstand die Regeneration natürlicher Lebensgemeinschaften. Nur unter Einsatz erheblicher Mühen und Kosten ist es möglich Neophyten und Neozoen zumindest aus räumlich eng umgrenzten Gebieten Neuseelands wieder zu entfernen (Abb. 3).

Auswirkungen natürlicher und anthropogener Fragmentierungsprozesse auf pflanzliche Diversitätsmuster

Auf lokaler und regionaler Ebene bestimmt das Vorhandensein und die räumliche Anordnung pflanzlicher Lebensgemeinschaften die sog. „landscape diversity“ (gamma diversity). Wie seit langem bekannt ist, fördert eine hohe Vielfalt strukturierender Fakto-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ren (u.a. Exposition, Böden, Höhenlagen) eine reiche Phytodiversität. Bedingt durch anthropogene Eingriffe unterliegen in der Gegenwart nahezu alle Ökosysteme in unterschiedlichem Ausmaß Fragmentierungsprozessen. Die Verinselung und Zerschneidung ursprünglich zusammenhängender Lebensräume wirkt sich auf verschiedene ökosystemare Funktionskreise (u.a. Bestäubungs- und Ausbreitungsbiologie) aus und beeinflusst darüberhinaus die genetische Struktur isolierter Populationen. In diesem Rahmen soll anhand einiger Beispiele auf die Folgen der zunehmenden Isolation pflanzlicher Populationen durch Fragmentierungsprozesse eingegangen werden. Insbesondere seltene Arten sind durch Fragmentierungsprozesse betroffen, da sie bereits natürlicherweise oftmals in nur relativ kleinen Populationen vorkommen. Basierend auf populationsbiologischen und -genetischen Untersuchungen an verschiedenen Pflanzenarten in der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale konnte gezeigt werden, dass sich die reproduktive Fitness verschiedener Pflanzenarten (z.B. *Muscari tenuiflorum*) mit Abnahme der Populationsgröße vermindert (s. Übersicht in AMLER et al. 1999). Diese als Inzuchteffekte bezeichneten Konsequenzen dürften von erheblicher Relevanz für das Naturschutzmanagement isolierter Schutzgebiete sein, wobei Fragen des Biotopverbunds im Hinblick auf diesen Gesichtspunkt von großer praktischer Bedeutung für den langfristigen Erhalt von Populationen sind.

In den Tropen schreitet die Fragmentierung der Wälder unvermindert voran (Abb. 4), die ökosystemaren Folgen können bestenfalls erahnt werden. Im Rahmen des in Amazonien angesiedelten „Biological Dynamics of Forest Fragments Project“ (BDFFP) wird seit 1979 versucht die ökosystemaren Konsequenzen dieses Prozesses im Rahmen eines experimentellen Ansatzes zu analysieren (für Details s. BIERREGAARD Jr. et al. 1992). Als Haupteinflussgrößen auf die Biodiversität von Waldinseln werden hierbei vor allem die Faktoren Flächengröße und Isolationsgrad der Fragmente betrachtet, die anhand von 1, 10, 100 und 1000ha umfassenden Waldinseln analysiert werden. Die bisher vorliegenden Resultate deuten daraufhin, dass zumindest in tropischen Regenwäldern mit erheblichen quantitativen und qualitativen Änderungen der Lebensgemeinschaften in Waldinseln gerechnet werden muss. Neben Veränderungen mikroklimatischer Faktoren (z.B. erhöhte Temperatur und niedrigere Luftfeuchtigkeit bis in 60m Entfernung vom Waldrand) kommt es im Hinblick auf die Lebensgemeinschaften u.a. zu folgenden Konsequenzen: Abnahme der Biomasse, Rückgang der Laubmasse im Kronenbereich, Zunahme der Laubmasse in den unteren Waldstockwerken sowie erhöhte Sterblichkeit zahlreicher Baumarten.

