
Entropie und Biodiversität: Ökologische Potentiale der Artenvielfalt

Martin Jenssen

Waldkunde-Institut Eberswalde GmbH, Dorfstraße 27, 16248 Hohensaaten
jenssen@waldkunde-eberswalde.de

Summary. Es wird die Hypothese verfolgt, dass jedes Ökosystem ein definiertes Potential der Biodiversität besitzt. Dieses Potential lässt sich als maximale Informationsentropie des entsprechenden Ökosystemtyps quantifizieren. In einem bestimmten biogeografischen Kontext wird es durch die Qualität der Lebensräume, also die ökologischen Rahmenbedingungen begrenzt. Diese Hypothese wird anhand einer umfassenden Datenbank der mitteleuropäischen Waldvegetation für die Diversität der Pflanzenarten verifiziert. Von der Modellierung ökologischer Potentiale der Biodiversität werden ein verbessertes Verständnis der Zusammenhänge zwischen Biodiversität und Funktionsweise ökologischer Systeme sowie wichtige Grundlagen für ein nachhaltiges Biodiversitätsmanagement in der Kulturlandschaft erwartet.

1 Einleitung

Die ungeheure Vielfalt der Lebensformen unseres Planeten, die gemeinhin mit dem Sammelbegriff Biodiversität bezeichnet wird, ist das erstaunliche Ergebnis der biologischen Evolution, die als eine unendliche Kette von aufeinander folgenden zyklischen Prozessen der Selbstorganisation biologischer Information aufgefasst werden kann [1–3]. Biodiversität wird dabei auf unterschiedlichen Ebenen, angefangen mit der genetischen Diversität auf der Ebene von Populationen über die Artendiversität auf der Ebene von Biozönosen bis hin zur Diversität von Ökosystemtypen auf der Landschaftsebene definiert. Jedes Individuum, jede Lebensgemeinschaft und erst recht jeder Landschaftsausschnitt ist Speicher einer ungeheuren Menge an biologischer Information. Je größer die Anzahl der Arten und je vielfältiger die genetische Struktur der Individuen innerhalb der Populationen, die einen bestimmten Landschaftsausschnitt besiedeln, desto höher ist die Menge an neuartiger, sich nicht reproduzierender Information über komplexe biologische Zustände, die wir in diesem Landschaftsausschnitt gewinnen können. Es war daher nahe liegend, dass die Shannonsche Informationsentropie von Ökologen schon frühzeitig als ein Maß für biologische Diversität verwandt wurde [4].

Die Shannonsche Informationsentropie als Diversitätsmaß ist Ausdruck der in einem ökologischen System *gebundenen* Information [5] über die relativen Häufigkeiten verschiedener Arten, Proteine oder Allele. Sie repräsentiert die strukturelle Determiniertheit eines ökologischen Zustandes, ist also nach [6] *strukturelle* Information im Unterschied zu *funktionaler* Information. Quantifiziert wird ausschließlich die Syntax der Information, nicht jedoch die Bedeutung dieser Information, der semantische Informationsgehalt. Ebenso wenig, wie aus einer hohen Informationsentropie einer Nachricht auf eine hohe Relevanz der Information für den Empfänger der Nachricht geschlossen werden kann, folgen aus einer hohen Biodiversität per se bestimmte ökologische Eigenschaften oder Funktionen. So gehört die Gleichsetzung von hoher Vielfalt mit hoher ökologischer Stabilität oder hoher Naturnähe zu den noch immer verbreiteten, aber falschen Paradigmen der Ökologie [7].

Der wissenschaftliche Zugang zur Funktionalität von Biodiversität beginnt mit der Messung und Modellierung struktureller Information in biologisch-ökologischen Systemen. Über die Erforschung der Zusammenhänge zwischen der strukturellen Information und den an die Ökosystem-Strukturen gebundenen Prozessen gelangt man letztlich zu einem funktionalen Verständnis, also zum semantischen Informationsgehalt der Biodiversität.

2 Quantifizierung von Artenreichtum und Artendiversität

Die in dieser Arbeit beschriebenen Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Diversität der Arten, wobei im Abschnitt 6 Argumente angeführt werden, die eine Verallgemeinerung der erzielten Ergebnisse für weitere Ebenen der Biodiversität nahe legen.

Es ist in der Ökologie allgemein bekannt, dass die Zahl der Arten mit der Größe der untersuchten Fläche zunimmt. Ein allgemeiner Zusammenhang zwischen der Fläche A und der Anzahl S der auf dieser Fläche lebenden Arten in Form eines Potenzgesetzes

$$S = cA^z \quad (1)$$

wurde von Arrhenius [8] publiziert (c , z - empirische Konstanten) und ist auf regionalen Skalen gültig [9]. Hubbell [10] leitete die Arrhenius-Gleichung (1) aus seiner "Einheitlichen Neutralen Theorie der Biodiversität und Biogeographie" ab, die eine Verallgemeinerung der Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeographie von MacArthur und Wilson [11] darstellt. Aus diesen Theorien folgt, dass Flächen-Arten-Beziehungen durch stochastische Prozesse der Artbildung, Dispersion und Auslöschung auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Skalen erklärt werden können.

