

- Professur für Landschaftsökologie und Landschaftsplanung -
Institut für Landschaftsökologie und Ressourcenmanagement

**Muster der Phytodiversität
in einer kleinstrukturierten Mittelgebirgsregion -
vom Habitat zur Landschaft**

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. agr.)
am Fachbereich 09
Agrarwissenschaften, Ökotropologie und Umweltmanagement
der Justus-Liebig-Universität Gießen

eingereicht von
Dipl.-Biol. Dietmar Simmering
Gießen, 08.12.2005

1. Gutachterin: Prof. Dr. Dr. habil. Annette Otte
2. Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Köhler
3. Gutachter: Prof. Dr. Gerd Esser (FB Biologie)

Weitere Mitglieder der Prüfungskommission:

Prof. Dr. E.-A. Nuppenau (Vorsitz)

Prof. Dr. H.-G. Frede

PD Dr. H. Bernhardt

Prof. Dr. Volkmar Wolters (FB Biologie)

Tag der Disputation: 31.05.2006

Diese kumulative Dissertation basiert auf folgenden Manuskripten und Artikeln in wissenschaftlichen Fachzeitschriften:

- I.** Waldhardt, R., Simmering, D. & H. Albrecht (2003): Floristic Diversity at the Habitat Scale in Agricultural Landscapes of Central Europe - Summary, Conclusions and Perspectives. - *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98: 79-85. (**Kap. 5**)
- II.** Simmering, D., Dauber, J., Wolters, V. & A. Otte (2003): Die Bedeutung von Ameisenbauten für die Vegetation von Besenginsterbrachen. - *Nova Acta Leopoldina NF* 87: 409-416. (**Kap. 6**)
- III.** Simmering, D., Waldhardt, R. & A. Otte (2001): Zur vegetationsökologischen Bedeutung von scharfen Grenzlinien in Agrarlandschaften - Beispiele aus einer kleinstrukturierten Mittelgebirgslandschaft. - *Peckiana* 1: 79-87. (**Kap. 7**)
- IV.** Simmering, D., Waldhardt, R. & A. Otte (eingereicht): Plant Species Richness and Habitat Specificity in a German Mosaic Landscape: A Patch and Pattern Perspective. (**Kap. 8**)
- V.** Waldhardt, R., Simmering, D. & A. Otte (2004): Estimation and Prediction of Plant Species Richness in a Mosaic Landscape. - *Landscape Ecology* 19: 211–226. (**Kap. 9**)

Artikel **I** wurde zu gleichen Teilen von den beiden zuerst aufgeführten Autoren verfasst. Der dritte Autor lieferte inhaltliche Anregungen und Bausteine zu früheren Versionen des Manuskripts.

Artikel **II** basiert auf eigenen Datenerhebungen und –auswertungen. Das Manuskript wurde von mir verfasst. Der Zweitautor bestimmte die Ameisenarten, und lieferte, gemeinsam mit den anderen Co-Autoren, Ideen zur Durchführung der Studie.

Artikel **III** enthält Auswertungen von vorhandenen Datensätzen der Professur für Landschaftsökologie und Landschaftsplanung. Datenauswertung und Formulierung des Manuskripts wurden von mir durchgeführt. Die Co-Autoren gaben wichtige Hinweise und Ideen zur Verwirklichung der Studie und des Manuskripts.

Idee, Datenerhebung, -auswertung und Abfassung von Manuskript **IV** wurden von mir durchgeführt. Die Co-Autoren waren durch Ideen und Diskussionen in die Entstehung des Artikels eingebunden.

Bei Artikel **V** war ich durch intensive Diskussionen an der Entwicklung der Idee beteiligt. Die Abfassung der Hälfte des Manuskripts in der vorliegenden Form, sowie Teile der Auswertungen und Ergebnisdarstellungen wurden von mir durchgeführt.

Der Abdruck im Rahmen dieser Veröffentlichung erfolgt unter Berücksichtigung der jeweiligen Bestimmungen bzw. mit vorliegender freundlicher Genehmigung der Copyright-Inhaber: Elsevier B.V., Amsterdam (**I**), Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Halle (**II**), Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz (**III**), Springer Life Sciences, Heidelberg (**IV, V**).

Inhaltsverzeichnis

1.	ALLGEMEINE EINFÜHRUNG	1
1.1	Hintergrund	1
1.2	Phytodiversität, Landnutzungswandel und Multifunktionalität	2
1.3	Phytodiversität und Landschaftsgliederung: Patch - Class - Pattern - Landschaft	4
1.4	Erfassung von Phytodiversität auf verschiedenen Skalenebenen	5
2.	ANFORDERUNGEN AN DIE FORSCHUNG IM TEILPROJEKT UND ZIELSETZUNGEN DIESER ARBEIT	7
2.1	Erfassung der Phytodiversität auf Habitatebene und Ableitung von Indikatoren (Kap. 5)	8
2.2	Muster der Phytodiversität innerhalb von Habitat-Patches (Kap. 6 und 7)	9
2.2.1	<i>Kleinräumige Vegetationsdifferenzierung in Brachen (Kap. 6)</i>	9
2.2.2	<i>Bedeutung von scharfen Grenzlinien für die Phytodiversität auf Habitat- und Landschaftsebene (Kap. 7)</i>	10
2.3	Methodenentwicklung zur Erfassung und Quantifizierung der Phytodi- versität und ihrer Steuergrößen in Habitat-Patches und Habitatmustern mit besonderer Berücksichtigung von Kleinstrukturen (Kap. 8)	11
2.4	Methodenentwicklung zur räumlich differenzierten Prognose von Aus- wirkungen geänderter Landnutzung auf die Phytodiversität (Kap. 9)	12
3.	UNTERSUCHUNGSREGION	13
3.1	Lage, naturräumliche Gliederung und Geomorphologie	13
3.2	Klima, Geologie und Böden	14
3.3	Historische Landnutzung	15
3.4	Aktuelle Landnutzung	16
4.	METHODEN	18
4.1	Habitatklassifikation (Kap. 7, 8, 9)	18
4.2	Auswahl der Untersuchungsflächen (Kap. 6, 7, 8, 9)	19
4.3	Vegetationskundliche Erhebungsmethoden (Kap. 6, 7, 8, 9)	20
4.4	Datenanalyse (Kap. 6, 7, 8, 9)	22
4.4.1	<i>a-, b- und g-Diversität</i>	22
4.4.2	<i>Auswertungsmethoden</i>	23

5.	FLORISTIC DIVERSITY AT THE HABITAT SCALE IN AGRICULTURAL LANDSCAPES OF CENTRAL EUROPE – SUMMARY, CONCLUSIONS AND PERSPECTIVES <i>Waldhardt, R., Simmering, D. & H. Albrecht (2003)</i> Agriculture, Ecosystems & Environment 98: 79-85.	25
6.	DIE BEDEUTUNG VON AMEISENBAUTEN FÜR DIE VEGETATION VON BESENGINSTERBRACHEN <i>Simmering, D., Dauber, J., Wolters, V. & A. Otte (2003)</i> Nova Acta Leopoldina NF 87: 409-416.	32
7.	ZUR VEGETATIONSÖKOLOGISCHEN BEDEUTUNG VON SCHARFEN GRENZLINIEN IN AGRARLANDSCHAFTEN - BEISPIELE AUS EINER KLEINSTRUKTURIERTEN MITTELGEBIRGSLANDSCHAFT <i>Simmering, D., Waldhardt, R. & A. Otte (2001)</i> Peckiana 1: 79-87.	41
8.	PLANT SPECIES RICHNESS AND HABITAT SPECIFICITY IN A GERMAN MOSAIC LANDSCAPE: A PATCH AND PATTERN PERSPECTIVE <i>Simmering, D., Waldhardt, R. & A. Otte (Manuscript)</i>	49
9.	ESTIMATION AND PREDICTION OF PLANT SPECIES RICHNESS IN A MOSAIC LANDSCAPE <i>Waldhardt, R., Simmering, D. & A. Otte (2004)</i> Landscape Ecology 19: 211–226.	83
10.	ZUSAMMENFASSENDER DISKUSSION	106
10.1	Ableitung von Indikatoren der Phytodiversität	106
10.2	Mikroheterogenität auf Habitatebene	108
10.2.1	<i>Vegetation von Ameisenbauten in langjährigen Brachen (Kap. 6)</i>	108
10.2.2	<i>Vegetation „scharfer Grenzlinien“ in Acker- und Grünlandhabitaten (Kap. 7)</i>	109
10.3	Methodenentwicklung: Erfassung und Quantifizierung der Phytodiversität und ihrer Steuergrößen in Habitat-Patches und Habitatmustern (Kap. 8)	110
10.4	Methodenentwicklung zur räumlich differenzierten Prognose von Auswirkungen geänderter Landnutzung auf die Phytodiversität (Kap. 9)	113
10.5	Rück- und Ausblick	116
11.	ZUSAMMENFASSUNG	118
12.	LITERATURVERZEICHNIS	122
	Dankesworte	140

1. Allgemeine Einführung

1.1 Hintergrund

Die vorliegende Dissertationsschrift umfasst Arbeiten zur Analyse der Phytodiversität einer kleinstrukturierten Mosaiklandschaft auf räumlichen Skalenebenen, die von der Habitat- bis zur Landschaftsebene reichen. Die Manuskripte und Artikel entstanden im Rahmen des landschaftsökologisch-vegetationskundlichen Teilprojekts B 3.1 im Sonderforschungsbereich (SFB) 299 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“ der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Frede & Bach 1999, Waldhardt et al. 1999). Seit Projektbeginn 1997 war die übergeordnete Aufgabe dieses Teilprojekts die Erarbeitung von Methodiken zur i) Analyse der Beziehungen zwischen Landnutzung und Teilkomponenten der floristischen Diversität und zur ii) räumlich differenzierten Prognose von Auswirkungen geänderter Landnutzung auf die Phytodiversität einer kleinstrukturierten Mittelgebirgsregion. Die Ergebnisse beider Themenbereiche sollten als Gesamtmethodik die Grundlage für eine naturschutzfachliche Bewertung der im SFB 299 zu erarbeitenden Optionen der regionalen Landnutzung dienen (Waldhardt & Simmering 1999, 2002). Exemplarisch für periphere Kulturlandschaften wurde das Lahn-Dill-Bergland (nordwestliches Mittelhessen) bearbeitet.

Phytodiversität im Sinne dieser Arbeit umfasst dabei den auf (vorwiegend) Gefäßpflanzenarten bezogenen Teil der Biodiversität. Die Biodiversität, zu deren Schutz sich seit der UNCED-Konferenz von Rio de Janeiro (1992, „Earth Summit“) mittlerweile 188 Staaten durch die Unterzeichnung der „Konvention zum Schutz der biologischen Vielfalt“ verbindlich bekannt haben, bezeichnet die gesamte Variabilität lebender Organismen und der von ihnen gebildeten Systeme (SCBD 2005). Sie gliedert sich nach Noss (1990) auf allen biologischen Hierarchie-Ebenen (Genom bis Ökosystem) in die Komponenten „Struktur“, „Komposition“ und „Funktion“. Mit der Analyse von Mustern des Pflanzenartenreichtums und der Pflanzenartenzusammensetzung beschränkt sich diese Arbeit somit vorwiegend auf kompositorische und strukturelle Aspekte der Phytodiversität auf den Hierarchieebenen der Populationen und Phytozönosen (vgl. Waldhardt & Otte 2000), während funktionale Aspekte der Phytodiversität in früheren Arbeiten des Teilprojekts bearbeitet wurden (z. B. Simmering et al. 2001a). Es werden verschiedene methodische Ansätze und Ergebnisse von Untersuchungen dargestellt, die auf jeweils andere Aspekte der Phytodiversität zielten und Grundlagen für die Erarbeitung der oben genannten Gesamtmethodik bildeten.

1.2 Phytodiversität, Landnutzungswandel und Multifunktionalität

Das Pflanzenarteninventar und die Vegetation der Kulturlandschaften Mitteleuropas sind in hohem Maße das Resultat der jahrtausendelangen land- und forstwirtschaftlichen Nutzung (Ellenberg 1996, Sukopp 1969, 1972). Neben groß- und kleinräumig wirksamen abiotischen Bedingungen (Klima, Relief, Boden) sind die historische und aktuelle Landnutzung (Landnutzungstypen und -intensitäten) die entscheidenden Einflussfaktoren für das Vorkommen von Pflanzenarten. Führte die Öffnung der ehemals bewaldeten Naturlandschaften und die Schaffung neuer Habitattypen durch eine große Vielfalt an zum Teil auch standortdegradierenden Landnutzungsformen bis etwa zu Beginn des 20. Jahrhunderts durch das Einwandern und die Speziation von Offenlandarten zum Anstieg der Artenzahlen (Sukopp 1969, Scholz 1995, Sukopp & Scholz 1997), so ist im Zuge der Modernisierung der Landwirtschaft seit der Mitte des 20. Jahrhunderts ein anhaltender Rückgang der Phytodiversität zu beobachten (Bundesamt für Naturschutz 1998). Als wesentliche Ursachen für den Diversitätsverlust in Agrarlandschaften sind dabei - sowohl in Europa als auch weltweit (Baldock et al. 1996, Sala et al. 2000) - zwei gegenläufige Faktorenkomplexe zu unterscheiden. In Gunstregionen führt vor allem die Intensivierung der Landwirtschaft durch Meliorationen, hohen Herbizid- und Düngemittleinsatz, Vereinheitlichung von Anbauverfahren und Fruchtfolgen etc. zu einem Verlust an Habitatvielfalt. In standörtlich und agrarstrukturell benachteiligten Gebieten ist dagegen die Nutzungsaufgabe ursächlich für den Verlust ehemals weit verbreiteter Lebensraumtypen und der in ihnen vorkommenden, spezialisierten Pflanzenarten. Nach Korneck et al. (1998) sind bundesweit allein 265 Gefäßpflanzen durch das Brachfallen von extensiv genutztem Grünland (Magerrasen und Feuchtgrünland) gefährdet. Aber auch Ackerwildkrautarten sind nicht nur durch die Intensivierung der Produktionsverfahren bedroht (Schumacher & Schick 1998), sondern besonders auch durch den seit Jahrzehnten zu beobachtenden tiefgreifenden Landschaftsstrukturwandel in benachteiligten, peripheren Regionen, in denen der Ackerbau zunehmend an Bedeutung verliert und durch großflächige Grünlandnutzung oder Brachland ersetzt wird (Waldhardt 2003).

Das Lahn-Dill Bergland als Untersuchungsregion des SFB 299 ist eine solche periphere Region. Gekennzeichnet durch starke Flurzersplitterung und Nebenerwerbslandwirtschaft erfolgte die landwirtschaftliche Nutzung auf den vorwiegend ertragsschwachen Böden der wald- und reliefreichen Region traditionell mit geringem Produktionsmitteleinsatz und einer hohen Nutzungsvielfalt (vgl. Kap. 2), die insgesamt zu einer sehr hohen Habitat- und Artendiversität führten (Schnedler 1987, Nowak 1988, 1992, Nowak & Wedra 1988, Graffmann 2004).