Bei aller Vielfalt der strukturierenden Faktoren innerhalb der Lebensgemeinschaften in Fragmenten kommt der Flächengröße (Stichwort Minimumareal) einzelner Habitatisolate eine wichtige Rolle zu. Dieses im Naturschutz bereits seit langem berücksichtigte Prinzip orientiert sich in der Praxis in erster Linie an den Erfordernissen ausgewählter Tierarten. Trotz der großen Fülle, der zu diesem Problemkreis vorliegenden Arbeiten bestehen hierzu noch zahlreiche Wissensdefizite, die durch weitere empirische

Abbildung 4

Die Zerstörung der tropischen Wälder (hier im Kongo) wird in Zukunft zu einer deutlichen Steigerung der Extinktionsraten und zu einem Verlust zentraler ökosystemarer Funktionen führen.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Studien geschlossen werden sollten. Prinzipiell gilt, dass Lebensgemeinschaften in Habitatfragmenten gegenüber solchen in nicht-fragmentierten Lebensräumen biologisch verarmt sind, wobei vor allem spezialisierte Arten in Fragmenten lokal häufiger aussterben. In diesem Zusammenhang sei betont, dass verschiedene Untersuchungen daraufhinweisen, dass die Verbindung von Fragmenten durch Korridore, die durch Habitatverlust und -degradation verursachte Biodiversitätsverarmung nicht kompensieren können (HARRISON & BRUNA 1999).

Über die Flächenansprüche von Pflanzenarten bezüglich ihres dauerhaften Überlebens gibt es keine detaillierten Angaben. Aus einer Reihe von Studien (u.a. AIZEN & FEINSINGER 1994, CAPPUCINO & MARTIN 1997) zum Thema Fragmentierung geht jedoch hervor, dass die Größe der Fragmente verschiedene Formen der Tier-Pflanze-Interaktion (Bestäubung, Diasporenausbreitung, Herbivorie) beeinflusst. Die Folgen z.B. von veränderten Bestäuber- und Ausbreiterfrequenzen treten vielfach aber erst nach längeren Zeiträumen zu Tage, d.h. erst mittels langfristig angelegter Studien können verlässliche Aussagen zu diesen Aspekten gemacht werden (BOND 1995).

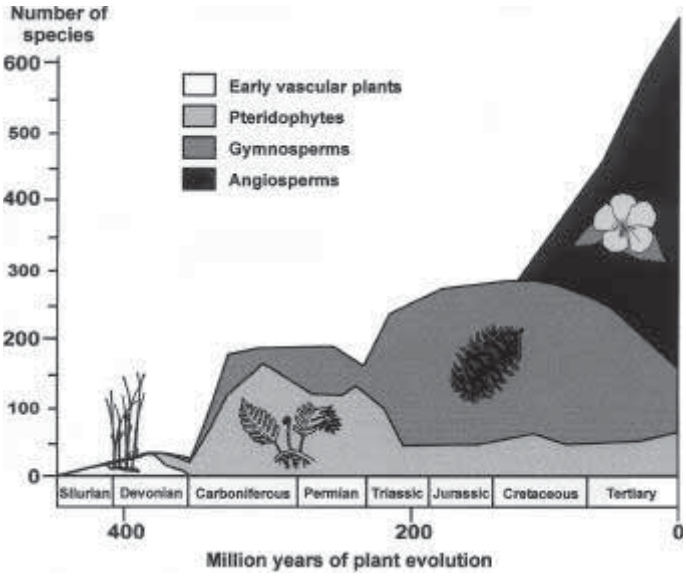
3. Zeitliche Muster der pflanzlichen Diversität