Die Artenausstattung eines Gebietes ist jedoch nicht nur eine Funktion von Fläche und Zeit, sondern vor allem auch von seiner Habitatqualität abhängig.

Die Habitatqualität für Primärproduzenten wird durch ökologische Faktoren wie Klima, Boden oder Relief bestimmt, die ihrerseits die Wechselwirkungen zwischen den Produzenten steuern. Natürliche Konkurrenzbeziehungen werden dabei durch menschliche Einflüsse, vor allem durch die Art und Weise der Landnutzung modifiziert und häufig sogar dominiert. Auf der Landschaftsebene ist Artenreichtum in starkem Maße abhängig von Habitatvariabilität und -heterogenität, gerade komplexe Kulturlandschaften zeichnen sich häufig durch eine hohe Artenvielfalt aus [12].

Wie die Ergebnisse dieser Arbeit bestätigen, wird Artenreichtum sowohl durch qualitative als durch quantitative Faktoren bestimmt. Die dargestellten Untersuchungen basieren auf der Definition von Ökosystemtypen, die im Hinblick auf Vegetationsstrukturen, ökologische Standortfaktoren und ökosystemare Prozesse wie Nährstoffhaushalt, Konkurrenz und Nettoprimärproduktion weitgehend homogen sind [13–15]. Effekte der ökologischen Habitatqualität können unterschieden werden von reinen Flächen- und Zeiteffekten durch die Analyse einer hinreichenden Anzahl von Probeflächen definierter Größe, die gleichen bzw. verschiedenen Ökosystemtypen zugeordnet werden.

Neben dem *Artenreichtum*, der durch die Artenzahl S gegeben ist, wird in dieser Arbeit die über die Shannonsche Informationsentropie definierte *Artendiversität* untersucht, die sowohl die Artenzahl als auch die relative Häufigkeit des Vorkommens der Arten umfasst:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (2)$$

Die p_i werden häufig über die Anzahl der Individuen definiert. Hier stehen die p_i für die prozentualen Anteile der Art i an der Gesamtflächendeckung aller Arten,

$$p_i = \frac{D_i}{\sum_{j=1}^S D_j} \quad (3)$$

wobei D_i die Flächendeckung der Art i auf einer definierten Probefläche (Deckungsprozent) bezeichnet. Diese Definition unterstützt die Verwertung vorhandener Daten, da die meisten Vegetationsanalysen keine Pflanzenzahlen sondern Deckungswerte enthalten. Vor allem jedoch steht die Bodenbedeckung der Pflanzen in einem sehr viel engeren Zusammenhang zur Inanspruchnahme der Ressourcen des Pflanzenwachstums und zu den Konkurrenzverhältnissen zwischen den Pflanzen als die Individuenanzahl, insbesondere wenn Pflanzenarten sehr unterschiedlicher Größe betrachtet werden, wie dies in Wäldern der Fall ist.

Die p_i können auch als Wahrscheinlichkeit interpretiert werden, bei einer Stichprobe auf der vegetationsbedeckten Fläche eine bestimmte mit i indizierte Art anzutreffen. Die Entropiefunktion H ist ein Maß für die Unbestimmtheit der Verteilung der Pflanzenarten. Sie nimmt sowohl mit der Artenzahl S als auch mit der Gleichverteilung (evenness) E der Arten gemäß

$$H = E \ln S \quad (4)$$

zu. E variiert zwischen 0, wenn nur eine Art auf der Probefläche dominiert, und 1, wenn alle Arten mit gleicher Deckung auftreten.

Im Folgenden wird gezeigt, dass die als Informationsentropie definierte Pflanzenartendiversität H nach Gln. (2-4) nicht wie die Artenzahl S mit zunehmender Untersuchungsfläche über alle Grenzen wächst, sondern gegen einen asymptotischen Grenzwert H_{\max} strebt [16]. Diese maximale Informationsentropie definiert ein zeit- und flächeninvariantes Potential der Pflanzenartendiversität eines bestimmten Ökosystemtyps. Dieses Potential wird durch den regional verfügbaren Artenpool und die ökologischen Ansprüche der mit einander vergesellschafteten Arten, also die ökologischen Faktoren im Sinne von Tansley und Chipp [17] begrenzt.

3 Material und Methoden

Die Untersuchungen basieren auf einer digitalen Datenbank der Waldvegetation mit knapp 11000 Vegetationsaufnahmen aus mitteleuropäischen Wäldern und Forsten aus dem Zeitraum zwischen 1950 und 2005. Untersucht werden nur die Hauptstadien der Wälder (Baumholzstadien), also reife Wälder mit geschlossenen Kronendächern. Die Flächengrößen der Aufnahmen orientieren sich am Quadrat der Baumhöhe und variieren zumeist zwischen 400 und 1600 m². Im Rahmen dieser Vegetationsanalysen wurden knapp 1500 verschiedene bodenbewohnende Gefäßpflanzen, Moose und Flechten erfasst. Die Pflanzendeckungen wurden auf einer Skala mit den Klassen r (sehr geringe Deckung, sehr wenig Individuen), $+$ (geringe Deckung, wenig Individuen), 1%, 2%, ..., 10%, 15 %, ..., 100% aufgenommen. Für die numerische Auswertung wurde $r = 0,01\%$ und $+$ = 0,2% gesetzt. Weiterhin sind für die Vegetationsaufnahmen Daten über wichtige Standortfaktoren wie Klima, Relief und Boden in unterschiedlicher Dichte und Auflösung vorhanden.

