

Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme

Tropical biodiversity: facts and unsolved problems

K. EDUARD LINSENMAIR

Zoologisches Institut der Universität, Röntgenring 10, D-8700 Würzburg

Summary

During the past 50 to over 100 million years communities evolved in the tropics which attained unprecedented levels of biodiversity, strikingly represented by evergreen lowland rain forests offering home to more than 50% of all the world's extant species. Within only some 30 years human action reduced the area covered with tropical rain forests to about half of its former size, thereby negatively affecting local and global functions of the biosphere and exterminating an unknown number of species. With an exponentially increasing rate we are throwing away our and all future generations' biological heritage. We destroy the most complicated, scientifically most interesting living systems before we have gained any knowledge of their structures and dynamics.

To understand the particular structures and dynamics of tropical communities means in the first place to understand the causes and consequences of their ten- to more than hundredfold higher alphadiversity (as compared to temperate systems). This problem has a historical dimension and a functional side requiring answers as to the nature of the proximate mechanisms of its maintenance. My review is only concerned with the latter aspect, and its main emphasis is on the gaps in our knowledge. Two sets of hypotheses have been developed for explaining the high within-community diversity. (1) According to the classical concept interspecific niche competition and subsequent niche separation are the main forces determining the structure of the community. These so-called equilibrium models have been contrasted in recent times with (2) non-equilibrium models. These models do not attribute the decisive role to interspecific competition. Strong niche overlaps are presumed to be very common within species-rich communities. Continuous stochastic local disturbances are assumed to prevent the achievement of any long-term equilibrium (climax) state. Being on the right spot at the right time is regarded as most important. Whether one or a combination of both models provide the best key for understanding the structure of a special section within a community will certainly depend on many properties of the species at debate (mobility, dispersal, fertility etc.). For the vast majority of tropical organisms all such information is at present unavailable.

The principles governing the structure of communities is just one of the very basic open problems. Another very prominent question is how the qualitatively very rich, however quantitatively poor resources are distributed among the members of highly diverse guilds of consumers and decomposers. Does the scarcity rather favour generalists or specialists, are small species overrepresented, are resources more extensively used than in temperate communities? One important property is fairly well established: Populations of most tropical species seem to be very small. Since a) in very many cases distribution range is obviously very limited, since b) predator pressure is generally assumed to be higher in the tropics and c) recent – perhaps unduely generalized – results claim abundance fluctuations in the tropics fully comparable in their dimensions to those in the temperate zone, the question arises as to how these small populations can persist for seemingly long periods of time and avoid rapid extinction. Additionally treated points concern detritivore communities, plant animal interactions, key stone groups.

Saving biodiversity in general and the tropical species and community richness in particular is one of the most urgent tasks of our generation, and biologists have to play a still more prominent role in this extremely important endeavor than they have in the past decades.

Einleitung

Zoologie und Botanik waren während ihrer Kindheitstage Wissenschaften, die sich vornehmlich darum bemühten, die Vielfalt des Lebendigen zu erfassen und zu ordnen. Diese Aufgabe wurde auch später theoretisch stets als ein zentrales Anliegen gesehen, praktisch aber gewannen andere Teildisziplinen die Haupt-Aufmerksamkeit der Forschenden (Mayr 1984).

Die *Biodiversität*, die multimillionenfache Variation des Themas Leben, geriet – für viele Jahrzehnte – als höchst erstaunliches Phänomen und als eigenständiger Problemkomplex naturwissenschaftlichen Forschens zunehmend aus dem zentralen Blickfeld der Biologen, obwohl es die vergleichende Untersuchung der Vielfalt war, die am Anfang der Differenzierung und Verselbständigung der meisten biologischen Teildisziplinen stand und obwohl nur auf der Grundlage der wissenschaftlichen Analyse der Artendiversität der alles in der Biologie verbindende Rahmen, die Evolutionstheorie formuliert werden konnte (Darwin 1859; s. u. a.: Futuyma 1989). Erst ihre ganz akute, anthropogene Gefährdung hat die Mannigfaltigkeit der Organismen – für zahlreiche Arten und ganze Lebensgemeinschaften viel zu spät (vgl. Diamond 1990) – ins Rampenlicht sowohl einer breiten Öffentlichkeit wie auch der zuständigen Wissenschaften gebracht (z. B. Myers 1979, 1984; Ehrlich und Ehrlich 1981; Wilson 1989, neuere Zusammenfassungen in Wilson 1988 a, s. auch Enquete-Kommission, 2. Bericht 1990).

Es ist das Ziel des nachfolgenden Überblicks, einige grundsätzliche Fragen der tropischen Biodiversität aufzuwerfen, unseren momentanen Kenntnisstand zu umreißen und vor allem auf die vielen offenen Fragen und großen, vielfach ganz fundamentalen Kenntnislücken hinzuweisen. Dabei beschränke ich mich auf proximate Aspekte der aktuellen Aufrechterhaltung dieser Diversität und klammere ihre historisch-evolutive Entstehung aus.

Kurze Erläuterung der Terminologie: Wenn ich im folgenden ohne nähere Spezifikation den Begriff (*Bio*-)Diversität gebrauche, meine ich stets die Artendiversität in einer syntop lebenden Biozönose, die «within-habitat-diversity» des englischen Schrifttums, die von den meisten Autoren als *Alpha-Diversität* bezeichnet wird. Sie berücksichtigt Artenzahl und Abundanz der in einem Habitat lebenden Arten. Die *Beta-Diversität* ist ein Maß für die Unterschiede in der Artenzusammensetzung von Gemeinschaften, die in benachbarten (üblicherweise einander sehr ähnlichen) Habitaten leben (die «between-habitat diversity»), gelegentlich auch «differentiation diversity» genannt (Shmida und Wilson 1985). Die *Gamma-Diversität* schließlich erfaßt die Diversität großer Areale, die sehr unterschiedliche Habitats einschließen können (die «landscape diversity») (s. z. B. Begon et al. 1986; Mühlenberg 1989).

Der Artenreichtum tropischer Lebensgemeinschaften

Thema meines Übersichtsreferats ist die *tropische Diversität*. Was ist das Besondere an der tropischen Biodiversität? Spezieller, was ist so besonders am Artenreichtum der immergrünen, tropischen Tieflandregenwälder, daß ihnen heute in diesem Zusammenhang die größte Aufmerksamkeit geschenkt wird? Die Antwort kann keinen Neuigkeitswert beanspruchen: Diese Wälder bilden die artenreichsten Lebensgemeinschaften, die wir auf der Welt kennen. Auf nur ungefähr 6–7% der Landfläche leben mehr als 50 bis 75%, unter Umständen (s. u.) sogar mehr als 90% sämtlicher rezenter Organismenarten (Wilson 1988 b; Myers 1988; Raven 1988 u. a.).

Exaktere quantitative Angaben über den Prozentsatz der in den Tropen – speziell in den genannten hochdiversen Waldökosystemen vorkommenden – Organismenarten können wir derzeit nicht machen. Von den tropischen Wirbellosen wissen wir so wenig, daß die Zahl der rezenten Spezies mit einiger Sicherheit nicht einmal in der Größenordnung abgeschätzt werden kann. In der vor knapp zehn Jahren begonnenen Diskussion zu diesem Punkt (Zusammenfassungen: z. B. Wilson 1988 a) liegen die konservativsten Schätzungen bei 5 bis 10 Millionen heute lebender Organismenarten. Autoren, wie Erwin (1982, 1988) oder Stork (1988 und in: Morse et al. 1988), deren Arbeiten die Initialzündung dieser Diskussion waren, gehen davon aus, daß allein die Zahl rezenter Arthropodenarten bei 30 bis über 50 bzw. zwischen 10 bis 80 Millionen Spezies liegt. Diese Zahlen beruhen auf Extrapolationen stichpunktartiger Untersuchungen der Baumkronenfauna unterschiedlicher Regenwälder (in Südamerika und Südostasien) durch Baumkronenbegasungen mit Insektiziden (s. z. B. Erwin 1983 a, b) und im 2. Fall auch der tropischen Bodenfauna. Solange nicht sehr viel umfänglichere Aufnahmen des Arteninventars von sehr viel mehr Baumkronen in sehr viel mehr tropischen Waldsystemen vorliegen, ist es ausgeschlossen zu einem endgültigen Urteil darüber zu kommen, wie repräsentativ

diese ersten Untersuchungen waren und wie zuverlässig mithin die auf dieser Basis vorgenommenen globalen Berechnungen sind.

Unser Unwissen um die Artenzahlen dieser Systeme (und die damit unmittelbar zusammenhängende Unkenntnis allgemeiner und spezieller Endemismusgrade in den tropischen Lebensgemeinschaften) machen jede zuverlässige Abschätzung der schon heute durch anthropogene Maßnahmen unwiederbringlich verlorenen Menge an tropischen Spezies völlig illusorisch. Es könnten, wenn der Reichtum an Arthropodenarten auch nur einigermaßen den gerade im vorigen Abschnitt genannten Hochrechnungen entspricht, bereits viele Hunderttausende, ja schon Millionen sein (vgl. Lovejoy 1980 zu den Grundlagen der Abschätzung von Extinktionsraten). Wo zur Beurteilung der Folgen von Eingriffen des Menschen auf die Diversität lokaler Lebensgemeinschaften zum einen nur die vergleichsweise gut bekannten Blütenpflanzen- und zum anderen unter den Tieren ausschließlich Wirbeltiere, und von diesen meist nur die Vogelarten, als repräsentativ gesehen und entsprechend bewertet werden (s. z. B. Lugo 1988), besteht die Gefahr der krassen Unterschätzung und damit der Verharmlosung der bis heute bereits bewirkten Verarmung.

