Carl Beierkuhnlein

Problemfelder und Aufgaben der Landschaftsökologie in einer sich verändernden Welt

Einführung

In diesem Beitrag wird versucht den Rahmen der Landschaftsökologie neu zu umgrenzen. Hierzu sollen, um eine persönliche Perspektive zu entwickeln, neben einer Darstellung der bisherigen Entwicklung, einer Identifikation bestehender Defizite sowie einer Sichtung der Literatur auch eigene Arbeiten mit herangezogen werden.

wurde Obwoh die Landschaftsökologie bereits in den 30er Jahren als wissenschaftliche Disziplin ins Leben gerufen ~~und~~ seit den 60er Jahren an deutschen und seit den 80er Jahren ~~auch~~ an amerikanischen Universitäten institutionalisiert ist, ist die Entwicklung theoretischer Konzepte und paradigmatischer Grundlagen der Landschaftsökologie keineswegs als abgeschlossen zu betrachten. Diskussionsbeiträge zur Ausrichtung der Disziplin, zu ihren Objekten und Methoden sowie zu Fragestellungen und Problemen sind daher stärker angebracht als in manch anderer Disziplin.

Ein äußerer Faktor, welcher ein Überdenken der Ausrichtung der Landschaftsökologie sowie der betrachteten Maßstabebenen und der Methoden erforderlich macht, sind die sich mit zunehmender Geschwindigkeit verändernden Umweltbedingungen, welche sich neben lokaler und regionaler Ebene auch auf globalem Maßstab zeigen. Die hierzu beitragenden überregionalen Prozesse werden durch verschiedenste menschliche Eingriffe in die biogeochemischen Kreisläufe und in die Zusammensetzung und Struktur von Ökosystemen ausgelöst. Beispiele für eine über die lokalen menschlichen Aktivitäten hinausgehende Beeinflussung der Biosphäre sind weit gestreut. Stichpunktartig sollen hier nur die Verbrennung fossiler Energieträger, die Freisetzung von FCKWs, der Einsatz von Flüssigdüngern und die damit verbundenen Stofffreisetzungen, die landwirtschaftliche Intensivwirtschaft und die sich daraus ergebenden Artenverluste sowie die keineswegs als nachhaltig anzusehende forstliche Kahlschlagwirtschaft genannt werden. Es könnten leicht noch zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden. Die überregionalen Folgen derartigen Verhaltens werden nun allmählich deutlich und erfordern rasche Gegenmaßnahmen.

Auch in der Vergangenheit griff der Mensch schon in seine Umwelt ein und löste damit teils irreversible Veränderungen aus. Ein Beispiel ist die Degradation der mediterranen Bergregionen, welche sich als Folge der antiken Entwaldung ergab. Auch unter mitteleuropäischen Verhältnissen waren gezielte menschliche Eingriffe mit teils nicht erwarteten Folgeerscheinungen verbunden, welche mit Ressourcenverlusten einhergingen. Die traditionelle Streunutzung der Humusaufgabe in Wäldern und die noch heute schlechte Nährstoffversorgung in solchen Beständen geben hiervon beredt Zeugnis. Die Besonderheit des 20. Jahrhunderts ist jedoch, dass die Effekte menschlicher Aktivitäten globale Dimensionen erreicht haben und nicht mehr nur lokal oder regional betrachtet werden können.

Die Landschaftsökologie ist als räumlich übergreifende ökologische Disziplin in besonderem Maße dazu aufgerufen einerseits problemlösende Strategien in diesem Feld zu entwerfen und andererseits die modernen Umweltentwicklungen (Stickstoffeintrag, Temperaturerhöhung etc.) in ihre bisherigen Ansätze vor Ort mit einzubeziehen. Eine Modifikation der bisherigen Herange-

hensweisen muss die logische Konsequenz sein und vielleicht wird dies sogar in einen Paradigmenwechsel münden.

In diesem Beitrag soll nun versucht werden ein kurzes Resümee der bisherigen Entwicklung der Landschaftsökologie zu ziehen und darauf aufbauend in Verbindung mit neuen Fragestellungen und methodischen Ansätzen die zukünftigen Zielsetzungen und Konzepte der Landschaftsökologie zu entwickeln.

Der Blick zurück

Inzwischen liegen zahlreiche landschaftsökologische Arbeiten vor, es gibt internationale Fachzeitschriften und Überblick gewährende Sammelbände und Lehrbücher. Dennoch kann es kaum verborgen bleiben, dass sich die Landschaftsökologie heute - nicht nur in Deutschland - als sehr heterogene wissenschaftliche Disziplin präsentiert. Ein Grund dafür ist sicherlich in der Komplexität des Objektes und in dem uneinheitlichen Verständnis vom Begriff „Landschaft“ zu suchen. Eine weitere Ursache dieser uneinheitlichen Herangehensweisen ist die wissenschaftsgeschichtliche Entwicklung. Sie soll kurz umrissen werden.

Bereits PASSARGE definiert in seinem Buch *„Die Grundlagen der Landschaftskunde“* (1919): *„Landschaftskunde ist die Lehre von der Anordnung und Durchdringung der Räume und ihrer Verschmelzung zu einheitlichen Bestandteilen einer Landschaft“* und verrät damit einen holistischen Ansatz, der die deutsche Landschaftsökologie, verwurzelt in der Tradition Alexander von HUMBOLDTS und Johann Wolfgang GOETHEs durch das 20. Jahrhundert – nicht nur zu ihrem Vorteil – begleitet hat.

Diese ganzheitliche Sicht wurde in der deutschen Ökologie vor allem durch den Rostocker Entomologen Karl FRIEDERICHs vertreten. Er formuliert unter anderem für die landschaftliche Betrachtung den Einheitsfaktor: *„Die Gesamtheit der physiographischen und biocönotischen Bedingungen als Einheitsfaktor zusammengefaßt, bestimmt den Charakter der Landschaft“* (FRIEDERICHs 1927) und postuliert ebenfalls 1927, noch bevor TANSLEY den Begriff *„Ecosystem“* einführte (1935), das *„Holocön“* für die Gesamtheit eines ökologischen Systems. Zwar sah FRIEDERICHs sein Holocön später selbst als weitgehend vergleichbar mit dem Ecosystem TANSLEYs (JAX 1998), doch sind grundsätzliche Unterschiede in der Sichtweise und in den Paradigmen der beiden offensichtlich.

FRIEDERICHs ist, wie aus dem Begriff Holocön schon klar hervorgeht, ein typischer Holist, der in den betrachteten Systemen mehr sieht als die Summe ihrer Einzelteile. Für FRIEDERICHs war die Ganzheitlichkeit der Organisation der Natur offensichtlich: *„... und wir müßten blind sein, um nicht zu erkennen, daß alles aufeinander geordnet und aufeinander angewiesen ist“* (FRIEDERICHs 1927).

Dieser Ansatz ist sicherlich richtig und auch in seinem Anspruch sympathisch, doch wenig pragmatisch. „Alles“ kann nicht erfasst werden. Das „Ganze“, die „Gesamtheit“ mit ihrer „Gestalt“ ist eben schlecht messbar. *„Nur wer noch ganz im dogmatischen Mechanismus steckt, kann erwarten, daß ein natürliches Geschehen, in das Lebendiges eingeht, restlos nach Maß und Gewicht bestimmbar sein soll!“* (THIENEMANN 1955). Einzelne Teile eines Systems können hingegen leichter gezählt, vermessen und zu weiteren Einzelkompartimenten in Bezug gestellt werden.

Holistisches Denken war in der Mitte des 20. Jahrhunderts in der deutschsprachigen Ökologie weit verbreitet. Die sich hieraus ergebenden Einschränkungen für eine naturwissenschaftlich ausgerichtete Ökosystemforschung, wie sie seit der Mitte des 20. Jahrhunderts die Szene be-

herrschte, erklärt vielleicht einen Teil der verzögerten Entwicklung der Ökologie in Deutschland. Probleme mit der allmählich dominierenden englischen Sprache mögen noch hinzugekommen sein und vielleicht das Gefühl, dass die aus der eigenen Wissenschaftsgemeinde entsprungenen Gedanken international nicht oder kaum aufgegriffen wurden.

Der Holocön-Begriff wurde in einer Zeit eingeführt, in der sich die ökologische Forschung mehr und mehr etablierte, oft jedoch eher implizit und nicht als eigener Forschungszweig, und in welcher nach einer Vereinheitlichung der Anschauungen zu Natur und Wissenschaft getrachtet wurde (JAX 1998). Hierzu waren Konzepte und Begriffe erforderlich sowie ein theoretischer Überbau, welcher biotische mit abiotischen und organische mit räumlichen Aspekten verbinden half. Es ist aus der heutigen Sicht bedauerlich aber auch verständlich, dass sich der Begriff Ökosystem durchsetzen konnte aber heute weitgehend im Sinne Friederichs verstanden wird.

Als früher Mentor der Landschaftsökologie und als Gestalter wesentlicher Begriffe und Fachtermini ist Carl TROLL (*1899 +1975) zu nennen. TROLL führte 1939 den Begriff der „Landschaftsökologie“ im Zusammenhang mit der Luftbildinterpretation ein. Der durch den technischen Fortschritt ermöglichte Blick aus der Vogelperspektive erlaubte nun das Erkennen großräumiger landschaftlicher Zusammenhänge, welche sich vom Boden aus nicht erschließen ließen. Später definiert TROLL Landschaftsökologie als „*das Studium des gesamten, in einem bestimmten Landschaftsausschnitt herrschenden komplexen Wirkungsgefüges zwischen den Lebensgemeinschaften (Biozönosen) und ihren Umweltbedingungen. Dieses äußert sich räumlich in einem bestimmten Verbreitungsmuster oder in einer naturräumlichen Gliederung (oder auch Ordnung) verschiedener Größenordnungen*“ (TROLL 1968) und zeigt damit eine enge Verbindung zum modernen landschaftsökologischen Gedankengut.

Schon im Jahr 1961 ergeht eine Anfrage der Kultusminister der BRD an die Hochschulen über die Einrichtung von Lehrstühlen für Landschaftsökologie nachzudenken und noch in den 60er Jahren werden entsprechende Professuren etabliert. Dies sind weltweit die ersten Hochschullehrer für Landschaftsökologie. Wir können also festhalten, dass die Landschaftsökologie ihre Wurzeln in Deutschland hat.

Es ist in diesem Zusammenhang verwunderlich und sollte zu kritischem Nachdenken anregen, dass die Landschaftsökologie in den letzten Jahren vorwiegend von holländischen und amerikanischen Kollegen weiterentwickelt wurde. Betrachtet man die internationale Literatur, so sind Veröffentlichungen deutscher Kollegen rar. Die deutsche Sektion der „International Association of Landscape Ecology“ (IALE) wurde erst im Jahr 1999 gegründet (BEIERKUHNLEIN 2000). Man muss sich daher die Frage stellen, ob die deutsche Landschaftsökologie noch zeitgemäß ist, ob wir Entwicklungen versäumen beziehungsweise ob unsere Ansätze nicht mehr gefragt sind.

Ein Problem in diesem Zusammenhang ist sicherlich, dass die deutschsprachige Landschaftsökologie unter dem Bemühen komplexe Sachverhalte zu charakterisieren eigene Begrifflichkeiten entwickelt hat und diese - aufgrund der unterschiedlichen Auffassungen zur Untersuchung und Beschreibung landschaftlicher Teilaspekte - nicht allgemein, d.h. international, aufgegriffen und übernommen wurden. Dies schafft vor allem für die deutschsprachigen Kollegen, welche stark in ihrer eigenen Begriffswelt und in ihren Definitionen von Fachtermini verhaftet sind eine spezielle Problematik.

Ein weitaus wesentlicheres Problem ist aus meiner Sicht die heutige Aktualität der Landschaftsökologie und das erscheint vielleicht paradox. Bedingt durch den früheren Start und die zeitige Etablierung der Landschaftsökologie in Deutschland, waren bis zum Ende des 20. Jahrhunderts schon Paradigmen und Lehrmeinungen verfestigt, wenn nicht sogar verhärtet, als sich die amerikanische Landschaftsökologie gerade zu entwickeln begann. Dort wurden landschafts-

ökologische Lehrstühle erst seit Mitte der 80er Jahre in der Folge eines durch Paul RISSER, James KARR und Richard FORMAN im Jahr 1983 organisierten Workshops etabliert (RISSER et al. 1984).

Die Entwicklung der amerikanischen Landschaftsökologie ist sehr stark durch die Biologie geprägt und ist offensichtlicher mit naturwissenschaftlichen Ansätzen verknüpft als die vorwiegend aus der Geografie heraus entwickelte mitteleuropäische Landschaftsökologie. Die anglo-amerikanischen Arbeiten folgen außerdem stärker einem eher mechanistischen Ökosystemverständnis mit sektoraler Betrachtung von Teilkompartimenten, welches auf TANSLEYS Auffassung von „Ecosystems“ aufbaut und die ODUMSche Ökologie mit der Betrachtung von Stoff- und Energieflüssen in schematisierten Systemen fortführt. Teil-Objekte und ihre Eigenschaften sowie die einzelnen Beziehungen zwischen ihnen sind verständlicherweise naturwissenschaftlich leichter zu fassen, zu untersuchen, zu messen und zu vermitteln, als dies den stärker in übergreifenden Zusammenhängen denkenden mitteleuropäischen Kollegen mit ihren umfassenden Einheiten möglich ist.

Der Erfolg der amerikanischen Landschaftsökologie und ihrer Schüler wird durch zahlreiche kürzlich erschienene und z.T. in Arbeit befindliche Lehrbücher und Sammelbände dokumentiert (u.a. FARINA 1998, KLOPATEK & GARDNER 1999, FARINA 2000, SANDERSON & HARRIS 2000, TURNER et al. 2001, WIENS in prep.). Allerdings wird nun angestrebt die mitteleuropäische Landschaftsökologie erneut einem internationalen Publikum zu vermitteln (BASTIAN & STEINHARDT in prep.).

Mit der frühen Entwicklung einer eigenen Tradition und eines Methodeninventars in Verbindung mit einer eigenen Begriffswelt ging in Deutschland ganz offensichtlich ein Verhaftetbleiben bei diesen bereits entwickelten Methoden einher. Diese Methoden konnten mit den sich aus der Umweltproblematik des späten 20. Jahrhunderts heraus ergebenden Problemen nur bedingt in Verbindung gebracht werden. Ende der 80er und in den 90er Jahren war vielmehr zu beobachten, dass biologische Ansätze, z.B. ökophysiologische Methoden, auch bei ökologischen Problemen auf landschaftlicher Ebene zunächst erfolgreicher waren und stärker, auch finanziell, unterstützt wurden. Die Einschränkungen, die mit derartigen autökologischen Arbeitsweisen verbunden sind, sollen hier nicht diskutiert werden.

Die Standortkunde und auch die Landschaftsökologie waren zudem in der Vergangenheit eng mit den nutzungsorientierten Arbeitsbereichen der Land- und Forstwirtschaft verbunden. Die Landschaftsökologie wurde als mehr oder weniger dienende Disziplin verstanden, welche die Grundlagen für eine bessere Nutzung von Standorten liefern sollte. Auch dies erschwerte ganz offensichtlich eine Auseinandersetzung mit den modernen Umweltproblemen, welche nicht unwesentlich auch durch die Landwirtschaft verursacht worden waren.

