

# Ungleiches ungleich behandeln: Ansätze einer organismenorientierten Ökologie

Tina HEGER, Angela WEIL-JUNG, Johannes GNÄDINGER und Kurt JAX

## Zusammenfassung

Ökologie erforscht die Beziehungen von Organismen zu ihrer Umwelt. Die Vielfalt unterschiedlicher Organismen ist enorm, zudem können Organismen ihr Verhalten den Umweltbedingungen ständig anpassen. Um Regelmäßigkeiten aufdecken zu können, wird von der Unterschiedlichkeit und der Veränderlichkeit von Organismen meist möglichst weitgehend abstrahiert. Organismenorientierte Ansätze, wie beispielsweise die individuenbasierte Modellierung, suchen die Gefahr zu minimieren, dabei ökologisch entscheidende Zusammenhänge zu überse-

hen. Weitere, teils auch dort verwendete Methoden sind die Wahl einer organismenzentrierten Perspektive und die Berücksichtigung der Einflüsse von Nachbarn auf einander, die organismenorientierte Auswahl von Untersuchungsmaßstäben sowie die Verwendung relativer Maße. Die vorliegende Zusammenstellung soll dazu anregen, diese und andere Ansätze zusammenzuführen und stärker als bisher in der ökologischen Forschungspraxis zu berücksichtigen.

## 1. Einleitung

Ökologie erforscht die Lebewesen in ihren Umwelten. Die ökologische Fachliteratur vermittelt jedoch bisweilen den Eindruck, dass die Lebewesen an sich gar nicht im Mittelpunkt stehen. Im Fokus moderner Forschung steht häufig die statistische Analyse großer, auf einzelne Faktoren reduzierter Datenmengen; der einzelne Organismus erscheint hierbei als ein Datenpunkt unter vielen. So kritisiert ANGUIAR: „organisms only supply the numbers to fuel the statistical engines“ (1996, 924). Besonderheiten einzelner Organismen und Unterschiede zwischen Individuen oder auch Lebenszyklusstadien sind häufig nur als statistische Varianzen wiederzufinden. Es ist klar, dass bei der Vielfältigkeit von Faktoren, die in für die ökologische Forschung interessanten Prozessen eine Rolle spielen, nach Möglichkeiten der Vereinfachung gesucht werden muss. Da man beispielsweise nicht für jedes untersuchte Individuum die Bedingungen seines spezifischen (Mikro-)Habitats berücksichtigen kann, geht man häufig von der sogenannten ‚mean field assumption‘ aus: ‚every object experiences the spatial average of conditions in the habitat‘ (PACALA u. DEUTSCHMANN 1995, 360). Zu bestimmten Erkenntnissen (zum Beispiel über die Wirkung einzelner Individuen auf Ökosystemprozesse) kann man allerdings nicht kommen, wenn nicht auch die Veränderbarkeit und Verschiedenartigkeit auch einzelner Organismen berücksichtigt wird.

Die ökologische Literatur bietet verstreut Ansätze, dieser Tendenz entgegenzuwirken. Ein besonders beachtenswerter und weit verbreiteter Zugang hierzu ist die individuenbasierte Modellierung (zum Beispiel GRIMM u. RAILSBACK 2005). Diese hat das Ziel abzubilden, wie aus Interaktionen zwischen Individuen

und ihrer Umwelt Vorgänge in Populationen und Ökosystemen resultieren. Wir wollen einige bestehende Ansätze, die auf die Veränderlichkeit und Verschiedenartigkeit von Organismen fokussieren, vorstellen, zueinander in Beziehung setzen und in einen gemeinsamen Rahmen einbinden – unabhängig davon, ob sie bisher in individuenbasierte Modelle eingeflossen sind oder nicht. Diesen Rahmen bezeichnen wir (anders als GRIMM u. RAILSBACK 2005) ganz bewusst nicht als ‚individuenbasierte Ökologie‘. Der Begriff ‚Individuum‘ bezieht sich auf die Unteilbarkeit und Einzigartigkeit des Untersuchungsgegenstands, beides Eigenschaften, die keine notwendigen Einschränkungen für die hier zusammengestellten Ansätze sind. Die Basiseinheit, mit der sich ökologische Forschung beschäftigt, muss nicht unbedingt ein unteilbares, einzigartiges Individuum sein. Für die meisten ökologischen Fragestellungen sind vielmehr bestimmte Gruppen von Individuen sinnvolle Forschungsgegenstände, insbesondere Arten, Populationen, Teilpopulationen mit ähnlicher genetischer Ausstattung oder funktionelle Einheiten – ohne dass deshalb der Bezug auf die spezifischen Eigenschaften der Organismen verlorengehen muss. Um dies auszudrücken, verwenden wir im Folgenden den Begriff ‚organismenorientierte Ökologie‘.