Besonderheiten tropischer Lebensgemeinschaften

Einige Eigenschaften der tropischen Lebensgemeinschaften machen sie biologisch besonders interessant, es seien hier nur vier aufgezählt.

- 1) Die aus dem hohen Artenreichtum resultierenden sehr komplexen strukturellen und funktionellen Eigenschaften führen höchstwahrscheinlich zu Systemen, die sich nicht nur quantitativ sondern qualitativ von den einfacheren Lebensgemeinschaften der gemäßigten und hohen Breiten unterscheiden, was weiter unten in einzelnen Aspekten näher ausgeführt wird.
- 2) Einige dieser tropischen Lebensgemeinschaften gehören zu den wenigen alten terrestrischen Systemen unseres Planeten, deren kontinuierliche Entwicklung natürlich auch nicht ungestört verlief (s. z. B. Haffer 1969; Kubitzi 1985), die aber über Zeiträume von 30 bis über 100 Millionen Jahren in Teilbereichen nie vollständig unterbrochen wurde (u. a. Ashton 1969). Nur die Untersuchung solcher Systeme kann uns zeigen, wie langfristig existierende Gemeinschaften zusammengesetzt sind und nach welchen Regeln ihre Mitglieder interagieren, wie sie dynamische Gleichgewichtszustände erreichen und wie sie sich nach natürlichen Störungen wieder regenerieren. Über den Vergleich mit jungen Lebensgemeinschaften können wir Entscheidendes zu ihrer historischen Evolution lernen. Wir können erkennen, welche evolutiven Trends in langfristig bestehenden Biomen herrschen und auf dieser Grundlage dann wahrscheinlich auch früher oder später diese Trends kausal verstehen. Die bei solchen Untersuchungen zu erwartenden Ergebnisse sind a) in jedem Fall theoretisch sehr interessant und b) dürften sie auch dort von hoher Relevanz sein, wo es um die Lösung wichtiger angewandter Probleme geht.
- 3) Tropische Lebensgemeinschaften spielen bei lokalen wie auch bei globalen Steuer- und Regelungsprozessen auf unserer Erde eine wichtige Rolle (Meyers 1984). Als Beispiele seien genannt:
 - Klimastabilisierung z. B. durch Bindung sehr großer Kohlenstoffmengen;
 - Beeinflussung der Atmosphäre durch Abgabe von vielen verschiedenen Spurenstoffen und großen Mengen Wasserdampf;
 - Regelung des Wasserkreislaufs -über Verdunstung, Abfluß, Grundwasser.Dabei müssen wir wohl davon ausgehen, daß derzeit noch viele Details unbekannt sind und daß wir auch Generelles z. T. bestenfalls nur gerade eben erst erahnen. Wer z. B. hat vor wenigen Jahren daran gedacht, daß Bakterien die bei weitem wichtigsten Keime für die Regenbildung in den mittleren und nördlichen Breiten zu sein scheinen (Maki and Willoughby 1978; Lindow et al. 1978 u. a.)? Hier schnell wesentlich mehr zu erfahren, wäre nicht nur theoretisch interessant sondern auch praktisch notwendig.

4) In ihrer ungeheuren Vielfalt repräsentieren die Tropenorganismen einen Großteil unseres Evolutionserbes. Das Bild der genetischen Bibliothek mit den vielen noch ungelesenen Problemlösungs-Rezepten ist zwar sicher schon etwas abgegriffen, nichtsdestotrotz beschreibt es aber den Tatbestand doch auf eine sehr anschauliche Weise. Für die – mehrheitlich noch völlig neu zu entwickelnden, lokal angepassten, wirklich nachhaltig nutzbaren, ökologisch verträglichen und trotzdem ökonomisch lebensfähigen – Land- und Forstwirtschaftssysteme, die wir in den Tropen unbedingt und rasch brauchen, wollen wir nicht in eine soziale und politische Katastrophe größten Ausmaßes stolpern (s. z. B. Global 2000: Barney 1980, 2. Bericht der Enquete Kommission 1990), werden wir auf die Nutzung vieler dieser Rezepte unbedingt angewiesen sein.

Der vielfältigen Bedeutung dieser Lebensgemeinschaften, ihrer noch immer von Jahr zu Jahr steigenden Zertörungsquote, steht eine völlig ungenügende Erforschung und natürlich auch ein völlig ungenügender Schutz gegenüber (u. a. Meyers 1984; Wilson 1988b und Zusammenfassungen in 1988a). In nur etwa einer Generation haben Menschen diese Lebensräume schon zur Hälfte zerstört – in vielen Teilsystemen waren sie noch viel effektiver. Viele Bibliotheken wurden schon völlig verbrannt, ohne daß auch nur ein einziger Blick in ihre Bücher geworfen wurde.

Die tropischen Lebensgemeinschaften verdanken ihren hohen Artenreichtum nicht der Diversität einiger weniger Organismengruppen. Vielmehr gilt für die meisten systematischen Kategorien auf dem Niveau der Ordnungen und darüber, daß sie die bei weitem höchste Artenvielfalt in den Tropen erreichen (u. a. Darlington 1957; Pianka 1966; Terborgh 1980; Bourlière 1983; Whitmore 1984; Deshmukh 1986; Jacobs 1988; Wilson 1988a). Es gibt natürlich auch Ausnahmen, wie neben einigen anderen höheren systematischen Kategorien etwa die Schnecken.

Ich will nicht auf viele Details eingehen. Lediglich einige wenige Beispiele quantitativer Belege für die besonders hohe Diversität der tropischen Artengemeinschaften seien aufgezählt.

- 1) Gentry and Dodson (1987) wiesen 365 Gefäßpflanzenarten auf 0,1 ha in einem mittelmäßig diversen Regenwald in Rio Palenque, Ekuador nach; dies entspricht 14% aller in der Bundesrepublik Deutschland auf einer Fläche von 25 Millionen ha vorkommenden Gefäßpflanzen.
- 2) Hubbell (pers. Mitteil.) registrierte auf einer Untersuchungsfläche von 50 ha in Pasoh, Malaysia mehr als 920 Baum- und Buscharten mit > 1 cm DBH (= Durchmesser auf Brusthöhe).
- 3) In Panama leben 890 Brutvogelarten, deutlich mehr als auf dem gesamten nordamerikanischen Subkontinent (Delgado 1985), dabei weist aber Panama nur 0,4% der Fläche von Nordamerika auf.
- 4) Nach Erwin (1982) muß damit gerechnet werden, daß auf 1 ha eines als «unrich seasonal» bezeichneten Walds in Panama mehr als 41000 Arthropodenarten vorkommen. Dies entspricht etwa der Zahl sämtlicher mitteleuropäischer Gliedertiere.
- 5) Aus einem einzigen Baum im Tambopata-Schutzgebiet in Peru wurden 43 Ameisenspezies aus 26 Genera gesammelt (Wilson 1987); die Britischen Inseln beherbergen 48 Arten in 16 Gattungen. Verhaagh (mündl. Mitteil.) sammelte in Panguana, Peru auf 10 km² über 500 Ameisenarten; aus ganz Europa sind nur ca. 370 Arten bekannt.

Zwar gibt es auch zur Frage des Ausmaßes der Alpha- bis Gamma-Diversität vieler Organismengruppen in den Tropen noch riesige und – wie oben schon bei der Diskussion um die Gesamtzahlen der lebenden Spezies betont – fundamentalste Wissenslücken. Es besteht aber doch wohl kein berechtigter Zweifel daran, daß die terrestrischen Lebensgemeinschaften der immergrünen, dauerfeuchten, tropischen Tieflandregenwälder um den Faktor 10 bis maximal annähernd 1000 mal mehr Arten umfassen als die der Laubmischwälder der gemäßigten Breiten, die z. B. in ihrer Primärproduktion (Willson 1973; s. entsprechende Literatur in Thiollay 1988) weitgehend vergleichbar sind.

2. Welche Mechanismen erhalten die tropische Diversität

Wie stets, wenn wir Evolutionsoprodukte betrachten, müssen wir zwei Betrachtungsebenen auseinanderhalten: a) den geschichtlichen Aspekt, d. h. die Evolution der Vielfalt und ihre ultimatsten Ursachen und b) die aktuell-funktionelle Ebene, den Aspekt der proximatsten Mechanismen, die hier und jetzt für die Erhaltung der Diversität sorgen und die nicht notwendigerweise mit den Evolutionsfaktoren deckungsgleich sein müssen. Die Phylogenie der Artenvielfalt ist ein neuerdings wieder heftig und kontrovers diskutiertes Problem (s. z. B. Lugo 1989), von dessen Lösung wir noch weit entfernt sind, weil die vorhandene Datenbasis viel zu dünn ist – hier fehlt es nicht an Theorie, sondern an Fakten. Der Aspekt der evolutiven Entwicklung der besonderen tropischen Diversität wird in meinen nachfolgenden Ausführungen (aus Gründen des beschränkten Platzes) ausgeklammert.

