

Habitatmodelle für ein modernes Naturschutzmanagement

Dr. Boris Schröder
AG Landschaftsökologie
Carl-von-Ossietzky Universität Oldenburg
Postfach 2503 D-26111 Oldenburg
Tel 0441 / 798-39 18 Fax 0441 / 798-56 59
boris.schroeder@uni-oldenburg.de

Zusammenfassung

Habitatmodelle stellen eine Möglichkeit dar, die Prognose der Umweltauswirkungen von Eingriffen oder von Kompensations- und Pflegemaßnahmen in der Umweltplanung und im Naturschutzmanagement zu verbessern. Sie können dazu beitragen, Transparenz, Nachvollziehbarkeit und Objektivität in der Planung zu erhöhen und liefern damit einen wichtigen Beitrag für ein modernes Naturschutzmanagement. Ziel der Habitatmodellierung ist es, die Beziehung zwischen Umweltbedingungen und Habitatansprüchen von Arten zu formalisieren. Auf der Grundlage einfach zu erhebender biotischer und abiotischer Schlüsselfaktoren erlauben die Modelle, die Habitatqualität von Biotopen für ausgewählte Arten zu quantifizieren und das Vorkommen bzw. die räumliche Verteilung dieser Arten vorherzusagen.

Der Beitrag benennt Grundlagen und Methoden der Habitatmodellierung, diskutiert die Leistungsfähigkeit von Habitatmodellen und liefert eine umfangreiche Literaturübersicht.

Beispiele aus dem BMBF-Verbundprojekt „Ökosystemmanagement für Niedermoore“ erläutern die Anwendung von mittels logistischer Regression erstellten Habitatmodellen wie auch von ROC-Kurven zur Modellüberprüfung in planungsrelevanten Fragestellungen. Sie behandeln die Auswirkungen verschiedener Datenerhebungsintensitäten auf die Modellgüte, die Bewertung von Nutzungsszenarien und die Verwendung von Habitateignungskarten als Grundlage für eine Habitatkonnektivitätsanalyse.

1 Einleitung – Habitatmodelle und ihre Anwendung im Naturschutzmanagement

Die Prognose der Umweltauswirkungen von Eingriffen oder von Kompensations- und Pflegemaßnahmen stellt in der Umweltplanung und im Naturschutzmanagement nach wie vor eines der großen Probleme dar (Kleyer et al. 1999/2000). Wenngleich oftmals empirisch abgesicherte und quantitative verwertbare Ergebnisse der ökologischen Forschung zur Prognose von Umweltauswirkungen auf Fauna und Flora nicht in ausreichendem Maße vorliegen (Schweppe-Kraft 1994), finden sich Planer dennoch stets in der Zwangslage, entsprechende Beurteilungen vornehmen zu müssen. Hierbei bedienen sie sich häufig

ordinaler Abschätzungen der Beeinträchtigungsintensität und Analogieschlüsse (Köppel et al. 1998).

Ein Verfahren, Transparenz, Nachvollziehbarkeit und Objektivität für diese bislang nur unzureichend realisierte Aufgabe der Prognose in der Planung (z.B. in Umweltverträglichkeitsstudien oder Pflege- und Entwicklungsplänen) zu erhöhen, ist die Verwendung von Habitatmodellen. Habitatmodelle können damit einen wichtigen Bestandteil der modernen Naturschutzbiologie und des Umweltmanagements darstellen (Morrison et al. 1998). Sie formalisieren die Beziehung zwischen Umweltbedingungen und Habitatansprüchen von Arten, indem sie auf der Grundlage einfach zu erhebender biotischer und abiotischer Schlüsselfaktoren die Habitatqualität von Biotopen für ausgewählte Arten quantifizieren (Kleyer et al. 1999/2000; Schröder und Richter 1999/2000) und das Vorkommen bzw. die räumliche Verteilung dieser Arten prognostizieren (z.B. Tucker et al. 1997; Massolo und Meriggi 1998; Peeters und Gardeniers 1998). Zudem tragen Habitatmodelle zur Analyse der Umweltfaktoren bei, welche die Verteilung der Arten beeinflussen (z.B. Austin et al. 1996; Kuhn und Kleyer 1999/2000) und ermöglichen die Charakterisierung von Optimalhabitaten (z.B. Herr und Queen 1993; Nadeau et al. 1995; Freeman et al. 1997; Schröder 2000). So können auf der Ebene von Zielarten Landschaftsräume hinsichtlich ihrer Eignung als Habitat bewertet (z.B. Brooks 1997; Riitters et al. 1997; Boone und Krohn 1999) und damit auch die Auswirkungen bestimmter Managementmaßnahmen analysiert und prognostiziert werden (Plachter und Foeckler 1991; Usher und Erz 1994). Auf diese Weise ermöglichen Habitatmodelle das Eingehen statistischer, objektivierbarer Methoden in planungsrelevante Bereiche des Umweltmanagements (z.B. Milsom et al. 2000). Weitere Anwendungen der Habitatmodellierung sind beispielsweise die Entwicklung von geeigneten Managementmaßnahmen zum Schutz der entsprechenden Arten (Genard und Lescourret 1992; Lindenmayer et al. 1993; Austin und Meyers 1996), die Bewertung von Auswirkungen derartiger Maßnahmen (Lindenmayer et al. 1991; Lavers und Haines-Young 1996; Schröder 2000) oder die Unterstützung bei der Auswahl geeigneter Wiederansiedlungsflächen (Reading et al. 1996; Mladenoff et al. 1999).

2 Grundlagen der Habitatmodellierung

Ziel der Habitatmodellierung ist die Beantwortung der beiden folgenden Fragen:

- Welche Biotope sind als Habitate geeignet?
- Aufgrund welcher Ausstattung der Biotope bzw. welcher Habitatansprüche der Arten ist das so?

Habitatmodelle liefern flächenscharfe Prognosen der Verteilung einer Art oder Artengruppe im Raum. Sie sind aber nicht dynamisch, da sie aus einzelnen „schlaglichtartigen“ Erhebungen abgeleitet werden (Rotenberry 1986; Gustafson 1998). Eine Abbildung der Populationsdynamik verbunden mit Aussagen zu Populationsgrößen wird erst durch die Verknüpfung mit populationsdynamischen Ansätzen zu räumlich expliziten Simulationsmodellen möglich (z.B. Akçakaya et al. 1995; Wahlberg et al. 1996; Schröder 2000). Eine analoge Verknüpfung von Habitatmodellen mit Modellen zur Ausbreitungsdynamik zeigen die Arbeiten von Collingham et al. (2000) und Wadsworth et al. (2000).

Unterschiedliche Biotope können im Lebenszyklus der Tiere verschiedene Funktionen haben, so z.B. als Fortpflanzungs- oder Nahrungshabitate (s. Shirvell 1989; Turner et al. 1994). Die Besiedlung der Flächen ist also nicht ausschließlich von der im Modell erfaßbaren, aus der abiotischen und biotischen Flächenausstattung abgeleiteten Habitatqualität, sondern auch von anderen Faktoren abhängig (Schamberger und O'Neil 1986). Eine Vielzahl von Variablen ist potentiell dazu geeignet, das Vorkommen der Arten zu erklären. Hierzu zählen neben den geologischen, topographischen und edaphischen Habitatfaktoren (Austin et al. 1996; Velázquez & Heil 1996; Baker & Coon 1997; Lamouroux et al. 1998), klimatische Faktoren (Thomas 1993; Thomas et al. 1994), biotische Habitatfaktoren wie z.B. Prädation (Reading et al. 1996), Parasiten (Balcom und Yahner 1996) oder Konkurrenz (Massolo und Meriggi 1998), die Landnutzung und ihre Entwicklung (Verboom et al. 1991; Knick und Rotenberry 2000), die Landschaftsstruktur und -heterogenität (Fahrig und Johnson 1998) sowie die Vernetzung oder Verinselung der Landschaft (Adler und Wilson 1985; Dennis et al. 1998; Kuhn und Kleyer 1999/2000). All diese Faktoren beeinflussen die Populationsparameter wie Fekundität oder Mortalität und damit die räumliche Verteilung von Populationen bzw. Metapopulationen (z.B. Akçakaya et al. 1995; Akçakaya und Atwood 1997). Allerdings ist nur ein kleiner Ausschnitt dieser Einflußgrößen – die o.g. Schlüsselfaktoren – im Planungsrahmen erhebbar. So beruht die Modellierung auf der Prämisse, daß die ausgewählten Schlüsselfaktoren diejenigen Habitateigenschaften, welche für die Habitatwahl der Arten wichtig sind und den Ansprüchen der Arten an ihren Lebensraum entsprechen, hinreichend gut charakterisieren.

Nicht alle Arten versprechen gleichermaßen gute Prognosegüten; besonders verlässlich sind Modelle für Zielarten (Meyer-Cords und Boye 1999), die spezifische Habitatansprüche haben, eine geringe Mobilität aufweisen und zudem eine hohe Findungsrate im Gelände garantieren (Pirkl und Riedel 1991; Hovestadt et al. 1994). Solcherart stenotope Arten mit hohem Spezialisierungsgrad und hohen ökologischen Ansprüchen sind in ihrem Vorkommen auf

bestimmte Standorttypen beschränkt und deshalb oftmals besonders wertgebend im Sinne des Naturschutzes (Vogel et al. 1996; Köppel et al. 1998).