## 2. Was ist ‚organismenorientierte Ökologie‘?

Nach der alten, aber immer noch hilfreichen Definition von Ernst HAECKEL ist Ökologie die Wissenschaft der Beziehungen von Organismen zu ihrer Umwelt (1866 Band 2, 286, siehe auch JAX u. SCHWARZ 2010). Beziehungen von Organismen zu ihrer Umwelt beinhalten zwei Aspekte: die Wirkung der Umwelt auf die Organismen, und die Wirkung der Organismen auf ihre Umwelt. Diese zwei phänomenologi-

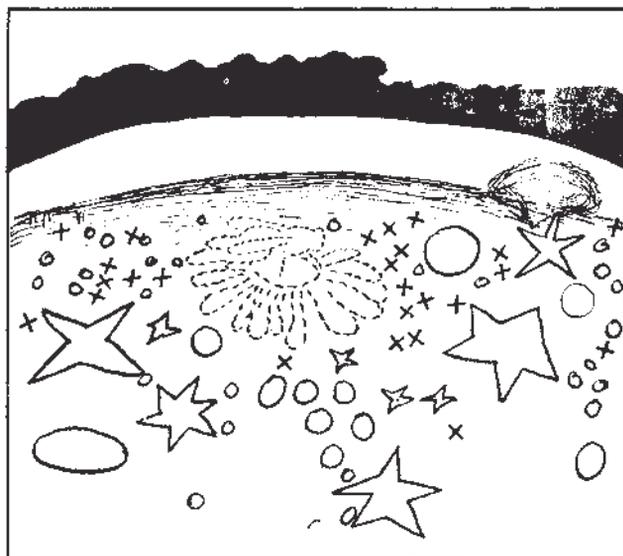
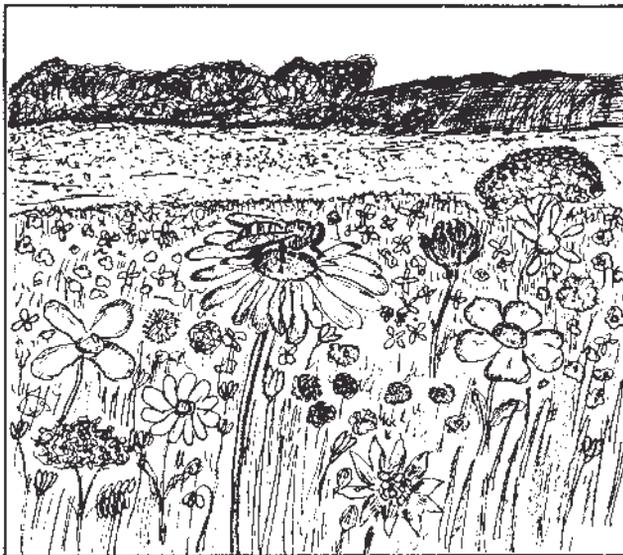
schen Bereiche sind es auch, die eine organismenorientierte Ökologie abdeckt: sie interessiert sich dafür (1) wodurch Organismen beeinflusst werden, und (2) welche Einflüsse Organismen ausüben. Im Unterschied zu anderen Ansätzen wird hier zudem gezielt berücksichtigt, dass die Ausprägung von Eigenschaften sich sowohl zwischen als auch innerhalb von Arten unterscheidet. Eine organismenorientierte Ökologie geht davon aus, dass diese Eigenschaften und deren Unterschiede eine ökologische Relevanz auf allen Ebenen der Beschreibung entwickeln, das heißt auch auf der Ebene der Lebensgemeinschaften (*community*) und Ökosysteme. Der Zweck einer organismenorientierten Ökologie ist zu beschreiben, zu erklären und auch vorherzusagen, wie die Eigenschaften und das Verhalten der jeweils betrachteten Organismengruppe auf den verschiedenen Ebenen wirken. Wir stellen uns vor, dass ein

übergeordneter organismenorientierter Ansatz es ermöglicht, die Gegenstände auf den unterschiedlichen Ebenen der Ökologie ausgehend von den Eigenschaften der Organismen zu systematisieren (vergleiche TREPL 2005, 443 ff.).