Wir verfügen vorerst über keinerlei wirklich gesichertes Wissen zur Frage, ob sich die Speziationsraten in den tropischen Biomen deutlich von denen der gemäßigten Breiten unterscheiden. Die Mehrzahl der Autoren (z. B. Terborgh 1980), die sich mit diesem Problem beschäftigt haben, gehen davon aus, daß die besonders hohe Diversität vor allem dadurch zustande kommt, daß neben fördernden Bedingungen für die Artbildung vornehmlich günstige Verhältnisse für die Erhaltung von Arten herrschen (s. aber Gentry 1986, der hohe Artbildungsraten für wichtiger hält). Günstige Erhaltungsbedingungen können aber wohl kaum angezweifelt werden. Sie zeigen sich z. B. daran, daß wir in den tropischen Biozöosen zahlreiche phylogenetisch alte Species finden, die sich in anderen Lebensgemeinschaften nicht zu halten vermochten. Wieso sterben Arten in den tropischen Biozöosen nicht viel häufiger aus? Wieso konnten – bei den langen Zeiten, die für die selektive Optimierung zur Verfügung standen – nicht einige Arten hoch konkurrenzüberlegen werden und die Ressourcen weitgehend unter sich aufteilen? *Welche Mechanismen erhalten aktuell die hohe Diversität?* Hier gehen die Meinungen in der Literatur weit auseinander (s. z. B. Auerbach and Shmida 1987; Lowe-McConnell 1987; Lugo 1989) und das Gros derer, die sich mit diesen Fragen beschäftigen, gehört einem von zwei Lagern an.

Modelle der proximatsten Diversitätserhaltung: deterministische Gleichgewichtsmodelle versus stochastische Fluktuationsmodelle

Die Verfechter der *deterministischen Gleichgewichtsmodelle* (Lit. s. u.) gehen von folgenden Annahmen aus: Die vorhandenen Ressourcen werden über interspezifische Konkurrenz aufgeteilt. Die Mitglieder einer Lebensgemeinschaft sind spezialisiert und jede Art bildet ihre eigene Nische – und ist in dieser Nische ihren Konkurrenten überlegen. Die komplizierten biologischen Interaktionen prägen die Lebensgemeinschaft. Sie erlauben die Ausbildung sehr vieler, meist sehr enger Nischen mit geringen Überlappungsgraden; die Mehrzahl der realisierbaren Nischen sind durch Spezialisten besetzt, die Systeme oft mehr oder weniger vollständig gesättigt. Räuberdruck kann die Konkurrenz mildern, indem er das Ausschöpfen der Kapazität unterbindet. Gleichartige ökologische Verhältnisse sollen in verschiedenen mehr oder weniger eng benachbarten Habitaten innerhalb einer größeren Region zu weitgehend identisch zusammengesetzten Artengemeinschaften führen, das heißt die Beta-Diversität sollte sehr niedrige Werte aufweisen. Diese Modelle nehmen einen Klimax-Zustand an, in dem sich die Artengemeinschaft in einem selbststabilisierten Gleichgewichtszustand befindet. Externe Störungen spielen lokal und zeitweilig eine Rolle, indem sie vorübergehend das Gleichgewicht stören, sie sind aber kein Element, das die Dynamik des Gesamtsystems essentiell bestimmt.

Im Gegensatz dazu nehmen die Anhänger der *stochastischen Fluktuationsmodelle* an, daß die Häufigkeit einer Art und die Zusammensetzung der gesamten Lebensgemeinschaft in entscheidender Weise durch Zufallsprozesse bestimmt wird. Freie Plätze in der Biozönose entstehen durch dauernde lokale Störungen, die sich weder örtlich noch zeitlich voraussagen lassen. Nach dieser Hypothese läßt sich auch bei sehr genauer Kenntnis der verfügbaren Ressourcen nicht vorhersehen, wer eine bestimmte Lücke schließen wird, denn mehrere,

u. U. viele Arten überlappen in ihren Nischen so stark, daß sie alle den freien Platz in der Lebensgemeinschaft einnehmen können.

Entscheidend für die Etablierung innerhalb einer Lebensgemeinschaft des 2. Typs ist nicht in erster Linie die bessere Konkurrenzfähigkeit sondern die rechtzeitige Anwesenheit oder frühzeitigere Ankunft in der neuentstandenen Lücke. Die Artengemeinschaften erreichen über längere Zeit und größere Flächen nie ein stabiles Gleichgewicht in ihrer Zusammensetzung. In einem solchen System gibt es keinen wirklichen Klimax-Zustand. Auch bei prinzipiell gleichen ökologischen Verhältnissen (im abiotischen Bereich und auf bestimmten biotischen Ebenen) und auch bei enger Nachbarschaft sind deutlich unterschiedliche Biozönosen nebeneinander, also hohe Werte der Beta-Diversität zu erwarten. Eine Artensättigung der Lebensgemeinschaft wird nicht angenommen.

Die Einführung der Nicht-Gleichgewichtsmodelle stellt sehr wahrscheinlich einen wichtigen Fortschritt auf dem schwierigen Weg zu einem echten Verständnis der tropischen Lebensgemeinschaften dar: Das Nicht-Erreichen eines dauerhaften Gleichgewichtszustands und die Beteiligung stochastischer Prozesse (neben deterministischen) bei der Behebung dauernd stattfindender lokaler Störungen, wie etwa bei den für die Dynamik der Regenwälder so überaus wichtigen Regenerationsprozessen in Baumsturzlücken (Brokaw 1985; Hubbell and Foster 1986; Denslow 1987; Brandani et al. 1988 u. a.; s. auch Petratis et al. 1989), könnten sich als entscheidende Systemparameter erweisen, die für einige charakteristische Züge tropischer Bionzönosen verantwortlich sind.

Eine Reihe neuerer Forschungsergebnisse spricht dafür, daß bei der Erhaltung der hohen Diversität der Baum- und Strauchgesellschaften in den tropischen Regenwäldern tatsächlich stochastischen Ereignissen – bei der Rekrutierung von Jungpflanzen generell und der Regeneration lokaler Lücken in Baumbewuchs (durch Baumsturz, Sturm, Erdbeben) speziell – eine besonders große Bedeutung zukommt (Whitmore 1984b, Pickett and White 1985, Hubbell and Foster 1989). Aber auch hier sind von mehreren Autoren bis in die jüngste Zeit gegenläufige Befunde vorgelegt worden, die mit guten Argumenten auf spezielle Einnischung hinweisen (Tilman 1982; Baillie et al. 1987; Denslow 1987; Ashton 1988; Brandani et al. 1988 u. a.).

Artenreichtum und Ressourcenaufteilung

Die sehr hohe Diversität der Primärproduzenten in den Tropen sollte Herbivoren ein äußerst differenziertes, sehr vielgestaltiges Spektrum an Ressourcen anbieten. Dieses Angebot ist nicht nur auf der artspezifischen Ebene unvergleichlich viel reicher als das der durchschnittlichen Pflanzengesellschaft der gemäßigten Breiten (s. o. Angaben zu den Artenzahlen), es wird auch länger angeboten, weil Unterbrechungen der Vegetationsphasen in den Feuchttropen zwar wahrscheinlich fast nirgends fehlen, aber viel weniger ausgeprägt sind. Zusätzlich wird das Angebot auch noch heterogener präsentiert – durch die

- (a) voluminösere und
- (b) vielgestaltigere Pflanzenarchitektur mit einer einzigartig hohen Oberflächenkomplexität, der besondere Bedeutung für die Diversitätsförderung zugesprochen wird (Terborgh 1985; Lawton 1986) und
- (c) die äußerst vielfältigen Nachbarschaftsverhältnisse, die für mittelmäßig bis stark spezialisierte Phytophage und ihre Räuber und Parasiten nicht belanglos sein sollten. Soweit ich die Literatur überblicke, ist diese letzte Frage bisher aber noch nie systematisch untersucht worden.

Die ganz prinzipielle, noch ungeklärte Grundfrage, die sich uns hier zur Diversität, zur basalen Struktur und funktionellen Organisation tropischer Biozönosen, stellt, lautet: Wie werden diese vielfältigeren Ressourcen der tropischen Primärproduzenten unter den Phytophagen und – zu einem späteren Zeitpunkt – unter den Saprophagen aufgeteilt?

Daß hier ein gewichtiges Problem vorliegt, wird uns klar, wenn wir die energetische Seite betrachten und einmal annehmen, in den tropischen Lebensgemeinschaften wären prinzipiell gleiche quantitative Aufteilungsprinzipien wie in den temperaten Zonen verwirklicht. Unter

dieser Prämisse können wir auch in den produktivsten dauerfeuchten Regenwäldern nur eine um das zwei- bis dreifache höhere Artenzahl bei denjenigen Primärkonsumenten erwarten, die Blätter und Früchte verwerten. Beim Rest dürften wir mit keiner Erhöhung rechnen, denn die Gesamtproduktivität auch der tropischen Tieflandregenwälder liegt nicht oder jedenfalls nicht wesentlich über der der Laubmisch-Wälder gemäßigter Breiten (Jordan 1971 a, b; Willson 1973; Klinge et al. 1975; Heuveldop und Neumann 1980; s. aber Anderson und Swift 1983, die von einer um den Faktor 5 erhöhten Gesamtproduktivität ausgehen, ohne hierfür aber Beweise vorzulegen).

Diversität und Körpergröße: Sind kleine Arten überrepräsentiert?