3 Methoden der Habitatmodellierung

Die Verwendung von Habitatmodellen wurde vom U.S. Fish & Wildlife Service (1981) mit der Entwicklung von Habitateignungsindex-Modellen (*habitat suitability index-models / HSI-models*) erstmals in der Planung institutionalisiert, und zwar als Teil der sog. *habitat evaluation procedure / HEP*; U.S. Fish & Wildlife Service 1980). Anfangs basierten die HSI-Modelle eher auf Expertenwissen und allgemeinen Aussagen zu Habitatpräferenzen der jeweiligen Art (z.B. Schroeder 1982; Conway und Martin 1993; Reading et al. 1996).

Im Zuge der allgemeinen Verfügbarkeit geeigneter Software wurden dann verstärkt statistische Verfahren zur quantitativen Analyse empirischer Daten und Modellbildung eingesetzt (Brennan et al. 1986; Morrison et al. 1998) und Wert auf die Validierung der Modelle anhand empirischer Daten gelegt (z.B. Capen et al. 1986; Fielding und Haworth 1995; Prosser und Brooks 1998). Hierbei werden i.e.L. Präsenz-Absenz-Daten analysiert, was zwar einen Informationsverlust gegenüber der Verwendung von Abundanz- oder Dichtedaten bedeutet, aber den Vorteil hat, daß diese weniger fehlerbehaftet (Mühlenberg 1993) und leichter zu beschaffen sind (Kuhn 1998).

Zur Habitatmodellierung auf Grundlage von Präsenz-Absenz-Daten ist insbesondere die logistische Regression geeignet (Hosmer und Lemeshow 1989; Trexler und Travis 1993; Jongman et al. 1995). Sie ermöglicht die Schätzung von "Präsenz-Absenz-Responsekurven" (Peeters und Gardeniers 1998), welche die Vorkommenswahrscheinlichkeit einer Art als Regressionsfunktion von Umweltvariablen beschreiben (z.B. Fielding und Haworth 1995; Özesmi und Mitsch 1997; Collingham et al. 2000). Die geschätzte abhängige Variable ist dann als Habitateignung interpretierbar und nichtlinear von den Habitatfaktoren abhängig:

$$\text{logit}[P(\bar{x})] = \ln\left(\frac{P(\bar{x})}{1 - P(\bar{x})}\right) = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_k x_k \Leftrightarrow P(\bar{x}) = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_k x_k}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_k x_k}} = \frac{1}{1 + e^{-(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_k x_k)}}$$

mit Vorkommenswahrscheinlichkeit $P(\bar{x})$, der Ausprägung der Habitatfaktoren \bar{x} und den Regressionskoeffizienten β_i . "Optimumkurven" zur Nischencharakterisierung können durch Hinzufügung quadratischer Terme modelliert werden (Jongman et al. 1995; Peeters und Gardeniers 1998; s. Abb. 1).

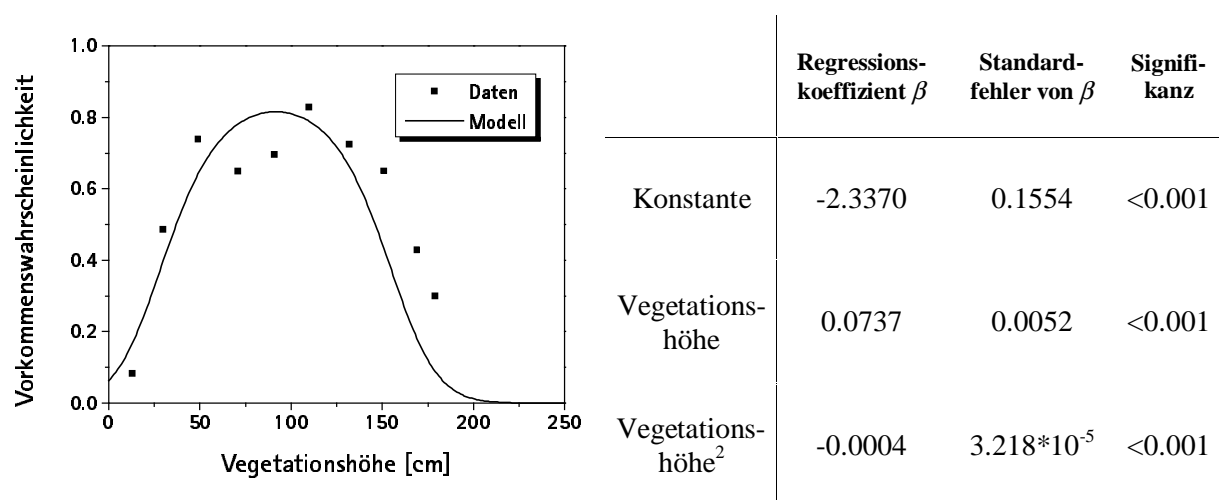


Abb. 1: Univariates Habitatmodell zur Abschätzung der Vorkommenswahrscheinlichkeit der Kurzflügeligen Schwertschrecke in Abhängigkeit von der Vegetationshöhe (Schröder 2000). Die Präsenz-Absenz-Daten sind in Abb. 1 zu Mittelwerten für Vegetationshöhenklassen zusammengefaßt.

Die Auswahl der erklärenden Variablen im Modell wird aufgrund der statistischen Signifikanz und des biologischen Erklärungsgehalts der Habitatfaktoren getroffen (Noon 1986; Austin et al. 1990; Morrison et al. 1998). Neben metrischen Variablen können in die logistische Regression auch kategorische Variablen einfließen, wenn sie als dichotome Dummy-Variablen codiert werden (z.B. Nadeau et al. 1995).

Neben dieser Methode der Habitatmodellierung finden sich in der aktuellen Literatur auch noch weitere statistische Ansätze, wie beispielsweise die Diskriminanzanalyse (Block et al. 1998; Corsi et al. 1999; Dennis und Eales 1999), *general additive models/GAM* (Yee und Mitchell 1991; Austin und Meyers 1996; Maravelias und Reid 1997), *classification and regression trees* (z.B. Iverson und Prasad 1998; De'ath und Fabricius 2000), Bayes-Statistik (Pereira und Itami 1991; Tucker et al. 1997) oder Ansätze aus dem Bereich der Künstlichen Intelligenz, wie beispielsweise die Fuzzy Logik (Schröder 1997) oder Künstliche Neuronale Netze (Mastrorillo et al. 1997; Blackard und Dean 1999; Manel et al. 1999a; Manel et al. 1999b).

3.1 Validierung

Wann immer Modelle in der Ökosystemanalyse eingesetzt werden, ist die Modellvalidierung, d.h. die Überprüfung der Zuverlässigkeit der Modellaussagen und des Gültigkeits- und adäquaten Anwendungsbereiches, ein Aspekt von großer Bedeutung (Caswell 1976; Jørgensen 1994). Das gilt in besonderem Maße in der Naturschutzbiologie und im Ökosystemmanagement (Poethke und Wissel 1994), bei denen Modellergebnisse Grundlage wich-

tiger Handlungsentscheidungen mit teilweise unwiderruflichen Konsequenzen sein können, die oftmals auf Grundlage begrenzter Informationen und noch dazu unter Zeitdruck getroffen werden müssen (Soulé 1986; Maguire 1991; Meffe und Carroll 1994). Die Validierung ist hier unverzichtbarer Bestandteil des Modellierungsprozesses (Fielding und Haworth 1995; Morrison et al. 1998), da man sich mit gefährdeten Ökosystemen oder Spezies und mit kritischen Schwellenwertphänomenen wie dem Aussterben beschäftigt (With und Crist 1995; Bascompte und Solé 1996). Da in der Naturschutzbiologie und im Ökosystemmanagement allgemein Entscheidungen unter Vorhandensein von z.T. erheblichen Unsicherheiten getroffen werden müssen (Maguire 1991; Nichols et al. 1995; De Leo und Levin 1998), ist es erforderlich, die Zuverlässigkeit der mathematischen Modelle möglichst genau zu quantifizieren, um zumindest diese Quelle der Unsicherheit in der Anwendung berücksichtigen zu können.

Zu bedenken ist bei der Anwendung von Habitatmodellen in der Planung stets, daß auf der Datengrundlage eines Untersuchungsgebietes und eines Untersuchungsjahres erstellte Modelle nur Aussagen erlauben, die räumlich und zeitlich auf die der Modellierung zugrundeliegenden Daten begrenzt sind, wenn ihre Übertragbarkeit nicht untersucht und festgestellt wurde (Fielding und Haworth 1995). Um diese lokale Aussagekraft der entwickelten Modelle in Richtung allgemeiner Aussagen zu erweitern, bedarf es ihrer Validierung in räumlicher und zeitlicher Dimension (Verbyla und Litaitis 1989; Schröder und Richter 1999/2000).

