

Technische Universität München
Lehrstuhl für Landschaftsökologie

**Möglichkeiten und Grenzen
der repräsentativen Auswahl von Arten im Naturschutz**

Wolfgang Zehlius-Eckert

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Agrarwissenschaften (Dr. agr.)

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. J. Pfadenhauer

Prüfer der Dissertation:

1. Univ. Prof. Dr. L. Trepl
2. Univ. Prof. Dr. Dr. h. c. W. Haber, em.
3. Univ. Prof. Dr. G. Kaule, Universität Stuttgart

Die Dissertation wurde am 16.2.2001 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 17.7.2001 angenommen.

Vorwort

Die ersten Impulse für diese Arbeit entsprangen der Tätigkeit des Verfassers als praktizierender Landschaftsplaner. Während dieser Tätigkeit traten immer wieder Probleme auf, bei denen der Verfasser den Eindruck hatte, daß manches davon besser zu lösen sei, wenn man die Zeit hätte, sich mit diesen Problemen, befreit von den ökonomischen Zwängen der Berufspraxis, intensiver auseinander setzen könnte. Damit war der erste Keim für diese Arbeit gelegt. Die Arbeit nahm allerdings zunächst einen etwas anderen Verlauf: Angestrebt war eine Methodik für die Entwicklung von regionalisierten Zielartensystemen. Erst im Verlaufe der Betreuung, angeregt insbesondere durch Herrn Prof. Dr. G. Kaule und Herrn Dr. H. Reck, verengte sich das Thema auf die nun hier behandelte Problematik, inwieweit sich Arten durch andere Arten indizieren lassen.

Diese Arbeit wäre vielleicht ohne die Anregung von Herrn Dr. F. Duhme (Lehrstuhl für Landschaftsökologie, TU München-Weihenstephan) nicht entstanden. Dafür bin ich ihm, der durch einen tragischen Schicksalsschlag vor kurzem verstorben ist, zu tiefem Dank verpflichtet.

Für die finanzielle Unterstützung möchte ich mich bei der TU München, Sachgebiet Studienförderung und Studienbetrieb, bedanken. Ohne diese finanzielle Unterstützung wäre die Arbeit in dieser Form nicht möglich gewesen.

Für Diskussionen, Anregungen, konstruktive Kritik oder Hinweise auf wichtige Quellen möchte ich mich recht herzlich bedanken bei:

Robert Brinkmann, Sabine Gilcher und Michael Gaede (Freiburg), Klaus Burbach, Michael Gebhard und Christoph Stein (Freising), Markus Bräu (München), Gabriel Hermann (Filderstadt), PD Dr. Josef Settele (Umweltforschungszentrum Leipzig), Dr. Ulrich Riedl (Hannover) und besonders dem Arbeitskreis Ökologie am Lehrstuhl für Landschaftsökologie der TU München-Weihenstephan (Mirjam Gindele, Johannes Gnädinger, Tina Heger, Kurt Jax, Stephanie Schadt, Klaus Schmalz, Astrid Schwarz, Ludwig Trepl und Angela Weil).

Ein besonderer Dank gilt natürlich den Betreuern der Arbeit (Herrn Prof. em. Dr. Dr. h. c. Wolfgang Haber, Herrn Prof. Dr. Ludwig Trepl - beide Lehrstuhl für Landschaftsökologie, TU München-Weihenstephan - und Herrn Prof. Dr. Giselher Kaule - Institut für Landschaftsplanung und Ökologie, Universität Stuttgart), die diese Arbeit mit viel Geduld und auch moralischer Unterstützung begleitet und durch ihre konstruktive Kritik gefördert haben. In diesen Dank möchte ich ausdrücklich auch Herrn Dr. Heinrich Reck (Ökologiezentrum der Universität Kiel) einschließen.

Bedanken möchte ich aber auch ganz besonders bei meiner Frau Susanne und meinen beiden Söhnen Manuel und Florian, die meine häufige Abwesenheit, sei es geistiger oder körperlicher Art, mit viel Geduld ertragen haben, sowie bei Ursela Schwertl, Claudia Rudolf und Barbara Willis, die durch ihre liebevolle Aufnahme und Betreuung von Manuel mit dazu beigetragen haben, daß diese Arbeit überhaupt entstehen konnte.

Meinen herzlichen Dank möchte ich an dieser Stelle auch meinen langjährigen Förderern, Rüdiger Haase und Rainer Söhmisch, für die Unterstützung aussprechen, die ich von Ihnen in vielerlei Hinsicht erfahren habe.

Und schließlich möchte ich meinen Eltern, Carmen und Gerhard Zehlius, für die unendliche Geduld und Unterstützung danken, mit der sie meinen Lebens- und Ausbildungsweg begleitet haben.

1	EINLEITUNG	1
1.1	Problemaufriß und Forschungsstand	1
1.2	Ziele dieser Arbeit	5
1.3	Aufbau der Arbeit	6
1.4	Hinweise für die Lektüre dieser Arbeit	7
2	DER INDIKATORBEGRIFF UND PLANUNGSTHEORETISCHE GRUNDLAGEN ZUM PROBLEM DER INDIKATION VON ARTEN DURCH ANDERE ARTEN	9
2.1	Der Indikatorbegriff und das Indikationsprinzip	10
2.2	Planungstheoretische Überlegungen zur Indikation von Arten durch andere Arten	20
2.2.1	Definition von Planung	20
2.2.2	Interdisziplinarität der Naturschutzplanung und ihre Konsequenzen für die Auswahl von repräsentativen Arten	22
2.2.3	Die planerische Problemstellung und ihre Einfluß auf die Qualität der Indikation	25
2.2.4	Normenlogische Überlegungen als Voraussetzung für die Auswahl von Indikandum und Indikans	29
2.2.5	Das Problem der räumlichen Bezugseinheiten in der Naturschutzplanung	35
2.3	Hinweise zur Festlegung des Indikandums bei der Indikation von Arten durch andere Arten in der Naturschutzplanung	38
2.4	Die organismen- bzw. artbezogenen Indikatorbegriffe in Naturschutz und Landschaftsplanung	42
3	GRUNDLAGEN DER KLASSIFIKATION	47
4	ÖKOLOGISCHE GRUNDLAGEN DER INDIKATION VON ARTEN DURCH ANDERE ARTEN	54
4.1	Definition der für die Indikation von Arten durch andere Arten relevanten ökologischen Begriffe	56
4.2	Die Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten oder ihrer Reaktion auf gerichtete Veränderungen der Umwelt	68

4.2.1	Die Beschreibung der Umwelt der biologischen Einheiten	68
4.2.1.1	Organismenzentrierte Beschreibung versus beobach- terzentrierte Beschreibung der Umwelt	70
4.2.1.2	Die zeitliche und räumliche Variabilität der Umwelt	72
4.2.1.3	Möglichkeiten zur Vereinfachung der Umweltbe- schreibung	81
4.2.2	Identifizierung von biologischen Eigenschaften, die die Über- lebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen	86
4.2.2.1	Biologische Eigenschaften, die die Überlebensfähig- keit bei bestimmten Ausprägungen der materialen Umweltfaktoren beeinflussen	88
4.2.2.2	Biologische Eigenschaften, die die Überlebensfähig- keit bei bestimmten Ausprägungen der räumlichen Variabilität der Umwelt beeinflussen	90
4.2.2.3	Biologische Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit bei bestimmten Ausprägungen der zeitlichen Variabilität der Umwelt beeinflussen	94
4.2.2.4	Anpassungen an die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität der Umwelt: Vermei- dungsstrategien	98
4.2.2.5	Anpassungen an die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität der Umwelt: Resilienz- strategien	104
4.2.2.6	Die Ermittlung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften und deren Skalierung	108
4.2.2.7	Mögliche Vereinfachungen bei der Auswahl der be- rücksichtigten biologischen Eigenschaften und der Ermittlung ihrer Ausprägung	109
4.2.3	Abschätzung der Überlebensfähigkeit der biologischen Ein- heiten unter bestimmten Umweltbedingungen	111
4.2.4	Zusammenfassung und Fazit: Konsequenzen für die Auswahl von repräsentativen Arten	124
4.3	Das Konkurrenzausschlußprinzip	131
4.4	Das Prinzip der Schlüsselfaktoren	133

5	VERFAHREN ZUR AUSWAHL REPRÄSENTATIVER ARTEN	138
5.1	Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen	140
5.1.1	Begriffsklärung ‚Ökologische Gruppen‘	141
5.1.2	Die Suche nach Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen den Umweltbedingungen und der ökologischen Strategie der Arten	144
5.1.3	Darstellung der Grundstruktur des verwendeten Modells	150
5.1.4	1. Schritt: Identifizierung von ökologischen Schlüsselfaktoren für das Überleben oder das Vorkommen biologischer Einheiten	155
5.1.5	2. Schritt: Beobachterzentrierte Beschreibung der Umwelt und Klassifikation der Umweltsituationen	163
5.1.5.1	Transformation der Faktoren der physiologischen Umwelt in indikatorische Umwelteigenschaften	164
5.1.5.2	Ermittlung der adäquaten räumlichen Betrachtungsebene	165
5.1.5.3	Mögliche Vereinfachungen	167
5.1.5.4	Skalierung der Ausprägungen der Umweltmerkmale und Klassifizierung der Umweltsituationen	170
5.1.6	3. Schritt: Retransformation der beobachterzentrierten Beschreibung der Umwelt in eine organismenzentrierte Beschreibung	171
5.1.7	4. Schritt: Zuordnung der biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen	173
5.1.7.1	Materiale Umweltfaktoren	175
5.1.7.2	Biologische Eigenschaften, die die Wirkung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt auf die biologischen Einheiten beeinflussen	177
5.1.8	5. Schritt: Abschätzung der Überlebensfähigkeit und Zuordnung der Arten zu den beobachterzentriert definierten Klassen von Umweltsituationen	180
5.1.9	6. Schritt: Auswahl der repräsentativen Arten	186
5.1.10	Vergleich mit den ökologischen Modellen, die nach Gesetzmäßigkeiten zwischen den Umweltbedingungen und den geeigneten ökologischen Strategien der Arten suchen	197
5.1.11	Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung	198
5.1.12	Zusammenfassung	215

5.2	Auswahl repräsentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Entwicklung der Größe oder der Dispersion von Populationen	218
5.2.1	Darstellung des methodischen Ansatzes	218
5.2.2	Auswahl der repräsentativen Arten	220
5.2.3	Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung	221
5.3	Auswahl repräsentativer Arten über die Korrelation im räumlichen Auftreten von Arten	226
5.3.1	Darstellung des methodischen Ansatzes	226
5.3.2	Auswahl der repräsentativen Arten	227
5.3.3	Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung	228
5.4	Weitere Konzepte zur Auswahl repräsentativer Arten: ‚Schlüsselarten‘, ‚Schirmarten‘ und ‚Leitarten‘	238
5.5	Zusammenfassende Diskussion	241
6	DIE BEDEUTUNG ÖKOLOGISCHER RAUMEINHEITEN FÜR DIE AUSWAHL REPRÄSENTATIVER ARTEN	249
6.1	Logische Anforderungen an die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten	250
6.2	Inhaltliche Anforderungen an die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten	251
6.3	Einfluß der praktischen Rahmenbedingungen	254
6.4	Mögliche Ansätze zur Auflösung der Widersprüche zwischen den logischen und inhaltlichen Anforderungen und den praktischen Zwängen	254
7	FAZIT UND AUSBLICK	258
8	ZUSAMMENFASSUNG	273
	LITERATURVERZEICHNIS	279
	ANHANG	303
	INDEX	311

1 Einleitung

1.1 Problemaufriß und Forschungsstand

Naturschutz und Landschaftsplanung beschäftigen sich unter anderem mit ökologischen Systemen. Bestimmte Fragen können dazu zwingen, die Modelle von diesen Systemen so komplex zu konzipieren, daß ihre angemessene Beschreibung das kognitive Verarbeitungsvermögen, insbesondere die Möglichkeiten der Quantifizierung (vgl. WISSEL 1995: 254), oder die vorgegebenen zeitlichen oder ökonomischen Rahmenbedingungen übersteigen kann. Wege zur Vereinfachung sind daher sowohl aus wissenschaftlichen als auch aus praktischen Gründen notwendig.

Eine solche Vereinfachungsmöglichkeit bietet das Indikationsprinzip: Stellvertretend für die Eigenschaften eines Objekts werden andere Eigenschaften des gleichen Objekts oder anderer Objekte herangezogen; sie können mit einem geringeren Aufwand erfaßt werden und zeigen eine enge Korrelation zu den Eigenschaften, die indiziert werden sollen.

Als oberstes Ziel des Natur- bzw. des Arten- und Biotopschutzes¹ wird meist die Erhaltung der „Biodiversität“ genannt, sei es in Form der genetischen Vielfalt von Populationen, in Form der globalen, regionalen oder lokalen Artenvielfalt oder in Form der Vielfalt von Lebensgemeinschaften bzw. Ökosystemen (BRÖRING & WIEGLEB 1990: 284; PLACHTER 1991: 255-257; TREPL 1993: 6). In der Bundesrepublik Deutschland sind insgesamt etwa 40.000 mehrzellige Tierarten (KALUSCHE 1996: 365; FLINDT 2000: 5) und etwa 30.000 mehrzellige Pflanzenarten und Pilze (KALUSCHE 1996: 357; BFN 1996b: 10) bekannt. Diese Vielzahl an Arten kann weder in der vorsorgeorientierten Landschaftsplanung mit ihren Fachbeiträgen zur Raumordnung und Bauleitplanung noch bei den auf akute Gefahrenabwehr gerichteten Instrumenten der naturschutzrechtlichen Eingriffsregelung, der Umweltverträglichkeitsprüfung und der FFH-Verträglichkeitsprüfung berücksichtigt werden.

Diese Erkenntnis führte, wohl auch ausgelöst durch die in Richtlinien und Verordnungen staatlicher Stellen formulierten Anforderungen (vgl. BLOCK et al. 1987: 265 und LANDRES 1988: 317 f. – Begriffe ‚evaluation species‘ und ‚management indicator species‘), im englischen Sprachraum bereits in den achtziger Jahren zu einer Diskussion über den Einsatz von Indikatorarten, die andere Arten repräsentieren sollten. Diese Diskussion war und ist dort mit den Begriffen ‚ökologische Gilde‘, ‚Zielart‘, ‚Schirmart‘, ‚Schlüsselart‘, ‚Flaggschiff-Art‘ und ‚minimale überlebensfähige Population‘ verbunden (LANDRES 1983; WILCOX 1984: 643-647; SOULÉ & SIMBERLOFF 1986: 32 f.; BLOCK et al. 1987; für neuere zusammenfassende Arbeiten zu diesen Begriffen

¹ Die beiden Termini „Naturschutz“ und „Arten- und Biotopschutz“ werden hier synonym verwendet.

und den dahinter stehenden Konzepten siehe TOWNS & WILLIAMS 1993, CARO & O'DOHERTY 1998 und SIMBERLOFF 1998).

Im deutschsprachigen Raum wurden vor allem in den neunziger Jahren Listen von Indikatorgruppen entwickelt, anhand derer die Bedeutung von Flächen für den Naturschutz ermittelt, Ziele und Maßnahmen des Naturschutzes abgeleitet und die Folgen von Veränderungen durch die menschliche Tätigkeit prognostiziert werden sollen. In der Regel enthalten diese Listen taxonomische Artengruppen und nur ausnahmsweise ökologische Artengruppen (ein Beispiel für letzteres findet sich bei PLACHTER 1989: 116). Eine neuere Zusammenstellung der deutschsprachigen Arbeiten findet sich bei BRINKMANN (1998)² (für vergleichbare englische Arbeiten siehe beispielsweise SPEIGHT 1986 und BROWN 1991). Dabei wird postuliert, daß durch die ausgewählten Arten oder Artengruppen weitere Arten oder Artengruppen indiziert werden (BRINKMANN 1998: 67). Für diese Form der Indikation, der Indikation von Arten durch andere Arten, wird im weiteren Verlauf dieser Arbeit der Begriff der ‚Repräsentativität von Arten‘ benutzt (vgl. auch ARNDT et al. 1987: 25; ALTMOOS 1997: 69).

Anfang der neunziger Jahre wurde der Begriff der Zielart über das Zielartenkonzept im deutschsprachigen Raum etabliert und später für die Planungspraxis ausgearbeitet (HOVESTADT et al. 1991, RECK et al. 1992, RECK 1993, RECK et al. 1994, RECK et al. 1996; VOGEL et al. 1996; ALTMOOS 1997; FISCHER & HEINK 1997; ANL 1998; WALTER et al. 1998), wobei die ersten Ideen unter dem Begriff ‚Zielart‘ bereits Ende der achtziger Jahre vorlagen (KRATOCHWIL 1989: 142 f.; MÜHLENBERG 1989: 193-197). Auch im Zielartenkonzept wird ein Repräsentationsanspruch erhoben, nämlich daß durch *Förderung* und *Schutz* der Zielarten die Förderung und der Schutz weiterer Arten, im Idealfall aller Arten in einem bestimmten Raum, erreicht werden kann (kursive Hervorhebung durch W. Z.-E.):

„However, if minimum area requirements are met for selected species which fulfil certain criteria, adequate survival conditions can be simultaneously assured for *many other species* in a biota.“ (WILCOX 1984: 643)

„The most important aspects of the target species concept can be summarized as follows: ... *many other species* benefit from the protection measures; community ecology can tell us which species these are.“ (MÜHLENBERG, HOVESTADT & RÖSER 1991: 248)

"An Leitarten wie an Zielarten sind generell folgende Anforderungen zu stellen: sie sollen ... repräsentativ für *möglichst viele weitere Arten* sein; ..." (PIRKL & RIEDEL 1992: 344)

² Wichtige Arbeiten sind PLACHTER 1989, FINCK et al. 1992, RECK 1992, RIECKEN 1992, SPANG 1992, AG METHODIK DER BIOTOPKARTIERUNG IM BESIEDELTEN BEREICH 1993, REINKE 1993 und BRINKMANN 1998.

„Die Zukunftssicherung von Zielarten in hierarchisch abgestuften Ebenen, z. B. durch Vertreter der verschiedenen trophischen Ebenen unterschiedlicher Größenklassen, gewährleistet den Schutz einer ganzen Fläche mit ihrer *Lebensgemeinschaft*.“ (HOVESTADT et al. 1993: 184)

„Über den Schutz von Zielartenkollektiven soll sichergestellt werden, daß *alle heimischen Tiere und Pflanzen* langfristig gesichert sind.“ (RECK et al. 1994: 71)

„Ein ‚Zielartensystem‘ ist eine möglichst geringe Auswahl von Zielarten (‚Überschaubarkeit‘), die gleichzeitig stellvertretend und umfassend repräsentativ für *möglichst viele (alle) Arten*, Lebensgemeinschaften, Landschafts- und Lebensraumtypen einer Bezugsregion sind und auch für nur einzelne Lebensraumtypen stets Mehr-Arten-Systeme darstellen (‚Vielgestaltigkeit‘).“ (ALTMOOS 1997: 69)

Stand der Forschung

Das Postulat der ‚Repräsentativität von Arten‘, wie es sowohl den oben beschriebenen Listen von Indikatorgruppen als auch dem Zielartenkonzept zugrunde liegt, ist bislang nicht ausreichend überprüft worden. Einen Eindruck von dem Forschungsdefizit geben die folgenden Zitate:

„2. Der Artenschutz arbeitet schon heute mit Indikatoren und wird künftig noch stärker mit Indikatoren arbeiten müssen. 3. Es sind aber weder die theoretischen noch die methodischen Fragen der Indikatorbildung bisher so weit geklärt, daß ihre Anwendung in der Naturschutzplanung und -forschung (i. w. S.) als gelöst gelten kann.“ (BLAB 1988: 149)

„Die Repräsentanz der Ansprüche anderer Arten durch Zielarten muß erforscht werden, um Zielartensysteme nach den Abhängigkeiten der Arten untereinander und von gleichen Ressourcen aufstellen zu können.“ (RECK et al. 1992: 351)

„Der gewünschte und wichtige Mitnahmeeffekt von Zielarten ist selten wirklich zu belegen, sondern muß abgeschätzt werden.“ (ALTMOOS 1997: 85)

„Unsere Hypothese ist, daß durch die Förderung von repräsentativen Zielartenkollektiven, die die empfindlichsten und schutzbedürftigsten Arten relevanter Anspruchstypen umfassen, die weiteren Arten mit gesichert werden.“ (WALTER et al. 1998: 11)

„Das Zielartenkonzept stellt eine umfangreich abgestimmte Expertenempfehlung dar - die zugrunde liegende Hypothese muß aber noch detailliert wissenschaftlich überprüft und verbessert werden. Dadurch wäre feststellbar, inwieweit Ergänzungen notwendig sind bzw. ob das System der bislang ermittelten Zielorientierten Indikatorarten und die Zeigersysteme der Mindeststandards auf weniger Arten reduzierbar sind.“ (ib.: 23)

„Even if we concede ... that all we want the indicator species to indicate is the presence and population trends of a group of other species in a community of interest, it is not so obvious how to choose the best species for this purpose. At the very least, we would need a pilot study measuring co-occurrence patterns and correlations of population fluctuations, plus ease of monitoring, for all species in the group. To my knowledge, such a pilot study has never been attempted.“
(SIMBERLOFF 1998: 248)

„... we know of no study in which a strong, empirically based argument can be made to support the efficacy of an umbrella species in protecting other species.“
(CARO & O'DOHERTY 1999: 810)

Vor allem mit der pflanzensoziologischen und der zoozönologischen Literatur liegt eine umfangreiche Datenbasis vor, die belegt, daß bestimmte Artenkombinationen häufiger auftreten als andere, was ein deutliches Indiz für die Möglichkeit ist, die Vorkommen von Arten durch die Vorkommen anderer Arten³ zu indizieren. Geht man von den Aufgaben der Naturschutzplanung⁴ aus, so beziehen sich die Aussagen dieser Arbeiten nur auf einen bestimmten Arbeitsschritt in der Planung, nämlich den der Erfassung des Artenbestandes zu Beginn einer Planung (Erfassung des Ist-Zustandes). Sie können daher nur für die Indikationsverfahren verwertet werden, die der Indikation der gegenwärtig in einem Raum vorkommenden Arten dienen.

Indikatorarten, die andere Arten repräsentieren, werden aber in der Naturschutzplanung auch für die *Zielkonkretisierung* und *Maßnahmenableitung*, für die Prognose, wie sich bestimmte Veränderungen auf die Pflanzen- und Tierwelt auswirken werden (*Wirkungsprognose*), sowie für die Überprüfung dieser Wirkungen (*Erfolgskontrolle*) benötigt. Bisher fehlt jedoch eine systematische Auseinandersetzung mit diesem Problem, die versucht, auf der Basis theoretischer Überlegungen *und* empirischer Evidenzen die Möglichkeiten, aber auch die Grenzen der Indikation von Arten durch andere Arten in der Naturschutzplanung zu sondieren.

³ Im folgenden wird der Kürze halber von der Repräsentativität von „Arten“ oder der Indikation von „Arten durch Arten“ gesprochen. Gemeint ist damit immer das Vorkommen im gleichen Raum.

⁴ Mit Naturschutzplanung ist der planerische Beitrag des Arten- und Biotopschutzes zur Landschaftsplanung gemeint. Wenn von Landschaftsplanung in dieser Arbeit die Rede ist, bezieht sich das allein auf deren naturschutzplanerischen Beitrag, soweit nicht ausdrücklich etwas anderes gesagt wird.

1.2 Ziele dieser Arbeit

Diese Arbeit soll einen Beitrag zur Beantwortung folgender Fragen leisten:

- *Inwieweit* ist der in der Praxis der Naturschutzplanung vielfach erhobene Anspruch der Indikation von Arten durch andere Arten erfüllbar?
- *Welche methodischen Ansätze* für die Indikation von Arten durch andere Arten gibt es und welcher Ansatz eignet sich für welchen Anwendungsbereich in der Naturschutzplanung?

In dieser Arbeit soll nicht behandelt werden, *ob* Repräsentativität auftritt und damit Indikation möglich ist. Dies ist bereits durch die synökologische, insbesondere die pflanzensoziologische und die zooökologische Literatur vielfach belegt (vgl. als neuere Arbeiten im Kontext von Indikationszwecken für den Naturschutz BLOCK et al. 1987, ROTHHAUPT 1992; LAUNER & MURPHY 1994; HUK 1997; MARTIKAINEN et al. 1998; BAUMANN et al. 1999: 37-45; SCHLUMPRECHT 1999: 251; SWENGEL & SWENGEL 1999; CHASE et al. 2000). Außerdem muß Repräsentativität gegeben sein, wenn die Verteilung der Arten im Raum nicht absolut zufällig ist. Vielmehr ist zu fragen, inwieweit dieser „Mitnahmeeffekt“, wie er auch bezeichnet wird, *prognostizierbar* ist. Es ist auch *nicht* Ziel dieser Arbeit, einen konkreten Indikationsanspruch empirisch zu prüfen. Dies war ursprünglich vorgesehen, erwies sich aber im Verlaufe dieser Arbeit als nicht sinnvoll, da zunächst das Problem der Indikation von Arten durch Arten zu strukturieren war. Daher werden in einem ersten Schritt die theoretischen Grundlagen auf die Problemstellung hin analysiert. Auf der Basis dieser Grundlagen werden dann verschiedene Indikationsverfahren auf ihre Möglichkeiten und Grenzen untersucht, eine für die Ansprüche des Naturschutzes ausreichende Qualität der Indikation von Arten durch andere Arten zu gewährleisten.

Die im Rahmen dieser Arbeit geprüften Indikationsverfahren beschränken sich auf Methoden, die im wesentlichen auf autökologischen und populationsökologischen Grundlagen aufbauen. Dabei wird von einem individualistischen Begriff der Lebensgemeinschaft ausgegangen (GLEASON 1926). Nicht geprüft wurden mögliche Ansätze zur Auswahl repräsentativer Arten, die sich aus der vor allem im englischsprachigen Raum verbreiteten Forschungsrichtung der ‚community ecology‘ entwickeln ließen, die in erster Linie nach allgemeinen Regeln der Struktur und Funktion von Lebensgemeinschaften sucht.

Mit dieser Arbeit soll ein Beitrag zu einer allgemeinen Theorie der Indikation von Arten durch andere Arten geleistet werden. Wo bestimmte Sachverhalte anhand von Beispielen veranschaulicht werden sollen, erfolgt die Darstellung in erster Linie am Beispiel von terrestrischen, gehölzarmen Lebensräumen frischer bis trockener Standorte des Binnenlandes der planaren bis collinen Stufe in Mitteleuropa und dem südlichen Nord-

westeuropa (England, Südkandinavien). Bezüglich der Artengruppen liegt der Schwerpunkt auf Vögeln, Tagfaltern und Heuschrecken.

1.3 Aufbau der Arbeit

In Kap. 2 wird zunächst der *Indikatorbegriff* definiert (Kap. 2.1). Die allgemeinen Anforderungen, die an Indikatoren zu stellen sind, werden diskutiert und Kriterien genannt, mit deren Hilfe die Qualität eines Indikationsverfahrens beschrieben werden kann. Darüber hinaus werden die *planungstheoretischen Grundlagen* für die Auswahl von repräsentativen Arten analysiert (Kap. 2.2). Die Ergebnisse dieses Unterkapitels münden in Hinweise zur Präzisierung des Indikationsanspruches, der sinnvollerweise erhoben werden sollte (Kap. 2.3). Da in der Praxis der Naturschutzplanung, aber auch in der wissenschaftlichen Diskussion die verschiedenen organismen- oder artbezogenen Indikatorbegriffe sehr inhomogen verwendet werden, erfolgt im letzten Unterkapitel von Kap. 2 eine Definition dieser Begriffe (Kap. 2.4).

Die Auswahl repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung erfordert, wie im Verlaufe dieser Arbeit dargestellt wird, die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten. In Kap. 3 werden daher die notwendigen allgemeinen *Grundlagen für die Klassifikation* zusammengestellt.

Kap. 4 beschäftigt sich mit den *ökologischen Grundlagen* für die Auswahl repräsentativer Arten. Dabei wird vor allem erörtert, wie die Überlebensfähigkeit der Arten abgeschätzt werden kann, was als Voraussetzung für die Auswahl repräsentativer Arten angesehen wird. Dies erfordert eine adäquate Beschreibung der Umwelt der Arten und die Zuordnung derjenigen biologischen Eigenschaften der Arten, die die Wirkung der Umwelteigenschaften auf die Organismen oder Populationen beeinflussen. Daneben werden mögliche Konsequenzen des Konkurrenzausschlußprinzips für die hier bearbeitete Frage diskutiert und das Prinzip der Schlüsselfaktoren erörtert.

Aufbauend auf die in den Kap. 2 bis 4 gelegten Grundlagen werden im Kap. 5 *methodische Ansätze für die Auswahl repräsentativer Arten* besprochen, wobei insbesondere die Qualitätsanforderungen sowie die Anwendungsvoraussetzungen und -möglichkeiten in der Naturschutzplanung für verschiedene Problemstellungen (z. B. auf verschiedenen Planungsebenen) geklärt werden sollen. Dieses Kapitel bildet den Kern der Arbeit, wobei wiederum ein Schwerpunkt auf dem in Kap. 5.1 besprochenen Indikationsverfahren liegt, der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen. Dieses Indikationsverfahren baut auf den aut- und populationsökologischen Kenntnissen über die Arten auf. Das im Kap. 5.2 erläuterte Indikationsverfahren läßt sich aus dem in Kap. 5.1 beschriebenen ableiten. Es basiert auf der Vorstellung, daß Arten, deren Populati-

onsentwicklung auf ähnliche Faktoren zurückzuführen ist, auf Veränderungen dieser Faktoren ähnlich reagieren müßten. Das dritte Indikationsverfahren, das dargestellt wird (Kap. 5.3), beschreibt eine Vorgehensweise, die beispielsweise bei pflanzensoziologischen Vegetationskartierungen Anwendung findet. Man geht von den Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten aus. Arten, die häufig gemeinsam auftreten, sollten einander indizieren können. Drei weitere Möglichkeiten für die Auswahl repräsentativer Arten (Schirmarten, Schlüsselarten und Leitarten) werden im Kap. 5.4 kurz angesprochen, bevor in Kap. 5.5 die ersten drei Verfahren vergleichend diskutiert werden.

Voraussetzung für die Auswahl repräsentativer Arten ist der Bezug zu ökologischen Raumeinheiten, wenn Naturschutzplanung im Sinne räumlicher Planung verstanden wird. Kap. 6 beschäftigt sich mit den Anforderungen an die *Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten*, die die Basis für die Auswahl repräsentativer Arten bilden sollen. Dies umfaßt einerseits die im Kap. 3 dargestellten *logischen* Anforderungen an Klassifikationen im allgemeinen, aber auch die *inhaltlichen* Anforderungen, die bei der Klassifizierung solcher Einheiten beachtet werden müssen, wenn eine bestimmte Qualität der Indikation erzielt werden soll. Außerdem werden die praktischen Zwänge betrachtet, denen die Klassifikation ökologischer Raumeinheiten ausgesetzt ist und die die Auswahl des Klassifikationsschemas ebenfalls beeinflussen können.

In Kap. 7 wird der Versuch unternommen zusammenzufassen, wo *derzeit* die Möglichkeiten und Grenzen der Indikation von Arten durch andere Arten liegen, durch welche Maßnahmen im konkreten Planungsfall die Qualität der Indikation verbessert werden kann, wo *grundsätzliche* Beschränkungen bei der Auswahl repräsentativer Arten liegen und wo durch entsprechende Erweiterung des Grundlagenwissens oder des planerischen Instrumentariums (z. B. Entwicklung von Informationssystemen) Verbesserungen erreichbar sind.

1.4 Hinweise für die Lektüre dieser Arbeit

Um das Verständnis dieser Arbeit zu erleichtern, wird die Verwendung von Anführungszeichen erläutert. Mit doppelten Anführungszeichen gekennzeichnet werden wörtliche Zitate, metaphorische Begriffe sowie einzelne Begriffe, deren Verwendung beispielsweise in dem jeweiligen Kontext nach streng wissenschaftlichen Kriterien unterbleiben sollte, die aber in der Naturschutzliteratur häufig verwendet werden. Mit einfachen Anführungszeichen werden dagegen Ausdrücke hervorgehoben, bei denen betont werden soll, daß es hier um den sprachlichen Ausdruck oder den Begriff geht und nicht um den Sachverhalt, für deren Beschreibung der Begriff verwendet wird (vgl. JAX 1999a: 17-19 und dort zitierte Literatur zur Unterscheidung dieser drei Ebenen wissenschaftlicher Aussagen).

Der Zitierweise liegen folgende Überlegungen zugrunde: In naturwissenschaftlichen Arbeiten ist es üblich, auf Seitenangaben bei den Zitaten zu verzichten. Da die Angabe der Seitenzahlen bei Zitaten, die sich einer konkreten Passage in dem zitierten Text zuordnen lassen, die Nachvollziehbarkeit erhöht, werde ich in dieser Arbeit von dieser Konvention abweichen. Auf die Angabe von Seitenzahlen wird verzichtet, wenn die Gesamtaussage der Arbeit gemeint ist, die logische Entwicklung einer Theorie im Mittelpunkt steht, sich der zitierte Zusammenhang nicht einem bestimmten Teil der Arbeit zuordnen läßt oder es sich um eine Übersichtsarbeit zu dem angesprochenen Sachverhalt handelt.

Teile des Textes können vom eiligen Leser übersprungen werden. Dabei handelt es sich um das Kapitel 4.1, in dem Begriffe, die später häufig verwendet werden, definiert werden. Ferner betrifft dies die Kapitel 4.2.1 bis 4.2.3. Diese Kapitel sollen vor allem aufzeigen, auf welche kausalen Zusammenhänge die Prognose der Überlebensfähigkeit der Arten, die als Voraussetzung für die Auswahl repräsentativer Arten angesehen wird, aufbauen muß und wie die Überlebensfähigkeit daraus abgeleitet werden könnte. Die wesentlichen Punkte dieser drei Unterkapitel sind in Kap. 4.2.4 zusammengefaßt.

2 Der Indikatorbegriff und planungstheoretische Grundlagen zum Problem der Indikation von Arten durch andere Arten

Ziel dieses Kapitels ist einerseits, zentrale Begriffe des Indikatorprinzips zu klären sowie geeignete Kriterien für die Qualität einer Indikation zu identifizieren (Kap. 2.1). Ersteres ist notwendig, um eine möglichst stringente Begriffsverwendung in dieser Arbeit zu gewährleisten. Die Bestimmung von Qualitätskriterien für eine Indikationsaussage ist zwingende Voraussetzung für die in dieser Arbeit behandelte Frage: Eine pauschale Antwort wird nicht möglich sein, sondern sie muß unter Bezug auf die für einen bestimmten Zweck geforderte und die unter bestimmten praktischen Rahmenbedingungen erreichbare Qualität der Indikation gegeben werden.

Das zweite Unterkapitel dient der Besprechung planungstheoretischer Grundlagen des behandelten Indikationsproblems. Die Einbeziehung planungstheoretischer, im wesentlichen handlungs- und entscheidungstheoretischer Überlegungen ist aus mehreren Gründen sinnvoll. Ich habe im vorhergehenden Absatz bereits darauf hingewiesen, daß die Frage nach der Möglichkeit, Arten durch andere Arten zu indizieren, nicht absolut beantwortet werden kann, sondern nur relativ, unter Bezug auf den Zweck, dem diese Indikation dient, und auf die praktischen Rahmenbedingungen, unter denen sie durchgeführt werden soll. Eine Aufgabe dieses Unterkapitels ist es andeutungsweise zu klären, was im planerischen Kontext ‚Zweck‘ und ‚praktische Rahmenbedingungen‘ einer Indikation sind (Kap. 2.2.3). Die planungstheoretischen Ausführungen sollen aber auch zeigen, daß die Effizienz⁵ der Indikation durch eine Beschränkung auf diejenigen Eigenschaften von Objekten, die für eine bestimmte planerische Problemstellung relevant sind, erhöht werden kann (Kap. 2.2.4). Drittes Ziel dieses Unterkapitels ist schließlich, die Notwendigkeit eines räumlichen Bezuges der Objekteigenschaften, die indiziert werden sollen, zu begründen (Kap. 2.2.5). Bevor auf diese drei Aspekte eingegangen werden kann, ist darzustellen, von welchem Planungsbegriff ausgegangen wird (Kap. 2.2.1). Außerdem haben es Naturschutz und Landschaftsplanung mit Mehr-Ebenen-Problemen zu tun. In Kap. 2.2.2 werde ich darauf eingehen, was darunter zu verstehen ist und inwieweit dies die Auswahl von Indikatorarten im Naturschutz beeinflusst.

Kap. 2.3 faßt die Konsequenzen zusammen, die sich aus den Ausführungen in Kap. 2.2 für die Indikation von Arten durch andere Arten ergeben. Im letzten Unterkapitel (Kap. 2.4) werden schließlich die Indikatorbegriffe, die sich auf Organismen bzw. Arten beziehen und in der Naturschutzplanung Verwendung finden, für diese Arbeit definiert.

⁵ Das Argument der ‚Effizienz‘ entspringt einem *ökonomischen* Begründungsfeld (jedenfalls wenn man eine weite Definition von Ökonomie zugrundelegt - z. B. HAMPICKE 1991: 12). Ich werde auf die Notwendigkeit, verschiedene Begründungsfelder oder Ebenen bei der Auswahl der Indikatoren zu differenzieren, in Kap. 2.2.2 eingehen.

2.1 Der Indikatorbegriff und das Indikationsprinzip

Indikatoren werden in den unterschiedlichsten Bereichen eingesetzt, beispielsweise in Physik und Chemie, in der Volkswirtschaft, in der Raumordnung, in der Umweltüberwachung und eben auch im Naturschutz. Um die Verständigung über Disziplingrenzen hinweg nicht unnötig zu erschweren, was für eine interdisziplinär angelegte Wissenschaft wie die Naturschutzforschung von besonderer Bedeutung ist, sollte der allgemeine Indikatorbegriff den im Naturschutz verwendeten einschließen. Ich werde in diesem Kapitel daher zunächst das Indikationsprinzip, unabhängig von disziplinspezifischen Inhalten, erläutern. Daran anschließend wird eine *allgemeine* Definition für ‚Indikator‘ vorgeschlagen und es werden Qualitätskriterien für Indikatoren bzw. Indikationsverfahren sowie *generelle* Anwendungsbedingungen für Indikatoren formuliert. Die erläuternden Beispiele sind aber bereits überwiegend dem Gegenstandsbereich der Naturschutzforschung entnommen. Die nachfolgenden Ausführungen stützen sich auf eine Analyse von Literatur aus Wirtschaftswissenschaften, Sozialwissenschaften und Naturwissenschaften (ALBERS et al. 1978; LEIPERT 1978; FLASCHA 1980; BICK 1982; ARNDT et al. 1987; SCHUBERT 1991a; RENNINGS 1994; FUES 1998). Es fließen Gedanken aus den genannten Arbeiten ein. In ihrer Gesamtheit geben die Ausführungen aber die eigene Auffassung wieder. Daher ist es auch nicht immer möglich, einzelne Teile bestimmten der genannten Autoren zuzuordnen.

Abb. 1 zeigt das Prinzip der Indikation. Zunächst erfordert jede Beschreibung eines bestimmten Objekts⁶ eine vereinfachte Abbildung dieses Objekts, weil grundsätzlich nicht alle Eigenschaften, auch nicht alle empirisch erfaßbaren Eigenschaften eines Objekts, beschrieben werden können. Eine solche vereinfachte Abbildung bezeichnet man als ‚Modell‘. Welche Eigenschaften des betrachteten Objekts in dem Modell berücksichtigt werden, hängt einerseits von der Art des Objekts und andererseits vom Zweck ab.

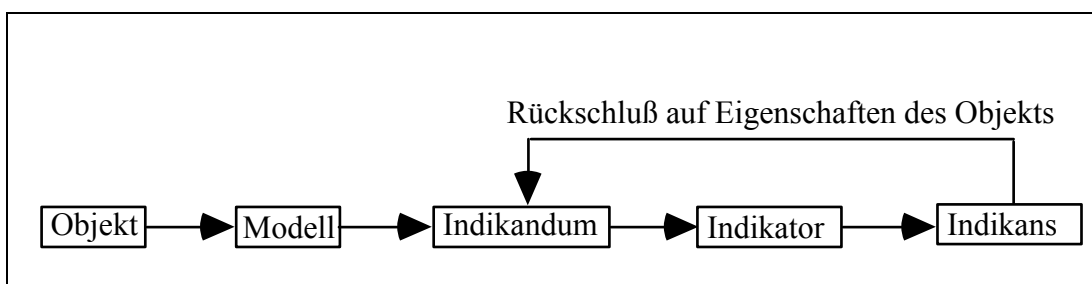


Abb. 1: Grundschemata der Indikation

⁶ Der Begriff ‚Objekt‘ wird in dieser Arbeit verstanden als Gegenstand einer Betrachtung, der mit den Mitteln empirischer Wissenschaften beschreibbar ist. Ein Objekt in diesem Sinne kann auch ein abstrakter Betrachtungsgegenstand wie die ‚Umweltqualität‘ sein, soweit er sich über empirisch beschreibbare Eigenschaften sinnvoll konkretisieren läßt.

Die Bezeichnung der ausgewählten Eigenschaften des Objekts hängt von der Intention ab, mit der das Objekt betrachtet wird. Der Begriff der ‚Eigenschaft‘ selbst wird hier als neutraler Oberbegriff verwendet. Besteht die Absicht darin, Gegenstände miteinander zu vergleichen und zu klassifizieren, bezeichnet man die Eigenschaft als ‚Merkmal‘ (LÖTHER 1972: 65 f.). Steht der kausale Zusammenhang zwischen einer betrachteten Eigenschaft und einer anderen Eigenschaft des gleichen oder eines anderen Objekts im Mittelpunkt, wird man von einem ‚Faktor‘ sprechen (vgl. SCHWERDTFEGGER 1979: 180-182). Läßt sich die Eigenschaft messen, also quantitativ beschreiben, kann man den Ausdruck der ‚Größe‘ verwenden (DURZOK 1989: 45). Soll die Bedeutung (Funktion) dieser Größe für eine Zielgröße in einem System beschrieben werden, spricht man von einem ‚Parameter‘. In einer mathematisch abstrahierten und formalisierten Beschreibung werden (veränderliche) Eigenschaften schließlich zu ‚Variablen‘ (RASCH 1987). In dieser Arbeit werden vorwiegend die Ausdrücke ‚Eigenschaft‘ und ‚Faktor‘ verwendet. Soweit es sich um quantifizierbare Eigenschaften handelt, kommt der Begriff der ‚Größe‘ und in einem klassifikatorischen Kontext der Begriff des ‚Merkmals‘ zur Anwendung.⁷

Eine für ein Problem relevante Eigenschaft des betrachteten Objekts kann komplex sein, womit gemeint ist, daß die Ausprägung dieser Eigenschaft durch viele Faktoren beeinflusst wird, durch viele Parameter oder Größen bestimmt wird oder durch viele Variablen beschrieben werden muß. Ist die Zahl der Eigenschaften groß, die der Beschreibung des betrachteten Objekts dienen, kann eine Vereinfachung durch die Konzentration auf diejenigen erreicht werden, welche die Ausprägung der Eigenschaften des betrachteten Objekts, die für den Zweck der Betrachtung relevant sind, am stärksten beeinflussen. Diese Eigenschaften können als ‚Schlüsselfaktoren‘ oder entsprechend als Schlüsselparame-ter, -größen oder -variablen bezeichnet werden. Diese Möglichkeit ist in Abb. 1 nicht dargestellt. Mit diesem Prinzip wird sich das Kap. 4.4 beschäftigen.

Eine weitere Möglichkeit der Vereinfachung besteht darin, stellvertretend für Eigenschaften, die nicht direkt oder nur mit hohem Aufwand zu erfassen sind (Indikandum; vgl. 2. Schritt in Abb. 1), Eigenschaften von Indikatoren heranzuziehen, die sich leichter⁸ ermitteln lassen (Schritte 3 und 4 in Abb. 1). Als ‚Indikator‘ bezeichnet man ein *Objekt*, über dessen Eigenschaften sich der Zustand oder die Veränderung einer anderen

⁷ Wenn ich im weiteren Text nur von Eigenschaft, Merkmal, Faktor oder Größe spreche, dann meine ich damit zunächst Dinge wie Farbe, Volumen, Form. Es wird damit lediglich festgelegt, *welche* Eigenschaften man betrachtet. Es wird aber noch nichts darüber ausgesagt, welche *Ausprägung* diese Eigenschaften haben (z. B. eine ganz bestimmte Farbe, ein bestimmtes Volumen). Soll das betont werden, verwende ich den Ausdruck „Ausprägung von ...“ (vgl. auch Erläuterungen zum Begriff des Umweltfaktors in Kap. 4.1).

⁸ Das Indikationsprinzip entspringt somit einem wichtigen Prinzip von Ökonomie und zweckrationaler Planung: dem ‚Prinzip der Effizienz‘ der für einen bestimmten Zweck eingesetzten Mittel (BECHMANN 1981: 82; ALBERT 1982: 114; HAMPICKE 1991: 51-55.; RITTEL 1992: 18; STACHOWIAK 1994: 262).

Eigenschaft, des ‚Indikandums‘, beschreiben oder prognostizieren läßt (vgl. LANDRES et al. 1988: 317). Der Indikator kann dabei Teil des Objekts sein, das primärer Gegenstand der Betrachtung ist und zu dessen Beschreibung das Indikandum dient (z. B. Arten als Indikatoren für die „Integrität“ des Ökosystems, als dessen Komponenten sie gelten), oder nicht (z. B. Indikatorpapier zur Messung des pH-Wertes einer wäßrigen Lösung). Die beobachtbare oder meßbare Eigenschaft des Indikators wird als ‚Indikans‘ bezeichnet. Im Falle eines Indikatorpapiers zur Messung des pH-Wertes ist dies die Farbe. Das Indikans läßt sich demnach definieren als

Eigenschaft eines Objekts, dessen Ausprägung den Schluß auf die Ausprägung einer anderen Eigenschaft (Indikandum) des gleichen oder eines anderen Objekts zuläßt.

Zwischen Indikans und Indikandum muß ein direkter oder indirekter kausaler Zusammenhang gegeben sein, wenn sich die Indikation gesetzmäßig einsetzen lassen soll. Demnach lassen sich drei grundsätzliche Möglichkeiten der Indikation unterscheiden:

- 1) Das Indikans ist dem Indikandum in einer Wirkungskette vorgelagert.
Ein Beispiel ist die Verwendung von Hangneigung, Exposition und Vegetationsstruktur als Indikatoren für die durchschnittlichen Temperaturverhältnisse in Bodennähe.
- 2) Das Indikans ist dem Indikandum in einer Wirkungskette nachgelagert.
Dies ist beispielsweise bei der Indikation von Bodeneigenschaften durch Pflanzen (ELLENBERG 1974) der Fall.
- 3) Indikans und Indikandum sind in einer Wirkungskette „parallel“ gelagert, das heißt, sie befinden sich in einer verzweigten Wirkungskette in verschiedenen „Zweigen“ und die Ausprägung von Indikans und Indikandum wird durch gemeinsame Faktoren beeinflusst.
Diese Form der Indikation liegt bei der Auswahl von repräsentativen Arten nach ‚Anspruchs- und Reaktionstypen‘ vor: Aus einem Kollektiv von Arten gleichen Anspruchstyps wird jeweils eine Art stellvertretend für die anderen ausgewählt, z. B. die Sumpfschrecke (*Stethophyma grossum*) stellvertretend für andere Wirbellose von Feuchtwiesen, die ebenfalls eine hohe Bodenfeuchtigkeit benötigen⁹. Man geht davon aus, daß die übrigen Arten des Artenkollektives auf Veränderungen der Umwelt ähnlich reagieren wie die Indikatorart, im genannten Beispiel auf Veränderungen der Bodenfeuchtigkeit.

⁹ Genauer müßte es heißen: ... die ebenfalls eine hohe Bodenfeuchtigkeit im Winterhalbjahr benötigen, da die Eistadien dieser Art sehr empfindlich auf eine zu geringe Bodenfeuchtigkeit in dieser Zeit reagieren.

Allerdings ist es für den Einsatz der Indikation nicht notwendig, diese kausalen Zusammenhänge zu kennen. Vielmehr reicht es aus, wenn stabile Korrelationen für einen bestimmten Anwendungsbereich gegeben sind. Damit ist der Anwendungsbereich unter Umständen jedoch stärker eingeschränkt als bei Kenntnis der kausalen Zusammenhänge (vgl. ALBERS et al. 1978: 112; LEIPERT 1978: 70). Auf das Problemfeld des eingeschränkten Gültigkeitsbereiches von Indikatoren werde ich weiter unten in diesem Unterkapitel zurückkommen.

Ein Schlüsselfaktor kann als Indikans herangezogen werden, wenn er die am Ende dieses Kapitels genannten Anforderungen erfüllt. Schlüsselfaktoren sind der unter 1 beschriebenen Möglichkeit der vorgelagerten Indikation zuzuordnen. Sie können auch komplexe, also von vielen Faktoren beeinflusste Eigenschaften eines Objekts indizieren (vgl. z. B. DURWEN et al. 1980: 10, zit. in BÄCHTOLD et al. 1995: 55). Die Verwendung von Schlüsselfaktoren als Indikatoren ist jedoch nur mit einigen Einschränkungen möglich (vgl. ZEHLIUS-ECKERT 1998: 10 und Kap. 4.4). Aufgrund ihrer Stellung in der Wirkungskette sind Schlüsselfaktoren besonders gut als Frühwarnindikatoren geeignet.

Die Unterscheidung zwischen Indikator (Objekt, z. B. eine Pflanzen- oder Tierart) und Indikans (Eigenschaft des Indikators, z. B. *Zahl der Individuen* einer Pflanzen- oder Tierart in einem bestimmten Raum) ist nicht immer einfach. Auch in diesem Text wird aus Gründen der Vereinfachung gelegentlich nur der Begriff des Indikators verwendet werden, auch wenn eigentlich das Indikans gemeint ist. Für bestimmte Aspekte, die in Kap. 2.3 dargestellt werden, ist aber diese Differenzierung notwendig (vgl. auch die Definition des Begriffes ‚Indikatorart‘ von LANDRES et al. 1988: 317). Ein ähnliches Problem stellt sich bei dem Begriff des Indikandums. Teilweise wird darunter ein Objekt verstanden. So schreibt FUES (1998: 21): „Ein Indikator ist eine Variable, die quantitative oder qualitative Informationen über ein *Indikandum*, d. h. einen komplexen Sachverhalt, Begriff oder Problembereich, vermittelt oder anzeigt“ (kursive Hervorhebung: W. Z.-E.). Ein Objekt kann aber nicht als Ganzes indiziert werden, sondern nur bestimmte Eigenschaften dieses Objekts (FLASCHA 1980: 17). Aus diesem Grunde wird hier mit dem Begriff des Indikandums die indizierte *Eigenschaft* eines betrachteten Gegenstandes bezeichnet.

Da mit Hilfe von Indikatoren Aussagen über die Ausprägung von Eigenschaften ermöglicht werden sollen, können zu deren Qualitätsbeurteilung zumindest dann, wenn Indikans und Indikandum ordinal oder kardinal skaliert sind, also halbquantitative oder quantitative Aussagen angestrebt werden, die gleichen Kriterien herangezogen werden wie für Messungen (SCHÖNBECK et al. 1970: 225; ARNDT et al. 1987: 24 f.). Kriterien für die Qualität eines Indikators oder genauer, eines Indikans, sind dann die Validität, die Reliabilität und die Sensitivität (MERZ 1977: 17, 35; KRONMÜLLER 1979: 4,

17; ARNDT et al. 1987: 25; RASCH 1987; DURZOK 1989: 34 f., 72-76; SCHUBERT 1991a: 15; BAYER 1994: 37 f.; KNICKREHM & ROMMEL 1994: 24; GRUPP 1997: 9; FERRIS & HUMPHREY 1999: 319; zur Erläuterung siehe Abb. 2).

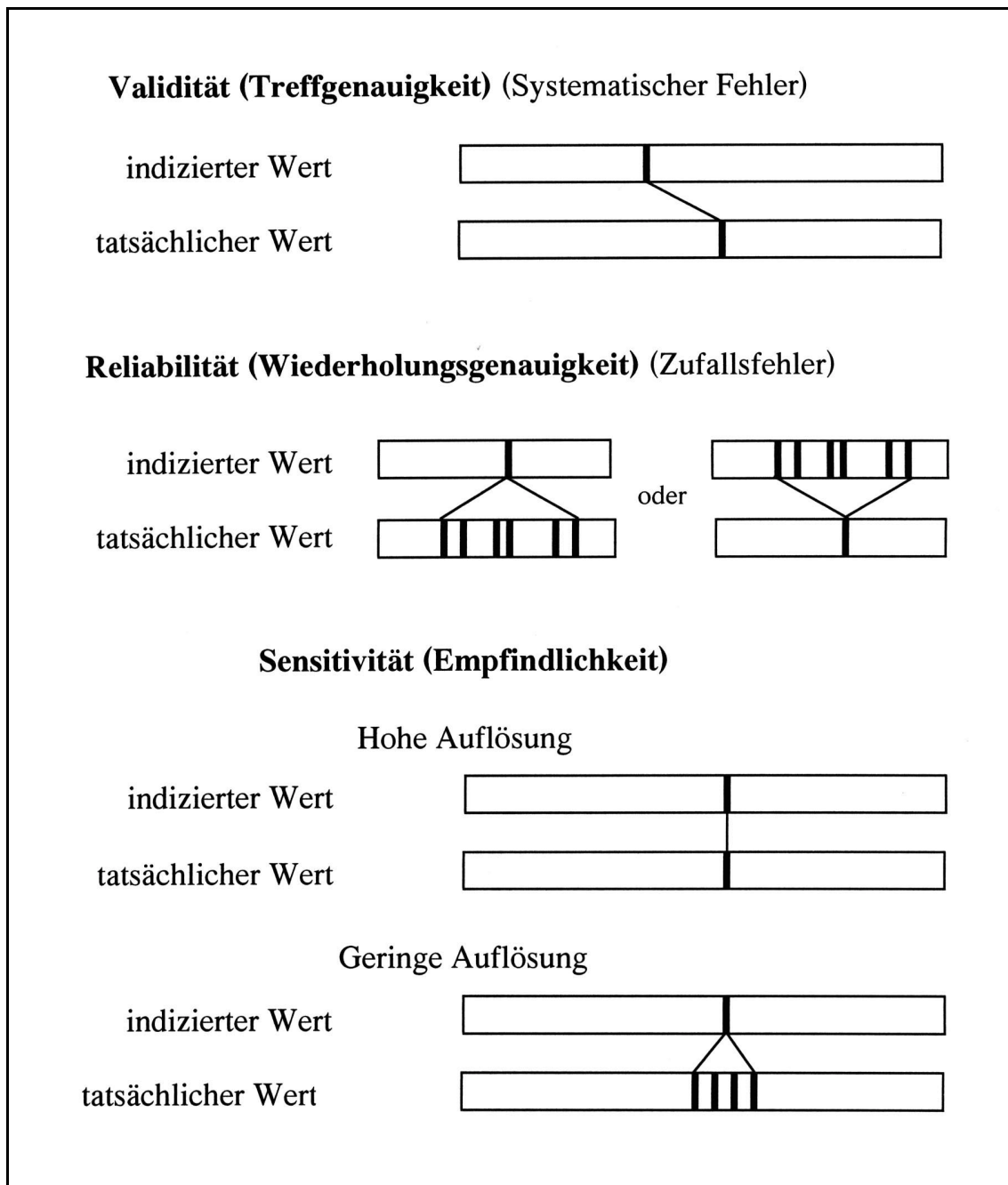


Abb. 2: Kriterien für die Qualität einer Indikation

Die Validität (Treffgenauigkeit)

Die Treffgenauigkeit oder Validität eines Indikators ist ein Maß dafür, wie gut die indizierte Ausprägung des Indikandums mit der tatsächlichen Ausprägung übereinstimmt (Abb. 2a). Die Treffgenauigkeit gestattet Aussagen über *systematische* Fehler¹⁰, die grundsätzlich bestimmbar und über eine Eichung beherrschbar oder korrigierbar sind.

Im Falle einer Skalierung von Indikans und Indikandum in Form von alternativen Merkmalen kann die Validität nur zweistufig angegeben werden: das Indikans zeigt die entsprechende Ausprägung des Indikandums an oder es zeigt sie nicht an. Bei einer ordinalen oder kardinalen Skalierung ist eine differenziertere Angabe des systematischen Fehlers möglich. Werden die Merkmale ordinal skaliert, kann er durch die Zahl der Klassen angegeben werden, mit der die indizierte Ausprägung von der tatsächlichen Ausprägung des Indikandums abweicht, werden sie kardinal skaliert, durch die Bestimmung der Differenz von Istwert (indizierte Ausprägung des Indikandums) und Sollwert (tatsächliche Ausprägung des Indikandums).

Die Reliabilität (Wiederholungsgenauigkeit)

Die Wiederholungsgenauigkeit oder Reliabilität eines Indikators wird bestimmt durch die Streuung der indizierten Werte bei Wiederholung der Indikation und gleicher Ausprägung des Indikandums oder aber durch die Streuung der tatsächlichen Werte des Indikandums bei gleicher Ausprägung des Indikans (Abb. 2b). Sie ist also ein Maß für die *Zuverlässigkeit* oder Sicherheit einer Aussage und kennzeichnet den *zufälligen* Fehler, der bei wiederholter Messung durch statistische Verfahren kompensierbar ist. Die Wiederholungsgenauigkeit bestimmt die ‚Reproduzierbarkeit‘ der Indikation. Sie läßt sich im Falle einer ordinalen oder kardinalen Skalierung von Indikans und Indikandum über geeignete Streuungsmaße (z. B. Spannweite oder Varianz, Standardabweichung) angeben. Bei alternativen Merkmalen oder nominal skalierten Merkmalen kann die Reliabilität durch die Angabe charakterisiert werden, in wieviel Prozent der Fälle eine valide Indikation erfolgt.

Die Wiederholungsgenauigkeit ist besonders hoch, wenn monokausale Beziehungen zwischen Indikans und Indikandum bestehen oder wenn Indikans oder Indikandum als

¹⁰ Indikationsfehler (bzw. Meßfehler) können durch die individuelle Variabilität der verschiedenen Vertreter der Indikatoren und der indizierten Objekte, durch Unvollkommenheiten des gewählten Indikationsverfahrens, durch Umwelteinflüsse und durch die Abhängigkeit der registrierten Ausprägungen vom Beobachter (mangelnde ‚Objektivität‘) entstehen. Ob es sich um einen systematischen oder zufälligen Fehler handelt, wird nicht durch die Ursache bestimmt. Die Einstufung als systematischer Fehler hängt vielmehr davon ab, ob sich die Ursache des Meßfehlers ermitteln und beseitigen läßt bzw. ob der Fehler über einen Korrekturfaktor kompensiert werden kann (Eichung) oder ob dies nicht möglich ist.

Schlüsselfaktoren mit einem sehr hohen Erklärungsgehalt wirken („Spezifität“ des Indikators, vgl. STÖCKER 1980: 13).

Die Sensitivität (Empfindlichkeit)

Die Empfindlichkeit oder Sensitivität eines Indikators beschreibt zunächst das Verhältnis zwischen dem Ausmaß einer Veränderung des Indikans und dem Ausmaß der parallelen Veränderung des Indikandums (Abb. 2c) (*materiale* Auflösung der Indikation). Je sensitiver ein Indikator ist, desto feiner kann er die Ausprägung oder Veränderungen des Indikandums anzeigen. Die Sensitivität wird bestimmt durch die Art der Skala¹¹, mit denen Indikans und Indikandum beschrieben werden. Dies sei am Beispiel des Saprobien-systems kurz erläutert.

Das Indikandum (Gehalt des Wassers an toten, biologisch abbaubaren organischen Stoffen) ist im Saprobien-system, das in der wasserwirtschaftlichen Praxis eingesetzt wird, ordinal skaliert (Gewässergüte: 7 Stufen). Die Belastung mit biologisch abbaubaren Stoffen kann aber über den Biochemischen Sauerstoffbedarf (BSB) auch kardinal skaliert angegeben werden (in mg/l). Würde eine entsprechende kardinale Skala nicht existieren, wäre die erreichbare Sensitivität der Indikation bereits durch die Skalierung des Indikandums beschränkt. Bezüglich der Sensitivität der Saprobieindikatoren lassen sich mehrere Abstufungen unterscheiden. So gibt es Arten, die eine relativ breite ökologische Amplitude gegenüber dem Sauerstoffgehalt des Wassers haben. Sie können in Gewässern mit unterschiedlicher Gewässergüte vorkommen. Dagegen haben andere Organismen eine sehr enge Amplitude und kommen ausschließlich oder nahezu ausschließlich in Gewässern mit *einer* Gewässergüteklasse vor. Die letztgenannten Arten sind die *sensitiveren* Indikatoren. Dem trägt man z. B. im Saprobien-system durch die Einführung des Indikationsgewichtes Rechnung: Arten mit einer engen ökologischen Amplitude gegenüber dem Sauerstoffgehalt erhalten ein höheres Indikationsgewicht (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR WASSERWIRTSCHAFT 1990: 15). Einen Ansatz zur Beschreibung der Sensitivität von Arten gegenüber einem Mehrfaktorenkomplex zeigen DUFRENE & LEGENDRE (1997) auf (sie sprechen von ‚indicator value‘ - ib.: 349-352).

In der Regel wird die Empfindlichkeit eines Indikators oder genauer des Indikans von alternativen Merkmalen über ordinal zu kardinal skalierten Merkmalen zunehmen. Bei ordinal skalierten Merkmalen nimmt die Empfindlichkeit grundsätzlich mit abnehmender Größe der Klassen zu. Wenn die Klassenzugehörigkeit eines Objekts in einem hierarchisch gegliederten Klassifikationssystem indiziert wird, ist die Empfindlichkeit eines

¹¹ Man unterscheidet Nominal-, Ordinal- und Kardinalskalen bzw. innerhalb der Kardinalskalen noch einmal zwischen Intervall- und Verhältnisskalen.

Indikators um so größer, je tiefer die Klasse, der das Objekt zuzuordnen ist, in diesem System steht. So ist beispielsweise *Assoziationskennarten* eine höhere Empfindlichkeit für die Indikation der Zugehörigkeit eines Pflanzenbestandes zu einer bestimmten synsystematischen Einheit zu bescheinigen als *Klassenkennarten*.

Es kann aber auch sinnvoll sein, die Sensitivität für die *räumliche* und *zeitliche* Auflösung der Indikation anzugeben. Die zeitliche Auflösung der Indikation läßt sich über die Zeitdifferenz zwischen den Veränderungen von Indikans und Indikandum beschreiben. Die Sensitivität ist um so größer, je geringer diese Zeitdifferenz ist. Eine solche Angabe ist nur bei nachgelagerten oder bei parallel gelagerten Indikatoren, die gleichzeitig mit dem Indikandum oder später reagieren, sinnvoll. Bei vorgelagerten Indikatoren oder parallel gelagerten Indikatoren, die vor dem Indikandum reagieren, ist eine große Zeitdifferenz von Vorteil (Einsatz als Frühwarnindikatoren).

Die räumliche Auflösung wird über die Größe des Raumes, auf den sich die Indikation bezieht, beschrieben. Je kleiner dieser Raum ist, desto höher ist die räumliche Auflösung. Ein Beispiel für eine geringe räumliche Auflösung einer Indikation wäre die *landesweite* Bestandsentwicklung der Bekassine als Indikator für die landesweite Bestandsentwicklung anderer feuchtigkeitsliebender Arten wie Sumpfschrecke (*Stethophyma grossum*) und Schmalen Windelschnecke (*Vertigo angustior*). Ein Beispiel für eine hohe räumliche Auflösung wäre die Bestandsentwicklung der Sumpfschrecke als Indikator für die Reaktion anderer feuchtigkeitsliebender Arten wie Kurzflügeliger Schwertschrecke (*Conocephalus dorsalis*), Sumpfgrashüpfer (*Chorthippus montanus*) und Schmalen Windelschnecke (*Vertigo angustior*) auf die Veränderung des Wasserhaushaltes *in einem bestimmten Feuchtwiesenkomplex*. Nicht immer ist eine hohe Sensitivität bezüglich der räumlichen Auflösung gefordert. Wenn beispielsweise indiziert werden soll, wie sich die Populationen von Arten mit hoher Schutzpriorität in einem größeren Raum (z. B. in einem bestimmten Naturraum oder einem Landkreis) entwickeln soll, ist nur eine geringe räumliche Auflösung der Indikation notwendig.

In der Praxis der Naturschutzplanung kann das Indikationsverfahren Zwängen ausgesetzt sein, die die gleichzeitige Optimierung aller drei Qualitätskriterien nicht zulassen. Welche Zwänge dies sein können, wird bei der Darstellung erläutert, welchen Einfluß die planerische Problemstellung auf die Qualität der Indikation von Arten durch andere Arten ausübt (Kap. 2.2.3). Die Entscheidung, welches Qualitätskriterium in welchem Maß optimiert werden sollte, muß in Abhängigkeit vom Zweck der Indikation und den im konkreten Fall auftretenden Zwängen getroffen werden. Generelle Empfehlungen sind nicht möglich.

Aussagen zur Validität, Reliabilität und Sensitivität eines Indikationsverfahrens haben einen begrenzten **Gültigkeitsbereich**¹² (für Bioindikatoren vgl. ARNDT et al. 1987: 25; LANDRES et al. 1988: 323 f.; BRÖRING & WIEGLEB 1990: 287; LANDRES 1992: 1299; LINDENMAYER 1997: 279) und Validität, Reliabilität und Sensitivität können für unterschiedlich große Gültigkeitsbereiche verschieden sein. Drei Aspekte müssen bei der Betrachtung des Gültigkeitsbereiches unterschieden werden. Primär relevant ist der *objektbezogene* Gültigkeitsbereich, bei dem angegeben wird, für welche Objekte oder Objekttypen eine bestimmte Validität, Reliabilität oder Sensitivität erreicht wird (vgl. entsprechend für den Gültigkeitsbereich von Gesetzen in der Ökologie JAX 1999b: 248). Die Angabe kann dabei allgemein gehalten sein (z. B. Validität von ... für alle Objekte, die die Bedingungen a und b erfüllen) oder mehr oder weniger konkret formuliert werden (z. B. Validität von ... für die Objekte eins, zwei, fünf und sechs). Der Raum, in dem die Objekte auftreten, die Träger des Indikandums sind und die geforderten Bedingungen erfüllen, legt den entsprechenden *räumlichen* Gültigkeitsbereich fest. Analoges gilt für den *zeitlichen* Gültigkeitsbereich: Er wird durch den Zeitraum festgelegt, in dem diese Objekte auftreten.

Konsequenz dieses begrenzten Gültigkeitsbereiches ist, daß bei der Übertragung von Indikatoren, die für bestimmte Typen von Objekten, in bestimmten Zeiträumen und in bestimmten Räumen ermittelt wurden, auf andere Typen von Objekten, Zeiträume und Räume mit einer reduzierten Qualität der Indikation gerechnet werden muß.

Aus Gründen der Effizienz, aber auch aus grundsätzlichen Erwägungen wird man möglichst große objektbezogene, räumliche und zeitliche Gültigkeitsbereiche anstreben. Beispielsweise müssen Prognosen folgender Art möglich sein: „Wenn sich durch die ergriffenen Maßnahmen im Zeitraum von x Jahren die Ausprägung des Indikators von a nach b ändert, wird sich die Ausprägung des Indikandums von c nach d ändern.“ Bei Indikationsverfahren, deren Indikatorenauswahl lediglich auf statistischen Zusammenhängen zwischen Indikans und Indikandum aufbaut, kann der Gültigkeitsbereich stärker eingeschränkt sein als bei einem vergleichbaren Indikationsverfahren, deren Indikatorenauswahl unter Berücksichtigung der kausalen Zusammenhänge erfolgt. Dies liegt darin begründet, daß sich andere kausale Zusammenhänge ergeben können, wenn das Indikationsverfahren auf andere Objekte, Räume oder Zeiträume übertragen wird. So können beispielsweise neue Faktoren hinzutreten oder bislang wirksame entfallen. Durch diese veränderten kausalen Beziehungen kann sich der statistische Zusammenhang zwischen Indikans und Indikandum ändern. Aus diesem Grund sind prinzipiell Indikationsverfahren, die die kausalen Zusammenhänge berücksichtigen, solchen Verfahren vorzuziehen,

¹² „Gültigkeitsbereich“ bezieht sich hier nicht auf ‚Validität‘, sondern auf die Aussage *über* die Validität, Reliabilität oder Sensitivität: Es wird angegeben, in welchem Bereich die Aussage „Das Indikationsverfahren x hat eine Validität, Reliabilität oder Sensitivität von y“ gültig ist.

die nur auf Korrelationen zwischen den Ausprägungen von Indikans und Indikandum basieren.

Die Forderung nach einem möglichst großen Gültigkeitsbereich und die gleichzeitige Forderung nach möglichst hoher Validität, Reliabilität und Sensitivität eines Indikationsverfahrens lassen sich allerdings nur begrenzt zugleich erfüllen (für ein empirisches Beispiel siehe BLOCK et al. 1987: 267 f.). Auch hier kann also eine Entscheidung zwischen der Erweiterung des Gültigkeitsbereiches einerseits und der Sicherung einer bestimmten Validität, Reliabilität und Sensitivität andererseits notwendig sein, die, wie bei der Optimierung von Validität, Reliabilität und Sensitivität, vom Zweck der Indikation und den im konkreten Fall auftretenden Zwängen beeinflusst wird.

Voraussetzung für die Möglichkeit, die genannten Kriterien für die Qualität eines Indikators ermitteln zu können, ist die eindeutige Definition von Indikans und Indikandum. Weitere grundlegende Anforderungen an Indikatoren oder an die Auswahl geeigneter Indikatoren, die aus *ökonomischen* Gründen und zum Zwecke der Operationalisierung gestellt werden, auf die im weiteren Verlauf der Arbeit aber nicht mehr detailliert eingegangen wird, sind (vgl. SPEIGHT 1986; ARNDT et al. 1987: 13; SCHUBERT 1991a: 22; KNICKREHM & ROMMEL 1994: 24; THOSS 1995: 473):

- Angabe einer Methode, mit der die Ausprägung der Eigenschaft gemessen werden kann
- Weite Verbreitung des Indikators im betrachteten Raum über die betrachteten Typen von Objekten
 Beispiel: Es ergibt keinen Sinn, das Schwarze Bilsenkraut (*Hyoscyamus niger*) in Bayern als *alleinigen* Indikator für die Identifizierung von stickstoffreichen Standorten mit Ruderalgesellschaften heranzuziehen, weil die Art eine zu geringe Steigkeit auf solchen Standorten hat. Bei alleiniger Verwendung dieser Art würden zu viele Standorte mit hoher Stickstoffverfügbarkeit übersehen.
- ‚Effizienz‘ der Indikation: Leichte und schnelle Erfäßbarkeit und damit geringer Aufwand der Erfassung im Vergleich zur direkten Erhebung der einzelnen Eigenschaften des Objekts.
 Beispiel: Da der Kreuzenzian (*Gentiana cruciata*) leichter nachweisbar ist als der Kreuzenzian-Bläuling (*Glaucopsyche rebeli*), ist es praktisch wenig sinnvoll, den Kreuzenzian-Bläuling als Indikator für den Kreuzenzian zu verwenden.
 Zur Effizienz der Indikation gehört auch, daß sich bei Anwendung von mehreren Indikatoren die Indikatoren bezüglich der Indikanda ergänzen, also möglichst wenig redundante Information liefern (vgl. RECK 1990: 106; ANDELMAN & FAGAN 1997: 5958).

Ich habe versucht, in diesem Kapitel das Prinzip der Indikation darzustellen, die notwendigen Begriffe zu definieren (Indikator, Indikans, Indikandum) und geeignete Qualitätskriterien für eine Indikation zu benennen und zu erläutern (Validität, Reliabilität und Sensitivität). Außerdem habe ich auf den begrenzten Gültigkeitsbereich von Aussagen über die Qualität von Indikatoren hingewiesen. Den letzten beiden Punkten kommt eine zentrale Bedeutung zu, weil sich die Frage, ob sich Arten durch Arten indizieren lassen, nur relativ, unter Angabe der für ein bestimmtes Problem geforderten Qualität sowie des angestrebten Gültigkeitsbereiches, beantworten läßt. Mit der Frage, wodurch eine planerische Problemstellung charakterisiert wird und wie dies die benötigte Qualität der Indikation und damit auch die Wahl des Indikationsverfahrens beeinflußt, wird sich das nächste Unterkapitel beschäftigen.

2.2 Planungstheoretische Überlegungen zur Indikation von Arten durch andere Arten

2.2.1 Definition von Planung

Eine von allen akzeptierte Definition von ‚Planung‘ gibt es nicht (BECHMANN 1981: 53-56, JESSEL 1998: 6). Es lassen sich aber einige Merkmale herausarbeiten, die von vielen Planungsdefinitionen genannt werden (BECHMANN 1981: 7, 78-80; JESSEL 1998: 6-10). Diese Gemeinsamkeiten und die in dieser Arbeit zugrundegelegten Handlungs- und Rationalitätsbegriffe werden nachfolgend dargestellt.

Nach STACHOWIAK (1970: 1) ist Planung die „gedankliche Vorwegnahme zukünftigen Handelns“ und seiner Konsequenzen und sie gibt Anweisungen für zukünftiges Handeln. Dabei ist ‚Planen‘ selber auch eine Handlung (BECHMANN 1981: 43-47). Handlung wiederum wird als eine beobachtbare Tätigkeit eines Subjektes definiert, die das Ergebnis einer Entscheidung über alternative Tätigkeiten ist. Die Entscheidung wird unter Rückgriff auf Normen einerseits und die Kenntnisse kausaler Zusammenhänge (Abschätzung der Handlungsfolgen) andererseits getroffen und dient dazu, bestimmte Ziele zu erreichen (intentionaler Handlungsbegriff; LENK 1994: 119 f.; WEINBERGER 1996: 92-100; WERLEN 1997: 24)¹³.

Um diese Ziele zu erreichen, werden geeignet erscheinende Mittel (z. B. Arbeitskraft, Maschinen) eingesetzt. Dieses Handlungsschema bezeichnet man als Zweck-Mittel-Schema, die ihr zugrunde liegende Rationalität als Zweck-Mittel-Rationalität. Ich werde

¹³ Das heißt nicht, daß alle *Tätigkeiten* von Subjekten durch diese Zusammenhänge (Zielorientierung, zweckrationales Vorgehen) ausreichend erklärt oder verstanden wären (zu den Grenzen des Zweck-Mittel-Schemas und der Notwendigkeit ergänzender Betrachtungsweisen vgl. z. B. BECHMANN 1981: 83-86; LENK 1994: 120).

mich auf dieses Zweck-Mittel-Schema beschränken, weil dies für die hier bearbeitete Frage nach der Möglichkeit der Indikation von Arten durch andere Arten eine adäquate Vereinfachung des Planungshandelns darstellt. Innerhalb des Zweck-Mittel-Schemas gilt das *ökonomische* Prinzip der Effizienz: Um ein bestimmtes Ziel zu erreichen, werden die Maßnahmen herangezogen, die die geringsten Kosten¹⁴ verursachen (Minimierung der Kosten bei gegebenem Nutzen); oder es werden zu gegebenen Mitteln die Ziele bzw. Zwecke ausgewählt, die am meisten präferiert werden (Maximierung des Nutzens bei gegebenen Kosten) (BECHMANN 1981: 81 f.; RITTEL & WEBBER 1992: 18).

Wie oben beschrieben, ist für die rationale Entscheidung über Handlungsalternativen die Kenntnis der möglichen Handlungskonsequenzen dieser Alternativen notwendig, das heißt, es sind Prognosen über die zu erwartenden Handlungsfolgen erforderlich. Die Funktion der Prognose im Planungshandeln ist eine andere als deren Funktion in den empirisch-analytischen Wissenschaften. Während sie in den empirisch-analytischen Wissenschaften dazu dient, die Gültigkeit einer Theorie zu prüfen, indem aus einer Theorie singuläre Sätze abgeleitet werden, deren empirische Gültigkeit durch Versuche überprüft wird (POPPER 1984: 7f.), sollen sie in Planungen helfen, die in *einer konkreten* Situation mit bestimmten Rahmenbedingungen zu erwartenden Wirkungen vorherzusagen, wenn bestimmte Handlungen ausgeführt werden.

Dies hat Konsequenzen für die Anforderungen an die Zuverlässigkeit der Prognosen. Im Gegensatz zu wissenschaftlichen Versuchen, bei denen der auf Ungenauigkeiten oder Fehler in der Theorie oder aber auf mangelnde Berücksichtigung von Randbedingungen zurückzuführende Zufallsfehler durch Wiederholungen des Versuchs und statistische Verfahren kompensiert werden kann, kommt einer *hohen Zuverlässigkeit* der Prognose in der Planungspraxis prinzipiell eine große Bedeutung zu, weil es sich jeweils um singuläre Situationen handelt. Dies gilt insbesondere dann, wenn irreversible, negativ zu bewertende Wirkungen möglich sind (RITTEL 1992: 25 f.).

Handlungen, auch Planungshandlungen, sind, wenn man dem Zweck-Mittel-Schema folgt, nur erforderlich, wenn ein Problem existiert. Ob eine Situation als problembehaftet eingestuft wird, hängt von den angestrebten Zuständen (Soll-Zustand) einerseits und den tatsächlichen Zuständen (Ist-Zustand) andererseits ab (STACHOWIAK 1970: 10). Der Ist-Zustand kann sich auf die aktuelle Situation beziehen oder auf einen zukünftigen Zustand, der sich einstellt, wenn bestimmte Handlungen nicht erfolgen, sich die gegenwärtige Entwicklung also beispielsweise fortsetzt. Besteht zwischen den angestrebten und den tatsächlich gegebenen oder zu erwartenden Zuständen ein Unterschied (Soll-Ist-

¹⁴ Der Begriff ‚Kosten‘ wird hier nicht als auf den monetären Bereich beschränkt verstanden, sondern ähnlich wie Nutzen, der als In-Wert-Setzung einer positiven Wirkung verstanden werden kann, als In-Wert-Setzung eines Aufwandes oder einer negativen Wirkung.

Differenz), liegt ein Problem vor, zu dessen Lösung geeignete Maßnahmen gefunden werden müssen.

2.2.2 Interdisziplinarität der Naturschutzplanung und ihre Konsequenzen für die Auswahl von repräsentativen Arten

Naturschutzplanung beschäftigt sich mit komplexen Problemen. Damit ist nicht, wie zu Beginn der Einleitung (Kap. 1) dargestellt, gemeint, daß die materiellen Gegenstände, die betrachtet werden (z. B. Ökosysteme), eine Vielzahl von Elementen aufweisen, die durch eine Vielzahl an Beziehungen verknüpft sind. Vielmehr ist damit angesprochen, daß jede Planung, die in einem politischen Kontext stattfindet, notwendigerweise die Erkenntnisse und Methoden verschiedener wissenschaftlicher Disziplinen integrieren muß. Dem kann sich die *wissenschaftliche* Behandlung von Planungsproblemen im Naturschutz nicht entziehen. Sie hat vielmehr die Aufgabe, das von verschiedenen Disziplinen bereitgestellte Wissen und die von diesen entwickelten Methoden an *geeigneter* Stelle möglichst *sinnvoll* zu verknüpfen, um auftretende Planungsprobleme angemessen lösen zu können (HARD 1982; TREPL 1997). Dies macht den wissenschaftlich *kontrollierten* Wechsel zwischen den Disziplinen erforderlich, die für eine adäquate Problemlösung notwendig sind. Eine konsistente Theorie der Naturschutzforschung (als Metatheorie über mehrere Disziplinen) fehlt bislang (PLACHTER 1991: 7; TREPL 1993: 30), was seine Ursache sicher zum Teil darin hat, daß die Zahl der für das Fach relevanten Betrachtungsebenen bzw. Wissenschaften bislang nur unscharf umrissen ist. Als weiterer Grund ist die extreme Heterogenität des Faches im Hinblick auf die zu beteiligenden Wissenschaften zu nennen (zum Beispiel Disziplinen mit empirisch-analytischen und solche mit hermeneutischen Methodenschwerpunkten; TREPL 1993: v. a. 7 f., 29 f., 34 f., 48-52 sowie STACHOWIAK 1994: 266 f. für die Planungswissenschaften allgemein).

Wie oben beschrieben, dient Planung der gedanklichen Vorwegnahme zukünftigen Handelns und seiner Konsequenzen. Für die *Prognose* von Handlungskonsequenzen ist der Rückgriff auf Wissen, das *nomothetische Wissenschaften* bereitstellen, notwendig. Dies sind im wesentlichen die Naturwissenschaften, z. B. die Ökologie, aber beispielsweise auch die empirische Soziologie und, in ihren deskriptiven Aspekten, die Ökonomie. Da Planung zukünftiges Handeln vorbereiten soll, ist die Entscheidung über alternative Handlungsmöglichkeiten notwendig¹⁵, was unter Rückgriff auf Normen erfolgt. Dieser

¹⁵ Nur wenn Handlungsalternativen gegeben sind, hat Planung Sinn, sonst ist sie überflüssig.

Prozeß findet im Arbeitsschritt der *Bewertung* statt und erfordert die Einbeziehung *normativer Disziplinen* wie der Ethik und der Normenlogik¹⁶.

In der Praxis sind Planungsprozesse darüber hinaus Rahmenbedingungen ausgesetzt, die Einfluß darauf nehmen, ob eine Planung erfolgreich umgesetzt werden kann. Dies sind ökonomische (Zeit, Raum, Arbeitskraft, materielle Ressourcen), technologische (vorhandenes Instrumentarium in Form von Methoden und ggf. Maschinen) sowie soziale und politische Rahmenbedingungen, aber auch das vorhandene Grundlagenwissen und der vorhandene Bestand der für eine Planung relevanten Daten. Diese Rahmenbedingungen können den Charakter von Zwängen haben (vgl. aber für eine kritische Betrachtung von „Sachzwängen“ RITTEL 1992: 271-281).

Jedes Planungsproblem kann aus verschiedenen Perspektiven analysiert werden, z. B. aus naturwissenschaftlicher Perspektive, ethischer, normenlogischer, ökonomischer usw. Jede dieser Perspektiven erfordert eine eigene, dem Gegenstand der Betrachtung angemessene Vorgehensweise. Man kann auch von Ebenen der Betrachtung sprechen. Wie oben beschrieben, ist es ein Kennzeichen interdisziplinärer Wissenschaften, daß zur Lösung der fachspezifischen Probleme ein *wissenschaftlich kontrolliertes Wechseln* zwischen diesen verschiedenen Ebenen notwendig ist. In diesem Sinne soll in dieser Arbeit versucht werden zu kennzeichnen, wo ein Ebenenwechsel erfolgt, wo also Einflußfaktoren oder Begründungen aus anderen Ebenen als der ökologisch-naturwissenschaftlichen in die Naturschutzplanung einbezogen werden (vgl. dazu auch die Forderung von TEAR et al. 1995: 193). Die Kennzeichnung wird entweder durch die Angabe in Klammern oder aber durch kursive Schrift erfolgen. Dabei werden neben der ökologisch-naturwissenschaftlichen folgende Ebenen berücksichtigt:

- die normenlogische Ebene¹⁷
- die ökonomische Ebene

¹⁶ Ich werde mich in dieser Arbeit auf Aspekte beschränken, die normenlogischen Überlegungen zugänglich sind. Diese Aspekte lassen sich unter dem Begriff der ‚Gültigkeit‘ von Normen und Bewertungskriterien zusammenfassen (HOERSTER 1994: 232). Die übergeordneten Normen selber werden nicht hinterfragt, sondern als gegeben akzeptiert. Als Kriterium, ob diese übergeordneten Normen ein geeigneter Bezugspunkt für die Ableitung eines Normensystems für eine bestimmte Gesellschaft sind, muß die ‚Geltung‘ von Normen herangezogen werden (HOERSTER 1994: 232; vgl. auch JESSEL 1998: 247-250). Um ermitteln zu können, welche Normen bei bestimmten gesellschaftlichen Gruppen Geltung haben, ist hermeneutisches Wissen erforderlich, wie es bei den kooperativen Planungsmethoden zur Anwendung kommt (vgl. z. B. LUZ 1993, OPPERMANN et al. 1997). Dies soll in dieser Arbeit *nicht* vertieft werden.

¹⁷ Die Normenlogik beschäftigt sich mit den *formalen* Beziehungen zwischen normativen Sätzen (Gebote, Verbote und Erlaubnisse), also mit der Folgerichtigkeit, Widerspruchsfreiheit und logischen Konsistenz normativer Aussagen (HÖFFE 1997: 42). Nicht betrachtet werden in dieser Arbeit die ethische und die hermeneutische Dimension, die im Prinzip vor der Anwendung normenlogischer Überlegungen anzusetzen sind. Das soll nicht bedeuten, daß eine kritische Reflexion bestehender Normen nicht erforderlich ist, sondern lediglich, daß deren Berücksichtigung für die in dieser Arbeit behandelte Fragestellung vernachlässigt werden kann und soll.

- die technologische Ebene
- die soziokulturelle und politische oder planungsstrategische bzw. naturschutzstrategische Ebene

Der letzten Ebene sind Fragen der Durchsetzung und der Akzeptanz von Planungen in vorhandenen sozialen Systemen und unter gegebenen politischen Bedingungen zuzuordnen (vgl. für den Naturschutz ESER & POTTHAST 1997: 183). Aus Gründen der Übersichtlichkeit werden in dieser Arbeit nicht immer alle Ebenen differenziert. Die drei zuletzt genannten Ebenen (die ökonomische, die technologische sowie die soziokulturelle und politische Ebene) werden teilweise unter dem Begriff ‚praktisch‘ zusammengefaßt.

Den einzelnen genannten Ebenen lassen sich jeweils eigene Kriterien zuordnen¹⁸, die die Auswahl von Indikatorarten in Naturschutz- und Landschaftsplanung beeinflussen (SPEIGHT 1986; LANDRES et al. 1988: 320-322; PLACHTER 1989: 127; RIECKEN 1990: 14; RECK 1990: 106, 1992: 130; BROWN 1991: 356, 363-366; RIECKEN 1992: 55 f.; SPANG 1992: 158 f.; AG METHODIK DER BIOTOPKARTIERUNG IM BESIEDELTEN BEREICH 1993: 510; BRINKMANN 1998: 70 f.; FERRIS & HUMPHREY 1999: 314). Normenlogische Gesichtspunkte werden ausführlicher in Kap. 2.2.4 dargestellt. Kriterien, die einem *ökonomischen* Begründungsfeld entspringen, sind beispielsweise

- die leichte Nachweisbarkeit in einem Untersuchungsraum und gute Bestimmbarkeit,
- die Möglichkeit, auf vorhandene Daten zurückzugreifen,
- die zur Verfügung stehende Zeit sowie die vorhandenen finanziellen Mittel.

Die Kriterien ‚gute Kenntnis der Autökologie und der Verbreitung der Arten‘ und ‚Vorhandensein geeigneter Bearbeiter‘ sind der *technologischen* Ebene zuzuordnen, während das Kriterium der ‚Attraktivität von Arten‘ vielfach *strategisch* eingesetzt wird. Wie oben bereits betont, müssen diese Kriterien an geeigneter Stelle sinnvoll verknüpft werden, um einerseits die notwendige Qualität der Indikation zu erreichen (ökologisch-naturwissenschaftliche Kriterien), andererseits aber auch die Effizienz der Indikation (ökonomische und technologische Kriterien) und die Akzeptanz der Planung durch die betroffenen gesellschaftlichen Gruppen (soziale und politische bzw. strategische Kriterien) zu optimieren¹⁹. Sie können sich nicht gegenseitig ersetzen.

¹⁸ Vgl. die Unterscheidung von ‚ecological criteria‘ und ‚socioeconomical and political criteria‘ bei LANDRES et al. 1988: 318, 320-322 und LANDRES 1992: 1299 f., 1313.

¹⁹ Akzeptanzprobleme treten vor allem dann auf, wenn die Wertesysteme und Zielvorstellungen der betroffenen gesellschaftlichen Gruppen nicht ausreichend berücksichtigt werden (vgl. Fußnoten 16 und 17) und drücken insofern, zumindest in einem demokratischen System, einen Planungsmangel aus.

Im nächsten Schritt werde ich versuchen darzustellen, wodurch die planerische Problemstellung definiert und beeinflußt wird. Dies ist, wie im Kap. 2.1 (,Der Indikatorbegriff und das Indikationsprinzip‘) erläutert, notwendig, weil die Qualitätsanforderungen, die man an Indikatoren stellt, vom Zweck einer Planung und von praktischen Zwängen abhängen.

2.2.3 Die planerische Problemstellung und ihre Einfluß auf die Qualität der Indikation

Wie im Kap. 2.2.1 (,Definition von Planung‘) dargestellt, ist Voraussetzung für die Notwendigkeit von Planung, daß eine Differenz zwischen einem angestrebten Zustand (Soll-Zustand) und einem tatsächlich gegebenen bzw. prognostizierten (Ist-Zustand) existiert. Ob eine solche Differenz gegeben ist, wird nicht nur von der Ausprägung der Objekteigenschaften, sondern auch von den allgemeinverbindlichen normativen Vorgaben (z. B. Gesetze) und den Wertesystemen der beteiligten Individuen und sozialen Gruppen abhängen. Ziel oder *Zweck* einer durch eine solche Soll-Ist-Differenz ausgelösten Planung ist *allgemein* die Ableitung geeigneter Maßnahmen (Mittel), um diese Differenz zu beseitigen. In der Regel wird es aber verschiedene Möglichkeiten geben, das Ziel einer Planung zu erreichen. Um eine Entscheidung über diese Alternativen treffen zu können, ist wiederum ein Rückgriff auf Normen und Wertesysteme erforderlich.

Für eine *erfolgreiche* Planung, das heißt für eine Planung, die dann auch tatsächlich so umgesetzt werden kann, daß die Planungsziele erreicht werden, ist allerdings die Berücksichtigung der im vorigen Kapitel genannten praktischen Rahmenbedingungen Voraussetzung. Erst die Kombination des Zwecks einer Planung mit normativen Vorgaben und der Berücksichtigung der gegebenen ökonomischen, technologischen, sozialen und politischen Rahmenbedingungen charakterisiert die planerische Problem- oder Aufgabenstellung. In Abb. 3 sind diese Zusammenhänge stark vereinfacht wiedergegeben. Dabei sind die Beziehungen *zwischen* den Faktoren, die die planerische Problemstellung konstituieren, vernachlässigt. Beispielsweise beeinflussen die sozialen und kulturellen Rahmenbedingungen die Wertesysteme von Individuen und sozialen Gruppen. Diese Wertesysteme können sich in bestimmten politischen Rahmenbedingungen manifestieren, die ihrerseits die ökonomischen Rahmenbedingungen beeinflussen (z. B. wieviel Geld für eine Planung zur Verfügung gestellt wird).

Welchen Einfluß haben diese Faktoren auf die Qualität der Indikationsverfahren, die im Rahmen der Planungsverfahren sinnvollerweise eingesetzt werden? Dazu ist zunächst allgemein festzustellen, daß der Zweck einer Planung die *zu fordernde* Qualität eines Indikationsverfahrens bestimmt, während die *erreichbare* Qualität durch die praktischen Rahmenbedingungen beschränkt wird. Außerdem kann es sinnvoll sein, *strategische*

Überlegungen bei der Auswahl von Indikatoren einzubeziehen, wie dies beispielsweise beim Kriterium der „Attraktivität“ für die Auswahl von Zielarten geschieht (HOVESTADT et al. 1993: 186; MÄCK 1998). Dabei sollte jedoch die Qualität des Indikationsverfahrens grundsätzlich möglichst wenig beeinträchtigt werden. Das heißt, es handelt sich um *zusätzliche* Auswahlkriterien, die die anderen nicht ersetzen können.

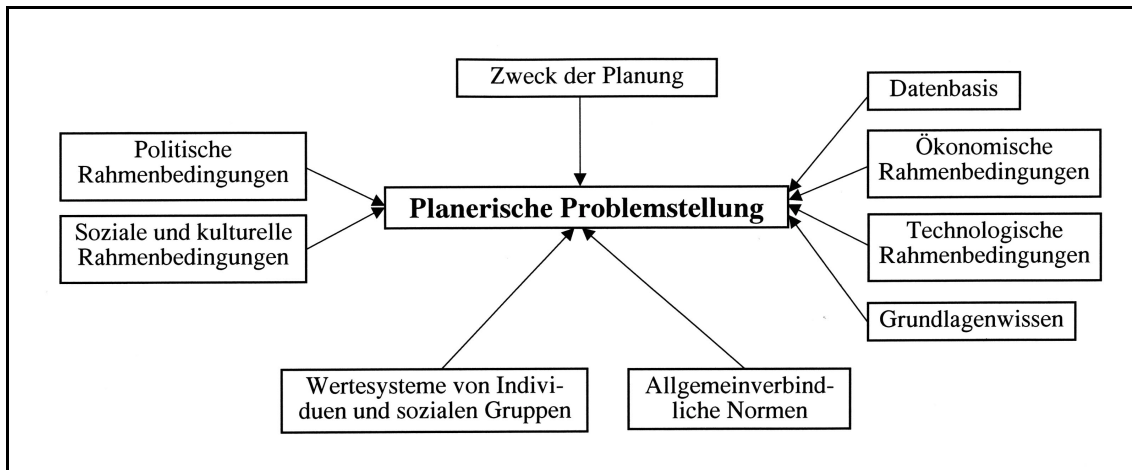


Abb. 3: Faktoren, die die planerische Problemstellung bestimmen

Geht man von der in Deutschland institutionalisierten Landschaftsplanung aus, als deren Teil die Naturschutzplanung hier zum überwiegenden Teil betrieben wird, so lassen sich verschiedene Aspekte identifizieren, die Einfluß auf die planerische Problemstellung nehmen. Da ist zunächst die *Planungsebene* zu nennen. Dies sind im Falle der Rahmenplanung Landschaftsrahmenprogramm, Landschaftsrahmenplan und Landschaftsplan. Bei der Eingriffsplanung können z. T. entsprechend *Planungsstufen* unterschieden werden: Vorstudie (Ausschluß von Tabu-Flächen), Variantenauswahl, Variantenoptimierung, Ausführungsplanung. Da auf den übergeordneten Planungsebenen und den ersten Planungsstufen in der Regel größere Räume bearbeitet werden müssen, muß aus ökonomischen²⁰ und zum Teil aus technologischen Gründen, weil die Möglichkeiten der Verarbeitung großer Datenmengen begrenzt sind, mit einer relativ geringen räumlichen Auflösung und einem geringen inhaltlichen Detaillierungsgrad von Daten gearbeitet werden. Geht man in der Planungshierarchie nach unten, kann und muß in der Regel die inhaltliche und räumliche Auflösung der Analyse, Darstellung und Zielformulierung für eine *angemessene* Bearbeitung des Planungsproblems mit der abnehmenden Größe des

²⁰ Diese werden natürlich ihrerseits durch soziale und politische (z. B. Bereitschaft der politisch Entscheidenden, Geld zur Verfügung zu stellen) Rahmenbedingungen beeinflusst.

bearbeiteten Raumes zunehmen. Damit muß auch die Qualität der eingesetzten Planungsinstrumente (z. B. Modelle, Prognoseverfahren) einschließlich der Indikationsverfahren zunehmen.

Diese Beziehung ist allerdings keine eindeutige. So können bereits auf einer übergeordneten Planungsebene oder in einer frühen Planungsstufe sehr genaue Informationen über bestimmte Arten notwendig sein. Dies ist der Fall, wenn beispielsweise Arten mit sehr hoher Schutzpriorität in dem betroffenen Raum vorkommen und eine Entscheidung gefällt werden muß, die auf untergeordneten Planungsebenen oder -stufen nicht mehr korrigierbar ist. Zentrale Punkte, die das Verhältnis zwischen Planungsebene oder Planungsstufe und der erforderlichen Daten- und damit der Indikatorenqualität beeinflussen, sind die Bedeutung, die dem Ziel zugeordnet wird, das durch eine bestimmte Handlung erreicht werden soll (im oben genannten Fall der Erhaltung bestimmter Vorkommen von Arten) und die Möglichkeit, ungewollte negative Konsequenzen einer Planung auf einer untergeordneten Planungsebene oder einer späteren Planungsstufe noch effizient vermeiden oder ausgleichen zu können. Der Zusatz ‚effizient‘ ist insofern wichtig, als der Aufwand zur Vermeidung ungewollter Konsequenzen einer Planung auf einer untergeordneten Planungsebene sehr viel größer sein kann als auf einer übergeordneten.

Mit der Unterscheidung von Rahmen- und Eingriffsplanung ist bereits ein weiterer Aspekt angesprochen: der *Planungstyp* oder die *Planungsart*²¹. Unter diesen Begriffen lassen sich verschiedene Differenzierungen subsumieren (vgl. SPITZER 1995: 17-22). Für die Charakterisierung der Problemstellung ist neben der Differenzierung von Rahmen- und Eingriffsplanung vor allem die Unterscheidung zu treffen zwischen schutzgutübergreifenden, querschnittsorientierten Planungen einerseits, die mehrere Schutzgüter berücksichtigen und Zielkonflikte bezüglich dieser Schutzgüter auflösen sollen (Beispiel: Landschaftsplan), und sektoralen Planungen andererseits, die sich nur mit einem bestimmten Schutzgut beschäftigen (Beispiel: Arten- und Biotopschutzprogramm). Dabei wird man in der Regel bei schutzgutübergreifenden Planungen aus *ökonomischen* Gründen eine geringere Datenqualität akzeptieren müssen als bei sektoralen Planungen. Ein Sonderfall und gleichzeitig die Ideallösung ist gegeben, wenn sektorale Planungen der schutzgutübergreifenden Planung vorgeschaltet oder in sie integriert werden, so daß für die letztere die Daten der sektoralen Planung mit der entsprechenden Qualität übernommen werden kann.

²¹ Im Gegensatz zu beispielsweise SPITZER (1995: 17-22) sollen die beiden Begriffe hier synonym verstanden werden. Ich werde im weiteren Text den Begriff ‚Planungstyp‘ verwenden. Ein möglicher Vorschlag wäre die Beschränkung des Begriffes ‚Planungstyp‘ für die Unterscheidung zwischen sektoralen und querschnittsorientierten Planungen zu verwenden und den Begriff ‚Planungsart‘ für andere Unterscheidungen wie beispielsweise die Differenzierung zwischen landschaftspflegerischem Begleitplan, Rekultivierungsplan, Wege- und Gewässerplan (KAULE, mdl. Mitt.).

Im Verlaufe eines Planungsprozesses sind verschiedene *Arbeitsschritte* auszuführen. Unterschieden werden²²: Vorläufige Problemdefinition - Voruntersuchung zur Festlegung des Untersuchungs- und Bewertungsrahmens - Festlegung des Untersuchungs- und Bewertungsrahmens - Erfassung des Ist-Zustandes - Datenanalyse - Bewertung des Ist-Zustandes - endgültige Problemdefinition (Zielkonkretisierung) - Entwicklung von Planungsalternativen - Wirkungsprognose der Planungsalternativen - Bewertung der Planungsalternativen - Entscheidung für eine Planungsalternative - Maßnahmenableitung - Erfolgskontrolle. In den Arbeitsschritten ‚Voruntersuchung‘, ‚Festlegung des Bewertungs- und Untersuchungsrahmens‘²³, ‚Erfassung des Ist-Zustandes‘, ‚Zielformulierung‘, ‚Wirkungsprognose‘, ‚Maßnahmenableitung‘ und ‚Erfolgskontrolle‘²⁴ müssen meß- bzw. allgemeiner beobachtbare Eigenschaften von empirisch gegebenen Objekten einfließen. In diesen Arbeitsschritten können also Indikatoren eine Rolle spielen. Die in diesen Arbeitsschritten relevanten Indikationsvorgänge lassen sich auf zwei Grundtypen zurückführen, auf die *Indikation von Zuständen* und die *Indikation von Veränderungen* (vgl. für die Auswahl von Indikatorarten LANDRES et al. 1988: 318; RODRÍGUEZ et al. 1998: 69; CARO & O'DOHERTY 1999: 806; FERRIS & HUMPHREY 1999: 313 f.; CHASE et al. 2000: 482). Wie ich im weiteren Verlaufe der Arbeit zeigen werde, sind Indikatoren, die für die Indikation des Ist-Zustandes geeignet sind, nicht zwangsläufig auch gute Indikatoren für Veränderungen. Es kann daher notwendig sein, in den verschiedenen Arbeitsschritten unterschiedliche Indikatoren oder verschiedene Indikationsverfahren heranzuziehen. Darauf wird bei der Analyse der verschiedenen Indikationsverfahren näher eingegangen (Kap. 5.1.11, 5.2.3, 5.3.3 und zusammenfassend Kap. 5.5).

Die Anforderungen an die Qualität der Indikation und die Möglichkeiten, diese auch tatsächlich zu erreichen, können in den verschiedenen Arbeitsschritten unterschiedlich sein. So wird man im Rahmen der Voruntersuchung, die einem ersten Überblick darüber dient, in welchem Zustand sich die für eine bestimmte Planung relevanten Untersuchungsgegenstände befinden, und wie umfangreich und vollständig die vorhandene Datenbasis ist, aus *ökonomischen* Gründen relativ geringe Anforderungen an die Qualität der Indikation stellen. Man wird beispielsweise bei einem naturschutzfachlichen Beitrag in diesem Arbeitsschritt vor allem Indikatoren im Bereich der abiotischen Faktoren und der Vegetation heranziehen, um das Vorkommen von Arten oder Lebensgemeinschaften mit hoher Schutzpriorität abzuschätzen. Außerdem wird eine vergleichs-

²² Die Zusammenstellung erfolgt unter Bezug auf BECHMANN 1981: 59 und SCHOLLES 1997: 194-203, aber in einer modifizierten Form. Bei SCHOLLES sind die einzelnen Arbeitsschritte beispielsweise aufgegliedert in weitere Teilschritte. Die Arbeitsschritte sind in der vorliegenden Arbeit also komplexer formuliert.

²³ Die Festlegung des Bewertungs- und damit des Untersuchungsrahmens erfordert zunächst die Erstellung von Modellen für die Untersuchungsgegenstände und damit die Festlegung der Eigenschaften und Indikatoren, die im weiteren Planungsprozeß berücksichtigt werden sollen.

²⁴ Diese Arbeitsschritte können linear oder in einem iterativen Prozeß angeordnet sein.

weise geringe räumliche Auflösung der Indikation (z. B. Art x ist im *Untersuchungsraum* zu erwarten oder nicht) ausreichend sein und Präsenz-Absenz-Werte (im Gegensatz zu halbquantitativen Angaben oder Angaben zur Populationsgröße) in dieser frühen Planungsphase genügen.

Verglichen damit werden die Anforderungen an die Qualität im Rahmen der Bestandserhebung, Wirkungsprognose und Erfolgskontrolle höher sein, da auf der Basis dieser Arbeitsschritte die Entscheidung über Planungsalternativen getroffen wird oder aber aus der Einschätzung des Erfolges nach Durchführung einer Erfolgskontrolle ggf. notwendige zusätzliche Maßnahmen abgeleitet werden.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß eine planerische Problemstellung durch den Zweck der Planung, durch die normativen Vorgaben und durch die ökonomischen, technologischen, sozialen und politischen Rahmenbedingungen festgelegt wird. Die praktischen Rahmenbedingungen werden ihrerseits durch die Planungsebene oder die Planungsstufe sowie durch den Planungstyp beeinflusst, und sie können je nach Arbeitsschritt variieren.

Für einen adäquaten Indikationsanspruch ist zu fordern, daß die Eigenschaften, die der Indikator anzeigen soll, für die im Verlaufe eines Planungsprozesses zu lösenden Teilprobleme relevant sind. Das heißt, daß die Indikatoren geeignet sein müssen, die für bestimmte Teilschritte notwendige modellhafte Abbildung der betrachteten Gegenstände zu leisten. Mit diesem Zusammenhang wird sich das nächste Kapitel beschäftigen.

2.2.4 Normenlogische Überlegungen als Voraussetzung für die Auswahl von Indikandum und Indikans

Für ein Problem kann es mehrere Lösungen geben. Um handlungsfähig zu sein, muß eine Entscheidung zwischen den Lösungsalternativen getroffen werden. Voraussetzung für die Entscheidung ist, daß die Konsequenzen der verschiedenen Alternativen unter Bezug auf ein Werte- oder Zielsystem *bewertet* werden. Die Bewertung muß also die Beantwortung der Frage ermöglichen, welche Lösungsmöglichkeit den Akteur, unter Minimierung ungewollter, nachteiliger Konsequenzen (Kosten oder Schaden), der Erfüllung der Ziele (Nutzen) am nächsten bringt. Abb. 4 zeigt das Grundschema einer Bewertung nach BECHMANN (1981).

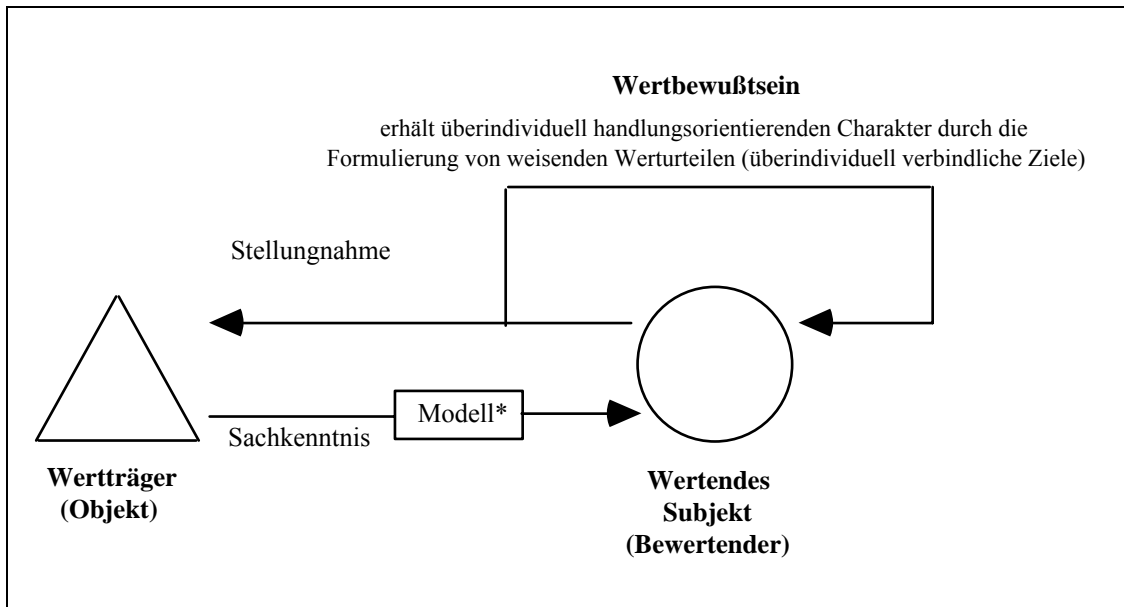


Abb. 4: Grundschema einer Bewertung
(nach Abb. 25 in BECHMANN 1981: 104, verändert; * = Abgebildet sind nur die Teileigenschaften, die für die Bewertung relevant sind)

Eine ausführliche Erläuterung der Abbildung findet sich bei BECHMANN (1978: 146-154). Ich möchte mich hier auf zwei Punkte beschränken. Der erste betrifft die Beziehung zwischen Werten und Zielen: Das Wertbewußtsein findet, soweit es überindividuelle Geltung beansprucht und handlungsorientierenden Charakter erhalten soll, Ausdruck in Zielen, die als weisende Werturteile²⁵ oder Normen formuliert werden (BECHMANN 1978: 140, 154-158). So liegt dem Ziel „Die Leistungsfähigkeit des Naturhaushaltes ist ... nachhaltig zu sichern“ im Bundesnaturschutzgesetz (§ 1) beispielsweise das einschätzende Werturteil²⁶ „Die Leistungsfähigkeit des Naturhaushaltes ist ein wertvolles Gut“ zugrunde. Über eine Operationalisierung können diese Normen zu konkreten Handlungsanweisungen führen. Eine Bewertung, die Gültigkeit in Bezug auf diese Werte oder Ziele beansprucht, muß über Kriterien erfolgen, die in einem normlogischen *und* für den Zweck der Bewertung relevanten Zusammenhang zu den Zielen stehen (BECHMANN 1988: 17 f.). Konsequenz dieser Zweckabhängigkeit der Auswahl von Bewertungskriterien ist, daß bestimmte Bewertungsmethoden nicht ohne

²⁵ Ein weisendes Werturteil enthält die Forderung, eine bestimmte, im Werturteil gewertete Haltung einzunehmen oder eine bestimmte Handlung auszuführen oder zu unterlassen (HOFMANN 1961: 15 ff.).

²⁶ Ein einschätzendes Werturteil enthält nur die Aufforderung, dem Werturteil zuzustimmen (HOFMANN 1961: 15 ff.).

weiteres für andere Bewertungszwecke eingesetzt werden können (BECHMANN 1981: 106; RITTEL 1992: 93 f.; JESSEL 1998: 243 f.) und daß man für jedes Ziel, auf das man sich bezieht, eigene Bewertungskriterien benötigt.

Der zweite Punkt, den die Abbildung verdeutlicht, ist, daß sich die wertende Stellungnahme, das Werturteil, auf ein Objekt, einen Gegenstand aus der Erfahrungswelt oder genauer auf das *Modell* dieses Gegenstandes bezieht. Zwar lassen sich Werturteile nicht aus Tatsachensätzen ableiten („Naturalistischer Fehlschluß“), aber jedes Werturteil muß sich auf einen Gegenstand der Erfahrungswelt beziehen (BECHMANN 1978: 156, 158). Aus Gründen der Nachvollziehbarkeit²⁷, um also die Ableitung von Werturteilen diskutieren zu können, ist es notwendig, zwischen einer *Sach-* und einer *Wertebene* zu differenzieren (WEINBERGER 1996: 98; JESSEL 1998: 238). Diese Unterscheidung sollte sich auch in den Indikatorbegriffen ausdrücken. Aufbauend auf PLACHTER (1992: 29; 1993: 136 f.; vgl. aber auch ALBERS et al. 1978: 122) wird daher differenziert zwischen:

Zustandsindikatoren

Zustandsindikatoren zeigen Eigenschaften an, die der *Beschreibung* von Objekten dienen. Die Beschreibung der Objekte erfolgt in Form von klassifikatorischen, komparativen oder quantitativen Begriffen (CARNAP 1974: 60 ff.), die nominal, ordinal oder kardinal skaliert sind (Beispiele: „Die Standorte 2 und 3 sind der Klasse der frischen Böden zuzuordnen, die Standorte 1 und 4 der Klasse der mäßig frischen.“ „Die Bodenfeuchtigkeit des Standorts 1 ist höher als die des Standortes 2.“ und „Die nutzbare Feldkapazität des effektiven Wurzelraumes dieses Bodens beträgt 100 mm.“).

Beispiele für Zustandsindikatoren sind pH-Wert-Indikatoren, Zeigerpflanzen nach ELLENBERG und Leitarten (in dem in Kap. 2.4 definierten Sinn).

Klassifikationsindikatoren²⁸

Klassifikationsindikatoren sollen Objekteigenschaften anzeigen, die der Abgrenzung von *Klassen* dienen. Sie erlauben die *Zuordnung* von Objekten zu den Einheiten einer Klassifikation. Die Beschreibung der Objekte erfolgt über klassifikatorische Begriffe, die nominal oder ordinal skaliert sind (Beispiel: „Diese Pflanzengemeinschaft gehört zur Gesellschaft der Mesobrometen.“).

²⁷ Nachvollziehbarkeit hat zwei Aspekte: es muß ein logischer Zusammenhang bestehen und dieser Zusammenhang muß erkennbar und verständlich sein.

²⁸ Der Begriff des Klassifikationsindikators wird hier abweichend von dem 1998 publizierten Vorschlag (ZEHLIUS-ECKERT 1998: 11) definiert, weil Klassifikationsindikatoren lediglich eine besondere Form von Zustandsindikatoren sind, also als Teilmenge der Zustandsindikatoren anzusehen sind.

Ein Beispiel für Klassifikationsindikatoren sind Charakter- und Differentialarten von Pflanzen- oder Tiergesellschaften²⁹.

Ziel- oder Bewertungsindikatoren

Ziel- oder Bewertungsindikatoren sollen Objekteigenschaften anzeigen, die der *Operationalisierung von Zielen* (z. B. der Formulierung von Soll-Werten³⁰) und der auf diese Ziele bezogenen *wertenden* Beschreibung von Objekten (z. B. in Form von Soll-Ist-Differenzen) dienen. Außerdem können sie für die Erfolgskontrolle im Sinne einer ‚Zielerreichungskontrolle‘ (MARTI & STUTZ 1993: 14 f.) verwendet werden, weil durch sie über Soll-Ist-Differenzen die Erfüllungsgrade von Zielen abgebildet werden können. Die Beschreibung der Objekte erfolgt wertend und in Form von klassifikatorischen, komparativen oder quantitativen Begriffen (Beispiel: „Diese Pflanzengemeinschaft ist, bezogen auf das Ziel ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘, sehr wertvoll.“).

Beispiel für Ziel- oder Bewertungsindikatoren sind Indikatoren in der Raumordnung, Ziel-Indikatorarten (siehe Definition in Kap. 2.4) und Indikatoren für die Nachhaltigkeit von Nutzungen (zu letzteren vgl. RENNINGS 1994: 19).

Zustands- und Klassifikationsindikatoren dienen also grundsätzlich der *wertfreien* Beschreibung von Objekten³¹, während normative Elemente bei den Ziel- oder Bewertungsindikatoren immanent sind: die Eigenschaften, die sie indizieren, sind per Definition wertgebend. Zustandsindikatoren werden, wenn sie *angestrebte* Sachverhalte operationalisieren sollen, zu Zielindikatoren. Über einen Soll-Ist-Vergleich für die ausgewählten Eigenschaften der Indikatoren kann dann eine Bewertung vorgenommen werden (vgl. THOSS 1995: 472; HEIDT & PLACHTER 1996: 215-217), wodurch die Zielindikatoren ihrerseits zu Bewertungsindikatoren werden. Im Kap. 2.4 wird sich die

²⁹ Der Begriff Tiergesellschaft ist hier sinngleich zum Begriff der Pflanzengesellschaft gemeint, d. h. als Ergebnis einer Klassifikation, die versucht, in der Natur vorgefundene Wiederholungen von Artenkombinationen in einem System zu fassen. Es sind *nicht* die innerartlichen Tiergemeinschaften gemeint.

³⁰ RENNINGS 1994: 8 spricht von Soll-Indikatoren.

³¹ Implizite normative Elemente, die in naturwissenschaftlichen Theorien, Begriffen und der Entscheidung über Arbeitsschwerpunkte enthalten sind, bleiben dabei unberücksichtigt. Als Beispiele für solche impliziten normativen Elemente, die für die Indikation relevant sind, lassen sich anführen: die Auswahl der Fragestellung, unter der ein Objekt betrachtet wird (und damit der Eigenschaften, die für die Betrachtung berücksichtigt werden) und die Festlegung eines „Grenzwertes“ für die Qualität der Indikator-Indikandum-Beziehung, die als noch tolerabel angesehen wird. Im Falle der Klassifikationsindikatoren kommt beispielsweise die Entscheidung über die Lage der Klassengrenzen hinzu. Unberücksichtigt bleibt auch der innere Zusammenhang von Wertfreiheit der Beschreibung und der gerade mit der Wertfreiheit gegebenen Ausrichtung auf die Beherrschung des Objektes („Instrumentelles Wissen“, „Herrschaftswissen“; vgl. insbesondere HABERMAS 1968).

entsprechende Differenzierung der Indikatortypen auch in den Begriffen für Indikatorarten wiederfinden.

Um die Gültigkeit von Zielen, die über Zielindikatoren formuliert werden, und der sich auf diese Ziele beziehenden Bewertungen zu gewährleisten, müssen sich die Kriterien für die Auswahl der Zielindikatoren logisch, das heißt im Sinne einer Zweck-Mittel-Relation, aus den in der Ziel- oder Planungshierarchie übergeordneten Zielen ableiten lassen (HOERSTER 1994: 232; JESSEL 1996: 213 f.).

Abb. 5 versucht, die inhaltliche Konkretisierung schematisch am Beispiel der in § 1 des Bundesnaturschutzgesetzes (BNatSchG) genannten Schutzziele bzw. Schutzgüter und für artbezogene Eigenschaften bzw. Indikatoren darzustellen (vgl. dazu auch Abb. 1 in Kap. 2.1). Die oberste Ebene enthält die durch die Ziele festgelegten Objekte, im Schema beispielhaft die durch Ziele benannten Schutzgüter des Naturschutzes (entspricht dem 1. Kästchen in Abb. 1). Die zweite Ebene nennt die Eigenschaften, die geeignet sein sollen, die Schutzgüter in geeigneter Weise zu beschreiben (Operationalisierung³²; entspricht dem dritten Kästchen in Abb. 1, dem Indikandum). In der dritten Ebene sind die Indikatoren genannt, deren Eigenschaften stellvertretend für die Eigenschaften erfaßt werden können (Funktion als ‚Zustandsindikatoren‘), die der Charakterisierung der Schutzgüter dienen. Aufbauend auf diese Indikatoren oder aber auch direkt (angedeutet durch die Klammer um die Zustandsindikatoren in der Abbildung) auf die Eigenschaften, mit deren Hilfe die Schutzgüter beschrieben werden, können nun die Ziele in Form von Umweltqualitätszielen oder -standards konkretisiert werden (4. Ebene). Damit werden die Zustandsindikatoren zu ‚Zielindikatoren‘. Nach der Identifizierung der Eigenschaften, mit deren Hilfe die Schutzgüter beschrieben werden, oder der Indikatoren³³ lassen sich geeignete Maßnahmen, also konkrete Handlungen, ableiten, mit der diese Eigenschaften oder Indikatoren beeinflußt und damit die Ziele erreicht werden können. Außerdem kann der Erfolg durchgeführter Maßnahmen überprüft werden.

In § 1 des Bundesnaturschutzgesetzes werden 4 Ziele genannt, die mehr oder weniger gleichberechtigt nebeneinander auf einer Ebene stehen. Um *Nachvollziehbarkeit* zu gewährleisten, muß bei der Auswahl der Eigenschaften oder Zielindikatoren deutlich gemacht werden, welche sich aus welchem Ziel ableiten. Ich werde mich für die Darstellung normenlogischer Bezüge in dieser Arbeit auf die Ziele ‚Sicherung von Vielfalt

³² Operationalisierung bedeutet in diesem Zusammenhang „Präzisierung der Ziele unter Angabe der Operationen, mit denen der Zielerfüllungsgrad gemessen werden kann“ (in Anlehnung an: WISSENSCHAFTLICHER RAT DER DUDENREAKTION 1990) und erfordert die inhaltliche sowie räumliche und zeitliche Konkretisierung von Zielen. Anders ausgedrückt: „Ein Ziel ist um so operabler, je eindeutiger ihm eine exakt beschreibbare Handlung zugeordnet werden kann, die unmittelbar zur Zielerreichung führt.“ (BECHMANN 1981: 148)

³³ Genauer müßte es heißen: der indizierenden *Eigenschaften* der Indikatoren.

[und] Eigenart ... von Natur und Landschaft‘ und ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘ beschränken (§ 1, Abs. 1, Ziffer 3 und 4 BNatSchG).

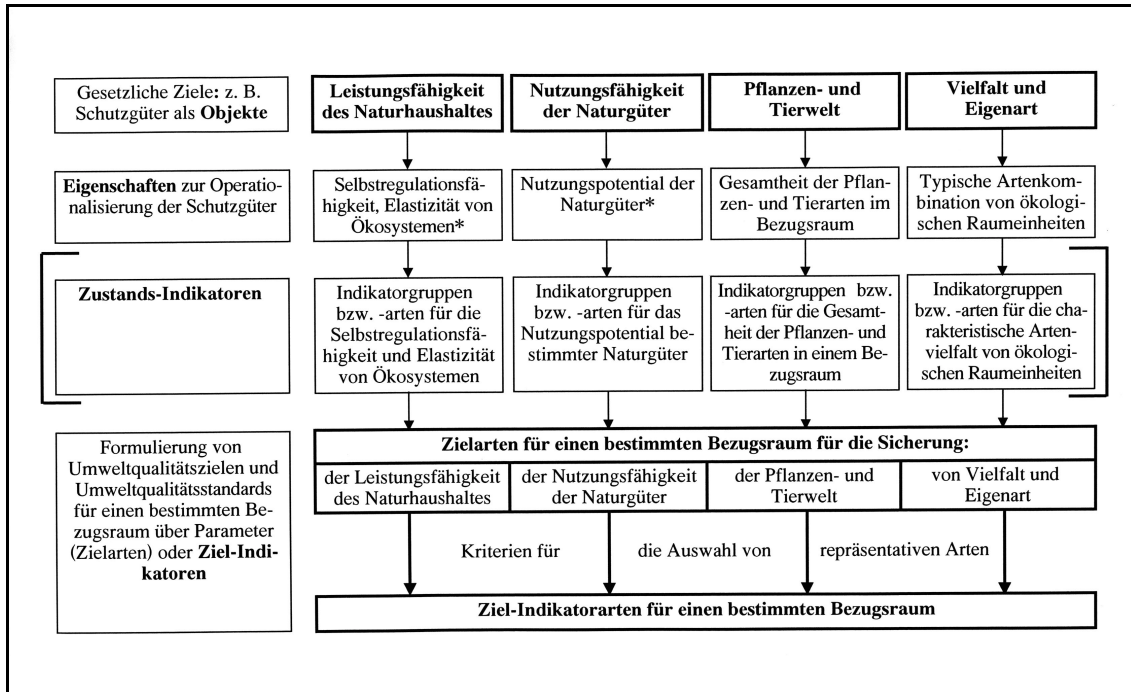


Abb. 5: Schema zur Operationalisierung der in § 1 des Bundesnaturschutzgesetzes genannten Schutzgüter anhand artbezogener Indikatoren

* = nach PLACHTER (1992: 23 ff.); dort wird der Begriff "Meßgröße" verwendet (ib.: 18 ff.); sie haben einen geringeren Konkretisierungsgrad als die für die beiden anderen Schutzgüter angegebenen Eigenschaften; ° = im Sinne von Gruppen von Indikatorarten

In diesem Kapitel wurden einige normenlogische und bewertungstheoretische Gesichtspunkte dargestellt, die bei der Auswahl der Indikatoren berücksichtigt werden sollten. Es läßt sich festhalten, daß Indikatoren, die im Rahmen von Planungen verwendet werden, *wertgebende Eigenschaften* von Objekten anzeigen sollen, die für die Entscheidung über Planungsalternativen relevant sind. Diese Eigenschaften müssen im Schritt der Operationalisierung logisch aus *den* übergeordneten, in Form von Normen formulierten Zielen abgeleitet werden, auf die sich die Bewertung bezieht. Entsprechend der Differenzierung von Sach- und Wertebene, die aus Gründen der Nachvollziehbarkeit vorgenommen werden sollte, lassen sich Zustands- und Ziel- oder Bewertungsindikatoren unterscheiden. Ebenfalls aus Gründen der Nachvollziehbarkeit sollte erkennbar sein, aus

welchen Zielen sich die einzelnen normenlogisch begründeten Kriterien für die Auswahl der Indikatorarten ableiten³⁴.

