

# Biologische Vielfalt und ökologische Stabilität

K. Eduard Linsenmair, Würzburg

*Those who sustain the diversity of living things and their genetic inventions will find themselves custodians of a treasure trove of ever-increasing worth [1].*

Das in jüngerer Zeit zunehmende Interesse der Öffentlichkeit an der organismischen Vielfalt (der Biodiversität) und an Fragen der Stabilität von Ökosystemen ist Folge einer langsam wachsenden Besorgnis, wir könnten uns – durch rücksichtslosen Umgang mit der Natur – den Ast absägen, auf dem wir sitzen [2, 3, 4, 5, 6]. Eine hyperexponentiell wachsende Menschheit ist das Grundübel. Sie steigert ihren Ressourcenverbrauch noch mehr als ihr Wachstum und produziert eine global steil ansteigende Flut umweltbelastender Güter und Dienstleistungen [7]. Immer rascher und radikaler werden dabei die weltweit noch verbliebenen naturnahen Lebensräume umgewandelt und dadurch mehr und mehr Organismenarten an und über den Rand der Ausrottung gedrängt, auch wenn dies vorerst noch nicht besonders auffällt, da noch relativ wenige unserer Fernsehlieb-linge, der „charming mega-animals“ unter den Säugern und Vögeln, dabei sind (u. a. [8, 9, 10], Zusammenfassung in [4, 11]). Mit zunehmender Effektivität verschleudern wir – kurzfristiger ökonomischer Vorteile zuliebe – unser reichstes natürliches Erbe, die genetische Diversität der Organismen, und zerstören die Vielfalt der von ihnen gebildeten, die Biosphäre prägenden Strukturen. Dabei

haben wir nicht einmal größenordnungs- mäßig die Dimensionen dieser Diversität [6, 12, 13, 14, 15], geschweige denn ihre Rolle in den lokalen und globalen ökologischen Prozessen verstanden oder wenigstens – ganz pragmatisch-egoistisch – ihren möglichen derzeitigen Nutzen für uns systematisch erfaßt [16, 17].

Mit am empfindlichsten reagieren diejenigen Systeme auf radikale Eingriffe, die die höchste Artenmannigfaltigkeit aufweisen – etwa die immergrünen Wäl-

**Prof. Dr. K. Eduard Linsenmair**, geb.

1940 in München.

Studium der Zoologie, Botanik, Chemie und Anthropologie.

1966 Promotion;

1971 Habilitation für

das Fach Zoologie,

1972 Wiss. Rat und

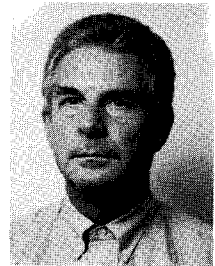
Professor in Regens-

burg. Seit 1976 Inhaber des Lehrstuhls für

Tierökologie (seit einiger Zeit „Tierökologie und Tropenbiologie“) am Zoologischen Institut der Universität Würzburg.

Funktionen, u. a.: Präsident der Deutschen Gesellschaft für Tropenökologie.

Derzeitige Forschungsschwerpunkte: Ethoökologie, Soziobiologie, Ökophysiologie (v. a. Anpassungen an trocken-heiße Lebensräume), Tropenökologie. Zahlreiche Veröffentlichungen in Fachzeitschriften.



*Prof. Dr. K. Eduard Linsenmair, Biozentrum, Zoologie III, Am Hubland, 97074 Würzburg*



der der Feuchttropen. Wenn z. B. dem heute noch fast überall in den Tropen betriebenen, rücksichtslosen Holzraubbau (Abb. 1, 2) mit dem sekundären Effekt der Erschließung vorher kaum zugänglicher Gebiete (Abb. 3), die landwirtschaftliche Nutzung über vorausgehende Brandrodung (Abb. 4) mit Wanderfeldbau (Abb. 5) folgt, dann entwickelt sich nach sehr kurzer Nutzung oft nur noch eine monotone, von Alang-Alang (*Imperata cylindrica*), einer Grasart, beherrschte (Abb. 6) Landschaft. Auch bei den meisten Holzplantagen (Abb. 7) sind die Zukunftsaussichten auf armen Böden in den Tropen nicht besser. Ohne massive Düngung und sonstige Pflegeeingriffe sind diese Böden bereits nach der ersten Holzernte – nach ca. acht Jahren im Fall der hier abgebildeten *Paraserianthes (Albizia) falcataria* – erschöpft. Von Restwäldern weiter als einige hundert Meter entfernte derartige Flächen haben so gut wie keine natürliche Regenerationsfähigkeit innerhalb von Zeitspannen, die für uns relevant sind (Jahre bis Jahrzehnte [18, 19]).

Damit sind wir bei der Frage angelangt: Wie hängt die Arten-Diversität, also die Vielfalt der Arten (und ihre relativen Häufigkeiten), mit der Stabilität von Lebensgemeinschaften zusammen? Zu diesem Problemkomplex sind derzeit nur Teilantworten möglich: Lebensgemeinschaften, vor allem natürlich die besonders artenreichen, sind in ihrer Struktur und ihrer funktionellen Dynamik

schwer durchschaubar und äußerst vielfältig. Nicht einmal die Grundprinzipien haben wir bisher wirklich verstanden [20, 21]. Nur sehr langfristige, vergleichende Feldforschung kann die vielen noch fehlenden Antworten erbringen, aber leider fehlt es hier allzuoft am entsprechenden Problembewußtsein der Entscheidungsträger und damit an der notwendigen Förderung solcher wissenschaftlicher Forschung.

### Die „klassische“ Hypothese: Hohe Diversität fördert Stabilität

Mein Thema wurde erstmals explizit von Elton im Jahr 1927 in die wissenschaftliche Diskussion eingebracht. Elton [22, 23] und andere [24] postulierten, daß Komplexität einer Lebensgemeinschaft und ihre Stabilität *positiv korreliert* sein müßten. Einige von Eltons Argumenten sind in der Tabelle auf S. 272 zusammengefaßt. Inzwischen wissen wir, daß diese Argumente teilweise nicht zutreffend waren bzw. es wahrscheinlichere Erklärungen gibt [25, 26], z. B.:

1. Das erste Argument ist unrichtig.
2. Beim zweiten Argument muß eingesetzt werden, daß es keine Beweise für höhere Stabilität von Vielartensystemen im Laboratorium gibt. Das Problem liegt hier in der Schwierigkeit, die natürlichen Bedingungen in hinreichender Ähnlichkeit im Laboratorium nachzuahmen.

Abb. 1: In den meisten Regionen der Tropen findet – trotz oft guter Forstgesetzgebung auf dem Papier – nach wie vor ein weitgehend unkontrollierter Holzraubbau in den Primärwäldern statt, wie hier beim Fällen einer *Shorea* (Dipterocarpaceae) in Ostkalimantan (Borneo/Indonesien). Allein durch sorgfältige Wahl der Fällrichtung und des Rückewegs ließen sich oft bis zur Hälfte der Schäden an der Vegetation und dem Boden kostenneutral vermeiden (bis weit über 50 Prozent der auf einer geschlagenen Fläche stehenden, nicht direkt genutzten Bäume – inkl. Jungwuchs – werden beim üblichen rücksichtslosen Vorgehen zerstört oder stark geschädigt). Da die Konzessionäre nicht für Schäden belangt und Konzessionen oft nur sehr kurzfristig vergeben werden, und da meist nicht-ausgebildetes Personal im Akkord arbeitet, fehlen die Voraussetzungen für eine Schadensminimierung.



Abb. 2 (oben) und Abb. 3: Für den Abtransport der Stämme werden breite (teilweise befestigte) Straßen benötigt, die solche Gebiete für andere Nutzungsformen (u. a. den Wanderfeldbau) erst erschließen (bzw. die Erschließung wesentlich erleichtern und beschleunigen).

→  
Abb. 4: Brandrodung [4] wird schon seit langer Zeit im Zusammenhang mit dem Wanderfeldbau betrieben. Dieser Wanderfeldbau war in extensiver Form in allen Tropenregionen der Welt üblich. Er ist dann ökologisch unbedenklich, wenn nur kleine Parzellen so gerodet werden und diesen dann ausreichend lange Brachezeiten zur Regeneration gelassen werden (mindestens 15 Jahre als Durchschnittswert).



**Tabelle: Die wichtigsten Argumente, die Elton anführte, um die von ihm postulierte positive Korrelation der Diversität von Lebensgemeinschaften mit ihrer Stabilität plausibel zu machen.**

1. Mathematische Modelle der Interaktionen von zwei oder wenigen Arten sind instabil.
2. Laborgemeinschaften, die nur zwei oder wenige Arten umfassen, können kaum ohne Aussterben (der einen oder anderen Art) erhalten werden.
3. Inseln, die üblicherweise weniger Arten aufweisen, können eher von Immigranten besiedelt werden als artenreiche Kontinentalgebiete.
4. Monokulturen von Kulturpflanzen sind für Befall und Zerstörung durch Schädlinge besonders prädestiniert.

3. Das dritte Argument stimmt vielfach, hat aber mit speziellen Eigenheiten der betreffenden Lebensgemeinschaften zu tun, z. B. mit großen unbesetzten Nischen und fehlender Anpassung an bestimmte biotische Belastungen, weil diese in der Evolutionsgeschichte nie auftraten.
4. Dieses Argument trifft zu, aber nur für menschengemachte Monokulturen. Von einzelnen Pflanzenarten dominierte natürliche Systeme können dagegen über relativ lange Zeiten sehr stabil sein: z. B. die Schilfgürtel vieler Seen und der Rotbuchenwald unserer Region [27]. Die anthropogenen Monokulturen sind stark gestörte, auf einer früheren Sukzessionsstufe festgehaltene, künstliche und nicht in einer längeren Evolution gewachsene Systeme.

Weitere Argumente, die für die Elton-MacArthursche Hypothese zu sprechen schienen, entstammten Überlegungen zu den Stoff- und Energieflüssen durch Lebensgemeinschaften und zu Räuber-Beuteverhältnissen. Je mehr Arten durch

wechselseitige Abhängigkeiten eng miteinander verzahnt sind, um so leichter sollte dieses als solides Netz gesehene Beziehungsgefüge Störungen – wie das Aussterben einer Art – auffangen können (Abb. 8). Intuitiv klingt dies sehr plausibel. Bis heute ist diese Vorstellung aber eine rein theoretische Möglichkeit geblieben, weil noch kein einziges natürliches Nahrungsgefüge höherer Komplexität mit der notwendigen Gründlichkeit quantifiziert wurde. Die bisherigen Befunde weisen aber eher auf relative kurze Ketten (siehe Abb. 8b) als auf Netze hin [25, 28, 29, 30]).

### Die veränderte Sicht: Mays mathematische Modelle

Die Hypothese der positiven Korrelation zwischen hoher Diversität und hoher Stabilität wurde an der Front der ökologischen Wissenschaft schnell fallen gelassen, als relativ einfache mathematische Modelle [31, 32] zeigten, daß bei sonst gleichen Bedingungen Systeme mit mehr interagierenden Spezies bzw. mit zunehmender Interaktionsstärke zwischen den Arten dazu neigen, auf Störungen empfindlicher zu reagieren, d. h. weniger wahrscheinlich zu ihren Gleichgewichten zurückzukehren, als einfachere Systeme.

Da auch etwas weiterentwickelte Modelle [29, 33, 34, 35, 36] und empirische Untersuchungen an künstlich zusammengesetzten Kleingemeinschaften und an engen Ausschnitten natürlicher Biozösen mehrheitlich in die gleiche Richtung wiesen [25, 30]), verlor dieses Thema seine Attraktivität. Die meisten Theoretiker beunruhigte es dabei nicht, daß im Vergleich zu ihren Modellen viel komplexere Systeme, wie etwa zahlreiche tropische Lebensgemeinschaften – trotz vieler natürlicher Störungen in



Abb. 5: Auf frisch gerodeten Flächen angebauter Trockenreis. Arme Böden erlauben oft nur eine Nutzung über ein bis drei Vegetationsperioden bei Anbau von annuellen Nutzpflanzen. Danach ist der Boden erschöpft.