3.2 Klassifikation und Klassifikationsfehler

Teil einer solchen Validierung ist immer die Bewertung der – mit welchem Verfahren auch immer – erstellten Modelle, für die zum einen statistische Kenngrößen wie der erklärte Anteil der Gesamtvarianz zum anderen aber auch die Güte der Klassifikation, d.h. der Anteil korrekt vorhergesagter Vorkommen und Nichtvorkommen hinzugezogen werden (z.B. Fielding und Bell 1997).

Die Klassifikation ist gleichbedeutend mit einer Abgrenzung von Habitaten auf einer Karte, bei der ein Schwellenwert der Vorkommenswahrscheinlichkeit gewählt werden muß, ab dem ein Biotop als Habitat angesehen wird. Mittels einer Klassifikationsregel werden aus den vorhergesagten Vorkommenswahrscheinlichkeiten dichotome Vorkommensprognosen abgeleitet, die mit den Beobachtungen verglichen werden können (Lindenmayer et al. 1991; Pearce et al. 1994; Fielding & Bell 1997). Die Klassifikationsraten, d.h. die Belegungen der

Klassifikationsmatrix, sind dabei stark vom gewählten Klassifikationsschwellenwert abhängig (Hosmer & Lemeshow 1989; Schröder und Richter 1999/2000).

Bei jeder Klassifikation können zwei Fehler begangen werden, die inhaltlich unterschieden werden müssen:

- Falsche Vorkommensprognosen – d.h. Prognose = Präsenz bei beobachteter Absenz, gleichbedeutend mit einem Fehler 1. Art (Morrison et al. 1998) – können beispielsweise dadurch entstehen, daß nicht alle potentiell geeigneten Habitate besetzt sind (Fielding und Haworth 1995; Dennis und Eales 1999). Weitere mögliche Gründe sind, daß das Modell mindestens einen qualitätsmindernden Faktor nicht berücksichtigt, oder daß es die Bedingungen, die für ein Vorkommen notwendig sind, unzureichend beschreibt. Außerdem lassen sie sich durch Fehler bei der Datenaufnahme, d.h. nicht gefundene Individuen, erklären. Da ein tatsächliches Nichtvorkommen methodisch nicht so sicher festzustellen ist wie ein Vorkommen (Helms 1997), kann ein Fehler 1. Art nicht so schwerwiegend bewertet werden.
- Falsche Nichtvorkommensprognosen – Prognose = Absenz bei beobachtetem Vorkommen, d.h. Fehler 2. Art (Morrison et al. 1998) – können ebenfalls in einem unzureichenden Modell begründet sein, welches mindestens einen qualitätsfördernden Faktor nicht berücksichtigt. Auch wandernde, einzelne Individuen in einem eigentlich ungeeigneten Habitat können einen solchen Fehler verursachen.

Die Auswirkungen der beiden möglichen Fehler hängen von der Modellanwendung ab:

- Fehler 1. Art sollten dann minimiert werden, wenn durch Modellfehler – z.B. bei einer geplanten Verbesserung der Umweltbedingungen für potentiell geeignetes Habitat – erhöhte Kosten verursacht werden (Morrison et al. 1998).
- Fehler der 2. Art sind immer dann kritisch, wenn bei geplanten Eingriffen in die Landschaft fehlerhaft als ungeeignet klassifizierte Habitate dem Eingriff zum Opfer fallen (Kuhn 1998; Morrison et al. 1998).

3.3 Bewertung mittels ROC-Kurven

Um Schwierigkeiten bei der – letztlich beliebigen (Schröder und Richter 1999/2000) – Wahl eines Klassifikationsschwellenwertes zu umgehen, wird in einigen aktuellen Arbeiten zur Habitatmodellierung (Fielding und Bell 1997; Manel et al. 1999b; Pearce und Ferrier 2000; Schröder 2000) eine unabhängige Bewertung auf Grundlage der sog. *receiver-operating-characteristic*-Kurve, kurz: ROC-Kurve (Hanley und McNeil 1982; Zweig und Campbell 1993) durchgeführt. Eine solche ROC-Kurve entspricht einem Streudiagramm, in dem die Sensitivität (Anteil korrekt prognostizierter Vorkommensbeobachtungen), gegen den Term

[1-Spezifizität] (1-Anteil korrekt prognostizierter Nichtvorkommensbeobachtungen) für sämtliche Klassifikationsschwellenwerte aufgetragen wird (Pearce und Ferrier 2000; vgl. Abb. 2).

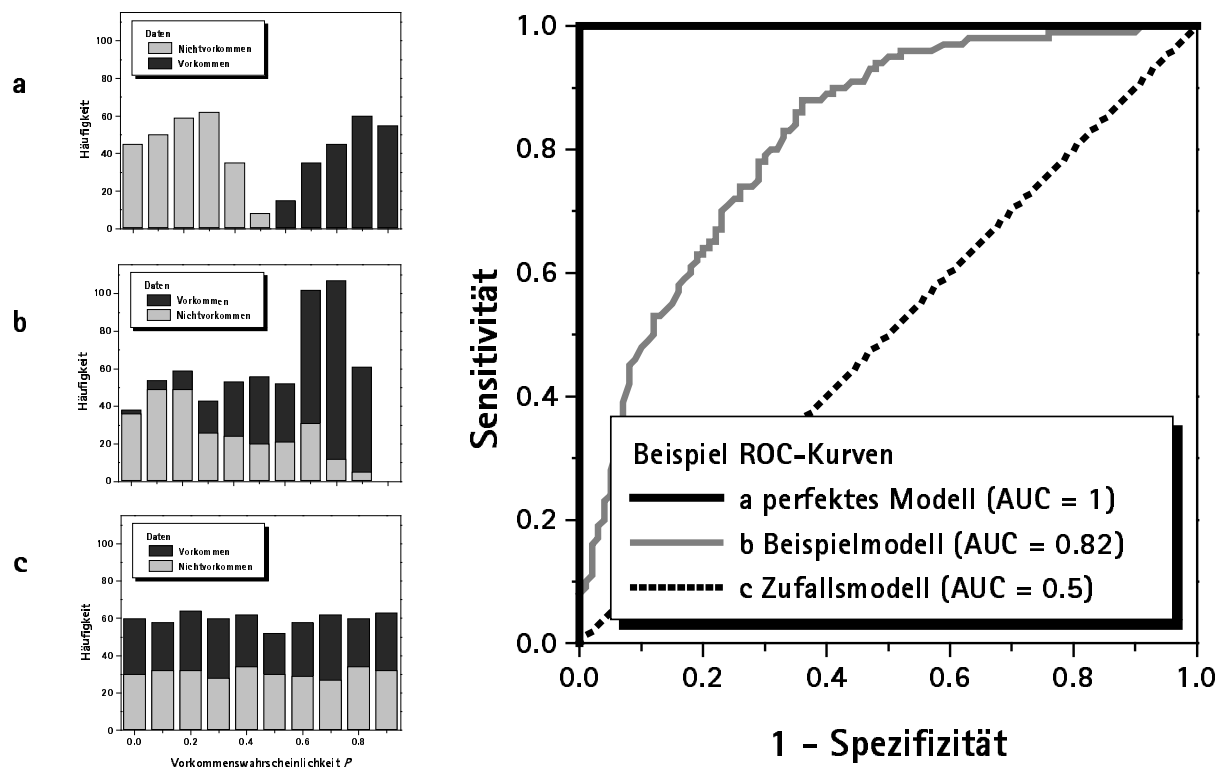


Abb. 2: Beispiele für Klassifikationsdiagramme (Histogramme geschätzter Vorkommenswahrscheinlichkeiten mit je nach tatsächlicher Inzidenz eingefärbten Balken) und die dazugehörigen *receiver-operating-characteristic* (ROC-) Kurven.

Die Fläche unter der ROC-Kurve (*AUC – area under curve*) ist dann ein integrierendes Gütemaß, welches die Eignung des Modells zur Klassifizierung beschreibt. Sie kann Werte zwischen 0.5 (für ein Null- oder Zufallsmodell) und 1 (bei perfekter Trennung zwischen den Gruppen) annehmen (Murtaugh 1996). Ein Wert von $AUC = 0.75$ bedeutet, daß in 75% aller Fälle für eine zufällig gewählte Untersuchungsfläche mit nachgewiesenem Vorkommen eine größere Vorkommenswahrscheinlichkeit geschätzt wurde, als für eine zufällig gewählte Untersuchungsfläche mit Nichtvorkommen (Fielding und Bell 1997).