Neue Aufgaben und Umorientierung

➤ Eine sich verändernde Welt

Die Landschaftsökologie ist in gewissen Grenzen eine Mittlerdisziplin, welche einerseits Grundlagenforschung betreibt und dort funktionelle Zusammenhänge zwischen Standorteigenschaften, menschlichen Einflüssen und den Lebensgemeinschaften analysiert sowie die Bearbeitung raum-zeitlicher Muster auf verschiedenen Maßstabsebenen verfolgt. Andererseits ist Landschaftsökologie umsetzungsbezogene Forschung. Sie liefert Grundlagen für die Landschaftsplanung, für den Naturschutz und für Entscheidungen in der forstlichen und agrarischen Nutzung (Foto 1).

Landschaftsökologie will ferner zur Lösung aktueller Umweltprobleme beitragen. In den vergangenen Jahren wurde bezüglich der Anforderungen an die Landschaftsökologie der Nutzungsaspekt mehr und mehr durch verschiedenste Schutzaspekte ergänzt. Außerdem wird man sich neuer Gefahren bewusst (Meeresspiegelanstieg) beziehungsweise wird eine Verstärkung in der Häufigkeit und Intensität von katastrophalen Ereignissen erwartet (Lawinen, Muren, Feuer, Hochwässer). Der Erhalt der biologischen Vielfalt, die Sicherung von Grundwasserreserven, der Schutz vor Dürrekatastrophen, um nur einige sehr breit gestreute Beispiele mit internationalem Bezug zu nennen, spielen eine wichtige Rolle in unserem Gedankengut und in der landschaftsökologischen Forschung.

Ausgelöst durch die zunehmende Effizienz und allgemeine Verfügbarkeit moderner Landnutzungstechniken, durch die Nutzung fossiler Energie- und Nährstoffquellen sowie synthetischer Agrochemikalien, durch die Uniformierung der Landnutzungsweisen sowie nicht zuletzt durch die infrastrukturelle und informationstechnische Verknüpfung der Märkte manifestierte sich das menschliche Wirken in der Natur, neben Veränderungen der globalen biogeochemischen Kreisläufe (saure Niederschläge, atmosphärische Nährstoffdepositionen, Freisetzung radioaktiver Substanzen etc.) und des Klimas (Treibhauseffekt, Zerstörung der Ozonschicht etc.) in einem anthropogen induzierten Artensterben, welches als bedrohlich empfunden wird.

Hinzu kommen ästhetische und ethisch-moralische Anforderungen der Gesellschaft an Landschaften oder an ihre Teilaspekte (vgl. HABER 2001). Dies schlägt sich unter anderem im Schutz von Arten nieder, welche nicht immer tatsächlich selten oder gefährdet sein mögen, sondern zum Teil aus ästhetischen Gründen heraus geschützt werden, da man Schönheit erhalten möchte. Ein stärker die Landschaftsökologie betreffender Bereich ist die Landschaftsästhetik, in welche zum Teil evolutionsgenetisch fixierte Bedürfnisse des Menschen im Sinne der „*Biophilia*“ WILSONS (1984) einfließen, die jedoch, wie die Geschichte der Landschaftsparks und -gärten belegt, starken Modeschwankungen unterliegt. In diesem stark normativen und damit bestenfalls intersubjektiven Feld ist jeder Bürger in gleichem Maße kompetent. Die Ökologie kann hierzu keine Aussagen machen.

Die neuen Umweltprobleme, welche unsere Lebensqualität bedrohen, erfordern in vielen Fällen landschaftsökologische Lösungsansätze. Damit ist verbunden, dass die Landschaftsökologie ihre Methoden und Paradigmen hinterfragen muss. Es muss geklärt werden ob traditionelle Ansätze geeignet sind, sich mit den neuartigen Problemfeldern auseinander zu setzen, deren Eigenschaften zu analysieren und Lösungsvorschläge zu entwickeln.

Traditionelle Methoden und Konzepte der Landschaftsökologie waren sehr stark mit gesellschaftlichen Anforderungen verbunden. Dabei hat sich vor allem die Steigerung land- und forstwirtschaftlicher Produktivität im Fokus der normativen Umsetzungen bzw. der gesellschaftlichen Anforderungen und der daraus abgeleiteten Maßnahmen befunden. Man muss feststellen, dass in Zeiten der Überproduktion und der im Zusammenhang mit einer überintensiven Landwirtschaft entstandenen Umweltprobleme (Nitratbelastung im Grundwasser, Freisetzung von klimaaktiven Stickstoffverbindungen in die Atmosphäre etc.) dieser Ansatz grundsätzlich zu hinterfragen ist. Ich würde sogar soweit gehen die These zu formulieren, dass dieser Ansatz gescheitert ist. Es ist inzwischen offensichtlich, dass die vorwiegend betriebswirtschaftliche Regulation landwirtschaftlicher Aktivitäten, ohne ausreichende Prüfung und Berücksichtigung ihrer Umweltverträglichkeit volkswirtschaftlich und ökologisch nicht sinnvoll ist. Die gesamtgesellschaftlichen Folgeschäden, welche sich aus der Intensivierung der Landwirtschaft im 20. Jahrhundert ergeben haben, haben inzwischen Dimensionen angenommen, und werden über Zeiträume wirken. Deshalb ist eine rasche Umorientierung erforderlich. Offensichtlich hat auch die Landschaftsökologie in der Vergangenheit hier versagt, da entweder die Komplexität der betrachteten Systeme nicht

richtig eingeschätzt werden konnte oder weil man sich nicht gegen die wirtschaftlichen Argumente der Agrarlobby durchsetzen konnte.

In den letzten Dekaden des 20. Jahrhunderts haben sich nun noch weitaus dramatischere Entwicklungen abgezeichnet, welche neben der Agrar- und Forstwirtschaft noch weitere Bereiche der Gesellschaft betreffen. Diese Prozesse können mittelfristig zu einer Beschneidung menschlicher Lebensgrundlagen und als Folge davon zu politischen Konflikten und militärischen Auseinandersetzungen führen.

Heute ist ein weitgehendes Einverständnis darüber zu verzeichnen, dass Umweltprobleme die Entwicklung der menschlichen Gesellschaft auf diesem Planeten im nächsten Jahrhundert stärker beeinflussen werden als die Versorgung mit Nahrungsmitteln. Letztere wird allzumal mehr und mehr durch anthropogen verursachte Umwelteinwirkungen beeinträchtigt, welche sich nicht selten als Folge einer zu raschen oder zu starken Intensivierung der Landnutzung ergeben haben. Unter anderem wurde diese Position kürzlich vom Generalsekretär der Vereinten Nationen Kofi ANNAN im Rahmen seiner Rede beim Kongress der Amerikanischen Geografischen Gesellschaft (AAG) am 1.3.2001 vertreten.

In den folgenden Kapiteln werden nun jene Umweltveränderungen identifiziert, welche zur Zeit relevant sind bzw. wahrscheinlich in den nächsten Jahrzehnten relevant werden. Die zu erwartenden Entwicklungen werden stichpunktartig skizziert.

➤ Veränderungen des Klimas

Seit etwa 1975 ist eine über die natürlichen Fluktuationen deutlich hinaus gehende globale Erwärmung festzustellen. 1998 war das wärmste Jahr seit Beginn der Klimaaufzeichnungen, 1999 war nördlich und südlich des 20° Breitengrades das zweitwärmste Jahr (obwohl „La Nina“ und damit in den Tropen besonders kühl). Von den 10 wärmsten Jahren die jemals aufgezeichnet wurden befinden sich 9 im letzten Jahrzehnt.

Es wird erwartet (IPCC 2001), dass die globalen Oberflächentemperaturen bis zum Jahr 2100 um 3 bis 6 K ansteigen. Da diese Erwärmung sowohl saisonal als auch regional differenziert erfolgen wird, sind in manchen Gebieten durchaus noch gravierendere Entwicklungen zu befürchten. Betrachtet man den heutigen Temperaturgradienten an der Erdoberfläche, so wird deutlich welche Verschiebungen von Ökosystemen mit diesem Wandel einhergehen müssten, wenn sich in dieser Zeitspanne erneut ein Gleichgewicht einstellen könnte. Verschärfend kommt aber hinzu, dass nicht alle Arten und Ökosysteme in dieser verhältnismäßig kurzen Zeit über Ausbreitung und ontogenetische Entwicklung auf dieses Signal werden reagieren können. Des Weiteren werden „inertia“, also die Zähigkeit bzw. Verzögerung in der Reaktion der Vegetation in Abhängigkeit vom Alter und der Widerstandskraft einzelner Individuen, eine wichtige Rolle spielen.

Modellierungen der Reaktion der Vegetation auf die zu erwartenden Klimabedingungen (z.B. CLAUSEN & CRAMER 1998) beziehen nur selten Attribute wie maximales Lebensalter oder Reproduktionsalter mit ein (HE et al. 1999), da dies nur für wenige Arten bekannt ist. Prognosen konzentrieren sich auf die Veränderung der dominanten Arten (z.B. Bäume oder Funktionelle Gruppen), welche jedoch nur einen kleinen Teil der Flora ausmachen. Auch ist wenig bekannt über die möglichen Ausbreitungsgeschwindigkeiten der Arten unter diesen neuen Bedingungen sowie über den Einfluss von Klimaveränderungen auf notwendige Ausbreitungsvektoren (z.B. auf Vogelarten). Auch hier deuten sich Veränderungen an, wie z.B. ein reduziertes Zugverhalten.

Bei einer Temperaturerhöhung können verschiedenste Ökosystemeigenschaften betroffen sein. Nahe liegt eine Beeinflussung des Wasserhaushaltes (BAZZAZ et al. 1996). Über die mikrobielle Aktivität kann auch die Mineralisierungsdynamik beeinflusst und damit der Nährstoffhaushalt insgesamt in seiner Dynamik verändert werden (RUNNING & NEMANI 1991).

Weiter werden bedingt durch Verschiebungen der Konstellationen von Luftmassenunterschieden Veränderungen von Störungsregimes erwartet (Zunahme von Stürmen, Hurricanes etc.) (Foto 2). Ein weiterer Aspekt atmosphärischer Veränderungen ist das südhemisphärische Ozonloch und die allgemeine Ausdünnung der Ozonschicht. Dieser Mechanismus hat bereits zu erheblichen Konsequenzen geführt und wird in der Zukunft noch an ökosystemarer Bedeutung gewinnen.

➤ Veränderungen des Wasserhaushaltes

Veränderungen des lokalen oder regionalen Wasserregimes von Einzugsgebieten, von Fließ- und Standgewässern und von Mooren gehören zur Besiedlungsgeschichte. Die menschlichen Eingriffe in den Wasserhaushalt erfolgten dabei zumeist unter den Gesichtspunkten verbesserter Rahmenbedingungen für die Nutzung. Neben einer Entwässerung der Flächen selbst spielte z.B. in den Mittelgebirgen schon vor Jahrhunderten die Gewässerbegradigung eine Rolle für die Flößerei, welche möglichst geradlinige Gewässerstrecken benötigte. Die Flößerei ist längst zum Erliegen gekommen, die geraden Bachläufe hingegen bestehen fort.

Die Einstellung der Gesellschaft zu wasserbaulichen Maßnahmen hat sich in den letzten Jahren verändert. Nun werden hydraulische Maßnahmen auch unter der Zielsetzung der Wiederherstellung von für den Naturschutz wichtigen Feuchtgebieten gesehen. Flussbegradigungen werden teilweise zurückgenommen, Drainagen außer Funktion gesetzt und Flächen wieder vernässt. Ein gewichtiges Argument sind dabei die negativen Auswirkungen früherer Maßnahmen auf den Gebietswasserhaushalt und die damit verbundene Verschärfung von Hochwasserereignissen durch einen beschleunigten Abfluss. Nun werden in der Folge katastrophaler Hochwasserereignisse erneut Retentionsflächen in den großen Talauen konzipiert.

In Verbindung mit den globalen Klimaveränderungen wird mit einer Beeinflussung von Niederschlagsregimes gerechnet. Nach aktuellen Modellberechnungen (IPCC 2001) ist, getrieben durch den erhöhten Wärmetransport, mit einer Zunahme der globalen Niederschläge um 5 bis 15 % in 100 Jahren zu rechnen. Es werden sich saisonal und regional differenzierte Muster ausbilden. Im Gebirge wird eher mit einer Zunahme der Niederschläge, im Tiefland eher mit einer Abnahme gerechnet. Dies gilt vor allem für das südliche und östliche Mitteleuropa. Negative Konsequenzen für die Land- und Forstwirtschaft sind dort zu erwarten. Waldbrände, die bislang in Mitteleuropa im Vergleich zu anderen Regionen eher unbedeutend waren, könnten häufiger werden. Bedingt durch sommerliche Trockenheit wird die Ertragssicherheit von Ackerflächen beeinträchtigt. Feuchtgebieten und ihre Artenvielfalt könnten gefährdet sein.

Bedingt durch das Abschmelzen von Gletschereis, vor allem der Antarktis und Grönlands, wird mit einem bedingten Meeresspiegelanstieg gerechnet, welcher zwar nicht dramatisch ausfallen wird, doch in Kombination mit Sturmflutereignissen dennoch beträchtlichen Schaden auch in Deutschland anrichten kann. Eine andere Veränderung des Wasserhaushaltes, die ebenfalls eng an den globalen Wärmehaushalt gekoppelt ist, könnte Mitteleuropa jedoch stark treffen und die erwartete Erwärmung in negativer Weise mehr als kompensieren. Es wird mittelfristig (100 Jahre) zumindest für möglich gehalten, dass sich der Golfstrom abschwächen oder gar aussetzen könnte. Sollte dies tatsächlich geschehen, müssen wir erhebliche Veränderungen des europäischen Klimas erwarten.

Foto 1: Aufforstung von steilen Hangwiesen im Frankenwald (Bayern). Der noch bestehende Biotopverbund zwischen offener Hochfläche und Wiesentälern wird hierdurch unterbrochen. Vor allem die Migration von Kleintieren und damit der Genaustausch zwischen Populationen ist hiervon betroffen.

Foto 2: Wurzelteller einer während eines Sturmes geworfenen Fichte. Das flache Wurzelsystem, welches die geringe Standfestigkeit des Individuums erklärt, ist ein Hinweis auf zu feuchte Bodenverhältnisse und damit auf eine mangelnde Berücksichtigung standörtlicher Grundlagen bei der Bewirtschaftung dieses Forstes.

➤ Veränderungen des Stoffhaushaltes und der Böden

Die atmosphärischen Stickstoffeinträge haben heute Beträge erreicht ($10 - 30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$), die im 19. Jahrhundert noch als Düngungsmengen üblich waren. Aufgrund des hohen rezenten Düngungsniveaus auf landwirtschaftlichen Flächen, fallen diese Beträge in der Agrarlandschaft kaum ins Gewicht, machen sich jedoch umso mehr in den Forsten bemerkbar, wo die Bäume aus den auf langjährigen Erfahrungswerten beruhenden Zuwachstabellen „hinauswachsen“. Diese Stoffeinträge wirken also offensichtlich zumindest teilweise fördernd auf die Vegetation ein. Allerdings führt dies auch zu Dominanz- und Artenverschiebungen. Die Brennnessel als Stickstoffindikator kann inzwischen auch in abgelegenen Waldgebieten nachgewiesen werden. Andererseits sind Nährstoffimbalancen zu erwarten, die Nährstoffversorgung kann ins Ungleichgewicht geraten.