Würde die Produktivität für die Diversität der Phytophagen und der von ihnen abhängenden Konsumenten verantwortlich sein, dann könnte eine Zunahme in der Artenvielfalt (von unseren Erfahrungen aus den gemäßigten Breiten rückgeschlossen) über den genannten Faktor von etwa zwei bis drei bei den Blatt- und Fruchtefressern nur erwartet werden, wenn entweder

- 1) der Nutzungsgrad wesentlich höher wäre, was nach unserem Wissen in den Regenwäldern nicht der Fall zu sein scheint (wobei die Frage aber noch in keiner Weise als endgültig geklärt betrachtet werden kann [s. z. B. Lowman 1984]) und/oder aber
- 2) insgesamt eine Verschiebung zu kleineren Größenklassen bei den Konsumenten stattgefunden hätte. Je kleiner die Konsumenten werden, um so größer wird die relative Ressourcenmenge bei gleicher absoluter Quantität – und um so größer wird auch die Zahl der neuen Nischendimensionen, und um so mehr spezialisierte Arten sollten konkurrenzfrei nebeneinander existieren können. In unseren Breiten wurde eine solche negative Korrelation zwischen der Körpergröße und den dichtebegrenzenden quantitativen Ressourcenparametern nachgewiesen (z. B. Rogers et al. 1976, 1977; Southwood 1978; Schoener 1980; Brown und Maurer 1986).

Zwar gibt es z. B. unter den Arthropoden der tropischen Lebensgemeinschaften eine große Zahl kleiner Arten (Erwin und Scott 1980; Erwin 1983 a, b; Stork 1988), insgesamt finden wir aber keine einseitige Verschiebung zugunsten kleiner Größenklassen sondern eine Erweiterung des Größenspektrums nach beiden Seiten hin (Schoener und Janzen 1968). Der Schwerpunkt liegt bei den wenigen daraufhin untersuchten und umfänglicheren Stichproben bei mittleren Größen und auch die Abundanzen sind bei den mittelgroßen Arten die höchsten (Morse et al. 1988).

Die Portionierung der Ressourcen und das Generalisten-/Spezialistenproblem bei den Konsumenten

Entscheidender als die Produktivität und damit die Gesamtressourcenmenge könnte die Ressourcenportionierung sein: Würden die Ressourcen in den tropischen Systemen in kleineren, zumindest teilweise exklusiven Paketen angeboten, dann könnten mehr «paketspezialisierte» Arten von derselben Gesamtmenge leben. Ist diese kleinere Ressourcenpackung – wenn man die hohe Diversität der Primärproduzenten betrachtet – nicht völlig evident?

Dies ist nicht der Fall, denn in einigen der ganz wenigen etwas näher untersuchten Fälle sprechen die Befunde für breitere Nahrungsnischen der tropischen im Vergleich zu Arten der gemäßigten Breiten. Zum Beispiel soll dies bei den holzbewohnenden Borkenkäfern, den Scolytidae (Beaver 1979), und den Ambrosiakäfern, den Platypodidae (Browne 1961), so sein und dasselbe soll für die Schlupfwespen (Owen und Owen 1974; Gauld 1986) gelten. Auch bei den Wirbeltieren liegen viele Hinweise auf breite Nischen und starke Nischenüberlappung vor und zwar sowohl bei Herbi- und Frugi- wie auch bei Karnivoren (u. a. Struhsaker 1981; Gauthier-Hion et al. 1983; Terborgh 1983; Dowsett-Lemaire 1988; Powell 1989).

Auf der anderen Seite kennen wir auch extreme Spezialisten, wie z. B. die auf den myrme-

kophytischen südostasiatischen *Macaranga*-Arten lebenden monophagen *Arhopala*-Raupen (Lepidoptera, Lycaenidae), die von den hochangepaßten Ameisensymbionten dieser Bäume gepflegt werden (Maschwitz et al. 1984; Fiala et al. 1989).

Zu den besonders stark spezialisierten Arten gehören auch die Bruchiden (Wilson und Janzen 1982), Curculioniden (Janzen 1980) und die Sphingiden (Janzen 1984). Ein hoher Spezialisierungsgrad ist allgemein unter den Blattfressern zu erwarten, denn sehr viele tropische Pflanzen verfügen über sehr potente Wehrstoffe, mit denen vermutlich nur Spezialisten gut umgehen können (s. z. B. Rosenthal und Janzen 1979). Nahverwandte Arten können sich sehr stark unterscheiden: Generalisten und extreme Spezialisten derselben Gattung entstammen, wie dies für die Ameisengattung *Leptogenys* von Maschwitz et al. (1989) gezeigt wurde. Da aber die Zahl der Arten, über deren Nischen wir fundierte Aussagen machen können, minimal ist – z. B. in der Kronenregion bestenfalls 1 bekannte auf 100000 unbekannte (Greenwood 1987), können wir die Frage, welche proportionalen Rollen Spezialisten und Generalisten in den artenreichsten und wichtigsten Konsumentengilden der Tropen spielen, auch nicht näherungsweise beantworten.

Koexistenz von Arten mit weitgehender Nischenüberlappung: mögliche Mechanismen

Würde sich zeigen, daß wir z. B. bei der mit Sicherheit extrem diversen Gruppe der Arthropoden-Phytophagen eine große Zahl von Generalisten finden, dann hätten wir das Problem zu klären, welche Mechanismen ihre Koexistenz ermöglichen. Ein im Vergleich zu den gemäßigten Breiten erhöhter Räuber- und Parasitendruck könnte hierfür verantwortlich sein, wie er für die tropischen Systeme immer wieder postuliert und bei einigen wenigen Gruppen auch schon einigermaßen überzeugend nachgewiesen wurde (bei Bäumen: z. B. Clark und Clark 1984; bei Spinnen: Rypstra 1984; bei Ameisen: Franks und Bossert 1983; bei der Phytophagengilde der Coleopteren an *Heliconia*: Strong 1983; bei einem fruchtbewohnenden Bruchiden: Herrera 1989; bei Vögeln: Holmes et al. 1979).

Allerdings stammen diese wenigen Ergebnisse aus räumlich/zeitlich sehr punktuellen Untersuchungen, die vorerst verallgemeinernde Schlußfolgerungen sicher noch nicht zulassen. So bleibt der oft angeführte besonders hohe Räuberdruck, der die Populationsgrößen vieler Arten stets unter ihrer jeweiligen Kapazitätsgrenze halten und so die Koexistenz nischenäquivalenter Arten erlauben soll, in großen Teilen der tropischen Lebensgemeinschaften die reine Spekulation. Noch unklarer ist allerdings, wieweit auf den den Primärproduzenten nachgeordneten trophischen Ebenen die Bedingungen der stochastischen Fluktuationsmodelle wirksam sind und sie uns die eventuellen Mehrfachbesetzungen von Nischen erklären können. Wir wissen bei den Konsumenten und Destruenten noch nichts Konkretes über den Einfluß unvorhersehbarer Störungen auf die längerfristige Strukturen ihrer Gilden. Wir können noch nicht beurteilen, ob diese Störungen den endgültigen Ausschluß kompetitiv unterlegener, aber z. B. besonders mobiler und/oder fertiler Arten verhindern und jede endgültige Dominanz konkurrenzüberlegener, aber weniger fertiler und/oder weniger ausbreitungsfähiger Arten unterbinden.

Strukturierung der Lebensgemeinschaften und Ausbreitungsfähigkeit der Arten

Bei der Frage, welcher Anteil deterministischen gegenüber stochastischen Prozessen bei der Strukturierung von tropischen Lebensgemeinschaften zufällt, dürfte der Maßstab des betrachteten Systemausschnitts eine wichtige Rolle spielen und daneben natürlich auch Eigenschaften der untersuchten Tiergruppe. Je ausbreitungsfähiger, je permanenter bestimmte Species mit rekrutierfähigen Stadien im System vertreten sind, um so eher sollten sie bei Wieder- und Neubesiedlung in ein deterministisches Muster passen; je weniger ausgeprägt diese Eigenschaften sind, um so stärker sollten sie dabei stochastischen Einflüssen unterworfen sein. Bei wenig mobilen Arten können wir am ehesten auch auf den höheren trophischen Ebenen eine

Mehrfachbesetzung bestimmter Nischen erwarten, vor allem dann, wenn die entscheidenden Ressourcen inselhaft verteilt, weit voneinander isoliert sind und/oder nur während kurzer Zeiten genutzt werden können.

Wir haben gerade damit begonnen, diesen Fragen an einem relativ einfachen tropischen System nachzugehen: der Nutzung ephemerer Gewässer in der Sudan- und Subsudansavanne Westafrikas einerseits durch die Gilde der nur beschränkt ausbreitungsfähigen Anuren und andererseits durch die noch artenreichere Gemeinschaft der hochmobilen Libellen (Linsenmair und Grabow, unveröff.). Es ist natürlich noch viel zu früh, irgendwelche definitiven Aussagen darüber machen zu wollen, welche Kräfte für die Strukturierung dieser Teilzönosen verantwortlich sind. Selbstverständlich sind viel ausgedehntere Beobachtungen und Messungen der ungestörten Verhältnisse notwendig und zahlreiche entscheidende Manipulationsexperimente müssen erst noch durchgeführt werden. Aber wir haben doch in den ersten zwei Monaten unserer Arbeit schon viel über diejenigen Arten dazugelernt, die zu einer besonders frühen und schnellen reproduktiven Nutzung der mit den ersten stärkeren Regenfällen am Ende der Trockenzeit entstehenden Gewässer fähig sind und die auf Grund ihrer jeweiligen lebensgeschichtlichen Einpassung in diesen saisonal extrem variierenden Lebensraum trotz der sehr hohen Risiken dazu auch gezwungen sind. Wir haben hierbei bisher sehr viele Hinweise auf hervorragende Einnischung, auf große Bedeutung von Konkurrenz, Räubereinfluß und andere biotische Wechselwirkungen erhalten. Bislang fanden wir aber keine konkreten Anhaltspunkte für wesentliche Wirkungen stochastischer Faktoren bei der Zusammensetzung beider Nutzergemeinschaften.