4 Beispiele für Anwendungen von Habitatmodellen

Im folgenden sollen drei Beispiele die Anwendung von Habitatmodellen wie auch der ROC-Kurven zur Modellüberprüfung in planungsrelevanten Fragestellungen erläutern:

- Abschätzung der Auswirkung verschiedener Datenerhebungsintensitäten auf die Modellgüte
- Beispiel für die Habitatmodelle bei der Bewertung von Nutzungsszenarien
- Habitat-eignungskarten als Grundlage für eine Habitatkonnektivitätsanalyse

Diese Beispiele beziehen sich auf Modelle, die im BMBF-Verbundprojekt "Ökosystemmanagement für Niedermoore" für die Kurzflügelige Schwertschrecke *Conocephalus dorsalis* (Orthoptera: Tettigoniidae) (Latreille, 1804) in den norddeutschen Niedermooren Drömling und Rhinluch entwickelt wurden (s. Richter et al. 1997; Schröder 2000).

4.1 Auswirkung verschiedener Datenerhebungsintensitäten auf die Modellgüte

Für eine Anwendung in der Planung ist es von großem Interesse, abschätzen zu können, wie stark sich die Verwendung verschiedener Habitatfaktoren auf die Modellgüte auswirkt.

Hierbei geht es um die Frage, welche Faktoren erhoben werden müssen, d.h. welcher – letztlich finanzielle – Aufwand betrieben werden muß, um ein Modell erstellen zu können, welches bestimmten Ansprüchen an die Zuverlässigkeit genügt.

Abb. 3 zeigt die ROC-Kurven von Modellen, die für die Kurzflügelige Schwertschrecke im Drömling auf Grundlage unterschiedlicher Datenebenen entwickelt wurden. Das einfachste Modell berücksichtigt lediglich die Daten einer Biotoptypenkartierung und beruht damit auf einer Kartierung, die zum Standardrepertoire von Planungen wie z.B. Umweltverträglichkeitsstudien gehört. Darüber hinaus bezieht das zweite Modell zusätzlich während der Heuschreckenkartierung erhebbare, einfache Habitatfaktoren ein, das dritte zusätzlich die Daten einer Vegetationsstrukturkartierung und das vierte schließlich die räumliche Konfiguration und die Nachbarschaftsverhältnisse der Habitate. Die letzten beiden Datenebenen werden auch jeweils allein betrachtet (5+6).

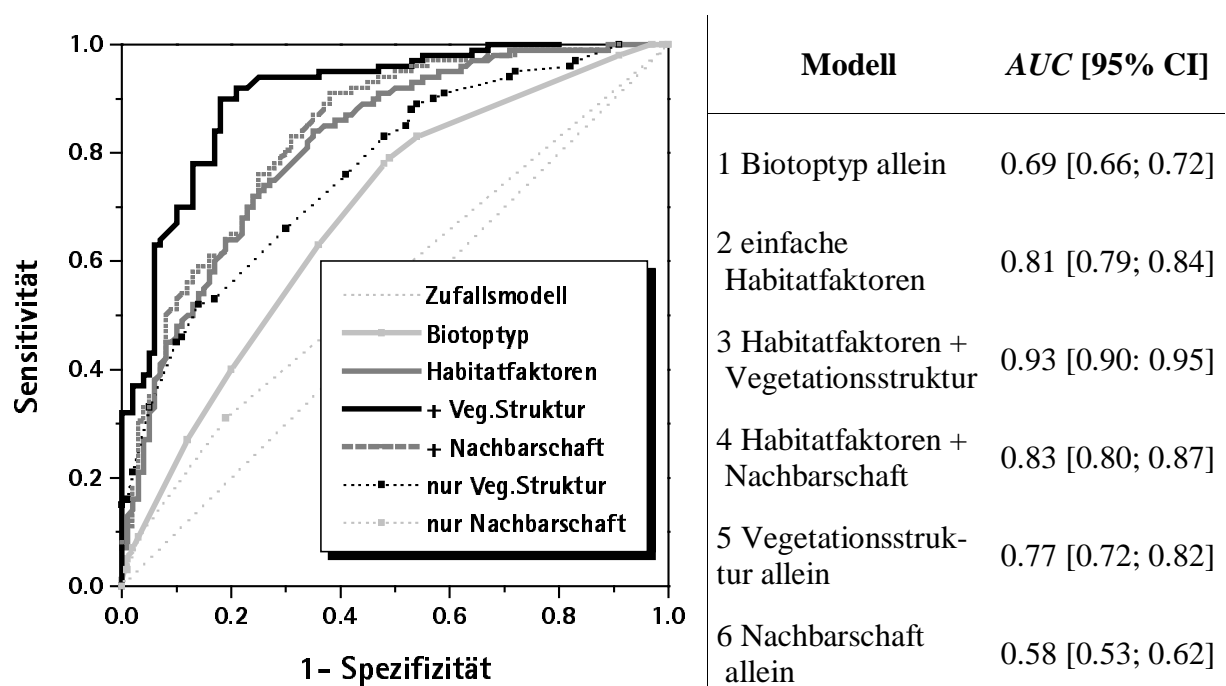


Abb. 3: ROC-Kurven von Habitatmodellen für Kurzflügelige Schwertschrecke, *Conocephalus dorsalis*, im Drömling, die auf der Basis unterschiedlicher Daten geschätzt wurden.

Wie die Tabelle der zugehörigen AUC-Werte zeigt, erreicht die Prognosegüte erst nach Einbeziehung der im Zuge der Heuschreckenkartierung mit relativ gering gehaltenem Erfassungsaufwand (s. Helms 1997) erhobenen Habitatfaktoren ein zufriedenstellendes Niveau (vgl. Murtaugh 1996). Werden zusätzlich die – vergleichsweise kostspieligen, aber eine sehr gute Charakterisierung der mikroklimatischen Gegebenheiten ermöglichenden – Daten aus der Vegetationsstrukturkartierung hinzugezogen, so verbessert sich das Modell nochmals und ermöglicht nunmehr sehr zuverlässige Prognosen. Im Gegensatz dazu verbessert die zusätzliche Berücksichtigung der Nachbarschaftsverhältnisse, d.h. die Ausnutzung der räumlichen Autokorrelation zur Vorkommensvorhersage (vgl. Smith 1994), die Prognosegüte nicht signifikant.

Im Planungsrahmen zu bewerkstelligen ist allein die Erhebung der Habitatfaktoren für die ersten beiden Modelle, wohingegen eine Vegetationsstrukturkartierung hierfür zu aufwendig und zu teuer wäre und die in anderen Zusammenhängen vielleicht erfolversprechende (s. Augustin et al. 1996) Analyse der Nachbarschaftsverhältnisse nicht ohne eine ebenfalls aufwendige GIS-Analyse durchzuführen wäre. Dennoch können für viele Arten mit Hilfe des GIS angemessene Modelle auf weitestgehend allgemein verfügbarer Datengrundlage erstellt werden, wie z.B. die Arbeiten von Herr & Queen (1993), Austin et al. (1996), McGregor (1998) oder Kuhn (1998) zeigen; sie verwenden Satellitenbilder, aus denen sie

Habitatfaktoren abgeleitet werden. Im Rahmen der Eingriffsplanung werden darüber hinaus vielfach weitere Untersuchungen zum Boden, zur Vegetation, zum Klima etc. durchgeführt, die in Karten der Habitatfaktoren umgesetzt werden können (Kleyer et al. 1999/2000; Kuhn und Kleyer 1999/2000).

Ebenfalls auf Grundlage der ROC-Kurven kann die Güte von Modellübertragungen in Raum und Zeit getestet werden (s. Schröder 2000). Daß ein Habitatmodell übertragbar ist, bedeutet dann, daß der bei Übertragung auf ein anderes Untersuchungsgebiet oder –jahr erhaltene AUC-Wert signifikant besser ist, als der eines Zufalls- oder Nullmodells (Beck und Shultz 1986). Eine vergleichbare Anwendung der ROC-Kurven zur Analyse des Schirmeffektes (Launer und Murphy 1994; New 1995; Simberloff 1998) von Zielarten im Naturschutz zeigen Bonn und Schröder (im Druck). Für die auf einer kleinen räumlichen Skala untersuchte Carabidenfauna eines Auwaldes an der Elbe (Antvogel und Bonn im Druck) weisen die Ergebnisse von Modellübertragungen der Zielarten-Modelle auf die repräsentierte Artengruppe darauf hin, daß die Zielart einen Schirmeffekt für die durch sie charakterisierten Laufkäfer aufweist. Eine solche Analyse des Schirmeffektes ist dann von großem Interesse, wenn – wie in der Planung häufig – mit einzelnen Zielorganismen gearbeitet wird, welche für bestimmte Leitbilder und die mit ihnen in Verbindung gebrachten Gemeinschaften stehen sollen (Pirkl und Riedel 1991; Reck 1993; Altmoss 1998).

4.2 Beispiel für den Einsatz von Habitatmodellen bei der Bewertung von Nutzungsszenarien

Um Habitatmodelle auf Grundlage der einfachen Habitatfaktoren für die Prognose der Auswirkung von Nutzungsänderungen zu verwenden, wurde nach einem in Zusammenarbeit mit den Vegetationsstrukturkartierern und Botanikern des BMBF-Projektes „Ökosystemmanagement für Niedermoore“ entwickelten Schema (s. Schröder 2000) für die am häufigsten im Drömling kartierten Biotoptypen eine Entwicklungsprognose für je ein Extensivierungs- und ein Intensivierungsszenario über einen Zeithorizont von einigen Jahren erstellt. Die für diese Szenarien erhaltenen Karten der Vorkommensprognose für die Kurzflügelige Schwertschrecke zeigt Abb. 4. Hierfür wurde ein Klassifikationsschwellenwert von $P_{krit} = 0.5$ angenommen, d.h. Biotope wurden bei einer Vorkommenswahrscheinlichkeit ≥ 0.5 als Habitate klassifiziert.