Andere Stoffeinträge, die sauren Depositionen und das damit zusammenhängende Waldsterben (Foto 3), die in den 80er Jahren die Umweltdiskussion bestimmt haben und einen starken Einfluss auf die mitteleuropäische Umweltbewegung aber auch auf die Umweltforschung hatten, sind inzwischen aus der gesellschaftlichen Diskussion nahezu verschwunden. Wir sollten aber keineswegs daraus schließen, das Problem hätte sich erledigt. Die Wälder sterben lediglich nicht weiter ab, da besondere klimatische Sondersituationen, wie sie Ende der 70er Jahre auftraten, in den letzten Jahren fehlten, und weil die Stickstoffdepositionen wahrscheinlich einen kompensierenden Effekt bewirken. Doch ist der Anteil geschädigter Bäume immer noch sehr hoch. Wir können das Problem also keineswegs ad acta legen.

Zu beachten ist, dass forstliche Einzugsgebiete bereits versauerungsbedingte Veränderungen ihrer Stoffkreisläufe und ihrer Artenzusammensetzung aufweisen können, bevor Schädigungen oder gar ein Absterben der Bestände offensichtlich werden. Eine Möglichkeit solche Veränderungen zu indizieren ist die Untersuchung von Waldquellen, welche als integrales Teilsystem sensibel auf veränderte hydrochemische Bedingungen und damit auf veränderte Stoffausträge reagieren (BEIERKUHNLEIN 1991, 1994).

Eine weitere Gruppe von Stoffeinträgen, Depositionen toxischer organischer Substanzen, wurde bislang auf landschaftlicher Ebene nur gering beachtet. Bedingt durch gesetzliche Regelungen, hat die Gruppe der Lindane, PCBs, Dioxine etc. in Mitteleuropa vielleicht tatsächlich in gewissem Sinn an Bedeutung verloren. Da diese Stoffe aber keineswegs weltweit verboten sind bzw. bei unterschiedlichen Prozessabläufen immer wieder freigesetzt werden, kann ihre Umweltrelevanz nicht ignoriert werden.

Foto 3: Absterben von hochmontanen Nadelwäldern der Mittelgebirge als Folge der Deposition von Schadstoffen (Nusshard, Fichtelgebirge). Auch wenn der Wald noch immer deutliche Schadmerkmale zeigt, so hat sich das Waldsterben der 80er Jahre nicht flächig weiterentwickelt.

➤ Veränderungen der Landnutzung

Menschliche Einflüsse sind bezüglich ihrer Zielgerichtetheit, Intensität, zeitlichen und räumlichen Wirksamkeit zu differenzieren. In der Regel sind anthropogene Beeinflussungen von Ökosystemen mit einem Eintrag von Stoffen und von Energie verbunden. Der Stoffeintrag erfolgt entweder in anorganischer oder organischer Form (z.B. Düngung), der Energieeintrag vorwiegend physikalisch über mechanische Eingriffe (z.B. Mahd, Ernte). Bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts wirkte sich dieser Input regional positiv auf die Artenvielfalt aus. Die Rodung von Waldflächen oder die Entwicklung extensiver Landnutzungstechniken erhöhten zunächst die Vielfalt der Standortbedingungen und erweiterten somit das Habitatangebot (Foto 4).

Durch menschliche Einflüsse können lokal Lebensbedingungen für eine höhere Zahl von Arten geschaffen werden, als in natürlichen Systemen gefunden werden. Dies führt teilweise sogar zur Ausdifferenzierung genetisch stabiler Arten, die in natürlichen Biotopen nicht gefunden werden können (z.B. *Silene linicola*). Wahrscheinlicher ist jedoch, dass Arten aus benachbarten Gebieten einwandern. Bei zunehmender Eingriffsintensität nimmt die Artenvielfalt erneut ab (CONNELL 1978, WHITE & JENTSCH 2001, JENTSCH et al. in press). Flächen mit hohen Düngereinträgen, häufiger Mahd oder einer hohen Frequenz intensiver Störungen erlauben nur einer geringeren Zahl spezialisierter Arten ein Auskommen (Abb. 1).

Landnutzungsveränderungen, welche durch wirtschaftliche Entwicklungen getrieben und durch technische Entwicklungen ermöglicht sowie durch die infrastrukturelle Verknüpfung der Märkte gefördert werden, gehören zur Geschichte der europäischen Kulturlandschaft (BORK et al. 1998,

HABER 2001). Die Kolluvien unserer Talauen zeugen von massiven erosionsbedingten Substratverlagerungen, welche in vergangenen Jahrhunderten durch nicht angepasste oder nachhaltige Landnutzungstechniken ausgelöst wurden. Aber auch die erst vergleichsweise kurze Zeiträume durch europäische Siedler umgestalteten nordamerikanischen Landschaften sind teilweise stark menschlich geprägt (FOSTER 1992, FOSTER et al. 1998). Landnutzungsveränderungen spielen sich heute jedoch mit einer größeren Geschwindigkeit ab. Dies schafft neue Probleme für den Natur- und Landschaftsschutz (s.a. NEFF 2001).

Abb. 1 Beziehung zwischen Artenvielfalt und Störungsfrequenz, -intensität, -dauer etc. Auch Landnutzungsmaßnahmen sind ökologisch als Störungsereignisse anzusehen (nach CONNELL 1978, verändert).

Wie gerade geschildert hat in Mitteleuropa über lange Zeit die Einführung bestimmter Nutzungsformen und z.T. auch deren erneute Aufgabe in der Summe die Vielfalt gefördert (Foto 5). In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist jedoch eine zunehmende Verarmung der Landschaften an Arten und auch an Kleinstrukturen zu beobachten. Es erfolgte eine gewollte Uniformierung der landschaftlich wirksamen, anthropogen gesteuerten Prozesse (z.B. durch den Einsatz von mineralischen Düngern oder durch die Drainage von Feuchtstandorten). Eine Folge ist der Verlust von oft über Jahrhunderte entwickelten Arbeitsweisen und daran angepasster Pflanzen- und Tierarten. Viele dieser Nutzungsformen, wie die Streuwiesennutzung in Feuchtgebieten, die Niederwaldwirtschaft oder die Wanderschäferei erscheinen heute nicht mehr zeitgemäß und fristen ein randliches Dasein. Andere sind aus unseren Landschaften völlig verschwunden, wie der Flachsanzbau im Mittelgebirge oder die norddeutsche Plaggenwirtschaft. Doch waren solche Nutzungsformen wichtige Elemente historischer Landschaften. Durch die Neueinführung moderner Feldfrüchte wie dem Silomais werden diese Verluste natürlich nicht kompensiert.

Andere landschaftliche Eigenschaften, wie überschaubare Schlaggrößen, könnten heute wieder installiert und die weder ästhetisch noch ökologisch wertvollen Agrarwüsten durch Gehölze und Sonderstandorte belebt werden. Flurbereinigung, Grünlandumbruch und Moorentwässerung hat hier vieles zerstört. Die in diesem Zusammenhang gewonnenen Erkenntnisse könnten aber genutzt werden wieder für mehr Vielfalt zu sorgen.

Auch in Waldlandschaften erlebten wir lange eine Uniformierung von Arten und Strukturen. In den Mittelgebirgen stehen derzeit die letzten Freiflächen, die Wiesentäler und Bergwiesen, unter enormem Aufforstungsdruck. Nutzungsaufgabe und damit verbundenes Brachfallen sind der erste Schritt hin zu homogenen Nadelforsten. Die Forstpolitik trachtet andererseits jedoch schon sehr viel länger als die Landwirtschaft danach wieder strukturreichere und naturnähere Vegetationsbestände zu entwickeln.

Foto 4: Wacholderheide als anthropogenes Landschaftselement von nicht nur hohem ästhetischem sondern auch ökologischem Wert, z.B. als Habitat gefährdeter Schmetterlingsarten (Kleinziegenfelder Tal, Nördliche Frankenalb, Bayern).

Foto 5: Rezente Vegetationsstrukturen als Zeugnis mittelalterlicher Landnutzung. Die senkrecht zum Hang verlaufenden Baumreihen spiegeln die Parzellenaufteilung und diese ehemalige Weinberge wider (Ködnitzer Weinleite, Oberfranken, Bayern). Das Klima ist seit langem nicht mehr für den Weinbau geeignet.

Die über die Landnutzung erfolgenden menschlichen Einflüsse können folglich unterschiedliche Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung haben. Über eine Erhöhung der Strukturvielfalt, über die Beeinflussung der Dynamik und des Stoffhaushaltes kann es lokal zur Erhöhung der Artenvielfalt kommen. Andererseits kann die Zerstörung oder Beeinträchtigung von Flächen mit einem hohen Anteil an spezialisierten oder endemischen Arten zu einem Verlust von Artenvielfalt führen. Dies kann in ein und demselben Gebiet nebeneinander geschehen (BEIERKUHNLEIN 1998).

Veränderungen der Landnutzung führen zu Beeinflussungen regionaler Prozessabläufe. Dies ist vielleicht stärker als in Europa in tropischen und subtropischen Regionen offensichtlich, wo Bodendegradierung oder Erosion bis hin zur Desertifikation als Folge von Nutzungsänderungen zu beobachten ist.

Die Veränderung von Landnutzungsregimes wird als eine treibende Kraft für globale Veränderungen angesehen (MANDER & JONGMAN 2000). Neben dem Anteil der Verbrennung fossiler Energieträger an der Freisetzung organischen Kohlenstoffes als CO_2 in die Atmosphäre wird der jährliche über Landnutzung und Landnutzungsveränderungen freigesetzte Betrag (vor allem über die Rodung tropischer Wälder) als nicht unerheblich angesehen und auf etwa 2 GT C a^{-1} geschätzt (W. CRAMER mündl. Mitt.).

➤ Veränderungen von Vektoren

Bedingt durch die Entwicklung der Infrastruktur ist die Welt im 20. Jahrhundert deutlich zusammengerückt. Dass dies nicht nur Vorteile mit sich bringt haben zahlreiche Schädlingskatastrophen gezeigt, die bereits im 19. Jahrhundert einsetzten (Reblaus) und sich bis in die jüngste Zeit (Rosskastanienschädigung durch eingeschleppte Miniermotten) fortsetzen. Die BSE-Krise und der jüngste Ausbruch von Maul- und Klauenseuche haben die funktionelle Vernetzung entfernter Gebiete zahlreichen Reisenden über entsprechende Einschränkungen bewusst gemacht.

Die Qualität und die Verfügbarkeit von Vektoren sind wesentliche landschaftliche Eigenschaften. Sie zeigen sich implizit in Konzepten zur Biotopvernetzung oder in der Problematik der landschaftlichen Fragmentierung. Es geht dabei um das Funktionieren oder Fehlen von Verbindungen (BUNN et al. 2000, JAEGER 2000). Solche Verbindungen können auch über verschiedene Medien wie Straßen, Eisenbahnnetz, Kanäle und in jüngster Zeit Flugverbindungen hergestellt werden. Fließgewässer sind ein Beispiel, welches für passiv das Medium nutzende Organismen und für die transportierte Stoffe nur in eine Richtung wirksam ist. Meeresströmungen dienen als marine Vektoren.

Weitere Medien können die Luft oder sogar andere Organismen sein. Bekannt sind die koevolutiven Anpassungen zwischen Vögeln und den Diasporen verschiedener Pflanzenarten. Vektoren wirken jedoch nicht nur im Transportieren und Übertragen genetischer Information sondern auch bezüglich des Stoff- und Energietransportes zwischen Ökosystemen.

Migrierende Organismen nutzen zumeist Strukturen der Vegetation, weshalb diese als Mittler von Vektoren oder als indirekte Vektoren angesehen werden können. Ein bekanntes Beispiel hierfür sind Hecken, welche als Ausbreitungswege dienen können und somit den erforderlichen Genfluss zwischen angrenzenden Biotopen gewährleisten. Sie sind auch ein Beispiel für rezente Veränderungen in der Verfügbarkeit von Verbindungsstrukturen, da sie in vielen Landschaften im vergangenen Jahrhundert mehr und mehr entfernt wurden.

Bezüglich einer aktuellen Problematik sind Vektoren von besonderer Bedeutung. Vermehrt werden invasive Arten, also Neophyten oder Neozoen mit einer aggressiven Ausbreitungstendenz beobachtet. Sie nutzen vorhandene Vektoren besonders erfolgreich und dominieren, wie beispielsweise *Impatiens glandulifera*, die Ufer zahlreicher Flussläufe. Solche fremdländischen Arten besitzen in unseren Landschaften oft keine Prädatoren und können sich dann nahezu ungehindert ausbreiten. Sie verdrängen die etablierte Flora und Fauna und können zum Aussterben heimischer Arten beitragen. Auf einigen pazifischen Inseln und in Neuseeland ist dies erfolgt. Allerdings zeichnen sich die dortigen Ökosysteme durch besondere Sensibilität aus (KEGEL 1999).

➤ Veränderungen von Lebensgemeinschaften

Als Folge der angeführten Umweltveränderungen ist zur Zeit ein immenser Artenverlust zu beobachten. Die Aussterbewelle hat die Dimension der durch Meteoriteneinschläge verursachten großen Aussterbeereignisse geologischer Zeitalter erreicht und wird als das sechste starke Aussterbeereignis bezeichnet (LEAKEY & LEWIN 1995). Ein besonderes Problem in der Beurteilung dieser Vorgänge ist die Tatsache, dass wir zahlreiche Arten noch gar nicht kennen. Vor allem in den Tropen bestehen erhebliche Kenntnislücken. Wir werden viele Arten verlieren, ohne sie jemals bewusst gesehen zu haben. Der Anteil der beschriebenen an den tatsächlich existierenden Arten liegt wahrscheinlich im Bereich zwischen 2 und 10 Prozent (Literatur hierzu zusammengefasst bei BEIERKUHNEIN 1998).

Die zu erwartende Auswirkung des gegenwärtigen Biodiversitätsverlusts auf die Funktionsfähigkeit von Ökosystemen ist eine potenzielle Bedrohung menschlicher Lebensgrundlagen (CHAPIN et al. 1992, BASKIN 1994). Es besteht eine zunehmende Sorge um die sozioökonomischen Konsequenzen des Verlustes von Biodiversität (GOWDY & DANIEL 1995, PERRINGS 1995, PERRINGS et al. 1995, MONTGOMERY & POLLACK 1996). Diese betrifft, neben dem Verlust potentieller Ressourcen für Nutzungen durch künftige Generationen, zunächst die Zunahme von biotisch induzierten schädlichen Naturereignissen und den Verlust von Schutzfunktionen vor abiotischen Schadereignissen. Hinzu kommt die Befürchtung des Funktionsverlustes von Ökosystemen. Damit würden Einschränkungen der von diesen geleisteten Serviceleistungen wie Nahrungsmittel- und Rohstoffproduktion einhergehen (z.B. HECTOR et al. 1999, HECTOR et al. 2000). Andere betroffene Bereiche können die Trinkwasserbereitstellung (SCHERER-LORENZEN 2000) oder Luftreinhaltung sein.

Die beschriebenen Veränderungen werden durch technische, wirtschaftliche, kommunikative sowie durch politisch-soziale Entwicklungen gesteuert (vgl. BASTIAN 1986, SOLBRIG et al. 1994, BUREL & BAUDRY 1995, LEEMANS 1996, BEIERKUHNEIN in press). Der Zustand und die weitere Entwicklung von Landschaften wird folglich in erster Linie über die Entwicklung der menschlichen Gesellschaft bestimmt. Ein Erhalt von landschaftsökologischen Funktionen ist daher nur zu realisieren, wenn sich diesbezüglich ein gesellschaftlicher Konsens herausbildet, denn eventuelle Kosten müssen gesellschaftlich getragen werden. Allerdings sind die sich ergebenden Vorteile ebenfalls gesamtgesellschaftlicher Natur. Mit der Umsetzung der Agenda 21 scheint ein solcher Konsens gegeben, wenn man auch die weitere Entwicklung kritisch verfolgen muss.