Der in dieser Region seit einigen Jahrzehnten zuungunsten des Ackerlandes ablaufende Landnutzungswandel, der mit einem Zuwachs an vorwiegend extensiv genutztem Grünland und Brachflächen einhergeht (Fuhr-Boßdorf 2003), erweckte als ein Schwerpunktgebiet der „Sozialbrache“ in Deutschland schon frühzeitig das Interesse agrarwissenschaftlicher und geographischer Forschung (Schulze-von Hanxleden 1972, Kuennecke 1974, Kohl 1978). Effekte des Landnutzungswandels auf die Phytodiversität wurden im Gebiet bereits in frühen Studien zur Sukzessionsforschung (Büring 1970, Borstel 1974) untersucht. Neben der Lebensraumfunktion für Pflanzenarten und den agrar- und sozioökonomischen Konsequenzen der Sozialbrache rückten frühzeitig auch weitere Landschaftsfunktionen wie die Veränderungen des Erholungswertes und der Bodenqualitäten im Zuge des Landnutzungswandels in den Mittelpunkt der Betrachtungen (Büring 1970, Schulze-von Hanxleden 1972, Stählin et al. 1972, 1975).

Diese Multifunktionalität der Landschaft - mittlerweile zum Leitkonzept der EU-Agrarpolitik geworden (BMVEL 2005) - steht seit 1997 im Zentrum der Arbeit des SFB 299. Das Lahn-Dill-Bergland, dessen Strukturwandel insbesondere im Hinblick auf die neueren agrarpolitischen Entwicklungen (z. B. CAP-Reform) als noch nicht abgeschlossen betrachtet werden muss (vgl. Weinmann et al. 2005), wurde exemplarisch als Modellregion gewählt, um zukünftige Landnutzungsoptionen zu erarbeiten und zu bewerten. Unter dem Oberziel der „Entwicklung einer integrierten Methodik zur Erarbeitung und Bewertung von ökonomisch und ökologisch nachhaltigen, natur- und wirtschaftsräumlich differenzierten Optionen der regionalen Landnutzungen“ werden Landschaftsfunktionen wie Nahrungsmittelproduktion, Wasserhaushalt und Trinkwassererzeugung, Freizeit- und Erholungswert, Lebensraumfunktion für Fauna und Flora, Bodenqualitäten und Aufnahmekapazitäten von Siedlungsabfällen in einzelnen Teilprojekten analysiert (z. B. Frede & Bach 1999, Scholten et al. 2002, Fohrer et al. 2005) und anschließend die Auswirkungen optionaler Landnutzungen auf die Landschaftsfunktionen in einem komplexen Modellverbund auf regionaler Ebene prognostiziert und bewertet (Frede et al. 2002, Kuhlmann et al. 2003, Schmitz et al. 2003, Steiner & Köhler 2003). Die Regionalisierung (Bach & Frede 1999), d. h. die räumlich explizite Darstellung auf Landschaftsebene, sowohl von aktuellen als auch von prognostizierten Mustern der Phytodiversität, war dabei die zentrale und innovative Aufgabe des landschaftsökologisch-vegetationskundlichen Teilprojekts, die die Erarbeitung einer schrittweisen Methodik und die Kombination von Bottom-up- und Top-down-Ansätzen erforderlich machte (Waldhardt & Simmering 2002, Reger et al. 2004, 2005).

1.3 Phytodiversität und Landschaftsgliederung: Patch - Class - Pattern - Landschaft

Die multifunktionale Analyse einer Agrarlandschaft erfordert im SFB 299 die Integration aller relevanten Daten in ein Geographisches Informationssystem (GIS), um die zu den bearbeiteten Landschaftsfunktionen erzielten Ergebnisse räumlich verschneiden zu können.

Die im GIS (Vektor- oder Rasterdaten) übliche Datenstruktur aus Patch, Class und Landscape (McGarigal & Marks 1995), bildete dabei auch im landschaftsökologischen Teilprojekt die Grundlage für die Raumanalyse. Patches (Polygone oder Rasterzellen), die hinsichtlich bedeutsamer Kriterien homogene und abgrenzbare Flächen darstellen und somit das Basiselement der Landschaft bilden, werden nach übereinstimmenden Attributen zu Klassen (classes) zusammengefasst. Die Anzahl und die räumliche Anordnung der jeweiligen Patches und Klassen bilden eine Mosaiklandschaft. Als Raumbezug dient entweder die gesamte Landschaft (z. B. eine Gemarkung oder die gesamte Untersuchungsregion) oder nur ein Landschaftsausschnitt (Pattern). Eine Mosaiklandschaft besteht nach Forman (1995) und Burel & Baudry (2003) aus diskreten, unterscheidbaren Elementen (Patches) „at the human scale“ (Forman 1995, S. 4). Ein Patch ist dabei definiert als:

A relatively homogenous (nonlinear) area that differs from its surroundings. The internal microheterogeneity present is repeated in similar form throughout the area of a patch.“ (Forman 1995, S. 39)

Als einzelne Patches werden dabei in den auf Geländedaten basierenden Untersuchungen (vgl. Simmering et al. 2001a, Waldhardt et al. 1999, Waldhardt & Otte 2003) jeweils die landwirtschaftlichen Schläge definiert, die als einzelne Habitate aufgefasst werden. Durch die kleinflächige Nutzung in der Untersuchungsregion sind die abiotischen Standortbedingungen - und damit die Vegetation - von Schlägen als überwiegend homogen zu betrachten, so dass diese Vorgehensweise zur Differenzierung „at the human scale“ (vgl. Zitat oben) prinzipiell gerechtfertigt erscheint (vgl. Kap. 1.4).

Die Abgrenzung von Habitattypen (Klassen) erfolgt in den Untersuchungen des Teilprojekts daher prinzipiell durch eine Verschneidung von Nutzungs- und Standortdaten. (Waldhardt et al. 1999, Reger et al. 2004), da diese die wesentlichen Faktoren für die Ausbildung der Vegetation darstellen. Je nach Fragestellung und der Qualität vorliegender Raumdaten sind dabei unterschiedliche Differenzierungen der Habitattypen möglich, so z. B. hinsichtlich der Nutzungstypen und innerhalb dieser für verschiedene Nutzungsintensitäten und Altersklassen (vgl. Waldhardt et al. 1999, Waldhardt & Otte 2003, Reger et al. submitted, Wellstein et al. submitted).

Im Gegensatz zum vorherrschenden Verständnis der angloamerikanischen Landschaftsökologie, wo - bei in der Regel habitatbezogenen Untersuchungen - die Patches (des untersuchten Habitattyps) eingebettet in eine nicht weiter untergliederte Matrix und verbunden durch Korridore gesehen werden (Patch-Corridor-Matrix Model), tritt die Matrix in kleinstrukturierten Landschaften in den Hintergrund. Gerade für raumbezogene Analysen der Phytodiversität ist die Betrachtung des gesamten Landschaftsmosaiks nötig. Da Agrarlandschaften nahezu flächendeckend Vegetation aufweisen, sind Aussagen zur Phytodiversität von Landschaften unter Berücksichtigung aller Habitattypen und ihrer Patches zu treffen.

1.4 Erfassung von Phytodiversität auf verschiedenen Skalenebenen

Mitteleuropa gehört hinsichtlich der Phytodiversität zu den am besten untersuchten Regionen der Erde. Großmaßstäbig steht der Vegetationskunde mit der pflanzensoziologischen Vegetationsaufnahme nach Braun-Blanquet (1964) eine seit Jahrzehnten etablierte Methode zur Erfassung von Phytodiversität auf Ebene der Artengemeinschaften, bzw. der Habitattypen zur Verfügung. Beinahe für jede Region und jeden Vegetationstyp Mitteleuropas wurden mit dieser Methodik umfangreiche Datengrundlagen erarbeitet und publiziert (vgl. Oberdorfer 1977-1992, Ellenberg 1996), die zunehmend auch in digitaler Form zugänglich gemacht werden (Ewald 2001, Hennekens & Schaminee 2001, Tichy 2002). Die Untersuchungsregion kann hinsichtlich der Phytodiversität von Landnutzungstypen als besonders gut untersucht bezeichnet werden (z. B. Nowak 1988, 1992, Nowak & Wedra 1988, Steinrücken 1998). In die landschaftsplanerische Praxis und die Arbeit der Naturschutzverwaltungen hat die breit akzeptierte und anwenderfreundliche Methode ebenfalls seit langem Eingang gefunden, so dass auch in diesem Bereich umfangreiche, zumeist nicht publizierte Datensätze erarbeitet wurden. Diese vegetationskundlichen Daten sind potenziell geeignet, zur Abbildung der Beziehungen zwischen Landnutzung und Mustern von Teilkomponenten der Phytodiversität sowie ihrer Regionalisierung herangezogen zu werden. Ihre Verwendung ist jedoch aus wissenschaftlicher Sicht als problematisch zu bewerten: Die meisten Aufnahmen wurden primär zu Zwecken der Klassifikation von Pflanzengesellschaften (Syntaxonomie) erhoben (vgl. Ewald 2003). Die Auswahl der Untersuchungsflächen erfolgte daher traditionell meist subjektiv und selektiv, so dass den Datensätzen hinsichtlich der Repräsentativität der Stichproben ein nicht quantifizierbarer Fehler zugrunde liegt. In der Realität häufige, artenarme Vegetationsbestände sind in den Datensätzen tendenziell deutlich unterrepräsentiert (Chytrý 2001). Darüber hinaus weisen pflanzensoziologische Erhebungen häufig stark voneinander abweichende Raumbezüge auf. So wird die Größe der Aufnahmefläche - eine der wesentlichen

Variablen für die Artenzahl von betrachteten Pflanzenbeständen - für verschiedene Vegetationstypen bereits methodisch unterschiedlich gewählt (Dierschke 1994, Hobohm & Härdtle 1997), variiert aber häufig auch innerhalb eines Vegetationstyps zwischen einzelnen Bearbeitern und sogar innerhalb einzelner Datensätze (Chytrý & Otypková 2003). Die Verwendbarkeit bestehender pflanzensoziologischer Datensätze für die Abschätzung repräsentativer Diversitätsmuster von Landnutzungstypen zu Zwecken der Regionalisierung ist damit deutlich eingeschränkt.

Großräumig, d. h. auf kleinem Maßstab, liegen detaillierte Informationen zur Verbreitung von Pflanzenarten flächendeckend für Deutschland und verschiedene Bundesländer (z. B. Haeupler & Schönfelder 1988, Sebold et al. 1990-1998, Garve 1994, Benkert et al. 1996) vor - zum Teil bereits frei verfügbar in digitaler Form (Bundesamt für Naturschutz 2005). Diese Datengrundlagen basieren in ihrer räumlichen Auflösung zumeist auf Einteilungen der Topographischen Karte 1:25000 (TK 25) und sind das Ergebnis floristischer Kartierungen ehrenamtlicher Mitarbeiter, die schon seit mehreren Jahrzehnten fortgeführt werden. Überregionale und regionale Verteilungsmuster der Phytodiversität und ihre Abhängigkeit von abiotischen sowie landnutzungsabhängigen Variablen konnten auf Basis dieser grob aufgelösten Verbreitungsdaten bereits in mehreren Studien analysiert und erklärt werden (Korsch 1999, Deutschewitz et al. 2003). Die Chorologie (Arealkunde), seit jeher ein Forschungsschwerpunkt mitteleuropäischer Geobotanik (z. B. Hoffmann 1886, Meusel et al. 1965, 1978, Meusel & Jäger 1992), erfährt somit durch die Verfügbarkeit der bestehenden Datenmengen und neuer raumstatistischer Auswertungsmethoden (Legendre et al. 2002, Perry et al. 2002, Deutschewitz et al. 2003) eine wachsende Bedeutung für Forschung und phytodiversitätsbezogene Flächenbewertung auf regionaler und nationaler Ebene. Probleme in der Verwendung kleinmaßstäbiger Verbreitungsdaten entstehen durch die unterschiedliche Bearbeitungsdichte und -frequenz sowie aus der wechselnden räumlichen Auflösung und Verfügbarkeit von Daten für unterschiedliche Teilräume (vgl. Schnedler in *Bearb.*). So stehen für die Untersuchungsregion nur Daten auf Basis ganzer TK 25-Blätter zur Verfügung. Obwohl diese grundsätzlich geeignet sind, eine verlässliche Eingrenzung des regionalen Artenpools von Habitattypen vorzunehmen (Mattern et al. 2004, Reger et al. 2005), reicht die räumliche Auflösung nicht, um in einem Gebiet mit kleinräumiger Standort- und Nutzungsvielfalt die Beziehungen zwischen Phytodiversität und abiotischen sowie landnutzungsabhängigen Variablen räumlich explizit, d. h. auf lokaler Ebene, zu untersuchen.

Als intuitive Erkenntnis ist es in der Vegetationsökologie unstrittig, dass z. B. eine reich strukturierte, extensiv und vielfältig genutzte Agrarlandschaft auf der Mesoskala deutlich

mehr Arten beherbergen wird als eine ausgeräumte Intensiv-Agrarlandschaft. Dennoch sind Muster der Phytodiversität lokaler Teilräume und Habitatmuster (Pattern) von etwa der Größe weniger Hektar bis Quadratkilometern und ihre Steuergrößen in Agrarlandschaften wenig untersucht. So gibt es weder eine nennenswerte Zahl an Untersuchungen, die auf einer Arteninventarisierung von Habitatmustern beruhen (vgl. aber Neßhöver 1999, Retzer 1999), noch Methoden, die geeignet sind, die Steuergrößen der Phytodiversität innerhalb von Habitatmustern in Agrarlandschaften zu quantifizieren. Vorliegende Untersuchungen und bestehende methodische Ansätze zur Erfassung von Phytodiversitätsmustern auf der Mesoskala behandeln vorwiegend Habitatmuster natürlicher und halbnatürlicher Ökosysteme (Schmidtlein 2000, 2003, Schwabe-Braun 1979, 1980, Stohlgren et al. 1997a, 1997b), und / oder konzentrieren sich im Sinne der Sigmasoziologie auf Muster von Pflanzengesellschaften (= „Vegetationskomplexe“) in Agrarlandschaften (Goetze 1999, Schiller 2000). Pflanzengesellschaften treten in der modernen Agrarlandschaft jedoch oft nur noch fragmentarisch auf, ihre Typisierung sowie (räumliche) Abgrenzung ist daher stark bearbeiterabhängig. Als wesentliche Einschränkung sigmasoziologischer Methoden ist weiterhin zu werten, dass i. d. R. keine flächendeckenden und vollständigen Informationen zum Arteninventar der untersuchten und typisierten Vegetationskomplexe erhoben werden.