Abb. 6: Wo nicht wenigstens teilweiser Baumbestand erhalten geblieben ist, wird z. B. in weiten Teilen Südostasiens das kaum nutzbare Alang-Alang-Gras (*Imperata cylindrica*) zur alles beherrschenden Pflanze.



Abb. 7: Holzplantagen – hier *Paraserianthes (Albizia) falcataria* – führen auf den meist armen Tropenböden zu einer raschen Boden-degradation. Ohne Düngung und sonstige massive Pflegemaßnahmen sieht auch hier der Endzustand bald nach der ersten (üblicherweise nach 8 Jahren erfolgenden) oder spätestens nach der zweiten Holzernte wie in Abb. 6 aus.

Vergangenheit und Gegenwart – sich de facto als sehr persistent erweisen, solange keine massiven menschlichen Eingriffe erfolgen. Wir finden dort kein stärkeres Fluktuieren von Populationsgrößen und Artenzahlen als in den gemäßigten Systemen, sondern fast alle – allerdings noch dürftigen – Befunde sprechen eher für das Gegenteil (siehe aber [37, 38]), obwohl die Artenzahlen in den Lebensgemeinschaften zum Teil um bis zu zwei bis drei Größenordnungen höher sind.

Nur ein geschichtliches Bild sei hier angeführt (Abb. 9): So in der Fläche reduziert und fleckenhaft verteilt, wie in

Abb. 9a dargestellt, stellen sich die Verfechter der (nicht unumstrittenen [39]), auf einer Arbeit von Haffer [40] basierenden Refugialtheorie die Verteilung des tropischen Regenwaldes in Südamerika am Ende der letzten Eiszeit vor [41, 42]. In etwas mehr als 10 000 Jahren erfolgte hier mit der Verbesserung des Klimas eine sehr starke Ausbreitung (Abb. 9b) zu Lasten von Savannenformationen. Solche großräumigen Schrumpfs- und Ausdehnungsprozesse dürften im Quartär und Tertiär mehrfach stattgefunden haben, was auf eine erhebliche Robustheit des Systems hinweist.



**Modelle und Realität:  
Sind komplexere Systeme instabiler?**

Wie relevant sind die erwähnten Modelle für die Beurteilung der tatsächlichen Eigenschaften real existierender Lebensgemeinschaften? Zeigen sie mehr, als daß es keine automatische positive Beziehung zwischen Diversität und Stabilität gibt, sondern eher – rein vom Systemverhalten her – eine negative, gegen die evolutiv Gegenmittel gefunden worden sein müssen? Wohl kaum, denn wie hätten sich sonst die komplexen Lebensgemeinschaften, denen wir heute vielerorts begegnen, entwickeln sollen?

Darüber hinaus müssen wir fragen: Ist die Mehrzahl der Modelle nicht auch deshalb nur sehr bedingt relevant, weil sie von einer unrichtigen Grundannahme ausgehen, nämlich der, daß sich

natürliche, ungestörte Systeme in einem Gleichgewicht (hinsichtlich Artenzusammensetzung und Populationsgrößen) befinden [32, 35, 43]. Mit verlängerten Dauerbeobachtungen an Ökosystemen mehren sich die Hinweise, daß dynamisches – z. B. zyklisches oder chaotisches – Verhalten [25, 30, 44, 45] eher die Regel ist.

Ein Beispiel: Nach der *Mosaik-Zyklus-Hypothese* ist unser Rotbuchenwald keine Klimaxgesellschaft, die sich unbegrenzt halten könnte, wenn die Außenbedingungen gleich blieben und wir ihn in Ruhe lassen [46]. Auch völlig ungestört soll er nur einige hundert Jahre existieren können, wenn wir eine kleinere Fläche betrachten (siehe Abb. 10). In dieser Zeit verhindern die Buchen lokal als Altersklassen-Hallenwald ihre Verjüngung so gut, daß der Bestand über-

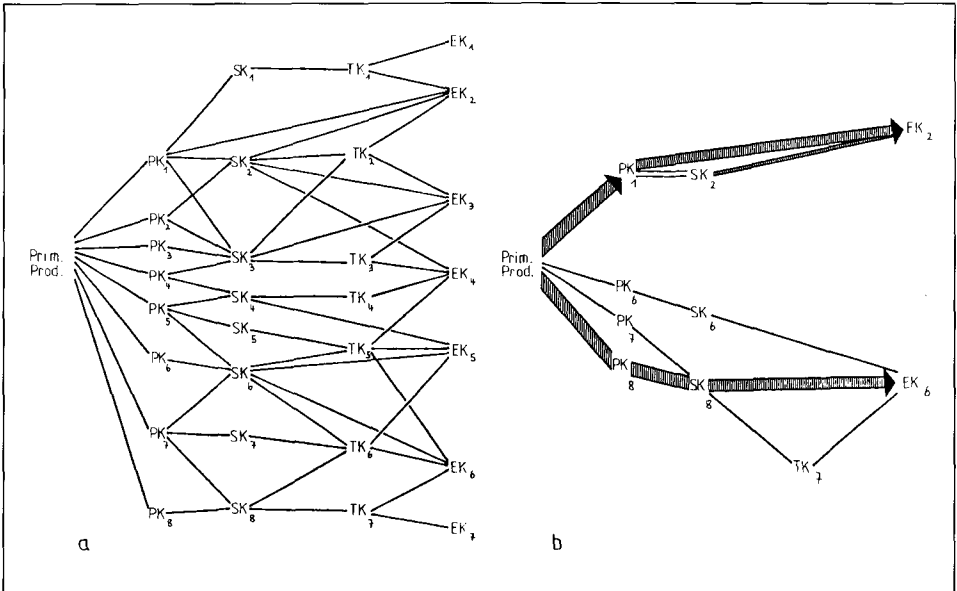
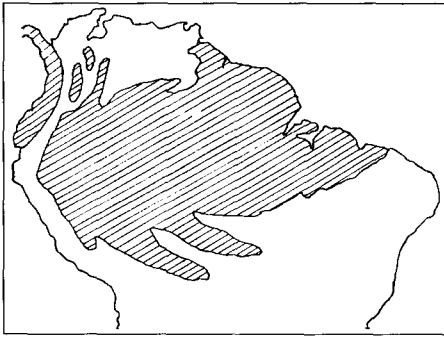
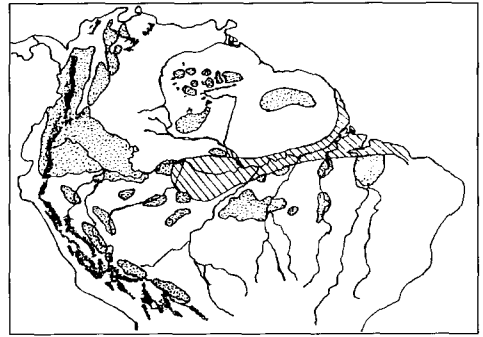


Abb. 8: Ältere hypothetische Modellvorstellung zu Nahrungsnetzen in artenreichen Systemen (8a) und die eher der Realität entsprechenden Nahrungsketten, die zu erwarten sind, wenn quantitativ unbedeutende Nahrungsflüsse weggelassen werden: das gedachte Netz löst sich dann in zwei kräftige und drei dünne Ketten auf. Prim. Prod. = Primärproduzenten; PK = Primärkonsumenten; SK = Sekundärkonsumenten; TK = Tertiärkonsumenten; EK = Endkonsumenten (nach Remmert 1989, [27]).



a



b

Abb. 9: Verbreitung der tropischen Regenwälder Südamerikas in jüngerer Zeit (schraffierte Fläche in 9a) und nach der Refugialtheorie vermutete Verbreitung zum Höhepunkt der letzten Eiszeit (punktierte Flächen und schraffierte Fläche für den Bereich des engeren Amazonasbeckens in 9b) (9a nach Begon et al. 1991 [28], 9b nach Terborgh 1993 [39]).

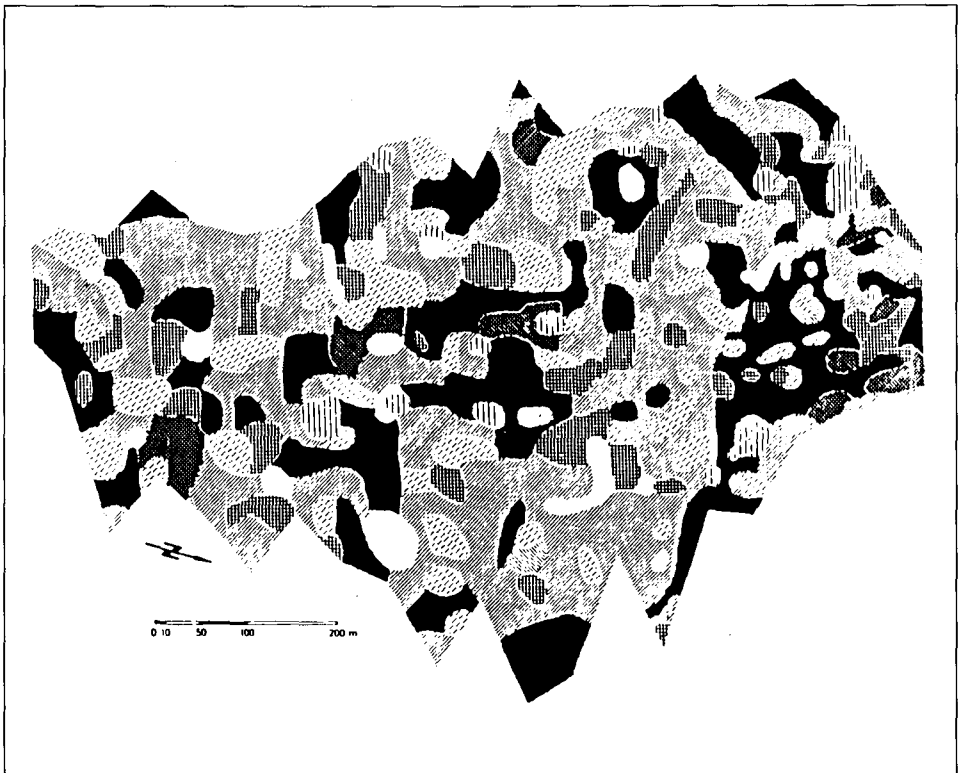


Abb. 10: Illustration zur Mosaik-Zyklus-Hypothese gemäßiger Wälder: Verteilung der verschiedenen Sukzessionsstufen im Ausschnitt eines Buchen-Urwalds in Osteuropa (nach Hannes Mayer aus Remmert 1989 [27], mit Erlaubnis des Springer Verlags). Schwarz: Klimax- bzw. Optimalphase; durchgehend schraffiert: Endphase; gestrichelt, schraffiert: Absterbephasen; weiß: Verjüngungsphase; kariert: Zwischenphasen.

altern muß und daran dann direkt oder indirekt zugrunde geht. Danach folgt dann eine längere, sehr dynamische Sukzessionsphase, die wesentlich artenreicher ist und an deren Ende wieder der Buchenwald steht. Mehr oder weniger lokal begrenzte, stochastische Störungen sorgen großräumig – trotz der langen Lebenszeit der Buchen – für eine zu jedem Zeitpunkt artenreiche, alle Sukzessionsstufen umfassende Fleckenteppichlandschaft, daher der Begriff Mosaik-Zyklus. Stimmt dieses Konzept und beschreibt es eher die Regel als die Ausnahme, wofür vieles spricht [47], dann gehen fast alle Modelle von einer falschen Voraussetzung aus, wenn sie einen Gleichgewichtszustand im ungestörten System annehmen.

Eine weitere notwendige, kritische Frage ist, was denn hier „Stabilität“ überhaupt bedeutet. Werden nicht ganz verschiedene Systemeigenschaften in einen Topf geworfen?