Komplexität und Unschärfe

Der sich aus der Selbstorganisation von Objekten ergebende hierarchische Aufbau natürlicher Systeme (s.a. KRATKY 1990, FISCHER 1990) wird eingehend bei ALLEN & STARR (1982) sowie bei O'NEILL et al. (1986), auf der Grundlage früherer Arbeiten von NOVIKOFF (1945) und ROWE (1961), beschrieben und zur Hierarchie-Theorie ausgebaut (s.a. URBAN et al. 1987, O'NEILL et al. 1989, NOSS 1990, MÜLLER 1992). Diese ist die Grundlage einer Reihe moderner landschaftsökologischer Arbeiten, welche u.a. die Dispersionseigenschaften von Arten in übergeordneten Einheiten betrachten (z.B. LAVOREL et al. 1995). Diese neue Sicht wird mit einem Paradigmenwechsel in der Landschaftsökologie in Verbindung gebracht (WU & LOUCKS 1995). Eine aktuelle Übersicht über die Literatur liefert WIEGLEB (1996). Anwendungsmöglichkeiten für die Landschaftsplanung werden bei BASTIAN & SCHREIBER (1999) aufgezeigt.

Die Vielfalt der Eigenschaften landschaftsökologischer Objekte kann diesem Ansatz folgend auf verschiedenen Integrationsebenen (bzw. Organisationsebenen) untersucht und einer Analyse unterzogen werden. Die Einheiten jeder Ebene sind durch ihre Zusammensetzung aus Kompartimenten tieferer Stufen gekennzeichnet (Abb. 2). Hinzu kommen allerdings bedingt durch die funktionellen Interaktionen der Objekte und durch die damit verbundene Selbstorganisation Eigenschaften, die eine neue Qualität aufweisen (z.B. genetische, zönotische, ökologische Eigenschaften).

Abb 2: Versteht man Landschaften im Sinne einer genesteten Hierarchie, so wird deutlich, dass höhere Organisationsebenen mehr Möglichkeiten der Charakterisierung durch Objekte untergeordneter Ebenen besitzen, als niedrigere. Damit ergeben sich Möglichkeiten der Typisierung von Einheiten auf unterschiedlicher Grundlage.

Mit steigender Organisationsstufe ergibt sich das Problem der mit der zunehmenden Komplexität wachsenden Unschärfe in der Abgrenzung abstrakter Einheiten (Namen, Begriffe, Typen), jedoch auch von Objekten im konkreten räumlichen und zeitlichen Zusammenhang. Zwar existieren offensichtliche mehr oder minder homogene Bereiche in den Landschaften, die eine klassifizierende Zuordnung sinnvoll erscheinen lassen und geradezu fordern, doch sind daneben (auch in mitteleuropäischen Landschaften) Übergänge zwischen den Einheiten zu beobachten (s.a. DELCOURT & DELCOURT 1992). Dies gilt im Besonderen für Lebensgemeinschaften, Ökosysteme und Landschaften geringer Hemerobie (TREPL 1988, GRABHERR et al. 1998).

Scharfe Grenzbereiche in der Natur werden vor allem durch die menschliche Bewirtschaftung akzentuiert oder erst geschaffen, zum Beispiel durch Bodenbearbeitung und -veränderung (BLUME & SUKOPP 1976). Natürliche Verhältnisse sind hingegen zumeist mit allmählichen Übergängen zwischen den Einheiten verbunden. Bezüglich der zeitlichen Klassifikation wird beim Ablauf von Sukzession offensichtlich, dass eine Zuordnung bestimmter Zustände zu Einheiten (Stadien) immer einen gewissen artifiziellen Charakter hat. Es überrascht vielleicht, dass CLEMENTS (1916) sein Konzept die Lebensgemeinschaft im Sinne eines „superorganism“ zu begreifen gerade für die Sukzession entwickelt hat. Mit zunehmender Komplexität werden die Einschränkungen der Typisierbarkeit von Lebensgemeinschaften und Einheiten übergeordneter Organisationsebenen immer deutlicher.

Bei der Betrachtung und Typisierung von Ökosystemen (ELLENBERG 1973, DRACHENFELS 1986, KLIJN & DE HAES 1994, LESER & SCHAUB 1995) zur Charakterisierung ihrer Verteilungseigenschaften und Vielfalt (KNIGHT & MORRIS 1996, LESER & NAGEL 1998) um Aussagen zur landschaftlichen Homogenität bzw. Heterogenität abzuleiten (TURNER 1987, MILNE 1991, MALANSON & CRAMER 1999), stellt sich die Frage, inwiefern eine Klassifikation derart komplexer Gebilde überhaupt gelingen kann (s.a. TREPL 1988, GOLLEY 1991, GOLLEY 1993, JAX 1998). Andererseits ist die Existenz mehr oder minder einheitlicher Ökosysteme (z.B. geschlossener Laubwälder) offensichtlich.

Heterogenität wird in diesem Zusammenhang verstanden als: „*die Bandbreite oder der Bereich von Unähnlichkeit zwischen allen Objekten eines Datensatzes*“. Sie ist ein Maß für die interne Textur eines Objektes. Heterogenität ergibt sich aus der Unähnlichkeit benachbarter Objekte, über die Variabilität oder den Kontrast zwischen den Objekten.

Einzelne Landschaften sind durch einen spezifischen Grad räumlicher Heterogenität (PICKETT & CADENASSO 1995) oder durch regelhaft auftretende Mosaik von Ökosystemen (HANSSON et al. 1995, WIENS 1995) gekennzeichnet. Diese hierarchische Organisation ist traditionelles Arbeitsgebiet der Landschaftsökologie (FORMAN & GODRON 1986, URBAN et al. 1987, TURNER 1989, WIENS 1992). Allerdings stellen sich Probleme der Quantifizierung landschaftlicher Muster (BARSCH 1983, TURNER & GARDNER 1991, LI & REYNOLDS 1993, BUREL 1995, GUSTAFSON 1998) sowie der Abgrenzung von Landschaften (HANSEN & DICASTRI 1992, JOHNSTON et al. 1992). Es müssen Indizes entwickelt werden, um landschaftliche Eigenschaften zu charakterisieren (O'NEILL et al. 1988, HULSHOFF 1995). Hierbei sind Maßstabeffekte zu beachten (MEENTEMEYER & BOX 1987, O'NEILL et al. 1989).

Eine Eigenschaft komplexer biotischer Systeme ist ihre Dynamik. Es zeichnet die Ökosysteme, Lebensgemeinschaften und Organismen besonders aus, dass sie ständigen Veränderungen unterliegen (KÜPPERS 1987). Ein weiteres Problem der klassifizierenden Behandlung von integrativen Naturelementen ist daher die eingeschränkte Vergleichbarkeit der heutigen Ausstattung mit einer historisch beschriebenen. Dies betrifft auch eingeführte Techniken, wie die Biotopkartierungen.

Es besteht ein zunehmender Bedarf nach Methoden einer möglichst vom Bearbeiter unabhängigen Charakterisierung von Naturelementen hoher Organisationsebenen (z.B. JOHNSTON et al. 1992). Unter anderem beklagen BLAB & KLEIN (1997) die Defizite wissenschaftlicher Grundlagen auf der Ebene der Lebensraumvielfalt sowie die gerade in diesem Bereich erheblichen Handlungsdefizite des Naturschutzes.

Patches

Wie bereits erwähnt setzen sich Landschaften aus Einheiten unterschiedlichen Charakters, unterschiedlicher Komplexität und Zusammensetzung zusammen. Diese werden von verschiedenen Disziplinen bearbeitet, müssen jedoch in räumlichen Kontext gebracht werden. Daraus ergibt sich, dass Klassifikationen wie Pflanzengesellschaften, welche mithin die Fauna noch nicht integrieren, in einen neuen räumlich und zeitlich konkreten Bezug gebracht werden müssen. Hierzu sind homogene Flächen zu ermitteln. Die Begriffe Physiotop und Biotop werden implizit oft als Potenzial verstanden oder funktionell definiert. Im Sinne einer nicht wertenden und auch nicht systematisierenden Beschreibung von in sich homogenen Teilflächen wird daher mehr und mehr der deskriptive und nicht-hierarchische Begriff „patch“ verwendet.

Leider hat sich kein adäquater deutscher Terminus für „patch“ gefunden. In der anglo-amerikanischen Literatur ist dieser wahrscheinlich auf MACARTHUR & PIANKA (1966) zurückzuführende Begriff etabliert und wird häufig zur deskriptiven Charakterisierung landschaftlicher Heterogenität genutzt (ROUGHGARDEN 1978, FORMAN & GODRON 1981, VAN GROENENDAL 1988, SUTHERLAND 1990). Die zeitliche Erweiterung dieses Ansatzes ist die Idee der „patch-dynamics“ (PICKETT & THOMPSON 1978, WHITE & PICKETT 1985). Wir werden im Rahmen der Störungsdiskussion auf die Entstehung und Bedeutung von patches nochmals eingehen.

Was ist ein Muster?

Landschaftsökologische Fragen, Probleme und Problemlösungen sind, was bereits herausgestellt wurde, grundsätzlich maßstabsabhängig und werden durch die Identifikation und Analyse problem- und landschaftsspezifischer Muster („patterns“) in Angriff genommen. Muster werden in Abhängigkeit vom betrachteten Raum oder Zeitausschnitt emergent. Sie können auf verschiedenen Maßstabsebenen erkannt werden. Manche Muster sind für landschaftsökologische Fragestellungen relevant, andere nicht. Ein Muster ist in meinem Verständnis eine *„nicht-zufällige räumliche oder zeitliche Organisation von Objekten in einem heterogenen Datensatz.“* Für die Ausbildung von Mustern ist also die Anordnung der Objekte entscheidend.

Muster (in Raum und Zeit) ergeben sich aus der Heterogenität eines Datensatzes und zeigen eine nicht-zufällige Anordnung, welche kausal zu erklären sein muss. Ohne Heterogenität können keine Muster auftreten. Ähnlich wie die Emergenz von Mustern ist die Ausbildung von Heterogenität direkt vom Betrachtungsmaßstab abhängig. PALMER (1990) stellt Maßstab und Muster in direkte Beziehung zueinander. Im Rahmen eines hierarchischen Konzeptes zur Heterogenität untersuchen KOTILAR & WIENS (1990) verschiedene Maßstabsebenen der Musterbildung („*patchiness*“ und „*patch structure*“). Allerdings sind Musterbildung und Heterogenität bzw. Homogenität nicht synonym zu gebrauchen. Muster sind Strukturen, die Regelmäßigkeit aufweisen (z.B. Klumpung s.a. MOORE 1954, KERSHAW 1957, KERSHAW & TALLIS 1958, KERSHAW 1963). Sie können dadurch vom Rauschen unterschieden werden (Abb. 3). Heterogene Datensätze hin-

gegen zeichnen sich lediglich durch die Unterschiedlichkeit ihrer Eigenschaften aus. Geht die Heterogenität (z.B. über eine Veränderung der Körnung oder des Betrachtungsmaßstabs) verloren, so verschwinden auch die Muster und wir sehen den „background“ also die Grundinformation. Dieser stellt sich – im Gegensatz zum Rauschen – als homogen dar und besitzt nur eine geringe Variabilität. Als Maß für die Bildung regelhafter Muster in fragmentierten Landschaften bzw. von Grenzlinieneigenschaften kann die fraktale Dimension angesehen werden (LEDUC et al. 1994). Das bekannteste Beispiel für diese Herangehensweise ist MANDELBRODTS Küstenlinie (1982).

Muster können für unterschiedlichste ökologische Objekte gefunden werden. Nur wenige Arbeiten zur Erkennung und Darstellung von Mustern berücksichtigen jedoch sowohl zeitliche als auch räumliche Dimensionen (CRACRAFT 1992, BAUR & SCHMID 1996, COLLINS & BRENNING 1996). Viele Muster (z.B. Wald-Offenland-Verteilung) sind trivial und einfach zu erklären. Andere (z.B. Auftreten vitaler Orchideenpopulationen, neuartige Waldschäden, Stoffaustrag ins Grundwasser) sind weniger offensichtlich und nicht immer kausal zu analysieren.

In diffusen, weniger offensichtlichen oder nicht messend zu belegenden Mustern liegt ein Problem der Landschaftsökologie. In Landschaften treten zahlreiche Muster ökologischer Objekte auf, die uns noch nicht bewusst sind, bzw. die bislang als nicht interessant erachtet werden. In der Vergangenheit wurde beispielsweise der Stoffaustrag über das Sickerwasser in das Grundwasser in Gebieten ohne Trinkwassernutzung als nicht interessant erachtet und kaum untersucht. Derartige potenzielle Ressourcen können, wie sich nur für das Klima oder die Ozonschicht zeigt, rascher als erwartet relevant werden.

Zahlreiche Arbeiten, die sich mit räumlichen Mustern befassen, sind auf landschaftlicher Ebene angesiedelt. Die Darstellung von Mustern ist ein geradezu klassisches Feld der Landschaftsökologie. URBAN et al. (1987) sehen sogar die Landschaftsökologie vorwiegend mit der Entschlüsselung räumlicher Muster befasst. Und auch TURNER (1989) stellt die Bedeutung von Mustern heraus. Methoden zur Quantifizierung landschaftlicher Raummuster stellen LI & REYNOLDS (1993) und GUSTAFSON (1998) vor. ARNOLD (1995) fordert die Integration landschaftlicher Muster als wertbestimmende Merkmale in Naturschutzprogrammen.

Es liegt allerdings auf der Hand, dass die Ausbildung zeitlicher Muster nur schwerlich auf landschaftlicher Ebene quantitativ untersucht werden kann (z.B. DUNN et al. 1991). Aus diesem Grund werden sie vor allem auf der Gesellschaftsebene bearbeitet, z.B. bezüglich ihrer Artenzusammensetzung, (z.B. VAN DER MAAREL 1988b, PATTERSON 1990) oder im Rahmen der Sukzessionsforschung (WHITTAKER 1953). Die zeitliche Veränderung von Mustern zu betrachten, zum Beispiel der Biodiversität (NEE et al. 1996) oder von Waldschädigungen (RADELOFF et al. 2000), ist ein weiterer Aspekt der landschaftsökologischen Musteranalyse. Mustererkennung ist eng mit Körnung beziehungsweise Auflösung und mit Maßstabsproblemen verknüpft. Es fällt hier auf, dass grundlegende Arbeiten zur Maßstabsproblematik sehr oft von tierökologischer Seite kommen (z.B. O'NEILL et al. 1986, MORRIS 1987, WIENS 1989, GASTON & LAWTON 1990), während nur wenige vegetationskundliche Arbeiten sich gezielt damit auseinandersetzen (z.B. AUERBACH & SHMIDA 1987, GLENN-LEWIN & VER HOEF 1988, MOORE & KEDDY 1989).

Abb. 3 Rauschen, Muster und Hintergrund bei zeitlicher und räumlicher Betrachtung von Landschaften. Die Emergenz von Mustern wird durch Maßstab und Auflösung bestimmt. a) Zeitliche Variabilität: bei zu feiner Auflösung wird das Muster durch kurzzeitige Variabilität überlagert, bei zu grober Auflösung sind nur grobe Trends zu beobachten. b) Räumliche Variabilität: bei zu feiner Betrachtung wird das Muster zur kleinräumigen Variabilität überlagert, bei zu grober Betrachtung ist nur der standörtliche Hintergrund wirksam (nach JENTSCH et al. in press).