2. Anforderungen an die Forschung im Teilprojekt und Zielsetzungen dieser Arbeit

Die in Kap. 1.2 und 1.3 dargestellten Zusammenhänge verdeutlichen, dass floristisch-vegetationskundliche Daten - und damit Muster der Phytodiversität - in der Regel nur auf Habitat- und Landschaftsebene zur Verfügung stehen. Die bestehenden Datensätze sind darüber hinaus wegen der genannten Mängel kaum geeignet, zur repräsentativen Abschätzung der Diversitäten von Landnutzungstypen und deren Regionalisierung Verwendung zu finden. Bislang fehlen darüber hinaus Methoden zur Erfassung der Phytodiversität von Habitatmustern auf lokaler Ebene. Um die anfangs skizzierten Ziele zu erreichen, ergaben sich zu Projektbeginn somit verschiedene Aufgabengebiete für das Teilprojekt B 3.1, die an dieser Stelle zunächst kurz umrissen werden sollen, um den wissenschaftlichen und methodischen Kontext der in der vorliegenden Dissertationsschrift präsentierten Artikel darzustellen (Kap. 2.1 bis 2.4):

2.1 Erfassung der Phytodiversität auf Habitatebene und Ableitung von Indikatoren (Kap. 5)

In ausgewählten, repräsentativen Teilgebieten der Untersuchungsregion wurde zunächst die Phytodiversität der flächig vorherrschenden Landnutzungstypen Acker, Grünland und verbuschtes, altes Brachland in stratifiziert-zufälligen Stichprobenerhebungen erfasst und Beziehungen zwischen Habitattyp und Artenzahlen und -dichten wurden analysiert (Waldhardt et al. 1999, 2000a). Der Flächenbezug dieser Untersuchungen berücksichtigte sowohl standardisierte Raumbezüge (1 m²- und 25 m²-Plots) als auch ganze Schläge (Patches). Die Datenerhebungen in den Plots erfolgte dabei nach der Braun-Blanquet-Methode, allerdings gewährleistete die zufällige Flächenauswahl eine Vermeidung der in Kap. 1.4 dargestellten Problematik.

Ein Schwerpunkt der Analysen konzentrierte sich dabei zunächst auf die Ableitung von qualitativen (Surrogate) und quantitativen (Korrelate) Indikatoren der Artenvielfalt und anderer Maße der Artendiversität auf Habitatebene im Sinne von Duelli (1997) und Duelli & Obrist (1998). Indikatoren sind prinzipiell geeignete Werkzeuge, um aus direkten oder abgeleiteten Variablen Prognosen von räumlichen Mustern der Biodiversität zu erstellen (Büchs 2003). Es wurde daher z. B. geprüft, ob die Flächengröße der Schläge und die Artendichte von Plots mit der Gesamtartenzahl der Schläge korreliert (Waldhardt et al. 2000b, 2001). Einzelne Artengruppen konnten als Indikatoren der Gesamtartenzahl identifiziert werden (Waldhardt & Simmering 2002, Waldhardt et al. 2000b). Des Weiteren wurden die Artenzahlen und das Vorkommen von Artengruppen einzelner Landnutzungstypen in Beziehung gesetzt zu Klassifizierungen von Bodentypen, Bewirtschaftungsintensitäten, Nutzungsalter und strukturellen Vegetationsmerkmalen (Simmering et al. 2001a, Waldhardt & Simmering 2002, Waldhardt et al. 1999, 2000a, b, 2001, Waldhardt & Otte 2003, Wellstein et al. eingereicht). Als abgeleiteter Indikator für unterschiedliche Altersklassen von Grünland - und damit differenzierter Phytodiversitätsmuster - wurde das Farbspektrum von Color-Infrarot Luftbildern analysiert (Waldhardt & Otte 2003).

In **Kap 5.** werden zusammenfassend Indikatoren der Phytodiversität auf Habitatebene typisiert und jüngere Forschungsansätze in einer kurzen Literaturübersicht eingeordnet. Die Anforderungen an Indikatoren aus wissenschaftlicher Sicht werden dargestellt sowie künftige Forschungsschwerpunkte in diesem Bereich diskutiert. Einleitend wird auch auf die Skalenabhängigkeit von Phytodiversität eingegangen und bekannte Konzepte zur „Messung“ von Diversität werden vorgestellt (α -, β -, γ -Diversität i. S. von Whittaker 1972). Zur Einführung in diese grundlegenden Themenbereiche sei daher auf dieses Kapitel verwiesen.

2.2 Muster der Phytodiversität innerhalb von Habitat-Patches (Kap. 6 und 7)

Die Verwendung des Landschaftselements Schlag (Patch) als Basiseinheit der Landschaftsanalyse ging zunächst von hier vorliegenden einheitlichen Standortbedingungen und einer daraus resultierenden homogenen Vegetation mit sich wiederholenden Mustern interner Mikroheterogenität aus (vgl. Forman-Zitat Kap. 1.3). „Standort“ wird in diesem Zusammenhang im pflanzenökologischen Sinne als Gesamtheit der auf die Vegetation einwirkenden Umwelteinflüsse verstanden (z. B. Lerch 1991). Die Nutzung sowie die abiotischen Bedingungen werden dabei als deren wesentliche Faktoren begriffen, da Störungsregimes (u. a. Mahd, Bodenbearbeitung) und die Steuerung von Stoffflüssen (u. a. Biomasseentzug, Düngung) zu einer vergleichsweise geringen Bedeutung "natürlicher" ökologischer Prozesse für die Ausbildung von Vegetation führen (Burel & Baudry 1995). Die zunächst wohlbegründete Annahme der Homogenität von Schlagflächen konnte im Laufe der Arbeit des Teilprojekts für den Großteil der flächigen Habitattypen bestätigt werden (Waldhardt et al. 1999, 2000a, 2000b). Es war jedoch erforderlich, die Muster der „internal microheterogeneity“ und die damit zusammenhängende Prozesse hinsichtlich zweier bedeutsamer Aspekte näher zu untersuchen. Diese werden hier in einem ersten Schwerpunkt dieser Arbeit dargestellt (Kap. 6 und 7):

2.2.1 Kleinräumige Vegetationsdifferenzierung in Brachen (Kap. 6)

Langjährige Brachen in der Untersuchungsregion sind nur selten Eingriffen in die Vegetationsentwicklung ausgesetzt (Simmering et al. 2001a). Lediglich die Etablierung von ausdauernden Gebüschern wird teilweise unterbunden. Die Entwicklung der noch offenen Bereiche unterliegt damit weitgehend interspezifischen Wechselwirkungen, die zu Änderungen im Dominanzgefüge von Pflanzenarten führen. Neben Konkurrenzmechanismen (competition) sind hier vor allem die gegenseitige oder einseitige Förderung („facilitation“; Callaway & Walker 1997) und die Rolle einzelner Arten als „ecosystem engineer“ (Jones et al. 1994) zu nennen. „Ecosystem engineers“ sind Arten, die direkt oder indirekt auf die Verfügbarkeit von Ressourcen für andere Arten einwirken (Lawton & Jones 1995). Sie erlangen ihre Bedeutung durch die Schaffung neuer Habitats und Habitatmuster. Für den Besenginster (*Cytisus scoparius* (L.) LINK), der dominierenden Gehölzart auf den Brachen der Untersuchungsregion, konnte eine Funktion als „ecosystem engineer“ nachgewiesen werden: Als stickstofffixierende Leguminose scheint er eine Anreicherung der Bodenlösung zu bewirken und damit vermutlich aktiv zu einer Förderung von Nitrophyten in den Beständen beizutragen (Simmering et al. 2000, 2001a).

Angesichts des zunehmenden Einflusses organismischer Interaktionen für die Ausbildung von Phytodiversitätsmustern in halbnatürlichen und natürlichen Habitaten sind aber insbesondere auch Pflanze-Tier Interaktionen von großer potenzieller Bedeutung für die „internal microheterogeneity“ von Brachland-Patches. Das „soil engineering“ von Ameisen, die auf langjährigen Brachen der Untersuchungsregion hohe Arten- und Nestdichten erreichen (Dauber & Wolters 2000a, Wolters et al. 1999), wurde im tierökologischen Teilprojekt des SFB eingehend erforscht (Dauber & Wolters 2000b, 2001). Die hier dargestellte Untersuchung (**Kap. 6**) fokussiert auf die kleinräumige Heterogenität, die durch die zahlreichen Hügelbauten von *Lasius flavus* L. (Gelbe Wiesenameise) in der Vegetation von Brachland-Patches entsteht. Insbesondere werden der Beitrag, den die Ameisenbauten zur kompositorischen und strukturellen Diversität von Brachlandvegetation leisten und der Einfluss der Umgebungsvegetation analysiert.

2.2.2 Bedeutung von scharfen Grenzlinien für die Phytodiversität auf Habitat- und Landschaftsebene (Kap. 7)

Kleinstrukturierte Landschaften weisen eine besonders hohe Grenzliniendichte auf. Die Randbereiche zwischen den kleinen Parzellen repräsentieren meist scharfe Übergänge, d. h. die angrenzenden Parzellen sind häufig nicht durch Kleinstrukturen voneinander getrennt. In den Untersuchungen zur Erfassung der Phytodiversität flächiger Habitattypen wurden zunächst 2 m breite Randbereiche ausgespart, da es das Ziel der Untersuchungen war, nur das repräsentative Arteninventar der Habitattypen zu ermitteln (Waldhardt et al 1999, 2000a). Eventuell auftretende Randeffekte, die durch das Einwandern von Arten aus angrenzenden Nutzungen zu erwarten waren, sollten in der habitattypenbezogenen Datenerhebung bewusst nicht mitabgebildet werden.

Bei zu erwartenden Landnutzungsänderungen, die auf eine Vergrößerung der derzeit vorhandenen Schlaggrößen abzielen (vgl. Dienstbach 2001, Stein et al. 2003), wäre jedoch zwangsläufig mit einer Reduzierung der Grenzliniendichte in der Landschaft zu rechnen. Die floristische Habitatfunktion der zahlreichen „scharfen Grenzlinien“ („sharp edges“, Duelli 1997) von Grünland- und Ackerflächen stand daher im Mittelpunkt der in **Kap. 7** dargestellten Untersuchung. Der Beitrag der Randbereiche zum Arten- und Struktureichtum der Parzellen wurde quantifiziert. Insbesondere sollte auch geklärt werden, ob sie ein eigenes, für die Landschaftsdiversität bedeutsames Arteninventar und somit Ökoton-Eigenschaften (Di Castri & Hansen 1992, Odum 1998) aufweisen (vgl. Dauber et al. 2004).

2.3 Methodenentwicklung zur Erfassung und Quantifizierung der Phytodiversität und ihrer Steuergrößen in Habitat-Patches und Habitatmustern mit besonderer Berücksichtigung von Kleinstrukturen (Kap. 8)

Eine Methode zur Erfassung von Phytodiversität in Habitatmustern bildet als Beitrag zur Lösung der in Kap. 1.4 aufgeführten Defizite vegetationskundlicher Methoden auf lokaler Ebene den zweiten Schwerpunkt dieser Arbeit. Sie basiert auf einer repräsentativen Auswahl und der Erfassung von 1-ha Flächen, die eine jeweils charakteristische Verteilung der vorkommenden Habitattypen aufweisen. Von zunächst per Clusteranalyse klassifizierten 1-ha Habitatmustern von Teilgebieten werden zufällig ausgewählte Flächen (Pattern) als 1-ha Plots ausgewählt. Innerhalb dieser werden die jeweils vorkommenden Patches von Habitattypen abgegrenzt und auf ihrer Gesamtfläche vegetationskundlich erfasst. Patch-bezogene Daten können so wiederum auf die Pattern-Ebene aggregiert werden. Im einzelnen wurden folgende Anforderungen an die Methode gestellt:

- 1) Die Ermöglichung einer zuverlässigen Abschätzung des Gesamtartenreichtums eines Gebiets durch die Erhebung von repräsentativen Teilflächen.
- 2) Die Quantifizierung der relativen Bedeutung von modellierungsrelevanten Eigenschaften (Habitattyp, Größe, Form etc.) für den Artenreichtum von Habitat-Patches.
- 3) Die Quantifizierung der relativen Bedeutung von modellierungsrelevanten Eigenschaften eines Habitatmusters für dessen Artenreichtum. In diesem Zusammenhang sollte das Mosaikkonzept von Duelli (1992, 1997), welches die Abhängigkeit der Biodiversität von der Habitatvielfalt (Anzahl der Typen und Patches) und der relativen Anteile anthropogener, halbnatürlicher und natürlicher Vegetation beschreibt, für die Phytodiversität überprüft werden.
- 4) Da in den Arbeiten des Teilprojekts zunächst nur die flächigen Habitattypen berücksichtigt worden waren, war es erforderlich den Beitrag von Kleinstrukturen (z. B. Raine, Säume, Hecken) für die Landschaftsphytodiversität zu quantifizieren. Insbesondere für die weitere Entwicklung der Methodik zur Erfassung und Prognose von Phytodiversität (vgl. Kap. 9) ist diese Fragestellung entscheidend, da ihre Beantwortung u. a. Hinweise zur nötigen Auflösung von Raumdaten für Regionalisierungszwecke liefert. Die allgemeine Definition Formans (1995), Patches als nichtlineare Elemente im Gegensatz zu Korridoren zu betrachten (vgl. Kap. 1.3), wurde somit aufgegeben, da die Größe und Form eines Habitats primär nicht entscheidend für das Wachstum von Pflanzenarten ist. Kleinstrukturen und flächige Habitate wurden also in dieser Untersuchung gleichermaßen als Patches definiert.

Da die Artenzahl in einem hinsichtlich der Habitattypen und ihrer Patches komplexen Landschaftsausschnitt nicht unmittelbar von der Artenzahl einzelner Patches abzuleiten ist, ist in landschaftsbezogenen Analysen nicht nur diese bedeutsam, sondern vor allem auch der spezifische Beitrag, den ein Patch (oder Habitatmuster) zur Gesamtdiversität eines Raumes leistet. Eine neuere und bislang wenig beachtete Herangehensweise, um diesen Beitrag zu quantifizieren, stellt der „Specificity“-Ansatz nach Wagner & Edwards (2001) dar. Begleitend zur Analyse der Steuergrößen des Artenreichtums wurden daher auch die relevanten Steuergrößen der „Specificity“ quantifiziert.

2.4 Methodenentwicklung zur räumlich differenzierten Prognose von Auswirkungen geänderter Landnutzung auf die Phytodiversität (Kap. 9)

Der dritte und abschließende Schwerpunkt dieser Arbeit integriert die aus den zuvor hier dargestellten Arbeiten des Teilprojekts gewonnenen Erkenntnisse und stellt eine Methodik zur Abschätzung aktuellen Artenreichtums und zur Prognose der Auswirkungen von Landnutzungsänderungen in kleinstrukturierten Mosaiklandschaften vor.

Durch die Verschneidung von Boden- und Nutzungsdaten werden zunächst aktuelle Habitattypenkarten von Teilregionen erarbeitet. Nach einer repräsentativen Erfassung von Artenstetigkeiten (Artenfrequenzen) in den so differenzierten Habitattypen werden unter Berücksichtigung der Anzahl der Habitattypen und ihrer Patches anschließend unter Zugrundelegung einer binomialen Verteilung die Wahrscheinlichkeiten von Artvorkommen in einzelnen Habitattypen bzw. Habitatmustern errechnet. Über die Aufsummierung der Einzelwahrscheinlichkeiten können abschließend der Artenreichtum einzelner Artengruppen oder der gesamten Flora eines (Teil-)Raumes errechnet werden. Durch die Anwendung der Methodik auf kartographisch dargestellte Szenarien zukünftiger Landnutzungsverteilungen ist sie gleichermaßen zur Prognose der zu erwartenden Artenzahlen in beliebig großen Teilräumen geeignet. Die Methodik basiert durch die Berücksichtigung der Identität und Anzahl der Habitattypen und ihrer Patches zunächst konzeptionell auf dem in Kap. 8 überprüften Mosaik-konzept von Duelli (1992, 1997). Limitierungen und Anwendungsmöglichkeiten der Methodik werden in Kap. 9 ausführlich diskutiert.