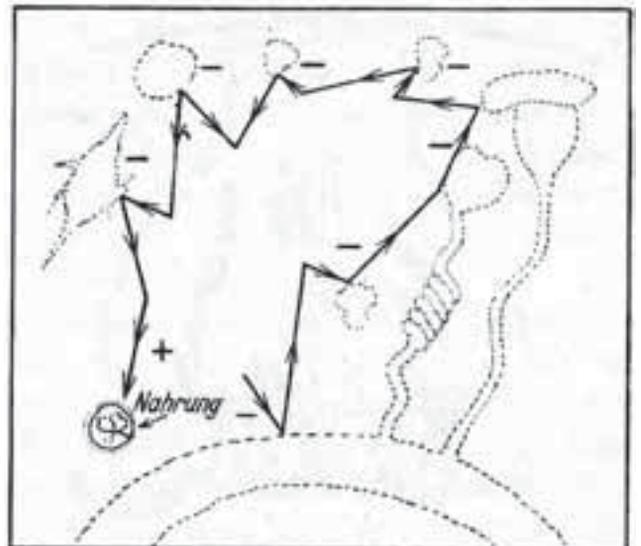
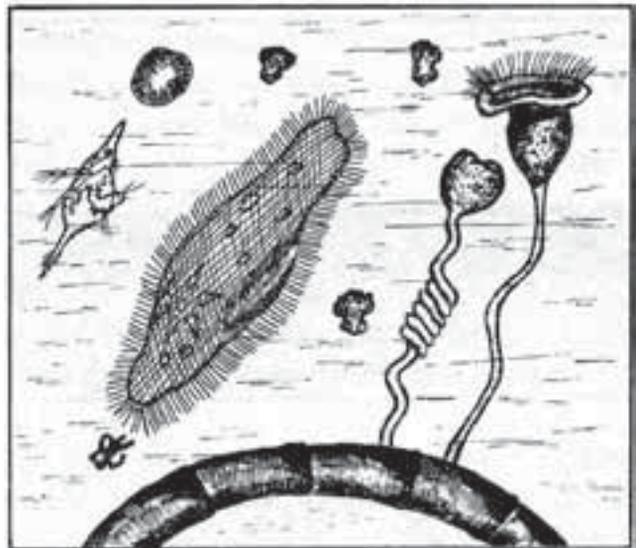
### 3. Elemente organismenorientierter Forschung

#### 3.1 Die organismenzentrierte Perspektive

Eine Methode, die es erlaubt, bei der Untersuchung der Wirkung der Umwelt auf die Organismen ihre Verschiedenartigkeit und Veränderlichkeit gezielt zu berücksichtigen, ist die sogenannte *organismenzentrierte Perspektive* (zum Beispiel THOMPSON u. MCGARIGAL 2002, ‚organism-centered perspective‘). Eine organismenzentrierte Perspektive einzunehmen bedeutet zu fragen, welche Faktoren für die untersuchte Organismengruppe eine *Bedeutung* haben. Diese Methode fußt auf den Arbeiten von Jakob von



**Abbildung 1:** Für eine Biene (*Apis mellifera*) gehört nicht die gesamte Umgebung (oben) zur Umwelt (unten): sie nimmt selektiv wahr, was für sie eine Bedeutung hat (aus: UEXKÜLL u. KRISZAT 1934).



**Abbildung 2:** Nur zu bestimmten Objekten aus seiner Umgebung (oben) hat ein Pantoffeltierchen (*Paramecium*) auch funktionale Beziehungen (unten) (aus: UEXKÜLL u. KRISZAT 1934).