Aus dem Fossilbericht ist bekannt, dass ausgehend von aquatischen Grünalgen die Besiedlung des Festlandes vor ca. 460 Millionen Jahren erfolgte (GRAY 1985). Eine erste Diversifizierung der Landpflanzen („Urfarne“, *Psilophytatae*) fand im frühen Devon statt, die von einer starken Zunahme der Artenzahl und der Lebensformen-Diversität vor allem im Karbon noch erheblich übertroffen wurde. In dieser durch zunehmende ökosystemare Diversität gekennzeichneten Epoche erreichten baumförmige Bärlappe und andere Farngruppen als Waldbildner ihren größten Artenreichtum. Im frühen Mesozoikum (Trias) begann der Aufstieg der Gymnospermen, deren Vorherrschaft mit dem Auftreten der ersten Angiospermen in der Kreidezeit beendet wurde (Abb. 5). Heute dominieren die sich gegenwärtig noch weiter diversifizierenden Angiospermen in sämtlichen Landökosystemen, während die übrigen Pflanzengruppen nur noch in Form von Reliktgruppen vertreten sind. Durch alle Epochen der Erdgeschichte hindurch hat der Artenreichtum der Pflanzen somit zugenommen. Diese über hunderte Millionen Jahre währende Artenakkumulation erlebte allerdings während der sogenannten Florenschnitte (größtenteils zeitgleich mit den Faunenschnitten) deutliche Einbrüche, die auf Katastrophen globalen Ausmaßes (offenbar Meteoriteneinschläge) zurückgehen (SEPKOSKI 1992). In diesem Zusammenhang sind auch die Kaltzeiten des Pleistozäns (Beginn vor 1,8-2 Mio. Jahren) zu erwähnen, die in Mitteleuropa zu einer starken floristischen Verarmung geführt haben. Die meist auf Schätzungen beruhenden, auf die rezente Lebewelt bezogenen Extinktionsraten weisen eindeutig daraufhin, dass bei ungeminderter Rate der Umweltzerstörung und -degradation eine Welle des Artensterbens bevorsteht (und teilweise bereits im Gange ist), die in Geschwindigkeit und Ausmaß die historischen Floren- und Faunenschnitte noch übertreffen dürfte.

Neben der oben geschilderten, sich über die gesamte Erdgeschichte erstreckenden Entwicklung der Phytodiversität spielen kurzfristige Veränderungen der pflanzlichen Artenvielfalt in zahlreichen Lebensräumen ebenfalls eine wichtige Rolle. Zu den bekanntesten zeitlichen Mustern der Phytodiversität zählt die Veränderung der Artenzahl einer Lebensgemeinschaft während einer Sukzession (s. GLAVAC 1996 für eine detaillierte Darstellung dieses Themas). Typischerweise kann davon ausgegangen werden, dass die Artenzahl im Verlauf einer Sukzession zunächst relativ schnell bis zu einem Maximum ansteigt, um danach wieder abzunehmen. Diese durch abioti-

Abbildung 5

Entwicklung der Artenzahlen der wichtigsten Landpflanzengruppen im Laufe der Erdgeschichte (verändert nach NIKLAS et al. 1983).



©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

sche und biotische Faktoren bedingten Veränderungen der Artenzahlen in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand einzelner Ökosysteme sind seit langem Gegenstand intensiver Studien.

Die Erforschung diversitätssteuernder Mechanismen hat gezeigt, dass der Artenreichtum von Ökosystemen einem dynamischen zeitlichen Wandel unterworfen ist. Insbesondere Nicht-Gleichgewichtsmodelle (u.a. die „intermediate disturbance"-Hypothese sowie Mosaikzyklus-Konzepte) beschäftigen sich mit dem Zusammenhang zwischen Konkurrenz und Störungen im Hinblick auf die Aufrechterhaltung artenreicher Lebensgemeinschaften. Von großer Bedeutung sind hierbei lokale Immigrations- und Extinktionsereignisse, die für einen kontinuierlichen Turnover (Artenumsatz) sorgen. Insbesondere in durch Landschaftszersiedelung entstandenen Fragmenten herrscht eine ausgeprägte Extinktions- und Kolonisationsdynamik, in deren Folge es immer wieder zum lokalen Aussterben einzelner Arten kommt. Eine Reihe von populationsökologischen Modellen beschäftigt sich mit der raum-/zeitlichen Dynamik von in Habitatisolaten vorkommenden Populationen. Hierbei kommt dem Metapopulationskonzept eine besondere Bedeutung zu. Nach LEVINS (1970) bezeichnet der Begriff Metapopulation „eine Population von Populationen, die lokal aussterben und wieder einwandern". Pflanzenarten, die in Habitatfragmenten vorkommen, liegen in Form einer Metapopulation vor, wobei zwischen einzelnen Populationen ein unterschiedlich starker genetischer Austausch besteht. Das dauerhafte Überleben letzterer hängt von der Zahl der zur Verfügung stehenden geeigneten Standorte ab, von denen in der Regel stets nur ein Teil besetzt ist, d.h. in denen Populationen vorhanden sind. Bei Unterschreitung einer artspezifischen Mindestzahl der besetzten Habitate übersteigt die Extinktionsrate die Kolonisationsrate und es kommt zum Aussterben einer Art. Wichtig für den Erhalt einer Metapopulation sind Immigrationen aus benachbarten Lokalpopulationen („rescue effect", BROWN & KODRIC-BROWN 1977). In der Praxis bedarf die Abschätzung des Gefährdungspotentials einer Art einer komplexen Analyse, die auf Basis verschiedener populationsbiologischer Faktoren durchgeführt wird (s. HENLE et al. 1999).