3. Untersuchungsregion

3.1 Lage, naturräumliche Gliederung und Geomorphologie

Das Lahn-Dill-Bergland (LDB) liegt im Nordwesten des Bundeslandes Hessens im Regierungsbezirk Mittelhessen. Es umfasst den nördlichen Bereich des Lahn-Dill-Kreises und Teile der Landkreise Gießen und Marburg-Biedenkopf. Das ca. 970 km² bedeckende Gebiet bildet die Ostabdachung des Rheinischen Schiefergebirges und wird nördlich und nordöstlich vom Oberlauf sowie südlich und östlich vom Mittellauf der Lahn begrenzt (Abbildung 1). Südwestlich trennt das Dilltal die Region vom Oberwesterwald. Nordwestlich schließen sich Rothaargebirge und Siegerland an. Die im SFB 299 verwendete naturräumliche Abgrenzung des LDB beinhaltet die Haupteinheit „Gladenbacher Bergland“ (oft synonym verwendet für das LDB) und die zum Westerwald gezählte Untereinheit „Oberes Dilltal“ (Meynen & Schmithüsen 1953-1962, Klausning 1988).

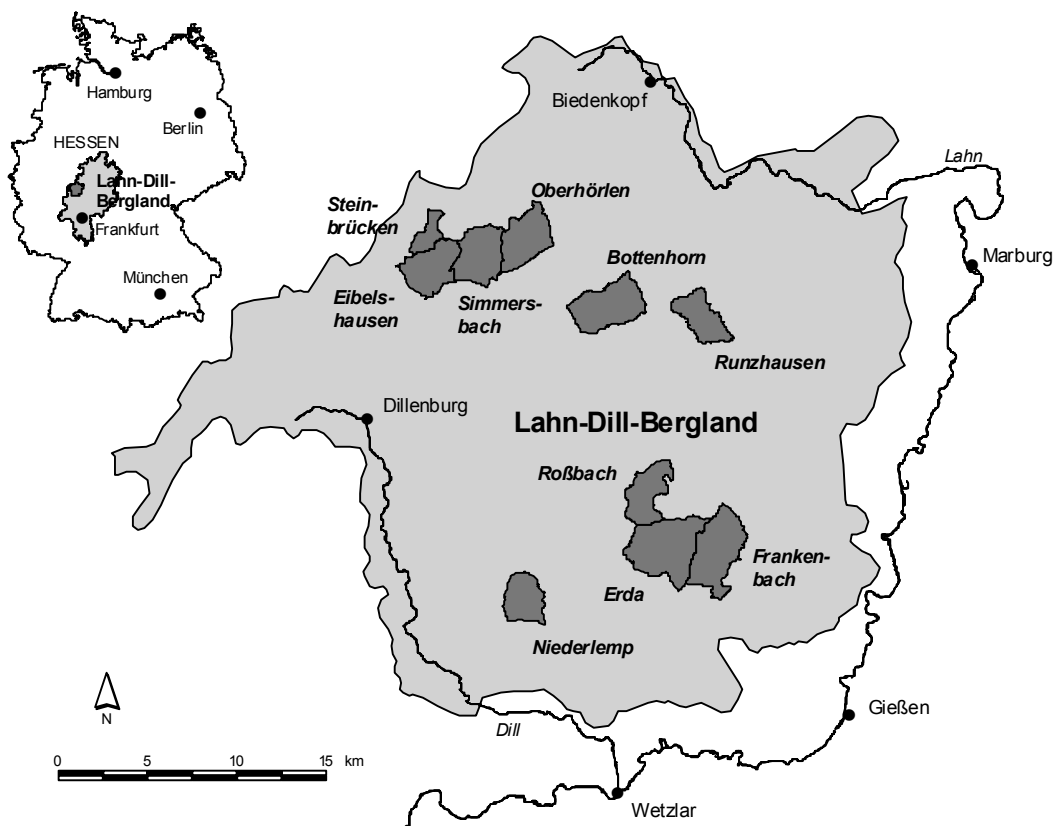


Abbildung 1. Karte der Untersuchungsregion und Lage der Gemarkungen (vgl. Tabelle 1) mit Untersuchungsflächen

Die große geomorphologische Heterogenität der Region findet ihre Entsprechung in der Untergliederung in insgesamt elf Naturraumuntereinheiten, von denen nur einige in den Freilanduntersuchungen Berücksichtigung finden konnten (Tabelle 1). Die im Westen des Gebiets in südöstlicher Richtung verlaufenden, stärker reliefierten Bergrücken erreichen Höhen bis 600 m (Schelder Wald, Hörre), während die im Norden und Osten des Gebiets vorherrschenden Beckenlagen mit 200 m - 400 m Höhenlage durch flache Kuppen und weite Täler geprägt sind (z. B. Niederweidbacher Becken, Damshäuser Kuppen, Salzbödetal; Oberes Lahntal, Breidenbacher Grund). Etwas nördlich des Zentrums des Gebietes erheben sich die verebneten Bottenhorner Hochflächen auf ca. 500 m (Klausing 1988).

3.2 Klima, Geologie und Böden

Das atlantisch-subatlantisch geprägte LDB weist mit kühlen und humiden Bedingungen ein typisches Mittelgebirgsklima aus. Hinsichtlich der Niederschlagsverteilung und Jahresmitteltemperatur innerhalb der im Regenschatten des Sauerlandes gelegenen Region gibt es einen Gradienten von den höheren Lagen im Westen mit 1100 mm und 6°C zu den Beckenlagen im Osten und Südosten mit nur noch ca. 700 mm und ca. 7,5° - 8°C (Knoch 1950, HELELL 1981). Höhenlage und geomorphologische Situation wirken sich lokal jedoch beträchtlich auf das Kleinklima aus.

Die geologisch sehr heterogene Region ist geprägt durch devonische und unterkarbonische Sedimentgesteine. Tonschiefer, Grauwacken, Sandsteine, Kieselschiefer und zum geringeren Teil Kalksteine herrschen vor. Darin eingebettet finden sich mit Diabasen (vorwiegend im Schelder Wald und den Bottenhorner Hochflächen) und Schalsteinen noch die Auswirkungen submariner vulkanischer Tätigkeiten. Auf diese gehen auch die Entwicklung riesiger Roteisensteinlagerstätten zurück, die für die historische Landschaftsentwicklung von zentraler Bedeutung waren (Weyl 1980, Harrach 1998).

Die Ausgangssubstrate der vorwiegend ertragsschwachen, rezenten Böden waren jedoch pleistozäne und holozäne Sedimente. In den Hang- und Beckenlagen führten fluviale, solifluidale und äolische Formungsprozesse zur Ausbildung lössbeeinflusster periglaziärer Schuttdecken (Fließerden). Abhängig von Relief, Exposition und Ausgangsgestein sind diese räumlich sehr variabel verteilt und heterogen in ihren physikalischen Eigenschaften (Schotte & Felix-Henningsen 1999, Szibalski 2000). Die Kuppenlagen weisen häufig flachgründige Braunerde-Ranker, Ranker und Ranker-Braunerden sowie Regosole auf. An Ober- und Mittelhängen überwiegen Braunerden, jeweils in Abhängigkeit des Ausgangsgesteins mit unterschiedlicher Trophie. Aufgrund der geringen Wasserdurchlässigkeit des Tonschiefer-

Untergrundes und der ältesten periglaziären Lagen (Basislage) haben sich an den Unterhängen häufig vernässte Pseudogleye und Pseudogley-Braunerden ausgebildet, z. T. treten hier auch lössbeeinflusste, aber weitgehend entkalkte Braunerden und Parabraunerden auf. Hangfußbereiche sind durch mächtige Kolluvien charakterisiert, während die Auen von Gleyen und Nassgleyen dominiert werden (Harrach 1998, Szibalski 2000).

3.3 Historische Landnutzung

Die Siedlungsgeschichte des LDB begann bereits im Neolithikum (ca. 5600 - 4800 v. Chr.) mit ersten Rodungen und Feldfluren der Bandkeramiker (Speier & Pott 1995). Der Reichtum an Eisenerzlagerstätten, der schon seit der Eisenzeit von keltischen Siedlern genutzt wurde und später wesentlich zur Entwicklung der Industrien an Lahn und Dill beitrug, hatte wesentlichen Einfluss auf die Landnutzungsverteilung im Gebiet. Bis heute mit ca. 44% Waldanteil (Nöhles 2000) ein walddreieiches Gebiet, wurden die natürlichen bodensauren Buchenwälder über Jahrhunderte zur Gewinnung von Holzkohle intensiv genutzt und in von Eichen und Birken dominierte Niederwälder umgewandelt (Speier 1994). Mit der genossenschaftlichen Haubergswirtschaft etablierte sich im ausgehenden Mittelalter sogar ein regionalspezifisches Waldfeldbausystem (Baumeister 1969, Kohl 1978), welches noch bis Anfang des 20. Jahrhunderts großflächig vorwiegend im Nordwesten des Gebiets und im angrenzenden Siegerland praktiziert wurde, um den zunehmenden Bedarf an Holz und Holzkohle im Bergbau zu decken.

Die Industrialisierung der Eisenverhüttung und der damit verbundenen Erwerbszweige führte im Laufe des 19. Jahrhunderts zu einem erhöhten Bedarf an Arbeitskräften. Da zu diesem Zeitpunkt die Flur- und Besitzersplitterung aufgrund der im Westen des Gebiets üblichen Realerbteilung (Röhm 1962) bereits ein Ausmaß erreicht hatte, dass eine Vollerwerbslandwirtschaft nicht mehr den Familienunterhalt sichern konnte, führten diese zunehmenden außerlandwirtschaftlichen Haupterwerbsmöglichkeiten zu einer bis heute großen und überwiegenden Zahl an Nebenerwerbslandwirten (Kohl 1978, Hietel 2004). Dennoch wurden traditionell alle ackerfähigen Flächen bis hin zu flachgründigen Grenzertragsstandorten bewirtschaftet. Nicht ackerfähige Flächen in Kuppenlagen dienten als Allmendweiden, deren erhaltene Restflächen heute einen hohen Naturschutzwert aufweisen und in der Regel als Naturschutzgebiet ausgewiesen sind (Bergmeier 1987, Nowak 1988, Ginzler et al. 2004, Mattern et al. 2004).

Mit dem Niedergang der Eisenhütten im beginnenden 20. Jahrhundert begann der bis heute andauernde, tiefgreifende Landschaftswandel zunächst im Nordwesten der Region

durch die subventionierte Umwandlung der nicht mehr benötigten Niederwälder in Fichtenforste (Kohl 1978). Die Landwirtschaftsfläche blieb davon vorerst weitgehend unbeeinflusst. Jedoch setzte mit sich entwickelnder wirtschaftlicher Prosperität nach dem zweiten Weltkrieg ein anhaltender Rückgang der Anzahl landwirtschaftlicher Betriebe und die verstärkte Nutzungsaufgabe ehemals bewirtschafteter Flächen ein. Nach Kohl (1978) wurden bereits 1974 im Nordwesten des Lahn-Dill-Berglands nur noch 88 % der landwirtschaftlichen Nutzfläche von 1867 bearbeitet.

Tabelle 1. Lage, naturräumliche Zuordnung und Agrarstatistiken der Untersuchungsgebiete

Gemeinde - Gemarkung	Landkreis ¹	Naturraumuntereinheit	MTB ²	Höhe ³ ü. NN	Wald % ⁴	Grünland / Acker ⁵	LF ⁶ /LN ⁷ x 100	Kap. ⁸
Bad Enbach-Bottenhorn	MR	Bottenhorner Hochflächen	5216	500 - 520	43	63 / 37	70	8
Biebertal-Frankenbach	GI	Niederweidbacher Becken	5317	280	45	44 / 56	61	6
Bischoffen-Roßbach	LDK	Niederweidbacher Becken	5317	320	56	62 / 38	56	6
Dietzhöhlzal-Steinbrücken	LDK	Dietzhöhlzetal	5115	310 - 450	65	85 / 14	30	6, 7
Ehringshausen-Niederlemp	LDK	Hörre	5316	280 - 305	49	60 / 40	45	8
Eschenburg-Eibelshausen	LDK	Dietzhöhlzetal	5116	285 - 470	47	79 / 21	56	7
Eschenburg-Simmersbach		Breidenbacher Grund		450				6
Gladenbach-Runzhausen	MR	Damshäuser Kuppen	5217	330 - 350	43	38 / 62	93	8
Hohenahr-Erda	LDK	Niederweidbacher Becken	5317	275 - 435	42	46 / 54	62	6, 7, 9
Steffenberg-Oberhörten	MR	Breidenbacher Grund	5116	480 - 530	43	63 / 37	70	8

¹ = LDK = Lahn-Dill-Kreis; MR = Marburg-Biedenkopf; GI = Gießen; ² = Messtischblatt TK 1:25000; ³ = Höhenlage der Untersuchungsflächen; ⁴ = bezogen auf Gesamtfläche, ⁵ = % Anteile an LF; ⁶ = Landwirtschaftlich genutzte Fläche, Daten der Bodennutzungshaupterhebung 1999; ⁷ Landwirtschaftliche Nutzfläche, Katasterfläche; ⁸ = Kapitel dieser Arbeit

Alle Daten der Agrarstatistik (Statistik Hessen 2005) beziehen sich auf die Gemeindefläche, nicht auf die der genannten Gemarkung.

3.4 Aktuelle Landnutzung

Die aktuell landwirtschaftlich genutzte Fläche in der Untersuchungsregion bedeckt ca. 31 % der Gesamtfläche. Deutlich mehr als die Hälfte wird als Grünland genutzt (Reger et al. einge-reicht). Auf Gemeinde- und Gemarkungsebene lassen sich jedoch deutliche, naturräumliche und agrarstrukturell bedingte Unterschiede in der Verteilung von Acker- und Grünland feststellen (vgl. Tabelle 1). Die in den letzten Jahrzehnten erfolgte Nutzungsaufgabe in einzelnen

Gebieten lässt sich dabei in einem komplexen Geflecht von sowohl standörtlichen als auch sozioökonomische Ursachen beschreiben (Hietel 2004, Hietel et al. 2004, 2005). Allgemein lassen sich Teilräume abgrenzen, die trotz großer agrarstruktureller Veränderungen nur einen geringen Landnutzungswandel aufweisen. Hier sind vornehmlich die durch die Beckenlage, höhere Temperaturen, ertragreichere Böden und eine geringere Flurzersplitterung (Anerbenrecht) begünstigten, vorwiegend im Osten der Region gelegenen Gemarkungen zu nennen, die nach wie vor ackerbaulich geprägt sind. In den Gemarkungen des höher gelegenen (Nord)-Westens, der noch zur Mitte des 20. Jahrhunderts neben ausgedehnten Grünlandflächen ebenfalls hohe Anteile von Ackerland aufwies, hat dagegen ein gerichteter Nutzungswandel stattgefunden (Waldhardt et al. 2000a, Reger et al. 2005). Das ehemalige Ackerland wurde entweder überbaut oder in Grünland umgenutzt. Auch der Brachflächenanteil (vgl. Kap. 6) stieg zunächst stark an (Büring 1970, Borstel 1974). Jedoch ist die zunehmende Verbuschung in vielen Gemarkungen, die sich bereits in den siebziger Jahren zeigte, durch Landschaftspflegemaßnahmen auf vorwiegend am Waldrand gelegene Flächen eingegrenzt worden (Simmering et al. 2001a, Fuhr-Boßdorf 2003, Hietel 2004). Viele ehemalige Brachflächen werden heute überwiegend als Extensiv-Grünland genutzt.