Das nächste Kapitel wird sich mit der Frage beschäftigen, inwieweit für die Klärung des in dieser Arbeit bearbeiteten Problems der Bezug zu räumlichen Einheiten erforderlich ist.

2.2.5 Das Problem der räumlichen Bezugseinheiten in der Naturschutzplanung

Planung soll, wie in Kap. 2.2.1 („Definition von Planung“) beschrieben, Hilfestellung für zukünftiges Handeln geben. Dies kann in allgemein gehaltener, programmatischer oder aber in konkretisierter Form geschehen. Im Naturschutz und definitionsgemäß in der Landschaftsplanung (in der in Deutschland institutionalisierten Form - vgl. § 3 des Bundesnaturschutzgesetzes und SCHMIDT 1995: 610) ist für die Operationalisierung, also für die Präzisierung in meß- bzw. beobachtbarer Form, vielfach ein Raumbezug sinnvoll oder erforderlich. Ein solcher Raumbezug kann für die Operationalisierung von Zielen sowie die Umsetzung von Planungen, die der Erreichung dieser Ziele dienen sollen, an mindestens drei Stellen im Planungsprozeß notwendig sein:

- bei der Konkretisierung der Ziele,
- bei der Durchführung von Bestandserhebungen, mit deren Hilfe geprüft werden soll, ob Soll-Ist-Differenzen bestehen, ob also überhaupt Maßnahmen durchgeführt werden müssen, um die Ziele zu erreichen, und
- bei der Durchführung einer Zielerreichungskontrolle.

Im Kontext dieser Arbeit ist mit dem Ausdruck ‚Raum‘ zunächst der (abstrakte) physisch-geometrische Raumbegriff gemeint (WERLEN 1997: 235), mit dessen Hilfe die räumliche Ausdehnung von materiellen Objekten, deren Lage zueinander sowie deren Bewegung beschrieben werden kann. Wenn in der Naturschutzplanung von einem Raumbezug gesprochen wird, ist aber nicht dieser abstrakte Raumbegriff gemeint, sondern der Bezug zu konkreten Orten mit bestimmten geographischen Koordinaten (geographisch-konkreter Raumbegriff). In diesem Sinne räumlich ausreichend konkretisierte Zielaussagen können auf *Plänen* dargestellt werden, wozu die dreidimensionale Realität auf eine zweidimensionale Form vereinfacht wird. Wenn im weiteren Verlauf von ‚Fläche‘ gesprochen wird, ist diese vereinfachte Darstellung auf Plänen gemeint, das heißt, es ist damit grundsätzlich der belebte Raum gemeint, der durch die vereinfachte zweidimensionale Darstellung symbolisiert wird.

³⁴ Dies schließt nicht die ergänzende Berücksichtigung weiterer Kriterien aus, die die Einbeziehung der praktischen Rahmenbedingungen gewährleisten sollen (z. B. ökonomische und strategische Kriterien).

Der Raumbezug ist aber im Rahmen öffentlicher Planungen noch in einer zweiten Hinsicht notwendig. So lassen sich heutzutage in der Regel bestimmten Gesellschaften (in Form von Nationalstaaten und deren politischen Untereinheiten oder Zusammenschlüssen) bestimmte politisch-administrative Territorien zuordnen. Die durch die politischen Organe dieser Gesellschaften formulierten Ziele in Form von Gesetzen und Programmen beanspruchen Geltung für die in den entsprechenden Räumen lebenden Mitglieder dieser Gesellschaft. Dieser Aspekt des Raumbezuges von Naturschutzplanung wird im Rahmen dieser Arbeit nicht näher betrachtet.

Soweit öffentliche Planungen versuchen, ihre Ziele direkt oder indirekt über die räumliche Ausdehnung und die Lage oder die Verteilung bestimmter Objekte wie Siedlungen und Verkehrsstrassen zu erreichen, lassen sie sich als ‚räumliche Planungen‘ bezeichnen (STORBECK 1982: 9-13; SPITZER 1995: 14). Naturschutzplanung soll in dieser Arbeit primär in ihrer Form als räumliche Planung Berücksichtigung finden. Das bedeutet, daß die Ziele des Naturschutzes über die räumliche Ausdehnung, die Lage und die Verteilung von Vorrangflächen für den Naturschutz und über die Regelung von Art und Intensität der Nutzung auf den übrigen Flächen erreicht werden sollen (HAMPICKE 1988: 17)³⁵.

Sollen Ziele in diesem Sinne operationalisiert werden, ist zunächst eine *inhaltliche* Konkretisierung der durch die Ziele benannten Objekte erforderlich. Sind dies materielle Gegenstände, sind sie in bestimmten (geographisch-konkreten) Räumen verwirklicht. Soweit es sich bei diesen Objekten um ökologische Einheiten handelt (z. B. Lebensgemeinschaften, Ökosysteme), lassen sich die entsprechenden Räume als ‚ökologische Raumeinheiten‘ bezeichnen. Die Abgrenzung dieser Raumeinheiten erfolgt auf der Basis einer Klassifikation, deren Zweck es ist, die Bedeutung der ökologischen Lebensgrundlagen von bestimmten Lebewesen in diesen Räumen einzuschätzen (vgl. dazu BIERHALS 1980: 81).

Die Ermittlung adäquater räumlicher Bezugseinheiten für die Operationalisierung von Zielen soll am Beispiel des im Bundesnaturschutzgesetz (§ 1, Abs. 1, Ziffer 4) genannten Ziels ‚Sicherung von Vielfalt [und] Eigenart ... von Natur und Landschaft‘ erläutert werden. Dazu ist zunächst anzumerken, daß die Begriffe ‚Eigenart‘, ‚Natur‘ und ‚Landschaft‘ vor einem kultur- und damit geisteswissenschaftlichen Hintergrund zu interpretieren sind³⁶. Dies zu erkennen und problemadäquate Interpretationen zu leisten, muß

³⁵ Ein solcher Raumbezug ist aber keinesfalls für alle Ziele des Naturschutzes notwendig. Ein Gegenbeispiel wären Artenschutzregelungen wie: „Es ist verboten, wildlebende Tiere mutwillig zu beunruhigen, sie ohne vernünftigen Grund zu fangen, zu verletzen oder zu töten, ...“ (vgl. z. B. § 20d-f des Bundesnaturschutzgesetzes).

³⁶ Eine wissenschaftliche Interpretation verfehlt grundsätzlich wesentliche Aspekte der Intention, die mit diesen Begriffen verbunden ist, und arbeitet ihr in bestimmter Hinsicht entgegen (vgl. KÖRNER 2000).

zwar Aufgabe einer wissenschaftlichen Landschaftsplanung sein, ist aber nicht Gegenstand dieser Arbeit, die darum in diesem Punkt einen Mangel aufweist, der aber im Rahmen der Logik von Indikationsverfahren nicht behebbar ist. Die Lösung kann nur darin bestehen, solche Verfahren in einen Rahmen einzuordnen, der methodisch vor allem durch phänomenologische und hermeneutische, „reflexive“ Verfahren bestimmt ist.

Für die Betrachtungen an dieser Stelle soll der Ausdruck ‚Sicherung von Vielfalt und Eigenart‘ so verstanden werden, wie es im Bundesnaturschutzgesetz (§ 2, Abs. 1, Ziffer 10) angedeutet wird: Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt. Wenn im weiteren Verlauf dieser Arbeit der Ausdruck ‚Vielfalt und Eigenart‘ im Zusammenhang mit Lebensgemeinschaften benutzt wird, ist dieses Verständnis gemeint: die Erhaltung der charakteristischen Artenvielfalt von Lebensgemeinschaften. ‚Charakteristisch‘ wird dabei in einem Sinn verstanden, der prinzipiell mit den Mitteln der empirisch-analytischen Wissenschaften beschreibbar ist, also durch Vorgänge wie Zählen, Messen und Klassifizieren.

Ferner wird hier davon ausgegangen, daß der Begriff der ‚Lebensgemeinschaft‘ an dieser Stelle im Bundesnaturschutzgesetz in einem topographischen Sinne gemeint ist, also als Ansammlung von Arten in einem bestimmten Raum zu einem bestimmten Zeitpunkt oder in einem bestimmten Zeitraum, und daß er *nicht* dimensionslos aufzufassen ist (vgl. dagegen Definition für diese Arbeit in Kap. 4.1), sondern sich auf relativ kleine Flächen bezieht, die man im Naturschutz und teilweise auch in der Ökologie im derzeit üblichen deutschen Sprachgebrauch als „Biotop“, „Biotopkomplex“ oder „Landschaftsausschnitt“ bezeichnet. Geeignete Bezugsräume zur Operationalisierung des Zieles ‚Schutz, Pflege und Entwicklung der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘ oder des Schutzgutes ‚charakteristische Artenvielfalt von Lebensgemeinschaften‘ sind dann die Raumausschnitte, die auf der Basis der Merkmale abgegrenzt wurden, die als relevant für die (räumliche) Operationalisierung ermittelt wurden.

Die Kapitel 2.1 und 2.2 dienen der Klärung theoretischer Grundlagen der Indikation und der Naturschutz- und Landschaftsplanung, die bei der Festlegung des Indikationsanspruches berücksichtigt werden müssen. Ausgehend von diesen Überlegungen soll im folgenden Kapitel dargestellt werden, inwieweit die Ergebnisse dieser beiden Kapitel bereits bei der Formulierung des Indikationsanspruches berücksichtigt werden sollten und wie sie berücksichtigt werden können.

2.3 Hinweise zur Festlegung des Indikandums bei der Indikation von Arten durch andere Arten in der Naturschutzplanung

Eine Präzisierung des Indikationsanspruches ist im Rahmen dieser Arbeit notwendig, um die Möglichkeit der Auswahl repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung ausreichend differenziert prüfen zu können. Eine Präzisierung ist aber auch für die *Praxis* der Naturschutzplanung aus Gründen der Effizienz geboten (*ökonomische Ebene*). Damit läßt sich vermeiden, daß ein Indikationsanspruch erhoben wird, der gar nicht notwendig wäre oder, bezogen auf die Ziele, die damit operationalisiert werden sollen, inadäquat ist.

Um den Indikationsanspruch, der bei der Ableitung repräsentativer Arten sinnvollerweise erhoben werden sollte, konkretisieren zu können, sollen hier drei der in den Kapiteln 2.1 und 2.2 dargestellten Aspekte betrachtet werden. Diese Aspekte sind die Beachtung des normenlogischen Zusammenhanges zwischen dem Indikandum und einem Ziel des Naturschutzes, die eindeutige Benennung der als Indikandum herangezogenen Eigenschaft und die Auswahl eines adäquaten Bezugsraumes für das Objekt, das Träger der als Indikandum ausgewählten Eigenschaft ist. Diese Aspekte werden nachfolgend besprochen, jeweils eingeleitet durch eine Frage, die das Problem umreißen soll.

Zuvor möchte ich noch auf ein Mißverständnis hinweisen, daß durch mangelnde Präzision bei der Beschreibung des Indikandums verursacht werden kann: Durch die Indikatoren bei der klassischen Bioindikation sollen vielfach nicht die Konzentrationen bestimmter Schadstoffe indiziert werden, sondern deren *Wirkung auf andere Organismen* (ARNDT et al. 1987: 16 und Kriterium der Repräsentanz auf S. 25; GUNKEL 1994: 221). Indikandum ist also nicht der Schadstoffgehalt, sondern eine bestimmte Reaktion anderer Organismen auf veränderte Schadstoffgehalte. Damit handelt es sich, um auf die Kategorisierung der kausalen Bezüge zwischen Indikans und Indikandum zurückzugreifen, wie sie bei den Ausführungen zum Indikatorbegriff (Kap. 2.1) dargestellt wurde, nicht, wie scheinen könnte, um eine nachgelagerte Indikation, sondern um eine parallele Lage von Indikans und Indikandum in einer verzweigten Wirkungskette, wobei der Schadstoffgehalt beider in der Wirkungskette vorgelagert ist.

Ein ähnliches Mißverständnis taucht auch bei den in der Naturschutzplanung verwendeten Indikatorarten auf. Wenn beispielsweise von Indikatoren für die Großflächigkeit bestimmter Biotoptypen oder den „Reifegrad von Lebensräumen“³⁷ etc. die Rede ist, sollen ja nicht eigentlich diese Eigenschaften indiziert werden. Diese könnten meist viel einfacher direkt bestimmt werden. Vielmehr soll das Vorkommen der Indikatorarten

³⁷ Damit ist der Zustand gemeint, der mit einer langen Entwicklungsdauer von Lebensräumen ohne größere, „katastrophale“ Störungsereignisse einhergeht.

anzeigen, daß hier mit hoher Wahrscheinlichkeit auch andere Arten vorkommen werden, die ähnliche Ansprüche an die Umwelt stellen und deren räumliches Auftreten darum ähnliche Korrelationen zu diesen Eigenschaften aufweist (vgl. RIECKEN 1992: 41 f.).

Frage 1 bezieht sich auf den normenlogischen Zusammenhang zwischen dem Indikandum und dem Ziel, das darüber operationalisiert werden soll (vgl. Abb. 5 in Kap. 2.2.4): Was ist, in Abhängigkeit von dem Ziel, das Indikandum - die gegenwärtige Artenzusammensetzung einer ganzen Lebensgemeinschaft, das Vorkommen von Arten mit hoher Schutzpriorität oder das Vorkommen von Arten mit anderen Attributen?

Die Indikation der *gesamten* Lebensgemeinschaft (im Sinne einer Liste der vorkommenden Arten) einer bestimmten Fläche ist, abgesehen davon, daß dies praktisch in den meisten Fällen nicht möglich sein dürfte, auch nicht notwendig. Dies wird klar, wenn man versucht, den Zielbezug zum Bundesnaturschutzgesetz herzustellen:

Einer der „Grundsätze des Naturschutzes und der Landschaftspflege“ ist, daß „die wildlebenden Tiere und Pflanzen und ihre Lebensgemeinschaften ... in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt zu schützen“ sind (§ 2, Abs. 1, Ziffer 10). Dazu ist unter Berücksichtigung des Bezuges zu dem Ziel ‚Sicherung von Vielfalt und *Eigenart*‘ (§ 1, Abs. 1, Ziffer 4) nicht die Indikation der gesamten Lebensgemeinschaft einer ökologischen Raumeinheit gefordert, sondern es reicht aus, wenn die *charakteristische* Artenkombination, die - im Sinne der pflanzensoziologischen Methodik - die Charakter- und Differentialarten sowie die steten Begleiter (primäres Bezugsobjekt: Pflanzen- und Tiergesellschaften) oder - im Sinne des Leitartenkonzeptes - die Leitarten, die lebensraumholden Arten und die treuen Begleiter³⁸ (primäres Bezugsobjekt: ökologische Raumeinheiten) umfaßt, durch bestimmte Arten repräsentiert wird.

Bezieht man sich auf die nachhaltige Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt (§1, Abs. 1, Ziffer 3), wählt man als räumlichen Geltungsbereich für dieses Ziel das Territorium der Bundesrepublik Deutschland und geht man darüber hinaus von der Prämisse aus, daß die akute Gefahrenabwehr Vorrang vor einem vorsorgenden Naturschutz hat³⁹, so ergibt sich bei Operationalisierung dieses Ziels keinesfalls die Notwendigkeit, die gesamte Lebensgemeinschaften einer ökologischen Raumeinheit zu erhalten. Vielmehr geht es darum, vorrangig die Arten zu schützen oder zu fördern, deren Bestand in Deutschland derzeit am stärksten gefährdet ist, die also den höchste Schutzbedarf haben. Will man Indikatorarten für dieses Ziel auswählen, müssen diese vorrangig die Arten repräsentie-

³⁸ Zur Definition der Begriffe ‚lebensraumholde Art‘ und ‚stete Begleiter‘ siehe FLADE 1994: 47.

³⁹ Selbst bei einem vorsorgenden Naturschutz, bezogen auf dieses Oberziel, muß weder die gesamte Artenzahl noch die gegenwärtige Artenzusammensetzung einer ökologischen Raumeinheit erhalten werden (vgl. dazu den Ansatz über den Mindeststandard im Zielartenkonzept Baden-Württemberg, WALTER et al. 1998: 17-20).

ren, für die, bezogen auf den jeweiligen Raum, Schutz-, Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen mit hoher Priorität gefordert sind.

Als weiteres Ziel des Bundesnaturschutzgesetzes ist die Sicherung der Leistungsfähigkeit des Naturhaushaltes genannt (§ 1, Abs. 1, Ziffer 1). Bei aller Unsicherheit bezüglich der Ausfüllung des Begriffes ‚Leistungsfähigkeit des Naturhaushaltes‘ ist es möglich, dieses Ziel in bestimmten Aspekten über funktionelle Artengruppen zu operationalisieren. Beispielhaft genannt seien Destruenten, die über die Abbauleistung einen wesentlichen Beitrag dazu leisten, Stoffvorräte für andere Arten wieder verfügbar zu machen. Indikatorarten für dieses Ziel müßten also in irgendeiner Form die funktionellen Gruppen repräsentieren.

Frage 2 soll dazu beitragen, Indikans und Indikandum, die in Kap. 2.1 als *Eigenschaften* von Objekten definiert wurden, weiter zu präzisieren (vgl. LINDENMAYER 1999: 278): Welche organismen- oder populationsbezogene Eigenschaft soll indiziert werden (Indikandum) und welche ist das Indikans?

Für die Operationalisierung der direkt auf Arten und Lebensgemeinschaften bezogenen Ziele des Bundesnaturschutzgesetzes ist letztendlich die *Überlebensfähigkeit* der Populationen entscheidend⁴⁰. Für die Praxis der Naturschutzplanung kann beispielsweise bei Wirbeltieren mit einem hohen Raumanspruch der Bezug auf die Überlebensfähigkeit *einzelner Paare* notwendig sein, wobei man davon ausgeht, daß das Überleben dieses Paares für die Überlebensfähigkeit der Population relevant ist. Dies ist keinesfalls zwangsläufig der Fall, da der Reproduktionserfolg des betrachteten Paares sehr gering sein kann, wenn dieses ein Senken-Habitat mit ungünstigen Umweltbedingungen besiedelt (vgl. REIJNEN & FOPPEN 1994).

Für spezielle Fragen (z. B. für die Erfolgskontrolle von Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen), oder um die Indikation zu vereinfachen, was aufgrund der *ökonomischen* und ggf. *technologischen Rahmenbedingungen* häufig erforderlich ist, kann die Indikation einzelner Eigenschaften der Organismen oder Populationen sinnvoll sein. Man würde dann beispielsweise den *Bruterfolg* oder die *Entwicklung der Populationen* ausgewählter Vogelarten messen und davon auf den Reproduktionserfolg oder die Entwicklung der Populationen anderer Arten schließen (vgl. THINGSTAD 1996, 1999). Organismen- oder Populationseigenschaften, deren Indikation für Problemstellungen im Naturschutz sinnvoll sein kann, sind z. B. (vgl. LANDRES et al. 1988: 317):

- An- oder Abwesenheit von Arten (Präsenz-Absenz-Daten)
- Etablierungswahrscheinlichkeit von Arten

⁴⁰ Dies gilt nicht für die Operationalisierung des Ziels ‚Sicherung der Leistungsfähigkeit des Naturhaushaltes‘ (das sich auf Ökosysteme bezieht), für das beispielsweise Größen wie Produktivität oder die Abbauleistung bestimmter funktioneller Gruppen herangezogen werden könnten.

- Vitalität (z. B. Lebensdauer) oder Reproduktionserfolg von Organismen
- Populationsgröße und -dichte
- Dispersion (räumliche Struktur) einer Lokal- oder Metapopulation

Für noch speziellere Fragen könnte grundsätzlich auch die Indikation der Altersstruktur einer Population oder des Geschlechterverhältnisses sinnvoll sein, wobei zu prüfen wäre, ob für diese Eigenschaften eine ausreichende Qualität der Indikation erreicht werden kann.

Um einen bestimmten Indikationsanspruch präzisieren zu können, ist die Benennung dieser organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften Voraussetzung. Die Objekte, auf die sich das Indikandum bezieht, sind also *Organismen* oder *Populationen*. Aus Gründen der sprachlichen Vereinfachung werde ich aber immer dort, wo ich in einem *generellen* Sinn von der Indikation der Eigenschaften von Organismen und Populationen bestimmter Arten durch Eigenschaften der Organismen oder Populationen anderer Arten spreche, weiterhin den Ausdruck ‚Indikation von *Arten* durch *Arten*‘ verwenden.

Frage 3 schließlich beschäftigt sich mit den adäquaten räumlichen Bezugseinheiten. Damit sind hier die räumlichen Bezugseinheiten für die Objekte gemeint, deren Eigenschaften der Operationalisierung der Ziele dienen. Grundsätzlich kommen als Bezugseinheiten Räume unterschiedlicher Größe in Betracht. Wichtig ist, daß der Bezugsraum objektadäquat gewählt wird, daß er explizit benannt wird und daß geeignete Indikatoren bekannt sind, die dem jeweiligen Indikationsanspruch gerecht werden. Einzelheiten werden bei der Diskussion der einzelnen Indikationsverfahren in Kap. 5 sowie bei der Darstellung, welche Bedeutung die Klassifikation ökologischer Raumeinheiten für die Auswahl repräsentativer Arten hat (Kap. 6), dargelegt.

Sinn dieses Kapitels war es, aufbauend auf das Kapitel 2.2 zusammenzufassen, welche Aspekte zu beachten sind, wenn man das Indikandum bei der Auswahl repräsentativer Arten präzisiert:

- Das Indikandum muß einen Beitrag zur Beschreibung von Objekten leisten, die für die Operationalisierung von Naturschutzzielen relevant sind (normenlogische Ableitung des Indikandums).
- Das Indikandum muß inhaltlich präzisiert werden, das heißt, es müssen *Eigenschaften* der Objekte benannt werden. Dies sind im Falle einer Operationalisierung über Arten organismen- und populationsbezogene Eigenschaften wie Vitalität, Präsenz-Absenz-Werte und die Überlebensfähigkeit.

- Es sind adäquate räumliche Bezugseinheiten für die materiellen Objekte auszuwählen, zu deren Beschreibung das Indikandum dient.

Im nächsten Kapitel werden Definitionen für die artbezogenen Indikatorbegriffe vorgestellt, um den weiteren Sprachgebrauch in dieser Arbeit zu klären. Die einzelnen Begriffe werden den in Kap. 2.2.4 vorgestellten Typen von Indikatoren (Zustands-, Klassifikations- und Ziel- oder Bewertungsindikatoren) zugeordnet.

2.4 Die organismen- bzw. artbezogenen Indikatorbegriffe in Naturschutz und Landschaftsplanung

In diesem Kapitel werden nur die artbezogenen Indikatorbegriffe besprochen, die für die weitere Arbeit relevant sind. Bei der Definition wird teilweise der übliche Sprachgebrauch übernommen, teilweise werden vom üblichen Sprachgebrauch abweichende Vorschläge unterbreitet. Es wird auf bereits publizierten Definitionen aufgebaut (ZEHLIUS-ECKERT 1998: 12-14; weitere Literatur siehe dort), in einigen Fällen jedoch davon abgewichen.

Bioindikator i. w. S.

Als Bioindikator i. w. S. wird ein Organismus oder ein Organismenkollektiv *einer oder mehrerer* Arten bezeichnet, der bzw. das eine Eigenschaft aufweist, deren Ausprägung den Schluß auf die Ausprägung einer Eigenschaft eines materiellen Objekts zuläßt und die ersatzweise für deren Bestimmung herangezogen werden kann.

Indikatorart, Zeigerart⁴¹

Die Organismen oder Populationen *einer* Indikatorart besitzen eine Eigenschaft, deren Ausprägung den Schluß auf die Ausprägung einer Eigenschaft eines materiellen Objekts zuläßt und die ersatzweise für deren Bestimmung herangezogen werden kann.

Alle später aufgeführten Begriffe, deren letzte Silbe ‚art‘ ist, mit Ausnahme des Begriffes der ‚Zielart‘, lassen sich unter diesen Begriff zusammenfassen, unabhängig davon, ob es sich um Zustands-, Klassifikations- oder Zielindikatoren handelt.

⁴¹ Indikator heißt wörtlich übersetzt ‚Anzeiger‘ (von lat. indicare), d. h. die Ausdrücke ‚Indikatorart‘ und ‚Zeigerart‘ haben die gleiche Bedeutung. Zeigerart wird zwar in der deutschsprachigen Literatur zur Bioindikation teilweise im Sinne eines Zustandsindikators verwendet (z. B. BICK 1982: 3, ARNDT et al. 1987: 11, SCHUBERT 1991: 253 u. 258, ALTMOOS 1998: 130; vgl. aber PLACHTER 1989 und 1991: 183). Diesem Sprachgebrauch wird hier aber nicht gefolgt.

Bioindikator i. e. S.

Ein Bioindikator i. e. S. ist ein Organismus oder ein Organismenkollektiv *einer oder mehrerer* Arten, der bzw. das eine Eigenschaft aufweist, deren Ausprägung den Schluß auf anthropogene (Schadstoff-)Belastungen zuläßt.

Beispiel: Vertreter der Tabak-Kulturvarietät ‚Bel W 3‘ können als Bioindikatoren beim Monitoring des durch Schadstoffemissionen erhöhten Ozongehaltes in den bodennahen Luftschichten herangezogen werden (SCHUBERT 1991a: 59).

Leitart

Leitarten sind Arten, die in einem oder wenigen Typen von ökologischen Raumeinheiten signifikant höhere Stetigkeiten und in der Regel auch wesentlich höhere Siedlungsdichten erreichen als in allen anderen Typen von ökologischen Raumeinheiten. Die Anwesenheit von Leitarten kann das *Vorkommen* weiterer Arten indizieren, die charakteristisch für die jeweilige ökologische Raumeinheit sind (lebensraumholde Arten und treue Begleiter; FLADE 1994: 47).

Charakterart, Differentialart

Charakter- oder Kennarten sind Arten, die in einem größeren Gebiet ganz oder vorzugsweise in einer bestimmten Pflanzen- oder Tiergesellschaft oder einem bestimmten Typ von ökologischen Raumeinheiten auftreten (BRAUN-BLANQUET 1928; SCHAEFER 1992).

Differential- oder Trennarten sind Arten, die nur in einem Teil von ähnlichen Pflanzen- oder Tiergesellschaften vorkommen, in den anderen aber weitgehend oder vollständig fehlen, und daher zur Unterscheidung dieser Pflanzen- und Tiergesellschaften herangezogen werden können (SCAMONI 1955: 38). Differentialarten zeigen eine geringere Gesellschaftstreue als Charakterarten.

Charakter- und Differentialarten können in gegebenen Lebensgemeinschaften die ‚charakteristische Artenkombination‘ dieser Einheiten indizieren, die neben den Charakter- und Differentialarten die hochsteten Begleiter enthält (WILMANN 1989: 33; DIERSCHKE 1994: 280 f.).

Schirmart (engl.: umbrella species)

Die *Organismen* oder *Populationen* einer Schirmart besitzen eine Eigenschaft, deren Ausprägung den Schluß auf die Ausprägung einer Eigenschaft von Organismen oder Populationen anderer Arten zuläßt und ersatzweise für deren Bestimmung herangezogen werden kann.

Die ursprüngliche Definition der Schirmart (WILCOX 1984: 643) ist enger. Sie bezieht sich auf eine ganz bestimmte Eigenschaft von Indikatorart und indizierten Arten, nämlich auf die Überlebensfähigkeit: Sind die Flächen- und Habitatansprüche der Schirmart für eine minimale überlebensfähige Population erfüllt, könne davon ausgegangen werden, daß auch die Arten mit geringeren Flächenansprüchen überleben können. In dieser ursprünglichen Form bezog sich der Begriff auf *einzelne* Indikatorarten. LAMBECK (1997) erweitert den Begriff aber und wendet ihn auf ein Artenkollektiv an⁴².

Außerdem wird der Begriff meist auf die Indikation in einem bestimmten Zusammenhang beschränkt: Die Erhaltung dieser Arten, sei es über die Ausweisung von Schutzgebieten, über Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen oder im Rahmen einer schonenden Bewirtschaftung, gewährleiste die Erhaltung bestimmter anderer, schutzwürdiger oder schutzbedürftiger Arten (WILCOX 1984: 643; LAUNER & MURPHY 1994: 145; LAMBECK 1997: 850; SIMBERLOFF 1998: 249; CARO & O'DOHERTY 1999: 809; MEYER-CORDS & BOYE 1999: 101). Damit wäre ein Einsatz dieses Begriffes im Rahmen der Erfassung des Ist-Zustandes nicht möglich.

Hier wird aber der Vorschlag unterbreitet, diesen Begriff generell für den Indikationsvorgang zu verwenden, der Gegenstand dieser Arbeit ist, also für die Indikation von Arten durch andere Arten, und ihn nicht auf einzelne Arten zu beschränken. Allerdings werde ich den Begriff in dieser Arbeit nicht verwenden, sondern von repräsentativen Arten sprechen, um mögliche Verwechslungen mit dem ursprünglichen Schirmarten-Begriff zu vermeiden. Eine mögliche Einschränkung der Verwendung dieses Begriffes im Sinne eines Zielindikators wäre zu diskutieren. Mit ihm würden dann die Ziel-Indikatorarten (siehe unten) bezeichnet, die andere Zielarten repräsentieren sollen.

Zielart, Ziel-Indikatorart

Als Zielarten werden Arten bezeichnet, die der Formulierung von konkreten Zielen des Naturschutzes und der Landschaftsplanung dienen. Sie ermöglichen die inhaltliche und räumliche Konkretisierung von abstrakt gehaltenen Zielen in einer beobachtbaren Form. Die Eigenschaften von Arten, die für die Operationalisierung der Ziele herangezogen werden, können als Bewertungskriterien verwendet werden und als Kriterien, anhand derer sich der Erfolg von Maßnahmen des Naturschutzes messen läßt. Bei Zielarten handelt es sich nicht zwangsläufig um Indikatorarten.

⁴² Vgl. auch RECK et al. 1994: 91: „Dabei repräsentieren die einzelnen Arten des Zielartensystems keineswegs jeweils genau die Ansprüche anderer Arten mit, sondern die zwischen den Ansprüchen der Zielarten *aufgespannten Übergänge* führen zwangsläufig zur Bildung von ausreichend vielen Habitaten und Ökotonen, die dann als Lebensraum zur Verfügung stehen.“ (Kursive Hervorhebung: W. Z.-E.)

Eine Ziel-Indikatorart⁴³ ist eine Indikatorart, bei der die indizierten Eigenschaften der Konkretisierung von Zielen des Naturschutzes oder als Bewertungskriterium für die Bewertung von Objekten dienen, die für den Naturschutz relevant sind. Sie können auch für die Erfolgskontrolle im Sinne einer Zielerreichungskontrolle herangezogen werden.

Flaggschiffart (engl.: flagship species)

Der Begriff der Flaggschiffart ist im eigentlichen Sinne kein Begriff für eine Indikatorart, weil das Kriterium für die Auswahl dieser Arten deren Attraktivität ist. Mit Hilfe einer Flaggschiffart soll die Akzeptanz gesellschaftlicher Gruppen gegenüber Zielen und Maßnahmen des Naturschutzes erhöht werden (TOWNS & WILLIAMS 1993: 64 f.; SIMBERLOFF 1998: 250; CARO & O'DOHERTY 1999: 810; MEYER-CORDS & BOYE 1999: 101; vgl. sinngemäß auch MÄCK 1998). Sinnvollerweise sollte eine solche Art aber auch andere Arten repräsentieren, also Eigenschaften einer Schirmart haben.

Zuordnung der Begriffe zu den Begriffen der Zustands-, Klassifikations- und Zielindikatoren

Bioindikatoren, Zeigerarten und Leitarten sind Zustandsindikatoren. Charakter- und Differentialarten lassen sich, da sie die Zugehörigkeit von Lebensgemeinschaften zu Klassen von Pflanzen- oder Tiergesellschaften indizieren können, den Klassifikationsindikatoren zuordnen, die, entsprechend den Ausführungen in Kap. 2.2.4, ebenfalls Zustandsindikatoren sind. Der Begriff der ‚Schirmart‘ nimmt eine Sonderstellung ein. In der oben definierten, allgemeinen Form wäre er zunächst den Zustandsindikatoren zuzuordnen. In der Form, wie er zur Zeit in der Naturschutzliteratur verwendet wird, wäre er als Zielindikator anzusprechen.

Ziel-Indikatorarten sind per Definition Ziel- und Bewertungsindikatoren. Ziel-Indikatorarten-Listen für einen bestimmten Bezugsraum können grundsätzlich Zielindikatoren für verschiedene Ziele enthalten, soweit sich geeignete Indikatorarten finden lassen (vgl. Abb. 5). In der bisherigen Diskussion wird die Indikationsfunktion von Ziel-Indikatorarten meist auf die Indikation von Arten durch andere Arten beschränkt, die sich mit den Ausdrücken ‚Mitnahmeeffekt‘ oder ‚Repräsentativität von Zielartenkollektiven‘ beschreiben läßt. Die Idee ist, daß Maßnahmen, die der Erhaltung und Förderung von Ziel-Indikatorarten dienen, anderen Arten, und zwar Zielarten zugute kommen (vgl. auch

⁴³ Die hier vorgenommene Differenzierung zwischen Zielart und Ziel-Indikatorart wird in der Naturschutzliteratur bislang vernachlässigt. Man spricht meist von Zielarten, meint aber wohl überwiegend Ziel-Indikatorarten (vgl. ZEHLIUS-ECKERT 1998: 14 - dort werden die Ziel-Indikatorarten noch als Zielarten i. e. S. bezeichnet; siehe aber WALTER et al. 1998: 14-16 - Begriff der Zielorientierten Indikatorarten).

Erläuterungen zum Begriff der Schirmarten; zur Verwandtschaft der Begriffe Zielart bzw. Ziel-Indikatorart und Schirmart WILCOX 1984: 463). Leitarten sind zwar zunächst Zustandsindikatoren, bieten sich aber als Bewertungsindikatoren für das Schutzgut „natürliche und historisch gewachsene Artenvielfalt“ (§ 2, Abs. 1, Ziffer 10 BNatSchG) der Lebensgemeinschaften von ökologischen Raumeinheiten an (vgl. zur Indikatoreignung aber auch Kap. 5.4). Damit sind ‚Leitart‘ und ‚Zielart‘ bzw. ‚Ziel-Indikatorart‘ die für die Naturschutzplanung zentralen Begriffe: Die als Ziel- und Leitarten ausgewählten Arten sollen die Ziele des Naturschutzes für die Planung operationalisieren.

Mit diesem Kapitel ist die allgemeine Darstellung der Indikatorproblematik und der planungstheoretischen Grundlagen der Auswahl repräsentativer Arten abgeschlossen. Im nächsten Kapitel werden Grundlagen der Klassifikation dargestellt, die für die in Kap. 6 erläuterte Klassifikation ökologischer Raumeinheiten benötigt werden.

3 Grundlagen der Klassifikation

Als Klassifikation bezeichnet man die Einteilung einer Ausgangsmenge von Objekten entsprechend gemeinsamer und trennender Merkmale in kleinere Teilmengen, in die Klassen. Klassifikation ist ein Grundvorgang menschlicher Wahrnehmung und reflexiver Verarbeitung derselben. Durch Klassifikation lassen sich die Phänomene ordnen und ihre Vielfalt reduzieren.

Klassifikationen müssen nicht nur logischen (formalen) Anforderungen genügen. Vielmehr muß bei der Wahl des Klassifikationsprinzips, also der Merkmale, nach denen klassifiziert wird, auch die Art des Gegenstandes berücksichtigt werden (inhaltliche Anforderungen). Die Anforderungen an Klassifikationen, die in der *Praxis* der Naturschutzplanung eingesetzt werden sollen, werden darüber hinaus, ähnlich wie in Kap. 2.2.3 für Indikationsverfahren dargestellt, durch die praktischen Rahmenbedingungen beeinflusst, die die planerische Problemstellung mitbestimmen (vgl. auch LÖTHER 1972: 70). Im Falle der Naturschutzforschung sind dies Aspekte, die *innerhalb* dieser Wissenschaft thematisiert werden müssen (anders als z. B. in der Ökologie, in der, als einer Naturwissenschaft, solche Rahmenbedingungen *in* der Disziplin definitionsgemäß *nicht* thematisiert werden können), da sie ein Bestandteil der planerischen Problemstellung sind.

Im ersten Teil dieses Kapitels sollen primär die logischen Anforderungen dargestellt werden, soweit sie für die Klassifikation ökologischer Raumeinheiten als Voraussetzung für die Auswahl von repräsentativen Arten relevant sind. Der Einfluß der Rahmenbedingungen wird im zweiten Teil dieses Kapitels kurz dargestellt. Der graphischen Erläuterung dient Abb. 6. Sie zeigt schematisch, wie der Zweck der Klassifikation, die Art des betrachteten Gegenstandes und die Rahmenbedingungen das Klassifikationsprinzip und das Ergebnis einer Klassifikation beeinflussen. Die nachfolgenden logischen Anforderungen an Klassifikationen sind LÖTHER (1972: v. a. 69 f.), HEMPEL (1974: 51-53) und KNICKREHM & ROMMEL (1994: 8 f., 22-24) entnommen.

Zweckabhängigkeit der Klassifikation

Eine Klassifikation wird zu einem bestimmten Zweck vorgenommen. Das bedeutet, daß Klassifikationen, die für einem bestimmten Zweck erstellt wurden, sich nicht ohne weiteres für andere Zwecke verwenden lassen. Ferner hat dies zur Konsequenz, daß sich die Qualität einer Klassifikation nur unter Bezugnahme auf ihren Zweck beurteilen läßt. Eine generell gute oder schlechte Klassifikation gibt es nicht und auch nicht *die richtige*⁴⁴.

⁴⁴ Es gibt aber sehr wohl bessere und schlechtere Klassifikationen, was einen bestimmten Zweck einerseits und die mögliche Breite der Verwendungszwecke andererseits betrifft (vgl. dazu HEMPEL 1974: 52 f. und LÖTHER 1972: 117-128).

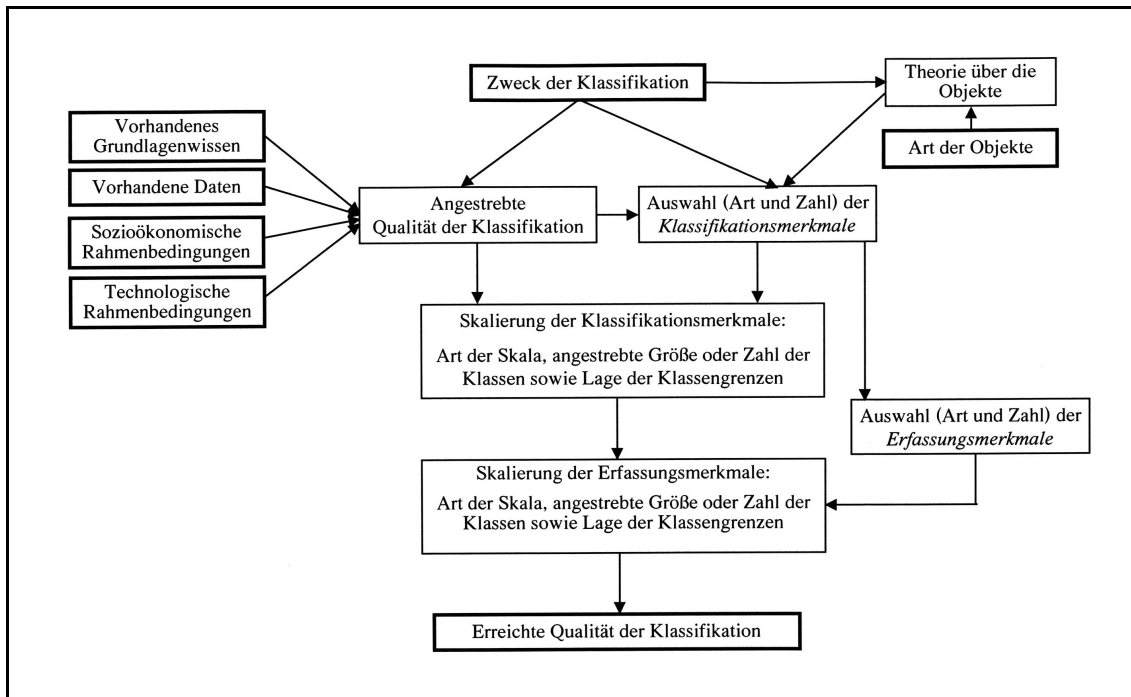


Abb. 6: Schema einer deduktiven Klassifikation

Der Zweck einer Klassifikation bestimmt also die *zu fordernde* Qualität: Sie muß dem Zweck adäquat sein. Um abzuleiten, wie diese Qualität beschrieben werden könnte, sei kurz auf Aufgaben eingegangen, die Klassifikationen in empirischen Wissenschaften und in der Planungspraxis zugesprochen werden. Klassifikationen sollen die Vielfalt der Phänomene ordnen, um einerseits das Erkenntnisinteresse zu kanalisieren, also die Gegenstände oder Einheiten festzulegen, die erklärt werden sollen, und andererseits Prognosemöglichkeiten zu entwickeln (LÖTHER 1972: 120-128). In der planerischen Anwendung sollen sie der vereinfachenden Beschreibung und der Identifizierung von Objekten (ib.: 124), aber auch der Prognose zukünftiger Zustände dienen. Die Art der Klassifikation kann damit die Qualität einer auf ihr aufbauenden Prognose oder Indikation beeinflussen. Für die Beurteilung einer Klassifikation und der auf sie aufbauenden Prognose lassen sich daher die gleichen Qualitätskriterien heranziehen, wie sie in Kap. 2.1 zur Beurteilung eines Indikationsverfahrens beschrieben wurden: Validität, Reliabilität und Sensitivität (ib.: 125). Wenn im folgenden von der ‚Qualität einer Klassifikation‘ gesprochen wird, ist damit die durch diese Kriterien beschreibbare Genauigkeit und Empfindlichkeit der Prognosen gemeint, die auf der Klassifikation basieren.

Der Zweck beeinflusst die Klassifikation aber noch an einer zweiten Stelle. Neben der Art der Objekte, die klassifiziert werden sollen, und der Theorie über die Objekte,

nimmt er Einfluß darauf, welche und mittelbar über die angestrebte Qualität auch, wieviele Klassifikationsmerkmale ausgewählt werden (siehe Abb. 6). Die Entscheidung, welche Eigenschaften des Klassifikandums als Klassifikationsmerkmale ausgewählt werden, muß in einem logischen Zusammenhang zu dem Zweck stehen (Prinzip der Nachvollziehbarkeit). Nur diejenigen Eigenschaften, die, bezogen auf den Zweck und die festgelegte Qualität der Klassifikation, benötigt werden (Relevanz der Klassifikationsmerkmale), sind als Klassifikationsmerkmale heranzuziehen und es sind genügend Eigenschaften auszuwählen, um die geforderte bzw. angestrebte Qualität zu erreichen.

Die *angestrebte* Qualität einer Klassifikation wird aber nicht nur durch den Zweck der Klassifikation bestimmt, sondern auch durch die praktischen Rahmenbedingungen (siehe unten). Ist die Qualität festgelegt, bestimmt diese, in Kombination mit den Klassifikationsmerkmalen, die geeignete Art der Skala (nominal oder ordinal), die sinnvolle Größe⁴⁵ und die Zahl der Klassen (Sensitivität, Auflösung oder Feinheit der Klassifikation), aber auch die Lage der Grenzen dieser Klassen. Dadurch wird die Skalierung der Klassifikationsmerkmale festgelegt.

Um bestimmte Objekte, die Teil eines Klassifikandums sind, den Klassen zuordnen zu können, muß die Ausprägung der Klassifikationsmerkmale für jedes Objekt ermittelt werden. Aus *ökonomischen* Gründen (Effizienz) oder aus *technologischen* Gründen (fehlende Möglichkeiten zur Ermittlung der Ausprägung durch direkte Beobachtung oder geeignete Instrumente) kann es notwendig oder sinnvoll sein, anstelle der Klassifikationsmerkmale solche Merkmale zu erfassen, die mit den Klassifikationsmerkmalen korreliert sind und eine ausreichend zuverlässige Zuordnung der Objekte zu den Klassen ermöglichen. Diese Merkmale sollen hier als *Erfassungsmerkmale* bezeichnet werden.

Eindeutige Zuordnung aller Elemente zu den Klassen

Alle Objekte eines Klassifikandums müssen sich eindeutig einer der ermittelten Klassen zuordnen lassen. Schnittmengen oder Lücken zwischen den Klassen dürfen also nicht auftreten (Ausschließlichkeit der Teilmengen und vollständige Zerlegung der Ausgangsmenge, HEMPEL 1974: 51, KNICKREHM & ROMMEL 1994: 24). Dies erfordert die Berücksichtigung aller Merkmale, die für eine eindeutige Trennung der Klassen notwendig ist (Vollständigkeit der Merkmalsauswahl).

⁴⁵ Mit Größe der Klasse ist hier gemeint, wie breit die Spanne der Merkmalsausprägungen ist, die einer Klasse zugeordnet wird. LÖTHER (1972: 67) bezeichnet dies als die Intension oder den Inhalt einer Klasse.

Ebenen eines hierarchischen Klassifikationssystems

Wird eine Ausgangsmenge von Objekten bezüglich eines bestimmten Merkmals klassifiziert, erhält man eine bestimmte Zahl von Klassen mit einer bestimmten Zahl von Elementen. Die Elemente der einzelnen Klassen können auf der Basis eines weiteren Merkmals erneut klassifiziert werden, wodurch man weitere Klassen erhält, die einer niedrigeren Ordnung angehören. Dieser Vorgang kann im Prinzip so oft wiederholt werden, bis jede Klasse nur noch maximal ein Element enthält. Durch diesen Vorgang entsteht eine Hierarchie von Klassen, wobei die Zahl der Elemente in einer Klasse immer kleiner wird. Betrachtet man den Vorgang der Klassenbildung in umgekehrter Richtung, so lassen sich verschiedene Objekte aufgrund gleicher Merkmalsausprägungen zu Klassen und diese wiederum auf gleiche Weise zu Klassen höherer Ordnung zusammenfassen. Diese verschiedenen Ebenen des hierarchischen Klassifikationssystems sollen als *klassifikatorische* Ebenen bezeichnet werden. Auch für die Entwicklung des hierarchischen Systems von Klassen lassen sich einige logische Anforderungen formulieren (LÖTHER 1972: 69):

- Die Objekte, die einer Klasse einer bestimmten klassifikatorischen Ebene angehören, müssen mit den Objekten der zugeordneten Klassen der nächstniedrigen Ebene identisch sein. Es dürfen nicht mehr oder weniger Objekte in einer der beiden Ebenen vertreten sein.
- Die Bildung sämtlicher Klassen einer klassifikatorischen Ebene, die einer Klasse der nächsthöheren Ebene untergeordnet sind, muß nach dem gleichen Klassifikationsprinzip, das heißt mit dem gleichen Klassifikationskriterium erfolgen.
- Die Klasse einer klassifikatorischen Ebene darf nur die Klassen der nächstniederen Ebene als Elemente haben und keine Klasse der darunterliegenden Ebenen.

Der letztgenannte Punkt soll kurz an einem Beispiel erläutert werden. Betrachtet werden sollen verschiedene landwirtschaftliche Erzeugnisse, die in einem hierarchischen System klassifiziert werden sollen. Die gegebenen Objekte wären z. B. Äpfel, Birnen, Pflaumen und Kirschen, die wiederum jeweils in verschiedene Sorten unterteilt werden könnten. In einer nächsthöheren Klassifikationsebene könnten diese Sorten zu Stein- und Kernobst und in einer weiteren Klassifikationsebene zu Obst (im Gegensatz zu Getreide beispielsweise) zusammengefaßt werden. Eine Aussage wie „Beim Obst lassen sich Steinobst und Äpfel unterscheiden.“ würde dieser logischen Anforderung nicht genügen.

Die praktischen Rahmenbedingungen (Zwänge)

Ich werde mich nun jenen praktischen Rahmenbedingungen zuwenden, die die Form und Qualität einer Klassifikation beeinflussen können. Dabei werde ich mich auf *ökonomische* und *technologische* Gesichtspunkte beschränken. Zu diesen Rahmenbedingungen zählen zunächst die personellen Möglichkeiten, die finanziellen Mittel und die Zeit, die zur Verfügung steht, um eine Klassifikation auszuarbeiten und umzusetzen, im Verhältnis zu den benötigten Mitteln für die Durchführung der Klassifikation. Dazu gehören auch die Möglichkeiten für die Messung und Analyse von Daten, der Wissensstand über die betrachteten Gegenstände der Ausgangsmenge sowie die bereits vorhandenen Daten und Klassifikationen. Restriktionen, die durch solche Rahmenbedingungen ausgelöst werden, beeinflussen, wie oben unter ‚Zweckabhängigkeit der Klassifikation‘ bereits erwähnt, die Festlegung der angestrebten Qualität der Klassifikation und damit die Größe und Zahl der Klassen sowie die Lage der Grenzen der Klassen, aber auch, wieviele Klassifikations- und Erfassungsmerkmale ausgewählt werden müssen, und die Art und die Auflösung der Skalierung dieser Merkmale. Sie können beispielsweise dazu führen, daß die Qualitätsanforderungen an die Klassifikation gelockert werden und leichter erfaßbare Merkmale selektiert werden oder auf vorhandene Klassifikationen zurückgegriffen wird.

Eine weitere Möglichkeit zur Reduzierung des Aufwandes für die Klassifikation kann der Wechsel von einer niedrigeren zu einer höheren klassifikatorischen Ebene sein. Schließlich können in der *Praxis* der Naturschutzplanung auch Abweichungen von den logischen Anforderungen an Klassifikationen, zumindest vorübergehend, akzeptabel sein (vgl. LÖTHER 1972: 72). Alle diese Vereinfachungen, die aufgrund von praktischen „Zwängen“ erforderlich sein können, dürfen aber die Qualität der Klassifikation nicht über ein bestimmtes Maß hinaus strapazieren, da andernfalls die darauf aufbauenden Schlußfolgerungen oder Prognosen eine zu geringe Validität, Reliabilität oder Sensitivität aufweisen.

Ein grundlegendes *ökonomisches* Prinzip von Planung, die dem Grundsatz der Zweck-Mittel-Rationalität folgt, ist das Prinzip der Effizienz. Eine Anforderung an Klassifikationen, die diesem Prinzip entspringt, ist die Forderung nach einer möglichst geringen Redundanz der ausgewählten Klassifikations- oder Erfassungsmerkmale. Damit soll ausgedrückt werden, daß nur so viele Klassifikationskriterien ausgewählt werden, wie für eine adäquate Klassifikation benötigt werden.

Verschiedene Vorgehensweisen bei der Klassifikation

Abschließend sei darauf hingewiesen, daß man zwei prinzipiell verschiedene Vorgehensweisen bei der Klassifikation unterscheiden kann (vgl. UDO DE HAES & KLIJN 1994: 14 f.). Bei *deduktiven* Klassifikationsverfahren geht man implizit oder explizit von einer Theorie über den Gegenstand der Betrachtung (das Klassifikandum) aus und leitet daraus die für die Klassifikation relevanten Merkmale und deren Skalierung, also die Auflösung der Klassifikation (Zahl und Größe der Klassen), die Lage der Klassengrenzen und die Art der Skala für die Klassen ab. Die Qualität der Klassifikation ist maßgeblich von der Qualität der Theorie abhängig, die der Klassifikation zugrunde liegt. Das in Abb. 6 dargestellte Schema entspricht dieser Vorgehensweise. Ein Beispiel für eine deduktive Klassifikation aus dem Bereich der Naturschutzplanung ist die Entwicklung von adäquaten Typisierungen für Biotoptypenkartierungen, wie sie KNICKREHM & ROMMEL (1994) vorschlagen.

Demgegenüber sammelt man bei der *induktiven* Vorgehensweise Daten über ausgewählte Merkmale von einzelnen Objekten. Diese Objekte werden dann auf der Basis von Ähnlichkeiten in der Ausprägung bestimmter Merkmale zu Gruppen zusammengefaßt. Faktoren, die die Lage der Grenzen, die Auflösung der Klassifikation und die Zahl der Klassen beeinflussen, sind die analysierten Objekte, die Auswahl, Zahl und Skalierung der Merkmale sowie eventuell vorgenommene Transformationsschritte bei der Klassifizierung mittels Clusteranalysen. Dies soll am Beispiel der Klassifikation von ökologischen Gruppen verdeutlicht werden. Je stärker die Arten, die klassifiziert werden sollen, in ihren Merkmalsausprägungen variieren, desto mehr Klassen werden sich ergeben. Je nachdem, welche biologischen Eigenschaften der Arten als Klassifikationsmerkmale herangezogen werden, können sich unterschiedliche Klassen ergeben. Außerdem wird die Zahl der Klassen von der Zahl der berücksichtigten biologischen Eigenschaften beeinflusst, wenn nicht zwischen der Ausprägung von mehreren biologischen Eigenschaften Korrelationen bestehen. Auch die Skalierung der biologischen Eigenschaften wird die Zahl der Klassen beeinflussen: eine ordinale Skalierung führt zu mehr Klassen als eine Skalierung in Form von alternativen Merkmalen. Ein Beispiel für ein induktive Vorgehensweise bei der Klassifikation ist die Abgrenzung von Pflanzengesellschaften in der Pflanzensoziologie.

Eine strenge Trennung dieser beiden Vorgehensweise ist in der wissenschaftlichen Praxis aber in der Regel schwierig, da die Auswahl der für eine induktive Klassifikation herangezogenen Merkmale in der Regel auch bereits auf der Basis einer Theorie erfolgen wird⁴⁶.

⁴⁶ Streng genommen kann eine Klassifikation ohne eine Theorie gar nicht erfolgen, auch wenn diese Theorie nicht dargestellt wird und sie dem, der die Klassifikation vornimmt, gar nicht bewußt ist (vgl. POPPER 1984).

Dieses Kapitel dient der Darstellung der logischen Anforderungen an Klassifikationsverfahren in Naturschutz und Landschaftsplanung, soweit sie für die Klassifikation ökologischer Raumeinheiten, der Kap. 6 gewidmet ist, relevant sind. Folgende Aussagen lassen sich festhalten:

- Im Falle einer deduktiven Klassifikation hängt die *Auswahl* der Klassifikationsmerkmale nach Art und Zahl von der Art der klassifizierten Objekte, von der Theorie über diese Objekte, von dem Zweck der Klassifikation und der angestrebten Qualität ab. Die angestrebte Qualität wiederum wird vom Zweck der Klassifikation und den praktischen Rahmenbedingungen bestimmt. Durch die angestrebte Qualität der Klassifikation wird die *Skalierung* der Klassifikationsmerkmale über die Art der Skala, die Größe und Zahl der Klassen sowie die Lage der Klassengrenzen determiniert. Die Zuordnung von Objekten zu den Klassen einer Klassifikation kann aus ökonomischen Gründen auf der Basis indikatorischer Erfassungsmerkmale erfolgen.
- Die angestrebte Qualität einer Klassifikation wird auch von den ökonomischen und technologischen Rahmenbedingungen abhängen.
- Alle Objekte eines Klassifikandums müssen sich eindeutig einer der ermittelten Klassen zuordnen lassen.
- Für die Entwicklung eines hierarchischen Systems von Klassen (klassifikatorische Ebenen) sind ebenfalls bestimmte logische Anforderungen zu beachten.
- Klassifikationsverfahren können deduktiv oder induktiv sein. Eine eindeutige Trennung dieser beiden Vorgehensweisen ist aber nicht möglich, weil die Auswahl der Merkmale bei der induktiven Vorgehensweise auch bereits auf der Basis einer (implizit vorhandenen oder explizit darzulegenden) Theorie erfolgt.

Das nächste Kapitel beschäftigt sich nun mit den ökologischen Grundlagen, die bei der repräsentativen Auswahl von Artenkollektiven zu beachten sind.

4 Ökologische Grundlagen der Indikation von Arten durch andere Arten

In Kap. 2.2.5 („Das Problem der räumlichen Bezugseinheiten in der Naturschutzplanung“) wurde festgelegt, daß Naturschutzplanung in dieser Arbeit im Sinne von räumlicher Planung verstanden wird. Um die Naturschutzziele zu operationalisieren, ist daher ein Raumbezug der ausgewählten Modelleigenschaften und damit auch der Indikatoren (vgl. Abb. 1 in Kap. 2.1) bei der Erfassung des Ist-Zustandes zu Beginn einer Planung, bei der Zielkonkretisierung und bei der Durchführung einer Erfolgskontrolle notwendig. Mit Raumbezug ist dabei der Bezug zu ökologischen Raumeinheiten gemeint.

Betrachtet man als wichtiges Ziel des Naturschutzes die Erhaltung oder Etablierung von Arten oder Lebensgemeinschaften in einem bestimmten Raum, ist das gemeinsame Vorkommen, eine hohe Überlebensfähigkeit oder eine hohe Besiedlungsfähigkeit der indizierten Arten und der Indikatorarten *im gleichen Bezugsraum* oder aber eine ähnliche Reaktion auf Veränderungen bestimmter Umweltfaktoren in diesem Raum Voraussetzung für die Indikation von Arten durch andere Arten.

Unter den gegebenen Umweltbedingungen im Bezugsraum, der für die Auswahl der Indikatorarten relevant ist, müssen sowohl die indizierten Arten als auch die Indikatorarten überlebensfähig sein bzw. die Arten müssen bei Veränderungen eine ähnliche Entwicklung der Überlebensfähigkeit zeigen. Voraussetzung für die Auswahl von Indikatorarten mit hoher Qualität ist daher eine Prognose der Überlebensfähigkeit von Organismen oder Populationen der relevanten Arten, aufbauend auf den in dem Bezugsraum gegebenen Umweltbedingungen, oder eine Prognose, wie die Arten auf die zu erwartenden Veränderungen dieser Umweltbedingungen reagieren werden⁴⁷. Die Wissenschaft, die die Beziehungen zwischen biologischen oder ökologischen Einheiten (Organismen, Populationen, Lebensgemeinschaften) und ihrer Umwelt untersucht und damit das notwendige Wissen für diese Prognosen bereitstellt, ist die Ökologie. Dieses Kapitel soll klären, welche theoretischen Grundlagen der Ökologie berücksichtigt werden müssen, um die Frage nach den Möglichkeiten einer repräsentativen Auswahl von Arten beantworten zu können und diese Auswahl zu optimieren.

Dieses Kapitel ist aus mehreren Gründen sehr umfangreich. Da die Qualität eines Indikationsverfahrens davon abhängt, mit welcher Qualität die Überlebensfähigkeit der Arten prognostiziert werden kann, soll die ausführliche Beschäftigung mit dieser Prognose die Identifizierung möglicher Fehlerquellen bei der Auswahl von repräsentativen Indikatorarten ermöglichen. Außerdem muß man, um die biologischen Eigenschaften und die

⁴⁷ Es stellt sich an dieser Stelle die Frage, wieso man überhaupt noch Indikatorarten benötigt, wenn man ohnehin die Überlebensfähigkeit aller relevanten Arten unter den gegebenen Umweltbedingungen oder die Reaktion von Arten auf zu erwartende Veränderungen der Umwelt prognostizieren muß. Auf dieses Problem werde ich in Kap. 5.1.9 eingehen.

Umwelteigenschaften, die für die Auswahl von repräsentativen Arten relevant sein können, systematisch ableiten zu können, ermitteln, welche dieser Eigenschaften für die Prognose der Überlebensfähigkeit benötigt werden. Und schließlich setzt die Auswahl adäquater Vereinfachungen des komplexen Beziehungsgefüges zwischen Organismen oder Populationen und ihrer Umwelt, durch das deren Überlebensfähigkeit bestimmt wird (siehe Abb. 7), wenigstens eine grobe Kenntnis der kausalen Zusammenhänge voraus.

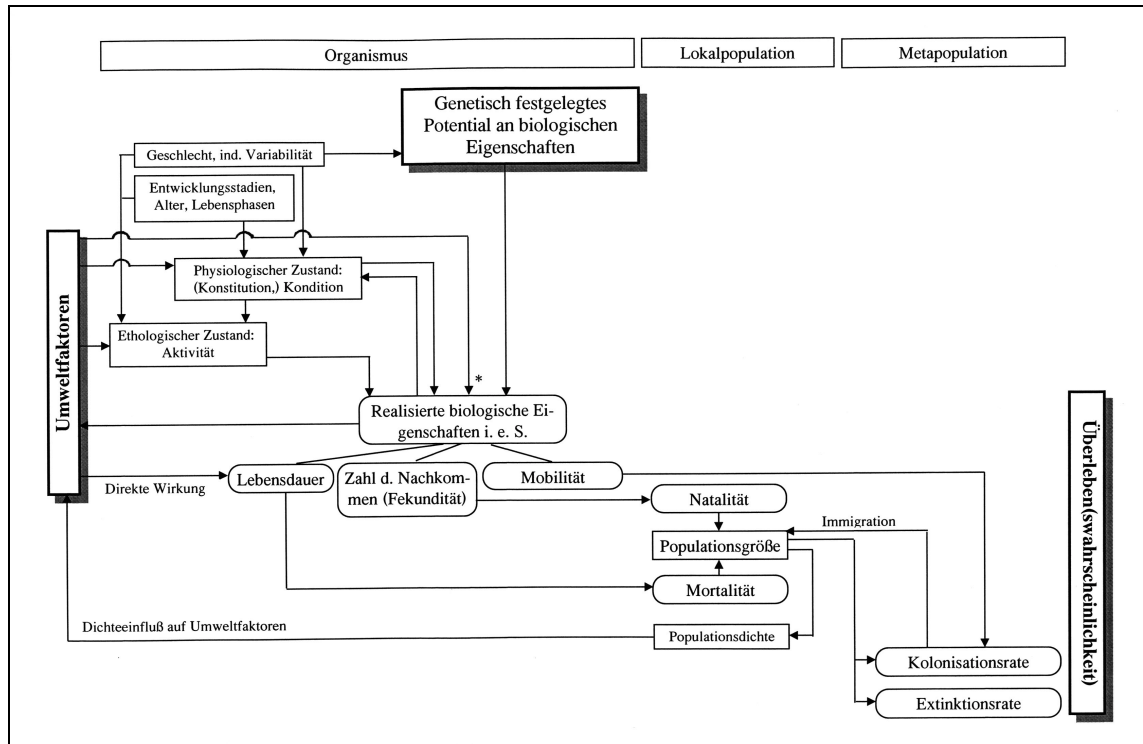


Abb. 7: Schema zur Beeinflussung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten durch die Umweltfaktoren und die biologischen Eigenschaften der Organismen

* = Direkte Wirkung der Umwelt auf die Ausprägung der biologischen Eigenschaften, unabhängig von der Kondition (z. B. Phototropismus; Makropterie bei normalerweise kurzflügeligen Heuschreckenarten).

Die in abgerundeten Kästen dargestellten Eigenschaften bestimmen die Überlebensfähigkeit.

In Kapitel 4.1 wird zunächst der Sprachgebrauch in dieser Arbeit für einige Begriffe der Ökologie festgelegt, die in den nachfolgenden Kapiteln benötigt werden. Kapitel 4.2 beschäftigt sich mit dem oben skizzierten Problem, dessen Lösung Voraussetzung für den Einsatz repräsentativer Arten ist: der Prognose der oben genannten Eigenschaften (z. B. Vorkommen, Überlebensfähigkeit, Besiedlungsfähigkeit), wobei der Schwerpunkt auf

der Prognose der Überlebensfähigkeit liegt, weil sich die übrigen Größen überwiegend aus der Überlebensfähigkeit ableiten lassen (Vorkommen, Reaktion auf Veränderungen) oder darin integriert sind (z. B. Populationsgröße, Reproduktionserfolg, zumindest teilweise auch die Besiedlungsfähigkeit, wenn man sich auf der Ebene der Metapopulation bewegt; vgl. Abb. 7). Teilweise werde ich aber auf die anderen Größen gesondert eingehen.

Ein vieldiskutiertes Gesetz in der Ökologie ist das Konkurrenzausschlußprinzip (GAUSE 1934: z. B. 19, 109-111, 113). Es besagt, daß zwei Arten, die um mindestens eine für beide Arten limitierende Ressource konkurrieren, nicht dauerhaft im gleichen Raum vorkommen können. Die konkurrenzüberlegene Art wird die konkurrenzschwächere verdrängen. Dieses Prinzip würde also gegen die Möglichkeit sprechen, Indikatorarten aufgrund ähnlicher Umweltansprüche wie die der indizierten Arten auszuwählen. Die Relevanz dieses Gesetzes für das in dieser Arbeit behandelte Indikationsproblem wird in Kap. 4.3 dargestellt.

Kapitel 4.4 beschäftigt sich schließlich mit dem Prinzip der Schlüsselfaktoren. Hinter dem Wort ‚Schlüssel‘ verbirgt sich die Überlegung, daß nicht alle Faktoren, die für die Erklärung oder Prognose eines bestimmten Phänomens relevant sind, von gleicher Bedeutung sind. Reduziert man die Betrachtung auf wenige Schlüsselfaktoren, die bestimmen, ob eine Art in einem bestimmten Raum vorkommen, also überleben kann oder wie sie auf bestimmte Veränderungen reagieren wird, ergibt sich die Möglichkeit, das Vorkommen oder die Reaktion von anderen Arten mit den gleichen Schlüsselfaktoren zu indizieren.

Unberücksichtigt bleibt aus Gründen der Themeneingrenzung der Einfluß der Umweltbedingungen auf die genetischen Eigenschaften der Arten (z. B. Inzucht-Depression), die mittel- oder langfristig die Überlebensfähigkeit von Organismen oder Populationen beeinflussen können (vgl. z. B. POETHKE et al. 1996: 84 f.; POETHKE 1997: 494).

4.1 Definition der für die Indikation von Arten durch andere Arten relevanten ökologischen Begriffe

Umwelt, Umweltfaktoren

MÜLLER (1984: 150) folgend wird die ‚organismen- bzw. artspezifische Umwelt‘ als die Gesamtheit aller physikalischen, chemischen und biotischen Faktoren definiert, die direkt oder indirekt von außen auf einen einzelnen oder mehrere Organismen einer Art wirken (konkrete Umwelt im Sinne von FRIEDERICHS 1943: 150, 156) oder wirken können (abstrakte Umwelt, ib.) oder auf die die Organismen eine Wirkung ausüben oder ausüben können. Sie kann die minimale, physiologische oder ökologische Umwelt der

Organismen oder Arten umfassen (FRIEDERICHS 1943, MÜLLER 1984). Die ‚minimale Umwelt‘ umfaßt alle *unmittelbar* für das Überleben eines Organismus oder einer Art *notwendigen* Faktoren der Umwelt (Ressourcen, z. B. Nährstoffe und Energie, Verstecke und Brutplätze, sowie die Konditionalfaktoren - SCHWERDTFEGGER 1977: 33 -, in der englischsprachigen Literatur auch als ‚conditions‘ bezeichnet - BEGON et al. 1986: 41). Die Faktoren der minimalen Umwelt, ergänzt durch alle *nicht notwendigen*, aber *unmittelbar* auf den Organismus einwirkenden Faktoren seiner Umgebung (Konkurrenten, Prädatoren i. w. S., Ausprägungen von abiotischen Faktoren wie Temperatur und Feuchtigkeit außerhalb der für die Minimalumwelt benötigten Spanne) bilden die ‚physiologische Umwelt‘ (MÜLLER 1984). Die ‚ökologische Umwelt‘ umfaßt alle *unmittelbar* und *mittelbar* auf den Organismus einwirkenden Faktoren der Umwelt (ib.).

Ein ‚Umweltfaktor‘ ist die *Eigenschaft* eines *bestimmten materiellen Gegenstandes* der Außenwelt der Organismen, die die Wirkung dieses Gegenstandes auf die Organismen beeinflusst (z. B. *Masse* des pflanzenverfügbaren *Wassers* im Boden, *Temperatur* des *Wassers* in einem Gewässer - kursiv gedruckt ist jeweils die Eigenschaft und der Gegenstand, auf den sich diese bezieht). Der Begriff des ‚Umweltfaktors‘ wird immer dann verwendet, wenn allgemein Eigenschaften gemeint sind, wie sie oben in Klammern beispielhaft genannt sind, ohne daß hier bereits die Ausprägung von Bedeutung ist. Dagegen wird der Begriff der ‚Umweltbedingungen‘ benutzt, wenn eine *bestimmte Ausprägung* der Umweltfaktoren gemeint ist (also beispielweise eine bestimmte Menge oder eine bestimmte Temperatur), welche die Überlebensfähigkeit von einzelnen oder mehreren Organismen beeinflussen („bedingen“).

Weiter wird zwischen ‚materialen‘ und ‚formalen‘ Umweltfaktoren differenziert. Während mit materialen Umweltfaktoren die *stofflichen* Eigenschaften gemeint sind (z. B. Masse, Farbe, Temperatur), werden unter formalen Umweltfaktoren⁴⁸ die Eigenschaften zusammengefaßt, die der Beschreibung der zeitlichen und räumlichen Variabilität der stofflichen Eigenschaften (z. B. *Geschwindigkeit* einer Temperaturveränderung, *Amplitude* der Wassergehaltsschwankungen des Bodens, *Temperaturverteilung* in Boden, Wasser oder Luft) dienen oder die räumliche Ausdehnung, die Form oder die Lage von Ressourcen und von Gegenständen der Außenwelt beschreiben sollen, die Wirkungen auf die Organismen ausüben⁴⁹ (z. B. das von einer Ressource eingenommene *Volumen*, die *Entfernung* von Ressourcen zueinander, die *Lage* der Aktionsräume von Konkurrenten). Alternativ werde ich auch von der räumlichen und zeitlichen Variabilität der (materialen) Umwelt(faktoren) oder den Faktoren, die der Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der (materialen) Umwelt(faktoren) dienen, sprechen.

⁴⁸ Zum Begriff der formalen Eigenschaften vgl. WERLEN 1997: 229.

⁴⁹ Z. B. Prädatoren, Konkurrenten, Gegenstände der abiotischen Außenwelt wie z. B. Steine.

Aufbauend auf die obige Definition von ‚Umwelt‘, aber über die Organismen einer Art hinausgehend, wird die Gesamtheit aller Umweltfaktoren, die direkt oder indirekt auf die Organismen einer Gruppe von Arten wirken können (also auf Organismen *mehrerer* Arten) oder auf die die Organismen dieser Arten eine Wirkung ausüben können, als Umwelt dieses Artenkollektivs bezeichnet.

Als weiterer Begriff ist die ‚informative Umwelt‘ (ib.) zu nennen, die alle Signale umfaßt, die ein Organismus über seine Sinnesorgane aufnehmen kann *und* die bei ihm eine Wirkung physiologischer oder ethologischer Art hervorrufen oder hervorrufen kann, die seine Überlebensfähigkeit beeinflusst. Sie ist Bestandteil der physiologischen Umwelt.

Ökologische Nische und Potenz gegenüber den Umweltfaktoren

In dieser Arbeit wird auf dem Nischenbegriff von HUTCHINSON (1958: 416) aufgebaut: „In this way an n-dimensional hypervolume is defined, every point in which corresponds to a state of the environment which would permit the species S_1 to exist ... For any species S_1 , this hypervolume N_1 will be called the .. niche of S_1 .“

Die Ausdrücke ‚Nische‘ und ‚Hypervolumen‘ suggerieren, daß die ökologische Nische ein Raum ist. Dies ist jedoch bildlich zu verstehen: Die Achsen eines multidimensionalen Koordinatensystems, das die für eine Art relevanten Umweltfaktoren mathematisch abstrahiert darstellt, spannen einen Hyperraum auf. Jedem Punkt in diesem Hyperraum läßt sich eine Überlebenswahrscheinlichkeit eines Organismus oder einer Population zuordnen. Die ökologische Nische wird dann durch den (Hyper-)Raum symbolisiert, der alle die Punkte umfaßt, an denen die Überlebenswahrscheinlichkeit des Organismus oder der Population einen bestimmten Wert übersteigt. Die Überlebenswahrscheinlichkeit des Organismus oder der Population ist also eine Funktion⁵⁰ der Umweltfaktoren.

Mit einem solchen multidimensionalen Diagramm der ökologischen Nische ist zugleich die Potenz einer Art gegenüber den Umweltfaktoren beschrieben (SCHWERDTFEGER 1977: 36). Für bestimmte Zwecke können entsprechende Diagramme auch für einzelne Umweltfaktoren erstellt werden, z. B. die Potenz gegenüber dem Wassergehalt des Bodens.

Habitat

Mit dem Begriff des Habitats ist ein Raum gemeint, in dem die Überlebensvoraussetzungen für einen oder mehrere Organismen einer Art gegeben sind, in dem die Ausprägung der Umweltfaktoren also ein Überleben ermöglicht. Zwei mögliche Bedeutungen sollen in dieser Arbeit unterschieden werden. Kann vom konkreten Ort abgesehen wer-

⁵⁰ Gemeint ist der mathematische Funktionsbegriff.

den, wird vom Habitat in einem *abstrakten* Sinn gesprochen. Muß dagegen für Fragen des praktischen Naturschutzes der konkrete geographische Ort, also ein bestimmter Punkt auf der Erdoberfläche oder ein bestimmter Ausschnitt davon, berücksichtigt werden, der bestimmten Organismen oder Populationen als „Wohnort“ dient, wird der Habitatbegriff in einem *geographisch-konkreten* Sinn verwendet. Habitate können den gesamten, für einen Organismus oder eine Population benötigten Raum (oder genauer: die in diesem Raum vorliegenden Ressourcen und anderen notwendigen Umweltfaktoren) umfassen oder sogenannte Teilhabitate, die für die Befriedigung bestimmter Bedürfnisse oder während bestimmter Lebensphasen benötigt werden. Der Habitatbegriff in der hier verwendeten Form ist in allen Fällen auf Organismen oder Populationen *einer* Art beschränkt.

(Berücksichtigte Literatur: SCHAEFER 1992; BICK 1993: 17; HABER 1993: 91; TREPL 1994a: 124 f., 1996: 31 f.; KLEYER et al. 2000: 177)

Vitalität und Reproduktionsleistung, Fitneß

Als Vitalität wird die Lebensfähigkeit eines Individuums oder einer Population (Herder-Lexikon der Biologie, Bd. 8, 1994) unter bestimmten Umweltbedingungen verstanden. Sie ist damit ein primär der *Ökologie* zuzuordnender Begriff. Sie ist ein *absolutes* Maß, unabhängig von den Eigenschaften anderer Organismen der gleichen Art. Die Reproduktionsleistung drückt aus, wieviel Energie und Ressourcen in die Produktion neuer, eigenständiger Individuen (Nachkommen) investiert werden.

Geeignete stark integrierende⁵¹ Eigenschaften, mit deren Hilfe sich die Vitalität und die Reproduktionsleistung beschreiben lassen (SCHWERDTFEGGER 1977: 36 spricht von Lebensleistungen), sind für den Einzelorganismus oder die Paare die Lebensdauer bzw. Überlebensrate⁵² (Maß für die Selbsterhaltungsleistung) und die Zahl der Nachkommen (Fekundität; Maß für die Reproduktionsleistung), für die Lokalpopulation Überlebensrate (oder reziprok die Mortalität) sowie die Natalität und für die Metapopulation die Extinktions- und die Besiedlungsrate. Weitere, weniger stark integrierende Größen sind beispielsweise die Fortbewegungsleistung, die Widerstandskraft (Resistenz) gegenüber ungünstigen Umweltbedingungen, Entwicklungs- und Wachstumsgeschwindigkeit, Ei-

⁵¹ Mit stark integrierend ist gemeint, daß sich diese Eigenschaften im Wirkungsgefüge von Umwelt und Organismus relativ weit hinten befinden (vgl. Abb. 7 in der Einleitung zu Kap. 4) und daß sie die Überlebensfähigkeit eines Organismus oder einer Population *unmittelbar* determinieren.

⁵² Um Gesetzmäßigkeiten über die Abhängigkeit der Lebensdauer von bestimmten Umweltbedingungen ermitteln zu können, müssen Versuchsreihen durchgeführt werden, also *mehrere* Organismen untersucht werden. Die Vitalität kann dann darüber angegeben werden, ob die Organismen bestimmte Ausprägungen der Umweltfaktoren überleben oder nicht. Die *durchschnittliche* Vitalität läßt sich dann über die Überlebensrate ausdrücken. Es ist hier nicht die Überlebensrate als demographische Größe gemeint.

bildungsrate, Eiablagerrate, Intensität der Nahrungsaufnahme und Atmungsrate bzw. Sauerstoffproduktion.

„Fitneß“ beschreibt im Gegensatz zur Vitalität die Fähigkeit eines Genotyps, im Genpool der nächsten Generation vertreten zu sein oder sie dient als Maß dafür, wie stark die Nachkommen von Individuen in den nachkommenden Generationen vertreten sind. Sie ist also als ein *relatives* Maß für die Überlebensfähigkeit im Vergleich mit anderen Organismen der gleichen Art (Herder-Lexikon der Biologie, Bd. 1, 1994, unter Adaptionswert; vgl. auch Definitionen von SCHUBERT 1991b: 219; STEARNS 1992: 221; COCKBURN 1995: 21, 23; BEGON, HARPER & TOWNSEND, 1998: 6). Fitneß ist damit einem *evolutionären* Zusammenhang zuzuordnen.

Population, Lokal- und Metapopulation

Der Begriff der Population wird in dieser Arbeit für eine Gruppe⁵³ von Individuen einer Art verwendet, zwischen denen real Fortpflanzungsbeziehungen *möglich* sind, deren Verpaarung also nicht durch äußere Hindernisse wie geographische Barrieren (Gebirgszüge, Meere) verhindert wird (TREPL 2000⁵⁴).

Als „Lokalpopulation“ wird eine Population (in einem bestimmten Raum) bezeichnet, die gegenüber anderen Populationen eine eigenständige demographische Entwicklung zeigt, d. h. ihre Populationsentwicklung wird nicht primär durch die Zuwanderung aus anderen Lokalpopulationen und die Abwanderung bestimmt (vgl. HANSKI & GILPIN 1991: 6 f.; REICH & GRIMM 1996: 126 f.)⁵⁵. Daß der Wortbestandteil „Lokal-“ nicht in allen Fällen wörtlich zu nehmen ist, wird daran deutlich, daß Teile der Individuen einer Art in einem betrachteten Raum durch soziale Abgrenzungsmechanismen oder durch andere Mechanismen reproduktiv von den anderen isoliert sein und daher im gleichen Raum zwei Populationen vorliegen können (vgl. HOFMANN 1994: 312 f. u. 329 für das Sechsfleck-Widderchen, *Zygaena filipendulae*, und für das Sumpfhornklee-Widderchen, *Z. trifolii*, sowie SINSCH 1998: 168 für die Kreuzkröte, *Bufo calamita*).

Eine „Metapopulation“ ist eine Gruppe von mindestens zwei Lokalpopulationen, deren Individuen untereinander signifikant mehr Fortpflanzungs- und Austauschbeziehungen von Individuen aufweisen als zu anderen Lokalpopulationen (Abgrenzung zu einem System mehrerer Metapopulationen oder zur Gesamtpopulation einer Art im oben definierten Sinne - HANSKI & GILPIN 1991: 7; SETTELE 1998: 15).

⁵³ Mit Gruppe ist eine Ansammlung von Individuen gemeint, zwischen den Interaktionen stattfinden, ohne daß diese Interaktionen die *Funktion* haben, die Gruppe zusammenzuhalten wie bei einem sozialen Verband.

⁵⁴ TREPL, L., 2000: Populationsökologie. unveröff. Manuskript.

⁵⁵ Dies schließt nicht aus, daß verschiedene Lokalpopulationen bei großräumig korrelierten Umweltschwankungen gleichgerichtete demographische Entwicklungen zeigen!

Die Definition in der hier gegebenen Form ist vereinbar mit der Definition von HANSKI & SIMBERLOFF (1997: 11). Sie verzichtet aber, abweichend von den Vorschlägen von LEVINS (1970: 105), THOMAS (1995: 51) sowie REICH & GRIMM (1996: 126) auf folgende Kriterien:

- Es muß zum Aussterben von Lokalpopulationen kommen.
- Die Populationsdynamik der Lokalpopulationen ist ausreichend asynchron, um die gleichzeitige Extinktion aller Lokalpopulationen einer Metapopulation unwahrscheinlich werden zu lassen.
- Keine einzelne Lokalpopulation darf groß genug sein, um das langfristige Überleben der gesamten Metapopulation zu garantieren (Festland-Insel-Metapopulationen).

Der Wegfall dieser Kriterien begründet sich dadurch, daß der Begriff der „Meta“-Population zunächst *allgemein* ausdrücken soll, daß es sinnvoll sein kann, neben der Ebene der Lokalpopulation eine weitere Ebene darüber zu betrachten, deren Berücksichtigung für die Klärung bestimmter populationsökologischer Fragestellungen vorteilhaft oder notwendig sein kann (z. B. zur Beschreibung der Aussterbewahrscheinlichkeit einer Art in einem über das von einer Lokalpopulation besiedelte Gebiet hinausgehenden Raum) (REICH & GRIMM 1996: 126; HALLE 1996: 141). Die genannten Kriterien schränken diese allgemeine Bedeutung des Begriffes der Metapopulation unnötig ein. Für bestimmte Metapopulationsmodelle, die bestimmte Typen von Situationen beschreiben sollen, kann ihre Berücksichtigung dagegen sinnvoll sein (vgl. dazu REICH & GRIMM 1996: 125 f.).

Die Differenzierung zwischen Lokal- und Metapopulationen ist nur unter bestimmten Bedingungen sinnvoll (HANSKI & GILPIN 1991: 8; REICH & GRIMM 1996: 126 f.; HANSKI & SIMBERLOFF 1998: 9f.). Insbesondere bei „offenen“ Populationen (THOMAS 1984: 341 f.; WARREN 1992: 74-76; THOMAS 1995: 50), in denen die Individuen eine geringe Geburtsorttreue zeigen, ist die Anwendung des Metapopulationsbegriffes nicht sinnvoll, weil die an einem Ort gemessene Individuenzahl stärker durch Emigration und Immigration geprägt wird als durch die örtlichen Geburten- und Sterberaten. Beispiele sind die Wanderfalter (Saison- und Binnenwanderer in der Terminologie von EITSCHBERGER et al. 1991). Im weiteren Text wird ‚Population‘ als Oberbegriff für ‚Lokalpopulation‘ und ‚Metapopulation‘ verwendet. Wenn ich also allgemein von Population spreche, kann damit gemeint sein, daß eine Differenzierung von Lokal- und Metapopulation nicht sinnvoll bzw. notwendig ist oder daß die Aussage für Lokal- und Metapopulationen gültig ist.

Biologische und ökologische Einheiten

Unter dem Begriff ‚biologische Einheiten‘ werden die Einheiten des Organismus, des sozialen Verbandes, der Lokalpopulation, der Metapopulation und der Art⁵⁶ zusammengefaßt. Wenn in dieser Arbeit der Begriff der biologischen Einheiten benutzt wird, sind damit in der Regel nur die ersten vier der genannten Kategorien gemeint. Diese Einheiten können (in Aut- und Populationsökologie) hinsichtlich ihrer Ökologie untersucht werden, aber sie sind keine ökologischen Einheiten, die durch ökologische Beziehungen konstituiert sind. Als ‚ökologische Einheiten‘ werden Lebensgemeinschaften und Ökosysteme bezeichnet (für eine allgemeinere Definition von ‚ökologischen Einheiten‘ siehe JAX 1999a: 1, 10).

Lebensgemeinschaft und Ökosystem im topographisch definierten Sinn

Als ‚Lebensgemeinschaft‘ wird die Ansammlung von Arten in einem bestimmten Raum zu einem bestimmten Zeitpunkt oder in einem bestimmten Zeitraum bezeichnet (topographische Definition). Es wird von einer individualistischen Vorstellung von Lebensgemeinschaften ausgegangen, d. h. das gemeinsame Auftreten von Arten in einem bestimmten Raum ist das Ergebnis der Umweltbedingungen einerseits und der Ansprüche der Arten andererseits sowie der Besiedlungs- und Aussterbeprozesse der Arten, wobei diese Prozesse stochastische und chaotische Elemente einschließen (GLEASON 1926: 16-26; PEUS 1954: 293-300; BRÖRING & WIEGLEB 1990: 288). Synökologische Erscheinungen im Sinne einer obligat einseitigen oder zweiseitigen Abhängigkeit von Organismen voneinander treten auf (monophage Arten, obligater Mutualismus), beziehen sich aber immer nur auf Artenpaare oder kleine Gruppen von Arten, nicht jedoch auf die gesamte Lebensgemeinschaft. Die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft kann sich in Abhängigkeit von der Entwicklung der Umweltbedingungen im betrachteten Raum mit der Zeit verändern.

Der Begriff der Lebensgemeinschaft ist grundsätzlich dimensionslos zu verstehen. Mit ihm kann sowohl die Artenzusammensetzung eines Dunghaufens als auch die Gesamtheit aller Lebewesen auf der Erde als Lebensgemeinschaft bezeichnet werden. In dieser Arbeit wird ‚Lebensgemeinschaft‘ allerdings nur für relativ kleine räumliche Einheiten bis zu einer Größe verwendet, wie sie in der praktischen Naturschutzliteratur und Teilen der landschaftsökologischen Literatur mit den Ausdrücken ‚Biotop‘, ‚Biotopkomplex‘ und ‚Landschaftsausschnitt‘ beschrieben werden.

Als ‚Ökosystem‘ wird eine Menge von Elementen und die Relationen zwischen diesen Elementen bezeichnet, die mindestens eine biologische Einheit als Element enthalten

⁵⁶ Gemeint ist an dieser Stelle der biologische Artbegriff.

muß⁵⁷. In dieser Arbeit wird von einem topographischen Verständnis von Ökosystemen ausgegangen, d. h. das Ökosystem wird von den in einem bestimmten, geographisch abgrenzbaren Raum enthaltenen, für eine bestimmte Frage relevanten biotischen und abiotischen Elementen gebildet. Des weiteren wird davon ausgegangen, daß auch der Begriff des Ökosystems dimensionslos zu verstehen ist (HABER 1993: 94).

Wenn im weiteren Verlauf dieser Arbeit die Begriffe ‚Lebensgemeinschaft‘ und ‚Ökosystem‘ verwendet werden, ist das hier beschriebene topographische Verständnis gemeint, soweit nicht ausdrücklich auf eine funktionale Bedeutung hingewiesen wird (zu den Begriffen ‚topographisch‘ und ‚funktional‘ siehe JAX 1999a: 61).

Biologische Eigenschaften

Als *biologische Eigenschaften i. w. S.* werden alle Eigenschaften biologischer Einheiten bezeichnet. Dies können biologische Eigenschaften i. e. S., ökologische, fortpflanzungsbiologische, genetische oder demographische Eigenschaften sein. Wenn im weiteren Text nur der Ausdruck ‚biologische Eigenschaften‘ verwendet wird, sind in der Regel die biologischen Eigenschaften i. w. S. gemeint. *Biologische Eigenschaften i. e. S.* sind morphologische, physiologische und ethologische Eigenschaften und deren Realisierung in Raum und Zeit⁵⁸. Damit ist also das gemeint, was in der ökologischen Literatur gemeinhin als die ‚Biologie der Arten‘ oder ‚Bionomie‘ bezeichnet wird (z. B. SCHAEFER 1992). Der Begriff umfaßt in dieser Arbeit auch die fortpflanzungsbiologischen Eigenschaften.

Ökologische Eigenschaften sind biologische Eigenschaften, bei deren Beschreibung die Umwelt mitgedacht werden muß (Beispiele: ökologische Potenz, Resistenz gegenüber widriger Umwelt). Sie beschreiben die Fähigkeit von biologischen Einheiten, unter bestimmten Umweltbedingungen zu überleben. Im Gegensatz dazu beschreiben *fortpflanzungsbiologische Eigenschaften* die Fähigkeit von Organismen, den Genotyp an die nachfolgenden Generationen weiterzugeben und damit zu erhalten (Beispiele: Zahl der Nachkommen, spezifische Zuwachsrate).

Demographische Eigenschaften dienen der Beschreibung von Populationen. Beispiele für demographische Eigenschaften sind Populationsgröße, Populationsdichte, Dispersion der Population, Altersaufbau, Natalität und Mortalität von Populationen. Als wei-

⁵⁷ Diese Definition ist nicht aus den Definitionen in Ökologiebüchern abgeleitet, sondern aus dem allgemeinen Systembegriff.

⁵⁸ Mit dem Ausdruck ‚und deren Realisierung in Raum und Zeit‘ soll die genetisch fixierte *Fähigkeit* beschrieben werden, bestimmte Ausprägungen der morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen in einem bestimmten Raum oder zu einer bestimmten Zeit zu verwirklichen. Damit ist nicht die Realisierung in einem konkreten Fall gemeint.

tere Gruppe von Eigenschaften sind die *genetischen Eigenschaften* zu nennen. Ein Beispiel ist der Heterozyotiegrad als Maß für die genetische Plastizität der Organismen einer Population (z. B. BENDER 1992: 164-166). Die genetischen Eigenschaften werden im Rahmen dieser Arbeit weitgehend vernachlässigt.

(Berücksichtigte Literatur: KEDDY 1992: 159; GITAY & NOBLE 1997: 4; TREPL & HEGER 1999⁵⁹)

Ökologische Strategie

Als *die* ökologische Strategie wird die Gesamtheit aller biologischen Eigenschaften eines Organismus oder einer Art bezeichnet, die im Laufe der Evolution in Auseinandersetzung mit der Umwelt entwickelt worden sind und denen eine Funktion für die Sicherung des Überlebens unter bestimmten Umweltbedingungen (Anpassungswert einer biologischen Eigenschaft) zugeordnet werden kann (vgl. WILBUR et al. 1974: 805; STEARNS 1992: 206). Dabei umfaßt ‚Überleben‘ die Existenzsicherung der Organismen selber sowie die Sicherung der Reproduktion. Die ökologische Strategie kann entsprechend biologische Eigenschaften i. e. S., aber auch genetische Eigenschaften umfassen⁶⁰. Der Begriff der Strategie soll hier aber auch für die Gesamtheit der fortpflanzungsbiologischen Eigenschaften oder für Gruppen von biologischen Eigenschaften verwendet werden, die einen Anpassungswert für einzelne Umweltfaktoren oder für bestimmte Komplexe solcher Umweltfaktoren haben (vgl. SOUTHWOOD 1988: 4-6; SOUTHWOOD spricht allerdings in diesem Zusammenhang von Taktik, nicht von Strategie). In diesen Fällen werde ich aber nicht mehr von *der* ökologischen Strategie, sondern nur noch von Teilstrategien sprechen, z. B. von der Reproduktionsstrategie. Ein Beispiel für eine umweltbezogene Teilstrategie wären die Anpassungen an die saisonalen Schwankungen von Temperatur, Niederschlag und Nahrungsangebot, die bestimmte morphologische Merkmale, die Fähigkeit zur Dormanz und die Migrationsfähigkeit umfassen können.

Migration, Explorationswanderung

Migration oder Wanderung i. w. S. bezeichnet alle Ortswechsel, die aus dem Heimatgebiet (vgl. Definition Aktionsraum) herausführen. *Migration oder Wanderung i. e. S.* ist ein *gerichteter* Ortswechsel von Teilen einer Population oder der gesamten Population

⁵⁹ TREPL, L. & HEGER, T., 1999: Funktionelle Gruppen. unveröff. Manuskript.

⁶⁰ Manche Autoren sprechen auch von demographischen Strategien. Diesem Sprachgebrauch soll hier aber nicht gefolgt werden, da die demographischen Eigenschaften das Resultat der Wechselwirkungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. bzw. den reproduktionsbiologischen Eigenschaften und den Umwelteigenschaften sind, also keine vererbaren Eigenschaften von Organismen oder Arten.

aus dem gewohnten Heimatgebiet heraus, dem eine Rückkehr der Organismen oder ihrer Nachkommen zum Ausgangsort folgt. Diese Form des Ortswechsels dient dem Aufsuchen von Teilhabitaten, die während verschiedener Lebensphasen genutzt werden, oder sie hat die Funktion, *zeitweise* ungünstigen Umweltbedingungen auszuweichen. Ortswechsel innerhalb einer Lebensphase sind also keine Migrationen. Entscheidend ist nicht, daß bestimmte *Orte* immer wieder aufgesucht werden, sondern nur, daß die Richtung der Bewegung festgelegt ist und daß es eine „Rückwanderung“ gibt, die etwa in den gleichen Raum zurückführt, in dem der Ausgangsort der Wanderung lag. Dabei kann die Rückkehr in der gleichen Generation erfolgen (Beispiel: saisonale Wanderungen der Amphibien, Zugvögel oder Wanderung von Aalen und Lachsen) oder aber in der Folgegeneration (Beispiel: Wanderfalter und wahrscheinlich auch einige Wanderlibellen).

Bei *Explorationswanderungen* (engl. meist: dispersal) gibt es dagegen *keine fixierte Richtung* der Ortswechsel oder es erfolgt *keine Wiederkehr* zum Ausgangsort oder -raum. Explorationswanderungen können von einzelnen Individuen oder Teilen einer Population, beispielsweise von ganzen Lokalpopulationen, ausgeführt werden. Explorationswanderungen dienen dem *dauerhaften* Ausweichen vor ungünstigen Umweltbedingungen und dem Aufsuchen von Gebieten mit günstigeren Überlebensvoraussetzungen. Dem Begriff der Explorationswanderungen ist beispielsweise der Begriff der Dismigration zuzuordnen.

Lebensprozeß, Lebensphase

Als *Lebensprozeß* läßt sich allgemein die zeitliche Abfolge von physiologischen, morphologischen und ethologischen Eigenschaften bezeichnen. Lebensprozesse können, je nachdem, welche biologischen Phänomene beschrieben und erklärt werden sollen, zu unterschiedlich großen Komplexen zusammengefaßt werden, z. B. alle Lebensprozesse, die im Zusammenhang mit Wachstum und Entwicklung relevant sind. Wenn im weiteren Verlauf dieser Arbeit der Begriff ‚Lebensprozesse‘ benutzt wird, sind diese Komplexe der zeitlichen Abfolge der biologischen Eigenschaften i. e. S. gemeint. Neben ‚Wachstum‘ und ‚Entwicklung‘ werden in dieser Arbeit folgende Lebensprozesse in diesem Sinne unterschieden (vgl. TEMBROCK 1991: 203-209):

- Aufsuchen, Inbesitznahme, Verteidigung und ggf. Aufnahme von Ressourcen (z. B. Nahrung, Versteck, Brutplatz, Ruheplatz) und Habitaten;
- Aufsuchen von Partnern, Werbung, Verteidigung des Partners sowie Paarung;
- Meidung hemmender oder schädigender Ausprägungen von Faktoren der physiologischen Umwelt (Flucht und Migrationsphänomene) oder Schutz davor durch andere Mechanismen (Verstecken, Tarnung, Abschreckung, Gift, Verteidigung);

- Dormanz;
- Reproduktion: Brutvorsorge (z. B. Wahl des Eiablageplatzes), Eiablage oder Geburt, Brutfürsorge und -pflege.

Als *Lebensphasen* werden in dieser Arbeit Zeitabschnitte im Leben eines Organismus mit einer charakteristischen *Kombination* der oben genannten Lebensprozesse bezeichnet. Die verschiedenen Lebensphasen unterscheiden sich bezüglich der Kombination dieser Lebensprozesse und diese Kombination findet sich bei allen Individuen einer Population gleichen Entwicklungsstadiums oder Teilen davon in gleichartiger Weise. Folgende Lebensphasen werden in dieser Arbeit unterschieden:

- Phase, die primär der Stoff- und Energieaufnahme und damit dem Wachstum oder der Entwicklung dient;
- Phase, die ausschließlich der Entwicklung dient (z. B. Puppenphase bei vielen holometabolen Insekten);
- Reproduktionsphase;
- Phase der aktiven oder passiven Überdauerung ungünstiger Perioden;
- Phase der Migration i. e. S.;
- Phase der Explorationswanderung.

Es müssen nicht immer alle Lebensphasen getrennt in der oben aufgelisteten Form vorliegen. Beispielsweise sind bei vagabundierenden Arten die Reproduktionsphase und die Phase der Explorationswanderung oft kombiniert. Beispiele dafür unter den Tagfaltern sind die zweite Generation vom Schwalbenschwanz (*Papilio machaon*; vgl. BRUNZEL 1996: 39), die Weißlingsarten *Pieris brassicae* und *P. rapae* sowie der Gemeine Gelbling (*Colias hyale*). Bei nomadisierenden⁶¹ Arten wiederum sind Reproduktions- und Migrationsphase kombiniert.

Manche Lebensphasen lassen sich nur einem Teil der Arten oder bei einem Teil der Organismen einer Art zuordnen. Zugvögel weichen z. B. der ungünstigen Periode in ihren Brutgebieten durch Migration aus, weshalb sie keine ungünstige Periode überdauern müssen. Eine entsprechende Lebensphase tritt daher bei ihnen nicht auf. Außerdem kann die Abgrenzung der Lebensphasen voneinander schwierig sein, weil sie ineinandergreifen. So kann sich die Phase, die primär der Stoff- und Energieaufnahme dient, bei

⁶¹ Als Nomaden werden hier Tierarten oder bestimmte Entwicklungsstadien dieser Arten bezeichnet, die mehr oder weniger ständig Migrationen i. e. S. durchführen (Beispiel: Huftierherden in den Savannen Afrikas - SCHWERDTFEGGER 1979: 255 f.). Ein festes Heimatgebiet läßt sich nicht sinnvoll abgrenzen. Demgegenüber handelt es sich bei Vagabunden um Tierarten oder deren Entwicklungsstadien, die, zum Teil unterbrochen durch andere Lebensphasen (z. B. Reproduktionsphase bei Vögeln), mehr oder weniger ständig Explorationswanderungen durchführen (Beispiel: Lerchenarten in der Nama-Karoo-Wüste in Südafrika - FAHSE & WISSEL 1998).

Vögeln nach der Jungenaufzucht mit der Reproduktionsphase überschneiden, wenn die Jungvögel noch eine Zeitlang gelegentlich gefüttert werden.

Aktionsraum

Als ‚Aktionsraum‘ wird allgemein der Raum bezeichnet, in dem die Aktivitäten eines Organismus, eines sozialen Verbandes oder der Individuen einer Population stattfinden. Der Aktionsraum, innerhalb dessen alle Aktivitäten während einer Lebensphase liegen, wird als ‚Heimatgebiet‘ bezeichnet (in Anlehnung an SCHWERDTFEGGER 1979: 211; engl.: home range). Demgegenüber wird der Aktionsraum, innerhalb dessen alle Ortswechsel eines Organismus, eines sozialen Verbandes oder der Individuen einer Population während eines Zeitraumes von mehr als einer Lebensphase liegen, als ‚Migrationsraum‘ bezeichnet (vgl. dazu auch SOUTHWOOD 1977: 343 - Begriff des migratory range), soweit es sich bei den Ortswechseln um Migrationen i. e. S. handelt. Handelt es sich dagegen um Explorationswanderungen, wird in dieser Arbeit vom ‚Aktionsraum für Explorationswanderungen‘ gesprochen. Zu unterscheiden ist zwischen dem tatsächlich verwirklichten Aktionsraum und dem potentiellen, wobei letzterer den Raum beschreibt, der von einem Organismus, einem sozialen Verband oder den Individuen einer Population für die entsprechenden Aktivitäten aufgrund der Eigenschaften dieser biologischen Einheiten genutzt werden *könnte*.

Landschaft

Mit ‚Landschaft‘ wird in dieser Arbeit eine Gruppe von benachbarten ökologischen Raumeinheiten bezeichnet, die nach bestimmten Kriterien klassifiziert und abgegrenzt sind. Man könnte auch von einer ökologischen Raumeinheit höherer Ordnung sprechen. Mit diesem Begriff der ‚Landschaft‘ soll die räumliche Dimension von materiellen Gegenständen in einem betrachteten Raum betont werden, also deren Ausdehnung und Form (Geometrie), sowie die Lagebeziehungen dieser Gegenstände zueinander (Topologie) oder die räumliche Varianz der Ausprägung bestimmter Eigenschaften dieser Gegenstände (z. B. Temperatur, Wassergehalt). Der Begriff ist prinzipiell dimensionslos zu verstehen, d. h. er kann auf Raumausschnitte sehr unterschiedlicher Größenordnungen angewendet werden (z. B. für einen Kubikzentimeter Boden ebenso wie für die gesamte Biosphäre). Kulturelle und ästhetische Dimensionen sind in diesem Landschaftsbegriff ausgegrenzt. Der Begriff liegt also auf einer ganz anderen kategorialen Ebene als der Landschaftsbegriff der Alltagssprache, der Landschaftsarchitektur oder der Landschaftsgeographie.

(Berücksichtigte Literatur: TREPL 1994b; FORMAN 1995: XVI; HABER 1995: 600 f.; WIENS 1995; ZONNEVELD 1995: 4 f.; HABER 1996)

4.2 Die Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten oder ihrer Reaktion auf gerichtete Veränderungen der Umwelt

Wie in der Einleitung zu Kap. 4 bereits dargestellt, wird als Voraussetzung für die Möglichkeit der Indikation von Arten durch andere Arten angesehen, daß die indizierten Arten und die Indikatorarten unter den gegebenen Umweltbedingungen in einem betrachteten Raum überlebensfähig sind oder daß sich ihre Überlebensfähigkeit bei zu erwartenden Umweltveränderungen im Bezugsraum in ähnlicher Weise verändert.

Um die Überlebensfähigkeit abschätzen zu können, ist zunächst Voraussetzung, daß die Umweltbedingungen in geeigneter Weise beschrieben werden. Was dabei zu beachten ist, wird in Kap. 4.2.1 ausgeführt. Die Wirkung der Umwelt auf die Arten wird durch deren biologische Eigenschaften beeinflusst. Der Beschreibung dieser Eigenschaften ist Kap. 4.2.2 gewidmet. Die Überlebensfähigkeit läßt sich, stark vereinfacht ausgedrückt, aus den Umweltbedingungen und den Ausprägungen der biologischen Eigenschaften ableiten. Wie dies geschehen kann, welche Probleme dabei auftreten und welche Lösungsmöglichkeiten für die Probleme bestehen, soll in Kap. 4.2.3 dargestellt werden. In Kap. 4.2.4 erfolgt eine Zusammenfassung der in den drei vorangegangenen Unterkapiteln erläuterten Zusammenhänge.

4.2.1 Die Beschreibung der Umwelt der biologischen Einheiten

Ziel dieses Unterkapitels ist es zu klären, was bei der Umweltbeschreibung der betrachteten biologischen Einheiten beachtet werden sollte, um die für die Naturschutzplanung erforderlichen Prognosen der Überlebensfähigkeit von Arten in einem bestimmten Raum mit gegebenen Umweltbedingungen oder aber der Reaktion von Arten auf Umweltveränderungen mit einer für das betrachtete Problem ausreichenden Validität, Reliabilität und Sensitivität erstellen zu können. Wie im Kap. 2.2.1 (,Definition von Planung‘) dargestellt, kommt einer hohen *Zuverlässigkeit* der Prognosen im Rahmen von Planungen insbesondere bei möglichen irreversiblen und zugleich negativ zu bewertenden Handlungskonsequenzen eine große Bedeutung zu. Zunächst werde ich auf die Notwendigkeit und die Vorteile einer organismenzentrierten Umweltbeschreibung eingehen (Kap. 4.2.1.1).

Soweit die Differenzierung zwischen Organismus, Lokalpopulation, Metapopulation und Art für das Verständnis nicht zwingend erforderlich ist, wird im weiteren Text vereinfachend der Ausdruck ‚Eigenschaften der Art⁶²‘ verwendet, auch wenn man genaue genommen von den Eigenschaften der Organismen einer oder verschiedener Populationen sprechen müßte.

⁶² Gemeint ist hier der typologische Artbegriff.

Für eine adäquate Beschreibung der Umwelt müssen nicht nur die materialen Umweltfaktoren berücksichtigt werden, sondern auch deren räumliche und zeitliche Variabilität, denn bei gleicher durchschnittlicher Ausprägung, aber unterschiedlichem Schwankungsregime oder unterschiedlicher Verteilung im Raum kann die Überlebensfähigkeit variieren. Stellt man diesen Zusammenhang in komprimierter und stark vereinfachter Form in einem dreidimensionalen Achsensystem dar, ergibt sich das in Abb. 8 dargestellte Bild: Auf einer Achse sind die materialen Umweltfaktoren angeordnet, auf den beiden übrigen Achsen die Eigenschaften, mit denen die räumliche und zeitliche Variabilität der materialen Umweltfaktoren beschrieben werden kann. In Wirklichkeit ist die Zahl der Achsen, die zur Beschreibung der ökologischen Nische benötigt werden, sehr viel größer. Mehr als drei Achsen sind aber graphisch nicht darstellbar. Die Darstellung der Umweltfaktoren erfolgt in Kap. 4.2.1.2. Dabei werden die materialen Umweltfaktoren vernachlässigt. Für sie liegt mit vorhandenen Lehrbüchern und anderen Publikationen bereits eine große Zahl an zusammenfassenden Arbeiten vor. Vielmehr liegt der Schwerpunkt auf einer Zusammenstellung der Faktoren, die der Beschreibung der zeitlichen und räumlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren dienen.

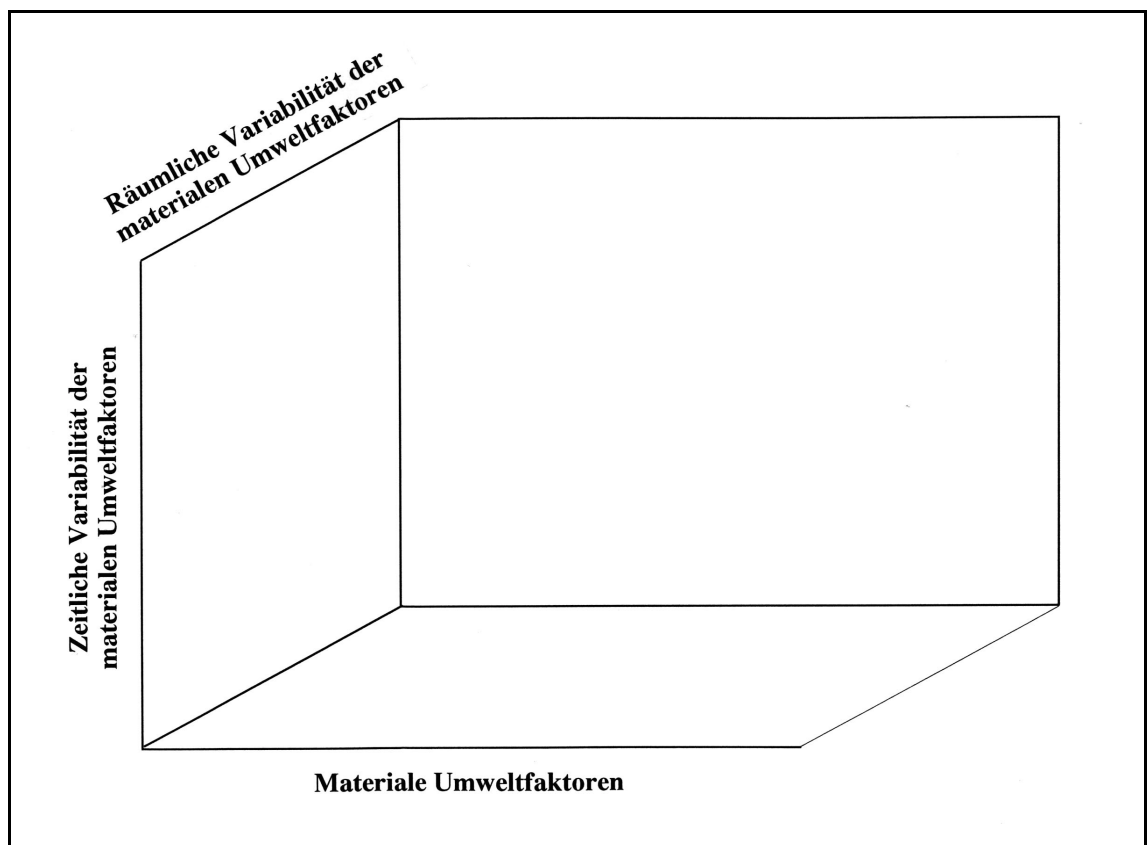


Abb. 8: Schematisierte Darstellung des Umweltrahmens, der für die Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten berücksichtigt werden muß

Die formalen Umweltfaktoren beziehen sich *zunächst* auf die materialen Umweltfaktoren, die Bestandteil der physiologischen Umwelt der Arten sind, also beispielsweise auf die Menge der von den Arten benötigten Ressourcen, auf die Dichte von Prädatoren und Konkurrenten oder auf den Wassergehalt des Bodens. Für viele Anwendungen in der Naturschutzplanung, aber auch für die Anwendung in der Landschaftsökologie⁶³, wären Modelle, bei denen sich die formalen Faktoren direkt auf die Faktoren der physiologischen Umwelt beziehen, zu komplex. Mögliche Vereinfachungen, z. B. durch den Habitatbegriff, werden in Kapitel 4.2.1.3 behandelt. Die formalen Eigenschaften können dann auch auf die Objekte bezogen werden, die durch diese Vereinfachungen beschrieben werden.

4.2.1.1 Organismenzentrierte Beschreibung versus beobachterzentrierte Beschreibung der Umwelt

Die Auswahl und die Skalierung der von Ökologen für die Klärung einer bestimmten Frage berücksichtigten Umweltfaktoren von Arten wird unter anderem bestimmt durch den Erkenntnisstand bzw. die darin enthaltenen Theorien⁶⁴, die Festlegung von Maßeinheiten und die Entwicklung von geeigneten Meßverfahren. Die Beschreibung der Umwelt über diese Faktoren erfolgt zunächst zwangsläufig aus einer Beobachterperspektive (vgl. LUHMANN 1984: 244 f.). Diese Art der Umweltbeschreibung kann dazu führen, daß nicht beobachtet wird, was eigentlich für einen Organismus Umwelt sein kann, sondern nur, was aus der Beobachterperspektive dessen Umwelt zu sein scheint, etwa weil eine räumliche Nähe festgestellt wird (vgl. PEUS 1954: 275 f., 283, 292). Außerdem werden oft, z. B. aus Gründen der Reproduzierbarkeit der Beobachtungen, unabhängig von der Perspektive der beobachteten Systeme (Organismen) einheitliche Kriterien angelegt, z. B. einheitliche Zeitmaßstäbe für Organismen mit sehr unterschiedlicher Generationsdauer. Diese Art der Beschreibung wird im weiteren Text als *beobachterzentrierte* Beschreibung bezeichnet. Sie kann, da sie teilweise für die Organismen irrelevante Eigenschaften der Außenwelt berücksichtigt und andererseits Gefahr läuft, Umweltfaktoren zu vernachlässigen, zu Fehlern bei der Erklärung und Prognose von ökologischen Phänomenen führen.

⁶³ Unter Landschaftsökologie verstehe ich hier, stark abweichend von dem ursprünglichen Sinn etwa bei TROLL 1939 u. 1968, aber in weitgehender Übereinstimmung mit dem heutigen Gebrauch vor allem in der angloamerikanischen Ökologie (FORMAN & GODRON 1986: VII; WIENS 1995: 1 f.), die Teildisziplin innerhalb der Ökologie, die sich mit dem Einfluß der räumlichen Struktur einer Landschaft (in dem in Kap. 4.1 definierten Sinne) und deren Dynamik auf ökologische Prozesse sowie mit dem Einfluß der Organismen auf diese räumliche Struktur und ihre Dynamik beschäftigt.

⁶⁴ POPPER 1984: 76: „*Es gibt keine reinen Beobachtungen: sie sind von Theorien durchsetzt und werden von Problemen und von Theorien geleitet.*“ (Hervorhebung im Original)

Dem steht die *organismenzentrierte* Beschreibung der Umwelt der Arten gegenüber, bei der explizit versucht wird, nur die für die betrachteten biologischen Einheiten relevanten Umweltfaktoren zu berücksichtigen, zudem unter Berücksichtigung dessen, wie sie sich für die Organismen einer Art „darstellen“: Eine einmonatige Trockenperiode bedeutet z. B. populationsökologisch für die Organismen einer langlebigen Art etwas anderes als für Organismen einer Art, die in dieser Zeit zehn Generationen hervorbringen können (z. B. PEUS 1954; SOUTHWOOD 1977: 340-344; ADDICOTT et al. 1987; KOLASA & ROLLO 1991: 10-12; zu den Begriffen ‚beobachter-‘ und ‚organismenzentriert‘ siehe MACMAHON et al. 1978 u. 1981 sowie JAX et al. 1996: 527 u. 530 f.).

Außerdem sind alle Phänomene, die die Umwelt auf der Ebene von Lokal- oder Metapopulationen bewirkt, das Ergebnis der Wirkungen auf die Einzelorganismen. So ergibt sich die Dispersion einer Population aus der Verteilung der Individuen im Raum und die Populationsdynamik ist eine Konsequenz der Lebensdauer und Fekundität der einzelnen Organismen (vgl. Abb. 7 in der Einleitung zu Kap. 4). Diesem Zusammenhang tragen neuere populationsökologische Modelle Rechnung, die auf dem Verhalten und der Reaktion von Individuen aufbauen (individuenbasierte Modelle). Dies erfordert eine zentrale Stellung des Organismus bei der Untersuchung und Beschreibung ökologischer Phänomene.

Eine organismenzentrierte Beschreibung unterscheidet sich dadurch von einer beobachterzentrierten Beschreibung, daß sie versucht, sich bei der Beschreibung soweit wie möglich der Perspektive anzunähern, die der Einzelorganismus von seiner Umwelt anfertigt (um in der Terminologie der Theorie selbstreferentieller Systeme zu sprechen). Natürlich ist es nicht möglich, quasi in die „Haut“ des Organismus zu „schlüpfen“, und es wäre deshalb abwegig, von einer Organismenperspektive so zu sprechen, als ob dies gemeint wäre. Letztendlich bleibt auch bei einer organismenzentrierten Beschreibung die Beobachterposition des Wissenschaftlers erhalten, weil er nicht anders kann, als die Umwelt des Organismus mit den ihm zur Verfügung stehenden Begriffen zu beschreiben.

Er kann aber versuchen, die von ihm beobachtbaren Tatsachen in der Umwelt des Organismus mit seinen Begriffen organismenorientiert zu rekonstruieren. Dazu muß er die Informationen so ordnen und filtern, daß sein Interesse auf diejenigen Objekte und deren Eigenschaften in der Außenwelt des Organismus konzentriert wird, die für den Organismus oder, abstrahiert, für die entsprechende Art relevant sind⁶⁵, d.h. die auf die Orga-

⁶⁵ Gemeint ist hier wiederum primär der typologische Artbegriff. Es soll nach Umweltfaktoren gesucht werden, die auf die Individuen wirken *können*, die aufgrund ihrer Merkmale einer Art zugeordnet werden. Es sollen aber nicht alle *denkbaren* Faktoren ermittelt werden, also z. B. solche nicht, die bei einer Erweiterung des Areals oder, spekulativ, auch auf einem anderen Planeten für die Vertreter einer Art relevant werden könnten, sondern nur diejenigen, die im derzeitigen Verbreitungsgebiet für ihn relevant werden können.

nismen einer Art wirken können oder auf die diese Organismen eine Wirkung ausüben können. Dabei lassen sich zwei Stufen unterscheiden. Auf der ersten Stufe werden alle Umweltfaktoren berücksichtigt, die einen Einfluß auf die betrachteten biologischen Einheiten ausüben oder ausüben können (ökologische Umwelt). Auf der zweiten Stufe erfolgt eine Beschränkung auf die *unmittelbar wirksamen* Umweltfaktoren (physiologische Umwelt). Für diesen Übergang von der ersten zur zweiten Stufe ist eine Transformation der nur indirekt wirksamen Faktoren der ökologischen Umwelt in die Faktoren der physiologischen Umwelt erforderlich (vgl. PEUS 1954: 274 f.⁶⁶). Dies ist natürlich nur möglich, wenn die Kausalzusammenhänge oder Korrelationen zwischen den indirekt wirksamen Umweltfaktoren und den Faktoren der physiologischen Umwelt mit ausreichender Genauigkeit bekannt sind.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß eine organismenzentrierte Beschreibung der Umwelt prinzipiell höhere Prognosequalitäten für die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft oder aber für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit einzelner Arten bei gegebenen Umweltbedingungen erwarten läßt. Zwei Stufen zunehmend organismenzentrierter Beschreibung lassen sich unterscheiden:

1. Beschränkung auf die direkt *oder* indirekt wirksamen Umweltfaktoren (ökologische Umwelt). Die Eigenschaften der Außenwelt der Organismen, die keine Wirkung auf die Organismen ausüben, bleiben unberücksichtigt.
2. Weitere Einschränkung auf die direkt wirksamen Umweltfaktoren (physiologische Umwelt).

4.2.1.2 Die zeitliche und räumliche Variabilität der Umwelt

Alle materiellen Gegenstände haben eine räumliche und eine zeitliche Dimension. Die Bedeutung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren für das Überleben der Organismen und Populationen und damit auch für die Artenzusammensetzung von Lebensgemeinschaften wird in der Ökologie zunehmend erkannt und unter den Begriffen *räumliche und zeitliche Heterogenität* thematisiert (Übersicht bei MCINTOSH 1991)⁶⁷. Eine zentrale, neuere Theorie ist die patch-dynamics-Theorie (PICKETT & THOMPSON 1978; PICKETT & WHITE 1985).

⁶⁶ Der dort verwendete Begriff der ‚ökologischen Umwelt‘ entspricht dem Begriff der physiologischen Umwelt, wie er in der vorliegenden Arbeit verwendet wird.

⁶⁷ Wichtige zusammenfassende Arbeiten der letzten 15 Jahre sind FORMAN & GODRON 1986, SHORROCKS & SWINGLAND 1990, KOLASA & PICKETT 1991, HANSSON 1992, VOS & OPDAM 1993, DOVER 1994, FORMAN 1995, HANSSON, FAHRIG & MERRIAM 1995, SETTELE et al. 1996, TILMAN & KAREIVA 1997.

Die Überlebensfähigkeit von Organismen wird bestimmt durch das Verhältnis des Nutzens bestimmter Aktivitäten und der Kosten dieser Aktivitäten für den Organismus. Diese Kosten-Nutzen-Verhältnisse werden durch die räumliche und zeitliche Variabilität der Umwelt beeinflusst. Dies sei an einem Beispiel erläutert. Liegen Ressourcen (z. B. Brutplatz und Nahrungsplätze) weit auseinander, so sind die „Kosten“ für deren Aneignung relativ hoch. Zu den Kosten zählt beispielsweise die Erhöhung des Mortalitätsrisikos durch Prädatoren oder letale Ausprägungen von materialen Umweltfaktoren, auf die die Organismen auf der Suche nach den Ressourcen und während ihrer Aneignung treffen können. Folge ist eine geringere Reproduktionsleistung oder ein erhöhtes Mortalitätsrisiko, verglichen mit einer Umwelt, in der die Ressourcen eine geringere *Entfernung* haben (vgl. SAUNDERS 1990; ENS et al. 1992). Ist außerdem die *Zeitspanne* mit günstiger Ausprägung der materialen Umweltfaktoren, in der ein Netto-Ressourcengewinn verbleibt, so gering, daß der Überschuß in der günstigen Phase nicht ausreicht, um den Ressourcenverbrauch in der ungünstigen Phase zu decken, ist der Organismus in dieser Umwelt nicht überlebensfähig.

Die Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität muß in einer Weise erfolgen, daß auf der Basis dieser Beschreibung die Kosten-Nutzen-Verhältnisse, die bei den Organismen einer Art unter bestimmten Umweltbedingungen zu erwarten sind, mit ausreichender Qualität prognostiziert werden können und damit deren Überlebensfähigkeit unter diesen Bedingungen.