Abb. 4: Vorkommensprognosen für die Kurzflügelige Schwertschrecke, *Conocephalus dorsalis*, im Drömling (schwarz: geeignete Habitate mit Vorkommenswahrscheinlichkeit ≥ 0.5 , weiß: ungeeignete Habitate mit Vorkommenswahrscheinlichkeit < 0.5); a: Status-Quo; b: Extensivierungs- und c: Intensivierungsszenario.

Möchte man die in Abb. 4 durch veränderte Nutzung variierten Habitatqualitäten quantifizieren, so bieten sich die in der *habitat evaluation procedure* / HEP des U.S. Fish & Wildlife Service (1980) eingeführten Habitateinheiten (*habitat units*) an; sie bezeichnen das Produkt zwischen den Vorkommenswahrscheinlichkeiten und der Fläche des zugehörigen Habitats (Tab. 1). Zum Vergleich sind in Tab. 1 auch die für die Szenarien errechneten Veränderungen der Habitatflächen aufgeführt, die sich bei Anwendung des Klassifikationsschwellenwertes $P_{krit} = 0.5$ ergeben.

Tab. 1: Summe der Habitateinheiten (Vorkommenswahrscheinlichkeit * Habitatfläche) bzw. der Habitatflächen bei $P_{krit} = 0.5$ für die Nutzungsszenarien für die Kurzflügelige Schwertschrecke, *Conocephalus dorsalis*, relativ zum Status-Quo (=100%).

	Extensivierung	Intensivierung
Habitateinheiten rel. zum Status Quo [%]	155	86
Habitatfläche ($P_{krit} = 0.5$) rel. zum Status Quo [%]	332	41

Hinsichtlich der Habitateinheiten ergibt sich für *C. dorsalis* ein klares Bild, das für den Anteil geeigneter Habitatfläche sogar noch deutlicher ausfällt: die Extensivierung führt bei Durchführung im gesamten Untersuchungsgebiet zu mehr als einer Verdreifachung der Fläche mit einer Vorkommenswahrscheinlichkeit größer als 0.5, die Intensivierung verringert sie um mehr als die Hälfte.

4.3 Habitateignungskarten als Grundlage für die Habitatkonnektivitätsanalyse

Visualisiert man die mittels der Modelle geschätzten Vorkommenswahrscheinlichkeiten mit Hilfe eines GIS räumlich explizit, so erhält man Habitateignungskarten (ähnlich den Prognosekarten in Abb. 4). Diese stellen die Grundlage weitergehender Analysen und Modellierungen dar, wie z.B. der räumlich expliziten Modellierung der Populations- (vgl. Akçakaya et al. 1995; Akçakaya und Atwood 1997; Schröder 2000) oder der Ausbreitungsdynamik (z.B. Söndgerath und Schröder subm.; Wadsworth et al. 2000).

Habitateignungskarten erlauben es, die Struktur einer Landschaft – hier des Drömlings – aus der „Perspektive“ bzw. basierend auf den Habitatansprüchen der Zielart – hier *C. dorsalis* – mittels einer Habitatkonnektivitätsanalyse zu untersuchen (vgl. Keitt et al. 1997; With et al. 1997). Ziel dieser Analyse ist in erster Linie die skalenabhängige Quantifizierung der Habitatvernetzung. Auf ihrer Grundlage können Trittsteinhabitats (*stepping stones*; Jeschke und Fröbe 1994; Keitt et al. 1997) identifiziert und die Auswirkungen von als Ausbreitungsbarrieren wirkenden landschaftszerschneidenden Maßnahmen auf die Habitatvernetzung quantifiziert werden.

Die Habitatkonnektivitätsanalyse beruht auf einem Ansatz von Keitt et al. (1997). Basierend auf der Perkolations- (Stauffer 1985) und der Theorie der Landschaftsgraphen (Cantwell und Forman 1993) liefert sie mit der Korrelationslänge (*correlation length*) eine mathematische Repräsentation von Habitatkonnektivität und damit einen aussagekräftigen Landschaftsindex (Gardner et al. 1993). Die Korrelationslänge ist zu interpretieren als ein für die gesamte Karte berechnetes Durchschnittsmaß der Distanzen, über welche die Habitate verbunden sind (Gardner et al. 1993). Je größer ihr Wert, desto größer ist auch die durchschnittliche Ausbreitungsdistanz, die ein zufällig in der Landschaft plaziertes Individuum zurücklegen kann, bevor es eine Habitatgrenze erreicht (Keitt et al. 1997).

Eine für die in Abb. 4 dargestellten Prognosen für Nutzungsszenarien durchgeführte Konnektivitätsanalyse ergibt bei einer kritischen maximalen Habitatdistanz von 10 m unter Berücksichtigung der Gräben und Ausbreitungsbarrieren folgende Korrelationslängen: Status Quo: $C = 513$ m, Extensivierungsszenario: $C = 673$ m und Intensivierungsszenario: $C = 439$ m. Die Korrelationslängen bleiben beim Intensivierungsszenario trotz hoher Habitatverluste (vgl. Tab. 1) auf hohem Niveau, da die Grabenhabitate im Drömling, welche wichtige Ausbreitungs- und Rückzugshabitate der Heuschrecke darstellen und einen großen Beitrag zur Vernetzung der Habitate leisten, in diesem Szenario nicht stark beeinträchtigt werden (vgl. Abb. 4 und Schröder 2000).

5 Diskussion – Was können Habitatmodelle leisten?

Will man die hier vorgestellten Verfahren erfolgreich in der Praxis anwenden, gehört dazu auch eine Einschätzung dessen, was Habitatmodelle wirklich leisten können und was man nicht von ihnen erwarten darf. Habitatmodelle in der hier vorgestellten Form sind keine populationsdynamischen Modelle (Schamberger und O'Neil 1986). Sie geben keinerlei Aufschluß über Populationsgrößen, sondern nur über Inzidenzen. Außerdem sind sie statischer, nicht dynamischer Natur, d.h. sie beruhen auf einzelnen, stets schlaglichtartigen Erhebungen (Rotenberry 1986; Gustafson 1998). Die als erklärende Variablen im Modell zur Verfügung stehenden Umweltparameter können nur einen gewissen Teil der im gesamten Lebenszyklus der Arten wichtigen Habitateigenschaften abbilden (Schamberger und O'Neil 1986; Morrison et al. 1998), der zudem durch den pragmatischen Gesichtspunkt der leichten, schnellen und kostengünstigen Erhebbarkeit und das Modellierungsverfahren eingeschränkt ist (Duelli et al. 1990; Erdelen 1990). Die erhobenen „Schlüselfaktoren“ sind also immer nur mehr oder weniger sinnvolle Annäherungen an die real wirksamen Prozesse (Smith 1994). Im Allgemeinen ist davon auszugehen, daß ein gut ausgebildeter lokaler Experte die Modelle in

der Prognosegüte übertreffen kann (Fielding und Haworth 1995). Solcherart nicht formalisierte Bewertungen widersprechen aber dem Wunsch nach Objektivität in der Planung, dem man durch Verwendung von Habitatmodellen zu entsprechen wünscht (Morrison et al. 1998).

Dabei weisen Habitatmodelle aufgrund der Auswertung von Koinzidenzen grundsätzlich einen korrelativen, retrospektiven und beschreibenden Charakter auf, der für sich genommen kein näheres Verständnis der die Populationen kontrollierenden Prozesse benötigen würde (Hobbs und Hanley 1990). Um so wichtiger ist aber dieses Verständnis für die Erstellung sinnvoller Modelle. Deshalb sollte stets nicht nur eine Überprüfung der statistischen Signifikanz der Ergebnisse erfolgen, sondern auch die Sicherstellung des biologischen Aussagegehalts der Modelle durch einen Abgleich mit dem vorhandenen empirisch-experimentellen Wissen (Noon 1986). Nur dadurch erhalten die Modelle ihre Relevanz und können zum einen ihre prädiktive Rolle im Naturschutz (z.B. Fielding und Haworth 1995; Glozier et al. 1997) und zum anderen eine erklärende Rolle in der Ökologie spielen (vgl. Austin et al. 1990; Peeters und Gardeniers 1998).

Da die retrospektive Habitatanalyse stark von den zum Zeitpunkt der Datenerhebung herrschenden Bedingungen abhängt, zweifelt z.B. Rotenberry (1986) den prädiktiven Wert der Modelle für die Vorhersage bei veränderten Bedingungen an. Diese Zweifel können aber bis zu einem gewissen Grade behoben werden, wenn die Modellergebnisse immer mit autökologischen Artkenntnissen abgeglichen werden und die Modelle durch Modellübertragung auf unabhängige Daten, die in anderen Untersuchungsjahren und/oder -gebieten erhoben wurden, validiert werden können (vgl. Fielding und Haworth 1995; Schröder und Richter 1999/2000).