Die Vegetationsaufnahmen wurden nach den in [15] dargestellten Verfahren basierend auf den von Hofmann [18] entwickelten Prinzipien der Vegetationsgliederung verschiedenen Ökosystemtypen zugeordnet. Die Vegetationsgliederung erfolgt demnach nicht nach dem Vorkommen oder Fehlen einzelner Arten, sondern nach der Kombination verschiedener Arten bzw. Artengruppen nach Qualität und Quantität, also unter Berücksichtigung ihrer Mengenfaltung (Deckungswerte). Es konnte gezeigt werden, dass die so definierten Vegetationstypen auch durch eine weitgehende Homogenität in den standörtlichen oder ökologischen Faktoren sowie in den wesentlichen Prozesseigenschaften gekennzeichnet sind, also Ökosystemtypen [13–15] darstellen.

Um aus den kleinflächigen Vegetationsaufnahmen Kennzahlen der Artenvielfalt für größere räumliche Skalenebenen abzuleiten, wurden die einem

definierten Ökosystemtyp zugeordneten N Einzelaufnahmen mit einer individuellen Flächengröße A_j zu zusammengesetzten Aufnahmen mit Flächengrößen $\sum_{j=1}^n A_j$ kombiniert, wobei $n = 1 \dots N$. Im Ergebnis erhält man N Stichproben, wobei die erste Stichprobe aus den N Einzelaufnahmen mit individuellen Flächengrößen A_j und die letzte Stichprobe aus nur einer zusammengesetzten Aufnahme mit der Gesamtfläche $\sum_{j=1}^N A_j$ besteht. Für $1 < n < N$ wurde statt der theoretisch möglichen $\binom{N}{n}$ Kombinationen n -ter Ordnung jeweils eine Zufallsstichprobe aus maximal 1000 Kombinationen gebildet. Zu jeder dieser $n = 1 \dots N$ Zufallsstichproben wurden die mittleren Artenzahlen $\langle S \rangle$ und die mittleren Artendiversitäten $\langle H \rangle$ (Informationsentropien nach Gl. (2, 3)) über der mittleren Flächengröße $\langle \sum_{j=1}^n A_j \rangle$ abgetragen. Ein über die Mittelwertbildung von Einzelaufnahmen verschiedener Flächengröße zu erwartender Fehler kann praktisch vernachlässigt werden, da die zu einem Ökosystemtyp gehörigen Aufnahmen in der Regel identische oder bestenfalls geringfügig variierende Flächengrößen besitzen. Im Ergebnis erhält man die in den Abbildungen 1 und 2 als durchgezogene Linien dargestellten berechneten Kurvenverläufe.

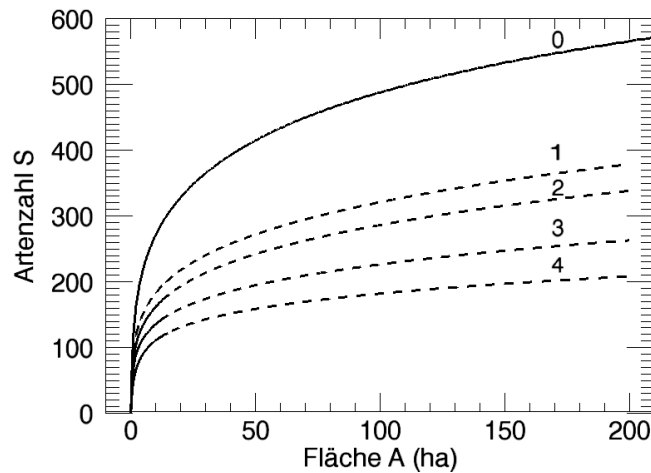


Fig. 1. Die Anzahl der Pflanzenarten S in Abhängigkeit von der Untersuchungsfläche A , ermittelt aus einer Stichprobe von 2679 Buchenwäldern des nördlichen Mitteleuropa (obere Kurve 0) sowie für 4 edaphisch verschiedene Buchenwald-Ökosystemtypen des nordmitteleuropäischen Tieflands: 1 Eschen-Buchenwald auf grundwassernahen, nährstoffreichen und karbonathaltigen Lehmböden, 2 Perlgras-Buchenwald auf frischen, nährstoffkräftigen Lehmböden, 3 Flattergras-Buchenwald auf mäßig frischen Sand-Lehmböden kräftiger bis mittlerer Nährstoffversorgung, 4 Schattenblumen-Buchenwald auf mäßig frischen Sandböden mittlerer bis ziemlich armer Nährkraft. Die durchgezogenen Kurvenabschnitte wurden nach der im Abschnitt 3 dargelegten Methode berechnet, die durchbrochenen Kurvenabschnitte nach Gl. (5) modelliert.