Uexküll im frühen 20. Jahrhundert (zum Beispiel UEXKÜLL 1931). Er unterschied zwischen der *Umgebung* eines Tieres und seiner *Umwelt*. Die Umwelt eines Tieres (oder eines Organismus allgemein) besteht aus all den Teilen seiner Umgebung, die es wahrnehmen kann und die eine Wirkung auf es ausüben. Nur diejenigen Gegenstände der Umgebung, die eine Bedeutung für dieses Tier haben, gehören zu seiner Umwelt. Da jedes Tier spezifische Voraussetzungen mitbringt, hat jedes eine spezifische Umwelt, die sich stark von der Umwelt anderer Tiere unterscheiden kann (siehe Abbildungen 1 und 2).

Eine organismenzentrierte Perspektive einzunehmen bedeutet damit, aus den zahlreichen messbaren Parametern diejenigen auszuwählen, von denen man aufgrund des Wissens über die Fähigkeiten und Ansprüche der untersuchten Organismengruppe annehmen kann, dass sie eine Bedeutung für sie haben (vergleiche TREPL 2005, 152 ff.; WEIL 2005, 46 ff.).

Bei konsequenter Anwendung bestimmt diese Methode die Wahl des Untersuchungsdesigns (zum Beispiel Abstände und Verteilung der Messpunkte entsprechend der Aktivitäten und des Wahrnehmungsvermögens der betreffenden Organismengruppe), die Abgrenzung des Untersuchungsgebiets (zum Beispiel als der Teil des Raums in dem die untersuchten Organismen aktiv sind) und die Auswahl der gemessenen Variablen (zum Beispiel Dichte nur derjenigen anderen Arten, die für die untersuchten Organismen eine Bedeutung haben). Physiologisches, morphologisches und verhaltensbiologisches Wissen lässt sich auf diese Weise sinnvoll in ökologische Forschung integrieren. Eine solche organismenzentrierte Perspektive ist vereinzelt angewendet worden (zum Beispiel WITH 1996), verdient unseres Erachtens aber weitaus größere Beachtung.

### 3.2 Organismenspezifische Maßstäbe

Untersuchungen, die das Ziel haben, ökologische Muster und Prozesse in einer räumlich expliziten Weise zu untersuchen, müssen unter einem bestimmten Maßstab durchgeführt werden: der oder die Untersuchende legt die Größe der Untersuchungsflächen, deren Dichte und das Untersuchungsgebiet fest (KOTLIAR u. WIENS 1990). Dies gilt in ähnlicher Weise für zeitliche Skalen. Viele Untersuchungen zeigen, dass die Wahl des Maßstabs das Untersuchungsergebnis entscheidend beeinflusst (zum Beispiel HESS et al. 2006).

Da alle ökologischen Prozesse sich auf Aktivitäten einzelner Organismen zurückführen lassen, sollten Maßstabebenen verwandt werden, die alle die Prozesse abdecken, die für die involvierten Organismengruppen relevant sind. Einen bahnbrechenden Vorschlag hierzu liefern ADDICOTT et al. (1987). Die Autoren führen *ökologische Nachbarschaften* („ecological neighborhoods“) als Basis für die organismen-

orientierte Auswahl des Untersuchungsmaßstabs ein. Sie definieren Nachbarschaften als die Bereiche, in denen Organismen während der betrachteten Phase ihrer Lebenszyklen aktiv sind oder einen Einfluss aufeinander ausüben. Die Größe des Untersuchungsgebietes soll sich an der ökologischen Nachbarschaft der interessierenden Organismengruppe orientieren.

Die Ideen von ADDICOTT et al. (1987) wurden vielfach aufgegriffen. Inzwischen wird häufig erkannt, dass Eigenschaften und Aktivitäten von Organismengruppen intensiver als bisher bei der Wahl des Untersuchungsgebietes und -maßstabs berücksichtigt werden müssen (zum Beispiel BALL 2002). In diesem Zusammenhang wird auch häufig von Uexkülls Ideen Gebrauch gemacht (zum Beispiel LIMA u. ZOLLNER 1996, „perceptual range“). Insgesamt betrachtet sind aber solche Arbeiten immer noch die Ausnahme.