Die Analyse der grundlegenden Zusammenhänge zwischen der zeitlichen Dynamik und dem Artenreichtum von Ökosystemen einerseits und der Stabilität von Lebensgemeinschaften andererseits beschäftigt sich u.a. mit der Frage inwieweit Lebensgemeinschaften gegen zeitlich begrenzt auftretende Störungen oder Veränderungen wichtiger Umweltparameter abgepuffert sind. Der Großteil der bisher zu diesem Thema erfolgten Studien verweist auf eine positive Korrelation zwischen Diversität und Ökosystemfunktion (im Sinne der Aufrechterhaltung zentraler ökosystemarer Prozesse), wobei allerdings zwischen 20 und 50% der Arten ausreichten, um die meisten biogeochemischen Prozesse stabil zu halten. Die übrigen Arten (oft als redundant bezeichnet) spielten in den experimentellen Untersuchungen für die Aufrechterhaltung biogeochemischer Prozesse keine Rolle. Es wäre allerdings völlig verfehlt diese Arten als überflüssig zu bezeichnen, da über ihre ökosystemare Bedeutung meist keine detaillierten Kenntnisse vorliegen und andererseits mögliche Potentiale dieser Arten in Zeiten einer sich verändernden Welt (Stichwort Global Change) kaum vorhersagbar sind (PURVIS & HECTOR 2000).

Zusammenfassung

Im Laufe der Erdgeschichte hat die Zahl der Gefäßpflanzenarten über Millionen von Jahren hinweg kontinuierlich zugenommen. Weltweit existieren gegenwärtig schätzungsweise 250.000-300.000 Gefäßpflanzenarten unter denen die Angiospermen klar dominieren. Am höchsten ist die Phytodiversität in den äquatornahen Regionen, während der Artenreichtum polwärts abnimmt. Weltweit haben anthropogene Veränderungen der Landschaftsstruktur vor allem im Zeitalter der Kolonialisierung und Industrialisierung zu einer Fragmentierung ursprünglich zusammenhängender Lebensräume geführt. Infolge menschlicher Eingriffe sind heute ca. 8% aller Blütenpflanzenarten in ihrem Bestand akut gefährdet.

In Mitteleuropa hat die anthropogene Veränderung der Landschaftsstruktur eine quantitative Zunahme der Phytodiversität gegenüber den natürlichen Ausgangsbedingungen mit sich gebracht. Die durch Archäo- und Neophyten bedingte Erhöhung der Artenzahl hat hier zu einer qualitativen Veränderung der Phytodiversität aufgrund des teilweise dominanten Auftretens insbesondere neophytischer Arten geführt.

Natürliche und anthropogen beeinflusste pflanzliche Lebensgemeinschaften unterliegen dynamischen Einflüssen, die die räumliche und zeitliche Verteilung ihres Artenreichtums bestimmen. Die zunehmende anthropogen bedingte Fragmentierung zusammenhängender Lebensräume bedingt einen Verlust an Artenvielfalt und eine Zunahme der reproduktiven Isolation einzelner Populationen, die oft mit einer Abnahme der reproduktiven Fitness verbunden ist. Die Frage, inwieweit mit Hilfe von Korridoren oder durch eine spezifische räumliche Konfiguration von Habitatfragmenten das langfristige Überleben bedrohter Arten gewährleistet werden kann, ist momentan Gegenstand zahlreicher Diskussionen.

Danksagung

Die eigenen Arbeiten zum Thema Biodiversität wurden u.a. von der DFG und dem BMBF gefördert. Für wichtige Anregungen und Diskussionen bin ich einer Reihe von Kollegen zu Dank verpflichtet. In diesem Zusammenhang geht mein besonderer Dank an W. Barthlott (Bonn), N. Biedinger (Rostock) und K. E. Linsenmair (Würzburg). An O. Siebeck geht mein

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Dank für die perfekte Leitung und Durchführung des 5. Franz-Ruttner-Symposions.