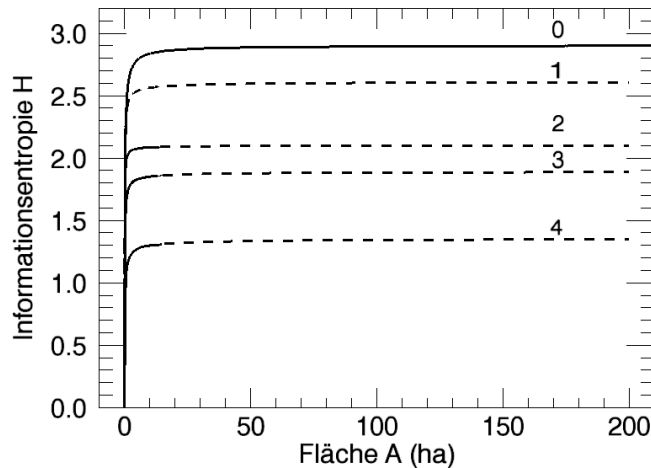


Fig. 2. Die als Informationsentropie berechnete (durchgezogen) bzw. nach Gl. (8) modellierte (durchbrochen) Diversität der Pflanzenarten H in Abhängigkeit von der Untersuchungsfläche A für die in Abb. 1 dargestellten Grundgesamtheiten. Die Informationsentropie strebt gegen einen durch die ökologischen Rahmenbedingungen bestimmten Grenzwert, der als ökologisches Potential der Artendiversität bezeichnet wird.

In einem weiteren Schritt wurden verschiedene nichtlineare Modelle mit Hilfe eines iterativen Gradienten-Entwicklungs-Algorithmus unter Minimierung der mittleren quadratischen Abweichungen an die berechneten Kurvenverläufe angepasst.

4 Ergebnisse

Die Analyse der mittleren Artenzahlen ergab für alle untersuchten Grundgesamtheiten, also für verschiedene Ökosystemtypen und Gruppen von Ökosystemtypen das übereinstimmende Ergebnis, dass die Pflanzenartenzahl mit zunehmender Untersuchungsfläche unbegrenzt ohne Tendenz einer Sättigung ansteigt (Abb. 1). Die auf Flächen der Flächengröße A im Mittel vorgefundene Artenzahl S wird mit hoher Genauigkeit durch folgende Gleichung beschrieben:

$$S(A) = c \frac{A^m}{(A + A_S)^n} \quad (5)$$

Die Parameter c , m , n und A_S sind Konstanten, die für jeden untersuchten Ökosystemtyp gefittet wurden. Es ergibt sich eine sehr hohe Übereinstimmung zwischen den berechneten und den modellierten Kurvenverläufen für Flächen größer als 1 Hektar (Abb. 3). Für große Flächen $A \gg A_S$ bzw. regionale räumliche Skalen folgt aus Gl. (5)

$$S(A) \propto cA^{m-n} = cA^z \quad (6)$$

die Arrhenius-Gleichung (1), die eine Lösung der gewöhnlichen Differentialgleichung

$$\frac{dS}{dA} = C_S S^\lambda \quad (7)$$

mit $C_S = (c/z)^z$ und $\lambda = 1 - 1/z$ ist. Die Berechnungen ergaben $0,1 < z < 0,5$ und folglich $\lambda < -1$. Gleichung (7) mit $\lambda < -1$ beschreibt einen parabolischen Wachstumsprozess, wobei der Anstieg der Artenzahl umso schwächer mit der analysierten Fläche zunimmt, je mehr Arten bereits vorhanden sind. Allerdings bleibt dieser Anstieg für jede endliche Artenzahl S positiv und folglich wird keine Sättigung der Flächen-Arten-Relation erreicht.

Die Shannon-Information H nach Gln. (2, 3) genügt der Funktion

$$H(A) = H_{\max} \left[1 - \left(\frac{A_H}{A + A_H} \right)^k \right] \quad (8)$$

Die drei Parameter H_{\max} , A_H und k sind gefittete Konstanten. Das Modell beschreibt die Daten mit sehr hoher Genauigkeit für Flächen größer als 1 Hektar (Fig. 3).

Die Ableitung von Gl. (8) nach der Fläche A ergibt

$$\frac{dH}{dA} = C_H (H_{\max} - H)^x \quad (9)$$

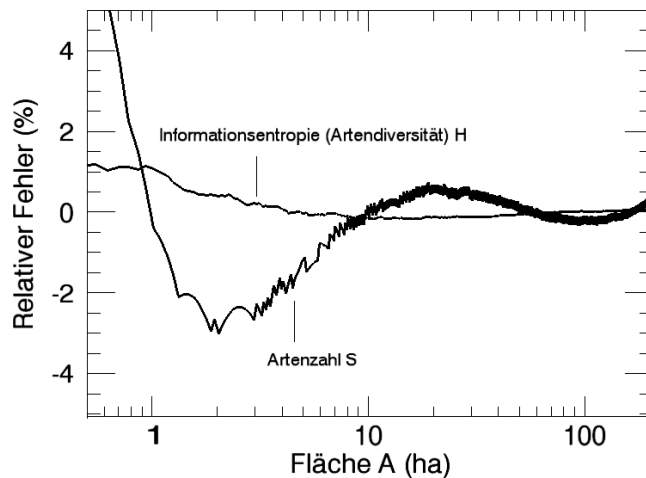


Fig. 3. Relative prozentuale Abweichungen der nach Gl. (5) modellierten Artenzahl S und der nach Gl. (8) modellierten Informationsentropie (Artendiversität H von den aus einer Stichprobe von 2679 Buchenwäldern des nördlichen Mitteleuropa (Abb. 1-0, 2-0) berechneten Werten.

wobei $C_H = \frac{k}{A_H \sqrt[k]{H_{\max}}}$ und $\chi = 1 + 1/k$. Die Berechnungen zeigen, dass $0,1 < k < 1,2$ und folglich $\chi > 1$.