### 3.3 Relative Maße

Wenn nun für jede Gruppe von ähnlichen Organismen ein anderer Maßstab gewählt werden muss, wie kann man dann eine Vergleichbarkeit zwischen Organismengruppen erreichen? Eine Lösung ist die Wahl von relativen Maßen. Statt beispielsweise die Entfernung zwischen zwei für einen Organismus geeigneten Habitaten in Metern anzugeben, könnte man sie zu täglichen Aktionsradien der Organismen in Beziehung setzen (vergleiche PAHL-WOSTL 1993). Wenn man für alle Organismengruppen dieselbe „Basiseinheit“ wählt (zum Beispiel durchschnittlich zurückgelegte Distanz pro Tag während einer bestimmten Phase des Lebenszyklus), wird die Bedeutung von Entfernungen für unterschiedliche Organismengruppen vergleichbar (vergleiche ADDICOTT et al. 1987).

Auch die Beschreibung von Habitatqualitäten (zum Beispiel Homogenität und Heterogenität) sollte davon abhängig gemacht werden, welche Organismen (-gruppen) im Fokus einer Untersuchung stehen: man muss die Bedeutung beobachtbarer Muster für die jeweiligen Organismen beachten (GOULD u. STINNER 1984). So ist eine bestimmte Fläche im Watt für eine Napfschnecke ein Mosaik aus Flecken mit nahrhaften Mikroalgen und Flecken ohne nutzbare Ressourcen, während sie für einen nahrungssuchenden Seehund homogen unattraktiv wirkt. Auch Pflanzen nehmen Heterogenität in spezifischer Weise wahr: der klonal wachsende Gundermann (*Glechoma hederaceae*, Abbildung 3) kann fleckenhaft verteilte Nährstoffe nutzen, wenn sich große Flecken von nährstoffreichem Boden mit großen nährstoffarmen Flecken abwechseln. Wenn dieselbe Menge an Nährstoffen auf kleinen Flecken zwischen kleinen nährstoffarmen Flecken vorkommt, kann die Pflanze sie dagegen nicht nutzen – für die Pflanze wirkt die letztere Fläche homogen und nährstoffarm (WIJESINGHE u. HUTCHINGS 1997).



**Abbildung 3:** Für den Gundermann (*Glechoma hederacea*) ist nicht die durchschnittliche Menge an Nährstoffen eines Wuchsorts entscheidend, sondern die Verteilung: eine Fläche, in der nur kleinflächig Nährstoffe in größeren Mengen vorhanden sind, wirkt für die Pflanze nährstoffarm. Nur wenn dieselbe Menge an Nährstoffen auf größere Flecken verteilt ist, kann sie diese gezielt nutzen.

### 3.4 Berücksichtigung von Nachbarn und Nachbarschaften

Die Berücksichtigung von ‚ökologischen Nachbarschaften‘ kann nicht nur bei einer organismenorientierten Wahl des Untersuchungsmaßstabs hilfreich sein, sondern auch bei der Untersuchung von Interaktionen innerhalb einer *community*. Häufig bestimmt man zu diesem Zweck beispielsweise die Dichten von Räuber- und Beuteorganismen innerhalb eines bestimmten Raumes. Die zugrundeliegende Annahme ist, dass die Wahrscheinlichkeit für den Räuber, auf eine Beute zu treffen, höher ist, je mehr Beuteindividuen im entsprechenden Gebiet vorhanden sind. Diese Annahme ist oft hilfreich, kann aber auch zu einer Verschleierung wichtiger Information führen. Trotz hoher Dichte von Räubern und Beute treffen die potentiellen Beuteindividuen beispielsweise dann nie auf einen Räuber, wenn sich die gesamte Population in einem sicheren Versteck aufhält. Mit ADDICOTT et al. (1987) lässt sich auch die Dichte organismenorientiert definieren: die Dichte der Beute ist dann die Anzahl der Individuen der potentiellen

Beutegruppe, die sich in den vom Räuber auch tatsächlich genutzten Raumausschnitten des Gebietes aufhalten (vergleiche ENGSTROM u. MIKUSINKSI 1998).

Da eine Pflanze nur mit den Pflanzen interagieren, die in ihrer Nähe wachsen, ist ‚Dichte‘ nicht immer ein brauchbarer Parameter (STOLL u. WEINER 2000): sie ist ein sehr grobes Maß für die Bedingungen, mit denen eine einzelne Pflanze konfrontiert ist (MACK u. HARPER 1977). Die Interaktionen zwischen Pflanzen werden viel besser abgebildet, wenn man die Größen, den Abstand und die Verteilung benachbarter Pflanzen um ein betrachtetes Individuum herum analysiert.