Ökologische Objekte und Mechanismen

Zur Klärung der angesprochenen Muster müssen die Grundeigenschaften von Ökosystemen charakterisiert und kritisch hinterfragt werden. Ökologische Systeme besitzen eine Kombination stofflicher, energetischer und informationeller Eigenschaften, welche sich gegenseitig beeinflussen (Abb. 4). Diese Eigenschaften können als Objekteigenschaften oder Inventar bezeichnet werden. Untersuchen wir eine Landschaft oder ein Ökosystem, so sind es derartige Objekteigenschaften, die wir erfassen. Allerdings beschränken sich unsere Erfassungsmöglichkeiten auf ausgewählte stoffliche und energetische Eigenschaften. Zahlreiche Stoffe (z.B. Pheromone, Spurenstoffe) treten nur in geringen Konzentrationen und eventuell nur sporadisch auf. Einige Formen der Energie können in ihrer ökologischen Bedeutung nur abgeschätzt werden. Vor allem besitzen wir bezüglich der informationellen Qualität von ökosystemaren Objekten (Signaleigenschaften, Gene) nur geringe Kenntnisse.

Dennoch können Objekte aufgrund ihrer stofflichen und energetischen Gegebenheiten charakterisiert werden. Wir können die äußere Form betrachten und z.B. Pflanzen auf der Grundlage der Ähnlichkeit ihrer Reproduktionsorgane in ein phylogenetisches System einordnen. Böden werden aufgrund ihrer Horizonteigenschaften klassifiziert, Gewässer auf der Grundlage ihrer stofflichen Belastung oder organismischen Ausstattung.

Sprechen wir jedoch von ökologischen „Systemen“ so sind zusätzlich zu den Objekteigenschaften die funktionellen Interaktionen zwischen den Objekten eine entscheidende Größe. Wir sind damit im Bereich der Mechanismen bzw. Prozesseigenschaften. Wir können drei Kategorien

von Prozessen unterscheiden: Speicherung, Transport und Umwandlung (Abb. 5). Diese Prozessformen können sowohl im Bereich der Stoffe, der Energie als auch der Information gefunden werden. Über die Aktivität der Organismen werden Prozesse geregelt bzw. gesteuert. Lebewesen bewirken eine gerichtete und zum Teil bewusste Beeinflussung von Prozessabläufen.

Abb. 4: Die Grundqualitäten von Ökosystemen: Stoffe, Energie und Information. Die landschaftsökologische Analyse muss diesen Qualitäten Rechnung tragen.

Abb. 5: Ökologische Mechanismen. Sie können auf die in Abb. 3 genannten Grundqualitäten bezogen werden (z.B. Stoff-transport, Energieumwandlung, Informationsspeicherung). Die Vielfalt der Mechanismen, also die funktionelle Diversität oder Biokomplexität, ist ein Aspekt der ökologischen Diversität.

Jene ökologischen Funktionen oder komplexen Prozessgeschehen, welche für die menschliche Gesellschaft relevant sind, werden mit DAILY (1997) als „ökologische Serviceleistungen“ bezeichnet. Die wichtigsten Kategorien sind: Ernährung, Wasserversorgung, Bereitstellung pharmazeutischer Mittel, Rohstoffe, Klimaregulation, und Schutz vor Naturkatastrophen. Der jährliche Wert dieser ökologischen Leistungen wird 1997 von COSTANZA et al. mit mehr als $21 \cdot 10^{12}$ US\$ angegeben und ist damit doppelt so hoch wie das globale industrielle Bruttosozialprodukt. Nicht berücksichtigt sind dabei wirtschaftliche Schäden und gesellschaftliche Kosten, welche durch ein Ignorieren funktioneller Zusammenhänge in ökologischen Systemen entstehen. BSE und die damit verbundenen Aufwendungen sind nichts anderes als eine Folge des Missachtens solcher Relationen.

Wir können annehmen, dass ein Zusammenhang zwischen der Vielfalt ökologischer Systeme und ihrer Funktionalität besteht. Es ist wahrscheinlich, dass vielfältige Systeme im Falle von Störungsereignissen eine höhere Stabilität aufweisen. Deshalb ist die Sicherung der Vielfalt eine wichtige landschaftsökologische Aufgabe. Vielfalt darf sich allerdings nicht auf Lebewesen beschränken, sondern muss sich auf die Gesamteigenschaften ökologischer Systeme beziehen (JEDICKE 2001, BEIERKUHNLEIN & JENTSCH in press).

CONNELL & ORIAS (1964) entwickelten Hypothesen zur positiven bzw. negativen Rückkopplung zwischen der Artenvielfalt und der Stabilität von Umweltbedingungen (Abb. 6), welche sich rasch etablierten. MARGALEF (1969) setzte sich theoretisch mit dieser Hypothese auseinander. MAY (1972) vermeidet, aufbauend auf PAINE (1969), den Begriff Diversität in seinen Arbeiten zur Stabilität, da es sich bei letzterem ja um die Bezeichnung für einen Prozess handelt, welcher eine funktionelle Sichtweise erfordert, und spricht von Komplexität. Ökologische Komplexität kann, als Resultat der Interaktionen zwischen den Objekten, mit der Vielfalt an Objekten einhergehen, muss dies aber nicht zwingend tun.

Diese Gedanken werden vor allem im Zusammenhang mit der Beurteilung der Auswirkungen globaler Artenverluste bei gleichzeitig stattfindenden Umweltveränderungen belebt. Eine Klärung der Beziehung zwischen Diversität und Stabilität konnte allerdings in der teils konträr geführten Diskussion bislang nicht erzielt werden (TILMAN & DOWNING 1994, JOHNSON et al. 1996, TILMAN 1996, FJELDSA et al. 1997, DOAK et al. 1998, TILMAN et al. 1998).

Störung und Standort

Stoffliche, energetische und informationelle Muster und ihre Regulation durch Lebewesen über gerichtete funktionelle Interaktionen können neben räumlichen Eigenschaften auch durch zeitliche Prozesse determiniert sein. Alle Ökosysteme besitzen eine gewisse Dynamik. Dies gilt für natürliche, aber auch für anthropogen gestaltete Ökosysteme, wie unsere Agrarökosysteme. Diese Dynamik vollzieht sich in verschiedenen Rhythmen. Neben einer diurnalen Dynamik, welche in Anhängigkeit vom Breitengrad unterschiedliche Variabilität im Jahresverlauf zeigen kann, ist in den außertropischen Breiten vor allem die saisonale Dynamik auffallend. Darüber hinaus weisen Ökosysteme und Landschaften längerfristige Entwicklungen auf, welche sich in Sukzessionen widerspiegeln oder interne Veränderungen von Populationen betreffen können, ohne dass sich die Artenzusammensetzung und die Struktur der Bestände verschiebt.

Störungen nun sind Ereignisse, welche zu einer Veränderung der Struktur und der Biomasse der betroffenen Ökosysteme führen. Sie können einer gewissen Regelmäßigkeit folgen, müssen dies jedoch nicht tun. Als Störungen bezeichnen wir alle zeitlich mehr oder weniger diskreten, also geringe Zeit andauernde Ereignisse, welche einen Effekt auf Ökosysteme haben. Hierzu gehören neben abiotischen auch biotische und neben natürlichen auch menschliche Einwirkungen (ausführlicher Review hierzu bei WHITE & JENTSCH 2001) (Fotos 6 und 7).

Störungen treten mit verschiedener flächiger Erstreckung (TURNER et al. 1997) und Andauer auf. Letztere ist durch Systemeigenschaften bestimmt, denn da eine Störung als diskretes Ereignis zu verstehen ist, diskret aber nicht zeitlich punktuell bedeuten kann, sondern immer eine gewisse, wenn auch kurze Zeitspanne umfassen wird, ist die Definition von „diskret“ von den Objekt- bzw. Systemeigenschaften abhängig. In einem langlebigen System wird sich eine Störung, welche sich über Wochen erstreckt, relativ gesehen als diskretes Ereignis darstellen. In einer Terrophytenflur wird das selbe Ereignis kaum vergleichbar wirken, sondern die Systemeigenschaften völlig verändern, bzw. nicht beantwortet werden können.

Abb. 6: Modell der Beziehung zwischen Diversität und Stabilität beziehungsweise zur Erzeugung und Regulation der Artenvielfalt in ökologischen Systemen. Durchgezogene Linien bedeuten einen Anstieg, gestrichelte Linien eine Abnahme (nach CONNELL & ORIAS 1964 verändert aus BEIERKUHLEIN 1999).

Foto 6: Deutlich sichtbare menschliche Eingriffe verbunden mit einer funktionellen Veränderung der Ökosysteme führt in vielen Fällen zu einer irreversiblen Landschaftsveränderung. Hier geschehen durch Trockenlegung und teilweise Abtorfung eines Hochmoores (Pillermoor, Tirol, Österreich).

Foto 7: Schuttflächen des Wimpachgrieses als Beispiel eines menschlich nahezu unbeeinflussten Landschaftselementes in welchem das natürliche Störungsregime die ökosystemaren Zusammenhänge prägt (Nationalpark Berchtesgaden, Bayern).

Dass sich Störungen auf landschaftliche Eigenschaften auswirken ist offensichtlich. Die sich darstellenden Muster der europäischen Kulturlandschaft sind nahezu ausschließlich auf Störungsereignisse zurückzuführen. Ungestörte Entwicklungen, was neben dem Fehlen natürlicher Störungen auch bedeuten würde ohne Landnutzung, werden kaum zu finden sein. Wir leben in einer Umwelt, deren Lebensgemeinschaften und Ökosysteme neben den standörtlichen Grundvoraussetzungen stark durch das Auftreten von Störungsereignissen geprägt sind. PICKETT et al. (1999) verallgemeinern dies indem sie das Konzept der „patch dynamics“ mit dem Auftreten spezifischer Störungsregimes verknüpfen. WHITE & JENTSCH (2001) entwickeln eine theoretische Grundlage zur Betrachtung von Störungen und diskutieren die Qualitäten ökologischer Störungen. Die Vielfalt von Mechanismen und ihre sehr unterschiedlichen Zeit- und Raumskalen mögen für die Vernachlässigung dieses Themas in der Vergangenheit verantwortlich gewesen sein. Die Analyse und darauf aufbauend die Beeinflussung oder Gestaltung von Störungsregimes sind auch im Naturschutz inzwischen gang und gäbe. Die Landschaftspflege versucht nichts anderes als bestimmte Störungsregimes zu simulieren, welche in vergangener Zeit zum Etablieren von bestimmten Lebensgemeinschaften oder landschaftlicher Strukturen geführt haben. Dabei können oft nicht exakt die selben Techniken eingesetzt werden, da z.B. Ochsenpflüge nicht mehr vorhanden sind oder ein Sensen der Flächen zu teuer wäre. In diesem Fall sind nicht die Standorteigenschaften, also die abiotischen Rahmenbedingungen wesentlich, sondern das Störungsregime. Auch natürliche Störungsereignisse finden im Naturschutz mehr und mehr Beachtung (WHITE et al. 2000).

Da Störungsregimes - auch dann wenn sie unregelmäßig auftretende Störungen umfassen - entscheidende Systemeigenschaften verkörpern, beeinflusst ihre Veränderung die Ausbildung von Mustern auf landschaftlicher Ebene (JENTSCH et al. in press) (Abb. 7). Solche Veränderungen werden zum Beispiel durch die Entwicklung neuer Landnutzungstechniken ausgelöst. Landnutzungsveränderungen in tropischen und subtropischen Regionen, die über das Bevölkerungswachstum und neu verfügbare Maschinen gesteuert werden, sind ein prominentes Beispiel. Veränderungen von Störungsregimes können sich auch ergeben, indem neuartige Stressoren (z.B. Erwärmung, atmosphärische Stoffdepositionen) auftreten und dann bislang vom System tolerierte oder vielleicht sogar benötigte Störungen eine neue Qualität erhalten (FOSTER et al. 1997). Modifikationen von Störungen ergeben sich durch die standörtliche Heterogenität (HARGROVE et al. 2000), welche nicht losgelöst von Störungen betrachtet werden kann.

Wir können aus all diesen Hinweisen die Bedeutung der quantitativen und qualitativen Untersuchung von Störungsregimes im Rahmen landschaftsökologischer Fragestellungen ableiten und gleichzeitig erkennen, dass dieser Bereich bislang stark vernachlässigt wurde. Eine Ursache dafür ist in der deutschen Sprache zu finden. Die Ähnlichkeit zwischen den Begriffen „Störung“ und „Zerstörung“ erklärt das negative Gefühl, welches viele Menschen mit dem Begriff Störung verbinden. Im Englischen keine sprachliche Ähnlichkeit vorhanden („disturbance“, „destruction“). Störung wird mitunter auch als „außer Funktion gesetzt“ verstanden oder dann gebraucht wenn ein System nicht mehr wie ursprünglich „funktioniert“. Dies ist ebenfalls mit einer negativen Wertung verbunden. Störungen sind jedoch für viele Systeme durchaus notwendig oder sogar Teil des Systems. Sie bestimmen die ökologischen Rahmenbedingungen oft sehr viel stärker als die Nährstoffverfügbarkeit oder das Klima. Beispiele für systemgestaltende Störungen sind: Mahd, Umbruch, Tritt, Düngung, Feuer.

Wir sollten daher Störung nicht mit Veränderung gleichsetzen. Es ist irreführend zum Beispiel bezüglich der Entwicklung landschaftlicher Muster als Folge veränderter Umweltbedingungen von Störungen zu sprechen (KRUMMEL et al. 1987). Veränderungen können zwar die Folge diskreter Störungen sein, sich aber auch durch graduelle Umweltveränderungen ergeben.

Abb. 7: Die raumzeitliche Organisation ökologischer Systeme ist ein skalenabhängiges Resultat der Kombination von standörtlichem Hintergrund und Störungsregime. a) Die Verteilung von Störungstypen (welche in ihrer Gesamtheit ein bestimmtes Störungsregime ergeben) zu verschiedenen Zeitpunkten. b) das hieraus resultierende Muster aus verschiedenen Patch-Typen und seine Veränderung in der Zeit. Zu beachten ist die Kombination von störungsbeeinflussten und unbeeinflussten Patches. Der Störungstyp 3 ist in diesem Beispiel so stark, dass er den standörtlichen Hintergrund überlagert (nach JENTSCH et al. in press).

Konsequenzen für die Landschaftsökologie

➤ Fragestellungen, Theorie und Methodik der Landschaftsökologie

Aufbauend auf einer Klärung von Problemen und Fragestellungen auf landschaftlicher Ebene sowie im Zusammenhang mit globalen Umweltveränderungen ist der theoretische Überbau und damit allgemeine Konzepte und Paradigmen der Landschaftsökologie neu zu klären. Ohne eine umfassende theoretische Konzeption kann der Einsatz spezifischer Methoden nicht sinnvoll sein. Die Theoriebildung ist in der Landschaftsökologie keineswegs abgeschlossen.

Als wesentliche Säulen landschaftsökologischer Untersuchungen können die folgenden methodischen Kategorien erkannt werden: Monitoring, Experimente und Modelle (Abb. 8). In der Vergangenheit wurde zunächst eine starke Gewichtung auf die Feldbeobachtung gelegt. Bis etwa in die 60er Jahre herrscht die beschreibende Landschaftsökologie vor. Landschaftsökologische Experimente wurden zwar ansatzweise bereits durchgeführt, sind jedoch aufgrund der Komplexität der untersuchten Objekte und der fehlenden Reproduzierbarkeit bis heute von geringer

Bedeutung. In den 70er Jahren wird dieser Ansatz mehr und mehr durch quantitative labororientierte (genaue Messwerte ermittelnde) Methoden ergänzt. In den 90er Jahren treten vor allem in der nordamerikanischen Landschaftsökologie modellierende Arbeiten stark in den Vordergrund. Insgesamt sollte eine Verzahnung dieser verschiedenen Ansätze angestrebt und in der Lehre vermittelt werden.