Nachfolgend wird versucht, die formalen Umweltfaktoren, die für eine adäquate Beschreibung der Umwelt der Arten relevant sein können, systematisch abzuleiten. Dafür ist es zunächst sinnvoll, die räumliche und die zeitliche Dimension von Objekten in der Außenwelt der Organismen (z. B. Ressourcen) oder die räumliche und zeitliche Varianz der Ausprägung der materialen Umweltfaktoren isoliert voneinander zu betrachten. Dies erleichtert die Identifizierung bestimmter biologischer Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten beeinflussen, wenn sie mit bestimmten Ausprägungen dieser Umweltfaktoren konfrontiert werden. Tatsächlich kommt jedem materialen Umweltfaktor immer eine räumliche *und* eine zeitliche Dimension zu, d. h. jeder Schwankung eines materialen Umweltfaktors kommt immer auch eine räumliche Ausdehnung zu und jedes räumliche Muster eines materialen Umweltfaktors ist Veränderungen mit der Zeit unterworfen. Für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten müssen die räumliche und die zeitliche Dimension also letztendlich gemeinsam betrachtet werden. Einige formale Umweltfaktoren lassen sich sogar erst auf dieser Ebene der kombinierten Betrachtung sinnvoll beschreiben.

Ich werde mich zuerst auf die räumliche Variabilität der materialen Umweltfaktoren konzentrieren, anschließend die zeitliche Variabilität erörtern und schließlich auf die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität eingehen. Abschließend wird

dargestellt, inwieweit der Untersuchungsgegenstand und Maßstabsfragen die Auswahl der formalen Umweltfaktoren und deren Skalierung beeinflussen.

In der Literatur wird zur Beschreibung der in diesem Kapitel zu behandelnden Phänomene häufig das Wort ‚Heterogenität‘ verwendet, während im oben stehenden Text bislang vorwiegend von ‚Variabilität‘ gesprochen wurde. Die beiden Ausdrücke werden in dieser Arbeit synonym im Sinne von ‚Uneinheitlichkeit‘ benutzt und drücken damit beide den Gegensatz zu ‚Homogenität‘ oder ‚Einheitlichkeit‘ aus (für eine mögliche Differenzierung der beiden Begriffe siehe KOLASA & ROLLO 1991: 2).

Die Beschreibung der räumlichen Variabilität der Umwelt

Die Disziplinen, die die benötigten Begriffe und Gesetze für die Beschreibung der räumlichen Ausdehnung, der Form und der Lage von Objekten (diskrete Ausbildung oder Betrachtungsweise) oder der räumlichen Variation der materialen Umweltfaktoren (kontinuierliche Ausbildung oder Betrachtungsweise ohne scharfe Grenzen) zur Verfügung stellen können, sind die Geometrie und die Topologie (vgl. für die Geographie HARD 1973: 181-183; WERLEN 1997: 235). Die räumliche Ausdehnung von Objekten läßt sich durch die Begriffe und die Maße für die drei Raumdimensionen beschreiben (‚Länge‘, ‚Breite‘ und ‚Höhe‘). Für die Beschreibung der Lage eines Objekts oder Punktes ist einerseits ein Distanzmaß notwendig und andererseits der Winkel einer (gedachten) Verbindungslinie zwischen diesem Objekt oder Punkt und einem zweiten zu einer Bezugslinie. Die Linien können in einem Koordinatensystem festgelegt sein, dessen Nullpunkt der Schnittpunkt der drei oben genannten Raumdimensionen bildet. Ist dieser Schnittpunkt fixiert, wie beispielsweise beim Gauß-Krüger-Koordinatensystem, ist für jeden Punkt in diesem Koordinatensystem dessen Lage festgelegt. Aufbauend auf die Grundbegriffe der Geometrie lassen sich folgende Eigenschaften, die der Beschreibung der räumlichen *Ausdehnung* einzelner Objekte dienen, ableiten:

- 1) Die geometrischen Grundformen: Punkt, Linie, Fläche, Körper
- 2) *Qualitative* Angaben (nominal skalierte Begriffe) zur näheren Beschreibung der Formen: z. B. gerade oder gewellte Grenzlinien; Dreieck, Viereck
- 3) Maße zur *quantitativen* Beschreibung der geometrischen Formen: Längen-, Flächen- und Raummaße

Für die Beschreibung der *Lage* einzelner Objekte in einem Koordinatensystem oder mehrerer Objekte zueinander sind unter Rückgriff auf die Topologie Distanzmaße und Winkel zu nennen. Mit Hilfe dieser Größen lassen sich bei zweidimensionaler Betrachtung sämtliche Lagebeziehungen beschreiben (z. B. Nachbarschaftsbeziehungen, Ausrichtung der Objekte zueinander).

Die Beschreibung der zeitlichen Variabilität der Umwelt

Es wird davon ausgegangen, daß die Möglichkeiten zur Beschreibung der zeitlichen Variabilität von materialen Umweltfaktoren durch die Begriffe, die von der Physik für die Beschreibung von zeitlich variablen Phänomenen wie elektromagnetischen oder akustischen Wellen zur Verfügung gestellt werden, beschränkt sind. Für die Beschreibung *einzelner* Schwankungen oder, allgemeiner formuliert, Änderungen materialer Umweltfaktoren, die im weiteren Text vereinfachend als ‚Faktorenschwankungen‘ bzw. ‚Faktorenänderungen‘ bezeichnet werden sollen⁶⁸, sind dies (vgl. SOUSA 1984: 357; PICKETT & WHITE 1985: 374-377):

- der Grad der Veränderung einer Größe, also die Differenz zwischen dem maximalen und dem minimalen Wert, den die Größe im Verlauf einer Faktorenänderung annimmt; bei Faktorenschwankung: Amplitude;
- die Dauer einer Faktorenänderung;
- die Geschwindigkeit der Faktorenänderung;
- der Zeitpunkt, bei dem ein bestimmter Wert über- oder unterschritten wird, und der Zeitraum, für den ein bestimmter Wert über- oder unterschritten wird.

Einige dieser Größen sind in Abb. 9 graphisch dargestellt. Für die Beschreibung einer *Gruppe* von Faktorenänderungen werden folgende Eigenschaften vorgeschlagen:

- die zeitliche Abfolge von Faktorenänderungen;
- die *Varianz* von Amplitude, Dauer, Geschwindigkeit oder Zeitpunkt bzw. -raum der Faktorenänderungen.

Bezüglich der zeitlichen Abfolge lassen sich als grobe Typen zunächst gerichtete Faktorenänderungen, regelmäßige und unregelmäßige Faktorenschwankungen unterscheiden (z. B. HABER 1983: 19, zurückgehend auf VAN LEEUWEN). Bei den unregelmäßigen Faktorenschwankungen können zwei Extremfälle differenziert werden, die sich in der ökologischen Literatur immer wieder finden:

- Faktorenschwankungen, bei denen die ungünstige Phase sehr viel kürzer als die günstige Phase ist. Bei sehr diskreten Ereignissen spricht man in solchen Fällen unter bestimmten Bedingungen von Störung (vgl. WHITE & PICKETT 1985: 7).
- Faktorenschwankungen, bei denen die günstige Phase im Verhältnis zur ungünstigen Phase sehr kurz ist. Solche Situationen werden oft als ephemere Situationen

⁶⁸ Faktorenänderungen umfassen alle Veränderungen materialer Umweltfaktoren, einschließlich gerichteter Faktorenänderungen. Als Faktorenschwankungen werden dagegen nur die regelmäßig oder unregelmäßig *wiederkehrenden* Veränderungen der materialen Umweltfaktoren bezeichnet, wobei die Änderungen um einen Mittelwert pendeln oder von einer Grundlinie aus erfolgen.

bezeichnet (Beispiele: Kot von Wirbeltieren, Pionierstandorte in Wäldern). Ob es sich im Einzelfall um eine ephemere Situationen handelt, wird von den betroffenen ökologischen Phänomenen (z. B. Nahrungssuche, Populationsdynamik) und den davon abhängigen zeitlichen Maßstäben der betrachteten Arten abhängen.

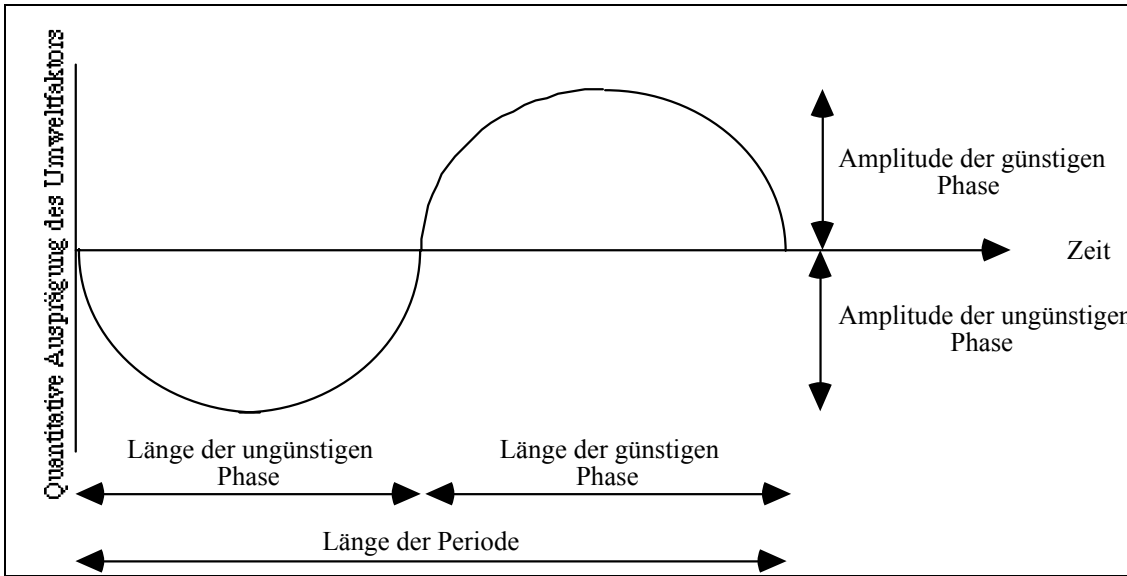


Abb. 9: Größen zur Charakterisierung einzelner Faktorenschwankungen

Faktoren, die der kombinierten Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt dienen

Wie oben dargestellt, ist für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten eine kombinierte Betrachtung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren erforderlich⁶⁹. Bei dieser Kombination kann man entweder von der zeitlichen Variabilität oder der räumlichen Variabilität ausgehen und die jeweils andere Dimension ergänzen. Wie man vorgeht, wird davon abhängen, welches ökologische Phänomen man unter welcher Fragestellung betrachtet. Ich möchte die Vorgehensweise exemplarisch aufzeigen und dabei von der zeitlichen Variabilität ausgehen.

Beispielsweise kann es für die Abschätzung der Populationsentwicklung sinnvoll oder notwendig sein zu ermitteln, in welchem Raum die Ausprägung eines materialen Umweltfaktors einen bestimmten Wert für einen bestimmten Zeitraum über- oder unter-

⁶⁹ Die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität könnte man auch als Raum-Zeit-Dynamik der materialen Faktoren bezeichnen.

schreitet. Vereinfacht ausgedrückt könnte man fragen: Welcher Raum ist von einer Faktorenschwankung mit einer bestimmten Intensität⁷⁰ betroffen? Wir werden diesem Beispiel bei der Darstellung möglicher Anpassungen an die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität der Umwelt in Kap. 4.2.2.4 unter dem Ausdruck ‚räumliche Korrelation von Faktorenschwankungen‘ wieder begegnen.

Die Bedeutung der Vorhersagbarkeit

Eine weitere Eigenschaft, die bei der Umweltbeschreibung Berücksichtigung finden sollte, ist die *Vorhersagbarkeit* bestimmter Faktoren der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt. Die Abschätzung, ob die Ausprägung eines bestimmten formalen Umweltfaktors für einen Organismus vorhersagbar ist, erfordert jedoch bereits die Berücksichtigung biologischer Eigenschaften der Arten (z. B. die Rezeptionsfähigkeit für bestimmte Umweltfaktoren; siehe Kap. 4.2.2.2 bis 4.2.2.4). Zwei Dinge sind bei dieser Eigenschaft zu beachten. Erstens ist es wichtig, den Faktor der zeitlichen oder räumlichen Variabilität der Umwelt zu nennen, auf den sich ‚Vorhersagbarkeit‘ bezieht, weil die Vorhersagbarkeit bei verschiedenen formalen Umweltfaktoren unterschiedlich sein kann⁷¹. So kann beispielsweise die Vorhersagbarkeit der Amplitude der Temperatur in der günstigen Phase gering sein, die Vorhersagbarkeit der Dauer dieser Phase dagegen hoch.

Und zweitens folgt aus der Tatsache, daß biologische Eigenschaften der Arten berücksichtigt werden müssen, um die Vorhersagbarkeit bestimmter Umweltfaktoren abschätzen zu können, daß keine von der Art völlig unabhängigen Eigenschaften dafür angegeben werden können, wann bestimmte Umweltbedingungen vorhersagbar sind. Es ist also nicht in allen Fällen möglich, einfach davon auszugehen, daß beispielsweise die Schwankungen von Umweltfaktoren, die einer regelmäßigen Dynamik unterliegen, für die Arten vorhersagbar sind. Ein Gegenbeispiel sind Tagfalterarten mit einer variablen Zahl von Generationen pro Jahr (Beispiel: Kleiner Feuerfalter, *Lycaena phlaeas*), die in sehr unterschiedlichen Stadien überwintern, weil für sie der Beginn der ungünstigen Periode im Winterhalbjahr nicht vorhersagbar ist. Dies kann bei diesen Arten in kalten Wintern zu hohen Verlusten führen, wenn die Überwinterung nicht in einem optimalen Stadium erfolgt. Umgekehrt können unregelmäßig eintretende Ereignisse für eine Art durchaus vorhersagbar sein (siehe Kap. 4.2.2.4).

⁷⁰ Der Begriff der ‚Intensität‘ integriert die Eigenschaften ‚Amplitude einer Faktorenschwankung‘ und ‚Dauer einer Faktorenschwankung‘.

⁷¹ Zur Notwendigkeit der Differenzierung verschiedener Arten von Vorhersagbarkeit vgl. z. B. STEARNS 1992: 207.

Abschließend soll noch auf den Einfluß des Untersuchungsgegenstandes und von Maßstabsfragen auf die Auswahl der Umweltfaktoren und die Wahl der inhaltlichen, räumlichen und zeitlichen Auflösung (Skalierung) der Umweltbeschreibung eingegangen werden. Der Untersuchungsgegenstand umfaßt das ökologische Phänomen, das erklärt oder prognostiziert werden soll (z. B. Einfluß bestimmter Umweltfaktoren auf die Nahrungssuche, die Suche nach Partnern oder Eiablageplätzen oder die Migration; Abhängigkeit der Populationsdynamik von den Umweltfaktoren), sowie die biologischen Einheiten⁷², die für dieses ökologische Phänomen betrachtet werden müssen. Ich möchte deren Einfluß auf die Auflösung der Umweltbeschreibung an zwei Beispielen erläutern und dabei zunächst die *inhaltliche Auflösung* betrachten.

Gegenstand der Untersuchung seien zunächst die Ortswechsel, die ein einzelner Laufkäfer einer bestimmten Art im Rahmen der Nahrungssuche durchführt. Untersuchungsraum ist der Grenzbereich zwischen einem Wald und einer Wiese. Untersucht werden soll der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Fortbewegung bei der Nahrungssuche. Wird die Luftfeuchtigkeit in Form alternativer Merkmale⁷³ skaliert (z. B. größer als 90 % und kleiner als 90 %), und vergleicht man auf der Basis dieser inhaltlichen Auflösung die Luftfeuchtigkeit an mehreren Stellen eines Transektes, das vom Inneren eines Waldes in das Zentrum einer Wiese führt, so ergibt sich eine scharfe Grenze zwischen Wald und Wiese (vorausgesetzt, die Luftfeuchtigkeit ist im Wald größer als 90 % und auf der Wiese kleiner als 90 %). Liegen nun aber die Präferenzen des untersuchten Tieres bei der Nahrungssuche beispielsweise zwischen 70 und 100 % Luftfeuchtigkeit, ergibt sich ein Fortbewegungsmuster, das die Grenze, die sich aufgrund der Messung ergeben hat, ständig überschreitet. Die gewählte Skalierung ist also der betrachteten biologischen Einheit und dem betrachteten ökologischen Phänomen (Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Bewegungsmuster bei der Nahrungssuche) nicht angemessen. Sie bedarf der weiteren Differenzierung.

Die Einfluß des betrachteten ökologischen Phänomens auf die *räumliche Auflösung* der Betrachtung, aber auch auf die Auswahl der berücksichtigten Umweltfaktoren soll anhand der Suche nach geeigneten Eiablagepflanzen und der Explorationswanderung bei Tagfaltern verdeutlicht werden. Um die geeigneten Futterpflanzen im Larvalhabitat zu finden, muß der Falter in Bodennähe suchen und wird dabei einen relativ kleinen Raum überblicken. Sollen die Bewegungsmuster erklärt werden können, müssen mindestens die räumliche Lokalisierung der Larvalfutterpflanzen, eventuell die als Orientierungsmerkmale herangezogene Strukturen und ggf. vorhandene Barrieren berücksichtigt

⁷² Für andere Fragen in der Ökologie können auch ökologische Einheiten wie Lebensgemeinschaften und Ökosysteme relevant sein.

⁷³ In Form alternativer Merkmale skalierte Merkmale sind eine Sonderform nominal skalierten Merkmale. Ich werde im weiteren Text nur dann von nominal skalierten Merkmalen sprechen, wenn es sich *nicht* um diese Sonderform handelt.

werden. Die räumliche Auflösung muß relativ hoch sein. Bei Explorationswanderungen kann der Falter höher fliegen und wird einen weiteren Rezeptionsradius haben (z. B. etwa 50 m bei *Euphydryas editha bayensis*, HARRISON 1989: 1240). Auch werden die Orientierungsmerkmale andere sein und Strukturen, die bei der Suche nach Eiablagepflanzen *umflogen* werden, also eine gewisse Barrierewirkung entfalten, werden unter Umständen bei der Suche nach geeigneten Habitaten *überflogen*. Die bei der Umweltbeschreibung berücksichtigten Umweltfaktoren werden also andere sein (beispielsweise wird man hier auf den Habitatbegriff zurückgreifen) und die räumliche Auflösung kann geringer sein.

Mit der räumlichen und zeitlichen Auflösung der Umweltbeschreibung ist bereits eine Komponente des Maßstabsproblem es angesprochen, das bei der Charakterisierung der formalen Umweltfaktoren berücksichtigt werden muß (ALLEN et al. 1987; ADDICOTT et al. 1987; JAX & ZAUKE 1992; JAX et al. 1996). ALLEN et al. (1987: 66 f.) unterscheiden zwei Komponenten, die Auflösung (grain) und die Ausdehnung (extent)⁷⁴. Mit dem Begriff der ‚Ausdehnung‘ soll beschrieben werden, welche Zeiträume oder Räume sinnvollerweise betrachtet werden, um ein bestimmtes ökologisches Phänomen erklären oder prognostizieren zu können. Dies muß sich an den organismenzentriert kategorisierten *Zeit- und Raumdimensionen* („Zeitmaßstäbe“ und „Raummaßstäbe“ der biologischen Einheiten) orientieren, denen die betrachteten Phänomene zuzuordnen sind. Die entsprechenden Zeiträume sind nachfolgend genannt, wobei in Klammern jeweils ein Beispiel für ein ökologisches Phänomen aufgeführt ist, für das dieser Zeitmaßstab relevant ist:

- einzelne Lebensprozesse (z. B. Nahrungssuche und deren Abhängigkeit von der räumlichen Variabilität der Umwelt);
- eine Lebensphase (z. B. Abhängigkeit des Reproduktionserfolges von der raumzeitlichen Verteilung der Ressourcen);
- mehrere *Lebensphasen* (z. B. regelmäßige Ortswechsel von Einzelorganismen, sozialen Verbänden oder Populationen in Abhängigkeit von der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt: Migration);
- mehrere Generationen (z. B. Abhängigkeit der Populationsdynamik von der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt).

Die entsprechende Raummaßstäbe sind:

- Aktionsraum, in dem die für den Ablauf einzelner Lebensprozesse notwendigen Ortswechsel ausgeführt werden (z. B. bei der Jagd oder auf der Suche nach Partnern);

⁷⁴ JAX et al. (1996) fügen eine weitere Komponente hinzu: den Abstand zwischen Messungen. Auf diese Komponente werde ich hier nicht eingehen.

- Aktionsraum, innerhalb dessen alle Ortswechsel während einer Lebensphase liegen (Heimatgebiet);
- Aktionsraum, innerhalb dessen alle Ortswechsel während eines Zeitraumes von mehr als einer Lebensphase liegen (Migrationsraum und Aktionsraum für Explorationswanderungen);
- Dispersion einer Population.

Die in diesem Kapitel identifizierten formalen Umweltfaktoren, die für eine adäquate Umweltbeschreibung berücksichtigt werden sollten, beziehen sich auf die materialen Faktoren der physiologischen Umwelt. Für die Klärung von Fragen in der Ökologie, der Naturschutzforschung und der Naturschutzplanung sind Modelle, die auf der Ebene der physiologischen Umwelt der einzelnen Organismen ansetzen, vielfach zu komplex und zu aufwendig. Dies gilt auch und sogar ganz besonders für die hier bearbeitete Fragestellung. Die Umweltbeschreibung soll ja in dieser Arbeit nicht dazu dienen, die Überlebensfähigkeit von Organismen oder Populationen *einzelner Arten möglichst exakt* zu prognostizieren. Dies wäre Aufgabe von Habitatmodellen für einzelne Arten (vgl. KLEYER et al. 2000: v. a. Tab. 1 auf S. 178). Ziel ist es vielmehr, auf der Basis einer *Abschätzung* der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten *mehrerer* Arten in einem Raum mit bestimmten Umweltbedingungen Indikatorarten für die Arten auszuwählen, die bei der Lösung eines bestimmten Problems in der Naturschutzplanung berücksichtigt werden müssen (Beispiel: Welche Flächen sollten beim Bau einer Straße aus der Sicht des Naturschutzes bevorzugt geschont werden?).

Die Bezeichnung ‚Abschätzung‘ soll dabei ausdrücken, daß die Anforderungen an die Qualität der Prognose gegenüber einer speziellen ökologischen Fragestellung wegen praktischer Zwänge gelockert werden müssen (vgl. Darstellung des Einflusses, den die planerische Problemstellung auf die Qualität der Indikation ausübt, in Kap. 2.2.3). Um die Komplexität und den Aufwand der Umweltbeschreibung zu verringern, sind Vereinfachungen notwendig, die aber auch die Qualität der darauf aufbauenden Prognose mindern können. Die Lockerung der Qualitätsanforderungen darf allerdings nicht zu einem zu hohen Grad an Unsicherheit führen. Welche Vereinfachungen dies sein können und welche Aspekte dabei beachtet werden sollten, wird im nächsten Unterkapitel diskutiert.

4.2.1.3 Möglichkeiten zur Vereinfachung der Umweltbeschreibung

Wie in der Einleitung zum vorangehenden Unterkapitel gezeigt, müssen die formalen Umweltfaktoren, die die Kosten-Nutzen-Bilanz der Organismen in einem für die Fragestellung relevantem Umfang beeinflussen, bei der Umweltbeschreibung berücksichtigt werden, wenn eine hochwertige Prognose der Überlebensfähigkeit erzielt werden soll. Die gewählten Vereinfachungen dürfen die Prognosequalität nicht unter das angestrebte Maß reduzieren. Die Adäquatheit der verwendeten Vereinfachungen kann über Plausibilitätstests, Modelle, empirische Untersuchungen oder Kombinationen dieser drei Möglichkeiten geprüft werden. Ich werde weiter unten in diesem Kapitel ein Beispiel dafür bringen, welche Konsequenzen eine inadäquate Vereinfachung haben kann. Zwei grundsätzlich verschiedenen Formen der Vereinfachung werden unterschieden:

- *Synthese* der Begriffe von mehreren Umweltfaktoren zu einem komplexen Begriff
- Vereinfachung durch *Abstraktion* von bestimmten Umwelteigenschaften

Zunächst wird die Möglichkeiten der **Synthese** beschreiben. Eine solche zusammenfassende Beschreibung der Umwelt kann für die Betrachtung der höheren Ebenen in der Hierarchie ‚Organismus - Lokalpopulation - Metapopulation‘ und der größeren organismenzentriert kategorisierten Zeitdimensionen (z. B. über mehrere Lebensphasen) sinnvoll sein, um auf dieser Ebene nicht alle Details der untergeordneten Ebenen berücksichtigen zu müssen. Die nachfolgende Auflistung zeigt einige der Begriffe, die Ergebnis einer solchen Synthese sind. Wenn dabei von Objekten die Rede ist, sind immer solche in der Außenwelt der Organismen gemeint, die für die Erklärung oder Prognose von ökologischen Phänomenen relevant sind. Beispiele für solche Objekte sind Ressourcen und Habitate. In Klammern werden jeweils die Umweltfaktoren genannt, die über den Begriff zusammengefaßt werden.

- Wiederkehrende Muster der räumlichen Anordnung mehrerer Objekte (Beispiele: Schachbrettmuster, Netzwerk - FORMAN 1995: 309 f., ZONNEVELD 1995: 51-54) (geometrische Formen; Entfernung von Objekten zueinander; Winkel, die der Beschreibung der Lage von Objekten zueinander dienen);
- Wiederkehrende Muster der zeitlichen Abfolge von Faktorenänderungen: gerichtete Faktorenänderungen, regelmäßige und regellose Faktorenschwankung (Varianz der Amplitude, der Dauer der günstigen und ungünstigen Phase oder der Geschwindigkeit der Faktorenschwankung)⁷⁵;
- Habitat (materiale Umweltfaktoren und deren räumliche und zeitliche Variabilität)

⁷⁵ Wenn im weiteren Text von ‚Art der Dynamik‘ gesprochen wird, sind diese Muster der zeitlichen Abfolge von Faktorenänderungen gemeint (vgl. HABER 1983: 19, zurückgehend auf VAN LEEUWEN).

- Matrix (ungünstige Ausprägung der materialen und formalen Umweltfaktoren, Flächengröße relativ zur Gesamtfläche eines betrachteten Gebietes) (FORMAN & GODRON 1986: 160-162)⁷⁶;
- Barriere (Ortswechsel hemmende Ausprägungen der Faktoren der physiologischen Umwelt);
- Korridor (Ortswechsel fördernde Ausprägungen der materialen Faktoren der physiologischen Umwelt; Form, Lage zu mindestens zwei anderen Objekten, Entfernung zu diesen Objekten);
- Trittstein (günstige Ausprägung der Faktoren der physiologischen Umwelt; Lage zu mindestens zwei anderen Objekten, Entfernung zu diesen Objekten, Flächengröße relativ zur Gesamtfläche eines betrachteten Gebietes)⁷⁷ (MACARTHUR & WILSON 1967: 123);
- Störung (alle materialen Umweltfaktoren und die Faktoren der zeitlichen Variabilität der Umwelt, z. B. Geschwindigkeit und Amplitude der Faktorenschwankung, soweit sie zu einer Schädigung von Organismen oder durch Abwanderung zu einer negativen Veränderung demographischer Eigenschaften führen; Beschränkung auf relativ diskrete Ereignisse; vgl. Definition bei WHITE & PICKETT 1985: 7).

Mit Ausnahme der beiden erstgenannten sind alle Begriffe, so wie sie hier verstanden werden sollen, organismenzentriert definiert. Das Prinzip der Synthese soll am Beispiel des Begriffes ‚Habitat‘ (im abstrakten Sinn - vgl. Definitionen in Kap. 4.1) erläutert werden. Auf der Ebene des *Organismus* kann es sinnvoll sein, bei Betrachtung der tageszeitlichen Aktivitätsrhythmen von Tieren *Teilhabitate* abzugrenzen, die *innerhalb einer* Lebensphase genutzt werden, und deren räumliche Verteilung zu betrachten, z. B. im Rahmen der Theorien zum optimalen Nahrungserwerb. Denn die räumliche Verteilung der Nahrung beeinflusst die Effizienz der Nahrungsaufnahme und damit Vitalitätsmaße wie das Ausmaß, in dem Reservestoffdepots gefüllt sind, die zur Überdauerung ungünstiger Phasen benötigt werden. Eine Synthese liegt noch nicht vor, wenn die Teilhabitate nur die räumliche Ausdehnung der Ressourcen beschreiben, wie das bei dem Begriff ‚resource patch‘ zu vermuten ist (IMS 1995:88). Ein Beispiel ist die Bezeichnung eines Bestandes von Brombeeren (*Rubus fruticosus*) als resource patch für den

⁷⁶ Ich beziehe mich hier auf eine organismenzentrierte Verwendungsweise der Begriffe ‚patch‘ und ‚matrix‘. Während ‚patch‘ die Fläche beschreibt, die für die Organismen einer Art günstige Umweltbedingungen aufweisen, faßt ‚matrix‘ die übrigen Flächen zusammen mit mehr oder weniger widrigen Umweltbedingungen. Der Begriff wird in der Literatur häufig auch beobachterzentriert verwendet (vgl. FORMAN & GODRON 1986: 157-166, FORMAN 1995 und SAMWAYS 1995: 105-107).

⁷⁷ Auch die Begriffe ‚Korridor‘ und ‚Trittstein‘ werden häufig beobachterzentriert verwendet. Voraussetzung für die organismenzentrierte Verwendung ist, daß die entsprechenden Objekte tatsächlich Korridor- bzw. Trittsteinfunktion für eine *bestimmte* Art haben.

Schornsteinfeger (*Aphantopus hyperanthus*). Dagegen ist eine solche Synthese gegeben, wenn der Begriff des ‚Teilhabitates‘ mehrere Umweltfaktoren einschließt (z. B. Nahrungshabitat des Schornsteinfegers mit mehreren Brombeerbeständen und Versteckplätzen).

Betrachtet man dagegen die Aktivität von Organismen über mehrere Lebensphasen, unterscheidet man sinnvollerweise zwischen *Teilhabitaten*, die *während verschiedener* Phasen genutzt werden und räumlich getrennt liegen können (z. B. Fortpflanzungs- und Überwinterungshabitat bei Amphibien). Integriert werden bei dieser Bedeutung von Habitat alle relevanten Faktoren der physiologischen Umwelt unter Einschluß der Faktoren ihrer räumlichen und zeitlichen Variabilität, soweit sie sich auf die einzelnen Lebensphasen und die ihnen zuzuordnenden Aktionsräume beziehen. Denn wenn eine Fläche als „Habitat“ bezeichnet wird, bedeutet das, daß die in dem zugehörigen Raum herrschenden Umweltbedingungen Überleben und ggf. Reproduktion ermöglichen. Man kann sich mit Hilfe dieser Begriffe auf die raum-zeitlichen Beziehungen konzentrieren, die *zwischen* diesen Teilhabitaten bzw. Lebensphasen bestehen, ohne die raum-zeitliche Variabilität der Umwelt *innerhalb* dieser Habitate betrachten zu müssen.

Will man die Abhängigkeit der Überlebensfähigkeit der Lokalpopulation oder der Metapopulation von der räumlichen Heterogenität abschätzen, kommen als geeignete Begriffe ‚Habitat eines Einzelorganismus‘, ‚Habitat eines sozialen Verbandes‘ und ‚Habitat einer Lokalpopulation‘ hinzu, die jeweils sämtliche Teilhabitats und ggf. Wanderkorridore umfassen. In diesen Begriffen sind bereits die formalen Umweltfaktoren integriert, die sich auf die Raum-Zeit-Dynamik eines Organismus oder einer Lokalpopulation über den gesamten Lebenszyklus beziehen. Im Zentrum des Interesses stehen in solchen Fällen die raumzeitlichen Beziehungen, die *zwischen* den *Gesamthabitaten* der Organismen oder der Lokalpopulationen bestehen.

Einige der formalen Umweltfaktoren, mit deren Hilfe die räumliche und zeitliche Variabilität der materialen Umweltfaktoren beschrieben werden kann, können auch sinnvoll auf die Objekte bezogen werden, die durch die oben aufgeführten synthetischen Begriffe beschrieben werden. Beispielsweise kann es sinnvoll sein, die Distanz nicht auf Ressourcenansammlungen zu beziehen, sondern auf Habitate. Zwei weitere Beispiele sind der Zeitraum, für den ein Raum als Habitat für einzelne Organismen oder eine Lokalpopulation geeignet bleibt (vgl. SOUTHWOOD 1977: 340; HARRISON & FAHRIG 1995: 297 - Lebensdauer von patches) und die Frequenz, mit der bestimmte Habitate entstehen (ib. - Entstehungsrate von patches).

Bei der zweiten Möglichkeit, der Vereinfachung durch **Abstraktion** von bestimmten Eigenschaften, muß zunächst auf das Prinzip der *Schlüsselfaktoren* hingewiesen werden: Herangezogen werden nur die Umweltfaktoren, die als wichtig für die zuverlässige Erklärung oder Prognose eines Phänomens angesehen werden. Beispielsweise könnte

man die Form von Habitaten für die Erklärung oder Prognose der Metapopulationsdynamik einer bestimmten Art vernachlässigen, wenn deren Einfluß als gering eingeschätzt wird. Auf das Prinzip der Schlüsselfaktoren wird Kap. 4.4 ausführlicher eingehen.

Eine zweite Möglichkeit besteht in der Anwendung *statistischer Verfahren* wie der Mittelwertbildung für bestimmte formale Umweltfaktoren. Zunächst kann eine Abstraktion von der konkreten räumlichen Anordnung (Winkel) oder von der konkreten zeitlichen Abfolge von Faktorenschwankungen erfolgen. Beispiele sind die durchschnittliche Entfernung von Objekten zueinander oder die Frequenz von Faktorenschwankungen als Maß für die Abstände von Faktorenschwankungen (bei regellosen Faktorenschwankungsregimen sinnvollerweise die *durchschnittliche* Frequenz) oder die Entstehungsrate von Habitaten (für die letztgenannte Eigenschaft siehe HARRISON & FAHRIG 1995: 297).

Bei den Faktoren, die der Beschreibung der räumlichen Heterogenität der Umwelt dienen, können in einem zweiten Abstraktionsschritt *Summenwerte* und *statistische Größen* herangezogen werden, die die Lagebeziehungen völlig vernachlässigen, aber noch einen *Bezug zu geometrischen Größen* aufweisen. Beispiele sind die Gesamtfläche geeigneten Habitates, die Dichte von patches und die Länge linearer Strukturen pro Flächeneinheit. Geht man noch einen Schritt weiter und abstrahiert von sämtlichen geometrischen Eigenschaften, kommt man zu *arithmetischen Größen* wie der Zahl bestimmter Objekte (z. B. Habitate von Lokalpopulationen). Diesem Grad an Abstraktion kommt beispielsweise das ursprüngliche Metapopulationsmodell von LEVINS (1970) sehr nahe.

Eine weitere Vereinfachung bezieht sich auf die räumlichen Dimensionen von Objekten in der Außenwelt der Organismen. Man kann die dritte Raumdimension vernachlässigen und anstatt von ‚Raum‘ von ‚Fläche‘ sprechen (vgl. Kap. 2.2.5). Die Berücksichtigung der dritten Dimension kann aber für bestimmte ökologische Phänomene wichtig sein. Beispiele sind Vertikalwanderungen von Organismen im Gebirge, im Boden, in Seen oder in Wäldern.

Ich möchte am Beispiel der Frequenz darstellen, welche Konsequenzen nichtadäquate Vereinfachungen für die Prognose haben können⁷⁸. So erlaubt die Frequenz von Faktorenschwankungen nicht die Berücksichtigung der zeitlichen Abfolge ökologischer Vorgänge. Ungünstige Phasen von Faktorenschwankungen können sich aber beispielsweise zu Beginn oder Ende einer Lebensphase häufen, während sie in der übrigen Zeit kaum auftreten. Bei Bildung eines Durchschnittswertes für den Abstand zwischen den Faktorenschwankungen, was die Frequenz darstellt, geht dieses zeitliche Muster verloren.

⁷⁸ Für ein weiteres Beispiel siehe ANDRÉN 1994: 357 f. - mittlere Größe von Habitaten.

Auch die Hinzuziehung eines Streuungsmaßes wie der Varianz oder der Standardabweichung löst dieses Problem nur teilweise, da es nicht geeignet ist, den Beginn oder den Zeitraum der Faktorenschwankungen, bezogen beispielsweise auf die Entwicklung der Organismen, wiederzugeben. Für die Abschätzung, ob ein Organismus bei einem bestimmten Faktorenschwankungsregime noch überlebensfähig ist, kann die Berücksichtigung der zeitlichen Lage von ungünstigen und günstigen Phasen aber wichtig sein. Wenn sich z. B. ungünstige Witterungsverhältnisse zu Beginn der Jungenaufzucht bei Brutpflege betreibenden Vögeln häufen, kann dies zu einer höheren Mortalität führen als bei Gleichverteilung über die gesamte Reproduktionsphase oder bei einer Häufung zu Ende der Jungenaufzucht, da die Menge an Reservestoffen bei frisch geschlüpften Jungvögeln noch geringer sind als bei älteren.

Ziel dieses Kapitels (Kapitel 4.2.1) war die Analyse, welche Umweltfaktoren bei der Beschreibung der Umwelt von biologischen Einheiten zu berücksichtigen sind, wenn eine qualitativ hochwertige Prognose ihrer Überlebensfähigkeit unter den gegebenen Umweltbedingungen erzielt werden soll. Wie aus Abb. 7 (vgl. Einleitung zu Kap. 4) abgelesen werden kann, leitet sich die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten aus der Ausprägung der Umweltfaktoren und der Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. unter Berücksichtigung der Wechselwirkungen zwischen den biologischen Eigenschaften ab. Arten haben die Möglichkeit, vor allem über die geschlechtliche Fortpflanzung ihre biologischen Eigenschaften i. e. S. zu verändern und auf diese Weise eine erhöhte Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen zu erreichen. Diesen Vorgang bezeichnet man als Anpassung, das Ergebnis dieses Vorganges als Angepaßtheit (COCKBURN 1995: 21). Die biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit bei bestimmten Umweltbedingungen erhöhen, haben Anpassungswert für diese Umweltbedingungen, unabhängig davon, ob sie sich im Laufe der Evolution als Anpassung an gerade diese Umweltbedingungen entwickelt haben (STEARNS 1992: 18; KLEYER 1997: 13). Mit diesen Anpassungen beschäftigt sich das nächste Unterkapitel.

4.2.2 Identifizierung von biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen

In dieser Arbeit soll keine möglichst vollständige Liste aller morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften der Arten zusammengestellt werden, die für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit zu berücksichtigen sind. Dies wäre Aufgabe weiterer Arbeiten. Vielmehr werden die biologischen Eigenschaften zumindest teilweise auf einem hohen Abstraktionsniveau formuliert, um eine logische Ableitung zu ermöglichen, welche prinzipiellen Anpassungsmöglichkeiten an die verschiedenen Umweltbedingungen denkbar sind. Dies sei exemplarisch erläutert.

Die Ausprägung der materialen Umweltfaktoren kann regelmäßigen (z. B. saisonalen) oder unregelmäßigen Schwankungen (z. B. mehrjährigen Witterungsschwankungen) unterworfen sein. Betrachtet werden sollen die Phasen mit günstigen Bedingungen, in denen Reproduktion möglich ist, und zwar der Grad der Gunst („Amplitude der günstigen Phase“). Der Grad der Gunst kann von Reproduktionsperiode zu Reproduktionsperiode schwanken, wie dies beispielsweise beim Nahrungsangebot für relativ spezialisierte Mäusefresser wie Schleiereule, Mäusebussard und Turmfalke der Fall ist. Für die Optimierung der Überlebensfähigkeit und der Reproduktionsleistung der betroffenen Organismen ist es unter solchen Bedingungen von Vorteil, auf diese Schwankungen durch Variation ihrer physiologischen, morphologischen oder ethologischen Eigenschaften zu reagieren. Im gewählten Beispiel der Prädatoren, die auf Mäuse als Nahrung angewiesen sind, könnte dies beispielsweise durch den vollständigen oder teilweisen Verzicht auf die Reproduktion geschehen. Diese Fähigkeit kann allgemein als „Flexibilität der Verwirklichung von physiologischen, morphologischen oder ethologischen Eigenschaften“ bezeichnet werden. Auf die Frage, wie diese abstrakt formulierten biologischen Eigenschaften für die Prognose in einer bestimmten Umweltsituation konkretisiert werden können, gehen Kap. 4.2.2.4 und Anhang 3 ein.

Es lassen sich verschiedene Möglichkeiten unterscheiden, wie biologische Einheiten mit ungünstigen Umweltbedingungen umgehen können. Eine erste Möglichkeit ist, durch Anpassung im Laufe der Evolution biologische Eigenschaften i. e. S. zu entwickeln, aufgrund derer eine negative Wirkung der ungünstigen Umweltbedingungen vermieden werden kann. Dazu gehören solche Eigenschaften, die mit dem Begriff der Emanzipation (z. B. Homiothermie) bezeichnet werden, Eigenschaften, die die Gefahr der Prädation verringern (z. B. Tarnung, Verteidigung) oder die Konkurrenzkraft erhöhen. Aber auch Dormanz- und Migrationsphänomene lassen sich hier einordnen. Diese Möglich-

keit soll als *Vermeidungsstrategie* bezeichnet werden⁷⁹. Eine zweite Möglichkeit stellt die Fähigkeit von Organismen dar, den Verlust von Körperteilen oder eine physiologische Schädigung auszugleichen. Beispiel ist die Fähigkeit von Amphibien und Regenwürmern, verlorene Körperteile wieder zu regenerieren. Diese Möglichkeit möchte ich *Regenerationsstrategie* nennen. Beide Strategietypen bleiben auf die Ebene des Organismus beschränkt.

Eine dritte Möglichkeit besteht darin, eine letale Schädigung von Teilen der Lokalpopulation oder der Metapopulation dadurch auszugleichen, daß über ein starkes Populationswachstum die Mortalitätsrate schnell ausgeglichen wird oder durch eine hohe Mobilität verwaiste oder neu entstandene Habitate schnell wieder- oder neubesiedelt werden können. Diese Form der Kompensation soll in Anlehnung an TOWNSEND & HILDREW (1994: 269) mit dem Terminus *Resilienzstrategie* belegt werden. Sie bleibt auf die Ebenen von Lokal- und Metapopulation beschränkt.

Die Wechselwirkungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. erschweren eine einfache Ableitung der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten aus den Umweltbedingungen einerseits und den biologischen Eigenschaften mit einem Anpassungswert für diese Umweltbedingungen andererseits (vgl. dazu Kap. 4.2.3). Aus diesem Grunde kann es sinnvoll sein zu messen, wie sich bestimmte Arten gegenüber einzelnen Umweltfaktoren verhalten, also *ökologische Eigenschaften* zu ermitteln. Am Beispiel der Potenz einer Art gegenüber materialen Umweltfaktoren soll dies kurz beschrieben werden.

Werden Organismen experimentell verschiedenen Ausprägungen *eines* materialen Umweltfaktors (z. B. der Temperatur) ausgesetzt, wobei die übrigen Umweltbedingungen konstant gehalten werden, so werden diese unterschiedliche Vitalität bei verschiedenen Ausprägungen des Umweltfaktors zeigen. Trägt man diese Vitalitätswerte gegen die Ausprägungen des untersuchten Umweltfaktors auf, erhält man ein Diagramm der *physiologischen* Potenz der Art gegenüber diesem einen Umweltfaktor. Wird die Potenz dagegen über beobachtende Studien im Freiland, also unter Berücksichtigung des Einflusses anderer Umweltfaktoren wie der Konkurrenz bestimmt, spricht man von der *ökologischen* Potenz (SCHUBERT 1991b: 173 f.; im Kontext der Bioindikation SCHUBERT 1991a: 11). Vielfach wird unter dem Begriff der ökologischen Potenz (vor allem in der Vegetationsökologie) nur die Berücksichtigung von Konkurrenz und Prädation thematisiert (z. B. PFADENHAUER 1993: 47-50; GLAVAC 1996: 57 f.). Dem soll hier aber nicht gefolgt werden, weil die Potenz einer Art gegenüber einem Umweltfaktor auch durch andere Umweltfaktoren beeinflusst wird.

⁷⁹ Ich weiche mit dieser Terminologie von dem bislang üblichen Sprachgebrauch in der Ökologie ab, bei dem unter dem Begriff der ‚Vermeidung‘ nur das räumliche oder zeitliche Ausweichen vor ungünstigen Umweltbedingungen zusammengefaßt wird (TISCHLER 1993: 72-76; POSER 1993: 458 f.).

Die Potenz ist quasi die Operationalisierung des Nischenbegriffes in dem im Kap. 4.1 definierten Sinne, wobei die physiologische Potenz der fundamentalen Nische entspricht, die ökologische Potenz in dem hier definierten Sinne aber nicht dem Begriff der realisierten Nische, soweit dieser nur den Einfluß von Konkurrenz und Prädation beinhaltet.

Die Stärke der Potenzprofile ist, daß sie die komplexe Wirkung der Umweltfaktoren auf das Beziehungsgefüge im Organismus über die gemessenen Größen, die der Beschreibung der Vitalität oder der Reproduktionsleistung dienen, integrieren. Welche Probleme mit der Verwendung von ökologischen Eigenschaften als Grundlage für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten verbunden sind, wird in Kap. 4.2.3 erläutert. Soweit in den nachfolgenden Kapiteln ökologische Eigenschaften zur Anwendung kommen, werden diese als solche in Klammern gekennzeichnet.

Die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten wird aber nicht nur durch die biologischen Eigenschaften i. e. S. oder entsprechende ökologische Eigenschaften der Organismen bestimmt, sondern auch durch Eigenschaften der Population (demographische Eigenschaften). So wird die Wirkung einer Störung auf die Population davon abhängen, wie groß der Teil der Population ist, der von der Störung betroffen ist, und dies hängt wiederum von der Dispersion der Population ab.

Ich werde im nächsten Unterkapitel kurz auf die biologischen Eigenschaften eingehen, auf deren Basis die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten gegenüber den *materialen* Umweltfaktoren abgeschätzt werden kann. Der Schwerpunkt liegt allerdings auf der Identifizierung von biologischen Eigenschaften, mit deren Hilfe sich die Überlebensfähigkeit gegenüber den Faktoren der *räumlichen und zeitlichen Variabilität* der Umwelt prognostizieren läßt (Kap. 4.2.2.2 bis 4.2.2.5).

4.2.2.1 Biologische Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit bei bestimmten Ausprägungen der materialen Umweltfaktoren beeinflussen

Auf die Identifizierung von biologischen Eigenschaften i. e. S., die Anpassungswert für bestimmte Ausprägungen der materialen Umweltfaktoren haben, soll an dieser Stelle nur kurz eingegangen werden. Daß Prognosen der Überlebensfähigkeit von Organismen bei bestimmten Ausprägungen der materialen Umweltfaktoren über morphologische oder physiologische Eigenschaften der Arten grundsätzlich möglich sind, zeigen beispielsweise die Arbeitsfelder in der Ökologie, die sich mit dem Adaptionswert bestimmter morphologischer oder physiologischer Eigenschaften beschäftigen, also die Ökomorphologie und -physiologie. Ein Problem, das die Möglichkeit einschränkt, die Überlebensfähigkeit auf der Basis der biologischen Eigenschaften i. e. S. zu prognostizieren, ist die Tatsache, daß für die Anpassung an eine bestimmte Ausprägung eines

Umweltfaktors oft mehrere der biologischen Eigenschaften geeignet oder notwendig sind und daß diese Eigenschaften Anpassungswert für mehrere Umweltfaktoren haben können (vgl. Kap. 4.2.3). Notwendig ist also nicht nur die Kenntnis des Anpassungswertes *einzelner* biologischer Eigenschaften, sondern die Kenntnis des kombinierten Anpassungswertes aller relevanten biologischen Eigenschaften.

Als zweite Möglichkeit, die Überlebensfähigkeit der Organismen bei bestimmten Ausprägungen der materialen Umweltfaktoren abzuschätzen, kann die Potenz der Arten gegenüber den materialen Umweltfaktoren und damit eine ökologische Eigenschaft herangezogen werden. Auch darauf werde soll hier nicht weiter eingegangen werden (vgl. Einleitung zu Kap. 4.2.2).

Ich möchte mich nun den Faktoren der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt und den biologischen Eigenschaften i. e. S. zuwenden, die die Wirkung dieser Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten beeinflussen. Dies soll vorwiegend in Form einer Auflistung geschehen. Genannt werden jeweils die in den Kapiteln 4.2.1.2 und 4.2.1.3 aufgeführten formalen Umweltfaktoren und anschließend entsprechende biologische Eigenschaften i. e. S. oder ökologische Eigenschaften. Umweltfaktoren und entsprechende biologische Eigenschaften werden durch kursive Schreibweise hervorgehoben. Es ist zu beachten, daß sich die formalen Umweltfaktoren entweder auf die materialen Faktoren der physiologischen Umwelt beziehen können (z. B. Nahrung, Versteckplätze, Prädatoren etc.) oder aber auf Objekte, die aus den in Kap. 4.2.1.3 dargestellten Möglichkeiten zur Vereinfachung der Umweltbeschreibung resultieren (z. B. Habitate oder Teilhabitate).

In den Kapiteln 4.2.2.2 bis 4.2.2.4 werden nur die biologischen Eigenschaften i. e. S. genannt, die Vermeidungsstrategien zuzuordnen sind oder entsprechende ökologische Eigenschaften. Ökologische Eigenschaften werden dann angeführt, wenn davon auszugehen ist, daß sich diese auf Basis vorhandener Informationen zur Aut- und Populationsökologie sowie zur geographischen Verbreitung ableiten lassen (*pragmatisches* Argument). Die Regenerationsstrategien werden nicht näher beschrieben, die Resilienzstrategien erst in Kap. 4.2.2.5. Im nächsten Unterkapitel sollen zunächst die biologischen Eigenschaften betrachtet werden, die die Wirkung der Faktoren der räumlichen Variabilität auf die biologischen Einheiten beeinflussen.

4.2.2.2 Biologische Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit bei bestimmten Ausprägungen der räumlichen Variabilität der Umwelt beeinflussen

Form und Ausrichtung von Ressourcenflecken, Habitaten und Barrieren

Eine *direkte* Beeinflussung (Faktor der physiologischen Umwelt) der Überlebensfähigkeit von Organismen oder Populationen durch die *Form von Habitaten* (z. B. flächig oder linienartig, gerade oder gewellte Grenzlinien) ist vor allem bei den Ortswechsell nachgewiesen. So kann die Form bestimmter Lebensraumtypen, die eine Funktion als Habitat für bestimmte Arten haben oder in bzw. entlang denen Explorationswanderungen von Arten erfolgen, die Bewegungen der Organismen dieser Arten kanalisieren und damit die Wahrscheinlichkeit, geeignete Habitate zu finden, gegenüber einem Ortswechsel mit zufälliger Ausrichtung oder systematischen Suchstrategien erhöhen oder verringern. Beispiele finden sich in FORMAN & GODRON (1986: 125-127), SINSCH (1991) und IMS (1995: 92, 101). Allerdings ist bei den dargestellten Beziehungen für die Wirkung auf die biologischen Einheiten nicht allein die Form dieser Lebensraumtypen, sondern die Kombination der Form des Lebensraumtyps und seiner *Ausrichtung* zu möglichen Zielobjekten sowie deren Form und Ausrichtung zu den Quellobjekten entscheidend (vgl. FORMAN & GODRON 1986: 410-412; KUHN 1998: 125-131). Ebenso beeinflussen Form und Ausrichtung von Barrieren, neben deren Lage, deren Wirkung auf die biologischen Einheiten.

Als biologische Eigenschaften, die den Einfluß der Form bestimmter Objekte (Ressourcenansammlungen, Habitate, Barrieren) und deren Ausrichtung zueinander auf die Überlebensfähigkeit biologischer Einheiten bestimmen, sind bei vagilen Arten das *Rezeptionsvermögen* und die *Fähigkeit, bestimmte Eigenschaften von Objekten in der Außenwelt als Orientierungsmerkmale zu verwenden*⁸⁰, sowie die *Suchstrategien* der Organismen zu nennen.

Bei sessilen oder wenig mobilen Arten oder Stadien können bestimmte *biologische Eigenschaften i. e. S.* (z. B. Haare oder Schirme bei Diasporen von Pflanzen oder die Absonderung von Fäden bei Spinnen) in Wechselwirkung mit Ausbreitungsvektoren (z. B. Wind, Wasser, Tiere) zu bestimmten passiven Verfrachtungsmechanismen führen, bei denen eine Richtung oder wenige Richtungen stärker vertreten sein können als andere (z. B. vorherrschende Windrichtungen, Transport mit dem fließenden Wasser bach- oder flußabwärts). Die Ausrichtung geeigneter Habitate zueinander und zu der vorherrschenden Verfrachtungsrichtung kann entscheidenden Einfluß auf die Wahr-

⁸⁰ Die Fähigkeit, bestimmte Eigenschaften von Objekten in der Außenwelt als Orientierungsmerkmale zu nutzen, setzt das Rezeptionsvermögen für diese Eigenschaften voraus, wobei das Rezeptionsvermögen die sinnesphysiologische Fähigkeit beschreibt, bestimmte Reize aufzunehmen. Sie geht aber darüber hinaus, weil aus allen Reizen, die die entsprechenden Sinnesorgane aufnehmen, diejenigen ausgefiltert werden müssen, die im Lauf der phylogenetischen und der individuellen Entwicklung als bedeutsam für die Orientierung erkannt worden sind (z. B. MENZEL 1995: 355).

scheinlichkeit nehmen, mit der die Organismen bzw. die Entwicklungsstadien dieser Arten geeignete Habitate erreichen (vgl. BONN & POSCHLOD 1998: 327-332). Ein Beispiel für die Bedeutung der Verfrachtungsmechanismen und der Verfrachtungsrichtung sind historische Auenlandschaften mit einer Dominanz von Feuchtwiesen und regelmäßigen Überschwemmungen. In einer solchen Umwelt ist die Wahrscheinlichkeit von immobilen Organismen oder deren Nachkommen (Beispiele: viele feuchtigkeitsliebende Gefäßpflanzen und Landschnecken) nach einer Verfrachtung durch ein Hochwasser wieder ein geeignetes Habitat zu erreichen, relativ hoch.

Die quantitativen Angaben, die der Beschreibung der räumlichen Ausdehnung von Objekten dienen: Länge, Fläche, Volumen

Längenmaße können beispielsweise dazu verwendet werden, die Länge einer Barriere zu beschreiben, die von einem Organismus nicht überwunden, sondern nur „umgangen“ werden kann. Organismenzentriert betrachtet handelt es sich dabei allerdings nicht um ein Maß für die Länge der Barriere, sondern für die Distanz, die überbrückt werden muß, um einen bestimmten Zielort zu erreichen (vgl. Umweltfaktor ‚Entfernung‘). Flächen- und Raummaße können zur Charakterisierung von Ressourcenmengen verwendet werden (z. B. Blattfläche, Wassermenge). Damit wird aber eigentlich nur ein indikatorisches Maß für die stofflichen und energetischen Eigenschaften der materialen Umweltfaktoren (z. B. Masse, Energiegehalt) verwendet.

Die Fläche bestimmter Substrate oder der zur Verfügung stehende Raum kann aber auch direkt als Umweltfaktor wirksam werden (SCHWERDTFEGGER 1977: 338; BEGON et al. 1998: 84 f.). Ein bestimmter Raum kann nur durch *einen* Organismus eingenommen werden. Beispielsweise kann die *Fläche geeigneten Substrates* für sessile Arten oder Stadien von Arten zum begrenzenden Faktor werden. Ein Beispiel dafür sind Muschelkolonien auf festen Substraten. Ein weiteres Beispiel sind koloniebrütende Vogelarten, bei denen die Fläche der zur Nestanlage geeigneten Unterlage begrenzend wirken kann. In diesem Fall ist nicht allein die Körpergröße der einzelnen Organismen entscheidend, sondern die für eine erfolgreiche Brut benötigte Individualdistanz. Auch bei territorialen Arten kann „Raum“ direkt als Umweltfaktor wirken. Voraussetzung dafür, von einer direkten Wirkung zu sprechen, ist, daß sich die Verteidigung des Territoriums nicht auf die Ressourcen in diesem Raum bezieht (z. B. Balzterritorien, ALCOCK 1996: 232, 350-352). Die biologischen Eigenschaften, die die Wirkung der Fläche von benötigten Substraten oder des Volumens des beanspruchten Raumes auf die Überlebensfähigkeit biologischer Einheiten beeinflussen, sind die *Körpergröße* und ggf. die benötigte *Individualdistanz* oder die ethologisch bedingte, minimale *Reviergröße*.

Der als Habitat geeignete Raum bzw. die als Habitat geeignete Fläche ist dagegen kein unmittelbar wirkender Faktor, weil es sich bei dem Habitatbegriff um einen syntheti-

schen Begriff handelt (vgl. Kap. 4.2.1.3), der keinen Faktor der physiologischen Umwelt charakterisiert. Die entscheidenden Faktoren für die Größe, Form und Lage eines Aktionsraumes oder Territoriums sind das Angebot an Ressourcen und deren räumliche Verteilung, die Ausprägung der übrigen Faktoren der physiologischen Umwelt und deren Verteilung sowie die Mobilität der Organismen. Die Größe von Aktionsräumen oder Territorien, aber auch deren Ausformung und Lage zueinander und damit deren Dichte kann je nach Ausprägung dieser Faktoren (Habitatqualität) sehr stark schwanken (HOVESTADT et al. 1993: 55-59). Da die als Habitat geeignete Fläche nicht direkt wirksam wird, lassen sich auch keine biologischen Eigenschaften i. e. S. identifizieren, denen ein Anpassungswert für diesen Umweltfaktor zugeordnet werden kann. Ermitteln läßt sich lediglich eine ökologische Eigenschaft, der *Flächen-* oder *Raumbedarf*.

Distanzen

Die Entfernungen zwischen Ressourcen, Teilhabitaten, die bei Ortswechseln im Heimatgebiet oder bei Migrationen aufgesucht werden, oder Habitaten, die Ziel von Explorationswanderungen sind, sind als Faktoren der physiologischen Umwelt anzusehen, da sie die Kosten-Nutzen-Bilanzen der Organismen unmittelbar beeinflussen (siehe Beispiel zu Beginn von Kap. 4.2.1.2 - ‚Die zeitliche und räumliche Variabilität der Umwelt‘). Die biologische Eigenschaft, die die Wirkung dieses Umweltfaktors auf die Organismen beeinflusst, ist die Vagilität, womit das durch morphologische und physiologische Eigenschaften bedingte Potential zur Überbrückung von Entfernungen gemeint ist (SCHWERDTFEGGER 1979: 201 f.). Man könnte auch vom *potentiellen* Aktionsradius oder von potentiellen Aktionsdistanzen sprechen. Diese potentiellen Aktionsradien variieren, je nachdem welche organismenbezogenen Zeitkategorien betrachtet werden, ob also einzelne Lebensprozesse, einzelne Lebensphasen oder der gesamte Lebenszyklus betrachtet wird (vgl. Kap. 4.2.1.2). Man kann, entsprechend der Definition der Aktionsräume in Kap. 4.1, zwischen einem Aktionsradius im Heimatgebiet, einem Migrationsradius und den Aktionsdistanzen, die bei Explorationswanderungen zurückgelegt werden können, unterscheiden. Die Aktionsradien können darüber hinaus je nach Lebensprozeß oder Lebensphase variieren.

Damit sind alle in Kap. 4.2.1.2 identifizierten Faktoren der räumlichen Variabilität der Umwelt geprüft und, soweit möglich, biologische Eigenschaften identifiziert worden, die die Wirkung dieser Eigenschaften auf die Organismen beeinflussen. Die Wirkung der räumlichen Variabilität der Umwelt auf die Organismen wird aber nicht nur durch die genannten Faktoren beeinflusst, sondern die Einsetzbarkeit von Vermeidungsstrate-

gien durch die Arten ist auch von der *Vorhersagbarkeit*⁸¹ der räumlichen Variabilität⁸² der Umwelt abhängig.

Die Vorhersagbarkeit der räumlichen Verteilung von Faktoren der physiologischen Umwelt, von Habitaten oder Barrieren

Ob die räumliche Verteilung von Faktoren der physiologischen Umwelt für die Organismen vorhersagbar ist, ist zunächst von den Faktoren der informativen Umwelt abhängig: Deren Verteilung muß einen Rückschluß auf die Verteilung von Ressourcen, Konditionalfaktoren, Prädatoren usw. zulassen. Mit dem Begriff der informativen Umwelt sind bereits die biologischen Eigenschaften angedeutet, die die Vorhersagbarkeit bestimmen. Denn ob etwas der informativen Umwelt zugerechnet werden kann, hängt von dem *Rezeptionsvermögen* der Organismen ab und von der *Fähigkeit, bestimmte Umwelteigenschaften* aufgrund der genetischen Anlagen und der Erfahrung über das Nervensystem *als Orientierungsmerkmale* zu selektieren. Darüber hinaus beeinflußt aber auch der *Rezeptionsradius* der Organismen, der festlegt, bis zu welcher Entfernung bestimmte Reize aufgenommen werden können, ob die Lage bestimmter Ressourcen oder die Verteilung der Ausprägung anderer Faktoren der physiologischen Umwelt vorhersagbar ist.

Die Vorhersagbarkeit der räumlichen Verteilung von Faktoren der physiologischen Umwelt, von Habitaten oder Barrieren wird nicht direkt wirksam, sondern nur indirekt darüber, ob bestimmte Ressourcen oder Habitate effizienter gefunden werden als bei Zufallssuche oder systematischer Suche bzw. ob bestimmte Barrieren so rechtzeitig erkannt werden, daß es beispielsweise nicht zu einer letalen Schädigung für den Organismus kommt.

⁸¹ Natürlich sind die zeitliche und räumliche Variabilität für die Arten nicht wirklich vorhersagbar. Es soll mit dem Begriff der Vorhersagbarkeit nicht ausgedrückt werden, daß die Organismen quasi reflektieren könnten, welche Ausprägung bestimmte Eigenschaften an einem anderen Ort haben, ob sie dort Ressourcen finden oder wie sich bestimmte Umwelteigenschaften in Zukunft verändern werden. Es ist vielmehr gemeint, daß die Arten im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte oder durch Lernprozesse Eigenschaften entwickelt haben, mit denen sie auf bestimmte Muster der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt (z. B. Netzwerke, zyklische Schwankungen, Ankündigung von Veränderungen durch bestimmte „Signale“) angemessen und prospektiv reagieren können. Für diesen Zusammenhang ist in der Ökologie der Begriff der Vorhersagbarkeit üblich (z. B. STEARNS 1976: 25-30).

⁸² Der Begriff der „Vorhersagbarkeit“ ist eigentlich der zeitlichen Heterogenität zuzuordnen. Er drückt im Zusammenhang mit der räumlichen Heterogenität die Wahrscheinlichkeit aus, mit der ein Organismus auf eine bestimmte, von ihm „erwartete“ Ausprägung einer materialen Eigenschaft der physiologischen Umwelt trifft, wenn er sich von seinem jetzigen Standpunkt an den Zielort bewegt. Für diese Bewegung benötigt er Zeit, insofern ist der Begriff hier gerechtfertigt.

4.2.2.3 Biologische Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit bei bestimmten Ausprägungen der zeitlichen Variabilität der Umwelt beeinflussen

Bei den Umweltfaktoren, bei denen ökologische Eigenschaften genannt werden, wird nicht auf einzelne biologische Eigenschaften i. e. S. eingegangen.

Amplitude der ungünstigen Phase von Faktorenschwankungen

Die Wirkung der Amplitude der ungünstigen Phase einer Faktorenschwankung hängt von der *Resistenz* des Organismus gegenüber Schwankungen des betrachteten materialen Umweltfaktors ab (ökologische Eigenschaft). Die Resistenz ist nicht mit der Potenz gleichzusetzen, da die Potenz unter langandauernd gleichen Bedingungen ermittelt wird. Kurzfristig können aber widrigere Bedingungen ertragen werden als die durch die Pessima der ökologischen Potenzen beschriebenen.

Amplitude der günstigen Phase von Faktorenschwankungen

Die Wirkung der Amplitude der günstigen Phase einer Faktorenschwankung hängt von der *Potenz* des Organismus gegenüber den Ausprägungen der materialen Umweltfaktoren ab (ökologische Eigenschaft).

Dauer von Faktorenschwankungen

Die Wirkung der Dauer der *ungünstigen* Phase wird beeinflusst durch die *Überdauerungsfähigkeit* des Organismus (ökologische Eigenschaft): Übersteigt die Dauer der ungünstigen Phase die Überdauerungsfähigkeit, stirbt der Organismus. Die Überdauerungsfähigkeit ist abhängig von dem Lebensprozeß oder der Lebensphase, in dem bzw. in der sich der Organismus befindet. Sie ist beispielsweise in einem Zustand der Diapause höher als in der Reproduktionsphase. Die Dauer der *günstigen* Phase muß in Beziehung zur *Länge von Lebensprozessen und Lebensphasen*⁸³ oder in Beziehung zur *Generationszeit* gesetzt werden. Ist die günstige Phase so lang oder länger als die jeweils betrachteten organismenzentrierten Zeitkategorien, können sie erfolgreich abgeschlossen werden.

⁸³ Diese Zeiträume (Dauer von Lebensprozessen und Lebensphasen) sind allerdings meist auch nicht näherungsweise konstant, sondern von der Ausprägung der Umweltfaktoren abhängig (*realisierte* biologische Eigenschaften): Die Dauer der Entwicklungsphasen hängt beispielsweise bei poikilothermen Arten von der Temperatur ab. Die für die Nahrungssuche und -aufnahme benötigte Zeit wird von der Menge, Verfügbarkeit und Zusammensetzung des Nahrungsangebotes beeinflusst.

Geschwindigkeit einer Faktorenänderung

Wie die Geschwindigkeit einer Faktorenänderung deren Wirkung auf die Organismen beeinflusst, hängt von der *Reaktionszeit* der Organismen ab. Diese kann bei unterschiedlichen materialen Umweltfaktoren verschieden sein. Beispielsweise kann und muß die Reaktion auf ein Prädationsereignis sekundenschnell erfolgen, während der Übergang von einer aktiven Phase in eine passive Phase mehrere Wochen dauern kann. Übersteigt die Geschwindigkeit der Faktorenänderung die Reaktionsmöglichkeit des Organismus, wird er letal geschädigt, wenn gleichzeitig die übrigen Größen, die der Beschreibung der zeitlichen Variabilität dienen, entsprechende Ausprägungen zeigen, wenn also z. B. die Amplitude der ungünstigen Phase einer Faktorenschwankung die Resistenz des Organismus übersteigt.

Zeitpunkt und Zeitraum von Faktorenschwankungen

Der Zeitpunkt, zu dem eine diskrete Faktorenschwankung eintritt oder eine nicht-diskrete Faktorenschwankung beginnt oder endet, oder aber der Zeitraum, in dem die Faktorenschwankung auftritt, kann deren Wirkung auf den Organismus entscheidend beeinflussen. Die Wirkung kann davon abhängen, ob der Zeitpunkt mit Beginn oder Ende von Lebensprozessen oder Lebensphasen zusammenfällt, und davon, welche Lebensprozesse oder Lebensphasen von einer Faktorenschwankung betroffen sind. Die Wirkung des Zeitpunktes, zu dem eine Faktorenschwankung einsetzt oder endet, oder des Zeitraumes, über den eine Faktorenschwankung auftritt, auf den Organismus werden also durch *Beginn und Ende* oder durch den *Zeitraum von Lebensprozessen und -phasen* beeinflusst. Ob eine nennenswerte negative Wirkung auf die Organismen eintritt, wenn Anfang und Ende (z. B. Beginn des Winterhalbjahres) oder Zeitraum einer Faktorenschwankung (z. B. Länge einer Schönwetterperiode während der Aufzuchtzeit der Jungen) nicht weitgehend oder völlig mit Beginn und Ende von Lebensprozessen bzw. -phasen oder mit dem Zeitraum, in dem diese stattfinden, übereinstimmen, hängt von der Ausprägung der übrigen Faktoren der zeitlichen Variabilität ab. So ist beispielsweise eine mangelnde Deckung von günstigen Phasen mit der Reproduktionsperiode vernachlässigbar, wenn die Amplitude oder die Dauer der ungünstigen Phase einer Faktorenschwankung gering sind, wie dies zum Beispiel bei einem kurzzeitigen Niederschlagsereignis mit geringer Heftigkeit der Fall ist.

Die bislang betrachteten Faktoren der zeitlichen Variabilität der Umwelt bezogen sich auf *einzelne* Faktorenänderungen. Soweit eine Abfolge *mehrerer* Faktorenänderungen betrachtet wird (im Falle von Faktorenschwankungen kann man von einem Faktorenschwankungsregime sprechen), kommen weitere Faktoren hinzu. Es sind dies die ‚zeitliche Abfolge von Faktorenänderungen‘ und die ‚Varianz von Amplitude bzw. Grad der Veränderung, Dauer, Geschwindigkeit oder Zeitpunkt oder -raum der Faktorenände-

rungen‘. Ich werde mich zunächst mit der **zeitlichen Abfolge von Faktorenänderungen** beschäftigen.

Je nach Reihenfolge der einzelnen Faktorenschwankungen mit ihrer unterschiedlichen Amplitude und Dauer können sich unterschiedliche Konsequenzen für die Vitalität und Reproduktionsleistung der Organismen ergeben (vgl. die Ausführungen zur Frequenz im Kap. 4.2.1.3). Einzelne biologische Eigenschaften, die die Wirkung dieser komplexen Eigenschaft von Faktorenschwankungsregimen beeinflussen würden, lassen sich nicht angeben. Allerdings lassen sich für die in Kap. 4.2.1.2 genannten Typen von Faktorenschwankungsregimen biologische Eigenschaften i. e. S. benennen, die die Wirkung der entsprechenden Schwankungsregime auf die Organismen beeinflussen. Für regelmäßige Faktorenschwankungen ist dies die auf den Rhythmus dieser Faktorenschwankungen abgestimmte, *regelmäßige Abfolge von Lebensprozessen oder -phasen* (Beispiele: Phänologie, circadiane Rhythmen). Bei unregelmäßigen Faktorenschwankungen kann die *Flexibilität*⁸⁴ der zeitlichen Realisierung von Lebensprozessen oder -phasen unter bestimmten Bedingungen eine notwendige Anpassung sein (siehe nächsten Absatz). Gemeint ist damit die Fähigkeit bestimmte Lebensprozesse oder -phasen zu überspringen (z. B. die Reproduktionsphase bei iteroparen Organismen) oder auszudehnen (z. B. Überdauerungsphase).

Der Faktorenkomplex ‚**Varianz von Amplitude, Dauer, Geschwindigkeit oder Zeitpunkt bzw. -raum von Faktorenschwankungen**‘ stellt bereits eine Vereinfachung des Faktors ‚Zeitliche Abfolge von Faktorenschwankungsregimen‘ dar, weil von der zeitlichen Reihenfolge abstrahiert wird. Betrachtet wird nur noch, wie stark die einzelnen Größen (Amplitude, Dauer etc.) schwanken. Die Wirkung dieser Umweltfaktoren auf die Organismen wird einerseits durch die *Resistenz*, die *Potenz*, die *Überdauerungsfähigkeit*, die *Dauer von Lebensprozessen oder -phasen*, *Generationszeit* und die *Reaktionszeit* der Organismen beeinflusst. Wird die Fähigkeit der Organismen, die genannten Größen zu ertragen oder auf sie zu reagieren, durch die Varianz dieser Größen nicht überschritten oder übersteigt mindestens eine dieser Größen bei *jeder* Faktorenschwankung die Anpassungsfähigkeit der Organismen, brauchen keine weiteren biologischen Eigenschaften berücksichtigt werden. Im erstgenannten Fall ist das Überleben der Organismen ohne weitere Anpassungen möglich, im letztgenannten tritt eine letale Schädigung ein. Wird die Anpassungsfähigkeit bezüglich der oben genannten biologischen Eigenschaften durch das Ausmaß der Varianz dagegen nur teilweise überschritten, muß als zusätzliche Eigenschaft die *Flexibilität der zeitlichen Realisierung von Lebensprozessen oder -phasen* bei der Abschätzung der Wirkung auf die Organismen einbezogen

⁸⁴ Zum Begriff der ‚Flexibilität‘ im Kontext von ökologischer Strategie siehe z. B. GRIME et al. 1990: 3.

werden. Auf die letztgenannte biologische Eigenschaft i. e. S. wird das nächste Unterkapitel ausführlicher eingehen.

Wie bei der räumlichen Variabilität ist auch bei der zeitlichen Variabilität der Umwelt die Einsetzbarkeit von Vermeidungsstrategien von der Vorhersagbarkeit der Umweltvariabilität abhängig.

Vorhersagbarkeit von Amplitude, Dauer und Zeitpunkt oder Zeitraum von Faktorenschwankungen

In einer zeitlich variablen Umwelt, in der Amplitude, Dauer und Zeitpunkt oder Zeitraum von Faktorenschwankungen variieren können, kann der Vorhersagbarkeit eine hohe Bedeutung für das Überleben zukommen, wenn eine Reaktion nach Eintritt der Faktorenschwankung (konsekutive Reaktion, MÜLLER 1984) nicht mehr möglich ist, somit also eine prospektive Reaktion erforderlich ist. Ein Beispiel für einen solchen Fall stellt der Wegzug der Schwalben aus Mitteleuropa dar. Erfolgt die Witterungsänderung sehr schnell, so daß die Überquerung der Alpen nicht mehr rechtzeitig möglich ist, kann es zu einer Massenmortalität aufgrund von Nahrungsmangel und Krankheit kommen (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985: 429 f.).

Wie in Kap. 4.2.1.2 betont, muß der Faktor der zeitlichen Variabilität der Umwelt genannt werden, auf den sich ‚Vorhersagbarkeit‘ bezieht. Die Amplitude, die Dauer der günstigen und der ungünstigen Phase und die Zeitpunkte oder Zeiträume, zu denen diese Phasen auftreten, müssen gleichermaßen vorhersagbar sein, damit man von *der* Vorhersagbarkeit einer Faktorenschwankung sprechen kann.

Biologische Eigenschaften, die zur Abschätzung der Vorhersagbarkeit einer Faktorenschwankung für eine bestimmte Art einbezogen werden müssen, sind die *Reaktionszeit* der Organismen, und die *Rezeptionsmöglichkeiten* für die materialen Umweltfaktoren selber oder aber für Eigenschaften, die diese Umweltfaktoren indizieren. Des weiteren müssen die Organismen, ähnlich wie bei der Vorhersagbarkeit der räumlichen Variabilität, die *Fähigkeit* haben, *den Veränderungen dieser Umweltfaktoren eine „Signal“-Funktion zuzuweisen*, und auf dieses „Signal“ in geeigneter Weise zu reagieren. Auch die Vorhersagbarkeit der zeitlichen Variabilität der Umwelt wird nicht direkt wirksam, sondern nur indirekt über die Ausprägung der Faktoren der zeitlichen Variabilität wie der Amplitude oder der Dauer der ungünstigen Phase (vgl. Vorhersagbarkeit der *räumlichen* Verteilung der Faktoren der physiologischen Umwelt in Kap. 4.2.2.2).

Bislang wurden die Eigenschaften, mit deren Hilfe die räumliche oder zeitliche Variabilität von materialen Umweltfaktoren beschrieben werden können, getrennt betrachtet. Wie in Kap. 4.2.1.2 beschrieben, ist diese Trennung zunächst sinnvoll, um bestimmte

biologische Eigenschaften identifizieren zu können, die die Wirkung der jeweiligen Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten beeinflussen. Für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten müssen die räumliche und zeitliche Dimension aber gemeinsam betrachtet werden. Diese kombinierte Betrachtung ist Gegenstand der beiden nachfolgenden Unterkapitel.

4.2.2.4 Anpassungen an die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität der Umwelt: Vermeidungsstrategien

Durch die Kombination von Faktoren der räumlichen und der zeitlichen Variabilität der Umwelt lassen sich komplexe Umweltfaktoren formulieren. Ein Beispiel ist die Fläche, die von einer Faktorenschwankung betroffen ist. Diese Eigenschaft soll in Anlehnung an FRANK & WISSEL (1994) allgemein als ‚*Räumliche Korrelation von Faktorenschwankungen*‘ bezeichnet werden oder, bei Beschränkung auf Faktorenschwankungen mit Störungscharakter, als ‚*Räumliche Korrelation von Störungen*‘. Je größer die Fläche ist, die von einer Faktorenschwankung oder Störung betroffen ist, desto stärker ist die räumliche Korrelation der Faktorenschwankung oder Störung.

Die biologischen Eigenschaften, die die Wirkung dieses komplexen Umweltfaktors auf die biologischen Einheiten beeinflussen, sind die *Aktionsräume* der Organismen oder sozialen Verbände (Heimatgebiet, Migrationsraum, Aktionsraum für Explorationswanderungen) und die *Dispersion* der Population. Je größer die räumliche Korrelation einer Faktorenschwankung oder Störung ist, desto stärker ist die Wirkung auf die biologischen Einheiten.

Bei der getrennten Betrachtung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt wurde erwähnt, daß die Wirkung der formalen Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten durch die *Vorhersagbarkeit* der Ausprägung dieser Umweltfaktoren beeinflußt wird. Wenn die Vorhersagbarkeit hoch ist, können die Organismen durch Veränderungen ihrer physiologischen und morphologischen Eigenschaften oder durch ihr Verhalten auf die bevorstehenden Veränderungen oder die räumliche Variabilität rechtzeitig reagieren. Dies gilt auch bei kombinierter Betrachtung von räumlicher und zeitlicher Variabilität. Die biologischen Eigenschaften, die bestimmen, ob die Veränderung eines materialen Umweltfaktors mit der Zeit, die Lage von Ressourcen oder die räumliche Verteilung von Faktoren der physiologischen Umwelt vorhersagbar ist, ergeben sich durch Kombination der bei der Vorhersagbarkeit der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt genannten biologischen Eigenschaften: *Rezeptionsfähigkeit*, *Rezeptionsradius* und *Reaktionszeit* sowie die *Fähigkeit*, bestimmte Eigenschaften von Objekten in der Außenwelt als *Orientierungsmerkmale* oder „*Signale*“ zu deuten. Beispiele für

Anpassungen an eine hohe Vorhersagbarkeit der raum-zeitlichen Variabilität der Umwelt sind der Vogelzug und die Wanderungen der Wanderfalter.

Die Vorhersagbarkeit von Faktoren der raum-zeitlichen Variabilität der Umwelt beeinflusst nicht nur das Überleben der biologischen Einheiten in einer variablen Umwelt mit regelmäßig wiederkehrenden Mustern der räumlichen und zeitlichen Variabilität (z. B. circadiane oder saisonale Faktorenschwankungen, Netzwerke, Entwässerungssysteme). Sie kann auch in einer Umwelt ohne diese Muster von Bedeutung für das Überleben der biologischen Einheiten sein. Beispielsweise kann ein Gewitterschauer vorhersagbar sein, weil er sich durch entsprechende Wolkenentwicklung und Luftdruckveränderungen ankündigt. Ein Organismus, der die Fähigkeit hat, die im Vorfeld eines Gewitters auftretenden Veränderungen zu rezipieren und zu deuten, hat die Möglichkeit, rechtzeitig ein Versteck aufzusuchen.

Zeitliche Variabilität der Umwelt erfordert, soweit sie ein gewisses Maß überschreitet, insbesondere wenn sie unregelmäßig auftritt, eine flexible Ausbildung der biologischen Eigenschaften. Diese flexible Ausbildung kann auf der Ebene des einzelnen Organismus erfolgen oder auf der Ebene der Population. Auf der Ebene der Population wird sie über die genetische Variabilität der Individuen erreicht. Ein Beispiel sind Polymorphismen wie die Farbvariationen beim Birkenspanner (*Biston betularia*; JACOBS & RENNER 1988: 258 f.).

Auf der Ebene des einzelnen Organismus kann die flexible „Anpassung“ über die Ausprägung des Phänotyps *dauerhaft* (Beispiel: fakultative Makropterie bei Heuschrecken) oder über die prinzipiell veränderbar bleibende Variation morphologischer, physiologischer oder ethologischer Eigenschaften *situationsabhängig* erfolgen (z. B. physiologische Veränderungen zur Aufrechterhaltung der Homöostase wie bei der Anreicherung des Blutes mit Hämoglobin im Gebirge bei Säugetieren). Außerdem kann die Veränderung der biologischen Eigenschaft *diskret* sein, wie bei den oben angeführten Beispielen der Makropterie von Heuschrecken (die Flügel werden ausgebildet oder nicht) und des Melanismus beim Birkenspanner (Weiß- oder Schwarzfärbung), oder *kontinuierlich* (Beispiele: Wasserabgabe von Pflanzen in Abhängigkeit von Außentemperatur und relativer Luftfeuchtigkeit, zurückgelegte Entfernung zu Nahrungsquellen bei vagilen Tieren).

Die flexible Anpassung kann sich auf die *Ausprägung* der morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften beziehen⁸⁵, aber auch auf die *räumliche und*

⁸⁵ Diese Form der Flexibilität ist in den ökologischen Eigenschaften der ‚Resistenz‘, der ‚Potenz‘ und der ‚Überdauerungsfähigkeit‘ bereits integriert. Das weiter unten in diesem Absatz aufgeführte Beispiel erhöht beispielsweise die Potenz der Eltern, auch bei ungünstigem Nahrungsangebot noch zu reproduzieren, ohne daß sich die Eltern einem erhöhten Mortalitätsrisiko durch verminderte Kondition aussetzen.

zeitliche Realisierung der Lebensprozesse (z. B. der Reproduktion, der Migration oder der Nahrungssuche) und Lebensphasen (z. B. der Reproduktionsphase oder der Phase der Überdauerung ungünstiger Bedingungen). Ein Beispiel für eine flexible Ausprägung von physiologischen und ethologischen Eigenschaften ist der teilweise Verzicht auf Reproduktion bei iteroparen Organismen (weniger Nachkommen als bei günstigerer Ausprägung der Umweltfaktoren), beispielsweise wenn das Nahrungsangebot in der Reproduktionsphase (Amplitude der günstigen Phase) gering ist (vgl. hierzu das in der Einleitung zu Kap. 4.2.2 angeführte Beispiel der reduzierten Nachkommenproduktion von Turmfalke und Schleiereule bei geringem Mäuseangebot).

Mit der Flexibilität der Ausprägung der morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften und der genetischen Variabilität wird sich dieses Unterkapitel nicht näher beschäftigen. Vielmehr soll eine Konzentration auf die Möglichkeiten von Organismen erfolgen, auf Veränderungen der Umwelt durch Variation der zeitlichen und räumlichen Realisierung von Lebensprozessen und Lebensphasen zu reagieren und dadurch negative Wirkungen auf sich zu vermeiden oder zu verringern. Die räumliche und zeitliche Verwirklichung von Lebensprozessen und Lebensphasen kann man auch als Raum-Zeit-Dynamik der Organismen oder Arten bezeichnen (vgl. BLAB 1978).

Handelt es sich bei der zeitlichen Variabilität um regelmäßig wiederkehrende Faktorenschwankungen, deren Faktorenschwankungsregime, organismenzentriert betrachtet, über sehr lange Zeiträume stabil ist (z. B. saisonale und circadiane Rhythmen, Gezeitenhub), kann eine Anpassung durch eine endogen gesteuerte, *regelmäßige Dynamik* der Arten erfolgen (prospektive, obligate Reaktion - MÜLLER 1992: 13). Beispiele sind die regelmäßigen Wanderungen der Zugvögel und der meisten mitteleuropäischen Amphibienarten. Auch darauf soll hier nicht näher eingegangen werden, zumal es sich dabei nicht im eigentlichen Sinne um eine „Flexibilität“ handelt, sondern um eine regelmäßige Raum-Zeit-Dynamik. Nachfolgend werden nur die Anpassungen an die raum-zeitliche Variabilität betrachtet, die keine wiederkehrenden Muster zeigt.

Die biologischen Eigenschaften i. e. S., die Anpassungswert für diese Kombination der formalen Umweltfaktoren haben, lassen sich allgemein unter der Bezeichnung ‚Flexibilität der räumlichen und zeitlichen Realisierung von Lebensphasen‘ zusammenfassen. Für die Ableitung einer Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten ist es allerdings notwendig, diese abstrakt gehaltene biologische Eigenschaft zu konkretisieren. Dazu sind verschiedene Unterscheidungen notwendig.

Zuerst ist zu differenzieren, ob sich Flexibilität auf *Lebensprozesse* oder *Lebensphasen* bezieht. Dies kann deshalb sinnvoll sein, weil die Flexibilität allgemein bei Lebensprozessen eine andere sein könnte als bei Lebensphasen. Bei den folgenden Ausführungen und den angeführten Beispielen werde ich mich aus Gründen der besseren Überschau-

barkeit auf die Lebensphasen konzentrieren. Das Ausmaß der Flexibilität kann auch je nach Lebensphase variieren. Außerdem hängt die Flexibilität davon ab, welcher *materiale Umweltfaktor* variiert.

Wenn von einer hohen ‚Flexibilität der *räumlichen* Realisierung‘ gesprochen wird, so ist damit gemeint, daß der Organismus oder ein sozialer Verband in hohem Maß in der Lage ist, auf Veränderungen seiner Umwelt mit einer Veränderung des Aktionsraumes zu reagieren, sei es durch eine teilweise Veränderung des Heimatgebietes (gleitende Verlagerung im Sinne von SCHWERDTFEGGER 1979: 219) oder durch einen Wechsel von Teilhabitaten oder des gesamten Habitates (springende Verlagerung - ib.: 221). Das Phänomen der Philopatrie ist hier einzuordnen.

Mit ‚Flexibilität der *zeitlichen* Realisierung von Lebensphasen‘ soll die Fähigkeit der Arten beschrieben werden, Beginn und Ende, Dauer oder Abfolge dieser Phasen in Abhängigkeit von der zeitlichen Variabilität der Umwelt zu verändern. Ein Beispiel für die Veränderung der *Abfolge* von Lebensphasen ist der Ausfall der Reproduktionsphase bei der Schleiereule in Jahren, in denen es nur wenige Mäuse gibt, was als flexible Anpassung an das Nahrungsangebot anzusehen ist (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980: 254 f.).

Auch die *Dauer* von Lebensphasen kann flexibel in Anpassung an die jeweils herrschenden Umweltbedingungen verwirklicht werden. Ein Beispiel ist die fakultativ mehrjährige Embryonalentwicklung mancher Insektenarten (GREENSLADE 1983: 354), die beispielweise auch bei einigen Heuschreckenarten auftritt (INGRISCH 1984, 1986). Die Dauer von Entwicklungsphasen kann aber auch verkürzt werden, indem bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit die Größe bei Abschluß der Entwicklungsphase reduziert wird. Ein Beispiel ist die beschleunigte Metamorphose von Kreuzkrötenkaulquappen bei Gefahr des Austrocknens des Reproduktionsgewässers (GÜNTHER 1997: 319). Bei der Verlängerung von Lebensphasen kann zusätzlich unterschieden werden, wie groß das Ausmaß diese Verlängerung ist: Wird sie mindestens um die Dauer einer Generation⁸⁶ oder um die Dauer einer Periode einer Faktorenschwankung⁸⁷ verlängert oder um einen geringeren Zeitraum?

Betrachtet man die Kombination *mehrerer* Faktoren der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt, lassen sich bestimmte Formen der Flexibilität identifizieren,

⁸⁶ Diesen zeitlichen Maßstab wird man bei semelparen Organismen heranziehen, wenn die Dauer der günstigen Phase oder der gesamten Periode so lang wie oder länger als die normale Generationszeit ist. Ein Beispiel ist die langsame Entwicklung eines Teils der Raupen der 1. Generation des Kleinen Wiesenvögelchens (*Coenonympha pamphilus*), so daß diese Raupen erst zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode zu Faltern metamorphosieren.

⁸⁷ Diesen zeitlichen Maßstab wird man bei semelparen Organismen heranziehen, wenn die günstige Phase oder die gesamte Periode kleiner als die Generationszeit ist. Beispiele sind Libellenarten mit mehrjährigem Entwicklungszyklus (z. B. *Aeshna subarctica* - STERNBERG 1990).

die ein Überleben von *Organismen* oder ihren Nachkommen unter den jeweiligen Kombinationen ermöglichen. Unter Ausschluß regelmäßig wiederkehrender Faktorenschwankungen lassen sich drei Grundtypen von Anpassungen unterscheiden (vgl. MÜLLER 1984: 196-200 und STEARNS 1976: 25-30).

1) Prospektive, fakultative Reaktion

Die Länge oder Amplitude der günstigen oder der ungünstigen Phase einer Faktorenschwankung oder der Zeitpunkt, zu dem eine günstige oder ungünstige Phase beginnt oder endet, ist variabel, aber *vorhersagbar*. Das heißt per Definition auch, daß die Schnelligkeit der Faktorenschwankung die notwendige Zeit für eine prospektive Reaktion nicht übersteigt. Die günstige Phase der Faktorenschwankung ist manchmal sehr kurz oder die Amplitude der günstigen Phase ist gelegentlich sehr gering. Aber auch die Dauer der ungünstigen Phase kann manchmal sehr lang sein oder die Amplitude der ungünstigen Phase sehr groß. Außerdem ist der Anteil des Aktionsraumes, der von der Faktorenschwankung betroffen ist, sehr groß. Daher ist eine Reaktion durch Eintritt in eine neue Lebensphase, durch Verzicht auf bestimmte Lebensphasen oder durch einen Wechsel des Habitats erforderlich, um überleben zu können.

Unter den dargestellten Bedingungen ist eine prospektive, fakultative Reaktion *möglich*.

2) Konsekutive Reaktion

Die Länge, die Amplitude, der Beginn oder das Ende von günstiger oder ungünstiger Phase der Faktorenschwankung ist variabel und *nicht* vorhersagbar, die Schnelligkeit der Faktorenschwankung übersteigt aber die Reaktionszeit für eine angemessene Reaktion *nicht*. Die sonstigen Bedingungen entsprechen den unter Punkt 1 aufgeführten.

Es ist eine konsekutive Reaktion möglich. Ein allgemeines Beispiel ist die Überdauerung von Phasen mit ungünstiger Witterung durch Quieszenz und Oligopause (für konkrete Beispiele siehe MÜLLER 1992: 20-42). Ein weiteres Beispiel ist der Wegzug der Wachtel aus den angestammten Brutgebieten bei ungünstigen Reproduktionsbedingungen (Ausbleiben günstiger Witterung) in den südlichen Teilgebieten (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1994: 302).

3) Streuung der zeitlichen oder räumlichen Realisierung der Lebensphasen bei verschiedenen Organismen einer Population

Die Länge, die Amplitude, der Beginn oder das Ende von günstiger oder ungünstiger Phase der Faktorenschwankung ist variabel und *nicht* vorhersagbar. Die Schnelligkeit der Faktorenschwankung *übersteigt* die Reaktionszeit für eine ange-

messene Reaktion. Die sonstigen Bedingungen entsprechen wiederum den unter Punkt 1 aufgeführten.

Eine Anpassung ist nur durch eine auf die genetische Variabilität (Populationsebene) oder Verhaltensweisen (Ebene des einzelnen Organismus) zurückzuführende Streuung der räumlichen oder zeitlichen Verwirklichung von Lebensphasen möglich⁸⁸. Beispiele für die Streuung der räumlichen Realisierung aufgrund von Verhaltensweisen sind die räumliche Streuung der Eiablage bei Tagfaltern und Dismigrationsbewegungen, bei denen die Wahl von Dismigrationsrichtung und -entfernung zwischen den Individuen variieren. Bei der Streuung der zeitlichen Realisierung sind zwei Fälle zu unterscheiden:

- Die Grundstruktur des Faktorenschwankungsregimes ist vorhersagbar (z. B. zyklisch wiederkehrende Faktorenschwankungen), lediglich Beginn oder Ende der günstigen oder ungünstigen Phase variieren nicht vorhersagbar.

Hier reicht eine Streuung von Dauer oder Eintrittszeitpunkt der Lebensphasen um Zeiträume, die nur Teile der normalen Länge von Lebensphasen oder Generationszeit betragen (Beispiel: Variation des Schlupftermins bei mitteleuropäischen Heuschreckenarten im Frühjahr - INGRISCH & KÖHLER 1998: 80).

- Die Länge oder die Amplitude der günstigen Phase ist so beschaffen, daß bestimmte Lebensphasen nicht erfolgreich abgeschlossen werden können.

Die Streuung übersteigt Zeiträume von der Länge der Lebensphasen oder der Generationszeit (Beispiele: Streuung der Entwicklungsdauer bei den Raupen von *Coenonympha pamphilus* - BINK 1992: 434; Streuung der Embryonaldiapause bei manchen Heuschreckenarten - INGRISCH & KÖHLER 1998: 67) oder der Länge der Periode der Faktorenschwankung (Beispiel: Libellen mit mehrjähriger Entwicklung).

Streuung muß als vergleichsweise ineffektiver Anpassungsmechanismus angesehen werden, wenn die Möglichkeit einer prospektiven oder konsekutiven Reaktion besteht, weil im Falle einer Faktorenschwankung mit entsprechender Amplitude mehr Individuen letal geschädigt werden als bei einer prospektiven oder konsekutiven Reaktion. Wenn die Art aber nicht über entsprechende Reaktionsmöglichkeiten verfügt, kann auch die Streuung eine Anpassung darstellen, die den Organismen das Überleben in einer solchen Umwelt ermöglicht.

⁸⁸ Umwelteigenschaften können, z. T. in Kombination mit genetischer Variabilität und Verhaltensweisen, zu einer Streuung der zeitlichen oder räumlichen Realisierung von Lebensphasen beitragen. Ein Beispiel dafür ist die passive Verfrachtung von Diasporen oder Pflanzenteilen, die zu einer mehr oder weniger großen Streuung des Keimungsortes der Diasporen führt. Ein zweites Beispiel ist die unterschiedlich lange Entwicklungsdauer von Eiern, die an Orten unterschiedlicher Wärmegunst abgelegt wurden.

Auch die *Iteroparitie* selbst kann eine Anpassung an regellose Faktorenschwankungen sein. Unter Punkt eins wurde als Beispiel der Verzicht auf Reproduktion bei zu geringer Amplitude der günstigen Phase angeführt (prospektive Reaktion auf *vorhersagbare* Faktorenschwankung). Dies ist nur möglich, wenn der Lebenszyklus entsprechend gestreckt werden kann oder es sich um iteropare Organismen mit ausreichend langer Lebensdauer handelt. Außerdem kann Iteroparitie eine geeignete biologische Eigenschaft für *nicht vorhersagbare* Faktorenschwankungen sein, die zum Ausfall der Reproduktion führen (vgl. WILBUR 1974: 812 f.). In diesem Fall ist keine Reaktion möglich. Es tritt zunächst eine negative Wirkung ein (die produzierte Nachkommenschaft wird letal geschädigt), deren Ausmaß aber dadurch begrenzt wird, daß die Möglichkeit für die Produktion weiterer Nachkommen besteht.

Treten Kombinationen vorhersagbarer (z. B. Dauer der für die Entwicklung geeigneten Witterungsbedingungen lang genug für den Abschluß der Entwicklung) und nicht vorhersagbarer Umweltfaktoren auf (z. B. Beginn der Phase mit für die Entwicklung günstiger Witterung), können *Kombinationen mehrerer* der oben genannten *Anpassungen* erforderlich sein, und diese Typen von Reaktionen können sich auf verschiedene Lebensprozesse oder -phasen beziehen.

Die in den Kap. 4.2.2.1 bis 4.2.2.4 genannten biologischen Eigenschaften lassen sich der Vermeidungsstrategie zuordnen (vgl. Einleitung zu Kap. 4.2.2). Sie können, bei starker Schädigung vieler Organismen einer Population, auch die Wirkung auf die Population bestimmen. Wenn Organismen durch bestimmte Umweltbedingungen geschädigt werden, die Vermeidungsstrategie also scheitert, muß dies aber nicht zwangsläufig zu einer negativen Wirkung auf der Ebene der Lokal- oder Metapopulation führen. Eine eingetretene Schädigung des Organismus kann durch diesen selbst ausgeglichen werden (Regenerationsstrategie), oder auf der Ebene der Population (Resilienzstrategie). Die biologischen Eigenschaften, die sich bei den Resilienzstrategien einordnen lassen, werden im folgenden Kapitel vorgestellt.

4.2.2.5 Anpassungen an die Kombination von räumlicher und zeitlicher Variabilität der Umwelt: Resilienzstrategien

Ist eine adäquate Reaktion auf der Ebene des Organismus nicht möglich und wird der Organismus oder seine Nachkommen letal geschädigt, kann eine Kompensation auf der Populationsebene erfolgen, indem die freiwerdenden Ressourcen oder Habitate durch andere Mitglieder der Population eingenommen werden. Schnelle Wiederbesiedlung verwaister Habitate oder schnelles Auffinden von freien Ressourcen setzt eine *hohe Bereitschaft zu Explorationswanderungen* (geringe Philopatrie) voraus. Ist für die Größe

einer Lokalpopulation das Angebot an Ressourcen limitierend, kann bei letaler Schädigung eines Teils der Lokalpopulation die Überlebensrate der verbleibenden Mitglieder der Lokalpopulation erhöht sein, wodurch ebenfalls die negativen Wirkungen auf die Lokalpopulation teilweise oder vollständig ausgeglichen werden können. Bei territorialen Tierarten kommt das Phänomen der Floater hinzu, bei dem revierlose Tiere freigeordnete Territorien besiedeln (SUTHERLAND 1996: 71-74; für weitere empirische Beispiele MATTHYSEN 1987: 8 und BENDER et al. 1996: 249). In einem weit verstandenen Sinn könnte dem auch die Besiedlung verwaister Reviere mit relativ günstigen Bedingungen durch Tiere aus Revieren mit ungünstigeren Bedingungen zugeordnet werden (vgl. SUTHERLAND 1996: 73-76 - Begriff des „queueing“).

Sind die negativen Auswirkungen auf eine Lokalpopulation so stark, daß ein Ausgleich aus der Lokalpopulation heraus nicht möglich ist (z. B. bei Senken-Habitaten oder bei Störungen, die zu große Teile der Lokalpopulation treffen) kann eine Kompensation durch Explorationswanderungen von Tieren aus einer benachbarten Lokalpopulation erfolgen, also auf der Ebene der Metapopulation. Dadurch tritt ein sogenannter Rettungseffekt ein (engl. rescue effect - BROWN & KODRIC-BROWN 1977: 445). Es können aber auch bereits verwaiste Habitate durch Individuen aus einer anderen Lokalpopulation wiederbesiedelt werden (LEVINS 1970). Die dafür vorteilhaften Eigenschaften der Organismen⁸⁹ lassen sich drei Teilkomplexen zuordnen, wobei die ersten beiden Punkte für Rettungseffekte *und* Neu- oder Reetablierung von Lokalpopulationen relevant sind, während die unter 3 genannten Fähigkeiten, soweit sie nicht bereits unter 1 und 2 aufgeführt sind, nur die Neugründung bzw. Reetablierung von Lokalpopulationen fördern:

- 1) Eigenschaften, die die Zahl jener Individuen erhöhen, die die Geburtshabitate⁹⁰ oder deren nähere Umgebung verlassen (Emigration)

Die Zahl der Individuen, die das Geburtshabitat verlassen, ist, gleiche Habitatqualität vorausgesetzt, höher, wenn das *Reproduktionspotential* (physiologisch mögliche Zahl produzierter Nachkommen) hoch und die *Geburtsorttreue* gering ist.

⁸⁹ Die Besiedlung von Habitaten wird nicht nur von biologischen Eigenschaften i. e. S. oder ökologischen Eigenschaften beeinflusst, sondern auch von demographischen Eigenschaften. Beispielsweise wird die Zahl der aus einer Lokalpopulation emigrierenden Individuen durch die Populationsgröße und davon beeinflusst, ob die Population einen Überschuß an Individuen produzieren (Quellen-Habitat). Und die Chance von Individuen, nach der Emigration ein geeignetes Habitat zu finden, steigt mit der räumlichen Nähe der Quellen-Population zu diesem Habitat, ist also von der Dispersion der Population abhängig. Diese demographischen Eigenschaften sollen hier aber nicht betrachtet werden, denn dabei handelt es sich nicht um Eigenschaften, die Arten generell zugeordnet werden können. Sie können von Population zu Population erheblich schwanken.

⁹⁰ Mit Geburtshabitat ist das Habitat der jeweiligen Lokalpopulation gemeint.

2) Eigenschaften, die die Zahl der Individuen erhöhen, die ein geeignetes Habitat finden (Immigration)

Die Zahl, die ein geeignetes Habitat erreichen, hängt von verschiedenen Fähigkeiten der Organismen ab. Günstige Voraussetzungen dafür, daß möglichst viele der emigrierten Individuen ein geeignetes Habitat erreichen, sind eine hohe *Vagilität*, eine geeignete *Fortbewegungsart*⁹¹, vorhandenes *Rezeptionsvermögen* für Umwelteigenschaften, die als *Orientierungsmerkmale* geeignet sind und die *Fähigkeit, diese als solche zu deuten*, ein großer *Rezeptionsradius* für geeignete Habitate und gute *Suchstrategien*.

3) Eigenschaften, die die Wahrscheinlichkeit erhöhen, daß es im Falle der Immigration in ein unbesetztes Habitat zum erfolgreichen Aufbau einer neuen Lokalpopulation kommt

Demographisch betrachtet hängt die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Etablierung einer Lokalpopulation von der Ausgangsgröße der Population (Zahl der Organismen, die ein freies Habitat erreichen), von ihrer durchschnittlichen Wachstumsrate und den Schwankungen der Wachstumsrate ab (vgl. ÅS et al. 1992: 218 f.; VERBOOM et al. 1993: 183). Diese demographischen Eigenschaften werden durch folgende biologischen Eigenschaften i. e. S. beeinflusst:

- Zahl der möglichen Nachkommen pro Reproduktionsperiode, Generationszeit
Je höher die mögliche Zahl der Nachkommen pro Reproduktionsperiode und je kürzer die Generationszeit ist, desto schneller wird, günstige Umweltbedingungen vorausgesetzt, eine Populationsgröße erreicht, deren Extinktion unwahrscheinlich ist.
- Iteroparität
Iteropare Organismen haben mehrfach die Möglichkeit, sich fortzupflanzen. Ein einmaliger Ausfall der Reproduktion führt daher noch nicht zwangsläufig zum Scheitern der Populationsneugründung.
- Zeitpunkt der Emigration, bezogen auf den Lebenszyklus
Besonders erfolgsversprechend ist die Emigration befruchteter, junger Weibchen (HANSSON et al. 1992: 186), deren Eier oder Embryonen noch wenig entwickelt sind (geringes Gewicht der Eier oder Embryonen, daher energiesparende Explorationswanderung möglich; z. B. BINK 1992: 116).
- Partnerfindungsstrategie
Sind effiziente Partnerfindungsstrategien vorhanden (z. B. Pheromone bei Nachtfaltern, hill-topping bei Tagfaltern, akustische Signale bei Vögeln und Amphibien), erhöht dies die Wahrscheinlichkeit einer Paarung und damit einer erfolgreichen Reproduktion. Allerdings kann dadurch auch die Wahrschein-

⁹¹ Die Fortbewegungsart beeinflusst, welche Umweltbedingungen Barrierewirkung entfalten, wo diese wirksam werden und wieviele Barrieren auftreten.

lichkeit, daß unbesetzte Habitate besiedelt werden, verringert werden (Beispiel: soziale Attraktion bei Erdhörnchen - *Spermophilus columbianus* -; OPDAM et al. 1993: 156).

- Parthenogenese oder vegetative Vermehrung
Besteht die Möglichkeit zu parthenogenetischer oder vegetativer Vermehrung, kann bereits ein einzelner Organismus zu einer Populationsneugründung ausreichen, weil die Notwendigkeit zur Ankunft eines Partners entfällt. Ein Beispiel sind die Frühjahrs- und Sommergenerationen von Blattläusen.
- Polygynie
Polygynie kann die negative Wirkung demographischer Stochastik reduzieren, da bei einer Überzahl an weiblichen Tieren die maximalen Reproduktionsmöglichkeiten ausgeschöpft werden.
- Kollektive Explorationswanderungen
Bei kollektiven Explorationswanderungen ist die Partnerfindung erleichtert. Außerdem ist die Population bereits unmittelbar nach erfolgter Immigration relativ groß. Beispiele finden sich bei MANZKE (1995; Abflugverhalten der Feldheuschreckenart *Chorthippus parallelus*) und FAHSE & WISSEL (1998; Lerchenarten in der Nama-Karoo-Wüste in Südafrika).

Die bislang beschriebenen Eigenschaften tragen alle zu einer Erhöhung der Reproduktionsrate bzw. der *Natalität* bei. Daneben vergrößern alle Eigenschaften, die die *Mortalität* von Adulten und Nachkommen reduzieren, ebenfalls die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Populationsneugründung. Diese Eigenschaften sind bereits bei den Vermeidungsstrategien dargestellt worden. So verringert eine breite ökologische Amplitude („euryöke“ Arten) oder eine hohe Resistenz gegenüber Faktorenschwankungen die Gefahr einer letalen Schädigung und erhöht damit die Etablierungsfähigkeit (ÅS et al. 1992: 219, 228, 231 f., 233 f.).

Mit diesem Unterkapitel ist die Suche nach biologischen Eigenschaften, mit deren Hilfe die Überlebensfähigkeit der Arten bei bestimmten Umweltbedingungen prognostiziert werden soll, abgeschlossen. Für eine bestimmte Kombination von Umweltbedingungen und die entsprechende Kombination der biologischen Eigenschaften muß dann abgeschätzt werden, welche Überlebensfähigkeit der betrachteten biologischen Einheiten resultiert. Voraussetzung für diese Abschätzung ist, daß aus der *Ausprägung* der biologischen Eigenschaften ableitbar ist, bei welcher Ausprägung der Umweltfaktoren welche Überlebensfähigkeit resultiert. Das nachfolgende Unterkapitel setzt sich deshalb mit der Ermittlung und Skalierung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften auseinander.

4.2.2.6 Die Ermittlung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften und deren Skalierung

Die Ermittlung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften bereitet aus verschiedenen Gründen Probleme. Ich möchte nur zwei davon ansprechen. Die genetische Variabilität der Individuen einer Art führt dazu, daß die Ausprägung der biologischen Eigenschaften bei verschiedenen Individuen oder Populationen schwanken kann. Hinzu kommt, daß für die Überlebensfähigkeit nicht das *physiologische Potential* der Organismen entscheidend ist, sondern die *realisierte* Ausprägung der biologischen Eigenschaften (z. B. erreichte Lebensdauer, Zahl produzierter Nachkommen, Mobilität; vgl. Abb. 7 in der Einleitung zu Kap. 4). Diese werden von der Umwelt beeinflusst (vgl. in einem bioindikatorischen Kontext LANDRES 1988: 323) und dieser Einfluß ist zum Teil stochastischer Natur. Mögliche Lösungsansätze für diese Probleme werden in Kap. 4.2.3 vorgestellt. An dieser Stelle sei nur darauf hingewiesen, daß diese Fehlerquellen für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten im Rahmen der Naturschutzplanung nur dann relevant werden, wenn sie die Prognosequalität unter das angestrebte Maß senken (vgl. Ausführungen zum Einfluß der Problemstellung auf die angestrebte Qualität der Indikation in Kap. 2.2.3).

Manche biologischen Eigenschaften lassen sich nur nominal skalieren. Ein Beispiel ist die Fortbewegungsart. Bei anderen Eigenschaften ist prinzipiell eine kardinale oder ordinale Skalierung sowie die Skalierung in Form von alternativen Merkmalen möglich. Beispiele sind der Aktionsradius oder die Zahl der Nachkommen. Je feiner die Skalierung der biologischen Eigenschaften gewählt wird, desto sensitiver könnte prinzipiell die Prognose der Überlebensfähigkeit sein. Auf mögliche Probleme, die mit einer solchen feinen Skalierung verbunden sein können, wird bei der Besprechung der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen kurz eingegangen (Kap. 5.1.7.1).

Wie oben angesprochen sind die realisierten biologischen Eigenschaften entscheidend für die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten, und deren Ausprägung schwankt aufgrund der genetischen Variabilität und des Einflusses der Umwelt. Dies führt zu einer zum Teil erheblichen Streuung der biologischen Eigenschaften (z. B. SIBLY & MONK 1987: 189 - Erreichen des Adultstadiums bei Feldheuschrecken -; RENNER 1952: 127 f., INGRISCH & KÖHLER 1998: 114-118, SETTELE et al. 2000: 95-98 - Zahl der abgelegten Eier bei Heuschrecken und Tagfaltern). Werden die biologischen Eigenschaften ordinal skaliert, kann diese Streuung die gewählten Klassengrenzen überschreiten. Dann stellt sich die Frage, welcher Klasse die gegebene Spanne der Ausprägungen, die die biologische Eigenschaft einer Art annehmen kann, zugeordnet werden soll. Die ausschließliche Zuordnung zu der Klasse, die den größten Teil dieser Spanne abdeckt, kann die Zuverlässigkeit der darauf aufbauenden Prognose der Überle-

bensfähigkeit verringern. Lösungsansätze für Probleme dieser Art stellt die Theorie unscharfer Mengen zur Verfügung (Fuzzy-Methoden; z. B. BANDEMÉR & GOTTWALD 1993). Beispiele für den Einsatz von Fuzzy-Methoden für die Einstufung der biologischen Eigenschaften können CHEVENET et al. (1994: 296-298) und KLEYER (1995) entnommen werden.

Sowohl bei der Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis biologischer Eigenschaften i. e. S. als auch auf der Basis ökologischer Eigenschaften müßten unter Umständen sehr viele Eigenschaften berücksichtigt werden, weil die Zahl der relevanten Umweltfaktoren sehr groß sein kann und für manche Umweltfaktoren die Kenntnis mehrerer biologischer Eigenschaften notwendig ist. Für die Auswahl repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung ist es wegen der *praktischen* Zwänge sinnvoll, die Zahl dieser Eigenschaften zu reduzieren. Mit entsprechenden Möglichkeiten zur Vereinfachung beschäftigt sich das folgende Unterkapitel.

4.2.2.7 Mögliche Vereinfachungen bei der Auswahl der berücksichtigten biologischen Eigenschaften und der Ermittlung ihrer Ausprägung

Eine Möglichkeit, den Aufwand zur Ermittlung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften zu reduzieren, besteht darin, von der Ausprägung biologischer Eigenschaften wie der Körpergröße, die leicht zu bestimmen sind, auf die Ausprägung anderer, die damit korreliert sind, zu schließen. Man könnte dabei die bekannten Korrelationen, z. B. Allometrien⁹², nutzen. Im Idealfall könnte man von der Ausprägung einer geringen Zahl von biologischen Eigenschaften auf die Ausprägung der übrigen, für einen bestimmten Fall benötigten biologischen Eigenschaften schließen. Ein Beispiel für die Anwendung dieses Prinzips ist die Arbeit von GRATEROL (1998). Diese Möglichkeit der Vereinfachung ist allerdings mit einem entscheidenden Problem behaftet. Die Regressionen, auf denen die Schlußfolgerungen beruhen, beschreiben einen Trend in der Beziehung zwischen den biologischen Eigenschaften mehrerer Arten. Die mit einer betrachteten biologischen Eigenschaft (z. B. Körpergröße) korrelierten biologischen Eigenschaften (z. B. Aktionsradius) schwanken um die Regressionsgerade (siehe Beispiele in BEGON et al. 1991: 558 f.). Die auf der Basis der Regression erfolgende Ermittlung der biologischen Eigenschaften für *einzelne* Arten kann zu Schätzfehlern führen, was wiederum die Zuverlässigkeit von Prognosen der Überlebensfähigkeit bei bestimmten Umweltbedingungen, die auf dieser abgeleiteten Ausprägung aufbauen, reduzieren kann. Inwieweit die

⁹² Als Allometrie wird die Abhängigkeit einer physiologischen oder morphologischen Eigenschaft von der Körpergröße bezeichnet. Diese Abhängigkeit ist auf geometrische und physikalische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Beispiele sind die Abhängigkeit der Lebensdauer oder der Zeit bis zur Geschlechtsreife von der Körpergröße (BEGON et al. 1991: 558-561).

dadurch verringerte Qualität, mit der die Überlebensfähigkeit prognostiziert wird, noch einen Einsatz dieser Vereinfachung ermöglicht, wäre zu prüfen.

Die Bestimmung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften kann daneben auch über die Ausnutzung *makroevolutionärer trade-offs* (STEARNS 1992: 75) erleichtert werden. Das Prinzip des makroevolutionären trade-offs besagt, daß eine Art im Laufe ihrer Phylogenese nicht gleichermaßen in Anpassungen an alle Umwelteigenschaften oder in alle Teilstrategien (z. B. in die Reproduktionsstrategie *und* in biologische Eigenschaften, die die Erduldung extremer Ausprägungen von Umweltfaktoren ermöglichen) „investieren“ kann (LAW 1979: 82). Geht man davon aus, daß dieses Prinzip Gültigkeit beanspruchen kann, würde es ausreichen, die Ausprägung eines Teils der relevanten biologischen Eigenschaften zu kennen. Auf die Ausprägung der übrigen Eigenschaften könnte man näherungsweise schließen. Beispiele für makroevolutionäre trade-offs sind:

- die Resistenz gegenüber niedrigen Temperaturen in der Entwicklungsphase und die Fähigkeit, die Entwicklungsgeschwindigkeit mit zunehmender Temperatur zu steigern, bei verschiedenen Tagfalterarten Mitteleuropas (BINK 1992: 66);
- die Entwicklungsdauer bis zur Geschlechtsreife und die durchschnittliche Lebensdauer der Weibchen (CHARNOV & BERRIGAN 1991: 44).

Das Problem bei der Abschätzung von evolutionären trade-offs ist aber, daß deren Ausmaß für die verschiedenen Eigenschaftskombinationen unterschiedlich sein kann. Außerdem muß nicht jede Anpassung zu „Kosten“ bei Anpassungen an andere Umweltbedingungen führen. Auf keinen Fall kann man davon ausgehen, daß ein bestimmter Nutzen einer Anpassung immer mit vergleichbar großen Kosten bei anderen biologischen Eigenschaften verbunden ist (LOEHLE 1988: 285). Zwar deuten sich bestimmte Gesetzmäßigkeiten in den trade-offs zwischen bestimmten biologischen Eigenschaften an (CHARNOV & BERRIGAN 1991⁹³). Die Kenntnisse dieser Gesetzmäßigkeiten sind aber noch sehr lückenhaft, so daß die Ableitung der Ausprägung von biologischen Eigenschaften i. e. S., basierend auf dem Prinzip des makroevolutionären trade-offs, mit ähnlichen Unsicherheiten verbunden ist wie bei der Ableitung aus Korrelationen zwischen biologischen Eigenschaften i. e. S. Auch hier wäre also eine Überprüfung erforderlich, ob sich diese Vereinfachung für die Auswahl repräsentativer Arten eignet.

Eine Möglichkeit der Vereinfachung bei der *Auswahl* der biologischen Eigenschaften ergibt sich aus dem in Kap. 4.2.1.3 unter ‚Abstraktion‘ dargestellten Vorschlag, die Beschreibung der Umwelt auf *Schlüsselfaktoren* zu beschränken. Greift man zu dieser Vereinfachung bei der Umweltbeschreibung, reduziert dies auch die Zahl der biologischen Eigenschaften, die im Prognosemodell berücksichtigt werden müssen. Einbezo-

⁹³ Vgl. dort aber auch die Varianz innerhalb der Artengruppen in Abb. 3 auf S. 44, d. h. es sind taxaspezifische Tendenzen erkennbar, die sich möglicherweise nicht so exakt auf einzelne Arten übertragen lassen, daß dies für die Prognose der Überlebensfähigkeit einsetzbar wäre.

gen werden müssen dann nur diejenigen biologischen Eigenschaften, die die Wirkung der Schlüsselfaktoren auf die biologischen Einheiten beeinflussen oder ihre Fähigkeiten, bei einer eingetretenen negativen Wirkung, diese zu kompensieren. Auf die Probleme, die mit dem Prinzip der Schlüsselfaktoren verbunden sind, wird Kap. 4.4 eingehen.

Mit den Kapiteln 4.2.1 und 4.2.2 wurden die Umweltfaktoren, und die entsprechenden biologischen Eigenschaften der betrachteten biologischen Einheiten zusammengestellt, die für die Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten relevant sein können. Die Ableitung der Überlebensfähigkeit aus den Umweltbedingungen einerseits und der Ausprägung der biologischen Eigenschaften andererseits ist der nächste Schritt, der keinesfalls ein trivialer Vorgang ist. Je nachdem, welchen Typ von biologischen Eigenschaften man heranzieht (biologische Eigenschaften i. e. S., ökologische Eigenschaften, demographische Eigenschaften), können unterschiedliche Probleme auftreten. Diese Probleme und mögliche Ansätze zu ihrer Lösung sind Gegenstand des nächsten Kapitels.

4.2.3 Abschätzung der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen

An dieser Stelle sei noch einmal darauf verwiesen, daß eine ähnliche Überlebensfähigkeit im gleichen Bezugsraum Voraussetzung für die Indikation von Arten durch andere Arten ist (vgl. Einleitung zu Kap. 4). Der Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten in einem bestimmten Raum und der Qualität dieser Prognose kommt daher eine entscheidende Bedeutung für die Qualität der Indikation zu. Faktoren, die die Qualität dieser Prognose mindern, schränken die Möglichkeiten ein, repräsentative Arten auszuwählen. Daher werden in diesem Kapitel die Probleme, die mit den verschiedenen Ansätzen, diese Prognose zu erstellen, verbunden sind, ausführlich dargestellt. Eine (quantitative) Abschätzung, wie stark dieser Einfluß auf die Qualität des Indikationsverfahrens ist, vermag diese Arbeit nicht zu leisten. Sie versucht lediglich (qualitativ) die Beziehungen aufzuzeigen, die einen entsprechenden Einfluß ausüben.

Im ersten Teil dieses Kapitels werde ich von *Überlebensfähigkeit* sprechen. Damit soll ausgedrückt werden, daß eine betrachtete biologische Einheit mit einer hohen Überlebensfähigkeit bei bestimmten Umweltbedingungen Eigenschaften aufweist, die ihr im Normalfall (in der Mehrzahl der Fälle) ein Überleben unter bestimmten Umweltbedingungen *ermöglicht*. Ob diese Möglichkeit im konkreten Einzelfall realisiert wird, ob also ein bestimmter Organismus oder eine bestimmte Population unter diesen Umweltbedingungen tatsächlich überleben *wird*, hängt von stochastischen Einflüssen ab (demo-

graphische, genetische und umweltbedingte Stochastik) und kann daher nicht deterministisch abgeleitet werden, sondern nur in Form von Wahrscheinlichkeitsaussagen (SHAFFER 1981, BOYCE 1992). So können unter normalen Bedingungen überlebenschüchtige Individuen unter „unglücklichen“ Umständen durch katastrophenartige Ereignisse wie Steinschlag getötet werden. Wenn ein solcher Einzelfall betrachtet wird, können daher nur Überlebenswahrscheinlichkeiten angegeben werden. Von ‚Überlebenswahrscheinlichkeit‘ wird im weiteren Verlauf nur dann gesprochen, wenn eine Quantifizierung der Überlebensfähigkeit oder *singuläre* Sätze angestrebt werden. ‚Überlebensfähigkeit‘ wird dagegen verwendet, wenn *allgemeine* Aussagen angestrebt werden (Beispiel: Unter den Bedingungen a, b und c ist von einer hohen Überlebensfähigkeit der biologischen Einheit x auszugehen.). Da letzteres in dieser Arbeit meist der Fall ist, kommt überwiegend der Begriff der ‚Überlebensfähigkeit‘ zur Anwendung.

Zunächst wird diskutiert, wie die Überlebensfähigkeit auf der Basis der *biologischen Eigenschaften i. e. S.* abgeschätzt werden kann. Der zweite Teil dieses Unterkapitels ist der Ableitung der Überlebensfähigkeit aus *ökologischen Eigenschaften* gewidmet. In beiden Fällen wird geprüft, wie die Wirkung einzelner Umweltfaktoren angegeben werden kann und welche Probleme bei der kombinierten Betrachtung aller relevanten Umweltfaktoren auftreten können. In einem dritten Teil wird erläutert, inwieweit der Rückgriff auf *demographische Eigenschaften*, wie er beispielsweise in Populationsgefährdungsanalysen üblich ist, für die Auswahl repräsentativer Artenkollektive eine Alternative oder auch eine sinnvolle Ergänzung zu den beiden zuvor behandelten Ansätzen darstellt.

Das Überleben von Arten in einem Raum mit bestimmten Umweltbedingungen setzt, wenn man davon ausgeht, daß keinerlei Immigration stattfindet, voraus, daß Organismen dieser Arten mindestens bis zur Reproduktion überleben und daß diese Organismen in der Lage sind, eine ausreichende Zahl von Nachkommen zu produzieren, so daß wiederum genügend Organismen dieser Folgegeneration zur Fortpflanzung schreiten können. Die Lebensdauer bzw. Überlebensrate als Maß für die Selbsterhaltung und die Zahl der Nachkommen oder die Natalität als Maß für die Reproduktionsleistung sind daher die geeigneten Maße für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit. Auf der Ebene der Metapopulation wären entsprechende Größen die Extinktions- und die Besiedlungsrate. Berücksichtigt man Migrationsprozesse, kommen als weitere Größen auf der Ebene der Lokalpopulation und der Metapopulation die Emigrations- und die Immigrationsrate hinzu. Diese beiden Größen werden jedoch bei den folgenden Ausführungen aus Gründen der Vereinfachung vernachlässigt.

Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis von biologischen Eigenschaften i. e. S.