Der Begriff ‚Nachbar‘ wurde in der Vegetationsökologie zunächst für die Pflanzen verwendet, die direkten Kontakt zu einander haben, sich also berühren (HARPER 1977). In der aktuellen vegetationsökologischen Literatur wird ‚Nachbarschaft‘ dagegen häufig benutzt für ein Gebiet, das alle Pflanzen beinhaltet, die mit der einen betrachteten Pflanze interagieren, wobei ‚Interaktion‘ alle, auch die indirekten Wirkungen der betrachteten Pflanze auf die Nachbarpflanzen und umgekehrt umfasst (STOLL u. WEINER 2000). So formuliert ist die (pflanzliche) Nachbarschaft einer betrachteten Pflanze ein Sonderfall der ökologischen Nachbarschaft nach ADDICOTT et al. (1987): Es ist das Gebiet, in dem ein sessiles Individuum mit anderen sessilen Individuen während einer Phase seines Lebenszyklus interagiert.

Der Begriff der ökologischen Nachbarschaft sollte unserer Meinung nach ein grundlegendes Element ökologischer Forschung werden, und Nachbarschaftsstudien sollten einen festen Platz in der ökologischen Forschungspraxis bekommen. Sie können das Verständnis davon, wie Organismen in Gesellschaften interagieren und welche Folgen dies auf der Ebene der Gesellschaft hat, erheblich verbessern.

### 3.5 Gesellschaften als Interaktionsnetze

Eine organismenorientierte Denkweise sollte sich nicht nur auf die empirische Forschung, sondern auch auf die Theoriebildung auswirken. Beispielsweise führt sie zu einer neuen Vorstellung davon, was eine *community* ausmacht. Ausgehend vom Begriff der Nachbarschaft kann man sich eine *community* zunächst denken als alle Organismen, die mit einem zentralen Organismus interagieren (PARKER 2004). Löst man sich von der Betrachtung eines zentralen Organismus, so erscheint eine *community* als *Interaktionsnetz*. Die Grenzen des Netzes ergeben sich aufgrund der Stärke der Interaktionen zwischen den beteiligten Organismen: Zentral finden ‚starke‘ Interaktionen statt, am Rand ‚schwache‘ (GNÄDINGER 2009). Eine *community* ist nach dieser Denkweise also keine räumlich abgegrenzte Gruppe von Organismen, die man mit Hilfe von mittleren

Abundanzen und Diversitätsindizes beschreibt, sondern ein Interaktionsnetz welches aus den Aktionen von Individuen resultiert (vergleiche ALLEN und HOEKSTRA 1992). Wie fruchtbar es wäre, weitere Begriffe wie Stabilität, Störung oder Nische in organismenbezogener Weise zu verwenden, kann hier nicht gezeigt werden.

#### 4. Ausblick

Wir haben gezeigt, dass es vielversprechende Ansätze gibt, die Besonderheit des ökologischen Untersuchungsgegenstandes – nämlich die zeitliche Variabilität der einzelnen Organismen und die Unterschiedlichkeit der interagierenden Lebensformen – stärker als bisher zu berücksichtigen. Dieser Aufsatz verdeutlicht, dass diesen bisher getrennt voneinander existierenden Ansätzen eine gemeinsame Idee zugrunde liegt. Er soll dazu anregen, sie weiter zusammenzuführen, und ihnen in der täglichen ökologischen Praxis mehr Raum zu geben. Die konsequente Anwendung organismenorientierter Methoden wird entscheidend dazu beitragen, die Komplexität ökologischer Systeme besser als bisher abzubilden, zu erklären, und auf dieser Grundlage Vorhersagen zu machen. Das Aufstellen kontextbezogener Regeln (vergleiche GRIMM u. RAILSBACK 2005; HEGER 2004), die explizit auch die Grenzen ihrer Anwendbarkeit benennen, könnte ein realistisches und wünschenswertes Ziel künftiger ökologischer Forschung sein.