Abb. 8 Schematische Darstellung der Verzahnung gesellschaftlicher Anforderungen und Fragestellungen und der landschaftsökologischen Beantwortung dieser Fragen unter Zuhilfenahme verschiedener methodischer Ansätze. Diese sollten jedoch einem theoretischen Überbau untergeordnet und in übergreifende Konzepte eingefügt sein. Die Abbildung veranschaulicht auch, dass dieses gedankliche Gebäude bei der Entwicklung lediglich einer der Säulen wenig Stabilität verspricht. Die Qualität der erwarteten Aussagen wird beim Einsatz unterschiedlicher Methoden verbessert.

➤ Monitoring in der Landschaftsökologie

Die Feldbeobachtung, Messung und Kartierung ist der traditionelle Ansatz der Landschaftsökologie mit dessen Hilfe räumliche Beziehung dargestellt werden. Diese Methoden werden auch genutzt um zeitliche Entwicklungen zu dokumentieren. Beides, sowohl der räumliche, als auch der zeitliche Vergleich wird hier als Monitoring verstanden.

Im Rahmen der Datenerfassung wird der Fernerkundung in der Zukunft eine zunehmende Bedeutung beizumessen sein. Über Satellitenbilder hoher Auflösung werden räumlich differenzierte Informationen in hoher zeitlicher Auflösung für große Räume verfügbar. Der hohe Stellenwert, den die Satellitenbilddauswertung bereits genießt (HE et al. 1998, WRBKA et al. 1999a), wird mit der Bereitstellung benutzerfreundlicher Auswertungsprogramme und dem zu erwartenden einfacheren Zugang zum Datenmaterial noch wachsen.

Dennoch sind auch bezüglich der Erfassung von Felddaten neue Methoden zu entwickeln. Eine wichtige Perspektive ist die stärker objektiviertere Erfassung ökologischer Daten. Hier sind u.a. Methoden des Sampling Design zu entwerfen, welche landschaftliche Heterogenität charakterisieren helfen (BEIERKUHNLEIN 2000a, 2000b, JURASINSKI & BEIERKUHNLEIN 2001). Darüber hinaus ist anzustreben, auch komplexe Landschaftselemente zu erfassen (GOETZE 2000, SCHMIDTLEIN 2000).

Der Einsatz computergestützter geografischer Analyseverfahren (GIS) hat sich als besonders bedeutsam herausgestellt (z.B. HE et al. 1998, BLASCHKE 1999). GIS ermöglicht die räumliche Darstellung komplexer ökologischer Zusammenhänge und ist inzwischen als eine Kernmethode der Landschaftsökologie anzusehen. Kritisch ist zu sehen, dass bislang viele Anwendungen einen heuristischen Ansatz vermissen lassen und sich auf die reine Kartierung und das Beschreiben von Zusammenhängen beschränken.

➤ Experimentelle Ansätze in der Landschaftsökologie

Wir stellen einerseits fest, dass wir mit einem Monitoring allein, also mit dem Protokollieren von Veränderungen kaum in der Lage sein werden die erwarteten Prozesse und ihr Resultat vorherzusagen, andererseits sind Computermodelle und Glashausexperimente nicht nahe genug an der Realität um dies zu leisten. Experimente im Freiland haben den unschätzbaren Vorteil, dass sie unter sehr natürlichen und damit für Vorhersagen relevanten Rahmenbedingungen erwartete Veränderungen schon heute simulieren. Daraus können Konsequenzen für die Entwicklung von Umweltstrategien und für den Naturschutz abgeleitet werden.

Mit experimentellen Manipulationen ergeben sich allerdings auch völlig neue Probleme. Eines davon ist das ethisch-moralische Hinterfragen der Berechtigung eines derartigen Eingriffes in ein natürliches Ökosystem. Man kann natürlich argumentieren, dass die Land- und Forstwirtschaft seit Jahrhunderten nichts anderes tut dennoch wird es gerade im Zusammenhang mit Naturschutzfragestellungen schwer fallen z.B. die Entfernung von Hecken durchzuführen um den Verlust von Biotopverbundelementen zu simulieren.

Ein anderes Problem sind die mit Experimenten verbundenen Risiken und die zu gewährleistenden Kontrollierbarkeit des Experimentes. Bezüglich der Problematik invasiver Arten beispielsweise wird es kaum möglich sein sicher zu stellen, dass freigesetzte Individuen in einem durch das Experiment abgegrenzten Areal verbleiben. Darüber hinaus führen Manipulationen dieser Größenordnung zu Konflikten mit der die Landschaft nutzenden Bevölkerung, sie konzentrieren sich daher auf eher marginale Gebiete wie die borealen Nadelwälder Kanadas (SCHMIEGELOW et al. 1997).

Ein weiterer Grund für die geringe Bedeutung landschaftsökologischer Experimente ist die bereits dargelegte Komplexität von Landschaften und ihre Individualität, welche Wiederholungen und Null-Flächen ausschließt.

Daraus ergibt sich, dass landschaftliche Experimente nur für bestimmte Problemstellungen in Frage kommen. Im Zusammenhang mit den neuen Umweltproblemen und den sich daraus ergebenden gesellschaftlichen Fragestellungen sollte dennoch über die Durchführung ökologischer Experimente auf dieser Ebene nachgedacht werden. In der Ökosystemforschung wurden bereits komplexe Experimente in abgeschlossenen Systemen durchgeführt, wie in den Ecotrons (NAEEM et al. 1996) oder der „Biosphere 2“. Nun müssten kontrollierte Experimente mit Modellökosystemen in offenen Landschaften durchgeführt werden. Dabei sind größere Flächen als in den

Biodiversitätsexperimenten der 90er Jahre zu beanspruchen (z.B. BIODDEPTH, HECTOR et al. 1999).

➤ Modelle in der Landschaftsökologie

Modellierungen sind zu einem wichtigen Arbeitsansatz der Landschaftsökologie geworden. Sowohl die großräumigen Zusammenhänge, als auch die in Landschaften wirksamen langen Zeiträume lassen den Einsatz computergestützter Simulationen und Prognosen als nahezu zwingend erscheinen. Vor allem im Zusammenhang mit globalen Veränderungen sind Auswirkungen auf Landschaften nur über Computermodelle zu prognostizieren (CRAMER & FIELD 1999, HE et al. 1999).

Modellierungen werden auch zunehmend im Naturschutz eingesetzt und beispielsweise für die Identifikation geeigneter Habitats im Rahmen der Wiederansiedlung von Tierarten genutzt (MLADENHOFF et al. 1999, GRAFF et al. 2000) oder zur Beurteilung überlebensfähiger Populationen (GRIMM & STORCH 2000). Ökosystemare Modelle werden im Bereich der Prognose der Entwicklung von Nationalparks eingesetzt (DEANGELIS et al. 1998) oder für die Modellierung des Verhaltens von Feuern in Waldgebieten (HARGROVE et al. 2000). Dabei werden verstärkt Verknüpfungen zwischen Modellen und Felddaten angestrebt um eine iterative Verbesserung der Vorhersagegenauigkeit zu erzielen (Mladenhoff et al. 1999). In Verbindung mit einem Monitoring können Modelle zur Überprüfung und Entwicklung der Feldforschung genutzt werden (Urban et al. 2000).

➤ Metaanalysen in der Landschaftsökologie

Sowohl der Einsatz verfügbarer Methoden als auch die Entwicklung spezifischer Algorithmen der heuristischen wie auch der testenden Statistik sind in der Landschaftsökologie weiter zu verfolgen. Dabei ist nicht zu verkennen, dass sich in der Ökologie spezielle Probleme mit der Statistik ergeben. Eine zentrale Schwierigkeit ist das Auftreten von Autokorrelationen, welche in vielen Fällen nicht als störende Eigenschaft sondern zum Beispiel bei der Mustererkennung als eigentliches Objekt anzusehen sind. Es ist hier noch einiges an theoretischer Arbeit und bezüglich der Entwicklung spezifischer landschaftsökologischer Methoden der Autokorrelationsanalyse zu leisten. Oft können von statistischen Methoden geforderte Rahmenbedingungen (z.B. Normalverteilung der Daten) nicht erfüllt werden. Hier sind über Parametrisierung, Datentransformation und Standardisierung Lösungen zu finden. Landschaftsökologische Fragestellungen gehen mit besonderen Einschränkungen bezüglich der Anwendbarkeit statistischer Methoden einher. Diese Einschränkungen betreffen nicht selten gerade jenen Bereich der Daten, der sich als besonders interessant herausstellt und können nicht einfach ignoriert bzw. beseitigt werden. Es müssen daher Programme zur landschaftsökologischen Datenanalyse entwickelt werden, welche die spezifischen Bedingungen komplexer und interkorrelierter Daten mit unterschiedlichen Skaleneigenschaften berücksichtigen können.

Ein Ansatz sind die multivariaten kanonischen Analysen zum Erkennen viel-dimensionaler Zusammenhänge in komplexen Datensätzen. Sie wurden zunächst in der Psychologie entwickelt (auch dort hat man mit sehr umfangreichen Datensätzen und den o.g. Problemen zu tun), dann in der Vegetationskunde weiterentwickelt und schließlich auf die Landschaftsökologie übertragen (Jongman et al. 1987).

Ein Argument für die verstärkte Entwicklung statistischer Methoden ist die Flut von Daten, welche durch den Einsatz moderner Messtechnik (z.B. Data-Logger mit feiner Zeitreihenauflösung) verfügbar werden. Hier besteht ohne statistische Aufbereitung keine Möglichkeit ökologische Zusammenhänge zu erkennen bzw. zu analysieren.

Ungewissheit (Schluss)

Aufgrund der Unsicherheit über die künftigen Entwicklungen und in Verbindung mit der Geschwindigkeit der aktuellen Prozessabläufe, wird die Landschaftsökologie in den kommenden Jahrzehnten, man könnte fast sagen „leider“, eine zunehmende Bedeutung erlangen.

Wir wissen ganz offensichtlich zu wenig über die Eigenschaften, das Verhalten und die Entwicklung der ökologischen Systeme, welche uns umgeben und unsere Lebensgrundlage darstellen. Betrachtet man die heutigen Auswirkungen von aus vormaligem Wissen abgeleiteten Verhaltensrichtlinien, muss man ein zumindest partielles Versagen der ökologischen Disziplinen in der Vergangenheit konstatieren. Damit soll niemand angegriffen werden. Es standen schlicht keine entsprechend leistungsfähigen Methoden zur Verfügung die Auswirkungen landschaftlicher Eingriffe zu beurteilen. Heute hingegen stehen durchaus geeignete Methoden bereit, doch werden sie noch zu wenig genutzt um die komplexen natürlichen Wirkungsgefüge und die Auswirkungen menschlicher Aktivitäten zu analysieren.

Auch für den Erhalt der Biodiversität scheint eine landschaftliche Sicht unerlässlich zu sein (NOSS 1996, SZARO 1996, HARRISON & MAYER-HARRISON 1998). Lokale Schutzbemühungen ohne größeren Kontext werden nur kurzfristig wirken können. Vielmehr hat die landschaftliche Komplexität und Heterogenität, unter anderem ihr Verbindungsgrad (FORMAN & BAUDRY 1984) bzw. ihre Fragmentierung (HARRIS 1984, QUINN & ROBINSON 1987, QUINN et al. 1988, HARRIS & SILVA LOPEZ 1990, LEDUC et al. 1994), entscheidenden Einfluss auf die Biodiversität von Elementen untergeordneter Organisationsebenen (RESCIA 1994, LAVOREL et al. 1995).

Allerdings ist auch der Erhalt charakteristischer landschaftlicher Muster und landschaftlicher Vielfalt per se anzustreben (ARNOLD 1995, KNIGHT & MORRIS 1996). Der Landschaftsschutz hat noch erhebliche Defizite in der Entwicklung quantifizierbarer und nachvollziehbarer Kriterien. Ein weiterer sicherlich zunehmend bedeutsamer Bereich ist die summarische bzw. integrative Beurteilung der Nachhaltigkeit der Landnutzung auf landschaftlicher Ebene (WRBKA et al. 1999b).

In der Forschung muss ein Methodenkanon erarbeitet werden, welcher über die bisherigen in erster Linie deskriptiven Ansätze hinausgeht. Dieser sollte auf einer Überarbeitung von Konzepten und Theorien der Landschaftsökologie aufbauen, welche den veränderten Rahmenbedingungen der Verzahnung lokaler Standorteigenschaften mit globalem Wandel Rechnung tragen.

Dennoch muss der erste Schritt des Herangehens an landschaftsökologische Fragestellungen die Identifikation von Mustern und damit die Bearbeitung nicht zufälliger raum-zeitlicher Aspekte der standörtlichen Heterogenität bleiben. Doch sind hier Entwicklungen weg von der Beschreibung ehemals als relevant erachteter Typen hin zur Charakterisierung der aktuell existierenden Muster anzustreben. Es ist beispielsweise kaum mehr möglich die in der Regel vor etwa 50 Jahren identifizierten und klassifizierten pflanzensoziologischen Syntaxa in der Natur zu finden. Wir finden heutzutage vor allem Übergangsstadien, Basal- oder Rumpfgesellschaften, oder gar ranglose Gesellschaften, da sich die Bestände, aufgrund der Veränderung von Standortbedingungen (Stickstoffdepositionen, Veränderung der Düngungsformen) und Störungsregimes, in ihrer Artenzusammensetzung verändert haben.

Ein Verharren bei den historischen Assoziationen macht daher in manchen Formationen keinen Sinn. Dies gilt vor allem für Bestände mit einem hohen Turnover, welche sich veränderten Rahmenbedingungen rascher anpassen als Gesellschaften, die sich aufgrund ihres Gesamtalters oder der Dominanz bestimmter langlebiger Individuen durch Inertia auszeichnen. Es findet also eine in erster Linie formationspezifische Verschiebung der Artenzusammensetzung statt, welche sich nicht zuletzt auf das Auftreten oder Fehlen von Charakterarten schon auswirkt oder auswirken wird.

In der Lehre müssen künftig, neben der Erzielung einer Sensibilisierung für die anthropogen verursachten Veränderungen von Ökosystemen, welche wiederum die menschliche Existenz insgesamt oder regional partiell gefährden, vor allem Methoden gelehrt werden, welche geeignet sind die komplexen Wirkungsgefüge ökologischer Systeme zu analysieren. Hierzu sind neben dem Monitoring auch experimentelle Ansätze und Modelle einzubeziehen. Die Konzentration auf beschreibende Methoden kann diesem Anspruch nicht genügen. Das darf aber nicht bedeuten, dass die Arbeit in realen Landschaften und die Entschlüsselung ökosystemarer Zusammenhänge vor Ort vernachlässigt werden sollte.