Im klimatisch und edaphisch ebenfalls relativ begünstigten, zentralen Bereich des Lahn-Dill-Berglands mit vorherrschenden flachhügeligen Beckenlandschaften und weiten Tälern hat es einen gerichteten Nutzungswandel in dieser Form bislang nicht gegeben. Die Landnutzungsverteilung entspricht weitgehend der historischen (Reger et al. eingereicht). Tallagen und vernässte Unterhangbereiche werden vorwiegend als Grünland genutzt. Wald ist in der Regel nur auf den Kuppen ausgebildet. Die Hanglagen weisen dagegen noch ein traditionell kleinparzelliertes Mosaik aus Acker- und Grünlandflächen mit einer teilweise ausgeprägten Wechsellnutzung und einer Vielzahl von Kleinstrukturen auf (Fuhr-Boßdorf et al. 1999, Schubert et al. 2002, Hietel 2004, Reger et al. 2005). Die mittlere Schlaggröße liegt bei ca. 0,5 ha. Zwar stieg auch hier der Brachlandanteil leicht an, jedoch bleiben Brachflächen vorwiegend auf stark vernässte Tallagen und flachgründige Waldrandbereiche beschränkt (Simmering et al. 2001, Reger et al. 2005).

Gegenwärtig ist der Anteil kleiner Nebenerwerbsbetriebe in diesen Teilgebieten noch hoch. Die Bewirtschaftung erfolgt überwiegend mit geringem Einsatz landwirtschaftlicher Produktionsmittel und häufig jenseits der Rentabilitätsgrenze (Nowak 1988, Wellstein et al. eingereicht). Sie wird in vielen Fällen überwiegend aus Traditionsbewusstsein fortgeführt. Abhängig von den agrarpolitischen Rahmenbedingungen, der Altersstruktur der noch tätigen Landwirte und dem Vorhandensein von Auffangbetrieben sind daher zukünftig einschnei-

dende Veränderungen in der Landnutzung zu erwarten. Da gerade die Hanglagen dieser Teilgebiete mit einer diversen Landnutzung und damit einer hohen Habitatvielfalt eine große potenzielle Bedeutung für die Phytodiversität haben, und zugleich am wahrscheinlichsten von Nutzungsänderungen betroffen sein werden, standen diese im Mittelpunkt der hier aufgeführten Untersuchungen (Tabelle 1). Tallagen, die standörtlich und aus rechtlichen Gründen keine andere als Grünlandnutzung zulassen, sowie Wälder wurden in den Arbeiten des Teilprojekts nicht berücksichtigt.

4. Methoden

Im Folgenden wird eine Übersicht über die in den Untersuchungen zu Kapitel 6, 7, 8 und 9 verwendeten Methoden gegeben. Weitere Details finden sich in den entsprechenden Methodendarstellungen der einzelnen Kapitel.

4.1 Habitatklassifikation (Kap. 7, 8, 9)

Die in den Untersuchungen verwendeten kartographischen Daten zur Habitatklassifikation orientieren sich im Wesentlichen an Landnutzungskarten, die auf der Automatisierten Liegenschaftskarte (ALK-Hessen) der Hessischen Verwaltung für Bodenmanagement und Geoinformation (HVBG) basieren. Die Landnutzung wurde hinsichtlich ihres aktuellen Nutzungstyps und der Abgrenzung einzelner Schläge, also der Patches, zunächst über Luftbilder kartiert und anschließend im Gelände verifiziert. Für schlagbezogene Untersuchungen ist dieser Arbeitsschritt nach wie vor erforderlich, da es für die Untersuchungsregion bislang keine zufriedenstellenden Raumdaten zur Landnutzung in der nötigen Auflösung gibt. Die flächendeckend vorliegenden ATKIS-Daten (Amtliches Topographisch-Kartographisches Informationssystem) der HVBG haben sich sogar als ausgesprochen ungeeignet erwiesen, die aktuelle Landnutzung in den von einer hohen gerichteten Nutzungsdynamik gekennzeichneten Teilgebieten der Region abzubilden (vgl. Hietel et al. 2002).

Die für die Untersuchungen von Kap. 7 und 9 verwendeten Habitatklassifizierungen für die Gemarkungen Erda, Steinbrücken und Eibelshausen beruhen auf Daten des Teilprojekts, die in der ersten Projektphase von anderen Bearbeitern gewonnen wurden (Fuhr-Boßdorf et al. 1999, Fuhr-Boßdorf 2003, Waldhardt et al. 1999, 2000a). Die Differenzierung der ackerbaulichen Bewirtschaftung in „intensiv“ (Kap. 7) bzw. „conventionally cultivated“ (Kap. 9) und „sehr extensiv“ (Kap. 7) bzw. „organically cultivated“ (Kap. 9) erfolgte nach Interviews mit den Betriebsleitern der zwei Haupterwerbsbetriebe in Erda über ihren Produktionsmitteleinsatz (Waldhardt & Otte 2003, Kap. 9).

Als „extensiv“ (Kap.7) wurden alle Äcker von Nebenerwerbslandwirten der Gemarkungen Erda, Steinbrücken und Eibelshausen klassifiziert. Die in Kap. 9 dargestellte, ergänzende standörtliche Differenzierung der genannten Ackerhabitate und des Grünlands wurde durch Verschneidung mit funktionalen Raumeinheiten abgeleitet, die in der ersten Projektphase unter Zuhilfenahme von analogen Bodentypenkarten visuell für die Gemarkung Erda differenziert worden waren (Waldhardt et al. 1999).

Bei den Kulturen der bearbeiteten Äcker handelte es sich um Winterweizen, Wintergerste, Roggen, Sommergerste, Hafer, Triticale, Dinkel und Mais. Neben Raps, der häufig in Fruchtfolge mit Weizen angebaut wird, handelt es sich - in der Reihenfolge etwa der Bedeutung entsprechend - um die regionaltypischen Ackerfrüchte der untersuchten Gebiete. Die angrenzenden Habitattypen der „scharfen Grenzlinien“ (Kap. 7) waren Acker, Ackerbrachen, Grünland, Grasweg, Ginsterbrache und Wald. Weder die Kulturart noch der Habitattyp der angrenzenden Nutzungen wurden jedoch als Faktoren in der Analyse berücksichtigt, da hierfür die Anzahl der zur Verfügung stehenden Daten nicht ausreichend war.

Die in Kap. 8 dargestellte Untersuchung wurde unter Verwendung von digitalen SW-Orthophotos der HVBG mit einer Auflösung von 0,4 m durchgeführt. Eine vorläufige Typisierung für die Gesamtfläche (100 ha) der Untersuchungsgebiete erfolgte am Bildschirm. Eine differenziertere, für die Analysen verwendete Habitatklassifikation entstand in einem induktiven Prozess während der Geländearbeit, da die zahlreichen Kleinstrukturen nur teilweise im Luftbild zu definieren waren. Als entscheidendes Kriterium für die Abgrenzung sowohl der flächigen als auch linearen Patches wurde der Faktor „unterschiedliche Nutzung“ festgelegt. Grenzen unterschiedlicher Nutzung und Bearbeitung sind während der Vegetationsperiode visuell leicht zu bestimmen. Eine weitere Differenzierung der Nutzungstypen hinsichtlich unterschiedlicher Bewirtschaftungsweisen und kleinstandörtlicher Unterschiede erfolgte nicht.

4.2 Auswahl der Untersuchungsflächen (Kap. 6, 7, 8, 9)

Die Untersuchung der Vegetation von Ameisenbauten (Kap. 6) erfolgte in neun Besenginsterbrachen, die sich auf fünf Gemarkungen des Lahn-Dill-Berglands verteilten (Tabelle 1, Kap. 3). Ausschlaggebend für die Auswahl der Flächen war eine ausreichend hohe Dichte an Ameisenhügeln, die eine Mindestgröße von 15 cm Höhe und 25 cm Breite überschritten. Pro Brache wurden elf Ameisenhügel und jeweils paarweise verbundene Ausschnitte der Umgebungsvegetation zufällig ausgewählt. Obwohl diese vorwiegend in den unverbuschten Bereichen der Brachen auftreten, wurde darauf geachtet, dass sich keiner der untersuchten Hügel in größerer Entfernung als 5 m von Besenginsterbeständen befand, damit die funktionale Verknüpfung zu den Brachen gewahrt blieb.

Für die Analyse der Bedeutung „scharfer Grenzlinien“ (Kap. 7) wurde auf vorliegende Vegetationsdaten zurückgegriffen (siehe oben). Bearbeitet wurden die Randbereiche der Schläge, die in den genannten Untersuchungen mit ihrem Innenbereich erfasst wurden und die mit einer stratifizierten Zufallsauswahl unter Berücksichtigung von Nutzungs- und Standorttypen der funktionalen Raumeinheiten selektiert wurden. Die Florenlisten der Innenbereiche dieser Schläge gingen ebenfalls in die Berechnung der habitatspezifischen Artfrequenzen zu Kap. 9 ein.

Für die Analyse der Habitatmuster in Kap. 8 wurden vier Südhangbereiche (jeweils 25 ha eingeteilt in ein 1 ha-Raster) mit einem für die Region typischen kleinparzelligen Habitatmosaik und vergleichbaren Standortbedingungen bearbeitet, die zudem die naturräumliche Variabilität abdecken sollten (Tabelle 1, Kap. 3). Die Auswahl der innerhalb dieser Teilgebiete zu erhebenden 1-ha Plots erfolgte nach einem Stratifizierungsverfahren: Hierzu wurden die Flächenanteile der vorläufigen, „am Bildschirm“ differenzierten Habitattypen der 1-ha Flächen in eine K-Means-Clusteranalyse (Backhaus et al. 2000) gegeben, um Gruppen ähnlicher Habitatmuster zu differenzieren. Aus jeder der jeweils fünf Gruppen wurde eine Fläche als Plot ausgewählt, so dass insgesamt zwanzig 1-ha Flächen bearbeitet wurden. Durch dieses Vorgehen sollte die repräsentative Erfassung der Habitattypenverteilung im jeweiligen Gebiet gewährleistet werden.

Die Anwendung der probabilistischen Methode zur Prognose von Artenreichtum in Teilräumen (Kap. 9) wurde exemplarisch für zwei bezüglich ihrer Landnutzungsverteilung unterschiedliche Habitatmuster (landscape tracts) von 32 ha Größe in der Gemarkung Erda durchgeführt. Die Auswahl erfolgte in erster Linie, um den Effekt der Habitattypenverteilung auf die Modellergebnisse zu demonstrieren. Die exemplarisch gewählten Habitatmuster wurden wiederum, in der NW-Ecke mit 0,0625 ha beginnend, in sich exponentiell vergrößernde Teilflächen untergliedert, um die Modellergebnisse für verschiedene Raumbezüge vergleichend darstellen zu können. Die Beschränkung auf 32 ha große Flächen bot den Vorteil, dass die Ergebnisse der Berechnungen im Gelände überprüft werden konnten.

4.3 Vegetationskundliche Erhebungsmethoden (Kap. 6, 7, 8, 9)

Die vegetationskundliche Datenerhebung erfolgte grundsätzlich nach der bekannten Schätzmethode von Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1962, Dierschke 1994). An dieser Stelle wird hier daher nur auf die Abweichungen und die jeweiligen Größen der Aufnahmeflächen eingegangen.

Die Erhebung der Ameisenhügel (Kap. 6) erfolgte auf der Gesamtfläche der Hügel. Die Umgebungsvegetation wurde innerhalb eines Schätzrahmens ($0,25 \text{ m}^2$) in 30 cm Entfernung vom jeweiligen Hügel erfasst. Erhoben wurde neben den Gefäßpflanzen auch die Kryptogamenflora. Die übliche Schätzskala mit neun Intervallen wurde erweitert, um feinere Unterschiede in der Abundanz besonders für kleinere Arten abbilden zu können. Die Deckungsgrade $<30 \%$ und $>80 \%$ wurden in Schritten zu fünf Prozent differenziert. Für mittlere Deckungen wurde die übliche Skala beibehalten.

Die vorliegenden Vegetationsaufnahmen zu den Randbereichen und den jeweiligen Innenflächen (Kap. 7 & 9) waren auf einer standardisierten Fläche von $5 \times 5 \text{ m}$ (Innenbereiche) bzw. $12,5 \times 2 \text{ m}$ (Randbereiche) erhoben worden. Entsprechende Florenlisten waren für die Innenbereiche auf der Gesamtfläche des Schlages mit Ausnahme eines 2 m breiten Randes erstellt worden. Die Erfassung der Randbereiche bezog sich auf 2 m Breite entlang jeweils einer ganzen Seitenlänge eines Schlages.

Für die Erfassung der Vegetation in Kap. 8 wurde von der üblichen Methode der Vegetationsaufnahme abgewichen. Ziel war es nicht, die Vegetation in repräsentativen Stichproben auf standardisierten Flächengrößen zu erheben, sondern es sollten ganze Habitatmuster von 1-ha Größe vegetationskundlich erfasst werden. Hierzu wurden alle 199 differenzierten Patches in den zwanzig ausgewählten Habitatmustern auf ihrer Gesamtfläche erhoben. Der Raumbezug für die Schätzung der Artabundanzen war daher die Gesamtfläche der Patches, die in der Größe von wenigen Quadratmetern bis zu 0,8 ha variierten. Als Schätzskala wurde die Braun-Blanquet-Skala benutzt. Über die Verwendung der üblicherweise benutzten, aus den Schätzintervallen abgeleiteten mittleren Deckungsklassen (Dierschke 1994) und den aus dem GIS extrahierten Flächengrößen konnte für jede vorkommende Art ein Näherungswert für die tatsächliche Deckung in einem Patch berechnet werden. Diese berechneten Deckungsgrade gingen in die Auswertungen zur Analyse der Diversitätsmuster von Patches und Pattern ein. Für die Gesamtflora der vier 25-ha Gebiete wurden im nachfolgenden Jahr separat Gesamtartenlisten erstellt, um den Anteil der durch die Bearbeitung der jeweils fünf Habitatmuster erfassten Arten an der Gesamtartenzahl bestimmen zu können.

Die Nomenklatur richtet sich in allen Kapiteln nach Wisskirchen & Haeupler (1998) sowie Frahm & Frey (1992).

4.4 Datenanalyse (Kap. 6, 7, 8, 9)

4.4.1 *a-, b- und g-Diversität*

Die α -Diversität, also die „Inventory“-Diversität einer definierten Fläche, stand im Mittelpunkt der Auswertungen zu Kap. 6 und 7. Hierbei wurden nicht nur die α -Artendichte der Vegetationsaufnahmen und Florenlisten untersucht, sondern auch jeweils Eigenschaften der Vegetation berücksichtigt, die die strukturelle Komponente der Phytodiversität kennzeichnen (Deckungsgrade, Evenness etc., Artengruppen). Zusätzlich wurde der Beitrag der jeweiligen Bezugsflächen (Ameisenhügel bzw. Randbereich) zur Diversität übergeordneter räumlicher Skalenebenen betrachtet. So wird in Kap. 7 die Vegetation der Randbereiche in eine quantitative Beziehung gesetzt zur α -Diversität der Patches (Schläge) und ihr Beitrag zur γ -Diversität (der Landschaft) qualitativ bewertet. Ein analoger Ansatz wurde in Kap. 6 gewählt.