Wie in der Einleitung beschrieben, müssen bei der Ableitung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis von biologischen Eigenschaften i. e. S. zwei Schritte unterschieden werden.

1. Schritt: Ableitung der Überlebensfähigkeit bei Betrachtung einzelner Umweltfaktoren;
2. Schritt: Ableitung der Überlebensfähigkeit bei Betrachtung der Gesamtheit der relevanten Umweltfaktoren.

Es stellt sich nun die Frage, wie aus der Ausprägung *eines* Umweltfaktors und der oder den biologischen Eigenschaften, die die Wirkung dieses Umweltfaktors auf die Organismen beeinflussen, die resultierende Wirkung auf die Organismen, die über die oben genannten Größen ausgedrückt wird, ermittelt und daraus die Überlebensfähigkeit abgeleitet werden kann. Dies soll an einem einfachen Beispiel mit nur einer biologischen Eigenschaft i. e. S. erläutert werden.

Betrachtet werden sollen der Umweltfaktor ‚Entfernung von Teilhabitaten im Heimatgebiet voneinander‘ und die entsprechende biologische Eigenschaft ‚Aktionsradius im Heimatgebiet‘. Geht man von dem Beispiel der Brut- und Nahrungshabitate bei Vögeln aus, so liegen Brut- und Nahrungshabitat im Idealfall unmittelbar nebeneinander oder überlagern sich sogar. Übersteigt der Abstand zwischen Brut- und Nahrungshabitat eine gewisse Größe, die artspezifisch, aber auch individuenpezifisch variieren kann und darüber hinaus von der Qualität der Nahrungshabitate abhängt, ist eine erfolgreiche Reproduktion nicht mehr möglich, weil die „Kosten“ für die Nahrungsbeschaffung zu hoch sind. Also lassen sich zunächst die beiden Extreme angeben, wobei diese nicht als *Extrempunkte* zu verstehen sind, sondern als eine *Spanne* der Faktorenausprägung: optimale Bedingungen (*maximaler* Reproduktionserfolg möglich) und pessimale Bedingungen (*keine* Reproduktion)⁹⁴.

Auf der Ebene der Lokalpopulation wären die entsprechenden Größen, die für die Beschreibung der Wirkung der Umweltfaktoren verwendet werden können, die *Natalität* und *Mortalität*, auf der Ebene der Metapopulation die Besiedlungs- und die Extinktionsrate. Bei optimalen Bedingungen ist maximales Populationswachstum möglich bzw. es tritt eine maximale Besiedlungsrate auf, bei pessimalen nimmt die Populationsentwicklung einen maximalen negativen Wert an bzw. die Extinktionsrate ist maximal.

⁹⁴ Bei iteroparen Organismen ist eine Reduktion auf die Zahl der Nachkommen als alleinige Größe nicht ohne weiteres möglich, da in dem Raum, in dem sich der Organismus während der Reproduktionsphase aufhält, Umweltbedingungen auftreten können, die zwar sein Überleben ermöglichen, nicht aber eine erfolgreiche Reproduktion (vgl. Kap. 4.2.2.5, Phänomen des Floaters).

Auf diese Weise können allerdings die Wirkungen auf die biologischen Einheiten, die unter suboptimalen Bedingungen zu erwarten sind, nicht beschrieben werden. Eine Wirkung der Umwelt auf die biologischen Einheiten tritt jedoch oft nicht plötzlich bei Erreichen einer bestimmten Ausprägung des Umweltfaktors ein, sondern allmählich mit deren Veränderung. Beispielsweise kann die kontinuierliche Veränderung der Umweltbedingungen eine zunehmende Konditionsminderung verursachen, die wiederum zu einer schrittweise abnehmenden Nachkommenzahl führt.

So könnten in dem oben genannten Beispiel die Entfernungen zwischen Brut- und Nahrungshabitat bei Vögeln, die zwischen den oben genannten Extrempunkten liegen, in einer weiteren Klasse zusammengefaßt werden: Unter suboptimalen Bedingungen ist zwar noch Reproduktion prinzipiell möglich, aber in geringerem Umfang. Damit wäre eine ordinale, dreistufige Skalierung der Wirkung auf die Organismen erreicht.

Eine weitere Unterteilung, z. B. für die Differenzierung suboptimaler und marginaler Bedingungen (vgl. TOTH et al. 1986: 140), würde die Kenntnis der Kosten-Nutzen-Bilanzen für verschiedene Entfernungen von Brut- und Nahrungshabitaten unter Berücksichtigung der Qualität der Nahrungshabitate erfordern. Eine Ermittlung dieser Kosten-Nutzen-Bilanzen ist in der *Praxis* der Naturschutzplanung in der Regel nicht möglich, insbesondere wenn, wie bei dem hier behandelten Problem, nicht Einzelarten, sondern Gruppen von Arten betrachtet werden. Dennoch kann für die Naturschutzplanung eine feinere Skalierung der Wirkung und der dadurch bestimmten Überlebensfähigkeit sinnvoll sein, um beispielsweise Quellen- und Senken-Habitate zu differenzieren (PULLIAM 1988). Welche Möglichkeiten verbleiben, um eine solche Differenzierung in der Naturschutzplanung zu leisten, wird zum Abschluß dieses Unterkapitels dargestellt.

Die Prognose der Überlebensfähigkeit bei Berücksichtigung von nur einem Umweltfaktor wird aber noch durch ein zweites Problem erschwert. Entscheidend für die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten sind, wie bereits in Kap. 4.2.2.6 erwähnt, die *realisierten* biologischen Eigenschaften i. e. S., deren Ausprägung von den Umweltbedingungen abhängt. Ein einfacher Schluß von dem physiologischen Potential auf die realisierten Eigenschaften ist daher nicht möglich.

Als Lösungsmöglichkeit ist die Formulierung von *Faustregeln* zu nennen, die eine *ausreichend genaue* Abschätzung der realisierten biologischen Eigenschaften unter bestimmten Umweltbedingungen zulassen. Solche Faustregeln könnten aus Vergleichen der Ausprägung der ausgewählten biologischen Eigenschaft bei verschiedenen Ausprägungen des betrachteten Umweltfaktors ermittelt werden. Beispielsweise könnte der Einfluß der Temperatur auf die Zahl der produzierten Nachkommen abgeschätzt werden, indem die Zahlen der durchschnittlich produzierten Nachkommen von Populatio-

nen, die unter unterschiedlichen großklimatischen Bedingungen leben, verglichen werden.

Ich möchte mich nun dem zweiten Schritt zuwenden, der *kombinierten Betrachtung aller relevanten Umweltfaktoren*. In Kap. 4.2.1 wurde die Umwelt in einzelne Faktoren zerlegt und in Kap. 4.2.2 wurden einzelne biologische Eigenschaften identifiziert, welche die Wirkung dieser Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten und damit deren Überlebensfähigkeit beeinflussen. Dies entspricht einer analytischen Zergliederung ohne Berücksichtigung von Beziehungen zwischen den Umweltfaktoren oder zwischen den biologischen Eigenschaften. Die biologischen Eigenschaften i. e. S. sind aber durch Wirkungsbeziehungen miteinander verbunden, die einseitig (Folgewirkungen) oder beidseitig (Wechselwirkungen, Rückkopplungen) sein können. Leidet beispielsweise ein Organismus an Wassermangel, kann er weniger Wasser transpirieren und damit weniger Verdunstungskälte produzieren. Dadurch kann es zu einer Erhöhung der Körpertemperatur kommen, die seine Toleranz übersteigt und die nicht eintreten würde, wenn die Wasserversorgung günstiger wäre. Ein Beispiel für eine Wechselwirkung ist die Beziehung zwischen der Kondition eines Organismus und seiner Mobilität: Bei guter Kondition wird die Mobilität eines Organismus höher sein als bei schlechter. Da für einen Ortswechsel Energie benötigt wird, nimmt die Kondition mit zunehmender Mobilität ab und dies kann dazu führen, daß keine weiteren Ortswechsel durchgeführt werden.

Die Rückkopplungen können positiv oder negativ sein. Betrachtet werden sollen hier nur die Wechselwirkungen mit *negativer* Rückkopplung. So stehen Ressourcen, die verbraucht werden, nicht mehr für den Einsatz an anderer Stelle zur Verfügung. Das hat zur Konsequenz, daß dem *Nutzen* (z. B. der erhöhten Reproduktionsleistung), der durch eine bestimmte Ressourcenzuweisung (z. B. zur Reproduktionsleistung) erreicht wird, bei einem begrenzten Ressourcenangebot *Kosten* gegenüberstehen (z. B. verringerte Kondition oder erhöhtes Mortalitätsrisiko). Dieses Prinzip bezeichnet man in der englischsprachigen Literatur als „trade-off“. STEARNS (1992: 74 f.) bezeichnet diese Art des trade-offs, die sich auf den einzelnen Organismus bezieht, als *physiologischen* trade-off im Gegensatz zum evolutionären trade-off (zu den letzteren siehe die Ausführungen in Kap. 4.2.2.7, welche Vereinfachungen möglich sind, um die Ausprägung der biologischen Eigenschaften zu ermitteln). Ein klassisches Beispiel ist der physiologische trade-off zwischen der Reproduktionsleistung und Eigenschaften wie dem Wachstum.

Zu diesem Phänomen der physiologischen trade-offs kommt hinzu, daß eine biologische Eigenschaft i. e. S. die Wirkung mehrerer Umweltfaktoren auf den Organismus beeinflussen kann und dieser Einfluß kann gegenläufig sein. Beispielsweise kann bei einem Organismus mit relativ großem Körper die Mobilität verglichen mit Organismen der gleichen Art, die eine geringere Körpergröße aufweisen, erhöht sein. Er kann also größere Distanzen zwischen Ressourcenflecken oder Habitaten überwinden (z. B. ÅS et al.

1992: 234). Ein größerer Körper kann aber andererseits die Wahrscheinlichkeit erhöhen, von einem Prädator erbeutet zu werden (BEGON 1985: 96). Ein großer Körper kann also die negative Wirkung eines Umweltfaktors verstärken. Diese Beziehungen zwischen der Ausprägung der Umweltfaktoren, der Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. und der daraus resultierenden Veränderung von Vitalitätsgrößen wie der Mobilität oder der Veränderung der Überlebensfähigkeit sind spezifisch für bestimmte Arten oder andere Taxa niederer Ordnung (z. B. Gattungen oder Familien) und daher nur begrenzt generalisierbar. Andererseits variieren sie zum Teil von Population zu Population, weil der Anpassungswert bestimmter Ausprägungen der biologischen Eigenschaften i. e. S. von der Ausprägung der Umweltfaktoren abhängt (ib.).

Für eine qualitativ hochwertige Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten müßten die beschriebenen Wirkungsbeziehungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. berücksichtigt werden, um die realisierten biologischen Eigenschaften der Organismen unter bestimmten Umweltbedingungen abschätzen zu können. Dies ist aber nur begrenzt möglich, und zwar wegen der begrenzten Verarbeitbarkeit dieser komplexen Zusammenhänge und wegen den fehlenden Möglichkeiten, die Wirkungsbeziehungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. quantitativ zu beschreiben, weil die technologischen Möglichkeiten dazu oder das Grundlagenwissen dafür fehlen.

Beziehungen treten aber nicht nur zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. auf, sondern auch zwischen den Faktoren der physiologischen Umwelt, und diese können ebenfalls die Wirkung auf die Organismen modifizieren. Beispielsweise ist die Transpiration bei einer bestimmten Temperatur bei höherer relativer Luftfeuchtigkeit wegen des geringeren Sättigungsdefinites geringer.

Außer durch diese Beziehungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. oder zwischen den Umweltfaktoren wird die Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten bei kombinierter Betrachtung aller Umweltfaktoren durch einen weiteren Faktor erschwert. Die Gesamtwirkung der Umwelt auf den Organismus ergibt sich aus der Gesamtheit der Wirkungen, die im Laufe des Lebens eines Organismus durch die Umwelt hervorgerufen werden (vgl. dazu im Kontext von Bioindikation RAVERA 1975: 111 und STÖCKER 1980: 18), unter Berücksichtigung seines Regenerationsvermögens. Dabei kann die *Abfolge* der Wirkungen eine Rolle spielen, d. h. für das Überleben kann entscheidend sein, in welcher Reihenfolge und zu welcher Zeit, bezogen auf die Lebensprozesse oder die Lebensphasen, eine bestimmte Wirkung eintritt. Bei bestimmten Umweltbedingungen, z. B. großflächigen letalen Störungsereignissen oder ständig günstigen Umweltbedingungen kann die Überlebensfähigkeit unabhängig davon abgeschätzt werden, wann sie wirken, auf welche Lebensprozesse oder Lebensphasen sie also bezogen werden müssen. Für andere Umweltbedingungen gilt dies jedoch nicht, weil die Überlebensfähigkeit des Organismus nicht nur von denjenigen Umweltbedin-

gungen abhängt, die in der betrachteten Phase herrschen, sondern auch von den Umweltbedingungen in der nachfolgenden Phase. Dies soll das folgende Beispiel verdeutlichen.

Wenn die Umweltbedingungen in der Lebensphase, die der Ansammlung von Reservestoffen dient, ungünstig sind oder diese Lebensphase sehr kurz ist, werden die Reservestoffspeicher nur teilweise gefüllt sein. Das Überleben dieses Organismus in einer nachfolgenden ungünstigen Phase hängt dann von der Länge der ungünstigen Phase ab: Ist sie relativ kurz, kann er trotz des geringen Reservestoffdepots überleben.

Ein vergleichbares Phänomen tritt auch auf der Ebene der Population auf. So können ungünstige Umweltbedingungen mehrere Jahre hintereinander dazu führen, daß es zur Extinktion der Population kommt, während die Population bei einer Verteilung dieser ungünstigen Bedingungen über einen längeren Zeitraum, unterbrochen durch Jahre mit günstigen Bedingungen, überleben würde (vgl. STELTER et al. 1996: 486-488).

Dieses Problem ließe sich lösen, wenn sich bestimmte *Schlüsselprozesse* oder *Schlüsselphasen* identifizieren ließen, die in bestimmten Umweltsituationen das Überleben entscheidend bestimmen. Auch wenn man nur diese Schlüsselprozesse oder Schlüsselphasen berücksichtigt, ließe sich das Überleben von biologischen Einheiten mit einer Qualität abschätzen, die für bestimmte Zwecke in der Naturschutzplanung ausreicht. Allerdings ist zu beachten, daß solche Schlüsselprozesse oder -phasen einen begrenzten Gültigkeitsbereich haben (vgl. Ausführungen zum Prinzip der Schlüsselfaktoren in Kap. 4.4).

Eine einfache Zusammenfassung der Wirkungen der einzelnen Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten zu einer Gesamtwirkung ist aufgrund der oben dargestellten Probleme nicht möglich oder eine solche Zusammenfassung mindert die Qualität, mit der die Überlebensfähigkeit prognostiziert werden kann. Eine *eindeutige* Ableitung der Überlebensfähigkeit bei *kombinierter* Betrachtung aller relevanten Umweltfaktoren wird daher nur in zwei Fällen möglich sein:

- Eine der Umweltbedingungen ist für den Organismus letal oder führt zur Extinktion der Population.
- Die Umweltbedingungen sind ständig so günstig, daß eine erfolgreiche Reproduktion möglich ist.

Geht man davon aus, daß sich die überwiegende Zahl der Umweltfaktoren im suboptimalen Bereich bewegt, was eher die Regel als die Ausnahme sein dürfte (vgl. PEUS 1954: 297), bedeutet dies, daß in der Mehrzahl der Fälle eine logisch stringente Ableitung der Überlebensfähigkeit aus der Ausprägung der Umweltfaktoren und der biologischen Eigenschaften i. e. S. nicht möglich ist. Ein möglicher Lösungsansatz für die *Praxis* der Naturschutzplanung ist die Einbeziehung von *Experteneinschätzungen* für diesen

letzten und entscheidenden Schritt. Natürlich sind auch Experteneinschätzungen mit Fehlern behaftet. Das zeigen beispielsweise die Vergleiche von SETTELE et al. (2000: 87-90) für die Mobilität bei Tagfaltern. Auf die Möglichkeiten, Experteneinschätzungen bei der Abschätzung der Überlebensfähigkeit der Arten und der anschließenden Auswahl von Indikatorarten einzubeziehen sowie die dabei zu beachtenden, möglichen Fehlerursachen wird in Kap. 5.1.8 noch einmal detaillierter eingegangen.

Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis von ökologischen Eigenschaften

Die mögliche Vorgehensweise bei der Ableitung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis ökologischer Eigenschaften und die dabei möglicherweise auftretenden Fehler werden am Beispiel der Potenz der Arten gegenüber den materialen Umweltfaktoren dargestellt. Das Vorgehen ist aber auf die anderen ökologischen Eigenschaften mit Ausnahme des Flächen- bzw. Raumannspruches übertragbar. Für die Auswahl der für die Erstellung des Potenzprofils herangezogenen Größen, mit denen die Vitalität und die Reproduktionsleistung beschrieben werden (Zahl der Nachkommen, Lebensdauer bzw. Überlebensrate, Natalität und Mortalität, Besiedlungs- und Extinktionsrate), wird auf die Einleitung zu diesem Kapitel verwiesen. Die Aussagen zur Skalierung der aus der Ausprägung eines Umweltfaktors und der entsprechenden Potenz der Arten abgeleiteten Wirkung auf die betrachteten Organismen bei der Ableitung aus den biologischen Eigenschaften i. e. S. können übertragen werden. Ich werde mich daher in diesem Unterkapitel auf mögliche Ursachen für die Variabilität der ökologischen Potenz einer Art gegenüber einem bestimmten Umweltfaktor konzentrieren.

Bei der Ermittlung der *physiologischen* Potenzen wird ein einzelner Faktor betrachtet und man versucht, den generellen Prinzipien von wissenschaftlichen Experimenten folgend, die übrigen Faktoren konstant zu halten. Es wirkt jedoch immer die Kombination der Umweltbedingungen gleichzeitig auf die Organismen. Wie bei der Ableitung der Überlebensfähigkeit aus biologischen Eigenschaften i. e. S. dargestellt, wird die Wirkung der einzelnen Faktoren auf die Organismen durch die Ausprägung der anderen Umweltfaktoren auf zweierlei Weise beeinflusst: über das Beziehungsgeflecht zwischen den biologischen Eigenschaften und durch die gegenseitige Beeinflussung der Umweltfaktoren. Dies wirkt sich auch auf die Ausprägung der Potenzen der Arten gegenüber den Umweltfaktoren aus (vgl. dazu z. B. PEUS 1954: 282 und WISSEL 1989: 72 für allgemeine Ausführungen und für ein empirisches Beispiel SCHWERDTFEGGER 1977: 385). Das Prinzip dieses Einflusses ist in Abb. 10 dargestellt. Durch die Veränderung eines Umweltfaktors kann sich die Potenz gegenüber einem zweiten Faktor verändern. Sollen aus den Potenzen Prognosen über die Überlebensfähigkeit von Organismen oder

Populationen in einer bestimmten Umwelt abgeleitet werden, müssen die Umweltfaktoren *gemeinsam* in ihrer Wirkung auf die Vitalität betrachtet werden.

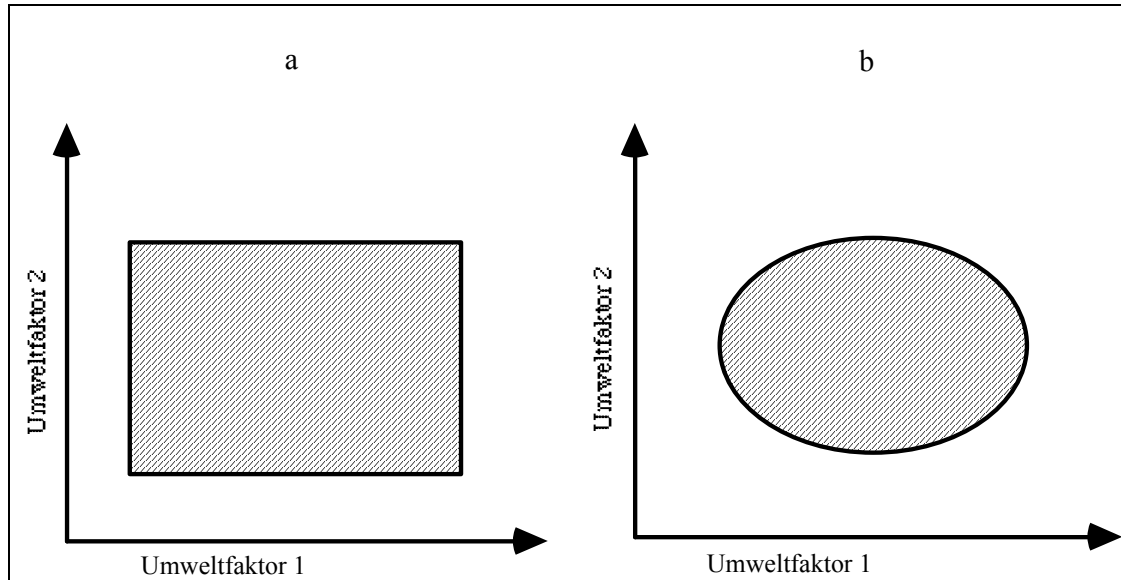


Abb. 10: Schema zur Verdeutlichung des Einflusses der Wirkungsbeziehungen zwischen Umweltfaktoren und zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. auf die Vitalität von Organismen und daraus resultierende Veränderungen der ökologischen Potenz

Dargestellt ist in der Abbildung der Bereich, in dem die Überlebenswahrscheinlichkeit der betrachteten Art einen bestimmten Wert übersteigt.

a = Potenz ohne Berücksichtigung der Wirkungsbeziehungen; b = Potenz mit Berücksichtigung der Wirkungsbeziehungen (in Anlehnung an WISSEL 1989: 73).

Das beschriebene Phänomen wird in Anlehnung an SCHWERTDTFEGER (1977: 36) als ‚Relativität der Potenzen gegenüber Umweltfaktoren‘ bezeichnet. Der Ausdruck ‚Relativität‘ bezieht sich darauf, daß die unter bestimmten Bedingungen ermittelte Potenz grundsätzlich nur eine *relative* Gültigkeit beanspruchen kann, und zwar zunächst nur für die bei der Ermittlung herrschenden Bedingungen (SCHWERTDTFEGER 1977: 39). Der Gültigkeitsbereich wird in der Regel weiter sein. Man kann versuchen, diesen Zusammenhängen dadurch Rechnung zu tragen, daß man statt der physiologischen Potenz die im Freiland ermittelte *ökologische* Potenz heranzieht. Dies löst jedoch die Probleme, die bei der Verwendung der Potenz als Grundlage für die Prognose der Überlebensfähigkeit auftreten, nur teilweise. Denn auch bei der ökologischen Potenz ist der Gültigkeitsbereich begrenzt.

So ist für ein Potenzdiagramm einschränkend zu vermerken, daß es zunächst nur für die betrachteten Größen, mit deren Hilfe die Vitalität und die Reproduktionsleistung beschrieben werden, Gültigkeit beanspruchen kann (SCHWERDTFEGER 1977: 36 f.). Wie oben vermerkt, sind die Zahl der Nachkommen und die Lebensdauer bzw. die Überlebensrate aber als stark integrierende Größen anzusehen.

Ferner können verschiedene *Entwicklungsphasen* (z. B. Ei, Larve, Puppe, Imago) oder verschiedene *Lebensphasen* (z. B. Aktivitätsphase - Dormanzphase) unterschiedliche Potenzen gegenüber den einzelnen Umweltfaktoren besitzen (PEUS 1954: 282; SCHWERDTFEGER 1977: 37). Aus den Potenzen der einzelnen Lebensphasen läßt sich aber nicht einfach eine über den gesamten Lebenszyklus gemittelte Potenz ableiten. Ein denkbarer Ansatz zur Lösung dieses Problem wäre die Ermittlung der limitierenden Phase, also der Phase, die die geringste ökologische Amplitude gegenüber einem bestimmten Umweltfaktor aufweist (*Schlüsselphase*). Dies ist aber nicht immer ohne weiteres möglich: Die Imagines vieler Tagfalterarten reagieren z. B. empfindlich auf Nachtfroste, wogegen die Eier auch starke Fröste ertragen. Zur Flugzeit der Falter herrschen aber höchst selten tiefe Temperaturen, während in kalten Wintern trotz der höheren Frosttoleranz der Eistadien deren Erfrieren die Populationsgröße im nächsten Jahr stark beeinflussen kann. Daher kann es notwendig sein, die Potenzprofile lebensphasenspezifisch zu differenzieren. Als weiteres Problem seien *geschlechtsspezifische* Unterschiede in der Potenz genannt (ib.: 37).

Wie oben erläutert, hängt der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Organismen von der Ausprägung ihrer biologischen Eigenschaften i. e. S. ab. Damit wird natürlich auch die Potenz der Organismen gegenüber den Umweltfaktoren durch diese Eigenschaften beeinflusst. Die Ausprägung dieser Eigenschaften ist aber, genetisch oder umweltbedingt, plastisch. Sie kann von Organismus zu Organismus, in verschiedenen Populationen oder auch in der gleichen Population zu verschiedenen Zeiten variieren, und damit kann sich auch die ökologische Potenz der Individuen verändern (vgl. SCHWERDTFEGER 1977: 37; im Kontext der Bioindikation LANDRES et al. 1988: 321). Auch aus diesem Grund kann also der räumliche und zeitliche Gültigkeitsbereich der Potenz begrenzt sein.

Hinzu kommt, daß die Potenz einer *Population* oder *Art* sich aus der Summe der ökologischen Potenzen der Organismen ergibt. Die Konsequenz ist, daß eine breite ökologische Amplitude der Population oder Art auf zweierlei Weise entstehen kann: Durch eine breite Amplitude der Individuen oder durch eine breite Streuung dieser Amplituden (VAN VALEN 1965: 377-379; WISSEL 1989: 73). Im letztgenannten Fall ist eine verringerte Zuverlässigkeit von Aussagen über die Überlebensfähigkeit von *einzelnen* Organismen, die im Rahmen der Naturschutzplanung vor allem bei größeren Wirbeltieren gefordert sein kann, gegeben.

Welche Konsequenzen ergeben sich aus diesen Zusammenhängen für die Ableitung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen? Zunächst wird es sinnvoll sein, die *ökologischen* Potenzen der Arten heranzuziehen, auch wenn bei deren Bestimmung Fehler wahrscheinlich sind. Physiologische Potenzen können als *ein* Mittel zur Ermittlung der ökologischen Potenzen herangezogen werden. Bei der Ableitung der Überlebensfähigkeit aus den einzelnen ökologischen Potenzen gegenüber den relevanten Umweltfaktoren treten jedoch ähnliche Probleme auf wie bei deren Ableitung aus biologischen Eigenschaften i. e. S.. Eine eindeutige Ableitung ist nur möglich, wenn entweder alle Umweltfaktoren sich im oder nahe dem Optimum befinden oder wenn ein Umweltfaktor eine pessimale Ausprägung aufweist. Ist das nicht der Fall, müßten strenggenommen, wie bei der Abschätzung der Überlebensfähigkeit auf der Basis der biologischen Eigenschaften i. e. S., die Beziehungen zwischen den biologischen Eigenschaften im Organismus berücksichtigt werden.

Im Falle der Potenzen bietet sich als möglicher Lösungsansatz für dieses Problem neben der *Experteneinschätzung* allerdings auch das *Prinzip der limitierenden Faktoren* an, das in Kap. 4.4 besprochen wird. Die Überlebensfähigkeit könnte aus der Ausprägung derjenigen Umweltfaktoren abgeleitet werden, deren Ausprägungen am weitesten vom Optimum entfernt sind.

Die Relativität von ökologischen Eigenschaften ist deren entscheidende Schwäche beim Einsatz für die Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen, weil sie die Zuverlässigkeit dieser Prognose verringert. Die hier dargestellten Restriktionen müssen daher bei der Auswahl repräsentativer Artenkollektive prinzipiell berücksichtigt werden (vgl. auch STÖCKER 1980: 18 f. für Bioindikatoren allgemein).

Die beiden bislang dargestellten Möglichkeiten zur Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten weisen Schwächen auf, aufgrund derer eine Verringerung der Qualität der resultierenden Prognose der Überlebensfähigkeit zu erwarten ist. Beide Möglichkeiten bauen prinzipiell auf einem autökologischen oder individuenbasierten Ansatz auf. Eine Alternative ist die Prognose der Überlebensfähigkeit von Populationen über populationsbiologische Modelle. Dabei werden demographische Eigenschaften wie die Populationsgröße und deren Schwankung oder Natalität und Mortalität als Schlüsselgrößen eingesetzt, die das Überleben der Populationen unmittelbar determinieren (vgl. Abb. 7 in der Einleitung zu Kap. 4). Insofern vermeidet dieser Ansatz einen Teil der Probleme, mit denen die zuvor besprochenen verbunden sind. Er entgeht der Notwendigkeit, die Größen, die der Beschreibung von Populationen dienen, aus den biologischen Eigenschaften i. e. S. oder den ökologischen Eigenschaften und den gegebenen Umweltbedingungen abzuleiten, weil sie direkt bestimmt werden. Aber auch die-

ser methodische Ansatz birgt Probleme, die nachfolgend kurz angesprochen werden sollen.

Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis von demographischen Eigenschaften

Demographische Eigenschaften sind das Resultat der Wirkungen, die von der Umwelt auf die Organismen ausgehen, sowie der Interaktionen, die zwischen den Organismen einer Population auftreten. Bei gleichen biologischen Eigenschaften i. e. S. oder ökologischen Eigenschaften, aber unterschiedlicher Ausprägung von Umweltfaktoren variieren daher die demographischen Eigenschaften (z. B. THOMAS 1996: 3; KÖHLER 1999: 113). Die *räumliche* Übertragbarkeit von demographischen Eigenschaften, die in einem bestimmten Raum ermittelt wurden, ist daher prinzipiell begrenzt (vgl. HOVESTADT et al. 1993: 182; TAPER et al. 1995: 482 f.; KÖHLER 1999: 113). Auch eine Extrapolation der ermittelten demographischen Größen in die Zukunft (*zeitliche* Übertragbarkeit) erfordert eine gewisse Vorsicht, weil gerichtete Umweltveränderungen ausgeschlossen oder explizit in die Prognose der Überlebensfähigkeit einbezogen werden müßten. Außerdem muß die Einbeziehung stochastischer Umwelteinflüsse in geeigneter Weise erfolgen. Die Eintrittswahrscheinlichkeit, die Amplitude und der räumliche Umfang solcher Ereignisse müssen realistisch eingeschätzt werden.

Ob die Variation der demographischen Eigenschaften so begrenzt ist, daß sie für praktische Zwecke in der Naturschutzplanung räumlich und zeitlich übertragen werden kann (vgl. den Ansatz von SETTELE & POETHKE 1996: 286 f.; SETTELE 1998: 105 f.), bedarf der Validierung. Die Habitatqualität (z. B. Differenzierung zwischen Quellen- und Senken-Habitaten) und die Schwankungen anderer Umweltfaktoren als der natürlichen Witterungsschwankungen (Beeinflussung von Populationsschwankungen) werden dabei als differenzierende Faktoren eine Rolle spielen.

Die mangelnde Übertragbarkeit der demographischen Eigenschaften ist das Kernproblem, das den Einsatz dieser Möglichkeit zur Ermittlung der Überlebensfähigkeit für die Auswahl von repräsentativen Arten zumindest gegenwärtig noch ausschließt (*praktisches* Argument). Wohl aus diesem Grunde wird die Abschätzung der Überlebensfähigkeit über demographische Eigenschaften bislang nur für *einzelne* Arten eingesetzt. Daher wird dieser Ansatz in dieser Arbeit nicht weiter betrachtet.

Dieses Kapitel (4.2) diene primär der Klärung der Frage, wie die Prognose der *Überlebensfähigkeit* von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen als Voraussetzung für die Auswahl von repräsentativen Arten erfolgen könnte. Wie in der Einleitung zu Kap. 4 dargestellt, kann für die Auswahl repräsentativer Arten in der

Naturschutzplanung nicht nur die Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen, sondern auch die *Besiedlungsfähigkeit* von Flächen, die aus Naturschutzgründen umgestaltet wurden, oder die *Reaktion auf bestimmte Umweltveränderungen* relevant sein. Die Reaktion auf bestimmte Umweltveränderungen läßt sich dadurch ausdrücken, daß man die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten unter den Umweltbedingungen *vor* der Veränderung mit der *nach* der Veränderung vergleicht. Daraus lassen sich die möglichen Entwicklungen ableiten (z. B. Verschwinden einzelner Organismen, Reduzierung des Bruterfolges einzelner Organismen, negative oder positive Populationsentwicklung, deterministische Extinktion oder erhöhtes Risiko stochastischer Extinktionsereignisse). Die für die Abschätzung der Besiedlungsfähigkeit erforderlichen biologischen Eigenschaften i. e. S. sind bei der Darstellung der Resilienzstrategien in Kap. 4.2.2.5 aufgeführt. Auch hier kommt allerdings der Prognose der Überlebensfähigkeit unter den Umweltbedingungen, wie sie auf der zu besiedelnden Fläche gegeben sind, eine wichtige Bedeutung zu: Je günstiger die Umweltbedingungen sind, desto größer ist die Etablierungswahrscheinlichkeit. Ergänzend werden allerdings für die Abschätzung der Besiedlungsfähigkeit Angaben zu demographischen Eigenschaften wie der Dispersion der Population(en) in der Umgebung der umgestalteten Fläche und deren Populationsgröße(n) sowie zur Qualität ihrer Habitate benötigt.

4.2.4 Zusammenfassung und Fazit: Konsequenzen für die Auswahl von repräsentativen Arten

Voraussetzung für die Auswahl repräsentativer Arten ist eine hohe Überlebensfähigkeit von Indikatorarten und indizierten Arten im gleichen Raum unter den dort gegebenen Umweltbedingungen (Indikation eines Zustandes) oder eine ähnliche Entwicklung der Überlebensfähigkeit bei bestimmten Veränderungen der Umwelt (Indikation von Veränderungen). Eine hochwertige Prognose der Überlebensfähigkeit ist Bedingung für eine hohe Qualität der Indikation von Arten durch andere Arten. In Kapitel 4.2 werden die Voraussetzungen für die Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen geklärt. Drei Schritte werden unterschieden: die Beschreibung der Umwelt, die Identifizierung von biologischen Eigenschaften, die die Wirkung der einzelnen Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten beeinflussen und schließlich die Ableitung der Überlebensfähigkeit aus der Ausprägung der Umweltfaktoren und der biologischen Eigenschaften.

Bei der Charakterisierung der Umwelt ist eine organismenzentrierte Beschreibung Voraussetzung für eine hochwertige Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten. Das Spektrum der Umweltfaktoren wird in drei Gruppen unterteilt: die materialen Umweltfaktoren, die räumliche und die zeitliche Variabilität der materialen Umweltfaktoren, wobei die beiden letztgenannten zusammenfassend als formale Umweltfaktoren bezeichnet werden. Die materialen Umweltfaktoren werden nicht näher betrachtet. Aufgeführt werden die formalen Umweltfaktoren, die für eine Beschreibung der Umwelt erforderlich sein können. Da für die Lösung eines ökologischen Problems nicht alle der aufgeführten Umweltfaktoren berücksichtigt werden müssen, werden Aspekte benannt, die die Auswahl der Umweltfaktoren sowie deren inhaltliche, räumliche und zeitliche Auflösung beeinflussen und bei der Definition des Untersuchungsgegenstandes beachtet werden müssen. Diese Aspekte sind das ökologische Phänomen, das betrachtet werden soll, und die relevante biologische Einheit. Liegt der Untersuchungsgegenstand fest und sind die relevanten Faktoren ermittelt, muß eine geeignete inhaltliche, räumliche und zeitliche Auflösung der Umweltbeschreibung gewählt werden sowie Räume und Zeiträume, die dem Untersuchungsgegenstand angemessen sind. Dazu ist eine Orientierung an den organismenzentriert kategorisierten *Zeit- und Raumdimensionen* („Zeitmaßstäbe“ und „Raummaßstäbe“) der biologischen Einheiten erforderlich:

- Zeitmaßstäbe
Dauer von einzelnen Lebensprozessen, einzelnen Lebensphasen oder mehreren Lebensphasen, Generationszeit.

- Raummaßstäbe
Aktionsraum, in dem die für den Ablauf einzelner Lebensprozesse notwendigen Ortswechsel ausgeführt werden; Heimatgebiet; Migrationsraum; Aktionsraum für Explorationswanderungen.

Für die Praxis von Ökologie und Naturschutzplanung sind Vereinfachungen der resultierenden komplexen Umweltbeschreibung erforderlich. Es müssen *geeignete* Vereinfachungen ausgewählt werden, also solche, mit deren Hilfe Prognosen der Überlebensfähigkeit mit einer für die Problemstellung ausreichenden Qualität (Validität, Reliabilität, Sensitivität) möglich sind. Möglichkeiten dazu werden in Kap. 4.2.1.3 diskutiert. Unterschieden werden:

- die Vereinfachung durch *Synthese* der Begriffe von mehreren Umweltfaktoren zu einem komplexen Begriff (z. B. Habitat, Barriere, Störung) und
- die Vereinfachung durch *Abstraktion* von bestimmten Umweltfaktoren (z. B. Frequenz von Faktorenschwankungen, Länge linearer Strukturen pro Flächeneinheit).

In Kap. 4.2.2 werden die biologischen Eigenschaften identifiziert, die die Wirkung der einzelnen Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten beeinflussen und damit zur Abschätzung der Überlebensfähigkeit eingesetzt werden können. Dabei werden die materialen Umweltfaktoren nur kurz betrachtet. Für die Abschätzung, welche Wirkungen durch bestimmte Ausprägungen der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt auf die biologischen Einheiten zu erwarten sind, werden die nachfolgend aufgelisteten biologischen Eigenschaften genannt. Soweit es sich um eine ökologische oder eine demographische Eigenschaft handelt, wird dies in Klammern angegeben.

Die räumliche Variabilität der Umwelt

- Qualitative Angaben zur Form und Ausrichtung von Ressourcenflecken, Habitaten und Barrieren: bei vagilen Arten das Rezeptionsvermögen, die Suchstrategien sowie die Fähigkeit, bestimmte Eigenschaften von Objekten in der Außenwelt als Orientierungsmerkmale zu verwenden; bei sessilen Arten die biologischen Eigenschaften i. e. S., die zu bestimmten passiven Verfrachtungsmechanismen und in Kombination mit der Ausprägung der entsprechenden Ausbreitungsvektoren zu bestimmten Verfrachtungsrichtungen führen;
- Quantitative Angaben zur Beschreibung der räumlichen Ausdehnung von Objekten (Länge, Fläche, Volumen): Körpergröße, benötigte Individualdistanz, ethologisch bedingte, minimal benötigte Reviergröße; Flächen- oder Raumbedarf (ökologische Eigenschaft);

- Distanzen zwischen Ressourcen, Teilhabitaten oder Habitaten: Aktionsradien der Organismen, differenziert nach Heimatgebiet, Migrationsraum und Raum für Explorationswanderungen.

Die zeitliche Variabilität der Umwelt

- Amplitude der ungünstigen Phase von Faktorenschwankungen: Resistenz (ökologische Eigenschaft);
- Amplitude der günstigen Phase von Faktorenschwankungen: Potenz (ökologische Eigenschaft);
- Dauer der ungünstigen Phase von Faktorenschwankungen: Überdauerungsfähigkeit (ökologische Eigenschaft);
- Dauer der günstigen Phase von Faktorenschwankungen: Zeit, die für bestimmte Lebensprozesse oder Lebensphasen benötigt wird; Generationszeit;
- Geschwindigkeit einer Faktorenänderung: Reaktionszeit des Organismus;
- Zeitpunkt oder -raum von Faktorenschwankungen: Beginn und Ende bzw. Zeitraum von Lebensprozessen und -phasen;
- Zeitliche Abfolge von Faktorenänderungen: regelmäßige Abfolge von Lebensprozessen oder -phasen (regelmäßige Faktorenschwankungen) bzw. Flexibilität der zeitlichen Realisierung von Lebensprozessen oder -phasen (bei bestimmten unregelmäßigen Faktorenschwankungen - vgl. nächsten Spiegelstrich);
- *Varianz* von Amplitude und Dauer von günstiger und ungünstiger Phase, Geschwindigkeit und Zeitpunkt oder -raum der Faktorenschwankungen: je nachdem, auf welche Größe sich die Varianz bezieht, Resistenz, Potenz, Überdauerungsfähigkeit, Dauer von Lebensprozessen oder Lebensphasen, Generationszeit, Reaktionszeit, Beginn und Ende von Lebensprozessen oder -phasen oder der Zeitraum, in dem diese auftreten; bei unregelmäßigen Faktorenschwankungen, bei denen die Bedingungen manchmal ungünstig sind, Flexibilität der zeitlichen Realisierung von Lebensprozessen oder -phasen.

Für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten müssen die räumliche und die zeitliche Dimension der Umwelt gemeinsam betrachtet werden.

Kombination von räumlicher und zeitliche Variabilität der Umwelt

- Räumliche Korrelation von Faktorenschwankungen: Aktionsräume der Organismen oder sozialen Verbände (Heimatgebiet, Migrationsraum, Aktionsraum für Explorationswanderungen); Dispersion der Population (demographische Eigenschaft);

- Unregelmäßige raum-zeitliche Variabilität der Umwelt, wobei die Umweltbedingungen manchmal ungünstig sind: *Flexibilität* der Ausprägung der morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften sowie der räumlichen und zeitlichen Realisierung von Lebensprozessen und Lebensphasen (dabei Unterscheidung zwischen fakultativ prospektiven und konsekutiven Reaktionen sowie der Streuung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. oder deren zeitlichen und räumlichen Realisierung), Iteroparität.

Die bislang beschriebenen Eigenschaften lassen sich, soweit es sich um biologische Eigenschaften i. e. S. handelt, den Vermeidungsstrategien zuordnen. Die Einsetzbarkeit von Vermeidungsstrategien durch die Arten ist, soweit die Reaktion notwendigerweise prospektiv ist, von der Vorhersagbarkeit der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt abhängig. Biologische Eigenschaften, die die Vorhersagbarkeit beeinflussen, sind das Rezeptionsvermögen, der Rezeptionsradius, die Reaktionszeit und die Fähigkeit, bestimmte Eigenschaften von Objekten in der Außenwelt als Orientierungsmerkmale bzw. als „Signale“ für bestimmte Umweltveränderungen zu deuten.

Als weitere mögliche Strategien werden auf der Ebene des Organismus Regenerationsstrategien (Ausgleich des Verlustes von Körperteilen oder einer physiologischen Schädigung) und auf der Populationsebene Resilienzstrategien (Ausgleich der letalen Schädigung von Teilen der Population durch Populationswachstum und Explorationswanderungen) unterschieden. Anpassungen an eine zeitlich und räumlich variable Umwelt, die sich den Resilienzstrategien zuordnen lassen, sind:

- Eigenschaften, die die Zahl jener Individuen erhöhen, die die Geburtshabitate⁹⁵ oder deren nähere Umgebung verlassen (Emigration): Eine große Zahl von Nachkommen und eine hohe Bereitschaft zu Explorationswanderungen.
- Eigenschaften, die die Zahl der Individuen erhöhen, die ein geeignetes Habitat finden (Immigration): Eine hohe Vagilität, eine geeignete Fortbewegungsart, ein gutes Rezeptionsvermögen für Umwelteigenschaften, die als Orientierungsmerkmale geeignet sind und benutzt werden, ein großer Rezeptionsradius für geeignete Habitate und effiziente Suchstrategien.
- Eigenschaften, die die Wahrscheinlichkeit erhöhen, daß es im Falle der Immigration in ein verwaistes Habitat zu einer erfolgreichen Populationsgründung kommt: Eine große Zahl von Nachkommen und eine kurze Generationszeit, Iteroparität, Emigration zu einem günstigen Zeitpunkt im Lebenszyklus, effiziente Partnerfindungsstrategien, Parthenogenese oder vegetative Vermehrung, Polygynie, kollektive Explorationswanderungen und Eigenschaften, die die Mortalität senken.

⁹⁵ Mit Geburtshabitat ist das Habitat einer Lokalpopulation gemeint.

Die ersten beiden Punkte gelten auch für den Ausgleich letaler Effekte innerhalb einer Lokalpopulation, während die unter dem dritten Punkt genannten Fähigkeiten, soweit sie nicht bereits unter dem ersten und zweiten Punkt aufgeführt sind, nur die Neugründung bzw. Reetablierung von Lokalpopulationen fördern.

Die aufgeführten biologischen Eigenschaften sind bei der Auswahl repräsentativer Arten zu berücksichtigen. Die biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit der Arten in einer zeitlich und räumlich variablen Umwelt beeinflussen, sind prinzipiell gleichrangig neben denen zu berücksichtigen, die die Wirkung der materialen Umweltfaktoren bestimmen. Welche und wieviele dieser Eigenschaften im konkreten Fall in die Auswahl der Indikatorarten einzubeziehen sind, hängt von den Arten, die relevant sind, den gegebenen Umweltbedingungen oder den zu erwartenden Veränderungen dieser Bedingungen und der angestrebten Qualität der Indikation ab.

Zwei Probleme, die auftreten, wenn die Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. abgeschätzt werden soll, werden angesprochen: die genetisch bedingte Variabilität dieser Eigenschaften und die umweltbedingte Variabilität der realisierten biologischen Eigenschaften. Als *pragmatischen* Lösungsansatz für den letztgenannten Punkt werden Faustregeln genannt, die eine Abschätzung der realisierten Eigenschaften unter bestimmten Umweltbedingungen ermöglichen. Ferner wird die Frage der Skalierung der biologischen Eigenschaften angesprochen und das wegen der Variabilität der realisierten Eigenschaften im Falle einer ordinalen Skalierung auftretende Problem der unscharfen Zuordnung zu bestimmten Klassen. Als mögliche Lösung werden Fuzzy-Methoden genannt.

Aus *praktischen* Gründen ist es sinnvoll, die Ausprägung der biologischen Eigenschaften mit möglichst geringem Aufwand zu ermitteln, und die Zahl der zu berücksichtigenden biologischen Eigenschaften zu verringern. Für den erstgenannten Punkt werden zwei Möglichkeiten diskutiert: die Auswahl weniger biologischer Eigenschaften mit Schlüssel- oder Indikatorfunktion für andere biologische Eigenschaften (z. B. über Allometrien) und das Prinzip des makroevolutionären trade-offs. Soll eine dieser beiden Vereinfachungen bei der Auswahl repräsentativer Arten zur Anwendung kommen, sind die Schwächen dieser beiden Ansätze zu beachten. Um die Zahl der zu berücksichtigenden Eigenschaften zu reduzieren, wird die Beschränkung auf diejenigen biologischen Eigenschaften empfohlen, die die Wirkung von Schlüsselfaktoren auf die biologischen Einheiten beeinflussen.

Die Prognose der Überlebensfähigkeit erfolgt, indem man die Ausprägung der relevanten Umweltfaktoren und der entsprechenden biologischen Eigenschaften vergleicht und die daraus resultierende Wirkung abschätzt. Als geeignete, hoch integrierende Größen für Vitalität und Reproduktionsleistung werden auf der Ebene des Organismus die Lebensdauer bzw. die Überlebensrate als Maß für die Selbsterhaltung und die Zahl der

Nachkommen als Maß für die Reproduktionsleistung genannt, auf der Ebene der Lokalpopulation Natalität und Mortalität, auf der Ebene der Metapopulation die Besiedlungs- und die Extinktionsrate. Ausführlich besprochen werden zwei Möglichkeiten der Prognose: auf der Basis von biologischen Eigenschaften i. e. S. und auf der Basis ökologischer Eigenschaften. Dargestellt wird, wie die Wirkung einzelner Umweltfaktoren ermittelt und angegeben (skaliert) werden kann und welche Probleme bei der kombinierten Betrachtung aller relevanten Umweltfaktoren auftreten können. Für die Ableitung der Überlebensfähigkeit aus der Ausprägung der *biologischen Eigenschaften i. e. S.* sind dies:

- Die realisierten biologischen Eigenschaften werden durch die Umweltfaktoren beeinflusst.
- Die realisierten biologischen Eigenschaften werden durch das Beziehungsgeflecht zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S., insbesondere durch die Existenz von physiologischen trade-offs, beeinflusst.
- Die Auswirkung bestimmter Umweltbedingungen auf die biologischen Eigenschaften i. e. S. und damit auch auf die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten wird durch die Wechselwirkungen zwischen den Umweltfaktoren beeinflusst.
- Eine biologische Eigenschaft i. e. S. kann Anpassungswert für mehrere Umweltfaktoren haben, wobei der Anpassungswert für die verschiedenen Umweltfaktoren sich bei Veränderung der Ausprägung der biologischen Eigenschaft gegenläufig entwickeln kann.
- Die zeitliche Abfolge von Einzelwirkungen im Laufe einer Lebensphase oder des gesamten Lebenszyklus beeinflusst die Gesamtwirkung auf die biologischen Einheiten.

Bezüglich des erstgenannten Punkt kann auf den oben beschriebenen Lösungsansatz über Faustregeln verwiesen werden. Das zweite Problem läßt sich durch die Verwendung ökologischer Eigenschaften verringern (siehe unten). Für den letztgenannten Punkt wird die Möglichkeit erwähnt, Schlüsselphasen oder -prozesse zu ermitteln.

Betrachtet man die Wirkung aller relevanten Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten gemeinsam, ist nur in zwei extremen Fällen eine eindeutige Ableitung der Überlebensfähigkeit von Organismen möglich: bei einer Ausprägung von mindestens einem Umweltfaktor, die zu einer letalen Wirkung führt, und bei günstiger Ausprägung aller Umweltfaktoren. Als Lösungsansatz für die Abschätzung der Überlebensfähigkeit bei suboptimaler Ausprägung von Umweltfaktoren werden Experteneinschätzungen vorgeschlagen. Um als Grundlage für die Auswahl repräsentativer Arten herangezogen werden zu können, wird eine drei- bis vierstufige Skalierung der Überlebensfähigkeit als sinnvoll erachtet.

Bei der Ableitung der Überlebensfähigkeit aus der Ausprägung *ökologischer Eigenschaften* werden am Beispiel der Potenz der Arten folgende Faktoren identifiziert, die zu einer Variabilität der ökologischen Eigenschaften (Relativität der ökologischen Eigenschaften) innerhalb einer Art führen:

- die Wirkungsbeziehungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. und die Wirkungsbeziehungen der Umweltfaktoren untereinander;
- die Lebensphase und das Alter der Organismen;
- das Geschlecht;
- die genetische Variabilität zwischen den Individuen und den Populationen sowie die Veränderungen der genetischen Eigenschaften mit der Zeit;
- die umweltbedingte Variabilität der realisierten biologischen Eigenschaften i. e. S., durch die die entsprechende ökologische Eigenschaft bestimmt wird.

Vorgeschlagen wird zur teilweisen Lösung des erstgenannten Problems die Verwendung der ökologischen Eigenschaften in einer Form, in der sie die kombinierte Wirkung aller relevanten Umweltfaktoren integrieren, im Falle der Potenzen also in Form der *ökologischen Potenzen*. Ein möglicher Lösungsansatz für das Problem unterschiedlicher Potenzen gegenüber dem gleichen Umweltfaktor in verschiedenen Lebensphasen oder bei verschiedenen Geschlechtern ist die Identifizierung von Schlüsselphasen, die die geringste ökologische Amplitude aufweisen, bzw. die Betrachtung des Geschlechtes mit der geringeren ökologischen Amplitude. Für den letztgenannten Punkt kann wiederum auf die oben bereits beschriebene Abschätzung über Faustregeln verwiesen werden.

Die für die beiden Ansätze zur Ableitung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten aufgeführten Probleme können die Qualität der Prognose der Überlebensfähigkeit mindern, was auch die Qualität der darauf aufbauenden Indikation von Arten durch andere Arten mindern würde. Diese Restriktionen müssen daher bei der Auswahl repräsentativer Arten berücksichtigt werden, allerdings nur dann, wenn sie die Qualität der Prognose der Überlebensfähigkeit und der daraus abgeleiteten Indikatorarten unter den angestrebten Wert reduzieren.

Als eine dritte Möglichkeit wird die Prognose der Überlebensfähigkeit von Lokal- und Metapopulationen auf der Basis von demographischen Eigenschaften wie Populationsgröße und Dispersion der Population diskutiert. Aufgrund der mangelnden Übertragbarkeit der anhand ausgewählter Populationen gewonnenen Daten auf andere Populationen wird dieser Ansatz für die Auswahl repräsentativer Arten verworfen.

4.3 Das Konkurrenzausschlußprinzip

Voraussetzung für Auswahl von repräsentativen Arten in der Naturschutzplanung ist, daß die Arten gemeinsam in einem Raum vorkommen. Zwischen Arten, die gleiche Ansprüche an ihren Lebensraum stellen und gleiche Ressourcen nutzen, könnte Konkurrenz auftreten. Nach dem Konkurrenzausschlußprinzip würde die überlegene von zwei konkurrierenden Arten die unterlegene aus dem von ihr bewohnten Raum verdrängen. Dieses Gesetz würde die Möglichkeiten, repräsentative Arten auszuwählen, einschränken. Denn gerade die Arten, die sich in ihren ökologischen Ansprüchen am ähnlichsten wären, müßten sich ausschließen (vgl. dazu auch die Diskussion über ökologische Gilden - z. B. PIANKA 1980: 195, HAWKINS & MACMAHON 1989: 427, SIMBERLOFF & DAYAN 1991 - und empirische Beispiele bei PIANKA 1980 sowie HAIRSTON 1981).

Dazu sind zunächst einige grundsätzliche Anmerkungen zu machen. *Erstens* bezieht sich das Konkurrenzausschlußprinzip auf Ressourcen, also auf Faktoren der minimalen Umwelt. Das bedeutet, daß Nischenidentität bei anderen Umweltfaktoren (Konditionalfaktoren und Faktoren der physiologischen Umwelt, die nicht der minimalen Umwelt zuzuordnen sind) nicht zu einem Konkurrenzausschluß führt. *Zweitens* wird vorausgesetzt, daß es sich um eine limitierende Ressource handelt. Unter Umweltbedingungen, unter denen die entsprechende Ressource nicht limitierend ist, ist das Konkurrenzausschlußprinzip irrelevant. Beispiele sind „junge“ Habitate (dazu gehören z. B. Sturmwurf- und Kahlschlagflächen in Wäldern), in denen die gemeinsam genutzte Ressource noch reichlich vorhanden ist, oder Situationen, in denen Konkurrenten durch Prädatoren i. w. S. kontrolliert werden. Und *drittens* stellt sich die Frage, wie ähnlich sich Arten in ihrer Ressourcennutzung sein müssen, damit sie sich gegenseitig ausschließen (SIMBERLOFF & DAYAN 1991: 128-130).

Darüber hinaus gibt es jedoch auch eine Reihe von Mechanismen, die dazu führen, daß selbst in Fällen, wo zwei Arten sich gegenseitig ausschließen müßten (hoher Grad an Nischenüberlappung bei einer Ressource und ihrer Nutzungsweise sowie limitierende Wirkung dieser Ressource), ein Konkurrenzausschluß nicht eintritt (zusammenfassend z. B. TREPL 1994c: 107; TREPL 1995: 9-16; KLEYER 1997: 11 f.; BEGON et al. 1998: 180-187):

- Die Arten sind in ihrer *zeitlichen* Ressourcennutzung unterschiedlich eingemischt.
- Die Arten sind in ihrer *räumlichen* Ressourcennutzung unterschiedlich eingemischt.
- Vielfach herrscht nicht spezifische, sondern diffuse Konkurrenz. Das bedeutet, daß zwar einzelne Individuen einer Art einzelne Individuen anderer Arten verdrängen können. Die Konkurrenzunterschiede sind aber nicht sehr groß und die

Frage der Erstbesiedlung eines Standortes spielt die entscheidende Rolle. Der Verdrängungsprozeß läuft sehr langsam ab, so daß die Vertreter einer Art praktisch nie vollständig aus einem Raum verdrängt werden.

- Selbst bei spezifischer Konkurrenz und deutlichen Konkurrenzunterschieden kann die Erstbesiedlung, vor allem von ephemeren Lebensräumen, entscheidend für das Ergebnis der Konkurrenzsituation sein. Dabei spielt beispielsweise eine Rolle, daß eine an sich konkurrenzunterlegene Art die Etablierung einer konkurrenzüberlegenen Art verhindern kann, wenn sie zum Zeitpunkt des Etablierungsversuches durch die konkurrenzüberlegene Art bereits sehr häufig ist. Der Konkurrenzvorteil der an sich überlegenen Art wird in einem solchen Fall dadurch reduziert, daß die Vertreter dieser Art sehr häufig in Interferenzsituationen (z. B. Territorialkämpfe) verwickelt werden. Außerdem kann mit der Erstbesiedlung bereits ein Konkurrenzvorteil verbunden sein, sei es weil bereits größere Individuen der erstankommenden Art vorhanden sind oder weil die Erstankömmlinge bereits eine bessere Ortskenntnis haben, was bei Interferenzsituationen von Vorteil sein kann.
- Bei räumlich homogener Umwelt kann durch die Wechselwirkung von zwei Populationen miteinander konkurrierender, unterschiedlich mobiler Arten in Kombination mit zufälliger Ausbreitung im Raum über das Verteilungsmuster der Arten eine räumliche Strukturierung erzeugt werden, die die Koexistenz konkurrierender Arten fördern kann (WISSEL 1989: 177; LEHMAN & TILMAN 1997).
- Die Umweltstochastik von mosaikartigen Landschaften, also das zufällige, nicht vorhersehbare und nicht alle Teilräume einer solchen Landschaft gleichermaßen treffende Eintreten von Störungen, die zu lokalen Aussterbeprozessen führen, oder das zufällige Auftreten ephemerer Ressourcen können in Kombination mit den nachfolgenden Besiedlungsvorgängen dazu führen, daß die Arten zwar im Gesamtgebiet koexistieren, aber zum gleichen Zeitpunkt auf getrennte Teilgebiete beschränkt bleiben (HILDREW & TOWNSEND 1987: 348-350; WISSEL 1989: 166-177). Dies kann auf die zumindest teilweise stochastischen Gesetzmäßigkeiten bei der Besiedlung zurückzuführen sein oder auf die unterschiedliche Besiedlungsfähigkeit der Arten, die von den biologische Eigenschaften i. e. S. und den ökologischen Eigenschaften beeinflußt wird, die die Immigrations- und die Etablierungswahrscheinlichkeit bestimmen. Aber auch demographische Eigenschaften der Populationen in der Umgebung der betrachteten Fläche, z. B. die Dispersions-, die Populationsgröße und die Populationsentwicklung nehmen Einfluß auf die Besiedlung von Flächen durch die konkurrierenden Arten. Dieser gegenseitige Ausschluß in Teilgebieten eines betrachteten Raumes kann durch den Konkurrenzvorteil größerer Ausgangshäufigkeit stabilisiert werden (siehe oben).

- Durch zufällige (nicht vorhersagbare) demographische oder Umweltschwankungen, die die konkurrenzüberlegene Art stärker treffen, wird verhindert, daß diese Art die schwächere verdrängt, weil vor Abschluß des Verdrängungsprozesses die Populationsdichte der überlegenen Art überproportional reduziert wird.

Daß Konkurrenzausschluß tatsächlich auftritt, ist nur schwer zu belegen (vgl. BEGON et al. 1998: 181). In den Fällen, wo ein solcher Konkurrenzausschluß in einem bestimmten Raum wahrscheinlich ist, z. B. bei einem Mangel an geeigneten Höhlenbäumen für höhlenbrütende Waldvögel, sollte er jedoch berücksichtigt werden.

Fazit

Eine Reihe von Mechanismen führt dazu, daß eine Konkurrenzsituation gar nicht auftritt oder aber das Ausmaß der Konkurrenz begrenzt bleibt. Daher ist davon auszugehen, daß die Möglichkeit, Arten durch andere Arten zu indizieren, durch das Konkurrenzausschlußprinzip nur in einer begrenzten Anzahl von Fällen eingeschränkt wird. Die Fälle, in denen es mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Rolle spielt, sollten jedoch bei der Auswahl von repräsentativen Arten beachtet werden.

4.4 Das Prinzip der Schlüsselfaktoren

Ein ökonomisches Grundprinzip zweckrationalen Handelns ist die Beschränkung auf das Wesentliche⁹⁶. ‚Forschen‘ und ‚Planen‘ sind in wesentlichen Teilen Formen zweckrationalen Handelns und können sich damit diesem Grundprinzip nicht entziehen. Empirisch arbeitende Wissenschaftler sind daher mit dem Problem konfrontiert, daß in einer gegebenen Situation nicht Daten zu allen Einflußfaktoren, die für die Lösung der bearbeiteten wissenschaftlichen Frage möglicherweise relevant sind, erhoben, oder im Falle experimenteller Untersuchungen, nicht alle möglicherweise relevanten Einflußfaktoren kontrolliert werden können (CARNAP 1974: 50-54; ESSLER 1973: 129). Die Eingrenzung auf die für die Lösung eines wissenschaftlichen Problems relevanten Einflußfaktoren erfolgt im Rahmen der wissenschaftlichen Modellbildung (z. B. WISSEL 1995: 254). Die Gesamtzahl der für ein untersuchtes Phänomen relevanten Faktoren muß also sinnvollerweise auf die reduziert werden, die für die Erklärung des Phänomens oder für zuverlässige Prognosen besonders wichtig sind. Diese Faktoren können als ‚Schlüsselfaktoren‘ bezeichnet werden. Beispiele, wo dieses Prinzip in der Ökologie, außer bei der Entscheidung über die zu berücksichtigenden Faktoren, zur Anwendung kommt, sind:

⁹⁶ Daß die Entscheidung, was das Wesentliche ist, nicht immer rational getroffen wird, ist dadurch nicht ausgeschlossen.

- das aus einer Synthese des Minimum-Gesetzes von LIEBIG, des Wirkungsgesetzes der Wachstumsfaktoren bzw. der Umweltfaktoren von MITSCHERLICH (1921) bzw. THIENEMANN (1941: 321) und des Toleranz-Gesetzes von SHELFORD (1913: 302 f.) hervorgegangene Prinzip der *limitierenden Faktoren* für das Vorkommen bzw. das Überleben oder für die Vitalität von Organismen in der Autökologie (vgl. SCHWERDTFEGER 1977: 384-395; ODUM 1980: 167-181);
- das Prinzip der *Schlüsselfaktoren für Populationsschwankungen* in der Populationsökologie (MORRIS 1959; VARLEY & GRADWELL 1960; MORRIS 1963; SCHWERDTFEGER 1979: 181-187);
- das Prinzip der *Schlüsselarten* (PAINE 1969) in der Synökologie.

Das Prinzip kommt darüber hinaus in der Verwendung von Begriffen wie ‚Schlüsselhabitate‘ für das Überleben von Arten (KOZAKIEWICZ 1995: 143; NEW 1997: 6), ‚Schlüsselressourcen‘ für das Vorkommen bzw. Überleben von Arten bestimmter ökologischer Gruppen (TERBORGH 1986), ‚Schlüsselprozesse‘ für die Artenzusammensetzung von Lebensgemeinschaften (ANGELSTAM 1992: 12; BOND 1993: 237 f.) und ‚Schlüsselfunktion‘ oder ‚-rolle‘ für die Artenzusammensetzung von Lebensgemeinschaften oder die Ausprägung von Ökosystemeigenschaften (MILLS et al. 1993: 222; MILTON & DEAN 1995: 153) zum Ausdruck⁹⁷.

Für einen kontrollierten Einsatz des Konzeptes der Schlüsselfaktoren sollte zunächst definiert werden, was man als Schlüsselfaktoren bezeichnet. Dazu bieten sich mehrere Möglichkeiten an:

- 1) Faktoren, deren Einfluß auf eine abhängige Variable größer ist als der anderer Faktoren.
- 2) Faktoren, deren Einfluß auf eine abhängige Variable *signifikant* größer ist als der anderer Faktoren.
- 3) Faktoren, mit deren Hilfe sich die Ausprägung einer abhängigen Variable mit einer für einen bestimmten Zweck ausreichenden Validität, Reliabilität und Sensitivität prognostizieren läßt, wobei die Zahl der benötigten Faktoren und der zur Erfassung notwendige Aufwand auf ein Minimum reduziert ist (*ökonomisches* Prinzip der Effizienz).

Die erste Definition baut auf die triviale Annahme auf, daß sich die Bedeutung der einzelnen Faktoren für die Erklärung oder Prognose eines Phänomens unterscheiden und in

⁹⁷ Mit einer ähnlichen Bedeutung wie der Begriff ‚Schlüssel‘ in der Ökologie wird in der wissenschaftlichen Literatur zum Naturschutz bzw. zur Landschaftsplanung teilweise auch der Ausdruck ‚Leit-‘ in Kombination mit Indikatoren verwendet (z. B. PIRKL & RIEDEL 1992: 344), wobei der Begriff in diesem Zusammenhang im Sinne von ‚Zielindikator‘ zusätzlich eine normative Implikation enthält.

eine Rangfolge bringen lassen. Sie gibt aber keinen Anhaltspunkt, wo die Grenze zwischen Schlüsselfaktoren und weniger wichtigen Faktoren zu ziehen ist. Die zweite Definition geht darüber hinaus von der Voraussetzung aus, daß dieser Unterschied deutlich erkennbar und nach Möglichkeit statistisch absicherbar ist. Die Existenz eines solchen deutlichen Unterschiedes bedeutet aber noch nicht, daß ein Phänomen damit *hinreichend* erklärt werden kann oder daß die basierend auf diesem Unterschied abgeleiteten Schlüsselfaktoren für eine *hinreichend* genaue Prognose genügen. Dem versucht die dritte Definition Rechnung zu tragen. Auch wenn die Festlegung der für einen bestimmten Zweck „ausreichenden Validität, Reliabilität und Sensitivität“ in der *Praxis* vielfach Probleme bereiten wird, soll im weiteren Verlauf vorzugsweise dieser Definition gefolgt werden.

Der *praktische* Vorteil des Prinzips der Schlüsselfaktoren für das Problem der Indikation von Arten durch andere Arten liegt auf der Hand: Läßt sich die Komplexität der Ursachen für das Vorkommen von Arten auf wenige Faktoren reduzieren, steigen die Chancen, mit Hilfe von wenigen Indikatorarten Prognosen über das Vorkommen oder die Reaktion anderer Arten machen zu können, wenn für diese Arten die gleichen Schlüsselfaktoren relevant sind. Für die Anwendung dieses Prinzips bei der Auswahl von repräsentativen Arten müssen jedoch einige Einschränkungen beachtet werden.

Die erste Einschränkung ist, daß Schlüsselfaktoren einen *begrenzten Gültigkeitsbereich* haben. Entsprechend den Ausführungen in Kap. 2.1 kann zwischen einem objektbezogenen, einem räumlichen und einem zeitlichen Gültigkeitsbereich differenziert werden. Diese Einschränkung gilt sowohl für die limitierenden Faktoren und die Schlüsselfaktoren, die die Populationsdynamik bestimmen, als auch für die Schlüsselarten.

Limitierende Faktoren

Das Prinzip der relativen Effektivität von Umweltfaktoren (MITSCHERLICH 1921; LUNDEGÅRDH 1949; SCHWERDTFEGER 1977: 389 f.) besagt, daß die Wirkung eines bestimmten Umweltfaktors auf bestimmte Vitalitätsgrößen einer Art von der Ausprägung des Umweltfaktors im Verhältnis zur Lage des Optimums abhängt: Mit zunehmender Annäherung an das Optimum nimmt die Vitalität *unterproportional* zu und umgekehrt nimmt sie mit zunehmender Entfernung vom Optimum *überproportional* ab. Bei Veränderung der Umweltfaktoren kann deshalb die limitierende Bedeutung für die Vitalität von einem Faktor zu einem anderen wechseln; andere Umweltfaktoren können zu den limitierenden Faktoren werden (SCHWERDTFEGER 1977: 389 f.). Da die Potenz unter den Individuen einer Art variieren kann (vgl. Kap. 4.2.3), können außerdem für verschiedene Individuen oder Populationen einer Art verschiedene limitierende Faktoren bei gleicher Umwelt wirksam werden.

Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung

In Kap. 4 wurde anhand von Abb. 7 verdeutlicht, daß die Ausprägung der demographischen Größen ein Resultat der durch die Umweltfaktoren hervorgerufenen Wirkungen auf die Organismen ist. Wenn sich die limitierenden Faktoren für die Organismen ändern, kann dies daher auch Konsequenzen für die Populationsentwicklung haben (vgl. ausführlicher SCHWERDTFEGGER 1979: 185-187). Die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung können zu verschiedenen Zeiten in der gleichen Population oder in verschiedenen Populationen der gleichen Art zur gleichen Zeit unterschiedlich sein (DEMPSTER 1983: 465). Dies soll am Beispiel des Skabiosen-Schneckenfalters (*Euphydryas aurinia*) verdeutlicht werden.

Die Populationsentwicklung dieses Falters kann in Jahren hoher Populationsdichte durch Parasitoide bestimmt sein (FORD & FORD 1930: 246 f.). Die Beobachtungen von HORTON (1977), der in Jahren hoher Populationsdichte die Auswanderung aus den Reproduktionshabitaten beobachten konnte, weisen aber darauf hin, daß auch die Futterpflanzen von Raupen oder Imagines möglicherweise zu Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung werden können.

Weitere empirische Belege für die Variation der Schlüsselfaktoren finden sich beispielsweise bei EHRlich (1984: 34 f.). Auch das Phänomen der multiplen Stabilität, bezogen auf die Populationsdynamik, belegt die Aussage, daß die Schlüsselfaktoren zeitlich variieren können (WISSEL 1989: 103-105).

Schlüsselarten: Arten mit einer Schlüsselbedeutung für die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft

Die Bedeutung von Schlüsselarten für die Erhaltung einer bestimmten Artenzusammensetzung⁹⁸ hängt von den Umweltbedingungen und damit unter anderem auch von der Artenzusammensetzung der Lebensgemeinschaft ab (MILLS et al. 1993: 222) sowie von den daraus resultierenden populationsbiologischen Eigenschaften der Schlüsselarten wie Altersstruktur, Populationsdichte und Dispersion der Populationen, aber auch von den gegebenen abiotischen Umweltbedingungen (POWER et al. 1996: 614-618). Empirische Beispiele für die Begrenzung des Gültigkeitsbereiches können MILTON & DEAN (1995: 153 f.) sowie zusammenfassend POWER et al. (1996: 614-617) entnommen werden.

Neben der Beachtung dieses begrenzten Gültigkeitsbereiches ist es nötig, die abhängige Variable möglichst genau zu benennen. Im Falle der limitierenden Faktoren sind dies Größen wie die Lebensdauer oder die Überlebensrate und die Zahl der produzierten

⁹⁸ Es sind selbstverständlich auch andere Schlüsselfunktionen von Arten denkbar, beispielsweise für die Erhaltung einer bestimmten Abbauleistung.

Nachkommen. Bei den Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung sind als mögliche abhängige Größen beispielsweise die Natalität und die Mortalität und das aus diesen Größen resultierende Populationswachstum zu nennen. Bei den Schlüsselarten sind mögliche Eigenschaften, für die die Arten eine „Schlüsselfunktion“⁹⁹ haben, die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft bezüglich der Arten oder bezüglich ökologischer Gruppen und die Artenzusammensetzung oder -zahl von bestimmten ökologischen Gruppen.

Schließlich ist zu bedenken, daß es nicht überall Schlüsselfaktoren im Sinne der oben unter Punkt 2 genannten Definition gibt, denen im Vergleich mit anderen Faktoren eine *signifikant* größere Bedeutung für eine betrachtete abhängige Variable zukommt (DEMPSTER 1983: 465; MILLS et al. 1993: 221 f.; HILDREW & TOWNSEND 1987: 353; POWER et al. 1996: 610, Abb. 1a und Forschungsfragen auf S. 618; siehe auch allgemeine Kritik von SCHWERDTFEGER 1977: 384-386 zu THIENEMANNs Wirkungsgesetz der Umweltfaktoren).

Gegenstand dieses Kapitels war die mögliche Bedeutung des Prinzips der Schlüsselfaktoren für die Auswahl repräsentativer Arten. In der Ökologie wird es explizit verwendet, wie im Falle der limitierenden Faktoren, der Schlüsselfaktoren für die Populationsdynamik und der Schlüsselarten, oder aber implizit, wie dies in der Verwendung von Begriffen mit dem Wortbestandteil ‚Schlüssel-‘ zum Ausdruck kommt. Vorteil dieses Prinzips ist, daß es den Aufwand für die Ermittlung der Faktoren, die für die Erklärung oder Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten benötigt werden, minimiert. Ich werde auf dieses Prinzip mehrfach zurückkommen. Soweit es in der Ökologie oder in der Naturschutzplanung Anwendung findet, sollte zunächst die Bedeutung des Begriffes ‚Schlüssel‘ festgelegt werden. Des weiteren ist der begrenzte *Gültigkeitsbereich* von Schlüsselfaktoren zu beachten und die *abhängige Variable*, für die die Schlüsselfaktoren eine „Schlüssel“-Bedeutung haben, zu benennen.

Mit diesem Kapitel ist die Darstellung der ökologischen Grundlagen, die für die Bearbeitung des in dieser Arbeit behandelten Problems der Indikation von Arten durch andere Arten berücksichtigt werden müssen, abgeschlossen. Im folgenden Kapitel werden nun die verschiedenen Möglichkeiten der Auswahl von repräsentativen Arten beschrieben und diskutiert.

⁹⁹ Funktion ist hier im Sinne von ‚Bedeutung für ...‘ verwendet.

5 Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten

Wie in der Einleitung (Kap. 1.2) festgelegt, soll in dieser Arbeit analysiert werden, *inwieweit* die Indikation von Arten durch andere Arten *prognostizierbar* und für die praktische Naturschutzplanung systematisch einsetzbar ist. Dazu werden in diesem Kapitel verschiedene methodische Ansätze vorgestellt und bezüglich der Qualität der ausgewählten Indikatoren, ihrer Anwendungsbedingungen und ihrer Einsatzmöglichkeiten in dem hierarchischen System der Landschaftsplanung, wie es beispielsweise in Deutschland etabliert ist, diskutiert. Der Anspruch ist dabei nicht, bereits detaillierte und abgesicherte Aussagen darüber zu machen, unter welchen Bedingungen eine ausreichende Qualität der Indikation über eine repräsentative Auswahl von Arten erreicht werden kann und bei welchen Bedingungen nicht. Vielmehr soll zunächst eine Übersicht erarbeitet werden, welche Aspekte für die Beantwortung der genannten Frage zu berücksichtigen sind.

Zunächst soll noch einmal an die *allgemeinen Anforderungen* an Indikatoren erinnert werden, wie sie in Kap. 2.1 aufgestellt wurden:

- eindeutige Definition der als Indikans herangezogenen Eigenschaft und Angabe einer Methode mit der die Ausprägung der Eigenschaft gemessen werden kann;
- weite Verbreitung des Indikators im betrachteten Raum über die betrachteten Typen von Objekten;
- Effizienz von Indikatoren: Leichte und schnelle Erfassbarkeit und nur das erforderliche Maß an Redundanz zur Sicherung der geforderten Zuverlässigkeit.

Diese Anforderungen gelten selbstverständlich auch für alle Indikatorarten, die durch die nachfolgend besprochenen Indikationsverfahren ausgewählt werden. Auf diese wird bei den einzelnen Verfahren nicht mehr eingegangen.

Entsprechend Kap. 2.1 sind zunächst die verschiedenen Kriterien für die *Qualitätsbeurteilung* der Indikationsverfahren zu prüfen: Validität, Reliabilität und Sensitivität. Dabei werden nur relative Aussagen, die dem Vergleich der verschiedenen Ansätze dienen, angestrebt. Absolute Aussagen zur *möglichen* Qualität der einzelnen Indikationsverfahren sind wegen fehlender systematischer, quantitativer Untersuchungen oder entsprechender Auswertungen vorhandener Untersuchungen derzeit nicht möglich und werden im Rahmen dieser Arbeit nicht angestrebt. Außerdem ist der *Gültigkeitsbereich* von Aussagen zur Qualität der Indikationsverfahren zu betrachten.

In einem zweiten Block sollen die in Kap. 2.3 benannten Aspekte betrachtet werden, die bei der Präzisierung des Indikandums zu beachten sind:

- Das Indikandum muß einen Beitrag zur Beschreibung von Objekten leisten, die der Operationalisierung der für einen Planungszweck relevanten Naturschutzziele

dienen. Wie bereits in Kap. 2.2.4 festgelegt, werde ich mich für Erläuterungen der normenlogischen Bezüge aus *praktischen* Gründen auf zwei Ziele des Bundesnaturschutzgesetzes beschränken: ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘ und ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘.

- Das Indikandum muß präzisiert werden, d. h. es müssen konkrete Eigenschaften der Objekte, die der Operationalisierung der Ziele dienen, benannt werden. Dies sind im Falle einer Operationalisierung über Arten (nur diese ist hier relevant) organismen- oder populationsbezogene Eigenschaften wie Präsenz-Absenz-Werte, Reproduktionserfolg und Überlebensfähigkeit.
- Es sind adäquate räumliche Bezugseinheiten für die biologischen Einheiten der Arten auszuwählen, die indiziert werden sollen.

Der letztgenannte Punkt wird im vorliegenden Kapitel nur kurz angesprochen, weil ihm ein eigenes Kapitel (Kap. 6) gewidmet ist. Nicht dargelegt wird die Qualität, die für *einen bestimmten Zweck* erforderlich wäre oder bei einem bestimmten Typ von planerischer Problemstellung unter Berücksichtigung der praktischen Rahmenbedingungen (vgl. Kap. 2.2.3) erreichbar ist. Dies war im Rahmen dieser Arbeit nicht zu leisten. Es wird aber andeutungsweise auf mögliche Einsatzfelder der dargestellten Indikationsverfahren in der in Deutschland institutionalisierten Naturschutzplanung eingegangen und dabei Planungsebene oder Planungsstufe, Planungstyp und Arbeitsschritte differenziert. Diese Aspekte werden bei den einzelnen Indikationsverfahren unter der Überschrift ‚Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung‘ diskutiert.

In Kap. 5.1 wird zunächst ein Indikationsverfahren vorgestellt, das versucht, die im Kap. 4.2 beschriebenen *kausalen* Beziehungen zwischen Umweltfaktoren, biologischen Eigenschaften und resultierender Überlebensfähigkeit der Arten zu berücksichtigen. Wie in Kap. 2.1 erwähnt, lassen Indikationsverfahren, die auf kausalen Beziehungen basieren, weitere Gültigkeitsbereiche erwarten. Dieses Indikationsverfahren wird daher am ausführlichsten beschrieben. Es baut auf einem Modell auf, mit dessen Hilfe für eine bestimmte Umwelt prognostizierbar werden soll, welche Arten in einem Raum mit bestimmten Umweltbedingungen überlebensfähig sind. Dieses Indikationsverfahren läßt sich mit den Begriffen der ‚Anspruchs-‘ und ‚Reaktionstypen‘ (MÜLLER & RIEDL 1983: 107; BLAB et al. 1989: 10 f.; RECK 1990: 100, 106; ALTMOOS 1997: 77-79), der ‚ökologischen Gruppen‘ und ‚ökologischen Gilden‘¹⁰⁰ (z. B. RIECKEN 1992: 48) in der deutschsprachigen Fachliteratur zur Naturschutzplanung sowie den Begriffen der ‚life history strategy‘ (z. B. MÜHLENBERG et al. 1996: 154) oder ‚guild‘ (ROOT 1967) in der englischsprachigen Literatur in Verbindung bringen. Es stellt den Versuch

¹⁰⁰ Gemeint ist hier *nicht* die funktionale Bedeutung des Begriffes ‚Gilde‘.

dar, die mit diesen Begriffen verbundenen Arbeitsweisen zu systematisieren, nachvollziehbarer zu gestalten und gleichzeitig die Qualität der auf diese Weise abgeleiteten Indikatoren zu erhöhen.

Beim zweiten Indikationsverfahren (Kap. 5.2) sind ebenfalls Kenntnisse der kausalen Zusammenhänge erforderlich: Die Gründe für die Populationsentwicklung bestimmter Arten in einem bestimmten Raum müssen bekannt sein. Das dritte Indikationsverfahren, welches in Kap. 5.3 beschrieben wird, basiert auf beobachteten *Korrelationen* im räumlichen Auftreten der Arten, wie sie beispielsweise dem pflanzensoziologischen System und entsprechenden zooökologischen Ansätzen zugrunde liegen. In Kap. 5.4 wird dann cursorisch die Auswahl von ‚Schlüsselarten‘ und ‚Schirmarten‘ als repräsentative Arten sowie das Leitartenkonzept angesprochen. Der Schwerpunkt der Arbeit liegt aber auf den Unterkapiteln 5.1 bis 5.3. Die vergleichende Betrachtung und Diskussion der verschiedenen Ansätze in Kap. 5.5 beschließt das Kapitel.

5.1 Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen

Zunächst soll auf eine Sprachregelung hingewiesen werden. In Kap. 4 stand die Ebene des ‚Organismus‘ im Mittelpunkt der Betrachtung, um zu betonen, daß für eine maximale Qualität von Erklärungen oder Prognosen in der Ökologie die Variabilität zwischen den Organismen und Populationen einer Art berücksichtigt werden muß, aber auch, weil die Wirkungen auf der Ebene der Lokal- und der Metapopulation Resultate der Wirkungen auf die einzelnen Organismen sind. In diesem Kapitel werde ich vereinfachend meistens von der ‚Art‘ sprechen. Diesem Sprachgebrauch liegt die implizite, vereinfachende Annahme zugrunde, daß die individuelle Variation oder auch die Variation zwischen den Populationen in vielen Fällen für die Anwendung in der Praxis der Naturschutzplanung vernachlässigt werden kann. Wo dies problematisch ist, wird darauf hingewiesen. Außerdem ist bei den Maßstäben, die für Naturschutzplanungen üblich sind, zumindest für die Artengruppen mit geringen Flächenansprüchen (z. B. Insekten) eine Betrachtung einzelner Individuen nicht praktikabel.

Arten können nach ihren Ansprüchen an die Umwelt, nach ihren Möglichkeiten, auf Veränderungen der Umwelt zu reagieren, oder nach der Art, wie sie auf ihre Umwelt wirken, in ökologische Gruppen eingeteilt werden. Da die Bildung von ökologischen Gruppen für das hier dargestellte Indikationsverfahren von zentraler Bedeutung ist (vgl. die Begriffe ‚Anspruchs-‘ und ‚Reaktionstypen‘ in der Überschrift), die Verwendung der Begriffe aber bereits in der ökologischen Grundlagenliteratur sehr uneinheitlich ist, erfolgt in Kap. 5.1.1 zunächst eine Klärung der Begriffsverwendung für diese Arbeit. In Kap. 5.1.2 werden publizierte Theorien analysiert, die sich mit dem Verhältnis zwischen der Umwelt und der ökologischen Strategie der Arten auseinandersetzen, also mit der

Frage, welche Kombinationen von biologischen Eigenschaften i. e. S. unter welchen Kombinationen von Umweltbedingungen überlebensfähig sind. Ziel dieser Analyse ist es, Hinweise für die Grundstruktur eines Modells zu erarbeiten, mit deren Hilfe die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen prognostiziert werden kann. Wie in der Einleitung zu Kap. 4 dargestellt, ist dies Voraussetzung, um repräsentative Arten auf der Basis kausaler Zusammenhänge auszuwählen. Die Grundstruktur des Modells wird in Kap. 5.1.3 erläutert. Die Übersicht über die weiteren Teilkapitel von Kap. 5.1 findet sich am Ende von Kap. 5.1.3, da es für das Verständnis der Abfolge der einzelnen Arbeitsschritte von Vorteil ist, die Grundstruktur des Modells bereits zu kennen.

5.1.1 Begriffsklärung ‚Ökologische Gruppen‘

Zu einer ökologischen Gruppe werden Arten zusammengefaßt, die gleiche oder ähnliche Ansprüche an bestimmte Umweltfaktoren stellen, ähnlich auf bestimmte Veränderungen der Umwelt reagieren oder vergleichbare Wirkungen auf bestimmte Eigenschaften in ökologischen Systemen ausüben. Wie diese Definition bereits andeutet, lassen sich zwei Großgruppen differenzieren (vgl. CATOVSKY 1998):

- 1) Gruppen von Arten, die aufgrund ähnlicher *Wirkung auf* andere Elemente eines ökologischen Systems oder auf Eigenschaften, die der Beschreibung dieses Systems dienen, zusammengefaßt werden, die also, anders ausgedrückt, ähnliche Funktionen ausüben (Frage: Welche Rolle haben die Arten im Ökosystem? Welche Funktion haben sie für dieses oder etwas in ihm?)
Ökologische Gruppen, die sich dieser Großgruppe zuordnen lassen, werden hier als **funktionelle Gruppen** bezeichnet. Ein Beispiel wären bestimmte Wasservogelarten, die als Ausbreitungsvektoren für Fisch- und Amphibienlaich dienen können.
- 2) Gruppen von Arten, die aufgrund ihrer ähnlichen *Ansprüche an* die Umwelt zusammengefaßt werden
Dieser Gruppe werden die übrigen in Ökologie und Naturschutzforschung üblichen Bezeichnungen zugeordnet. Durch die beiden zuerst definierten Begriffe ergibt sich eine Entsprechung zu der Unterscheidung zwischen der Indikation von Zuständen und der Indikation von Veränderungen, die in Kap. 2.2.3 unter ‚Arbeitsschritte‘ eingeführt wurde.

Anspruchstypen

Als Anspruchstypen werden Arten zusammengefaßt, die bezüglich einzelner Umweltfaktoren oder bestimmter Kombinationen von Umweltfaktoren ähnliche Anforderungen stellen oder die ähnliche Ausprägungen dieser Umweltfaktoren tolerieren. Eingeschlossen sind die Anforderungen an bzw. die Toleranz von Faktoren der räumlichen und zeitlichen Variabilität, soweit es sich bei letzterer um *Faktorenschwankungen* (im Gegensatz zu *gerichteten* Faktorenänderungen - vgl. Definition Reaktionstypen) handelt. Die Fragen, die man sich bei der Klassifizierung von Anspruchstypen stellt, sind: Welche Ausprägungen der Umweltfaktoren benötigen die Arten? Unter welchen Umweltbedingungen können die Arten überleben?

Diesem Begriff sind die *ökologischen Gilden* zuzuordnen, soweit sie lediglich auf der Beschreibung des Umweltanspruches einer Art beruhen, unabhängig von seiner Rolle in einem bestimmten ökologischen System¹⁰¹.

In dieser Arbeit wird der Begriff, unter Vorgriff auf das in Kap. 5.1.3 vorgestellte Modell, etwas anders verwendet: Als Anspruchstypen werden Arten zusammengefaßt, die in bestimmten Klassen von Umweltsituationen (abgebildet über Typen von ökologischen Raumeinheiten) eine ähnliche Überlebensfähigkeit aufweisen. Die Frage, die man sich hier stellt, ist: Welche Arten sind unter definierten Umweltbedingungen überlebensfähig und können deshalb unter diesen Bedingungen gemeinsam auftreten?

Erst wenn der Begriff so verstanden wird, macht der nachfolgend beschriebene Begriff des Reaktionstyps einen Sinn, sonst ist er überflüssig. Denn Arten, die gegenüber bestimmten Umweltfaktoren ähnliche Ansprüche stellen, reagieren auch ähnlich auf die gleiche Veränderung diese Umweltfaktoren.

Reaktionstypen

Als Reaktionstypen werden Arten zusammengefaßt, die bei bestimmten *gerichteten*¹⁰² Veränderungen der Umwelt ähnliche Veränderungen der Überlebensfähigkeit zeigen. Die Frage, auf der die Klassifizierung der Reaktionstypen basiert, ist: Was sind die Konsequenzen gerichteter Veränderungen für die Überlebensfähigkeit dieser Arten?

¹⁰¹ Der Begriff der ökologischen Gilde wird in der ursprünglichen Definition von ROOT (1967: 335 f.) funktional verstanden. Soweit die *Funktion* der Arten einer ökologischen Gilde in einem ökologischen System betrachtet werden soll, sind die ökologischen Gilden den funktionellen Gruppen zuzuordnen.

¹⁰² Ob die Veränderung der Umwelt als gerichtet eingestuft wird oder nicht, wird zumindest teilweise vom räumlichen und zeitlichen Maßstab der Betrachtung abhängen.

Strategietypen

Zu Strategietypen werden Arten zusammengefaßt, die in Auseinandersetzung mit den Umweltbedingungen ähnliche biologische Eigenschaften i. e. S. entwickelt haben (vgl. Phänomen der Konvergenz) oder deren Überleben unter bestimmten Umweltbedingungen durch ähnliche biologische Eigenschaften bestimmt wird. (Frage: Welche biologischen Eigenschaften i. e. S. mit Anpassungswert für bestimmte Umweltbedingungen weisen die Arten auf?)

Diesem Begriff sind die *Lebensformen* bzw. Lebensformtypen (im Sinne von RAUNKIAER 1910) zuzuordnen, bei denen die Lebewesen nach den morphologischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Eigenschaften im Hinblick auf deren Anpassungsfunktion zu Gruppen zusammengefaßt werden (KOEPCKE 1971: 6 f.).

Synonym zu ‚Strategietypen‘ wird der Ausdruck ‚Gruppen ähnlicher Biologie‘ verwendet (vgl. KLEYER 1997: 7, 35-27), weil bei einer Klassifikation, die auf der Basis von Ähnlichkeiten in der Kombination von biologischen Eigenschaften i. e. S. erfolgt, implizit oder explizit davon ausgegangen wird, daß die für die Klassifikation ausgewählten Eigenschaften Anpassungswert für ganz bestimmte Umweltfaktoren haben und den Arten mit ähnlicher Ausprägung dieser biologischen Eigenschaften daher ein Überleben unter ähnlichen Umweltbedingungen ermöglichen.

Neuere Zusammenfassungen der Diskussion zu ökologischen Gruppen innerhalb der Ökologie in der englischsprachigen Literatur, insbesondere zu den Begriffen der ‚Gilden‘ und der ‚funktionellen Gruppen‘, liegen mit den Arbeiten von HAWKINS & MACMAHON (1989), SIMBERLOFF & DAYAN (1991), GITAY & NOBLE (1995) und WILSON (1999) vor.

Zwischen den ökologischen Gruppen, die durch die verschiedenen, unter 2 genannten Begriffe bezeichnet werden, bestehen Beziehungen. Mit den Begriffen ist eine unterschiedliche Vorgehensweise bei der Klassifizierung der ökologischen Gruppen verbunden und diese Unterschiede haben Auswirkungen auf die Eignung der resultierenden ökologischen Gruppen für die Auswahl repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung. Darauf werde ich im nächsten Unterkapitel unter anderem eingehen.

5.1.2 Die Suche nach Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen den Umweltbedingungen und der ökologischen Strategie der Arten

Die Fragen, mit denen sich dieses Unterkapitel beschäftigt, gehören zu den Kernfragen der Ökologie: Welche physiologischen, morphologischen und Verhaltenseigenschaften haben Anpassungswert für bestimmte Umweltbedingungen? Welche ökologischen Strategien ermöglichen den Arten unter welchen Umweltbedingungen das Überleben? Inwieweit lassen sich Aussagen zum Verhältnis zwischen der Kombination der Umweltbedingungen und den geeigneten ökologischen Strategien der Arten generalisieren?

Dieses Kapitel dient nicht der Zusammenstellung von Arbeiten, die sich mit dem Adaptionwert *einzelner* biologischer Eigenschaften i. e. S. oder mit einzelnen Umweltfaktoren beschäftigen. Diskutiert werden sollen nur solche Arbeiten, die nach *allgemeinen Gesetzmäßigkeiten* im Verhältnis zwischen den Umweltbedingungen und den Eigenschaften der Arten, die unter diesen Bedingungen überlebensfähig sind, suchen.

Um die verschiedenen Modelle für das in dieser Arbeit angestrebte Modell angemessen interpretieren zu können, muß der *Anwendungsbereich* beachtet werden, für den die entsprechenden Modelle entwickelt wurden. Zwei große Gruppen lassen sich differenzieren, nämlich solche Arbeiten, die einem evolutionsökologischen Kontext zuzuordnen sind¹⁰³ und solche, die sich mit aut- oder synökologischen Fragestellungen beschäftigen¹⁰⁴. Ein großer Teil der Arbeiten in der englischsprachigen Literatur über ‚life history strategies‘ entstammt beispielsweise einem evolutionsökologischen Kontext (z. B. STEARNS 1976, PARTRIDGE & HARVEY 1988 und STEARNS 1992). Die Evolutionsökologie untersucht den *historischen* Einfluß der Umwelt (ultimate Faktoren) auf die Entwicklungsgeschichte der Lebewesen (historistische Betrachtungsweise), während die Autökologie den *aktuellen* Einfluß der Umwelt (proximate Faktoren) auf die biologischen Einheiten betrachtet (aktualistische Betrachtungsweise)¹⁰⁵. Zwischen den evolutionsökologischen und den aut- oder synökologischen Betrachtungsweisen besteht jedoch ein Zusammenhang. Wenn eine biologische Eigenschaft in einer bestimmten Umwelt durch die natürliche Selektion gefördert wird, bedeutet dies auch, daß eine biologische Einheit, die Träger dieser Eigenschaft ist, eine höhere Überlebensfähigkeit

¹⁰³ Frage: Welche Eigenschaften werden in einer bestimmten Umwelt durch die Selektion gefördert?

¹⁰⁴ Frage: In welcher Umwelt sind welche ökologischen Strategien überlebensfähig?

¹⁰⁵ Diese polarisierende Differenzierung über die Attribute ‚historistisch‘ und ‚aktualistisch‘ trifft natürlich in dieser extremen Form auf die Forschungspraxis der Aut- und Populationsökologie nicht zu. Soll beispielsweise das Vorkommen einer Art in einem bestimmten Raum erklärt werden, muß neben den aktuell gegebenen Umweltbedingungen auch die Entwicklungsgeschichte dieser Umweltbedingungen in Kombination mit der Besiedlungsgeschichte durch die Arten berücksichtigt werden. In noch stärkerem Maße gilt dies für synökologische Phänomene wie die Sukzession. Für eine systematische Bestimmung des Unterschiedes zwischen der Ökologie und anderen Teilen der Biologie ist sie aber essentiell (TREPL 1994: 114-121).

unter diesen Umweltbedingungen aufweisen muß als eine *nahe verwandte* biologische Einheit, die diese Eigenschaften nicht besitzt.

Aus den Erkenntnissen der Evolutionsökologie lassen sich also auch Hinweise auf die biologischen Eigenschaften ableiten, die den Arten unter bestimmten Umweltbedingungen ein Überleben ermöglichen. Der Begriff ‚Hinweis‘ ist bewußt benutzt, weil evolutionsökologische Vergleiche, soweit sie sich auf *mikroevolutionäre* Phänomene beziehen, definitionsgemäß nur zwischen nahe verwandten biologischen Einheiten möglich sind (vgl. PARTRIDGE & HARVEY 1988: 1454; SOUTHWOOD 1996: 1124). Der Schluß von Ergebnissen der evolutionsökologischen Forschung, die auf der Untersuchung verschiedener Genotypen einer Art oder nahe verwandter Arten beruhen, auf geeignete ökologische Strategien von Arten mit geringerem Verwandtschaftsgrad ist nicht ohne weiteres möglich: Sie können in ihrem durch die Phylogenese bedingten genetischen Ausgangsbedingungen so weit differieren, daß der für die eine Art „richtige“ Weg für die andere nicht gangbar ist (phylogenetische und naturgesetzlich bedingte Zwänge - DERRICKSON & RICKLEFS 1988; STEARNS 1992: 17 f.; COCKBURN 1995: 58-62). Zum Beispiel ist eine der Schwächen eines universell angewendeten r-/K-Schemas in der Ökologie, daß die Notwendigkeit einer Differenzierung zwischen mikroevolutionärer und makroevolutionärer Ebene bei der Übertragung dieses Modells von einem evolutionsökologischen Kontext in einen aut- oder synökologischen nicht beachtet wurde.

Die Hilfestellung, die evolutionsökologische Arbeiten für autökologische Fragestellungen geben können, ist aber auch noch aus einem weiteren Grund beschränkt. So kann eine Eigenschaft, die im Laufe der Evolution als Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen entstanden ist, Anpassungswert auch für andere Umweltfaktoren haben, die aber nicht die Ursache für die Entstehung dieser biologischen Eigenschaft i. e. S. waren (STEARNS 1992: 18; KLEYER 1997: 13).

Nachfolgend wird ein kurzer historischer Überblick über die wichtigsten Modelle gegeben, mit deren Hilfe die geeigneten ökologischen Strategien unter bestimmten Umweltbedingungen prognostiziert oder das Auftreten bestimmter ökologischer Strategien unter bestimmten Umweltbedingungen erklärt werden sollte. Ich werde vor allem darauf eingehen, wie die Umwelt in diesen Modellen berücksichtigt wird, weniger darauf, welche biologischen Eigenschaften in welcher Umwelt prognostiziert werden.

Ein frühes allgemeines Modell für die Prognose geeigneter ökologischer Strategien unter bestimmten Umweltbedingungen war das Modell der r- und K-Selektion (MACARTHUR & WILSON 1967: Kap. 7; PIANKA 1970). Dieses Modell unterscheidet zwei extreme Umweltsituationen: häufig gestörte Lebensräume und ungestörte

Lebensräume¹⁰⁶. In letzteren befinden sich die Populationen der Arten nahe der Umweltkapazität und es herrscht starke intraspezifische Konkurrenz. In den gestörten Lebensräumen befinden sich die Populationen dagegen in einem Zustand des Wachstums, weil die Ressourcen noch keine limitierende Wirkung entfalten. Die intraspezifische Konkurrenz ist gering. Für diese beiden Extreme sagt das Modell unterschiedliche biologische Eigenschaften i. e. S. voraus, für die Bewohner häufig gestörter Lebensräume beispielsweise eine hohe spezifische Zuwachsrates, eine geringe Körpergröße und eine hohe Mobilität. Für Bewohner ungestörter Lebensräume werden nach diesem Modell dagegen eine geringe spezifische Zuwachsrates, große Körper und eine geringe Mobilität prognostiziert. Empirische Untersuchungen zeigten zwar eine *breite* Übereinstimmung der Vorhersagen des Modells mit empirischen Befunden (z. B. SOLBRIG & SIMPSON 1974; MCNAUGHTON 1975; LAW et al. 1977), aber auch eine *begrenzte* (WILBUR et al. 1974; BEGON 1985: 95 f.; BENGTSSON & BAUR 1993). STEARNS (1977: 159-168) fand nur in etwa 50 % der von ihm überprüften 35 Arbeiten eine Übereinstimmung von Modellvorhersagen und nachgewiesenen Eigenschaften bei den Arten oder Populationen.

Aufgrund dieser begrenzten Gültigkeit wurden sehr bald ergänzende Modelle entwickelt. Erwähnt seien vor allem die von GRIME (1974, 1977, 1979; für Gefäßpflanzen) und GREENSLADE (1983; für Insekten) entwickelten, aber von GREENSLADE (1972a und 1972b), WHITTAKER (1975) und SOUTHWOOD (1977: 353-359) mit vorbereiteten Modelle der CRS-Strategie (ökologischer Kontext) bzw. r-, K- und A-Selektion (evolutionsökologischer Kontext). Bei diesen Modellen wird zu der Achse, die der Beschreibung der zeitlichen Variabilität der Umwelt dient (stark gestört versus ungestört), eine weitere Achse ergänzt, die die „Widrigkeit der Umwelt“ abbilden soll. „Widrig“ ist eine Umwelt dann, wenn die Bedingungen für das Überleben und für den Aufbau von Biomasse wegen eines ständigen Mangels wichtiger Ressourcen oder wegen überwiegend extremer Ausprägung von materialen Umweltfaktoren ungünstig sind. TAYLOR et al. (1990: 240) sprechen von Ressourcen-Verarmung („resource impoverishment“).

Weitere Modelle liegen vor mit den Arbeiten von BEGON (1985), BEGON, HARPER & TOWNSEND (1991: 537-539, 1998: 370-382), SIBLY & CALOW (1986), HILDREW & TOWNSEND (1987), SOUTHWOOD (1988), HOLM (1988) und BINK (1992: 109-111). Zusammenfassungen bieten beispielsweise SOUTHWOOD (1988), PARTRIDGE & HARVEY (1988), BEGON et al. (1991: 536-555) und STEARNS (1992: 206-208). Dies soll als Darstellung der Entwicklung von Modellen zum Verhältnis von Umwelt und ökologischer Strategie der Arten genügen. Ich werde nun versu-

¹⁰⁶ Man kann die Umweltsituationen aber auch relativ auffassen: Eine Umwelt, die weniger bzw. mehr gestört ist als die jeweils andere.

chen, die Unterschiede zwischen den verschiedenen Modellen herauszuarbeiten, die Vorzüge und Nachteile der einzelnen Modelle für die repräsentative Auswahl von Arten und damit auch deren Anwendbarkeit in der Naturschutzplanung.

Ein wichtiger Aspekt ist die Vollständigkeit, mit der die Umweltfaktoren berücksichtigt werden. In neueren Modellen ist, wie oben bereits beschrieben, meist eine „Streß-“ oder „Widrigkeitsachse“ und eine „Störungsachse“ berücksichtigt (vgl. SOUTHWOOD 1988 oder PARTRIDGE & HARVEY 1988: 1453 f.). Dazu ist zunächst anzumerken, daß ‚Störung‘ meist so definiert wird, daß durch diesen Begriff nur ein Teil der zeitlichen Variabilität der Umwelt beschreibbar ist. Sie umfaßt nach der Definition von WHITE & PICKETT (1985: 7) Faktorenschwankungen, die relativ *diskret* sind¹⁰⁷. Damit sind Faktorenänderungen, die nicht kurzzeitig sind, über diesen Begriff nicht erfaßt (z. B. Faktorenschwankungen mit langer ungünstiger Phase und geringer Geschwindigkeit der Faktorenänderung). Außerdem berücksichtigt mit Ausnahme der Arbeit von TOWNSEND & HILDREW (1994) keines der geprüften Modelle *explizit* die räumliche Heterogenität als eigene Achse. Allerdings kann man davon ausgehen, daß alle Modelle, die eine Störungsachse enthalten und ‚hohe Mobilität‘ als biologische Eigenschaft nennen, die die Arten befähigt, in einer stark gestörten Umwelt zu leben, die räumliche Heterogenität implizit einbeziehen.

Auch die mangelnde Differenzierung *innerhalb* der einzelnen Achsen der Umweltbeschreibung kann zu Ungenauigkeiten bei der Prognose der geeigneten Anpassungen führen (z. B. TAYLOR et al. 1990: 248; KLEYER 1997: 120 f.; aber auch bereits WILBUR et al. 1974: 815). Diese starke Vereinfachung wird zwar teilweise aus Gründen der Darstellbarkeit und der Verständlichkeit vorgenommen (z. B. SOUTHWOOD 1977: 352). Bislang fehlt allerdings ein Modell, das die einzelnen Faktoren der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt differenziert, soweit dies notwendig ist. Ein weiteres Kriterium für die Einsetzbarkeit der geprüften Modelle für die hier behandelte Aufgabe ist die Vollständigkeit, mit der die biologischen Eigenschaften berücksichtigt werden. Vielfach werden nur bestimmte Teil-Strategien betrachtet (z. B. die Reproduktionsstrategie - SIBLY & CALOW 1985; vgl. dazu auch die Kritik von SOUTHWOOD 1988: 14).

Ein Problem ist auch, daß bei den geprüften Modellen die Umweltbeschreibung nur relativ erfolgt und in der Regel lediglich die Extrempunkte der Umweltachsen dargestellt sind. Dies mag für *qualitative* Generalisierungen ausreichend sein. Für die Anwendung in der Naturschutzplanung ist es aber erforderlich, daß sich bestimmten Ausprägungen der Umweltfaktoren bestimmte Ausprägungen der biologischen Eigen-

¹⁰⁷ „A disturbance is any relatively *discrete* event in time that disrupts ecosystem, community, or population structure and changes resources, substrate availability, or the physical environment.“ (kur-sive Hervorhebung: W. Z.-E.)

schaften zuordnen lassen, die dem Träger dieser Eigenschaften ein Überleben unter diesen Bedingungen ermöglichen (vgl. zur Notwendigkeit einer Quantifizierung der Umweltbedingungen auch SOUTHWOOD 1988: 14).

Alle ausgewerteten Modelle führen in der gemäß dem vorangehenden Kapitel festgelegten Terminologie zu Gruppen von Arten mit ähnlichen biologischen Eigenschaften, denen ein ähnlicher Anpassungswert für die betrachteten Umweltbedingungen zugesprochen wird. Für die hier behandelte Fragestellung werden aber Anspruchs- und Reaktionstypen benötigt: Ermittelt werden sollen Indikatorarten für Arten, die im gleichen Raum unter den gegebenen Umweltbedingungen eine ähnliche Überlebensfähigkeit aufweisen oder auf bestimmte Umweltveränderungen ähnlich reagieren. Gruppen von Arten mit ähnlichen biologischen Eigenschaften sind aber nicht mit Anspruchs- oder Reaktionstypen identisch und ein eindeutiger Schluß von erstgenannten auf die letztgenannten ist aus mehreren Gründen nicht möglich.

Zunächst ist zu bedenken, daß unter der gleichen Kombination von *organismenzentriert* beschriebenen Umweltfaktoren verschiedene ökologische Strategien überlebensfähig sein können, weil unterschiedliche Taxa aufgrund verschiedener genetischer Voraussetzungen unterschiedliche Kombinationen von biologischen Eigenschaften in Reaktion auf die gleiche Umwelt entwickeln können. Wegen der phylogenetischen Zwänge sind auch bestimmte Anpassungen für bestimmte Taxa nicht möglich. Dies schränkt die Übertragbarkeit von Strategien, die für Arten eines Taxons höherer Ordnungsstufe ermittelt wurden, auf Arten anderer Taxa dieser Ordnungsstufe ein. Aber selbst wenn keine evolutionär bedingten Zwänge der Entwicklung einer bestimmten ökologischen Strategie entgegenstehen, werden nicht alle möglichen Kombinationen von biologischen Eigenschaften verwirklicht sein. In einem bestimmten Taxon werden bestimmte ökologische Strategien nicht auftreten, weil sie sich einfach nicht entwickelt haben (WILSON 1994: 510).

Andererseits lassen sich bestimmte biologische Eigenschaften, die als Anpassung an die gleichen Umweltfaktoren gedeutet werden können, parallel bei Taxa mit geringem phylogenetischen Verwandtschaftsgrad nachweisen. Diese Beobachtung, die man bereits früh unter dem Begriff der Konvergenz zusammengefaßt hat, weist auf begrenzte Möglichkeiten von Lebewesen hin, auf bestimmte Umweltherausforderungen zu reagieren, und damit auf weitgehend taxaunabhängige Syndrome von biologischen Eigenschaften i. e. S.. Dies wird auch durch die relativ hohe Übereinstimmung der Vorhersagen des Modells der r- und K-Selektion mit empirischen Befunden nahegelegt (siehe oben). Andererseits konnten Arbeiten, die gezielt nach solchen Syndromen suchten, kaum eine Bestätigung dafür erbringen (GASTON & REAVEY 1989; vgl. auch STEARNS 1992: 206). Eine breite Anwendung dieser Vorstellung, die die Möglichkeiten der Kombinationen von biologischen Eigenschaften i. e. S. eingrenzen würde, muß

daher in Frage gestellt werden. Für die Eingrenzung des Bereiches, für den eine solche Vorstellung Gültigkeit beanspruchen könnte, wären ergänzende Untersuchungen erforderlich.

Dafür, daß in einer bestimmten Umweltsituation mehrere ökologische Strategien überlebensfähig sein können, gibt es aber noch einen weiteren Grund. Ziel des Modells, das für das in diesem Unterkapitel dargestellte Indikationsverfahren erstellt werden soll, ist die Auswahl repräsentativer Arten für die Naturschutzplanung. In dem Modell geht es also darum, die Umwelt aller Arten zu beschreiben, die für eine bestimmte planerische Problemstellung relevant sind. Aus diesem Grund muß in diesem Zusammenhang auf den in Kap. 4.1 beschriebenen Begriff der ‚Umwelt eines Artenkollektivs‘ zurückgegriffen werden. Es sind zunächst alle Umweltfaktoren relevant, die für das Überleben von mindestens einer der zu berücksichtigenden Arten bedeutsam sind. In der Naturschutzplanung wird diese ‚Umwelt des Artenkollektivs‘ zumindest teilweise aus *praktischen* Gründen (z. B. aus ökonomischen Gründen oder um sie für einen breiten Personenkreis anwendbar zu machen) in einer relativ groben Form und zudem in einer standardisierten Form beschrieben werden müssen. Die *Skalierung* der Umweltfaktoren wird daher nicht in einer organismenzentrierten Form erfolgen, sondern sie wird *beobachterzentriert* sein. Einer bestimmten, beobachterzentriert klassifizierten Umweltsituation lassen sich aber in der Regel unterschiedliche *organismenzentriert* beschriebene Umweltsituationen zuordnen und diesen, organismenzentriert betrachtet, unterschiedlichen Umweltsituationen sind unterschiedliche ökologische Strategien zuzuordnen, die unter diesen Umweltbedingungen überlebensfähig sind.

Die in den letzten drei Absätzen dargestellten Gründe führen dazu, daß die Bildung ökologischer Gruppen, die allein auf der Ähnlichkeit in der Kombination der biologischen Eigenschaften der verschiedenen Arten basiert (z. B. BINK 1992: 125-130; KLEYER 1997) nur zu einer begrenzten Prognosesicherheit bezüglich der Überlebensfähigkeit in einer bestimmten Umwelt oder der Reaktion auf bestimmte Umweltveränderungen führt (vgl. KLEYER 1997: 112-115).

Dieses Kapitel diene der Analyse von vorhandenen Modellen, die nach Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen den Umweltbedingungen und der ökologischen Strategie der unter diesen Bedingungen überlebensfähigen Arten suchen. Ziel dieser Analyse war es, geeignete Elemente für das eigene Modell, das in den nun folgenden Kapiteln dargestellt wird, zu übernehmen. Gleichzeitig sollten Schwächen der geprüften Modelle für die Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten bei beobachterzentrierter Umweltbeschreibung identifiziert werden, um diese Schwächen im eigenen Modell zu minimieren. Diese Schwächen sind:

- Die Aussagen von evolutionsökologischen Modellen über geeignete ökologische Strategien für bestimmte Umweltbedingungen lassen sich, soweit sie sich auf mikroevolutionäre Phänomene beziehen, nur auf nahe verwandte Arten oder andere Populationen und Individuen der gleichen Art übertragen. Eine Übertragung auf nur entfernt verwandte Arten ist nicht ohne weiteres möglich.
- Die zeitliche Variabilität der Umwelt wird in der Regel über den Begriff der Störung abgebildet. Andere Formen der Umweltvariabilität, die ebenfalls die Überlebensfähigkeit reduzieren können, werden nicht einbezogen.
- Die räumliche Variabilität wird in der Regel nicht explizit berücksichtigt.
- Die räumliche und zeitliche Variabilität wird nicht weiter differenziert.
- Zum Teil werden nur biologische Eigenschaften i. e. S. berücksichtigt, die lediglich einer Teilstrategie zuzuordnen sind.
- Es werden nur für die Extrempunkte der Umweltachsen biologische Eigenschaften i. e. S. angegeben, nicht aber für die Bereiche dazwischen.
- Ökologische Gruppen, die aufgrund der Ähnlichkeit in der Kombination der biologischen Eigenschaften i. e. S. abgegrenzt werden (Strategietypen), lassen sich nur begrenzt in Anspruchs- und Reaktionstypen überführen.

Davon ausgehend wird im nächsten Kapitel zunächst die Grundstruktur des Modells vorgestellt, das der Abgrenzung von Anspruchstypen dient.

5.1.3 Darstellung der Grundstruktur des verwendeten Modells

Entsprechend den Ausführungen zu Beginn von Kap. 4 wird hier davon ausgegangen, daß Voraussetzung für die Indikation von Arten durch andere Arten im Rahmen räumlicher Planung ist, daß die Arten, die indiziert werden sollen, im gleichen Raum auftreten wie die Indikatorarten. In der Einleitung zu Kap. 4.2.1 wurde außerdem dargestellt, daß für eine adäquate Beschreibung der Umwelt nicht nur die materialen Umweltfaktoren berücksichtigt werden müssen, sondern auch deren räumliche und zeitliche Variabilität, was bei stark vereinfachter Darstellung in einem dreidimensionalen Achsensystem das dort in Abb. 8 wiedergegebene Bild ergibt. Ordnet man eine Art den durch dieses Achsensystem (bzw. durch das symbolisierte multidimensionale Achsensystem) abgebildeten Umweltbedingungen mit der jeweils zu erwartenden Überlebenswahrscheinlichkeit zu, erhält man Hyperräume ähnlicher Überlebenswahrscheinlichkeit. Diese visualisieren die ökologische Nische der Art. Wiederholt man dies für weitere Arten, so würde sich für jede Art eine eigene Nische ergeben. In diesem Sinne ist strenggenommen eine Indikation von Arten durch andere Arten nicht möglich (vgl. LANDRES et al. 1988: 318; LANDRES 1992: 1298; TAPER et al. 1995: 483; NIEMI et al. 1997: 1249).

Zwischen den Nischen der Arten wird es aber mehr oder weniger große Überschneidungen geben. Müssen nun repräsentative Arten für eine bestimmte Fläche ermittelt werden, könnte man die auf diesen Flächen herrschenden Umweltbedingungen ermitteln und den entsprechenden Punkt in dem multidimensionalen Achsensystem lokalisieren. Arten, die an diesem Punkt eine ähnliche Überlebenswahrscheinlichkeit aufweisen, könnten einander dann mit einer gewissen Sensitivität, Zuverlässigkeit und Validität repräsentieren (Indikation bei der Erfassung des Ist-Zustandes). Für die praktische Verwendung in der Naturschutzplanung ist aber eine so genaue Ermittlung der Umweltbedingungen, daß eine Zuordnung zu einem Punkt in diesem Achsensystem erfolgen könnte, nicht möglich. Wie in Kap. 5.1.2 dargestellt, wird die Erfassung der Umweltbedingungen in der Naturschutzplanung zumindest teilweise in Form einer ordinalen und *beobachterzentrierten* Skalierung erfolgen müssen. Abb. 11 zeigt das Ergebnis einer solchen ordinalen Skalierung, aufbauend auf Abb. 8.

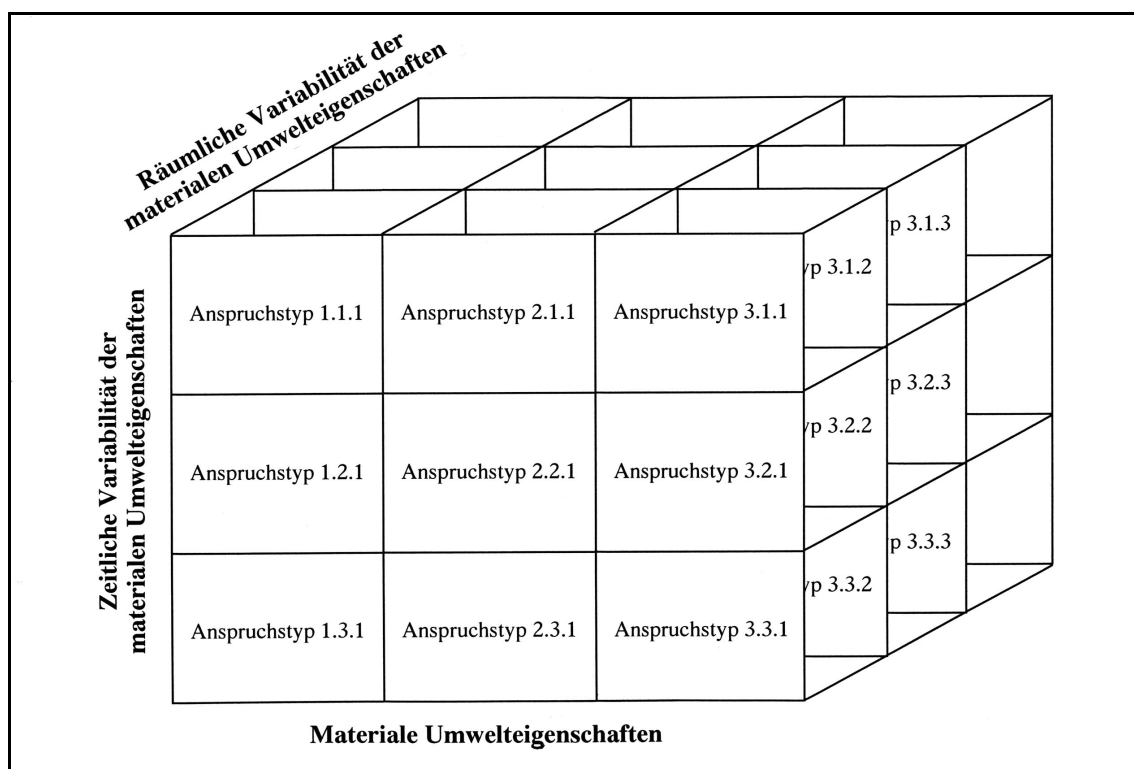


Abb. 11: Schema für die Zuordnung von Arten zu den Umweltbedingungen und für die darauf aufbauende ökologische Typisierung der Arten

Die beobachterzentrierte Skalierung hat zur Konsequenz, daß sich die ökologischen Nischen der Arten nicht mit den Kompartimenten decken müssen, die sich durch die ordinale Skalierung ergeben. Die Grenzen der ökologischen Nische können also die Gren-

zen der Kompartimente schneiden. Diese mangelnde Deckung ist aber aus den in Kap. 5.1.2 genannten Gründen in der Praxis kaum zu vermeiden. Auf Möglichkeiten, wie man mit dieser Unschärfe umgehen könnte, wird in Kap. 5.1.8 eingegangen.

Im Gegensatz zu den in Kap. 5.1.2 besprochenen Modellen geht es im vorliegenden Modell nicht um die Entwicklung von möglichst allgemeingültigen, aber relativ allgemein gehaltenen Gesetzmäßigkeiten für geeignete Anpassungen bei bestimmten Umweltbedingungen (konzeptionelles Modell im Sinne von WISSEL 1995: 254 f.), sondern um die konkrete Prognose, welche Arten unter bestimmten Umweltbedingungen überlebensfähig sind (realistisches Modell; ib.). Die *Grundstruktur* des Modells sollte allerdings möglichst allgemeingültig sein. Die Vorstellung ist, daß die Grundstruktur auf den jeweiligen Planungsfall angepaßt und konkretisiert werden kann und muß. Das graphische Modell in Abb. 11 dient nur der Veranschaulichung. Das eigentliche Modell wird in den nachfolgenden Kapiteln verbal ausgeführt, ohne dabei den Grad der praktischen Einsetzbarkeit zu erreichen. Es bleibt allgemein gehalten und bedarf weiterer Operationalisierungsschritte, um in der Naturschutzplanung systematisch einsetzbar zu sein. Wie bereits im Kap. 4.2.1.2 erwähnt, ist mit dem vorliegenden Modell nicht beabsichtigt, die Überlebensfähigkeit oder das Vorkommen einzelner Arten unter bestimmten Umweltbedingungen möglichst genau zu ermitteln. Das Modell in seiner weiter unten erläuterten Form soll vielmehr als eine Art Checkliste für die Durchführung von Experteneinschätzungen dienen, mit deren Hilfe zunächst die Überlebensfähigkeit oder das Vorkommen von Arten unter bestimmten Bedingungen abgeschätzt und darauf aufbauend repräsentative Arten ausgewählt werden sollen.

Das Modell baut primär auf aut- und populationsökologischen Kenntnissen auf. Angestrebt werden Anspruchstypen und nicht Strategietypen. Die Auswahl von repräsentativen Artenkollektiven nach diesem Modell erfordert zunächst eine Umweltbeschreibung, auf deren Basis die Überlebensfähigkeit der Arten in Form einer Schätzung prognostiziert wird. Welche Qualität dieser Prognose benötigt wird, hängt von der angestrebten Qualität der Indikation und der Zahl der Arten ab, die als Indikatorarten für einen Anspruchstyp ausgewählt werden sollen: Je höher die Qualität der Indikation und je kleiner das repräsentative Artenkollektiv sein soll, desto höhere Anforderungen sind an die Qualität dieser Prognose zu stellen (vgl. ausführlicher dazu Kap. 5.1.9, in dem die Auswahl der repräsentativen Arten diskutiert wird).

Die Achse „zeitliche Variabilität der materialen Umwelteigenschaften“ berücksichtigt nur Faktorenschwankungen. Die Wirkung *gerichteter* Faktorenänderungen auf die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten läßt sich dadurch ermitteln, daß man von dem Segment, dem der Ausgangszustand entspricht, zu dem Segment übertritt, das den zukünftigen Zustand abbildet. In der räumlichen Planung können die Segmente des Modells über ökologische Raumeinheiten abgebildet werden.

Die weiteren Arbeitsschritte

Es sei an dieser Stelle noch einmal an die in Kap. 2.2.2 differenzierten Ebenen erinnert, die bei der Behandlung von Planungsproblemen im Naturschutz verknüpft werden müssen. Diese Kriterien oder Argumente, die einem anderen Begründungsfeld als dem naturwissenschaftlichen entspringen (normenlogische Ebene, ökonomische, technologische, soziale oder politische Ebene; die letzten vier auch vereinfachend unter praktischer Ebene zusammengefaßt) werden im weiteren Text, wie in Kap. 2.2.2 festgelegt, durch kursive Schrift kenntlich gemacht.

