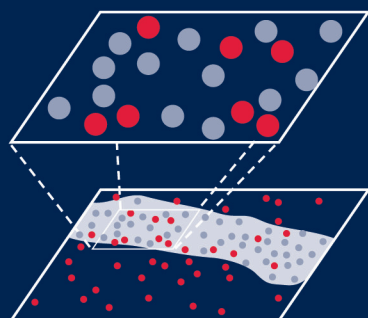


Carl Beierkuhnlein

Biogeographie



Ulmer

UTB



UTB 8341

Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Beltz Verlag Weinheim · Basel
Böhlau Verlag Köln · Weimar · Wien
Wilhelm Fink Verlag München
A. Francke Verlag Tübingen und Basel
Haupt Verlag Bern · Stuttgart · Wien
Lucius & Lucius Verlagsgesellschaft Stuttgart
Mohr Siebeck Tübingen
C. F. Müller Verlag Heidelberg
Ernst Reinhardt Verlag München und Basel
Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich
Eugen Ulmer Verlag Stuttgart
UVK Verlagsgesellschaft Konstanz
Vandenhoeck & Ruprecht Göttingen
vdf Hochschulverlag AG an der ETH Zürich
Verlag Barbara Budrich Opladen · Farmington Hills
Verlag Recht und Wirtschaft Frankfurt am Main
WUV Facultas Wien

Carl Beierkuhnlein

Biogeographie

Die räumliche Organisation des Lebens
in einer sich verändernden Welt

423 Abbildungen
23 Tabellen

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein ist Inhaber des Lehrstuhls für Biogeographie an der Universität Bayreuth.

Tätigkeits- und Forschungsschwerpunkte: Biogeographie, Landschaftsökologie, Biodiversitätsforschung in Mitteleuropa, Skandinavien, Kanada, Marokko und Namibia.

Bibliografische Information der deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

ISBN 978-3-8001-2836-5 (Ulmer)

ISBN 978-3-8252-8341-4 (UTB)

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

© 2007 Eugen Ulmer KG

Wollgrasweg 41, 70599 Stuttgart (Hohenheim)

E-Mail: info@ulmer.de

Internet: www.ulmer.de

Lektorat: Antje Springorum, Grit Wainar

Grafiken: Ralf Schüpferling

Herstellung: Otmar Schwerdt, Rebecca Barth

Umschlagentwurf: Atelier Reichert, Stuttgart

Satz: Typomedia GmbH, Ostfildern

Druck und Bindung: Friedr. Pustet, Regensburg

Printed in Germany

ISBN 978-3-8252-8341-4 (UTB-Bestellnummer)

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	9	4	Eigenschaften des Raumes ..	78	
1	Probleme und Fragestellungen der Biogeographie	11	4.1	Der belebte Raum	78
1.1	Einführung	11	4.2	Die Maßstabsproblematik	79
2	Abiotische Mechanismen und Prozesse	18	4.3	Habitats, Territorien und Home Ranges	82
2.1	Geoökologie und Bioökologie ..	18	4.4	Die Bedeutung der Fläche	84
2.2	Energieflüsse	22	4.5	Die ökologische Bedeutung der Entfernung	87
2.3	Das Klimasystem und seine zonale Differenzierung	26	4.6	Inselbiogeographie	89
2.4	Druck und Strömungen	29	4.7	Patch und Matrix	95
2.5	Gesteinsbildung, Kontinentaldrift und Reliefentwicklung ..	32	4.8	Latitudinale Muster	99
2.6	Stoffliche Eigenschaften der Sphären	34	5	Die Bedeutung zeitlicher Variabilität und Entwicklung	102
3	Biotische Mechanismen und Prozesse	39	5.1	Raum und Zeit	102
3.1	Biotische Interaktionen und Abhängigkeiten	39	5.2	Andauer und Begrenzung von Phänomenen	103
3.2	Biotischer Energiehaushalt ...	42	5.3	Rhythmen, Zyklen und zeitliche Nischen	105
3.3	Biotischer Stoffhaushalt	45	5.4	Zeitpunkt von Ereignissen	111
3.4	Biotischer Informationshaushalt	48	5.5	Auslenkungen und Störungen .	112
3.5	Reproduktion, Selektion und Artbildung	48	5.6	Sukzession und zeitliche Abfolge	115
3.6	Geographische Isolation, allopatrische Artbildung und Neendemismus	51	6	Methoden der Biogeographie	119
3.7	Ökologische Nischen, Konkurrenz und Verdrängung	53	6.1	Paradigmen	119
3.8	Prädation und Parasitismus ...	55	6.2	Der interdisziplinäre Charakter der Biogeographie	120
3.9	Komplementarität und gegenseitige Förderung	56	6.3	Arealkunde	123
3.10	Vektoren, Ausbreitung und Neubesiedlung	58	6.4	Kladistische Biogeographie ...	126
3.11	Mobilität und Migration	66	6.5	Palynologie und Makrorestanalyse	127
3.12	Aussterben und Überleben ...	71	6.6	Dendrochronologie	130
			6.7	Geophysikalische Methoden ..	132
			6.8	Vegetationskundliche Kartierungen	134
			6.9	Strukturelle Erfassungen	137
			6.10	Monitoring	137
			6.11	Phänologie und Symphanologie	141
			6.12	Besonderheiten der zoologischen Datenerfassung	142

6.13	Punktuelle Erfassungen und Gradientenanalysen	143	9.5	Immerfeuchte und immergrüne Subtropen	243
6.14	Diversitätsindizes	146	9.6	Winterfeuchte Subtropen mit Hartlaubvegetation	245
6.15	Ähnlichkeitsanalysen	147	9.7	Kontinentale Steppengebiete	247
6.16	Multivariate Statistik und Geostatistik	148	9.8	Nemorale Laubwälder der Mittelbreiten	249
6.17	Fotodokumentation	151	9.9	Boreale Wälder der kalt-gemäßigten Gebiete	251
6.18	Fernerkundung	152	9.10	Polare und subpolare Zone	254
6.19	Molekulare Biogeographie	158	9.11	Gebirgslebensräume	256
6.20	Experimentelle Biogeographie	160	9.12	Das azonale Anthropobiom	258
6.21	Biogeographische Modellierung	163	9.13	Die Ozeane	261
7	Organismische Biogeographie	165	10	Die Rolle der Vergangenheit	268
7.1	Lebe-Wesen	165	10.1	Rekonstruktion vergangener Lebensbedingungen	268
7.2	Arten, Sippen, Namen und Listen	167	10.2	Biotische Erdgeschichte	270
7.3	Populationen und Metapopulationen	169	10.3	Aussterbeereignisse	272
7.4	Strategien, Reaktionen und Funktionen	172	10.4	Historische Biogeographie der Hominiden	274
7.5	Areale und Arealtypen	176	10.5	Fossilien und Erdgeschichte	277
7.6	Eigenschaften und Ursachen der Vielfalt	193	10.6	Kontinentalverschiebung und Arealssysteme	280
8	Zöologische und Ökologische Biogeographie	200	10.7	Glazialzeiten und nacheiszeitliche Entwicklungen	281
8.1	Holismus und Reduktionismus in der Betrachtung der biologischen Organisation	200	10.8	Entwicklungen in historischer Zeit	287
8.2	Lebensräume und Lebensgemeinschaften	204	10.9	Einheimisch, neu oder gar invasiv?	290
8.3	Ökologische Systeme	210	11	Angewandte Biogeographie	294
8.4	Strukturen und Formationen	214	11.1	Der Wert der Dinge	294
8.5	Räumliche Grenzen	217	11.2	Die Bewertung der Dinge	297
8.6	Stabilität, Resilienz und Invasibilität	221	11.3	Biodiversität der Nahrungsmittel	300
8.7	Ökosystemare Konsequenzen des Verlusts der Artenvielfalt	223	11.4	Pharmazeutika, Duftstoffe und Gewürze	305
8.8	Anthropogene Gestaltung und Belastung von Ökosystemen	225	11.5	Nutztiere und Nutzpflanzen	309
9	Globale biogeographische Muster	230	11.6	Touristische Bedeutung von Arten und Lebensräumen	313
9.1	Großlebensräume	230	11.7	Biotische Beeinträchtigungen menschlicher Interessen	315
9.2	Die äquatorialen Regenwälder	234	11.8	Schutzfunktionen von Lebewesen	320
9.3	Die sommerfeuchten Savannengebiete der Tropen	238	11.9	Organismen und Lebensgemeinschaften als Indikatoren	321
9.4	Die subtropischen Trockengebiete und Wüsten	240	11.10	Erhalt von Arten und Lebensgemeinschaften	325

12 Biogeographie heute und in der Zukunft	330	12.5 Stoffliche Veränderungen	347
12.1 Auswirkungen menschlichen Handelns	330	12.6 Beeinflussung und Schaffung von Vektoren	349
12.2 Atmosphärische und klimatische Veränderungen	333	12.7 Der menschliche Einfluss auf die Biodiversität	352
12.3 Einwirkungen auf den Wasserhaushalt	342	12.8 Licht am Ende des Tunnels? . .	357
12.4 Veränderungen der Landnutzung und der Böden	343	Literaturverzeichnis	361
		Glossar	382
		Sachregister	397

Vorwort

Dieses Buch hat die Einführung in die Allgemeine Biogeographie zum Ziel. Es liefert einen Überblick über die Grundlagen, Arbeitsweisen und Fragestellungen der Biogeographie. Ein Rohbau ihres Gedankengebäudes und die Grundausrüstung des Methodeninventars werden vermittelt. Theoretische, methodische und anwendungsorientierte Ausführungen werden durch Beispiele belegt. Der begrenzte Umfang einer Einführung erlaubt jedoch nicht, die Spezielle Biogeographie wie beispielsweise die Biome und die Vegetation der Erde oder die Floren- und Faunenreiche umfassend darzulegen.

Im ersten Kapitel wird sowohl eine Einbindung der Biogeographie in die wissenschaftsgeschichtliche Entwicklung behandelt als auch aktuelle Probleme und Fragestellungen vorgestellt, mit welchen sich die Biogeographie heute beschäftigt. Anschließend befassen sich zwei Kapitel mit funktionellen Aspekten der Biologie und der Geowissenschaften. Für biogeographische Fragen besonders relevante geökologische und biologische Prozesse und Mechanismen werden erläutert (Kap. 2 und 3). Biogeographische Muster ergeben sich aus bestimmten Regeln folgenden abiotischen Prozessen (wie z. B. der Einstrahlung) oder biotischen Mechanismen (wie z. B. der Ausbreitung einer Art).

Charakteristische Verteilungseigenschaften unterliegen zusätzlich räumlichen und zeitlichen Gesetzmäßigkeiten. Das Erkennen und die anschließende Analyse nicht-zufällig verteilter Verbreitungsgebiete von Arten oder charakteristischer synphenologischer Rhythmen von Ökosystemen hängen von räumlichen und zeitlichen Skalen ab. Deshalb legen die folgenden beiden Kapitel 4 und 5 räumliche und zeitliche Sachverhalte dar. Konzeptionelles Denken soll ge-

schult und zur Suche nach allgemeinen Zusammenhängen angeregt werden. Die Frage nach geeigneten Skalen ist hierbei ein zentrales biogeographisches Problem. Der betrachtete Maßstab – im Raum, aber auch in der Zeit – beeinflusst, inwiefern Muster in einem Datensatz emergent werden und somit, ob ihre Ursachen bemerkt und ergründet werden können.

In Kapitel 6 werden Methoden und Arbeitsweisen der Biogeographie vorgestellt und in ihren Einschränkungen und Möglichkeiten kritisch abgewogen. Es wird vermittelt, dass es nicht einen einzigen richtigen Ansatz gibt, sondern dass in Abhängigkeit von der jeweiligen Fragestellung entschieden werden muss, mit welchen Methoden adäquat zu arbeiten ist. Diese Kapitel deuten die Bandbreite biogeographischen Arbeitens an, die von der Rekonstruktion früherer Zustände über die Erfassung und Analyse heutiger Verhältnisse und die experimentelle Manipulation von Lebensgemeinschaften bis zur prognostischen oder heuristischen Modellierung bzw. Simulation reicht.

Die Kapitel 7 bis 9 orientieren sich an den für die Biogeographie maßgeblichen ökologischen Organisationsebenen, welche natürlich auch an bestimmte räumliche und zeitliche Skalen gebunden sind, sich aber durch ihre spezifischen Objekteigenschaften differenzieren. Organismen, die im Mittelpunkt des Interesses stehen, und ihre Verbreitung (Kap. 7) stellen die Grundlage für Biozöosen (Lebensgemeinschaften) und Ökosysteme (Kap. 8) dar. In der Biogeographie können sie nicht in ihrer intrinsischen Komplexität analysiert werden. Es stellt sich vielmehr die Frage nach ihrer räumlichen Organisation. Sie trägt zur Entwicklung der großräumigen bis globalen Muster von Biomen und Ökozonen bei (Kap. 9). Am Ende eines jeden Kapitels wird auf den Einfluss

des Menschen hingewiesen, welcher sich je nach der Komplexität der betrachteten Objekte unterschiedlich bemerkbar macht.