Literatur

ADAMS, J.M. & F.I. WOODWARD (1989):
Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. Nature 339: 699-701.

AERTS, R. & F. BERENDSE (1988):
The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathland. Vegetatio 76: 63-69.

AIZEN, M.A. & P. FEINSINGER (1994):
Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. Ecology 75: 330-351.

AMLER, K.; A. BAHL, K. HENLE, G. KAULE, P. POSCHLOD & J. SETTELE (Hrsg.) (1999):
Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. Ulmer, Stuttgart.

BARTHLOTT, W.; W. LAUER & A. PLACKE (1996):
Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. Erdkunde 50: 317-327.

BARTHLOTT, W.; N. BIEDINGER, G. BRAUN, F. FEIG, G. KIER & J. MUTKE (1999):
Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global biodiversity. Act. Bot. Fennica 162: 103-110.

BIERREGAARD Jr., R.O.; T.E. LOVEJOY, V. KAPOS, A. AUGUSTO DOS SANTOS & R.W. HUTCHINGS (1992):
The biological dynamics of tropical rainforest fragments. BioScience 42: 859-866.

BOND, W.J. (1995):
Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. In: Lawton, J. H. & May, R. M. (eds), Extinction rates. Oxford University Press, Oxford. Pp. 131-146.

BROWN, J.H. & A. KODRIC-BROWN (1977):
Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58: 445-449.

CAPPUCINO, N. & M.A. MARTIN (1997):
The birch tube-maker Acrobasis betulella in a fragmented habitat: the importance of patch isolation and edges. Oecologia 110: 69-76.

CRAWLEY, M.J. (ed.) (1997):
Plant Ecology. (2nd ed.). Blackwell Science, Oxford.

CURRIE, D.J. (1991):
Energy and large-scale patterns of animal- and plant species richness. Am. Naturalist 137: 27-49.

ERWIN, T.L. (1982):
Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. Coleoptera Bulletin 36: 74-75.

GASTON, K.J. (2000):
Global patterns in biodiversity. Nature 405: 220-227.

GLAVAC, V. (1996):
Vegetationsökologie. G. Fischer, Jena.

GRAY, J. (1985):
The microfossil record of early landplants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984. Phil. Transact. Roy, Soc. London, B, 309: 167-195.

HAEUPLER, H. (1999):
Zur Phytodiversität Deutschlands, eine aktualisierte Bilanz. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 215: 103-109.

——— (1997):
Zur Phytodiversität Deutschlands: Ein Baustein zur globalen Phytodiversitätsbilanz. Osnabr. Naturwissenschaftl. Mitteilungen 23: 123-133.

——— (1982):
Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation: Untersuchungen zum Diversitätsbegriff. Dissertationes Botanicae Bd. 65, J. Cramer, Vaduz.

HANSKI, I. & M.E. GILPIN (eds.) (1997):
Metapopulation dynamics: ecology, genetics and evolution. Academic Press, San Diego.

HARRISON, S. & E. BRUNA (1999):
Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? Ecography 22: 225-232.

HAWKSWORTH, D.L. & M.T. KALIN-ARROYO (1995):
Magnitude and distribution of biodiversity. In: Heywood, V. H. (ed.), Global biodiversity assessment. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 107-191.

HENLE, K.; P. POSCHLOD & A. BAHL (1999):
Gefährdungsanalysen auf populationsbiologischer Grundlage: Einführung in Konzepte und Begriffe. In: AMLER, K., A. BAHL, K. HENLE, G. KAULE, P. POSCHLOD & J. SETTELE (Hrsg.), Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. Ulmer, Stuttgart. Pp. 46-52.

HEYWOOD, V.H. (ed.) (1995):
Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge.

HUMBOLDT, A. v. (1807):
Ideen zu einer Geographie der Pflanzen, nebst einem Naturgemälde der Tropenländer, auf Beobachtungen gegründet, welche vom 10. Grade nördl. bis zum 10. Grade südl. Br. in den Jahren 1799 – 1803 angestellt worden sind. Cotta, Tübingen.

HUSTON, M.A. (1994):
Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.