#### Literatur

- ADDICOTT, John F.; AHO, John M.; ANTOLIN, Michael F.; PADILLA, Dianna K.; RICHARDSON, John S. u. SOLUK, Daniel A. (1987): Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- ALLEN, Timothy F. H. u. HOEKSTRA, Thomas W. (1992): *Towards a unified ecology*. Columbia University Press, New York.
- ANGUIAR, John M. (1996): Are the naturalists dying off? *Conservation Biology* 10: 924-925.
- BALL, Lianne C. (2002): A strategy for describing and monitoring bat habitat. *Journal of Wildlife Management* 66: 1148-1153.
- ENGSTROM, R. Todd u. MIKUSINKSI, Grzegorz (1998): Ecological neighborhoods in Red-cockaded Woodpecker populations. *The Auk* 115: 473-478.
- GNÄDINGER, Johannes (2009): Funktionale Grenzen synökologischer Systeme: Ein organismenzentrierter Ansatz. Peter Lang, Frankfurt am Main.
- GOULD, Fred u. STINNER, Ronald E. (1984): Insects in heterogeneous habitats. In: HOFFAHRER, C. B. u. RABB, R. L. (Hrsg.): *Ecological entomology*. Wiley, New York: 427-449.
- GRIMM, Volker u. RAILSBACK, Steven F. (2005): *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- HAECKEL, Ernst (1866): *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin.
- HARPER, John L. (1977): *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HEGER, Tina (2004): Zur Vorhersagbarkeit biologischer Invasionen. Entwicklung und Anwendung eines Modells zur Analyse der Invasion gebietsfremder Pflanzen. *Neobiota* 4. Technische Universität Berlin.
- HESS, Georg R.; BARTEL, Rebecca A.; LEIDNER, Allison K.; ROSENFELD, Kristen M.; RUBINO, Matthew J.; SNIDER, Sunny B. u. RICKETTS, Taylor H. (2006): Effectiveness of biodiversity indicators varies with extent, grain, and region. *Biological Conservation* 132: 448-457.
- JAX, Kurt u. SCHWARZ, Astrid E. (2010): The early period of word and concept formation. In: SCHWARZ, Astrid E. u. JAX, Kurt (Hrsg.): *Ecology revisited: reflecting on concepts, advancing science*. Springer, Dordrecht. Im Druck.
- KOTLIAR, Natasha B. u. WIENS, John A. (1990): Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- LIMA, Steven L. u. ZOLLNER, Patrick A. (1996): Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 131-135.
- MACK, Richard N. u. HARPER, John L. (1977): Interference in Dune Annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal of Ecology* 65: 345-363.
- PACALA, Stephen W. u. DEUTSCHMANN, Douglas H. (1995): Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* 74: 357-365.
- PAHL-WOSTL, Claudia (1993): Food webs and ecological networks across temporal and spatial scales. *Oikos* 67: 415-432.
- PARKER, Thomas V. (2004): The community of an individual: implications for the community concept. *Oikos* 104: 27-34.
- STOLL, Peter u. WEINER, Jacob (2000): A neighborhood view of interactions among individual plants. In: DIECKMANN, Ulf; LAW, Richard u. METZ, Johan d.J. (Hrsg.): *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press: 11-27.
- THOMPSON, Craig M. u. MCGARIGAL, Kevin (2002): The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology* 17: 569-586.

TREPL, Ludwig (2005):

Allgemeine Ökologie. Band 1 Organismus und Umwelt. Peter Lang, Frankfurt am Main.

UEXKÜLL, Jakob von (1931):

Der Organismus und die Umwelt. In: DRIESCH, Hans (Hrsg.): Das Lebensproblem im Lichte der modernen Forschung. Quelle & Meyer, Leipzig. 189-224.

UEXKÜLL, Jakob von u. KRISZAT, Georg (1934):

Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. S. Fischer, Frankfurt am Main.

WEIL, Angela (2005):

Das Modell „Organismus“ in der Ökologie. Peter Lang, Frankfurt am Main.

WIJESINGHE, Dushyantha K. u. HUTCHINGS, Michael J. (1997):

The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 85: 17-28.

WITH, Kimberly A. (1996):

The application of neutral landscape models in conservation biology. *Conservation Biology* 11: 1069-1080.