Die Historische Biogeographie ist das Thema in Kapitel 10. Dieses traditionell sehr bedeutsame Forschungsfeld rekonstruiert vergangene Verhältnisse und liefert die Voraussetzung für das Verständnis künftiger Abläufe. Aus bruchstückhaften Einblicken in die historischen Zustände werden die Evolution der Arten und die Entwicklung ihrer Verbreitung auf der Erde abgeleitet. Über Kenntnisse zu den Umwelthanforderungen von Organismen kann auf die jeweiligen Klimabedingungen der Vergangenheit geschlossen werden.

In Kapitel 11 werden die angewandten Aspekte der Biogeographie behandelt. Menschliche Wertvorstellungen werden diskutiert. Analyse (naturwissenschaftliche Auswertung und Diskussion von Daten) und Bewertung (Inwertstellung eines Ergebnisses) dürfen nicht vermengt werden, aber es wäre naiv, normative Rahmenbedingungen zu ignorieren. Gesellschaftliche Anforderungen beeinflussen schließlich die Entwicklung von Wissenschaftsdisziplinen über die Förderung bestimmter Arbeitsrichtungen und Forschungsfelder.

Abschließend wird in Kapitel 12 die Rolle der Disziplin, ihre Stellung und ihr Anspruch als Wissenschaftsdisziplin in der Vergangenheit, heute und in Szenarien der Zukunft diskutiert. Die ersten biogeographischen Konsequenzen von Klimaveränderungen und Landnutzungsänderungen zeichnen sich bereits ab. Und zusätzlich machen sich veränderte stoffliche Eigenschaften der Atmosphäre, Hydrosphäre und Pedosphäre in den Ökosystemen bemerkbar. Die Schaffung eines dichten und schnellen Netzes regionaler Infrastruktur und von Fernverbindungen bewirkt nicht nur eine Globalisierung des Handels und der Kulturen. Auch bislang weit entfernte und lange Zeit getrennte Floren und Faunen durchmischen sich, Krankheiten breiten sich aus und Pandemien werden befürchtet.

Andererseits können Biodiversitätsverluste die Funktionsfähigkeit von Ökosystemen und Landschaften gefährden. Sozio-ökonomische sowie politische Implikationen sind nicht auszuschließen. Es besteht die berechtigte Sorge, dass mit dem Verlust von Biodiversität ökologische Serviceleistungen für die menschlichen Gesellschaften qualitativ und quantitativ beeinträchtigt werden können, also größtenteils kostenlose Nutz- und Schutzfunktionen der Natur nicht mehr gewährleistet sind. Sollte dies geschehen und zu Engpässen in der Nahrungs- oder Wasserversorgung oder gar zum direkten Verlust von vielen Menschenleben führen, dann sind Entwicklungen nicht auszuschließen, die zu gesellschaftlichen Verwerfungen und zwischenstaatlichen Konflikten führen.

Ich bin davon überzeugt, dass die Biogeographie einen Beitrag zur Identifikation und Lösung dieser anstehenden Probleme zu leisten vermag. Der Biogeographie kommt im Rahmen der sich zur Zeit ereignenden und vor allem der künftigen globalen Umweltveränderungen eine maßgebliche Bedeutung zu.

Eine private Anmerkung sei noch gestattet. Dieses Buch ist ein kleiner Ausdruck meiner Dankbarkeit für die Begeisterung und das Engagement junger Menschen. Sie auch künftig dafür motivieren zu dürfen, sich um das Verständnis der Natur zu bemühen, ist eine wunderbare Aufgabe. Dankbar bin ich auch für die Unterstützung durch meine Mitarbeiter, für ihre Geduld und Freundlichkeit. Insbesondere ohne die vielfältige Hilfe von Ralf Schüpferling wäre es mir nicht möglich gewesen, dieses Buch zu schreiben. Schließlich möchte ich mich bei allen bedanken, die mir in den vergangenen Jahren ermutigende und wohlwollende Kritiker waren, allen voran bei meinem Lehrer Klaus Müller-Hohenstein, dem ich dieses Buch widme.

*Bayreuth und Leipzig, im Herbst 2006
Carl Beierkuhnlein*

1 Probleme und Fragestellungen der Biogeographie

Von der Naturerkundung zur Global Change Forschung

Inspector Gregory:

Is there any point to which you would wish to draw my attention?

Sherlock Holmes:

To the curious incident of the dog in the night-time.

Inspector Gregory:

The dog did nothing in the night-time!

Sherlock Holmes:

That was the curious incident!

ARTHUR CONAN DOYLE (1859–1930), „Silver Blaze“, 1892

1.1 Einführung

Die Biogeographie nimmt als Wissenschaftsdisziplin eine Mittlerstellung zwischen Biologie und Geographie bzw. zwischen Bioökologie und Geoökologie ein. Sie wird sowohl von Bio- als auch von Geowissenschaftlern betrieben, auch wenn sich deren Fachtraditionen und Ansätze unterscheiden.

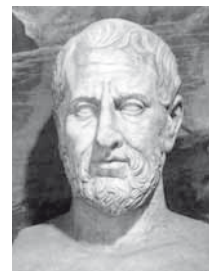
„Biogeographie“ klingt nach Naturforschung und -beschreibung, nach Taxonomie und Chorologie und erweckt sowohl abenteuerliche Assoziationen zu Entdeckungen und Expeditionen als auch ein etwas verstaubtes Bild von Sammlungen und Bestimmungsbearbeitung. All dies entspricht nur noch bedingt der modernen Biogeographie, welche mit Fernerkundungsdaten und Geostatistik, mit Datenbanken und molekularbiologischen Methoden arbeitet, ohne ihre botanischen, zoologischen und geographischen Wurzeln zu verleugnen. Artenkenntnis und Geländearbeit sind vielleicht sogar unter dem Vorzeichen von Biodiversitätsverlusten und Klimaveränderungen wichtiger denn je. Doch zeigt sich an der methodischen Verlagerung, dass sich über den langen Zeitraum biogeographischer Forschung enorme Paradigmenwechsel ereigneten. Schulen etablierten sich und verschwanden, neue Methoden wurden ent-

wickelt oder zugänglich (SCHMITHÜSEN 1970).

In der klassischen Antike beschreibt THEOPHRASTOS VON ERESOS (371(390?)–287 v. Chr.), der Alexander auf seinen Feldzügen begleitet, zahlreiche Vegetationseinheiten und ihre geographische Verbreitung im mediterranen Gebiet und im Nahen Osten. Er steht stellvertretend für die griechischen Philosophen und Naturwissenschaftler, welche mit ihrem Forscher- und Erkenntnisdrang die Basis der europäischen Wissenschaftskultur legten (Abb. 1.1). In der römischen Wissenschaft tritt das Interesse an Grundlagenwissen in den Hintergrund. PLINIUS DER ÄLTERE (23–79 n. Chr.) konzentriert sich in seiner „Historia Naturalis“ auf die Nutzbarkeit der Lebewesen. Man befasst sich utilitaristisch nur noch mit jenen Arten, die dem Menschen dienen. Leider sind uns die Quellen der chinesischen oder arabischen Wissenschaft kaum zugänglich, ganz zu schweigen von anderen Hochkulturen. Auch dort finden sich biogeographische Bezüge, von welchen wir nur bruchstückhaft wissen. Die erste umfassende floristische Beschreibung der Vegetation stammt von JI HAN, der um 300 n. Chr. als Staatsmann in Süd-China lebte. Er ordnete die einzelnen Pflanzenarten folgenden Kategorien zu: Gräser, Holzige, Fruchtpflanzen und Bambus. Der arabische Geograph

Abb. 1.1

Der griechische Philosoph, Naturforscher und Botaniker THEOPHRASTOS VON ERESOS (371(390?)–287 v. Chr.), ein Vertreter der Peripatetiker, welche im Gehen lehrten. Er lieferte die ersten detaillierten Vegetationsbeschreibungen.



Merksatz

Die Renaissance markiert zu Beginn der Neuzeit das Wiedererwachen des Interesses an der Naturforschung!

IBN KHURDADBIH (820–912) behandelt in seinem Buch über Königreiche und Verkehrswege die Verbreitung von Elefanten, Nashörnern und Orang Utan, den er für eine Menschenart hält.

In Europa erwacht das Interesse am Eigenwert der Natur und an grundlegenden Zusammenhängen des Auftretens von Arten erst wieder mit der Renaissance.

Häufig waren es Künstler, die sich als „*Uomo Universale*“ verstehen, also als Universalgelehrte, welche sich für die Natur begeistern und diese exakt dokumentierten, wie ALBRECHT DÜRER (1471–1528) mit Zeichnungen oder LEONARDO DA VINCI (1452–1519) textlich. Der erste bedeutende eigentliche Naturforscher der Neuzeit war der Schweizer Arzt CONRAD GESNER (1516–1565) (Abb. 1.2). Ebenfalls an der Gesamtheit der Natur interessiert, war er sowohl Botaniker (er gründete den Botanischen Garten in Zürich) wie – und das vor allem – Zoologe. Er betätigte sich zusätzlich als Professor für griechische Sprache und für Physik. Mit der „*Historia Animalium*“ skizzierte er die Basis der modernen Zoologie. An geographischen Zusammenhängen beschreibt er beispielsweise die Höhenstufung der Alpen.

CARL VON LINNÉ (1707–1778) ist als der Vater der Systematik und der binären Nomenklatur der Arten bekannt, doch betätigte er sich ebenfalls biogeographisch. Er beschrieb die skandinavischen Vegetationseinheiten und entwickelte ein phänologisches System zur Klimacharakterisierung. Sein Zeitgenosse GEORGES LOUIS LECLERC, COMTE DE BUFFON (1707–1788), der nicht nur als Naturforscher, sondern auch als Literat erfolgreich war, hinterfragte in seiner Naturgeschichte das Entstehen und die Verbreitung von Arten, besonders der Tiere. Da er die plattentektonischen Mechanismen noch nicht kennen konnte, konstruierte er vergangene Landbrücken zur Verbindung heute getrennter Kontinente.

Ganz wesentliche Impulse gingen schließlich von ALEXANDER VON HUMBOLDT (1769–1859) aus (Abb. 1.3). In den Abhandlungen „*Ideen zu einer Geographie der Pflanzen*“ (1807) sowie „*Ansichten der Natur*“ (1808) versteht es HUMBOLDT, aus der Physiognomie der Gewächse auf Zusammenhänge mit Klima und Boden zu schließen. Seine Kon-

zentration auf die Vegetation ist keineswegs zufällig. Allgemein ist zu bemerken, dass die Pflanzen- und Vegetationsgeographie, wohl aufgrund der Ortstreue der Pflanzen und der überschaubaren Artenzahlen, lange im Vergleich zur Tiergeographie bevorzugt wurde, wenn es um die Darstellung großräumiger Zusammenhänge ging. Im 19. Jahrhundert richtete sich das forschersische Streben mehr und mehr auf das Erlangen eines globalen Überblicks.

Eine neue Weltsicht eröffnete sich Mitte des 19. Jahrhunderts mit der von CHARLES DARWIN (1809–1882) und ALFRED RUSSEL WALLACE (1823–1913) unabhängig voneinander und nahezu zeitgleich entworfenen Evolutionslehre (Abb. 1.4). Räumliche Aspekte spielen bei beiden eine Schlüsselrolle. WALLACE, der seinen Lebensunterhalt mit der Sammlung exotischer Tiere bestritt, wurde im indo-malayischen Archipel auf die Bedeutung von Ausbreitungsgrenzen für die Artdifferenzierung aufmerksam. DARWIN wiederum nahm als wissenschaftlicher Begleiter an der Weltumsegelung der Beagle teil (1831–1836) und sammelte dabei umfangreiches Material an Tieren und Pflanzen. Während der anschließenden Aufarbeitung wurde ihm zu Hause in England, insbesondere anhand der Belege der Galapagos-Inseln, die Rolle von Inseln für die Evolution bewusst.

In der Zeit dieser Evolutionsbiologen stand immer noch die Erforschung entlegener Weltgegenden und die Vervollständigung der Kenntnisse im Zentrum des gesellschaftlichen Interesses, das Erkennen biogeographischer Muster ist hierbei mehr oder minder ein Abfallprodukt. HEINRICH AUGUST RUDOLF GRISEBACH (1814–1879) fasste die Sicht des 19. Jahrhunderts mit seinem Werk „*Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*“ eindrucksvoll zusammen.

Die Perspektive änderte sich vollständig mit der Wende zum 20. Jahrhundert. Nun wird nicht länger das Spezielle, sondern das Grundsätzliche herausgestellt und nach steuernden Prozessen und Mechanismen gefragt. Es waren JOHANNES EUGENIUS WARMING (1841–1924) und ANDREAS FRANZ WILHELM SCHIMPER (1856–1901), die als Väter einer ökologischen Pflanzengeographie anzusehen sind und damit die Grund-

Abb. 1.2

Der Arzt und Zoologe CONRAD GESNER (1516–1565) verkörperte nach dem Ende des Mittelalters den Beginn einer naturwissenschaftlich orientierten europäischen Naturforschung.



Abb. 1.3

ALEXANDER VON HUMBOLDT (1769–1859), der Vater der explorativen Naturforschung. Seine geographisch ausgerichteten Schriften prägten die Forschung über Jahrzehnte.



züge der modernen Biogeographie entworfen (Abb. 1.5).