Die nachfolgend charakterisierten Teilschritte sind in Abb. 12 dargestellt. Aus *ökonomischen* Gründen ist es notwendig, die Zahl der zu erfassenden Umwelteigenschaften möglichst gering zu halten. Wie viele Eigenschaften in dem Modell berücksichtigt werden müssen, hängt von der Qualität ab, mit der die Indikation erfolgen soll. An dieser Stelle soll das in Kap. 4.4 beschriebene Prinzip der Schlüsselfaktoren zum Einsatz kommen (vgl. auch KEDDY 1992: 161). Der erste Arbeitsschritt bei der Erstellung des Modells ist daher die Ermittlung von Schlüsselfaktoren *auf der Ebene der physiologischen Umwelt*, mit denen sich die Überlebensfähigkeit der Arten mit ausreichender Qualität prognostizieren läßt (Kap. 5.1.4).

Soweit eine Erfassung der Faktoren der physiologischen Umwelt mit relativ geringem Aufwand möglich ist und diese Eigenschaften auch für andere Arten relevant sind, kann eine direkte Erfassung erfolgen. Ist das nicht der Fall, kann aus *ökonomischen* Gründen die Verwendung indikatorischer Umwelteigenschaften¹⁰⁸ notwendig sein. Diese ggf. notwendige „Übersetzung“, die Kombination der verschiedenen Faktoren der beobachterzentrierten Umweltbeschreibung und die Skalierung der Umwelteigenschaften werden in Kap. 5.1.5 beschrieben. Um die Überlebensfähigkeit der Arten diesem beobachterzentriert beschriebenen und klassifizierten Umweltraumen zuordnen zu können, ist im nächsten Schritt eine Retransformation der Umweltbeschreibung notwendig: Die indikatorisch herangezogenen Umwelteigenschaften müssen in die Faktoren der physiologischen Umwelt „übersetzt“ werden (Kap. 5.1.6).

¹⁰⁸ Strenggenommen müßte man hier von ‚Eigenschaften der *Außenwelt*‘ der betrachteten Arten sprechen. Bei diesen Eigenschaften kann es sich nämlich um solche handeln, die nicht der *Umwelt* der Arten zuzuordnen sind, weil zwischen ihnen und den Eigenschaften der Organismen weder ein direkter noch ein indirekter Wirkungszusammenhang besteht (z. B. das Vorkommen von Zeigerpflanzen für die Bodenfeuchtigkeit, was für bestimmte bodenbewohnende Organismen irrelevant sein kann). Ich werde aus Gründen der sprachlichen Vereinfachung dennoch auch weiterhin von *Umwelteigenschaft* sprechen. Da es sich um Eigenschaften handeln kann, die in keinem Wirkungszusammenhang zu Eigenschaften der Organismen stehen spreche ich nicht von *Umweltfaktoren*, sondern von *Umwelteigenschaften*.

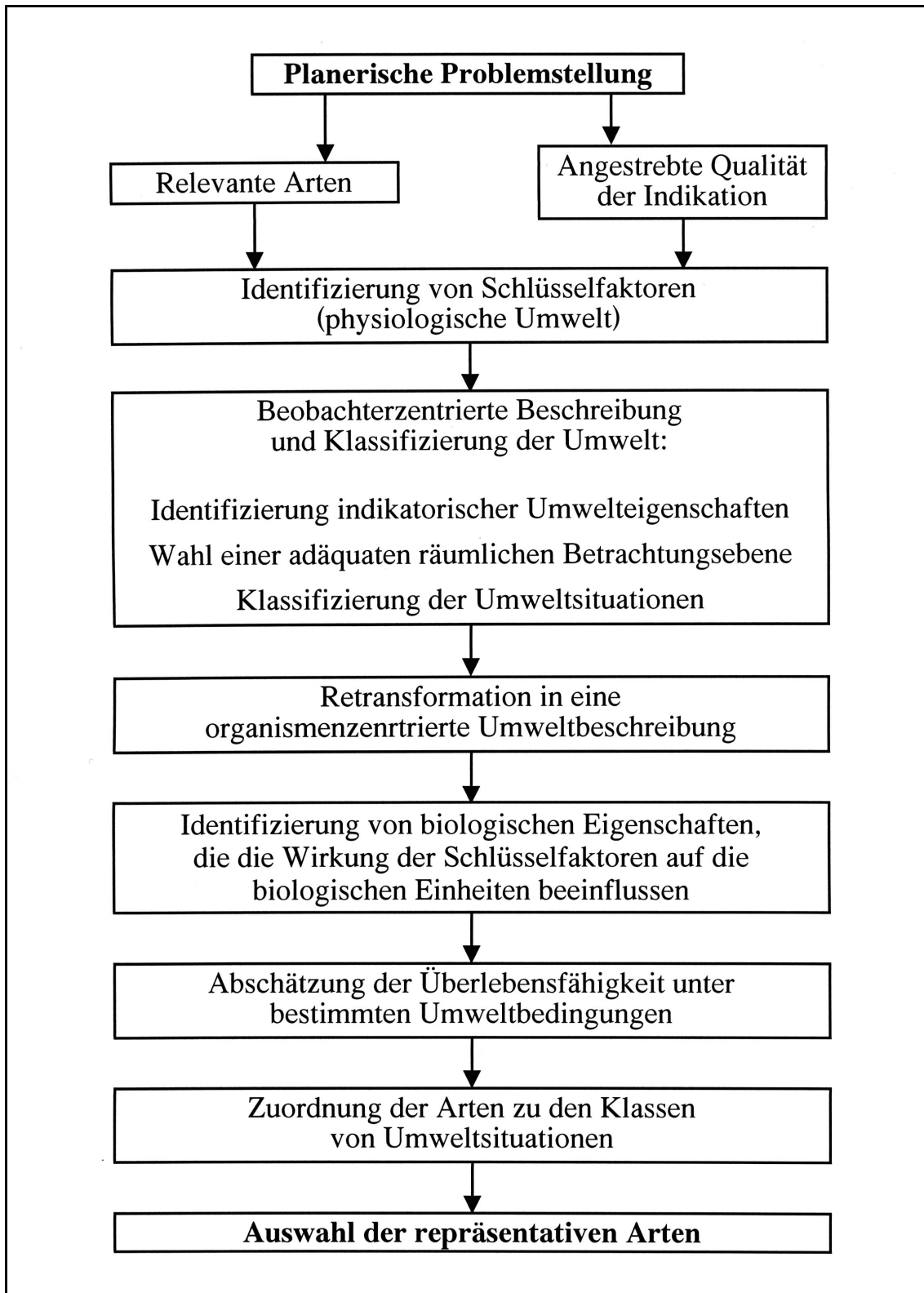


Abb. 12: Ablaufschema für die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen

Ferner müssen die biologischen Eigenschaften identifiziert werden, die den Arten ein Überleben unter bestimmten Umweltbedingungen ermöglichen. Die Erläuterung dieses Teilschrittes erfolgt in Kap. 5.1.7. Das Kap. 5.1.8 beschäftigt sich mit der Zuordnung der Arten zu den beobachterzentriert definierten Klassen von Umweltbedingungen. Arten, die sich der gleichen Klasse von Umweltsituationen zuordnen lassen, gehören zu einem Anspruchstyp (vgl. Abb. 11).

In Kap. 5.1.9 wird der Auswahlvorgang der repräsentativen Arten besprochen. Zwei Fragen, die in diesem Zusammenhang zu diskutieren sind, lauten: Reicht es, einzelne Indikatorarten auszuwählen, oder müssen mehrere Indikatorarten (Artenkollektive) ausgewählt werden? Wenn Artenkollektive ausgewählt werden müssen, wieviele Arten sind dann notwendig? Die Einflußfaktoren, von denen die Antworten auf diese Fragen beeinflußt werden, sind Gegenstand dieses Kapitels.

In Kap. 5.1.10 werden noch einmal die Unterschiede zu den in Kap. 5.1.2 besprochenen Modellen in der Ökologie, die einem *ähnlichen* Zweck dienen, dargestellt. Den Anwendungsbedingungen, die bei der Auswahl repräsentativer Arten zu beachten sind, und den Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung ist Kap. 5.1.11 gewidmet. Darunter sind die in der Einleitung zu Kap. 5 genannten Aspekte zu verstehen: die Qualität des Indikationsverfahrens und die Grenzen, innerhalb dessen eine bestimmte Qualität erreicht werden kann (Gültigkeitsbereiche), aber auch das Schutzgut, das über diese Indikatorarten operationalisiert werden kann, und die Einsatzmöglichkeiten auf verschiedenen Planungsebenen, bei verschiedenen Planungstypen und in verschiedenen Arbeitsschritten. Den Abschluß des Kap. 5.1 bildet eine Zusammenfassung (Kap. 5.1.12).

5.1.4 1. Schritt: Identifizierung von ökologischen Schlüsselfaktoren für das Überleben oder das Vorkommen biologischer Einheiten

Zunächst soll, entsprechend der Forderung in Kap. 4.4, festgelegt werden, von welchem Verständnis des Begriffes ‚Schlüssel‘ hier ausgegangen werden soll. Zurückgegriffen wird auf den dritten Vorschlag in Kap. 4.4 :

Als ökologische Schlüsselfaktoren für biologische Einheiten von einzelnen Arten oder von Artenkollektiven bezeichnet man Umweltfaktoren, mit deren Hilfe sich bestimmte Eigenschaften dieser biologischen Einheiten (z. B. die Überlebensfähigkeit oder das Vorkommen) mit einer für eine bestimmte Problemstellung ausreichenden Validität, Reliabilität und Sensitivität prognostizieren lassen, wobei die Zahl der benötigten Faktoren oder der zur Erfassung notwendige Aufwand auf ein Minimum reduziert ist (*ökonomisches* Prinzip der Effizienz).

Nach dieser Definition lassen sich für die Prognose der Überlebensfähigkeit oder des Vorkommens von biologischen Einheiten *immer* Schlüsselfaktoren unter den Umweltfaktoren benennen. *Welche* und *wieviele* Faktoren als Schlüsselfaktoren berücksichtigt werden müssen, wird von verschiedenen Faktoren abhängen:

- von der *Zahl* der Arten, die für eine bestimmte planerische Problemstellung relevant sind,
- davon, *welche* Arten relevant sind (z. B. wie heterogen diese Arten bezüglich ihrer ökologischen Ansprüche sind),
- von den Eigenschaften der biologischen Einheiten, die indiziert werden sollen (z. B. Präsenz-Absenz-Werte, Überlebensfähigkeit oder Verbreitung) und von den biologischen Einheiten selbst, die relevant sind,
- von den betrachteten Typen von ökologischen Raumeinheiten, und
- davon, ob ein Zustand (z. B. das Vorkommen von bestimmten Arten) oder eine Veränderung (z. B. Entwicklung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten bei bestimmten Veränderungen in ihrer Umwelt) indiziert werden soll.

Insbesondere für spezielle planerische Problemstellungen wie die Entscheidung über bestimmte Pflege- oder Entwicklungsmaßnahmen in einem Gebiet ist es also sinnvoll, vor Erstellen des Modells den vorhandenen Artenbestand bereits zu kennen oder abzuschätzen, um die Komplexität des Modells reduzieren zu können. Die Zahl der Schlüsselfaktoren wird aber auch durch die Qualitätsanforderungen beeinflusst, die an das Indikationsverfahren gestellt werden (vgl. Definition weiter oben), und damit durch die planerische Problemstellung.

Hier soll nicht der Anspruch erhoben werden, die oben genannte Definition von ‚Schlüsselfaktor‘ für das hier behandelte Problem zu operationalisieren. Das heißt, ich werde *nicht* versuchen, für verschiedene planerische Problemstellungen, verschiedene Artenkollektive usw. festzulegen, was als ausreichende Qualität der Prognose bzw. des Indikationsverfahrens anzusehen ist. Zunächst soll es hier bei der Benennung der Aspekte bleiben, die die notwendige Zahl der Schlüsselfaktoren bestimmen.

Hinweise auf Schlüsselfaktoren für das Überleben von Populationen ließen sich prinzipiell aus der in der Populationsökologie entwickelten Methode der Schlüsselfaktorenanalyse (key factor analysis; MORRIS 1959, 1963; VARLEY & GRADWELL 1960, 1963) entnehmen. Schlüsselfaktorenanalysen wurden bislang aber nur für Populationen einzelner Arten erstellt und zwar nahezu ausschließlich für Populationsschwankungen (BRÖRING & WIEGLEB 1990: 286), für deren Erklärung die Schlüsselfaktorenanalyse entwickelt wurde. Fraglich ist jedoch, inwieweit die Schlüsselfaktoren für Populationsschwankungen mit den Schlüsselfaktoren für die Überlebensfähigkeit identisch sind. Schlüsselfaktorenanalysen lassen sich grundsätzlich auch für gerichtete Populationsent-

wicklungen durchführen (SAMMETZ et al. 1996: 301 f.; vgl. hierzu auch das in Kap. 5.2 dargestellte Verfahren zur Auswahl von repräsentativen Arten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung).

Ein Problem, das bei der Auswertung vorhandener Schlüsselfaktorenanalysen für die hier behandelte Frage entsteht, ist die Tatsache, daß oft nur die Schlüssel*phasen* identifiziert werden, die die Populationsentwicklung am stärksten beeinflussen, und nicht untersucht wird, durch welche Umwelt*faktoren* diese Entwicklung verursacht wird (DEMPSTER 1983: 465; BEGON et al. 1998: 405 f.). Abgesehen von diesen grundlegenden methodischen Problemen, die die Auswertbarkeit der Schlüsselfaktorenanalysen für die Identifizierung von Schlüsselfaktoren, die das Überleben von Populationen bestimmen, einschränken, gibt es aber auch ein *praktisches* Problem: Nur für wenige Arten sind solche Schlüsselfaktorenanalysen vorhanden (siehe für Vögel SÆTHER et al. 1996: 220 f.; für Tagfalter DENNIS 1992: 82-86; für Heuschrecken KÖHLER 1999: 89-92 und Anhang 4). Wie in Kap. 4.4 dargestellt, ist der Gültigkeitsbereich solcher Schlüsselfaktoren begrenzt, so daß für eine Art mehrere Schlüsselfaktorenanalysen unter verschiedenen Umweltbedingungen durchgeführt werden müßten.

Der Aufwand, der notwendig ist, um eine Schlüsselfaktorenanalyse durchführen zu können, ist aber relativ hoch. Das bedeutet, daß man aus *praktischen* Gründen bei der Ausarbeitung des hier dargestellten Modells zu realistischen Modellen, also für bestimmte Planungssituationen, zunächst darauf angewiesen sein wird, mit Hypothesen über die Schlüsselfaktoren zu arbeiten. Als Grundlage für solche Hypothesen können neben den oben genannten Schlüsselfaktorenanalysen die Nennung „wichtiger“ Faktoren in zusammenfassenden Arbeiten (z. B. SCHWERDTFEGER 1977: 40; SCHUBERT 1991b: 173-177; INGRISCH & KÖHLER 1998: 289-291), die Ergebnisse von multivariaten Ordinationsverfahren (z. B. DUFRÊNE & LEGENDRE 1997: 352 f.), vor allem der Verfahren, in denen die Ausprägung der Umweltfaktoren integriert werden kann (kanonische Korrespondenzanalyse), sowie Experteneinschätzungen herangezogen werden. Die Hypothesen können und sollten aber einer Plausibilitätskontrolle unterzogen und anhand von typischen Planungssituationen geprüft werden.

Hier soll davon ausgegangen werden, daß sich generelle Schlüsselfaktoren für bestimmte Artengruppen und bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten ermitteln lassen. Mit diesen Faktoren soll sich das Vorkommen oder die Überlebensfähigkeit biologischer Einheiten dieser Artengruppe unter den Umweltbedingungen, die durch diese Typen von ökologischen Raumeinheiten repräsentiert werden, in der überwiegenden Zahl der Fälle mit ausreichender Qualität prognostizieren lassen. Anhang 1 zeigt den Versuch, Schlüsselfaktoren unter den materialen Umweltfaktoren für Vögel, Tagfalter und Heuschrecken zu benennen, wobei die am Ende von Kap. 1.2 vorgenommene

Eingrenzung auf einen bestimmten geographischen Raum und auf bestimmte Lebensraumtypen zur Anwendung kommt.

Ich möchte mich im weiteren mit den Faktoren beschäftigen, die der Beschreibung der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt dienen¹⁰⁹. Dazu soll zunächst gezeigt werden, daß alle in Kap. 4.2.4 genannten Faktoren die Überlebensfähigkeit von Organismen oder Populationen beschränken *können*. Dies wird über Beispiele geschehen.

Beschreibung der räumlichen Variabilität der Umwelt

- Form der räumlichen Ausdehnung
Die Form des Habitats einer Lokalpopulation kann die Emigrationsrate (STAMPS et al. 1987) oder die Emigrationsrichtung beeinflussen (HANSKI & PELTONEN 1988). Beide Eigenschaften nehmen Einfluß auf die Immigrationsrate in andere, als Lebensraum geeignete Habitate (z. T. in Kombination mit der Ausrichtung der Habitate zueinander) und damit auf die Überlebenswahrscheinlichkeit anderer Lokalpopulationen oder auf die Wahrscheinlichkeit, daß sich die Art dort etablieren kann. Dadurch wird wiederum die Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation beeinflusst.
- Ausrichtung der Objekte zueinander
Die Ausrichtung der Habitate von Lokalpopulationen zueinander kann die Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit von verwaisten Habitaten beeinflussen und damit die Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation, wenn die Explorationswanderung ungerichtet ist. Verwaiste Habitate, die einem Quellen-Habitat mit einer schmalen Seite zugewandt sind oder im „Ausbreitungsschatten“ anderer Habitate liegen, werden mit geringerer Wahrscheinlichkeit wiederbesiedelt (FORMAN & GODRON 1986: 410-412; vgl. hierzu auch den Modellansatz und die empirische Überprüfung von KUHN 1997: 128-131, 189-203, 217-221).
- Flächengröße
Über die Fläche des Habitats einer Population mit einer bestimmten Qualität läßt sich die Umweltkapazität dieses Habitats beschreiben. Diese beeinflusst die Überlebenswahrscheinlichkeit der Population.
- Distanzen zwischen Ressourcen oder Teilhabitaten
Die Distanzen von Flächen mit geeigneter Nahrung untereinander sowie zum Brutplatz üben einen Einfluß auf den Bruterfolg von Vögeln aus (SAUNDERS 1990: v. a. 282-286; ENS et al. 1992: 710 f.)

¹⁰⁹ Zur Erinnerung (vgl. Einführung in Kap. 4.2.1 und Kap. 4.2.1.3): Die formalen Umweltfaktoren können sich auf die materialen Faktoren der physiologischen Umwelt beziehen (z. B. Ressourcen, Prädatoren) oder auf die in Kap. 4.2.1.3 eingeführten Begriffe, mit deren Hilfe sich die Umweltbeschreibung vereinfachen läßt (z. B. ‚Habitat‘).

- Distanzen zwischen Habitaten von Lokalpopulationen
Große Distanzen zwischen den Habitaten von Lokalpopulationen können den Austausch von Individuen zwischen diesen Lokalpopulationen mindern und damit die Extinktionswahrscheinlichkeit erhöhen. Außerdem wird dadurch die Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit verwaister Habitats reduziert, wodurch wiederum die Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation sinken kann.

Beschreibung der zeitlichen Variabilität der Umwelt

- Amplitude von Faktorenschwankungen
Extrem niedrige Temperatur im Winterhalbjahr kann zu einer hohen Mortalität der Überwinterungsstadien frostempfindlicher Arten führen. Eine zu geringe Nahrungsverfügbarkeit während der Reproduktionsphase kann zu einem Ausfall der Reproduktion führen.
- Dauer von Faktorenschwankungen
Eine lange ungünstige Phase kann die Dormanzfähigkeit von Überdauerungsstadien übersteigen. Eine zu kurze günstige Phase führt zum Ausschluß von Arten, die längere günstige Phasen für die erfolgreiche Reproduktion benötigen.
- Geschwindigkeit der Faktorenänderung
Fällt die Temperatur im Herbst zu schnell ab (Temperatursturz), kann es zur mortalen Schädigung von Gehölzen kommen, obwohl die absolute Resistenz der Art gegenüber Frost, die die Arten bei allmählicher Akklimatisation erreichen, noch nicht überschritten wurde.
- Zeitpunkt und Zeitraum von Faktorenschwankungen
Frost zur Blütezeit kann, z. B. bei Obstbäumen, die Reproduktion weitgehend oder völlig verhindern, während der gleiche Frost vor oder nach der Blütezeit keine oder nur geringe Wirkungen zeigt.
- Zeitliche Abfolge oder Frequenz von Faktorenschwankungen
Die Populationsgröße oder -dichte und damit auch die Überlebenswahrscheinlichkeit kann von der Häufigkeit von Störungen geprägt sein (SWENGEL & SWENGEL 1997:139). Bezüglich der Bedeutung der zeitlichen Abfolge wird auf die Ausführungen zu möglichen Vereinfachungen der Umweltbeschreibung im Zusammenhang mit dem Begriff der Frequenz am Ende des Kap. 4.2.1.3 verwiesen.
- Varianz von Amplitude, Dauer und Zeitpunkt von Faktorenschwankungen
Es kann auf die Beispiele bei der Amplitude, der Dauer und zu Zeitpunkt und Zeitraum von Faktorenschwankungen verwiesen werden, da die Wirkung der Varianz von der Ausprägung dieser Größen abhängt.

Beschreibung der raum-zeitlichen Variabilität der Umwelt

- **Räumliche Korrelation von Faktorenschwankungen**
Trifft eine letale Faktorenschwankung die gesamte von einer Population bewohnte Fläche, stirbt die Population aus.
- **Entstehungsrate und Lebensdauer von Habitaten**
Die Entstehungsrate von Habitaten kann in Kombination mit deren „Lebensdauer“ das Überleben von Arten begrenzen. Je geringer die Entstehungsrate und die Lebensdauer der Habitate wird, desto geringer wird die Wahrscheinlichkeit, daß die betrachtete Art unter diesen Bedingungen noch überlebensfähig ist. Für ein empirisches Beispiel siehe WARREN (1987a, b).

Aus dieser beispielhaften Aufstellung geht hervor, daß alle genannten formalen Umweltfaktoren die Überlebensfähigkeit beeinflussen können. Für eine Abschätzung, welchen dieser Eigenschaften unter welchen Umweltbedingungen eine Schlüsselbedeutung für das Vorkommen bzw. das Überleben von biologischen Einheiten zukommt, fehlt bislang die Datengrundlage. PETERS et al. (1997: 327 f.) schlagen zwar als Schlüsselfaktoren für die Beschreibung von Störungen die Frequenz, die Intensität, die Flächenausdehnung der einzelnen Störung und die räumliche Verteilung von Störungen vor (vgl. dazu auch JAX 1999b: 246), wobei die beiden letztgenannten Eigenschaften, gemeinsam betrachtet, der räumlichen Korrelation von Störungen entsprechen. Bei der Verallgemeinerung dieser Aussagen ist jedoch aus mehreren Gründen Vorsicht geboten.

Zunächst muß berücksichtigt werden, ob sich die Aussagen auf einzelne Organismen, die Lokal- oder die Metapopulationen beziehen. Je nach biologischer Einheit können andere Schlüsselfaktoren relevant sein. Insbesondere beziehen sie sich auf andere Objekte, also z. B. auf die Habitate von Lokalpopulationen und nicht auf Ressourcen oder Teilhabitate der Organismen. Auf der Ebene des Organismus kann es außerdem notwendig sein zu differenzieren, ob sich die Faktoren der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt auf einzelne Lebensprozesse, auf einzelne Lebensphasen oder auf den gesamten Lebenszyklus beziehen.

Wie in Kap. 4.4 dargestellt, haben Schlüsselfaktoren außerdem einen begrenzten Gültigkeitsbereich. Dies gilt auch für die Faktoren der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt. So ermittelten beispielsweise HARRISON & FAHRIG (1995: 297 f.) anhand einer Modellbetrachtung eine abnehmende Bedeutung der Faktoren, die der Beschreibung der räumlichen Heterogenität dienen („importance of spatial pattern“), für das Überleben von Metapopulationen mit zunehmender Frequenz von Störungen oder zunehmender Größe des von einer Störung betroffenen Gebietes. ANDRÉEN (1994: 357-359) zeigt anhand von Modellbetrachtungen und empirischen Untersuchungen, daß

sich die Bedeutung der Faktoren ‚Fläche geeigneten Lebensraumes im Verhältnis zur Fläche des betrachteten Raumausschnittes‘, ‚Größe geeigneter Lebensräume‘ und ‚Isolation geeigneter Lebensräume voneinander‘ für die Prognose der Populationsgröße einzelner Arten und die Artenzahl des betrachteten Raumausschnittes mit zunehmender Fragmentierung verändert.

Bei Aussagen zur Schlüsselbedeutung von Eigenschaften, die der Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt dienen, muß also der objektbezogene, räumliche und zeitliche Gültigkeitsbereich angegeben werden. Bei der Eingrenzung des objektbezogenen Gültigkeitsbereiches sind nach den obigen Ausführungen die betrachtete biologische Einheit (z. B. Lokalpopulation, Metapopulation), die berücksichtigten Arten oder ökologischen Gruppen und die Typen von ökologischen Raumeinheiten (z. B. Kalkmagerrasen), die als Abbildung der gegebenen Umweltbedingungen aufgefaßt werden können, einzubeziehen. Außerdem müssen die Eigenschaften der biologischen Einheiten benannt werden, für deren Ausprägung diese Faktoren eine Schlüsselbedeutung haben (z. B. Überlebensfähigkeit, Vorkommen).

Ein weiteres Problem ist darin zu sehen, daß viele Schlußfolgerungen zur Bedeutung der einzelnen formalen Umweltfaktoren für das Überleben von Organismen, Lokal- oder Metapopulationen aus Modellbetrachtungen stammen. Empirische Arbeiten, die deren Übereinstimmung mit der "Realität" belegen könnten, sind bislang selten und zudem meist auf bestimmte Taxa (z. B. Vögel, Kleinsäuger, Tagfalter) und bestimmte Lebensraumtypen (v. a. Wälder und verwandte Lebensraumtypen) beschränkt. Dies läßt sich dadurch erklären, daß beobachtende oder experimentelle Untersuchungen zur Klärung der Bedeutung einzelner formaler Umweltfaktoren Langzeitstudien erfordern (z. B. PLACHTER 1992: 64 f.). Hinzu kommt, daß oft nur ein Teil der relevanten formalen Umweltfaktoren berücksichtigt wurde, so daß wichtige Faktoren übersehen worden sein könnten.

Aber selbst wenn sich Schlüsselfaktoren für bestimmte Anwendungsbereiche in Ökologie oder Naturschutzplanung ermitteln lassen, ist zu erwarten, daß im konkreten *Einzelfall* erhebliche Variationen auftreten werden, was die Schlüsselbedeutung einzelner Faktoren für das Überleben der biologischen Einheiten betrifft. Dies wird die Zuverlässigkeit von repräsentativen Arten einschränken, weil Schlüsselfaktoren im Modell nicht berücksichtigt sind.

Die bisherigen Überlegungen dienen der Auswahl von *Anspruchstypen*, entsprechend der Festlegung in Kap. 4.1 also der Bildung von Gruppen mit Arten, die bei einer bestimmten Kombination von Umweltbedingungen eine ähnliche Überlebensfähigkeit aufweisen. In der Naturschutzplanung muß jedoch häufig abgeschätzt werden, welche Auswirkungen auf die Pflanzen- und Tierwelt durch bestimmte, gerichtete Veränderungen ihrer Umwelt zu erwarten sind, die bei der Umsetzung bestimmter Planungen voraus-

sichtlich auftreten werden. Um repräsentative Arten für die Prognose und Kontrolle solcher Veränderungen auswählen zu können, ist ein Rückgriff auf *Reaktionstypen* und nicht auf *Anspruchstypen* notwendig. Dabei stellt sich die Frage, ob die Zahl der zu berücksichtigenden Umweltfaktoren auf die reduziert werden kann, die bei Ausführung der Planung verändert werden. Beispiele wären die Fernwirkungen durch Beunruhigungseffekte bei einem Straßenneubau und die Wiedereinführung einer Mahd brachgefallener Magerwiesen bei einem naturschutzfachlichen Pflege- und Entwicklungskonzept. Ich werde darauf in Kap. 5.1.11 und beim zweiten Indikationsverfahren, der Auswahl repräsentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung, zurückkommen.

Zusammenfassung

Dieses Kapitel sollte klären, *ob*, und wenn ja, *wie* sich Umweltfaktoren mit einer Schlüsselbedeutung für die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten ermitteln lassen. Dazu war zunächst die Definition des Begriffes ‚Schlüsselfaktor‘ notwendig. Dargestellt wird, was Einfluß darauf nimmt, *welche* Schlüsselfaktoren relevant sind und *wieviele* berücksichtigt werden müssen. Zu diesen Einflußfaktoren gehören:

- die geforderte Qualität der Prognose der betrachteten Eigenschaft der biologischen Einheiten;
- welche und wieviele Arten relevant sind;
- die betrachtete biologische Einheit: Organismus, Lokal- oder Metapopulation;
- welche Eigenschaft der biologischen Einheiten relevant ist;
- die betrachteten Kombinationen von Umweltbedingungen, die über Typen von ökologischen Raumeinheiten repräsentiert werden können;
- ob eine Zustand oder eine Veränderung indiziert werden soll.

Für die *wissenschaftlich gesicherte* Identifizierung von *formalen* Umweltfaktoren mit einer Schlüsselbedeutung für das Vorkommen oder das Überleben von biologischen Einheiten werden die Möglichkeiten derzeit noch als relativ ungünstig eingeschätzt. Gründe dafür werden genannt. In abgeschwächter Form gilt dies auch für die Benennung von *materialen* Schlüsselfaktoren. Für die Praxis der Naturschutzplanung wird man daher zunächst mit Hypothesen arbeiten müssen, die aber exemplarisch überprüft werden sollten. Während die Chancen der Identifizierung von Schlüsselfaktoren für bestimmte Anwendungsbereiche in der Ökologie oder der Naturschutzplanung, die über die Aspekte zu charakterisieren wären, die unter den Spiegelstrichen aufgeführt sind, als gut eingeschätzt werden, ist davon auszugehen, daß die Zusammensetzung der Schlüs-

selfaktoren im konkreten Einzelfall mehr oder weniger stark von der generalisierenden Aussage abweichen werden.

Aus *praktischen* Gründen kann es notwendig sein, nicht die direkt wirksamen Umweltfaktoren für das Modell heranzuziehen, sondern indikatorische Eigenschaften. Der dafür notwendige Übersetzungsschritt und die anschließende Klassifikation der Umweltbedingungen werden im nächsten Kapitel beschrieben.

5.1.5 2. Schritt: Beobachterzentrierte Beschreibung der Umwelt und Klassifikation der Umweltsituationen

Die im ersten Schritt ermittelten Schlüsselfaktoren müssen bei der beobachterzentrierten Beschreibung der Umwelt Berücksichtigung finden. Wenn eine Aufnahme der Faktoren der physiologischen Umwelt nicht möglich ist, muß auf *indikatorische Umwelteigenschaften* zurückgegriffen werden (Beispiel: Inklination und Exposition eines Pflanzenbestandes sowie die durch die Wetterdienste gemessenen Temperaturen - in mindestens 1,50 m Höhe - als indizierende Eigenschaften für die Temperatur im Pflanzenbestand). Auch den indikatorischen Umwelteigenschaften kann eine Schlüsselbedeutung zukommen, insbesondere, wenn mehrere materiale Faktoren der physiologischen Umwelt durch diese Eigenschaft stark beeinflußt werden. Dieser Teilschritt wird in Kap. 5.1.5.1 erläutert.

In einem weiteren Teilschritt ist zu klären, welche Betrachtungsebene von ökologischen Raumeinheiten für die Auswahl der repräsentativen Arten gewählt werden soll (Kap. 5.1.5.2). Mit Betrachtungsebenen sind einerseits Ebenen unterschiedlicher Komplexität (chorologische Hierarchie), andererseits aber auch unterschiedlichen Abstraktionsgrades (klassifikatorische Hierarchie) gemeint (TÜXEN 1979: 87; ZONNEVELD 1995: 41 f.). Von dieser Betrachtungsebene wird abhängen, welche Vereinfachungen man wählt, denn auch bei der beobachterzentrierten Beschreibung der Umwelt ist es aus *praktischen* Gründen notwendig, eine vereinfachte Abbildung der Umwelt zu verwenden (Kap. 5.1.5.3). Schließlich müssen die ausgewählten Umwelteigenschaften in geeigneter Weise, die von der planerischen Problemstellung abhängig ist, skaliert werden (Kap. 5.1.5.4).

5.1.5.1 Transformation der Faktoren der physiologischen Umwelt in indikatorische Umwelteigenschaften

Es wird davon ausgegangen, daß sich zumindest für einen Teil der im Anhang 1 identifizierten Schlüsselfaktoren unter den materialen Umweltfaktoren indikatorische Umwelteigenschaften ermitteln lassen, deren Qualität hier nicht geprüft werden soll. Im Anhang 2 findet sich der Versuch, exemplarisch geeignete indikatorische Umwelteigenschaften für die in Anhang 1 ermittelten Schlüsselfaktoren anzugeben, bzw. zu sondieren, welche Faktoren sinnvollerweise direkt zu messen wären. Zu fordern ist eine der planerischen Problemstellung angemessene Qualität dieser Indikatoren. Auch die übrigen Anforderungen an Indikatoren sind zu beachten (vgl. Kap. 2.1). Gemäß dem Grundsatz der Effizienz wird man beispielsweise indikatorische Umwelteigenschaften auswählen, deren Erfassung den geringsten Aufwand verursacht.

Die Eigenschaften, die der Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren dienen (z. B. Schwankungen der Temperatur in einem Pflanzenbestand mit einer geringen Wuchshöhe), stehen in Beziehung zu der räumlichen und zeitlichen Variabilität der indizierenden Umwelteigenschaften (z. B. Schwankung der Temperatur in 2 m Höhe, Inklination und Exposition des Pflanzenbestandes sowie Vegetationsstruktur). Die Gesetzmäßigkeiten zwischen zeitlicher und räumlicher Variabilität von Indikans und Indikandum müssen aber bekannt sein. Beispielsweise können die Veränderung von indizierten und indikatorischen Umwelteigenschaften zeitlich mehr oder weniger gegeneinander versetzt und, im Falle von Faktorenschwankungen, die Amplituden unterschiedlich sein.

In Kap. 2.1 wurde, entsprechend der Lage des Indikans in der Wirkungskette in Relation zum Indikandum, zwischen vorgelagerter, parallel gelagerter und nachgelagerter Indikation unterschieden. Diese Unterscheidung ist auch für den hier beschriebenen Indikationsvorgang bedeutsam. Die vorgelagerten Indikatoren der physiologisch wirksamen Umweltfaktoren entsprechen den indirekt wirkenden Faktoren der ökologischen Umwelt. Ein Beispiel ist die oben angeführte Indikation der Temperatur in einem niedrigwüchsigen Pflanzenbestand über die Temperatur in 2 m Höhe, die Inklination, die Exposition und die Vegetationsstruktur des Pflanzenbestandes. In diesem Fall gehen die Veränderungen des Indikans den Veränderungen des Indikandums voraus: Die Temperatur im Pflanzenbestand (Indikandum) reagiert verzögert auf die Veränderung der Temperatur in 2 m Höhe. Ein Beispiel für eine nachgelagerte Indikation ist der Einsatz von Zeigerpflanzen zur Ermittlung von Bodeneigenschaften wie Bodenfeuchte oder pH-Wert. In diesem Fall reagiert das Indikans (Abundanzen oder Präsenz-Absenz-Werte der Zeigerpflanzen) verzögert auf Veränderungen des Indikandums (Bodeneigenschaften).

Die gemäß Kap. 5.1.4 ermittelten Schlüsselfaktoren oder die entsprechenden indikatorischen Umwelteigenschaften bilden die Achsen des Umweltmodells (siehe Abb. 11 in Kap. 5.1.3), das die Grundlage für die Prognose der Überlebensfähigkeit der Arten und für die darauf aufbauende Auswahl der Indikatorarten bildet. Entsprechend der Einleitung in Kap. 4 werden für die Auswahl von repräsentativen Arten räumliche Bezugseinheiten benötigt. Die Umwelteigenschaften, die im Modell berücksichtigt werden, sind die Kriterien für die Klassifikation und Abgrenzung ökologischer Raumeinheiten, die diese räumlichen Bezugseinheiten bilden. Diese können unterschiedlichen Betrachtungsebenen angehören. Die Qualität der Indikation wird durch die Wahl der räumlichen Betrachtungsebene beeinflusst. Mit der adäquaten Auswahl der räumlichen Betrachtungsebene beschäftigt sich das nächste Unterkapitel.

5.1.5.2 Ermittlung der adäquaten räumlichen Betrachtungsebene

Wie in der Einleitung zu Kap. 5.1.5 bereits erwähnt, muß zwischen *klassifikatorischen* und *chorologischen*¹¹⁰ Hierarchien unterschieden werden. Geht man von einer räumlichen Grundeinheit aus, die bezüglich bestimmter, für einen planerischen Zweck relevanter Umwelteigenschaften bei einer für die Problemstellung angemessenen inhaltlichen, räumlichen und zeitlichen Auflösung homogen ist, und betrachtet man schrittweise zunehmend größere Raumeinheiten, so entsteht eine chorologische Hierarchie. Die Abgrenzungskriterien für die Grundeinheiten entsprechen im Kontext des hier darzustellenden Modells den in Kap. 5.1.4 identifizierten Schlüsselfaktoren der physiologischen Umwelt oder den im letzten Kapitel behandelten indikatorischen Umwelteigenschaften. Die so erhaltenen Grundeinheiten bilden die erste räumliche Betrachtungsebene. Benachbarte Raumeinheiten dieser ersten Ebene lassen sich nach Kriterien, die dem Zweck der Klassifizierung angemessen sein müssen, zu Einheiten einer zweiten Ebene zusammenfassen. Dieser Vorgang kann so oft wiederholt werden, wie er für ein bestimmtes Problem notwendig und sinnvoll ist. Jede Klasse der chorologischen Ebenen, die über der ersten Ebene liegen, ist durch ein typisches Muster der räumlichen Anordnung von Einheiten der nächstniedrigeren Hierarchieebene charakterisiert. Die Klassen der untergeordneten Ebenen werden auf der nächsthöheren Ebene zu den Elementen, deren Verteilung im Raum betrachtet und klassifiziert wird. Beispiele für chorologische Hierarchien sind die Ebenen der naturräumlichen Gliederung (Fliese, naturräumliche Untereinheit, naturräumliche Haupteinheit usw.) und der Sigmasoziologie (TÜXEN 1979: Pflanzengesellschaft, Sigmetum, Geosigmetum usw.).

Demgegenüber entstehen klassifikatorische Hierarchien, wenn Typen oder Klassen von ökologischen Raumeinheiten aufgrund der Ähnlichkeit bezüglich bestimmter Merk-

¹¹⁰ Chorologie ist hier im geographischen Sinne gemeint als „Raum- oder Ortswissenschaft“ (WISSENSCHAFTLICHER RAT DER DUDENREDAKTION 1990).

malsausprägungen zu Klassen höherer Ordnung zusammengefaßt werden. Die Elemente einer Klasse höherer Ordnung haben dabei weniger Merkmalsausprägungen gemeinsam als die Elemente einer Klasse niedrigerer Ordnung, was bedeutet, daß der Informationsgehalt, den die Klassenzugehörigkeit einer ökologischen Raumeinheit vermittelt, in Klassen höherer Ordnung geringer ist. Beispielsweise enthält die Aussage „Diese ökologische Raumeinheit ist ein Wald“ weniger Information über die Umweltbedingungen in einer ökologischen Raumeinheit als die Aussage „Diese ökologische Raumeinheit ist ein Hartholzwald“. Ich werde mich zunächst mit den chorologischen Betrachtungsebenen beschäftigen.

Welche chorologische Betrachtungsebene herangezogen werden sollte, hängt von der planerischen Problemstellung ab. Der Zweck der Planung und die Größe des bearbeiteten Raums, aber auch die Inhalte der Planung (z. B. welcher Art die geplanten Veränderungen sein werden), beeinflussen, welche Arten, welche biologische Einheit (Organismus oder sozialer Verband, Lokal- oder Metapopulation) und welche der organismenzentrierten Zeitkategorien (Lebensprozeß, Lebensphase, Lebenszyklus, eine oder mehrere Generationen) und Raumkategorien (Heimatgebiet, Migrationsraum oder Raum für Explorationswanderungen) betrachtet werden sollten. Daraus ergeben sich auch die sinnvollerweise herangezogenen beobachterzentrierten Betrachtungsebenen.

Die Wahl der Betrachtungsebene beeinflußt nun wiederum, welche Umweltfaktoren in dem Modell berücksichtigt werden müssen. Wenn beispielsweise Metapopulationskonstellationen zu beachten sind, wird es notwendig sein, die Abstände zwischen den Lebensräumen der Lokalpopulationen in das Modell einzubeziehen. Sind die Aktionsräume einzelner Individuen oder Paare relevant (z. B. bei Vögeln), kann die Einbeziehung der Abstände zwischen Lebensräumen, die die Nistplätze und die Nahrungshabitate enthalten, notwendig sein. Auf einer niedrigeren chorologischen Betrachtungsebene müßten die ökologischen Raumeinheiten im letztgenannten Fall beispielsweise die Qualität als Nist- und Nahrungshabitat wiedergeben können.

Zwänge durch begrenzte ökonomische und technologische Mittel könnten es jedoch sinnvoll erscheinen lassen, eine höhere Betrachtungsebene oder eine gröbere inhaltliche und räumliche Auflösung der Kriterien für die Abgrenzung der Raumeinheiten zu wählen. Ich werde darauf in Kap. 6.4 zurückkommen, wo ich Möglichkeiten andeuten werde, wie die Widersprüche zwischen den logischen Anforderungen an eine Klassifikation und den praktischen Zwängen, unter denen sie erstellt werden muß, aufgelöst werden können.

Auf die Frage nach der *klassifikatorischen* Ebene der ökologischen Raumeinheiten soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Reicht es beispielsweise, Laubwald und Nadelwald zu unterscheiden, oder ist eine weitere Differenzierung der genannten Einheiten notwendig (z. B. Laub- und Mischwälder unterschiedlicher Bodenfeuchtestufen)?

Dieser Aspekt wird ebenfalls in Kap. 6.4 behandelt. Die klassifikatorischen Ebenen, die für die Abgrenzung der räumlichen Bezugseinheiten für die Auswahl der repräsentativen Arten herangezogen werden, beeinflussen ebenso wie die oben erläuterten chorologischen Betrachtungsebenen, welche Kriterien für die Abgrenzung der ökologischen Raumeinheiten berücksichtigt werden müssen und welche Qualität der Indikation erreicht werden kann.

Die beobachterzentrierte Beschreibung auf einer in der chorologischen Hierarchie höhergelegenen Betrachtungsebene muß die Beschreibung der niedriger gelegenen Ebenen integrieren. Dabei wird man aus *praktischen* Gründen Vereinfachungen vornehmen, um die Komplexität zu reduzieren. Diese Vereinfachungen werden im nächsten Unterkapitel dargestellt.

5.1.5.3 Mögliche Vereinfachungen

Bereits die in den Kapiteln 5.1.4 und 5.1.5.1 erläuterte Verwendung von Schlüsselfaktoren und indikatorischen Umwelteigenschaften stellen Vereinfachungen dar. Auch die Wahl einer Betrachtungsebene, die in der klassifikatorischen Hierarchie weiter oben steht als die Ebene, die man heranziehen würde, wenn man die Prognosequalität maximieren wollte, ist eine Vereinfachung (siehe voriges Kapitel). In diesem Kapitel sollen darüber hinausgehende Vereinfachungsmöglichkeiten vorgestellt werden.

Die hier besprochenen Vereinfachungsmöglichkeiten entsprechen denen, die bereits in Kap. 4.2.1.3 dargestellt sind, wo es um die Vereinfachung der *organismenzentrierten* Umweltbeschreibung ging. Auch hier können die beiden dort unterschiedenen Möglichkeiten differenziert werden: die *Synthese* der Begriffe von mehreren Umwelteigenschaften zu einem komplexen Begriff und die Vereinfachung durch *Abstraktion* von bestimmten Eigenschaften. Die Vereinfachungen beziehen sich allerdings hier auf die *beobachterzentrierte* Beschreibung, d. h. auf die ökologischen Raumeinheiten. Die nachfolgende Auflistung erhebt keinen Anspruch darauf, alle möglichen Vereinfachungen aufzulisten, sondern zeigt lediglich einige in der Landschaftsökologie und teilweise auch in der praktischen Naturschutzplanung bereits übliche Möglichkeiten auf (vgl. FORMAN & GODRON 1986; FORMAN 1995; ZONNEVELD 1995). Ich werde mich auf die räumliche Heterogenität beschränken, weil dafür die meisten Vereinfachungen entwickelt wurden. Für die vereinfachte Beschreibung der zeitlichen Variabilität kann auf die in Kap. 4.2.1.3 dargestellten Möglichkeiten verwiesen werden (Art der Dynamik von Faktorenänderungen, Störungen, Frequenz von Faktorenschwankungen). Zunächst werden die **synthetischen Begriffe** dargestellt.

Zu nennen sind zunächst Begriffe, die Informationen zur Form und zur Lage von ökologischen Raumeinheiten enthalten:

- Korridor;
- Trittsteine.

Zu beachten ist, daß die Begriffe des ‚Korridors‘ und des ‚Trittsteins‘ hier *beobachterzentriert* verwendet sind. So kann man eine Hecke, deren Enden unmittelbar an zwei Wäldern angrenzen, bei beobachterzentrierter Beschreibung als Korridor bezeichnen, auch wenn diese Hecke keinesfalls für alle betrachteten Arten die *Funktion* eines Korridors hat.

Eine weitere Möglichkeit der Vereinfachung besteht darin, die räumliche Verteilung der Vertreter von *zwei* verschiedenen Typen von ökologischen Raumeinheiten (z. B. Hecken und Äcker) nicht über die einzelnen Eigenschaften, die der Beschreibung der räumlichen Lage dienen, zu charakterisieren (z. B. über die Winkel, mit deren Hilfe die räumliche Anordnung mehrerer Objekte zueinander beschrieben werden kann), sondern über synthetische Begriffe, die bestimmte räumliche Muster der betrachteten Objekte beschreiben. Beispiele sind:

- Regelmäßige, geklumpfte oder zufällige Verteilung;
- Entwässerungsmuster;
- Rechteckige Netzwerke;
- Schachbrettmuster.

Entsprechende Vereinfachungen bestehen grundsätzlich auch für die räumliche Verteilung der Vertreter von *mehr als zwei* verschiedenen Typen von ökologischen Raumeinheiten. Die dadurch entstehenden räumlichen Muster lassen sich allgemein als ‚Mosaik‘ bezeichnen (vgl. FORMAN 1995: 57; es soll hier nicht ZONNEVELD 1995: 52 gefolgt werden, der eine engere Definition vorschlägt). Sind die Vertreter der Typen von ökologischen Raumeinheiten in Streifenform, angrenzend an eine bestimmte Ausgangslinie, angeordnet, spricht man von einer ‚Zonation‘ oder ‚Zonierung‘ (ELLENBERG 1982: 344, PFADENHAUER 1993: 122; DIERSCHKE 1994: 393, 428, 507; ZONNEVELD 1995: 53). Ein Beispiel sind die Verlandungsgürtel an Seen.

Bei den **Abstraktionen** lassen sich entsprechend Kap. 4.2.1.3 drei Stufen unterscheiden. Es kann zunächst eine Abstraktion von der konkreten räumlichen Anordnung erfolgen (Vernachlässigung von Winkelangaben), was zu einer Beschränkung auf geometrische Eigenschaften und Distanzmaße führt. Ein solches Maß ist beispielsweise die durchschnittliche Entfernung bestimmter ökologischer Raumeinheiten voneinander.

In einem zweiten Abstraktionsschritt können *Summenwerte* und statistische Größen herangezogen werden, die die Lagebeziehungen völlig vernachlässigen, aber noch einen Bezug zu geometrischen Größen aufweisen. Beispiele sind:

- Dichte von ökologischen Raumeinheiten;
- Durchschnittliche Länge linearer Strukturen pro Flächeneinheit (z. B. HABER et al. 1993: 64 f.);
- Gesamtfläche eines Typs von ökologischen Raumeinheiten oder Anteil an der Gesamtfläche (z. B. HABER et al. 1993: 65).

Geht man noch einen Schritt weiter und abstrahiert von sämtlichen geometrischen Eigenschaften, kommt man zu *arithmetischen Größen* wie der Zahl von Raumeinheiten in einem bestimmten Raum, die sich einem Typ von ökologischer Raumeinheiten zuordnen lassen.

Entscheidend für die Wahl der Vereinfachungen ist, daß diese den betrachteten biologischen Einheiten und den relevanten ökologischen Problemen angemessen ist und eine spätere Transformation der beobachterzentrierten Beschreibung in die organismenzentrierte Beschreibung der Umwelt in einer für die Problemstellung ausreichenden Qualität möglich bleibt.

Eine weitere mögliche Vereinfachung, die aus *ökonomischen* Gründen in der praktischen Naturschutzplanung sinnvoll sein kann, ist der Rückgriff auf vorhandene, durch Konvention festgelegte Klassifikationen (z. B. Biotoptypen). Darauf wird in Kap. 6.4 näher eingegangen.

Zusammenfassung

Aufgezeigt werden verschiedene Möglichkeiten, die beobachterzentrierte Beschreibung der Umwelt über die Verwendung von Schlüsselfaktoren, indikatorischen Umwelteigenschaften und die Wahl einer klassifikatorischen Betrachtungsebene höherer Ordnungsstufe hinaus zu vereinfachen:

- durch die Verwendung synthetischer Begriffe;
- durch die Abstraktion von bestimmten Eigenschaften:
 - Abstraktion von der konkreten räumlichen Anordnung,
 - völlige Vernachlässigung der Lagebeziehungen,
 - Verwendung arithmetischer Größen ohne Berücksichtigung geometrischer oder topologischer Größen;
- durch die Verwendung vorhandener Klassifikationen von ökologischen Raumeinheiten.

Entscheidend für die Einsetzbarkeit einer Vereinfachungen ist, daß sie den betrachteten biologischen Einheiten und den relevanten ökologischen Problemen angemessen ist, sich mit ihr also eine Prognose der Überlebensfähigkeit mit einer bestimmten Qualität erzielen läßt.

Um die Klassifizierung der Umwelt entsprechend Abb. 11 abzuschließen, müssen die Ausprägungen der Umwelteigenschaften skaliert werden. Diesem Vorgang ist das nächste Unterkapitel gewidmet. Da es sich um einen Klassifikationsvorgang handelt, wird nicht von Eigenschaften, sondern von Merkmalen gesprochen (vgl. Kap. 2.1).

5.1.5.4 Skalierung der Ausprägungen der Umweltmerkmale und Klassifizierung der Umweltsituationen

Durch die in den Kap. 5.1.5.1 bis 5.1.5.3 beschriebenen Arbeitsschritte sind die *Klassifikationsmerkmale* für die ökologischen Raumeinheiten festgelegt, die als räumliche Bezugseinheiten für die Auswahl der repräsentativen Arten dienen sollen. Die Klassenabgrenzung ergibt sich durch die Skalierung der *Merkmalsausprägung*: Erfolgt die Skalierung ordinal, entstehen mehr Klassen als bei einer Skalierung in Form von alternativen Merkmalen. Bei einer ordinalen Skalierung hängt die Größe der resultierenden Klassen von ökologischen Raumeinheiten von der gewählten Feinheit der Skalierung ab. Die Skalierung muß so erfolgen, daß die angestrebte Prognosequalität für die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten erreicht wird. Dafür muß im vorliegenden Modell eine spätere Übertragung in die organismenzentrierte Beschreibung möglich bleiben.

Zu den *praktischen* Zwängen, die die Feinheit der Skalierung begrenzen, gehören beispielsweise die inhaltliche Auflösung vorhandener Daten (z. B. Kartendarstellung zu Bodeneigenschaften), die Genauigkeit der Kenntnisse der ökologischen Ansprüche der Arten (Beispiel: neunstufige Skala der Zeigerwerte der Gefäßpflanzen nach ELLENBERG 1974) und die ökonomischen Rahmenbedingungen, die beispielsweise die Möglichkeiten begrenzen, ergänzende Erhebungen von Umweltmerkmalen durchzuführen. Konkrete Vorschläge für die Skalierung der als Klassifikationskriterien herangezogenen Umweltmerkmale sollen hier nicht erarbeitet werden.

Bei freier Kombination aller möglichen Umweltmerkmale und ihrer Ausprägungen nimmt die Zahl der Kombinationsmöglichkeiten mit der Zahl der Merkmale und der Zahl der Klassen für die Ausprägungen exponentiell zu. Tatsächlich ist aber die Zahl der Kombinationsmöglichkeiten begrenzt. So ist beispielsweise die Merkmalskombination ‚sehr hohe Nährstoffverfügbarkeit auf sehr trockenen Böden‘ *prinzipiell* nicht möglich,

da bei fehlendem Wasserangebot die Nährstoffverfügbarkeit limitiert ist. Andere Kombinationen wären zwar grundsätzlich möglich, treten aber in dem betrachteten Raum nicht auf (vgl. RUNHAAR et al. 1994: 145 f.).

Die Zahl der in einem Raum verwirklichten Kombinationen der Merkmalsausprägungen ist also in der Regel geringer als die logisch mögliche Zahl an Kombinationen. Sie wird aber im allgemeinen immer noch so hoch sein, daß deren Berücksichtigung im Modell die ökonomischen, technologischen oder kognitiven Möglichkeiten übersteigt. Darum wird man aus *praktischen* Gründen versuchen, die Zahl der Merkmale möglichst gering und die Skalierung der Merkmalsausprägungen möglichst grob zu wählen, um die Kombinationsmöglichkeiten und damit den Arbeitsaufwand zu begrenzen. Demgegenüber wird man für eine möglichst hohe Qualität der Prognose möglichst viele der Umweltmerkmale berücksichtigen und eine möglichst feine Skalierung der Merkmalsausprägungen wählen.

Um die Überlebensfähigkeit der Arten unter den Umweltbedingungen abschätzen zu können, die durch die einzelnen Klassen von Umweltsituationen zusammengefaßt werden, muß die beobachterzentrierte Beschreibung wieder in eine organismenzentrierte Beschreibung transformiert werden. Diese Retransformation ist Gegenstand des folgenden Kapitels.

5.1.6 3. Schritt: Retransformation der beobachterzentrierten Beschreibung der Umwelt in eine organismenzentrierte Beschreibung

Für die Retransformation der beobachterzentrierten Beschreibung muß die organismenzentrierte Umweltbeschreibung der einzelnen Arten aus den indikatorischen Eigenschaften der beobachterzentrierten Umweltbeschreibung abgeleitet werden. Prinzipiell handelt sich also um eine Umkehrung des in Kap. 5.1.5 beschriebenen Vorganges. Die Retransformation braucht dabei nicht bis zu den Faktoren der physiologischen Umwelt erfolgen. Für die Praxis der Naturschutzplanung wird man in den meisten Fällen beispielsweise aus *ökonomischen* Gründen auf die die in Kap. 4.2.1.3 genannten Einheiten (z. B. Habitat, Barriere) zurückgreifen. Allerdings ist für deren räumliche Abgrenzung letztendlich eine Abschätzung der Faktoren der physiologischen Umwelt notwendig. Daher sei nochmals darauf verwiesen, daß die beobachterzentrierte Beschreibung so erfolgen muß, daß eine solche Abschätzung möglich bleibt. Da für die beobachterzentrierte Beschreibung Vereinfachungen vorgenommen worden sind, kann es bei der Retransformation zu Problemen kommen, die nachfolgend exemplarisch beschrieben werden.

Die Qualität des Rückschlusses auf Faktoren der physiologischen Umwelt wird zunächst von der Qualität der gewählten indikatorischen Eigenschaften abhängen. Je höher diese ist, desto präziser wird die Ableitung der organismenzentrierten Beschreibung der Umwelt sein können. Die Genauigkeit, mit der die indizierten Umweltfaktoren angezeigt werden, hängt aber auch von der Vollständigkeit der relevanten indikatorischen Umwelteigenschaften ab. Hat man im 2. Schritt bei der Indikation der Temperatur in einem Pflanzenbestand in Bodennähe beispielsweise die Vegetationsstruktur unberücksichtigt gelassen (vgl. Beispiel zur Ermittlung indikatorischer Umwelteigenschaften in Kap. 5.1.5.1), ist die Reliabilität bei der Retransformation reduziert. Beispielsweise maßen SAMIETZ et al. (1996: 306) auf einer südexponierten Fläche mit weitgehend gehölzfreiem Pflanzenbestand an einem sonnigen Tag im Hochsommer um die Mittagszeit und bei einer Lufttemperatur von 25 °C an der Bodenoberfläche je nach Vegetationsdeckungs- und -höhe Temperaturen zwischen 25 und 31 °C und eine relative Luftfeuchtigkeit zwischen 40 und 60 %. Diese Unterschiede können für die Entwicklung wärmeliebender Arten oder von Arten mit austrocknungs-empfindlichen Entwicklungsstadien überlebensentscheidend sein.

Je stärker bei der Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt zu Abstraktionen gegriffen wurde, desto schwieriger kann eine Ableitung der organismenzentrierten Beschreibung der Umwelt in ausreichender Qualität sein. Dies sei an einem hypothetischen, aber realistischen Beispiel erläutert (vgl. auch Erläuterungen zur Frequenz von Faktorenschwankungen am Ende von Kap. 4.2.1.3). Gegeben sei ein Ackerbaugebiet, in dem Feldraine mit Altgrasfluren als Lebensraum des Feldgrashüpfers (*Chorthippus apricarius*) liegen. Für den Umweltfaktor ‚Distanz zwischen geeigneten Habitaten‘, der für diese Feldheuschreckenart relevant ist, ist für die vereinfachte Beschreibung die Größe ‚Länge Feldrain in Meter pro Flächeneinheit‘ gewählt worden. In Abb. 13 wird gezeigt, daß der gleiche Wert durch ganz unterschiedliche Verteilungsmuster erreicht werden kann.

Diese Unterschiede können für das Überleben von Bedeutung sein. Wenn beispielsweise in Abb. 13a der Reproduktionserfolg der Teilpopulation auf einem der beiden Feldraine wegen des Abbrennens der Vegetation oder zu früher Mahd stark reduziert wird und das gleiche Ereignis im nächsten Jahr auf dem anderen Feldrain eintritt, kann dies das Überleben einer lokalen Population, die auf diese beiden Feldraine beschränkt bleibt, in Frage stellen. Eine solche, stark korrelierte Störung kann in kleinteiligen Landschaften, wie sie in Abb. 13b und 13c dargestellt sind, weniger wahrscheinlich sein. Das würde zu einer höheren Überlebenswahrscheinlichkeit in den kleinteiligeren Ackerbaulandschaften führen. Diese Qualität kann aber mit der indikatorischen Umwelteigenschaft (‚Länge Feldrain in Meter pro Flächeneinheit‘) nicht abgebildet werden.

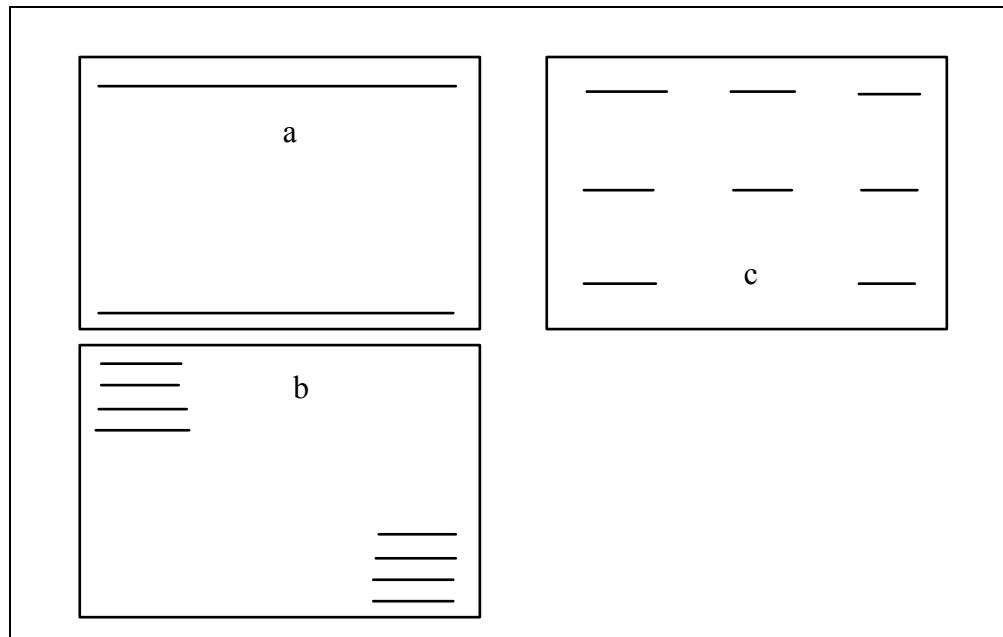


Abb. 13: Drei mögliche Verteilungsmuster von Feldrainen mit gleicher Gesamtlänge in einer Ackerbaulandschaft

Dies soll als Verdeutlichung genügen. Mit diesem Schritt ist die Beschreibung und Klassifikation der Umwelt und damit die Konkretisierung der in Abb. 11 dargestellten Achsen abgeschlossen. Im nächsten Schritt sollen die biologischen Eigenschaften identifiziert werden, die die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten unter den Umweltbedingungen bestimmen, die durch die Klassen des Modells repräsentiert werden.

5.1.7 4. Schritt: Zuordnung der biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen

Die biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen, wurden bereits in Kap. 4.2.2 identifiziert. Dabei wurden primär biologische Eigenschaften i. e. S. und ökologische Eigenschaften genannt sowie die Dispersion der Population als demographische Eigenschaft. Sowohl die Prognose über biologische Eigenschaften i. e. S. als auch über ökologische Eigenschaften war mit bestimmten Problemen behaftet. Da systematische Untersuchungen über das Ausmaß der dadurch hervorgerufenen Fehler noch ausstehen, ist eine Entscheidung für die Verwendung biologischer Eigenschaften i. e. S. oder ökologischer

Eigenschaften im Rahmen dieses Modells auf der Basis dieses Kriteriums nicht möglich. Dies ist ein Defizit und bedarf der zukünftigen Klärung.

Weitere Kriterien für die Entscheidung über die verwendeten biologischen Eigenschaften lassen sich *praktischen* Begründungsfeldern zuordnen. Genannt seien das vorhandene Wissen über die biologischen Eigenschaften der Arten (auch der Detaillierungsgrad dieser Informationen) und der notwendige Aufwand zur Ermittlung der fehlenden Informationen über deren Ausprägung (*ökonomische* Erwägungen). Nur diese sollen hier für die Entscheidung über die biologischen Eigenschaften, die zur Anwendung kommen sollten, herangezogen werden. Dabei kommt die Eingrenzung zur Geltung, wie sie am Ende von Kap. 1.2 vorgenommen wurde, also eine geographische Eingrenzung sowie eine Eingrenzung auf bestimmte Lebensraumtypen und auf bestimmte Artengruppen. Inwieweit diese Aussagen auch auf andere Artengruppen, geographische Räume und Lebensraumtypen übertragbar sind, bedarf der weitergehenden Prüfung.

Wie in Kap. 4.2.2 erfolgt die Gliederung der Beschreibung wieder differenziert nach materialen (Kap. 5.1.7.1) und formalen Umweltfaktoren (Kap. 5.1.7.2) und innerhalb der formalen Faktoren nach räumlicher und zeitlicher Variabilität und kombinierter Betrachtung der räumlichen und zeitlichen Variabilität.

Um die Arten in den entsprechend den Kapiteln 5.1.4 und 5.1.5 erstellten Umweltraumen einzuordnen, muß abgeschätzt werden, welche Wirkungen bestimmte Umweltbedingungen auf die biologischen Einheiten ausüben. Dafür muß die Ausprägung der biologischen Eigenschaften bekannt sein. Hinweise darauf, wie diese ermittelt werden könnten, werden in den Kapiteln 5.1.7.1 und 5.1.7.2 gegeben. Auch die Frage, inwieweit Vereinfachungen, wie sie in Kap. 4.2.2.7 diskutiert wurden, bei der Auswahl der biologischen Eigenschaften und der Ermittlung ihrer Ausprägung möglich sind, wird dort behandelt.

Wie in der Einleitung zu Kap. 4.2.2 beschrieben, ist es nicht Ziel dieser Arbeit, eine möglichst vollständige Liste der morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften der Arten zu erstellen. Aus diesem Grund wurden die biologischen Eigenschaften in diesem Kapitel zumindest teilweise auf einem relativ hohen Abstraktionsniveau formuliert. Auch bei den ökologischen Eigenschaften wurde immer von *der* Potenz, Resistenz etc. gesprochen. Dies soll aus Gründen der Übersichtlichkeit auch hier beibehalten werden. Muß das Modell für einen bestimmten Planungsfall konkretisiert werden, ist allerdings auch eine Konkretisierung dieser biologischen Eigenschaften notwendig (vgl. TAYLOR et al. 1990: 248 in einem evolutionsökologischen Zusammenhang). Aus diesem Grund wird in Anhang 3 der Versuch unternommen zusammenzustellen, welche Differenzierungen dafür notwendig sind.

Ich werde mich nun zuerst den biologischen Eigenschaften zuwenden, die für die Abschätzung der Wirkung der materialen Umweltfaktoren herangezogen werden sollen.

5.1.7.1 Materiale Umweltfaktoren

Für die Abschätzung der Wirkungen der materialen Umweltfaktoren wird der Rückgriff auf die Potenz der Arten empfohlen. Die Begründung dafür ist, daß physiologische oder ökologische Potenzprofile zumindest gegenüber den abiotischen Umweltfaktoren für viele der in Mitteleuropa vorkommenden Arten der hier schwerpunktmäßig bearbeiteten Artengruppen (Vögel, Tagfalter, Heuschrecken) bekannt sind oder sich näherungsweise aus den vorhandenen aut- und populationsökologischen Arbeiten und durch Experteneinschätzungen ableiten lassen. Demgegenüber wird von der Einschätzung ausgegangen, daß insbesondere die Kenntnisse zu den physiologischen Eigenschaften der Arten, die Anpassungsfunktion für bestimmte materiale Umweltfaktoren haben, geringer sind. Außerdem integrieren die Potenzen bereits den Einfluß von Wechselwirkungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. (vgl. Einleitung zu Kap. 4.2.2). Ferner wird die Verwendung von *ökologischen* Potenzen präferiert, weil diese bereits den Einfluß anderer Umweltfaktoren auf die Potenz integrieren.

Zur Lösung der übrigen in Kap. 4.2.3 genannten Probleme, die bei der Abschätzung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten auf der Basis von ökologischen Eigenschaften auftreten können, werden die nachfolgenden Vorschläge gemacht. An dieser Stelle sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die Variation der biologischen Eigenschaften, die durch die in diesem Kapitel beschriebenen Probleme verursacht werden kann, nur dann relevant wird, wenn sie die Qualität der Indikation unter das angestrebte Maß senken.

- Die Abhängigkeit der *ökologischen* Potenz gegenüber einem materialen Umweltfaktor von der Ausprägung der übrigen Umweltfaktoren
Ausgegangen werden soll hier davon, daß die Potenz gegenüber einem bestimmten materialen Umweltfaktor in der Regel durch die anderen Umweltfaktoren nicht so stark beeinflußt wird, daß eine Differenzierung der Potenzprofile je nach Kombination dieser anderen Umweltfaktoren notwendig ist. Soweit aus den vorhandenen Informationen erkennbar ist, daß die Potenzen doch stark variieren, ist allerdings eine entsprechende Differenzierung notwendig. Dies ist beispielsweise im Falle des Faktors ‚Auftreten konkurrierender Arten‘ bei bestimmten Artengruppen (z. B. Gefäßpflanzen) gegeben und wird zum Beispiel bei der Immigration von Invasoren in vorhandene Lebensgemeinschaften relevant.
- Die Abhängigkeit der Potenz von der betrachteten Größe, die der Beschreibung von Vitalität und Reproduktionsleistung dient

Als zentrale Größen werden die Zahl der Nachkommen und die Lebensdauer oder Überlebensrate betrachtet.

- Die Abhängigkeit der Potenz von der Lebensphase
Es wird davon ausgegangen, daß sich für die Ermittlung der Potenzen Schlüsselphasen identifizieren lassen, deren Potenz ausschlaggebend ist für das Verhalten der Art gegenüber diesem Umweltfaktor. So ist zum Beispiel die Austrocknungsempfindlichkeit der Eier der Feldheuschreckenarten *Stethophyma grossum* und *Chorthippus montanus* offensichtlich entscheidend für ihre Hygrophilie (vgl. INGRISCH 1983). Die begrenzten Gültigkeitsbereiche von Aussagen zu Schlüsselphasen sind zu beachten (vgl. Kap. 4.4 - ‚Das Prinzip der Schlüsselfaktoren‘).
- Die Abhängigkeit der Potenz vom Geschlecht
Es wird davon ausgegangen, daß der Einfluß des Geschlechtes auf die ökologische Potenz beim Einsatz des Modells für die Ermittlung von repräsentativen Arten in der Naturschutzplanung in der Regel vernachlässigt werden kann
- Die genetische Variabilität zwischen den Individuen und den Populationen sowie mit der Zeit
Es wird von der Annahme ausgegangen, daß die genetisch bedingte Variation in den Potenzprofilen für lange Zeiträume und große Räume (z. B. planare und kolline Stufe des westlichen Mitteleuropas) für den Zweck dieses Modells vernachlässigbar ist (vgl. für Gefäßpflanzen ELLENBERG et al. 1991: 26 f.).

Für die Ermittlung der Ausprägung der ökologischen Potenzen wird die Ableitung aus vorhandenen aut-, populations- und ggf. auch synökologischen Arbeiten vorgeschlagen (*pragmatischer* Ansatz). Die Berücksichtigung synökologischer Arbeiten kann notwendig sein für Arten oder Artengruppen (z. B. Gefäßpflanzen) und Umweltbedingungen (z. B. günstige Umwelt, geringe Störungsintensität), bei denen damit gerechnet werden muß, daß die Ausprägung der ökologischen Potenz stark durch Interaktionen zwischen den Arten beeinflusst wird (Konkurrenz, Prädation, Mutualismus). Soweit vorhanden, können durch Experimente ermittelte physiologische Potenzen die Abschätzung der ökologischen Potenzen unterstützen. Beispielsweise können Ausprägungen der Umweltfaktoren, die außerhalb der physiologischen Potenz der Art liegen, auch für die ökologische Potenz vernachlässigt werden.

Was die Skalierung der Ausprägung der ökologischen Potenz betrifft, gilt zunächst, daß mit zunehmender Feinheit eine sensitivere Prognose der Überlebensfähigkeit möglich ist. Damit steigt allerdings auch die Gefahr, daß die oben genannten Probleme sich störend bemerkbar machen. Für praktische Zwecke in der Naturschutzplanung kann daher eine grobe Skalierung sinnvoll sein, weil sie gegenüber entsprechenden Störeinflüssen relativ robust ist. Voraussetzung ist natürlich, daß damit die Anforderungen an die angestrebte Prognosequalität erfüllt werden können. In der Ökologie weit verbreitet ist eine

dreiklassige Skalierung der ökologischen Potenz, die mit den Wortbestandteilen ‚poly-‘, ‚meso-‘, ‚oligo-‘ ausgedrückt wird. Mit den genannten Begriffen wird die Lage des Optimums beschrieben. Mit den Wortbestandteilen ‚eury-‘ und ‚steno-‘ kann zusätzlich die Breite der ökologischen Amplitude charakterisiert werden. Durch die Kombination dieser beiden Bezeichnungsgruppen miteinander und mit einer Bezeichnung für den jeweiligen Umweltfaktor erhält man eine Kurzcharakterisierung der Potenz, z. B. oligostenohygre (SCHWERDTFEGGER 1977: 36; für ein Anwendungsbeispiel bei Heuschrecken siehe WALLASCHEK 1995: 85-115). Für einige Artengruppen, insbesondere für die Gefäßpflanzen liegen jedoch auch Charakterisierungen mit einer feineren Skalierung vor (z. B. ELLENBERG et al. 1991).

Liegen keine ausreichenden publizierten Informationen für die Ableitung der ökologischen Potenzen vor, kann möglicherweise eine Expertenbefragung Abhilfe schaffen. Können auch damit keine mehr oder weniger gesicherten Aussagen gemacht werden, bleibt nur noch die Möglichkeit, auf der Basis des vorhandenen Wissens Hypothesen zu formulieren, die entweder über gezielte Untersuchungen oder aber über den Erfolg des Einsatzes in der Praxis zu validieren sind.

5.1.7.2 Biologische Eigenschaften, die die Wirkung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt auf die biologischen Einheiten beeinflussen

Die biologischen Eigenschaften, mit deren Hilfe die Wirkung der zeitlichen und räumlichen Variabilität auf die biologischen Einheiten abgeschätzt werden kann, wurden in den Kap. 4.2.2.2 bis 4.2.2.5 benannt. Ökologische Eigenschaften lassen sich auch für die Eigenschaften, mit deren Hilfe die räumliche und zeitliche Variabilität von materialen Umweltfaktoren beschrieben werden kann, sinnvoll angeben. Beispiele zeigen FRANK & WISSEL (1994: 307, Abb. 3), STELTER et al. (1994: 388, Abb. 6), POSCHLOD (1996: 168, Abb. 4), PAULER-FÜRSTE et al. (1996: 279, Abb. 2) BAHL et al. (1996: 335, Abb. 3 u. 4). Empirisch ermittelte ökologische Eigenschaften von Arten, die sich auf die Größen beziehen, die der Beschreibung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren dienen, liegen jedoch nicht für alle dieser Größen vor, was sicherlich auch der Tatsache geschuldet ist, daß solche Untersuchungen teilweise sehr aufwendig wären, was den Raum- oder den Zeitbedarf betrifft.

Für die Ermittlung von ökologischen Eigenschaften sind umfangreiche Auswertungen empirischer Studien notwendig, die zudem die entsprechenden Eigenschaften erfaßt haben müssen; oder es müssen alternativ neue Studien durchgeführt werden. Aus diesem Grund sollen hier aus *pragmatischen* Gründen ökologische Eigenschaften vor allem dann herangezogen werden, wenn deren Ausprägung bekannt ist oder sich nach eigener

Einschätzung aus vorhandenen aut- und populationsökologischen Arbeiten sowie aus den Kenntnissen der geographischen Verbreitung, der Höhenverbreitung, der besiedelten Biotoptypen und der ökologischen Potenzen der Art gegenüber den entsprechenden Umweltfaktoren zumindest für die abiotischen Umweltfaktoren mit vergleichsweise geringem Aufwand näherungsweise ermitteln läßt.

Dies trifft nach eigener Einschätzung auf die Resistenz gegenüber Faktorenschwankungen (vgl. zum Beispiel die Angaben für Tagfalter von BINK 1992: 118) und die Überdauerungsfähigkeit ungünstiger Phasen zu. Mit gewissen Abstrichen gilt dies auch für die Eigenschaft ‚Flächen- oder Raumbedarf‘, wobei diese Eigenschaft jedoch aus den in Kap. 4.2.2.2 genannten Gründen stark variieren kann. Die im vorigen Unterkapitel für die Potenz aufgeführten Probleme, die zu Variationen in der Ausprägung der ökologischen Eigenschaften führen können, sind auch für die hier genannten ökologischen Eigenschaften relevant. Es soll jedoch davon ausgegangen werden, daß die dort dargestellten Annahmen oder Lösungsansätze auch für die Resistenz gegenüber Faktorenschwankungen und die Überdauerungsfähigkeit ungünstiger Phasen übernommen werden können. Eine Sonderstellung nimmt wegen der starken Variabilität der Flächen- bzw. Raumbedarf ein.

Für die Wirkungsabschätzung aller anderen Faktoren der räumlichen und zeitlichen Variabilität sind *biologische Eigenschaften i. e. S.* heranzuziehen. Diese sollen hier nicht noch einmal aufgeführt werden (siehe Kap. 4.2.2.2 bis 4.2.2.5). Vielmehr möchte ich mich jetzt der Ermittlung ihrer Ausprägung zuwenden (zur Ermittlung der Ausprägung der *ökologischen* Eigenschaften siehe oben). Generelle Empfehlungen sind hier wegen der Verschiedenheit der Eigenschaften nicht möglich. Ein Teil der Ausprägungen kann aber sicher ebenfalls aus aut- und populationsökologischen Arbeiten sowie aus der Kenntnis der kleinräumigen Verbreitungsmuster der Arten, ethologischen Arbeiten oder Neubesiedlungsbeobachtungen abgeleitet werden. Für die hier genauer betrachteten Artengruppen (Vögel, Tagfalter, Heuschrecken) liegen neuere zusammenfassende Arbeiten vor, die für einen Teil dieser Eigenschaften und einen Teil der Arten eine geeignete Informationsbasis darstellen (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966-1998; HÖLZINGER 1987, 1997, 1999; BINK 1992; KLEUKERS et al. 1997; DETZEL 1998; INGRISCH & KÖHLER 1998; SETTELE et al. 2000). Für einige Eigenschaften liegen jedoch fast keine oder zu wenig Informationen vor (z. B. Suchstrategien, als Orientierungsmerkmale herangezogene Eigenschaften der informativen Umwelt, genetische Variabilität).

Grundsätzlich besteht auch die Möglichkeit, das Prinzip des makroevolutionären trade-offs zur Ermittlung der Ausprägungen von biologischen Eigenschaften i. e. S. einzusetzen, wie dies in Kap. 4.2.2.7 erwähnt ist. Dabei müssen jedoch die dort aufgeführten Einschränkungen beachtet werden. Ob sich damit ausreichende Prognosequalitäten

erzielen lassen, bedarf der weiteren Klärung. Eine weitere Möglichkeit, Informationsdefizite über die Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. aufzufüllen, ist, wie bereits bei den ökologischen Eigenschaften ausgeführt, die Befragung von Experten. Als letzte Möglichkeit, die ebenfalls bereits bei den ökologischen Eigenschaften beschrieben wurde, ist die Formulierung von Hypothesen über die Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. anzusehen.

Einen Sonderstatus hat die demographische Eigenschaft ‚Dispersion der Population‘. Sie müßte (wenn der Umweltfaktor Korrelation von Störungen relevant ist) grundsätzlich für jede Planungssituation und jede Art neu ermittelt werden. Vereinfachungen erscheinen denkbar, indem die Dispersion über die räumliche Verteilung bestimmter ökologischer Raumeinheiten oder bestimmter Habitatelemente abgeschätzt wird (Potentialeinschätzung). Eine solche Ableitung ist jedoch mit einer Reihe von Unsicherheiten verbunden (z. B. stochastische Extinktions- und Besiedlungsprozesse), die die Zuverlässigkeit einer solchen Aussage verringern. Inwieweit Generalisierungen möglich sind, wann eine solche Ableitung mit ausreichender Qualität möglich ist und wann die Dispersion direkt ermittelt werden muß, um die Überlebensfähigkeit mit ausreichender Qualität prognostizieren zu können, bedarf weiterer Überlegungen und einer empirischen Überprüfung.

Die Ermittlung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften i. e. S. wird dadurch erschwert, daß nicht das physiologische Potential der Arten entscheidend für die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten ist, sondern die realisierten biologischen Eigenschaften. Hier wird jedoch davon ausgegangen, daß der in Kap. 4.2.3 aufgezeigte Lösungsansatz, Faustregeln zu formulieren, mit deren Hilfe die realisierten biologischen Eigenschaften unter bestimmten Umweltbedingungen abgeschätzt werden können, eine ausreichende Qualität der Prognose ermöglicht.

Da die Ausprägung der realisierten biologischen Eigenschaften Schwankungen unterworfen ist und zudem vielfach ungenau bekannt ist, wird es für den praktischen Einsatz in der Naturschutzplanung in der Regel sinnvoll sein, eine ordinale Skalierung der Ausprägung vorzunehmen¹¹¹. Üblich sind gegenwärtig drei- bis fünfstufige (KLEYER 1995, WEIDEMANN 1995: 93-97; POSCHLOD et al. 1996, SETTELE et al. 2000: 122), teilweise aber auch bis zu neunstufige Skalen (BINK 1992: 112-124).

¹¹¹ Das gilt natürlich nicht für biologische Eigenschaften, die sich einer quantitativen oder halbquantitativen Beschreibung entziehen, also nominal skaliert werden müssen. Beispiele von den in dieser Arbeit genannten biologischen Eigenschaften sind die ‚Art des passiven Verfrachtungsmechanismus‘ und die ‚Fähigkeit, bestimmte Eigenschaften der Umwelt als Orientierungsmerkmale zu verwenden‘.

Im nächsten Kapitel wird der Vorgang beschrieben, wie die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten abgeschätzt werden könnte und wie die Arten zu den Klassen des Modells zugeordnet werden können, die gemäß Kap. 5.1.5.4 abgegrenzt wurden.

5.1.8 5. Schritt: Abschätzung der Überlebensfähigkeit und Zuordnung der Arten zu den beobachterzentriert definierten Klassen von Umweltsituationen

Abschätzung der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten

Um die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten in einer bestimmten Umwelt ableiten zu können, muß abgeschätzt werden, welche Ausprägungen der Umweltfaktoren welche Wirkungen bei den biologischen Einheiten hervorrufen. Entsprechend den Ausführungen in Kap. 4.2.3 werden als organismen- bzw. populationsbezogene Größen, anhand derer diese Wirkungen beschrieben werden können, die Zahl der produzierten Nachkommen und die Lebensdauer oder Überlebensrate (Organismus), die Natalität und die Mortalität (Lokalpopulation) und die Besiedlungs- und Extinktionsrate (Metapopulation) herangezogen.

Bei der Abschätzung der Wirkung der Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten sollen biologische Eigenschaften i. e. S. und ökologische Eigenschaften gemeinsam betrachtet werden, weil die auftauchenden Probleme die gleichen Ursachen haben und sich ähnliche Lösungsansätze anbieten. Gemäß Kap. 4.2.3 sind zwei Schritte zu unterscheiden, die Abschätzung der Wirkung einzelner Umweltfaktoren und die kombinierte Wirkung aller auf eine biologische Einheit einwirkenden Faktoren. Zunächst soll die Wirkungsabschätzung von *einem* Umweltfaktor betrachtet werden.

Wie in Kap. 4.2.3 gezeigt wurde, ist eine gesicherte Angabe der Wirkung nur in zwei Fällen möglich (die Angaben in Klammern beziehen sich jeweils auf die Ebenen des Organismus, der Lokalpopulation und der Metapopulation): bei optimalen (maximaler Reproduktionserfolg, maximales Populationswachstum, maximale Besiedlungsrate) und pessimalen Bedingungen (keine Reproduktion möglich, starke Populationsabnahme oder Extinktion, maximale Extinktionsrate). Damit könnten aber die Wirkungen, die bei dazwischenliegenden Ausprägungen der Umweltfaktoren zu erwarten sind, nicht eindeutig beschrieben werden.

Eine weitere Unterteilung der Auswirkungen, z. B. für die Differenzierung suboptimaler und marginaler Bedingungen, insbesondere die begründete Festlegung der Grenzen zwischen den Klassen, ist mit Schwierigkeit verbunden, weil dies die Kenntnis der Kosten-Nutzen-Beziehungen voraussetzt, die sich aus den Aktivitäten der Organismen unter bestimmten Umweltbedingungen ergeben (vgl. Kap. 4.2.3). Eine solche

weitergehende Unterteilung ist aber für eine differenziertere Einschätzung der Überlebensfähigkeit notwendig, wie sie beispielsweise für die Differenzierung von Quellen- und Senkenhabitaten gefordert ist.

Ich werde mich jetzt der Abschätzung der Gesamtwirkung bei kombinierter Betrachtung aller relevanten Umweltfaktoren zuwenden. Diese Abschätzung wird dadurch erschwert,

- daß die Beziehungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. (physiologischer trade-off), zwischen den Umweltfaktoren sowie zwischen Umweltfaktoren und biologischen Eigenschaften komplex sind;
- daß die Gesamtwirkung der Umweltbedingungen auf den Organismus, die sich aus den im Laufe seines Lebens eintretenden Auswirkungen ergibt, von der zeitlichen Abfolge der Einzelwirkungen abhängt.

Eine theoretische Möglichkeit, das erstgenannte Problem zumindest teilweise zu lösen, ist der Rückgriff auf ökologische Eigenschaften in einer Form, die die Wirkung der anderen Umweltfaktoren integriert (z. B. auf die *ökologische* und nicht auf die *physiologische* Potenz), und auf das Prinzip der limitierenden Faktoren. Dem sind jedoch praktische Grenzen gesetzt, weil sich nicht überall ökologische Eigenschaften mit vertretbarem Aufwand ermitteln lassen werden.

Für das letztgenannte Problem wird auf den Vorschlag in Kap. 4.2.3 hingewiesen, die Gesamtwirkung aus der Wirkung abzuleiten, die für bestimmte *Schlüsselprozesse* oder *Schlüsselphasen* prognostiziert wird. Soweit es sich dabei nicht um einen einzelnen Lebensprozeß oder eine einzelne Lebensphase handelt, bleibt das Problem jedoch grundsätzlich bestehen. Außerdem muß der begrenzte Gültigkeitsbereich von solchen Schlüsselprozessen oder Schlüsselphasen beachtet werden.

Eine *eindeutige* Ableitung der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten Umweltbedingungen bei *kombinierter* Betrachtung aller relevanten Umwelteigenschaften ist, wie bei der Einschätzung der Wirkung einzelner Faktoren, nur in zwei Fällen möglich:

- Eine der Umweltbedingungen führt zu einer letalen Schädigung des Organismus oder zur Extinktion der Population.
- Alle Umweltfaktoren sind so ausgeprägt, daß Überleben und ein maximaler Reproduktionserfolg möglich sind. Auf der Ebene der Lokalpopulation würde dies zu einem maximalen Populationswachstum, auf der Ebene der Metapopulation zu einer maximalen Netto-Besiedlungsrate führen.

Es fehlt wiederum die Möglichkeit, Wirkungen zu beschreiben, die bei suboptimalen Umweltbedingungen auftreten. Solche Bedingungen sind aber die Regel, während Bedingungen, wie sie im letztgenannten Falle aufgeführt sind, extrem unwahrscheinlich

sind. Daher ist mindestens eine dreistufige Skalierung der Überlebensfähigkeit erforderlich. Die resultierenden Klassen von Umweltbedingungen ließen sich mit den Begriffen optimal, suboptimal, (marginal,) pessimal beschreiben.

In der Praxis der Naturschutzplanung müssen wegen *ökonomischer* Zwänge vielfach Prognosen der einfachsten Art ausreichen, also Aussagen zum Vorkommen oder Fehlen von Arten. Dies entspräche einer zweistufigen Skalierung der Überlebensfähigkeit, bei der die Grenze zwischen den Klassen durch den suboptimalen Bereich verlaufen würde.

Solange keine Methoden zu Verfügung stehen, die eine Identifizierung von Schlüsselprozessen oder Schlüsselphasen sowie die detailliert formalisierte Abschätzung der Wirkung der einzelnen Umweltfaktoren und der kombinierten Wirkung aller relevanten Umweltfaktoren in einer mindestens dreistufigen Skalierung und mit einem für die Praxis der Naturschutzplanung vertretbaren Aufwand ermöglichen, muß für die Einschätzung der Überlebensfähigkeit auf das Urteil von Experten zurückgegriffen werden, die mit der jeweiligen Artengruppe gut vertraut sind. Diese Einschätzung sollte allerdings über eine möglichst sinnvolle Skalierung erfolgen. Dafür sollten die Ausführungen in diesem Kapitel Hinweise geben.

Mit Experteneinschätzungen sind allerdings andere Probleme verbunden. Da die Experten ihre Einschätzung aufgrund ihrer Erfahrung und ihren theoretischen Vorstellungen über das Verhältnis zwischen den Umweltbedingungen und den biologischen Einheiten treffen, können verschiedene Experten zu unterschiedlichen Einschätzungen kommen. Zwei Möglichkeiten bieten sich an, um diese Fehlerquelle zu minimieren:

- die Befragung mehrerer Experten;
- die Formalisierung des Vorganges der Expertenbefragung durch die Vorgabe eines Ablaufschemas und die Erstellung von Checklisten, welche Aspekte bei der Einschätzung der Überlebensfähigkeit Beachtung finden sollten.

Dieses Kapitel (5.1) ist der Versuch, einen Beitrag zu dem letztgenannten Weg zu leisten.

Ist die Abschätzung der Überlebensfähigkeit erfolgt, kann die Zuordnung der biologischen Einheiten zu den entsprechend Abb. 11 in Kap. 5.1.3 und gemäß Kap. 5.1.5 klassifizierten Kombinationen von Umweltbedingungen erfolgen. Dies erscheint zunächst als einfacher Vorgang, birgt aber doch einige Probleme, die nachfolgend thematisiert werden.

Zuordnung der biologischen Einheiten zu den beobachterzentriert definierten Klassen von Umweltsituationen

Der von Kap. 5.1.6 an („Retransformation der beobachterzentrierten Beschreibung der Umwelt in eine organismenzentrierte Beschreibung“) bis hierher beschriebene Vorgang muß theoretisch für jede Art und jede Klasse von Umweltsituationen, differenziert nach den relevanten biologischen Einheiten durchgeführt werden. Welche der biologischen Einheiten sinnvollerweise gewählt werden sollte, hängt von der planerischen Problemstellung ab, damit beispielsweise von der Größe des betrachteten Raumes, aber auch vom Zweck und den Inhalten der Planung und der in Abhängigkeit davon gewählten räumlichen Betrachtungsebene (vgl. Kap. 5.1.5.2). Die gewählte biologische Einheit jeder Art läßt sich dann jeder der laut Modell möglichen Kombination von Umweltbedingungen (in Abb. 11 durch einen Teilraum symbolisiert) mit einer bestimmten Überlebenswahrscheinlichkeit zuordnen, wobei Unschärfen auftreten. Diese Unschärfen sind auf die beobachterzentrierte Beschreibung und Klassifizierung der Umwelteigenschaften zurückzuführen. Die resultierenden Klassen werden sich oft nicht mit den Bedingungen decken, die man als optimal, suboptimal, marginal oder pessimal für die Arten bezeichnen würde. Dies soll nachfolgend erläutert werden.

Gehen wir zunächst von einer feinen Abschätzung der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten aus. Der Zusammenhang zwischen den Umweltbedingungen und den resultierenden Überlebenswahrscheinlichkeiten läßt sich in einem Achsensystem visualisieren. In einem multidimensionalen Koordinatensystem, in dem die Achsen entsprechend Abb. 11 von den berücksichtigten Umwelteigenschaften gebildet werden, läßt sich dann jedem Punkt in diesem Koordinatensystem theoretisch eine bestimmte Überlebenswahrscheinlichkeit zuordnen. Faßt man alle Punkte zusammen, die einer bestimmten Klasse von Überlebenswahrscheinlichkeiten angehören, entstehen Hyperräume ähnlicher Überlebenswahrscheinlichkeit („Isoräume“). Abb. 14 zeigt den Zusammenhang schematisch für ein lediglich zweidimensionales Achsensystem.

Wie bereits in Kap. 5.1.3 erläutert, werden diese Isoräume aber mit hoher Wahrscheinlichkeit zumindest teilweise die Grenzen der Klassen von Umweltsituationen schneiden, die entsprechend Kap. 5.1.5 beobachterzentriert abgegrenzt wurden: Die artspezifischen „Isoräume“ (die „ökologischen Nischen“) werden in der Regel nicht deckungsgleich mit den beobachterzentriert abgegrenzten Klassen von Umweltsituationen sein. Eine Möglichkeit zur Lösung dieses Problems besteht in der Anwendung von Fuzzy-Methoden (für Anwendungen im Bereich Ökologie und Naturschutz siehe z. B. KLEYER 1997: 34; SPEIGHT et al. 1998: 28).

Ist die Skalierung der Überlebenswahrscheinlichkeit sehr grob, z. B. größer oder kleiner als 50 %, sinkt der Detaillierungsgrad (Sensitivität) der Prognose. Im dargestellten Bei-

spiel würde dann beispielsweise der betrachteten biologischen Einheit unter den durch die Segmente F und I repräsentierten Umweltbedingungen die gleiche Überlebensfähigkeit zugesprochen wie unter den durch das Segment E repräsentierten, obwohl erhebliche Unterschiede in der Überlebenswahrscheinlichkeit in den beiden Segmenten bestehen. Solche Ungenauigkeiten, die durch die Sensitivität bedingt sind, mit der die Prognose der Überlebensfähigkeit erfolgt, beschränken natürlich auch die Qualität der darauf aufbauenden Auswahl von Indikatorarten.

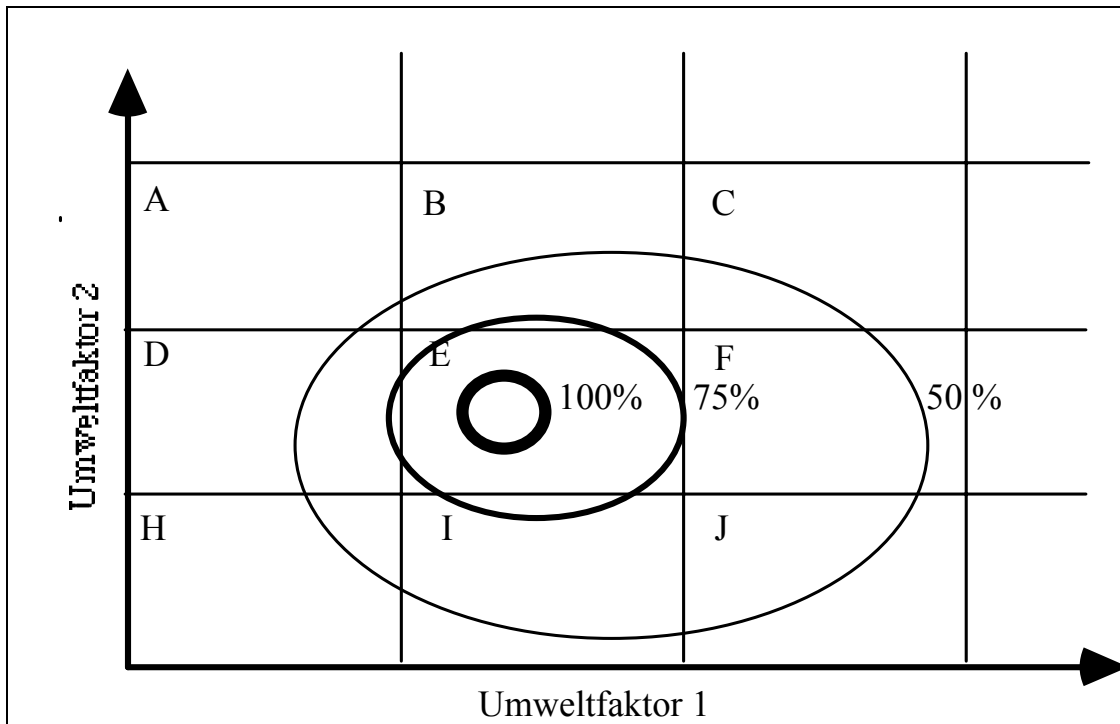


Abb. 14: Schema zur Angabe der Überlebenswahrscheinlichkeit von biologischen Einheiten unter Berücksichtigung von zwei Umweltfaktoren

Die senkrechten und waagerechten Striche innerhalb der Abbildung beschreiben die Grenzen der beobachterzentriert abgegrenzten Klassen von Umweltbedingungen; die Buchstaben bezeichnen die einzelnen Segmente.

Ein Problem, das bei der Zuordnung der Arten zu den Umweltsituationen zu lösen ist, wird durch die Frage beschrieben: Ist es möglich, gleichzeitig verschiedene biologische Einheiten verschiedener Arten im gleichen Modell zu kombinieren? Ist es also beispielsweise möglich, *Lokalpopulationen* ortstreuer Heuschreckenarten mit hoher Schutzpriorität, die auf lückige oder kurzwüchsige, grasige oder krautige Vegetationsbestände angewiesen sind, durch das Auftreten eines oder mehrerer *Paare* des Neuntötters zu

indizieren? Die Frage läßt sich grundsätzlich mit „Ja, es ist *möglich*.“ beantworten, was aber gleichzeitig auch heißt, daß diese Indikation einen objektbezogen eingeschränkten Gültigkeitsbereich hat. Dies soll an dem in der zweiten Frage angesprochenen Beispiel erläutert werden.

Der Neuntöter benötigt grasige oder krautige Vegetationstypen mit *lückigem* Bewuchs, um bei ungünstiger Witterung über Bodenjagd ausreichend Nahrung für die Aufzucht seiner Jungen erbeuten zu können (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993: 1179 f.). Entsprechende Voraussetzungen bieten aber nicht nur Magerrasen, sondern auch andere Vegetations- oder Lebensraumtypen, beispielsweise die Pioniervegetation in Abgrabungen, unbefestigte Feldwege oder magere Ackerbrachen. Da der Neuntöter, verglichen mit den Heuschreckenarten, die er indizieren soll, sehr viel mobiler ist (JAKOBER & STAUBER 1987: 123), kann er bei entsprechendem Populationsüberschuß in anderen Gebieten entsprechende Lebensräume sehr schnell besiedeln, was den Heuschreckenarten nicht möglich ist.

Eine Indikation mit hoher Reliabilität ist daher nur in bestimmten Typen von ökologischen Raumeinheiten möglich, beispielsweise in relativ großflächigen Magerrasenkomplexen oder Landschaften mit einem guten Verbund von Magerrasen mit mittlerer Größe, weil in solchen Landschaften Extinktionen oder Besiedlungsvorgänge weniger stark durch stochastische Ereignisse geprägt sind. Der dargestellte Fall ist allerdings insofern ein schlechtes Beispiel, als das Vorkommen der in Frage kommenden Heuschreckenarten sicherlich effizienter durch eine einmalige Erfassung des tatsächlichen aktuellen Bestandes zu erbringen wäre.

Ein weiteres Problem stellt sich bei der Zuordnung sogenannter Biotopkomplexbewohner, insbesondere dann, wenn die Typen von ökologischen Raumeinheiten, die sich den Segmenten des Modells zuordnen lassen, auf einer niedrigen chorologischen Ebene angesiedelt sind. Sollte beispielsweise der Neuntöter der Hecke oder dem Magerrasen zugeordnet werden? Ideal wäre die Verwendung verschiedener chorologischer Ebenen (vgl. PFEIFER 1993: 67-70; ALTMOOS 1997: 70-77), so daß die den Klassen entsprechenden Raumausschnitte den Aktionsräumen der Arten angemessen sind. Ist das aus *praktischen* Gründen nicht möglich, wäre ein möglicher Ansatz, Schlüsselhabitate zu identifizieren (vgl. KOZAKIEWICZ 1995: 143; NEW 1997: 6). Ein extremer Fall, wo dies für die Naturschutzplanung praktisch immer notwendig ist, sind die Zugvögel. Sind die Schlüsselhabitate bei den im Planungsraum brütenden Arten nicht mit den Bruthabitaten identisch, ist eine Prognose der Überlebensfähigkeit erschwert (vgl. BAUER & BERTHOLD 1996: 590 f. und 595 f.)

Mit der Zuordnung der Arten zu den Segmenten des Modells ist die wichtigste Voraussetzung für die Auswahl der repräsentativen Artenkollektive geschaffen. Beim Auswahlvorgang selber sind jedoch wiederum einige Aspekte zu beachten, die im folgenden Kapitel beschrieben werden.

5.1.9 6. Schritt: Auswahl der repräsentativen Arten

Ziel dieses Kapitels ist es zu diskutieren, *welche* und *wieviele* Arten als Indikatoren ausgewählt werden sollten. Dafür sollen verschiedene Probleme angesprochen werden, deren Auftreten bei der Anwendung des dargestellten, prinzipiell deterministisch aufgebauten Modells zu erwarten ist, und es sollen Lösungsmöglichkeiten für die Probleme genannt werden.

Das Grundprinzip der Auswahl repräsentativer Arten anhand der mit Hilfe des dargestellten Modells abgegrenzten *Anspruchstypen* sollte nach der Erläuterung der einzelnen Arbeitsschritte auf der Hand liegen: Arten, denen in einem bestimmten Segment des Modells, das eine bestimmte Kombination von Umweltbedingungen repräsentiert, eine hohe Überlebensfähigkeit diagnostiziert wird, sollten einander repräsentieren können. Prinzipiell ist davon auszugehen, daß die Indikation von Arten durch andere Arten um so unzuverlässiger wird, je geringer die Überlebenswahrscheinlichkeit der einem bestimmten Segment zugewiesenen Arten ist. Dies gilt insbesondere dann, wenn es sich um Arten handelt, deren ökologische Amplitude sich nur in dem betrachteten Segment überschneiden.

Wenn in einem konkreten Raum die Umweltbedingungen herrschen, bei denen mehrere Arten eine hohe Überlebensfähigkeit aufweisen, sollte die Wahrscheinlichkeit hoch sein, daß die Arten dort gemeinsam anzutreffen sind. Dies trifft allerdings nur mit einigen Einschränkungen zu. Die Artenzusammensetzung eines konkreten Lebensraumes wird nämlich nicht nur von den aktuell gegebenen Umweltbedingungen bestimmt, sondern auch von den Extinktions- und (Wieder-)Besiedlungsprozessen, die ihrerseits von der Geschichte der Umweltbedingungen und dem Vorkommen der Arten in der Umgebung der betrachteten Fläche (Besiedlungspotential) beeinflußt werden. Sie hängt also nicht nur von aktuellen ökologischen, sondern auch von *historischen* Ursachen ab. Sollen also repräsentative Arten für den Arbeitsschritt der ‚Erfassung des Ist-Zustandes‘ ausgewählt werden, müßte dieser Zusammenhang grundsätzlich berücksichtigt werden.

Für die Einbeziehung des Besiedlungspotentials liegen bereits Vorschläge vor (vgl. KEDDY 1992: „species pools“; für die Einbeziehung des Besiedlungspotentials in der Naturschutzplanung siehe z. B. HAASE et al. 1992: 19-28, 1999: 14-16; SPEIGHT et al. 1998). Dieser Artenbestand stellt das Maximum dar, das für die Erstellung des Modells berücksichtigt werden muß. Für großräumige Planungsprobleme (z. B. auf der

Ebene eines Bundeslandes) liegen für einige Artengruppen in vielen Bundesländern bereits Atlanten vor, aus denen sich entsprechende Angaben zu den Artenbeständen in bestimmten ökologischen Raumeinheiten (z. B. in Naturräumen) ableiten lassen. Für andere Artengruppen ließen sich entsprechende Listen über Experten ermitteln. Je kleiner die betrachteten Räume sind, desto schwieriger kann die Einschätzung der jeweiligen Artenpotentiale sein, weil nicht alle Teilräume durch Experten gleich intensiv bearbeitet werden oder die Verbreitungsdaten nicht in der benötigten räumlichen Auflösung vorliegen. Andererseits steigt die Zuverlässigkeit (Reliabilität) der Prognose über die Artenzusammensetzung einer bestimmten Fläche mit abnehmender Größe des Raumes. Das dargestellte Problem ist irrelevant, wenn die Indikation nicht im Arbeitsschritt der ‚Erfassung des Ist-Zustandes‘ eingesetzt werden soll, sondern beispielsweise für die Erfolgskontrolle, und der Artenbestand bereits erfaßt ist. Handelt es sich jedoch um die Erfolgskontrolle einer „Biotopneuanlage“, muß das Besiedlungspotential wiederum berücksichtigt werden.

Ich möchte nun auf die Frage eingehen, *welche* Arten ausgewählt werden sollten. Je gröber die Skalierung der Überlebensfähigkeit der Arten und der Ausprägung der Umwelteigenschaften ist, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß durch die Unschärfen bei der Zuweisung der Arten zu den einzelnen Segmenten des Modells, die in Kap. 5.1.8 beschrieben ist, die Auswahl der Indikatoren unzuverlässig wird, weil nur noch Teile des Segments optimale Umweltbedingungen für bestimmte Arten repräsentieren. Eine Möglichkeit, mit dieser Unschärfe umzugehen, ist, bevorzugt die Arten auszuwählen, die die geringste ökologische Amplitude aufweisen, also die Arten, deren Überlebensfähigkeit sich bei bestimmten Veränderungen in ihrer Umwelt voraussichtlich am stärksten negativ verändert oder für deren Sicherung die umfangreichsten Maßnahmen ergriffen werden müssen (WILCOX 1984: 643; RECK et al. 1992: 350 f.; TRACY & BRUSSARD 1994: 205; RECK et al. 1994: 68; LAMBECK 1997: 851, 853; WALTER et al. 1998: 11).

Dabei treten jedoch gewisse Probleme auf, wenn relativ wenige Arten ausgewählt werden. Konzentriert man sich bei der *Erfassung des Ist-Zustandes* von Lebensgemeinschaften bereits auf die empfindlichsten Vertreter eines Anspruchstyps, so kann der Fall auftreten, daß diese Arten in bestimmten Lebensräumen gar nicht nachgewiesen werden können, ein großer Teil der übrigen Vertreter dieses Anspruchstyps aber sehr wohl vorkommt. Die Schlußfolgerung vom Fehlen der ausgewählten Indikatorarten auf das Fehlen der übrigen Arten eines Anspruchstyps ist in einem solchen Fall nicht möglich.

Abb. 15 verdeutlicht diesen Zusammenhang schematisch. Wählt man die Art 1 aus, ist Art 3 gar nicht und Art 2 nur sehr unvollständig repräsentiert. Ähnliches gilt bei Auswahl von Art 3. Wählt man Art 2 als Indikatorart, sind zwar die meisten Vorkommen von Art 1 und 3 repräsentiert, aber es gibt innerhalb der durch das Segment repräsen-

tierten Spanne von Umweltbedingungen viele Situationen, in denen zwar Art 2 zu erwarten ist, nicht aber die Arten 1 und 3. Die Schlußfolgerung „Wenn Art 2 vorkommt, sind auch die Arten 1 und 3 zu erwarten“ wird damit ebenfalls sehr unzuverlässig.

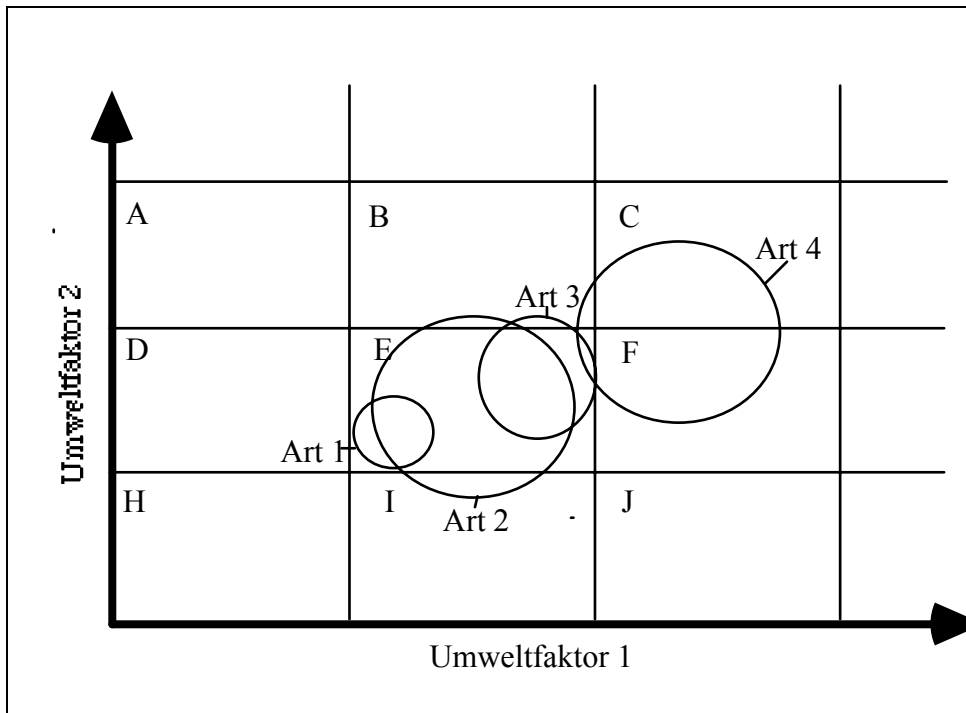


Abb. 15: Schema zur Zuordnung von Arten zu bestimmten, beobachterzentriert klassifizierten Umweltsituationen unter Berücksichtigung von zwei Umweltfaktoren als Grundlage für die repräsentative Auswahl von Indikatorarten

Die senkrechten und waagrechten Striche innerhalb der Abb. beschreiben die Grenzen der beobachterzentriert abgegrenzten Klassen von Umweltbedingungen; die Buchstaben bezeichnen die einzelnen Segmente.

Ein ähnlicher Fall kann auch bei der Auswahl von Ziel-Indikatorarten als Basis für die *Erfolgskontrolle* von Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen eintreten. So schildert ALTMOOS (1998: 150) am Beispiel des Birkhuhns in der Rhön, daß eine ausschließliche Messung des Erfolges der dort durchgeführten Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen anhand der Populationsentwicklung dieser Art zu Schlußfolgerungen führen würde, die bezogen auf das formulierte Zielsystem kaum als „mit ausreichender Sicherheit“ bezeichnet werden können. Die ergriffenen Maßnahmen mögen zwar für die Erhaltung oder Förderung der „Spitzenart“ Birkhuhn mangelhaft sein. Für die Arten, die durch das Birkhuhn repräsentiert werden sollen, muß dies aber keinesfalls gelten, weshalb dem Birkhuhn in diesem Fall die Validität als Zielindikator für die Erfolgskontrolle

abgesprochen werden muß. Weitere Beispiele können BERGER (1997: 75-77) und MARTIKAINEN (1998: 299) entnommen werden.

Sowohl die Auswahl einzelner, sehr „empfindlicher“ Arten (in Abb. 15 z. B. Art 1) als auch einzelner Arten mit relativ breiter ökologischer Amplitude (in Abb. 15 z. B. Art 2) wird also in vielen Fällen nur eine unzuverlässige Indikationsaussage ermöglichen (vgl. auch BAUMANN et al. 1999: 45). Eine hohe Qualität der Indikation ist allerdings zu erwarten, wenn diese „empfindlichen“ Ziel-Indikatorarten nach der Durchführung von Pflege- oder Entwicklungsmaßnahmen eine positive Bestandsentwicklung zeigen. In diesem Fall kann mit hoher Sicherheit davon ausgegangen werden daß ökologisch verwandte Arten ebenfalls eine positive Bestandsentwicklung aufweisen werden.

Vor der Auswahl repräsentativer Arten ist zu entscheiden, ob alle Arten, die einem Segment in dem Umweltmodell zugeordnet werden, in einer Gruppe zusammengefaßt werden sollen oder ob bei der Gruppenbildung zwischen unterschiedlicher Überlebensfähigkeit unterschieden werden soll oder muß. Die Entscheidung wird wiederum davon abhängen, ob auch Arten mit einer geringen Überlebensfähigkeit den Segmenten zugeordnet werden. Sind auch solche Arten berücksichtigt (Latenz- oder Senken-Habitate - PULLIAM 1988; STERNBERG 1995), dürfte eine Differenzierung in den meisten Fällen notwendig sein. Sind dagegen nur Arten zugeordnet, die einen bestimmten Schwellenwert überschreiten, wird die Notwendigkeit einer Differenzierung von der planerischen Problemstellung und der darüber festgelegten Qualität der Indikation abhängen.

Eine weitere Frage bei der Auswahl repräsentativer Arten ist, *wie viele Arten* ausgewählt werden müssen: einzelne Arten oder Systeme von Indikatorarten? Die Auswahl einzelner Arten läßt nur in Landschaften mit langfristig konstanten Umweltbedingungen oder gleichbleibendem Schwankungsregime und, großräumig betrachtet, geringer Variation der räumlichen Heterogenität eine ausreichende Qualität der Indikation erwarten („Naturlandschaften“). In solchen Fällen mag es ausreichend sein, einen extrem „empfindlichen“ Vertreter dieser Landschaft für die Zielkonkretisierung und Maßnahmenableitung oder die Erfolgskontrolle auszuwählen. Voraussetzung ist, daß mindestens eine Ressource dieser Art, bedingt durch Eingriffe, zu einem Mangelfaktor geworden ist, oder daß ein Faktor der physiologischen Umwelt so ungünstig ausgeprägt ist, daß die Art in der entsprechenden Landschaft gefährdet ist. Erholen sich die Bestände dieser Art als Antwort auf „Renaturierungsmaßnahmen“, könnte dies die Regeneration der charakteristischen Lebensgemeinschaft dieser Landschaft indizieren, *vorausgesetzt*, es haben sich durch die früheren Eingriffe nicht weitere Umweltfaktoren verändert, die durch die eingeleiteten Maßnahmen nicht kompensiert werden. Ein bekanntes Beispiel ist der Fleckenkauz (*Strix occidentalis*), der in Nordamerika als Zielart für naturnahe Nadelwälder ausgewählt wurde und die typische Lebensgemeinschaft dieser Wälder repräsentieren soll (vgl. dazu aber die Kritik von SIMBERLOFF 1998: 249). Weitere Bei-

spiele sind die nordamerikanische Spechtart *Picoides borealis* und der Florida-Panther (*Felis concolor coryi*) (TRACY & BRUSSARD 1994 und SIMBERLOFF 1998: 248-250).

Vorschläge zur Auswahl einzelner Indikatorarten stammen vor allem aus Nordamerika (WILCOX 1984; neuere Zusammenfassung in SIMBERLOFF 1998). In der Regel handelt es sich dabei um Wirbeltierarten mit großem Flächenanspruch, was einerseits dem Schirmarten-Konzept in seiner ursprünglichen Form geschuldet ist (siehe Kap. 5.4 - Kriterium des Flächenanspruches bei der Auswahl von Schirmarten), aber wohl auch der Attraktivität der Arten (vgl. Kriterien zur Auswahl attraktiver oder populärer Arten im Rahmen des Zielartenkonzeptes, HOVESTADT et al. 1993: 186) und den vergleichsweise guten Kenntnissen, die man von der Aut- und Populationsökologie dieser Arten hat. Die Auswahl der Arten erfolgt also zumindest teilweise nach *praktischen* Gesichtspunkten. Diese Kriterien sind für die praktische Umsetzung der Ziele des Naturschutzes relevant, ersetzen aber, wie in Kap. 2.2.2 betont, nicht die Kriterien, die die Validität und die Reliabilität der Indikatoren sicherstellen sollen (vgl. auch LANDRES 1992). Ein empirischer Beleg für die ungenügende Validität bei mangelnder Berücksichtigung dieser Kriterien findet sich bei ANDELMAN & FAGAN (2000).

In Kulturlandschaften lassen sich dagegen nicht einige wenige Umweltfaktoren isolieren, die von dem „Richtwert“ der Natürlichkeit abweichen. Natürlichkeit ist hier kein alleiniges und in vielen Fällen auch kein vorrangiges Ziel (*normenlogische* Ebene). Außerdem fehlen in den Kulturlandschaften „empfindliche“ Wirbeltierarten mit großen Flächenansprüchen in der Regel. Die zunehmende Fragmentierung intensiv genutzter Kulturlandschaften und die für viele Arten hohe Störungsintensität führt dazu, daß stochastische Einflüsse auf das Überleben von biologischen Einheiten und auf die Besiedlung verwaister oder neuentstandener Habitate zunehmen (eine ausführlichere Beschreibung dieses Zusammenhanges erfolgt unten). Wird in einer solchen Umweltsituation eine einzelne Arten mit relativ spezifischen Umweltansprüchen als Indikatorart ausgewählt, ist die Gefahr groß, daß diese Art in bestimmten Lebensräumen *nicht* nachgewiesen wird, die Arten, die sie indizieren soll, aber sehr wohl vorkommen, weil sie weniger spezifische Ansprüche haben und noch weiter verbreitet sind (siehe oben).

In der Diskussion um die Auswahl von repräsentativen Artenkollektiven, die im deutschsprachigen Raum in jüngerer Zeit vor allem im Zusammenhang mit dem Zielartenkonzept geführt wird¹¹², werden daher praktisch ausschließlich *Systeme von Indikatorarten* vorgeschlagen (LANDRES et al. 1988: 319 f.; RECK et al. 1992: 349; HOVESTADT et al. 1993: 184; RECK et al. 1994: 91; LAUNER & MURPHY 1994: 151 f.; MÜHLENBERG et al. 1996: 154-156.; ALTMOOS 1997: 68 f.; LAMBECK

¹¹² Vgl. aber auch Literatur zur Auswahl von Artengruppen für die Erfassung bei der Rahmen- und Eingriffsplanung (Kap. 1.1, Fußnote 2) sowie RECK & KAULE 1993: 162 f.

1997: 850, 854; SWENGEL & SWENGEL 1997: 142). Diese Empfehlung für die Auswahl von Indikatorartenkollektiven läßt sich auch über Abb. 15 begründen. Wie oben gezeigt wurde, führt weder die Auswahl einzelner Arten mit *spezifischen* Ansprüchen noch die Auswahl einzelner Arten mit relativ *unspezifischen* Ansprüchen zu einer befriedigenden *Zuverlässigkeit* der Indikation. Wählt man aber die beiden Arten 1 und 3 als Indikatoren, ist auch Art 2 vergleichsweise zuverlässig indiziert, wenigstens dann, wenn die Umweltfaktoren in Form von Gradienten ausgeprägt sind. Die verbleibende Unzuverlässigkeit dürfte in vielen Fällen für die Praxis vertretbar sein, weil die Arten mit der geringeren ökologischen Amplitude häufig auch die Arten mit der größeren Schutzpriorität sind.

Eine theoretische Möglichkeit, die Auswahl repräsentativer Arten zu optimieren, ist die Auswahl der Arten, deren Umweltansprüche an den Endpunkten eines Gradienten liegen. Ein Beispiel wäre die Auswahl einer Art, die auf offene Bodenstellen angewiesen ist und einer Art, die auf Büsche angewiesen ist, in einem Magerrasenkomplex mit der gesamten Sukzessionsreihe von Pionierstandorten bis zu Gebüschkomplexen (vgl. dazu RECK et al. 1994: 91¹¹³). Dies sei am Beispiel von Abb. 15 erläutert. Dort treten die Arten 1 bis 4 entlang eines Gradienten auf, wobei die Arten 1 und 4 an den Endpunkten des Gradienten lägen. Würde man diese beiden Arten auswählen, und kämen diese beiden Arten in einem bestimmten Raum vor, so die Vorstellung, wäre die Wahrscheinlichkeit hoch, auch die beiden anderen Arten dort vorzufinden. Auch für die Indikation bei Veränderungen würde sich dieser gedanklich Ansatz eignen: Solange diese beiden Arten noch auftreten, sollten auch die anderen beiden Arten noch vorhanden sein.

Diese Schlußfolgerung ist jedoch nur dann gültig, wenn die Umweltbedingungen, die zwischen den von den beiden Indikatorarten benötigten liegen, im Betrachtungsraum kontinuierlich verwirklicht sind. Außerdem müssen sie auf einer Mindestfläche verwirklicht sein, um das Überleben der Arten 2 und 3 gewährleisten zu können. Sind diese Bedingungen erfüllt, kann auf diesen Auswahlmodus zurückgegriffen werden. Allerdings ist zu bedenken, daß Abb. 15 einen für Darstellungszwecke stark vereinfachten Fall mit nur zwei relevanten Umweltfaktoren zeigt. In den meisten Fällen wird man es aber in der Naturschutzplanung mit einem mehrdimensionalen Faktorenraum zu tun haben, der die Identifizierung von relevanten Gradienten erschwert.

Bei der Festlegung des *Umfangs* der auszuwählenden Artenkollektive ist die gewünschte Qualität der Indikation zu berücksichtigen. Wie zu Beginn dieses Kapitels dargestellt, läßt sich die Artenzusammensetzung bestimmter Lebensräume nicht deterministisch aus den aktuellen Umweltbedingungen ableiten. Sie wird vielmehr auch durch die Ge-

¹¹³ „... die zwischen den Ansprüchen der Zielarten aufgespannten Übergänge führen zwangsläufig zur Bildung von ausreichend vielen Habitaten und Ökotonen, die dann als Lebensraum zur Verfügung stehen.“

schichte der Umweltbedingungen und durch die Besiedlungsgeschichte sowie die dadurch beeinflussten Extinktions- und Besiedlungsprozesse, also durch zumindest teilweise *stochastische* Ereignisse bestimmt. Um die *Zuverlässigkeit* der Indikation zu erhöhen, kann es sinnvoll sein, mehr Arten auszuwählen, als es nach Erstellung des Modells minimal notwendig wäre. Eine solche Vorgehensweise ist bei der Auswahl von Indikatoren bereits üblich (vgl. ELLENBERG et al. 1991: 29). Selbstverständlich muß für die Bestimmung des Umfangs der Indikatorensysteme auch die festgelegte Validität und Sensitivität berücksichtigt werden.

Der Einfluß stochastischer Ereignisse auf das Überleben der Arten steigt bei sonst gleichen Bedingungen mit abnehmender Populationsgröße (HOVESTADT et al. 1993: 88; CAUGHLEY 1994: 217-221). Für neugegründete Populationen haben stochastische Einflußfaktoren eine besonders große Bedeutung, weil diese Populationen in der Regel sehr klein sind. Auch die Verringerung der Populationsgröße mit abnehmender Flächengröße erhöht damit den Einfluß des Zufalls auf das Überleben von Populationen. Stochastische Prozesse nehmen aber noch über einen zweiten Mechanismus Einfluß auf die Zuverlässigkeit, mit der das Vorkommen von Populationen prognostiziert werden kann. Zunehmende Isolation, bezogen auf bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten (beobachterzentriert formuliert) bzw. auf die Habitate (organismenzentriert formuliert), verringert die Wahrscheinlichkeit, daß neu entstandene oder verwaiste Habitate besiedelt werden können. Dies wird durch die Zunahme von Störungsintensität und -häufigkeit oder durch abnehmende Lebensdauer von Lebensräumen verstärkt, weil Neu- oder Wiederbesiedlungsprozesse häufiger notwendig sind, oder, wie im letztgenannten Fall, weniger Zeit für eine Populationsneugründung und die Populationsentwicklung bleibt. Dieser Fall kann beispielsweise bei Pionierfluren auf Schlagflächen in Wäldern eintreten, wenn durch Nährstoffeinträge über die Luft die Sukzession beschleunigt wird.