Die als Informationsentropie definierte Artendiversität genügt somit einem hyperbolischen Sättigungsprozess, bei dem ein endlicher Entropiewert asymptotisch angenähert wird [19]. Aus Gln. (8) bzw. (9) folgt unmittelbar:

$$\lim H(A)_{A \rightarrow \infty} = H_{\max} \quad (10)$$

H_{\max} kann durch numerische Anpassung von Gl. (8) aus einer begrenzten Anzahl von Stichproben mit hoher Genauigkeit berechnet werden.

Mittels der Gln. (6) und (8) erhält man für die Gleichverteilung (Evenness) E der Arten nach Gl. (4) mit zunehmender Fläche A :

$$E(A) \propto \frac{H_{\max}}{\ln c z \ln A} \left[1 - \left(\frac{A_H}{A} \right)^k \right] \quad (11)$$

Das bedeutet, dass die Gleichverteilung E als ein Maß der Zufälligkeit oder Unvorhersagbarkeit der Verteilung der jeweils auf der Fläche vorhandenen Arten mit zunehmender Untersuchungsfläche A bei stetig wachsender Artenzahl S monoton abnimmt (Abb. 4).

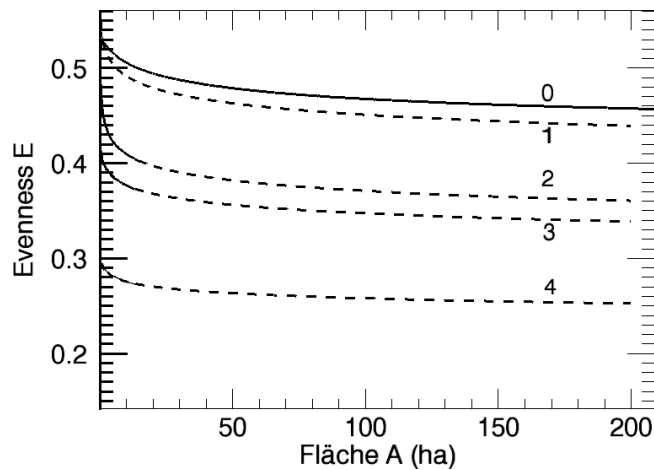


Fig. 4. Gleichverteilung der Pflanzenarten (Evenness) E nach Gl. (4) in Abhängigkeit von der Untersuchungsfläche A . Weitere Erläuterungen in der Unterschrift zu Abb. 1.

5 Diskussion

In der Arrhenius-Gleichung (1) spiegelt sich das Wirken stochastischer Prozesse der Einwanderung und Auslöschung von Arten wieder [10]. Mit wachsender Anzahl der Stichproben bzw. Erweiterung der Untersuchungsfläche treten immer neue Arten mit in der Regel geringen Vorkommen hinzu, während andere dafür wieder verschwinden. Die auf der Gesamtfläche akkumulierte Artenzahl S nimmt daher mit der Flächengröße A stetig zu. Die Untersuchungen bestätigen die Gültigkeit des Arrhenius-Gesetzes (1) auf regionalen Skalen. Abweichungen auf lokaler Ebene können mittels des zusätzlichen Parameters A_S nach Gl. (5) berücksichtigt werden. Auf sehr großen (globalen) räumlichen Skalen kommt es gegenüber Gl. (1) zu einem starken Anstieg der Artenzahlen, wenn andere biogeografische Regionen mit neuartigen Artenpools, also einer anderen Evolutionsgeschichte erreicht werden [10].

Die in dieser Arbeit untersuchten Flächen-Arten-Relationen beziehen sich jedoch nicht auf heterogen zusammengesetzte Landschaftsausschnitte, sondern auf räumlich disjunkte Flächen jeweils eines Vegetations- bzw. Ökosystemtyps und sind damit per definitionem auf die regionale Skala beschränkt. Die Gültigkeit der Beziehung ist an den Definitionsbereich des jeweiligen Ökosystemtyps gebunden. Aus der Kenntnis der relativen Anteile verschiedener Ökosystemtypen in einer Landschaft können flächenrepräsentative Stichproben von Vegetationsaufnahmen zusammengestellt und über eine Anpassung der Parameter der Modellgleichung (5) Artenzahlen auf regionale Ebenen extrapoliert werden. Eine Region ist um so artenreicher, je höher ihre Vielfalt an Ökosystemtypen und je artenreicher die einzelnen Ökosystemtypen sind (Abb. 1).