Inhaltlich darauf aufbauend wird in Kap. 8 ein komplexerer Ansatz verfolgt, da die Gesamtinventarisierung der Vegetation in den Habitatmustern eine deutlich differenziertere Analyse erlaubt. Über eine additive Partitionierung (vgl. Veech et al. 2002) der Diversitätsmaße α und β in den räumlichen Bezugsebenen „Patch“, „Pattern“ (1-ha Fläche) und „Site“ (Gebiet) erfolgt zunächst eine deskriptive Darstellung der Verteilung der γ -Phytodiversität in den untersuchten Flächen. Eine anschließende Analyse untersucht a) die Steuergrößen der α -Diversität von Patches und Patterns und b) mit dem „Specificity“-Ansatz (vgl. Kap. 2.3) ihren spezifischen Beitrag zur γ -Diversität unterschiedlicher Bezugsräume.

Habitat-„Specificity“ für eine räumliche Einheit wird quantifiziert durch die Aufsummierung der anteiligen Gesamtvorkommen aller Arten eines Gebietes, die auf diese räumliche Einheit entfallen (Wagner & Edwards 2001). So wird ein artenäquivalentes Maß gebildet, welches den spezifischen Beitrag der räumlichen Einheit (z. B. eines Patches) in Bezug setzt zu den Gesamtartenvorkommen (γ -Diversität) eines größeren Raumes. Im Falle der hier vorgestellten Untersuchungen kann so der Beitrag eines Patches für 1 ha, 5 ha und 20 ha berechnet werden. Da „Specificity“ ein additives Maß ist, kann leicht der Beitrag eines 1-ha Habitatmusters abgeleitet werden und auf die Bezugsräume 5 ha und 20 ha bezogen werden.

Auf die theoretischen Hintergründe additiver Partitionierung und der „Specificity“-Berechnungen wird in Kap. 8 ausführlich eingegangen. Datenanalyse und Methodendarstellung sind ebenso die inhaltlichen Schwerpunkte in Kap. 9, so dass an dieser Stelle auf die entsprechenden Darstellungen verwiesen wird.

4.4.2 Auswertungsmethoden

Die statistische Auswertung bediente sich parametrischer, und in den Fällen, wo die nötigen Anforderungen (Normalverteilung, Homogenität der Varianzen) auch nach einer Datentransformation (Logarithmierung) nicht gegeben waren, nichtparametrischer Verfahren.

Kap. 6: Der Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben wurde verwendet, um strukturelle Unterschiede in der Vegetation von Ameisenhügeln und ihrer Umgebung zu testen (Köhler et al. 2002). Die Wechselbeziehungen zwischen Umgebung und Hügeln hinsichtlich der Artenzahlen einzelner Artengruppen, der Deckung von Einzelarten sowie strukturellen Vegetationsmerkmalen wurden mittels Spearman-Rangkorrelationen analysiert.

Die Überprüfung der Bindung einzelner Pflanzenarten an entweder die Hügel oder die Umgebung erfolgte über die Indikatorartenanalyse nach Dufrene & Legendre (1997). Bei dieser Methode wird die relative Abundanz mit der relativen Stetigkeit (Frequenz) einer Art in den jeweiligen Aufnahmegruppen multipliziert. Der höchste für eine Art in den Aufnahmegruppen erhaltene Wert ist der Indikatorwert, der in einem anschließenden Monte-Carlo Permutationstest (1000 Permutationen) auf statistische Signifikanz überprüft wird. Die Nullhypothese wird abgelehnt, wenn der aus den Daten berechnete Indikatorwert extremer ist, als die empirische Verteilung der durch die Randomisierungen gewonnenen Werte.

Kap. 7: Die Florenlisten wurden hinsichtlich mittlerer Artenzahlen der Randbereiche, der Ähnlichkeit (Jaccard-Index) zwischen Rand- und Innenbereich (β -Diversität) sowie des Anteils der an den Rändern der Schläge hinzukommenden Arten (analog dazu die Artverluste) mit einer Varianzanalyse (ANOVA) und nachgeschaltetem Tukey-HSD-Test für ungleiche N auf signifikante Mittelwertunterschiede in den vier Habitattypen analysiert.

Um den Einfluss der Faktoren Bewirtschaftungsintensität und Randlage auf die α -Artendichten sowie die Anzahl und Abundanzsummen von Ackerarten zu testen, wurden die Vegetationsaufnahmen verwendet und mit einer Rangvarianzanalyse nach Kruskal-Wallis analysiert. Abundanzunterschiede von Einzelarten in Rand- und Innenbereichen wurden anhand separat für jeden Habitattyp durchgeführter, paarweiser Mann & Whitney U-Tests analysiert (Zar 1999, Köhler et al. 2002).

Unterschiede in der Vegetationsstruktur der Aufnahmeflächen wurden mit einer zweifaktoriellen ANOVA (Bewirtschaftungsintensität und Randlage) mit ebenfalls nachgeschaltetem Tukey-HSD-Test für ungleiche N überprüft.

Kap. 8: Der Artenreichtum sowie die für drei bzw. zwei Bezugsräume berechnete „Specificity“ von Patches und Habitatmustern (1-ha Pattern) wurden als Zielgrößen in multivariaten „Allgemeinen Regressionsmodellen“ (General Regression Model, GRM) analysiert, um die relative Bedeutung verschiedener, hypothesengeleiteter Prädiktorvariablen zu quantifizieren. GRM ist eine Erweiterung des „Allgemeinen Linearen Modells“ (GLM). Modellbildung, Schätzung und Hypothesentest von Effekten des endgültigen Modells basieren ebenfalls auf kleinsten Quadraten und der Modellaufbau gestattet eine Kombination aus kategorialen und stetigen Prädiktoren (Statsoft Inc. 2001). Zur Bildung des „besten“ Modells und der Aufnahme der relevanten Prädiktoren wurde die „schrittweise vorwärts“-Selektionsmethode benutzt. Die erklärte Varianz (%) wurde über Varianzzerlegung aus den Anteilen der jeweiligen Quadratsummen an der Gesamtvarianz im GRM berechnet (Zar 1999).

Um Probleme mit der Multikollinearität von Prädiktoren zu vermeiden, wurde auf der Pattern-Ebene eine Faktorenanalyse mit der Extraktion von Hauptkomponenten als Datenreduktionsmethode vorgeschaltet (Statsoft Inc. 2001, Stevens 2002). Diese resultierte in vier unabhängigen und orthogonalen Faktoren, welche jeweils eng mit einer oder mehrerer der ursprünglichen Prädiktoren korrelierten und als „Surrogatvariablen“ in das GRM gingen.

Um zu gewährleisten, dass die teilweise aneinandergrenzenden Patches die Voraussetzungen von unabhängigen Stichproben erfüllen, wurden vor der GRM-Analyse die (Euklidischen) Distanzen aller Zielgrößen und Prädiktoren mit Mantel-Tests gegen die geografischen Distanzmatrizen auf den Einfluss räumlicher Autokorrelation getestet (Mantel 1967, Legendre & Legendre 1998). Die Signifikanz der Mantelstatistik r_M wurde wiederum in Monte-Carlo Permutationstests überprüft. Die Nullhypothese wird abgelehnt, wenn die aus den Daten berechnete Mantelstatistik extremer ist als die empirische Verteilung der durch die Randomisierungen gewonnenen Werte. Die räumlichen Faktoren „Habitatmuster“ und „Gebiet“ wurden zudem als kategoriale Variablen in den Aufbau des GRM eingebunden.

Sämtliche statistischen Auswertungen und Analysen erfolgten mit den Programmen SORT (Durka & Ackermann 1993), Statistica (StatSoft Inc. 1998, 2001) und PC-Ord (McCune & Mefford 1999).

Floristic diversity at the Habitat Scale
in Agricultural Landscapes of Central Europe –
Summary, Conclusions and Perspectives

Chapter 5

Kapitel 5



Fotos: Rainer Waldhardt

Floristic Diversity at the Habitat Scale in Agricultural Landscapes of Central Europe - Summary, Conclusions and Perspectives

Rainer Waldhardt, Dietmar Simmering and Harald Albrecht

Originally published in: *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98 (2003): 79-85;
ISBN 0-444-51551-8; DOI: 10.1016/S0167-8809(03)00071-9; © 2003 Elsevier Science B.V.

Abstract

Referring to the agricultural history in Central Europe determinants of floristic diversity at the habitat scale and the decline in diversity over the last few decades are described. In this context the preservation of floristic diversity is stressed to be one important goal of modern, multifunctional agricultural land use. To reach this goal indicators of diversity are useful tools to evaluate the effects management practices have on floristic diversity in agro-ecosystems. However, "key indicators" that allow an easy assessment and evaluation of diversity are still lacking. Potentially, indicators of biodiversity measures at the habitat scale can be developed from a large number of parameters. An attempt to classify parameters into three major types of indicators and requirements indicators have to meet are presented.

Based on the contributions in this special issue and further references recent approaches to indicate floristic diversity at the habitat scale in agricultural landscapes of Central Europe are summarized and discussed. It is concluded that further research should focus on the validation of existing approaches and their integration into a comprehensive set of indicators and on the development of standardized modes of collection for data.

Keywords

Biodiversity; Flora; Vegetation; Indicator; Species diversity; Structural diversity; Spatio-temporal scale.

1. Determinants of floristic diversity at the habitat scale

In about 5000 years of agricultural history in Central Europe, the anthropogenic transformation of natural, old-growth woodlands into mosaic landscapes with agricultural and semi-natural habitats has had a considerable side-effect in enhancing biodiversity. This particularly concerns the species diversity of vascular plants (Sukopp 1972), which is the organism group dealt within this paper, but is also true for the diversity of biocoenoses and ecosystems (Ellenberg 1996). More secluded aspects of biodiversity such as the genetic diversity in populations of certain species, are likely to have profited from the evolution of our rural landscape as well (McCauley 1995, Young 1995).

In the middle of the twentieth century, the situation changed dramatically. Traditional and diverse management practices, which have been the main driving forces for the increase and preservation of biodiversity, were given up and were replaced by modern agriculture. Intensification of agriculture by use of high-yielding crop varieties, fertilization, irrigation, and pesticides has contributed substantially to tremendous increases in food production over the past 50 years (Matson et al. 1997). At the same time, many marginal regions with an unfavorable climate, topography and poor soils are threatened by abandonment. Such rural landscapes, with a traditional small-scale mosaic of grassland and arable fields, and thus a high diversity of habitats, have undergone a radical change since crop production has been already widely replaced by extensively managed grasslands or even forests in the past few decades (Baldock et al. 1996, Buhler-Natour & Herzog 1999).

These two developments affect both, abiotic resources like water and soil (Bork 1988, Cooper 1993), as well as components of biodiversity. For plant species a severe decline in diversity over the last few decades is reported from arable land (e.g., Moravec 1993, Albrecht 1995, Sutcliffe & Kay, 2000), grasslands (e.g., Meisel & Hübschmann 1976, Meisel 1983, Willems 1990, Schrautzer & Wiebe 1993) as well as from boundary structures (e.g., Burel 1996, Steidl & Ringler 1997, Boutin & Jobin 1998). Both, abandonment on the one hand, and intensification of management systems on the other, are considered as the main causes for the decrease in vascular plant species richness (Korneck et al. 1998).

It may be objected that the primary function of agricultural land use is not the preservation and support of biodiversity, but the production of food and raw materials. It has to be considered, though, that nearly 40% of the entire surface area in the European Union (EU) serves agricultural purposes and most of the remainder is consumed by intensively managed forests, settlement, and traffic (Bruyas 2002). Under such preconditions, farmland must not

only be looked at from an economical aspect as merely the basis for a profitable yield. Equally, it has to fulfil important additional functions in preserving abiotic resources, in stimulating human recreation, and in conserving biodiversity. To a growing extent, this ‘multifunctionality’ of agriculture is recently recognized in most Central European countries (e.g., Nagy 1997, Beaufoy 1998, European Commission 1999, Vos & Meekes 1999, Wyrzens & Mayer 1999, Pinton 2001, Tait 2001, Bundesamt für Naturschutz 2002). To counteract the documented decrease in biodiversity, which is likely to decline even more in the future (Tilman et al. 2001), the EU has initiated different measures to conserve and to increase biodiversity in agricultural landscapes (Marggraf 1998) and is committed to do so even more in the future (European Commission 2001).

What is still lacking, however, are "key indicators" that allow an easy assessment and evaluation of biodiversity (Flather et al. 1997, Duelli & Obrist 1998, Simberloff 1998, Flather & Sieg 2000). In this context, the analysis of interactions between management practices at the habitat scale, abiotic resources, socio-economic conditions and biodiversity measures (Fig. 1) is a challenge for scientific research. Management practices have a primary, direct impact on abiotic resources (e.g., the increase of nitrogen contents in soil after fertilization) and on biodiversity (e.g., the decline in the abundance of arable weeds after the application of herbicides), but may also cause many secondary, indirect effects in agro-ecosystems (e.g., the changes in zoo-coenoses induced by a reduced pollen supply as a consequence of herbicide application; Bick & Brocksieper 1979). Knowledge of such interactions can provide indicators to evaluate the effects management practices have on floristic diversity in agro-ecosystems. If such indicators would accurately reflect the impact of management practices on biodiversity, they would be useful to install and evaluate detailed funding systems ‘which offer incentive payments to farmers who sign up to specific environmental commitments’ (European Commission 2001).

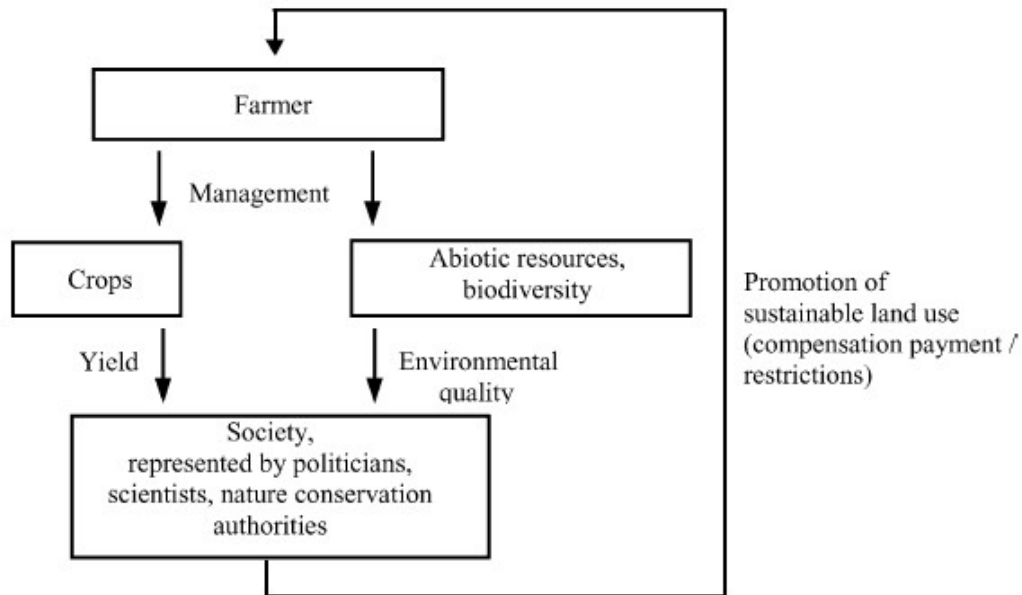


Figure 1. By their farming practice, farmers determine crop yields and environmental quality. It is for the society to evaluate and to decide on the future development of both.