Referenzen

- AUERBACH, M., SHMIDA, A. (1987): Spatial scale and the determinants of plant species richness. – *Trends in Ecology and Evolution* 2 (8), 238-242.
- ALLEN, T.F.H., STARR, T.B. (1982): *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago, 310 S.
- ARNOLD, G. (1995): Incorporating landscape pattern into conservation programs. – In: HANSSON, L., FÄHRIG, L., MARRIAM, G. (Hrsg.): *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*, Chapman & Hall, London, 309-337.
- BARSCH, H. (1983): Landscape diagnosis as a geographical contribution to landscape management. – *GeoJournal* 7 (2), 161-166.
- BASKIN, Y. (1994): Ecosystem function of biodiversity. – *BioScience* 44, 657-660.
- BASTIAN, O. (1986): Bioindikation zum Landschaftswandel – ein Beispiel aus dem Moritzburger Kleinkuppengebiet. – *Hercynia*, N.F. 23, 15-45.
- BASTIAN, O., SCHREIBER, K.-F. (1999): *Analyse und ökologische Bewertung der Landschaft*. 2. Auflage, Spektrum, Heidelberg, 564 S.
- BASTIAN, O., STEINHARDT, U. (eds.) (in prep.): *Development and Perspectives in Landscape Ecology*. Kluwer, Dordrecht.
- BAUR, B., SCHMID, B. (1996): Spatial and temporal patterns of genetic diversity. – In: GASTON, K.J. (Hrsg.): *Biodiversity – A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford, 169-201.
- BAZZAZ, F.A., BASSOW, S.L., BERNTSON, G.M., THOMAS, S.C. (1996): Elevated CO₂ and terrestrial vegetation: Implications for and beyond the global carbon budget. – In: WALKER, B., STEFFEN, W. (eds.): *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 43-76.
- BEIERKUHNLEIN, C. (1991): Räumliche Analyse der Stoffausträge aus Waldgebieten durch Untersuchung von Waldquellfluren. – *Die Erde* 122, Berlin, 291-315.

- BEIERKUHNLEIN, C. (1998): Biodiversität und Raum. – *Die Erde* 128, 81-101.
- BEIERKUHNLEIN, C. (Hrsg.) (1999): Rasterbasierte Biodiversitätsuntersuchungen in nordbayerischen Landschaftsräumen. – *Bayreuther Forum Ökologie* 69, Bayreuth, 206 S.
- BEIERKUHNLEIN, C. (2000): Spatial application of β -diversity analysis an iterative approach to characterize landscape heterogeneity. – *Proceedings IAVS Symposium*, Uppsala, 5-8.
- BEIERKUHNLEIN, C. (2001): Die Vielfalt der Vielfalt – Ein Vorschlag zur konzeptionellen Klärung der Biodiversität, – *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* 13: 103-118
- BEIERKUHNLEIN, C. (in press): Biodiversität. – In: KOHNOLD, W., BÖCKER, R., HAMPICKE, U. (Hrsg.) *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege*. Ecomed, Landsberg.
- BEIERKUHNLEIN, C., GOLLAN, T. (Hrsg.) (1999): Ökologie silikatischer Waldquellen in Mitteleuropa. – *Bayreuther Forum Ökologie* 71: 97-112.
- BEIERKUHNLEIN, C., SCHULTE, A. (2001): Plant Functional Types - Einschränkungen und Möglichkeiten funktionaler Klassifikationsansätze in der Vegetationsökologie. – In: JAX, K., BRECKLING, B. (Hrsg.). *Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie*. Peter Lang Verlag, 45-64.
- BLAB, J., KLEIN, M. (1997): Biodiversität - ein neues Konzept im Naturschutz? – In: ERDMANN, K.-H., SPANDAU, L. (Hrsg.): *Naturschutz in Deutschland*. Ulmer, Stuttgart, 201-219.
- BLASCHKE, T. (1999): Quantifizierung von Fragmentierung, Konnektivität und Biotopverbund mit GIS. – In: STROBL., J., BLASCHKE, T. (Hrsg.): *Angewandte Geographische Informationsverarbeitung XI*. Wichmann, Heidelberg, 63-73.
- BLUME, P., SUKOPP, H. (1976): Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10, 7-89.
- BORK, H.-R., BORK, H., DALCHOW, C., FAUST, B., PIORR, H.-P., SCHATZ, T. (1998): *Landschaftsentwicklung in Mitteleuropa*. Klett-Perthes, Gotha, 328 S.
- BUNN, A.G., URBAN, D.L., KEITT, T.H. (2000): Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. – *Journal of Environmental Management* 59, 265-278.
- BUREL, F. (Hrsg.) (1995): *Ecological patterns and processes in European agricultural landscapes. A selection of papers.* – *Landscape Urban Planning* 31 (1-3), 412.
- BUREL, F., BAUDRY, J. (1995): Species biodiversity in changing agricultural landscapes: A case study in the pays d'Auge, France. – *Agriculture, Ecosystems and Environment* 55, 193-200.
- CHAPIN, F.S., SCHULZE, E.-D., MOONEY, H.A. (1992): Biodiversity and ecosystem processes. – *Trends in Ecology and Evolution* 7, 107-108.
- CLAUSSEN, M., CRAMER, W. (1998): Veränderungen der globalen Vegetation. – In: LOZAN, L., GRABL, H., HUPFER, P., STERR, H. (Hrsg.), *Warnsignal Klima - Wissenschaftliche Fakten*, 3-00-002925-7, Hamburg, *Wissenschaftliche Auswertungen*, 265-268.
- CLEMENTS, F.E. (1916): *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Washington, D.C., 512 S.
- COLLINS, S.L., BRENNING, T.L. (1996): Spatial and temporal patterns in functional diversity. – In: GASTON, K.J. (Hrsg.): *Biodiversity - A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford, 253-280.
- CONNELL, J.H., ORIAS, E. (1964): The ecological regulation of species diversity. – *American Naturalist* 98, 399-414.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* 199, 1302-1310.

- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R.V., PARUELO, J., RASKIN, R.G., SUTTON, P., VAN DEN BELT, M. (1997): The value of the world's ecosystem services and natural capital. – *Nature* 387, 253-260.
- CRACRAFT, J. (1992): Explaining patterns of biological diversity: Integrating causation at different spatial and temporal scales. – In: ELDRIDGE, N. (Hrsg.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press, New York, 59-76.
- CRAMER, W., FIELD, C.B. (1999): Comparing global change models of terrestrial net primary productivity (NPP). – *Global Change Biology* 5 (Suppl.1), 1-76.
- DAILY, G.C. (Hrsg.) (1997): *Nature's Services*. Island Press, Washington, D.C., 392 S.
- DEANGELIS, D.L., GROSS, L.J., HUSTON, M.A., WOLFF, W.F., FLEMING, D.M., COMISKEY, E.J., SYLVESTER, S.M. (1998): Landscape modeling for Everglades ecosystem restoration. – *Ecosystems* 1, 64-75.
- DELCOURT, P.A., DELCOURT, H.R. (1992): Ecotone dynamics in space and time. – In: HANSEN, A.J., DICASTRI, F. (Hrsg.): *Landscape boundaries*. Ecological Studies 92. Springer, Berlin, 19-54.
- DOAK, D.F., BIGGER, D., HARDING, E.K., MARVIER, M.A., OMALLEY, R.E., THOMSON, D. (1998): The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. – *American Naturalist* 151, 264-276.
- DRACHENFELS, O.V. (1986): Überlegungen zu einer Liste der gefährdeten Ökosystemtypen in Niedersachsen. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 18, 67-73.
- DUNN, C.P., SHARPE, D.M., STEARNS, G.R.G.F., YANG, Z. (1991): Methods for analyzing temporal changes in landscape pattern. – In: TURNER, M.G., GARDNER, R.H. (Hrsg.): *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Ecological Studies 82, Springer, Berlin, 173-198.
- ELLENBERG, H. (1973): Die Ökosysteme der Erde. Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme auf funktionaler Grundlage. – In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): *Ökosystemforschung*. Springer, Berlin, 235-265.
- FARINA, A. (1998): *Principles and methods of landscape ecology*. Chapman & Hall, London
- FARINA, A. (2000): *Landscape Ecology in Action*. Kluwer Academic Publishers
- FISCHER, H.R. (1990): Selbstorganisation. Kritische Bemerkungen zur Begriffslogik eines neuen Paradigmas. – In: KRATKY, K.W., WALLNER, F. (Hrsg.): *Grundprinzipien der Selbstorganisation*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 156-181.
- FJELDSA, T., EHRLICH, D., LAMBIN, E., PRINS, E. (1997): Are biodiversity 'hotspots' correlated with current ecoclimate stability? A pilot study using the NOAA-AVHRR remote sensing data. – *Biodiversity and Conservation* 6 (3), 401-422.
- FORMAN, R.T.T., BAUDRY, J. (1984): Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. – *Environmental Management* 8 (6), 495-510.
- FORMAN, R.T.T., GODRON, M. (1981): Patches and structural components for a landscape ecology. – *BioScience* 31, 733-740.
- FORMAN, R.T.T., GODRON, M. (1986): *Landscape Ecology*. Wiley & Sons, New York, 619 S.
- FOSTER, D.R. (1992): Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. – *Journal of Ecology* 80, 753-772.
- FOSTER, D.R., ABER, J.D., MELILLO, J.M., BOWDEN, R.D., BAZZAZ, F.A. (1997): Forest response to disturbance and anthropogenic stress. – *BioScience* 47 (7), 437-445.

- FOSTER, D.R., MOTZKIN, G., SLATER, B. (1998): Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in central New England. – *Ecosystems* 1, 96-119.
- FRIEDERICHS, K. (1927): Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. - *Naturwiss.* 8, 153-157, 182-186.
- GASTON, K.J., LAWTON, J.H. (1990): Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. – *Oikos* 58, 329-335.
- GLENN-LEWIN, D.C., VER HOEF, J.M. (1988): Scale, pattern analysis, and species diversity in grasslands. – In: DURING, H.J, WERGER, M.J.A., WILLEMS, J.H. (Hrsg.): *Diversity and Pattern in Plant Communities*, SPB, Den Haag, 115-130.
- GOETZE, D. (2000): Zur Biodiversität von Landschaftsausschnitten: Erfassung und Analyse der gamma-Diversität mit Hilfe von Vegetationskomplexen. – *Phytocoenologia* 30 (1): 1-129.
- GOLLEY, F.B. (1991): The ecosystem concept: a search for order. – *Ecological Research* 6, 129-138.
- GOLLEY, F.B. (1993): *A History of the Ecosystem Concept in Ecology: More Than the Sum of the Parts*. Yale University Press, New Haven, 254 S.
- GOWDY, J.M., DANIEL, C.N. (1995): One world, one experiment: Addressing the biodiversity – economics conflict. – *Ecological Economics* 15, 181-192.
- GRABHERR, G., KOCH, G., KIRCHMEIR, H., REITER, K. (1998): Hemerobie österreichischer Wald-ökosysteme. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programms 17, Universitätsverlag Wagner, Innsbruck, 493 S.
- GRAFF, H., DEANGELIS, D.L., GROSS, L.J., SALINAS, R., SHORROSH, M. (2000): A dynamic landscape model for fish in the Everglades and its application to restoration. – *Ecological Modelling* 127, 33-52.
- GRIMM, V., STORCH, I. (2000) Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. - *Wildlife Biology* 6: 219-225
- GUSTAFSON, E.J. (1998): Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? – *Ecosystems* 1, 143-156.
- HABER, W. (2001): Kulturlandschaft zwischen Bild und Wirklichkeit. – *Forschungs- und Sitzungsberichte der Akademie für Raumforschung und Landesplanung* 215: 6-29
- HANSEN, A.J., DICASTRI, F. (Hrsg.) (1992): *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Ecological Studies 92, Springer, New York, 452 S.
- HANSSON, L., FAHRIG, L., MERRIAM, G. (1995): *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London, 356 S.
- HARGROVE, W.W., GARDNER, R.H., TURNER, M.G., ROMME, W.H., DESPAIN, D.G. (2000): Simulating fire patterns in heterogeneous landscapes. – *Ecological Modelling* 135, 243-263.
- HARRIS, L.D. (1984): *The Fragmented Forest. Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity*. University of Chicago Press, Chicago, 211 S.
- HARRIS, L.D., SILVA-LOPEZ, G. (1990): Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. – In: Fiedler, P.L., Jain, S.K. (Hrsg.): *Conservation Biology*. Chapman & Hall, London, 197-238.
- HARRISON, N., MAYER-HARRISON, H. (1998): Knotted ropes, rings, lattices and lace: retrofitting biodiversity into the cultural landscape. – In: BARTHLOTT, W., WINIGER, M. (Hrsg.): *Biodiversity. A Challenge for Development Research and Policy*. Springer, Berlin, 13-31.

- HE, H.S., MLADENHOFF, D.J., CROW, T.R. (1999): Linking an ecosystem model and a landscape model to study forest species response to climate warming. – *Ecological Modelling* 114, 213-233.
- HE, H.S., MLADENHOFF, D.J., RADELOFF, V.C., CROW, T.R. (1998): Integration of GIS data and classified satellite imagery for regional forest assessment. – *Ecological Applications* 8 (4), 1072-1083.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNEIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P.G., FINN, J., FREITAS, H., GILLER, P.S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGBERG, P., HUSS-DANELLE, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY, P.W., LOREAU, M., MINNS, A., MULDER, C.P.H., O'DONOVAN, G., OTWAY, S.J., PEREIRA, J.S., PRINZ, A., READ, D.J., SCHERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.-D., SIAMANTZIOURAS, A.-S.D., SPEHN, E., TERRY, A.C., TROUMBIS, A.Y., WOODWARD, F.I., YACHI, S., LAWTON, J.H. (1999): Plant diversity and productivity of European grasslands. – *Science* 286, 1123-1127.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNEIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P.G., FINN, J., FREITAS, H., GILLER, P.S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGBERG, P., HUSS-DANELLE, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY, P.W., LOREAU, M., MINNS, A., MULDER, C.P.H., O'DONOVAN, G., OTWAY, S.J., PEREIRA, J.S., PRINZ, A., READ, D.J., SCHERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.-D., SIAMANTZIOURAS, A.-S.D., SPEHN, E., TERRY, A.C., TROUMBIS, A.Y., WOODWARD, F.I., YACHI, S., LAWTON, J.H. (2000): No consistent effect of plant diversity on productivity. Response. - *Science* 289, 1255.
- HULSHOFF, R.M. (1995): Landscape indices describing a Dutch landscape. – *Landscape Ecology* 10, 101-111.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC), (2001): Special Reports and Guidelines for National GHG Inventories.
- JAEGER, J. (2000): Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures for landscape fragmentation. – *Landscape Ecology* 15 (2), 115-130.
- JAX, K. (1998): Holocoen and ecosystem - on the origin and historical consequences of two concepts. - *Journal of the History of Biology* 31, 113-142.
- JEDICKE, E.,(2001): Biodiversität, Geodiversität, Ökodiversität. Kriterien zur Analyse der Landschaftsstruktur – ein konzeptioneller Diskussionsbeitrag. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 33 (2/3), 59-68.
- JONGMAN, R.H.G, TER BRAAK, C.J.F., VAN TONGEREN, O.F.R. (1987): Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Pudoc, Wageningen, 299 S.
- JOHNSON, K.H., VOGT, K.A., CLARK, H.J., SCHMITZ, O.J., VOGT, D.J. (1996): Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. – *Trends in Ecology and Evolution* 11, 372-377.
- JOHNSTON, C.A., PASTOR, J., PINAY, G. (1992): Quantitative methods for studying landscape boundaries. – In: Hansen, A.J., DiCstri, F. (Hrsg.): *Landscape Boundaries. Ecological Studies* 92, Springer, Berlin, 107-125.
- JURASINSKI, G., BEIERKUHNEIN, C. (in press): Räumliche Muster der Biodiversität und Störungsregimes in den Subtropen und Tropen. - Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- KERSHAW, K.A. (1957): The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. – *Ecology* 38, 291-299.