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der über die Informationsentropie H definierten Artendiversität, die neben dem Artenreichtum auch die relative Mengenfaltung der Arten berücksichtigt. Angesichts des unbegrenzten Anstiegs der Artenzahl S erweist sich die Existenz einer oberen Grenze H_{\max} der Shannon-Diversität als nichttrivial. Die Existenz eines Grenzwertes bringt zum Ausdruck, dass nur eine begrenzte Anzahl von Arten mit hoher Regelmäßigkeit und in nennenswerter Mengenfaltung auftritt und auf immer größerer Fläche reproduzierbare Vegetationsmuster ausbildet. Nachdem eine relativ geringe Anzahl von Flächenstichproben zu dem jeweiligen Vegetationstyp erfasst wurde, kann aus weiteren Wiederholungen kein nennenswerter Zuwachs an vegetationsstruktureller Information mehr gewonnen werden.

Diese Erkenntnis ist von grundlegender Bedeutung für Fragen des “up-scaling” bzw. der Regionalisierung ökologischer Information. Wenn sich die jeweiligen Vegetationsmuster auch unter vergleichbaren ökologischen Bedingungen reproduzieren, können aus der Kenntnis der ökologischen Rahmenbedingungen (Klima, Boden, Relief, Bewirtschaftung) Vegetationsstrukturen vorhergesagt werden. Entscheidend ist jedoch, dass die strukturelle Informa-

tion funktionale Information kodiert. Zusammenhänge zwischen Vegetationsstrukturen und an diese Strukturen gebundene Prozesse z.B. des Energie- oder Stoffhaushaltes können an wenigen Repräsentanten eines Ökosystemtyps untersucht und auf große Flächen des gleichen Typs übertragen werden. Voraussetzung ist jedoch die Definition von Ökosystemtypen über eine weitgehende Homogenität sowohl der Vegetationsstrukturen als auch der standörtlichen Faktoren und der ökosystemaren Prozesse [13–15].

Der asymptotische Grenzwert der Informationsentropie H_{\max} kann als ökologisches Potential der Pflanzenartendiversität des jeweiligen Ökosystemtyps interpretiert werden. Dieses ökologische Potential beschreibt die aufgrund der ökologischen Rahmenbedingungen, d.h. der jeweiligen standörtlichen "Koordinate" des Ökosystemtyps bei gegebener pflanzengeografischer Situation mögliche Pflanzenartendiversität und ist damit Ausdruck gesetzmäßiger Zusammenhänge zwischen Standort und Pflanzengemeinschaft [20]. In dem in Abb. 2 gewählten Beispiel werden die deutlich unterschiedenen Diversitätspotentiale vor allem durch die unterschiedlichen Ressourcen des Bodens bestimmt. Das Potential der Artendiversität in Buchenwäldern des nordmitteleuropäischen Tieflands ist sehr niedrig auf ziemlich armen bis mittelmäßig nährstoffversorgten Sandböden mit eher geringer Wasserhaltekapazität (Abb. 2-4), nimmt deutlich zu auf lehmhaltigen und nährkräftigen Böden hoher Wasserspeicherfähigkeit (Abb. 2-3, 2-2) und erreicht einen sehr hohen Wert auf nährstoffreichen, karbonatischen Lehm Böden unter dauerhaftem Grundwassereinfluss (Abb. 2-1).

Mit dem ökologischen Diversitätspotential verfügt man über ein flächen- und zeitinvariantes Maß der durch die ökologischen Rahmenbedingungen festgelegten Habitatkapazität eines Ökosystems. Die aktuelle Diversität kann von diesem Potential im Einzelfall erheblich abweichen. So ist das Diversitätspotential für die Ökosystemtypengruppe der nordmitteleuropäischen Buchenwälder (Abb. 2-0) auf wenigen zehn oder hundert Hektar nicht erreichbar, da die in dieser Gruppe erfasste ökologische Spannbreite vom Tiefland über das Hügelland bis in die unteren Berglagen auf solch einem kleinen Raum nicht realisiert ist. Das Beispiel zeigt aber, dass auch ganze Landschaften durch definierte Diversitätspotentiale gekennzeichnet werden können und diese Landschaftspotentiale mit der Heterogenität des Ökosystemtypen-Mosaiks zunehmen. Die Abweichung der aktuellen von der potentiellen Artendiversität ist in starkem Maße von der Ökosystemgeschichte abhängig. Haben in der Vergangenheit starke Veränderungen der ökologischen Bedingungen stattgefunden, die mit einem Artenverlust verbunden waren, kann es viele Jahrzehnte oder gar Jahrhunderte dauern, bis die Arten, die den aktuellen ökologischen Bedingungen entsprechen, eingewandert sind und ihre typische Mengenfaltung erreicht haben.

Der Nachweis eines von den ökologischen Rahmenbedingungen abhängigen Maximalwertes der Informationsentropie gestattet eine vertiefte Diskussion des heuristischen Prinzips der maximalen Informationsentropie [21, 22], dessen

physikalische Anwendbarkeit für Nichtgleichgewichtssysteme kontrovers diskutiert wird [3, 23]. Die ökologischen Potentiale der Artendiversität entsprechen den unter einer bestimmten Konstellation ökologischer Standortfaktoren wahrscheinlichsten Verteilungen von Arten aus einem in einer biogeografischen Region vorhandenen Artenpool. In der Regel ist es nur ein Bruchteil der Arten, der aus dem Gesamtpool durch die ökologischen Faktoren ausgelesen wird. So treten von den anderthalb Tausend in unserer Datenbank der mitteleuropäischen Waldvegetation erfassten Pflanzenarten unter den ökologischen Bedingungen natürlicher Schattenblumen-Buchenwälder (Abbn. 1, 2) nur 4 Arten mit hoher Regelmäßigkeit und Deckungswerten von mindestens 10 % auf [24].