Vorerst liegen zu den Fragen der Bedeutung stochastischer Prozesse für die Strukturierung von Lebensgemeinschaften der besonders diversen Arthropodengruppen der Baumkronenfau- na keine wirklich aussagekräftigen Untersuchungen vor. An eine bestimmte Baumart gebundene Arten, die wenig mobil sind, leben in vielen Fällen auf extrem isolierten Inseln, die Zufallsprozesse bei der Besiedlung stark begünstigen könnten. Einige Hinweise – aus Baumkronenbegasungen (dem «canopy fogging» s. Erwin 1982, 1983 a, b; Adis et al. 1984; Greenwood 1987; Stork 1988; Morse et al. 1988) – deuten in die entsprechende Richtung: So scheinen z. B. die meist gut ausbreitungsfähigen Ameisen – nach Untersuchungen aus der Neotropis (Wilson 1987; Verhaagh, mündl. Mitt.) – bei sehr hoher Alpha-Diversität eine relativ geringe Beta- und Gamma-Diversität aufzuweisen, was dafür spricht, daß ihre Gilden vor allem deterministisch, durch Einnischung und interspezifische Konkurrenz strukturiert sind. Auch bei gut flugfähigen – und tatsächlich auch häufig fliegenden – Arten, wie bestimmten Zikaden ist die Diversität zwischen den Habitaten nicht besonders hoch (Sutton 1983). Dagegen erreicht die Beta-Diversität Extremwerte bei wenig mobil erscheinenden Gruppen, wie zahlreichen Käferfamilien, flugunfähigen Homopteren und Orthopteren (Erwin 1983 a, b; Morse et al. 1988; Stork 1988).

Das Problem der geringen Populationsgrößen

Unabhängig davon, welche Bedeutung die Stochastik hat, ein generelles, sehr basales, wenig beachtetes Problem bleibt und verlangt Antworten, wenn wir Struktur und Dynamik tropischer Lebensgemeinschaften verstehen wollen. Wenn 10, 100 oder bis zu annähernd 1000mal mehr Arten mit einer generell wahrscheinlich gar nicht und partiell nur um den Faktor 2–3 erhöhten, von den Primärproduzenten zur Verfügung gestellten Ressourcenmenge auskommen und

- a) weder die Größenklassenverschiebung zu den sehr kleinen Formen – noch
- b) ein durchschnittlich viel höherer Ausnutzungsgrad der Ressourcen gegeben ist, dann müssen wir in den Tropen im Mittel stets kleinere, sehr häufig um Größenordnungen kleinere Populationen erwarten, als wir sie in den gemäßigten Breiten finden.

Die wenigen umfänglicheren Erfassungen, Aufsammlungen ergeben bei allen Gruppen ein sehr ähnliches Bild und dieses stützt in vollem Umfang die gerade formulierte Erwartung. Es zeigt sich nämlich, daß

- 1) die für die gemäßigten und hohen Breiten typischen hochabundanten (eu- bis subdominanten) Arten in den meisten tropischen Systemen fehlen, solange diese nicht anthropogen verändert wurden;
- 2) daß in den tropischen Lebensgemeinschaften die Zahl der seltenen Arten immer sehr hoch ist. 30–60% der Arten weisen Häufigkeiten von 0,1 bis weniger als 0,01% aller Individuen auf und auch die relativ häufigsten erreichen nur selten Werte, die über 1–2% liegen. Nur einige wenige Einzelbeispiele seien hier genannt:
 - a) Stork (1988) fand unter 1455 durch Baumkronenbegasung erhaltenen Chalcidoidea (Erzwespen)-Individuen Vertreter von 739 Arten, 437 Arten waren nur jeweils in einem Exemplar gefangen worden, nur 8 hatten mehr als 10 Individuen und die häufigste Art zählte 19 Individuen.
 - b) Tho (1986) fing über 3 Jahre in jeweils 5 Nächten pro Monat für jeweils 4 Std. mit einer standardisierten Licht-Falle Nachtfalter in Pasoh, Malaysia. Etwas über 30% aller Individuen waren Uricate. Weniger als 2% der Arten sind mit 10 oder mehr Exemplaren vertreten.
 - c) Morse et al. (1988) sammelten 4000 Käferindividuen aus 10 Baumkronen in Borneo. Diese verteilten sich auf 859 Käferarten, 58% aller Spezies waren dabei nur mit einem Exemplar vertreten.
 - d) Auch z. B. bei Vögeln werden jeweils etwa ein Drittel der Arten in tropischen Avifaunen als selten eingestuft (Driscoll and Kikkawa 1989).

Da die Aussterbewahrscheinlichkeit durch Oszillationen der Populationsstärke um so höher sein mußte (McArthur and Wilson 1967), je kleiner die Population ist, wir aber auf der anderen Seite so überaus viele seltene bis sehr seltene Arten, die oft auch noch besonders kleine Verbreitungsareale aufweisen, in den Tropen finden, muß man zu dem Schluß kommen, daß sich hier die Aussterbewahrscheinlichkeiten der Populationen deutlich von denen der gemäßigten Breiten unterscheiden. Die «minimalgroße, überlebensfähige Population» («minimal viable population», MVP, Soule 1987) scheint damit in den Tropen deutlich unterhalb der entsprechenden kritischen Größe in den mittleren und hohen Breiten zu liegen. Diese Annahme wirft eine Serie von ganz zentralen Problemen auf, ohne deren Beantwortung eine Klärung des Diversitätsphänomens und damit ein Verständnis der Besonderheiten tropischer Lebensgemeinschaften nicht möglich erscheint.

- 1) Wir brauchen fundierte Abschätzungen der realen Populationsgrößen.
- 2) Wie oben schon betont, wird für die Tropen im Regelfall – und anscheinend mit gewissem Recht – ein höherer Räuberdruck angenommen als er in den gemäßigten Breiten herrscht. Sind es dann die milderen abiotischen Bedingungen, die die niedrigeren Populationsgrößen zulassen? Wie verträgt sich eine solche Hypothese aber mit der in der neueren Literatur vielfach wiederholten, allerdings nur auf einer sehr dünnen Datenbasis ruhenden Annahme, nach der die tropischen Populationen im Vergleich mit ihren temperaten Gegenstücken Abundanzschwankungen in der gleichen Größenordnung durchmachen sollen (Erwin and Scott 1980 und Wolda 1983)? Gilt diese Aussage vielleicht nur für die häufigeren Arten? Wenn dies der Fall sein sollte, was sind die Ursachen der Abundanzschwankungen – biotische oder abiotische? Wenn es biotische Einflußgrößen sind – beruhen sie auf entsprechenden Schwankungen im Ressourcenangebot oder auf numerischen und funktionellen Antworten der Räuber und Parasiten?
- 3) Seltene Arten sollten sich stärkere Abundanzschwankungen nicht leisten können. Wenn sie von solchen starken Schwankungen verschont bleiben sollten, worauf ist dies zurückzuführen? Sind seltene Arten im Regelfall spezialisierter als häufigere und ihre Ressourcen zwar in kleiner Menge – aber mit geringerer quantitativer Varianz vorhanden? Unterliegen sehr seltene Arten vielleicht geringerem Räuberdruck, weil sich Spezialisten unter den Räubern auf einer so dünnen Basis nicht halten können und Generalisten einen ineffektiveren Druck ausüben? Unser Wissen ist hier praktisch Null, Antworten auf die hier und in den vorigen Abschnitten aufgeworfenen Fragen können auch nicht ansatzweise gegeben werden.

Betrachten wir nun die Karnivoren (Parasiten und Parasitoide eingeschlossen). Bei spezialisierten Arten müssen wir auf der Basis geringer Abundanzen ihrer Beute selbstverständlich

noch kleinere Populationen erwarten. Wenn dann die Beute- oder Wirtspopulationen noch stark in ihrer Abundanz schwanken, dann sollten die Aussterbewahrscheinlichkeiten der abhängigen Arten der höheren Trophie-Ebene äußerst groß sein. Hierfür haben wir aber keinerlei Hinweise.

Die Frage, die sich uns hier stellt, und die wir vorerst wieder in keiner Weise beantworten können, ist, ob wir bei den Sekundärkonsumenten in den tropischen Lebensgemeinschaften einen stärkeren Trend zum Generalistentum finden als in den gemäßigten Breiten. Die – gegenüber den gemäßigten Breiten – viel stärkere trophische Vernetzung der Räuber in den tropischen Lebensgemeinschaften sollten in diese Richtung wirken. Karnivoren jagen vielfach andere Karnivoren und zumindest dort sollten Spezialisierungen die Ausnahme sein, wo sich die Körpergrößen, die Abundanzen und die Generationszeiten der Interaktionspartner nicht wesentlich unterscheiden.