Die genannten Umweltbedingungen, die den Einfluß des Zufalls auf das Vorkommen erhöhen, verringern die Möglichkeit für eine zuverlässige Indikation (vgl. auch LINDENMAYER 1999: 279). Sie wirken sich bei jungen Lebensräumen, wie beispielsweise Böschungen von Verkehrswegen und Abgrabungen, aber auch Kahlschlag- oder Sturmwurfflächen in Wäldern, besonders stark aus (vgl. z. B. ULLMANN & HEINDL 1986: 108, RATTAY-PRADE 1988: 179, HEINDL 1992: 223, OTTO 1992: 92, SAYER & SCHAEFER 1995: 352 f., TRÄNKLE 1997: 231-237 und RADEMACHER 2000: 39). Bei den Arten sind solche mit geringen Populationsgrößen oder geringer Verbreitung (im Betrachtungsraum seltene Arten), mit geringem Vermehrungspotential und geringer Vagilität oder ungünstigen passiven Verfrachtungsmechanismen am stärksten betroffen (vgl. RYTI 1992: 406-408). Die Wahrscheinlichkeit, daß bei einer singulären Indikationsaussage eine hohe Validität erreicht wird, sinkt dadurch.

Hinzu kommt, daß die Zuverlässigkeit der Indikation in einer Landschaft, die nach einem Fragmentierungsprozeß keine weiteren nennenswerten Veränderungen erfährt, in zeitlicher Hinsicht eingeschränkt sein kann. So wird ein Teil der Arten nach Eintritt der Fragmentierung zunächst noch auf fast allen bezüglich der übrigen Umweltbedingungen geeigneten Flächen vorkommen, dort aber bedingt durch Störungsereignisse, demographische oder genetische Stochastik schrittweise aussterben (Aussterbeschuld - TILMAN 1994 - oder Relaxation - BROWN 1971, PLACHTER 1991: 235).

Zu beachten ist auch, daß sich die Beziehungen zwischen der *Überlebenswahrscheinlichkeit* und der Stetigkeit in bestimmten Lebensraumtypen, und letztere ist entscheidend für die Zuverlässigkeit der Indikation bei der Erfassung des Ist-Zustandes, verschieben können. Denn die Stetigkeit mit der eine Art in geeigneten Lebensräumen auftritt, hängt auch von der *Wahrscheinlichkeit einer Wiederbesiedlung* im Falle einer Extinktion ab. Wie drei Absätze weiter oben beschrieben, nimmt die Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit ab, wenn die Isolation zunimmt. Geht man davon aus, daß pro Zeiteinheit ein bestimmter Prozentsatz der Lokalpopulationen ausstirbt, sinkt daher die Stetigkeit, mit der bestimmte Arten in geeigneten Lebensräumen auftreten, mit zunehmender Isolation geeigneter Habitats voneinander. Dies erhöht die Streuung der Stetigkeit in geeigneten Lebensraumtypen beim Vergleich ähnlicher Lebensraumkonstellationen. Außerdem steigt die Wahrscheinlichkeit, daß dies zu unterschiedlichen Dispersionsmustern von ökologisch ähnlichen Arten führt. Folge ist, daß die Reliabilität der Indikatorarten selbst bei gleicher Überlebenswahrscheinlichkeit von Lokalpopulationen mit zunehmender Fragmentierung sinkt (vgl. SWENGEL & SWENGEL 1999: 8). Wie oben gezeigt, wird dieser Zusammenhang zwischen Isolation und Zuverlässigkeit der Indikation durch gesteigerte Häufigkeit oder Intensität von Störungen verstärkt¹¹⁴. Insgesamt verringert dies die Möglichkeiten, alleine von der Überlebenswahrscheinlichkeit auf die Stetigkeit des Auftretens in bestimmten Lebensraumtypen zu schließen.

In der Gesamtbetrachtung ergibt sich aus den Ausführungen die Schlußfolgerung, daß es in der Regel für eine hohe Qualität der Indikation nicht ausreicht, einzelne repräsentative Arten auszuwählen, sondern es sind Systeme von Indikatorarten notwendig.

¹¹⁴ Die skizzierte Abnahme der Zuverlässigkeit der Indikation mit zunehmender Fragmentierung und Störung gilt allerdings nur eingeschränkt. Sie gilt nur für diejenigen Arten, die empfindlich auf eine Zunahme dieser Größen reagieren. Arten, die an solche Umweltbedingungen angepaßt sind, können in solchen fragmentierten Landschaften dennoch hohe Stetigkeiten in geeigneten Lebensraumtypen aufweisen. Allerdings ist die Wahrscheinlichkeit, daß zu diesen Arten naturschutzrelevante Arten gehören, d. h. Arten, für die *Schutzhandlungen* erforderlich sind, gering. Wenn die Störungshäufigkeit und -intensität und die Fragmentierung zu stark zunehmen, möglicherweise noch kombiniert mit einer starken räumlichen Korrelation der Störungen, kann es zum Aussterben von Arten in größeren Räumen kommen. Durch das Verschwinden dieser Arten können sich dann wieder Regelmäßigkeiten im Auftreten der verbliebenen mobilen oder gegenüber diesen Störungen unempfindlichen Arten einstellen.

Bislang habe ich mich mit der repräsentativen Auswahl von Arten auf der Basis von *Anspruchstypen* beschäftigt, die in der Naturschutzplanung in der Bedeutung, wie sie in Kap. 5.1.1 für diese Arbeit festgelegt wurde, nur im Arbeitsschritt der ersten Bestandsaufnahme einsetzbar sind. Im Rahmen von Planungen müssen aber in der Regel die Auswirkungen von Umweltveränderungen auf die Vorkommen von Pflanzen- und Tierarten oder auf die Lebensgemeinschaften abgeschätzt werden. Um Indikatorarten für die Arbeitsschritte der Wirkungsprognose¹¹⁵ und der Erfolgskontrolle auswählen zu können, müssen Gruppen ähnlicher Reaktion auf bestimmte *gerichtete* Umweltveränderungen gebildet werden, die entsprechend der Definition in Kap. 5.1.1. als *Reaktionstypen* zu bezeichnet sind. Wie in Kap. 5.1.3 erläutert, sind innerhalb des Modells nur Faktorenschwankungen berücksichtigt, nicht aber gerichtete Umweltveränderungen. Dennoch lassen sich über dieses Modell auch Reaktionstypen ermitteln. Dies soll anhand von Abb. 16 erläutert werden.

Gehen wir davon aus, daß eine Umweltveränderung prognostiziert wird, der ein Wechsel von Segment E zu Segment F entspricht. Die Arten 2, 4 und 5 wären sowohl unter den Umweltbedingungen überlebensfähig, die durch Segment E, als auch unter den Bedingungen, die durch Segment F repräsentiert werden. Sie könnten also zu einem Reaktionstyp zusammengefaßt werden. Demgegenüber kann Art 1 nur unter den durch Segment E beschriebenen, Art 3 nur unter den durch Segment F beschriebenen Umweltbedingungen überleben. Sie wären also jeweils einem eigenen Reaktionstyp zuzuordnen. Bei der erstgenannten Gruppe stellt sich nun die Frage, welche Arten als Indikatorarten ausgewählt werden sollten. Art 5 ist auf den ersten Blick als die Art zu erkennen, die sich am wenigstens als Indikatorart eignet, weil sie die stärksten Veränderungen tolerieren würde. Art 2 wäre insofern die höchste Zuverlässigkeit zuzusprechen, weil alle Veränderungen, die sie überlebt, auch Art 4 und Art 5 überleben könnten. Art 4 nimmt eine Mittelstellung ein, weil es Veränderungen gibt, die sie überleben würde, Art 2 aber nicht oder mit geringerer Wahrscheinlichkeit. Die Anspruchstypen lassen sich also keineswegs nur im Arbeitsschritt der Erfassung des Ist-Zustandes, sondern indirekt über die Auswahl der Reaktionstypen auch im Arbeitsschritt der Erfolgskontrolle einsetzen.

¹¹⁵ Für diesen Arbeitsschritt erscheint die Auswahl von Indikatorarten wenig sinnvoll, da Voraussetzung für deren Auswahl nach diesem Modell die Kenntnis der ökologischen Ansprüche der Arten ist. In diesem Arbeitsschritt läßt sich das Modell aber als Prognoseinstrument einsetzen. Die Auswahl von repräsentativen Arten kann allerdings für die vereinfachte Darstellung, also aus Gründen der Verständlichkeit, sinnvoll sein.

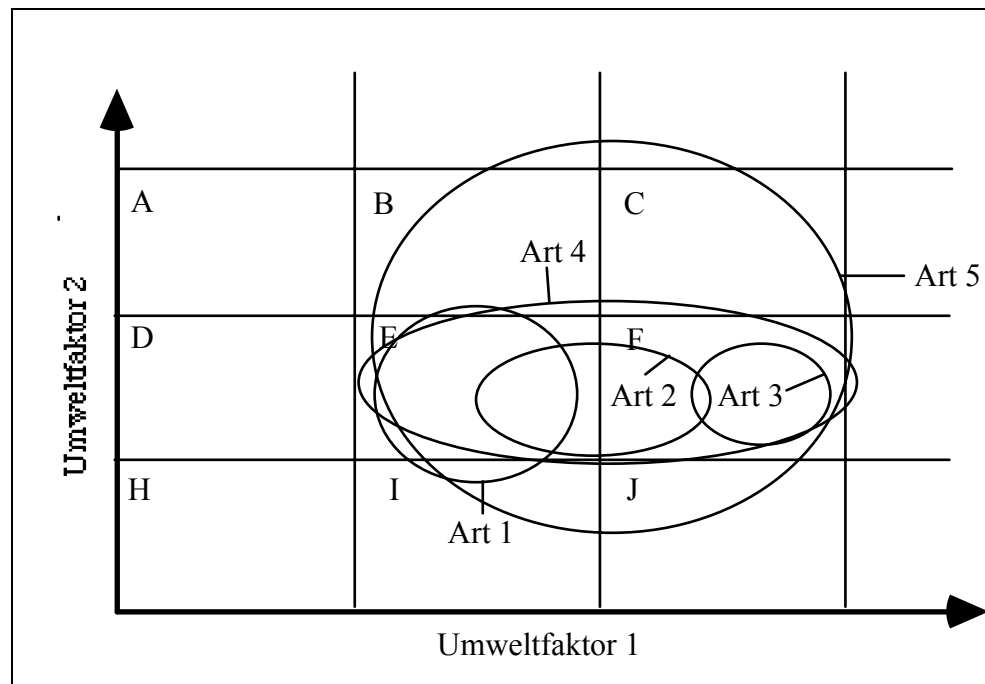


Abb. 16: Schema zur Ableitung von Reaktionstypen unter Berücksichtigung von zwei Umweltfaktoren

Die senkrechten und waagrechten Striche innerhalb der Abb. beschreiben die Grenzen der beobachterzentriert abgegrenzten Klassen von Umweltbedingungen; die Buchstaben bezeichnen die einzelnen Segmente.

Allerdings drängt sich die Frage auf, weshalb überhaupt noch Arten erfaßt werden sollen, wenn man die Arten bereits über die Umwelteigenschaften indizieren kann, die Erfassung geeigneter Umwelteigenschaften und entsprechend feine Skalierung vorausgesetzt. Dabei ist zunächst darauf hinzuweisen, daß die sich aus der Potentialzuweisung ergebende Artenliste in der Regel größer sein wird als die Liste der tatsächlich vorkommenden Arten auf einer konkreten Fläche mit diesen Umwelteigenschaften. Dies läßt sich durch die Geschichte der Fläche (Extinktion von Vorkommen), das Besiedlungspotential in der Umgebung und die unterschiedliche Fähigkeit der Arten, Flächen zu besiedeln, erklären. Um eine präzisere Prognose erstellen zu können, müßten diese Faktoren einbezogen werden, was aufgrund mangelnder Kenntnisse und des notwendigen Aufwandes in der Regel nicht möglich sein wird (*praktische* Rahmenbedingungen).

Werden Flächenbewertungen auf der Basis dieser Potentialabschätzung durchgeführt, wird man daher den Flächen möglicherweise eine höhere Bedeutung zumessen als ihnen aktuell aufgrund der festgelegten Wertzuweisungsregel tatsächlich zukommt (*normen-*

logische Ebene). Dies ist dann vernachlässigbar, wenn zwar aktuell kein Vorkommen existiert, die Fläche aber im Rahmen der Populationsdynamik zeitweise besiedelt wird und besonders, wenn sie zeitweise sogar für das Überleben der Lokal- oder Metapopulation entscheidend sein kann (STERNBERG 1995). Ist das nicht der Fall, kommt die Art in dem Raum beispielsweise gar nicht vor oder ist die Mobilität der Arten so gering, daß man eine Bedeutung für das Überleben der Lokal- oder Metapopulation mit hoher Wahrscheinlichkeit ausschließen kann, könnte das Entwicklungspotential der Fläche (sie könnte ja in Zukunft durch bestimmte Arten besiedelt werden) in die Bewertung einbezogen werden. Das ist aber nur gerechtfertigt, wenn die Fläche in einem Raum liegt, der als Vorrangfläche für den Arten- und Biotopschutz ausgewiesen ist (*normenlogische* Ebene). Ist das nicht der Fall, läge eine Überbewertung vor, die im Falle der Eingriffsregelung zu Fehlern bei der Variantenentscheidung und der Festlegung der Kompensationsmaßnahmen, im Falle naturschutzfachlicher Planungsverfahren zu Fehlern bei der Mittelverteilung führen kann, die die Effizienz des Arten- und Biotopschutzes reduzieren. Grundsätzlich ist einer Fläche mit einem aktuellen Vorkommen einer Art eine höhere Bedeutung für den Arten- und Biotopschutz zuzuordnen als einer Fläche mit einem Potential für das Vorkommen der Art.

Für die Erfassung des tatsächlichen Artenbestandes zu Beginn einer Planung spricht auch, daß eine Erfolgskontrolle nur möglich ist, wenn Kenntnisse über die vor Durchführung einer Maßnahme tatsächlich vorhandenen Arten und ggf. deren Bestandsgrößen vorhanden sind. Das Fehlen einer Art aus einer Gruppe von Arten mit ähnlichen Ansprüchen nach Durchführung einer Maßnahme (z. B. einer „Biotopneuanlage“) ist nur dann aussagekräftig, wenn die Art vorher auch vorkam.

Für die Entscheidung der Frage, ob auf die Erfassung von Arten bereits bei der Erfassung des Ist-Zustandes zu Beginn der Planung verzichtet und statt dessen auf eine Potentialabschätzung zurückgegriffen werden kann, müssen im Kontext der Naturschutzplanung auch *ökonomische* Aspekte berücksichtigt werden. Die Erfassung der Umweltbedingungen erfordert ebenfalls einen gewissen Aufwand. Wie zu Anfang dieses Kapitels dargestellt, muß die Skalierung der Umwelteigenschaften mit einer inhaltlichen Auflösung erfolgen, die für eine bestimmte Zuverlässigkeit ausreicht, mit der die Überlebensfähigkeit der Arten prognostiziert werden soll. Je feiner die Auflösung sein muß, desto höher wird in der Regel der Aufwand für die Erhebung der notwendigen Umwelteigenschaften. Bedenkt man zusätzlich die verbleibenden Unsicherheiten bei der Potentialzuweisung (siehe oben - Risiko einer fehlerhaften Bewertung), kann es effizienter sein, eine grobe Erfassung der Umwelteigenschaften vorzunehmen und ergänzend Indikatorarten zu erfassen.

Mit diesem Schritt ist die Beschreibung des Vorgehens bei der Auswahl repräsentativer Arten auf der Basis von Anspruchs- und Reaktionstypen abgeschlossen. Im nächsten Kapitel soll noch einmal zusammengefaßt werden, wo die Unterschiede zu den Modellen in der Ökologie liegen, die sich mit den Beziehungen zwischen den Umweltbedingungen und den biologischen Eigenschaften der Arten beschäftigen, die Anpassungswert für diese Umweltbedingungen haben (vgl. dazu die Beschreibung dieser Modelle in Kap. 5.1.2).

5.1.10 Vergleich mit den ökologischen Modellen, die nach Gesetzmäßigkeiten zwischen den Umweltbedingungen und den geeigneten ökologischen Strategien der Arten suchen

In Kap. 5.1.2 wurden einige Punkte genannt, die die Verwendbarkeit der dort besprochenen, aus der Ökologie stammenden Modelle für die repräsentative Auswahl von Arten in der Naturschutzplanung einschränken. Das Modell, auf dem das in diesem Kapitel vorgestellte Indikationsverfahren aufbaut, versucht, die dort beschriebenen Schwächen zu beheben. Dies geschieht durch:

- eine umfassendere und differenziertere Einbeziehung der zeitlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren;
- eine explizite, umfassende und differenzierte Einbeziehung der räumlichen Variabilität der materialen Umweltfaktoren;
- den Versuch einer umfassenden, aber dafür teilweise abstrakt gehaltenen (z. B. „Flexibilität der zeitlichen Realisierung von Lebensphasen“), teilweise in Form von ökologischen Eigenschaften (z. B. Potenz der Arten gegenüber Umweltfaktoren) erfolgenden Beschreibung der biologischen Eigenschaften;
- den Versuch einer absoluten und nicht relativen Zuweisung von ökologischen Strategien zu bestimmten Umweltbedingungen sowie einer umfassenden Zuweisung der ökologischen Strategien zu *allen* Segmenten des Modells, nicht nur zu den Extrempunkten des Modells;
- die Abgrenzung von Anspruchs- und Reaktionstypen, nicht von Strategietypen.

Als weitere Besonderheit des hier vorgestellten Modells sei die *explizite* Differenzierung zwischen einem unmittelbaren Bezug auf die Faktoren der physiologischen Umwelt und dem Bezug auf eine aggregierte Umweltbeschreibung, wie sie beispielsweise mit den synthetischen Begriffen der Störung, des Habitats und der Barriere vorliegen, die jeweils mehrere Eigenschaften der physiologischen Umwelt integrieren und die Umweltbeschreibung vereinfachen. Außerdem wird zwischen organismenzentrierter und beobachterzentrierter Beschreibung der Umwelt differenziert und es werden konkrete

Transformationsschritte zur wechselseitigen Überführung ineinander vorgeschlagen. Die beobachterzentrierte Beschreibung drückt sich in der Möglichkeit aus, indikatorische Umwelteigenschaften zu verwenden, die nicht der physiologischen Umwelt der betrachteten Arten angehören, und in der Skalierung dieser Umwelteigenschaften. Im Unterschied zu einigen der ökologischen Modelle werden die biotischen Faktoren nicht gesondert im Modell ausgewiesen, sondern sind in die Achse „Materiale Umwelteigenschaften“ integriert (vgl. PEUS 1954: 275).

Ein entscheidender Unterschied zwischen dem hier dargestellten Modell und den in Kap. 5.1.2 analysierten liegt in dem Zweck des Modells. Während die dort besprochenen Modelle anstreben, *Gesetzmäßigkeiten* zwischen den Umweltbedingungen und den biologischen Eigenschaften darzustellen, die als geeignete Anpassungen an diese Umweltbedingungen anzusehen sind, strebt das hier vorgestellte Modell *singuläre* Aussagen über die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten unter bestimmten, beobachterzentriert beschriebenen Umweltbedingungen an. Dafür ist eine hohe Zuverlässigkeit der auf die Umweltbeschreibung aufbauenden Prognose der Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten notwendig. Prognostiziert werden soll die konkrete Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft mit allen vorkommenden oder ausgewählten Arten oder aber die Veränderung der Artenzusammensetzung bei bestimmten Veränderungen der Umwelt dieser Arten.

5.1.11 Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung

Zu Beginn des Kapitels sei darauf hingewiesen, daß die Grundstruktur des dargestellten Modells sich nicht nur für die Auswahl von Indikatorarten, sondern auch für die Potentialabschätzung und die Prognose der Reaktion von biologischen Einheiten auf Veränderungen der Umweltfaktoren eignet, die bei der Umsetzung einer Planung zu erwarten sind. Betrachtet wird hier jedoch primär seine Bedeutung für die Auswahl repräsentativer Arten.

Eine allgemeine Voraussetzung für eine hohe Qualität der Indikation ist, daß die folgenden im Modell gemachten *Annahmen* zutreffen:

1. Schritt: Identifizierung von Schlüsselfaktoren

- Pro Art gibt es nur wenige Schlüsselfaktoren und diese sind innerhalb gewisser Grenzen (beschrieben durch Typen von ökologischen Raumeinheiten) auch bei unterschiedlichen Umweltbedingungen immer wieder die gleichen.

5 Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten

- Viele Arten haben identische Schlüsselfaktoren, d. h. es lassen sich generelle Schlüsselfaktoren für bestimmte Artengruppen und bestimmte Lebensraumtypen ermitteln.

4. Schritt: Identifizierung von biologischen Eigenschaften, die die Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen

- Die ökologischen Eigenschaften der Arten gegenüber bestimmten Umweltfaktoren werden in der Regel durch die anderen Umweltfaktoren, mit Ausnahme der Konkurrenz bei bestimmten taxonomischen oder ökologischen Artengruppen, nicht so stark beeinflusst, daß eine Differenzierung der ökologischen Eigenschaften je nach Kombination der Umweltbedingungen notwendig ist. Dies gilt insbesondere für eine sehr grobe Charakterisierung der ökologischen Potenz (Beispiel: oligostenotherm).
- Es lassen sich *einzelne* oder wenige ‚Schlüsselphasen‘ oder ‚Schlüsselhabitate‘ identifizieren, die die ökologischen Eigenschaften einer Art entscheidend bestimmen und daher für die Charakterisierung der entsprechenden ökologischen Eigenschaft herangezogen werden können.
- Der Einfluß des Geschlechts auf die ökologischen Eigenschaften kann vernachlässigt werden.
- Die durch die genetische Variabilität bedingte Variation in den ökologischen Eigenschaften ist für relativ lange Zeiträume und große Räume (z. B. planare und kolline Stufe des westlichen Mitteleuropas) vernachlässigbar.
- Über Faustregeln lassen sich die realisierten biologischen Eigenschaften i. e. S. unter bestimmten Umweltbedingungen *ausreichend genau* abzuschätzen.

5. Schritt: Zuordnung der Arten zu den beobachterzentriert definierten Klassen von Umweltsituationen

- Es lassen sich *Schlüsselprozesse* oder *Schlüsselphasen* unter den Lebensprozessen und Lebensphasen identifizieren, die bei bestimmten Kombinationen von Umweltbedingungen das Überleben entscheidend bestimmen.

In Fällen, wo diese Annahmen ganz offensichtlich nicht zutreffen (z. B. Auftreten von Ökotypen, die sich bezüglich der ökologischen Eigenschaften oder der biologischen Eigenschaften i. e. S. sehr stark unterscheiden) muß dies bei der Ausarbeitung des realistischen Modells für einen konkreten Planungsfall berücksichtigt werden. Als weitere Voraussetzung ist zu nennen, daß die bei der Konkretisierung des Modells verwendeten *Vereinfachungen* adäquat sind (vgl. die Auswahl von Schlüsselfaktoren in Kap. 5.1.4, die Ermittlung indikatorischer Umwelteigenschaften in Kap. 5.1.5.1 und die in

Kap. 5.1.5.3 vorgeschlagenen Möglichkeiten zur Vereinfachung). Diese dürfen die Qualität, mit der die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten prognostiziert werden soll, also nicht unter das angestrebte Maß senken. Bei der Erläuterung des Modells wurde an einigen Stellen auf die Möglichkeit oder Notwendigkeit hingewiesen, auf *Expertenurteile* zurückzugreifen, um die Komplexität des Arbeitsvorganges reduzieren zu können oder fehlendes systematisches Grundlagenwissen zu kompensieren. Dies war der Fall bei:

- der Identifizierung von Schlüsselfaktoren (Kap. 5.1.4),
- der Abschätzung der Ausprägung der biologischen Eigenschaften der Arten (Kap. 5.1.7.5) und
- der Abschätzung der Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen (Kap. 5.1.8).

Dabei ist zu bedenken, daß auch Experteneinschätzungen fehlbar sind. Ein Anliegen des hier dargestellten Modells ist es, einen Beitrag dazu zu leisten, die Fehlerwahrscheinlichkeit von Expertenurteilen zu verringern. Um dies zu erreichen, werden einerseits die teilweise komplexen kausalen Zusammenhänge skizziert. Andererseits werden die Umweltfaktoren, deren Berücksichtigung bei der Prognose der Überlebensfähigkeit wichtig sein kann, in Form einer Checkliste zusammengestellt. Anhand dieser Checkliste kann durch den Experten geprüft werden, ob er bei seiner intuitiv auf der Basis der Erfahrung getroffenen Einschätzung der Überlebensfähigkeit möglicherweise wichtige Umweltfaktoren unberücksichtigt gelassen hat. Gleichzeitig soll mit Hilfe des dargestellten Ablaufschemas die Ableitung der Überlebensfähigkeit und die Auswahl der Indikatorarten einer begrenzten Formalisierung zugänglich gemacht werden.

Ich werde nun die in der Einleitung zu Kap. 5 genannten Aspekte betrachten, die bei der Beantwortung der Frage, inwieweit sich Arten durch andere Arten indizieren lassen, berücksichtigt werden müssen.

Welche Ziele laut Bundesnaturschutzgesetz können die durch dieses Indikationsverfahren ausgewählten Arten indizieren?

Grundsätzlich können über dieses Indikationsverfahren sowohl die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft mit den für einen bestimmten Lebensraumtyp charakteristischen Arten (Zielbezug: ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘) als auch das Vorkommen von Arten mit hoher Schutzpriorität (Zielbezug: ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘) in einem bestimmten Raum indiziert werden. Allerdings ist davon auszugehen, daß der Einsatz dieses Indikationsverfahrens für die Indikation der charakteristischen Lebensgemeinschaft einen relativ hohen Aufwand erfordert, weil mehr Arten indiziert werden müssen als bei

der Indikation von Arten mit hoher Schutzpriorität. Entsprechende ökonomische Untersuchungen, mit deren Hilfe diese Aussage abgesichert und detailliert werden könnte, stehen noch aus.

Welche organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften lassen sich indizieren?

Die am wenigstens sensitive Indikation bei der Erfassung des Ist-Zustandes ist die Indikation des *Vorkommens* der anderer Arten (Präsenz-Absenz-Werte). Dabei kann aus dem Fehlen *einzelner* Arten wegen der stochastischen Einflüsse auf Extinktions- und Besiedlungsprozesse nicht auf das Fehlen anderer Arten geschlossen werden. Werden jedoch ausreichend große Artenkollektive als Indikatoren herangezogen (vgl. Kap. 5.1.9 - Festlegung der Zahl der Indikatorarten), sollten sich bei einem Fehlen dieser Arten mit einer gewissen Zuverlässigkeit auch Aussagen über das Fehlen der indizierten Arten ableiten lassen.

Bei entsprechend feiner Skalierung der Umweltbeschreibung, vorhandenen Informationen zur Geschichte der Umweltbedingungen in dem betrachteten Raum und zum Besiedlungspotential könnten sich näherungsweise, d. h. in Form einer mehr oder weniger groben ordinalen Skalierung, beispielsweise auch die Populationsgröße oder die Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten und deren Entwicklung indizieren lassen, beispielsweise im Rahmen der Erfolgskontrolle. Für die Größe ‚Populationsentwicklung‘ wird diese Einschätzung durch die Ergebnisse unterstützt, die im Rahmen des Monitorings der Populationen von Tagfalterbeständen in Großbritannien erzielt wurden (POLLARD & YATES 1993: z. B. 174-189, 203-216). Allerdings kann eine Abschätzung dieser Größen zumindest im Arbeitsschritt der Erfassung des Ist-Zustandes zu Beginn einer Planung möglicherweise effizienter durch eine Experteneinschätzung erfolgen. Auch die Dispersion einer Lokalpopulation oder einer Metapopulation sollte sich näherungsweise über Indikatorarten abschätzen lassen (für Einschränkungen siehe oben: fragmentierte Landschaften). Für genauere und stärker differenzierte Aussagen sind ergänzende Untersuchungen notwendig. Aus Gründen der Übersichtlichkeit werde ich mich bei den weiteren Erläuterungen überwiegend auf Präsenz-Absenz-Werte und die Überlebensfähigkeit beschränken.

Welche räumlichen Bezugsebenen sind für die Auswahl der Indikatorarten über dieses Verfahren geeignet?

Mit zunehmender Größe und Komplexität der räumlichen Bezugseinheiten, also mit dem Wechsel in höhere Ebenen der chorologischen Hierarchie, steigt der Aufwand für die Erstellung des Modells oder der Zwang zu Vereinfachungen (z. B. zur Wahl einer

höheren Ebene der klassifikatorischen Hierarchie). Außerdem muß davon ausgegangen werden, daß die methodischen und technischen Möglichkeiten der Informationsverarbeitung begrenzt sind. Unter Berücksichtigung solcher Zwänge wird davon ausgegangen, daß dieses Indikationsverfahren vor allem für räumliche Bezugseinheiten geeignet ist, die den unteren Ebenen einer chorologischen Hierarchie zuzuordnen sind, also für die Bezugsebenen, die in der deutschen Naturschutzliteratur meist mit den Begriffen „Biotop“ und „Biotopkomplex“ bezeichnet werden. Zur Absicherung und ggf. Differenzierung dieser Aussagen sind ebenfalls ergänzende Untersuchungen durchzuführen.

Welche Qualität (Validität, Reliabilität und Sensitivität) läßt sich mit dem dargestellten Indikationsverfahren erreichen?

Validität

Im Falle einer Skalierung der Überlebensfähigkeit in Form von alternativen Merkmalen läßt sich die Validität dadurch angeben, wieviele der Arten, die einem bestimmten Segment des Modells zugeordnet werden, durch die Indikatorarten durchschnittlich indiziert werden. Bei ordinaler Skalierung der Überlebensfähigkeit ist die Ableitung der Validität aus den Anspruchsprofilen der Arten komplizierter. Dieser Fall wird durch Abb. 17 verdeutlicht. Die Überlebensfähigkeit oder genauer, die Überlebenswahrscheinlichkeit, wird in 4 Klassen geschätzt: I = 67-100% (dicke Strichstärke; optimal); II = 33-66 % (mittlere Strichstärke; suboptimal); III = 1-33% (dünne Strichstärke; marginal); IV = 0 % (alle Bedingungen, die außerhalb des größten Ovals liegen; pessimal). Die Validität der ausgewählten Indikatoren ließe sich dadurch angeben, *wieviele* Arten, ggf. auch *welche* Arten welcher Schutzpriorität, mit welcher Überlebensfähigkeit repräsentiert sind. Im dargestellten Beispiel würden sich, wenn man bei der Indikatorart jeweils von einer Überlebenswahrscheinlichkeit von mehr als 66% ausgeht, folgende Validitäten ergeben:

Art 1: Art 2 in Stufe II (suboptimal) und Art 3 in Stufe III (marginal)

Art 2: Art 1 und 3 in Stufe II bis III (suboptimal bis marginal)

Art 3: Art 1 nicht und Art 2 in Stufe II (suboptimal)

Die geringste Validität hätte in diesem Fall Art 3, während die Arten 1 und 2 eine ähnliche und gleichzeitig eine höhere Validität als Art 3 hätten. Die höchste Validität wäre bei einer Kombination der Arten 1 und 3 zu erwarten, relativ kontinuierliche und gleichmäßige Verwirklichung der Umweltbedingungen im Planungsraum bzw. auf den Untersuchungsflächen vorausgesetzt.

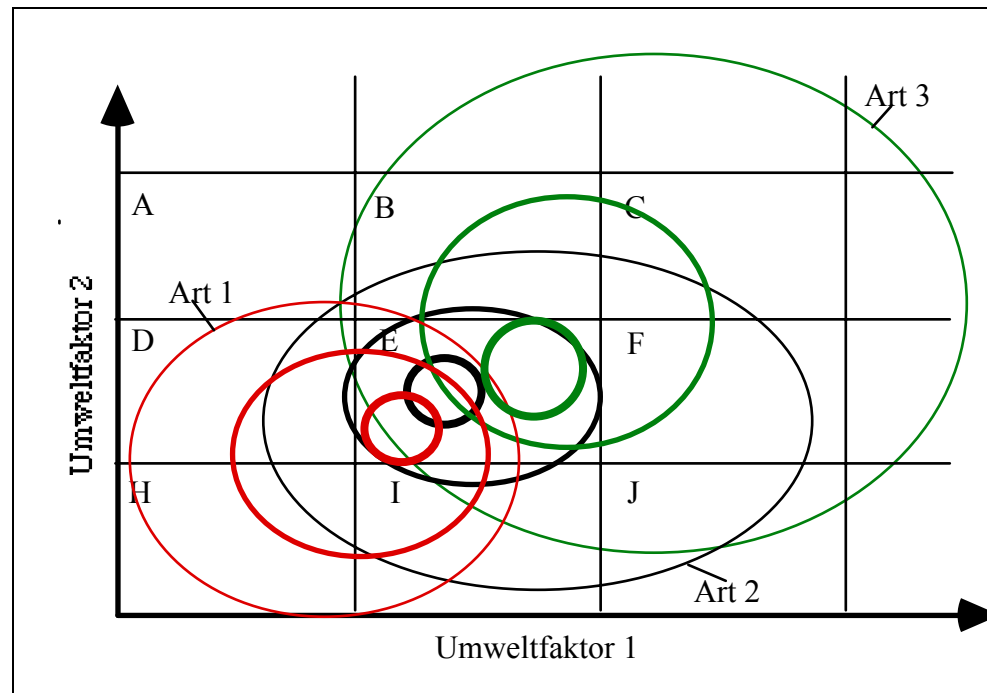


Abb. 17: Schema zur Zuordnung von Arten zu den beobachterzentriert klassifizierten Umweltbedingungen unter Berücksichtigung von zwei Umweltfaktoren und bei ordinaler Skalierung der Überlebenswahrscheinlichkeit

Die senkrechten und waagrechten Striche innerhalb der Abb. beschreiben die Grenzen der beobachterzentriert abgegrenzten Klassen von Umweltbedingungen; die Buchstaben bezeichnen die einzelnen Segmente. Die Dicke der Striche drückt die Überlebenswahrscheinlichkeit aus: Der dünnste Strich grenzt die Bedingungen ein, bei der die Art überhaupt eine Überlebenschance hat (Überlebenswahrscheinlichkeit größer als 0), der mittlere Strich die Bedingungen mit einer mindestens 33 %igen Überlebenswahrscheinlichkeit und der dicke Strich die Bedingungen mit einer mindestens 66 %igen Überlebenswahrscheinlichkeit.

Eine einfache Ableitung der Validität der Indikatorarten aus den Anspruchsprofilen, wie sie in Kap. 5.1.9 in den Abbildungen 15 und 16 dargestellt sind, ist wegen des Einflusses stochastischer Ereignisse und der in der Realität teilweise nicht kontinuierlichen Verwirklichung der im Modell berücksichtigten Umweltbedingungen (vgl. Kap. 5.1.9) nicht möglich. Dies kann am Beispiel von Abb. 15 verdeutlicht werden. Treten im betrachteten Raum beispielsweise nur Bedingungen auf, die zwischen denen liegen, die von den stenöken Arten 1 und 3 benötigt werden, muß der Art 2 jegliche Validität als repräsentative Art abgesprochen werden. Das bedeutet, daß die Validität der ausgewählten Indikatorarten nicht nur von den Beziehungen zwischen den Umweltbedingungen und der Überlebensfähigkeit abhängt, sondern auch davon, wie die Umweltbedingungen im Planungsraum räumlich verwirklicht sind. Zwei Fragen sind dabei zu stellen:

Sind die Umweltbedingungen kontinuierlich oder diskret realisiert? Wie sind die Flächenanteile, mit denen die verschiedenen Umweltbedingungen vertreten sind?

Reliabilität

Die Reliabilität einer Indikatorart oder eines Indikatorartenkollektives gibt im Falle einer Skalierung der Überlebensfähigkeit in Form alternativer Merkmale (Präsenz-Absenz-Werte) und der Betrachtung von lediglich zwei Arten an, in wievielen Fällen die Wiederholung einer Indikation erfolgreich ist (z. B.: Art x indiziert Art y in 70 % aller Fälle). Sollen dagegen mehr als zwei Arten indiziert werden und wird die Überlebensfähigkeit wiederum in Form von Präsenz-Absenz-Daten angegeben, gibt die Reliabilität die Schwankungsbreite der bei Vorkommen eines bestimmten Indikatorartenkollektivs tatsächlich auftretenden Zahl von indizierten Arten an (z. B.: „Der Anteil der tatsächlich auftretenden Arten an der Gesamtzahl der bei Auftreten eines bestimmten Indikatorartenkollektivs zu erwartenden Arten schwankt zwischen 75 und 100 %“). Dies kann auch über ein Streuungsmaß angegeben werden, das die Abweichungen von der durchschnittlich indizierten Zahl von Arten angibt.

Auch bei der Reliabilität wird die Ableitung aus den Anspruchsprofilen der Arten bei ordinaler Skalierung der Überlebenswahrscheinlichkeit komplizierter. Zunächst nimmt mit abnehmender Überlebenswahrscheinlichkeit unter bestimmten Umweltbedingungen auch die Stetigkeit in Lebensräumen mit den entsprechenden Bedingungen ab. Wenn sich nun die Isolinien zweier Arten überschneiden, die die Umweltbedingungen umfassen, bei denen die Arten eine Überlebenswahrscheinlichkeit von 33-66 % haben, die Isolinien, die die *optimalen* Umweltbedingungen umfassen (Überlebenswahrscheinlichkeit größer als 66 %) jedoch nicht, kann nur von einer mittleren Zuverlässigkeit ausgegangen werden.

In Abb. 17 ist dies bei den Arten 2 und 3 näherungsweise der Fall. Hohe Zuverlässigkeit der Indikation ist zu erwarten, wenn sich die optimalen Umweltbedingungen verschiedener Arten weitgehend decken oder wenn Indikatorenkollektive ausgewählt werden, deren optimale Umweltbedingungen einen Bereich abdecken, der weiteren Arten günstige Überlebensbedingungen bietet. In Abb. 17 ist dies bei den Arten 1 und 3 der Fall, die die Art 2 mit hoher Reliabilität repräsentieren könnten: Bei einem Vorkommen der Arten 1 und 3 ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auch Art 2 zu erwarten (vgl. aber wiederum die in Kapitel 5.1.9 beschriebene Einschränkung bei der Auswahl von Indikatorarten, deren Umweltansprüche an den Endpunkten von Gradienten liegen).

Die Reliabilität der ausgewählten Artenkollektive wird von der Zahl der berücksichtigten Umweltfaktoren, von der inhaltlichen und räumlichen Auflösung der Umweltbeschreibung, von der Skalierung der Überlebensfähigkeit und davon, *wieviele* und *welche* Arten als Indikatorarten ausgewählt werden, beeinflusst. Inwieweit die Reliabilität

dadurch beeinflusst wird, wieviele und welche Arten ausgewählt werden, wurde bereits im Kap. 5.1.9 anhand der Abb. 15 und 16 und oben anhand von Abb. 17 verdeutlicht. Ich möchte mich hier auf den Einfluß der Zahl der berücksichtigten Umweltfaktoren und deren Skalierung konzentrieren. Beispielsweise sind bei einer sehr groben Umweltbeschreibung, wie sie in der Praxis der Landschaftsplanung vielfach üblich ist (z. B. nur Differenzierung nach Wald, Grünland, Acker, Siedlung etc.), die Möglichkeiten sehr begrenzt, repräsentative Artenkollektive *geringer Größe*, aber *hoher Reliabilität* auszuwählen. Die Zahl der Indikatorarten ließe sich durch Zusatzangaben, im Falle der Wälder beispielsweise zur Baumartenzusammensetzung, zum Alter der Bestände und der Bodenfeuchtigkeit je nach Artengruppe mehr oder weniger deutlich eingrenzen. Es sei in diesem Zusammenhang auf die Notwendigkeit verwiesen, die gemäß Kap. 5.1.4 ermittelten Schlüsselfaktoren bei der Erstellung des Kartierungsschlüssels für die Erfassung der ökologischen Raumeinheiten zu berücksichtigen (vgl. auch die Ausführungen zur Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten in Kap. 6).

Wie in Kap. 5.1.9 erläutert, in dem die Auswahl der repräsentativen Arten beschrieben wird, nimmt die Reliabilität der Indikatorarten mit dem Fragmentierungs- und Störungsgrad ab. Bei jungen Lebensräumen (z. B. Böschungen an Verkehrswegen und Hochwasserschutzdeiche, Abgrabungen) sowie bei der Erfolgskontrolle von Biotopneuanlagen in solchen Landschaften muß daher mit einer besonders geringen Zuverlässigkeit von Indikatorarten gerechnet werden. Auf den Einfluß der bei der Erstellung des Modells gewählten Vereinfachungen soll hier nicht weiter eingegangen werden, da dies bereits verschiedentlich erwähnt und auch erläutert wurde (vgl. Ausführungen zur Frequenz in Kap. 4.2.1.3 und zur räumlichen Variabilität in Kap. 5.1.6).

Sensitivität

Die Sensitivität beschreibt, wie genau die Eigenschaften der betrachteten biologischen Einheiten der indizierten Arten durch die Indikatorarten angezeigt werden. Sie hängt von der Skalierung der Eigenschaften der biologischen Einheiten, also von der Skalierung von Indikans und Indikandum, und von der ökologischen Amplitude der Arten ab. Der erstgenannte Zusammenhang soll am Beispiel der populationsbezogenen Eigenschaften ‚Populationsdichte‘ oder ‚Populationsgröße‘ und mit Hilfe von Abb. 18 erläutert werden.

Die in Abb. 18 exzentrisch angeordneten Kreise und Ovale beschreiben unterschiedliche *durchschnittliche* Populationsdichten der drei dargestellten Arten (und damit bei gleicher Flächengröße auch unterschiedliche durchschnittliche Populationsgrößen). Bei maximaler Populationsdichte von Art 1 könnte nun beispielsweise geschlossen werden, daß Art 3 nur mit einer sehr geringen Populationsdichte, Art 2 aber mit einer mittleren Populationsdichte zu erwarten ist (vorausgesetzt die Art kommt dort vor).

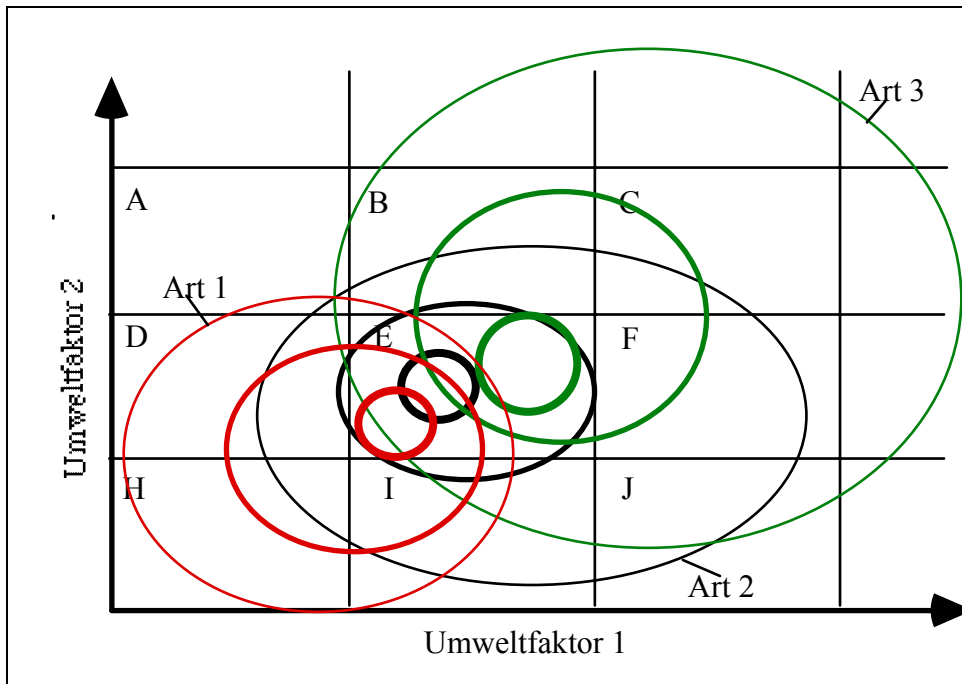


Abb. 18: Schema zur Zuordnung von Arten zu den beobachterzentriert klassifizierten Umweltbedingungen unter Berücksichtigung von zwei Umweltfaktoren und bei ordinaler Skalierung der durchschnittlichen *Populationsdichte*

Die Populationsdichte ist innerhalb des innersten Kreises maximal und zwischen äußerstem und mittlerem Kreis minimal. Außerhalb des äußersten Kreises ist ein Vorkommen nicht möglich.

Kombinierte Betrachtung von Validität, Reliabilität und Sensitivität

Es ist davon auszugehen, daß eine Indikation mit hoher Validität und Reliabilität schwieriger wird, wenn der Indikationsanspruch detaillierter (sensitiver) wird. Bei höheren Anforderungen an die Sensitivität werden daher mehr Indikatorarten für die gleiche Validität und Reliabilität benötigt. Sollen Validität und Reliabilität bei gleicher Sensitivität maximiert werden, müssen mehr Indikatorarten berücksichtigt werden. Beispielsweise wäre es in dem durch Abb. 18 dargestellten Fall ideal, wenn man nicht alle drei Arten erfassen will oder kann, die Arten 1 und 3 als Indikatorarten auszuwählen, wodurch Art 2 mit hoher Validität und Reliabilität repräsentiert wäre.

Je geringer die ökologische Amplitude der ausgewählten Arten und je geringer die Überschneidung zwischen deren ökologischen Potenzialen ist, desto mehr Arten müssen für die gleiche Validität der Indikation ausgewählt werden, es sei denn, die oben dargestellte Vereinfachung, Arten auszuwählen, deren Ansprüche an den Endpunkten von

Gradienten liegen, ist einsetzbar. Andererseits ist die Reliabilität bei ausschließlicher Auswahl euröcker Arten reduziert, insbesondere für die Indikation der stenöken Arten (vgl. BAUMANN et al. 1999: 41, 44).

Voraussetzung für hohe Validität, Reliabilität *und* Sensitivität bei gleichzeitig hoher Effizienz der Indikation sind:

- die Berücksichtigung der wichtigen Umweltfaktoren bei der Erstellung des Modells
- eine ausreichende inhaltliche und räumliche Auflösung der Umweltbeschreibung
- eine ausreichend feine Skalierung der Eigenschaften der biologischen Einheiten der Indikatorarten und der indizierten Arten
- die optimierte Auswahl der Indikatorarten und die Auswahl einer ausreichenden Zahl von Indikatorarten.

Wie groß ist der Gültigkeitsbereich eines repräsentativen Artenkollektives, das über dieses Indikationsverfahren ausgewählt wurde?

Entsprechend der bei der Beschreibung des Modells genannten Beschränkung sind folgende Einschränkungen des Gültigkeitsbereiches der ausgewählten Indikatoren zu beachten:

- Der Gültigkeitsbereich ist auf die *Umweltsituationen* beschränkt, für die das Modell erstellt wurde, weil die ermittelten Schlüsselfaktoren nur begrenzt auf andere Kombinationen von Umweltbedingungen übertragbar sind (vgl. BLOCK et al. 1987: 268 und LANDRES et al. 1988: 324). Dies kann nicht nur den räumlichen, sondern auch den zeitlichen Gültigkeitsbereich einschränken (z. B. THINGSTAD 1999: 145).
- Der Gültigkeitsbereich ist auf eine bestimmte *Problemstellung* oder auf einen bestimmten Typ von Problemstellung beschränkt, weil das Indikandum (hängt z. B. davon ab, welches Ziel operationalisiert werden soll), die geforderte Qualität der Indikation und die gewählten Vereinfachungen von der Problemstellung abhängen.
- Der Indikationsanspruch ist zunächst nur für die *Arten* oder *Artengruppen* gültig, die bei der Ermittlung der Schlüsselfaktoren und der biologischen Eigenschaften i. e. S. berücksichtigt wurden. Inwieweit er sich auf andere Artengruppen übertragen läßt, ist zu prüfen.
- Je gröber die Umweltbeschreibung (z. B. Differenzierung Wald - Acker - Grünland) und der organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften, die indiziert werden sollen (z. B. Präsenz-Absenz-Werte), ist, desto breiter ist der Gültigkeits-

bereich der Indikationsaussage. Die durch eine grobe Skalierung der Umweltbeschreibung und der organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften möglichen Indikationsaussagen haben jedoch eine geringere Qualität und dürften daher häufig trivial sein (Beispiel: Wenn in einem Wald mittleren Alters der Buntspecht nachgewiesen wird, sind auch Buchfink und Kohlmeise zu erwarten). Sie wären durch Potentialaussagen einfacher zu erbringen.

- Der räumliche Gültigkeitsbereich der ausgewählten Indikatorarten kann durch den Einfluß des *Besiedlungspotentials* (unterschiedliche großräumige¹¹⁶ und kleinräumige Verbreitung der Arten) und der *Geschichte der Umweltbedingungen* eingeschränkt werden. Um die Reliabilität hoch zu halten, müßte der Gültigkeitsbereich eingeschränkt und die Auswahl der Indikatorarten an die regionale oder lokale Situation angepaßt werden. Das ist zumindest für das Besiedlungspotential in vielen Fällen möglich (vgl. Kap. 5.1.9).
- Der Gültigkeitsbereich von Indikatorarten kann insbesondere durch ihre geringere Reliabilität in *fragmentierten* und *gestörten* Landschaften vermindert werden. Dies kann sowohl den räumlichen als auch den zeitlichen Gültigkeitsbereich von Indikatorarten begrenzen (vgl. zu letzterem das Phänomen der Zunahme von Fragmentgesellschaften in Grünland- und Ackerflächen).
- Einschränkungen des zeitlichen Gültigkeitsbereiches von Indikatoren durch *genetische Veränderungen* (vgl. DEMPSTER 1991 und HILL et al. 1999 für die Mobilität der Tagfalterarten *Papilio machaon britannicus* und *Hesperia comma*) oder auf Lerneffekte zurückgehende Verhaltensänderungen sollten nur in Ausnahmefällen und über relativ lange Zeiträume eine Rolle spielen. Einschränkungen des zeitlichen Gültigkeitsbereiches von Indikatorartenkollektiven sind auch durch *Invasoren* möglich. So können die ökologischen Eigenschaften beispielsweise durch veränderte Konkurrenzverhältnisse bei Immigration von Invasoren in vorhandene Lebensgemeinschaften verändert werden (z. B. Verringerung der ökologischen Amplitude gegenüber bestimmten Umweltfaktoren). Außerdem kann der Invasor zu einem neuen Schlüsselfaktor werden und andere Faktoren können demgegenüber an Bedeutung für die Prognose der organismen- oder populationsbezogenen Größen verlieren. Dies beeinflußt die Form des Modells und damit auch die Auswahl der Indikatorarten. Diese Einschränkungen des zeitlichen Gültigkeitsbereiches sind ggf. zu beachten, dürften aber in Mitteleuropa in ländlichen Räumen derzeit noch Ausnahmefälle darstellen (Beispiele: *Solidago*- und *Reynoutria*-Arten sowie *Impatiens glandulifera*).

¹¹⁶ Ein empirisches Beispiel für die Konsequenzen der unterschiedlichen großräumigen Verbreitung der Arten auf die Korrelationen im räumlichen Auftreten kann SWENGEL & SWENGEL (1997: 135) entnommen werden (vgl. auch die geographischen Differentialarten in der Pflanzensoziologie).

Welche Möglichkeiten und Grenzen ergeben sich aus den Antworten auf diese vier Fragen für den praktischen Einsatz in der Naturschutzplanung in Deutschland?

Einleitend möchte ich darauf hinweisen, daß es sich bei den hier gemachten Aussagen aufgrund der komplexen Thematik teilweise um Einschätzungen handelt. Zuerst sollen die praktischen Rahmenbedingungen und deren Einfluß auf die Verwendbarkeit des dargestellten Indikationsverfahrens beschrieben werden.

In seiner ausführlichen Form ist das Modell sehr aufwendig und daher für praktische Zwecke nicht geeignet oder lediglich als Checkliste für Experteneinschätzungen. Der Aufwand ist insgesamt als hoch einzuschätzen, wobei beim gegenwärtigen Kenntnisstand Aussagen zur Einsetzbarkeit dieses Verfahrens, die nach der Art der gewählten Vereinfachung und dem möglichen Artenbestand differenziert werden könnten, nicht möglich sind. Dafür wären systematische Untersuchungen notwendig, die den notwendigen Aufwand berücksichtigen.

Allerdings ließe sich der Aufwand durch einige Verbesserungen reduzieren. Eine dieser Verbesserungen wäre die Entwicklung von *Informationssystemen* (Datenbanken), in denen die notwendigen Informationen über die biologischen Eigenschaften i. e. S., die ökologischen und ggf. auch demographischen Eigenschaften der Arten gesammelt werden. Dies wäre auch ohne die Verwendung für Indikationszwecke sinnvoll, um die Prognosegenauigkeit und -sicherheit von Wirkungsprognosen zu erhöhen (vgl. HERRMANN et al. 1992: 375 f.; KLEYER 1997: 170; AMLER et al. 1999: 187-212; KLEYER et al. 2000: 189; Themenheft „Biological risk assessment and vulnerability analysis in plants“ in der „Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz“, Bd. 9 (2000), Heft 1 und 2; in einem rein ökologischen Kontext auch KEDDY 1992: 161 f.). Ein weiterer Vorteil einer solchen Datensammlung wäre die Identifizierung von Lücken im Wissensstand, die durch gezielte Forschungsarbeiten zu schließen wären. Die in Kap. 4.2.2 erarbeitete Liste der abstrakt formulierten biologischen Eigenschaften kann in Kombination mit den Vorschlägen für deren Konkretisierung in Anhang 3 für die Grundstruktur einer solchen Datenbank biologischer Eigenschaften Verwendung finden, wobei zu beachten ist, daß es sich dabei teilweise um ökologische und teilweise um biologische Eigenschaften i. e. S. handelt.

Denkbar erscheint auch die Ableitung von *Schlüsselfaktoren* mit breiten *Gültigkeitsbereichen* für bestimmte taxonomische oder ökologische Artengruppen, bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten auf einer hohen klassifikatorischen Ebene (z. B. terrestrische, gehölzarme Lebensräume frischer bis trockener Standorte der gemäßigten Zone), bestimmte biologische Einheiten und bestimmte planerische Problemstellungen. Diese allgemeinen Schlüsselfaktoren könnten in Listen zusammengestellt und für speziellere Situationen weiter eingegrenzt werden.

Eine weitere Möglichkeit zur Vereinfachung des Verfahrens bei der Anwendung auf die Indikation von *Veränderungen*, ist die Beschränkung des Modells auf die Umweltfaktoren, die verändert werden sollen. Es müßten in diesem Fall nur die biologischen Eigenschaften bei der Auswahl der Indikatorarten berücksichtigt werden, die die Wirkung dieser Umweltbedingungen auf die Überlebensfähigkeit der biologischen Einheiten beeinflussen. Das bedeutet aber auch, daß im Falle einer Prognose der Überlebensfähigkeit auf der Basis der biologischen Eigenschaften i. e. S. die Wechselwirkungen zwischen den biologischen Eigenschaften i. e. S. vernachlässigt werden. Inwieweit das möglich ist, ohne die Qualität der Indikation unter die angestrebte Mindestqualität zu verringern, bedarf weiterer Überlegungen und empirischer Untersuchungen.

In jedem Fall müßte die Notwendigkeit geprüft werden, mögliche Folgewirkungen der geplanten Veränderungen als Schlüsselfaktoren im Modell zu berücksichtigen. Daß sich mit Hilfe dieser Vereinfachung durchaus hohe Prognose- und damit voraussichtlich auch hohe Indikationsqualitäten erzielen lassen, kann beispielsweise aus der Untersuchung von VAN DER VALK (1981) geschlossen werden, der die Vegetationsentwicklung von Verlandungsgesellschaften an einem See in Kanada nach einem zeitweisen Trockenfallen und anschließender Überstauung mit Hilfe eines einfachen Modells relativ genau prognostizieren konnte.

Eine weitere Möglichkeit zur Reduzierung des Aufwandes wäre die Entwicklung von *Entscheidungshilfen* für die Erstellung des Modells und für die Auswahl der repräsentativen Arten (z. B. Entscheidungsbäume, Auswahlalgorithmen; für allgemeine Literatur siehe z. B. BECHMANN 1981; für Anwendung im Naturschutz vgl. z. B. PFEIFER 1993: 57, 60; ALTMOOS 1999a, b). Und schließlich könnte durch *Extraktion von Checklisten* aus diesem Indikationsverfahren (z. B. Listen von Umwelteigenschaften, die berücksichtigt werden sollten) der Einsatz von Expertenurteilen optimiert werden.

Eine weitere mögliche Vereinfachung ist die Ausnutzung nachgewiesener Korrelationen zwischen dem Auftreten von Arten und der Ausprägung bestimmter Umwelteigenschaften, ohne daß bekannt ist, ob es sich dabei um die Faktoren der physiologischen Umwelt handelt oder nicht, oder die Ausnutzung einer hohen Bindung an bestimmte Biotoptypen (vgl. MÜLLER & RIEDL 1983). Im erstgenannten Fall wäre die objektbezogene (z. B. nur bei bestimmten Lebensraumtypen gültig), räumliche und zeitliche Übertragbarkeit der Korrelationen und der darauf aufbauenden repräsentativen Arten eingeschränkt und nicht ohne weiteres bzw. nur unter Rückgriff auf Arbeitsschritte abschätzbar, die bei dem hier besprochenen Indikationsverfahren über Anspruchs- und Reaktionstypen beschrieben sind. Im letztgenannten Fall wird die Qualität der Indikation davon beeinflußt werden, ob die Biotoptypisierung die Schlüsselfaktoren für das Überleben der betrachteten Arten berücksichtigt oder nicht. Damit ist außerdem die Vorgehensweise beschrieben, auf dem das Leitartenkonzept basiert. Für die mögliche Einsetzbarkeit dieses An-

satzes für die Auswahl repräsentativer Arten kann auf Kap. 5.1.4 verwiesen werden, wo das Leitartenkonzept kurz angesprochen wird.

Auch durch die vorgeschlagenen *Vereinfachungen* steigt die Anwendbarkeit dieses Indikationsverfahrens in der Praxis der Naturschutzplanung. Je kleiner außerdem der betrachtete Raum und je eingeschränkter das Problem ist (z. B. Entscheidung über verschiedene Mahdrhythmen; Auswirkungen von Grundwasserentnahmen), desto einfacher kann das Modell ausfallen. Auch dies erhöht die Einsetzbarkeit in der Praxis. Der Wissensstand zu den Informationen, die in den einzelnen Arbeitsschritten benötigt werden, ist insbesondere unter Berücksichtigung des Expertenwissens für die häufig in Planungen eingesetzten Artengruppen als gut einzuschätzen. Er müßte allerdings zusammengetragen werden. Für die weniger häufig verwendeten Artengruppen besteht teilweise noch erheblicher Forschungsbedarf, wobei abzuschätzen wäre, ob nicht einige dieser Artengruppen durch Standard-Artengruppen bereits gut repräsentiert sind.

Ich werde mich nun den planerischen Anwendungsbereichen (Planungsebenen oder -stufen, Planungstypen, Arbeitsschritte) zuwenden und mit den Planungsebenen oder -stufen und den Planungstypen beginnen. Die grundsätzlich sehr hohe Komplexität der Modellstruktur und des Ablaufes der Modellerstellung spricht gegen den Einsatz dieses Indikationsverfahrens auf höheren Planungsebenen oder -stufen. Die Möglichkeiten, hochintegrierende, indirekt wirkende (also vorgelagerte) Faktoren der ökologischen Umwelt oder andere (parallel oder nachgelagerte) Indikatoren zu finden, die für eine Umweltbeschreibung auf der Ebene des Landschaftsrahmenprogramms oder des Landschaftsrahmenplanes geeignet sind (z. B. Bodenarten, Nutzungsverteilung, Reliefenergie, Anteil an schutzwürdigen Biotopen) und die als Basis für die repräsentative Auswahl von Arten dienen könnten, werden als gering eingeschätzt.

Allerdings erscheint ein Einsatz dieses Indikationsverfahrens auf einer hohen Planungsebene bzw. -stufe möglich, wenn die Zahl der zu indizierenden Arten stark reduziert wird und zwar auf diejenigen, deren Berücksichtigung in dieser frühen Planungsphase unbedingt notwendig ist, weil deren mangelnde Berücksichtigung zu Fehlentscheidungen führen würde, die in späteren Planungsphasen nicht mehr oder nur mit sehr hohem Aufwand zu korrigieren sind. Beispiele wären Arten mit hoher Schutzpriorität und großen Aktionsradien. Allerdings ist zu prüfen, ob dann überhaupt noch eine Indikation möglich und erforderlich ist oder eine direkte Erfassung der unter Umständen sehr wenigen Arten sinnvoller ist.

Dagegen ist davon auszugehen, daß das Modell auf den untergeordneten Ebenen bzw. Stufen der Rahmen-, Eingriffs- und naturschutzfachlichen Pflege- und Entwicklungsplanung, insbesondere bei relativ kleinen Bearbeitungsräumen, einsetzbar ist. Dies gilt bei Berücksichtigung angemessener Vereinfachungen und der weiter oben in diesem Kapitel dargestellten Möglichkeiten zur Standardisierung und Vereinfachung des Ver-

fahrens auch unter Berücksichtigung ökonomischer Zwänge. Auf diesen Planungs- und Maßstabsebenen (v. a. Maßstab 1:5.000) liegen auch einige wichtige Grundlageninformationen in ausreichender inhaltlicher und räumlicher Auflösung vor, die zumindest teilweise für die Durchführung der Umweltbeschreibung verwendet werden können (z. B. Reichsbodenschätzung, Landschaftspläne, Kartierung schutzwürdiger oder nach den Naturschutzgesetzen der Länder geschützter Biotope, Kleinstrukturkartierungen im Rahmen von Flurbereinigungskartierungen). Ergänzende Angaben können über die Erfassung von Zeigerarten unter den Pflanzenarten und Größen, die der Beschreibung von Vegetationsstruktur, Hangneigung und Exposition dienen, abgeleitet werden. Auch die zunehmende Verfügbarkeit von GIS-Systemen erhöht die Praktikabilität dieses Indikationsverfahrens.

Nach dieser streiflichtartigen Einschätzung der Einsetzbarkeit auf verschiedenen Planungsebenen (Rahmenplanung) oder -stufen (Eingriffsplanung) und bei verschiedenen Planungstypen (Rahmenplanung, Eingriffsplanung, naturschutzfachliche Pflege- und Entwicklungsplanung) soll nun die Einsetzbarkeit bei verschiedenen Arbeitsschritten im Verlaufe eines Planungsprozesses betrachtet werden. Es soll hier eine Beschränkung auf die in jeder Planung erforderlichen oder sinnvollen Arbeitsschritte der ‚Erfassung des Ist-Zustandes‘, der ‚Wirkungsprognose‘, der ‚Zielformulierung‘, der ‚Maßnahmenableitung‘ und der ‚Erfolgskontrolle‘ erfolgen, wobei die vier letztgenannten inhaltlich stark zusammenhängen und daher gemeinsam betrachtet werden.

Dem Einsatz des in diesem Kapitel dargestellten Indikationsverfahrens bereits bei der Erfassung des Ist-Zustandes sind vor allem aus zwei Gründen Grenzen gesetzt. Erstens ist die Artenzusammensetzung einer betrachteten Fläche nicht nur das Ergebnis der aktuell dort herrschenden Umweltbedingungen, sondern auch der Geschichte der Umweltbedingungen auf dieser Fläche sowie des lokalen Besiedlungspotentials¹¹⁷ und der dadurch beeinflussten Besiedlungsgeschichte. Wie oben gezeigt wurde nimmt der Einfluß des Zufalls auf die Artenzusammensetzung einzelner Flächen mit zunehmender Fragmentierung und Störung zu. Tendenzen zur Fragmentierung bestimmter Lebensraumtypen lassen sich in vielen Kulturlandschaften Mitteleuropas beobachten. Betroffen sind davon gerade die Arten, die, bezogen auf die beiden hier berücksichtigten Ziele des Bundesnaturschutzgesetzes¹¹⁸, eine hohe Schutzpriorität genießen, deren Indikation also besonders wichtig wäre. Deren Stetigkeiten dürften in solchen Landschaften mit zunehmender Fragmentierung und Störung abnehmen.

¹¹⁷ Bei sehr mobilen Artengruppen (z. B. Wanderfalter) kann auch das weiträumigere Besiedlungspotential relevant sein. Allerdings handelt es sich dabei in der Regel nicht um naturschutzrelevante Arten in Bezug auf die hier berücksichtigten Ziele des Bundesnaturschutzgesetzes.

¹¹⁸ „Natur und Landschaft sind so zu schützen, zu pflegen und zu entwickeln, daß ... 3. die Pflanzen- und Tierwelt sowie 4. die Vielfalt, Eigenart und Schönheit von Natur und Landschaft als Lebensgrundlagen des Menschen und als Voraussetzung für seine Erholung in Natur und Landschaft nachhaltig gesichert sind.“ (§ 1 Abs. 1, Zi 3 und 4 BNatSchG)

Der Einsatz dieses Indikationsverfahrens bereits bei der Erfassung des Ist-Zustandes wird daher nur in (für die betrachteten Arten) wenig fragmentierten Landschaften (z. B. großflächige Magerrasen oder Niedermoore) ausreichend *zuverlässige* Ergebnisse liefern. Allerdings erscheint es aus *ökonomischen* Gründen sinnvoller, in solchen Fällen eine Abschätzung des Artenpotentials durch einen Experten nach einer Geländebegehung vornehmen zu lassen und aus diesem Potential geeignete Arten durch den Experten auswählen zu lassen, wobei das dargestellte Indikationsverfahren aber wieder, aufbereitet als Checkliste, von Nutzen sein kann.

Der zweite Grund ist ein planungstheoretischer. Wenn bereits die Erfassung des Ist-Zustandes mit hohen Unsicherheiten verbunden ist, steigt die Wahrscheinlichkeit einer fehlerhaften Entscheidung, weil die Fehler, die bereits bei der Erfassung des Ist-Zustandes entstehen, sich mit den Fehlern bei den nachfolgenden Arbeitsschritten (Bewertung, Zielformulierung, Maßnahmenableitung oder Wirkungsprognose) zu einem größeren Gesamtfehler addieren oder vervielfachen. Wenn also mit einer hohen Unzuverlässigkeit bei der Potentialabschätzung oder der Kartierung ausgewählter Indikatorarten zu rechnen ist und gleichzeitig die möglichen Vorkommen bestimmter, voraussichtlich mangelhaft indizierter Arten planungs- und entscheidungsrelevant sind, kann eine direkte Erfassung dieser Arten zur Minimierung von Planungsfehlern notwendig sein.

Der Einsatz dieses Indikationsverfahrens zur Auswahl von repräsentativen Arten in der Zielformulierung und Maßnahmenableitung (Rahmenplanung, Pflege- und Entwicklungsplanung) oder bei der Wirkungsprognose (Eingriffsplanung) für *Indikationszwecke* erscheint nur begrenzt sinnvoll, da Voraussetzung für die Auswahl der Indikatorarten nach diesem Indikationsverfahren ist, daß mögliche Wirkungen von Maßnahmen oder Eingriffen¹¹⁹ bekannt sind oder abgeschätzt werden können. Wenn das der Fall ist, erübrigt sich aber die Auswahl von Indikatorarten. Allerdings kann es aus Gründen einer übersichtlichen Darstellung sinnvoll sein, die Vielzahl der Arten zu Anspruchs- oder Reaktionstypen zu ordnen und dann für diese Gruppen bestimmte Ziele und Maßnahmen zu formulieren oder die Wirkungsprognose auf diese ökologischen Gruppen zu beziehen. Für diesen Zweck eignet sich das dargestellte Modell durchaus. Einzelne Arten mit besonderer Schutzpriorität können hervorgehoben und bei Zielformulierung, Maßnahmenableitung und Wirkungsprognose intensiver berücksichtigt werden.

Dabei ist jedoch eine gewisse Vorsicht geboten, da mit zunehmender Konkretisierung und *Spezifizierung für einzelne Arten* davon ausgegangen werden muß, daß der Mitnahmeeffekt für andere Arten sinkt (SIMBERLOFF 1987: 770; LANDRES 1992: 1300; HOVESTADT et al. 1993: 185 und 186, Kriterium 2 für die Auswahl von Zielarten;

¹¹⁹ Es besteht, *ökologisch* betrachtet, kein Unterschied zwischen ‚Maßnahmen‘, die aus naturschutzfachlichen Überlegungen heraus ergriffen werden, und ‚Eingriffen‘ durch die Umsetzung nicht naturschutzfachlicher Planungen. Beide führen zu Veränderungen in der Umwelt der Arten, durch die sich die Überlebensfähigkeit der verschiedenen Arten erhöhen oder verringern kann.

WALTER et al. 1998: 11; SIMBERLOFF 1999: 108; LINDENMAYER et al. 2000: 943). Werden beispielsweise gezielte Artenschutzmaßnahmen wie Zucht und Aussetzen oder Aufhängen von Nistkästen, Verbot der Bejagung oder Regulation von Konkurrenten und Prädatoren für die Sicherung der Populationen einzelner Indikatorarten vorgeschlagen, muß davon ausgegangen werden, daß davon weniger andere Arten profitieren als bei unspezifischeren Maßnahmen wie beispielsweise der Erhöhung von Umtriebszeiten in Wäldern. Faustregeln können helfen, einer zu spezifischen Ausrichtung von Zielen und Maßnahmen an einzelnen Indikatorarten entgegenwirken. Ein Beispiel dafür ist die Faustregel, Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen räumlich und zeitlich zu staffeln.

Entscheidende Bedeutung kann dem Indikationsverfahren jedoch für *Erfolgskontrollen*, und zwar vor allem für Zielerreichungskontrollen¹²⁰, und *Beweissicherungsverfahren* zugesprochen werden, bei denen die Ziele, die mit den Maßnahmen erreicht werden sollen, klar definiert sind oder die möglichen Wirkungen relativ gut eingrenzbar sind (z. B. Grundwasserabsenkung im Rahmen einer Trinkwassergewinnung). Hier kann die Bildung von Reaktionstypen und die Auswahl von Indikatorarten für die einzelnen Reaktionstypen den Aufwand für die Erfolgskontrolle *unter Umständen* merklich reduzieren, wenn Artengruppen mit ausgeprägter Phänologie untersucht werden sollen oder Artengruppen, bei denen die Erfassung der Arten viele verschiedene und aufwendige Erfassungsmethoden erfordert.

Bei der Auswahl von repräsentativen Arten für *Monitoringprogramme* müssen zwei Fälle unterschieden werden: Sollen, wie im Falle von Beweissicherungsverfahren, die Auswirkungen erwarteter, *einzelner Veränderungen* beobachtet werden, oder wird ein *allgemeines* Monitoring angestrebt, das negativ zu wertende Veränderungen, gleich welcher Art, möglichst frühzeitig aufdecken soll (vgl. SCHUBERT 1991a: 24 zu Frühwarnsystemen im Rahmen der Bioindikation allgemein sowie für ein deutschlandweites Monitoring der Biodiversität BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 1997: 118-120 und STATISTISCHES BUNDESAMT 1998: z. B. 31)? Im erstgenannten Fall gelten die Aussagen, die für Beweissicherungsverfahren gemacht wurden. Im letztgenannten ist die Auswahl der Indikatorarten sehr viel schwieriger, da noch nicht absehbar ist, welche Entwicklungen eintreten werden. Man kann dieses Problem dadurch entschärfen, daß man abzuschätzen versucht, welche Entwicklungen möglicherweise eintreten werden und für diese möglichen Veränderungen geeignete Indikatorarten auswählt, deren Reaktion auf diese Veränderungen die Reaktion weiterer Arten abbilden kann.

¹²⁰ MARTI & STUTZ (1993: 14 f.) unterscheiden zwischen Vollzugs-, Zielerreichungs- und Wirkungskontrollen.

5.1.12 Zusammenfassung

Dieses Kapitel beschreibt ein Indikationsverfahren, bei dem repräsentative Arten ausgewählt werden, indem Arten aufgrund ähnlicher Ansprüche an die Umwelt oder ähnlicher Reaktion auf gleiche Umweltveränderungen zu Gruppen zusammengefaßt werden. In Kap. 5.1.1 werden zunächst die Begriffe, die sich dem Begriffsfeld der ökologischen Gruppen zuordnen lassen, definiert. Der vorgestellte Modellansatz strebt Anspruchs- und Reaktionstypen an.

In Kap. 5.1.2 werden publizierte ökologische Modelle analysiert, die nach allgemeinen Gesetzmäßigkeiten im Verhältnis zwischen den Umweltbedingungen und den Eigenschaften der Arten suchen, die unter diesen Bedingungen überlebensfähig sind. Ziel dieser Analyse war es, geeignete Elemente für das eigene Modell zu übernehmen, gleichzeitig aber Schwächen der geprüften Modelle im eigenen Modell zu minimieren. Anschließend wird die Grundstruktur des Modells erläutert. Hinter dem Modell steht die Überlegung, daß Voraussetzung für die Auswahl von repräsentativen Arten eine hohe Überlebensfähigkeit von Indikatorarten und indizierten Arten unter den Umweltbedingungen ist, die in dem betrachteten Raum gegeben sind.

Die Grundstruktur des Modells wird graphisch durch drei Achsen veranschaulicht, die die materialen Umweltfaktoren sowie die zeitliche und räumliche Variabilität der materialen Umweltfaktoren symbolisieren. Sechs Schritte zur Konkretisierung des Modells werden beschrieben. Der *erste Schritt* dient der Identifizierung von Faktoren der physiologischen Umwelt mit einer Schlüsselbedeutung für das Überleben der biologischen Einheiten unter den jeweiligen Bedingungen. Möglichkeiten der Identifizierung solcher Schlüsselfaktoren werden skizziert, aber auch die Grenzen generalisierender Aussagen aufgezeigt. Soweit die Faktoren der physiologischen Umwelt nur mit hohem Aufwand zu ermitteln sind, kann der Rückgriff auf indikatorische Umwelteigenschaften sinnvoll sein.

Die Auswahl geeigneter indikatorischer Eigenschaften ist Gegenstand des *zweiten Schrittes*. Durch die Kombination der einzelnen Umwelteigenschaften ergeben sich Klassen von Umweltsituationen, denen sich entsprechende ökologische Raumeinheiten zuordnen lassen. Bei diesem Schritt wird auch beschrieben, was bei der Wahl der chorologischen und klassifikatorischen Betrachtungsebene zu beachten ist. Möglichkeiten zur Vereinfachung der resultierenden komplexen Umweltbeschreibung werden aufgezeigt. Außerdem wird die Skalierung der Umwelteigenschaften dargestellt. Sie muß, weil immer mehrere Arten mit unterschiedlichen Raum- und Zeitmaßstäben betrachtet werden, beobachterzentriert erfolgen.

Um die Arten den Klassen von Umweltsituationen bzw. den ökologischen Raumeinheiten zuordnen zu können, ist eine Retransformation dieser beobachterzentrierten Be-

schreibung in eine organismenzentrierte Umweltbeschreibung erforderlich, d. h. die Ableitung, welche Ausprägung die Faktoren der physiologischen Umwelt aufweisen. Dies erfolgt im *dritten Schritt*. Probleme, die dabei durch inadäquate Vereinfachungen auftreten können, die im zweiten Schritt eingesetzt wurden, werden beispielhaft dargestellt. Der *vierte Schritt* dient der Ermittlung von biologischen Eigenschaften, anhand derer die Überlebensfähigkeit der Arten unter den verschiedenen Umweltbedingungen abgeschätzt werden soll. Es werden biologische Eigenschaften i. e. S., ökologische Eigenschaften und demographische Eigenschaften differenziert und für die Abschätzung der Wirkung bestimmter Umweltfaktoren auf die biologischen Einheiten vorgeschlagen. Teil dieses Schrittes ist es auch, Möglichkeiten zu beschreiben, wie die Ausprägungen dieser Eigenschaften einfacher ermittelt werden könnten.

Aufgabe des *fünften Schrittes* ist es, die Wirkung der Umweltfaktoren auf Vitalität und Reproduktionsleistung der biologischen Einheiten abzuschätzen und daraus die Überlebensfähigkeit abzuleiten. Abschluß dieses Schrittes ist die Zuordnung der biologischen Einheiten der verschiedenen Arten zu den Klassen von Umweltsituationen. Wegen der beobachterzentrierten Beschreibung treten dabei Unschärfen auf. Der Einfluß der beobachterzentrierten Skalierung der Umweltfaktoren auf diese Unschärfen wird angesprochen. Für die Überlebensfähigkeit wäre eine wenigstens drei- bis vierstufige Skalierung anzustreben, wenn die Zuverlässigkeit der Indikation nicht zu stark sinken soll. Bei allen diesen Schritten können Probleme auftreten, für die mögliche Lösungsansätze dargestellt und zum Teil diskutiert werden.

Der *sechste* und letzte *Schritt* ist der Auswahl der repräsentativen Artenkollektive gewidmet. Das Grundprinzip ist, daß Arten, die dem gleichen Anspruchs- oder Reaktionstyp zuzuordnen sind, einander indizieren können. Dieses Grundprinzip wird allerdings durch den Einfluß der Geschichte der Umweltbedingungen und der Besiedlungsgeschichte sowie durch das Besiedlungspotential der Arten eingeschränkt. Möglichkeiten zur Einbeziehung des Besiedlungspotentials werden beschrieben. Bei der Auswahl der Indikatorarten muß eine Entscheidung darüber getroffen werden, welche und wieviele Arten ausgewählt werden sollten. Faktoren, die diese Entscheidung beeinflussen, sind:

- die Anforderungen an die Qualität der Indikation;
- die Zahl der zu indizierenden Arten und welche Arten indiziert werden sollen;
- welche biologische Einheit und welche Eigenschaft dieser Einheit relevant ist;
- die betrachteten Kombinationen von Umweltbedingungen (Typen von ökologischen Raumeinheiten), wobei auch der Einfluß stochastischer Ereignisse auf die relevante Eigenschaft der biologischen Einheit zu beachten ist;
- ob ein Zustand oder eine Veränderung indiziert werden soll.

Abschließend wird die Frage angesprochen, inwiefern überhaupt noch eine Indikation erforderlich ist, wenn ohnehin die Überlebensfähigkeit der Arten auf der Basis der Umweltbedingungen abgeschätzt wird (Vergleich mit einer Potentialzuweisung auf der Basis der Umweltbedingungen).

Kap. 5.1.10 stellt noch einmal dar, worin nach eigener Einschätzung der Vorteil des dargestellten Modells gegenüber den in Kap. 5.1.2 besprochenen Modellen besteht. Im letzten Unterkapitel schließlich werden die Qualität des Indikationsverfahren, dessen Anwendungsbedingungen und die Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung diskutiert.

Das dargestellte Modell ist wegen der Vielzahl von möglichen Faktoren, die prinzipiell Berücksichtigung finden müssen, sehr komplex. Es wurde an verschiedenen Stellen auf Vereinfachungsmöglichkeiten hingewiesen (vgl. Kap. 5.1.4, 5.1.5.1, 5.1.5.3 und Kap. 5.1.11). Eine der in Kap. 5.1.11 vorgeschlagenen Möglichkeiten der Vereinfachung ist die Beschränkung des Modells auf die Umweltfaktoren, die sich bei Umsetzung einer Planung voraussichtlich verändern werden. An diese Möglichkeit der Vereinfachung lehnt sich das im nächsten Kapitel analysierte Indikationsverfahren an.

5.2 Auswahl repräsentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Entwicklung der Größe oder der Dispersion von Populationen

Im Kap. 4.4 („Das Prinzip der Schlüsselfaktoren“) wurde darauf hingewiesen, daß die Gesamtzahl der für ein ökologisches Phänomen relevanten Eigenschaften sinnvollerweise auf die reduziert wird, die für seine Erklärung oder für zuverlässige Prognosen besonders wichtig sind. Hinter dem in diesem Kapitel beschriebenen Indikationsverfahren steht die Idee, daß Arten, deren Populationsentwicklung durch ähnliche Schlüsselfaktoren verursacht wird (vgl. SCHWERDTFEGGER 1979: 185-187), einander indizieren können.

Dieses Indikationsverfahren stellt eine Vereinfachung des zuvor besprochenen Indikationsverfahrens dar. Die Zahl der bei der Umweltbeschreibung berücksichtigten Faktoren wird auf die beschränkt, die den höchsten Erklärungsgehalt für eine bestimmte Populationsentwicklung haben oder deren Kenntnis die größte Bedeutung für die Prognose einer solchen Entwicklung zukommt. Dieses Indikationsverfahren ist also nur für die Indikation der Reaktion von Arten auf Veränderungen in ihrer Umwelt geeignet, nicht aber für die Indikation des Vorkommens anderer Arten.

Das Prinzip dieses Indikationsverfahrens werde ich, um es verständlicher darstellen zu können, am Beispiel der Gefährdungsursachen von Arten erläutern, zumal es sich dabei um ein Beispiel handelt, daß für den praktischen Naturschutz hohe Relevanz hat. Denn die Sicherung und Entwicklung der rückläufigen Populationen von Arten, deren Gefährdung auf die gleichen Ursachen zurückzuführen ist, läßt sich mit den gleichen Entwicklungsmaßnahmen erreichen. Die Gefährdungsursachen sind, populationsökologisch betrachtet, die Schlüsselfaktoren der *negativen* Populationsentwicklung. Der Anwendungsbereich des Indikationsverfahrens ist aber nicht auf gefährdete Arten und Entwicklungsmaßnahmen beschränkt. Da die Indikation allgemein über die Schlüsselfaktoren für die Entwicklung der Populationsgröße oder der Dispersion der Population erfolgt, kann das Indikationsverfahren auch für andere Aufgaben in der Naturschutzplanung eingesetzt werden, z. B. bei der Erfolgskontrolle von Kompensationsmaßnahmen in der Eingriffsplanung oder dem Monitoring von Arten, bei denen eine negative Bestandsentwicklung durch bestimmte Einflußfaktoren erwartet wird.

5.2.1 Darstellung des methodischen Ansatzes

Ermittelt man die Gefährdungsursachen für alle Arten oder für Arten mit einem bestimmten Gefährdungsgrad oder einer bestimmten Schutzpriorität, ergibt sich eine Liste von Ursachen, die den Arten zugeordnet werden können (vgl. für die *Heuschrecken*: KETTERING et al. 1986: 18 f.; GREIN 1995: 21-23; DETZEL 1998: 172 f.;

INGRISCH & KÖHLER 1998: 390-392; für die *Tagfalter*: BLAB & KUDRNA 1982: 54-61; EBERT & RENNWALD 1991a, b; für die *Vögel*: BAUER & THIELCKE 1982; KOSTRZEWA & SPEER 1995, BAUER & BERTHOLD 1996: zusammenfassend 697-703). Als repräsentative Arten können nun diejenigen herangezogen werden, deren Gefährdungsursachen die *Schlüsselfaktoren* für die Gefährdung aller betrachteten Arten abdecken. Dies wird in Kap. 5.2.2 näher erläutert.

Bei der Identifizierung der Gefährdungsfaktoren muß differenziert werden zwischen Faktoren der physiologischen Umwelt der Arten und indirekt wirksamen Umweltfaktoren. Es ist nicht erforderlich, Faktoren der physiologischen Umwelt bei der Ermittlung der Gefährdungsursachen direkt heranzuziehen. Will man nicht zu einem rückblickenden Naturschutz gezwungen sein, der versucht, eine Landschaftsentwicklung einfach umzukehren, sondern sollen auch neue Landschaftsentwicklungen möglich sein, müssen sich aber aus den identifizierten indirekt wirksamen Umweltfaktoren die physiologisch wirksamen Faktoren mit ausreichender Genauigkeit ableiten lassen. Denn die Faktoren der physiologischen Umwelt können sich ändern, auch wenn die betrachteten indikatorischen Umwelteigenschaften gleich bleiben.

Die Gefährdungsfaktoren müssen aus diesem Grund ausreichend präzise gefaßt sein. Angaben wie ‚Landwirtschaft‘, ‚Forstwirtschaft‘ und ‚Siedlungsentwicklung‘ sind zu ungenau, um diesem Anspruch gerecht zu werden. Gefährdungsfaktoren wie ‚Aufforstung‘, ‚Nutzungsaufgabe‘ oder ‚Deposition von Stickstoff‘, erlauben demgegenüber eine zuverlässigere Übersetzung in die Faktoren der physiologischen Umwelt und damit auch die Auswahl von valideren Indikatoren.

Für die gleiche Art können bei unterschiedlichen Kombinationen von Umweltbedingungen, also auch in unterschiedlichen Typen von ökologischen Raumeinheiten, unterschiedliche Gefährdungsursachen relevant sein. Das sei am Beispiel des Wachtelweizenscheckenfalters (*Mellicta athalia*) erläutert. Während in Wäldern veränderte Bewirtschaftungsformen dazu führen können, daß die Häufigkeit, mit der geeignete Habitate entstehen, abnimmt (Faktor der zeitlichen Variabilität), und der Abstand zwischen diesen Habitaten zunimmt (Faktor der räumlichen Variabilität der Umwelt) (vgl. WARREN 1987a, b), ist beispielsweise in Kalkmagerrasen der Verlust an geeigneten Habitaten, bedingt durch Überbauung, Intensivierung der Nutzung oder auch Verbrauch die entscheidende Ursache für den Rückgang der Art (EBERT & RENNWALD 1991a: 521; Faktoren der physiologischen Umwelt wie Angebot an Nahrungspflanzen, Faktoren der zeitlichen Variabilität wie Frequenz von Störungen, Faktor der räumlichen Variabilität: Flächengröße). Damit verbunden nimmt auch die Distanz zwischen den Habitaten zu (Faktor der räumlichen Variabilität).

Die Gefährdungsursachen und auch die Auswahl der Indikatorarten müssen daher differenziert nach Typen von ökologischen Raumeinheiten ermittelt werden. Bei-

spielsweise ergibt es in diesem Kontext keinen Sinn, von *der* Fragmentierung als Gefährdungsfaktor zu sprechen. Vielmehr ist zunächst zu ermitteln, ob der Fragmentierungseffekt durch Reduzierung der Flächengröße oder durch zunehmende Isolation entsteht. Außerdem müssen diese Eigenschaften (Flächengröße und Isolation) auf bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten, z. B. lückige Kalk-Halbtrockenrasen, bezogen werden.

Dieses Prinzip der Auswahl von repräsentativen Arten wird bereits bei bestehenden Ansätzen zur Ermittlung von Ziel-Indikatorarten berücksichtigt, so bei der Ermittlung der ‚Zielorientierten Indikatorarten‘ im Rahmen des Zielartenkonzeptes Baden-Württemberg (WALTER et al. 1998: 14-16) und über das Kriterium 2 für die Auswahl von Zielarten bei HOVESTADT et al. (1993: 186; vgl. auch LAMBECK 1997: 851).

5.2.2 Auswahl der repräsentativen Arten

Wir gehen nun davon aus, daß die Gefährdungsfaktoren für die Arten, deren Populationsentwicklung man indizieren möchte, bekannt sind. Aufgabe ist es dann wiederum zu entscheiden, *welche* und *wieviele* Arten für die repräsentativen Artenkollektive ausgewählt werden sollen. Zunächst ist es erforderlich, daß für *alle Gefährdungsfaktoren* und *alle relevanten Typen von ökologischer Raumeinheit* mindestens eine Art als Indikatorart ausgewählt wird, und zwar die Art, für die die gegenwärtige Ausprägung des Gefährdungsfaktors am weitesten vom Optimum entfernt ist (die „empfindlichste“ Art), soweit sie Zielart im Betrachtungsraum ist (*normenlogische Ebene*).

Aus zwei Gründen ist es aber sinnvoll, mehr Arten als diese minimale Zahl auszuwählen. Erstens trägt die Auswahl zusätzlicher Arten zur Erhöhung der Reliabilität der ausgewählten Indikatoren bei, weil Unsicherheiten minimiert werden können, die durch das Fehlen von Indikatorarten in bestimmten Teilräumen entstehen können. Zweitens sollte das Ergebnis einer Entwicklungsmaßnahme nicht erst als Erfolg verbucht werden, wenn die empfindlichste Art durch sie gefördert wird (vgl. die entsprechenden Ausführungen zur Auswahl der repräsentativen Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen in Kap. 5.1.9). Bei den zusätzlich ausgewählten Arten sollte es sich daher um solche handeln, für die die gegenwärtige Ausprägung des Gefährdungsfaktors weniger weit vom Optimum entfernt ist. Vielfach wird es sich dabei um Arten mit einer breiteren ökologischen Amplitude handeln. Wie viele zusätzliche Arten ausgewählt werden, wird von der geforderten Reliabilität abhängen. Aber auch die gewünschte Sensitivität der Aussage wird die Zahl der Indikatorarten beeinflussen: Sollen auch geringe Erfolge indiziert werden, werden mehr Indikatorarten benötigt. Wie die Ausführungen verdeutlicht haben sollten, wird es auch bei diesem Indikationsverfahren in der Regel notwendig sein, Artenkollektive und nicht Einzelarten als Indikatoren auszuwählen.

5.2.3 Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung

Bei der Diskussion der Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten dieses Indikationsverfahrens werde ich mich nicht mehr ausschließlich auf das Beispiel der Gefährdungsfaktoren beschränken, sondern teilweise wieder allgemein von den ‚Schlüselfaktoren für die Populationsentwicklung‘ sprechen.

Welche Ziele laut Bundesnaturschutzgesetz können die durch dieses Indikationsverfahren ausgewählten Arten indizieren?

Das Indikationsverfahren ist geeignet, sowohl die Entwicklung derjenigen Arten zu indizieren, denen bezogen auf das Ziel ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘ eine relativ hohe Schutzpriorität zukommt, als auch die Entwicklung derjenigen, deren Erhaltung oder Förderung für die Umsetzung des Ziels ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘ besonders wichtig ist.

Welche organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften lassen sich indizieren?

Dieses Indikationsverfahren ist nur in einem Kontext sinnvoll einsetzbar, in dem Entwicklungstrends von Populationen indiziert werden sollen, deren Ursachen bekannt sind. Diese Entwicklungstrends können sich auf die Populationsgröße oder auf die Dispersion der Lokalpopulation oder der Metapopulation (z. B. Zahl der als Habitate geeigneten Flächen, die besetzt sind) beziehen. Prinzipiell ist es auch für die Indikation der Expansion oder Schrumpfung von Teilarealen geeignet.

Welche räumlichen Bezugsebenen sind für die Auswahl der Indikatorarten über dieses Verfahren geeignet?

Prinzipielle Beschränkungen bezüglich der geeigneten räumlichen Bezugsebenen gibt es für dieses Indikationsverfahren nicht, da sich Schlüsselfaktoren in allen Fällen ermitteln lassen.

Welche Qualität der Indikation läßt sich mit dem dargestellten Indikationsverfahren erreichen?

Das Indikandum ist die Entwicklung der Lokal- oder Metapopulation der indizierten Arten. Das Indikans ist die entsprechende Eigenschaft der Indikatorarten.

Validität

Die Validität dieses Indikationsverfahrens läßt sich über den Grad der Übereinstimmung zwischen der Entwicklung der populationsbezogenen Eigenschaften der Indikatorarten und der indizierten Arten angeben. Valide ist die Indikation, wenn die Tendenz der Populationsentwicklung und, soweit die Populationsentwicklung in mehr als drei Stufen (abnehmend, gleichbleibend, zunehmend) angegeben wird, auch das Ausmaß der Populationsveränderung identisch ist. Bei der Indikation von mehreren Arten könnte die Validität beispielsweise über die mittlere Zahl korrekt indizierter Arten angegeben werden.

Mangels publizierter empirischer Befunde sind differenzierte Aussagen zur Validität dieses Indikationsverfahrens derzeit nicht möglich. Es ist aber davon auszugehen, daß die Validität dieses Indikationsverfahrens von der Genauigkeit abhängen wird, mit der die Gefährdungsursachen und deren Bedeutung für die Populationsentwicklung ermittelt werden (vgl. hierzu Kritik von SIMBERLOFF 1998: 249 an der Auswahl des Fleckenkauzes, *Strix occidentalis*, als Schirmart für nordwestamerikanische Nadelwälder). Darüber hinaus wird sie aber auch von der Feinheit, mit der die ökologischen Raumeinheiten klassifiziert werden, auf die sich die Gefährdungsfaktoren beziehen, beeinflußt werden.

Reliabilität

Gehen wir zunächst vom einfachsten Fall aus. Angezeigt werden soll die Populationsentwicklung von nur einer Art in einer dreistufigen Skala (nimmt zu, stagniert, nimmt ab). Die Zuverlässigkeit läßt sich dann dadurch angeben, in wieviel Prozent der Fälle die Populationsentwicklungen von Indikatorart und indizierter Art übereinstimmen und wie stark die Abweichung bei Nichtübereinstimmung ist. Sollen mehrere Arten indiziert werden, muß mindestens angegeben werden, wie stark die Zahl der Arten schwankt, deren Populationsentwicklung richtig indiziert wurde. Idealerweise sollte die Angabe aber auch ein Maß dafür enthalten, wie stark die indizierte Populationsentwicklung im Falle einer Fehlindikation von der tatsächlichen abweicht. Die Reliabilität kann je nach Zusammensetzung des Indikatorartenkollektivs schwanken. In bestimmten Fällen kann es auch sinnvoll sein, die Reliabilität für einzelne oder mehrere zu indizierende Arten gesondert zu ermitteln (z. B. für Arten mit hoher Schutzpriorität).

Bei zunehmender Sensitivität der Aussage, also einer detaillierteren Prognose der Populationsentwicklung, bleibt der Vorgang zur Ermittlung der Reliabilität der gleiche. Bei einer sensitiveren Prognose lassen sich aber detailliertere Aussagen zum Ausmaß der Abweichung vom tatsächlichen Wert machen. Für die Reliabilität dieses Indikationsverfahrens ist derzeit, wie für die Validität, wegen fehlender systematischer Untersuchungen eine differenzierte Aussage nicht möglich. Sie wird von den gleichen Faktoren beeinflußt wie die Validität.

Sensitivität

Die größte Form der Skalierung von Indikans und Indikandums ist eine dreiklassige ordinale Skalierung: nimmt ab - stagniert - nimmt zu. Diese Skalierung kann prinzipiell beliebig verfeinert werden, wobei es praktische Grenzen geben wird, weil mit zunehmender Sensitivität mehr Indikatorarten benötigt werden. Wenn die angestrebte Sensitivität einen bestimmten Wert übersteigt, wird es sich also nicht mehr vermeiden lassen, die relevanten Arten direkt zu erfassen.

Wie groß ist der Gültigkeitsbereich eines repräsentativen Artenkollektives, das über dieses Indikationsverfahren ausgewählt wurde?

Der Gültigkeitsbereich der über dieses Indikationsverfahren ausgewählten Indikatorarten wird dadurch eingeschränkt, daß sich die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung im Laufe der Zeit verändern können: Neue Schlüsselfaktoren, die bei der Auswahl der Indikatorarten nicht berücksichtigt wurden, können hinzukommen und andere können entfallen (begrenzter *zeitlicher* Gültigkeitsbereich). Außerdem lassen sich die Schlüsselfaktoren, die für einen bestimmten Bezugsraum ermittelt wurden, nicht ohne weiteres auf Räume *anderer Größenordnung* (also auf größere Räume, die den betrachteten Raum einschließen, oder kleinere, die in dem betrachteten Raum enthalten sind) übertragen und auch nicht auf *andere* Bezugsräume übertragen (begrenzter *räumlicher* Gültigkeitsbereich; z. B. TAPER et al. 1995: 483). Damit sind auch die ausgewählten Indikatoren nicht übertragbar. Hinzu kommt, daß sich die Arten, die indiziert werden sollen, in den einzelnen Räumen unterscheiden werden. Auch dies mindert die Übertragbarkeit von Indikatoren auf andere Räume.

Zu beachten ist außerdem, daß die Schlüsselfaktoren zunächst nur für die Arten oder Artengruppen Gültigkeit beanspruchen können, die bei der Ermittlung der Schlüsselfaktoren berücksichtigt wurden. Diese werden zwar teilweise auf weitere Arten oder andere Artengruppen übertragbar sein. Man kann aber nicht pauschal davon ausgehen, daß ganze taxonomische Gruppen damit repräsentiert sind.

Welche Möglichkeiten und Grenzen ergeben sich aus den Antworten auf diese Fragen für den praktischen Einsatz in der Naturschutzplanung in Deutschland?

Ich werde mich zunächst mit dem Einfluß der Rahmenbedingungen auf die Auswahl der repräsentativen Arten beschäftigen. Für eine genaue und statistisch absicherbare Ermittlung der Gefährdungsursachen sind Zeitreihen von Daten erforderlich. Der Aufwand für eine solche Ermittlung muß als hoch angesetzt werden (*ökonomische* Ebene), insbesondere wenn eigene Untersuchungen notwendig sind, also nicht auf vorhandene Daten zurückgegriffen werden kann. Alternativ können die Gefährdungsursachen durch

eine Experteneinschätzung ermittelt werden, was die Prognosesicherheit für den Einfluß der einzelnen Faktoren reduzieren *kann*.

Die Möglichkeit zur retrospektiven Ermittlung der Gefährdungsursachen wird von dem vorhandenen *Wissen* zur Bestandsentwicklung und zu den Landschaftsveränderungen, die diese Entwicklung verursachen, bestimmt. Ein Problem, das bei den bisher publizierten Ansätzen zu Gefährdungsursachen auftritt, ist meist, daß die Gefährdungsursachen zu unpräzise benannt werden oder die Bedeutung der verschiedenen Faktoren für die einzelnen Arten nicht differenziert wird (siehe Zitate in Kap. 5.2.1). Ausnahmen bezüglich des letztgenannten Aspektes stellen die Zusammenstellungen von BAUER & BERTHOLD (1996) und BINOT-HAFKE et al. (2000) dar, bei denen eine zwei- bzw. mehrstufige Differenzierung der Bedeutung der einzelnen Gefährdungsursachen für die negative Bestandsentwicklung versucht wird.

Für die im Rahmen von Naturschutzplanungen häufig berücksichtigten Artengruppen ist der landes- und bundesweite Wissensstand zu den Gefährdungsursachen mit der Einschränkung, daß die Angabe der Bedeutung der einzelnen Gefährdungsursachen für die einzelnen Arten zu unpräzise ist, recht gut. Regional (z. B. in einzelnen naturräumlichen Haupteinheiten wie den Inn-Isar-Schotterplatten und dem Unterbayerischen Hügelland) oder lokal (z. B. in einem Abschnitt eines Flußtales) muß jedoch von sehr unterschiedlichen Kenntnissen ausgegangen werden. Eine pragmatische Möglichkeit zur Lösung dieses Problems besteht darin, zunächst mit Hypothesen über die möglichen Gefährdungsursachen zu arbeiten, die aus der Kenntnis der Art- und Populationsökologie sowie der Gefährdungsursachen der Art aus anderen Räumen, kombiniert mit den Kenntnissen, die man von der Entwicklung der Umweltbedingungen in dem betrachteten Raum hat, abgeleitet werden können.

Ein Einsatz dieses Indikationsverfahrens für die Auswahl repräsentativer Arten für größere Bezugsräume (z. B. Landkreisgebiet oder naturräumliche Unter- oder Haupteinheiten) ist um so realistischer (*praktische Ebene*), je besser die bereits vorhandenen Kenntnisse zu Gefährdung und Landschaftsentwicklung sind. Generell kommt für einen ökonomischen Einsatz dieses Indikationsverfahrens Experteneinschätzungen bei der Ermittlung der Schlüsselfaktoren eine entscheidende Rolle zu.

Dieses Indikationsverfahren sollte bevorzugt eingesetzt werden, wenn mittel- bis langfristige Aussagen angestrebt werden. Bei kurzfristiger Betrachtung von wenigen Jahren kann die Entwicklung von Indikatorarten und indizierten Arten voneinander abweichen, wenn unberücksichtigte, zyklisch schwankende Faktoren wie Witterungsschwankungen, Prädatoren und Krankheitserreger kurzfristig zu unterschiedlichen Entwicklungstrends führen (vgl. LANDRES et al. 1988: 319).

Zu den möglichen planerischen Anwendungsgebieten ist grundsätzlich anzumerken, daß dieses Indikationsverfahren nur in einem Kontext sinnvoll einsetzbar ist, in dem Entwicklungstrends von Arten indiziert werden sollen, die durch bestimmte Faktorenänderungen hervorgerufen werden. Dies können Naturschutzmaßnahmen sein, die identifizierten Gefährdungsfaktoren entgegenwirken sollen. Es können aber auch Maßnahmen im Rahmen der Eingriffsregelung sein, die zu erwartende negative Wirkungen kompensieren sollen. Ein Problem liegt darin, daß für die Naturschutzplanung die bei Durchführung bestimmter Maßnahmen erreichbare Überlebenswahrscheinlichkeit entscheidend ist (vgl. BAHL & HENLE 1999: 93). Denn es ist durchaus denkbar, daß ein Teil der indizierten Arten zwar die prognostizierten positiven Effekte bei der Bestandsentwicklung zeigt, dies aber für das mittel- bis langfristige Überleben dieser Arten nicht ausreicht. Dies schränkt die Aussagekraft dieses Indikationsverfahrens ein.

Durch die starke Beschränkung bezüglich der zu berücksichtigenden Umweltfaktoren eignet sich dieses Indikationsverfahren für alle Planungsebenen oder -stufen. Auch bezüglich des Planungstyps gibt es keine grundsätzlichen Einschränkungen für die Anwendung, sehr wohl aber praktische (siehe oben - fehlende Experten für die Selektion der Schlüsselfaktoren). Bei den Arbeitsschritten bleibt die Anwendung auf Zielformulierung und Maßnahmenableitung (vgl. dazu aber Ausführungen in Kap. 5.1.11) sowie auf Erfolgskontrolle und Monitoring beschränkt.

Das in diesem Kapitel beschriebene Indikationsverfahren baut, da es eine starke Vereinfachung des Verfahrens zur Auswahl von repräsentativen Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen darstellt, ebenfalls auf *kausalen* Beziehungen auf. Im nächsten Kapitel soll ein Verfahren diskutiert werden, das im Gegensatz dazu auf der *Korrelationen* der Arten in ihrem räumlichen Auftreten basiert.

5.3 Auswahl repräsentativer Arten über die Korrelation im räumlichen Auftreten von Arten

Wiederholen sich bestimmte Kombinationen von Umweltbedingungen in verschiedenen Räumen und sind Geschichte der Umweltbedingungen und Besiedlungspotential der Arten vergleichbar, so können *wiederkehrende Muster* in der Artenzusammensetzung dieser Räume auftreten. Die Beobachtung, daß Arten in wiederkehrenden Kombinationen auftreten, hat zunächst in der Vegetationskunde (BRAUN-BLANQUET 1928; TÜXEN 1937; OBERDORFER 1957) und später auch in der Zoologie (z. B. RABELER 1947, 1952; HÄSSLEIN 1966; INGRISCH 1976, 1982; PASSARGE 1982, 1991; WALLASCHKEK 1995, 1996) zur Abgrenzung von *Gesellschaften* geführt. Da das Auftreten von Arten in einem bestimmten Raum deren Überlebensfähigkeit unter den gegebenen Umweltbedingungen voraussetzt, können die Gesellschaften als Ausdruck dieser Umweltbedingungen verstanden (TÜXEN & ELLENBERG 1937: 177-179; WILMANN 1989: z. B. 10 u. 28 f.; OBERDORFER 1992: 17; GLAVAC 1996: 92) und idealerweise bestimmten Kombinationen von Umweltbedingungen zugeordnet werden (z. B. BÖCKER et al. 1983).

5.3.1 Darstellung des methodischen Ansatzes

Diese Gemeinsamkeiten im Auftreten von Arten lassen sich für die Prognose der Artenzusammensetzung von Lebensgemeinschaften einsetzen: Auf der Basis von Erhebungen der Artenzusammensetzung in bestimmten Räumen lassen sich *Korrelationen* zwischen dem Auftreten einzelner Arten oder größerer Artenkollektive ermitteln¹²¹. Das Indikationsprinzip läßt sich folgendermaßen beschreiben: Wenn man an einem bestimmten Ort aus einer Artengruppe, deren Mitglieder untereinander eine hohe Ähnlichkeit im räumlichen Auftreten aufweisen, eine Art nachweist, kann man mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß auch die anderen Arten dort auftreten. Diese Wahrscheinlichkeit ist um so größer, je enger die Korrelation im Auftreten der Arten ist. Zitate für neuere Anwendungen dieses Prinzips bei der Auswahl repräsentativer Arten für Indikationszwecke im Naturschutz sind zu Beginn von Kap. 1.2 aufgeführt.

¹²¹ Dabei wird eine geeignete Probeflächenauswahl vorausgesetzt, d. h. die Stichprobe von Aufnahmen darf bezüglich der Kombinationen von Umwelteigenschaften nicht zu heterogen zusammengesetzt sein.

5.3.2 Auswahl der repräsentativen Arten

Es stellt sich nun die Frage, wie die repräsentativen Artenkollektive sinnvollerweise ausgewählt werden sollten, wobei sich diese Frage wie bei den vorher beschriebenen Indikationsverfahren in zwei Teilfragen aufteilen läßt:

- 1) Welche Arten sollten ausgewählt werden?
- 2) Wieviele Arten sollten ausgewählt werden?

Sind Pflanzen- oder Tiergesellschaften identifiziert worden und treten *sehr treue* und *sehr stete* Charakterarten auf, könnten diese als Indikatoren für die charakteristische Artenkombination (Charakter- und Differentialarten, stete Begleiter) herangezogen werden. Da eine hohe Gesellschaftstreue und eine hohe Stetigkeit der Charakterart in der durch sie gekennzeichneten Gesellschaft nur teilweise gegeben ist, kann es notwendig sein, ergänzend Differentialarten zu berücksichtigen.

Prinzipiell müssen zwar nicht alle Charakter- und Differentialarten berücksichtigt werden, sondern es kann aus *praktischen* Gründen eine Reduzierung auf weniger Arten erfolgen. Um eine hohe Reliabilität zu gewährleisten, sollten aber mehr Arten als minimal notwendig ausgewählt werden.

Wurden nicht Pflanzen- oder Tiergesellschaften abgegrenzt, sondern die Ähnlichkeit im Auftreten der Arten durch einfache Clusteranalysen oder multivariate Ordinationsverfahren ermittelt, sind zwei Fälle zu unterscheiden. Läßt sich durch die gewählten statistischen Analyseverfahren eine Auftrennung in Gruppen mit ausreichender Güte erreichen, können aus den so erhaltenen Gruppen jeweils Indikatorarten ausgewählt werden (vgl. HUK 1997). In die Entscheidung, *welche* Arten ausgewählt werden, können durchaus ökonomische, technologische und strategische Überlegungen einfließen, vorausgesetzt, die angestrebte Qualität der Indikation wird dadurch nicht beeinträchtigt. Die *Zahl* der benötigten Arten wird von der geforderten Qualität der Indikation beeinflusst, aber auch von den betrachteten Typen von ökologischen Raumeinheiten. So werden in Raumeinheiten, in denen Zufallsereignisse einen starken Einfluß auf die Artenzusammensetzung nehmen, mehr Indikatorarten benötigt als in Raumeinheiten, wo der Zufall eine geringere Rolle spielt.

Im zweiten Fall kann durch die statistische Analyse keine Auftrennung in Gruppen, zumindest nicht in ausreichender Güte, vorgenommen werden, weil Übergänge in der Ähnlichkeit des Auftretens fließend sind (BAUMANN et al. 1999: 39 f.). In solchen Fällen kann es notwendig sein, ergänzende Informationen zur Ökologie zu berücksichtigen, um zu einer sinnvollen Indikatorenauswahl zu kommen, so daß man zu einer Mischform mit dem unter 5.1 beschriebenen Indikationsverfahren kommt. Auch im oben beschriebenen ersten Fall wird es zur Absicherung der Artenauswahl sinnvoll sein, entsprechende Überlegungen zur Ökologie der Arten anzustellen (siehe HUK 1997:

210). Für die Auswahl der Arten gilt das im obigen Absatz Gesagte. Auch bei der Ermittlung der Ähnlichkeit im Auftreten der Arten durch einfache Clusteranalysen oder multivariate Ordinationsverfahren ist bei der Festlegung, welche und wieviele Arten berücksichtigt werden, eine hohe Reliabilität anzustreben.

Bei der Auswahl repräsentativer Arten über Pflanzen- oder Tiergesellschaften wurde bereits darauf hingewiesen, daß teilweise Charakter- und Differentialarten notwendig sein werden für die Indikation der charakteristischen Artenkombination, also die Auswahl von mehreren Arten. Die Ergebnisse von LAUNER & MURPHY (1994) und BAUMANN et al. (1999) weisen darauf hin, daß auch bei der Auswahl repräsentativer Arten über die Korrelation im räumlichen Auftreten mittels statistischer Analyseverfahren die Auswahl mehrerer Arten notwendig ist.

5.3.3 Anwendungsbedingungen und Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung

Welche Ziele laut Bundesnaturschutzgesetz können die durch dieses Indikationsverfahren ausgewählten Arten indizieren?

Die ‚charakteristische Artenkombination‘ von Pflanzen- und Tiergesellschaften kann zur Konkretisierung und Operationalisierung des Zieles ‚Schutz der natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt von Lebensgemeinschaften‘ (§ 2, Abs. 1, Ziffer 10 BNatSchG) herangezogen werden. Der *Erfüllungsgrad* dieser Artenkombinationen in einer bestimmten Lebensgemeinschaft kann als Bewertungskriterium für die naturschutzfachliche Flächenbewertung bezüglich des genannten Zieles verwendet werden. Als Ziel- oder Bewertungsindikator für den Erfüllungsgrad der charakteristischen Artenvielfalt kann beispielsweise die Vollständigkeit der *Charakter-* und *Differentialarten* der betreffenden Gesellschaften in der untersuchten Lebensgemeinschaft dienen.

Werden nicht Pflanzen- und Tiergesellschaften abgegrenzt, sondern die Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten über statistische Verfahren ermittelt, können auch andere Artengruppen indiziert werden, z. B. Arten mit hoher Schutzpriorität (vgl. LAUNER & MURPHY 1994). Der Zielbezug ist in diesem Fall ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘ (§ 1, Abs. 1, Ziffer 3 BNatSchG). Allerdings ist der Aufwand zur Ermittlung der Korrelationen hoch, wenn die Daten über die Artenkombinationen noch nicht vorliegen.

Welche organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften lassen sich indizieren?

Angezeigt wird vor allem das Vorkommen der indizierten Arten (Präsenz-Absenz-Werte). Darüber hinaus ist davon auszugehen, daß unter bestimmten Rahmenbedingungen auch Trends der Populationsentwicklung indiziert werden können. Allerdings erfordert dies die Einbeziehung ökologischer Kenntnisse über die Arten und damit Aspekte des in Kap. 5.1 dargestellten Verfahrens zur Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen. Denn aus dem gemeinsamen Vorkommen zu einem bestimmten Zeitpunkt kann nicht geschlossen werden, daß die Arten auch gleiche Reaktionen auf bestimmte Veränderungen zeigen werden. Für empirische Belege, daß die Möglichkeit besteht, Trends der Populationsentwicklung von Arten durch Indikatorarten zu indizieren, wird wiederum auf die Ergebnisse von POLLARD & YATES (1993: 174-189, 203-216) verwiesen. Bei sehr enger Korrelation im Auftreten von Arten ist auch eine Indikation der Dispersion der Lokal- oder Metapopulation denkbar. Sehr enge Korrelationen sind vor allem bei Arten mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen zu erwarten oder bei Arten, deren Ansprüche an die Umwelt häufig auf der gleichen Fläche verwirklicht sind, weil die entsprechenden Umweltbedingungen kombiniert auftreten. Voraussetzung für eine qualitativ hochwertige Indikation wird aber sein, daß die betrachteten Räume für die Indikatorarten und die indizierten Arten einen geringen Fragmentierungsgrad aufweisen. Inwieweit auch andere Eigenschaften der biologischen Einheiten indiziert werden können (z. B. Populationsgröße oder Überlebensfähigkeit), bedarf ergänzender Überlegungen, Datensichtungen und ggf. Untersuchungen.

Welche räumlichen Bezugsebenen sind für die Auswahl der Indikatorarten über dieses Verfahren geeignet?

Die Abgrenzung von Pflanzengesellschaften ist per Definition auf Flächen beschränkt, die bezüglich bestimmter Umwelteigenschaften und bei einer bestimmten räumlichen Auflösung homogen sind, also auf Flächen, die man in der Praxis der Naturschutzplanung im allgemeinen als „Biotop“ bezeichnet. Diese Grenzen der pflanzensoziologischen Arbeitsweise wurden durch die Sigmasoziologie erweitert. Inwieweit sich dieses Indikationsverfahren, abgesehen von der praktischen Begrenzung, daß sigmasoziologische Aufnahmen derzeit in geringerem Umfang vorliegen als pflanzensoziologische im engeren Sinne, für die repräsentative Auswahl von Artenkollektiven auf höheren chorologischen Ebenen eignet, bedürfte einer Prüfung, die hier nicht geleistet werden kann.

Auch die Arbeiten, die die Korrelationen im Auftreten der Arten über statistische Verfahren analysieren, betrachten in der Regel relative kleine Flächen („Biotop“ oder „Biotopkomplexe“). Wie LAUNER & MURPHY (1994) zeigen, ist aber grundsätzlich auch ein Einsatz für größere Räume („Landschaften“) denkbar, allerdings wahrscheinlich

unter Beachtung einer Reihe von Randbedingungen (z. B. Kenntnis des Artenpotentials der Räume; Berücksichtigung von Eigenschaften, durch welche sich die räumliche und zeitliche Variabilität der Umwelt charakterisiert läßt, bei der Abgrenzung der Bezugsräume).

Insgesamt ist davon auszugehen, daß sich dieses Indikationsverfahren unter Berücksichtigung ökonomischer Zwänge oder der Restriktionen bezüglich des vorhandenen Wissens vor allem für die unteren Stufen einer chorologischen Hierarchie (‚Biotop‘ und ‚Biotopkomplexe‘) eignet.

Welche Qualität (Validität, Reliabilität und Sensitivität) läßt sich mit dem dargestellten Indikationsverfahren erreichen?

Ich werde mich bei den Erläuterungen zu Validität, Reliabilität, Sensitivität und Gültigkeitsbereichen dieses Indikationsverfahrens auf den Arbeitsschritt der Erfassung des Ist-Zustandes konzentrieren, weil dieses Indikationsverfahren dafür besonders geeignet ist. Dagegen treten bei dem Einsatz für den Arbeitsschritt der Erfolgskontrolle gewisse Probleme auf, auf die bei der abschließenden gemeinsamen Betrachtung der verschiedenen Qualitätskriterien eingegangen wird. Die Anwendung der Qualitätskriterien auf dieses Indikationsverfahren wird am Beispiel des Indikandums der ‚charakteristischen Artenkombination‘ erläutert. Die Vorgehensweise gilt aber auch für die Indikation von bestimmten Gruppen von Arten (z. B. von Arten mit hoher Schutzpriorität).

Validität

Strenggenommen handelt sich bei der charakteristischen Artenkombination einer pflanzensoziologischen Einheit um eine nominal skalierte Eigenschaft. Alle Fälle, in denen die ausgewählten Indikatorarten nicht diese konkrete Artenkombination indizieren, müßten demnach als invalide Indikation bezeichnet werden. Es sind aber praktisch nie alle Arten, die die charakteristische Artenkombination einer Pflanzengesellschaft bilden, gleichzeitig in einer Lebensgemeinschaft vertreten. Die Artenzusammensetzung wird trotz gleicher aktueller Umweltbedingungen von Ort zu Ort in gewissen Grenzen variieren.

Daher kann es sinnvoll sein, die durchschnittliche oder die maximale Zahl der in den Aufnahmen einer Pflanzen- oder Tiergesellschaft vertretenen charakteristischen Arten als Bezugsgröße heranzuziehen. Die Validität könnte dann über den Anteil der tatsächlich indizierten Arten an dieser durchschnittlichen oder maximalen Zahl der charakteristischen Arten ausgedrückt werden. Je geringer dieser Anteil ist, desto geringer ist die Validität. Diese Vorgehensweise ist auch auf die Indikation von Artengruppen anwendbar, die über statistische Verfahren ermittelt wurden. Für differenziertere Aussagen kann

es im Falle pflanzensoziologischer Arbeitsweisen sinnvoll sein, zwischen den Charakterarten, den Differentialarten und den Begleitarten zu unterscheiden. In diesem Fall müßten die entsprechenden Anteile für die drei Gruppen getrennt ermittelt werden.

Reliabilität

Wird das Indikandum in Form alternativer Merkmale skaliert (z. B. mehr als 90 % der charakteristischen Artenkombination oder weniger) läßt sich die Reliabilität der Indikation über den Prozentsatz aller Fälle angeben, in dem eine valide Indikation erfolgt. Wird das Indikandum ordinal oder kardinal skaliert, wird die Reliabilität über geeignete Streuungsmaße angegeben, im einfachsten Fall über die Spannweite.

Die Reliabilität sinkt grundsätzlich mit zunehmender Größe des betrachteten Raumes und mit Vergrößerung des relevanten Zeitabschnittes, weil die Wahrscheinlichkeit groß ist, daß bei Erweiterung des betrachteten Raumes oder Zeitabschnittes die Schlüsselfaktoren für das Vorkommen und die Verbreitung der Arten in den verschiedenen Teilräumen variieren bzw. daß die Schlüsselfaktoren sich ändern. Wie stark die Reliabilität sinkt, hängt von der Variabilität der Schlüsselfaktoren für die Artenzusammensetzung der Lebensgemeinschaften in den verschiedenen Teilräumen bzw. von dem Ausmaß der Veränderung bezüglich dieser Schlüsselfaktoren mit der Zeit ab. Je größer der betrachtete Raum ist, desto stärker variiert auch das lokale Besiedlungspotential durch die Arten. Ansonsten kann auf die Ausführungen in Kap. 5.1.9 zum Einfluß von Fragmentierung und Störung verwiesen werden.

Bei kombinierter Betrachtung mit den Ausführungen in Kap. 5.1.9 ergibt sich folgendes Fazit: Zeitlich betrachtet ist mit hoher Reliabilität der Indikation in Landschaften mit geringen Veränderungen der Umweltfaktoren und geringer Fragmentierung (z. B. großflächige, homogene Waldlandschaften) zu rechnen, während sie in Landschaften mit hoher Veränderungstendenz, starker Fragmentierung und hoher Aussterbeschuld gering ausfallen wird. In räumlicher Hinsicht ist in gering fragmentierten Landschaften mit geringen Störungshäufigkeiten und -intensitäten eine hohe Reliabilität zu erwarten, eine geringe dagegen in stark fragmentierten mit hohen Störungshäufigkeiten und -intensitäten (vgl. LAUNER & MURPHY 1994: 151). Dies gilt insbesondere für Arten, die bezüglich der Naturschutzziele ‚Schutz der natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt von Lebensgemeinschaften‘ und ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘ besonders relevant sind.

Sensitivität

Die geringste Sensitivität würde eine Indikation liefern, die nur eine Aussage über die Vollständigkeit in Form alternativer Merkmale zuläßt. Eine Möglichkeit die Sensitivität zu erhöhen ist, die Vollständigkeit der charakteristischen Artenkombination in mehr als

zwei Klassen anzugeben, also ordinal zu skalieren. Die Sensitivität kann aber auch dadurch erhöht werden, daß die Indikationsaussage nach verschiedenen Artengruppen innerhalb der charakteristischen Artenkombination differenziert wird, beispielsweise nach Charakter- und Differentialarten verschiedener syntaxonomischer Rangstufen. Das ist jedoch aus planerischer Sicht nur sinnvoll, wenn dadurch eine Merkmalsdifferenzierung ermöglicht wird, die für die Festlegung von Handlungsprioritäten relevant ist, also beispielsweise dann, wenn die Erhaltung einer bestimmten Artengruppe eine höhere Priorität hat als die einer anderen. Das wäre im Falle der Assoziationskennarten bzw. Subassoziationskennarten gegeben, die von der „soziologischen Fragmentierung“ am stärksten betroffen sind.

Wie groß ist der Gültigkeitsbereich eines repräsentativen Artenkollektives, das über dieses Indikationsverfahren ausgewählt wurde?

Wie in der Einleitung zu diesem Kapitel (5.3) beschrieben, sind die Korrelationen im Auftreten von Arten Ausdruck der an einem Ort herrschenden Kombinationen von Umweltfaktoren. Die Ausprägung der Umweltfaktoren kann aber variieren, wobei dies nicht ohne weiteres für den Beobachter erkennbar sein muß. So können sich beispielsweise Faktoren der zeitlichen Variabilität der Umwelt (z. B. das Bewirtschaftungsregime) ändern, ohne daß dies von einem Beobachter, der die Fläche nur zwei- oder dreimal aufsucht, bemerkt wird. Solche gerichteten Umweltveränderungen können jedoch zu deterministischen Veränderungen in der Artenzusammensetzung führen. Konsequenz ist eine *begrenzte zeitliche Gültigkeit* der Korrelationen im Auftreten von Arten. Klassisches Beispiel für einen solchen Fall sind die in der Pflanzensoziologie beschriebenen Fragmentgesellschaften auf Äckern und im Grünland (BRUN-HOOL 1966; VERBÜCHELN 1987: 17 f., 50-54, 66-68; ARKENAU & WUCHERPFENNIG 1992: z. B. 103 f.; vgl. aber auch bereits GLEASON 1926: 15). Ein weiteres Beispiel sind die Verschiebungen in der Artenzusammensetzung, die durch die Immigration von gebietsfremden Pflanzen- oder Tierarten (Neophyten und Neozoen) in vorhandene Lebensgemeinschaften ausgelöst werden.