2. Indication of floristic diversity at the habitat scale

The quality of indicators relies on the scale, which they represent (Stein et al. 2001). Therefore, an analysis of primary and secondary interactions between land use and components of biodiversity and the identification of corresponding indicators has to consider a broad spectrum of spatial scales. However, it is of particular importance to define the spatial scale, a certain indicator is valid for. Specific relations between measures of biodiversity and their potential indicators can be detected at a ‘within habitat-patch’-scale and a ‘within habitat-type’-scale, as well as at the ‘within habitat-mosaic’ or landscape-scale, up to a regional, national or even global scale. On the different spatial scales, we are facing characteristic types of intrinsic or temporal dynamics, such as annual disturbances in specific habitats or a long-term turnover in land use at the landscape scale. Thus, interactions and relations between land use and biodiversity vary even within the respective spatio-temporal scales (Eiswerth & Haney 2001).

Biodiversity is usually measured and expressed at three levels that are generally applicable at all spatial scales, but are especially suited to describe diversity at the habitat scale: Following Whittaker (1972), α -diversity denotes the diversity of a certain reference area (e.g., sample, habitat patch), while γ -diversity is the diversity of a larger spatial unit (e.g., habitat types, landscape) that comprises the sum of all α -diversities. While α - and γ -diversity are

inventory diversities that-in case of vascular plants-can easily be measured, β -diversity, or ‘differentiation diversity’, characterizes the differences between the diversities (α or γ) of certain reference areas. Commonly, β -diversity is calculated using one out of a large set of available indices and statistical measures (Magurran 1988, Waldhardt & Otte 2003). For the differentiation of relations between aspects of biodiversity and their potential indicators, it has to be considered on which of these levels of biodiversity the relations may occur or are valid for, respectively.

2.1. Indicators of biodiversity-classification and requirements

Potentially, indicators of biodiversity measures at the habitat scale can be developed from a large number of parameters. Table 1 shows an attempt to classify a selection of parameters into three major types of indicators. We distinguish between measures of certain aspects of biodiversity that are potentially suitable for indicating overall biodiversity (Type I), measures of natural or management related environmental traits (Type II), and deductive parameters of spatially explicit data (Type III).

Table 1. Classification of selected parameters for the indication of biodiversity at the habitat scale (with references).

Type of indicator	Parameter	Reference
I. Measures for certain aspects of biodiversity		
I.1 Biotic elements (number, abundance and frequencies of)		
	‘Characteristic’ species	Rosenthal 2003
	Functional groups	Hald 1999; Critchley 2000; Kleijn & Verbeek 2000; Waldhardt et al. 2000b
	Endangered species	Lee et al. 2001; Rosenthal 2003
I.2 Biotic structure		
	Height of vegetation	Mückschel & Otte 2003
	Cover of litter in vegetation	Mückschel & Otte 2003
	Evenness indices of species distribution	Smith & Wilson 1996
I.3 Biotic processes		
	Seed production of certain populations	Mückschel & Otte 2003
	Biomass production in plant communities	Mückschel & Otte 2003
	Habitat age	Honnay et al. 1999; Dumortier et al. 2002
II. Measures of natural or management related environmental traits		
	Ground-water table	Rosenthal 2003
	Frequency of mowing	Gigon & Leutert 1996; Pfadenhauer & Klotzli 1996; Collins et al. 1998
	Amount of mineral fertilizer applied to fields	Alard et al. 1994; Kleijn & Verbeek 2000
	Quality and frequency of pesticide application	Boatman 1994; Schmidt et al. 1995; Snoo 1997
III. Deductive parameters of spatially explicit data from		
	Digital Elevation Models	Zimmermann & Kienast 1999
	Color-infrared (CIR) aerial photographs	Nilsen et al. 1999; Waldhardt & Otte 2003

In order to provide comparable estimates of biodiversity measures, indicators at the habitat scale have to meet at least (some of) the following requirements:

1. Indicators should reflect correlations between management practices and certain aspects of biodiversity (e.g., species richness of vascular plants in a habitat patch) in a quantitative way.
2. Indicators may serve as surrogates for other, e.g., functional aspects of biodiversity in a habitat patch. The suitability of a certain weed-community as a precondition for the development of a species-rich community of phytophagous insects is a conceivable example for this rather qualitative approach (Perfecto & Snelling 1995).
3. Indicators should be valid and applicable at a defined spatial scale.
4. The indicators should be easy to assess and be receptive to repeatability with a sufficient accuracy.

2.2. Recent approaches to indicate floristic diversity at the habitat scale

Within this chapter, we present new approaches for the development of indicators of floristic diversity at the habitat scale. Rosenthal (2003) and Albrecht (2003) propose to define ‘characteristic’ or ‘vulnerable’ species (i.e., biotic elements, Table 1) to assess plant species diversity in wet grassland and arable fields. In contrast, Mückschel & Otte (2003) focus on measures of structural diversity by analyzing morphological traits of certain species. Results suggest that shoot height of certain species may be a sensitive indicator for structural changes in endangered, calcareous grassland habitats.

The indicators proposed in these three papers are capable of being integrated in sophisticated instruments for the evaluation of floristic diversity at the habitat scale. A problem, the application of these indicators may cause, is their demand for a rather intensive data collection, which is consuming time and financial resources. Therefore, their future application will most likely be restricted to agricultural habitats of particular conservational interest.

To maintain or to create a satisfying amount of floristic diversity in the remaining (i.e., cultivated) area, we need sufficient management practices. A corresponding investigation was carried out by Gerowitt (2003). In a field plot experiment, she tested the effects of different management systems on the arable weed flora. A combination of reduced input and reduced tillage led to higher weed species numbers than in other systems like "good farming practice" which was characterized by a higher input of agrochemicals. The indicators presented here are yet only valid for the habitat patches that were investigated. Relations between indicators and the prevailing indicated aspects of diversity are not necessarily applicable to

other habitats or habitat-types. Due to, for example, varying natural site conditions from the local up to the regional scale, a general transferability of these results cannot be assumed. Validating research on the indicators presented here has yet to be done, but this applies to most of the indicators that have been proposed in this rather new field of research. Likewise, the topic ‘biodiversity at the habitat scale’ is not sufficiently covered by indicators of the mere species and structural diversity presented in this chapter. Relations between land use and further aspects of biodiversity, such as genetic diversity (Young 1995, Jelinski 1997, Greimler & Dobes 2000, Schubert et al. 2002), have yet been rarely studied and are still poorly understood.

3. Conclusions and Perspectives

Due to the high share of land covered by agricultural utilized habitats, and the great importance of management practices for biotic elements, floristic diversity in Central Europe is only to be preserved by an extensive sustainable land use. In this context, indicators of floristic diversity are helpful for the identification of valuable habitats and the evaluation of management practices for conservational purposes. But, since the relations between management practices and floristic diversity at the habitat scale are highly dependent on regional specificities and spatial as well as temporal scales, and due to the complexity of floristic diversity in terms of elements, structures and functions, a satisfying indication of floristic diversity with only one or a few indicators is not realistic or practicable. The corresponding scientific results of experimental and empirical studies in this field are diverse and partly inconsistent. Nevertheless, there are promising approaches for the development of indicators valid for specific habitat patches and habitat types on a local or even regional scale available.

In our view, further research should now focus on the validation of existing approaches and their integration into a comprehensive set or "shopping basket" (Niemela & Baur 1998) of indicators, taking into consideration relations between floristic diversity and other components of biodiversity as discussed by Duelli & Obrist (1998), Albrecht et al. (2001) and others. The development of standardized modes of collection for data on these existing indicators seems also to be more important than research on even more new approaches in the search for indicators. The development of a reliable set of indicators from existing approaches, which specifically considers different spatial and temporal scales and that is still practical for an evaluation of biodiversity (without simplifying the complex interdependences between land use and specific components of biodiversity), remains a challenge for scientific research.

Die Bedeutung von Ameisenbauten für die
Vegetation von Besenginsterbrachen.

Kapitel 6

Chapter 6



Foto: Jens Dauber



Die Bedeutung von Ameisenbauten für die Vegetation von Besenginsterbrachen

Dietmar Simmering, Jens Dauber, Volkmar Wolters und Annette Otte

Originalpublikation in:

Leopoldina Neue Folge 87, Nr. 328 (2003): 409-416;

ISSN 0369-5034; © 2003 Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Halle (Saale)

Summary

Ant nest-mounds are distinctive structural elements in open areas of broom stands (*Cytisus scoparius* L. (Link.)) on old-fields in the Lahn-Dill-Highlands (Hesse, Germany). We compared vegetation on nest-mounds with surrounding vegetation quadrats 0.3 m away to identify their relevance for the floristic and structural diversity of broom stands.

Nest-mounds (mainly of *L. flavus* Fabr.) do not contribute to overall species-diversity, but cause small scale patchiness in the old-field vegetation: Total vegetation cover and species numbers were significantly less on mounds than off mounds. Total abundance and species numbers of forbs and grasses were less on mounds than off mounds, too.

Only four species had higher occurrence and cover on mounds, while 15 species were significantly more abundant off mounds. Total vegetation cover and species numbers off mounds and on mounds are positively correlated; grass cover off mounds and cover as well as species numbers of forbs on mounds show a negative correlation.

Further, we calculated a positive correlation for some grass-species in their abundance off and on mounds.

Intercorrelations of abundance of *Festuca rubra* and *Agrostis capillaris* on and off mounds reveal that both species compete for cover on ant nest-mounds and our results suggest that the latter is more successful.

Zusammenfassung

Ameisenhügel sind ein auffallendes Strukturelement in unverbuschten Bereichen von Besenginsterbrachen. Um die Bedeutung dieser Nestbauten für die floristische und strukturelle Diversität zu klären, wurde ihre Vegetation mit der unmittelbaren Umgebung verglichen.

Die Ameisenhügel leisten keinen wesentlichen Beitrag zur Gesamtartendiversität der Ginsterbrachen, tragen aber zu ihrer strukturellen Diversität bei: Die Deckung und Artenzahlen der Krautschicht insgesamt, wie auch die Abundanzen und Artenzahlen der Gräser und Kräuter sind auf den Hügeln geringer als in der Umgebung.

Lediglich vier Arten haben ihren Schwerpunkt auf Hügeln, während 15 Arten stärker in der Umgebung vertreten sind. Es können positive Beziehungen zwischen Deckung und Artenzahl der Krautschicht in der Umgebung und auf Ameisenhügeln aufgezeigt werden, während die Deckung der Gräser in der Umgebung sich negativ zu der Deckung der Kräuter auf den Hügeln verhält.

Für verschiedene Gras-Arten wurde ein positiver Zusammenhang zwischen ihrer Deckung in der Umgebung und auf den Hügeln ermittelt. Zwischen den Arten *Festuca rubra* und *Agrostis capillaris* bestehen Konkurrenz- und Wechselbeziehungen in ihrer Abundanz auf den Hügeln und in der Umgebung.

Die Ergebnisse lassen schließen, dass *A. capillaris* erfolgreicher als *F. rubra* bei der Besiedlung der Hügel ist.

Einleitung

Alte Ackerbrachen im Lahn-Dill-Bergland (Mittelhessen) sind großflächig mit Besenginster (*Cytisus scoparius* L. (Link.)) verbuscht. Solche Ginsterbestände weisen bedingt durch die geringe Lebensdauer des Strauches eine hohe strukturelle Dynamik auf. Daher sind in unmittelbarer Nachbarschaft dichter Gebüsche häufig auch offene Bereiche mit Grünland-ähnlicher Vegetation anzutreffen (Simmering et al. 2001a). Diese stellen ein bevorzugtes Habitat der hypogäisch und trophobiontisch lebenden Gelben Wiesenameise (*Lasius flavus* Fabr.) dar (Dauber & Wolters 2000a).

Vor allem diese weitverbreitete Offenlandart ist es, die in der von landwirtschaftlichen Eingriffen ungestörten Vegetation große Erdhügelbauten errichtet, um angesichts der hohen Krautschicht thermische Vorteile im Nestinneren zu erzielen. Der Einfluss von *Lasius*-Hügeln auf die kleinräumige Heterogenität und Diversität der Vegetation von Kalkmagerrasen und anderen basiphytischen Grünlandgesellschaften wurde bereits in mehreren Arbeiten belegt (vgl. King 1977a, b, Dean et al. 1997).

Die vorliegende Studie untersucht die Bedeutung der Ameisenhügel für die floristische und strukturelle Diversität der bodensauren Ginsterbrachen. Wechselwirkungen der Umgebungsvegetation mit der Vegetation der Ameisenhügel werden aufgezeigt. Insbesondere folgende Fragen stehen dabei im Vordergrund:

- i) Liefern die Ameisenhügel einen eigenen Beitrag zur Gesamtdiversität der Brachen?
- ii) Welchen Beitrag leisten die Ameisenhügel zur kleinräumigen Heterogenität in der von Gräsern beherrschten Brachlandvegetation?
- iii) Wie wird die Vegetation der Ameisenhügel von der sie unmittelbar umgebenden Vegetation beeinflusst?

Methoden

Die Untersuchung erfolgte in neun Ginsterbrachen des Lahn-Dill-Berglandes (Höhenlage: 280 - 450 m üNN; mittlere Jahrestemperaturen: 6,5-7,5 °C; mittlere jährliche Niederschläge: 700 - 1200 mm; Bodentypen: Regosole und Braunerden über Grauwacke und Tonschiefer; Bodenarten: lehmige Sande – sandige Lehme; pH (CaCl₂)-Werte: 3,6 - 4,8; vgl. Simmering et al. 2001a).

Alle untersuchten Ameisenbauten befanden sich in unmittelbarer Nähe (bis zu 5 m Entfernung) von Besenginsterbeständen. Da die Abgrenzung von Gebüsch und extensiv beweideten Flächen an einzelnen Standorten fließend verläuft (vgl. Simmering et al. 2001a), ist für wenige der untersuchten Hügel eine geringe Beeinflussung durch eine einmal jährliche, kurze Schafbeweidung nicht auszuschließen. Der weitaus größte Teil der Ameisenhügel entwickelte sich an von landwirtschaftlichen Eingriffen unbeeinflussten Standorten.

Pro Standort wurden 11 Ameisenhügel mit einer Mindestgröße von 15 cm Höhe und 25 cm Breite zufällig ausgewählt und die jeweils den Hügel bewohnende Ameisenart festgestellt. Bei 96 der 99 untersuchten Hügel handelte es sich um *Lasius flavus*-Hügel. In neun Fällen war *L. flavus* von anderen Arten (*Myrmica* spp. und *L. niger*) aus ihren Nestern verdrängt worden und in fünf *L. flavus*-Hügeln waren keine Ameisen mehr aufzufinden. Drei weitere Nester waren von der Schwarzen Wegameise (*Lasius niger* L.) angelegt worden.