Vor dem pragmatischen Hintergrund der primären Modellanwendung in der Planungspraxis sind die erreichten Prognosegüten der Modelle von Interesse. Die in diesem Bereich zu lösenden Aufgaben sind zumeist durch die zwei Zielvorstellungen „Maximierung der Aussagekraft bei vorgegebenem Aufwand“ sowie „Minimierung des Aufwandes bei vorgegebenem Zuverlässigkeitsanspruch“ zu charakterisieren (Duelli et al. 1990). Diese pragmatische Ausrichtung bedingt, daß häufig Probleme mit vertretbarem Aufwand nicht so gelöst werden können, daß sie allen Ansprüchen der Wissenschaft genügen. So bleibt oftmals keine andere Wahl, als mit den in Bezug auf die Kenntnisse in den Spezialdisziplinen stark vereinfachten Modellen zufrieden zu sein: es gibt dann einfach keine besseren Modelle (Brooks 1997). Blaschke (1999) faßt dieses Dilemma mit den Worten zusammen: „*Lieber 10 realistische Habitatmodelle bei der Eingriffsplanung als ein einziges perfektes.*“

Es ist klar, daß bei dieser Beschränkung eine besondere Bedeutung der Abschätzung der *predictive power*, vor allem aber der Modellgültigkeit und -zuverlässigkeit zukommt (z.B. Hurley 1986; Marcot 1986; Fielding und Haworth 1995). Die vorgestellten Verfahren liefern dazu eine gute Grundlage.

Wenngleich einige der vorgestellten Methoden und Ansätze zumindest vorerst der ökologischen Forschung vorbehalten bleiben, so ist aber durchaus eine verbreitete Anwendung der Habitatmodelle in der Planung zu wünschen und zu erwarten. In vielen Fällen erhöht sich der Aufwand bzw. Umfang der Datenerhebung nicht oder nur geringfügig, vor allem wenn allgemein verfügbare Daten zur Modellierung hinzugezogen werden können (Kleyer et al. 1999/2000). Die Verwendung der Modelle wird dafür aber durch die Möglichkeit, transparentere, nachvollziehbare und objektivere Aussagen zu treffen, belohnt. Die dargestellten Beispiele zeigen, wie Habitatmodelle helfen können, die Prognosen der Auswirkungen von Szenarien sowie die Quantifizierung von Habitatvernetzung bzw. habitaterschneidender Maßnahmen auf solidere Füße zu stellen und damit wichtige Funktionen im modernen Naturschutzmanagement zu übernehmen.

Dank

Daniela Helms und Reinhold Kratz – BMBF-Verbundprojekt „Ökosystemmanagement für Niedermoore“ (Fördernr. 0339559) – erhoben die Freilanddaten im Drömling.

6 Literatur

- Adler, G.H. und Wilson, M.L. (1985): Small mammals on Massachusetts islands: the use of probability functions in clarifying biogeographic relationships.- *Oecologia* **66**: 178-186.
- Akçakaya, H.R. und Atwood, J.L. (1997): A habitat-based metapopulation model of the California Gnatcatcher.- *Conserv. Biol.* **11**: 422-434.
- Akçakaya, H.R., McCarthy, M.A. und Pearce, J.L. (1995): Linking landscape data with population viability analysis: management options for the helmeted honeyeater *Lichenostomus melanops cassidix*.- *Biol. Conserv.* **73**: 169-176.
- Altmoos, M. (1998): Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes regionalisierter Zielarten - dargestellt am Modellbeispiel des Biosphärenreservates Rhön.- *Laufener Seminarbeiträge* **8**: 127-156.
- Antvogel, H. und Bonn, A. (in press): Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest.- *Ecography*.
- Augustin, N.H., Mugglestone, M.A. und Buckland, S.T. (1996): An autologistic model for the spatial distribution of wildlife.- *J. Appl. Ecol.* **33**: 339-347.
- Austin, G.E., Thomas, C.J., Houston, D.C. und Thompson, D.B.A. (1996): Predicting the spatial distribution of buzzard *Buteo buteo* nesting areas using a GIS and remote sensing.- *J. Appl. Ecol.* **33**: 1541-1550.
- Austin, M.P. und Meyers, J.A. (1996): Current approaches to modelling the environmental niche of eucalypts: Implication for management of forest biodiversity.- *For. Ecol. Manage.* **85**: 95-106.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O. und Margules, C.R. (1990): Measurement of the realised qualitative niche: environmental niche of five *Eucalyptus* species.- *Ecol. Monogr.* **60**: 161-178.
- Baker, E.A. und Coon, T.G. (1997): Development and evaluation of alternative habitat suitability criteria for brook trout.- *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**: 65-76.
- Balcom, B.J. und Yahner, R.H. (1996): Microhabitat and landscape characteristics associated with the threatened allegheny woodrat.- *Conserv. Biol.* **10**: 515-525.

- Bascompte, J. und Solé, R.V. (1996): Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models.- *J. Anim. Ecol.* **65**: 465-473.
- Beck, J.R. und Shultz, E.K. (1986): The use of ROC curves in test performance evaluation.- *Arch. Pathol. Lab. Med.* **110**: 13-20.
- Blackard, J.A. und Dean, D.J. (1999): Comparative accuracies of artificial neural networks and discriminant analysis in predicting forest cover types from cartographic variables.- *Comp. Electr. Agricult.* **24**: 131-151.
- Blaschke, T. (1999): Habitatanalyse und Modellierung mit Desktop-GIS.- *In Umweltmonitoring und Umweltmodellierung - GIS und Fernerkundung als Werkzeuge einer nachhaltigen Entwicklung.* pp. 259-274. T. Blaschke (Hrsg.), Wichmann, Heidelberg.
- Block, W.M., Morrison, M.L. und Scott, P.E. (1998): Development and evaluation of habitat models for herpetofauna and small mammals.- *For. Sci.* **44**: 430-437.
- Bonn, A. und Schröder, B. (in press): Habitat models and their transfer for single- and multi-species groups: a case study of carabids in an alluvial forest.- *Ecography*.
- Boone, R.B. und Krohn, W.B. (1999): Modeling the occurrence of bird species: are the errors predictable?- *Ecol. Appl.* **9**: 835-848.
- Brennan, L.A., Block, W.M. und Gutiérrez, R.J. (1986): The use of multivariate statistics for developing habitat suitability index models.- *In Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates.* pp. 177-182. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Brooks, R.P. (1997): Improving habitat suitability index models.- *Wildl. Soc. Bull.* **25**: 163-167.
- Cantwell, M.D. und Forman, R.T.T. (1993): Landscape graphs: Ecological modeling with graph theory to detect configurations common to diverse landscapes.- *Landscape Ecol.* **8**: 239-255.
- Capen, D.E., Fenwick, J.W., Inkley, D.B. und Boynton, A.C. (1986): Multivariate models of songbird habitat in New England forests.- *In Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates.* pp. 171-177. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Caswell, H. (1976): The validation problem.- *In Systems analysis and simulation in ecology.* pp. 313-325. B.C. Patten (Hrsg.), Academic Press, New York.
- Collingham, Y.C., Wadsworth, R.A., Huntley, B. und Hulme, P.E. (2000): Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent.- *J. Appl. Ecol.* **37**: 13-27.
- Conway, C.J. und Martin, T.E. (1993): Habitat suitability for Williamson's sapsuckers in mixed-conifer forests.- *J. Wildl. Manage.* **57**: 322-328.
- Corsi, F., Dupre, E. und Boitani, L. (1999): A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning.- *Conserv. Biol.* **13**: 150-159.
- De Leo, G.A. und Levin, S.A. (1998): The multifacet aspects of ecosystem integrity.- *Conserv. Ecol.* [online] **1**: <http://www.consecol.org/Journal/vol1/iss1/art3>.
- De'ath, G. und Fabricius, K.E. (2000): Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis.- *Ecology* **81**: 3178-3192.
- Dennis, R.L.H. und Eales, H.T. (1999): Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullia* determined from geographical and ecological data.- *Biol. Conserv.* **87**: 295-302.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. und Sparks, T.H. (1998): The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L) (Lepidoptera: Satyrinae) on British and Irish offshore islands.- *Biodiv. Conserv.* **7**: 765-776.
- Duelli, P., Stader, M. und Katz, E. (1990): Minimalprogramm für die Erhebung, Aufbereitung und Darstellung zooökologischer Daten als Fachbeiträge zu Planungen am Beispiel ausgewählter Arthropodengruppen.- *In Möglichkeiten und Grenzen der Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen im Rahmen raumrelevanter Planungen.*- pp. 165-174. U. Riecken (Hrsg.), Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup.
- Erdelen, M. (1990): Minimalprogramm für die Erhebung, Aufbereitung und Darstellung zooökologischer Daten am Beispiel ornithologischer Beiträge zur Landschaftsplanung.- *In Möglichkeiten und Grenzen der Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen im Rahmen raumrelevanter Planungen.*- pp. 201-210. U. Riecken (Hrsg.), Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup.
- Fahrig, L. und Johnson, I. (1998): Effect of patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape.- *Ecosystems* **1**: 197-205.
- Fielding, A.H. und Bell, J.F. (1997): A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence-absence models.- *Environ. Conserv.* **24**: 38-49.
- Fielding, A.H. und Haworth, P.F. (1995): Testing the generality of bird-habitat models.- *Cons. Biol.* **9**: 1466-1481.
- Freeman, M.C., Bowen, Z.H. und Crance, J.H. (1997): Transferability of habitat suitability criteria for fishes in warmwater streams.- *N. Am. J. Fish. Manage.* **17**: 20-31.
- Gardner, R.H., O'Neill, R.V. und Turner, M.G. (1993): Ecological implications of landscape fragmentation.- *In Humans as Components of Ecosystems - The Ecology of Subtle Human Effects and Populated Areas.* pp. 208-226. M.J. McDonnell und S.T.A. Pickett (Hrsg.), Springer-Verlag, New York.
- Genard, M. und Lescourret, F. (1992): Modelling wetland habitats for species management: the case of teal (*Anas crecca crecca*) in the Basin d'Arcachon (French Atlantic Coast).- *J. Environ. Manage.* **34**: 179-195.