Hätten energetische Zwänge in den Tropen Carnivoren häufig an einer evolutiven Spezialisierung gehindert, dann sollte man erwarten, daß ihr Beitrag zur erhöhten Diversität der Lebensgemeinschaften weit hinter dem der Primärkonsumenten zurückbleibt. Nach den vorliegenden noch sehr lückenhaften Informationen zu urteilen, ist dies aber nicht so (Erwin 1983 a, b; Morse et al. 1989; Stork 1988; Noyes 1989).

Saprophagengemeinschaften: viele Fragen und kaum Antworten

Was die letzte hier zu diskutierende Trophie-Ebene, die der Saprophagen angeht, so gilt, daß auch auf dieser Ebene die uns interessierenden Grundfragen noch nicht beantwortet werden können. Trotz zahlreicher punktueller Arbeiten zur Rolle der Saprophagen in den tropischen Biomen, wissen wir über die Nischen vieler saprophager Organismen noch nichts. Bis zu einem gewissen Grad machen hier vor allem die Termiten eine Ausnahme (Lee und Wood 1971; Abe 1978; Brian 1978; Abe und Matsumoto 1979; Matsumoto und Abe 1979), aber auch in dieser so überaus wichtigen Gruppe der makrophagen Destruenten sind bei weitem die meisten basalen und speziellen Fragen offen.

Wir wissen noch fast nichts darüber, nach welchen Prinzipien sich die Saprophagen der Tropen zu Gemeinschaften zusammenfinden und wie ihre Interaktionen im Detail aussehen. Das Ausmaß der Alpha- und Beta-Diversität läßt sich noch kaum irgendwo abschätzen, scheint aber – zumindest in manchen Regenwäldern – nach jüngsten Befunden sehr viel höher zu sein, als jemals zuvor angenommen (für die Alpha-Diversität s. Stork 1988, für die Beta-Diversität z. B. Lavelle und Kohlmann 1984). Inwieweit die Saprophagen-Fauna eine Regulationsfunktion beim mikrobiellen Abbau ausübt – und so die zeitliche und räumliche Nährstoffbereitstellung beeinflusst und auf diese Weise die Diversität der Primärproduzenten mitsteuert, darüber wissen wir nur einiges bei den Termiten – und die sind äußerst wichtige «Gärtner» in verschiedenen tropischen Biozönosen (Anderson und Wood 1984; Salick et al. 1983).

Tier-Pflanzen-Interaktionen

Im Gegensatz zu ihren marinen Gegenstücken, den in ganz starkem Maß tierbestimmten tropischen Korallenriffen, sind die tropischen Landbiozönosen in ihrem ins Auge fallenden Erscheinungsbild von Pflanzen geprägt. Dies verführt nicht nur Laien zu falschen Schlussfolgerungen, sondern läßt gelegentlich auch Fachleute, die sich mit den Primärproduzenten beschäftigen, vergessen, daß die Tiere in diesen Systemen keine unbedeutenden Randfiguren sind. Sie erfüllen vielmehr entscheidende Aufgaben, Schlüsselfunktionen. Die Zusammensetzung der Primärproduzenten-Gemeinschaften würde sich – mit einiger zeitlicher Verzögerung – radikal ändern, gewaltig an Diversität verlieren, sollte die Fauna quantitativ stark reduziert oder in ihrer qualitativen Zusammensetzung wesentlich umstrukturiert werden (Janzen 1970, 1987; Karr 1975; Howe 1984; Greenwood 1987; Bourlière 1989 u. a.). Tropische Lebensge-

meinschaften werden in starkem Maß durch mutualistische Tier-Pflanzenbeziehungen geprägt: «Plant-animal relationships constitute the forest web of life...» (Jacobs 1988).

Ich will mich hier ganz kurz fassen: In den tropischen Tieflandwäldern sind vielerorts fast 100% der Bäume und Büsche tierbestäubt. Indem – durch oft komplizierte wechselseitige Abhängigkeiten (z. B. Vogel 1968/1969, 1974; Gottsberger 1970; Janzen 1971; Frankie et al. 1976; Kubitzki und Kurz 1984) – auch sehr seltenen Pflanzenarten eine Exogamie ermöglicht wird, gewinnt die Tierbestäubung eine besondere Bedeutung für die Diversitätserhaltung in den tropischen Lebensgemeinschaften. Obwohl wir auch hier in der Mehrzahl der Fälle noch am Anfang der Analyse stehen, zeigt sich schon klar, daß sich hier vielfach sehr enge Beziehungen entwickelt haben, deren Zerreißung den Fortbestand der Partner akut gefährdet.

In den Tieflandregenwäldern produzieren zwischen 70–98% der Bäume Samen und Früchte, die durch Tiere verbreitet werden. Die meisten Einzelbäume verdanken ihren Standort der Samenverbreitung durch Tiere (Howe und Smallwood 1982; Janson 1983 u. a.). Die Bindungen zwischen den Fruchtfressern und den Fruchtelieferanten ist üblicherweise weniger eng als die zwischen den Pflanzen und ihren Bestäubern (s. u. a. Kubitzki 1985; van Roosmalen 1985) – die Gesamtabhängigkeit dadurch aber nicht minder stark.

Dabei gibt es sowohl bei den Pflanzen als auch bei den Tieren besonders wichtige, sogenannte Schlüsselarten («keystone species»), von deren Vorhandensein u. U. viele andere Arten sehr stark bis völlig abhängen. Nur in wenigen Fällen kennen wir solche Schlüsselarten. Es ist zu vermuten, daß es sehr viel mehr solcher Arten gibt, deren Elimination durch den Menschen – z. B. auch bei einem recht harmlos erscheinenden selektiven Holzeinschlag – zu erheblichen Störungen des Systems führt und – auf etwas längere Sicht – die Diversität sehr negativ beeinflusst. Janzens (1988) Definition, wonach die «keystone species» diejenigen Arten sind, die der Untersucher gut genug kennengelernt hat, um ihre Rolle in der Gemeinschaft beurteilen zu können, dürfte nur mäßig überspitzt sein.

Schließlich verdienen neben den einzelnen Schlüsselarten die Schlüsselgruppen unter den Tieren besondere Aufmerksamkeit, wenn wir die Erhaltungsdynamik der Diversität verstehen wollen. Hier sind, neben anderen, vor allem die Termiten und die Ameisen zu nennen. Die Termiten als äußerst wichtige Glieder im Energietransfer und bei den Stoffflüssen, die mit Hilfe ihrer Symbionten den schwerabbaubaren lignin- und zellulosereichen Bestandsabfall – z. T. selbst bei Trockenheit – schnell umsetzen können und damit wesentlich für die hohen Umsatzraten und die Produktivität der Primärproduzenten verantwortlich sein dürften (s. o.) und mit ihrer großen Biomasse die Nahrungsgrundlage für viele Karnivoren darstellen (nach Messungen in Malaysia weisen Termiten in dortigen Wäldern eine um den Faktor 3 höhere Biomasse als alle Warmblüter zusammen auf: Abe 1978, 1979). Keinesfalls minderbedeutend sind die Ameisen – als wichtigste Invertebraten-Predatoren und in vielen weiteren Funktionen. Im brasilianischen Regenwald entfallen etwa 20% der tierischen Biomasse auf sie (Fittkau und Klinge 1973). In allen Baumkronenabsammlungen, die bisher irgendwo in den Tropen durchgeführt wurden, sind Ameisen nach Biomasse und Individuenzahl stets dominant. Sie bewohnen alle Strata, von den Spitzen der höchsten Kronen bis in den subterranean Bereich, und verwerten die unterschiedlichste Nahrung. Zum großen ökologischen Erfolg der Ameisen dürfte auch ihre Fähigkeit beigetragen haben, die nach Wilson (1987) besonders kritische Nischendimension des Nistraums aktiv erweitern zu können: z. B. durch den Bau von Karton- oder Webenestern in der Kronenregion, die wenig natürliche Nistmöglichkeiten für größere Kolonien bietet (vgl. Maschwitz et al. 1985).

Der Erfolg beider Gruppen – der Termiten und der Ameisen – ist nur auf der Basis der artspezifisch unterschiedlichen, sozialen Organisation zu verstehen (Ameisen: Zusammenfassung s. Hölldobler und Wilson 1990).

Erhaltung der tropischen Diversität: ein subjektiver Epilog

Ich wollte mit meinen Ausführungen vor allem auf die vielen offenen Probleme hinweisen, die uns vorerst daran hindern, die hochkomplexen tropischen Biozöosen in ihren Strukturen

und ihren Funktionen zu verstehen. Es wäre äußerst wünschenswert, zu einigen der Grundfragen möglichst schnell wenigstens Teilantworten zu finden. Diese sollten nicht nur unsere wissenschaftliche Neugier befriedigen, sondern auch dazu beitragen, uns zu helfen, auf der Grundlage eines besseren Verständnisses dieser Systeme, wissenschaftlich fundierte Methoden zu ihrer Erhaltung entwickeln und Wege zu integrativen Systemen finden zu können, in denen a) Schutzgebiet, b) auf der Basis ihrer Artenvielfalt extensiv genutzte Pufferzonen und c) intensiv bewirtschaftete Flächen langfristig nebeneinander existieren können.