### Stabilität: Welche Systemeigenschaften verbergen sich hinter diesem Begriff?

Wenn wir zur Klärung dieser Frage die Literatur durchforsten, dann beschreiben die folgenden beiden Zitate die Situation sehr zutreffend: „*The number of stability definitions to be found in the literature is limited only by the time spent on reading it*“ [48]. „*Definitions are still widely varying, and theory far outstrips the data*“ [49].

Dieser Definitionswildwuchs spiegelt die fast unüberschaubare Vielfalt der ökologischen Systeme und Situationen wider, aus denen heraus die jeweiligen Forscher ihre Definitionen entwickelten. Bei näherer Analyse des Gebrauchs dieses Begriffs zeigt sich: Stabilität ist ein Sammelbegriff für verschiedene Systemeigenschaften, deren Vermengung zu viel

Verwirrung führen mußte. Die verschiedenen Begriffe und Definitionen lassen sich auf vier Kategorien reduzieren. Dabei herrscht aber bei den Autoren, die sich um eine Begriffserklärung bemühen, noch keine Einigkeit in der Terminologie [25, 28, 48, 50, 30].

**Konstanz** (*constancy*): Ein konstantes System verändert sich auch bei natürlichen, aperiodischen Schwankungen der ökologischen Bedingungen (z. B. denen des Klimas) in seiner Artenzusammensetzung und deren Abundanzen nur geringfügig. Ein solches System verhindert die Immigration neuer Arten bzw. absorbiert sie ohne Probleme, und es bewahrt die systemzugehörigen Arten vor hohen Aussterberaten. Vorhandene oder fehlende Konstanz kann aber auch anders bestimmt werden, nämlich über die geringe bzw. starke Varianz allgemeinerer quantitativer Struktur- und Prozeßgrößen: über die stehende Biomasse, über Primärproduktion, Energie- und Stoffflüsse etc. Dabei wird im Fall der Konstanz solcher Parameter nicht automatisch angenommen, daß Artenzusammensetzungen und Abundanzen auch kaum schwanken.

Ein so als konstant definiertes System muß nun in keiner Weise widerstandsfähig gegenüber sehr starken Störungen sein, wie sie viele anthropogene Eingriffe darstellen. Ein System, das eine solche Widerstandsfähigkeit aufweist, besitzt

**Resistenz** (*resistance*, zum Teil auch als *inertia* bezeichnet). Sie ist das, was die meisten Theoretiker und Empiriker bei ihren Analysen untersuchen, nämlich die Stabilität gegenüber Störungen, auf die manche Systeme empfindlich reagieren. Ein Schilfbestand z. B. hält starke Wasserstandsänderungen, alle möglichen Biozide, unterschiedlichste Veränderungen der Wasserqualität und starke anthropogene Störungen aus [51]. Ein

nährstoffarmer See dagegen kann allein mit etwas erhöhter Einleitung eines Nährstoffes (des Phosphors) rasch umkippen und seine alte Lebensgemeinschaft weitgehend verlieren [28, 52].

Auch ein sehr resistentes System wird ab einer bestimmten Amplitude und/oder Frequenz der Störung seine Resistenz verlieren. Manche Systeme kehren aber nach dem Ende einer Störung schnell wieder in den alten Zustand zurück, sie zeigen einen weiteren Aspekt von Stabilität, nämlich den der *Elastizität* (*resilience*, auch *elasticity*).

Mähen wir einen Schilfbestand ab, dann wächst er schnell wieder nach, was ihn neben weiteren Eigenschaften für die menschliche Nutzung sehr geeignet macht [51]. Hacken wir großflächig einen Regenwald ab, dann wird er unter ungünstigen Bedingungen in einer für uns überschaubaren Zeit nicht mehr zu einem Wald regenerieren. Ob die Elastizität hoch ist, hängt erstens von den Generationszeiten, zweitens und vor allem von vielen speziellen Eigenschaften der strukturprägenden Organismen, die nur aus der jeweiligen Evolutionsgeschichte heraus verstehbar sind, und drittens ganz wesentlich von der Verfügbarkeit von wachstumsbegrenzenden Ressourcen, z. B. von essentiellen Nährstoffen, ab.

Schließlich fehlt uns noch ein Stabilitätsaspekt, der die Betrachtung auf evolutiv relevante Zeitspannen ausdehnt, die *Persistenz* (*persistence*). Sie beschreibt die zeitliche Existenz von Genpools einzelner Populationen, Arten oder von Vielartensystemen bis zu ihrem Aussterben.

Es gibt also nicht die eine ökologische Stabilität, sondern mehrere Formen, die so unterschiedlich sind, daß sie unbedingt begrifflich auseinandergelassen werden müssen. Eine sinnvolle Untersuchung der „Stabilität“ einer ökologi-

schen Einheit (siehe auch [48]) erfordert daher eine Reihe von Spezifikationen, die angegeben werden müssen, um Resultate interpretieren und vergleichen zu können.

### Was muß bei der Messung von Stabilitätsaspekten berücksichtigt werden?

Vor allem folgende Punkte müssen Berücksichtigung finden:

► *Das Niveau der Analyse*: Werden Populationen, Gilden, Biozönosen, ganze Biome oder sogar die Biosphäre insgesamt betrachtet?

► *Die interessierende Variable*: Sollen Artenabundanzen oder Artenzahlen erfaßt, Biomasse gemessen, quantitativer Nahrungsfluß, Nährstoffaustrag etc. bestimmt werden?

► *Die dynamische Bezugsgröße der Lebensgemeinschaft*: Zeigt das untersuchte System ein lokales Gleichgewicht, reguläre Oszillationen oder chaotische Fluktuationen? Ohne Kenntnis der Referenzdynamik kann man das Verhalten nach z. B. anthropogenen Störungen nicht zuverlässig beurteilen.

► *Die potentiell destabilisierende Störgröße*: Sie muß hinreichend genau beschrieben werden (d. h. Einwirkungsintensität, -dauer, -wiederholungsrate müssen quantifiziert sein). Bei der Erfassung der Wirkung besteht dann die große Schwierigkeit darin, die Effekte der Störvariablen aus der normalen Systemdynamik herauszufiltern und von den Einflüssen unkontrollierbarer stochastischer Ereignisse abzugrenzen, was sehr problematisch sein kann.

► *Die räumliche Dimension* der Analyse: Bei genügend kleiner Auflösung wird

sich fast jedes biologisches System in jedem Aspekt als instabil erweisen. Hier ist eine der Fragestellung adäquate und dem System gemäße Größe des untersuchten Areals zu wählen. Artenkonstanz z. B. ist auch im gänzlich ungestörten System ein eher regionales Phänomen. Lokal gibt es in den meisten Organismengruppen grundsätzlich Artenwechsel, wobei sich die Begriffe lokal und regional auch auf der Ebene der einzelnen Art nicht klar voneinander abgrenzen lassen.

► Der *biotische Systemausschnitt*: Da wir bei komplexen Lebensgemeinschaften keine Vollanalyse durchführen können, stellt sich die Frage nach dem Systemausschnitt, den wir wählen müssen, um sinnvolle Aussagen machen zu können. Wenn wir heute in einem naturnahen Regenwald anthropogen bedingte, indirekte Einflüsse auf einen der Stabilitätsaspekte rasch feststellen wollen, dann macht es keinen Sinn, Abundanzveränderungen und Artenwechsel bei den strukturprägenden Bäumen untersuchen zu wollen. Bis hier solche Effekte erkennbar sind, ist es für eine intendierte Gegensteuerung schon zu spät.

Höchstwahrscheinlich ist es aber auch nicht sinnvoll, sich auf die besonders flexiblen, lernfähigen Wirbeltiere wie Primaten oder Vögel als Störanzeiger zu konzentrieren. Aber üblicherweise tun wir dies, weil es die einzigen größeren Gruppen sind, die wir artenmäßig gut erfaßt haben. Welches hier die besten Indikatoren sind, die möglichst frühzeitig Veränderungen signalisieren, wissen wir vorerst nicht. Vermutlich müssen wir in den artenreichsten Gruppen mit den vielfältigsten Nischen und der kleinräumigsten Verbreitung – also z. B. bei Insekten – suchen, und unter ihnen geben wahrscheinlich die seltenen Arten mit

sehr spezialisierten Ansprüchen – und daher geringster Resistenz – die besten Indikatoren ab (Abb. 11).

► Die *zeitliche Dimension*: Hier gilt mutatis mutandis dasselbe wie hinsichtlich der räumlichen Dimension. Sie muß in einer sinnvollen Relation sowohl zum untersuchten Stabilitätsaspekt als auch zur Störgröße, zum funktionellen Ausschnitt und zu dessen dynamischem Verhalten stehen.

Jeder dieser Aspekte von ökologischer Stabilität ist immer relativ, denn langfristig verändert sich alles, nicht zuletzt durch das permanente Wirken evolutiver Prozesse selbst. Wir können also nur sagen, irgendein System ist in dem und jenem Aspekt stabiler als ein anderes. Die Aufstellung absoluter Kategorien ist nicht möglich und damit auch nicht die Festlegung von klaren Grenzwerten für Diversitätsreduktionen als Folge negativer anthropogener Einflüsse. Wie wollten wir objektiv entscheiden, wo die Grenze zu setzen ist, nachdem das Postulat, keine Art zu gefährden, sicher nicht realisierbar ist?

Art ist nicht gleich Art in unserer Bewertung: Für den größeren Teil der Menschheit ist ein Panda charismatischer als ein parasitischer Bandwurm, und auch objektiv sind Arten in ihrer Bedeutung für z. B. die Konstanz und andere Stabilitätseigenschaften ihres Systems nicht gleichwertig [53]. Wir kennen einige besonders wichtige, sogenannte Schlüsselarten, „keystone species“ [54, 55]. Von ihnen hängen zahlreiche andere Spezies in ihrem Überleben ab. Zu dieser Gruppe gehören z. B. einzelne Arten von Feigenbäumen in den Tropen, die zu Mangelzeiten fruchten und auf die frugivore Vogel- und Säugerarten angewiesen sind. Diese Fruchtfresser stellen ihrerseits auch Schlüsselarten dar, da z. B. im

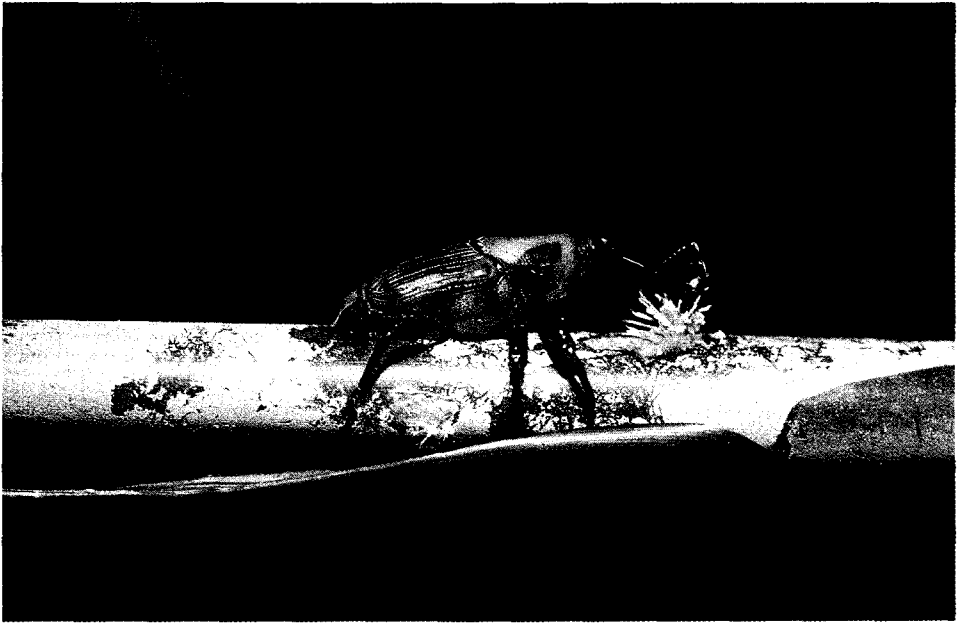


Abb. 11: Die besten Bioindikatoren sind unter den hochdiversen Invertebraten zu erwarten, z. B. in der artenreichsten Gruppe der Insekten, bei den Käfern. Unter diesen sind die Rüsselkäfer (Curculionidae, siehe Abb.), neben den Blattkäfern (Chrysomelidae), eine besonders vielversprechende Gruppe. Allerdings haben wir bisher die Diversität der meisten höheren Taxa auch noch nicht annähernd erfaßt, und die zur Auswahl und Verwendung von Arten als Bioindikatoren notwendigen ökologischen Kenntnisse fehlen in noch stärkerem Maß.