Für die jüngere Vergangenheit soll eine Arbeit besonders hervorgehoben werden und zwar die 1967 von ROBERT MACARTHUR (1930–1972) und EDWARD O. WILSON (*1929) entwickelte „Theorie der Inselbiogeographie“ (Abb. 1.6). Die Zusammenarbeit eines Entomologen (WILSON) mit einem mathematisch ausgerichteten Ökologen (MACARTHUR) bot die Kombination von konkretem Wissen und abstraktem Denken. Die von den beiden formulierte Theorie, welche im Wesentlichen auf die geographischen Parameter Flächengröße und Entfernung aufbaut, erklärt nicht nur rezente Verhältnisse, sondern erlaubt darüber hinaus die Prognose potenzieller Artenzahlen in ungesättigten Systemen. Damit wird ein neuartiger Zugang geschaffen. Es kann bei Abweichungen von Erwartungswerten nach den Ursachen dafür gefragt und somit die Theorie weiter entwickelt und verbessert werden. Das Buch stimuliert die theoretische Ökologie, den Naturschutz und die physische Geographie. MACARTHUR und WILSON selbst sehen keinen Unterschied zwischen Biogeographie und Ökologie. Später sollte WILSON mit dem Hinweis auf die „Krise der Biodiversität“ (1986) nochmals Einfluss auf die Wissenschaftsentwicklung nehmen.

Naturerforschendes Streben wirkt sicherlich heute noch immer im Hintergrund und ist ein Teil der Identität der Disziplin. Allerdings hebt sich die moderne Biogeographie in ihrer Philosophie fundamental vom explorativen und deskriptiven Ansatz der Vergangenheit ab. Wir unterscheiden die folgenden Teildisziplinen: Allgemeine, Spezielle und Angewandte Biogeographie.

Die „Allgemeine Biogeographie“ befasst sich mit den wissenschaftstheoretischen Grundlagen sowie mit der biogeographischen Methodologie. Sie lässt sich weiter untergliedern in: Arealkunde (räumliche Verbreitung der Organismen), Historische Biogeographie (zeitliche Entwicklung und Verteilung), Zönologische Biogeographie (Biogeographie der Lebensgemeinschaften) und Ökologische Biogeographie (Ökosysteme und standörtliche Biogeographie).

Ferner können wir nach der methodischen Ausrichtung biogeographisches

Monitoring, biogeographische Modellierung und experimentelle Biogeographie unterscheiden. Entscheidend ist nun, dass die moderne Biogeographie in erster Linie epistemologischen Gesetzen folgt. Es stehen nicht länger möglichst umfassende Kenntnisse oder vollständige Beschreibungen von Vorkommen von Arten oder Lebensgemeinschaften im Zentrum der Bemühungen, sondern ein wissenschaftliches Problem von grundsätzlicher Relevanz und das Streben nach neuer Erkenntnis.

Einerseits liegt umfassendes Wissen zur Verteilung von Arten oder zur Zusammensetzung von Ökosystemen vor: Fast jeder Winkel dieser Erde wurde von Naturwissenschaftlern aufgesucht, fast jede Artengruppe wurde ausführlich bearbeitet.

Andererseits muss man realisieren, dass Vollständigkeit bezüglich der Vielfalt der Natur niemals zu erzielen sein kann, kennen wir doch bis heute nur einen Bruchteil der tatsächlich auf der Erde vorkommenden Arten. Auch finden in der Natur ständig – und durch menschliche Einflüsse bedingt sogar zunehmend – vielfältige und rapide Veränderungen statt, die nicht in ihrem gesamten Ausmaß erfasst und dargestellt werden können. Im Zusammenhang mit dem Erkennen der auf der Erde vorhandenen Biodiversität und dem technologischen bzw. methodologischen Fortschritt können sowohl Ernüchterung als auch Neufokussierung die Konsequenz sein. Eine Konsequenz der stattfindenden Veränderungen kann sein, sich nicht mehr länger auf den Nachweis und die Analyse des Auftretens von Lebewesen und ihren Populationen oder Lebensgemeinschaften zu konzentrieren, sondern auch ihr Fehlen beziehungsweise in zeitlicher Sequenz ihren Verlust als ein wichtiges Datum zu begreifen. Das Nachvollziehen eines Ablaufes ist allerdings auf das Vorliegen historischer Vergleichsdaten angewiesen. Leider war diese Option, nämlich der Verlust, das lokale oder regionale Aussterben, das Verschwinden von Lebensgemeinschaften oder auch nur der Rückgang einer Population im Gedankengut früherer Naturforscher, Botaniker und Zoologen kaum verankert. Eine exakte Dokumentation von Häufigkeit und Verteilung fand daher nur selten statt. Selbst in Mitteleuropa sind nur wenige Datensätze mit

Abb. 1.4

ALFRED RUSSEL WALLACE (1823–1913) lebte vom Sammeln seltener Tiere und Pflanzen. In der indonesischen Inselwelt bemerkte er die Bedeutung der räumlichen Isolation für die Artbildung.



Abb. 1.5

FRANZ WILHELM SCHIMPER (1856–1901) stellte die Bedeutung naturwissenschaftlicher Experimente und Untersuchungen zur Ergründung pflanzengeographischer Verteilungen heraus.



Abb. 1.6

Der amerikanische Entomologe EDWARD O. WILSON (*1929) erarbeitete zusammen mit ROBERT MACARTHUR die Inseltheorie und machte in den 1980er-Jahren auf die weltweite Krise der Biodiversität aufmerksam.



Merksatz

Die Biogeographie befasst sich mit der Analyse der Prozesse und Mechanismen, die zur Entstehung biotischer Muster beitragen bzw. beigetragen haben. Sie wird untergliedert in die theorie- und methodenorientierte „**Allgemeine Biogeographie**“ (zur der beispielsweise die Inseltheorie gehört) und die praxisorientierte „**Angewandte Biogeographie**“ (zur der beispielsweise die Bioindikation zählt). Zusätzlich wird für die Betrachtung konkreter Aspekte die „**Spezielle Biogeographie**“ ausgeschieden, die sich mit der Verbreitung einzelner Arten oder Artengruppen, von Lebensgemeinschaften, Ökosystemen und Großlebensräumen auf verschiedenen Skalen befasst. Will man die Spezifika verschiedener Artengruppen herausstellen, können „**Pflanzengeographie**“ und „**Tiergeographie**“ unterschieden werden. Man müsste dann aber auch eine Biogeographie der Archäen, der Bakterien, der Protisten und der Pilze ausgliedern.

räumlich und zeitlich exakten Nachweisen für einen bestimmten Raum- und Zeitausschnitt so vollständig, dass Tendenzen explizit analysiert werden könnten. Hinweise zu Gefährdungen (Rote Listen) beziehen sich zumeist auf implizites Expertenwissen und die Einschätzung großflächiger Tendenzen auf der Basis individueller Erfahrung. Dies soll nicht heißen, dass diese Listen nicht stimmten. Nur sind solche Angaben nicht wirklich exakt oder quantifizierbar und damit sehr bedingt dazu geeignet, Trends zu analysieren.

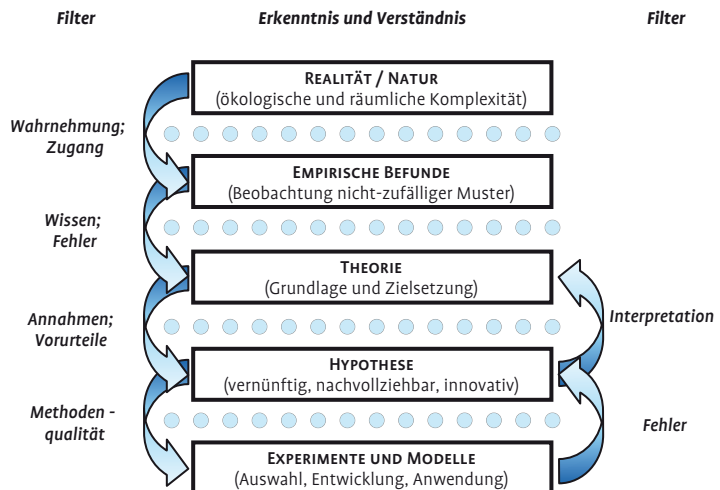
Doch selbst wenn es eine bessere Datengrundlage gäbe, wäre wenig gewonnen, solange wir die dokumentierten Entwick-

lungen lediglich beschreiben. Die wahre Emanzipation einer Naturwissenschaft erfährt diese, wenn sie sich auf die Frage nach kausalen Zusammenhängen konzentriert. Hierzu bedarf es der Entwicklung eines theoretischen Grundgerüsts, dessen Abwandlung und Erweiterung zum eigentlichen Ziel der Wissenschaftsdisziplin wird. Nicht mehr das Detail wird dann betrachtet und erläutert, sondern seine Funktion und Bedeutung in einem größeren Rahmen, die Bestätigung von Regelmäßigkeiten oder die Falsifikation von Hypothesen (Abb. 1.7). Und werden neuartige Zusammenhänge identifiziert, dann ruft dies umgehend die Frage nach ihrer Übertragbarkeit und Allgemeingültigkeit hervor.

Seit einigen Jahren etabliert sich im anglo-amerikanischen Bereich aus der Biologie heraus neben der Biogeographie die sogenannte „Makroökologie“. Bei genauer Betrachtung stellt man aber fest, dass sich Methoden und Fragestellungen weitgehend mit der organismischen Biogeographie decken. Allerdings zeichnet sich die Makroökologie durch einen expliziten Einsatz statistischer Methoden aus. Zunächst müsste man terminologisch von einer Makroökologie fordern, dass sie sich, wenn die Bezeichnung gerechtfertigt sein soll, primär mit ökologischen Fragen befasst und diese sekundär auf einer Makroebene bearbeitete (also z. B. global). Eine klare Differenzie-

Abb. 1.7

Der Ablauf hypothesenorientierter naturwissenschaftlicher Forschung wie er auch für die Biogeographie zu fordern ist. Ziel ist die Verbesserung der Theorie auf der Grundlage der Realität. Die hierbei wirkenden Filter begrenzen den Zugang und die Interpretation, doch sind einige dieser Filter modifizierbar, z. B. indem Methoden verbessert werden.



Die drei Domänen der Lebewesen. Die Biogeographie konzentriert sich auf die hervorgehobenen Taxa Pflanzen (Plantae) und Tiere (Animalia), da sich andere Organismengruppen einem geographischen Zugang weitgehend verschließen. Es liegen noch nicht hinreichend umfassende räumliche Angaben vor. Viele Taxa sind noch nicht wissenschaftlich bearbeitet.

Tab. 1.1

Archaea	Bacteria	Eucaryota
Eucarchaeota	Cyanobacteria	Plantae
Crenarchaeota	Chlamydiae	Animalia
Korarchaeota	Chlorobia	Fungi
Nanoarchaeota	Und weitere	Protista

zung gegenüber der Biogeographie ist jedoch nicht zu erkennen.

Man bearbeitet Verbreitungsmuster von Objekten und leitet Diversitätsverteilungen ab. In der Ökologie sind dies eher randliche Aspekte. Auch werden fast ausschließlich Organismen – und diese zumeist als Arten bzw. Populationen und nicht als ökologisch funktionelle Gruppen – betrachtet und nicht Lebensgemeinschaften oder gar Ökosysteme. Die Organismen werden zudem vorrangig in ihren räumlichen Verteilungseigenschaften untersucht und weniger in ihren ökologischen Ansprüchen bzw. im komplexen ökosystemaren Gefüge. Dieser Ansatz ist weitgehend mit der traditionellen Pflanzen- und Tiergeographie identisch. Die Biogeographie hingegen integriert zusätzlich die Vegetationsgeographie oder die räumliche Organisation der Biome, also Objekte höherer ökologischer Komplexität. Auch werden in ihr schon seit langem Bezüge zur Umwelt herausgearbeitet. Diese terminologische Diskussion wird weitergehen, doch sollte dabei nicht verkannt werden, dass ähnliche Arbeitsweisen einfach mit unterschiedlichen Etiketten versehen werden.

Die Eigenschaft der Objekte der „**Speziellen Biogeographie**“ ist schlicht, dass sie lebendig sind (bzw. es einmal waren). Räumliche Verteilungseigenschaften biotischer Objekte oder deren zeitliche Entwicklung (also im weiteren Sinne Bioinformation) werden erfasst, interpoliert, analysiert oder prognostiziert. Es ist nahe liegend, dass vorwiegend Organismen betrachtet werden, doch sind weitere Organisationsebenen unterschiedlicher Komplexität ebenfalls angesprochen. Die Biogeographie arbeitet auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Maßstabsebenen und betrachtet lokale bis globale Zusam-

menhänge in intraannuellen bis langfristigen Zeiträumen.