Bei gegebenem Artenpool werden auf hinreichend großen Flächen und nach hinreichend langen Zeiten weitgehend konstanter ökologischer Bedingungen im Einklang mit diesen Bedingungen stehende Zustände maximaler Informationsentropie bzw. Artendiversität angestrebt. Die Anwendbarkeit des Prinzips der maximalen Informationsentropie impliziert jedoch keinesfalls, dass die Informationsentropie bzw. Artendiversität stetig anwachsen muss, insbesondere auch nicht auf evolutionsgeschichtlichen Zeitskalen. Treten z.B. neue Arten durch Prozesse der Artbildung oder durch Immigration aus fremden Artenreichen auf, so kann dies durchaus auch mit einer Absenkung der Informationsentropie bzw. Artendiversität verbunden sein, wenn diese neuen Arten an die gegebenen ökologischen Verhältnisse besser angepasst sind und damit vorhandene Arten zurückdrängen oder auslöschen. Mit dem Auftreten neuer Arten oder auch neuartiger Konstellationen von Umweltfaktoren entstehen neue Ökosystemtypen mit veränderten, häufig niedrigeren Potentialen der Artendiversität. So wurden im Ergebnis der Einwanderung der konkurrenzstarken Baumart Buche in Mitteleuropa zwischen dem Atlantikum und dem Subatlantikum, also vor etwa 4 bis 2 Tausend Jahren hochdiverse Eichen-Mischwälder durch geringdiverse Buchenwälder ersetzt. Heute führt die Einwanderung von Neophyten in Mitteleuropa zur Selbstorganisation neuartiger Ökosystemtypen häufig geringer Artendiversität. Sind die neu auftretenden Arten und ihre ökologischen Ansprüche hinreichend genau bekannt, kann das Prinzip der maximalen Informationsentropie zur Vorhersage dieser neuen Ökosystemtypen und ihrer Diversitätspotentiale genutzt werden.

6 Ausblick

Eine Art ist eine Gruppe von sich miteinander fortpflanzenden Populationen, die reproduktiv (genetisch) durch physiologische oder Verhaltensbarrieren von anderen derartigen Gruppen isoliert ist [25, 26]. Artenvielfalt entsteht somit auf der Grundlage individueller Vielfalt innerhalb und zwischen Populationen, die ihrerseits durch ökologische Faktoren über den Mechanismus natürlicher Selektion gesteuert wird. Aus diesem Grunde ist zu erwarten,

dass ähnliche Sättigungskurven, wie sie in dieser Arbeit für die Artendiversität gefunden wurden, auch für die genetische Diversität existieren. In diesem Falle können DNA-Analysen, die an Individuen verschiedener Populationen unter ähnlichen ökologischen Bedingungen durchgeführt werden, genutzt werden, um ökologische Potentiale der genetischen Diversität von Arten für unterschiedliche Ökosystemtypen (Meta-Populationen) zu modellieren und zugehörige potentielle Allel-Verteilungen zu konstruieren.

Theoretisch ist es möglich, für unterschiedliche Ökosystemtypen ökologische Potentiale der Biodiversität im umfassenden Sinne abzuleiten. Heute schon erlauben es moderne Methoden der Proteinanalyse mittels Massenspektrometrie [27], einen proteomischen “Fingerabdruck” der Biodiversität der wichtigsten Lebensformen eines Ökosystems zu einem konkreten Zeitpunkt aus der Analyse der organischen Bestandteile einer Bodenlösung oder eines Gewässers herzustellen [28]. Proteom-Analysen einer hinreichenden Anzahl von Repräsentanten eines Ökosystemtyps könnten geeignet sein, um vielleicht schon in naher Zukunft ökologische Potentiale der Proteomdiversität für Ökosysteme abzuleiten.

Der Autor vertritt die These, dass die ökologischen Potentiale der Biodiversität in selbst organisierten, also relativ naturnahen Ökosystemen eine optimale Balance zwischen Anpassung an die gegenwärtigen und Anpassungsfähigkeit im Hinblick auf sich in der Zukunft möglicherweise ändernde Umweltbedingungen darstellen. Solche optimalen Diversitätszustände haben sich in Evolutionsprozessen auf unterschiedlichen Zeitskalen herausgebildet [29, 30].

Auch die Bewirtschaftung von langlebigen Ökosystemen in Kulturlandschaften muss darauf zielen, ein Optimum zwischen Angepasstheit an derzeitige und Anpassungsfähigkeit an sich verändernde Standorts- und Umweltbedingungen herzustellen. Die Modellierung von Potentialen der Biodiversität könnte zu einer wichtigen wissenschaftlichen Grundlage für ein nachhaltiges Biodiversitätsmanagement werden.