Im Wettlauf gegen die immer rasanter fortschreitende Zerstörung natürlicher Lebensräume und ihrer Biozönosen können wir nur noch bestenfalls Teilsiege davontragen. Für diese lohnt sich aber in meinen Augen jeder Einsatz. Zwar hat Wittgenstein sicher nicht unrecht, wenn er feststellt, daß «nicht wie die Welt ist, sondern daß sie ist», das größte Wunder ist. Nimmt man die Welt aber wie sie ist, dann ist die Evolution des Lebens das nächstgrößte Wunder und zu den faszinierendsten Aspekten des Lebens gehört sicher die phantastische Vielfalt der Formen, die die Evolution im Lauf von Jahrmilliarden hervorgebracht hat. Wir selbst sind eines der jüngsten Produkte ihres Wirkens; unsere stammesgeschichtliche Entwicklung fand auf der Grundlage der Vielfalt und im Wechselspiel mit ihr statt und ist ohne den Diversitätsrahmen nicht vorstellbar.

Seit einiger Zeit sind wir nun aber dabei, uns zu einem gefährlich wuchernden Zweig der Evolution zu entwickeln, der droht, den gesamten Baum durch sein allometrisches Wachstum so zu beschädigen, daß er früher oder später zumindest teilweise zusammenbrechen wird. Wir werden die Artenvielfalt, die biologische Diversität nicht nur zum längerfristigen physischen Überleben unbedingt benötigen, wir müssen sie auch für unsere psychische und intellektuelle Entwicklung und vor allem auch die unserer Nachkommen erhalten (s. hierzu Norton 1987). Wir haben uns als Mitglieder diverser natürlicher Lebensgemeinschaften evolviert, für ein Leben in einer der biologischen Vielfalt beraubten, rein menschengemachten Umwelt sind wir nicht gebaut.

Wir müssen in Verantwortung gegenüber unseren Nachkommen alles daran setzen zu verhindern, daß die gesamte Welt zu einer öden Menschenweide verkommt und wir auf dem Marsch dorthin jede Brücke hinter uns abbrechen und uns jeden seitlichen Ausweg vermauern. Genau dieses aber tun wir, wenn wir uns weitervermehren und in der bisherigen Weise weiterentwickeln und dabei die Vielfalt der Arten, unser einzigartig wertvolles biologisches Erbe unbesehen und unwiederbringlich verschleudern. Wir mißachten nicht nur – z. T. völlig gedankenlos, z. T. in größter anthropozentrischer Arroganz – jedes Lebensrecht von Millionen von Mitlebewesen, sondern wir nehmen auch unseren Nachkommen entscheidende Entwicklungs-, ja höchstwahrscheinlich sogar Überlebenschancen – und allerspätstens hier müßten die Notbremsen mit aller Macht gezogen und andere Wege gesucht werden. Hierzu bedarf es sehr vieler Hände und Köpfe – und uns Biologen fällt eine besondere Verantwortung zu, die möglichst viele aus unseren Reihen heute und in Zukunft mit mehr Engagement als bisher üblich übernehmen und in politisches und praktisches Handeln umsetzen müssen.

Danksagung: Die eigenen Untersuchungen zur Struktur der Nutzergemeinschaften ephemerer Savannengewässer werden in dankenswerter Weise durch die Volkswagenstiftung unterstützt. Dr. Brigitte Fiala danke ich herzlich für vielfältige Hilfe, vor allem bei der Literaturbeschaffung und -sichtung und beim Erstellen des Literaturverzeichnisses.

Literatur

- Abe T (1978) Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. 1) Faunal composition, size, colouration and nests of termites in Pasoh Forest Reserve. Kontyu 46, 273–290
- Abe T (1979) Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. 2) Food and feeding habits of termites in Pasoh Forest Reserve. Jap J Ecol 29, 121–135
- Abe T, Matsumoto T (1979) Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. 3) Distribution and abundance of termites in Pasoh Forest Reserve. Jap J Ecol 29, 337–351
- Adis J, Lubin Y A, Montgomery G G (1984) Arthropods from the canopy of inundated and terra firme

- forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum-fogging technique. *Stud Neotrop Fauna Environ* 19, 223–236
- Anderson J M, Swift M J (1983) Decomposition in tropical forests. In: Sutton et al (eds) *Tropical rain forest: Ecology and management*. Blackwell, Oxford, 287–309
- Anderson J M, Wood T G (1984) Mound composition and soil modification by two soil feeding termites (Termitinae, Termitidae) in Nigerian riparian forests. *Pedobiologia* 26, 77–82
- Ashton P S (1969) Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol J Linn Soc* 1, 155–196
- Ashton P S (1988) Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Ann Rev Ecol Syst* 19, 347–370
- Auerbach M, Shmida A (1987) Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Trends Ecol Evol* 2, 238–242
- Baillie I C, Ashton P S, Court M N, Anderson J A R, Fitzpatrick E A, Tinsley J (1987) Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. *J Trop Ecol* 3, 201–220
- Barney G O (1980) (ed) *The global 2000 report to the president. Deutsche Ausg.: Global 2000. Der Bericht an den Präsidenten. Zweitausendeins, Frankfurt*
- Beaver, R A (1979) Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature (London)* 281, 139–141
- Begon M, Harper J L, Townsend C R (1986) *Ecology*. Chapter 22: Patterns of species diversity. Blackwell, Oxford
- Bourlière F (1983) Animal species diversity in tropical forests. In: Golley F B (ed) *Tropical rainforest ecosystems. A. Structure and function*. Elsevier, Amsterdam, 77–91
- Bourlière F (1989) Mammalian species richness in tropical rainforest. In: Harmelin-Vivien M L, Bourlière F (eds) *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer, New York, Berlin, 153–168
- Brandani A, Harthorn G S, Orians G H (1988) Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. *J Trop Ecol* 4, 99–119
- Brian M V (1978) *Production ecology of ants and termites*. University Press, Cambridge
- Brokaw N V L (1985) Treefall, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett S T A, White P S (eds) *Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida, 53–69
- Brown J H, Maurer B A (1986) Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324, 248–250
- Browne F G (1961) *The biology of Malaysian Scolityidae and Platypodidae*. Malaysian Forest Records 25. Government Press, Federation of Malaya
- Clark D A, Clark D B (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am Nat* 124, 769–788
- Darlington P J (1957) *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. J Wiley & Sons, New York
- Darwin C R (1859) *On the origin of species by means of natural selection of the preservation of favored races in the struggle for life*. Murray, London
- Delgado F S (1985) Present situation of the forest birds of Panama. *ICBP Tech Publ No. 4*, 77–93
- Denslow J S (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann Rev Ecol Syst* 18, 431–451
- Deshmukh I (1986) *Ecology and tropical biology*. Blackwell, Palo Alto, California
- Dowsett-Lemaire F (1988) Fruit choice and seed dissemination by birds and mammals in the evergreen forests of upland Malawi. *Rev Ecol (Terre et Vie)* 43, 251–281
- Driscoll P V, Kikkawa J (1989) Bird species diversity of lowland tropical rain forests of New Guinea and northern Australia. In: Harmelin-Vivien M L, Bourlière F (eds) *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer, New York, Berlin, 123–152
- Ehrlich P R, Ehrlich A H (1981) *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York
- Enquete Kommission (1990) *Vorsorge zum Schutz der Erdatmosphäre, 2. Bericht: Schutz der tropischen Wälder*. Deutscher Bundestag, Drucksache 11/7220. Heger, Bonn
- Erwin T L (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopt Bull* 36, 74–75
- Erwin T L (1983a) Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bull Entomol Soc Am* 30, 14–19
- Erwin T L (1983b) Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. In: Sutton et al (eds) *Tropical rain forests: Ecology and management*. Blackwell, Oxford, 59–75
- Erwin T L (1988) The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. In: Wilson E O (ed) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, 123–129
- Erwin T L, Scott J C (1980) Seasonal and size patterns, trophic structure and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: the fauna of *Leuhea seemannii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama. *Coleopt Bull* 34, 305–322
- Fiala B, Maschwitz U, Tho Y P, Helbig A J (1989) Studies of a South East Asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia* 79, 463–470
- Fittkau E J, Klinge H (1973) On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5, 2–14
- Frankie G W, Opler P A, Bawa K S (1976) Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J Ecol* 64, 1049–1057