Gliedert man die Biogeographie nach den untersuchten Organismen, dann schälen sich die Unterdisziplinen der „Pflanzengeographie“ und der „Tiergeographie“ heraus. Eine „Biogeographie der Mikroorganismen“ konnte sich nicht etablieren. Folgt man der aktuellen Systematik der Lebewesen, müsste man, den übergeordneten Domänen folgend, eine Biogeographie der Archäen (auch Archäobakterien), der Bakterien sowie der Eukaryoten (Organismen mit echtem Zellkern) unterscheiden. Letztere werden wiederum untergliedert in: Tiere (Animalia), Pflanzen (Plantae), Pilze (Fungi) und zumeist einzellige Protisten (Protista). Aus praktischen Erwägungen sowie aufgrund traditioneller Entwicklungen stehen allerdings nach wie vor Pflanzen- und Tierarten im Zentrum des Interesses (Tab. 1.1). Mitunter werden, insbesondere bei epidemiologischen Arbeiten, Viren mit biogeographischen Methoden betrachtet. Zwar sind diese ohne andere Organismen nicht lebensfähig, doch sind sie im Kontext mit anderen Lebewesen natürlich ebenfalls ein biotisches bzw. biogeographisches Objekt.

Bleibt man bei der Betrachtung von Arten, so werden diese nicht nur als einzelne Taxa von Interesse sein (z. B. in der Arealkunde). Ihre Populationen, Lebensgemeinschaften oder Ökosysteme sind genau so sehr Objekte der Biogeographie wie gesamte Biome (Großlebensräume). Die „Vegetationsgeographie“ verfolgt daher einen umfassenderen Ansatz als die Pflanzengeographie, denn sie befasst sich mit den gesamten Eigenschaften der Pflanzendecke. Auch einzelne Eigenschaften von Organismen (z. B. Blattgröße, Länge von Extremitäten) können Antworten auf biogeographische Fragestellungen geben. Sie zeigen, dass sich Bio-

Merksatz

Die „Grundfrage“ der Biogeographie ist: „Warum fehlt Bioinformation am Ort X?“ (PAUL MÜLLER)

geographie auch mit Organisationsebenen auseinandersetzt, die sich unterhalb der Organismen befinden.

Mit zunehmender Größe und Komplexität der Objekte wächst das Problem der **Abgrenzung von Einheiten**. Grenzen werden unscharf und damit Objekteigenschaften nur schwer fassbar. Man kann dies ignorieren und per definitionem mehr oder weniger artifiziiell diskrete Einheiten schaffen, doch verbirgt sich hier eine der spannendsten Fragestellungen der Ökologie und der Geographie! Wir werden darauf noch zurückkommen. Wir erkennen, dass Objekteigenschaften per se keineswegs eindeutig sein müssen. Selbst die Frage: „Was ist ein Lebewesen?“ ist nicht einfach zu beantworten. Ist die symbiotische Magenflora eines Säugetieres, die erst seine Existenz ermöglicht, Teil des Organismus? Wo sind die Grenzen einer klonalen Pflanze, deren Rhizome bereits vielfach und vor langer Zeit durchtrennt wurden? Ist der einzelne Polyp (der niemals isoliert auftritt) oder seine Kolonie als Koralle zu verstehen? Es ließen sich viele weitere Beispiele finden. Verständlicherweise sind die Fragen: „Was ist eine Lebensgemeinschaft?“, „Was ist ein Ökosystem?“ oder „Was ist eine Landschaft?“ mit noch mehr Fallstricken versehen. Solche

Unklarheiten werden in der Regel über Konventionen umgangen, doch sollte dies nicht darüber hinweg täuschen, dass Zuordnungen kritisch hinterfragt werden müssen. Besteht Klarheit über die Objekteigenschaften, dann stellt sich die Frage der Emergenz einer solchen Eigenschaft: Unter welchen Bedingungen tritt sie auf (oder fehlt sie) und welche Faktoren sind dafür verantwortlich? Können vergangene Verteilungen rekonstruiert oder künftige prognostiziert werden?

Zwar ist die Biogeographie eine Wissenschaft, die nicht primär einem bestimmten Zweck verpflichtet ist, doch ist offensichtlich, dass sie einen Beitrag zur Beantwortung praktischer Fragestellungen der Land- und Forstwirtschaft sowie des Natur- und Umweltschutzes leisten kann. Die „**Ange wandte Biogeographie**“ konzentriert sich auf die Umsetzung biogeographischer Forschung in der Agrar-, Forst-, Fischerei-, Umwelt- und Naturschutzforschung. Sie will Entscheidungsgrundlagen für Politik und Planung liefern und zur Lösung aktueller Umweltprobleme sowie zu einer nachhaltigen angepassten Nutzung beitragen. Traditionelle Anwendungsbereiche sind die Optimierung der Landnutzung (z. B. in den Tropen), die Gewässerzonierung, aber auch Bioindikation oder Schutzgebietsplanung.

Neuartige Herausforderungen stellen sich bezüglich der Prognose der Auswirkungen von Klimaveränderungen und des lokalen, regionalen und globalen Verlusts von Arten durch rapide Umweltveränderungen (Bevölkerungswachstum, technische Entwicklung, Landnutzungsveränderungen etc.). Wissenschaftliche Fragestellungen entstehen immer aus Wissensdefiziten und diese sind bei der Geschwindigkeit und Größe der relevanten Phänomene umfangreich. Bevorzugt werden sie angegangen, wenn Lösungsansätze für gesellschaftliche Probleme gesucht werden.

Ein in der jüngeren Vergangenheit relevant gewordenes Problem ist die schnelle Ausbreitung von Arten, die als Neophyten oder Neozoen in neue Lebensräume hinein vordringen und dort aggressiv und invasiv in Erscheinung treten können (Abb. 1.8). Im Grunde kommen solche Ereignisse immer wieder vor und waren auch in der Vergan-

Abb. 1.8

Monodominante Bestände des Riesen-Bärenklaus (*Heracleum mantegazzianum*) im Kaiserwald (Tschechien). Diese invasive Art stammt aus Zentralasien. Prädation und Kontrolle durch Herbivorie findet bei uns kaum statt.

genheit keineswegs außergewöhnlich. Bedingt durch die Entwicklung neuartiger Vektoren (Flugzeuge etc.) und den Ausbau der Infrastruktur haben Ausbreitungsergebnisse über bislang effiziente Barrieren hinweg deutlich zugenommen. Diese im entsprechenden Gebiet „neuen“ Arten treffen auf teils menschlich stark beeinflusste, oft verarmte Lebensgemeinschaften oder auf Standorte mit einem veränderten Störungsregime (z. B. erhöhter Mahdhäufigkeit). Sie können sich dort besonders gut etablieren, weil ökologische Nischen nicht besetzt oder andere Arten in ihrer Konkurrenzkraft eingeschränkt sind. Die Geschwindigkeit der Veränderung der Umweltbedingungen durch den Menschen erlaubte keine Anpassung der lokal vorhandenen Arten. Da die Wahrscheinlichkeit gering ist, dass sich ihre natürlichen Prädatoren mit denselben Vektoren und derselben Geschwindigkeit ausbreiten, unterliegen Neobiota oft einer reduzierten Kontrolle. Nach einer gewissen Etablierungsphase treten sie daher zum Teil in großen Beständen oder Populationen in Erscheinung. Sie können dann die bislang vor Ort etablierten Arten bedrängen und zu deren lokalem Erlöschen beitragen.

Auf diese neuartigen Problemfelder und Fragestellungen können nur bedingt mit den traditionellen biogeographischen Methoden, die sich auf die Erfassung und Ana-

lyse eines bestimmten Zustandes konzentrierten, Antworten gegeben werden. Die Annahme, die zeitlichen Entwicklungen unserer Lebensgemeinschaften und Ökosysteme erfolgten so langsam, dass über das kontinuierliche Zusammentragen von Information und Daten aus verschiedenen Regionen sich allmählich ein immer besseres Verständnis biogeographischer Muster ergeben würde, ist unter diesen Bedingungen nicht mehr tragfähig.

Die Umwelt und die Lebensgemeinschaften unterliegen derzeit so gravierenden und im Vergleich zur Vergangenheit so schnell ablaufenden Veränderungen, dass die Entwicklung neuartiger Ansätze zwingend geboten ist. Insbesondere sind hier bezüglich der Analyse phylogenetischer Zusammenhänge die Molekularbiologie, bezüglich der raschen Erfassung großflächiger Zustände die Fernerkundung, bezüglich des Verständnisses ablaufender Prozesse die Durchführung von Experimenten und bezüglich der Prognose künftiger Entwicklungen die Anwendung von Modellierungen zu nennen. Gelingt der Biogeographie diese notwendige methodische Erneuerung, dann wird sie in der Zukunft eine gewichtige Rolle für die Analyse der aktuellen und teils globalen Entwicklungen spielen. Gelingt ihr das nicht, dann wird diese Aufgabe von anderen Disziplinen übernommen werden.

Fragen

- 1 Welches sind die Hauptrichtungen der Biogeographie?
- 2 Welche Lebensräume stimulierten zur Entwicklung der Evolutionstheorie?
- 3 Diskutieren Sie die Gründe für die unterschiedliche Entwicklung von Pflanzen- und Tiergeographie sowie die Rolle anderer Organismen in der Biogeographie!
- 4 Was sind die wesentlichen Ursachen für die derzeitige Krise der Biodiversität?
- 5 Welches ist das Hauptkriterium zur Definition von Taxa?
- 6 Welche biogeographischen Methoden sind für die Beurteilung der ablaufenden globalen Veränderungen geeignet?
- 7 In welchen Praxisbereichen ist die Angewandte Biogeographie angesiedelt?
- 8 Schildern Sie die einzelnen Schritte des heuristisch ausgerichteten naturwissenschaftlichen Vorgehens!
- 9 Weshalb hat sich die Problematik der Neobiota im 20. Jahrhundert so dramatisch verschärft?
- 10 Schildern Sie die Grundzüge der Entwicklung der Biogeographie!

2 Abiotische Mechanismen und Prozesse

Energetische und stoffliche Grundlagen des Lebens

„... the whole system [...] including not only the organism-complex but also the complex of physical factors forming what we call the environment ...“
 SIR ARTHUR GEORGE TANSLEY (1871–1955), 1935

2.1 Geoökologie und Bioökologie

Biotische Systeme besitzen immer sowohl eine **objektbezogene** Qualität (Inventar) als auch eine **funktionelle** Qualität (Mechanismen). Das Inventar kann ohne seine funktionellen Zusammenhänge nicht analysiert, sondern höchstens beschrieben werden. Hat man eine problem- oder erkenntnisorientierte Fragestellung, so ist die Verknüpfung von Objekt und Mechanismus unabdingbar. Dieses Buch stellt bewusst Prozesse und Mechanismen nach vorne und beginnt mit den äußeren, das Leben steuernden funktionellen Zusammenhängen. Anschließend werden die organismischen Prozessabläufe und Interaktionen beleuchtet. Mit diesen Wirkgrößen wird verdeutlicht, welche Faktoren für die Entwicklung raum-zeitlicher Muster verantwortlich sind. Physikalische, chemische und biologische Gesetzmäßigkeiten sind gleichermaßen für die Analyse rezent-ökologischer Abläufe zu beachten wie für die Interpretation historischer Rekonstruktionen von Verbreitungsbildern.

Aus der Abhängigkeit der Organismen von ihrer Umwelt ergibt sich das Spezifikum der Biogeographie: auf Wissen anderer bio- und geowissenschaftlicher Disziplinen angewiesen zu sein. Ein Biogeographie-Lehrbuch hat nun den Konflikt zu lösen, dass beispielsweise ökologische Aspekte von grundlegender Bedeutung für das Verständnis biogeographischer Zusammenhänge sind, aber doch nicht erschöpfend behandelt

werden können. Dies ist auch hier der Fall. Das Studium der Biogeographie muss unbedingt durch biologische und geowissenschaftliche Felder ergänzt werden. Die Tatsache, dass dennoch physikalische, chemische und biologische Schlüsselprozesse dargelegt werden, soll das Konzept der modernen, naturwissenschaftlich basierten Biogeographie verdeutlichen.

Die Kapitel 2 und 3 sind folglich nicht als Ersatz, sondern als Motivation für das Studium geoökologischer und biologisch-evolutiver Grundlagen anzusehen. Bezüglich der unbelebten Umwelt sind dies vor allem Klimatologie, Hydrologie, Bodenkunde, Geologie und Geomorphologie. Die Paläontologie nimmt eine Zwischenstellung ein. Sie befasst sich zwar mit Lebewesen, aber in einem nicht mehr aktiven Zustand. In der Biologie sind u. a. Systematik, Pflanzen- und Tierökologie sowie Mikrobiologie und Physiologie relevant.

Steuernde Prozesse müssen immer auf die betroffenen Objekte spezifiziert und in Bezug zu Raum und zeitlichen Rahmenbedingungen gebracht werden. Abläufe und Objekte sind an bestimmte Skalen gebunden. Wird die Betrachtung zu grob, dann sind zu viele Eigenschaften integriert. Das eigentlich Fokussierte verschwimmt. Ablaufende Prozesse können in ihrer Wirkung auf das einzelne Objekt nicht herausgearbeitet werden. Ist der Ansatz zu eng, zu detailliert, dann sind die größeren Zusammenhänge nicht mehr zu erkennen. Die Identifikation der räumlichen Auflösung von Objekten (z. B. Artverteilungsmuster), aber auch des für diese Objekte relevanten Prozessgesche-

Merksatz

Ökologische Systeme sind durch Transport-, Umwandlungs- und Speicherprozesse von Stoffen, Energie und Information gekennzeichnet.

hens (z. B. Niederschlagsregime) ist keineswegs eine triviale Aufgabe.