Tieflandregenwald über 90 Prozent der Bäume und Sträucher rein tierverbreitet sind. Durch Elimination einer einzigen Art kann also eine Biozönose tiefgreifend verändert werden und über gekoppelte Aussterbeereignisse, sogenannte Dominoeffekte, über lange Zeiten sekundär weitere Arten verlieren. Bäume ohne Samenverbreiter können als lebende Tote noch Jahrhunderte überstehen, sterben sie dann aber endgültig aus, ziehen sie alle von ihnen abhängigen Arten nach.

Da wir die funktionelle Rolle der meisten Arten nicht kennen, fehlt uns hier meist jede Urteilsmöglichkeit. Außerdem unterscheidet sich jedes System vom anderen infolge seiner unterschiedlichen Evolutionsgeschichte. Daniel Janzens [56]

Aphorismus, daß keystone species diejenigen Arten sind, die wir näher kennengelernt haben, ist wahrscheinlich weniger überspitzt, als vielfach angenommen.

Worauf beruhen nun die verschiedenen Stabilitätseigenschaften der realen – vor allem der sehr artenreichen – Lebensgemeinschaften, die sie nach den Modellen eigentlich gar nicht haben dürften?

Was sind eigentlich Lebensgemeinschaften: rein zufällig zusammengewürfelte Populationen, die nur aus evolutionsgeschichtlichen und biogeographischen Gründen zusammenleben, oder eng aufeinander abgestimmte Einheiten, so etwas wie Superorganismen mit speziell selektierten Stabilisierungsmechanismen?

### **Lebensgemeinschaften: zufällig zusammengewürfelt oder eng koevoluiert?**

Im Evolutionsspiel geht es ausschließlich um individuelle Vorteile bei der Reproduktion. Die natürliche Selektion kann daher weder direkte Arterhaltung bewirken, noch kann sie direkt die Stabilität von Lebensgemeinschaften formen (z. B. [57]). Sie kann dies aber auf dem indirekten Weg erreichen und zwar über solche emergente Eigenschaften, die sich auf die Abundanz und Persistenz der beteiligten Populationen positiv auswirken.

Lebensgemeinschaften sind – im Gegensatz zum Vielzellerorganismus, dem Tierstock und vielen Sozialverbänden – keine Gesellschaften von Mutualisten mit gleichgerichteten genetischen „Interessen“, sondern sie umfassen stets Populationen, deren Mitglieder divergierende „Interessen“ haben. Superorganismen können unter solchen Bedingungen natürlicherweise nicht entstehen.

Zeigen aber nicht die vielen wechselseitigen Passungen (von Räuber und Beute, Parasit und Wirt und zwischen Symbiosepartnern), die wir in jeder Lebensgemeinschaft sehen, daß Biozöosen, wenn schon keine Superorganismen, dann doch eng koevoluierte Systeme sind?

Zwar gibt es zweifellos zahlreiche sehr spezifische Beziehungen, jede umfaßt aber meist nur einen kleinen Ausschnitt aus den Arten einer vollständigen Lebensgemeinschaft. Von Parasit-Wirt-Verhältnissen abgesehen, ist der Regelfall eine sogenannte diffuse Koevolution [58], eine unspezifische generalistische Anpassung an ein Spektrum ähnlicher Anforderungen. Hauptursache dafür dürfte die hohe Dynamik der meisten Systeme sein: Sie ändern sich während der Evolution der meisten Arten raum-

zeitlich zu stark und zu oft, als daß man sich spezifisch in ein viele Arten umfassendes Ensemble detailgenau einpassen könnte. Solche diffuse Koevolution macht flexibler gegenüber Veränderungen und unabhängiger von einem bestimmten System, erleichtert Immigration in andere Biozöosen und fördert so die Ausbreitung – und damit insgesamt die Persistenz der Arten (wobei dies natürlich nur eine Folge der diffusen Koevolution ist, nicht ihre selektive Ursache). Typische Beispiele für Produkte diffuser Koevolution sind die große Mehrzahl der Früchte und ihre Verbreiter (siehe z. B. [59]), wogegen es bei den Beziehungen Blüten zu Bestäubern viel spezialisiertere Verhältnisse gibt (siehe z. B. [60]).

Wo aber Generalisten mit Spezialisten konkurrieren, ob nun auf der intra- oder der interspezifischen Ebene, sind die ersteren oft unterlegen, weshalb meist ein positiver Preis auf Spezialisierung steht. Eine starke Spezialisierung erscheint aber nur dort möglich, wo die Randbedingungen für den Evoluierenden ausreichend konstant sind, wo z. B. langfristig und zuverlässig dieselbe genutzte Ressource zur Verfügung steht. Hier wird jetzt erstmals in unserem Exkurs deutlich, daß von den Vätern der Hypothese, hohe Diversität habe erhöhte Stabilität eines Systems zur Folge, Ursachen mit Folgen verwechselt worden sein könnten.

Da aber viele diverse Systeme existieren und z. B. die hochkomplexen tropischen Systeme ohne massivere anthropogene Einflüsse eher konstanter zu sein scheinen als die der gemäßigten Breiten und auf nicht zu massive Störungen recht elastisch reagieren, kann die Beziehung zwischen Stabilität und Diversität keine reine Einbahnstraße sein, sondern wir müssen doch auch emergente, selbst-

stabilisierende Effekte erwarten, die in die entgegengesetzte Richtung wirken. „The task [...] is to elucidate the devious strategies which make for stability in enduring natural systems“ [32].

### Stabilitätseigenschaften natürlicher Lebensgemeinschaften

McNaughton [49, 61, 62, 63] untersuchte zum einen sehr artenreiche, zum anderen relativ artenarme, grasdominierte Pflanzengesellschaften in den USA und der Serengeti. Bei Störung durch kräftige Düngung, gelegentliche Regenfälle und Beweidungsdruck erwiesen sich die artenreichen Systeme – hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung – als weniger resistent als die artenarmen; sie verloren bei einem Teil der Versuche signifikant an Diversität, nicht so die artenärmeren Pflanzengemeinschaften. Das Bild drehte sich aber um, wenn z. B. Produktivität und stehende Biomasse betrachtet wurden. Hier verhielten sich die artenreichen Systeme sehr resistent. Sie zeigten im Gegensatz zu den artenärmeren Gemeinschaften bei Düngung keine höhere Produktivität und waren bei Beweidung in der Lage, die Verluste besser auszugleichen, so daß sich die stehende Biomasse in den diverseren Gemeinschaften weniger veränderte. In ihrem reichen Artenpool hatten die diverseren Gesellschaften offensichtlich für jede Situation die richtige Antwort, sie dämpften die Effekte ab, verhielten sich also sehr resistent bei den genannten Größen. Die armen Gesellschaften dagegen waren zwar artenmäßig konstanter, aber in ihrer Produktivität weniger resistent. Dies zeigt, wie differenziert die Betrachtung und Beschreibung sein muß, um der Realität gerecht zu werden.

In mehreren Untersuchungen wurde gezeigt, daß sich in Simulationen Gemeinschaften, die realen Teilen von Biozönosen nachgebildet worden waren, deutlich resistenter und/oder elastischer verhielten als Zufallskombinationen aus demselben regionalen Artenbestand [33, 64, 34, 29]. Willkürlich zusammengewürfelt scheinen Lebensgemeinschaften demnach nicht zu sein. Gibt es generelle Regeln bei ihrer Strukturierung?

### Ökologische Konvergenz

Einen der besten Hinweise auf Regeln bei der Zusammensetzung von Gemeinschaften liefert die Erscheinung der *ökologischen Konvergenz* [65]. Denn diese Konvergenz in den ökologischen Rollen von Arten findet sich in völlig isoliert voneinander entstandenen, taxonomisch gänzlich verschiedenen Lebensgemeinschaften. Dies gilt, um mit einer großen Dimension zu beginnen, z. B. für die Struktur von Regenwäldern. Man braucht schon gute botanische Kenntnisse, um nach einem Blindflug zu erkennen, ob man sich in einem Regenwald in Südamerika, Afrika oder Südostasien befindet, so ähnlich sind die Erscheinungsformen bei gleichen Klimaverhältnissen.

Vögel, die in den untereinander strukturell sehr ähnlichen, sogenannten mediterranen Vegetationstypen [67], wie der mittelmeerischen und südafrikanischen Macchie, dem kalifornischen Chaparrall und dem chilenischen Matorrall vorkommen, weisen trotz ganz unterschiedlicher taxonomischer Zugehörigkeit sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen den stellenäquivalenten Arten (im Verhalten und der Morphologie) und darüber hinaus in der Struktur der gesamten Vogelgilde auf. Ein weiteres Beispiel zeigt Abb. 12: die nach Nahrungsgewinnungsmethode und Ort der



Nahrungsaufnahme sortierten Gemeinschaften von Phytophagen einer Eichenart in England und Kanada. Bei ungleicher taxonomischer Zusammensetzung der Insekten zeigen sie ein erstaunlich hohes Maß von funktioneller Übereinstimmung (kurze Zusammenfassung z. B. in [30]).

Es lassen sich auf der anderen Seite auch viele Beispiele fehlender Konvergenz anführen [65], die aber meist keine Beweise gegen das Wirken von Strukturierungsregeln liefern. Hier stoßen wir wieder auf das schon mehrfach erwähnte

zentrale und typisch biologische Problem, das wahrscheinlich hauptverantwortlich für unsere Unkenntnis auf diesem Gebiet ist, nämlich die Rolle, die die Geschichte – sowohl die langfristiger evolutiver und biogeographischer, als auch die kurzfristiger rezenter – für die Bildung der jeweils gerade betrachteten Lebensgemeinschaften spielt (siehe dazu [39]).