- KERSHAW, K.A. (1963): Pattern in vegetation and its causality. – *Ecology* 44, 377-388.
- KERSHAW, K.A., TALLIS, J.H. (1958): Pattern in a high-level *Juncus squarrosus* community. – *Journal of Ecology* 46, 739-748.
- KLIJN, F., DE HAES, H.A.U. (1994): A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. – *Landscape Ecology* 9 (2), 89-104.
- KLOPATEK, J.M., GARDNER, R.H. (1999): *Landscape Ecological Analysis – Issues and Applications*. Springer, New York, 400 S.
- KNIGHT, T.W., MORRIS, D.W. (1996): How many habitats do landscapes contain? – *Ecology* 77, 1756-1765.
- KOTILAR, N.B., WIENS, J.A. (1990): Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. – *Oikos* 59, 253-260.
- KRATKY, K.W. (1990): Der Paradigmenwechsel von der Fremd- zur Selbstorganisation. – In: Kratky, K.W., Wallner, F. (Hrsg.): *Grundprinzipien der Selbstorganisation*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 3-17.
- KRUMMEL, J.R., GARDNER, R.H., SUGIHARA, G., O'NEILL, R.V., COLEMAN, P.R. (1987): Landscape patterns in a disturbed environment. – *Oikos* 48 (3), 321-324.
- KÜPPERS, B.-O. (Hrsg.) (1987): *Ordnung aus dem Chaos*. Piper, München, 279 S.
- LAVOREL, S., GARDNER, R.H., O'NEILL, R.V. (1995): Dispersal of annual plants in hierarchically structured landscapes. – *Landscape Ecology* 10, 277-289.
- LEAKEY, R., LEWIN R. (1995): *The Sixth Extinction. Patterns of Life and the Future of Mankind*. Doubleday, New York.
- LEDUC, A., PRAIRIE, Y.T., BERGERON, Y. (1994): Fractal dimension estimates of a fragmented landscape: sources of variability. – *Landscape Ecology* 9 (4), 279-286.
- LEEMANS, R. (1996): Biodiversity and global change. – In: Gaston, K.J. (Hrsg.): *Biodiversity - A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford, 367-387.
- LESER, H., NAGEL, P. (1998): Landscape diversity – a holistic approach. – In: BARTHLOTT, W., WINIGER, M. (Hrsg.): *Biodiversity. A Challenge for Development Research and Policy*. Springer, Berlin, 129-143.
- LESER, H., SCHAUB, D.M. (1995): Geoecosystems and landscape climate - The approach to biodiversity on landscape scale. – *Gaia* 4 (4), 212-221.
- Li, H., Reynolds, J.F. (1993): A new contagion index to quantify spatial patterns of landscapes. – *Landscape Ecology* 8 (3), 155-162.
- MACARTHUR, R.H., PIANKA, E.R. (1966): On the optimal use of a patchy environment. – *American Naturalist* 100, 603-609.
- MALANSON, G.P., CRAMER, B.E. (1999): Landscape heterogeneity, connectivity, and critical landscapes for conservation. – *Diversity and Distributions* 5 (1/2), 27-39.
- MANDER, Ü., JONGMAN, R.H.G. (eds.) (2000): *Consequences of Land Use Changes*. WIT Press, Southampton, 314 S.
- MANDELBRODT B. B. (1982): *The fractal geometry of nature*. Freeman, San Francisco.
- MARGALEF, R. (1969): Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. – *Brookhaven Symp. Biol.* 22, 25-37.
- MAY, R.M. (1972): Will a large complex system be stable ? – *Nature* 238, 413-414.

- MEENTEMEYER, V., BOX, E.O. (1987): Scale effects in landscape studies. – In: TURNER, M.G. (Hrsg.): *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. Springer, New York, 15-34.
- MILNE, B.T. (1991): Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes. – In: KOLASA, J., PICKETT, S.T.A. (Hrsg.): *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies 86, Springer, Berlin, 69-96.
- MLADENHOFF, D.J., SICKLEY, T.A., WYDEVEN, A.P. (1999): Predicting gray wolf landscape recolonization: logistic regression models vs. new field data. – *Ecological Applications* 9 (1), 37-44.
- MONTGOMERY, C.A., POLLACK, R.A. (1996): Economics and biodiversity: Weighing the benefits and costs of conservation. – *Journal of Forestry* 94, 34-38.
- MOORE, P.G. (1954): Spacing in plant populations. – *Ecology* 35, 222-227.
- MOORE, D.R.J., KEDDY, P.A. (1989): The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. – *Vegetatio* 79, 99-106.
- MORRIS, D.W. (1987): Ecological scale and habitat use. – *Ecology* 68, 362-369.
- MÜLLER, F. (1992): Hierarchical approaches to ecosystem theory. – *Ecological Modelling* 63, 215-242.
- NAEEM, S., HÅKANSSON, K., LAWTON, J.H., CRAWLEY, M.J., THOMPSON, L.J. (1996): Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. – *Oikos* 76, 259-264.
- NEE, S., BAARACLOUGH, T.G., HARVEY, P.H. (1996): Temporal changes in biodiversity: detecting patterns and identifying causes. – In: GASTON, K.J. (Hrsg.): *Biodiversity - A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford, 230-252.
- NEFF, C. (2001): Der rezente Landschaftswandel im westlichen Mittelmeerraum – Herausforderungen für Natur- und Landschaftsschutz. – *Petermanns Geografische Mitteilungen* 145 (1), 72-83.
- NOSS, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. – *Conservation Biology* 4, 355-364.
- NOSS, R.F. (1996): Conservation of biodiversity at the landscape scale. – In: Szaro, R.C., Johnston, D.W. (Hrsg.): *Biodiversity in Managed Landscapes: Theory and Practice*. Oxford University Press, Oxford, 574-589.
- NOVIKOFF, A.B. (1945): The concept of integrative levels and biology. – *Science* 101, 209-215.
- O'NEILL, R.V., DEANGELIS, D.L., WAIDE J.B., ALLEN, T.F.H. (1986): *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, 253 S.
- O'NEILL, R.V., JOHNSON, A.R., KING, A.W. (1989): A hierarchical framework for the analysis of scale. – *Landscape Ecology* 3, 193-205.
- O'NEILL, R.V., KRUMMEL, J.R., GARDNER, R.H., SUGIHARA, G., JACKSON, B., DEANGELIS, D.L., MILNE, B.T., TURNER, M.G., ZYGMUNT, B., ALLEN, T.F.H. (1988): Indices of landscape pattern. – *Landscape Ecology* 1, 153-162.
- PAINE, R.T. (1969): A note on the trophic complexity and community stability. – *American Naturalist* 103, 91-93.
- PALMER, M.W. (1990): Spatial scale and patterns of species-environment relationships in hardwood forests of the North Carolina piedmont. – *Coenoses* 5 (2), 79-87.
- PASSARGE, S. (1919, 1920): *Die Grundlagen der Landschaftskunde : ein Lehrbuch und eine Anleitung zu landschaftskundlicher Forschung und Darstellung*. - Hamburg :

Friederichsen & Co. - Band I : Beschreibende Landschaftskunde. - 1919. - XIII, 210 S. : Ill., graph. Darst. - Band II : Klima, Meer, Pflanzen- und Tierwelt in der Landschaft. - 1920. - VIII, 222 S. : Ill., graph. Darst. - Band III : Die Oberflächengestaltung der Erde. - 1920. - XXIX, 558 S. : Ill., graph. Darst.

- PATTERSON, B.D. (1990): On the temporal development of nested subset patterns of species composition. – *Oikos* 59, 330-342.
- PERRINGS, C. (Hrsg.) (1995): *Biodiversity Loss – Economic and Ecological Issues*. Cambridge University Press, Cambridge, 332 S.
- PERRINGS, C.A., MALER, K.G., FOLKE, C., HOLLING, C.S., JANSSON, B.O. (1995): Biodiversity conservation and economic development: The policy problem. – *Biodiversity and Conservation* 4, 3-21.
- PICKETT, S.T.A., CADENASSO, M.L. (1995): Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. – *Science* 269, 331-334.
- PICKETT, S.T.A., THOMPSON, J.N. (1978): Patch dynamics and the design of nature reserves. – *Biological Conservation* 13, 27-37.
- PICKETT, S.T.A., WU, J., CADENASSO, M.L. (1999): Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. – In: WALKER, L.R. (ed.): *Ecosystems of Disturbed Ground. Ecosystems of the World 16*. Elsevier, Amsterdam.
- QUINN, J.F., HARRISON, S.P. (1988): Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: Evidence from biogeography. – *Oecologia* 75, 132-140.
- QUINN, J.F., ROBINSON, G.R. (1987): The effects of experimental subdivision on flowering plant diversity in a California annual grassland. – *Journal of Ecology* 75, 837-856.
- RADELOFF, V.C., MLADENOFF, D.J., BOYCE, M.S. (2000): The changing relation of landscape patterns and jack pine budworm populations during an outbreak. – *Oikos* 90, 417-430.
- RESCIA, A.J., SCHMITZ, M.F., MARTIN DE AGAR, P., DE PABLO, C.L., ATAURI, J.A., PINEDA, F.D. (1994): Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in northern Spain. – *Journal of Vegetation Science* 5, 505-516.
- RISSER, P.G., KARR, J.R., FORMAN, R.T.T. (1984): *Landscape Ecology – Directions and Approaches*. A workshop held at Allerton Park Piatt County, Illinois April 1983. Illinois Natural History Survey Special Publication No. 2, 16 pp.
- ROUGHGARDEN, J. (1978): Influence of competition on patchiness in a random environment. – *Theoretical Population Biology* 14, 185-203.
- ROWE, J.S. (1961): The level-of-integration concept and ecology. – *Ecology* 42, 420-427.
- RUNNING, S.W., NEMANI, R.R. (1991): Regional hydrologic and carbon balance responses of forest resulting from potential climate change. – *Climate Change* 19, 349-368.
- SANDERSON, J., HARRIS, L.D. (eds.) (2000): *Landscape Ecology – A Top Down Approach*. Lewis, Boca Raton, 246 S.
- SCHERER-LORENZEN, M. (2000): *Dissertation am Lehrstuhl für Pflanzenökologie der Universität Bayreuth*.
- SCHMIDTLEIN, S. (2000): Aufnahme von Vegetationsmustern auf Landschaftsebene. – *Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht* 44, 135 S.

- SCHMIEGELOW, F.K.A., MACHTANS, C.S., HANNON, S.J. (1997): Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. – *Ecology* 78 (6): 1914-1932
- SOLBRIG, O.T., VAN EMDEN, H.M., VAN OORDT, P.G.W.J. (1994): Biodiversity and Global Change. CABI, Wallingford, 227 S.
- SUTHERLAND, W.J. (1990): The response of plants to patchy environments. – In: SHORROCKS, B., SWINGLAND, I.R. (Hrsg.): *Living in a Patchy Environment*. Oxford University Press, New York, 45-61.
- SZARO, R.C. (1996): Biodiversity in managed landscapes: principles, practices, and policies. – In: SZARO, R.C., JOHNSTON, D.W. (Hrsg.): *Biodiversity in Managed Landscapes: Theory and Practice*. Oxford University Press, Oxford, 727-770.
- TANSLEY, A.G. (1935): The use and the abuse of vegetational concepts and terms. – *Ecology* 16, 284-307.
- THIENEMANN, A. (1955): *Die Binnengewässer in Natur und Kultur*, Springer, Berlin, S.70.
- TILMAN, D. (1996): Biodiversity: population versus ecosystem stability. – *Ecology* 77 (2), 350-363.
- TILMAN, D., DOWNING, J.A. (1994): Biodiversity and stability in grasslands. – *Nature* 367, 363-365.
- TILMAN, D., LEHMAN, C.L., BRISTOW, C.E. (1998) Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? – *American Naturalist* 151, 277-282.
- TREPL, L. (1988): Gibt es Ökosysteme? – *Landschaft und Stadt* 20 (4), 176-185.
- TROLL, C. (1939): Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. – In: *Ztschr. D. Ges. f. Erdkunde Berlin*, 241 – 298.
- TURNER, B.L. (1987): The earth as transformed by human action: global and regional changes in the biosphere over the past 300 years; Symposium at Clark University, Worcester, Mass. on Oct. 25 – 30.1987.
- TURNER, M.G. (1989): Landscape ecology: the effect of pattern and process. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20, 171-197.
- TURNER, M.G., DALE, V.H., EVERHAM III, E.H. (1997): Fires, hurricanes, and volcanoes: Comparing large disturbances. – *BioScience* 47 (11), 758-768.
- TURNER, M.G., GARDNER, R.H. (1991): Quantitative methods in landscape ecology: an introduction. – In: TURNER, M.G., GARDNER, R.H. (Hrsg.) (1991): *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Ecological Studies 82, Springer, New York, 3-14.
- TURNER, M.G., GARDNER, R.H., O'NEILL, R.V. (2001): *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer Verlag, New York.
- URBAN, D.L. (2000): Using model analysis to design monitoring programs for landscape management and impact assessment. – *Ecological Applications* 10 (6), 1820-1832.
- URBAN, D.L., O'NEILL, R.V., SHUGART, H.H. (1987): Landscape ecology – a hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. – *BioScience* 37, 119-127.
- VAN GROENENDAEL, J.M. (1988): Patchy distribution of weeds and some implications for modeling population dynamics: a short literature review. – *Weed Research* 28, 437-441.
- VAN DER MAAREL, E. (1988): Vegetation dynamics: patterns in time and space. – *Vegetatio* 77, 7-19.

- WHITE, P., HARROD, J., WALKER, J.L., JENTSCH, A. (2000): Disturbance, Scale, and Boundary in Wilderness Management. USDA Forest Service Proc. RMRS-P-15 (2), 27-42.
- WHITE, P., JENTSCH, A. (2001): The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. – *Progress in Botany* 62, 399-450.
- WHITE, P.S., PICKETT, S.T.A. (1985): Patch dynamics: an introduction. – In: PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S. (Hrsg.): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, 3-13.
- WHITTAKER, R.H. (1953): A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. – *Ecological Monographs* 23, 41-78.
- WIEGLEB, G. (1996): Konzepte der Hierarchie-Theorie in der Ökologie. – In: MATHES, K., BRECKLING, B., EKSCHMITT, K. (Hrsg.): *Systemtheorie in der Ökologie*. Ecomed, Landsberg, 7-24.
- WIENS, J.A. (1989): Spatial scaling in ecology. – *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WIENS, J.A. (1992): What is landscape ecology, really? – *Landscape Ecology* 7 (3), 149-150.
- WIENS, J.A. (1995): Landscape mosaics and ecological theory. – In: HANSSON, L., FAHRIG, L., MERRIAM, G. (Hrsg.): *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London, 1-26.
- WIENS, J. (in prep.): *Landscape Ecology*.
- WILSON, E.O. (1984): *Biophilia*. Harvard University Press, Cambridge, 157 S.
- WRBKA, T., REITER, K., SZERENCSEITS, E., BEISSMANN, H., MANDL, P., BARTEL, A., SCHNEIDER, W., SUPPAN, F. (1999a): Landuse structure derived from satellite images as indicator for sustainable landuse. – In: NIEUWENHUIS, G.J.A., VAUGHAN, R.A., MOLENAAR, M. (eds.): *Operational remote sensing for sustainable development*. Balkema, Rotterdam, 119-127.
- WRBKA, T., SZERENCSEITS, E., REITER, K., KISS, A. (1999b): Identifying sustainable land use by describing landscape structure. A case study in alpine and lowland agricultural landscapes of Austria. – In: BREBBIA, C.A. et al. (eds.): *Ecological Systems and Sustainable Development*. Wessex Institute of Technology, Ashurst, 1-12.
- WU, J., LOUCKS, O.L. (1995): From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. – *The quarterly review of biology*. 70, 439-466.