Die aufgrund ihrer stofflichen Qualität abgrenzbaren Teile von Ökosystemen bezeichnen wir als **Kompartimente**. Wir unterscheiden die Kompartimente Gestein, Luft, Wasser, Boden und Lebewesen. **Faktoren** sind in diesem Zusammenhang jene Größen, welche einzelne Bestandteile (Kompartimente) oder die Gesamtheit eines Ökosystems beeinflussen. Geofaktoren sind folglich abiotische oder räumliche Einflussgrößen (Abb. 2.1).

Selten sind es einzelne klar erkennbare Einzelprozesse, die für die Emergenz eines biogeographischen Musters verantwortlich sind. Realistisch ist eher ein komplexes Prozessgeschehen, welches sich aus der Kombination verschiedener Mechanismen ergibt. Es kann einen Schwerpunkt auf physikalischen (z. B. Klima), chemischen (z. B. Versalzung) oder biotischen Prozessen (z. B. Aufbau von Biomasse) haben, oder Kombinationen hiervon aufweisen (z. B. Reliefformung, Bodenbildung).

Unter „**Umwelt**“ verstehen wir die Gesamtheit der auf ein Individuum oder eine Art einwirkenden Bedingungen. Der Begriff wurde durch JAKOB JOHANN VON UEXKÜLL (1864–1944) in der Biologie etabliert („*Umwelt und Innenwelt der Tiere*“, 1909). Er unterscheidet Umwelt von Umgebung, indem er die Umwelt als ein funktionales Wirkungsgefüge versteht. In diesem autökologischen Sinn hat ERNST HAECKEL (1834–1919) Ökologie als die „*Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt*“ verstanden (1866). Wirksam werden in der Umwelt stoffliche, energetische und informationelle Eigenschaften.

Zusätzlich sind Raumansprüche (beispielsweise bei der Balz von Raufußhühnern) und zeitliche Aspekte (z. B. das Störungsregime von Talauen) zu beachten. Allerdings sind nicht alle Faktoren und ablaufenden Prozesse im Sinne dieses Umweltbegriffes wirklich relevant. Messbare Prozesse wirken nicht auf alle Arten eines Ökosystems gleichermaßen ein. Manche messbare Phänomene sind ökologisch unerheblich. Beispielsweise sind die Geoidstruktur der Erde sowie die mit den Dichteanomalien der Erdkruste verbundenen

Abb. 2.1



Die mechanische Belastung durch Schutt und Steinschlag ist in Hochgebirgsräumen als vorherrschender Geofaktor verantwortlich für die Herausbildung von Vegetationsmustern. Taschachtal, Ötztalener Alpen.

Abweichungen der Meeresoberfläche um mehrere Meter ökologisch völlig unbedeutend. Das Magnetfeld der Erde, welches wir Menschen ebenfalls nicht direkt wahrnehmen können, hat hingegen eine Bedeutung für die räumliche Orientierung von Tieren.

Nicht-relevante bzw. nicht wirksam werdende Eigenschaften sind nicht Teil der Umwelt eines entsprechenden Organismus. Die Umwelt des Menschen ist ein spezifischer Fall – bezogen auf unsere Art. Mit ihr befasst sich der **Umweltschutz**, welcher Einschränkungen der menschlichen Lebensbedingungen reduzieren will. Anders liegt der Fall, wenn von den Umweltbedingungen eines Ökosystems oder einer Lebensgemeinschaft die Rede ist, denn dann sind alle dort ablaufenden ökologischen Prozesse zu beachten. Ökosysteme umfassen neben den biotischen Komponenten die abiotischen Faktoren als originäre Bestandteile.

Biotische Interaktionen und Beeinflussungen der Umwelt von Organismen werden in Kapitel 3 besprochen. Die zunächst behandelten abiotischen Faktoren können wir zwei Qualitäten zuordnen. Energetische und stoffliche Aspekte sind zu unterscheiden. Über das Klima und den Wasserkreislauf sind energetische und stoffliche Eigenschaften, welche beispielsweise als

Ressourcen relevant werden können, miteinander verbunden. Essentielle Ressourcen sind Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasser, Nährstoffe, Temperatur und für viele Organismen Licht. Sie bestimmen individuelle Entwicklung, Reproduktionserfolg, Überlebenswahrscheinlichkeit, Abwanderung und Zuwanderung, intra- und interspezifische Interaktion. Ressourcen werden durch organismische Tätigkeit quantitativ beeinflusst. Sie stehen nur limitiert zur Verfügung. Unterschreitet das Angebot die artspezifischen Mindestanforderungen, entsteht zunächst Stress und schließlich erfolgt Abwanderung oder Absterben. Auch ein Überangebot einer Ressource (z. B. Licht, Wasser, Temperatur, Nährstoffe) kann dies bewirken.

Jene Organismen, die Strategien zur Schonung und Regeneration von Ressourcen entwickelt haben, besitzen Selektionsvorteile. Alle Ressourcen zeigen räumliche und zeitliche Variabilität. Sie sind nicht überall und nicht konstant verfügbar. Ihre quantitativen und qualitativen Eigenschaften unterliegen räumlichen und zeitlichen Schwankungen bzw. Einschränkungen. Jene Organismen, die effiziente Anpassungen an die zeitliche und räumliche Verteilung von Ressourcen aufweisen, genießen im Vergleich mit anderen besonders starke Selektionsvorteile.

Die Anpassung an spezifische Ressourcenverfügbarkeit geht einher mit der Besetzung ökologischer Nischen. Organismen

mit funktioneller Anpassung an bestimmte ökosystemare Planstellen können aus sehr unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen stammen. Dies belegt die evolutive Kraft ökologischer Mechanismen. In Regionen mit hoher Luftfeuchte findet man häufig Vertreter der Bartflechten (*Usnea spec.*), die als Epiphyten bartartig von den Ästen von Bäumen hängen, heute allerdings nur noch in Reinluftgebieten anzutreffen sind. Diese Flechten können Wasser über ihre Oberfläche aufnehmen. Sie quellen bei ausreichender Luftfeuchte und sind dann aktiv. Bei Trockenheit werden die biologischen Abläufe reduziert. Diese Kryptogamen sind nicht auf ein wasserspeicherndes Substrat angewiesen. Ähnlichen Habitus besitzt eine als „Louisiana Moos“ oder „Spanisch Moos“ bezeichnete Pflanzenart (*Tillandsia usneoides*). Auf den ersten Blick ähneln die dichten epiphytischen Girlanden Bartflechten (daher der wissenschaftliche Name). Diese Pflanze kommt in Süd- und Mittelamerika sowie in den nordamerikanischen Südstaaten vor. In küstennahen Gebieten füllt sie als Epiphyt die gleiche ökologische Nische aus, kommt aber aus einer völlig anderen Entwicklungslinie. Sie gehört zu den Ananagewächsen (*Bromeliaceae*) (Abb. 2.2). Als höhere Pflanze müsste sie eigentlich Wasser über die Wurzeln aufnehmen, doch zeigt sie die spezielle Anpassung, Feuchtigkeit aufzunehmen.

Die Lebewesen der Erde besitzen eine enorme Breite bezüglich des Spektrums der

Box 1: „Bedarf und Toleranz“

JUSTUS VON LIEBIG'S (1803–1873) schon 1840 veröffentlichtes **Gesetz der Minimumfaktoren** besagt, dass derjenige Wachstumsfaktor das Wachstum limitiert, der sich gerade im Minimum befindet. VICTOR SHELFORD (1913) erweiterte dieses Konzept in seinem **Toleranzgesetz**. Nicht nur „ein Zuwenig, sondern auch ein Zuviel eines Faktors“ kann eine limitierende Wirkung haben – oberhalb einer bestimmten Schwelle kann sich auch ein Nährstoff als toxisch erweisen. Ökologische Limitationen wirken sich auf Existenz, Wachstum und Reproduktion aus. Oft ist zuerst die Fortpflanzung betroffen. Bei noch stärkerem Stress wird das Wachstum eingestellt, gespeicherte Ressourcen werden aufgebraucht, bis schließlich lebenserhaltende Prozesse betroffen sind. Für die Entwicklung der Larve des seltenen Wald-Sandlaufkäfers (*Cicindela sylvatica*) muss das Substrat gut durchlüftet sein, feucht, aber weder zu nass noch zu trocken, warm, aber nicht heiß und nicht zu kalt. Bei dieser Art entscheidet **primär** die Bodenqualität (Körnung und Gefüge) über das Vorkommen, Temperatur und Feuchtigkeit **sekundär** über die Häufigkeit der Art in einem Lebensraum also über die Anzahl der Individuen (Abundanz). Insgesamt sollte aber erkannt werden, dass in ökologischen Systemen (im Gegensatz zur Landwirtschaft) nicht einzelne Faktoren Strukturen und Organisation bestimmen, sondern deren komplexes Gefüge.

von ihnen tolerierten Umweltbedingungen. Sie besiedeln nahezu alle zugänglichen Grenzflächen und Medien der Erdoberfläche. Organismen existieren an heißen Quellen bei Temperaturen über 100 °C und auf Gletschereis. Nichtsdestotrotz ist ihre Aktivität an das Vorliegen flüssigen Wassers gebunden. Mithin ist letztlich doch nur ein enges Spektrum der auf, in und über der Erde auftretenden Bedingungen als Umwelt der Organismen wirksam.

Am Beispiel des Wassers wird verständlich, dass das Interagieren physikalischer und chemischer Prozesse einen starken Einfluss auf die Rahmenbedingungen des Lebens ausübt, die Lebensabläufe steuert und das Vorkommen und Fehlen von Organismen bestimmt. Ökologische Einnischung, Evolution und Verbreitung reflektieren dieses Wechselspiel zwischen belebter und unbelebter Natur. Sowohl für das Leben insgesamt als auch für einzelne Arten bestehen unüberwindbare Grenzen der äußeren Bedingungen. Die variierenden Umweltbedingungen spielen folglich eine maßgebliche Rolle für die Entwicklung der Biodiversität.

Die abiotische Umwelt der Organismen und der Lebensgemeinschaften wird durch energetische und stoffliche Rahmenbedingungen sowie durch ihre Verfügbarkeit im Raum und in der Zeit bestimmt. Die Betrachtung eines Lebensraumes muss daher neben dem rezent herrschenden Standortregime und seiner mittleren Ausprägung (Klima, Nährstoffverfügbarkeit, Wasserangebot etc.) auch zeitliche Aspekte wie die Saisonalität und das Störungsregime (z. B. Landnutzung, Bodenfließen, Feuer) mit einbeziehen. Daraus ergibt sich, dass ökologische Systeme nicht nur eine bestimmte räumliche Auflösung erfordern, sondern auch die Beachtung zeitlicher Variabilität (s. a. Kap. 5).

Da Organismen auf verschiedenste Umweltfaktoren angewiesen sind und an diese jeweils spezifische Anforderungen stellen bzw. Einflüsse tolerieren, liegt es nahe, dass sich das Leben auf Grenzflächen verschiedener Aggregatzustände konzentriert. An der Erdoberfläche wird dies durch die Vegetationsdecke an der Grenze zwischen Boden und Atmosphäre offensichtlich. Die Korallenriffe können als marines Beispiel dienen.

Abb. 2.2



Die epiphytische *Tillandsia usneoides* kann Wasser über Saugschuppen aufnehmen. Die Art ist in der Neuen Welt in tropischen und subtropischen Gebieten mit hoher Luftfeuchte zu finden.

Doch verlieren Grenzflächen außerhalb des geeigneten Temperaturbereiches oder Lichtangebotes, beispielsweise in der Antarktis, dem Hochgebirge oder der Tiefsee, an Bedeutung. Eine Sonderstellung nimmt die Pedosphäre ein, in welcher das kleinräumige Nebeneinander von festen Bodenpartikeln, Bodenwasser und Bodenluft vielfältige ökologische Prozesse ermöglicht. Sie leistet somit einen maßgeblichen Beitrag zu einem ökosystemaren Wechselspiel zwischen Mikroorganismen, Pilzen, Pflanzen und Tieren.

Wachstum und Bewegung bzw. aktive oder passive Verlagerung im Raum sind Charakteristika vieler Organismen, welche ihnen effiziente Ressourcennutzung oder Reproduktion ermöglichen. Solche Ortsverlagerungen sind verständlicherweise nur in den Medien Wasser und Luft relevant. Die meisten unverwitterten Gesteine setzen dem Eindringen und der Bewegung durch physikalischen Widerstand Grenzen. Einige mobile Lebewesen existieren aber selbst in dieser Matrix, beispielsweise in Hohlräumen und im Grundwasser.

2.2 Energieflüsse

Der Energiehaushalt, d. h. Aufnahme, Speicherung und Transfer von Energie, beeinflusst alle Lebensabläufe. Im raum-zeitlichen Kontext sprechen wir vom Energieflussgeschehen. Wir kennen unterschiedliche Formen der Energie: chemische, thermische, mechanische, elektrische, elektromagnetische, kinetische, radioaktive oder potenzielle Energie. Nicht alle Energieformen sind in der Biosphäre gleichermaßen relevant. Wir wollen uns hier besonders auf thermische Aspekte und die Einstrahlung konzentrieren und können chemische, mechanische oder kinetische Aspekte nur kurz anreißen.