- Glozier, N.E., Culp, J.M. und Scrimgeour, G.J. (1997): Transferability of habitat suitability curves for a benthic minnow, *Rhinichthys cataractae*.- *J. Freshw. Ecol.* **12**: 379-394.
- Gustafson, E.J. (1998): Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? - *Ecosystems* **1**: 143-156.
- Hanley, J.A. und McNeil, B.J. (1982): The meaning and use of the area under a ROC curve.- *Radiology* **143**: 29-36.
- Helms, D. (1997): Entwicklung eines Habitateignungsmodells für *Conocephalus dorsalis* (Orthoptera: Tettigoniidae).- *Verh. Ges. Ökol.* **27**: 213-218.
- Herr, A.M. und Queen, L.P. (1993): Crane habitat evaluation using GIS and remote sensing.- *Photogram. Engin. Remote Sens.* **59**: 1531-1538.
- Hobbs, N.T. und Hanley, T.A. (1990): Habitat evaluation: Do use/availability data reflect carrying capacity? - *J. Wildl. Manage.* **54**: 515-522.
- Hosmer, D.W. und Lemeshow, S. (1989): Applied logistic regression.- Wiley, New York.
- Hovestadt, T., Roeser, J. und Mühlenberg, M. (1994): Flächenbedarf von Tierpopulationen.- Forschungszentrum Jülich, Jülich.
- Hurley, J.F. (1986): Summary: Development, testing, and application of wildlife-habitat models - the manager's viewpoint.- *In Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates.* pp. 151-153. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Iverson, L.R. und Prasad, A.M. (1998): Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the Eastern United States.- *Ecol. Monogr.* **68**: 465-485.
- Jeschke, G. und Fröbe, H. (1994): Ausbreitung und Überleben von kleinen Populationen in fragmentierten Habitaten.- *Z. Ökologie u. Naturschutz* **3**: 179-188.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F. und van Tongeren, O.F.R. (Hrsg.) (1995): Data analysis in community and landscape ecology.- Cambridge University Press, Cambridge.
- Jørgensen, S.E. (1994): Fundamentals of ecological modelling.- Elsevier, Amsterdam.
- Keitt, T.H., Urbam, D.L. und Milne, B.T. (1997): Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes.- *Conserv. Ecol.* [online] **1**: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art4>.
- Kleyer, M., Kratz, R., Lutze, B. und Schröder, B. (1999/2000): Habitatmodelle für Tierarten: Entwicklung, Methoden und Perspektiven für die Anwendung.- *Z. Ökologie u. Naturschutz* **8**: 177-194.
- Knick, S.T. und Rotenberry, J.T. (2000): Ghosts of habitat's past: contribution of landscape change to current habitats used by shrubland birds.- *Ecology* **81**: 220-227.
- Köppel, J., Feickert, U., Spandau, L. und Straßer, H. (1998): Praxis der Eingriffregelung: Schadensersatz an Natur und Landschaft? - Ulmer, Stuttgart.
- Kuhn, W. (1998): Flächendeckende Analyse ausgewählter ökologischer Parameter : Bewertung von Habitateignung und -isolation für zwei wirbellose Tierarten mit Hilfe eines geographischen Informationssystems.- Peter Lang, Frankfurt am Main.
- Kuhn, W. und Kleyer, M. (1999/2000): A statistical habitat model for the Blue Winged Grasshopper (*Oedipoda caerulea*) considering the habitat connectivity.- *Z. Ökologie u. Naturschutz* **8**: 207-218.
- Lamouroux, N., Capra, H. und Pouilly, M. (1998): Predicting habitat suitability for lotic fish: linking statistical hydraulic models with multivariate habitat use models.- *Regul. Rivers* **14**: 1-12.
- Launer, A.E. und Murphy, D.D. (1994): Umbrella species and the conservation of habitat fragments: a case of threatened butterfly and vanishing grassland ecosystems.- *Biol. Conserv.* **69**: 145-153.
- Lavers, C.P. und Haines-Young, R.H. (1996): Using models of bird abundance to predict the impact of current land-use and conservation policies in the Flow Country of Caithness and Sutherland, Northern Scotland.- *Biol. Conserv.* **75**: 71-77.
- Lindenmayer, D.B., Cunningham, R.B. und Donnelly, C.F. (1993): The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the central highlands of Victoria, South East Australia: IV. The presence and abundance of arboreal marsupials in retained linear habitats (wildlife corridors) within logged forest.- *Biol. Conserv.* **66**: 207-221.
- Lindenmayer, D.B., Cunningham, R.B., Tanton, M.T., Nix, H.A. und Smith, A.P. (1991): The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the central highlands of Victoria, South East Australia: III. The habitat requirements of Leadbeater's Possum *Gymnobelideus leadbeateri* and models of the diversity and abundance of arboreal marsupials.- *Biol. Conserv.* **56**: 295-315.
- Maguire, L.A. (1991): Risk analysis for conservation biologists.- *Conserv. Biol.* **5**: 123-125.
- Manel, S., Dias, J.M., Buckton, S.T. und Ormerod, S.J. (1999a): Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds.- *J. Appl. Ecol.* **36**: 734-747.
- Manel, S., Dias, J.-M. und Ormerod, S.J. (1999b): Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird.- *Ecol. Model.* **120**: 337-348.
- Maravelias, C.D. und Reid, D.G. (1997): Identifying the effects of oceanographic features and zooplankton on prespawning herring abundance using generalized additive models.- *Mar. Ecol.* **147**: 1-10.