LEVINS, R. (1970):
Extinction. In: Gerstenhaber, M. (ed.) Some mathematical problems in biology. American Mathematical Society, Providence. Pp. 75-107.

LINSENMAIR, K.E. (1995):
Tropische Biodiversität – vom ursächlichen Verständnis der strukturellen und funktionellen Komplexität noch weit entfernt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie 10: 115-126.

LOMOLINO, M.V. (1989):
Interpretations and comparisons of constants in the species-area relationship: an additional caution. Am. Nat. 133: 277-280.

MacARTHUR, R. & E.O. WILSON (1967):
The theory of island biogeography. Princeton University Press.

MAGURRAN, A.E. (1988):
Ecological diversity and its measurement. Chapman and Hall, London.

MAY, R.M. (1988):
How many species are there on earth? Science 241: 1441-1449.

ROSENZWEIG, M.L. (1995):
Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.

PURVIS, A. & A. HECTOR (2000):
Getting the measure of biodiversity. Nature 405: 212-219

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

SEPKOSKI, J.J. jr. (1992):
Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity. In: Eldredge, N. (ed.), Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis. Columbia University Press, New York. Pp. 77-100.

SOLBRIG, O.T. (1994):
Biodiversität: wissenschaftliche Fragen und Vorschläge für die internationale Forschung. Deutsche UNESCO-Kommission.

STUART CHAPIN III, F.; E.S. ZAVALETA, V.T. EVINER, R.L. NAYLOR, P.M. VITOUSEK, H.L. REYNOLDS, D.U. HOOPER, S.LAVOREL, O.E. SALA, S.E. HOBBIE, M.C. MACK & S. DIAZ (2000):
Consequences of changing biodiversity. Nature 405: 234-242.

VITOUSEK, P.M., H.A. MOONEY, J. LUBCHENCO & J.M. MELILLO (1997):
Human domination of the earth's ecosystems. Science 277: 494-499.

WBGU (= Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen) (2000):
Welt im Wandel: Erhaltung und nachhaltige Nutzung der Biosphäre. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

WILLIAMS, C.B. (1943):
Area and the number of species. Nature 152: 264-267.

Anschrift des Verfassers:

Stefan Porembski
Universität Rostock
Institut für Biodiversitätsforschung
Allgemeine und Spezielle Botanik
Wismarsche Str. 8
D-18051 Rostock

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Zum Titelbild:

Das Titelbild symbolisiert den Planeten Erde mit seiner Vielfalt an Pflanzen und Tieren und die besondere Stellung des Menschen. Als Homo sapiens ist es ihm gelungen, sich von zahlreichen lebenserschwerenden Zwängen der Natur zu befreien und sich eine eigene kostenintensive Welt zu schaffen. In wenigen hundert Jahren ist der Mensch vom physiologisch unbedeutenden Konsumenten zu einem globalen Manipulator geworden, durch welchen die Vielfalt des Lebens in erschreckendem Maße vermindert wird. Diese Entwicklung gefährdet die Erhaltung der uns seit Millionen von Jahren kostenlos zur Verfügung stehenden lebensfreundlichen Eigenschaften der natürlichen Umwelt.
(Titelbildmontage: H. O. Siebeck)

Die Veranstaltung und vorliegende Broschüre wurden mit Mitteln der Europäischen Union gefördert.

Laufener Seminarbeiträge 2/02
Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)
ISSN 0175 - 0852
ISBN 3-931175-67-7

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

Die mit dem Verfassernamen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Herausgeber wieder. Die Verfasser sind verantwortlich für die Richtigkeit der in ihren Beiträgen mitgeteilten Tatbestände.

Die Zeitschrift und alle in ihr enthaltenen einzelnen Beiträge sind urheberrechtlich geschützt.
Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der AutorInnen oder der Herausgeber unzulässig.

Schriftleitung: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Otto Siebeck
Satz: Christina Brüderl (ANL)
Farbseiten: Fa. Hans Bleicher, 83410 Laufen
Redaktionelle Betreuung: Dr. Notker Mallach (ANL)
Druck und Bindung: Lippl Druckservice, 84529 Tittmoning Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: 2_2002

Autor(en)/Author(s): Porembski Stefan

Artikel/Article: Räumliche und zeitliche Muster der Diversität von Pflanzen 63-72