Limitierende Wirkung des Energieangebotes besteht sowohl in Richtung einer Unterversorgung (z. B. in der Tiefsee) als auch bei Überangebot. Anpassungen an extreme Verhältnisse sind nur bis zu gewissen Grenzen physiologisch möglich. Da Wasser in den Zellen aller Organismen von existenzieller Bedeutung ist, ist das Verhalten der Aggregatzustände des Wassers bezüglich der auftretenden Temperaturen entscheidend für die Lebensäußerungen. Nur wenige spezialisierte Arten können diese Grenzen geringfügig und längerfristig überschreiten, wobei zumeist spezifische zelluläre und molekulare Mechanismen letalen Stress vermeiden helfen. Die Ausbildung von Dauerstadien erlaubt es einigen Lebewesen zumindest in passivem Zustand extreme Temperaturen zu überstehen.

Der Energiehaushalt der Erde wird im Wesentlichen durch drei Faktoren gesteuert: Sonneneinstrahlung, Temperatur des Erdinneren und Erdrotation. Diese Faktoren beeinflussen alle weiteren differenzierteren Prozesse wie die Entwicklung und Lage der Kontinente sowie deren klimatische Gegebenheiten. Die energetischen Rahmenbedingungen der Erdoberfläche ermöglichen das Leben über einen begrenzten Zeitraum von einigen Milliarden Jahren. Zwischen dem Abkühlen des Planeten und dem Nachlassen der Sonnenstrahlung vergehen kosmische Zeiträume, welche die Skalen menschlicher Fragestellungen und unseres Vorstellungsvermögens um Größenordnungen überschreiten.

Nach dem physikalischen Gesetz des Energieerhaltes kann Energie nicht verloren gehen, sondern nur umgewandelt werden. Energie wird aufgenommen bzw. abgegeben, in andere Formen transferiert (z. B. Strahlungsenergie in chemische Energie) und zeitweilig gespeichert oder als Wärmeabstrahlung wieder abgegeben. Energiereiche Moleküle, wie sie die organische Substanz aufbauen, werden letztlich wieder zersetzt und die hierbei freiwerdende Energie dient erneut dem Ablauf biochemischer Prozesse. Offensichtlich ist die qualitative Veränderung der Energie im Verlauf ökosystemarer Prozesse. Auch im Strahlungshaushalt der Erde erfolgen, durch Absorption, Reflektion, Transmission und Rückstrahlung charakteristische qualitative und quantitative Verschiebungen energetischer Eigenschaften.

Die „**Solarkonstante**“ beschreibt die auf die Atmosphäre der Erde auftreffende Strahlung. Wir sollten sie besser als Strahlungsfussdichte bezeichnen. Ihr Wert liegt bei etwa 1366,5 Watt pro Quadratmeter (bzw. $\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Allerdings variieren die konkreten Werte zwischen 1325 und 1420 W m^{-2} aufgrund der exzentrischen Erdumlaufbahn mit einem Abstand zur Sonne zwischen $1,47 \cdot 10^8$ (Aphel) und $1,52 \cdot 10^8$ km (Perihel). Je größer die Distanz zur Sonne, umso schwächer ist die Einstrahlung.

Ferner unterliegt die Aktivität der Sonne selbst mehr oder minder regelhaften Schwankungen, welche mit der **Sonnenfleckenaktivität** einhergehen. Eine hohe Sonnenfleckenaktivität bedeutet eine hohe solare Aktivität und damit eine erhöhte Einstrahlung auf der Erde. Aus Langzeitbeobachtungen (seit 1610) und der Ermittlung der Sonnenflecken-Relativzahlen sowie über datierbare Isotopenverhältnisse können Zyklen der Sonnenaktivität rekonstruiert werden (SCHÖNWIESE 2003). Fluktuationen zwischen erhöhter und abgeschwächter Aktivität verlaufen etwa im 11-jährigen Rhythmus. Solche Schwankungen beeinflussen natürlich das Klimageschehen der Erde. Bleibt ihr regelmäßiger Turnus erhalten, ergeben sich keine merklichen Konsequenzen, da sich binnen weniger Jahre, also innerhalb der zeitlichen Skalen der meisten Organismen, Lebensgemeinschaften und Ökosysteme, die Schwankungen immer wieder ausgleichen.

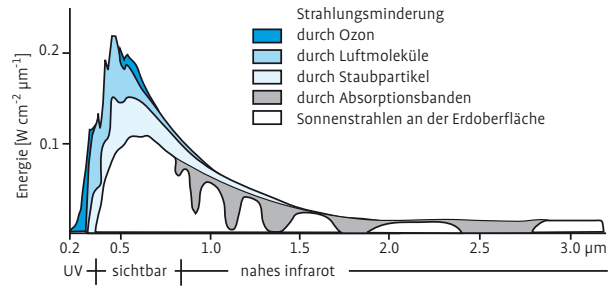
Ein wesentlicher Teil der einfließenden solaren Strahlung wird durch Partikel und Moleküle der Atmosphäre und an Wolken reflektiert oder absorbiert (Abb. 2.3). Da dies nicht gleichmäßig über alle Wellenlängen bzw. Spektralbereiche geschieht, verändert sich im Höhenverlauf der Atmosphäre die Qualität der Sonnenstrahlung. Insbesondere die Wassermoleküle der Atmosphäre absorbieren selektiv im roten sichtbaren und im nahen Infrarotbereich, was unserem Planeten aus dem All die typische blaue Farbe verleiht. Ein großer Teil der in der Atmosphäre ankommenden Energie wird in Wärme umgewandelt und als solche wieder rückgestrahlt.

Die direkte Reflexion (Albedo) der einfallenden Sonnenstrahlung durch die Erde variiert jahreszeitlich z. B. durch Schnee- und Eisflächen sowie frei liegende Gesteine und Böden. Prinzipiell reflektieren alle Gegenstände einen Teil der auftreffenden Strahlung. Wird der Anteil der von der Atmosphäre reflektierten und absorbierten Strahlung durch terrestrische Prozesse beeinflusst, dann sind Klimaveränderungen die Folge. Verlagern sich beispielsweise die Kontinente, was kontinuierlich geschieht, dann hat dies Konsequenzen auf den globalen Strahlungshaushalt, da sich Kontinente und Ozeane in ihren Eigenschaften bezüglich der Absorption und Reflexion von Strahlung unterscheiden.

Im Mittel erreichen nur etwa 50% der auf die Erde treffenden Sonnenstrahlung tatsächlich die Erdoberfläche. Und auch hiervon fließt nur ein sehr kleiner Teil in die Photosynthese. Quantitativ ist die Erwärmung der Atmosphäre, der Erdoberfläche und der Ozeane der stärkste ökologische Effekt der Sonneneinstrahlung (Abb. 2.4). Qualitativ ist jedoch der für die Primärproduktion der Organismen genutzte Anteil der ökologisch entscheidende.

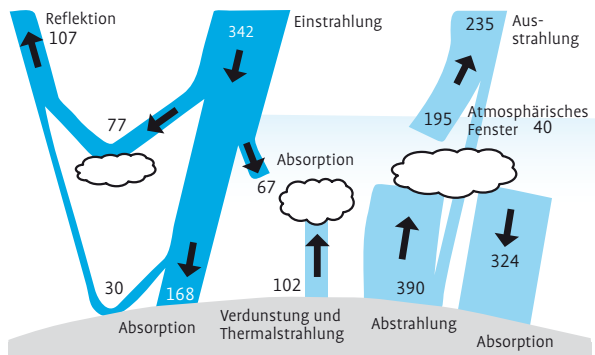
Auch ohne Lebewesen stellt sich auf einem Planeten ein Stoff- und Energiehaushalt ein, welchen wir unter ökologischen Gesichtspunkten analysieren können. Unlebte Planeten wie Mars oder Venus zeigen Reliefbildung und Klimageschehen. Der Begriff Ökologie kommt dort freilich an seine Grenzen, da wir keinen Bezug zum Haushalt von Lebewesen oder Ökosystemen mehr herstellen können. Ohne Lebewesen gibt es

Abb. 2.3



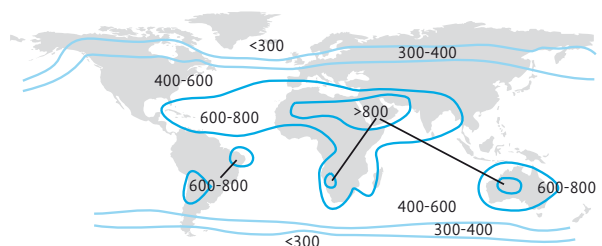
Strahlungsminderung in der Atmosphäre. Die Sonnenstrahlung wird in einzelnen Banden besonders stark gemindert.

Abb. 2.4



Der Strahlungshaushalt des Systems Erde-Atmosphäre. Nur etwa die Hälfte der eintreffenden Sonnenstrahlung erreicht die Erdoberfläche (nach KIEHL & TRENBERTH 1997).

Abb. 2.5



Die mittleren Jahressummen der Einstrahlung an der Erdoberfläche in kJ cm^{-2} (nach FREY & LÖSCH 1998).

keinen Informationshaushalt und damit fehlt eine zentrale, die Regulation ökologischer Systeme bewirkende, Qualität.

Blicken wir auf die globalen Muster des Energiehaushaltes (Abb. 2.5), dann ist zunächst die zonale Gliederung der Erde augenfällig. Der sich im Jahresverlauf verändernde Winkel des Auftreffens der Sonnenstrahlung bestimmt deren Intensität auf der Fläche. Als Folge zeigt die Variabilität der Sonnenstrahlung unterschiedlichen diurnalen und saisonalen Verlauf in verschiedenen Breiten. Mit abnehmender Breite nimmt die Gesamteinstrahlung tendenziell ab, was deutliche ökologische Effekte zeitigt. Biomasse und Artenvielfalt zeichnen diesen abiotischen Parameter teilweise nach. Diese globalen Muster der Einstrahlung bzw. der den Organismen zur Verfügung stehenden Strahlungsenergie, werden durch vielfältige klimatische Faktoren modifiziert (Kap. 2.3). So wird durch die Kontinentalität des Klimas die Bewölkung beeinflusst und damit die auf die Erdober-

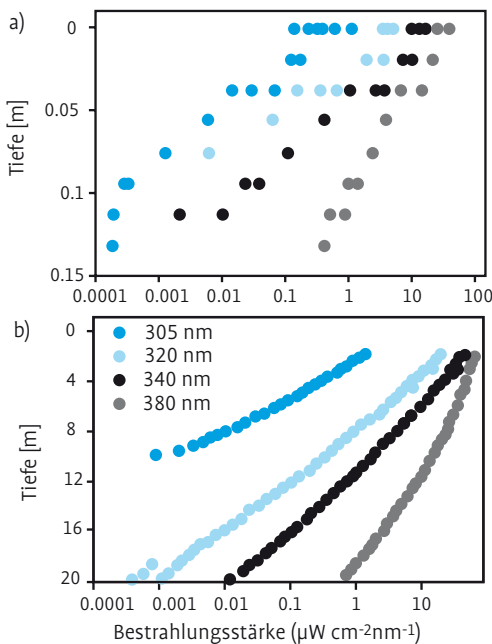
fläche auftreffende Strahlung. Auch ist zu bedenken, dass Strahlung nur bei ausreichender Wasserverfügbarkeit ökologisch genutzt werden kann.

Wenn man nun annimmt, dass in marinen, nicht vereisten Systemen ein relativ direkter Zusammenhang zwischen der Einstrahlung und der ökologischen Antwort gegeben sei, dann muss man auch für diese Ökosysteme feststellen, dass der latitudinale Trend durch Meeresströmungen stark überprägt wird. Sie transportieren enorme Energiemengen und natürlich auch Nährstoffe.

Die zur Verfügung stehende Strahlungsenergie wird neben der räumlichen Konstellation durch die Exposition der Fläche im Bezug zur Sonne gesteuert. Am Äquator ist die Einstrahlung deshalb stärker als in der Arktis, die aufgrund der Form der Erde in flachem Winkel zur Sonne steht. Entlang der geographischen Breitengrade erfolgt eine zusätzliche Modifikation der Strahlungsmenge und der Strahlungsqualität durch Kontinentalitätseffekte (Bewölkung).

Die spektralen Eigenschaften der Strahlung werden in der Atmosphäre selbst durch molekulare Reaktionen beeinflusst. Mit der Mächtigkeit der Atmosphäre verändert sich die Qualität der Strahlung (atmosphärischer Filter) also von hohen zu tieferen Lagen. Wenn starke Reliefunterschiede vorliegen, wie im Hochgebirge, reduziert sich zusätzlich der Lichtgenuss der Tallagen durch Horizontüberhöhung (Beschattung). An Hängen entwickeln sich merkliche Unterschiede je nach ihrer Exposition gegenüber der Sonne. Auf der Nordhalbkugel besitzen, in Bezug auf die zonalen Gegebenheiten, die Südhänge ein günstigeres Klima, auf der Südhalbkugel die Nordhänge. Historische Weinberge außerhalb der heutigen Anbaugebiete in Deutschland liegen aus diesem Grund gehäuft an Südhängen. Des Weiteren wird die Einwirkung der Strahlung durch den Auftreffwinkel, also die Hangneigung, modifiziert. Und schließlich werden die spektralen Eigenschaften der Strahlung in der geschlossenen Vegetation nochmals beeinflusst. In einem Jahreszeitenklima erfolgt dies in einer saisonalen Rhythmik. Die photosynthetisch wirksamen Spektralbereiche werden durch die Vegetation herausgefiltert. Es ergibt sich ein sogenannter „Blau-

Abb. 2.6



Verlauf der Strahlungsmenge in Gewässern mit unterschiedlicher Trübung und Wassereigenschaften. a) Im huminstoffreichen Neusiedler See. b) In der Nord-Adria. (nach SCHULZE et al. 2002).

schatten“ mit entsprechenden Konsequenzen für die am Waldboden wachsenden Pflanzen.