- Marcot, B.G. (1986): Summary: Biometric approaches to modeling - the manager's viewpoint.- *In Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates.* pp. 203-204. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Massolo, A. und Meriggi, A. (1998): Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines (northern Italy): a model of habitat suitability.- *Ecography* **21**: 97-107.
- Mastrorillo, S., Lek, S., Dauba, F. und Belaud, A. (1997): The use of artificial neural networks to predict the presence of small-bodied fish in a river.- *Freshw. Biol.* **38**: 237-246.
- McGregor, S.J. (1998): An integrated GIS approach for modeling the suitability of conifer habitat in an alpine environment.- *Geomorphology* **21**: 265-280.
- Meffe, G.K. und Carroll, C.R. (Hrsg.) (1994): *Principles of conservation biology.*- Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Meyer-Cords, C. und Boye, P. (1999): Schlüssel-, Ziel, Charakterarten - Zur Klärung einiger Begriffe im Naturschutz.- *Natur u. Landschaft* **74**: 99-101.
- Milson, T.P., Langton, S.D., Parkin, W.K., Peel, S., Bishop, J.D., Hart, J.D. und Moore, N.P. (2000): Habitat models of bird species' distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes.- *J. Appl. Ecol.* **37**: 706-727.
- Mladenoff, D.J., Sickley, T.A. und Wydeven, A.P. (1999): Predicting gray wolf landscape recolonization: logistic regression models vs. new field data.- *Ecol. Appl.* **9**: 37-44.
- Morrison, M.L., Marcot, B.G. und Mannan, R.W. (1998): *Wildlife-habitat relationships - concepts and applications.*- The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- Mühlenberg, M. (1993): *Freilandökologie.*- Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- Murtaugh, P.A. (1996): The statistical evaluation of ecological indicators.- *Ecol. Appl.* **6**: 132-139.
- Nadeau, S., Décarie, R., Lambert, D. und St-Georges, M. (1995): Nonlinear modeling of muskrat use of habitat.- *J. Wildl. Manage.* **58**: 110-116.
- New, T.R. (1995): *An introduction to invertebrate conservation biology.*- Oxford University Press, Oxford.
- Nichols, J.D., Johnson, F.A. und Williams, B.K. (1995): Managing North American waterfowl in the face of uncertainty.- *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **26**: 177-200.
- Noon, B.R. (1986): Summary: biometric approaches to modeling - the researcher's viewpoint.- *In Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates.* pp. 197-201. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Özesmi, U. und Mitsch, W.J. (1997): A spatial habitat model for the marsh-breeding red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus* L.) in coastal Lake Erie wetlands.- *Ecol. Model.* **101**: 139-152.
- Pearce, J. und Ferrier, S. (2000): An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression.- *Ecol. Model.* **128**: 127-147.
- Pearce, J.L., Burgman, M.A. und Franklin, D.C. (1994): Habitat selection by Helmeted Honeyeater.- *Wildl. Res.* **21**: 53-63.
- Peeters, E.T.H.M. und Gardeniers, J.J.P. (1998): Logistic regression as a tool for defining habitat requirements of two common gammarids.- *Freshw. Biol.* **39**: 605-615.
- Pereira, J.M.C. und Itami, R.M. (1991): GIS-based habitat modeling using logistic multiple regression: a study of the Mt. Graham red squirrel.- *Photogram. Engin. Remote Sens.* **57**: 1475-1486.
- Pirkl, A. und Riedel, B. (1991): Indikatoren und Zielartensysteme in der Naturschutz- und Landschaftsplanung.- *In Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland.* pp. 343-346. K. Henle und G. Kaule (Hrsg.), Forschungszentrum Jülich GmbH, Jülich.
- Plachter, H. und Foeckler, F. (1991): Entwicklung von naturschutzfachlichen Analyse- und Bewertungsverfahren.- *In Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland.* pp. 323-337. K. Henle und G. Kaule (Hrsg.), Forschungszentrum Jülich GmbH, Jülich.
- Poethke, H.J. und Wissel, C. (1994): Zur Bedeutung von Theorie und mathematischen Modellen für den Naturschutz.- *Z. Ökologie u. Naturschutz* **3**: 131-138.
- Prosser, D.J. und Brooks, R.P. (1998): A verified habitat suitability index for the Louisiana Waterthrush.- *J. Field Ornithol.* **69**: 288-298.
- Reading, R.P., Clark, T.W., Seebeck, J.H. und Pearce, J. (1996): Habitat suitability index model for the eastern barred bandicoot, *Perameles gunnii*.- *Wildl. Res.* **23**: 221-236.
- Reck, H. (1993): Spezieller Artenschutz und Biotopschutz: Zielarten als Naturschutzstrategie und ihre Bedeutung als Indikatoren bei der Beurteilung der Gefährdung von Biotopen.- *In Grundlagen und Probleme einer Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands.* pp. 159-178. J. Blab und U. Riecken (Hrsg.), Bundesamt für Naturschutz, Bonn - Bad Godesberg.
- Richter, O., Söndgerath, D., Belde, M., Schwartz, S. und Schröder, B. (1997): Kopplung geographischer Informationssysteme (GIS) mit ökologischen Modellen für das Naturschutzmanagement.- *In GIS im Naturschutz: Forschung, Planung, Praxis.* pp. 5-29. F. Suhling und R. Kratz (Hrsg.), Westarp Wiss., Magdeburg.
- Riitters, K.H., O'Neill, R.V. und Jones, K.B. (1997): Assessing habitat suitability at multiple scales: a landscape-level approach.- *Biol. Conserv.* **81**: 191-202.

- Rotenberry, J.T. (1986): Habitat relationships of shrubsteppe birds: even "good" models cannot predict the future.- *In* Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates. pp. 217-221. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Schamberger, M.L. und O'Neil, L.J. (1986): Concepts and constraints of habitat-model testing.- *In* Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates. pp. 5-10. J. Verner, M.L. Morrison und C.J. Ralph (Hrsg.), University of Wisconsin Press, Madison.
- Schröder, B. (1997): Fuzzy Logik und klassische Statistik - ein kombiniertes Habitateignungsmodell für *Conocephalus dorsalis* (LATREILLE 1804) (Orthoptera: Tettigoniidae).- *Verh. Ges. Ökol.* **27**: 219-226.
- Schröder, B. (2000): Zwischen Naturschutz und Theoretischer Ökologie: Modelle zur Habitateignung und räumlichen Populationsdynamik für Heuschrecken im Niedermoor.- PhD - Thesis, TU Braunschweig, Braunschweig.
- Schröder, B. und Richter, O. (1999/2000): Are habitat models transferable in space and time?- *Z. Ökologie u. Naturschutz* **8**: 195-205.
- Schroeder, R.L. (1982): Habitat suitability index models: Pine Warbler.- U.S. Fish and Wildlife Service - Biological Services Program & Division of Ecological Services, Ft. Collins, CO.
- Schweppe-Kraft, B. (1994): Naturschutzfachliche Anforderungen an die Eingriffs-Ausgleichs-Bilanzierung. Teil I: Unsicherheiten bei der Bestimmung von Ausgleich und Ersatz.- *Naturschutz u. Landschaftsplanung* **26**: 5-12.
- Shirvell, C.S. (1989): Ability of PHABSIM to predict chinook salmon spawning habitat.- *Regul. Rivers Res. Manage.* **3**: 277-289.
- Simberloff, D. (1998): Flagship, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?- *Biol. Conserv.* **83**: 247-257.
- Smith, P.A. (1994): Autocorrelation in logistic regression modelling of species' distributions.- *Glob. Ecol. Biogeogr. Letters* **4**: 47-61.
- Söndgerath, D. und Schröder, B. (subm.): Population dynamics and habitat connectivity affecting spatial spread of populations - a simulation study.-
- Soulé, M.E. (Hrsg.) (1986): Conservation biology - the science of scarcity and diversity.- Sinauer, Sunderland.
- Stauffer, D. (1985): Introduction to percolation theory.- Taylor and Francis, London.
- Thomas, J.A. (1993): Holocene climate changes and warm man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies possess unnatural early-successional habitats.- *Ecography* **16**: 278-284.
- Thomas, J.A., Moss, D. und Pollard, E. (1994): Increased fluctuations of butterfly populations towards the northern edges of species' ranges.- *Ecography* **17**: 215-220.
- Trexler, J.C. und Travis, J. (1993): Nontraditional regression analyses.- *Ecology* **74**: 1629-1637.
- Tucker, K., Rushton, S.P., Sanderson, R.A., Martin, E.B. und Blaiklock, J. (1997): Modelling bird distributions - a combined GIS and Bayesian rule-based approach.- *Landscape Ecol.* **12**: 77-94.
- Turner, T.F., Trexler, J.C., Miller, G.L. und Tayer, K.E. (1994): Temporal and spatial dynamics of larval and juvenile fish abundance in a temperate floodplain river.- *Copeia* **1**: 174-183.
- U.S. Fish & Wildlife Service (1980): Habitat evaluation procedures (HEP).- USDI Fish and Wildlife Services, Division of Ecological Services, Washington DC.
- U.S. Fish & Wildlife Service (1981): Standards for the development of habitat suitability index models.- U.S. Fish and Wildlife Services, Washington DC.
- Usher, M.B. und Erz, W. (Hrsg.) (1994): Erfassen und Bewerten im Naturschutz.- Quelle & Meyer, Heidelberg.
- Velázquez, A. und Heil, G.W. (1996): Habitat suitability study for the conservation of the volcano rabbit (*Romerolagus diazi*).- *J. Appl. Ecol.* **33**: 543-554.
- Verboom, J., Schotman, A., Opdam, P. und Metz, J.A.J. (1991): European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape.- *Oikos* **61**: 149-156.
- Verbyla, D.L. und Litaitis, J.A. (1989): Resampling methods for evaluation of classification accuracy of wildlife habitat models.- *Environ. Manage.* **13**: 783-787.
- Vogel, K., Vogel, B., Rothaupt, G. und Gottschalk, E. (1996): Einsatz von Zielarten im Naturschutz - Auswahl der Arten, Methode von Populationsgefährdungsanalyse und Schnellprognose, Umsetzung in der Praxis.- *Naturschutz u. Landschaftsplanung* **28**: 179-184.
- Wadsworth, R.A., Collingham, Y.C., Willis, S.G., Huntley, B. und Hulme, P.E. (2000): Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control?- *J. Appl. Ecol.* **37**: 28-38.
- Wahlberg, N., Moilanen, A. und Hanski, I. (1996): Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes.- *Science* **273**: 1536-1538.
- With, K.A. und Crist, T.O. (1995): Critical thresholds in species' responses to landscape structure.- *Ecology* **76**: 2446-2459.
- With, K.A., Gardner, R.H. und Turner, M.G. (1997): Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments.- *Oikos* **78**: 151-169.
- Yee, T.W. und Mitchell, N.D. (1991): Generalized additive models in plant ecology.- *J. Veg. Sci.* **2**: 587-602.
- Zweig, M.H. und Campbell, G. (1993): Receiver-Operating Characteristic (ROC) Plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine.- *Clin. chem.* **39**: 561-577.