Durch das Wechselspiel von evolutivem Zufall und selektiven Zwängen sind in verschiedenen Regionen vielfach sehr unterschiedliche Evolutionswege einge-

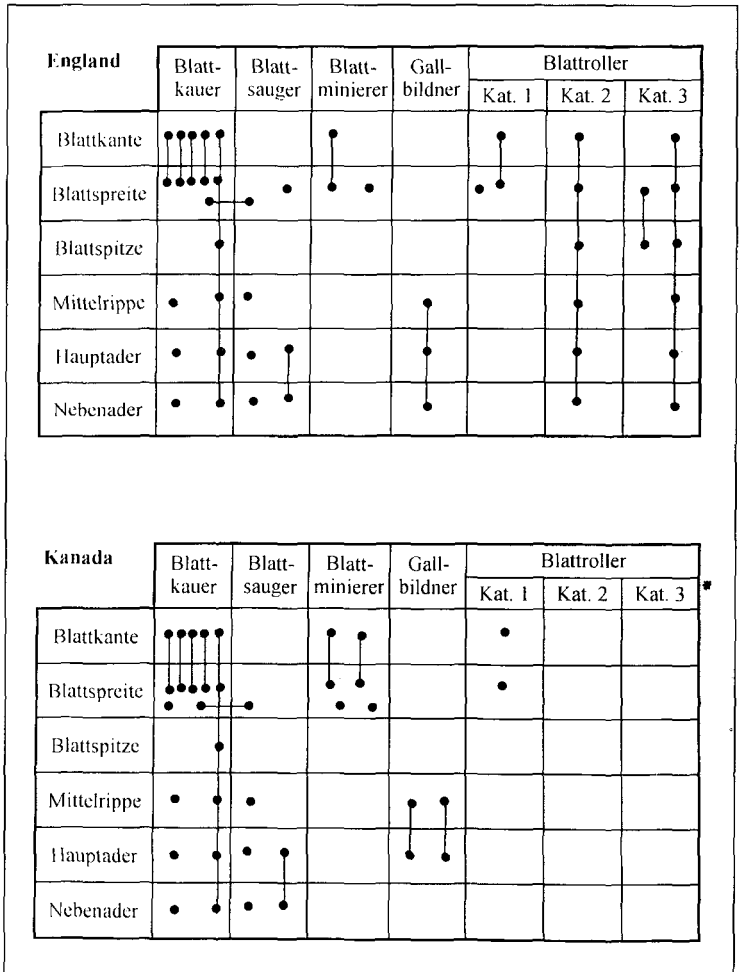


Abb. 12: Vergleich von Orten und Methoden der Nahrungsaufnahme der Mitglieder der taxonomisch unterschiedlichen Phytophagengemeinschaften der Eiche *Quercus rubra* in England und Kanada als Beispiel für Konvergenz von Lebensgemeinschaften (nach Putman 1994 [30]).

schlagen worden. In Australien haben sich z. B. besonders viele Reptilien entwickelt. Wenn wir, wie in Abb. 13 (aus [65]), australische mit südafrikanischen Reptilien vergleichen, dann können wir keine Konvergenz auf der Ebene der Nischenbreite und keine bei der Gesamtstruktur der Gilde erwarten, da es in Australien 2,5mal mehr Arten gibt. Was hier aber deutlich auf konvergente strukturierende Mechanismen in verschiedenen Habitattypen hinweist, ist die prinzipiell gleiche Abnahme der Artendiversität beim Gang von wüstenhaften Habitaten zu Feuchtgebieten.

Wenn man solche Befunde mit heranzieht, dann ist Konvergenz unter vergleichbaren ökologischen Randbedingungen eher die Regel als die Ausnahme. Wir sehen hier ein Muster der Strukturierung von Lebensgemeinschaften, verstehen es aber nicht. Warum in einem ähnlichen Habitat, bei etwa gleicher Artenzahl gerade ein bestimmtes Muster

von Nischenaufteilungen konvergent, d. h. von verschiedenen evolutionären Ursprüngen aus, mehrfach entsteht, ist noch völlig rätselhaft.

### *Konvergenz durch Konkurrenz*

Betrachten wir eine Gemeinschaft, dann finden wir in ihr üblicherweise immer weniger Arten, als insgesamt im Artenpool der entsprechenden Region vorhanden sind. Nach welchen Regeln erfolgt die Auswahl?

Diamond ging dieser Frage anhand der Vogelgemeinschaften von 50 Inseln des Bismarckarchipels bei Neuguinea nach [68]. Er kam zum Schluß, daß Konkurrenz um Nahrungsressourcen der entscheidendste Punkt ist und daß letztlich sich nur solche Kombinationen von Arten langfristig etablieren können, bei denen der summierte Verbrauch aller genutzten Nahrungsressourcen der Produktionspalette des Lebensraums so genau entspricht, daß keine größeren Nutzungslücken bleiben, die von einer der Arten ausgefüllt werden könnten, die gelegentlich oder regelmäßig versucht, sich in die Gemeinschaft neu einzunisten.

Hier sehen wir, wenn diese Deutung richtig ist, einen klaren Fall, in dem beim Neuaufbau einer Gemeinschaft mit zunehmender Diversität ein Stabilitätsaspekt, nämlich die Konstanz im Artenbestand, regelhaft ansteigen muß, bis die vollstmögliche Ausnutzung der Ressourcen durch die geeignetste Artengruppe erreicht ist; erst dann finden kaum mehr Immigrationen mit Verdrängungen statt. Bei einer artenreichen Gruppe mit stark überlappenden Nischen können hier alternative konstante Gesellschaften gebildet werden, wobei die Sequenz der Immigration dann über die endgültige Struktur entscheidet. Dies zeigt, daß nach einer Störung auch dann keine Wie-

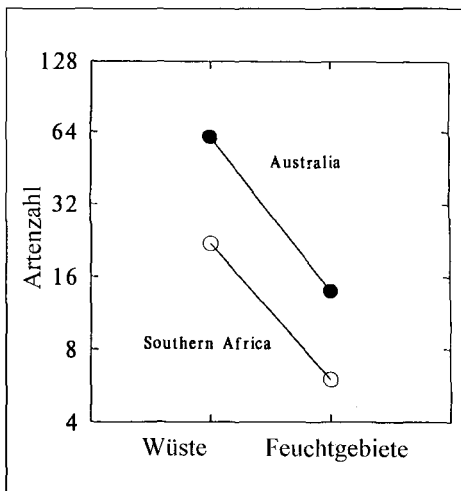


Abb. 13: Konvergenz in der Veränderung von Lebensgemeinschaften entlang eines klimatischen Gradienten; gleichgerichtete Abnahme der Artenzahl von Reptilienzönosen in Australien und Südafrika von Trocken- zu Feuchtgebieten (nach Schluter & Ricklefs, 1993 [65]).

derherstellung der alten Verhältnisse erfolgen muß, wenn alle Arten der Lebensgemeinschaft überlebt haben, weil die Struktur sehr stark geschichtlich geprägt sein kann und bei einer Neubildung dieselbe Sequenz von Ereignissen, die zur Struktur der früheren Gemeinschaft geführt hatte, sich dann kaum je wiederholen wird.

Diese Interpretation von Diamond hat große, bis heute anhaltende Kontroversen ausgelöst. Zwar sind inzwischen diese Befunde mehrfach bei ähnlichen Systemen [69, 70] bestätigt worden, es bleibt aber der „Makel“ des rein deduktiven Schließens, der zur Erklärung der Struktur heutiger Gemeinschaften den „ghost of competition past“ bemühen muß [71], der sich als bequeme Problemlösung nur allzuleicht zum Mißbrauch anbietet.

Günstigerweise gibt es hier aber doch einzelne direkt überprüfbare Systeme: z. B. die vielen Vogeleinführungen, die im letzten und zu Beginn dieses Jahrhunderts auf den Hawaii-Inseln stattfanden (zwischen 1860–1983 sind 50 Arten, in insgesamt 125 dokumentierten Fällen, ausgesetzt worden). Unter 600 Meter Meereshöhe sind die ursprünglichen Wälder dort praktisch vollständig zerstört worden. Die neu entstandenen Wälder bestehen weitgehend aus eingeführten Baum-Spezies, und dort haben sich neue Gemeinschaften nicht-endemischer Vogelarten etabliert, fast ohne jede Beteiligung ursprünglicher Spezies, die bis zu dieser Höhenstufe durch mit den fremden Vögeln eingeschleppte Vogel-malaria (siehe [72, 73]; kurze Zusammenfassung bei [25]) ausgerottet wurden. Was die Analyse dieser neuentstandenen Avizönosen zeigt, ist, daß sich nah verwandte Arten mit ähnlichen Ernährungsansprüchen auf einer Insel nur dann nebeneinander halten können,

wenn sie sich morphologisch deutlich unterscheiden, wobei hier die Schnabelgröße als Korrelat ökologischer Differenzierung gemessen wurde: Im Mittel betrug die Differenz der Schnabelgröße bei den überlebenden Paaren 22 Prozent, bei den Paaren mit einem ausgestorbenen Partner aber nur 9 Prozent [74, 75, 76].

Diese Befunde sprechen klar dafür, daß Konkurrenz eine strukturierende Kraft sein kann. Sie ist aber viel weniger universell, als noch vor einigen Jahren angenommen. Bei zahlreichen Gruppen spielt Konkurrenz keine oder nur eine untergeordnete Rolle: z. B. bei den phytophagen Insekten, die nach unserem heutigen Wissen immerhin ein Viertel aller bekannten Organismenarten ausmachen [77].

### *Weitere Strukturierungsfaktoren für Gemeinschaften*

#### ■ *Parasiten*

Andere Beziehungen, die sich positiv auf die Resistenz und die Elastizität komplizierter Lebensgemeinschaften auswirken könnten, sind – nach theoretischen Modellen [78] und qualitativen empirischen Befunden – spezialisierte Wirt-Parasit-Interaktionen, bei denen zum einen dichte-abhängige Regulationen der Wirte erfolgen und bei denen zum anderen über wirtswechselnde Parasiten und deren Effekte auf Zwischen- und Endwirte enge Verknüpfungen zwischen Organismen hergestellt werden, die sonst nichts miteinander zu tun haben. Da Parasiten in extremem Maß auf ihre Wirte angewiesen sind und bei enger Spezialisierung stets in starkem Maß koevoluiert sein müssen, erscheint die Annahme plausibel, daß sie generell eher stabilisierend als destabilisierend wirken. In welchem Maß Parasiten die Evolution der

Organismen geprägt haben und in welchem Maß sie jeden Aspekt aktueller ökologischer Prozesse beeinflussen, das beginnen wir gerade erst zu errahnen [72], rechnet man doch z. B. mit mindestens 20 spezialisierten Parasitenarten pro lebende Organismenart.

### ■ *Nahrungsgefüge*

Lebensgemeinschaften stellen auch Energie- und Stoffflußsysteme dar, sie bilden Nahrungsnetze und Nahrungsketten mit Primärproduzenten an der Basis mit primären, sekundären und eventuell weiteren Konsumenten, mit Top-Predatoren an der Spitze und Destruenten am Ende der Kette. Inwieweit tragen diese trophischen Beziehungen zu den verschiedenen Stabilitätseigenschaften bei?

Die Modellierung von Nahrungsnetzen war es, die vor allem die negative Korrelation zwischen Diversität und Stabilität nahelegte (siehe Zusammenfassungen in [35, 79]). Die Simulationen ergaben, daß nur solche Netze nach einer Störung zuverlässig wieder zum Gleichgewicht zurückkehrten, bei denen nur sehr wenige Arten (nämlich nur jeweils etwa drei bis fünf) direkte trophische Beziehungen (als Fressende oder Gefressene) zueinander haben, wobei solche Arten, die die gleiche Nahrungsressource nutzen und die gleichen Räuber haben, üblicherweise als sogenannte Trophospezies in einen Topf geworfen werden [80]. Artenreiche Netze konnten nach diesen Modellvorstellungen nur dann resistent bleiben, wenn mit zunehmender Diversität keine vielfältigeren Verflechtungen auf der trophischen Ebene verbunden sind. Nach den Modellen darf es eigentlich auch keine Omnivoren geben (das sind Arten, die auf mehr als einem trophischen Niveau ihre Energie gewinnen), es sollte auch keine Arten geben,

bei denen sich die Rollen (z. B. altersstrukturiert oder auch sonstwie) ändern, d. h. mal der eine, mal der andere der Räuber oder der Erbeutete ist (siehe dazu die kritische Diskussion bei Yodzis [80], der u. a. schreibt: „Nobody, [...] would deny that the food web data currently available, which were generally gathered by investigators whose main interests were in particular groups within the community rather than in the community as a whole, are seriously flawed. Also, [...] there are fundamental difficulties with the food web concept itself.“

Ausnahmen von dieser Regel ergaben sich in den Modellen nur, wo Verbraucher mit einer Ressource auskommen müssen, auf deren Produktion sie keinen Einfluß ausüben können, wie dies für die meisten Destruenten gilt (Aaskäfer z. B. beeinflussen nicht in direkter Weise die Populationen der Arten, deren Leichen sie verwerten; totholzbesiedelnde Pilze (Abb. 14) nicht die Fitness ihrer späteren Substrate, solange diese noch am Leben sind). Diese „donor-kontrollierten“ Systeme zeigen mit ansteigender Komplexität eine gleichbleibende oder zunehmende Störungsresistenz [33]. Dieser Befund paßt gut zur Annahme, daß wir die am engsten trophisch verflochtenen Systeme mit einer hohen Zahl an ausgeprägten Spezialisten unter den Destruenten zu erwarten haben.