Neben dem zeitlichen ist aber auch der *räumliche* Gültigkeitsbereich aus mehreren Gründen begrenzt. So fallen mit zunehmender horizontaler oder vertikaler geographischer Verschiebung bestimmte Arten aus, neue können hinzukommen (vgl. die Bildung von geographischen Rassen oder von Höhenformen von pflanzensoziologischen Einheiten: OBERDORFER 1992: 19). Hinzu kommt, daß die oben dargestellte „syntaxonomische Fragmentierung“ in verschiedenen Räumen unterschiedlich ausgeprägt sein kann und die Gesetzmäßigkeiten nicht ausreichend bekannt sind, mit deren Hilfe man prognostizieren könnte, welche Umweltveränderungen zu welchen „Fragmenten“ führen. Dabei kann die „syntaxonomische Fragmentierung“ bereits durch Veränderung von

Faktoren der räumlichen Variabilität der Umwelt („räumliche Fragmentierung“ der Vorkommen von Pflanzen- oder Tierarten) gefördert werden, ohne daß sich Faktoren der zeitlichen Variabilität der Umwelt ändern müssen (siehe Kap. 5.1.9): Abnehmende Flächengröße oder Isolation¹²² führen zu häufigeren Extinktionen, weil die Populationsgröße zumindest für einen Teil der Arten abnehmen, und zu geringeren Wiederbesiedlungsraten, weil eine Wiederbesiedlung wegen der zunehmenden Isolation erschwert ist.

Die Sicherheit bei der räumlichen Übertragung von Gesetzmäßigkeiten im gemeinsamen Auftreten von Arten läßt sich dadurch erhöhen, daß der Lebensraumtyp ausreichend eng definiert wird, also beispielsweise auch Faktoren der zeitlichen und räumlichen Variabilität und ggf. das Besiedlungspotential und die Entwicklungsgeschichte berücksichtigt werden.

Der *begrenzte räumliche und zeitliche Gültigkeitsbereich* der über dieses Indikationsverfahren ausgewählten Indikatorarten (vgl. z. B. ELLENBERG 1982: 30), kann ohne Rückgriff auf die ökologischen Ansprüche der Arten sowie die großräumige und kleinräumige Verbreitung der Arten nicht deduktiv, sondern nur induktiv, über Aufnahmen, ermittelt werden. Dies ist ein Kernproblem dieses Indikationsverfahrens für die *praktische* Anwendung. Die Pflanzen- und Tiergesellschaften und deren Charakter- und Differentialarten müßten also jeweils räumlich angepaßt und von Zeit zu Zeit „fortgeschrieben“ werden. Grundsätzlich ist daher zu prüfen, ob der für die räumliche Anpassung und die Fortschreibung erforderliche Aufwand die Arbeitserleichterung, die durch die ausschließliche *Erfassung* der Charakterarten von Gesellschaften ermöglicht wird, auch tatsächlich unterschreitet, was Voraussetzung für eine Anwendung der Indikation in der Naturschutzpraxis wäre (Prinzip der Effizienz von Indikatoren).

Kombinierte Betrachtung von Validität, Reliabilität und Sensitivität und Gültigkeitsbereich

Aus den obigen Ausführungen zu Validität, Reliabilität, Sensitivität und Gültigkeitsbereich der Indikation lassen sich folgende Aussagen zu den Beziehungen zwischen diesen Kriterien für die Qualität des Indikationsverfahrens ableiten: Je sensitiver das Indikationsverfahren sein soll, desto differenzierter muß die Auswahl der Arten erfolgen und desto mehr Arten wird man benötigen. Gleiches gilt auch für Validität und Reliabilität: Je valider und reliabler das Indikationsverfahren sein soll, desto mehr Arten werden benötigt, wobei Validität und Reliabilität außerdem von der ausgewählten Artenkombination abhängen.

¹²² Organismenzentriert betrachtet kann die Isolation nicht nur zunehmen, wenn die Abstände zwischen geeigneten Lebensräumen oder die Barrierewirkung der dazwischenliegenden Flächen größer werden, sondern bei passiv verbreiteten Arten auch, wenn bestimmte Transportmechanismen entfallen (z. B. Schafstrieb) oder ihre Gesetzmäßigkeit sich ändern (BONN & POSCHLOD 1998: 327-332).

Je ähnlicher die Arten in ihren ökologischen Ansprüchen sind oder je häufiger bestimmte Biotopkomplexsituationen auftreten, desto enger werden die Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten sein, desto zuverlässiger wird also die Indikation und desto weiter wird der räumliche Gültigkeitsbereich des Indikationsverfahrens sein.

Je höher die Anforderungen an die Qualität der Indikation sind, desto geringer ist der räumliche und zeitliche Gültigkeitsbereich. Die Übertragbarkeit der Indikatorarten kann dadurch erweitert werden, daß der objektbezogene Gültigkeitsbereich eingeschränkt wird. Dies umfaßt erstens (im Falle von Pflanzen- und Tiergesellschaften) den Bezug auf eine syntaxonomische Einheit niederer Rangstufe, also z. B. auf Subassoziationsebene statt auf Assoziationsebene. Zweitens erfordert es die stärkere Einbeziehung der zeitlichen und räumlichen Variabilität der Umwelt bei der Auswahl der Probeflächen für die Aufnahmen, die der Abgrenzung der Pflanzen- oder Tiergesellschaften oder der Ermittlung der Korrelationen im Auftreten der Arten über statistische Analyseverfahren dienen.

Eine Erweiterung des Gültigkeitsbereiches könnte prinzipiell auch dadurch erreicht werden, daß das Besiedlungspotential sowie die Geschichte des Besiedlungspotentials und der Umweltbedingungen bei der Ermittlung der Pflanzen- und Tiergesellschaften oder der Korrelationen im Auftreten der Arten berücksichtigt werden und verschiedene Indikatorarten für die unterschiedlichen Situationen selektiert werden. Alternativ könnte dies geschehen, indem bestimmte Situationen, die zu einer geringeren Zuverlässigkeit des Indikationsverfahrens führen würden, ausgeschlossen werden. Dies könnten z. B. junge Lebensräume wie Abgrabungen und Straßenböschungen in stark fragmentierten Landschaften sein, bei denen eine Besiedlung durch bestimmte Arten in einer bestimmten Sukzessionsphase unwahrscheinlich ist. Es könnten aber beispielsweise auch stark fragmentierte Niedermoor- oder Magerrasenlandschaften sein, in denen die Zusammensetzung mit den für diese Landschaften typischen Arten eine geringe Konstanz zeigt.

Die bisherigen Ausführungen bezogen sich primär auf den Arbeitsschritt der ‚Erfassung des Ist-Zustandes‘. Der Einsatz repräsentativer Arten wäre im Naturschutz aber auch bei der Erfolgskontrolle notwendig (zu den Arbeitsschritten der Zielformulierung, Maßnahmenableitung und Wirkungsprognose vgl. Anmerkung in Kap. 5.1.11 unter ‚Einsatz in der Naturschutzplanung - Arbeitsschritte‘). Dies erfordert eine hohe *zeitliche* Übertragbarkeit des Indikationsverfahrens, also einen weiten zeitlichen Gültigkeitsbereich und eine hohe Reliabilität bei der zeitlichen Übertragung. Die begrenzte zeitliche und räumliche Übertragbarkeit der über dieses Verfahren ausgewählten Indikatorarten ist aber die entscheidende Schwäche dieses Indikationsverfahrens. Eine hohe zeitliche Übertragbarkeit der über dieses Verfahren ausgewählten Indikatorarten hätte zur Voraussetzung, daß die Schlüsselfaktoren für die *Artenzusammensetzung* der Lebensgemeinschaften, also die Umweltfaktoren, die den höchsten Erklärungsgehalt für die mittels statistischer oder

pflanzensoziologischer Verfahren gefundenen Artengruppen haben, identisch mit denjenigen Umweltfaktoren sind, die sich voraussichtlich verändern, also mit den Schlüsselfaktoren für die *Populationsentwicklung*. Ist das nicht der Fall, müssen für die Auswahl der Indikatorarten die voraussichtlichen (erwarteten oder möglichen) Veränderungen und die ökologischen Ansprüche der Arten gegenüber den entsprechenden Umweltfaktoren ermittelt werden. Im Prinzip muß also ein Rückgriff auf das in Kap. 5.1 beschriebene Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen erfolgen.

Welche Möglichkeiten und Grenzen ergeben sich aus den Antworten auf diese Fragen für den praktischen Einsatz in der Naturschutzplanung in Deutschland?

Voraussetzung für die Anwendung in der praktischen Naturschutzplanung ist die Kenntnis der Gesellschaften oder der Korrelationen im Auftreten der Arten. Dies erfordert repräsentative¹²³ Aufnahmen. Der Aufwand kann, soweit nur Präsenz-Absenz-Werte oder halbquantitative Angaben angestrebt werden, über vorhandene Handbücher ermittelt werden (VHÖ 1996; VUBD 1999) und hängt von der Vielgestaltigkeit des untersuchten Raumes bezüglich der Umweltfaktoren sowie davon ab, ob eine selektive Erfassung bestimmter Lebensraumtypen angestrebt wird oder eine flächendeckende Erfassung. Unter Berücksichtigung notwendiger Prioritätensetzung wird in den meisten Fällen eine selektive Erfassung ausreichend sein. Der Aufwand wird mit zunehmenden Anforderungen an Sensitivität, Reliabilität und Validität steigen. Auch bei diesem Indikationsverfahren könnte der Aufwand, unter Reduzierung der Ansprüche an die Qualität der Indikation, durch den Rückgriff auf Experteneinschätzungen reduziert werden, die aufgrund ihres Erfahrungsschatzes Charakter- und Differentialarten für bestimmte Lebensraumtypen benennen können.

Denkbar erscheint außerdem, vorhandene „soziologische Systeme“ in einer für praktische Zwecke ausreichenden Qualität auf andere Räume zu übertragen. Dabei ergibt sich ein neues *praktisches* Problem: „Gesellschaften“ sind bislang nur für wenige Taxa beschrieben. Lediglich für die Gefäßpflanzen gibt es eine „vollständige“ Beschreibung der Gesellschaften für Mitteleuropa (RUNGE 1994), Deutschland (POTT 1995) oder Teilräume davon (z. B. OBERDORFER 1992-1993).

Insgesamt muß davon ausgegangen werden, daß der Einsatz dieses Indikationsverfahrens in der Praxis im Arbeitsschritt der Erfassung des Ist-Zustandes um so realistischer ist, je besser die bereits vorhandenen Kenntnisse der Korrelationen, je gröber die soziologischen Einheiten (z. B. Ebene des Verbandes oder der Ordnung) und je enger die

¹²³ Dabei müßten, wie oben betont, nicht nur die materialen Umweltfaktoren, sondern auch deren räumliche und zeitliche Variabilität berücksichtigt werden.

Korrelationen im Auftreten der Arten sind. Werden die soziologischen Einheiten zu grob, ist allerdings der Sinn der entsprechenden Erhebungen zu hinterfragen, weil dann wiederum triviale Indikationsaussagen entstehen, die keine nennenswerte Naturschutzrelevanz mehr aufweisen (Beispiel: Wenn *Equisetum palustre*, *Molinia caerulea* und *Sanguisorba officinalis* vorkommen - Charakterarten der Ordnung ‚Molinetalia caeruleae‘ - ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auch mit den steten Begleitern *Deschampsia caespitosa*, *Angelica sylvestris* und *Galium palustre* zu rechnen¹²⁴).

Ich werde mich nun den planerischen Anwendungsbereichen zuwenden. Das Indikationsverfahren läßt sich für die Auswahl von repräsentativen Arten, bezogen auf das Ziel ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘, prinzipiell auf allen *Planungsebenen* oder *-stufen* einsetzen, wenn die Pflanzen- und Tiergesellschaften oder die über statistische Verfahren ermittelten Korrelationen im Auftreten der Arten nach großflächigen ökologischen Raumeinheiten (z. B. naturräumliche Einheiten) und nach einer ausreichend feinen Klassifizierung von kleinräumigen ökologischen Raumeinheiten (z. B. Biotoptypen) differenziert werden. Ein Beispiel dafür, wo ein Einsatz dieses Indikationsverfahrens auf einer hohen Planungsebene denkbar wäre, ist das gemäß der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union durchzuführende Monitoring des Erhaltungszustandes der nach dieser Richtlinie geschützten Lebensräume (SSYMANK et al. 1998: 46-49).

Bezüglich des *Planungstyps* sind keine grundsätzlichen Beschränkungen erkennbar. Der methodische Ansatz wäre also prinzipiell sowohl für Objektplanungen (Pflege- und Entwicklungsplanung, Eingriffsplanung) als auch für Rahmenplanungen einsetzbar.

Was die *Arbeitsschritte* betrifft, ergeben sich bezüglich des Zieles ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘ Anwendungsmöglichkeiten sowohl bei der Erfassung des Ist-Zustandes (was im Rahmen pflanzensoziologischer Kartierungen bereits geschieht), als auch bei der Erfolgskontrolle. Dies hängt mit dem konservierenden Charakter dieses Ziels zusammen. Der begrenzte zeitliche Gültigkeitsbereich der ausgewählten Indikatorarten ist in diesem Fall unproblematisch. Erhalten werden soll ja die gesamte charakteristische Artenkombination.

Bezüglich des Zieles ‚Schutz der Pflanzen- und Tierwelt‘ ist ein Einsatz bei der *Erfassung des Ist-Zustandes* zwar möglich. Die begrenzte räumliche und zeitliche Übertragbarkeit und der notwendige Aufwand zur Ermittlung der Korrelationen im Auftreten der Arten lassen es aber fraglich erscheinen, ob hier die Effizienz der Indikation, die als elementarer Bestandteil des Indikationsprinzips anzusehen ist, noch gegeben ist. Dies gilt insbesondere bei der Erfassung von Artengruppen, die sich mit ein oder zwei Bege-

¹²⁴ Im angeführten Beispiel ist auch zu bezweifeln, ob die erzielte Zeitersparnis in einem vernünftigen Verhältnis zur reduzierten Qualität der Aussage steht.

hungen relativ vollständig erfassen lassen (z. B. Heuschrecken). Bei solchen Artengruppen könnte eine Indikation dann auf die Arten beschränkt werden, die durch eine einmalige Begehung nicht zu erfassen sind (z. B. Feldgrille, *Gryllus campestris*). Inwieweit die Reduzierung des Aufwandes hier in einem vernünftigen Verhältnis zur erzielten Qualität der Indikation steht, müßte geprüft und vermutlich fallweise differenziert werden. Dabei ist mit „fallweise“ nicht gemeint, daß dies in jedem einzelnen Fall erst ermittelt werden muß, sondern für bestimmte Falltypen.

Der Einsatz dieses Indikationsverfahrens für die *Erfolgskontrolle* ist prinzipiell möglich, wenn die Schlüsselfaktoren für die Entstehung der Artenzusammensetzung erhalten bleiben und die Indikatorarten mit diesen Umweltfaktoren korreliert bzw. von diesen abhängig sind. Eine hohe Reliabilität bei der Indikation von Veränderungen ist von diesem Indikationsverfahren also nur dann zu erwarten, wenn ein bestimmter Zustand konserviert, ein früherer Zustand, über den Vergleichsaufnahmen vorliegen, wiederhergestellt oder Lebensräume neu angelegt werden sollen, die in unmittelbarer Nähe zu vorhandenen Lebensräumen gleichen Typs liegen (vgl. dazu auch LAUNER & MURPHY 1994: 151 f.). Der gegenteilige Fall, in dem die Wahrscheinlichkeit einer invaliden oder unzuverlässigen Indikation relativ hoch ist, wird nachfolgend an einem Beispiel verdeutlicht.

Als Ursache für die Gefährdung von Arten mit hoher Schutzpriorität auf einem Magerrasen wird die Verbrachung ermittelt (indirekt wirkender Umweltfaktor). Um valide Indikatoren für die Maßnahmenableitung und die Erfolgskontrolle über dieses Indikationsverfahren ableiten zu können, müßte sichergestellt sein, daß die Schlüsselfaktoren für die Artenzusammensetzung vor der Verbrachung wiederhergestellt werden. Dies ist jedoch nicht ohne weiteres gegeben, wenn statt der ursprünglichen Beweidung eine Pflegemahd angestrebt wird und zudem das Pflegeregime gegenüber dem ursprünglichen Nutzungsregime verändert ist. Außerdem kann sich der landschaftliche Kontext um die betrachtete Fläche herum verändert haben, wodurch die Besiedlungsmöglichkeiten durch die charakteristischen Arten verändert sein können. Eine einfache Übertragung der früheren Artenzusammensetzung ist daher nicht möglich.

Eine weitere Begrenzung der Einsatzmöglichkeiten dieses Indikationsverfahrens ist, daß bislang lediglich Vergesellschaftungen innerhalb einzelner Taxa untersucht wurden. Für einen umfassenderen Einsatz dieses Indikationsverfahrens wäre jedoch vorteilhaft, wenn solche Korrelationen im Auftreten auch taxaübergreifend untersucht und bekannt wären.

5.4 Weitere Konzepte zur Auswahl repräsentativer Arten: ‚Schlüsselarten‘, ‚Schirmarten‘ und ‚Leitarten‘

Sowohl in der englisch- als auch in der deutschsprachigen Literatur (SOULÉ & SIMBERLOFF 1986: 32 f.; HOVESTADT et al. 1993: 186; RECK et al. 1994; SIMBERLOFF 1998: 254 f.) wird die Auswahl von *Schlüsselarten* zur Repräsentierung einer ganzen Lebensgemeinschaft oder für bestimmte Artenkollektive vorgeschlagen. Wie in Kap. 4.4 gezeigt wurde, ist aber nicht zu erwarten, daß es in allen Lebensgemeinschaften wenige Schlüsselarten gibt. Außerdem kann das Vorkommen der Schlüsselart das Vorkommen der von ihr „abhängigen“ Arten nicht sicher anzeigen (Ausnahme: beiderseits obligate Beziehung). Zwar ist das Vorkommen der Schlüsselart *notwendige* oder *förderliche* Voraussetzung für das Vorkommen der abhängigen Arten. Es ist aber *keine hinreichende* Voraussetzung, weil das Auftreten in einem bestimmten Raum auch durch dessen Entwicklungs- und Besiedlungsgeschichte bestimmt wird und das Vorkommen der von der Schlüsselart abhängigen oder geförderten Art auch noch von anderen Umweltfaktoren abhängen kann (vgl. ZEHLIUS-ECKERT 1998: 10).

Das bedeutet, daß das Kriterium der Schlüsselbedeutung von Arten für andere Arten in der Regel *kein alleiniges* Kriterium für die Auswahl von repräsentativen Arten sein kann. Dies wird von den im deutschsprachigen Raum publizierten Ansätzen auch so vertreten, da alle Ansätze, die Schlüsselarten als Kriterium für die Auswahl repräsentativer Arten verwenden, auch weitere Kriterien heranziehen (HOVESTADT et al. 1993: 186 f. - Kriterien 2 und 11; RECK et al. 1994: 82; ALTMOOS 1997: 91-111)

Ein weiteres Konzept, das im Zusammenhang mit der Auswahl repräsentativer Arten diskutiert wird, ist das Konzept der *Schirmarten* (engl.: umbrella species). Dabei wird davon ausgegangen, daß von dem Schutz *einer* Art, die „empfindlich“ auf bestimmte Veränderungen der Umwelt reagiert, eine Vielzahl weiterer Arten profitieren. Empirische Belege für diese Hypothese finden sich beispielsweise bei LAUNER & MURPHY (1994) und ROTHHAUPT (1994), die eine hohe Korrelation zwischen dem Vorkommen von ‚Schirmarten‘ und anderen Arten mit hoher Schutzpriorität oder Gefährdung nachweisen konnten. Ursprünglich war das Konzept dabei auf Arten mit großen Flächenansprüchen beschränkt (WILCOX 1984: 643; vgl. auch Ausführungen zum Begriff der Schirmart in Kap. 2.4). Das Problem besteht in drei Punkten.

Erstens ist der „Mitnahmeeffekt“ von Schirmarten ohne Rückgriff auf einen der oben besprochenen Ansätze nicht oder nur mit geringer Qualität prognostizierbar, d. h. in verschiedenen Typen von ökologischen Raumeinheiten sind die repräsentierten Arten (im Arbeitsschritt der Erfassung des Ist-Zustandes) nicht identisch. Das ist darauf zurückzuführen, daß die von der Schirmart benötigten Ressourcen oder Requisiten und die ertragenen Umweltbedingungen in unterschiedlicher Kombination mit den für andere Arten

relevanten Umweltfaktoren auftreten können. Voraussetzung für eine höhere Spezifität der Indikation wäre also der Bezug zu ökologischen Raumeinheiten, die die Kombinationen der Umweltbedingungen widerspiegeln.

Dies wird nicht nur für die Indikation von Zuständen, sondern auch für die Indikation von Veränderungen gelten, weil (und damit ist der zweite Punkt angesprochen) die Reaktionen der unter bestimmten Umweltbedingungen indizierten Arten auf eine Veränderung dieser Bedingungen andere sein können als die der Indikatorart. Beispielsweise müssen die Arten, die gemeinsam mit einer Schirmart nachgewiesen werden, nicht zwangsläufig von Schutz- oder Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen für die Schirmart profitieren. Umgekehrt können auch die indizierten Arten von Maßnahmen profitieren, ohne daß dies für die Schirmart gilt (vgl. Ausführungen zur Auswahl der empfindlichsten Art als Indikator in Kap. 5.1.9). Und drittens ist nicht sichergestellt, daß *alle* Arten mit hoher Schutzpriorität von der Förderung *einer* Schirmart profitieren (RECK et al. 1992: 348 f.; LAUNER & MURPHY 1994: 149-152; SIMBERLOFF 1998: 249).

Für die beiden hier besprochenen Konzepte wird auf eine Diskussion der Anwendungsbedingungen und -beschränkungen verzichtet. Für das Schlüsselartenkonzept wird auf das Problemfeld des begrenzten Gültigkeitsbereiches verwiesen, wie es in Kap. 4.4 beschrieben wurde. Darüber hinaus kann es im Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen integriert werden, indem die Schlüsselarten bei der Umweltbeschreibung (vgl. Kap. 5.1.4) und der Auswahl der repräsentativen Arten berücksichtigt werden. Das Schirmartenkonzept, das in seiner ursprünglichen Form sehr stark die Flächenansprüche und die Gefährdungsursachen bzw. die notwendigen Schutzmaßnahmen der Indikatorart betont, stellt eine starke Vereinfachung des Verfahrens zur Auswahl von repräsentativen Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen dar und geht deshalb ebenfalls in diesem auf.

Auch im Rahmen des Leitartenkonzeptes wird ein Repräsentationsanspruch erhoben (FLADE 1994: 12, 43): Die Leitarten sollen die Vollständigkeit der charakteristischen Artenzusammensetzung von ökologischen Raumeinheiten indizieren. Die charakteristische Artenzusammensetzung setzt sich zusammen aus den Leitarten, den lebensraumholden Arten und den steten Begleitern. Das Kriterium für die Einstufung als steter Begleiter ist bei FLADE (1994: 47) eine Stetigkeit von mindestens 80 % in dem betreffenden Typ von ökologischen Raumeinheiten. Bei einer so hohen Stetigkeit muß davon ausgegangen werden, daß die steten Begleiter effizienter direkt über die ökologischen Raumeinheiten indiziert werden (Stichwort: Potentialzuweisung). Ähnliches gilt auch für die lebensraumholden Arten, die ebenfalls hohe Stetigkeiten aufweisen müssen. Hinzu kommt, daß nicht für alle Typen von ökologischen Raumeinheiten lebensraumholde Arten existieren und daß, soweit sich lebensraumholde Arten zuord-

nen lassen, es sich dabei immer nur um wenige Arten handelt. Das Leitartenkonzept ist daher nicht als Instrument zur *Indikation* der charakteristischen Artenkombination von ökologischen Raumeinheiten geeignet, sehr wohl aber als Instrument zur *Bewertung* (Vollständigkeit der Leitartenzahl als Bewertungskriterium) bezüglich des Zieles ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘. Aus diesem Grund wird es hier nicht weiter betrachtet.

5.5 Zusammenfassende Diskussion

Es wurden sechs Indikationsverfahren angesprochen, deren Anspruch die Indikation von Arten durch andere Arten ist. Nur die ersten drei werden intensiver besprochen. Die sechs Ansätze sind:

- Die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen
Die Auswahl erfolgt nach den Ansprüchen der Arten an ihre Umwelt. Arten, die unter bestimmten Umweltbedingungen eine ähnliche Überlebensfähigkeit aufweisen, können zu einem Anspruchstyp zusammengefaßt werden, Arten mit ähnlicher Reaktion auf bestimmte Veränderungen der Umwelt zu einem Reaktionstyp. Arten einer Gruppe können durch andere Arten aus dieser Gruppe repräsentiert werden.
- Die Auswahl repräsentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung
Arten mit ähnlichen Ursachen für eine positive oder negative Entwicklung der Populationsgröße oder der Dispersion können zu einer Gruppe zusammengefaßt und durch Arten aus dieser Gruppe repräsentiert werden.
- Die Auswahl repräsentativer Artenkollektive über die Korrelation im räumlichen Auftreten der Arten
Zwei Arten, die ähnliche Ansprüche an ihre Umwelt stellen, werden unter den Umweltbedingungen, unter denen sie beide überlebensfähig sind, häufig gemeinsam auftreten. Arten, die eine hohe Korrelation im räumlichen Auftreten zeigen, können einander indizieren.
- Das Schirmartenkonzept
Das Prinzip des Schirmartenkonzeptes ist, daß eine Art mit großen Flächenansprüchen, die mit einer positiven oder negativen Populationsentwicklung auf bestimmte Veränderungen der Umwelt reagiert, andere Arten mit geringeren Flächenansprüchen, die im gleichen Lebensraum auftreten, indizieren kann.
- Das Schlüsselartenkonzept
Eine Schlüsselart ist eine Art, von der andere Arten abhängen oder durch die andere Arten gefördert werden. Das Verschwinden der Schlüsselart führt zum Verschwinden oder der Abnahme der von ihr abhängigen oder geförderten Arten. Die Vorstellung ist, daß bei Erhaltung der Schlüsselarten auch die von ihr abhängigen Arten überleben.
- Das Leitartenkonzept
Leitarten sind Arten, die in einem oder wenigen Typen von ökologischen Raumeinheiten signifikant höhere Stetigkeiten erreichen als in allen anderen. Sie können das Vorkommen weiterer Arten indizieren, die ebenfalls eine hohe Stetigkeit in den jeweiligen ökologischen Raumeinheiten aufweisen.

Als erstes Ergebnis der Diskussion der oben beschriebenen Ansätze zur Auswahl repräsentativer Arten ist festzuhalten, daß in der Regel *Systeme* von Indikatorarten und nicht einzelne Arten ausgewählt werden müssen (Kap. 5.1.9, 5.2.2 und 5.3.2 - Auswahl der repräsentativen Arten). Darüber herrscht in der Naturschutzliteratur inzwischen weitgehend Konsens. Die Auswahl *mehrerer* Arten wird in der Regel selbst dann notwendig sein, wenn sich die Indikatoren (i. S. von Ziel- oder Bewertungsindikatoren) nur auf *ein* Naturschutzziel beziehen. Wie in den Kap. 5.1.9, 5.2.2 und 5.3.2 gezeigt, hängt die Zahl der auszuwählenden Indikatorarten von den Umweltbedingungen in den betrachteten ökologischen Raumeinheiten ab, aber auch von der angestrebten Sensitivität, Validität und Reliabilität der Indikatoren und diese wiederum von der planerischen Problemstellung. Unbeantwortet bleiben muß zunächst die Frage, wie sich die im Einzelfall benötigte Artenzahl ermitteln läßt.

Eine ungenaue Umweltbeschreibung (z. B. ökologische Raumeinheiten auf einer hohen klassifikatorischen Ebene) verringert die Zuverlässigkeit der Indikation. Für eine vergleichbare Zuverlässigkeit wie bei einer genaueren Umweltbeschreibung müssen daher mehr Arten ausgewählt werden. Zu hohe Anforderungen an die Sensitivität der Indikation verringern die Möglichkeiten, repräsentative Arten auszuwählen. Dies gilt zumindest für die Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen oder die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung. Bei einer zu spezifischen Ausrichtung von Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen oder Kompensationsmaßnahmen an wenigen Indikatorarten muß mit einer verringerten Qualität der Indikation gerechnet werden.

In fragmentierten und gestörten Landschaften sinkt die Zuverlässigkeit von repräsentativen Arten bei der Erfassung des Ist-Zustandes. Für eine hohe Zuverlässigkeit werden daher relativ viele Arten benötigt. Entsprechend muß auch davon ausgegangen werden, daß sich Arten mit geringer Verbreitung und geringen Populationsgrößen (seltene Arten) nur unzuverlässig indizieren lassen und ihrerseits unzuverlässige Indikatoren sind.

Die Reliabilität der Indikation hängt von der Vollständigkeit und Genauigkeit ab, mit der die Schlüsselfaktoren für das Überleben bzw. die Artenzusammensetzung oder für die Populationsentwicklung bei der Auswahl der repräsentativen Arten berücksichtigt werden. Ferner wird die Reliabilität davon beeinflusst, welche Vereinfachungen, beispielsweise bei der Umweltbeschreibung, gewählt wurden.

Zwischen den dargestellten Ansätzen bestehen systematische Bezüge. Das erste Indikationsverfahren (Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen) versucht, die kausalen Zusammenhänge zwischen bestimmten Kombinationen von Umweltbedingungen und dem Vorkommen oder der Überlebensfähigkeit der Arten bei der Auswahl der Indikatorarten einzubeziehen, also die Auswahl auf der Basis theoretischer Überlegungen vorzunehmen (deduktiver Ansatz). Die Korrelationen im Auftreten von Arten, die die Basis für das dritte Indikationsverfahren bilden (induktiver Ansatz), könn-

ten für eine empirische Überprüfung dieser Theorien herangezogen werden. Umgekehrt könnten diese Theorien als Erklärungsmodelle für die festgestellten Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten verwendet werden.

Das zweite Indikationsverfahren kann als starke Vereinfachung der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen angesehen werden: Berücksichtigt werden nur die Umweltfaktoren, die eine hohe Bedeutung für die Entwicklung der Populationsgröße oder der Dispersion von Lokal- oder Metapopulation haben. Schlüsselarten sind als ein besonderer Fall von Schlüsselfaktoren anzusprechen. Sie können bei der Auswahl der repräsentativen Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen berücksichtigt werden und dazu beitragen, die Zahl der benötigten Indikatorarten zu reduzieren. Der Einsatz von Schlüsselarten für die Indikation der von ihr abhängigen oder geförderten Arten ist allerdings nur mit einigen Einschränkungen möglich. Die Auswahl von Schirmarten als Indikatorarten stellt einen Sonderfall des ersten oder des zweiten Indikationsverfahrens dar. Bei alleiniger Auswahl *einzelner* Schirmarten ist die Wahrscheinlichkeit einer relativ geringen Qualität der Indikation hoch (siehe oben).

Der räumliche und zeitliche Gültigkeitsbereich der über die beschriebenen Indikationsverfahren ausgewählten Indikatorarten ist begrenzt, was folgende Ursachen hat:

- Die Anforderungen an die Qualität der Indikation kann je nach planerischer Problemstellung variieren.
- Die Schlüsselfaktoren für das Überleben oder das Vorkommen von Arten oder für die Populationsentwicklung, aber auch der Einfluß stochastischer Ereignisse auf das Überleben der Arten und die Besiedlung der Flächen durch sie variieren je nach Kombination der Umweltbedingungen.
- Das Besiedlungspotential und die Entwicklungsgeschichte der Umweltbedingungen und einer Lebensgemeinschaft beeinflussen die Besiedlung von Flächen und damit die Artenzusammensetzung.
- Die Immigration von konkurrenzstarken Invasoren kann die Schlüsselfaktoren für die Artenzusammensetzung und die Populationsentwicklung sowie die Artenzusammensetzung selber verändern.
- Die genetische Variabilität innerhalb der Arten kann dazu führen, daß die Schlüsselfaktoren für die gleiche Art in verschiedenen Räumen variieren.

Die räumliche und zeitliche Übertragbarkeit kann erweitert werden, indem der objektbezogene Gültigkeitsbereich eingegrenzt wird, beispielsweise durch eine feinere Umweltbeschreibung.

Tab. 1 zeigt den Versuch, die in den Kap. 5.1.11, 5.2.3 und 5.3.3 besprochenen Aspekte, von denen die Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung abhängen, vergleichend gegenüberzustellen. Dabei werden nur die ersten drei Ansätze berücksichtigt, da ein systematischer Einsatz der anderen wegen der voraussichtlich geringen Qualität nicht sinnvoll erscheint. Es sei darauf hingewiesen, daß es sich bei den Einstufungen um eine erste Einschätzung handelt, die den aktuellen Stand und realistische Möglichkeiten darstellt. Außerdem ist es in einer solchen tabellarischen Übersicht nicht ausreichend möglich, die Aussagen angemessen zu differenzieren (vgl. dazu die entsprechenden Diskussion bei den einzelnen Indikationsverfahren - Kap. 5.1.11, 5.2.3 und 5.3.3 - sowie die Ausführungen weiter unten in diesem Kapitel). Die tabellarische Übersicht ist keinesfalls geeignet, das optimale Indikationsverfahren für einen konkreten Planungsfall zu ermitteln.

Folgende Punkte sind ergänzend anzumerken:

- Die Einstufung der Verfahren bezüglich der Rahmenbedingungen bezieht sich auf die bei naturschutzfachlichen Beiträgen in der Landschaftsplanung häufig eingesetzten Artengruppen (vgl. RECK 1990: 114, BRINKMANN 1998: 72).
- Unter ‚Landschaftsrahmenplan‘ sind auch solche Planungen integriert, die sich auf große Landkreise beziehen.
- Wenn bei den *Arbeitsschritten* zwei Einstufungen aufgeführt sind, die durch einen Schrägstrich getrennt sind, bezieht sich die erste Einstufung auf das Ziel ‚Sicherung von Vielfalt und Eigenart‘, die zweite auf das Ziel ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘. Bei den übrigen Aspekten drückt ein solches Doppelsymbol dagegen eine Spanne aus, wobei diese durch Unsicherheiten bei der Einstufung bedingt ist.

Eine generelle Favorisierung eines bestimmten Indikationsverfahrens in der Praxis der Naturschutzplanung läßt sich aus dieser vergleichenden Analyse nicht ableiten, da die Anwendbarkeit von sehr unterschiedlichen Aspekten bestimmt wird. Beispielsweise lassen sich Validität, Reliabilität, Sensitivität, Gültigkeitsbereich und ökonomischer Aufwand nicht gleichzeitig optimieren. Bestimmte Tendenzen lassen sich aber doch ablesen. So bietet sich für die Indikation bezüglich des Zieles ‚Schutz der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Artenvielfalt‘ im Arbeitsschritt der *Erfassung des Ist-Zustandes* vor allem die Auswahl repräsentativer Arten über die Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten an (drittes Indikationsverfahren).

Tab. 1: Vergleich der dargestellten Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten
 Indikationsverfahren: 1 = Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen; 2 = Auswahl über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung; 3 = Auswahl über die Korrelation im räumlichen Auftreten. Das Verfahren wird in Bezug auf das jeweilige Kriterium bewertet als: + = günstig; 0 = mäßig günstig; - = ungünstig; ? = Einstufung unsicher oder noch nicht möglich; () = starke Streuung je nach Artengruppe oder vorhandener Datenbasis.

Betrachteter Aspekt	Indikationsverfahren		
	1	2	3
Indizierte Ziele			
Sicherung von Vielfalt und Eigenart	-	0?	+
Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt	+	+	(0)
Indizierte organismen- oder populationsbezogenen Eigenschaften			
Präsenz-Absenz-Daten	+	-	+
Vitalität von Organismen	+	-	-
Überlebensfähigkeit	0/+	-	?
Populationsgröße	?	-	?
Dispersion von Lokal- oder Metapopulation	?	-	0
Entwicklung der Populationsgröße	+?	+	?
Entwicklung der Dispersion von Lokal- oder Metapopulation	+?	+	0
Räumliche Betrachtungsebenen als Bezugseinheiten			
„Biotope“	+	0	+
„Biotopkomplexe“	+	0	0/+
„Landschaftsausschnitt“	0?	0	(0/+)
„Landschaft“	0?	0	(0)
noch großräumigere Bezugseinheiten	-	+	irrelevant
Rahmenbedingungen			
Aufwand für die Erstellung der Indikatorartenlisten	-	(0/+?)	(0)
Vorhandenes Wissen	(+)	(0)	(0)
Planungsebenen Rahmenplanung			
Grünordnungsplan	+	0?	+
Landschaftsplan	0	0?	+
Landschaftsrahmenplan	-	+	(0)
Landschaftsrahmenprogramm	-	+	(0)
Planungsstufen Eingriffsplanung			
Ausführungsplanung	+	0?	+
landschaftspflegerische Begleitplanung	0/+	0?	+
UVS: Ausschluß von Standortalternativen	-?	irrelevant	?
UVS: Suche nach Standortalternativen	-?	irrelevant	?
Planungstypen			
Naturschutzfachliche Objektplanungen	+	+	+
Naturschutzfachlicher Beitrag zur Eingriffsplanung	+/0	+	+
Naturschutzfachlicher Beitrag zur Rahmenplanung	-	+	+
Arbeitsschritte			
Erfassung des Ist-Zustandes	-/0	-	+
Erfolgskontrolle	0/+	0/+	+/0

Dies gilt insbesondere für Gefäßpflanzen, weil für diese Artengruppe derzeit die umfassendsten Übersichten vorliegen. Dabei wird man sich in der Praxis zunächst vorwiegend auf die niedrigeren räumlichen (chorologischen) Betrachtungsebenen beziehen müssen, also vor allem auf die Betrachtungsebene der „Biotope“, eingeschränkt auch auf die Betrachtungsebene der „Biotopkomplexe“ (vgl. hierzu beispielsweise die Entwicklung in der Sigmasoziologie), für Tiergruppen mit größeren Flächenansprüchen (Großvögel und Großsäuger) auch auf die Ebenen des „Landschaftsausschnittes“ und der „Landschaft“.

Auch für die *Erfolgskontrolle*, bezogen auf das im vorletzten Absatz genannte Ziel, in einem eng ausgelegten Sinn (vgl. Kap. 5.3.3), läßt sich dieses Indikationsverfahren einsetzen. Es führt zu einer rückblickenden, traditionelle Nutzungen reetablierenden oder nachahmenden Vorgehensweise, was aber diesem Ziel angemessen ist.

Für die Indikation bezogen auf das Ziel ‚Sicherung der Pflanzen- und Tierwelt‘ ist im Arbeitsschritt der *Erfassung des Ist-Zustandes* ebenfalls dieses Indikationsverfahren am besten geeignet. Allerdings ist hier in Abhängigkeit von der festgelegten Qualität der Indikation, den zu erwartenden Arten und der möglichen Aufwandsreduzierung abzuwägen, ob oder in welchem Umfang eine Indikation überhaupt sinnvoll ist (vgl. ausführlicher in Kap. 5.3.3, unter ‚Arbeitsschritte‘). Alternativen sind die direkte Erfassung der Arten (z. B. bei hohen Qualitätsanforderungen und möglichem Vorkommen von Arten mit hoher Schutzpriorität) oder eine Potentialeinschätzung über Experten. Für den Arbeitsschritt der *Erfolgskontrolle* ist demgegenüber die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen oder über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung zu favorisieren, weil diese Verfahren eine höhere Zuverlässigkeit erwarten lassen, soweit nicht historische Zustände angestrebt, sondern flexible Entwicklungen der Landnutzung ermöglicht werden sollen.

Die Auswahl von repräsentativen Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen ist vor allem für ökologische Raumeinheiten niedrigerer Ebenen der chorologischen Hierarchie (Betrachtungsebenen der „Biotope“ und der „Biotopkomplexe“) und für relativ kleine Planungsräume geeignet. Dies hat mehrere Gründe. Einer ist die Komplexität des Modells, die einen hohen Aufwand bei der Erstellung des realistischen Modells bedingt, das der jeweiligen Problemstellung angepaßt werden muß. Außerdem besteht die Gefahr, daß mit zunehmender Größe bzw. Komplexität der räumlichen Bezugseinheiten für die Auswahl der Indikatorarten (höhere chorologische Ebene) die Unsicherheit bei der Prognose des Vorkommens oder der Populationsentwicklung der Arten zunimmt, was auf die steigende Notwendigkeit zur Vereinfachung des Modells zurückzuführen ist. Dies wird auch die Zuverlässigkeit des auf dieser Prognose aufbauenden Indikationsverfahrens mindern. Demgegenüber bietet sich das Verfahren zur Auswahl reprä-

sentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung aufgrund seiner geringen Komplexität auch für größere Raumausschnitte (z. B. Naturräume) an.

Ein generalisierendes Fazit für die Identifizierung des geeignetsten Indikationsverfahrens wird auch dadurch erschwert, daß die Ansätze in der Naturschutzplanung in bestimmten Fällen sinnvollerweise nicht in Reinform angewendet werden (vgl. hierzu beispielsweise HUK 1997, BAUMANN et al. 1999). Dies gilt insbesondere dann, wenn Experteneinschätzungen eine wichtige Rolle spielen, und das wird in der Praxis die Regel sein.

Der notwendige Aufwand zur Erstellung des Modells (Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen) oder zur Ermittlung der Korrelation im räumlichen Auftreten von Arten schränkt die Einsatzmöglichkeiten des ersten und des dritten Indikationsverfahrens auf höheren Planungsebenen ein. Demgegenüber zeichnet sich die Auswahl repräsentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung durch einen relativ geringen Aufwand aus, wenn die Schlüsselfaktoren durch Experten abgeschätzt werden, und ist daher für die höheren Planungsebenen (Landschaftsrahmenprogramm und Landschaftsrahmenplan) besonders gut geeignet. Um die zeitliche Übertragbarkeit zu gewährleisten, um also die Wahrscheinlichkeit einer Fehleinschätzung durch neue Entwicklungen in der Landnutzung zu verringern, kann es sinnvoll sein zu versuchen, Szenarios für die weitere Entwicklung der Landnutzung im Untersuchungsraum sowie großräumigere Entwicklungen (z. B. Ferntransport von Stoffen, globaler Wandel) einzu beziehen. Aufbauend darauf lassen sich Indikatorarten auswählen, die die Reaktion der übrigen naturschutzrelevanten Arten auf diese Veränderungen repräsentieren.

Ein zentraler Punkt, der bei der Beschreibung aller Indikationsverfahren als Möglichkeit zur Reduzierung des Aufwandes angesprochen wurde (*ökonomische Ebene*), ist die Einbeziehung von Experteneinschätzungen. Dabei sollte unterschieden werden, ob die Experteneinschätzung für *Aspekte* des Indikationsverfahrens benötigt wird (z. B. für die Einschätzung der biologischen Eigenschaften der Arten bei der Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen) oder ob die Experteneinschätzung das *zentrale Instrument* ist und die dargestellten Indikationsverfahren nur ergänzende Beiträge liefern. Letzteres ist zum Beispiel der Fall, wenn die Ausführungen zur Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen nur die Funktion einer Checkliste haben.

Da verschiedene Experten mit unterschiedlichem theoretischen Vorverständnis an eine bestimmte Situation herangehen können, kann die Auswahl der Indikatorarten bei ihnen variieren. Durch Integration bestimmter Aspekte der dargestellten Indikationsverfahren (z. B. eine aus dem ersten Indikationsverfahren extrahierte Checkliste der Umweltfaktoren, die berücksichtigt werden sollten) sollte sich diese Variation reduzieren lassen. Die Qualität von Expertenurteilen kann ermittelt werden, indem deren Prognosen exemplarisch einer Prüfung unterzogen werden (vgl. hierzu beispielsweise RECK &

KAULE 1993: 181 f., HERMANN 1996 sowie HAESELER & RITZAU 1998: 58 für die Frage der Bearbeiterabhängigkeit von faunistischen Erhebungen). Inwieweit aufbauend auf einer solchen Überprüfung Generalisierungen für die Qualitätseinschätzung von Expertenurteilen möglich sind, also Übertragungen der Ergebnisse der Versuchspersonen auf andere Experten, soll und kann hier nicht abgeschätzt werden. Es ist aber davon auszugehen, daß die Übertragbarkeit die Suche nach den Ursachen für diese Unterschiede voraussetzt (vgl. dazu die oben zitierten Arbeiten). Ein Kernproblem bei der Integration von Experteneinschätzungen ist, daß Experten nicht für alle Artengruppen und vor allem nicht in der notwendigen räumlichen Differenziertheit existieren.

Ein Problem, das die Möglichkeiten zur Generalisierung von Aussagen über die Qualität und Einsetzbarkeit bestimmter Indikationsverfahren in der Planungspraxis beschränkt, ist, daß sich bisherige Untersuchungen, die sich für Aussagen über die Möglichkeiten zur Indikation von Arten durch Arten auswerten lassen, weitgehend auf die Betrachtung *einzelner taxonomischer Gruppen* beschränken.

Bei der Diskussion der ersten drei Indikationsverfahren wurde darauf hingewiesen, daß ein Bezug zu ökologischen Raumeinheiten notwendig ist. Werden die Indikatorarten über Anspruchs- und Reaktionstypen ausgewählt, sind sie essentieller Bestandteil des Indikationsverfahrens. Ohne die Umweltbedingungen, die durch die ökologischen Raumeinheiten abgebildet werden, ließen sich die Anspruchs- und Reaktionstypen nicht bilden. Beim dritten Indikationsverfahren ist Voraussetzung für hohe Korrelationen im Auftreten der Arten, daß die Aufnahmen, die als Grundlage für die Ermittlung der Korrelationen oder für die Abgrenzung von Pflanzen- und Tiergesellschaften dienen, nach verschiedenen Kombinationen von Umweltbedingungen geordnet werden, damit das Aufnahmematerial nicht zu uneinheitlich ist (stratifizierte Stichprobe). Ökologische Raumeinheiten können diese Kombinationen von Umweltbedingungen abbilden. Sie bilden die Grundlage für die Angabe des objektbezogenen Gültigkeitsbereiches der ermittelten Korrelationen und damit auch der ausgewählten Indikatoren. Je feiner die Differenzierung der ökologischen Raumeinheiten ist, desto zuverlässiger wird das Indikationsverfahren und desto größer ist der zeitliche und räumliche Gültigkeitsbereich der Indikatorarten (für die entsprechenden Typen von ökologischen Raumeinheiten).

Das gilt auch für das zweite Indikationsverfahren, bei dem die ökologischen Raumeinheiten als Bezugseinheiten für die Ermittlung der Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung dienen (vgl. Kap. 5.2.1). Die Klassifizierung ökologischer Raumeinheiten ist daher notwendiger Bestandteil aller besprochenen Indikationsverfahren. Dem Vorgang der Klassifizierung der ökologischen Raumeinheiten ist das folgende Kapitel gewidmet.

6 Die Bedeutung ökologischer Raumeinheiten für die Auswahl repräsentativer Arten

Ökologische Raumeinheiten sind Raumeinheiten, die auf der Basis einer Klassifikation von einzelnen Umwelteigenschaften oder von Kombinationen von Umwelteigenschaften abgegrenzt werden. Diese Klassifikation hat in der Landschafts- und Naturschutzplanung den Zweck, die entsprechenden Raumeinheiten bezüglich ihrer aktuellen oder möglichen Bedeutung für die Nutzung durch bestimmte gesellschaftliche Gruppen oder für das Überleben von Pflanzen und Tieren einzuschätzen (vgl. BIERHALS 1980: 81). Beispiele für Bezeichnungen von ökologischen Raumeinheiten sind ‚Lebensraum‘, ‚Biotop‘, ‚Biotopkomplex‘, ‚Landschaftsausschnitt‘, ‚Landschaft‘ und ‚Naturraum‘¹²⁵.

Im Kap. 5.1.5.2, das sich mit der Ermittlung der angemessenen räumlichen Betrachtungsebene für die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen beschäftigte, wurde erläutert, daß sich bei der Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten zwei verschiedene Hierarchien von Klassifikationssystemen unterscheiden lassen: eine chorologische und eine klassifikatorische Hierarchie. Ich werde mich hier mit beiden beschäftigen.

Zuerst werden die *logischen* Anforderungen an Klassifizierungen im allgemeinen, wie sie in Kap. 3 dargestellt sind, auf die Klassifizierung von ökologischen Raumeinheiten als Basis für die Auswahl repräsentativer Arten übertragen. Dabei wird von einer deduktiven Vorgehensweise ausgegangen. In einem zweiten Unterkapitel werden darüber hinausgehende *inhaltliche* Anforderungen formuliert. Die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten in der Naturschutzplanung ist aber auch praktischen Zwängen ausgesetzt, welche die angestrebte Qualität der Klassifikation beeinflussen (Kap. 6.3). In Kap. 6.4 wird schließlich versucht, Ansätze für die Auflösung der Widersprüche zwischen den logischen und inhaltlichen Anforderungen an die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten einerseits und den aufgrund der praktischen Zwänge eingeschränkten Möglichkeiten einer hochwertigen Klassifikation andererseits aufzuzeigen.

¹²⁵ Es werden hier Begriffe aufgezählt, die in der deutschsprachigen Naturschutzliteratur für bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten verwendet werden. Daß die Verwendung dieser Begriffe wissenschaftlichen Kriterien teilweise nicht genügt, sei an dieser Stelle nur erwähnt und nicht weiter vertieft. Zu der Definition von Biotop und Biotopkomplex siehe beispielsweise SSYMANK et al. (1993: 50-52). ‚Landschaft‘ wird hier im Sinne der ‚landscape ecology‘ verstanden (siehe Definition in Kap. 4.1). Der Begriff ist hier allerdings nicht dimensionslos verwendet, sondern einer bestimmten Ebene in der chorologischen Hierarchie zugeordnet, was dem allgemeinen Sprachgebrauch in der deutschsprachigen Naturschutzliteratur entspricht. Zum Naturraumbegriff vgl. z. B. HARD (1973: 86-91).

6.1 Logische Anforderungen an die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten

Zweckabhängigkeit der Klassifikation

Genereller Zweck der Klassifikation unter der hier bearbeiteten Frage ist die Schaffung eines räumlichen Bezugssystems für die Auswahl repräsentativer Arten. Zweck und angestrebte Qualität der Indikation bestimmen zusammen mit der Art der betrachteten Raumeinheiten, *welche* und *wieviele Klassifikationsmerkmale* auszuwählen sind. Die *Skalierung* der Klassifikationsmerkmale wird über die angestrebte Größe und Zahl der Klassen sowie der angestrebten Lage der Klassengrenzen durch die angestrebte Qualität der Klassifikation determiniert.

Für die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen sind die Schlüsselfaktoren für das Überleben der Arten als *Klassifikationsmerkmale* heranzuziehen oder als entsprechende *Erfassungsmerkmale* indikatorische Umwelteigenschaften (siehe Kap. 5.1.5). Das gilt im Prinzip auch für das dritte Indikationsverfahren, denn die Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten wird, ausreichendes Besiedlungspotential vorausgesetzt, primär durch die gegebenen Umweltbedingungen bestimmt. Im Falle des Verfahrens zur Auswahl repräsentativer Arten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung sind ökologische Raumeinheiten erforderlich, um den objektbezogenen Gültigkeitsbereich der Schlüsselfaktoren und damit auch der Indikatorarten eingrenzen und beschreiben zu können.

Eindeutige Zuordnung aller Elemente zu den Klassen

Bei eindeutiger Definition und überschneidungsfreier Skalierung der Klassifikationsmerkmale müßte diese Bedingung erfüllt sein. Soweit es sich um ein hierarchisches System von Klassen unterschiedlichen Abstraktionsgrades handelt, sind außerdem die in Kap. 3 genannten Anforderungen zu beachten:

- Die Objekte, die einer Klasse einer bestimmten klassifikatorischen Ebene angehören, müssen mit den Objekten der zugeordneten Klassen der nächstniedrigeren typologischen Ebene identisch sein. Bei gleicher Ausgangsmenge von Objekten dürfen also nicht mehr oder weniger Objekte in einer der beiden Ebenen vertreten sein.

- Die Bildung sämtlicher Klassen einer klassifikatorischen Ebene muß mit dem gleichen Klassifikationskriterium erfolgen¹²⁶.
- Eine Klasse einer klassifikatorischen Ebene darf nur die Klassen der nächstniedrigeren Ebene als Elemente haben und keine Klasse der darunterliegenden Ebenen.

6.2 Inhaltliche Anforderungen an die Klassifikation von ökologischen Raumeinheiten

Ich möchte mich hier auf die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen beschränken. Als Kriterien für die Klassifikation der ökologischen Raumeinheiten, die die räumlichen Bezugseinheiten für die Auswahl der Indikatorarten bilden sollen, sind entsprechend den Ausführungen im vorigen Kapitel die Schlüsselfaktoren für das Überleben der Arten oder indikatorische Umwelteigenschaften für diese Schlüsselfaktoren heranzuziehen.

Für die in dieser Arbeit schwerpunktmäßig bearbeiteten Artengruppen und Lebensraumtypen (vgl. Ende von Kap. 1.2) enthalten die Anhänge 1 und 2 den Versuch, die Faktoren zu ermitteln, die als Klassifikationskriterien oder Erfassungsmerkmale für die ökologischen Raumeinheiten herangezogen werden könnten. Deren systematische Umsetzung in ökologische Raumeinheiten soll hier nicht durchgeführt werden. Vielmehr werden am Beispiel von Wirbellosen, im speziellen Tagfaltern und Heuschrecken, einige Details verdeutlicht.

Wichtige Schlüsselfaktoren für das Überleben phytophager wirbelloser Tierarten können die Nahrungspflanzen sein, insbesondere bei mono- oder oligophagen Arten. Handelt es sich bei den Nahrungspflanzen um Pflanzenarten, die in bestimmten Typen von ökologischen Raumeinheiten und möglicherweise auch nur in bestimmten Teilräumen des Betrachtungsraumes eine geringe Stetigkeit oder Abundanz aufweisen (z. B. Kreuzenzian, Sonnenröschen und Wundklee in Kalkmagerrasen der Münchener Ebene und des Unteren Isartales), kann es notwendig sein, deren Vorkommen im Rahmen einer Biotoptypenkartierung direkt zu erfassen, wenn auf der Basis dieser Kartierung Indikatorarten ausgewählt werden sollen.

Ebenso können Angaben zur Vegetationsstruktur bei bestimmten Typen von ökologischen Raumeinheiten wichtige Zusatzinformationen für die Auswahl repräsentativer Arten enthalten. So können verbrachte Magerrasenbestände pflanzensoziologisch noch

¹²⁶ Ein Beispiel, wo diese logische Anforderung nicht erfüllt ist, sind die Klassen „Waldfreie Niedermoore und Sümpfe, Grünland nasser bis feuchter Standorte“ und „Großseggenriede“ bei RIECKEN et al. (1993: 314-316). Das Schnabelseggen-Ried (*Caricetum rostratae*) könnte beispielsweise unter ‚oligo- bis mesotrophe, kalkarme Niedermoore‘ (35.01) oder unter ‚rasige Seggenriede‘ (37.02) eingeordnet werden (vgl. Kap. 6.4).

dem Gentiano-Koelerietum, dem Mesobrometum oder doch wenigstens dem Mesobromion zuzuordnen sein. Für das Vorkommen vieler wärmeliebender Wirbellosenarten ist aber weniger die pflanzensoziologische Zuordnung oder die entsprechende Einstufung als Kalk-Halbtrockenrasen entscheidend, sondern das Vorhandensein kurzrasiger oder lückiger Vegetationsbestände, da nur in diesen eine Entwicklung der Präimaginalstadien möglich ist. RIECKEN et al. (1993) tragen dem in ihrem Vorschlag für eine Liste der Biotoptypen bereits durch die Differenzierung von genutzten und verbrachten Varianten teilweise Rechnung. Sinnvoller wäre hier jedoch eine direkte Differenzierung über die Vegetationsstruktur, z. B. über die Zuweisung der Attribute ‚lückige oder kurzrasige Vegetationsbestände vorhanden‘ und ‚lückige oder kurzrasige Vegetationsbestände nicht vorhanden‘, besser noch über eine ordinale Skalierung der Merkmalsausprägung (z. B. der Anteil lückiger Vegetationsbestände beträgt weniger als 5 %, 5-10 %, 10-20 %, > 20 %).

Ähnliches gilt auch für das Nutzungsregime (z. B. Zahl der Schnitte, Schnittermine), das beispielsweise im Grünland entscheidend die Artenzusammensetzung der Fauna beeinflussen kann. Damit sind wir bei einem wichtigen generellen Kritikpunkt an den bisherigen Vorschlägen für Biotoptypisierungen, der mangelnden Berücksichtigung der Faktoren der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Umwelt. Weitere Beispiele, wo diese Faktoren eine große Bedeutung für das Überleben naturschutzrelevanter Arten haben und deshalb bei der Klassifizierung der ökologischen Raumeinheiten berücksichtigt werden müssen, sind Ackerflächen oder Ackerbaulandschaften (z. B. Größe der Schläge, Häufigkeit der Bodenbearbeitung, Fruchtfolgen) und Fließgewässer (Überflutungsregime). Auch hier bietet das Biotoptypenverzeichnis von RIECKEN et al. (1993) mit seinen zusätzlichen Differenzierungskriterien bereits einige Möglichkeiten, die genannten Eigenschaften bei Biotoptypenkartierungen einzubeziehen. Inwieweit diese Differenzierungsmöglichkeiten bereits für die hier behandelte Frage der repräsentativen Auswahl von Arten ausreichen und in welchen Fällen welche Differenzierungsmöglichkeiten herangezogen werden sollten, bedarf einer weitergehenden Prüfung.

Ich werde mich nun noch Fragen der Grenzziehung zuwenden. Die Klassifizierung der ökologischen Raumeinheiten muß so erfolgen, daß bei Umsetzung des Klassifikationssystems in konkrete geographische Raumeinheiten Raumausschnitte entstehen, die sich weitgehend mit den Aktionsräumen von Indikatorarten und indizierten Arten decken. Diese Aktionsräume sind das Ergebnis der Vagilität der Organismen und anderer Verhaltenseigenschaften einerseits und der Verteilung von Ressourcen, förderlichen und hemmenden Faktorenausprägungen der physiologischen Umwelt andererseits. Betrachtet man mehrere Arten, so werden sich die Aktionsräume der einzelnen Organismen oder Populationen nicht decken, so daß strenggenommen für jeden Organismus oder jede Population einer Art jeweils eigene Bezugsräume abgegrenzt werden müßten.

Aus praktischen Gründen (*ökonomische* und *technologische* Rahmenbedingungen) ist es aber meist notwendig, vereinfachend gemeinsame räumliche Bezugseinheiten, teilweise für ganze Lebensgemeinschaften, zu bilden. Dabei wird der so abgegrenzte Raum sich nur in Ausnahmefällen mit den Aktionsräumen der Organismen oder Populationen der verschiedenen Arten decken. Manche werden kleinere Aktionsräume aufweisen, während die Aktionsräume anderer über die abgegrenzten Raumeinheiten hinausreichen werden (vgl. Diskussion zu „Biotopkomplexbewohnern“ und deren mangelnde Repräsentierung durch Bezugnahme auf einzelne „Biotope“ bzw. „Biototypen“, z. B. SCHLUM-PRECHT & VÖLKL, 1992: 6). Ein extremes Beispiel für den letztgenannten Fall sind die Zugvögel.

Eine solche Vereinfachung kann für *praktische* Zwecke in der Naturschutzplanung in vielen Fällen ausreichen. Sie ist nur dann inadäquat, wenn es aufgrund dieser Vereinfachung zu Fehleinschätzungen kommt, welche Bedeutung bestimmte Veränderungen in der Umwelt der Organismen für deren Überlebensfähigkeit haben. Dies soll noch etwas erläutert werden. Bei der Abschätzung, ob eine solche Vereinfachung inadäquat ist, kann unterschieden werden zwischen¹²⁷:

- systematischen Unschärfen, die dadurch entstehen, daß Teilhabitate von Arten räumlich getrennt liegen und deshalb verschiedenen räumlichen Bezugseinheiten zuzuordnen sind;
- Unschärfen, die zwar nicht systematischer Natur sind, aber dennoch berücksichtigt werden sollten oder müssen, weil deren Nichtberücksichtigung zu relevanten Fehleinschätzungen der Überlebensfähigkeit führen kann.

Die systematischen Unschärfen können durch die Darstellung der bekannten oder vermuteten räumlichen Bezüge (genauer der Bewegungen der Organismen) zwischen den jeweiligen räumlichen Bezugseinheiten berücksichtigt werden, vorausgesetzt, die Kenntnisse der durch den Lebenszyklus und die Autökologie der Art einerseits und durch Umweltschwankungen andererseits bedingten Ortswechsel sind ausreichend. Für den Umgang mit den Unschärfen des zweiten Typs lassen sich keine pauschalen Empfehlungen geben, weil die Einschätzung, ob es sich um eine nicht vernachlässigbare Unschärfe handelt auch von der jeweiligen Problemstellung und den dadurch bedingten Qualitätsanforderungen an die angestrebten Aussagen abhängt. Gegebenenfalls muß für einzelne Arten eine detailliertere Analyse erfolgen.

Welche biologische Einheit (Organismus oder sozialer Verband, Lokal- oder Metapopulation) und welche der organismenzentrierten Zeitkategorien (Lebensprozeß, Lebensphase, eine oder mehrere Generationen) oder Raumkategorien (Heimatgebiet,

¹²⁷ Marginale Unschärfen (z. B. wenn nur ein geringer Teil des Aktionsraumes nicht eingeschlossen ist und dessen Verlust auch die Überlebensfähigkeit der Organismen oder Populationen nicht stark beeinflusst) können definitionsgemäß vernachlässigt werden und sind hier deshalb nicht aufgeführt.

Migrationsraum und Aktionsraum für Explorationswanderungen, Lebensraum einer Lokal- oder Metapopulation) betrachtet werden sollten, wird durch den Zweck der Planung und die Größe des bearbeiteten Raums beeinflusst. Von der betrachteten biologischen Einheit und den gewählten Zeit- und Raumkategorien hängt wiederum ab, welche Ebenen der chorologischen Hierarchie sinnvollerweise herangezogen werden (vgl. Kap. 5.1.5.2).

6.3 Einfluß der praktischen Rahmenbedingungen

Die planerische Problemstellung in einem konkreten Fall wird aber nicht nur durch den Zweck bestimmt, sondern auch durch die gegebenen praktischen *Rahmenbedingungen*, wie sie in Kap. 3 beschrieben wurden. Diese beeinflussen ebenfalls die angestrebte Qualität der Klassifikation, die sich über die Validität, Reliabilität und die Sensitivität der darauf aufbauenden Indikation beschreiben läßt. Diese praktischen Rahmenbedingungen sind beispielsweise:

- die inhaltliche und räumliche Auflösung (z. B. Rasterdaten oder flächenscharfe Angaben) und der Umfang der *zur Verfügung stehenden* Daten zur Ausprägung der Klassifikationskriterien (z. B. Bodenarten, Exposition);
- unzureichende Kenntnisse der naturwissenschaftlichen Grundlagen (aut-, populations- und synökologische Kenntnisse, z. B. Schlüsselfaktoren für das Überleben von Arten);
- die Begrenzung der notwendigen Mittel (ökonomische Faktoren, z. B. Zeit, finanzielle Mittel);
- die begrenzte Kenntnis und Verfügbarkeit von Meßmethoden (technologische Faktoren; z. B. adäquate und effiziente Aufnahme von vegetationsstrukturellen Eigenschaften in ausreichender inhaltlicher und räumlicher Auflösung).

6.4 Mögliche Ansätze zur Auflösung der Widersprüche zwischen den logischen und inhaltlichen Anforderungen und den praktischen Zwängen

Wie in Kap. 6.1 (Zweck der Klassifikation) dargestellt, sind als Klassifikations- oder Erfassungsmerkmale für die ökologischen Raumeinheiten im Falle der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen die Schlüsselfaktoren für das Überleben der Arten oder geeignete indikatorische Umwelteigenschaften heranzuziehen. Dabei ist, entsprechend den inhaltlichen Anforderungen, eine geeignete beobachterzentrierte räumliche Betrachtungsebene heranzuziehen. Zwänge durch begrenzte *ökonomische* und *technologische* Mittel könnten dazu verleiten, eine höhere *chorologische*

Betrachtungsebene zu wählen. Der Wechsel in eine höhere Ebene der chorologischen Hierarchie (z. B. ‚Biotopkomplex‘ oder ‚Landschaftsausschnitt‘ statt ‚Biotop‘) löst dieses Problem jedoch nicht, da die Klassen der niedrigeren chorologischen Ebenen als Elemente in der nächsthöheren Ebene benötigt werden. Durch den Übergang zur nächsthöheren Ebene wird das Problem sogar noch verstärkt, weil aus ökonomischen und technologischen Gründen oder wegen der mangelnden Verarbeitbarkeit hoher Komplexität bei jedem Ebenensprung weitere Vereinfachungen notwendig sind und dies die Wahrscheinlichkeit einer Verringerung der Qualität der Indikation erhöht.

Ökonomische Gründe können es auch notwendig machen, eine gröbere inhaltliche und räumliche Auflösung der Kriterien für die Abgrenzung der Raumeinheiten zu wählen, als dies aus fachlichen Gründen gefordert wäre¹²⁸. In der Naturschutzplanung üblich sind ordinale Skalen mit drei bis neun Klassen für die materialen Umweltfaktoren (soweit diese ordinal skalierbar sind). Dabei müssen dreistufige Skalen aus fachlicher Sicht im allgemeinen als zu grob eingestuft werden und neunstufige Skalen wegen des erforderlichen Aufwandes, wegen fehlender Grundlagendaten zu den materialen Umwelteigenschaften im Untersuchungsraum oder wegen der fehlenden Kenntnisse zu den ökologischen Amplituden der Arten in dieser hohen Auflösung als problematisch angesehen werden (*praktische* Gründe). Detailliertere Aussagen, welche Skalierung bei welchen planerischen Problemstellungen anzustreben ist, bedürfen einer systematischen Ausarbeitung, die hier nicht geleistet werden soll.

Eine weitere Möglichkeit, den Aufwand für die Kartierung bestimmter Typen von ökologischen Raumeinheiten unter ökonomischen Zwängen zu reduzieren, ist, in der *klassifikatorischen* Hierarchie in eine übergeordnete Ebene zu wechseln, also beispielsweise alle Typen von Großseggenried zu einer Kartiereinheit zusammenzufassen statt verschiedene Typen zu differenzieren. Allerdings sinkt dabei die Qualität der Indikation. Im Falle der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen kann dies dadurch ausgeglichen werden, daß entsprechend mehr Arten ausgewählt werden.

Bei kleinmaßstäblichen (großräumigen) Planungen (z. B. Regionalplan) stellt sich das Problem, daß Informationen zur zeitlichen Variabilität der Umwelt, aber auch zur Ausprägung von materialen Umweltfaktoren, die für die Klassifikation der einzelnen Typen von ökologischen Raumeinheiten benötigt werden, möglicherweise nicht zur Verfügung stehen und aus *ökonomischen* Gründen auch nur begrenzt erfaßt werden können (z. B. über stichprobenartige Erhebungen). Ein Lösungsansatz könnten hochaggregierende Indikatoren für die fehlenden Detailinformationen sein. Beispiele sind die durchschnittlichen Besatzstärken (Zahl der Großvieheinheiten pro ha Hauptfutterfläche), die Kultur-

¹²⁸ Für die Festlegung der aus ‚naturschutzfachlicher‘ Sicht geforderten Qualität einer Indikation werden immer auch normative Elemente (Prämissen) benötigt. Wie zuverlässig oder sensitiv eine Indikation sein *soll*, läßt sich nicht allein aus Sachaussagen ableiten.

artenzusammensetzung in einem bestimmten Raum oder der durchschnittliche Düngeaufwand pro Hektar. Diese Indikatoren könnten dann als Erfassungsmerkmale dienen. Zu prüfen bleibt aber, inwieweit solche hochaggregierenden Indikatoren in der Lage sind, die für die Arten relevanten Umweltfaktoren zu indizieren, zumal sich die Daten zu diesen Indikatoren in der Regel auf politisch-administrative Raumeinheiten beziehen, nicht auf ökologische.

Eine Möglichkeit, den Aufwand für die *Entwicklung des Kartierungsschlüssels* zu reduzieren, ist der Rückgriff auf vorhandene, durch Konventionen festgelegte Klassifikationen, wie sie mit der häufig verwendeten Hierarchie (wenn auch nicht immer mit den gleichen Ausdrücken bezeichnet) ‚Biotopelement - Biotop - Biotopkomplex – Landschaftsausschnitt - Landschaft‘ vorliegt (SSYMANK et al. 1993: 50-52; ALTMOOS 1997: 70-77; vgl., in einem wissenschaftlichen Kontext, auch Sigmasoziologie - TÜXEN 1979, neuere Zusammenfassungen in SCHWABE 1990, KRATOCHWIL & SCHWABE 1993, 1997).

Wie oben betont, ist Klassifikation immer zweckabhängig. Daher liegt die Schlußfolgerung nahe, daß ein solches konventionalistisch zusammengestelltes, universelles System von ökologischen Raumeinheiten nicht für alle Planungsprobleme gleichermaßen geeignet sein kann¹²⁹. Lediglich bei einer Klassifikation, die einer „natürlichen“ Klassifikation nahekäme (LÖTHER 1972: 117-128; HEMPEL 1974: 52 f.), könnte von einer breiten Anwendbarkeit ausgegangen werden. Ob dies im Falle der vorgeschlagenen Klassifikationssysteme für ökologische Raumeinheiten gegeben ist, ist allerdings fraglich (vgl. dazu auch die Kritik zur Übereinstimmung von Pflanzengesellschaften und Zoozönosen und Hinweise zur stärkeren Berücksichtigung faunistischer Aspekte bei der Ermittlung schutzwürdiger Biotope, z. B. RABELER & TÜXEN 1955; HABER 1963, MÜLLER 1974, MIOTK 1986 u. 1988, SCHLUM-PRECHT & VÖLKL 1992, HAMMER & VÖLKL, 1993, MIOTK, 1993, SCHLUMPRECHT, 1993).

Möglicherweise problematisch ist für die Auswahl repräsentativer Arten auf der Basis vorhandener Klassifikationen ökologischer Raumeinheiten, daß bei den in der Praxis üblichen Biotoptypen-Schlüsseln und chorologischen Hierarchien die in Kap. 3 formulierten und oben wiedergegebenen logischen Anforderungen an Klassifikationen nur begrenzt erfüllt sind. So genügen die existierenden Anleitungen zur Kartierung von Biotoptypen der Forderung nach Vermeidung von Überschneidungen und Lücken zwischen den Klassen einer Klassifikation nur begrenzt (vgl. dazu die Kritik von KNICKREHM & ROMMEL 1994: 141-146), was darauf zurückzuführen ist, daß nicht immer das gleiche Klassifikationsprinzip durchgehalten wird. Beispielsweise ist das Klassifikationskriterium für „Niedermoor“ ein pedologisches, nämlich das Vorhandensein von Nieder-

¹²⁹ Vergleiche dazu aber den Ansatz von RIECKEN et al. (1993) mit der Möglichkeit, die Klassifizierung über zusätzliche Differenzierungskriterien zu verfeinern.

moortorf, das Klassifikationskriterium für Großseggenried aber ein vegetationstypologisches. Dies kann zur Einordnung desselben Pflanzenbestandes entweder in die eine oder die andere Klasse führen, wenn dies nicht durch weitere, implizit berücksichtigte Kriterien ausgeschlossen ist. Diese Verletzung der logischen Anforderungen werden allerdings für die hier bearbeitete Frage nur dann relevant, wenn die darauf aufbauenden Indikationsverfahren die angestrebte Qualität wegen dieser Schwächen nicht erreichen.

Weitere mögliche Vereinfachungen können Kap. 5.1.5.3 entnommen werden. Entscheidend für die Anwendung der Vereinfachungen ist, daß die gewählte Vereinfachung den betrachteten biologischen Einheiten und den relevanten ökologischen Phänomenen angemessen ist und eine spätere Transformation der beobachterzentrierten Beschreibung in die organismenzentrierte Beschreibung der Umwelt in einer für die Problemstellung ausreichenden Qualität möglich bleibt.

7 Fazit und Ausblick

Ein Ziel dieser Arbeit war es, das Problem der Indikation von Arten durch andere Arten in der Naturschutzplanung theoretisch zu strukturieren, und zwar sowohl bezüglich der ökologischen als auch der planungstheoretischen Gesichtspunkte. Dies erschien notwendig vor dem Hintergrund, daß eine *einfache* Antwort auf die Frage, inwieweit man Indikatorarten auswählen kann, die andere Arten repräsentieren, nicht möglich ist. Außerdem sollte die Eignung der bekannten Indikationsverfahren für die Auswahl repräsentativer Arten miteinander verglichen werden. Es war *nicht* das Ziel dieser Arbeit, ein bestimmtes Indikationsverfahren bis zu Praxisreife zu entwickeln und es war auch nicht das Ziel, eine spezielle Hypothese, die sich auf eine konkrete Problemstellung bezieht, zu prüfen.

Diese Arbeit ist der Versuch, den Indikatorbegriff präziser zu fassen, als dies in der wissenschaftlichen Naturschutzliteratur derzeit der Fall ist, Kriterien für die Qualität einer Indikation zu nennen und sie für die einzelnen Indikationsverfahren zu präzisieren. Zur Präzisierung des Indikatorbegriffes gehört auch die Differenzierung zwischen den Begriffen ‚Operationalisierung‘ und ‚Indikation‘. Da Planungsprobleme im Naturschutz prinzipiell Mehrebenen-Probleme sind, werden Ebenen differenziert, die bei der Entwicklung eines Indikationsverfahrens berücksichtigt werden müssen. Dies sind die naturwissenschaftliche (hier ökologische) Ebene, die normenlogische Ebene und eine komplexe praktische Ebene, in der die soziokulturellen, politischen, ökonomischen und technologischen Rahmenbedingungen zusammengefaßt sind. Die Auswahl repräsentativer Arten wird von Aspekten all dieser Ebenen beeinflusst. Diesen Ebenen lassen sich jeweils eigene Kriterien für die Auswahl der Indikatorarten zuordnen, die an geeigneter Stelle in den Auswahlmodus einfließen sollten. Mit geeignet ist gemeint, daß sie die Qualität des Indikationsverfahrens nicht unter den angestrebten Wert mindern dürfen. Die auf *praktische* Begründungsfelder zurückzuführenden Kriterien können daher auch nicht die *ökologischen* Kriterien ersetzen, denn letztere bestimmen die Qualität der Indikation.

Das für das Problem der Indikation von Arten durch Arten relevante Grundlagenwissen verschiedener Arbeitsrichtungen (Ökologie, Planungstheorie, Normenlogik, Logik der Klassifikation) wird selektiert, aufbereitet und bei der Beurteilung der verschiedenen Indikationsverfahren verknüpft. Die verschiedenen Indikationsverfahren, die in der wissenschaftlichen Diskussion zur Auswahl von repräsentativen Arten implizit verwendet oder explizit vorgeschlagen werden, werden bezüglich ihrer Qualität und ihrer Einsetzbarkeit bei verschiedenen planerischen Anwendungsbereichen, die typisch für die im deutschsprachigen Raum institutionalisierte Naturschutzplanung sind, qualitativ analysiert.

Aufbauend darauf soll in diesem Kapitel ein vorläufiges Fazit im Hinblick darauf gezogen werden, wo *derzeit* die Möglichkeiten und wo möglicherweise die *grundlegenden* Grenzen der Indikation von Arten durch andere Arten zu sehen sind. Dazu gehört auch zu überlegen, ob der Anspruch, repräsentative Arten auszuwählen, immer notwendig ist, oder ob es Alternativen zur Indikation gibt. Außerdem soll in diesem Kapitel der Forschungsbedarf für die grundlagenorientierten und anwendungsbezogenen Wissenschaften dargestellt werden, der sich aus den Ergebnissen dieser Arbeit ableiten läßt. Ziel dieser Forschung ist die Erhöhung der Qualität und der Effizienz bei der Auswahl repräsentativer Arten. Und schließlich sollen *Hinweise* gegeben werden, durch welche Maßnahmen die Ergebnisse dieser Arbeit und der weiteren Forschungsarbeit zur Praxisreife gebracht werden können.

Was ist jetzt schon möglich und wo liegen *praktische* Grenzen?

Festzuhalten ist zunächst, daß Indikationseffekte bei allen besprochenen Ansätzen zur Auswahl von Indikatorarten zu erwarten sind. Dies ist zumindest für die Indikation von Zuständen mit der vorliegenden synökologischen, insbesondere der pflanzensoziologischen und zooökologischen Literatur belegt und außerdem aufgrund logischer Überlegungen zu fordern, wenn die Verteilung der Arten im Raum nicht völlig zufällig ist.

Schwieriger sind die Indikationsmöglichkeiten bei Veränderungen der Umweltbedingungen einzuschätzen. Auch hier ist allerdings aufgrund logischer Überlegungen zu fordern, daß bei Arten, die ähnliche Ansprüche an bestimmte Umweltfaktoren stellen und im gleichen Raum auftreten, *ähnliche* Populationsentwicklungen durch Veränderungen dieser Umweltfaktoren ausgelöst werden. Als empirische Belege dafür seien einige Untersuchungen genannt:

- TAPER et al. (1995: 485): 14 Vogelarten, die einer ökologische Gruppe zuzuordnen sind (Fernwanderer; niedrige, offene Nester; hoher Prozentsatz von Brutparasitismus), wiesen einen ähnlichen Bestandstrend aufgrund von Prädationsdruck und möglicherweise Entwaldung in den Überwinterungsgebieten auf.
- NIEMI et al. (1997): Von 18 als Indikatorarten ausgewählten Vogelarten (die Kriterien für die Auswahl werden nicht genannt) war eine Art mit mehreren anderen Arten signifikant korreliert. In einem Fall war diese Korrelation auch bei Veränderung der Umweltbedingungen stabil.
- SWENGEL & SWENGEL (1997: z. B. 133 und 142; 1999: 9 und dort zit. Literatur): Einige Vogel- und Tagfalterarten, die Trockenstandorte im Zentrum von Nordamerika bewohnen, zeigten eine ähnliche Reaktion auf Managementmaßnahmen wie Mahd, Beweidung und Feuer.

- THINGSTADT (1998): Der Bruterfolg des Trauerschnäppers war über einen Zeitraum von 10 Jahren hochsignifikant mit den Abschlußzahlen von Auer- und Birkhuhn (Indikator für die herbstliche Populationsgröße) korreliert, d. h. diese Arten zeigten eine ähnliche Populationsdynamik.

Um die Qualität der Auswahl repräsentativer Arten sicherzustellen, sollten folgende allgemeinen Hinweise beachtet werden:

- Die angestrebte Qualität ist in Abhängigkeit von der Problemstellung und damit vom Zweck der Indikation, von den praktischen Rahmenbedingungen sowie von den Arten und ökologischen Raumeinheiten, die für den Zweck der Indikation relevant sind, festzulegen.
- Die Kriterien für die Auswahl der repräsentativen Arten sind entsprechend den Begründungsfeldern, denen sie zugeordnet werden müssen, zu differenzieren und in geeigneter Weise zu verknüpfen (ökologische, normenlogische und praktische Kriterien). Die Qualität der Indikation wird über die ökologischen Kriterien sichergestellt.
- Indikandum und Indikans sind eindeutig festzulegen, wozu ein normenlogischer Bezug zu Naturschutzziele erforderlich ist sowie die organismen- bzw. populationsbezogene Eigenschaft (z. B. Präsenz-Absenz-Werte, Reproduktionserfolg, Populationsgröße oder -entwicklung, Überlebensfähigkeit) und die relevante biologische Einheit (einzelne Organismen, Lokalpopulation, Metapopulation) zu benennen sind.
- Die für die Klassifizierung der ökologischen Raumeinheiten, die als räumliche Bezugseinheiten für die Auswahl der repräsentativen Arten herangezogen werden müssen, benötigte Ebene der klassifikatorischen und chorologischen Hierarchie ist in Abhängigkeit von der angestrebten Qualität der Indikation sowie den relevanten Arten und biologischen Einheiten auszuwählen.
- Als Kriterien für die Klassifizierung der ökologischen Raumeinheiten sind die Schlüsselfaktoren für das Überleben (Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen) oder für das Vorkommen (Auswahl über die Korrelation im räumlichen Auftreten) heranzuziehen. Dabei sind die Faktoren der räumlichen und zeitlichen Variabilität einzubeziehen. Vereinfachungen der Umweltbeschreibung müssen adäquat sein.
- Für die Auswahl der Indikatorarten werden alle biologischen Eigenschaften benötigt, die die Wirkung der Schlüsselfaktoren auf die betrachteten biologischen Einheiten beeinflussen.

- Es ist eine geeignete Skalierung der Umweltfaktoren und der betrachteten organismen- bzw. populationsbezogenen Eigenschaft zu wählen. Die Wahl der Skalierung ist von der angestrebten Qualität der Indikation abhängig.
- Für die Skalierung der Überlebensfähigkeit der Arten (Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen) wird eine drei- bis vierstufige Skalierung empfohlen.
- Für die Indikation bei der Erfassung des Ist-Zustandes können andere Indikatorarten notwendig sein als für die Erfassung von Veränderungen, wie sie z. B. bei der Erfolgskontrolle benötigt werden.
- Werden repräsentative Arten für die Zielkonkretisierung und Maßnahmenableitung selektiert, dürfen die Ziele und Maßnahmen nicht zu spezifisch auf diese Arten ausgerichtet werden.
- Die Zahl der benötigten Indikatorarten und deren Zusammensetzung werden von der geforderten Qualität der Indikation, von der Zahl und der Zusammensetzung der zu indizierenden Arten und von den relevanten Typen von ökologischen Raumeinheiten beeinflusst. In der Regel werden *Systeme* von Indikatorarten und nicht einzelne Arten ausgewählt werden müssen. Zu empfehlen ist die Auswahl mehrerer stenöker Arten, die sich bezüglich ihrer ökologischen Ansprüche ergänzen, oder mehrerer stenöker und einzelner mäßig euryöker Arten (vgl. BAUMANN et al. 1999: 45).
- In fragmentierten und gestörten Landschaften müssen mehr Arten ausgewählt werden, um eine hohe Zuverlässigkeit zu erreichen.
- Sehr seltene Arten sind in der Regel unzuverlässige Indikatoren und werden auch nur unzuverlässig indizierbar sein. Deren Auswahl als *Indikatoren* kann daher in der Regel nicht empfohlen werden. Lediglich wenn diese Arten positive Reaktionen auf ergriffene Schutzmaßnahmen zeigen, kann davon ausgegangen werden, daß auch weitere Arten ähnliche Bestandrends zeigen werden (vgl. aber auch Hinweis zur Auswahl von Indikatorarten für die Zielkonkretisierung und Maßnahmenableitung weiter oben).
- Aussagen zur Qualität von Indikatoren haben einen begrenzten objektbezogenen (z. B. nur in bestimmten Typen von ökologischen Raumeinheiten), räumlichen und zeitlichen Gültigkeitsbereich. In einem bestimmten Raum, zu einer bestimmten Zeit oder in bestimmten Typen von ökologischen Raumeinheiten ermittelte repräsentative Arten müssen daher bei Übertragung auf andere Räume, Zeiten oder Typen von ökologischen Raumeinheiten mindestens einem Plausibilitätstest unterzogen werden, bei dem zu prüfen ist,

- ob in diesen anderen Räumen die Indikatorarten und die indizierten Arten überhaupt vorkommen (Verbreitung der Arten),
- ob genotypisch bedingte Abweichungen bei den biologischen Eigenschaften der Arten vorliegen, die die Qualität der Indikation möglicherweise über ein festzulegendes Maß hinaus verringert,
- ob die Bedeutung der Schlüsselfaktoren für die Artenzusammensetzung der Lebensgemeinschaften, die Überlebensfähigkeit von Arten oder für die Populationsentwicklung in dem Zeitraum, in dem die Indikatorarten eingesetzt werden sollen, im wesentlichen die gleiche ist wie in dem Zeitraum, in dem sie ermittelt wurde, und
- ob die Bedeutung der einzelnen Schlüsselfaktoren für die Artenzusammensetzung der Lebensgemeinschaften, die Überlebensfähigkeit von Arten oder die Populationsentwicklung in den Typen von ökologischen Raumeinheiten, auf die sie übertragen werden sollen, im wesentlichen die gleiche ist wie in den Typen von ökologischen Raumeinheiten, in denen die Indikatorarten ermittelt wurden.

Mit Hilfe dieser Überprüfungen sollte sich zumindest ein Teil der möglichen Fehlerquellen identifizieren und die Indikatorenliste ggf. durch Entfernen oder Hinzufügen von Arten optimieren lassen. Mehr Sicherheit können nur empirische Untersuchungen erbringen. Wird auf diese verzichtet, steigt die Wahrscheinlichkeit, daß die Qualität der Indikation bei der Übertragung sinkt.

- Die Gültigkeit der ausgewählten Indikatorarten bleibt zunächst auf die Taxa beschränkt, die bei der Identifizierung der Schlüsselfaktoren für das Überleben oder die Populationsentwicklung bzw. bei der Ermittlung der Korrelationen im räumlichen Auftreten der Arten berücksichtigt wurden. Vor Ausdehnung der Indikationsaussage auf weitere Taxa ist zumindest über Plausibilitätstests zu prüfen, ob die berücksichtigten Schlüsselfaktoren auch die Schlüsselfaktoren für diese Taxa einschließen bzw. ob eine hohe Übereinstimmung im räumlichen Auftreten der Arten zu erwarten ist.

Bislang fehlt eine ausreichend differenzierte Überprüfung der einzelnen Indikationsverfahren (vgl. SIMBERLOFF 1998: 248). Daher sind absolute Aussagen, beispielsweise quantitative Angaben zur Qualität der verschiedenen Indikationsverfahren und zum Aufwand, der mit den einzelnen Verfahren verbunden ist, derzeit noch nicht möglich. Aus der zusammenfassenden Betrachtung der Indikationsverfahren lassen sich aber einige Tendenzen ableiten, die teilweise auch bereits empirisch belegt sind. Es sei dennoch darauf hingewiesen, daß die nachfolgenden Absätze eine persönliche Einschätzung oder Hypothese darstellen, deren Gültigkeit durch weitergehende Untersuchungen überprüft und deren Aussagen ggf. differenziert werden müssen.

Für die Indikation der charakteristischen Artenzusammensetzung einer Lebensgemeinschaft oder von Arten mit hoher Schutzpriorität im Arbeitsschritt der *Erfassung des Ist-Zustandes* ist vor allem das Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten über die Korrelation im räumlichen Auftreten der Arten geeignet. Dabei müssen jedoch gewisse Abstriche bei dem räumlichen und zeitlichen Gültigkeitsbereich der ausgewählten Indikatorarten oder bei deren Zuverlässigkeit in Kauf genommen werden (zu Details siehe Kap. 5.3.3). Ein Einsatz in der Praxis der Naturschutzplanung wird überwiegend auf die Artengruppen beschränkt sein, für die genügend Referenzdaten zur Ermittlung der Korrelationen im Auftreten der Arten oder zur Ermittlung von Charakter- und Differentialarten vorhanden sind. Eine Kombination mit der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchstypen in einer stark vereinfachten Form oder mit Experteneinschätzungen kann notwendig sein, um eine ausreichende Qualität der Indikation sicherzustellen oder den Aufwand für die Auswahl der Indikatoren zu reduzieren.

Dagegen ist die Auswahl der Indikatorarten über die Korrelation im räumlichen Auftreten für die *Erfolgskontrolle* von naturschutzfachlichen Maßnahmen nur dann geeignet, wenn die Konservierung oder die Wiederherstellung eines bestimmten Zustandes angestrebt wird, für den Referenzdaten vorliegen. Soll ein bestimmter Zustand wiederhergestellt werden, ist das Verfahren nur einsetzbar, wenn die Wiederbesiedlungsmöglichkeiten für die Arten, die die Fläche wiederbesiedeln sollen, ähnlich günstig sind wie zu der Zeit, als der angestrebte Zustand noch gegeben war. Das bedeutet, daß die Arten in einer Entfernung vorkommen müssen, die für sie leicht überbrückbar ist, und daß die Populationen in der Umgebung eine ausreichende Größe und einen ausreichenden Reproduktionserfolg aufweisen müssen, damit eine Besiedlung des neuen oder wiederhergestellten Habitats wahrscheinlich ist. Außerdem darf die Wiederbesiedlung nicht für einzelne Arten durch Barrieren erschwert oder unmöglich sein.

Für die Erfolgskontrolle von *naturschutzfachlichen Entwicklungsmaßnahmen*, die zu starken Veränderungen des Ist-Zustandes führen, aber auch für *Kompensationsmaßnahmen* im Rahmen der *Eingriffsregelung*, die die im vorigen Absatz genannten Bedingungen nicht erfüllen, eignet sich die Auswahl repräsentativer Artenkollektive über die Korrelationen im Auftreten der Arten dagegen nicht oder nicht alleine. Für die Überprüfung solcher Maßnahmen muß auf die Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen zurückgegriffen werden. Werden im Rahmen von Pflege- und Entwicklungskonzeptionen sehr große Räume bearbeitet, kann auch eine Ermittlung der Indikatorarten über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung sinnvoll sein.

Aussagen darüber, bei welchen Vereinfachungen noch ausreichende Qualitäten der Indikation möglich sind, sind beim derzeitigen Wissenstand vor allem aus drei Gründen kaum möglich. Erstens fehlen differenzierte Untersuchungen über die Ausprägung der Qualitätskriterien bei verschiedenen Vereinfachungen, aber auch bei verschiedenen

Typen von ökologischen Raumeinheiten. Ein höheres Maß von Fragmentierung und Störungen führt beispielsweise zu einer Zunahme stochastischer Einflüsse, was die Zuverlässigkeit der beschriebenen Indikationsverfahren reduziert. Die Zunahme von Fragmentierung und Störung ist aber ein weit verbreitetes Phänomen (vgl. z. B. WILCOVE et al. 1986: 238-240; MADER 1991: 267; KNAUER 1993: 49-52; RINGLER 1995: 48-63; KAULE et al. 1999: 11-13). Zweitens fehlt bislang eine Systematisierung der planerischen Problemstellungen und der für die verschiedenen Problemstellungen anzustrebenden Qualitäten. Und drittens müssen in der Praxis in allen Indikationsverfahren Experteneinschätzungen einbezogen werden, deren Einfluß auf die Qualität des Indikationsverfahrens schwer einschätzbar ist.

Als ideales Indikationsverfahren für die Erfolgskontrolle der Umsetzung von *Rahmenplanungen* bietet sich die Indikation über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung an, wobei in der Praxis beim Indikandum vielfach eine Beschränkung auf Arten mit hoher Schutzpriorität erforderlich sein wird. Bezüglich der Planungsebene bestehen für dieses Indikationsverfahren keine grundsätzlichen Einschränkungen. Umfang und Qualität der vorhandenen Daten zu verschiedenen Artengruppen und auch die Zahl und Qualität der Experten, die sich mit diesen Artengruppen beschäftigen, variieren allerdings in verschiedenen Räumen, so daß auch die Qualität der über dieses Verfahren ermittelten repräsentativen Arten wegen der unterschiedlichen Zuverlässigkeit der ermittelten Schlüsselfaktoren (z. B. Gefährdungsursachen) entsprechend schwanken wird. Wenn die benötigten Informationen zu den Schlüsselfaktoren und der Verbreitung der Arten fehlen und die notwendigen Mittel für zusätzliche Erhebungen nicht zur Verfügung stehen, muß der Einsatz dieses Verfahrens allerdings in Frage gestellt werden. Es bleibt dann nur die Möglichkeit, mit Hypothesen über die Verbreitung der Arten und die Schlüsselfaktoren für ihre Populationsentwicklung zu arbeiten.

Experteneinschätzungen spielen für die Einsetzbarkeit der dargestellten Indikationsverfahren in der Praxis der Naturschutzplanung eine entscheidende Rolle. Über diese werden manche Schritte der Verfahren erst möglich, weil das für diese Schritte benötigte Wissen teilweise nicht anders vorliegt. Außerdem kann die Einbeziehung von Experten dazu beitragen, den Aufwand für den Einsatz der Indikationsverfahren zu reduzieren (siehe auch unter ‚Alternativen oder Ergänzungen zur Indikation‘ weiter unten). Die Ausführungen in dieser Arbeit zu den einzelnen Indikationsverfahren sollen dazu beitragen, mögliche Fehler bei der Einschätzung durch Experten zu verringern. Allerdings sind nicht für alle Artengruppen und für alle Räume Experten vorhanden, so daß die Möglichkeiten, darüber eine ausreichende Qualität der Indikation sicherzustellen, eingeschränkt sind.

Wo sind grundsätzliche Grenzen?

Wo könnten nun grundsätzliche Grenzen für die Möglichkeiten der Indikation von Arten durch Arten liegen? Ein wesentlicher begrenzender Faktor ist die hohe Komplexität der Aspekte, die bei der Auswahl repräsentativer Arten grundsätzlich zu berücksichtigen sind. Deren Reduktion ist erforderlich, um die Unsicherheiten durch statistische Fehler nicht zu groß werden zu lassen (WISSEL 1989: 3). Dies kann durch die Konzentration auf Schlüsselfaktoren und durch weitere Vereinfachungen geschehen. Dadurch wird sich aber, insbesondere bei inadäquaten Vereinfachungen, der systematische Fehler erhöhen. Man wird daher beispielsweise bei höheren chorologischen Betrachtungsebenen (z. B. „Landschaftsausschnitte“) größere Fehler oder eine geringere Sensitivität akzeptieren müssen als bei niedrigeren (z. B. „Biotope“).

Außerdem ist zu beachten, daß eine gleichzeitige Maximierung von Validität, Reliabilität, Sensitivität und Gültigkeitsbereich eines Indikationsverfahrens aufgrund ökonomischer Zwänge in der Regel nicht möglich sein wird. Die räumliche, zeitliche und objektbezogene Übertragbarkeit von repräsentativen Indikatorarten wird auch bei Durchführung der oben aufgeführten Plausibilitätstest beschränkt bleiben.

Wie mehrfach betont, steigt mit einer Zunahme der Fragmentierung sowie der Störungshäufigkeit und -intensität der Einfluß des Zufalls auf das Überleben der Arten und die Besiedlung von geeigneten Lebensräumen durch die Arten. Der Rückschluß von den Überlebenswahrscheinlichkeiten bei bestimmten Umweltbedingungen auf die Stetigkeiten in geeigneten Lebensräumen wird dadurch erschwert und damit auch die Auswahl von Indikatorarten über einen deduktiven Ansatz. Außerdem erhöht dies die Wahrscheinlichkeit, daß ökologisch ähnliche Arten variierende Dispersionsmuster aufweisen. Diese Effekte wirken sich bei Arten mit geringen Populationsgrößen oder geringer Verbreitung (im Betrachtungsraum seltene Arten), mit geringem Vermehrungspotential und geringer Vagilität oder ungünstigen passiven Verfrachtungsmechanismen am stärksten aus. Konsequenz ist eine verringerte Zuverlässigkeit der Indikation. Einer hohen Zuverlässigkeit von Prognosen und damit eben auch der eingesetzten Indikationsverfahren kommt aber in der Naturschutzplanung aus planungstheoretischen Überlegungen eine große Bedeutung zu.

Die Auswahl von repräsentativen Arten bereits im Rahmen einer ersten Zustandserfassung ist daher unter den oben genannten Bedingungen erschwert. Entweder müssen sehr große Artenkollektive ausgewählt werden (in diesem Fall kann eine direkte Erfassung aller relevanten Arten ohne nennenswerten Mehraufwand möglich sein) oder die über die Indikation erzielten Ergebnisse sind sehr unzuverlässig. Dies beeinflusst auch die Eignung der Indikationsverfahren für den Einsatz im Rahmen der Erfolgskontrolle,

wenn die Planung auf einer Potentialeinschätzung des Artenbestandes oder auf zu alten Daten beruht.

Aufgrund dieser Probleme sind die Möglichkeiten der Indikation von Arten durch andere Arten begrenzt (vgl. auch LANDRES 1988: 318-320). Viele empirische Arbeiten, die diesen Anspruch geprüft haben, kommen daher auch zu einem ernüchternden Ergebnis. So stellten ANDELMAN & FAGAN (2000) fest, daß sich mit einer Zufallsauswahl von Arten überwiegend vergleichbare oder höhere Validitäten erreichen ließen als mit einer gezielten Auswahl von Indikatorarten, die den regionalen Artenbestand über die in der englischsprachigen Literatur meist genannten Kriterien (z. B. Habitatspezialisten, Schlüsselarten) indizieren sollten. NIEMI et al. (1997) konnten nur eine geringe Zuverlässigkeit der Korrelationen im Auftreten von Arten, die als Management-Indikatorarten ausgewählt worden waren, mit weiteren Arten beim Vergleich von zwei verschiedenen Datensätzen und von Zeitreihen feststellen.

Zu stark vereinfachte Indikationsverfahren wie die Auswahl einzelner Vertreter einer ökologischen Gilde als repräsentative Art sind vielfach ungeeignet, da nur eine Nischendimension berücksichtigt wird (vgl. Kap. 5.1.9 und LANDRES et al. 1988: 318 f.; LINDENMAYER et al. 2000: 944). Solche Ansätze sind nur dann angemessen, wenn dieser Umweltfaktor eine Schlüsselbedeutung für die betrachtete organismen- oder populationsbezogene Größe (z. B. Bruterfolg, Populationsgröße) und die betrachteten Arten hat. In solchen Fällen kann allerdings durchaus eine hohe Qualität der Indikation erreicht werden (THINGSTAD 1996, 1999).

Eine völlige Ablehnung der repräsentativen Auswahl von Arten (z. B. LANDRES et al. 1988: 319, LANDRES 1992: 1298, 1312 und TAPER et al. 1995: 485 für die Auswahl von Indikatorarten für die Populationsentwicklung oder die Habitatqualität von anderen Arten) ist allerdings als ungerechtfertigt zurückzuweisen. Dies ergibt sich, zumindest für die Erfassung des Ist-Zustandes, aus den weiter oben genannten Gründen (siehe S. 259). Aber auch für die Indikation von Entwicklungstendenzen bei anderen Arten liegen positive Belege vor (siehe oben zitierte Literatur). Außerdem hängt die Antwort auf die Frage, ob eine solche Indikation möglich ist, von der erforderlichen und angestrebten Qualität der Indikation ab. Außerdem wäre zu prüfen, ob in den oben zitierten empirischen Arbeiten, die zu einem negativen Ergebnis bezüglich der Indizierbarkeit von Arten durch andere Arten kamen, nicht durch eine verbesserte Auswahl der Indikatorarten, wie sie durch die vorliegende Arbeit gefördert werden soll, eine höhere Indikationsqualität hätte erzielt werden können, auch unter Berücksichtigung praktischer Zwänge. Für diese Prüfung können die oben genannten Hinweise, die bei der Auswahl der Indikatorarten beachtet werden sollten, herangezogen werden.

Der Forschungsbedarf und mögliche Verbesserungen für die Naturschutzpraxis

Im Verlaufe der vorliegenden Arbeit wurde verschiedentlich auf Wissensdefizite hingewiesen. Entsprechend den berücksichtigten Wissensgebieten lassen sie sich der Ökologie oder Naturschutzbiologie einerseits und der Planungstheorie andererseits zuordnen. Entsprechende Wissensdefizite und Forschungsfragen, die sich primär der Ökologie und der Naturschutzbiologie zuordnen lassen, und deren Beseitigung bzw. Beantwortung für eine höhere Indikationsqualität bei der Auswahl repräsentativer Arten erforderlich ist, werden nachfolgend genannt.

Wissensdefizite:

- mangelnde Kenntnis der biologischen Eigenschaften i. w. S. einschließlich der demographischen Eigenschaften;
- fehlende Übersetzungsschlüssel für die Transformation von indikatorischen Umwelteigenschaften zu den Faktoren der physiologischen Umwelt und umgekehrt;
- mangelnde Kenntnis von Schlüsselfaktoren für verschiedene taxonomische Artengruppen, ökologische Artengruppen oder Gruppen von Arten mit ähnlicher Schutzpriorität;
- fehlende Kenntnis, ob die bei den einzelnen Indikationsverfahren gemachten Annahmen zutreffen oder für welchen Gültigkeitsbereich sie zutreffen;
- mangelnde Kenntnisse, um die Eignung *vorhandener Vorschläge* für die Klassifizierung von ökologischen Raumeinheiten als Basis für die Auswahl von repräsentativen Arten einschätzen zu können und um ggf. sinnvolle Ergänzungen zu entwickeln, mit deren Hilfe sich räumliche Bezugseinheiten abgrenzen lassen, die sich auch für die Auswahl repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung heranziehen lassen;
- fehlende systematische Untersuchungen, um die Unterschiede in der Qualität einschätzen zu können, mit der die Überlebensfähigkeit von Arten bei der Verwendung biologischer Eigenschaften i. e. S. einerseits und der Verwendung ökologischer Eigenschaften andererseits prognostiziert werden kann;
- fehlende Langzeituntersuchungen (über mindestens 5 Jahre) zur Wirkung von Veränderungen auf die Artenzusammensetzung von Lebensgemeinschaften oder auf Arten mit hoher Schutzpriorität.

Forschungsfragen:

- Lassen sich mit dem Prinzip des makroevolutionären trade-offs fehlende Informationen über die Ausprägung biologischer Eigenschaften i. e. S. in einer Genauigkeit ableiten, die für die Auswahl repräsentativer Artenkollektive in der Naturschutzplanung ausreicht?
- Inwieweit lassen sich Gesetzmäßigkeiten zwischen bestimmten Vereinfachungen und resultierenden Qualitätsverlusten bei der Indikation ermitteln? Welche Differenzierungen sollten dafür berücksichtigt werden (z. B. Differenzierung verschiedener Kombinationen von Umweltbedingungen, repräsentiert durch bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten)?
- Läßt sich die Dispersion einer Lokalpopulation oder einer Metapopulation über die räumliche Verteilung bestimmter ökologischer Raumeinheiten oder bestimmter Habitatalemente mit einer für die Auswahl repräsentativer Arten ausreichenden Qualität abschätzen? Inwieweit sind Generalisierungen möglich, wann eine solche Ableitung mit ausreichender Qualität möglich ist und wann die Dispersion direkt ermittelt werden müßte?
- Welche Skalierung (Zahl der Klassen) der biologischen Eigenschaften läßt in welchen Fällen (bei welchen biologischen Eigenschaften, bei welcher Kombination von Umweltfaktoren) welche Qualität der Indikation erwarten?
- Mit welcher Qualität (Validität, Reliabilität, Sensitivität) lassen sich Populationsgröße oder Dispersion der Population und deren Entwicklung oder die Überlebensfähigkeit von Arten durch andere Arten indizieren? Welche Qualität der Indikation ist für diese populationsbezogenen Eigenschaften bei verschiedenen Typen von ökologischen Raumeinheiten zu erwarten?
- Läßt sich im Falle der Auswahl repräsentativer Arten über Reaktionstypen das Modell auf die Umweltfaktoren reduzieren, die verändert werden, ohne daß die Qualität der Indikation zu stark reduziert wird?

Als zu klärende Forschungsfragen, die der Planungstheorie oder der Ökonomie zuzuordnen sind, seien genannt :

- Wodurch ist eine planerische Problemstellung ausreichend definiert und wie greifen die Aspekte, durch die eine planerische Problemstellung definiert wird, ineinander? Welche Kriterien müßten also für die Klassifizierung von Planungsproblemen herangezogen werden, um den resultierenden Klassen von Planungsproblemen bestimmte Qualitätsanforderungen an Indikationsverfahren zuordnen zu können?

- Inwieweit wird die planerische Problemstellung von der Planungsebene oder -stufe und dem Planungstyp bestimmt?
- Welches der beschriebenen (und ggf. weiterer) Indikationsverfahren eignet sich für welche planerische Problemstellung und für welche planerischen Anwendungsbereiche in der Praxis der Naturschutzplanung?
- Wie läßt sich von der planerischen Problemstellung die anzustrebende Qualität (Sensitivität, Validität, Reliabilität) der Indikationsverfahren ableiten und welche Qualität wird für welchen Typ von Problemstellung benötigt?
- In welchen Fällen reicht die Indikation von Präsenz-Absenz-Daten, in welchen Fällen wäre die Indikation der Populationsgröße und deren Entwicklung oder der Überlebensfähigkeit sinnvoll oder notwendig?
- Wie hoch ist der ökonomische Aufwand zur *Ermittlung* der Indikatorarten bei den verschiedenen Ansätzen in Abhängigkeit von der angestrebten Qualität und unter Berücksichtigung der Gültigkeitsbereiche der Indikationsverfahren?
- Inwieweit und unter welchen Bedingungen ist der Einsatz der verschiedenen Indikationsverfahren bei Berücksichtigung ökonomischer Rahmenbedingungen möglich und sinnvoll?
- Bei welchen Typen von Planungssituationen müssen welche Umweltfaktoren in der Regel berücksichtigt werden (differenzierter als z. B. bei RECK 1990: 100 f.)?

Notwendig sind aber nicht nur Verbesserungen, die sich den *wissenschaftlichen Grundlagen* der Auswahl repräsentativer Arten zuordnen lassen, sondern es ist auch ein Ausbau des planerischen Instrumentariums für die praktische Umsetzung erforderlich, wodurch eine Erhöhung der Effizienz bei der Auswahl repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung bei gleichzeitiger Sicherstellung einer hohen Qualität der Indikation erreicht werden soll. Ein wesentlicher Punkt liegt dabei in der Auswahl (Entwicklung regelbasierter Entscheidungsmethoden oder -verfahren zur Ermittlung der für eine bestimmte planerische Problemstellung geeigneten Indikationsverfahren) und der Präzisierung des geeigneten Indikationsverfahrens (z. B. Festlegung der Zahl der Indikatorarten, Auswahl der Indikatorarten, Festlegung des Detaillierungsgrades der Erfassung).

Die planerische Problemstellung wird durch den Zweck der Planung, den Bezug zu bestimmten Normen und Wertesystemen sowie die gegebenen ökonomischen, technologischen, sozialen und politischen Rahmenbedingungen definiert. Durch die planerische Problemstellung wird festgelegt, welche Qualität der Indikation angestrebt werden sollte und, in Kombination mit der Art der Objekte, die für das behandelte Problem relevant sind (z. B. ganze Lebensgemeinschaften oder ausgewählte Gruppen von Arten), welche organismen-, populations- oder biozönosebezogenen Eigenschaften die Indikanda sind. Daß den unterschiedlichen Anforderungen, die aus verschiedenen planerischen Pro-

blemstellungen resultieren, nicht eine universal anwendbare Vorgehensweise genügen kann, sollte durch die Darstellung in dieser Arbeit klar geworden sein.

Notwendig ist eine Kombination von Indikationsverfahren, von denen je nach Problemstellung die geeigneten ausgewählt werden. Für Problemstellungen mit ungünstigen ökonomischen Rahmenbedingungen und Flächen, deren Bedeutung für den Schutz von Arten und Lebensgemeinschaften relativ gering ist, werden Verfahren benötigt, die nur einen geringem Aufwand erfordern, dabei in der Regel aber zu einer Verringerung der Qualität der Indikation führen. Sind dagegen Flächen mit hoher Bedeutung für den Schutz von Arten und Lebensgemeinschaften von einer Planung betroffen, müssen Verfahren zum Einsatz kommen, die eine hohe Qualität der Indikation gewährleisten, auch wenn der Aufwand für deren Durchführung höher ist. Voraussetzung für einen effizienten Einsatz der Verfahren wäre eine Art *Leitfaden*, der dem Planer erlaubt, das oder die für eine bestimmte Problemstellung optimalen Verfahren herauszufiltern.

Weiter notwendige Verbesserungen, die sich der praktischen Umsetzung zuordnen lassen, sind:

- Entwicklung von Informationssystemen zu den biologischen Eigenschaften. Dafür sollten die in Kap. 4.2.2 beschriebenen Eigenschaften Berücksichtigung finden, allerdings in konkretisierter Form, wobei die in Anhang 3 aufgeführten, notwendigen Differenzierungen zu berücksichtigen sind. Die Einsetzbarkeit von demographischen Datenbanken für *Indikationszwecke* bedarf einer weiteren Prüfung (Problem der mangelnden Übertragbarkeit demographischer Größen). Für die Praxis der Naturschutzplanung kann eine Einschränkung der sich daraus ergebenden umfangreichen Liste von Eigenschaften auf solche erfolgen, die häufig für die Auswahl von Indikatorarten relevant sind (siehe dazu auch die letzte der Fragen, die sich der Planungstheorie zuordnen lassen).
- Archivierung der vorhandenen Daten zur lokalen und regionalen Verbreitung der Arten in Form von Datenbanken. Mit Hilfe dieser Datenbanken ließen sich die regionalen und lokalen Artenbestände abfragen, wodurch das Besiedlungspotential bei der Auswahl von repräsentativen Arten berücksichtigt werden könnte. Soweit möglich, sollten Angaben zur Bestandsgröße in Form von halbquantitativen Schätzungen gemacht werden, um das Besiedlungspotentials zuverlässiger einschätzen zu können.
- Anlage von Expertenverzeichnissen.
- Ausarbeitung der verschiedenen Indikationsverfahren zur Auswahl repräsentativer Arten.

Welche Alternativen oder Ergänzungen zur Indikation von Arten durch andere Arten gibt es für die Lösung von Planungsproblemen im Arten- und Biotopschutz?

Als Alternativen zur Auswahl und Erfassung von repräsentativen Artenkollektiven lassen sich zwei Möglichkeiten nennen. Die erste besteht darin, den Artenbestand bei der Erfassung des Ist-Zustandes über eine Potentialzuweisung einzuschätzen, die auf den ermittelten Umwelteigenschaften aufbaut (Indikation der Artenzusammensetzung über die Umweltfaktoren; vgl. MÜLLER & RIEDL 1983; FAITH & WALKER 1996a, b; FERRIS & HUMPHREY 1999; JONSSON & JONSELL 1999: 1427 f.; LINDENMAYER et al. 2000: 942, 944). Dafür kann das Modell, das der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen zugrunde liegt, Hilfestellung leisten. Wie im Kap. 5.1.9 für dieses Indikationsverfahren dargestellt, kann die Potentialeinschätzung die Auswahl repräsentativer Artenkollektive nur begrenzt ersetzen, weil eine ausreichend genaue Erfassung aller relevanten Umwelteigenschaften für eine bestimmte, geforderte Qualität dieser Potentialeinschätzung ebenfalls einen hohen Aufwand erfordert. Außerdem kann eine Überschätzung des Artenbestandes eintreten, wenn vom ungünstigsten Fall (worst-case-Betrachtung, z. B. im Rahmen des naturschutzfachlichen Teilbeitrages zu einer Eingriffsplanung) oder vom günstigsten Fall (z. B. im Rahmen der naturschutzfachlichen Schutzgebiets- oder Pflege- und Entwicklungsplanung) ausgegangen wird. Optimal wäre die Kombination einer relativ groben Erfassung der Umwelteigenschaften mit der Auswahl einer relativ kleinen Zahl repräsentativer Arten. Werden Experten in die Potentialeinschätzung einbezogen, könnte der Aufwand für die Potentialeinschätzung reduziert werden.

Bei der zweiten Alternative zur Indikation werden nur die Arten erfaßt, denen aktuell eine hohe Schutzpriorität zukommt. Auch diese Prioritätensetzung dürfte in vielen Fällen keine wirkliche Alternative darstellen, sondern eher eine Ergänzung. Selbst bei Selektion derjenigen Arten oder bestimmter Populationen der Arten, für deren Schutz und Entwicklung Maßnahmen vordringlich einzusetzen sind, ist die Zahl noch so groß, daß bei großräumigen Planungen eine weitere Reduzierung, z. B. zum Zweck der Erfolgskontrolle, aus *ökonomischen* Gründen notwendig sein kann. Ein Beispiel dafür ist das Zielartenkonzept Baden-Württemberg, für das zunächst vorwiegend die Arten mit hoher Schutzpriorität oder Schutzverantwortung selektiert werden (Zielarten mit landesweiter Bedeutung). Dieses Artenkollektiv wird dann für Zwecke der weiteren Zielkonkretisierung, der Maßnahmenableitung und der Erfolgskontrolle noch einmal reduziert auf die „Zielorientierten Indikatorarten“ (WALTER et al. 1998: 14-16). Die Bedeutung der hier beschriebenen Form der Prioritätensetzung wird zusätzlich dadurch eingeschränkt, daß man das Prinzip der akuten Gefahrenabwehr nicht zum alleinigen Prinzip des Naturschutzes machen wird, sondern auch Vorsorgeelemente in der Naturschutzstrategie und der Naturschutzplanung integrieren wird.

Eine zweite Möglichkeit, Prioritäten zu setzen, ist die unterschiedliche Gewichtung der Ziele, auf die sich eine bestimmte Datenerhebung, Bewertung oder Indikation bezieht. Für die beiden in dieser Arbeit berücksichtigten Ziele des Bundesnaturschutzgesetzes, den ‚Schutz der Pflanzen- und Tierwelt‘ und die ‚Sicherung der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen und historisch gewachsenen Vielfalt‘, kann auf HAMPICKE (1988: 11f; 1991: 265-267) verwiesen werden. Er stellt überzeugend dar, daß der Erhaltung von gefährdeten Arten eine höhere Priorität zukommt als der Erhaltung der charakteristischen Artenkombination von Lebensgemeinschaften. Dies hat in zweierlei Hinsicht wichtige Konsequenzen. Zum einen bedeutet es, daß man begrenzte Mittel, beispielsweise für die Kartierung von Pflanzen- und Tierarten, auf die Erfassung von Arten mit hoher Schutzpriorität konzentrieren wird und demgegenüber Erfassungen, die der Abschätzung der Vollständigkeit von Lebensgemeinschaften dienen, eine geringere Bedeutung zumessen wird. Gleichzeitig bedeutet dies für den Einsatz der hier diskutierten Indikationsverfahren, daß vorrangig die Indikationsverfahren heranzuziehen sind, die eine hohe Qualität bei der Indikation von Arten mit hoher Schutzpriorität erwarten lassen. Außerdem wird man bei Arten mit hoher Schutzpriorität die Anforderungen an die Sensitivität, Reliabilität und Validität der Indikation höher ansetzen als bei Arten mit geringer Schutzpriorität.

Die Indikation von Arten durch andere Arten ist *ein* Instrument des Naturschutzes, um die Erhaltung der lokalen, regionalen oder globalen Biodiversität zu erreichen. Wie ich in dieser Arbeit gezeigt habe, ist eine solche Indikation möglich. Die Möglichkeiten sind allerdings begrenzt, was teilweise in der Vielfalt der Arten und der Vielzahl ihrer Anpassungen an die Umwelt begründet ist, teilweise aber auch auf Entwicklungstendenzen in den Landschaften wie zunehmender Fragmentierung und Störung zurückgeführt werden muß. Die Schlußfolgerung kann aber keinesfalls heißen, daß es keinen Sinn hat, Indikatorarten auszuwählen, die andere Arten repräsentieren sollen. Vielmehr geht es darum, die Stärken und die Schwächen der in dieser Arbeit diskutierten besonderen Form der Indikation zu erkennen und einen rationalen Umgang damit anzustreben, ihr also einen angemessenen Platz in dem Methodeninventar zuzuweisen, der dem Naturschutz und der Landschaftsplanung zur Verfügung steht, und zwar unter der Prämisse eines gesamtgesellschaftlich maximalen Nutzens. Dazu will diese Arbeit einen Beitrag leisten.

8 Zusammenfassung

Jeder Erfassung ausgewählter Indikatoren oder Indikatorgruppen in der Naturschutzplanung liegt die Hypothese zugrunde, daß die untersuchten Arten das Vorkommen und die Reaktion weiterer Arten auf Veränderungen, die bei Umsetzung einer Planung zu erwarten sind, indizieren können („Repräsentativität von Arten“). Mit dieser Hypothese beschäftigt sich die vorliegende Arbeit. Ziel ist es, sich vor allem auf der Basis theoretischer Überlegungen, aber auch unter Einbeziehung empirischer Evidenzen mit der Frage auseinanderzusetzen, wo Möglichkeiten und Grenzen dieser Form der Indikation liegen. Es soll abgeschätzt werden, inwieweit das Vorkommen oder die Populationsentwicklung bestimmter Arten in einem Raum über ausgewählte Indikatorarten repräsentiert werden kann. Darüber hinaus soll dargestellt werden, welche methodischen Ansätze es für die Auswahl repräsentativer Arten gibt und welche sich für welchen Anwendungsbereich in der Naturschutzplanung eignen.

In einem ersten Schritt werden die Begriffe Indikator, Indikans und Indikandum definiert, und das Prinzip der Indikation erläutert. Als Kriterien für die Beurteilung der Qualität einer Indikation werden die Validität, Reliabilität und Sensitivität sowie der Gültigkeitsbereich der Indikation benannt. Diesen Qualitätskriterien kommt eine wichtige Rolle zu, da sich die Frage nach der Möglichkeit, Arten durch andere Arten zu indizieren nicht absolut, sondern nur in Bezug auf eine bestimmte Qualität der Indikation beantworten läßt. Welche Qualitätsanforderungen an eine solche Indikation zu stellen sind, ergibt sich aber nicht aus den Objekten der Betrachtung (den Arten) selbst, sondern ist Resultat normativer Vorgänge.

In einem zweiten Schritt werden daher planungstheoretische Grundlagen der Auswahl repräsentativer Arten geklärt. Dabei wird zunächst auf die Notwendigkeit eingegangen, daß wegen der Interdisziplinarität der Landschafts- aber auch der Naturschutzplanung verschiedene Ebenen oder Begründungsfelder zu unterscheiden sind, die bei der Auswahl von repräsentativen Arten möglichst sinnvoll verknüpft werden müssen. Es sind dies eine naturwissenschaftlich-ökologische Ebene, eine normenlogische Ebene und eine komplexe praktische Ebene, die sich weiter in eine ökonomische, technologische, soziale und politische Ebene aufgliedern läßt. Der Einfluß dieser verschiedenen Ebenen auf die planerische Problemstellung und deren Einfluß auf die anzustrebende Qualität der Indikation wird allgemein dargestellt.

Außerdem wird die Notwendigkeit eines normenlogischen Bezuges bei der Auswahl der Arten, die indiziert werden sollen, herausgearbeitet. Daneben wird das Problemfeld der räumliche Bezugseinheiten für die Auswahl der repräsentativen Arten angesprochen. Die Ergebnisse münden in drei Fragen, die bei der Diskussion der verschiedenen Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten berücksichtigt werden müssen.

- Was ist, in Abhängigkeit von dem Naturschutzziel, das operationalisiert werden soll, das Indikandum: die gegenwärtige Artenzusammensetzung einer ganzen Lebensgemeinschaft oder das Vorkommen von Arten mit hoher Schutzpriorität?
- Welche organismen- oder populationsbezogene Eigenschaft (z. B. Präsenz-Absenz-Werte, Populationsgröße, Überlebensfähigkeit) soll indiziert werden?
- Was sind die geeigneten räumlichen Bezugseinheiten für die Auswahl der repräsentativen Arten?

Nach einer Klärung logischer Anforderungen an Klassifikationen, die später für die Klassifizierung der räumlichen Bezugseinheiten benötigt wird, werden die ökologischen Grundlagen der Auswahl repräsentativer Arten erörtert.

Voraussetzung für eine zuverlässige Indikation von Arten durch andere Arten ist, daß Indikatorarten und indizierte Arten eine hohe Überlebensfähigkeit in dem betrachteten Raum haben oder eine ähnliche Reaktion auf bestimmte Umweltveränderungen zeigen. Daher ist eine Abschätzung der Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen notwendig. Dies erfordert drei Schritte: Beschreibung der Umwelt, Identifizierung von Eigenschaften der Arten, die ihnen ein Überleben unter bestimmten Umweltbedingungen ermöglichen und die Ableitung der Überlebensfähigkeit aus diesen beiden Komponenten.

Die Umweltfaktoren, die bei der Beschreibung der Umwelt zu berücksichtigen sind, werden genannt, Möglichkeiten zur Vereinfachung der Umweltbeschreibung dargestellt. Den Umweltfaktoren werden die biologischen Eigenschaften gegenübergestellt, die deren Wirkung auf Organismen oder Populationen und damit die Überlebensfähigkeit unter bestimmten Umweltbedingungen beeinflussen.