7 Danksagung

Die vorliegende Arbeit ist meinem hochverehrten Lehrer und Doktorvater Prof. Dr. habil. Werner Ebeling zum 70. Geburtstag gewidmet. Konzepte der Entropie und Information sind mir als Schüler von Werner Ebeling an der Humboldt-Universität zu Berlin vertraut geworden. Die Anwendung von physikalischen Konzepten und Modellen der Selbstorganisation und Komplexitätstheorie in der Waldökologie wurde möglich durch die nun schon 17 Jahre währende Zusammenarbeit mit dem Begründer der modernen waldökologischen Forschung am forstlichen Traditionsstandort Eberswalde, Herrn

Prof. Dr. habil. Gerhard Hofmann, der in diesem Jahr seinen 75. Geburtstag feierte. Die in dem Beitrag dargestellten Ergebnisse wurden mit Mitteln des Bundesministeriums für Bildung und Forschung (FKZ 0339731 und FKZ 0330562) gefördert.

References

1. W. Ebeling and R. Feistel. *Physik der Selbstorganisation und Evolution*. Akademie-Verlag, Berlin, 1986.
2. H. Haken and M. Haken-Krell. *Entstehung von biologischer Information und Ordnung*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 1995.
3. W. Ebeling, F. Freund, and F. Schweitzer. *Komplexe Strukturen: Entropie und Information*. B.G. Teubner, Stuttgart, Leipzig, 1998.
4. E. C. Pielou. *Ecological diversity*. Wiley, New York, London, Sidney, Toronto, 1975.
5. W. Ebeling and R. Feistel. *Chaos und Kosmos. Prinzipien der Evolution*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford, 1994.
6. F. Schweitzer. Structural and functional information – an evolutionary approach to pragmatic information. *World Futures: The Journal of General Evolution*, 50:533–549, 1997.
7. M. Jenssen and G. Hofmann. Pflanzenartenvielfalt, Naturnähe und ökologischer Waldbau. *AFZ-Der Wald*, 57:402–405, 2002.
8. O. Arrhenius. Species and area. *Journal of Ecology*, 9:95–99, 1921.
9. M. L. Rosenzweig. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1995.
10. S. P. Hubbell. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, Oxford (UK), 2001.
11. R. H. MacArthur and E. O. Wilson. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1967.
12. P. Duelli. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 62:81–91, 1997.
13. G. Hofmann. Mitteleuropäische Wald- und Forst-Ökosystemtypen in Wort und Bild. *Sonderausgabe von AFZ/Der Wald*, 1997.
14. M. Jenssen. An empirically based approach to self-organisation in forest ecosystems. In M. Matthies, H. Malchow, and J. Kriz, editors, *Integrative Systems Approaches to Natural and Social Dynamics*, pages 203–222. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2001.
15. M. Jenssen. Im Gebiet verbreitete Typen von Wald- und Forstökosystemen als ökologische Elementareinheiten des Waldes mit Grundlageninformationen für Waldbewirtschaftung und Waldstabilität. In S. Anders, editor, *Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands*, pages 157–177. Verlag Dr. Kessel (www.forstbuch.de), Oberwinter, 2002.
16. M. Jenssen. Ecological potentials of biodiversity modeled from information entropies: Plant species diversity of north-central european forests as an example. *Ecological Informatics*, submitted, 2006.
17. A. G. Tansley and T. F. Chipp. *Aims and methods in the study of vegetation*. British Empire Vegetation Committee, London, 1926.

18. G. Hofmann. Neue Wege der Vegetationsforschung. *Arch. Forstwes.*, 18:225–242, 1969.
19. M. Peschel and W. Mende. *The Predator-Prey Model: Do We live in a Volterra world?* Akademie-Verlag, Berlin, Berlin, 1986.
20. M. Janssen and G. Hofmann. Die quantifizierung ökologischer Potentiale der Phytodiversität und Selbstorganisation der Wälder. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.*, 37:18–27, 2003.
21. E. T. Jaynes. Information theory and statistical mechanics I. *Phys. Rev.*, 106:620–630, 1957.
22. E. T. Jaynes. Information theory and statistical mechanics II. *Phys. Rev.*, 108:171–190, 1957.
23. H. Haken. *Information and Self-Organization. A Macroscopic Approach to Complex Systems.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1988.
24. G. Hofmann and U. Pommer. *Potentielle Natürliche Vegetation von Brandenburg und Berlin.* Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz des Landes Brandenburg, Potsdam, 2005.
25. E. Mayr. *Systematics and the Origin of Species.* Columbia University Press, New York, 1942.
26. E. Mayr. *Das ist Biologie. Die Wissenschaft des Lebens.* Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 1998.
27. R. Aebersold and M. Mann. Mass spectrometry-based proteomics. *Nature*, 422:198–207, 2003.
28. W. X. Schulze, G. Gleixner, K. Kaiser, G. Guggenberger, M. Mann, and E.-D. Schulze. A proteomic fingerprint of dissolved organic carbon and of soil particles. *Oecologia*, 142:335–343, 2005.
29. M. Conrad. *Adaptability: The Significance of Variability from Molecule to Ecosystem.* Plenum, New York, 1983.
30. R. E. Ulanowicz. The balance between adaptability and adaptation. *BioSystems*, 64:13–22, 2002.