Daß bei anderen Nahrungsnetzen kein mit ansteigender Diversität zunehmender Verflechtungsgrad zustande kommen soll, widerspricht den Erfahrungen des Feldbiologen, und der nach den Modellen zu erwartende, so extrem beschränkte Kreis von interagierenden Arten kann auch schon bei mäßig komplexen Systemen mit den Beobachtungen nicht mehr in Einklang gebracht werden. Trotzdem ist dieser Modellbe-

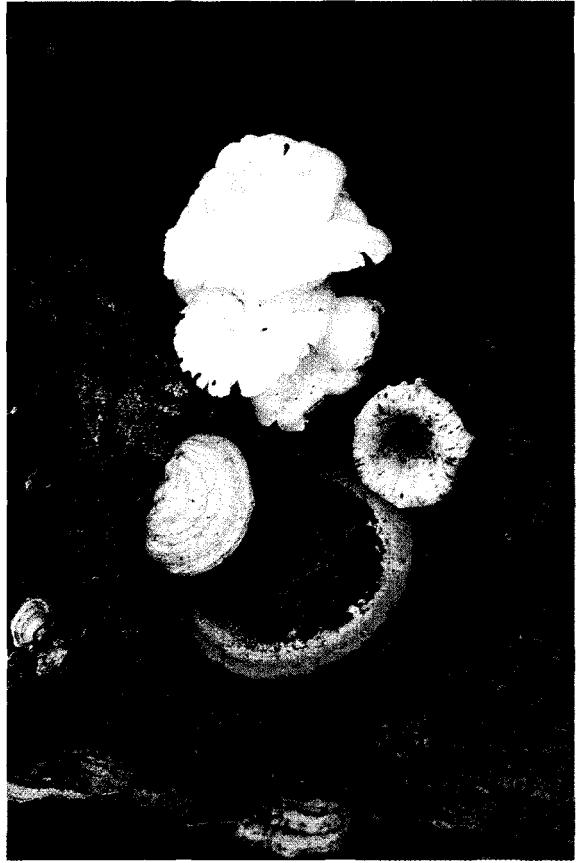


Abb. 14: „Donor-kontrollierte“ Systeme (in ihnen haben die Konsumenten keinen Einfluß auf die Produktion) zeigen im Modell mit ansteigender Komplexität eine gleichbleibende oder ansteigende Störungsresistenz. Dies stimmt gut mit den Annahmen überein, daß wir die engsten Verflechtungsgrade und besonders viele Spezialisten unter den Destruenten, wie hier beispielhaft für viele totholzbesiedelnde Pilze aus dem Tieflandregenwald Borneos gezeigt, zu erwarten haben.

fund zu einer weitgehend akzeptierten Annahme geworden. Betrachtet man aber, wie selektiv diese Untersuchungen sind, wie grob die Nahrungsflüsse abgeschätzt und in keinem einzigen Fall wirklich detailliert gemessen wurden, dann kommen große Zweifel am Erklärungswert der Ergebnisse für die Verhältnisse in natürlichen Gemeinschaften auf. Arbeiten aus jüngerer Zeit bestärken diese Zweifel. Sie zeigen, daß kompliziertere Systeme bei genauer Analyse doch höhere Verflechtungsgrade aufweisen (siehe [81, 82, 83]; kurze Zusammenfassung in [30]), und sie zeigen, daß bei Annahme *zyklischen Verhaltens* des Systems Nahrungsnetze mit einem hohen

Verflechtungsgrad hohe Elastizität aufweisen [84].

Der Verflechtungsgrad bleibt aber wohl stets hinter den Möglichkeiten zurück. Was sich wahrscheinlich generell bestätigen wird, ist, daß Nahrungsketten meist recht kurz sind, ohne daß wir derzeit genau verstehen, warum das so ist (möglicherweise aber, weil lange Ketten in den dynamischen Systemen zu leicht störrisch sind und sich daher keine stabile Nutzerpopulation auf einem sehr hohen trophischen Niveau langfristig halten kann). Stimmt diese Annahme, hätten wir hier ein weiteres recht generelles Strukturierungselement mit Wirkung auf Stabilitätseigenschaften.

Der Annahme, daß Energielimitierung durch die hohen Verluste von Trophiestufe zu Trophiestufe für die Kürze der Nahrungsketten verantwortlich sein könnte, widerspricht der Umstand, daß sich die Kettenlängen auch bei Produktivitätsunterschieden um Größenordnungen nicht unterscheiden [85]. Dafür gibt es aber z. B. hochsignifikante Effekte in Abhängigkeit von der dreidimensionalen Struktur der Systeme [85]: In im wesentlichen zweidimensionaler Welt (Steppen, Gewässergrund) sind sie um gut 25 Prozent kürzer als in dreidimensionalen Umwelten, die so verschieden sein können wie das Kronendach eines temperaten Walds oder die Wassersäule des offenen Ozeans. Bisher haben wir keine fundierte Vorstellung, warum dies so ist.

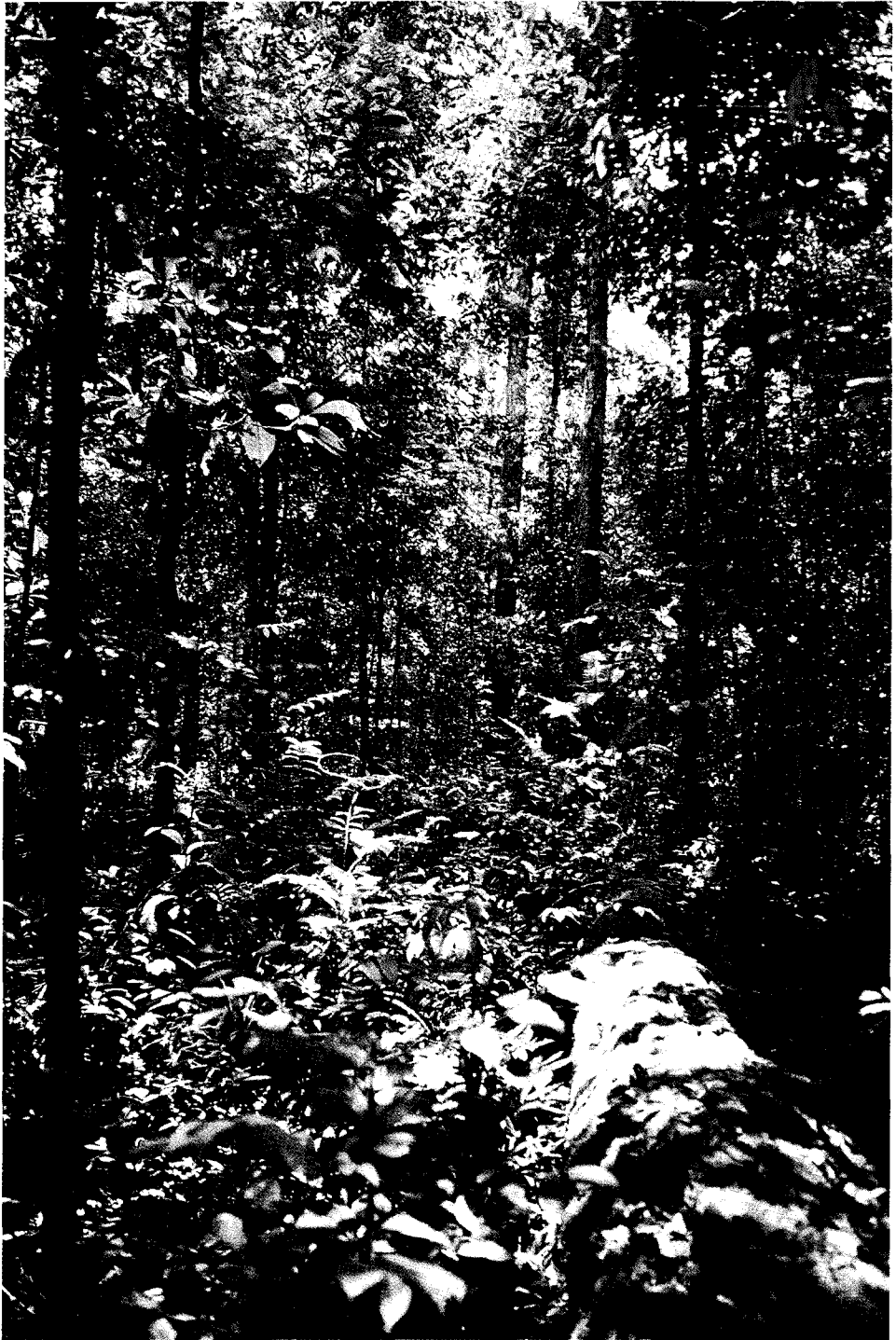
#### ■ Die Rolle stochastischer Einflüsse

Ich kann hier nicht auf weitere, mehr oder weniger vage Hinweise und Spekulationen zur Struktur von Lebensgemeinschaften und ihrer möglichen Stabilisierung eingehen. Nur ein Punkt muß noch kurz besprochen werden, und das ist die Bedeutung des *Zufalls* im Rahmen unserer Fragen. In sehr artenreichen Systemen spielt er als strukturierender und diversitätserhaltender Faktor wohl eine zentrale, wenn auch noch nicht annähernd ausreichend analysierte und quantifizierte Rolle. Zuvor habe ich bereits betont, daß wir nicht alle Arten des lokalen Bestands, die in einer Gemeinschaft leben könnten, dort auch finden. Dies kann eine Folge von Konkurrenzunterlegenheit sein, von fehlender

sonstiger Passung, es kann aber auch allein die Folge von Zufallsprozessen sein: Der Zeitpunkt der Ankunft einer Art in einer Gemeinschaft kann für ihre Etablierung entscheidend sein [86]. Bei Wiederbesiedlungen von Baumsturzlücken (Abb. 15) im extrem artenreichen Regenwald spielt beispielsweise die rechtzeitige Anwesenheit am richtigen Ort eine zentrale Rolle. An einem bestimmten Fleck in einer solchen Lücke können nie alle, aber immer mehrere Baumarten gedeihen. Wer von den prinzipiell geeigneten Arten zuerst da ist, gewinnt einen Wachstumsvorsprung, der vielfach nicht mehr einzuholen ist. Dasselbe dürfte für die Besiedlung von neu entstehenden Habitaten bei vielen Arthropoden, speziell Ameisen, gelten.

Das extreme Mosaik der wichtigsten Primärproduzenten, der Bäume, in einem solchen System bedingt eine äußerst fleckenhafte Verteilung der von ihnen gebotenen Habitate und Ressourcen. Nur besonders mobile Arten können hier annähernd alles nutzen, alle anderen werden viele dieser Habitatsinseln nie oder nur sehr verzögert finden. Arten, die sich am selben Platz ausschließen, können langfristig nebeneinander existieren, indem sie unterschiedliche Habitatsinseln bewohnen. Welche Rolle die Inselhaftigkeit der Ressourcenverteilung und die Zufälligkeiten der Besiedlung und der sonstigen Nutzung spielen, das versuchen wir derzeit in Arbeiten im Regenwald in Borneo durch quantitative Erfassungen von Teilen der Insektenfauna einzelner Baumarten aufzuklären (siehe u. a. [87, 88, 89]). Das große Problem

Abb. 15: Bei der Wiederbesiedlung der für die Dynamik der Tropenwälder extrem wichtigen Baumsturzlücken (hier eine etwas ältere, die durch den nach Lichtgenuß schnell hochschießenden Jungwuchs schon wieder weitgehend geschlossen wurde) ist die rechtzeitige Anwesenheit am richtigen Ort von großer Wichtigkeit für den Erfolg eines Individuums. Bei der Entstehung des Baummosaiks des zum Teil extrem artenreichen Regenwalds fällt Zufallsprozessen damit eine zentrale Rolle zu.



dabei ist herauszufinden, was die Folge stochastischer Prozesse, was die Folge von deterministischen Prozessen, z. B. von (eventuell nur geringfügigen) Ressourcenunterschieden bzw. von Differenzen in der Bildungsgeschichte der jeweiligen Gemeinschaft, ist. Diese Untersuchungen erfordern daher viel vergleichende, deskriptive Arbeit, um aus Korrelationen dann solche Hypothesen ableiten zu können, die sich gezielt experimentell prüfen lassen.