#### **Anschriften der Verfasserinnen und Verfasser:**

Dr. Tina Heger  
Lehrstuhl für Landschaftsökologie  
TU München  
Emil-Ramann-Str. 6  
85350 Freising-Weihenstephan  
t.heger@wzw.tum.de

Dr. Angela Weil-Jung  
Lehrstuhl für Landschaftsökologie  
TU München  
Emil-Ramann-Str. 6  
85350 Freising-Weihenstephan  
Angela.Weil@web.de

Dr. Johannes Gnädinger  
Lehrstuhl für Landschaftsökologie  
TU München  
Emil-Ramann-Str. 6  
85350 Freising-Weihenstephan  
gnaedinger@wzw.tum.de

Prof. Dr. Kurt Jax  
Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung – UFZ  
Department Naturschutzforschung  
Permoserstr. 15  
04318 Leipzig  
und  
Lehrstuhl für Landschaftsökologie  
TU München  
Emil-Ramann-Str. 6  
85350 Freising-Weihenstephan  
kurt.jax@ufz.de

## Laufener Spezialbeiträge 2011

### Landschaftsökologie.

### Grundlagen, Methoden, Anwendungen

ISSN 1863-6446 – ISBN 978-3-931175-94-8

Verkaufspreis 10,- €

#### Herausgeber und Verlag:

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege

Seethalerstraße 6, 83410 Laufen (ANL)

Internet: [www.anl.bayern.de](http://www.anl.bayern.de)

E-Mail: [poststelle@anl.bayern.de](mailto:poststelle@anl.bayern.de)

Satz: Hans Bleicher, Grafik · Layout · Bildbearbeitung

Druck: OH Druck GmbH, Laufen

Stand: Januar 2011

© ANL, alle Rechte vorbehalten

Gedruckt auf Papier aus 100 % Altpapier

#### Schriftleitung:

Ursula Schuster, ANL

Tel.: 08682/8963-53

Fax: 08682/8963-16

[Ursula.Schuster@anl.bayern.de](mailto:Ursula.Schuster@anl.bayern.de)

Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Autoren verantwortlich. Die mit dem Verfassernamen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Schriftleiterin wieder.

#### Redaktion für das vorliegende Heft:

Sylvia Haider, Tina Heger und Ursula Schuster.

**Wissenschaftlicher Beirat:** Prof. em. Dr. Dr. h. c. Ulrich Ammer, Prof. Dr. Bernhard Gill, Prof. em. Dr. Dr. h. c. Wolfgang Haber, Prof. Dr. Klaus Hackländer, Prof. Dr. Ulrich Hampicke, Prof. Dr. Dr. h. c. Alois Heißenhuber, Prof. Dr. Kurt Jax, Prof. Dr. Werner Konold, Prof. Dr. Ingo Kowarik, Prof. Dr. Stefan Körner, Prof. Dr. Hans-Walter Louis, Dr. Jörg Müller, Prof. Dr. Konrad Ott, Prof. Dr. Jörg Pfadenhauer, Prof. Dr. Ulrike Pröbstl, Prof. Dr. Werner Rieß, Prof. Dr. Michael Suda, Prof. Dr. Ludwig Trepl.

#### Erscheinungsweise:

unregelmäßig (ca. 2 Hefte pro Jahr).

#### Urheber- und Verlagsrecht:

Das Heft und alle in ihm enthaltenen einzelnen Beiträge, Abbildungen und weiteren Bestandteile sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwendung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der ANL und der AutorInnen unzulässig.

#### Bezugsbedingungen/Preise:

Über Preise und Bezugsbedingungen im einzelnen: siehe Publikationsliste am Ende des Heftes.

Bestellungen über: [bestellung@anl.bayern.de](mailto:bestellung@anl.bayern.de)

oder über den Internetshop [www.bestellen.bayern.de](http://www.bestellen.bayern.de)

Auskünfte über Bestellung und Versand:

[Annemarie.Maier@anl.bayern.de](mailto:Annemarie.Maier@anl.bayern.de)

#### Zusendungen und Mitteilungen:

Manuskripte, Rezensionsexemplare, Pressemitteilungen,

Veranstaltungsankündigungen und -berichte sowie

Informationsmaterial bitte nur an die Schriftleiterin senden.

Für unverlangt Eingereichtes wird keine Haftung übernommen

und es besteht kein Anspruch auf Rücksendung.

Wertsendungen (Bildmaterial) bitte nur nach vorheriger

Abprache mit der Schriftleiterin schicken.