Auch in Gewässern wird die Strahlung mit der Tiefe abgeschwächt sowie die spektralen Eigenschaften verändert (Abb. 2.6). Wir unterscheiden bei nachlassender Strahlung mit der Wassertiefe eine **euphotische Zone** mit ausreichender Einstrahlung und eine lichtarme **dysphotische Zone**. Je nach den stofflichen Eigenschaften des Gewässers, seiner Trübung durch Schwebstoffe und Plankton, ist der fotosynthetisch aktive Bereich relativ geringmächtig oder reicht in größere Tiefe.

Unscheinbar, aber nicht unbedeutend – wenn keine geschlossene Vegetation vorliegt – ist die Albedo der Gesteins- oder Bodenoberfläche, also deren Rückstrahlung. Sie ist tendenziell hoch bei hellen Substraten und gering bei dunklen, weshalb letztere sich besonders stark erwärmen. Dunkle Gesteine wie Tonschiefer oder Basalte heizen sich sehr viel stärker auf als helle Kalk- oder Sandsteine, schwarze Torfsubstrate stärker als helle, sandige oder schluffige Böden. Die Wärmeleitfähigkeit von Böden wird zudem durch ihren Wassergehalt beeinflusst.

Von besonderer thermischer Bedeutung sind **Feuer**, die mit zwar zeitlich limitierter, aber doch erheblicher Hitzeeinwirkung verbunden sein können. Voraussetzung für die Entwicklung von Feuer ist natürlich brennbares Material, also pflanzliche Biomasse („fuel“). Diese muss kombiniert mit Trockenheit sowie einem auslösenden Faktor (z.B. Blitzschlag) auftreten. Feuer gehören in den meisten terrestrischen Ökosystemen zum natürlichen Prozessgeschehen (Abb. 2.7). Mitteleuropa zählt zu den wenigen Gebieten, wo dies nicht der Fall ist. Wenn in Deutschland Waldbrände ausbrechen, dann in künstlichen Nadelholzforsten, die nicht der zonalen Vegetation entsprechen. In Buchenwäldern sind Feuer nicht als eine regelmäßig erfolgende natürliche Erscheinung bekannt, was über die fehlenden Relikte von Holzkohle in Böden für die gesamte nacheiszeitliche Phase des Holozäns belegt werden kann. Weltweit werden die meisten Feuer heute direkt oder indirekt von Menschen initiiert, auch in Gebieten mit natürlichem Feuerregime. Mit Hilfe von

Abb. 2.7

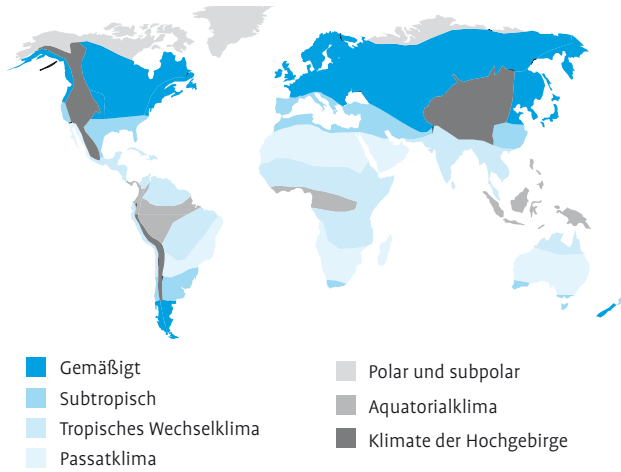


Die endemische Kanaren-Kiefer (*Pinus canariensis*) vermag als einzige Kiefer nach Feuer wieder aus dem Stamm auszutreiben. Auf den Kanaren sind durch Vulkanausbrüche ausgelöste und durch Winde angefachte Feuer eine natürliche Erscheinung. La Palma.

MODIS und anderen Satellitendaten ist ein zeitnahes Erkennen von Feuern auch in abgelegenen Gebieten möglich. Im Boden bewirken die meisten Feuer nur bis in wenige Zentimeter Tiefe eine Erhöhung der Temperatur. Unterirdische Kompartimente und Biozönosen (Pilze, Kleintiere, Diasporen, Mikroorganismen) bleiben daher von Feuer oft wenig beeinflusst.

An geothermalen Quellen treten sehr hohe Wassertemperaturen auf, welche den Siedepunkt des Wassers überschreiten können. Thermalquellen sind jedoch keineswegs ungünstige Lebensräume, da sie oft nährstoffreich sind. Selbst unter solch extremen Verhältnissen ist Leben möglich. Verschiedenen Gruppen von Bakterien und Archäen ist es gelungen, Strategien zur Existenz in sehr heißen Medien zu entwickeln. Vermutlich handelt es sich dabei um stammesgeschichtlich sehr alte Entwicklungszweige, da derartige „Sonderstandorte“ auf der Erde schon sehr lange bestehen. Aufgrund der Konstanz der Umweltbedingungen an solchen Orten wirken sie konservierend auf alte Formen und Arten. Wir finden dort keine Vertreter der rezenten zonalen Lebensgemeinschaften, sondern oft

Abb. 2.8



Klimageographische Gliederung der Erde (nach NEEF 1989).

reliktische Arten, die schon in frühen erdgeschichtlichen Zeiträumen auftraten.

Besonders energiearme Standorte befinden sich verständlicherweise unter der Erde. Doch sind auch Höhlen und selbst das Grundwasser nicht frei von Leben. Die Lebensbedingungen in diesen vom Licht abgeschotteten Zonen werden durch die Energiezufuhr aus dem Erdinneren geprägt, die stoffliche Versorgung erfolgt über das Grundwasser oder über mobile Tiere. Die Lebensräume des Grundwassers und tiefer Karsthöhlen sind äußerst konstant und wirken sozusagen als ein Archiv der Entwicklungsgeschichte. Hier trifft man ebenfalls auf stammesgeschichtlich sehr alte Arten, welche in diesem ausgeglichenen Milieu klimatische Schwankungen über Jahrtausende überdauerten, ohne in ihren Merkmalsausprägungen deutlich erkennbare Veränderungen zu zeigen. Troglobionte Organismen verbringen ihre Lebensabläufe in Höhlen. Sie profitieren insofern von der Konstanz der Umweltbedingungen, als diese zwar nur geringes Wachstum und Aktivität zulassen, aber keine Entwicklungsrisiken bergen.

Merksatz

Das Klima ist ein komplexes Prozessgeschehen, nicht ein einzeln zu fassender Mechanismus.

2.3 Das Klimasystem und seine zonale Differenzierung

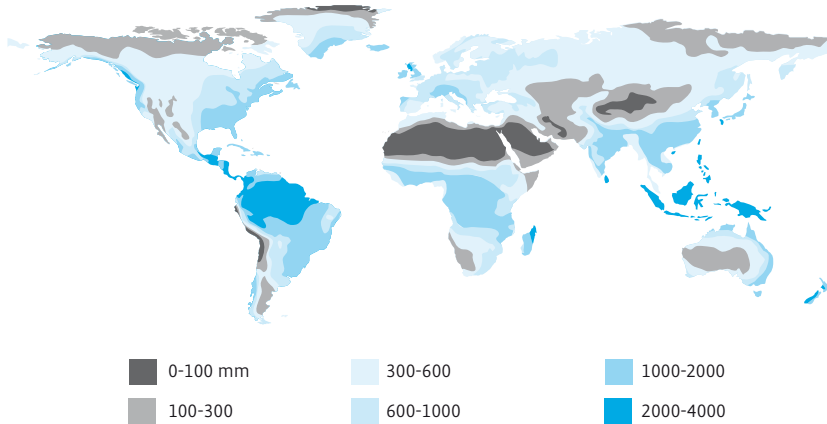
Bedingt durch die Entfernung der Sonne, die elliptische Bahn der Erde, die Neigung der Erdachse, die Erdrotation sowie weitere planetare und terrestrische Eigenschaften wie die Verteilung der Kontinente auf der Erdoberfläche, kommt es zur Ausbildung charakteristischer atmosphärischer Abläufe. Wir unterscheiden in einer zeitlichen Skala die Begriffe **Klima** für die langfristig wirkenden Rahmenbedingungen (über Monate und Jahre), **Witterung** für das jeweilige Prozessgeschehen (über Tage bis wenige Wochen) und **Wetter** für die aktuell messbare Situation (Stunden bis Tage). Standardisiert werden Klimaeigenschaften über 30 Jahre gemittelt. Als Folge des regelhaften Klimageschehens bildeten sich auf den Kontinenten charakteristische Klimazonen heraus (Abb. 2.8).

Neben der oberflächennahen Einstrahlung bzw. der Temperatur ist das zur Verfügung stehende Wasser die wichtigste Steuergröße für die Ausbildung biogeographischer Muster. Klimaeigenschaften wie Aridität bzw. Humidität werden neben dem Breitengrad und damit dem Energiehaushalt sehr stark durch die relative Lage eines terrestrischen Gebietes in Bezug zum Ozean geprägt. Sie bestimmt im Zusammenhang mit den Zirkulationsmustern und Meeresströmungen die Niederschlagsmenge und damit die Wasserverfügbarkeit. Die Lage der Wüstengebiete Namib, Atacama, Mohave oder Sahara verdeutlicht, dass die Nähe zum Ozean allein keine ergiebigen Niederschläge garantiert.

Die historischen Entwicklungen und insbesondere die **Veränderlichkeit der Klimate in der Vergangenheit** kommen als weitere Faktoren hinzu. Die heutige Ausgestaltung und Sättigung der Floren und Faunen ist auch durch die Andauer des Auftretens und die regionale Konstanz der Klimagürtel geprägt (Kap. 5).

Entscheidend für die Entwicklung und Differenzierung zonalen Eigenschaften ist die Ausbildung charakteristischer atmosphärischer Zirkulationsmuster, unter anderem durch die Coriolis-Kraft (s. a. SCHÖNWIENSE

Abb. 2.9



Die Niederschläge der Erde (mittlerer Niederschlag 1961–1990, verändert nach IPCC International Panel on Climate Change).

2003, LATIF 2004). Sie transportieren Wärme und Feuchtigkeit. Darüber hinaus machen sie sich biogeographisch als Vektoren für den Transport von biologischer Information (Sporen, Samen etc.) bemerkbar. Und folglich fördern oder unterbinden sie die Konnektivität zwischen Lebensräumen und Biomen. Der begrenzte Austausch von Luftmassen zwischen der Nord- und der Südhalbkugel ist von Bedeutung für die Erklärung globaler Muster der Verteilung von Organismen. Passiv mit dem Wind verfrachtete Diasporen werden eher longitudinal als latitudinal transportiert.

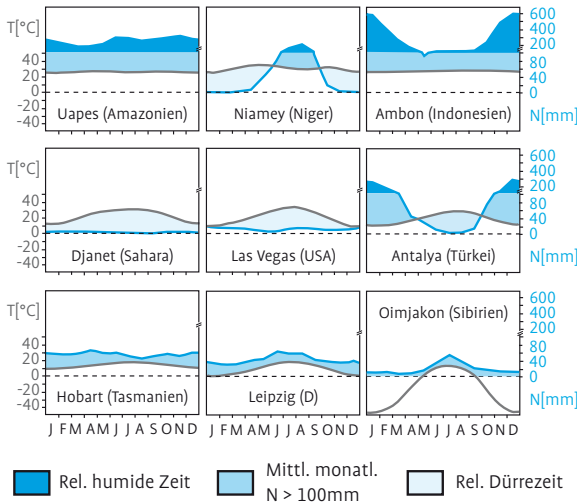
In Mitteleuropa befinden wir uns in einem Bereich mit vorwiegend zyklonal geprägter Westwindwitterung. In Verbindung mit der Nähe des Atlantiks und dem warmen Golfstrom wirkt sich diese Konstellation direkt auf das Niederschlags- und Temperaturregime aus (Abb. 2.9). Das Resultat ist ein gemäßigtes Klima als Rahmenbedingung der Ökosystementwicklung.

Biogeographische Implikationen der Klimazonen ergeben sich durch den klimatischen Energie- und Wasserhaushalt sowie über die **flächige Erstreckung** und den **Zusammenhang** der Regionen (WOODWARD 1987). Sie bestimmen die für die Entwicklung von Populationen und Lebensgemeinschaften zur Verfügung stehende Fläche und beeinflussen Floren- und Faunendifferenzierung durch Isolationseffekte. Dies ist in Südafrika sehr deutlich zu bemerken, wo die

Trockengebiete der Namib und der Kalahari eine sehr effiziente Ausbreitungsbarriere darstellen und für die Besonderheit und Isoliertheit der Kapflora verantwortlich zeichnen.