- Franks N R, Bossert W H (1983) The influence of swarm raiding army ants on the patchiness and diversity of a tropical leaf litter ant community. In: Sutton et al (eds) *Tropical rain forests*. Blackwell, Oxford, 151-163
- Futuyma D J (1989) *Evolutionsbiologie*. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin
- Gauld I D (1986) Latitudinal gradients in ichneumonid species richness in Australia. *Ecol Entomol* 11, 155-161
- Gautier-Hion A, Quris R, Gautier J P (1983) Monospecific vs polyspecific life: a comparative study of foraging and antipredatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Behav Ecol Sociobiol* 12, 325-335
- Gentry A H (1986) Endemism in tropical vs. temperate plant communities. In: Soule M E (ed) *Conservation biology, the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Mass., 153-181
- Gentry A H, Dodson C (1987) Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19, 149-156
- Gottsberger G (1970) Beiträge zur Biologie von Annonaceen-Blüten. *Öst Bot Z* 118, 237-279
- Greenwood S R (1987) The role of insects in tropical forest food webs. *Ambio* 16, 267-271
- Haffer J (1969) Speciation in Amazon forest birds. *Science* 165, 131-137
- Heuvelop J, Neumann M (1980) Structure and functions of a rain forest in the International Amazon Ecosystem Project: preliminary data on growth rates and natural regeneration from a pilot study. *Turrialba* 33, 25-38
- Herrera C M (1989) Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54, 185-188
- Holmes R T, Schultz J C, Nothnagle P (1979) Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206, 462-463
- Hölldobler B, Wilson E O (1990) *The ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass
- Hubbell S P (1979) Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203, 1299-1309
- Hubbell S P, Foster R B (1986a) Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest communities. In: Diamond J, Case T J (eds) *Community ecology*. Harper & Row, New York
- Hubbell S P, Foster R B (1986b) Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley M J (ed) *Plant ecology*. Blackwell, Oxford, 77-96
- Hubbell S P, Foster R B (1989) *The structure and dynamics of a neotropical forest*. University Press, Princeton, in press
- Jacobs M (1988) *The tropical rain forest*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York
- Janson C (1983) Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219, 187-189
- Janzen D H (1970) Herbivores and the number of tree species in a tropical forest. *Am Nat* 104, 501-528
- Janzen D H (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171, 203-205
- Janzen D H (1984) Two ways to be a tropical moth: Santa Rosa saturniids and sphingids. *Oxford Surv Evol Biol* 1, 85-140
- Janzen D H (1987) Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it, and how? *Biol J Linn Soc* 30, 343-356
- Janzen D H (1988) Complexity in the eye of the beholder. In: Almeda F, Pringle C M (eds) *Tropical rainforests: Diversity and conservation*. California Academy of Sciences, San Francisco
- Jordan C F (1971a) Productivity of tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J Ecol* 59, 127-142
- Jordan C F (1971b) A world pattern in plant energetics. *Am Scient* 59, 425-433
- Karr J R (1975) Production, energy pathways, and community diversity in forest birds. In: Golley F B, Medina E (eds) *Tropical ecological systems*. Springer, New York, 161-176
- Klinge H, Rodriguez W A, Brüning E, Fittkau E J (1975) Biomass and structure in a central Amazonian rain forest. In: Golley F B, Medina E (eds) *Tropical ecological systems*. Springer, Berlin 115-122
- Kubitzki K (1985) Die tropischen Regenwälder: Probleme ihrer Genese aus botanischer Sicht. *Verh Deutsch Zool Ges* 78, 147-158
- Kubitzki K, Kurz H (1984) Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical Lauraceae. *Plant Syst Evol* 147, 253-266
- Lawton J H (1986) Surface availability and insect community structure: the effects of architecture and fractional dimension of plants. In: Juniper B E, Southwood T R E (eds) *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London, 317-331
- Lavelle P, Kohlmann B (1984) Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia* 27, 377-393
- Lee K E, Wood T G (1971) *Termites and soils*. Academic Press, London, New York
- Lindow S E, Arny D C, Upper D C, Barchet W R (1978) The role of bacterial ice nuclei in frost injury to sensitive plants. In: Li P H, Sakai A (eds) *Plant cold hardiness and freezing stress*. Academic Press New York
- Lowman M D (1984) An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16, 264-268
- Lovejoy T E (1980) Eine Prognose der Artenverringerung. In: Barney G O (ed) *The global 2000 report to the president*. Deutsche Ausg. Zweitausendeins, Frankfurt, 690-697

- Lowe-McConnell R H (1987) Ecological studies in tropical fish communities. University Press, Cambridge
- Lugo A E (1988) Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. In: Wilson E O (ed) Biodiversity. National Academy Press, Washington, 58–70
- Lugo A E (1989) Diversity of tropical species. Biology International. IUBS Special Issue 19
- MacArthur R H, Wilson E O (1967) The theory of island biogeography. University Press, Princeton, New Jersey
- Maki L R, Willoughby K J (1978) Bacteria as biogenic sources of freezing nuclei. J Appl Meteorol 17, 1049–1053
- Maschwitz U, Schroth M, Hänel H, Tho Y P 1984. Lycaenids parasitizing symbiotic plant-ant partnerships. Oecologia 64, 78–80
- Maschwitz U, Dumpert K, Schmidt G (1985) Silk pavilions of two *Camponotus* (*Karavaievia*) species from Malaysia: Description of a new nesting type in ants (Formicidae: Formicinae). Z Tierpsychol 69, 237–249
- Maschwitz U, Steghaus-Kovac S, Gaube R, Hänel H (1989) A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. Behav Ecol Sociobiol 24, 305–316
- Matsumoto T, Abe T (1979) The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia. 2) Leaf litter consumption on the forest floor. Oecologia 38, 261–274
- Mayr E (1984) Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo
- Morse D R, Stork N E, Lawton J H (1988) Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. Ecol Entomol 13, 25–37
- Mühlenberg M (1989) Freilandökologie. 2. Aufl. Quelle und Meyer, Heidelberg, Wiesbaden
- Myers N (1979) The sinking ark. Pergamon, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt
- Myers N (1984) The primary source: Tropical forests and our future. Norton, New York
- Myers N (1988) Tropical forests and their species: Going, going...? In: Wilson E O (ed) Biodiversity. National Academy Press, Washington, 28–35
- Norton B G (1987) Why preserve natural variety? Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Noyes J S (1989) The diversity of Hymenoptera in the tropics with special reference to Parasitica in Sulawesi. Ecol Entomol 14, 197–207
- Owen D F, Owen J (1974) Species diversity in temperate and tropical Ichneumonidae. Nature 249, 583–584
- Petratits P S, Latham R E, Nisenbaum R A (1989) The maintenance of species diversity by disturbance. Quar Rev Biol, 393–418
- Pianka E R (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Am Nat 100, 33–46
- Pickett S T A, White P S (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando
- Powell G V N (1989) On the possible contribution of mixed species flocks to species richness in neotropical avifaunas. Behav Ecol Sociobiol 24, 387–394
- Raven P H (1988) Our diminishing tropical forests. In: Wilson E O (ed) Biodiversity. National Academy Press, Washington, 119–122
- Rogers L E, Hinds W T, Buschbom R L (1976) A general weight vs. length relationship for insects. Ann Entomol Soc Am 70, 51–53
- Rogers L E, Buschbom R L, Watson C R (1977) Length-weight relationship of shrub-steppe invertebrates. Ann Entomol Soc Am 70, 51–53
- Roosmalen van M G M (1985) Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus p.*) in Surinam. Acta Amazonica 15, 3/4, Suppl.
- Rosenthal G A, Janzen D H (eds) (1979) Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York
- Rypstra A L (1984) A relative measure of predation on web-spiders in temperate and tropical forests. Oikos 43, 129–132
- Salick J, Herrera R, Jordan C F (1983) Termitaria: nutrient patchiness in nutrient deficient forests. Biotropica 15, 1–7
- Schoener T W (1980) Length-weight regressions in tropical and temperate forest-understorey insects. Ann Entomol Soc Am 73, 106–109
- Schoener T W, Janzen D H (1968) Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. Am Nat 102, 207–224
- Shmida A, Wilson M V (1985) Biological determinants of species diversity. J Biogeogr 12, 1–20
- Soule M E (1987) Viable Populations for Conservation. University Press, Cambridge
- Southwood T R E (1978) The components of diversity. In: Mound L A, Waloff N (eds) Diversity of insect faunas. Symp R Entomol Soc 9, 19–40
- Stork N E (1988) Insect diversity: facts, fiction and speculation. Biol J Linn Soc 35, 321–337
- Strong D R (1983) Density-vague ecology and liberal population regulation in insects. In: Price P W et al (eds) A new ecology: Novel approaches to interactive systems. University Press, Princeton, New Jersey
- Struhsaker T T (1981) Polyspecific associations among tropical rain forest primates. Z Tierpsychol 57, 268–304

- Sutton S L (1983) The spatial distribution of flying insects in tropical rain forests. In: Sutton et al (eds) Tropical rain forest: ecology and management, 77–91
- Terborgh J (1980) Causes of tropical species diversity. Proc Int Ornithol Congr 17, 955–961
- Terborgh J (1983) Five new world primates: A study in comparative ecology. University Press, Princeton
- Terborgh J (1985) The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. Am Nat 126, 760–776
- Thiollay J M (1988) Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forests: ecological implications. Oikos 53, 17–30
- Tho Y P (1986) Resource abundance and heterogeneity in relation to insect diversity in Peninsular Malaysia. 18. IUFRO-Weltkongreß, Lubljana, Jugoslawien. Bericht Fachbereich Forst-Holzwirtschaft der GTZ
- Tilman D (1982) Resource competition and community structure. University Press, Princeton
- Vogel S (1968/69) Chiropterophilie in der neotropischen Flora, I, II. Flora B 157, 562–602; B 158, 185–222
- Vogel S (1974) Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Akad. Wiss. Mainz, Tropische und subtropische Pflanzenwelt 7
- Whitmore T C (1984a) Tropical rain forests of the Far East. 2nd ed. University Press, Oxford
- Whitmore T C (1984b) Gap size and species richness in tropical rain forests. Biotropica 16, 239
- Willson M F (1973) Tropical plant production and animal species diversity. Tropical Ecology 14, 62–65
- Wilson D E, Janzen D H (1982) Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles. Seed density and distance from the parent palm. Ecology 53, 954–959
- Wilson E O (1987) The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: A first assessment. Biotropica 19, 245–251
- Wilson E O (1988a) Biodiversity. National Academy Press, Washington
- Wilson E O (1988b) The current state of biological diversity. In: Wilson E O (ed) Biodiversity. National Academy Press, Washington, 3–18
- Wilson E O (1989) Threats to biodiversity. Scient Am 261, 60–66
- Wolda H (1983) Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. In: Sutton et al (eds) Tropical rain forest: Ecology and management, 93–105