### Zusammenfassung

Nachdem ich viele Einzelaspekte gestreift habe, die aber vorerst kein kohärentes Bild ergeben, ist es wichtig abschließend zu versuchen, die bisher erkennbaren Zusammenhänge nochmals schlaglichtartig und kurz zusammenfassend darzustellen.

1) Eine einfache und klare Beziehung zwischen der Diversität einer Lebensgemeinschaft und ihrer Konstanz, Resistenz oder Elastizität gibt es nicht. Alle Arten in allen Lebensgemeinschaften müssen mit intrinsischen und extrinsischen natürlichen Störungen fertig werden können.

2) Lebensgemeinschaften scheinen sich in ihrer Mehrheit nicht in einem Gleichgewicht zu befinden, bei dem sich Natalität und Mortalität die Waage halten. Sie oszillieren mit unterschiedlichen Periodenlängen oder folgen chaotischen Trajektorien; stochastische Störungen spielen zumindest in allen terrestrischen und sicher auch in vielen marinen Lebensräumen eine wichtige Rolle.

3) Die natürlichen Störungen von Gemeinschaften unterscheiden sich in Art, Frequenz und Amplitude von Region zu Region erheblich. Wir können erwarten,

daß die jeweilige Gemeinschaft an Störungen, die im Lauf ihrer Geschichte öfter vorkamen, angepaßt sind, nicht aber an prinzipiell neue. Bestimmte Störungsformen präadaptieren manche Systeme allerdings an neue Formen von Störungen, z. B. an unsere radikalen Eingriffe.

4) Die Intensitäten und Frequenzen der Störungen setzen evolutive Rahmenbedingungen. Unter stark schwankenden Außenbedingungen können sich nur robuste und flexible Arten evolvieren und halten, sehr enge Spezialisierungen sind nur in begrenztem Umfang möglich. Bei geringen Schwankungen dagegen können sich Spezialisten in sehr viel größerer Zahl evolvieren. Konstante ökologische Randbedingungen fördern damit die Diversität der unter ihnen lebenden Biozöosen.

5) Wird eine sehr artenreiche Lebensgemeinschaft mit vielen Spezialisten stark und großräumig gestört, dann wird sie Ressourcen verlieren und mit ihnen spezialisierte Arten und mit diesen dann – in Kettenreaktion – weitere. Eine große Artenvielfalt erlaubt aber – bei zahlreichen Systemen – doch eine relativ hohe Resistenz und Elastizität, wenn quantitative Leistungen (Produktivität, Stoffflüsse u. dergl.) betrachtet werden. Mehrfache starke Störungen solcher Systeme noch während des Regenerationsprozesses sind allerdings für ihren Fortbestand sehr kritisch.

6) Die besonders artenreichen Systeme sind wohl immer sehr dynamische Mosaiksysteme, die nur regional ihren vollen Artenbestand halten können. So wie wir sie heute verkleinern und zergliedern, werden sie ihre Konstanz nicht bewahren können. Sie verändern auch ihre Resistenz und Elastizität, wobei langsame



Reaktionen der Hauptelemente, z. B. der Bäume in geschädigten Wäldern, nicht mehr vorhandene Stabilität (= Konstanz) vortäuschen. Sicher gibt es heute eine gewisse Redundanz innerhalb von Gilden, z. B. Arten, die sich in ihrer ökologischen Rolle gegenseitig weitgehend ersetzen können, oder auch Arten, die für die Grundfunktionen keine entscheidende Rolle spielen. Dies ist aber eine reine – zwar sehr wahrscheinliche – Vermutung, aus der man aber keinesfalls ableiten kann, wir könnten getrost solchen botanischen oder zoologischen Zierrat opfern. Wir sollten uns in unserem ureigensten Interesse um die Bewahrung eines Maximums an Biodiversität bemühen, denn wir kennen nicht ein einziges System genau genug, um die Rolle seiner Mitglieder unter allen heute vorkommenden Bedingungen beurteilen zu können – und noch wichtiger: Wir haben prinzipiell keine Möglichkeit zu wissen, welche Rolle die heutigen Randfiguren unter neuen Bedingungen morgen spielen werden. Wir wissen nicht, wo angesichts eines bevorstehenden „global change“ wichtige Präadaptionen vorliegen (die man bei einer raschen Veränderung der Verhältnisse bei Organismen mit langen Generationszeiten braucht) und wo – bei kürzeren Generationszeiten – die entscheidenden evolutiven Antworten auf neue Anforderungen noch rechtzeitig gefunden werden. Es steht zu befürchten, daß der laufende und sich wohl noch lange steigende Diversitätsverlust durch Habitatzerstörungen einerseits und der vom Menschen induzierte „global change“ andererseits eine üble Kombination darstellen. Die Effekte dieser Prozesse könnten sich multiplizieren. Von den ökologisch-ökonomischen Aspekten abgesehen, würden wir ästhetisch und wissenschaftlich nicht nur mit den uns be-

sonders nahestehenden Großsäugern oder Vögeln absolut Einzigartiges verlieren, sondern auch mit solchen Gestalten, wie sie in Abb. 16 dargestellt sind.

7) Viele besondere Eigenarten und Empfindlichkeiten von natürlichen Ökosystemen sind in keiner Weise generalisierbar, sondern gelten ganz spezifisch nur für ein bestimmtes System. Diese Besonderheiten müssen wir unbedingt kennen und verstehen, um Eingriffsfolgen abschätzen zu können. Im Einzelfall sind solche spezielle Verhältnisse oft viel entscheidender für einen Stabilitätsaspekt als die generellen Systemeigenschaften. Bienen der Familie Anthophoridae (vor allem der Gattung *Centris*) z. B. gehören in den Trockenwäldern der Neotropis zu den unverzichtbaren Bestäubern zahlreicher Baum- und Lianenarten. Sie haben in vielen Gebieten Mittelamerikas in den letzten Jahren sehr stark abgenommen. Gründe dafür liegen nicht in der Abnahme ihrer Nahrungsressourcen, sondern darin, daß ihre Nisthabitate (sowohl bei den bodenbrütenden als auch bei den in Totholz nistenden) durch anthropogene Maßnahmen – infolge mangelnder Kenntnisse völlig unbemerkt – zunehmend eliminiert wurden [90]. Eine andere besonders wichtige Pollinatorengruppe der Neotropen sind die Euglossinen, deren Männchen von Orchideen Düfte sammeln [60], die sie auf eine noch nicht endgültig geklärte Weise in der intraspezifischen Kommunikation einsetzen (G. Gerlach, mündl. Mitteilung). Die Elimination einiger Orchideenarten, die in quantitativer Hinsicht (für Stoff- und Energieflüsse) in diesen Systemen keinerlei Rolle spielen und die man daher wohl in die Kategorie „ästhetischer Verlust“ eingeordnet hätte, könnte so – über Störung der intraspezifischen Kom-

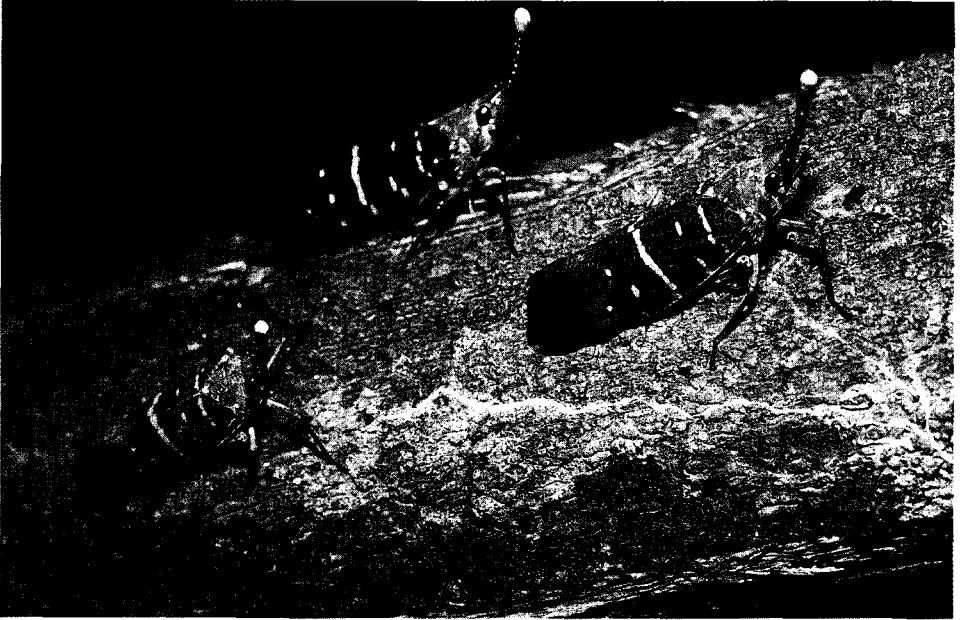


Abb. 16: Zu den besonders auffallenden Insekten des südostasiatischen und südamerikanischen Regenwalds gehören die Langkopfzikaden (auch Laternenträger genannt, Fulgorinae). Hier ist eine Art aus Borneo abgebildet (*Fulgaria* spp.). Über die Biologie dieser diversen Gruppen wissen wir noch fast nichts, so ist u. a. auch die Funktion der Kopffortsätze noch unbekannt. Viele der Arten scheinen nur im Primärwald bzw. nur in geringfügig gestörten Sekundärwäldern leben zu können.

munikation wichtiger Pollinatoren – zu erheblichen Änderungen des Gesamtsystems führen. Hier ließen sich viele prinzipiell vergleichbare Beispiele aufzählen, und hunderte werden wir bei weiteren Arbeiten sicher noch finden.

Neben diesen speziellen gibt es auch eine Reihe genereller Probleme: So kann bei allen Regenwäldern aus zahlreichen, zum Teil nicht-trivialen, biotischen Gründen eine natürliche Regeneration voll entwaldeter Flächen nur vom Rand intakter Wälder aus erfolgen. Dort am Rand ist die Elastizität hoch, schon 100 bis 200 Meter weiter hinaus in die entwaldete Fläche ist sie für Jahrzehnte nur sehr mäßig bzw. nicht existent.

8) Wichtige Aspekte des Stabilitätsverhaltens werden nicht durch Eigenschaf-

ten der Lebensgemeinschaft, sondern in erster Linie durch die Verfügbarkeit von Nährstoffen bestimmt. Die ganz extreme Empfindlichkeit weiter Bereiche der amazonischen Regenwälder etwa (im Gegensatz z. B. zu vielen vergleichbaren Wäldern in Südostasien) ist vor allem auf den extremen Nährstoffmangel der völlig ausgewaschenen Sandböden zurückzuführen. Wird die Biomasse abgeräumt, verliert der Wald so viel von seinem Nährstoffkapital, daß eine auch nur einigermaßen rasche Regeneration allein aufgrund dieses Defizits ausgeschlossen ist.

„What ecologists do, what they know is important, and what they speculate about are often different. The expected catastrophic extinction of species (already well under way in many places) will alter the planet's biological diversity so profound-

ly that, at known rates of speciation, it will take millions of years to recover ist. Yet, few ecologists study extinctions. Indeed, very little ecology deals with any processes that last more than a few years, involve more than a handful of species, and cover an area of more than a few hectares. The temporal, spatial, and organizational scales of most ecological studies are such that one can read entire issues of major journals and see no hint of the impending catastrophe. The problems ecologists must face are so large: how do we contemplate processes that last longer than our research careers and that involve more species than we can count, over areas far too large for conventional experiments? The problems are also complex; understanding ecological processes at these large scales is far more of an intellectual challenge than is the stupefyingly tedious sequencing of the human genome. The problems are also more important. With complete certainty, I predict that there will be at least ten billions of them (humans), dying from many causes each of which is orders of magnitude more important than the genetic causes the human genome sequencing will uncover. If we do not understand ecological processes better than at present, these ten billion humans will be destroying our planet more rapidly than we are now. When we contemplate this, it is no wonder we ecologists take ourselves off to beautiful, untouched environments and study fascinating species" [25].