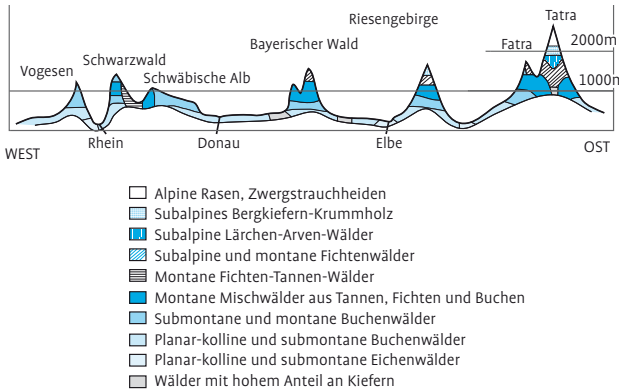
Die **klimatische Großgliederung** der Erde geht im Wesentlichen auf WLADIMIR PETER KOEPPEN (1846–1940) zurück. Sein „*Geographisches System der Klimate*“ (1936) ist ein Meilenstein der globalen Klimacharakterisierung. Unter **A-Klimate** verstehen wir warmfeuchte tropische Klimate. Der kälteste Monat liegt im Mittel über 18 °C. **B-Klimate** sind Trockenklimate unterschiedlichen saisonalen Niederschlagsregimes. Steppenklimate werden als **BS-** und Wüstenklimate als **BW-Klimate** bezeichnet. **C-Klimate** zeigen warm-gemäßigte Verhältnisse. Die Niederschläge sind ganzjährig ausreichend oder saisonal verteilt, führen aber zu keinen maßgeblichen Versorgungsdefiziten für die Vegetation. **D-Klimate** schließlich sind im borealen Bereich der Nordhalbkugel zu finden. Die Mitteltemperaturen des kältesten Monats liegen bei unter –3 °C. Einschränkung wirkt der saisonale Temperaturverlauf. Die Feuchtigkeit ist ganzjährig ausreichend. Sowohl die polnahen, vor allem arktischen, Gebiete als auch die Hochgebirge werden als **E-Klimate** geführt. LAUER & RAFIQPOOR (2002) entwickelten eine globale Klimaklassifikation, die direkt aus ökophysiologischen Eigenschaften der aktuellen Vegetation abgeleitet wird.

Abb. 2.10



Ausgewählte Klimadiagramme der verschiedenen Klimazonen.

Abb. 2.11



Schematische Höhenstufung entlang von Nord-Süd-Gradienten in Mitteleuropa (nach RICHTER 1997).

In Klimadiagrammen, die auf WALTER & LIETH (1967) zurückgehen, werden üblicherweise Temperaturen und Niederschläge in einem Jahresverlauf aus monatlichen Mittelwerten (möglichst 30-jährige Mittel) dargestellt (Abb. 2.10). Aus dem Verlauf der gemeinsam aufgetragenen Kurven kann auf die saisonale Verteilung arider und humider Verhältnisse geschlossen werden. Die Diagramme enthalten ferner Angaben zu Mini-

ma und Maxima sowie zur zeitlichen Verteilung von Frost.

Klimatische Eigenschaften sind auf verschiedene **räumliche Maßstabebenen** herunter zu brechen. Die langfristigen großräumigen Verhältnisse sind nur bedingt zur Erklärung ökologischer und biogeographischer Prozesse geeignet. Wir sprechen beim zonal wirksamen Klima vom **Makroklima**, wenn wir die regionalen bis lokalen Bedingungen ansprechen (z. B. beim Vergleich Gebirgrücken und Talraum) vom **Mesoklima** und wenn die differenzierten Verhältnisse innerhalb eines Ökosystems (z. B. an einem Waldrand oder unter einem Baum in der Savanne) gemeint sind, vom **Mikroklima**. Auf letzteres wird in diesem Buch nicht näher eingegangen.

Vorwiegend sind es Reliefeigenschaften, welche die zonalen Klimateigenschaften lokal sowie regional überprägen und zur Ausbildung eines spezifischen Mesoklimas führen. Die Höhenlage in Kombination mit der Exposition (Orientierung eines Hanges zur Himmelsrichtung) macht sich differenzierend bemerkbar. Wir unterscheiden die folgenden Höhenstufen (Abb. 2.11): Zuerst liegt die **planare** Stufe, welche allerdings nicht in allen Gebirgen erreicht wird. Sie wird gefolgt von der **kollinen** Stufe des Hügellandes. Es schließt sich die **montane** Stufe an. Diese besitzt bereits deutliche Reliefenergie und entsprechende Expositionsunterschiede. Zumeist ist sie von Wäldern beherrscht. In kontinentalen Räumen, ohne Waldwuchs, sind hier Steppen vorherrschend. Wird die Baumgrenze überschritten (bzw. das Gebiet der Steppen verlassen), schließt sich in Hochgebirgen die **alpine** Stufe an. Sie ist durch alpine Matten und eine kurze Vegetationszeit geprägt. Mit der Auflösung einer geschlossenen Vegetationsdecke geht die **nivale** Stufe einher. Sie ist mit der Schneegrenze verbunden und ermöglicht nur an wenigen Gunststandorten und auch nur über kurze Zeitphasen Organismen eine Lebensgrundlage. Es sei festgehalten, dass diese Stufen lediglich der Orientierung dienen und nicht scharf abgegrenzt werden können. In den meisten Gebirgen gilt dies auch für die **Waldgrenze**, also für das höchstgelegene Auftreten eines geschlossenen Baumbestandes.

Wie bereits angesprochen, wird die klimatisch gesteuerte Höhenabfolge von Ökosystemen durch orographische Strukturen überprägt. Besonders die Exposition, also die Ausrichtung in Bezug auf die maßgeblich wirkende Sonneneinstrahlung, und die Lage von Gebirgen in Bezug auf feuchte Luftströmungen führen zu Unterschieden (z. B. Luv-Lee-Effekte). Durch klimatische Sondersituationen kann es in kontinentalen Tälern und in abflusslosen Senken der Gebirge zu einer Umkehr der normalen Abfolge von Höhenstufen kommen (Abb. 2.12). Die Ansammlung kalter Luftmassen in Strahlungsnächten kann an solchen Orten über extreme Frosteinwirkung sogar zu waldfreien Bereichen führen.

Nicht nur in der Atmosphäre, auch im Boden ist das Auftreten von Frösten von besonderer Bedeutung für die Entwicklung von Ökosystemen. In Klimaten mit länger anhaltenden tiefen Temperaturen kann sich im Boden und den oberen Gesteinsschichten Permafrost ausbilden (Abb. 2.13). Da dessen oberflächennahe Bereiche während der Sommermonate nur kurze Zeit auftauen, regelt Permafrost die Wasserverfügbarkeit und damit die ökosystemare Aktivität. Durch stauende Wirkung auf den vertikalen Sickerwassertransport kommt es unter Umständen zu Sauerstoffmangel im Boden. Permafrost ist keineswegs auf die arktischen Gebiete begrenzt. Auch unter der schneearmen kontinentalen Tundra und in kontinentalen Hochgebirgen (Tibet) stellt sich Dauerfrost ein. Eine Klimaerwärmung kann mittelfristig durch das Abtauen des Permafrostes überproportionale ökosystemare Reaktionen auslösen. Das Abschmelzen von Permafrost führt zu karstähnlichen Erscheinungen (Thermokarst), verbunden mit der Ausbildung von Seen und Mooren. In Sibirien wird in den kommenden 100 Jahren mit einer nordwärts gerichteten Verschiebung des Permafrostes um 10 Breitengrade gerechnet. Durch die Freisetzung von Methan und Kohlendioxid aus dem Permafrost ist ein verstärkender Effekt auf die Klimaänderungen zu erwarten.

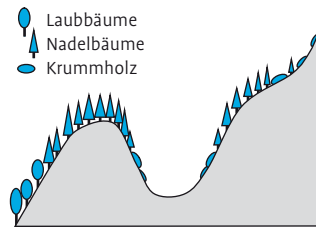


Abb. 2.12

Lokalklimatische Inversion der Höhenstufen im Hochgebirge als Folge winterlicher Kaltluftansammlung in einer Doline. In Strahlungsnächten können in der Senke durch Kaltluftabfluss extrem niedrige Temperaturen erreicht werden. An solchen Orten finden sich subalpine Enklaven extrazonal unterhalb der eigentlichen Höhenstufe.



Abb. 2.13

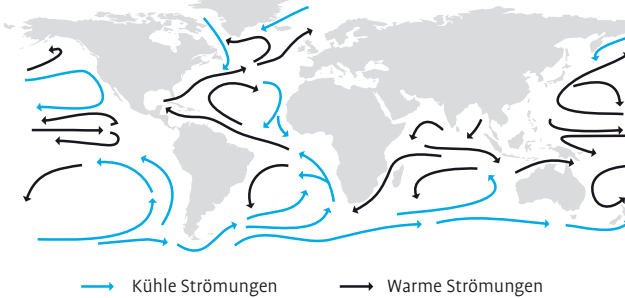
Verteilung und Mächtigkeit des rezenten Permafrost auf der Nordhalbkugel (nach STRAHLER & STRAHLER 2005).

2.4 Druck und Strömungen

Bezüglich der weiteren wirksamen werden physikalischen Faktoren sollen verschiedenartige Strömungen und Druckeinwirkungen angesprochen werden. Sie gehen oft mit mechanischem Stress oder auch direkten Zerstörungen einher. Je nach Medium (Luft, Wasser, Boden) ist die Einwirkung von derartigen Belastungen sehr unterschiedlich.

Die **atmosphärischen Druckverhältnisse** auf der Erde und der **Wasserdruck** in den Gewässern sind als allgegenwärtige ökologische Rahmenbedingungen mit der Ausbildung großräumiger Muster verbunden. Sie zeigen nur graduelle Veränderungen im Raum.

Abb. 2.14



Die oberflächennahen Meeresströmungen werden durch die Erdumdrehung, die Erwärmung der Meeresoberfläche durch die Sonneneinstrahlung sowie durch die atmosphärischen Zirkulationsmuster angetrieben und sind für den globalen Transport von Wärme und Nährstoffen bestimmend.

Regionale Unterschiede in der Erwärmung von Luftmassen und Wasserkörpern beeinflussen die Dichte dieser Medien und damit die Druckverhältnisse. Entlang von Druckgradienten ergeben sich Massenbewegungen der Luft und des Wassers, welche über Windsysteme und Meeresströmungen als Ausbreitungsvektoren enorme Bedeutung für die Biogeographie besitzen (Abb. 2.14).

Druck- und Massenunterschiede bewirken Ausgleichsbewegungen (Strömungen).

Abb. 2.15



Rot-Buchen (*Fagus sylvatica*) als Windflüchter an der Ostseeküste auf dem Darß. Die stetige Windeinwirkung bewirkt die Ausbildung spezifischer Wuchsformen bei ausdauernden Pflanzen.

Windsysteme sind über physikalische Beziehungen zwischen Druck und Temperatur zu erklären. Die insulationsbedingte Erwärmung von Luftmassen, Wasserkörpern oder Oberflächen führt zu Druckunterschieden, welche Luftbewegungen auslösen. Eine andere Form des Ausgleichs von Druckunterschieden sind thermische Prozesse, wie der Föhnwind des Voralpenlandes aufzeigt.

Besonders auffällig sind die Effekte von Strömungen in Fließgewässern. Tiere verschiedener Verwandtschaftskreise haben diesbezügliche konvergente Anpassungen entwickelt. Stromlinienartige Körperformen minimieren den Energieaufwand für Bewegung und verhindern Verdriften. Insektenlarven können aufgrund ihrer Körperformen den verschiedenen Strömungseigenschaften von Fließgewässern zugeordnet werden.

Windsysteme und Strömungen in Gewässern wirken allerdings keinesfalls nur einschränkend auf die Organismen. Auch wenn Stürme und Hurricanes, Hochwässer und Sturmfluten erhebliche Schäden hervorrufen können und zum Tod zahlreicher Individuen beitragen, so handelt es sich doch sowohl um potente Vektoren wie auch um starke gestalterische Kräfte, welche neuen Lebensraum verfügbar machen. Pflanzen haben sich in ihren Ausbreitungsmechanismen daran angepasst. Die globalen Windsysteme bewirken die Verbreitung des Aeroplankton über weite Strecken (Pollen, Mikroorganismen, Sporen).

Die physikalische Energie des Windes bewirkt vielfache ökologische Reaktionen. Vögel haben den Lebensraum der Luft mit Hilfe des Windes erobert. An den besonders windexponierten Küsten sowie im Hochgebirge bildeten sich spezifische Vegetationsformen als Anpassung an die stete Windenergie heraus (Abb. 2.15).

Winde wirken auch als Agens für den Stofftransport. In vegetationsarmen Gebieten werden erhebliche Mengen an Feinmaterial verfrachtet. Saharastaub auf alpinen Gletschern und die Lössböden des Periglazials bezeugen die Bedeutung dieses Prozesses. Die Deposition großer Mengen von Stäuben in den Ozeanen bewirkt dort sozusagen eine Düngung, die mit Algenblüten verbunden ist.

Ein beeindruckendes Beispiel für die Wechselwirkung zwischen Vegetation und