Bei der Ableitung der Überlebensfähigkeit aus den biologischen Eigenschaften werden drei Möglichkeiten diskutiert, die Ableitung auf der Basis von morphologischen, physiologischen und ethologischen, auf der Basis von ökologischen und auf der Grundlage von demographischen Eigenschaften. Die letztgenannte Möglichkeit wird aus praktischen Gründen gegenwärtig für die Auswahl repräsentativer Arten verworfen. Folgende Ergebnisse aus dieser Analyse lassen sich festhalten:

- Die aufgeführten biologischen Eigenschaften sind bei der Auswahl repräsentativer Arten zu berücksichtigen. Welche und wieviele dieser Eigenschaften im konkreten Fall in die Auswahl der Indikatorarten einzubeziehen sind, hängt von den Arten, die relevant sind, den gegebenen Umweltbedingungen oder den Veränderungen dieser Bedingungen, die im Rahmen einer Planung zu erwarten sind, und der angestrebten Qualität der Indikation ab.
- Bei Prognose der Überlebensfähigkeit von biologischen Einheiten über ökologische oder über morphologische, physiologische und ethologische Eigenschaften

treten Probleme auf, die die Qualität dieser Prognose und damit auch die Qualität der darauf aufbauenden Verfahren für die Auswahl repräsentativer Arten mindern. Diese Restriktionen müssen daher bei der Auswahl repräsentativer Arten berücksichtigt werden.

In einem weiteren Kapitel wird die Bedeutung des Konkurrenzausschlußprinzips für die Möglichkeit, repräsentative Arten auszuwählen erörtert. Aufgrund der beschränkten Anzahl der Fälle, in denen Konkurrenz auftreten kann, und wegen der Mechanismen, die einen Konkurrenzausschluß verhindern, wird die Bedeutung als gering eingestuft. Dies gilt insbesondere bei Verwendung ökologischer Eigenschaften, die den Einfluß der Konkurrenz bereits integrieren.

Das Prinzip der Schlüsselfaktoren, das in der Ökologie vielfach angewendet wird, wird ebenfalls einer Prüfung auf Relevanz für das hier bearbeitete Thema unterzogen. Der praktische Vorteil des Prinzips der Schlüsselfaktoren für das Problem der Indikation von Arten durch andere Arten liegt darin, daß die Zahl der Umweltfaktoren, die bei der Prognose der Überlebensfähigkeit der relevanten Arten und damit bei der Auswahl der Indikatorarten berücksichtigt werden müßten, reduziert werden könnte. Ihm kommt damit eine zentrale Rolle zur Erhöhung der Effizienz der Indikation zu. Bei dem Einsatz dieses Prinzips muß der begrenzte Gültigkeitsbereich der Schlüsselfaktoren beachtet werden. Das bedeutet, daß die Schlüsselfaktoren nur für bestimmte Kombinationen von Umweltbedingungen zutreffen und nicht ohne weiteres auf andere Kombinationen übertragen werden können.

Zentraler Punkt der Arbeit ist die Diskussion verschiedener Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten. Betrachtet werden die Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen, über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung, über die Korrelation im räumlichen Auftreten der Arten, über Schirmarten, über Schlüsselarten und über Leitarten. Die drei letztgenannten Ansätze werden nur kurz angesprochen, da sie nur eine zu geringe Qualität der Indikation erwarten lassen oder sich dem Verfahren zur Auswahl über Anspruchs- und Reaktionstypen zuordnen lassen. Schwerpunkt liegt auf der Ausarbeitung und Diskussion des Verfahrens zur Auswahl der Indikatorarten über Anspruchs- und Reaktionstypen.

Nach einer Beschreibung der verschiedenen Verfahren wird jeweils auf die Kriterien für die Auswahl der repräsentativen Arten eingegangen. In einem weiteren Punkt werden die Anwendungsbedingungen dargestellt und die Einsatzmöglichkeiten in der Naturschutzplanung diskutiert. Dabei werden neben den Aspekten, die durch die drei oben genannten Fragen umrissen werden, die Validität, Reliabilität und Sensitivität sowie der Gültigkeitsbereich der Indikation analysiert. Angestrebt werden nur relative Aussagen, die dem Vergleich der verschiedenen Ansätze dienen. Mögliche Gründe für die Beschränkung der Qualität werden benannt. Abschließend wird auf die Einsatzmöglich-

keiten der Indikationsverfahren in der in Deutschland institutionalisierten Naturschutzplanung eingegangen.

Als Ergebnisse der vergleichenden Analyse der betrachteten Indikationsverfahren lassen sich festhalten:

- Welche Arten und wieviele ausgewählt werden müssen, hängt von der angestrebten Qualität der Indikation und damit von der planerischen Problemstellung ab. Zumindest in mitteleuropäischen Kulturlandschaften müssen in der Regel Systeme von Indikatorarten ausgewählt werden, nicht nur einzelne, auf bestimmte Veränderungen empfindlich reagierende Arten. Wird die Umwelt nur grob beschrieben, wird man relativ viele Arten auswählen müssen, um eine hohe Zuverlässigkeit der Indikation zu erreichen. In fragmentierten und gestörten Landschaften müssen mehr Indikatorarten ausgewählt werden als in vergleichbaren, wenig fragmentierten und ungestörten Landschaften. Entsprechend ist auch die Zuverlässigkeit bei kleinen, fragmentierten Populationen gering. In bestimmten Räumen seltene Arten lassen sich daher nur unzuverlässig indizieren und können ihrerseits nur relativ unzuverlässige Indikatoren für andere Arten sein. Lediglich wenn diese Arten nach der Durchführung von Pflege- oder Entwicklungsmaßnahmen eine positive Bestandsentwicklung zeigen, kann man mit hoher Sicherheit darauf schließen, daß weitere, ökologisch verwandte Arten von den durchgeführten Maßnahmen ebenfalls profitieren werden.
- Es ergibt sich bereits in einer ersten Übersicht ein differenziertes Bild, welches Indikationsverfahren für welche räumliche Betrachtungsebene, auf welcher Planungsebene und in welchen Arbeitsschritten einsetzbar ist. Eine wichtige Unterscheidung ist die zwischen der Indikation von Zuständen und von Veränderungen. Teilweise muß auch unterschieden werden, welches Naturschutzziel operationalisiert werden soll. Praktische Rahmenbedingungen wie die Existenz vorhandener Daten über die Artenzusammensetzung bestimmter Lebensraumtypen in dem betrachteten Raum oder das Fehlen von Experten für bestimmte Artengruppen können die Wahl des Indikationsverfahrens beeinflussen.
- Eine Kombination der Auswahl repräsentativer Arten über Anspruchs- und Reaktionstypen und der Auswahl über die Korrelation im räumlichen Auftreten ist sinnvoll.
- In der Praxis der Naturschutzplanung wird es für alle drei ausführlicher dargestellten Indikationsverfahren notwendig sein, Experteneinschätzungen einzubeziehen. Sie sind zwingende Voraussetzung für manche Teilschritte in den Indikationsverfahren. Außerdem kann die Einbeziehung von Experten dazu beitragen, den Aufwand für den Einsatz der Indikationsverfahren zu reduzieren.

- Der Gültigkeitsbereich repräsentativer Arten wird durch die Verbreitung der Indikatorarten und der indizierten Arten beschränkt. Indikatoren, die für einen bestimmte Raum ausgewählt wurden, lassen sich daher nicht ohne weiteres auf andere Räume übertragen. Die Abnahme der Zuverlässigkeit von repräsentativen Arten bei zunehmender Fragmentierung kann sowohl die räumliche als auch die zeitliche Übertragbarkeit der Indikatorarten einschränken. In bestimmten Fällen kann die zeitliche Übertragbarkeit auch durch genetische Veränderungen oder durch die Immigration von Invasoren eingeschränkt sein.
- Die Gültigkeit der ausgewählten Indikatorarten beschränkt sich auf bestimmte Typen von ökologischen Raumeinheiten (z. B. Kalkhalbtrockenrasen, Ackerbau-landschaften, Auenlandschaften). Für alle Indikationsverfahren ist daher ein Bezug zu ökologischen Raumeinheiten notwendig.

Aus dem letztgenannten Punkt ergibt sich die Notwendigkeit, ökologische Raumeinheiten als Grundlage für die Auswahl von repräsentativen Arten zu klassifizieren und im Rahmen einer Planung räumlich abzugrenzen. Auf die logischen und inhaltlichen Anforderungen an eine solche Klassifikation sowie die Beeinflussung durch praktische Rahmenbedingungen wird in einem gesonderten Kapitel eingegangen.

Im abschließenden Fazit werden die Konsequenzen für den Einsatz repräsentativer Arten in der Naturschutzplanung in einer Zusammenschau dargestellt. Es werden Vorschläge für den Umgang mit der begrenzten Übertragbarkeit unterbreitet. Für die Indikation der charakteristischen Artenzusammensetzung einer Lebensgemeinschaft oder von Arten mit hoher Schutzpriorität im Arbeitsschritt der *Erfassung des Ist-Zustandes* wird dem Verfahren zur Auswahl repräsentativer Arten über die Korrelation im räumlichen Auftreten der Arten die höchste Eignung zugesprochen, insbesondere für die Artengruppen, für die genügend Referenzdaten zur Ermittlung der Korrelationen im Auftreten der Arten oder zur Ermittlung von Charakter- und Differentialarten vorhanden sind. Für die Erfolgskontrolle von *naturschutzfachlichen Entwicklungsmaßnahmen*, die zu starken Veränderungen des Ist-Zustandes führen, aber auch von *Kompensationsmaßnahmen* im Rahmen der *Eingriffsregelung*, wird die Auswahl repräsentativer Artenkollektive über Anspruchs- und Reaktionstypen favorisiert, für die Erfolgskontrolle der Umsetzung von *Rahmenplanungen* die Auswahl über die Schlüsselfaktoren für die Populationsentwicklung.

Es wird dargestellt, wo grundsätzliche Grenzen der Indikation von Arten durch Arten liegen. Als ein wesentlicher begrenzender Faktor wird die hohe Komplexität der Aspekte genannt, die bei der Auswahl repräsentativer Artenkollektive grundsätzlich zu berücksichtigen sind. Zu starke und ungeeignete Vereinfachungen wie die Auswahl einzelner Arten einer ökologischen Gilde als Indikatoren für die übrigen Arten einer Lebensgemeinschaft führen andererseits zu einer zu geringen Qualität der Indikation.

Mögliche Verbesserungen für die wissenschaftliche Forschung (Ökologie und Naturschutzbiologie, Planungstheorie) werden vorgeschlagen. Es werde aber auch Hinweise gegeben, durch welche Verbesserungen die Einsetzbarkeit der besprochenen Verfahren in der Planungspraxis relativ schnell verbessert werden könnte.

Aufgrund der aufgezeigten Grenzen der Auswahl repräsentativer Artenkollektive kann die Indikation von Arten durch andere Arten nur eine Möglichkeit zur Erfassung und Beobachtung der Biodiversität sein. Sie muß mit anderen Möglichkeiten kombiniert werden wie der Indikation von Arten auf der Basis einer Umweltbeschreibung (Potentialaussagen) und der bevorzugten Erfassung der Arten mit hoher Schutzpriorität.

Literaturverzeichnis

- ADDICOTT, J. F.; AHO, J. M.; ANTOLIN, M. F.; PADILLA, D. K.; RICHARDSON, J. S. & SOLUK, D. A., 1987: Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. – *Oikos* 49: 340-346.
- ALBERS, W.; BORN, K. E.; DÜRR, E.; HESSE, H.; KRAFT, A.; LAMPERT, H.; ROSE, K.; RUPP, H.-H.; SCHERF, H.; SCHMIDT, K. & WITTMANN, W. (Hrsg.), 1978: Handwörterbuch der Wirtschaftswissenschaften. Bd. 4: Handelrechtliche Vertretung bis Kreditwesen in der Bundesrepublik Deutschland. - Stuttgart, New York: G. Fischer; Tübingen: Mohr; Göttingen, Zürich: Vandenhoeck und Ruprecht.
- ALBERT, G., 1982: Der ökologische Aspekt in der raumwirksamen Planung: Theorie und Praxis des am ökologischen Kontext ausgerichteten Handelns. - Diss., Univ. Hannover, Fachbereich Landschaftspflege. Hannover. 210 S.
- ALCOCK, J., 1996: Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. - Gustav Fischer: Stuttgart.
- ALTMOOS, M., 1997: Ziele und Handlungsrahmen für regionalen zoologischen Artenschutz: Modellregion Biosphärenreservat Rhön. - Echzell: Hessische Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz (HGON).
- ALTMOOS, M., 1998: Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes regionalisierter Zielarten am Modellbeispiel des Biosphärenreservates Rhön. – *Laufener Sem.beitr.* 8/98: 127-156.
- ALTMOOS, M., 1999a: Systeme von Vorranggebieten für den Tierarten-, Biotop- und Prozeßschutz: Auswahlmethoden unter Einbeziehung von Habitatmodellen für Zielarten am Beispiel der Bergbaufolgelandschaft im Südraum Leipzig. - Leipzig: Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle. – (UFZ-Bericht 18/1999).
- ALTMOOS, M., 1999b: Netzwerke von Vorrangflächen: Ein methodischer Rahmen zur Planung und Optimierung von Gebietssystemen für den Naturschutz. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 31 (12): 357-367.
- AMLER, K.; BAHL, ; KAULE, G.; POSCHLOD, P. & SETTELE, J. (Hrsg.), 1999: Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. - Stuttgart: E. Ulmer.
- ANDELMAN, S. J. & FAGAN, W. F., 2000: Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97 (11): 5954-5959.
- ANDRÉN, H., 1994: Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. – *Oikos* 71: 355-366.
- ANGELSTAM, P., 1992: Conservation of communities: the importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure. – In: HANSSON, L. (ed.): *Ecological principles of nature conservation: Applications in temperate and boreal environments.* – London, New York: Elsevier Science Publishers Ltd. 9-70.
- ANL (BAYERISCHE AKADEMIE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE) (Hrsg.), 1998: Zielarten, Leitarten, Indikatorarten: Aussagekraft und Relevanz für die praktische Naturschutzarbeit. – *Laufener Sem.beitr.* 8/98: 273 S.
- ARBEITSGRUPPE "METHODIK DER BIOTOPKARTIERUNG IM BESIEDELTEN BEREICH", 1993: Flächendeckende Biotopkartierung im besiedelten Bereich als Grundlage einer am Naturschutz orientierten Planung. – *Natur und Landschaft* 68 (10): 491-526.
- ARKENAU, T. & WUCHERPENNIG, G., 1992: Grünlandgesellschaften als Indikator der Nutzungsinintensität: Eine Untersuchung der aktuellen, nutzungsbedingten Artenverschiebung im Grünland der Kasseler Umgebung. - Kassel: Gesamthochschule Kassel (GhK). – (Arbeitsbericht der Gesamthochschule Kassel, Fachbereich Stadtplanung und Landschaftsplanung; 57).
- ARNDT, U.; NOBEL, W. & SCHWEIZER, B., 1987: Bioindikatoren. - Stuttgart: E. Ulmer.

- ÅS, S.; BENGTSSON, J. & EBENHARD, T., 1992: Archipelagoes and theories of insularity. – In: HANSSON, L. (ed.): Ecological principles of nature conservation: Applications in temperate and boreal environments. – London: Elsevier Science Publishers Ltd. 201-251.
- BÄCHTOLD, H.-G.; GFELLER, M.; KIAS, U.; SAUTER, J.; SCHILTER, R. & SCHMID, W. A., 1995: Grundzüge der ökologischen Planung: Methoden und Ergebnisse dargestellt an der Fallstudie Bündner Rheintal. - Zürich: vdf-Hochschulverlag.
- BAHL, A. & HENLE, K., 1999: Konzepte und Vorgehensweisen bei zoologischen Gefährdungsanalysen. – In: AMLER, K.; BAHL, A.; KAULE, G.; POSCHLOD, P. & SETTELE, J. (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. – Stuttgart: E. Ulmer. 93-94.
- BAHL, A.; PFENNINGER, M.; BAMBERGER, H.; FRYE, M. & STREIT, B., 1996: Survival of snails in fragmented landscapes. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (ed.): Species survival in fragmented landscapes. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 329-343.
- BANDEMER, H. & GOTTWALD, S., 1993: Einführung in Fuzzy-Methoden. 4., überarb. u. erw. Aufl. - Berlin: Akademie.
- BAUER, H.-G. & BERTHOLD, P., 1996: Die Brutvögel Mitteleuropas: Bestand und Gefährdung. - Wiesbaden: Aula.
- BAUER, S. & THIELCKE, G., 1982: Gefährdete Brutvogelarten in der Bundesrepublik Deutschland und im Land Berlin: Bestandsentwicklung, Gefährdungsursachen und Schutzmaßnahmen. – Die Vogelwarte 31 (3): 183-391.
- BAUMANN, T.; BIEDERMANN, R. & HOFFMANN, E., 1999: Mitnahmeeffekt wirbelloser Zielarten am Beispiel von Trockenstandorten. – In: AMLER, K.; BAHL, ; KAULE, G.; POSCHLOD, P. & SETTELE, J. (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. – Stuttgart: E. Ulmer. 37-45.
- BAYER, O., 1994: Empirische Methoden in den Sozialwissenschaften. – In: SEIFFERT, H. & RADNITZKY, G. (Hrsg.): Handlexikon der Wissenschaftstheorie. – München: Ehrenwirth. 37-46.
- BAYERISCHES LANDESAMT FÜR WASSERWIRTSCHAFT (Hrsg.), 1990: Biologische Gewässeranalyse in Bayern - Taxaliste der Gewässerorganismen. - München. – (Informationsberichte Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft; 4/90).
- BECHMANN, A., 1978: Nutzwertanalyse, Bewertungstheorie und Planung. - Bern: Haupt.
- BECHMANN, A., 1981: Grundlagen der Planungstheorie und Planungsmethodik: eine Darstellung mit Beispielen aus dem Arbeitsfeld der Landschaftsplanung. - Bern, Stuttgart: Haupt.
- BECHMANN, A., 1988: Grundlagen der Bewertung von Umweltauswirkungen. – In: STROM, P. C. & BUNGE, T. (Hrsg.): Handbuch der Umweltverträglichkeitsprüfung. – Berlin: Erich Schmidt. 23 S.
- BEGON, M., 1985: A general theory of life-history variation. – In: SIBLY, R. M. & SMITH, R. H. (eds.): Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour. – 25th Symp. British Ecological Soc.; Reading 1984. – Oxford: Blackwell. 91-97.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1986: Ecology: Individuals, populations and communities. - Oxford: Blackwell Scientific Publication.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1991: Ökologie: Individuen - Populationen - Lebensgemeinschaften. - Basel: Birkhäuser.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1998: Ökologie. Übersetzung der 3. Aufl. - Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.
- BENDER, C., 1992: Genetik und Naturschutz. – In: HENLE, K. & KAULE, G. (Hrsg.): Arten- und Biotopforschung für Deutschland. – Jülich: Forschungszentrum Jülich. 158-179.
- BENDER, C.; HILDENBRANDT, H.; SCHMIDT-LOSKE, K.; GRIMM, V.; WISSEL, C. & HENLE, K., 1996: Consolidation of vineyards, mitigations, and survival of the common wall lizard

- (*Podarcis muralis*) in isolated habitat fragments. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.): Species survival in fragmented landscapes. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 248-261.
- BENGTSSON, J.; BAUR, B., 1993: Do pioneers have r-selected traits? Life history patterns among colonizing terrestrial gastropods. – *Oecologia* 94 (1): 17-22.
- BERGER, J., 1997: Population constraints associated with the use of black rhinos as an umbrella species for desert herbivores. – *Conserv. Biol.* 11 (1): 69-78.
- BICK, H., 1982: Indikatoren und Umweltschutz. – Dechen. Beih. 26: 2-5.
- BICK, H., 1993: Ökologie: Grundlagen - terrestrische und aquatische Ökosysteme - angewandte Aspekte. 2., durchgesehene u. aktual. Aufl. - Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer.
- BIERHALS, E., 1980: Ökologische Raumgliederungen für die Landschaftsplanung. – In: BUCHWALD, K. & ENGELHARDT, W. (Hrsg.): Handbuch für Planung und Gestaltung und Schutz der Umwelt. Bd. 3: Die Bewertung und Planung der Umwelt. – München: BLV. 80-104.
- BINK, F. A., 1992: Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. 2. Aufl. - Haarlem: Schuyt & Co.
- BINOT-HAFKE, M.; BUCHWALD, R.; CLAUSNITZER, H.-J.; DONATH, H.; HUNGER, H.; KUHN, J.; OTT, J.; PIPER, W.; SCHIEL, F.-J. & WINTERHOLLER, M., 2000: Ermittlung der Gefährdungsursachen von Tierarten der Roten Liste am Beispiel der gefährdeten Libellen Deutschlands: Projektkonzeption und Ergebnisse. – *Natur und Landschaft* 75: 393-401.
- BLAB, J. & KUDRNA, O., 1982: Hilfsprogramm für Schmetterlinge: Ökologie und Schutz von Tagfaltern und Widderchen. - Greven: Kilda. – (Naturschutz aktuell; 6).
- BLAB, J., 1978: Untersuchungen zu Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen: ein Beitrag zum Artenschutzprogramm. - Bonn-Bad Godesberg: Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie. – (Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz; 18).
- BLAB, J., 1988: Bioindikation und Naturschutzplanung: theoretische Anmerkungen zu einem komplexen Thema. – *Natur und Landschaft* 63 (4): 147-149.
- BLAB, J.; TERHARDT, A. & ZSIVANOVITS, K.-P., 1989: Tierwelt in der Zivilisationslandschaft. Teil I: Raumeinbindung und Biotopnutzung bei Säugetieren und Vögeln im Drachenfelder Ländchen. - Greven: Kilda Verlag.
- BLOCK, B.; BLOCK, P.; JASCHKE, W.; LITZBARKI, B.; LITZBARKI, H. & PETRICK, S., 1993: Komplexer Artenschutz durch extensive Landwirtschaft im Rahmen des Schutzprojektes "Großtrappe". – *Natur und Landschaft* 68 (11): 565-576.
- BLOCK, W. M. ; BRENNAN, L. A. & GUTIÉRREZ, R. J., 1987: Evaluation of guild-indicator species for use in resource management. – *Environ. Management* 11 (2): 265-269.
- BÖCKER, R.; KOWARIK, I. & BORNKAMM, R., 1983: Untersuchungen zur Anwendung der Zeigerwerte nach Ellenberg. – *Verh. Ges. Ökol.* 11: 35-56.
- BOND, W. J., 1993: Keystone Species. – In: SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H. A. (Hrsg.): Biodiversity and Ecosystem Function. – Berlin u. a.: Springer. 237-253.
- BONN, S. & POSCHLOD, P., 1998: Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas: Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. - Wiesbaden: Quelle & Meyer. – (UTB für Wissenschaft: Uni-Taschenbücher; 8142).
- BOYCE, M. S., 1992: Population viability analysis. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23: 481-506.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1928: Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. - Berlin. – (Biol. Studienbücher; 7).
- BRINKMANN, R., 1997: Bewertung tierökologischer Daten in der Landschaftsplanung. – *NNA-Ber.* 3/97: 48-60.
- BRINKMANN, R., 1998: Berücksichtigung faunistisch-tierökologischer Belange in der Landschaftsplanung. – *Inform.d. Naturschutz Niedersachs.* 4/89: 57-128.

- BRÖRING, U. & WIEGLEB, G., 1990: Wissenschaftlicher Naturschutz oder ökologische Grundlagenforschung. – *Natur und Landschaft* 65 (6): 283-292.
- BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A., 1977: Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. – *Ecology* 58: 445-449.
- BROWN, J. H., 1971: Mammals on mountaintops: nonequilibrium island biogeography. – *Am. Nat.* 105: 467-478.
- BROWN, K. S. Jr., 1991: Conservation of Neotropical Environments: Insects as Indicators. – In: COLLINS, N. M. & THOMAS, J. A. (eds.): *The conservation of insects and their habitats*. – London: Academic Press. 349-404.
- BRUN-HOOL, J., 1966: Ackerunkraut-Fragmentgesellschaften. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): *Anthropogene Vegetation*. Ber. Internat. Sympos. Vegetationskd., Stolzenau a. d. Weser, 1961. – Den Haag. 38-50.
- BRUNZEL, S., 1996: Populationsökologische Untersuchungen am Schwalbenschwanz (*Papilio machaon* L. 1758). – *Z. Ökol. Naturschutz* 5: 37-46.
- BUNDESAMT FÜR DEN NATURSCHUTZ (BfN) (Hrsg.), 1996: Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. - Bonn-Bad Godesberg: Bundesamt für Naturschutz. – (Schr.R. f. Vegetationskde.; 28).
- CARNAP, R., 1974: Einführung in die Philosophie der Naturwissenschaft. 2., verb. Aufl. - München: Nymphenburger Verlagshandlung. – (sammlung dialog).
- CARO, T. M. & O'DOHERTY, G., 1999: On the use of surrogate species in conservation biology. – *Conservation Biology* 13 (4): 805-814.
- CATOVSKY, S., 1998: Functional groups: clarifying our use of the term. – *Bulletin of the Ecological Society of America* 79 (1): 126-127.
- CAUGHLEY, G., 1994: Directions in conservation biology. – *J. Anim. Ecol.* 63: 215-244.
- CHARNOV, E. L. & BERRIGAN, D., 1991: Dimensionless numbers and the assembly rules for life histories. – *Phil. Trans. R. Soc. London (B)* 332: 41-48.
- CHASE, M. K.; KRISTAN, W. B.; LYNAM A. J.; PRICE, M. V. & ROTENBERRY, J. T., 2000: Single species as indicators of species richness and composition in California coastal sage scrub birds and small mammals. – *Conservation Biology* 14(2): 474-487.
- CHEVENET, F.; DOLÉDEC, S. & CHESSEL, D., 1994: A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. – *Freshwater biology* 31: 295-309.
- COCKBURN, A., 1995: *Evolutionsökologie*. - Jena: G. Fischer.
- DEMPSTER, J. P., 1983: The natural control of populations of butterflies and moths. – *Biol. Rev.* 58: 461-481.
- DEMPSTER, J. P., 1984: The natural enemies of butterflies. - In: VANE-WRIGHT, R. I. & ACKERY, P. R. (eds.): *The Biology of Butterflies*. London: Academic Press. 97-104.
- DEMPSTER, J. P., 1991: Fragmentation, isolation, and mobility of insect populations. – In: COLLINS, N. M. & THOMAS, J. A. (eds.): *The conservation of insects and their habitats*. – London: Academic Press. 143-153.
- DENNIS, R. L. H., 1992: *The Ecology of Butterflies in Britain*. - Oxford: Oxford University Press.
- DERRICKSON, E. M. & RICKLEFS, R. E., 1988: Taxon-dependent diversification of life-history traits and the perception of phylogenetic constraints. – *Functional Ecology* 2: 417-423.
- DETZEL, P. (Hrsg.), 1998: *Die Heuschrecken Baden-Württembergs*. - Stuttgart: E. Ulmer.
- DIERSCHKE, H., 1994: *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. - Stuttgart: Ulmer. – (UTB: Große Reihe).
- DOVER, JOHN W. (ed.), 1994: *Fragmentation in agricultural landscapes*. - Aberdeen: IALE (UK).
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P., 1997: Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. – *Ecol. Monogr.* 67 (3): 345-366.

- DURWEN, K.-J.; SCHREIBER, K.-F. & THOELE, R., 1980: Ein pragmatischer Ansatz zur Aufbereitung ökologischer Determinanten für die Raumplanung: Zum ökologischen Potential als Engpassfaktor in der Regionalplanung. – Arbeitsberichte des Lehrstuhls für Landschaftsökologie der Univ. Münster 2: 3-12.
- DURZOK, J., 1989: Fachlexikon Messung und Messfehler. - Weinheim, Basel, Cambridge, New York: VCH. – (Parat).
- EBERT, G. & RENNWALD, E. (Hrsg.), 1991a: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 1: Tagfalter - 1. Allgemeiner Teil: Systematik, Taxonomie und Nomenklatur, Faunistik und Ökologie, Gefährdung und Schutz, Datenverarbeitung; Spezieller Teil: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. - Stuttgart: E. Ulmer.
- EBERT, G. & RENNWALD, E. (Hrsg.), 1991b: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 2: Tagfalter - 2. Spezieller Teil: Satyridae, Libytheidae, Lycaenidae, Hesperiiidae. - Stuttgart: E. Ulmer.
- ECKEBRECHT, B.; BERNARD, D.; KÖRNER, S.; KÖTZLE, M.; ROSENSTEIN, C.; SCHULZ, J. & WYSEMBORSKI, A., 1992: Optionen für die Zukunft der Landschaftsplanung - oder wie die Realität des Fachbereichs besser zu ertragen wäre. – Werkstattberichte des Instituts für Landschaftsökonomie 42: 77-92.
- EHRlich, P. R., 1984: The structure and dynamics of butterfly populations. – In: VANE-WRIGHT, R. I. & ACKERY, P. R. (eds.): The biology of butterflies. – London: Academic Press. 25-40.
- EITSCHBERGER, U.; REINHARDT, R. & STEINIGER, H., 1991: Wanderfalter in Europa. – Atalanta 22 (1): 1-67.
- ELLENBERG, H., 1952: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. – Ber. Dt. Bot. Ges. 65: 351-361.
- ELLENBERG, H., 1974: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen in Mitteleuropa. - Göttingen: Erich Goltze. – (Scripta Geobotanica; 9).
- ELLENBERG, H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3., verbess. Aufl. - Stuttgart: Eugen Ulmer.
- ELLENBERG, H.; WEBER, H. E.; DÜLL, R.; WIRTH, V.; WERNER, W & PAULISSEN, D., 1991: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Göttingen: Erich Goltze. – (Scripta Geobotanica; 18).
- ENS, B.; KERSTEN, M.; BRENNINKMEIJER, S. & HULSCHER, J. B., 1992: Territory quality, parental effort and reproductiv success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). – J. Anim. Ecol. 61: 703-715.
- ESER, U. & POTTHAST, T., 1997: Bewertungsproblem und Normbegriff in Ökologie und Naturschutz aus wissenschaftsethischer Perspektive. – Z. Ökol. Naturschutz 6: 181-189.
- ESSLER, W. K., 1973: Wissenschaftstheorie III: Wahrscheinlichkeit und Induktion. - Freiburg, München: Karl Alber.
- FAHSE, L & WISSEL, C., 1998: Nomadisieren und Schwarmbildung von Vögeln als Überlebensstrategie in stark variierender Umwelt: Ein Modell zum Vergleich verschiedener Hypothesen. – Verh. Ges. Ökol. 28: 191-199.
- FAITH, D. P. & WALKER P. A., 1996a: Environmental diversity: On the best-possible use of surrogate data for assessing the relative biodiversity of sets of areas. – Biodiversity & Conservation 5(4): 399-415.
- FAITH, D. P. & WALKER, P. A., 1996b: How do indicator groups provide information about the relative biodiversity of different sets of areas?: On hotspots, complementarity and pattern-based approaches. – Biodiversity Letters 3(1): 18-25.
- FERRIS, R. & HUMPHREY J. W., 1999: A review of potential biodiversity indicators for application in British forests. – Forestry (Oxford) 72(4): 313-328.
- FINCK, P.; HAMMER, D.; KLEIN, M; KOHL, A.; RIECKEN, U; SCHRÖDER, E; SSYMANK, A. & VÖLKL, W., 1992: Empfehlungen für faunistisch-ökologische Datenerhebungen und ihre

- naturschutzfachliche Bewertung im Rahmen von Pflege- und Entwicklungsplänen für Naturschutzgroßprojekte des Bundes. – *Natur und Landschaft* 67 (7/8): 329-340.
- FISCHER, A. & HEINK, U., 1997: Auswertung der libellenkundlichen Daten des Niedersächsischen Tierartenerfassungsprogramms und deren Verwendung im Rahmen eines regionalisierten Zielartenkonzeptes. – Diplomarbeit, Universität Hannover, Inst. f. Landschaftspflege und Naturschutz. Hannover. 191 S. + 14 S. Lit.verz. + Anh.
- FLADE, M., 1994: Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands. – Eching: IHW.
- FLASCHA, G., 1980: Indikatoren und Indizes der Umwelt. – Dissertation, Fachbereich Wirtschaftswissenschaften der Philipps-Universität. Marburg.
- FLINDT, R., 2000: *Biologie in Zahlen*. 5., durchges. Aufl. – Stuttgart, New York: Gustav Fischer.
- FORD, H. D. & FORD, E. B., 1930: Fluctuation in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia* ROTT. – *Trans. ent. Soc. Lond.* 78: 345-351.
- FORD, R. L. E., 1976: The influence of the Microgasterini on the populations of British Rhopalocera. – *Ent. Gaz.* 27: 205-210.
- FORMAN, R. T. T., 1995: *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. – Cambridge: Cambridge University Press.
- FORMAN, R. T. T. & GODRON, M., 1986: *Landscape ecology*. – New York: John Wiley & Sons.
- FRANK, KARIN & WISSEL, C., 1994: Ein Modell über den Einfluß von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen. – *Verh. Ges. Ökol.* 23: 303-310.
- FRANKE, H., 1969: *Lexikon der Physik*. Bd. 2: I-R. 3. völlig neu bearb. u. erw. Aufl. – Stuttgart: Franck'sche Verlagshandlung.
- FRIEDERICHS, K., 1943: Über den Begriff "Umwelt" in der Biologie. – *Acta Biotheor.* 7: 147-162.
- FUES, T., 1998: Das Indikatorenprogramm der UN-Kommission für nachhaltige Entwicklung: Stellenwert für den internationalen Rio-Prozeß und Folgerungen für das Konzept von Global Governance. – Frankfurt a. M. u. a.: Lang. – (Europäische Hochschulschriften, Reihe 31, Politikwissenschaft; 365).
- GAUSE, G. F., 1934: *The struggle for existence*. – Baltimore: Williams & Wilkins.
- GITAY, H. & NOBLE, I. R., 1997: What are functional types and how should we seek them. – In: SMITH, T. M.; SHUGART, H. H. & WOODWARD, F. I. (eds.): *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. – Cambridge: Cambridge University Press. 3-19.
- GLAVAC, V., 1996: *Vegetationsökologie*. – Jena u. a.: G. Fischer.
- GLEASON, H. A., 1926: The individualistic concept of the plant association. – *Torrey Bot. Club Bull.* 53: 7-26.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (Hrsg.), 1966-1998: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bde. 1-14 + Register. – Frankfurt a. M./Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft/Aula.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & BAUER, K. M., 1980: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 9: Columbiformes - Piciformes. – Wiesbaden: Aula.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & BAUER, K. M., 1993: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 13/II: Passeriformes (Teil 4). – Wiesbaden: Aula.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N.; BAUER, K. M. & BEZZEL, E., 1994: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. 2., durchges. Aufl. – Wiesbaden: Aula.
- GRATEROL, B. E., 1999: Metodología integral de evaluación de impacto ambiental sobre la fauna silvestre ocasionado por perturbaciones del paisaje. – Diplomarbeit, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Zoología Agrícola. Maracay.
- GREENSLADE, P. J. M., 1972a: Distribution patterns of Prioichirus species (Coleoptera: Staphylinidae) in the Solomon Islands. – *Evolution* 26: 130-142.

- GREENSLADE, P. J. M., 1972b: Evolution in the staphylinid genus *Priochirus* (Coleoptera). – *Evolution* 26: 203-220.
- GREENSLADE, P. J. M., 1983: Adversity selection and the habitat temple. – *Am. Nat.* 122 (3): 352-365.
- GREIN, G., 1995: Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Heuschrecken. – *Inform. Naturschutz Niedersachs.* 15: 17-36.
- GRIME, J. P., 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. – *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- GRIME, J. P.; HODGSON, J. G. & HUNT, R., 1990: *The abridged comparative plant ecology.* - London u. a.: Unwin Hyman.
- GRUPP, H., 1997: *Messung und Erklärung des technischen Wandels: Grundzüge einer empirischen Innovationsökonomik.* - Berlin u. a.: Springer. – (Springer-Lehrbuch).
- GUNKEL, G., 1994: *Bioindikation in aquatischen Ökosystemen.* - Stuttgart: G. Fischer.
- GÜNTHER, R. (Hrsg.), 1997: *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands.* - Jena: G. Fischer.
- HAASE, R.; BURGARD, A.; FENGLER, D.; LORENZ, W. & ZEHLIUS-ECKERT, W., 1999: *Wissenschaftliche Dokumentation und Erfolgsbilanzierung der Neuanlage von Magerrasen im Riemer Wald - mit Ableitung von praxisnahen Planungshinweisen für die Entwicklung des Landschaftsparks Riem.* - unveröff. Gutachten, erstellt im Auftr. der Stadt München, vertreten durch die München-Riem GmbH, . Freising. 99 S.
- HAASE, R.; LITTEL, M.; LORENZ, W.; SÖHMISCH, R. & ZEHLIUS, W., 1992: *Neuanlage von Trockenlebensräumen: Wissenschaftliche Dokumentation ökotechnischer Maßnahmen - aufgezeigt an Beispielen im Flurbereinigungsverfahren Freinhausen (Landkreis Pfaffenhofen).* - München: Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. – (Materialien zur Ländlichen Neuordnung; 30).
- HABER, W., 1963: Die Erfassung von Vogel-Biotopen. – *Abh. Landesmuseum Naturkunde Münster* 25 (2): 1-12.
- HABER, W., 1983: *Grundlagen der Ökosysteme.* – In: INSTITUT FÜR CHEMISCHE PFLANZENPHYSIOLOGIE DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN - METZNER, H.: *Ökologie und ihre biologischen Grundlagen*, Heft 4. – Tübingen: Universität Tübingen. 87 S.
- HABER, W., 1993: *Ökologische Grundlagen des Umweltschutzes.* - Bonn: Economica. – (Umweltschutz; 1).
- HABER, W., 1995: *Landschaft.* – In: AKADEMIE FÜR RAUMFORSCHUNG UND LANDESPLANUNG (ARL) (Hrsg.): *Handwörterbuch der Raumordnung.* – Hannover: ARL. 597-602.
- HABER, W., DUHME, F., PAULEIT, S., SCHILD, J. & STARY, R., 1993: *Quantifizierung raumspezifischer Entwicklungsziele des Naturschutzes.* - Hannover: . – (Beiträge der Akademie f. Raumforschung u. Landesplanung; 125).
- HABERMAS, J., 1968: Erkenntnis und Interesse. – In: HABERMAS, J.: *Technik und Wissenschaft als „Ideologie“.* – Frankfurt a. M.: Suhrkamp. 146-168.
- HAIRSTON, N. G., 1981: An experimental test of a guild: salamander competition. – *Ecol.* 62: 65-72.
- HALLE, S., 1996: *Metapopulation und Naturschutz: Eine Übersicht.* – *Z. Ökol. Naturschutz* 5: 141-150.
- HAMMER, D. & VÖLKL, W., 1993: Die Problematik der Einbeziehung tierökologischer Kriterien bei der Erstellung einer "Roten Liste Biotop". – *Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz* 38: 117-134.
- HAMPICKE, U., 1988: *Extensivierung der Landwirtschaft für den Naturschutz: Ziele, Rahmenbedingungen und Maßnahmen.* – *Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltsch.* 84: 9-35.
- HAMPICKE, U., 1991: *Naturschutz-Ökonomie.* - Stuttgart: Ulmer. – (UTB; 1650).
- HANSKI, I. & GILPIN, M., 1991: *Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain.* – *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 3-16.
- HANSKI, I. & PELTONEN, A., 1988: *Island colonization and peninsulas.* – *Oikos* 51: 105-106.

- HANSKI, I. & SIMBERLOFF, D., 1997: The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. – In: HANSKI, I. & GILPIN, M. E. (eds.): Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution. – San Diego: Academic Press. 5-26.
- HANSSON, L. (ed.), 1992: Ecological principles of nature conservation: applications in temperate and boreal environments. - London, New York: Elsevier Science Publishers Ltd.
- HANSSON, L.; FAHRIG, L. & MERRIAM, G., 1995: Mosaic landscapes and ecological processes. - London u. a.: Chapman & Hall.
- HANSSON, L.; SODERSTROM, L. & SOLBRECK, C., 1992: The ecology of dispersal in relation to conservation. – In: Hansson, L. (Ed.): Ecological principles of nature conservation: Applications in temperate and boreal environments. – London, New York: Elsevier Science Publishers Ltd. 162-200.
- HARD, G., 1973: Die Geographie: Eine wissenschaftstheoretische Einführung. - Berlin, New York: Walter de Gruyter. – (Sammlung Göschen; 9001).
- HARDT, R. A. & FORMAN, R. T. T., 1989: Boundary form effects on woody colonization of reclaimed mines. – Ecol. 70: 1252-1260.
- HARPER, J. L., 1977: The population biology of plants. - London: Academic Press.
- HARRISON, S., 1989: Long-distance dispersal and colonization in the Bay Checkerspot Butterfly *Euphydryas editha bayensis*. – Ecol. 70: 1236-1243.
- HARRISON, S., 1991: Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. – Biol. J. Linn. Soc. 42: 73-88.
- HARRISON, S. & FAHRIG, L., 1995: Landscape pattern and population conservation. – In: HANSSON, L.; FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds.): Mosaic landscapes and ecological processes. – London: Chapman & Hall. 293-308.
- HÄSSLEIN, L., 1966: Die Molluskengesellschaften des Bayerischen Waldes und des anliegenden Donautes. – Ber. Naturf. Ges. Augsburg 20: 1-176.
- HAUSER, K., 1988: Pflanzengesellschaften der mehrschürigen Wiesen (Molinio-Arrhenatheretea) Nordbayerns. - Berlin, Stuttgart: J. Cramer. – (Diss. Botanicae; 128)
- HAWKINS, C. P. & MACMAHON, J. A., 1989: Guilds: the multiple meanings of a concept. – Ann. Rev. Entomol. 34: 423-451.
- HEIDT, E. & PLACHTER, H., 1996: Bewerten im Naturschutz: Probleme und Wege zu ihrer Lösung. – Beiträge der Akademie für Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg 23: 193-252.
- HEINDL, B., 1992: Untersuchungen zur ökologischen und geographischen Gliederung der Straßenbegleitvegetation innerhalb eines Nord-Süd-Transekts zwischen dem Nordwestdeutschen Tiefland und der mediterranen Küstenebene. - Berlin, Stuttgart: J. Cramer. – (Diss. Botanicae; 186).
- HEMPEL, CARL G., 1974: Grundzüge der Begriffsbildung in der empirischen Wissenschaft. - Düsseldorf: Bertelsmann Universitätsverlag.
- HENLE, K.; POSCHLOD, P. & BAHL, A., 1999: Gefährdungsanalysen auf populationsbiologischer Grundlage: Einführung in Konzepte und Begriffe. – In: AMLER, K.; BAHL, ; KAULE, G.; POSCHLOD, P. & SETTELE, J. (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. – Stuttgart: E. Ulmer. 46-52.
- HENRIKSEN, H. J. & KREUTZER, I., 1982: The butterflies of Scandinavia in nature. - Odense (Denmark): Skandinavisk Bogforlag.
- HERRMANN, T.; JESSEL, B.; KÖPPEL, J. & SCHMALZ, K., 1992: Bedeutung, Struktur und Realisierbarkeit von Informationssystemen für die Planung im Bereich Arten- und Biotopschutz. – In: HENLE, K. & KAULE, G. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. – Jülich: Forschungszentrum Jülich. 367-383.

- HILDREW, A. G. & TOWNSEND, C. R., 1987: Organization in freshwater benthic communities. – In: GEE, J. H. R. & GILLER, P. S. (eds.): Organisation of communities past and present. 27th Symp. British Ecological Soc.; Aberystwyth 1986. – Oxford: Blackwell Scientific Publications. 347-371.
- HILL, J. K.; THOMAS, C. D. & LEWIS, O. T., 1999: Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. – Biol. Conserv. 87: 277-283.
- HOBBS, R. J. & SAUNDERS, D. A., 1993: Reintegrating fragmented landscapes: towards sustainable production and nature conservation. - New York: Springer.
- HOERSTER, N., 1994: Norm. – In: SEIFFERT, H. & RADNITZKY, G. (Hrsg.): Handlexikon der Wissenschaftstheorie. – München: Ehrenwirth. 231-234.
- HOFMANN, A., 1994: Zygaeninae. – In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 3: Nachtfalter I. – Stuttgart: Ulmer. 196-335.
- HOFMANN, W., 1961: Gesellschaftslehre als Ordnungsmacht. - Berlin: .
- HOLM, E., 1988: Environmental restraints and life strategies. – Oecologia 75: 141-145.
- HÖLZINGER, J. (Hrsg.), 1987: Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 1 - Gefährdung und Schutz, Teil 2 - Artenschutzprogramm Baden-Württemberg: Artenhilfsprogramme. - Stuttgart: Ulmer.
- HÖLZINGER, J. (Hrsg.), 1997: Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 3.2 - Singvögel 2. - Stuttgart: Ulmer.
- HORTON, P., 1977: Local migrations of Lepidoptera from Salisbury Plain in 1976. – Ent. Gaz. 28: 281-283.
- HOVESTADT, T.; ROESER, J. & MÜHLENBERG, M., 1991: Flächenbedarf von Tierpopulationen. – Jülich: Forschungszentrum Jülich. – (Berichte aus der ökologischen Forschung; 1).
- HOVESTADT, T.; ROESER, J. & MÜHLENBERG, M., 1993: Flächenbedarf von Tierpopulationen. – Jülich: Forschungszentrum Jülich. Unveränd. Nachdruck – (Berichte aus der ökologischen Forschung; 1).
- HUK, T., 1997: Laufkäfer als Zielarten für ein Naturschutzmanagement von Niedermooren. – Verh. Ges. Ökol. 27: 207-212.
- HUTCHINSON, G. E., 1958: Concluding remarks. – Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22: 415-427.
- IMS, R. A., 1995: Movement patterns related to spatial structures. – In: HANSSON, L.; FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds.): Mosaic landscapes and ecological processes. – London u. a.: Chapman & Hall. 85-109.
- INGRISCH, S., 1976: Die Orthopterengesellschaften des Vogelsberges. – Mitt. Dtsch. Ent. Ges. 35: 65-74.
- INGRISCH, S., 1982: Orthopterengesellschaften in Hessen. – Hess. faun. Briefe 2 (3): 38-46.
- INGRISCH, S., 1983: Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken. – Dtsch. Entomol. Z. 30: 1-15.
- INGRISCH, S., 1984: Embryonic development of *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Entomol. Gener. 10: 1-9.
- INGRISCH, S., 1986: The pluriennial life cycles of the european Tettigoniidae: 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching. – Oecologia 70: 606-616.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G., 1998: Die Heuschrecken Mitteleuropas. - Hohenwarsleben: Westarp Wissenschaften. – (Die Neue Brehm-Bücherei; 629).
- JACOBS, W. & RENNER, M., 1988: Biologie und Ökologie der Insekten: ein Taschenlexikon. 2., überarb. Aufl. - Stuttgart: G. Fischer.
- JAKOBER, H. & STAUBER, W., 1987: Habitatansprüche des Neuntöters (*Lanius collurio*) und Maßnahmen für seinen Schutz. – Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 48: 25-53.

- JAX, K., 1999a: Die Einheiten der Ökologie: Analyse, Methodenentwicklung und Anwendung in Ökologie und Naturschutz. - Habilitationsschrift, Technische Universität München, Fakultät für Landwirtschaft und Gartenbau, Lehrstuhl für Landschaftsökologie. Freising.
- JAX, K., 1999b: Natürliche Störungen: ein wichtiges Konzept für Ökologie und Naturschutz?. - Z. Ökol. Naturschutz 37 (4): 241-253.
- JAX, K. & ZAUKE, G. P., 1992: Maßstäbe in der Ökologie: Ein vernachlässigter Konzeptbereich. - Verh. Ges. Ökol. 21: 23-30.
- JAX, K.; JONES, C. G. & PICKETT, S. T. A., 1998: The self-identity of ecological units. - Oikos 82: 253-264.
- JAX, K.; POTTHAST, T. & WIEGLEB, G., 1996: Skalierung und Prognoseunsicherheit bei ökologischen Systemen. - Verh. Ges. Ökol. 26: 527-535.
- JESSEL, B., 1996: Leitbilder und Wertungsfragen in der Naturschutz- und Umweltplanung: Normen, Werte und Nachvollziehbarkeit von Planungen. - Natursch. u. Landschaftspl. 28 (7): 211-216.
- JESSEL, B., 1998: Landschaften als Gegenstand von Planung: Theoretische Grundlagen ökologisch orientierten Planens. - Berlin: Erich Schmidt. - (Beiträge zur Umweltgestaltung: A; 139).
- JONSSON, B. G. & JONSELL, M., 1999: Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. - Biodiversity & Conservation 8 (10): 1417-1433.
- KALUSCHE, D., 1996: Ökologie in Zahlen. - Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer.
- KAULE, G.; HENLE, K. & MÜHLENBERG, M., 1999: Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: eine Einführung. - In: AMLER, K.; BAHL, ; KAULE, G.; POSCHLOD, P. & SETTELE, J. (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. - Stuttgart: E. Ulmer. 11-16.
- KEDDY P. A., 1992: Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. - J. Veget. Sci. 3: 157-164.
- KLEUKERS, R.; VAN NIEUKERKEN, E.; ODÉ, B.; WILLEMSE, L. & VAN WINGERDEN, W., 1997: De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). - Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum/European Invertebrate Survey. - (Nederlandse Fauna; 1).
- KLEYER, M., 1995: Biological Traits of Vascular Plants: A Database. - Arbeitsberichte Inst. Landschaftsplanung u. Ökologie Univ. Stuttgart, N. F. 2: 23 S. + 1 Diskette.
- KLEYER, M., 1997: Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von Pflanzengemeinschaften: eine Grundlage zur Beurteilung der Ersetzbarkeit in der naturschutzfachlichen Planung am Beispiel einer Agrar- und einer Stadtlandschaft. - Stuttgart-Hohenheim: Univ. Hohenheim. - (Dissertationes Botanicae; 286).
- KLEYER, M.; KRATZ, R.; LUTZE, G. & SCHRÖDER, B., 2000: Habitatmodelle für Tierarten: Entwicklung, Methoden und Perspektiven für die Anwendung. - Z. Ökol. Naturschutz 8: 177-194.
- KNAUER, N., 1993: Ökologie und Landwirtschaft: Situation, Konflikte, Lösungen. - Stuttgart: Ulmer.
- KNICKREHM, B. & ROMMEL, S., 1994: Biotoptypenkartierung in der Landschaftsplanung: Anforderungen an einen Kartierschlüssel vor dem Hintergrund der lokalen Landschaftserfassung. - Hannover: Universität Hannover, Inst. f. Landschaftspflege und Naturschutz. - (Arbeitsmaterialien des Instituts für Landschaftspflege und Naturschutz der Universität Hannover; 27).
- KOEPCKE, H.-W., 1971, 1973: Die Lebensformen: Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie. Bd. 1 (Teil 1 u. 2). - Krefeld: Goecke & Evers.
- KOEPCKE, H.-W., 1971-1974: Die Lebensformen: Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie. Bd. 1 (Teil 1 u. 2) u. Bd. 2 (Teil 3 u. 4). - Krefeld: Goecke & Evers.
- KÖHLER, G., 1999: Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen: Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). - Bochum: Laurenti.
- KOLASA, J. & PICKETT, S. T. A. (eds.), 1991: Ecological heterogeneity. - New York: Springer.

- KOLASA, J. & ROLLO, C. D., 1991: Introduction: The heterogeneity of heterogeneity: a glossary. – In: KOLASA, J. & PICKETT, S. T. A. (eds.): Ecological heterogeneity. – New York: Springer. 1-23.
- KÖRNER, S., 2000: Das Heimische und das Fremde: Die Werte Vielfalt, Eigenart und Schönheit in der konservativen und in der liberal-progressiven Naturschutzauffassung. – Münster, Hamburg, London: Lit-Verlag. - (Fremde Nähe - Beiträge zur interkulturellen Diskussion; 14)
- KOSTRZEWA, A. & SPEER, , 1995: Greifvögel in Deutschland. - Wiesbaden: Aula.
- KOZAKIEWICZ, M., 1995: Resource tracking in space and time. – In: HANSSON, L.; FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (Hrsg.): Mosaic landscapes and ecological processes. – London u. a.: Chapman & Hall. 136-148.
- KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A., 1997: Die Bedeutung von bioökologischen Untersuchungen für die naturschutzfachliche Bewertung von Landschaftsausschnitten.– NNA-Ber. 3/97: 61-94.
- KRATOCHWIL, A., 1989: Grundsätzliche Überlegungen zu einer Roten Liste von Biotopen. – Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 29: 136-150.
- KRATOCHWIL, S. & SCHWABE, A., 1993: Bioökologisch-landschaftsökologische Bestandsaufnahme und Bewertung bei der Umweltverträglichkeitsstudie (UVS) unter Berücksichtigung von Tiergemeinschaften, Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen. – Schr.-R. Forsch. Straßenbau Straßenverkehrstech. 636: 63-84.
- KREMEN, C.; COLWELL, R. K.; ERWIN, T. L.; MURPHY, D. D.; NOSS, R. F. & SANJAYAN, M. A., 1993: Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning. – Conservation Biology 7(4): 796-808.
- KRONMÜLLER, H., 1979: Methoden der Meßtechnik: Eine Systemtheorie für Meßtechniker. - Karlsruhe: Schnäcker.
- KUHN, W., 1998: Flächendeckende Analyse ausgewählter ökologischer Parameter: Bewertung von Habitateignung und -isolation für zwei wirbellose Tierarten mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems. - Peter Lang: Frankfurt. 270 S.
- LAMBECK, R. J., 1997: Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. – Conservation Biology 11 (4): 849-856.
- LANDRES, P. B., 1983: Use of the guild concept in environmental impact assessment. – Environ. Management 7: 393-398.
- LANDRES, P. B., 1992: Ecological indicators: panacea or liability?. – In: MCKENZIE, D. H.; HYATT, D. E.; MCDONALD, V. J. (eds.): Ecological indicators. Vol. 2. – London, New York: Elsevier. 1295-1318.
- LANDRES, P. B.; VERNER, J. & THOMAS, J. W., 1988: Ecological use of vertebrate indicator species: a critique. – Conserv. Biol. 2: 316-328.
- LAUNER, A. E. & MURPHY, D. D., 1994: Umbrella species and the conservation of habitat fragments: a case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem. – Biol. Conserv. 69: 145-153.
- LAW, R., 1979: Ecological determinants in the evolution of life histories. – In: ANDERSON, R. M.; TURNER, B. D. & TAYLOR, L. R. (eds.): Population Dynamics. – Oxford: Blackwell. 81-103.
- LAW, R.; BRADSHAW, A. D. & PUTWAIN, P. D., 1977: Life-history variation in *Poa annua*. – Evolution 31: 233-246.
- LAWTON, J. H. & BROWN, K. C., 1986: The population and community ecology of invading insects. – Phil. Trans. R. Soc. London (B) 314: 607-617.
- LEHMAN, C. L. & TILMAN, D., 1997: Competition in spatial habitats. – In: TILMAN, D. & KAREIVA, P. (eds.): Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. – Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 185-203.
- LEIPPERT, C., 1978: Gesellschaftliche Berichterstattung: Eine Einführung in Theorie und Praxis sozialer Indikatoren. - Berlin, Heidelberg: Springer.

- LENK, H., 1994: Handlung(stheorie). – In: SEIFFERT, H. & RADNITZKY, G. (Hrsg.): Handlexikon der Wissenschaftstheorie. – München: Ehrenwirth. 119-127.
- LEVINS, R., 1970: Extinction. – In: GERSTENHABER, M. (ed.): Some Mathematical Questions in Biology. – Providence (Rhode Island): American Mathematical Society. 77-107.
- LINDENMAYER, D. B., 1999: Future directions for biodiversity conservation in managed forests: Indicator species, impact studies and monitoring programs. – Forest Ecology & Management 115 (2-3): 277-287.
- LINDENMAYER D. B.; MARGULES, C. R. & BOTKIN, D. B., 2000: Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. – Conserv. Biol. 14 (4): 941-950.
- LOEHLE, C., 1988: Problems with the triangular model for representing plant strategies. – Ecol. 69 (1): 284-286.
- LÖTHER, R., 1972: Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit: Philosophische Grundlagen der Taxonomie. – Jena: G. Fischer.
- LUHMANN, N., 1984: Soziale Systeme: Grundriß einer allgemeinen Theorie. – Frankfurt a. M.: Verlag Suhrkamp.
- LUNDEGÅRDH, H., 1949: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 3. Aufl. – Jena: G. Fischer.
- LUZ, F., 1993: Zur Akzeptanz landschaftsplanerischer Projekte: Determinanten lokaler Akzeptanz und Umsetzbarkeit landschaftsplanerischer Projekte zur Extensivierung, Biotopvernetzung und sonstiger Maßnahmen des Natur- und Umweltschutzes. – Frankfurt, Bern: Peter Lang.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O., 1967: The theory of island biogeography. – Princeton: Princeton University Press.
- MÄCK, U., 1998: Bedeutung von Leitarten bei der praktischen Umsetzung des Naturschutzes und der Öffentlichkeitsarbeit – am Beispiel des Schwäbischen Donaumooses. – Laufener Sem.beitr. 8/98: 213-224.
- MACMAHON, J. A.; PHILLIPS, D. L.; ROBINSON, J. V. & SCHIMPF, D. J., 1978: Levels of biological organization: an organism-centered approach. – BioScience 28: 700-704.
- MACMAHON, J. A.; SCHIMPF, D. J.; ANDERSEN, D. C.; SMITH, K. G. & BAYN, R. L. Jr., 1981: An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. – J. Theoret. Biol. 88: 287-307.
- MADER, H.-J., 1991: The isolation of animal and plant populations: aspects for a European nature conservation strategy. – In: SEITZ, A. & LOESCHCKE, V. (eds.): Species conservation: a population biological approach. – Basel: Birkhäuser. 265-275.
- MANZKE, U., 1995: Freilandbeobachtungen zum Abflugverhalten makropterer *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Acrididae: Gomphocerinae). – Articulata 10 (1): 61-72.
- MARTI, F. & STUTZ, H. P. B., 1993: Zur Erfolgskontrolle im Naturschutz: Literaturgrundlagen und Vorschläge für ein Rahmenkonzept. – Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt Wald, Schnee und Landschaft. – (Ber. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald, Schnee Landschaft; 336).
- MARTIKAINEN, P.; KAILA, L. & HAILA, Y., 1998: Threatened beetles in white-backed woodpecker habitats. – Conservation Biology 12 (2): 293-301.
- MATTHYSEN, E., 1987: A longterm study on a population of the European nuthatch, *Sitta europaea caesia* Wolf. – Sitta 1: 2-17.
- MCINTOSH, R. P., 1991: Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology. – In: KOLASA, J. & PICKETT, S. T. A. (eds.): Ecological heterogeneity. – New York: Springer. 24-46.
- MCNAUGHTON, S. J., 1975: r- and K-selection in Typha. – Am. Nat. 109: 251-261.
- MENZEL, R., 1995: Orientierung. – In: GEWECKE, M. (Hrsg.): Physiologie der Insekten. – Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer. 353-412.

- MERZ, L., 1977: Grundkurz der Meßtechnik. Teil I: Das Messen elektrischer Größen. 5. neubearb. u. erw. Aufl. - München, Wien: R. Oldenbourg.
- MEYER-CORDS, C. & BOYE, P., 1999: Schlüssel-, Ziel-, Charakterarten: Zur Klärung einiger Begriffe im Naturschutz. – Natur und Landschaft 74 (3): 99-101.
- MILLS, L. S.; SOULÉ, M. E. & DOAK, D. F., 1993: The keystone-species concept in ecology and conservation. – BioScience 43: 219-224.
- MILTON, S. J. & DEAN, R. J., 1995: How useful is the keystone species concept, and can it be applied to *Acacia erioloba* in the Kalahari Desert? – Z. Ökol. Naturschutz 4: 147-156.
- MIOTK, P., 1986: Situation, Problematik und Möglichkeiten im zoologischen Naturschutz. – Schr.R. f. Vegetationskde. 18: 49-66.
- MIOTK, P., 1988: Ermittlung tiergruppenspezifischer Lebensräume mit Hilfe der Literatur und deren Berücksichtigung bei Biotopkartierungen. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz 14 (3): 595-604.
- MIOTK, P., 1993: Fallbeispiele zur Wirkung wichtiger Biotopparameter unterschiedlicher Qualität auf Biozönosen sowie ein Ansatz zu ihrer Bewertung. – Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 38: 237-263.
- MITSCHERLICH, E. A., 1921: Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren. – Landw. Jahrb. 56: 71-92.
- MORRIS, R. F., 1963: Predictive population equations based on key factors. – Mem. ent. Soc. Can. 32: 16-21.
- MÜHLENBERG, M., 1989: Freilandökologie. 2., neu bearbeitete Auflage. - Heidelberg: Quelle & Meyer. – (UTB; 595).
- MÜHLENBERG, M., 1993: Freilandökologie. 3. überarbeitete Auflage. - Heidelberg: Quelle & Meyer. – (UTB; 595).
- MÜHLENBERG, M.; HENLE, K.; SETTELE, J.; POSCHLOD, P.; SEITZ, A. & KAULE, G., 1996: Studying species survival in fragmented landscapes: the approach of the FIFB. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.): Species survival in fragmented landscapes. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 152-160.
- MÜHLENBERG, M.; HOVESTADT, T. & RÖSER, J., 1991: Are there Minimal Areas for Animal Populations? – In: SEITZ, A. & LOESCHCKE, V.: Species Conservation: A Population-Biological Approach. – Basel: Birkhäuser. 227-249.
- MÜLLER, H. J., 1974: Zur Problematik der Kongruenz von Phyto- und Zoocoenosen. – Mitt. Sekt. Geobot. Phytotax. Biol. Ges. DDR 1974: 127-136.
- MÜLLER, H. J. (Hrsg.), 1984: Ökologie. - Stuttgart: G. Fischer. – (UTB; 1318).
- MÜLLER, H. J., 1992: Dormanz bei Arthropoden. - Jena: Gustav Fischer.
- MÜLLER, H.-J. & RIEDL, U., 1983: Synökologischer Ansatz zur Bestimmung der Naturschutzwürdigkeit: Versuch einer flächendeckenden Bewertung von Biotopfunktionen. – Landschaft + Stadt 15 (3): 104-111.
- NEW, T. R., 1997: Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation?. – J. Insect Conservation 1: 5-12.
- NIEMI, G. J.; HANOWSKI, J. M.; LIMA, A. R.; NICHOLLS T. & WEILAND N., 1997: A critical analysis on the use of indicator species in management. – Journal of Wildlife Management 61 (4): 1240-1252.
- NOWAK, E., 1982: Wie viele Tierarten leben auf der Welt, wie viele davon in der Bundesrepublik Deutschland? – Natur und Landschaft 57 (11): 383-389.
- OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. - Jena: G. Fischer.
- OBERDORFER, E., 1992-1993: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teile I-IV. 2. bzw. 3. Aufl. - Jena: G. Fischer.

- OBERDORFER, E., 1992: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I: Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften. 3. Aufl. - Jena: G. Fischer.
- ODUM, E. P., 1980: Grundlagen der Ökologie. Bd. 1: Grundlagen. - Stuttgart, New York: Georg Thieme.
- OPDAM, P.; VAN APELDOORN, R.; SCHOTMAN, A. & KALKHOVEN, J., 1993: Population responses to landscape fragmentation. - In: VOS, C. C. & OPDAM, P. (eds.): Landscape ecology of a stressed environment. - London: Chapman & Hall. 147-171.
- OPPERMANN, B.; LUZ, F. & KAULE, G., 1997: Der "Runde Tisch" als Mittel zur Umsetzung der Landschaftsplanung. - Bonn-Bad Godesberg: Bundesamt für Naturschutz. - (Angewandte Landschaftsökologie; 11).
- OTTO, A., 1992: Die Vegetationsentwicklung in Naßbaggerungen der bayerischen Donauebene. - Eching: IHW-Verlag.
- PAINE, R. T., 1969: A note on trophic complexity and community stability. - Am. Nat. 103: 91-93.
- PARTRIDGE, L. & HARVEY, P. H., 1988: The ecological context of life history evolution. - Science 241: 1449-1455.
- PASSARGE, H., 1982: Phyto- und Zoozönosen am Beispiel mausartiger Kleinsäuger. - Tuexenia 2: 257-286.
- PASSARGE, H., 1991: Avizönosen in Mitteleuropa. - Ber. ANL, Beih. 8: 1-128.
- PAULER-FÜRSTE, R.; KAULE, G. & SETTELE, J., 1996: Aspects of the population vulnerability of the Large Blue Butterfly, *Glaucopsyche (Maculinea) arion*, in south-west Germany. - In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (ed.): Species survival in fragmented landscapes. - Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 275-281.
- PETERS, R. H., 1991: A critique for ecology. - Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- PETERS, R. S.; WALLER, D. M.; NOON, B.; PICKETT, S. T. A.; MURPHY, D.; CRARCRAFT, J.; KRESTER, R.; KUHLMANN, W.; HOUCK, O. & SNAPE, W. J. I., 1997: Standard scientific procedures for implementing ecosystem management on public lands. - In: PICKETT, S. T. A.; OSTFELD, R. S.; SHACHAK, M. & LIKENS, G. E. (eds.): The ecological basis of conservation - heterogeneity, ecosystems, and biodiversity. - New York: Chapman & Hall. 320-336.
- PEUS, F., 1954: Die Auflösung der Begriffe „Biotop“ und „Biozönose“. - Dt. Ent. Z. NF 1: 271-308.
- PFADENHAUER, J., 1993: Vegetationsökologie: ein Skriptum. - Eching: IHW.
- PFEIFER, R., 1993: Ein avifaunistisches Ziel- und Leitartenkonzept für den Naturpark "Dübener Heide". - Diplom-Arbeit am Fachbereich Landespflege, Fachhochschule Weihenstephan. Freising. 137 S.
- PIANKA, E. R., 1970: On r- and K-selection. - Am. Nat. 104: 592-597.
- PIANKA, E. R., 1980: Guild structure in desert lizards. - Oikos 35: 194-201.
- PICKETT, S. T. A. & THOMPSON, J. N., 1978: Patch dynamics and the design of nature reserves. - Biol. Conserv. 13: 27-37.
- PIRKL, A. & RIEDEL, B., 1992: Indikatoren und Zielartensysteme in der Naturschutz- und Landschaftsplanung. - In: HENLE, K. & KAULE, G. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. - Jülich: Forschungszentrum Jülich. 343-346.
- PLACHTER, H., 1989: Zur biologischen Schnellansprache und Bewertung von Gebieten. - Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 29: 107-135.
- PLACHTER, H., 1991: Naturschutz. - Stuttgart: G. Fischer. - (UTB; 1563).
- PLACHTER, H., 1992: Grundzüge der naturschutzfachlichen Bewertung. - Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 67: 9-48.
- PLACHTER, H., 1993: Probleme der Erfassung von "Rote-Liste-Biotopen". - Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 38: 135-138.

- POETHKE, H. J., 1997: Möglichkeiten und Grenzen der Erfassung und Bewertung der Größe und des Zustandes von Populationen. – *Natur und Landschaft* 72 (10): 492-495.
- POETHKE, H. J.; SEITZ, A. & WISSEL, C., 1996: Species survival and metapopulations: conservation implications from ecological theory. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (ed.): *Species survival in fragmented landscapes*. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 81-92.
- POLLARD, E. & YATES, T. J., 1993: *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. – London: Chapman & Hall.
- POPPER, K. R., 1984: *Logik der Forschung*. 8., verb. Aufl. (auf Grundlage der 2. deutschen Aufl. von 1966). – Tübingen: Mohr. – (Die Einheit der Gesellschaftswissenschaften; 4).
- POSCHLOD, P., 1996: Das Metapopulationskonzept: Eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. – *Z. Ökol. Naturschutz* 5: 161-185.
- POSCHLOD, P.; FISCHER, S. & KIEFER, S., 1996: A coenotical approach of plant population viability analysis on successional and afforested calcareous grassland sites. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.): *Species survival in fragmented landscapes*. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 219-229.
- POSER, G., 1995: Überlebensstrategie. – In: KUTTLER, W. (Hrsg.): *Handbuch zur Ökologie*. – Berlin: Analytica. 458-461.
- POTT, R., 1995: *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. 2., überarb. u. stark erw. Aufl. – Stuttgart: Ulmer. – (UTB: Große Reihe).
- POWER, M. E.; TILMAN, D. & ESTES, J. A.; MENGE, B. A.; BOND, W. J.; MILLS, L. S.; DAILY, G.; CASTILLA, J. C.; LUBCHENCO, J. & PAINE, R. T., 1996: Challenges in the quest for keystone: Identifying keystone species is difficult - but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. – *BioScience* 46 (8): 609-620.
- PULLIAM, H. R., 1988: Sources, sinks and population regulation. – *Am. Nat.* 132: 652-661.
- PULLIN, A. S. (ed.), 1995: *Ecology and Conservation of Butterflies*. – London u. a.: Chapman & Hall.
- RABELER, W., 1947: Die Tiergesellschaften der trockenen Callunaheiden in Nordwestdeutschland. – *Jahresber. Nat.hist. Ges. Hannover* 94-98: 357-375.
- RABELER, W., 1952: Die Tiergesellschaft hannoverscher Talfettwiesen (*Arrhenateretum elatioris*). – *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 3: 130-140.
- RABELER, W. & TÜXEN, R., 1955: Tiersoziologische Kritik am pflanzensoziologischen System. – *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 5: 198-201.
- RADEMACHER, M., 2000: Sukzession in Kiesgruben als Vorbild für die Rekultivierung. – In: BÖNECKE, G. & SEIFFERT, P. (Hrsg.): *Spontane Vegetationsentwicklung und Rekultivierung von Auskiesungsflächen*. – Freiburg: Institut für Landespflege der Universität Freiburg. 33-52. – (culterra; 26).
- RASCH, D., 1987: *Biometrisches Wörterbuch*. 3., völlig neu gefaßte u. erw. Aufl. – Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
- RATTAY-PRADE, R., 1988: Die Vegetation auf Straßenbegleitstreifen in verschiedenen Naturräumen Südbadens: ihre Bewertung für den Naturschutz und ihre Bedeutung für ein Biotopverbundsystem. – Berlin, Stuttgart: J. Cramer. – (Diss. Botanicae; 114).
- RAUNKIAER, C., 1910: Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. – *Beih. Biol. Cbl.* 27II: 171-206 d.
- RAVERA, O., 1975: Critique of concepts and techniques regarding biological indicators. – *Boll. Zool.* 42: 111-121.
- RECK, H., 1990: Zur Auswahl von Tiergruppen als Biodeskriptoren für den zooökologischen Fachbeitrag zu Eingriffsplanungen. – *Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz* 32: 99-119.
- RECK, H., 1992: Arten- und Biotopschutz in der Planung: Empfehlungen zum Untersuchungsaufwand und zu Untersuchungsmethoden für die Erfassung von Biodeskriptoren. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 24 (4): 129-135.

- RECK, H., 1993: Spezieller Artenschutz und Biotopschutz: Zielarten als Naturschutzstrategie und ihre Bedeutung als Indikatoren bei der Beurteilung der Gefährdung von Biotopen. – Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 38: 159–178.
- RECK, H.; HENLE, K.; HERMANN, G.; KAULE, G.; MATTHÄUS, G.; OBERGFÖLL, K.; WEISS, K. & WEISS, M., 1992: Zielarten: Forschungsbedarf zur Anwendung einer Artenschutzstrategie. – In: HENLE, K. & KAULE, G. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. – Jülich: Forschungszentrum Jülich. 347-353.
- RECK, H. & KAULE, G., 1993: Straßen und Lebensräume: Ermittlung und Beurteilung straßenbedingter Auswirkungen auf Pflanzen, Tier und Lebensräume. – Schriftenreihe Forschung Straßenbau und Straßenverkehrstechnik 654: 230 S.
- RECK, H.; WALTER, R.; OSINSKI, E.; HEINL, T. & KAULE, G., 1996: Räumlich differenzierte Schutzprioritäten für den Arten- und Biotopschutz in Baden-Württemberg: Zielartenkonzept. - Stuttgart: Institut für Landschaftsplanung und Ökologie der Univ. Stuttgart.
- RECK, H.; WALTER, R.; OSINSKI, E.; KAULE, G.; HEINL, TH.; KICK, U. & WEISS, M., 1994: Ziele und Standards für die Belange des Arten- und Biotopschutzes: Das "Zielartenkonzept" als Beitrag zur Fortschreibung des Landschaftsrahmenprogrammes in Baden-Württemberg. – Laufener Seminarbeitr. 4/94: 65-94.
- REICH, M. & GRIMM, V., 1996: Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: eine kritische Bestandsaufnahme. – Z. Ökol. Naturschutz 5: 123-139.
- REIJNEN, R. & FOPPEN, R., 1994: The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. I. Evidence of reduced habitat quality for Willow Wablers (*Phylloscopus trochilus*) breeding close to a highway. – J. Appl. Ecol. 31: 85-94.
- REINKE, E., 1993: Verfahrensansatz zur Berücksichtigung zoologischer Informationen bei der UVP: Möglichkeiten trotz anwendungsbezogener Forschungsdefizite. – Nat.schutz Landsch.plan. 25 (1): 5-10.
- RENNER, M., 1952: Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* Oesck. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. – Ztschr. Tierpsychologie 9: 122-154.
- RENNINGS, K., 1994: Indikatoren für eine dauerhaft-umweltgerechte Entwicklung. - Stuttgart: Metzler-Poeschel. – (Materialien zur Umweltforschung; 24).
- RIECKEN, U., 1990: Ziele und mögliche Anwendungen der Bioindikation durch Tierarten und Tierartengruppen im Rahmen raum- und umweltrelevanter Planungen: Eine Einführung. – Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 32: 9-26.
- RIECKEN, U., 1992: Planungsbezogene Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen: Grundlagen und Anwendung. – Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 36: 187 S.
- RIECKEN, U., RIES, U. & SSYMAN, A., 1993: Biotoptypenverzeichnis für die Bundesrepublik Deutschland. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 38: 301-339.
- RINGLER, A., 1995: Landschaftspflegekonzept Bayern. Bd. 1: Einführung - Ziele der Landschaftspflege in Bayern. - München: Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen und Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege.
- RITTEL, H. W. J., 1992: Planen, Entwerfen, Design: Ausgewählte Schriften zu Theorie und Methodik. - Stuttgart, Berlin, Köln: Kohlhammer. – (Facility Management; 5).
- RITTEL, H. W. J. & WEBBER, M. M., 1992: Dilemmas in einer allgemeinen Theorie der Planung. – In: RITTEL, H. W. J.: Planen, Entwerfen, Design - Ausgewählte Schriften zu Theorie und Methodik. – Stuttgart, Berlin, Köln: Kohlhammer. 13-35.
- RODRIGUEZ, J. P.; PEARSON, D. L. & BARRERA, R. R., 1998: A test for the adequacy of bioindicator taxa: Are tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) appropriate indicators for monitoring the degradation of tropical forests in Venezuela?. – Biol. Conserv. 83 (1): 69-76.
- ROOT, R. B., 1967: The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. – Ecol. Monogr. 37: 317-350.

- ROTHHAUPT, G., 1992: Zur Situation des Raubwürgers *Lanius excubitor* in Bayern unter Berücksichtigung überregionaler Daten. – Orn. Verh. 25: 151-167.
- RUNGE, F., 1994: Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. 13., verb. u. vermehrte Aufl. - Münster: Aschendorff.
- RUNHAAR, J. & UDO DE HAES, H. A., 1994: The use of site factors as classification characteristics. – In: KLIJN, F. (ed.): Ecosystem Classification for Environmental Management. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 139-172.
- RYTI, R. T., 1992: Effect of the focal taxon on the selection of nature reserves. – Ecological Applications 2 (4): 404-410.
- SÆTHER, B.-E.; RINGSBY, T. H. & ROSKRAFT, E., 1996: Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. – Oikos 77: 217-226.
- SAMIETZ, J.; BERGER, U. & KÖHLER, G., 1996: A population vulnerability analysis of the Stripe-winged Grasshopper, *Stenobothrus lineatus* (Caelifera: Acrididae). – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.): Species survival in fragmented landscapes. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 299-311.
- SAMWAYS, M. J., 1995: Insect conservation biology. paperback ed. - London u. a.: Chapman & Hall. – (Conservation Biology Series).
- SÄNGER, K., 1977: Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken und der Raumstruktur ihrer Habitate. - Zool. Jb. Syst. 104: 433-488.
- SAUNDERS, D. A., 1990: Problems of survival in an extensively cultivated landscape: the case of Carnaby's cockatoo *Calyptorhynchus funereus latirostris*. – Biol. Conserv. 54: 277-290.
- SAYER, M. & SCHAEFER, M., 1989: Wert und Entwicklungsmöglichkeiten straßennaher Biotope für Tiere I. – Schr.-R. Forsch. Straßenbau Straßenverkehrstechn. 569: 64 S.
- SAYER, M. & SCHAEFER, M., 1995: Wert und Entwicklungsmöglichkeiten straßennaher Biotope für Tiere II. - Bonn-Bad Godesberg: Bundesministerium für Verkehr, Abteilung Straßenbau. – (Schr.-R. Forsch. Straßenbau Straßenverkehrstechn.; 703).
- SCHAEFER, M., 1992: Wörterbücher der Biologie: Ökologie. 3. Aufl. - Stuttgart: G. Fischer. – (UTB; 430).
- SCHLUMPRECHT, H., 1993: Eine Rote Liste Lebensräume - was könnte sie für die Praxis neues bringen?. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 38: 275-285.
- SCHLUMPRECHT, H., 1999: Die große Rohrdommel als Zielart: Leitbilder, Ziele und Maßnahmen am Beispiel eines LIFE-Projektgebietes. – Nat.schutz Landsch.plan. 31 (8): 247-252.
- SCHLUMPRECHT, H. & VÖLKL, W., 1992: Der Erfassungsgrad zoologisch wertvoller Lebensräume bei vegetationskundlichen Kartierungen. – Natur und Landschaft 67: 3-7.
- SCHMIDT, A., 1995: Landschaftsplanung. – In: AKADEMIE FÜR RAUMFORSCHUNG UND LANDESPLANUNG (ARL) (Hrsg.): Handwörterbuch der Raumordnung. – Hannover: ARL. 609-615.
- SCHOENER, T. W., 1986: Overview: Kinds of ecological communities - ecology becomes pluralistic. – In: DIAMOND, J. & CASE, T. J. (eds.), Community ecology. – New York: Harper and Row. 467-479.
- SCHOLLES, F., 1997: Abschätzen, Einschätzen und Bewerten in der UVP: Weiterentwicklung der Ökologischen Risikoanalyse vor dem Hintergrund der neueren Rechtslage und des Einsatzes rechnergestützter Werkzeuge. - Dortmund: Dortmunder Vertrieb für Bau- und Planungsliteratur. – (UVP spezial; 13).
- SCHÖNBECK, H.; BUCK, M.; VAN HAUT, H. & SCHOLL, G., 1970: Biologische Meßverfahren für Luftverunreinigungen. – VDI-Berichte 149: 225-236.
- SCHUBERT, R. (Hrsg.), 1991a: Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. 2., überarb. Aufl. - Stuttgart: G. Fischer.
- SCHUBERT, R. (Hrsg.), 1991b: Lehrbuch der Ökologie. 3., überarb. Aufl. - Jena: G. Fischer.

- SCHWABE, A., 1990: Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex-Forschung. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 2: 45-68.
- SCHWERDTFEGER, F., 1977: Ökologie der Tiere. Bd. I: Autökologie - Die Beziehung zwischen Tier und Umwelt. 2. neubearb. Aufl. - Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- SCHWERDTFEGER, F., 1979: Ökologie der Tiere: Demökologie. 2., neubearb. Aufl. - Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- SETTELE, J. & POETHKE, H. J., 1996: Towards demographic vulnerability categories of butterflies: Requirements of and species selection for future population ecological research. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.): Species survival in fragmented landscapes. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 282-289.
- SETTELE, J., 1998: Metapopulationsanalyse auf Rasterdatenbasis. - Leipzig: Teubner.
- SETTELE, J.; FELDMANN, R. & REINHARDT, R. (Hrsg.), 2000: Die Tagfalter Deutschlands. - Stuttgart: Ulmer.
- SETTELE, J.; FELDMANN, R.; HENLE, K.; KOCKELKE, K. & POETHKE, H.-J., 1998: Populationsgrößenschätzung bei Tieren: Ausgewählte Verfahren für den Einsatz in Populationsökologie und Naturschutz - Kurzfassung einer Internet-Version. – Naturschutz und Landschaftsplanung 30 (6): 174-181.
- SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.), 1996: Species survival in fragmented landscapes. - Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. – (The GeoJournal Library; 35).
- SHAFFER, M. L., 1981: Minimum population sizes for species conservation. – Bioscience 31: 131-134.
- SHELFORD, V. E., 1913: Animal communities in temperate America. - Chicago: University of Chicago Press.
- SHORROCKS, B. & SWINGLAND, I. R. (eds.), 1990: Living in a patchy environment. - Oxford UK: Oxford University Press.
- SIBLY, R. & CALOW, P., 1985: Classification of habitats by selection pressures: a synthesis of life-cycle and r/K theory. – In: SIBLY, R. M. & SMITH, R. H. (eds.): Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour. 25th Symp. British Ecological Soc.; Reading 1984. – Oxford: Blackwell. 75-90.
- SIBLY, R. & MONK, K., 1987: A theory of grasshopper life cycles. – Oikos 48: 186-194.
- SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T., 1991: The guild concept and the structure of ecological communities. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 22: 115-143.
- SIMBERLOFF, D., 1987: The spotted owl fracas: mixing academic, applied, and political ecology. – Ecol. 68: 766-772.
- SIMBERLOFF, D., 1998: Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?. – Biol. Conserv. 83 (3): 247-257.
- SIMBERLOFF, D., 1999: The role of science in the preservation of forest biodiversity. – Forest Ecology & Management 115 (2-3): 101-111.
- SINSCH, U., 1991: Mini-review: The orientation behaviour of amphibians. – Herpetol. J. 1: 541-544.
- SINSCH, U., 1998: Biologie und Ökologie der Kreuzkröte (*Bufo calamita*). - Bochum: Laurenti.
- SOLBRIG, O. T. & SIMPSON, B. B., 1974: Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. – J. Ecol. 63: 473-486.
- SOULE, M. E. & SIMBERLOFF, D., 1986: What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves?. – Biol. Conserv. 35: 19-40.
- SOULE, M. E., 1987: Viable populations for conservation. - Cambridge: Cambridge University Press.
- SOUSA, W. P., 1984: The role of disturbance in natural communities. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 353-391.

- SOUTHWOOD, T. R. E., 1977: Habitat, the templet for ecological strategies. – J. Anim. Ecol. 46: 337-365.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1988: Tactics, strategies and templets. – Oikos 52: 3-18.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1996: Natural communities: structure and dynamics. – Phil. Trans. R. Soc. London (B) 351: 1113-1129.
- SPANG, W. D., 1992: Methoden zur Auswahl faunistischer Indikatoren im Rahmen raumrelevanter Planungen. – Natur und Landschaft 67 (4): 158-161.
- SPEIGHT, M. C. D., 1986: Criteria for the selection of insects to be used as bio-indicators in nature conservation research. – Proc. 3rd. Eur. Cong. Ent. Amsterdam pt. 3: 485-488.
- SPEIGHT, M. C. D.; CASTELLA, E. & OBRDLIK, P., 1998: Use of the Syrph the net database. – Dublin. – (Syrph the net: the database of European Syrphidae (Diptera) on the Internet; 6).
- SPITZER, H., 1995: Einführung in die räumliche Planung. – Stuttgart: Eugen Ulmer. – (UTB: Große Reihe).
- SSYMANK, A., RIECKEN, U. & RIES, U., 1993: Das Problem des Bezugssystems für eine Rote Liste Biotop: Standard-Biotoptypenverzeichnis, Betrachtungsebenen, Differenzierungsgrad und Berücksichtigung regionaler Gegebenheiten. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 38: 47-58.
- SSYMANK, A.; HAUKE, U.; RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E., 1998: Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000: BfN-Handbuch zur Umsetzung der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (92/43/EWG) und der Vogelschutzrichtlinie (79/409/EWG). – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 53: 560 S.
- STACHOWIAK, H., 1970: Grundriß einer Planungstheorie. – Kommunikation 6 (1): 1-18.
- STACHOWIAK, H., 1994: Planung. – In: SEIFFERT, H. & RADNITZKY, G. (Hrsg.): Handlexikon der Wissenschaftstheorie. – München: Ehrenwirth. 262-267.
- STAMPS, J. A.; BUECHNER, M. & KRISHNAN, V. V., 1987: The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. – Am. Nat. 129: 533-552.
- STEARNS, S. C., 1976: Life-history tactics: a review of the ideas. – Quart. Rev. Biol. 51: 3-47.
- STEARNS, S. C., 1977: The evolution of life history traits. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 145-171.
- STEARNS, S. C., 1992: The evolution of life histories. – Oxford: Oxford Univ. Press.
- STELTER, C.; REICH, M.; GRIMM, V. & WISSEL, C., 1994: Ein Modell zur Dynamik einer Metapopulation von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae): Kann diese Art überleben? – Verh. Ges. Ökol. 23: 383-390.
- STELTER, C.; SETTELE, J. & WISSEL, C., 1996: Die Bedeutung von Störungen und Pflegemaßnahmen für das Überdauern von Schmetterlingspopulationen im Kontext eines Modells. – Verh. Ges. Ökol. 26: 483-488.
- STERNBERG, K., 1995: Populationsökologische Untersuchungen an einer Metapopulation der Hochmoor- Mosaikjungfer (*Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922) (Odonata, Aeshnidae) im Schwarzwald. – Z. Ökol. Naturschutz 4: 53-60.
- STERNBERG, K., 1990: Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung. – Diss., Albert-Ludwigs-Univ. Freiburg, Fak. f. Biologie. Freiburg. 431 S.
- STÖCKER, G., 1980: Zu einigen theoretischen und methodischen Aspekten der Bioindikation. – Wiss. Beitr. MLU Halle-Wittenberg 1980/24 (P8): 10-21.
- STORBECK, D., 1982: In: AKADEMIE FÜR RAUMFORSCHUNG UND LANDESPLANUNG (ARL) (Hrsg.): Grundriß der Raumordnung. – Hanover: Curt R. Vincentz. 1-13.
- SWENGEL, A. B. & SWENGEL S. R., 1997: Co-occurrence of prairie and barrens butterflies: Applications to ecosystem conservation. – Journal of Insect Conservation 1 (2): 131-144.
- SWENGEL, S. R. & SWENGEL, A. B., 1999: Correlations in abundance of grassland songbirds and prairie butterflies. – Biological Conservation 90 (1): 1-11.

- TAPER, M. L.; BOEHNING-GAESE, K. & BROWN, J. H., 1995: Individualistic responses of bird species to environmental change. – *Oecologia* 101(4): 478-486.
- TAYLOR, D. R.; AARSSSEN, L. W. & LOEHLE, C., 1990: On the relationship between r/K-selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. – *Oikos* 58: 239-250.
- TEAR, T. H.; SCOTT, J. M.; HAYWARD, P. H. & GRIFFITH, B., 1995: Recovery plans and the endangered species act: Are criticisms supported by data? – *Conservation Biology* 9: 182-195.
- TEMBROCK, G., 1991: Ökologische Aspekte der Verhaltensbiologie. – In: SCHUBERT, R. (Hrsg.): *Lehrbuch der Ökologie*. – Jena: G. Fischer. 191-209.
- TERBORGH, J., 1986: Keystone plant resources in the tropical forest. – In: SOULÉ, M. E.: *Conservation biology - the science of scarcity and diversity*. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 330-344.
- THIENEMANN, A., 1941: Vom Wesen der Ökologie. – *Biol. gen.* 15: 312-331.
- THINGSTAD, P. G., 1996: Is there any conformity in the reproductive success of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and the rest of the passerine bird community. – *Fauna Norvegica Series C Cinclus* 19 (2): 91-99.
- THINGSTAD, P. G., 1999: Predicting autumn population sizes of tetraonid game birds from reproduction data of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. – *Biological Conservation* 87: 143-148.
- THOMAS, C. D., 1995: Ecology and conservation of butterfly metapopulations in the fragmented British landscape. – In: PULLIN, A. S. (ed.): *Ecology and conservation of butterflies*. – London: Chapman & Hall. 46-63.
- THOMAS, J. A., 1984: The conservation of butterflies in temperate countries: past efforts and lessons for the future. – In: VANE-WRIGHT, R. I. & ACKERY, P. R. (eds.): *The biology of butterflies*. – London: Academic Press. 333-353.
- THOMAS, J. A., 1996: The case for a science-based strategy of conserving threatened butterfly populations in the UK and north Europe. – In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. & HENLE, K. (eds.): *Species survival in fragmented landscapes*. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 1-6.
- THOSS, R., 1995: Indikatoren. – In: AKADEMIE FÜR RAUMFORSCHUNG UND LANDESPLANUNG (ARL) (Hrsg.): *Handwörterbuch der Raumordnung*. – Hannover: ARL. 472-475.
- TILMAN, D. & KAREIVA, P. (eds.), 1997: *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. – Princeton, New Jersey: Princeton University Press. – (Monographs in Population Biology; 30).
- TILMAN, D.; MAY, R. M.; LEHMAN, C. L. & NOWAK, M. A., 1994: Habitat destruction and the extinction debt. – *Nature* 371: 65-66.
- TISCHLER, W., 1993: *Einführung in die Ökologie*. 4. Aufl. - Stuttgart: G. Fischer.
- TOTH, E. G.; SOLIS, D. M. & MARCOT, B. G., 1986: A management strategy for habitat diversity: using models of wildlife habitat relationships. – In: VERNER, J.; MORRISON, M. L. & RALPH, C. J. (eds.): *Wildlife 2000: modelling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. – London: University of Wisconsin Press. 139-144.
- TOWNS, D. R. & WILLIAMS, M., 1993: Single species conservation in New Zealand: Towards a redefined conceptual approach. – *Journal of the Royal Society of New Zealand* 23: 61-78.
- TOWNSEND, C. R. & HILDREW, A. G., 1994: Species traits in relation to a habitat templet for river systems. – *Freshwater biology* 31: 265-275.
- TRACY, C. R. & BRUSSARD, P. F., 1994: Preserving biodiversity: species in landscapes. – *Ecol. Applic.* 4: 205-207.
- TRÄNKLE, U., 1997: Vergleichende Untersuchungen zur Sukzession von Steinbrüchen in Südwestdeutschland und neue Ansätze für eine standorts- und naturschutzgerechte Renaturierung. –

- In: POSCHLOD, P.; TRÄNKLE, U; BÖHMER, T. & RAHMANN, H. (Hrsg.): Steinbrüche und Naturschutz: Sukzession und Renaturierung. – Landsberg: ecomed. 1-328.
- TREPL, L., 1993: Zu Situation, Defiziten und künftigen Erfordernissen der Naturschutzforschung in Deutschland. - unveröff. Manuskript. Berlin.
- TREPL, L., 1994a: Geschichte der Ökologie: vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart. 2. Aufl. - Weinheim: Beltz Athenäum.
- TREPL, L., 1994b: Was ist "Landschaft": Die Landschaft und die Wissenschaft. – Der Bürger im Staat 44 (1): 2-6.
- TREPL, L., 1994c: Competition and coexistence: on the historical background in ecology and the influence of economy and social sciences. – Ecol. Modelling 75/76: 99-110.
- TREPL, L., 1995: Einführung in die Ökologie. - Teil 2: Synökologie. - Vorlesungsskript, TU München-Weihenstephan. Freising-Weihenstephan.
- TREPL, L., 1996: Einführung in die Ökologie. Teil 1: Autökologie und Populationsökologie. - Vorlesungsskript, Lehrstuhl für Landschaftsökologie der TU München-Weihenstephan. Freising.
- TREPL, L., 1997: Zum Verhältnis von Landschaftsplanung und Landschaftsarchitektur. – In: LEHRSTUHL FÜR LANDSCHAFTSARCHITEKTUR DER TU MÜNCHEN-WEIHENSTEPHAN (Hrsg.): 40 Jahr Landschaftsarchitektur an der Technischen Universität München. – Freising: Lehrstuhl für Landschaftsarchitektur der TU München-Weihenstephan. – (Schriftenreihe der Lehrstühle für Landschaftsarchitektur der Technischen Universität München).
- TÜXEN, R. & ELLENBERG, H., 1937: Der systematische und der ökologische Gruppenwert: Ein Beitrag zur Begriffsbildung und Methodik der Pflanzensoziologie. – Jahresber. Nat.hist. Ges. Hannover 81-87: 171-184.
- TÜXEN, R., 1937: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – Jahresber. Nat.hist. Ges. Hannover 81-87: 1-170.
- TÜXEN, R., 1979: Sigmeten und Geosigmeten, ihre Ordnung und ihre Bedeutung für Wissenschaft, Naturschutz und Planung. – Biogeographica 16: 79-92.
- UDO DE HAES, H. A. & KLIJN, F., 1994: Environmental policy and ecosystem classification. – In: KLIJN, F. (ed.): Ecosystem Classification for Environmental Management. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 1-21.
- ULLMANN, I. & HEINDL, B., 1986: „Ersatzbiotop Straßenrand“: Möglichkeiten und Grenzen des Schutzes von basiphilen Trockenrasen an Straßenböschungen. – Ber. ANL 10: 103-118.
- VAN DER VALK, A. G., 1981: Succession in wetlands: a Gleasonian approach. – Ecology 62: 688-696.
- VAN VALEN, L., 1965: Morphological variation and width of ecological niche. – Am. Nat. 99: 377-390.
- VARGA, Z., 1997: Trockenrasen im pannonischen Raum: Zusammenhang der physiognomischen Struktur und der floristischen Komposition mit den Insektenzönosen. - Phytocoenologia 27 (4): 509-571.
- VARLEY, G. C. & GRADWELL, G. R., 1960: Key factors in population studies. – J. Anim. Ecol. 29: 399-401.
- VARLEY, G. C. & GRADWELL, G. R., 1963: The interpretation of insect population changes. – Proc. Ceylon Ass. Adv. Sci. 18 (D): 142-156.
- VERBOOM, J; METZ, J. A. J. & MEELIS, E., 1993: Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. – In: VOS, C. C. & OPDAM, P. (eds.): Landscape ecology of a stressed environment. – London: Chapman & Hall. 172-191.
- VERBÜCHELN, G., 1987: Die Mähwiesen und Flutrasen der Westfälischen Bucht und des Nordsauerlandes. – Abh. Westf. Museum Naturkd. 49 (2): 1-88.
- VEREINIGUNG DER HESSISCHEN ÖKOLOGEN UND ÖKOLOGINNEN (VHÖ) (Hrsg.), 1996: Leitfaden 'Ökologische Leistungen' für umweltrelevante Gutachten und Planungen. - Pohlheim: VHÖ.

- VEREINIGUNG UMWELTWISSENSCHAFTLICHER BERUFSVERBÄNDE DEUTSCHLANDS (VUBD) (Hrsg), 1999: Handbuch landschaftsökologischer Leistungen: Empfehlungen zur aufwandbezogenen Honorarermittlung. 3. überarb. u. erw. Aufl. - Nürnberg: Selbstverlag der VUBD. – (Veröffentlichungen der VUBD; 1).
- VOGEL, K.; VOGEL, B.; ROTHHAUPT, G. & GOTTSCHALK, E., 1996: Einsatz von Zielarten im Naturschutz: Auswahl der Arten, Methode von Populationsgefährdungsanalyse und Schnellprognose, Umsetzung in der Praxis. – Naturschutz und Landschaftsplanung 28 (6): 179-184.
- VOS, C. & OPDAM, P. (eds.), 1993: Landscape ecology of a stressed environment. - London: Chapman & Hall.
- WALLASCHEK, M., 1995: Untersuchungen zur Zoozoölogie und Zönotopbindung von Heuschrecken (Saltatoria) im Naturraum "Östliches Harzvorland". – Articulata-Beiheft 5: 153 S.
- WALLASCHEK, M., 1996: Tiergeographische und zoozoölogische Untersuchungen an Heuschrecken (Saltatoria) in der Halleschen Kuppenlandschaft. – Articulata Beiheft 6: 191 S. + Anh.
- WALTER, R; RECK, H.; KAULE, G; LÄMMLER, M.; OSINSKI, E & HEINL, T., 1998: Regionalisierte Qualitätsziele, Standards und Indikatoren für die Belange des Arten- und Biotopschutzes in Baden-Württemberg: Das Zielartenkonzept - ein Beitrag zum Landschaftsrahmenprogramm des Landes Baden-Württemberg. – Natur und Landschaft 73 (1): 9-25.
- WARREN, M. S., 1987a: The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia*: II.: adult population structure and mobility. – J. appl. Ecology 24: 483-498.
- WARREN, M. S., 1987b: The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia*: III: population dynamics and the effect of habitat management. – J. appl. Ecology 24: 499-513.
- WARREN, M. S., 1992: Butterfly populations. – In: DENNIS, R. L. H. (ed.): The ecology of butterflies in Britain. – Oxford: Oxford University Press. 73-92.
- WEIDEMANN, H. J., 1995: Tagfalter: Beobachten, bestimmen. 2., völlig neu bearb. Aufl. - Augsburg: Naturbuch.
- WEINBERGER, O., 1996: Alternative Handlungstheorie: Gleichzeitig eine Auseinandersetzung mit Georg Henrik von Wrights praktischer Philosophie. - Wien, Köln, Weimar: Böhlau.
- WERLEN, B., 1997: Gesellschaft, Handlung und Raum. - Stuttgart: Franz Steiner.
- WHITTAKER, R. H., 1975: The design and stability of plant communities. – In: VAN DOBBEN, W. H. & LOWE-MCCONELL, R. H. (eds.): Unifying Concepts in Ecology. – The Hague: Junk. 169-181.
- WIENS, J. A., 1995: Landscape mosaics and ecological theory. – In: HANSSON, L.; FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds.): Mosaic landscapes and ecological processes. – London u. a.: Chapman & Hall. 1-26.
- WILBUR, H. M; TINKLE, D. W.; COLLINS, J. P., 1974: Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. – Am. Nat. 108: 805-817.
- WILCOVE, D. S.; MCLELLAN, C. H. & DOBSON, A. P., 1986: Habitat fragmentation in the temperate zone. – In: SOULÉ, M. (Hrsg.): Conservation biology - The Science of Scarcity and Diversity. – Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 237-256.
- WILCOX, B. A., 1984: In situ conservation of genetic resources: determinants of minimum area requirements. – In: MCNEELY, J. A. & MILLER, K. R. (eds.): National parks, conservation, and development - The role of protected areas in sustaining society. – Washington: IUCN and Smithsonian Institution Press. 639-647.
- WILMANNS, O., 1989: Ökologische Pflanzensoziologie. 4., überarb. Aufl. - Heidelberg, Wiesbaden: Quelle u. Meyer. – (UTB; 269).
- WISSEL, 1995: Ökologische Modelle. – In: KUTTLER, W. (Hrsg.): Handbuch zur Ökologie. – Berlin: Analytica. 251-257.
- WISSEL, CHRISTIAN, 1989: Theoretische Ökologie: Eine Einführung. - Berlin u. a.: Springer.

Literaturverzeichnis

- WISSENSCHAFTLICHER RAT DER DUDENREDAKTION (Hrsg.), 1990: Das Fremdwörterbuch. - Mannheim, Wien, Zürich: Dudenverlag. – (Der Duden; 5).
- ZEHLIUS-ECKERT, W., 1998: Arten als Indikatoren in der Naturschutz- und Landschaftsplanung: Definitionen, Anwendungsbedingungen und Einsatz von Arten als Bewertungsindikatoren. – Laufener Sem.beitr. 8/98: 9-32.
- ZONNEVELD, I. S., 1995: Land ecology: an introduction to Landscape Ecology as a base for land Evaluation, Land Management and Conservation. - Amsterdam: SPB Academic Publishing.

Anhang

ANHANG

- Anhang 1: Identifizierung von Schlüsselfaktoren unter den materialen Umweltfaktoren an einem ausgewählten Beispiel
- Anhang 2 Identifizierung indikatorischer Umwelteigenschaften für die materialen Umweltfaktoren
- Anhang 3 Erläuterungen zu den im Rahmen des Modells berücksichtigten biologischen Eigenschaften (vgl. Kap. 4.2.2.1 bis 4.2.2.5)

Anhang 1: Identifizierung von Schlüsselfaktoren unter den materialen Umweltfaktoren an einem ausgewählten Beispiel

Hier wird der Versuch unternommen, Schlüsselfaktoren für Vögel, Tagfalter und Heuschrecken terrestrischer, gehölzarter Lebensräume frischer bis trockener Standorte des Binnenlandes der planaren bis collinen Stufe in *Mitteleuropa* und dem südlichen Nordwesteuropa (England, Südkandinavien) zu ermitteln. Ausgegrenzt werden damit aquatische und gehölzdominierte Lebensräume, die Lebensräume der Küsten und der montanen bis alpinen Stufe sowie der unmittelbare Kontaktbereich zum Gewässer und zeitweilig überflutete bzw. überstaute Lebensräume.

Als Schlüsselfaktoren für die hier betrachteten Artengruppen (Vögel, Tagfalter, Heuschrecken) auf der Ebene der *physiologischen Umwelt* sind beispielsweise **Temperatur** (Wärme) und **Bodenfeuchtigkeit** bzw. **Luftfeuchtigkeit** anzusehen sowie **mechanische Belastung** (z. B. durch Mahd, Beweidung, Bodenbearbeitung, Starkregen oder Hagel). Sie gelten allgemein als wichtige Determinanten des Lebens (vgl. z. B. SCHWERDTFEGER 1977: 40, 5. Abs.; SCHUBERT 1991b: 174 ff.) oder aber zumindest für übergeordnete Taxa (z. B. KREMEN et al. 1993: 802), sind als vitalitätsbeeinflussende Faktoren (z. T. katastrophentypig) für die in dieser Arbeit berücksichtigten Artengruppen bekannt (z. B. INGRISCH 1978, 1979 und 1983;) und sind zumindest teilweise als wichtige Schlüsselfaktoren für die Populationsdynamik der hier untersuchten Artengruppen in Mittel- bzw. Nordwesteuropa belegt (DEMPSTER 1983; EHRLICH 1984: 36; WARREN 1981, zit. in EHRLICH 1984: 36; INGRISCH & KÖHLER 1998: 142-145; KÖHLER 1999: 164, 169).

Ein weiterer Schlüsselfaktor für die Heuschrecken und die Vögel ist die **räumliche Struktur** (z. B. Vegetationsdeckung, Vegetationshöhe, Vegetationsdichte - Raumwiderstand -, Angebot an Vegetationsstrukturen für die Anlage des Nestes bei Vögeln), die aufgrund morphologischer Eigenschaften und der Verhaltensschemata der Arten als begrenzender Faktor wirken kann (für die Heuschrecken z. B.: SÄNGER 1977: 464-475, 478 f.; WALLASCHEK 1995: 129; VARGA 1997). Für einzelne Heuschreckenarten kann darüber hinaus auch das **Bodengefüge** als Schlüsselfaktor relevant werden (siehe DETZEL 1998: 53 f. und dort zit. Literatur).

Chemische Faktoren können vor allem auf intensiv genutzten Flächen bzw. in dessen näherem Umfeld als Schlüsselparameter auftreten. Dies sind zum einen land- und forstwirtschaftliche Flächen, auf denen Insektizide (insbesondere wenn es sich um unspezifische Mittel handelt) oder bestimmte Düngemittel ausgebracht werden, aber auch Flächen, die in der Umgebung von Industriebetrieben, die bereits im Normalbetrieb toxi-

sche Stoffe emittieren oder solche produzieren, wodurch die Gefahr von Unfällen besteht, bei denen chemische Stoffe austreten.

Weitere abiotische Faktoren können als Schlüsselfaktoren auftreten, jedoch beschränkt sich diese Schlüsselbedeutung auf wenige Arten bzw. auf besondere Situationen. Die Gründe dafür seien nachfolgend genannt.

Licht ist in den untersuchten Lebensraumtypen ausreichend vorhanden. Daß ein Überangebot an (schädigender) Strahlung auftritt, ist unwahrscheinlich, da die Arten, die bei der Habitatwahl kurzrasige, vegetationsarme oder sehr lückige Vegetationsformen bevorzugen, durch morphologische Anpassungen (z. B. dunkle Färbung zur Absorption der Strahlung oder helle Färbung zur Reflektion) oder Verhaltenseigenschaften (Aufsuchen von Verstecken unter krautigen Pflanzen und Nahrungsaufnahme bei Nacht) an die hohe Strahlungseinwirkung angepaßt sind. Die Wirkung der Strahlung in Form von Wärmestrahlung sind durch den Faktor Temperatur erfaßt.

Sauerstoff ist in der bearbeiteten Lebensraumgruppe generell kein Mangelfaktor. Lokale Mangelsituationen für Herbivore durch den Ausfall bestimmter Spurenelemente stellen Ausnahmefälle dar, die hier vernachlässigt sind (vgl. auch Faktor ‚Nahrung‘ weiter unten). Nachweise für eine *direkte* Beeinflussung der Vitalität durch den pH-Wert bei den berücksichtigten Artengruppen sind dem Verfasser nicht bekannt. Doch liegt die Vermutung nahe, daß sehr niedrige pH-Werte, wie sie beispielsweise in entwässerten Hochmooren auftreten, die Entwicklung der Eier bestimmter Arten hemmen kann.

Als biotische Schlüsselfaktoren sind **Nahrung** (bei Tagfaltern v. a. Larval- aber auch Adultnahrung, z. B. PULLIN 1995: 88, 261), **obligate Mutualisten** und geeignete **Nist-**(Vögel) bzw. **Eiablageplätze** (in Pflanzenstengel ablegende Heuschrecken) zu nennen, aber auch **Prädatoren** i. w. S. (EHRlich 1984: 36; KÖHLER & INGRISCH 1998: 145-146; DEMPSTER 1984: 98-101; FORD & FORD 1930; SCHMIDT & RATSCH 1989, zit. in DETZEL 1998: 75). Dabei scheinen Parasitoide zumindest bei Tagfaltern eine untergeordnete Rolle zu spielen (DEMPSTER 1984: 101). Nach FORD (1976: 205 f.) muß man aber davon ausgehen, daß Parasitoide durchaus zum Erlöschen lokaler Populationen führen können¹³⁰. Spezifische Prädatoren, die auf einzelne der hier betrachteten Vogel-, Tagfalter- und Heuschreckenarten angewiesen sind, sind nicht bekannt. Insofern muß man von unspezifischer Prädation ausgehen. Es wird davon ausgegangen, daß unspezifische Prädatoren nur in besonderen Fällen als Schlüsselfaktoren für das Überleben wirksam werden. Dies kann zum Beispiel der Fall sein, wenn durch die Massenvermehrung eines Beutetieres eine hohe Dichte von Prädatoren gefördert wurde

¹³⁰ Da eine ausführliche Beschreibung der angewandten Methoden in dieser Arbeit fehlt, läßt sich nicht abschätzen, wie sicher die Einschätzung des Autors war, daß die lokale Population tatsächlich völlig erloschen war.

und die Prädatoren nach dem Zusammenbruch dieser Beutetierpopulation auf andere Beutetierarten mit zum Teil sehr kleinen Populationen ausweichen müssen.

Es ist jedoch davon auszugehen, daß einige biotische Faktoren zumindest zeitweise als Schlüsselfaktoren für das Überleben der Populationen der Arten oder für das Ausmaß der Populationsschwankungen wirken können. Je stärker gestört bzw. je höher die raumzeitliche Variabilität der Umwelt ist, desto geringer wird die Bedeutung biotischer Faktoren für die Strukturierung der Lebensgemeinschaft (z. B. SOUTHWOOD 1988). Für einzelne Arten können sie dennoch eine Rolle spielen. Berücksichtigt werden sollen hier Nahrung (vor allem bei oligo- und monophagen Tagfalterarten, deren Futterpflanzen in dem betrachteten Raum selten sind), obligate Mutualisten (z. B. Ameisenarten bei Arten der Gattung *Maculinea*). Parasiten, Parasitoide und Krankheitserreger, Prädatoren und Konkurrenten sollen dagegen nur in besonderen Fällen Berücksichtigung finden. Nistplätze und Eiablageplätze werden unter Vegetationsstruktur (siehe oben) berücksichtigt.

Fazit

Als Schlüsselfaktoren der physiologischen Umwelt für das Überleben werden Temperatur, Bodenfeuchtigkeit, Luftfeuchtigkeit, mechanische Belastung, chemische Faktoren, die räumliche Struktur der Vegetation, geeignete Nist- und Eiablagemöglichkeiten, Nahrung und obligate Mutualisten angesehen.

Annahme: Vernachlässigt werden können in der Regel Licht, Sauerstoff, pH-Wert, die übrigen chemischen Faktoren (z. B. Spurenelemente und toxisch wirkende Stoffe), das Bodengefüge, die übrigen mechanischen Faktoren (z. B. durch Wind, Wasser, Eis und andere Feststoffe bzw. durch eine Kombination derselben), interspezifische Konkurrenten und Prädatoren i. w. S.

Anhang 2 Identifizierung indikatorischer Umwelteigenschaften für die materialen Umweltfaktoren

Ich werde, entsprechend der Differenzierung in Kap. 2.1 zwischen vorgelagerter (1) und nachgelagerter Indikation (2) unterscheiden.

- Temperatur
 - 1) Höhenlage, Hangneigung, Exposition, Beschattung (zusammen: Insolation), Vegetationsstruktur (Vegetationshöhe, Vegetationsdichte), Windschutz;
 - 2) Zeigerpflanzen.
- Bodenfeuchtigkeit
 - 1) Grundwasserstand, Niederschlagsverteilung, Bodenart, Profiltiefe des Bodens;
 - 2) Zeigerpflanzen oder Pflanzengesellschaften.
- Luftfeuchtigkeit
 - 1) Windschutz, Vegetationsstruktur, Lage im Relief, Beschattung, Hangneigung, Exposition;
 - 2) bestimmte Moos-, Flechten oder Algenarten.
- mechanische Faktoren
 - 1) Viehdichte, Besucherfrequenz, Zahl der Bearbeitungsgänge mit Landmaschinen; direkt messen;
 - 2) Fehlen schnitt-, verbiß-, tritt- und sonstwie empfindlicher Arten.
- räumliche Struktur der Vegetation
 - 1) z. T. bereits über vegetationstypologische Charakterisierung ausreichend erfaßt; direkt messen.
- geeignete Nist- und Eiablagemöglichkeiten, Nahrung(sverfügbarkeit), obligate Mutualisten
keine Angaben

Anhang 3 Erläuterungen zu den im Rahmen des Modells berücksichtigten biologischen Eigenschaften (vgl. Kap. 4.2.2.1 bis 4.2.2.5)

Aufgeführt sind solche Eigenschaften, bei denen Differenzierungen zu berücksichtigen sind, die über die im Text beschriebenen hinausgehen.

Biologische Eigenschaft	Notwendige Differenzierungen
Ökologische Potenz	Differenzierung nach den Umweltfaktoren, nach Lebensphasen sowie nach Lebensprozessen
Rezeptionsvermögen	Differenzierung nach Lebensphasen und nach Umweltfaktoren
Fähigkeit, Umwelteigenschaften als Orientierungsmerkmale zu verwenden	Differenzierung nach Lebensphasen; Unterscheidung zwischen Distanzfeldorientierung ¹³¹ und Nahfeldorientierung ¹³²
Suchstrategie	vgl. Orientierungsmerkmale
Aktionsdistanz, Aktionsradius	Differenzierung nach Lebensphasen, ggf. auch nach Lebensprozessen; Differenzierung nach Aktionsradius im Heimatgebiet, Migrationsradius und Aktionsradius bei Explorationswanderungen
Rezeptionsradius	Differenzierung nach Lebensphasen und nach Faktoren der informativen Umwelt
Resistenz gegenüber Faktorenschwankungen	Differenzierung nach Lebensphasen, ggf. auch nach Lebensprozessen sowie nach Umweltfaktoren; Unterscheidung zwischen Resistenz im aktiven und im passiven Zustand (z. B. Quieszenz)
Überdauerungsfähigkeit	Differenzierung nach Lebensphasen, ggf. auch nach Lebensprozessen sowie nach Umweltfaktoren; Unterscheidung zwischen Überdauerungsfähigkeit im aktiven und im passiven Zustand
Dauer von Lebensphasen und -prozessen	Differenzierung nach Lebensphasen und -prozessen

¹³¹ Über Zielobjekt oder -raum sind noch keine Informationen im Sinnesbereich verfügbar. Es können jedoch Informationen verfügbar sein, die der Organismus aufgrund von Erfahrung oder genetischer Anpassung mit dem Ziel in Verbindung bringt. Beispiel: Jagdrouten von Fuchs und Fledermäusen?

¹³² Die Rezeption des Ziels der Bewegung durch die Sinnesorgane ist möglich, die Bewegungen werden durch die direkte Orientierung auf das Ziel gesteuert. Beispiel: Bewegung von Prädatoren, die der Annäherung an die lokalisierte Beute dient.

Biologische Eigenschaft	Notwendige Differenzierungen
Reaktionszeit	Differenzierung nach Lebensphasen und -prozessen sowie nach Faktoren der informativen Umwelt
Beginn und Ende bzw. Zeitraum von Lebensphasen und -prozessen	Differenzierung nach Lebensphasen und -prozessen
Fähigkeit, Umwelteigenschaften als „Signal“ zu deuten	Differenzierung nach Lebensphasen
Flexibilität der räumlichen oder zeitlichen Realisierung von Lebensphasen oder -prozessen	Differenzierung nach Lebensphasen, ggf. auch nach Lebensprozessen (vgl. auch Kap. 4.2.2.4)
Heimatgebiet	Differenzierung nach Lebensphasen

Index

- Aktionsraum 67
 - Aktionsraum für Explorationswanderungen 67
 - Heimatgebiet 67
 - potentieller 67
 - tatsächlich verwirklichter 67
- Allometrie 109
- Aussterbeschuld 193

- Barriere 82
- Besiedlungspotential 186
 - species pools 186
- Bewertung 29–31
 - Bewertungsindikator 32
 - Bewertungskriterien 30–31
 - Geltung von Normen 23
 - Gültigkeit von Normen 23
 - Nachvollziehbarkeit 31, 33
 - Norm 30
 - Normenlogik 23, 29–34
 - Räumliche Bezugseinheiten 35–37
 - Werturteil 30
 - Ziele 30
- Bioindikator 42
 - Bioindikator i. e. S. 43
 - Bioindikator i. w. S. 42
- Biologische Eigenschaften 63
 - Biologische Eigenschaften i. e. S. 63
 - Demographische Eigenschaften 63
 - Fortpflanzungsbiologische Eigenschaften 63
 - Genetische Variabilität 176
 - Ökologische Eigenschaften 63
 - physiologisches Potential 108
 - realisierte Ausprägung 108
 - Skalierung 108
- Biologische Einheit 62

- Charakterart **43**, 227
- Charakteristische Artenkombination 228

- Differentialart **43**, 227

- Evolutionsökologie 144
 - r- und K-Selektion 145
 - r-, K- und A-Selektion 146
- Experteneinschätzung 247
 - Artenbestand 213, 246
 - Besiedlungspotential 187
 - Biologische Eigenschaften i. e. S. 179
 - Gefährdungsursachen 224
 - Ökologische Potenz 121, 175
 - Schlüsselfaktor 157
 - Überlebensfähigkeit von Arten 117, 152, 182
- Faktorenänderung, Faktorenschwankung 75
 - Amplitude 75
 - Frequenz von Faktorenschwankungen 84
 - Räumliche Korrelation von
 - Faktorenschwankungen 77, 98
 - regellose Faktorenschwankung 81
 - regelmäßige Faktorenschwankung 81
- Fitneß 60
- Floater 105
- Fragmentierung 232
- Fuzzy-Logik 109, 183

- Gefährdungsursachen 218

- Habitat **58**, 81
 - Ephemere Habitate 76
 - im abstrakten Sinn 59
 - im geographisch-konkreten Sinn 59
 - Latenz-Habitat 189
 - Quellen-Habitat 114, 122
 - Senken-Habitat 114, 122, 189
 - Teilhabitat 82
- Heterogenität 72, 74

- Indikandum 12, 13
 - Normenlogischer Bezug 39
- Indikans 12, 13
- Indikation 10
- Indikator **11**, 13
 - Anforderungen 19
 - Bewertungsindikator 32, 45
 - Frühwarnindikator 13, 17
 - Gültigkeitsbereich 18
 - hochaggregierender 255
 - Klassifikationsindikator 31, 45
 - Leitindikator 134
 - Qualität 13, 25
 - Empfindlichkeit **16**
 - indicator value 16
 - Indikationsgewicht 16
 - Reliabilität **15**
 - Sensitivität **16**
 - Systematischer Fehler 15
 - Treffgenauigkeit 15
 - Validität **15**
 - Wiederholungsgenauigkeit 15
 - Zufälliger Fehler 15
 - Zuverlässigkeit 15
 - Soll-Indikator 32
 - Zielindikator 32, 45
 - Zustandsindikator 31, 45
- Indikatorart 42
 - Flaggschiffart 45
 - Kriterien für die Auswahl 24

Index

- Leitart 239
- Schirmart **43**, 238
- umbrella species **43**, 238
- Zielart 44
- Ziel-Indikatorart 45
- Iteroparität 104, 106
- Klassifikation
 - Aufgaben 48
 - deduktive 52
 - Erfassungsmerkmale 49
 - induktive 52
 - Klassifikationsmerkmale 49
 - Klassifikationsprinzip 47, 50
 - klassifikatorische Ebenen 50
 - klassifikatorische Hierarchie 50
 - Logische Anforderungen 47–50
 - Qualität 47–49, 51
 - Zweckabhängigkeit 47–49
- Konvergenz 148
- Korridor 82, 168
- Landschaft 67
- Landschaftsökologie 70
- Lebensgemeinschaft 37, **62**
- Lebensphasen 66
- Lebensprozeß 65
- Leitart **43**
- Maßstab 78–80
 - Auflösung (Skalierung) 78–79
 - Ausdehnung 79–80
- Matrix 82
- Modell 10
- Mosaik 168
- Nomaden 66
- Ökologische Einheit 62
- Ökologische Gruppen 141–43
 - Anspruchstyp 142
 - Funktionelle Gruppen 141
 - Gruppen ähnlicher Biologie 143
 - Lebensformen 143
 - ökologische Gilde 142
 - Reaktionstyp 142, 194
 - Strategietyp 143
- Ökologische Nische **58**, 88, 150, 183
- Ökologische Raumeinheiten 36, 249–57
 - chorologische Hierarchie 165, 185
 - Erfassungsmerkmale 250
 - Klassifikationsmerkmale 170, 250
 - klassifikatorische Hierarchie 165, 250
 - Skalierung der Klassifikationsmerkmale 170
- Ökologische Strategie 64
 - CRS-Strategie 146
 - Demographische Strategie 64
 - life history strategy 139, 144
- Ökosystem 62
- Operationalisierung 33
- Parthenogenese 107
- patch
 - Entstehungsrate 83
 - Lebensdauer 83, 192
 - patch dynamics 72
 - resource patch 82
- Philopatrie 101, 104, 105
- Phylogenetische Zwänge 145, 148
- Planerische Problemstellung
 - Arbeitsschritte 28
 - Planungsart 27
 - Planungsebene 26
 - Planungsstufe 26
 - Planungstyp 27
- Planung 20
- Polygynie 107
- Population 60, 61
 - Lokalpopulation 60
 - Metapopulation 60
- Potenz **58**
 - ökologische 87, 119, 175
 - physiologische 87, 118
 - Relativität 119
 - Skalierung der ökologischen Potenz 176
- Prognose 21
 - Zuverlässigkeit 21
- queueing 105
- Raum 35
- Räumliche Planung 36
- Regenerationsstrategie **87**
- Relaxation 193

Index

- Repräsentative Arten
 - Anwendung
 - Arbeitsschritte 244
 - Planungsebene 247
 - Auswahl
 - Empfindliche Arten 187–90, 220
 - Räumliche Bezugseinheiten 41
 - Gültigkeitsbereich 207, 223, 232
 - Reliabilität 192, 204, 222, 231
 - Einfluß von Fragmentierung und Störung 192
 - Seltene Arten 192
 - Sensitivität 205, 223, 231
 - Validität 202, 222, 230
- Reproduktionsleistung 59
- rescue effect 105
- Resilienzstrategie **87**, 104

- Sachzwänge 23
- Schlüsselart 134, 238
- Schlüsselfaktor 11, 13, 83, 110, **137**, 155
 - Gültigkeitsbereich 135, 160
 - key factor analysis 156
 - Populationsentwicklung 218
 - Populationsschwankungen 134
 - Prinzip der limitierenden Faktoren 121, 134
 - Schlüsselfaktorenanalyse 156
- Schlüsselfunktion 134, 137
- Schlüsselhabitat 134, 185
- Schlüsselphase 117, 120, 157, 176, 181
 - Gültigkeitsbereich 176, 181
- Schlüsselprozeß 117, 134, 181
 - Gültigkeitsbereich 181
- Schlüsselressource 134
- Schlüsselrolle 134
- Störung **75**, 82, 147
 - Räumliche Korrelation 98

- trade-off 115
 - makroevolutionärer 110, 178
 - physiologischer 115
- Trittstein 82, 168

- Überlebensfähigkeit,
Überlebenswahrscheinlichkeit 112
 - Prognose 54
- Umwelt 56
 - eines Artenkollektivs 58, 149
 - minimale 57
 - organismen- bzw. artspezifische 56
 - physiologische 57
- Umweltbedingungen **57**

- Umweltbeschreibung
 - Auflösung (Skalierung) 78–79
 - beobachterzentriert **70**, 149, 151
 - organismenzentriert **71**, 148
 - Raummaßstab 79–80
 - Zeitmaßstab 79–80
- Umweltfaktor **57**
 - conditions 57
 - formaler 57
 - Konditionalfaktoren 57
 - materialer 57
- Untersuchungsgegenstand 78

- Vagabunden 66
- Vagilität 92
- vegetative Vermehrung 107
- Vermeidungsstrategie **87**, 89
- Vitalität 59
- Vorhersagbarkeit 77, 93, 97

- Wanderung 64
 - dispersal 65
 - Explorationswanderungen 65
 - Migration 64
- Zeigerart 42
- Zonation 168
- Zonierung 168
- Zweck-Mittel-Schema 21
 - Prinzip der Effizienz 51, 155