Ökologie ist in extremem Maß auf gute, langfristig angelegte empirische Grundlagenforschung angewiesen. Wenn dies von den Verantwortlichen nicht rasch eingesehen und in der notwendigen Weise umgesetzt wird, wird sich dies als der gravierendste Fehler der Wissenschaftspolitik des letzten Drittels des 20. und des beginnenden 21. Jahrhunderts erweisen.

Literatur

[1] Colwell, R. K., in: Biodiversity and global change. O. T. Solbrig/H. M. van Emden/P. G. W. J. van Oordt (Eds.). CAB International, Wallingford 1994. p. 211.  
 [2] Ehrlich, P. R./Ehrlich, H. A.: The causes and consequences of the disappearance of species. Random House, New York 1981.

[3] Myers, N.: The sinking ark. A new look at the problem of disappearing species. Pergamon Press, Oxford 1979.  
 [4] Wilson, E. O./Peter, F. M. (Eds.): Biodiversity. National Academy Press, Washington 1988.  
 [5] Wilson, E. O. (Hrsg.): Ende der biologischen Vielfalt? Der Verlust an Arten, Genen und Lebensräumen und die Chancen für eine Umkehr. Spektrum, Akademischer Verlag, Heidelberg 1992.  
 [6] Wilson, E. O.: The diversity of life. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge/Mass. 1992.  
 [7] Weizsäcker, E. U. v.: Erdpolitik: Ökologische Realpolitik an der Schwelle zum Jahrhundert der Umwelt. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt 1994.  
 [8] Diamond, J.: Ver Dtsche Zool Ges 83, 221 (1990).  
 [9] Ehrlich, P. R./Wilson, E. O.: Science 253, 758 (1991).  
 [10] Reid, W. V./Miller, K. R.: Keeping options alive: The scientific basis for conserving biodiversity. World Resources Institute, Washington/D.C. 1989.  
 [11] Whitmore, T. C./Sayer, J. A. (Eds.): Tropical deforestation and species extinction. Chapman & Hall, London 1992.  
 [12] Erwin, T. L.: Coleoptera Bulletin 36, 74 (1982).  
 [13] Erwin, T. L., in: Tropical rain forest: Ecology and Management. S. L. Sutton/C. L. Whitmore/A. C. Chadwick (Eds.). Blackwell, Edinburgh (1983).  
 [14] May, R. M.: Scientific American 267, 18 (1992).  
 [15] Stork, N. E.: Biol J Linn Soc 35, 321 (1988).  
 [16] Solbrig, O. T. (Ed.): From genes to ecosystems: A research agenda for Biodiversity. IUBS, Paris 1991.  
 [17] Solbrig, O. T./van Emden, H. M./van Oordt, P. G. W. J. (Eds.): Biodiversity and global change. CAB International, Wallingford 1994.  
 [18] Jacobs, M.: The tropical rain forest. A first encounter. Springer Verlag, Heidelberg 1988.  
 [19] Gómez-Pompa, A./Whitmore, T./Hadley, M. (Eds.): Rain forest regeneration and management, vol. 6, Unesco, Paris 1991.  
 [20] Linsenmair, K. E.: Verh Dtsche Zool Ges 83, 245 (1990).  
 [21] Linsenmair, K. E., in: Lexikon der Biologie. M. Schmitt (Hrsg.). Herder-Verlag, Freiburg 1992. Bd. 1, S. 409.  
 [22] Elton, C. S.: The ecology of invasions by animals and plants. Chapman & Hall, London 1958.

- [23] *MacArthur, R. H.*: Ecology **36**, 533 (1955).
- [24] *Odum, E. P.*: Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia 1953.
- [25] *Pimm, S. L.*: The balance of nature. Univ. Chicago Press, Chicago 1991.
- [26] *Pimm, S. L.*, in: Biodiversity and ecosystem function. E. D. Schulze, H. A. Mooney (Eds.). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1994.
- [27] *Remmert, H.*: Ökologie. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York 1989.
- [28] *Begon, M./Harper, J. L./Townsend, C. R.*: Ökologie. Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften (deutsche Ausgabe). Birkhäuser Verlag, Basel 1991.
- [29] *Pimm, S. L.*: Oikos **33**, 351 (1979).
- [30] *Putman, R. J.*: Community Ecology. Chapman & Hall, London 1994.
- [31] *May, R. M.*: Mathematical Biosciences **12**, 59 (1971).
- [32] *May, R. M.*: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton/N. J. 1974.
- [33] *DeAngelis, D. L.*: Ecology **56**, 238 (1975).
- [34] *Lawlor, L. R.*: Am Nat **116**, 394 (1980).
- [35] *Pimm, S. L.*: Food webs. Chapman & Hall, London 1982.
- [36] *Pimm, S. L./Lawton, J. H./Cohen, J. E.*: Nature **350**, 669 (1991).
- [37] *Wolda, H.*: Amer Nat **112**, 1017 (1978).
- [38] *Wolda, H.*, in: Tropical rain forest: Ecology and management. S. L. Sutton/T. C. Whitmor/A. C. Chadwick (Eds.). Blackwell, Oxford 1983.
- [39] *Terborgh, J.*: Lebensraum Regenwald: Zentrum der biologischen Vielfalt. Spektrum-Verlag, Heidelberg-Berlin-Oxford 1993.
- [40] *Haffer, J.*: Science **165**, 131 (1969).
- [41] *Whitmore, T. C./Prance, G. T.* (Eds.): Biogeography and Quarternary history in tropical America. Clarendon Press, Oxford 1987.
- [42] *Haffer, J.*, in: The mosaic-cycle concept of ecosystems. H. Remmert (Ed.). Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York 1991. p. 83.
- [43] *Wissel, C.*: Theoretische Ökologie: eine Einführung. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1989.
- [44] *Nicolis, G.*, in: Biodiversity and global change. O. T. Solbrig/H. M. van Emden/P. G. W. J. van Oordt (Eds.). CAB International, Wallingford 1994. p. 21.
- [45] *Wissel, C.*, in: The mosaic-cycle concept of ecosystems. H. Remmert (Ed.). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1991. p. 22.
- [46] *Remmert, H.*, in: The mosaic-cycle concept of ecosystems. H. Remmert (Ed.). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1991. p. 1.
- [47] *Remmert, H.* (Ed.): The mosaic-cycle concept of ecosystems, vol. 85. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1991.
- [48] *Grimm, V./Schmidt, E./Wissel, C.*: Ecological Modelling **63**, 143 (1992).
- [49] *McNaughton, S. J.*, in: Biodiversity and ecosystem function. E. D. Schulze/H. A. Mooney (Eds.). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1994. p. 361.
- [50] *Orians, G. H.*, in: Unifying concepts of ecology. W. H. van Dobben/R. H. Lowe-Connell (Eds.). W. Junk, The Hague 1975. p. 11.
- [51] *Walter, H./Breckle, S.-W.*: Ökologie der Erde. Bd. 3: Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1986.
- [52] *Schwoerbel, J.*: Einführung in die Limnologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1984.
- [53] *Huston, A.*: Biological diversity. The coexistence of species in changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge 1994.
- [54] *Bond, W. J.*, in: Biodiversity and ecosystem function. E. D. Schulze/H. A. Mooney (Eds.). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1994. p. 237.
- [55] *Terborgh, J.*, in: Conservation biology: science of scarcity and diversity. M. E. Soulé (Ed.). Sinauer, Sunderland 1986. p. 300.
- [56] *Janzen, D.*: Ann Rev Ecol Syst **17**, 305 (1986).
- [57] *Williams, G. C.*: Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton 1966.
- [58] *Futuyma, D. J.*: Evolutionsbiologie (deutsche Ausgabe). Birkhäuser Verlag, Basel 1989.
- [59] *Stiles, G. F./Rosselli, L.*, in: Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. T. H. Fleming/A. Estrada (Eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht-Boston-London 1993.
- [60] *Howe, H. F./Westley, L. C.*: Anpassung und Ausbeutung: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Spektrum, Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin-Oxford 1993.
- [61] *McNaughton, S. J.*: Am Nat **111** (1977).
- [62] *McNaughton, S. J.*: Ecol Monogr **53**, 291 (1983).
- [63] *McNaughton, S. J.*: Ecol Monogr **55**, 259 (1985).
- [64] *Lawlor, L. R.*: Am Nat **112**, 445 (1978).
- [65] *Schluter, D./Ricklefs, R. E.*, in: Species diversity in ecological communities. R. E. Rick-

- lefs/D. Schluter (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago-London 1993. p. 230.
- [66] *Cody, M. L.*: Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton 1974.
- [67] *Cody, M. L.*, in: Ecology and evolution of communities. M. L. Cody/J. M. Diamond (Eds.). Belknap, Harvard 1975. p. 214.
- [68] *Diamond, J. M.*, in: Ecology and evolution of communities. M. L. Cody/J. M. Diamond (Eds.). Belknap, Harvard 1975. p. 342.
- [69] *Pianka, E. R.*: Ann Rev Ecol Syst **4**, 53 (1973).
- [70] *Case, T. J.*: Oikos **41**, 427 (1983).
- [71] *Connell, J. H.*: Oikos **35**, 131 (1980).
- [72] *Price, P. W.*: Evolutionary biology of parasites. R. M. May (Ed.). Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton 1980.
- [73] *Berger, A. J.*: Hawaiian birdlife. Univ. Hawaii Press, Honolulu 1981.
- [74] *Moulton, M. P.*: Oikos **44**, 301 (1985).
- [75] *Moulton, M. P./Pimm, S. L.*: Amer Nat **121**, 669 (1983).
- [76] *Moulton, M. P./Pimm, S. L.*, in: Community ecology. J. M. Diamond/T. J. Case (Eds.). Harper & Row, New York 1986. p. 80.
- [77] *Lawton, J. H./Lewinsohn, T. M./Compton, S. G.*, in: Species diversity in ecological communities. R. E. Ricklefs/D. Schluter (Eds.). University of Chicago Press, Chicago 1993. p. 178.
- [78] *Freeland, W. J./Boulton, W. J.*: Biotropica **24**, 309 (1992).
- [79] *May, R. M.*: Ecology **67**, 1115 (1986).
- [80] *Yodzis, P.*, in: Species diversity in ecological communities. R. E. Ricklefs/D. Schluter (Eds.). University of Chicago Press, Chicago 1993. p. 26.
- [81] *Paine, R. T.*: Ecology **69**, 1648 (1988).
- [82] *Warren, P. H.*: Amer Nat **136**, 689 (1990).
- [83] *Winemiller, K. O.*: Amer Nat **14**, (1989).
- [84] *Larw, R./Blackford, J. C.*: Ecology **73**, 567 (1992).
- [85] *Briand, F./Cohen, J. E.*: Science **238**, 956 (1987).
- [86] *Ricklefs, R. E./Schluter, D.*, in: Species diversity in ecological communities. R. E. Ricklefs/D. Schluter (Eds.). Chicago Univ. Press, Chicago 1993. p. 350.
- [87] *Floren, A./Linsenmair, K. E.*: andrias **13**, 23 (1994).
- [88] *Fiala, B./Linsenmair, K. E./Maschwitz, U.*: andrias **13**, 169 (1994).
- [89] *Fiala, B./Linsenmair, K. E.*: Biodiversity and Conservation. **4**, 165 (1995).
- [90] *Frankie, G. W.*, et al., in: Reproductive ecology of tropical forest plants. K. S. Bawa/M. Hadley (Eds.). Unesco and the Parthenon Publishing Group Limited, Paris 1990. Vol. 7, p. 421.