Die Schätzung des Deckungsgrades der Pflanzenarten (Gefäßpflanzen und Kryptogamen) auf den Ameisenhügeln erfolgte mit einer modifizierten Braun-Blanquet-Skala, die den unteren und oberen Bereich der Prozentskala in 5 % bzw. 10 % - Schritten berücksichtigt. Die prozentuale Deckung der Kraut- und Kryptogamenschicht wurde gesondert geschätzt. Die Vegetation der angrenzenden Umgebung wurde für jeden Ameisenhügel mittels eines 0,25 m² großen Schätzrahmens in 30 cm Entfernung des Hügels in gleicher Weise erfasst (vgl. King 1977 a, b). Statistische Auswertungen wurden mit den Programmen PC-Ord 4.0, SORT 4.0 und STATISTICA 5.0 durchgeführt. Die Nomenklatur folgt Wisskirchen & Haeupler (1998) sowie Frahm & Frey (1992).

Ergebnisse

Vergleich der Vegetationsstruktur von Ameisenhügeln und ihrer Umgebung

Die Kraut- und Moosschicht ist auf den Ameisenhügeln schwächer ausgebildet als in der umgebenden Vegetation (Tabelle 1). Hiermit korrespondiert eine deutlich geringere mittlere Artenzahl auf den Ameisenhügeln, die sich außer für die Kryptogamen auch für alle getrennt ausgewerteten Artengruppen bestätigt (Gräser, Kräuter, Gehölze). Auch die Abundanzsummen dieser Artengruppen sind auf den Ameisenhügeln deutlich niedriger.

Tabelle 1. Strukturunterschiede in der Vegetation von Ameisenhügeln und ihrer Umgebung.

Strukturparameter	Hügel	Umgebung	p-Wert
Deckung Krautschicht (%)	73 ± 24	95 ± 10	***
Deckung Moosschicht (%)	12 ± 20	32 ± 34	***
Ab-S. Gräser	60 ± 30	73 ± 28	**
Ab-S. Kräuter	14 ± 23	24 ± 26	***
Ab-S. Gehölze	0 ± 0	1 ± 3	***
m AZ gesamt	5 ± 2	8 ± 3	***
m AZ Gräser	3 ± 1	3 ± 1	**
m AZ Kräuter	1 ± 1	3 ± 2	***
m AZ Gehölze	0 ± 0	0,2 ± 0,5	***
m AZ Kryptogamen	1 ± 1	1 ± 1	n.s.

Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichung.

Ab-S. = Abundanzsumme = Summe der geschätzten Deckungsgrade in (%); m AZ = mittlere Artenzahl.

p-Wert = * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001; Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben (n = 99 Paare).

Insgesamt finden sich auf Ameisenhügeln weniger Pflanzenarten (66) als in ihrer Umgebung (106). Ausschließliche Vorkommen auf Hügeln wurden lediglich bei fünf Arten mit Einzelfunden belegt (*Brachythecium salebrosum*, *Myosotis arvensis*, *Pseudephemerum nitidum*, *Scleranthus annuus*, *Vicia hirsuta*). Keine dieser Arten ist in ihrem Vorkommen in Ginsterbrachen auf Ameisenhügel beschränkt (vgl. Simmering et al. 2001a). Einige Kräuter und Halbsträucher zeigen gelegentlich eine sehr hohe Deckung auf Hügeln (*Galium verum*, *Veronica chamaedrys*, *Cerastium arvense*), doch nur für vier Arten, darunter zwei lückenbesiedelnde Moose, kann ein signifikanter Schwerpunkt auf Ameisenhügeln nachgewiesen werden (Tabelle 2).

Von den in den Aufnahmeпаaren festgestellten Arten kommen 45 gar nicht auf Ameisenhügeln vor, ein signifikanter Schwerpunkt in der Umgebung der Hügel kann für 15 Arten nachgewiesen werden.

Zum kleinräumigen Gesamtartenreichtum eines Aufnahmeпаares tragen die Ameisenhügel im Mittel mit immerhin zwei Arten (21 %), die umgebende Vegetation dagegen mit fünf Arten (46 %) bei. Die floristische Ähnlichkeit zwischen Ameisenhügeln und ihrer Umgebung ist mit einem mittleren Jaccard-Index von 0,34 als gering einzustufen.

Tabelle 2. Unterschiede im Vorkommen von Arten in der Vegetation von Ameisenhügeln und deren Umgebung

Arten	Relative Abundanzen (%)		Relative Stetigkeiten (%)		p-Wert	
	Hügel	Umgebung	Hügel	Umgebung		
Gräser <i>Agrostis capillaris</i>	65	35	65	61	0,051	
Kräuter <i>Thymus pulegioides</i>	96	4	6	2	*	
Kryptogamen	<i>Ceratodon purpureus</i>	99	1	27	**	
	<i>Brachythecium album</i>	77	23	13	*	
Gräser & Grasartige <i>Festuca rubra</i>	38	62	62	67	*	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	18	82	18	30	**	
<i>Luzula campestris</i>	7	93	2	22	**	
<i>Helictotrichon pubescens</i>	23	77	6	18	*	
Kräuter	<i>Centaurea jacea</i>	0	100	0	9	**
	<i>Cirsium arvense</i>	0	100	0	7	*
	<i>Achillea millefolium</i>	9	91	7	30	**
	<i>Pimpinella saxifraga</i>	3	97	3	30	**
	<i>Plantago lanceolata</i>	2	98	2	21	**
	<i>Trifolium repens</i>	2	98	1	10	**
	Kryptogamen <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	17	83	30	51	**
<i>Plagiomnium affine</i>	15	85	7	23	**	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	15	85	4	12	*	
Gehölze	<i>Cytisus scoparius</i>	0	100	0	7	*
	<i>Rubus idaeus</i>	0	100	0	10	**

Relative Abundanzen (%) = mittlere Deckung der Art x in einer der beiden Aufnahmegruppen als Anteil an der mittleren Deckung in allen Aufnahmen.

Relative Stetigkeiten (%) = Vorkommen der Art x in der jeweiligen Aufnahmegruppe in Prozent.

Beide Maße gehen in die durchgeführte „Indicator species analysis“ nach Dufrene & Legendre (1997) ein.

Die p-Werte resultieren aus dem in die Analyse integrierten Monte Carlo-Signifikanztest mit 1000 Permutationen. p-Wert = * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Wechselwirkungen mit der Umgebungsvegetation

Trotz der floristischen Unähnlichkeit zeigen sich deutliche Beziehungen der Umgebungsvegetation mit der Ameisenhügelvegetation (Tabelle 3): So korreliert die Artenzahl der Gefäßpflanzen in der Umgebung positiv mit der Artenzahl auf den Hügeln. Diese Beziehung lässt sich sowohl für die Artenzahlen der Gräser als auch für die der Kräuter bestätigen. Die Deckung der Krautschicht in der Umgebung steht in einer positiven Beziehung zur Deckung der Krautschicht auf den Ameisenhügeln. Die Abundanzsumme der Kräuter in der Umgebung korreliert positiv mit den Artenzahlen und der Abundanz von Kräutern auf den Hügeln. Eine hohe Abundanz von Gräsern in der Umgebung wirkt sich negativ auf die Artenzahl und Abundanz von Kräutern auf den Hügeln aus, während die Abundanz der Kräuter in der Umgebung keinen Bezug zur Abundanz der Gräser auf den Hügeln hat.

Tabelle 3. Wechselbeziehungen zwischen Ameisenhügelvegetation und Umgebung (n Aufnahmepaare = 99)

<i>UMGEBUNG</i>	Artenzahlen				Deckung (%)			
	Gefäßpflanzen	Kräuter	Gräser	Kryptogamen	Krautschicht	Kräuter	Gräser	Moosschicht
HÜGEL								
Artenzahlen								
Gefäßpflanzen	0,58				n.s.			
Kräuter		0,49	n.s.			0,40	-0,34	
Gräser		0,39	0,41			0,28	n.s.	
Kryptogamen				n.s.				n.s.
Deckung (%)								
Krautschicht	n.s.				0,22*			
Ab-S. Kräuter		0,34	n.s.			0,43	-0,41	
Ab-S. Gräser		n.s.	n.s.			n.s.	0,22	
Moosschicht				n.s.				n.s.

Angegeben ist R (Spearman-Rangkorrelationskoeffizient). Alle p-Werte < 0,001; außer* = p<0,05.

Von zehn Arten, bei denen insgesamt ein hochsignifikanter Zusammenhang zwischen ihrer Deckung in der Umgebung und auf den Hügeln nachgewiesen werden kann, handelt es sich in acht Fällen um Gräser (Tabelle 4). Zu dieser Gruppe gehören auch die beiden für die

Tabelle 4. Korrelation der Deckung von Pflanzenarten in der Umgebung und auf Ameisenhügeln.

Arten	R
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0,94
<i>Galium saxatile</i>	0,73
<i>Festuca filiformis</i>	0,68
<i>Arrhenatherum elatius</i>	0,68
<i>Festuca guesfatica</i>	0,67
<i>Festuca rubra</i>	0,49
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	0,47
<i>Helictotrichon pubescens</i>	0,46
<i>Poa pratensis</i>	0,45
<i>Agrostis capillaris</i>	0,37

p-Werte < 0,001; R = Spearman-Rangkorrelationskoeffizient. (n Aufnahmepaare = 99). **Fett** = Gräser

Artenmatrix der Brachen charakteristischen Untergräser *Agrostis capillaris* (Rotstraußgras) und *Festuca rubra* (Rotschwengel) (vgl. Simmering et al. 2001a). Obwohl beide der letztgenannten Arten in der Umgebung vieler Hügel vorkommen, ist oftmals nur jeweils eine auf dem Hügel dominierend. Aus den in Tabelle 5 dargestellten positiven wie negativen Wechselbeziehungen ist abzuleiten, dass die Bedeckung eines Ameisenhügels mit einer der beiden Arten davon abhängt, wie hoch deren Deckung in der Umgebung ist. Die Art, die hier ausreichend stark vertreten ist, kann sich auch auf dem Hügel durchsetzen. Ein nur schwacher

negativer Zusammenhang ist allerdings zwischen der Deckung von *Festuca rubra* in der Umgebung und *Agrostis capillaris* auf dem Hügel feststellbar. Das Rotstraußgras kann daher auch bei einer hohen Deckung des Rotschwingels in der Umgebung eine hohe Deckung auf dem Hügel erreichen. Dieser Befund korrespondiert mit der festgestellten, etwas höheren Bedeutung der Art auf den Hügeln (Tabelle 2).

Tabelle 5. Wechselwirkungen in der Deckung von *Festuca rubra* und *Agrostis capillaris* auf Ameisenhöfen und in der Umgebung.

	<i>Festuca rubra</i> <i>Agrostis capillaris</i> <i>Festuca rubra</i>		
	H	H	U
<i>Agrostis capillaris</i> H	- 0,60 **		
<i>Festuca rubra</i> U	0,51 *	- 0,36 ^{n.s.}	
<i>Agrostis capillaris</i> U	- 0,46 *	0,72 ***	- 0,54 **

Berücksichtigt wurden nur Aufnahmepeare mit einer Mindestdeckung beider Arten von 10 % auf dem Hügel (n = 23). H = Vorkommen auf Hügel; U = Vorkommen in der Umgebung. Angegeben sind: R = Spearman-Rangkorrelationskoeffizient und die p-Werte: * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001; n.s = nicht signifikant.

Diskussion

Ameisenhöfen verursachen eine kleinräumige Heterogenität in der Artenverteilung und Vegetationsstruktur von Ginsterbrachen. Sie erhöhen damit die strukturelle Diversität. Gleichwohl leisten sie keinen wesentlichen Beitrag zur floristischen Gesamt-Artendiversität der Brachen.

Potenziell bieten Ameisenhöfen durch die geringe Deckung der Krautschicht Etablierungs- und Rückzugsmöglichkeiten für Therophyten und kleinwüchsige Kräuter. Dennoch kann in dieser Untersuchung nur für den Thymian (mit nur sechs Vorkommen) ein signifikanter Schwerpunkt auf Ameisenhöfen ermittelt werden. Andere Arten treten nur gelegentlich dominierend auf und Therophyten fehlen weitgehend. Obwohl in verschiedenen Untersuchungen höhere Nährstoffgehalte in *L. flavus*-Höfen festgestellt wurden (King 1977a), scheinen diese sich nicht auf die Vegetation auszuwirken (Dean et al. 1997). Dagegen sind ungünstigere bodenphysikalische (geringerer Wassergehalt) und mikroklimatische (höhere Temperaturen) Eigenschaften vermutlich entscheidende Faktoren für die Etablierung von Pflanzenarten auf Ameisenhöfen (siehe Übersicht bei Petal 1978). Während eine erfolgreiche Keimung für viele Arten durch den Trockenstress und häufige Störungen (Kaninchenfraß, „Staubbad“ für Vögel (vgl. Dean et al. 1997) erschwert wird, ist vegetatives „Durchwachsen“ die in den Brachen erfolgreichste Strategie zur Besiedlung der Höfen.

Die Ausbildung einer charakteristischen, krautreichen Ameisenhügelvegetation (vgl. Schwabe-Braun 1980) erfolgt wohl nur dann, wenn sich zum Zeitpunkt der beginnenden Hügelaufschüttung noch Kräuter oder Halbsträucher mit vegetativem Ausbreitungsvermögen in der unmittelbaren Umgebung befinden. Da aber die Individuendichte krautiger Arten im Vergleich zum Grünland in den Brachen stark reduziert ist (Waldhardt et al. 2000a), ist die Wahrscheinlichkeit gering, dass diese sich auf entstehenden Ameisenhügeln erfolgreich etablieren können und so werden auch die Ameisenhügel von den Gräsern dominiert. Gräser scheinen zudem besonders gut in der Lage zu sein, die ständige Überschüttung während des Hügelaufbaus durch ihr überwiegend klonales Wachstum zu kompensieren. Bei ausreichender Präsenz in der Ausgangsvegetation sind sie den meisten Kräutern bei der Besiedlung des Hügels überlegen. Dass die Konkurrenzverhältnisse der Gräser dabei durch den Sonderstandort Ameisenhügel modifiziert werden können, konnte am Beispiel von *Agrostis capillaris* und *Festuca rubra* gezeigt werden. Das Rotstraußgras kann als Art betrachtet werden, die in Konkurrenz mit dem Rotschwengel in der Lage ist, die Ameisenhügel relativ stärker und effektiver zu besiedeln.

Danksagung

Wie danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 299 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“ sowie unseren Kollegen Dr. Rainer Waldhardt und Dr. Norbert Hölzel für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript.

Zur vegetationsökologischen Bedeutung von scharfen
Grenzlinien in Agrarlandschaften – Beispiele aus
einer kleinstrukturierten Mittelgebirgslandschaft

Kapitel 7

Chapter 7



Foto: Rainer Waldhardt

Zur vegetationsökologischen Bedeutung von scharfen Grenzlinien in Agrarlandschaften - Beispiele aus einer kleinstrukturierten Mittelgebirgslandschaft

Dietmar Simmering, Rainer Waldhardt und Annette Otte

Originalpublikation in: Peckiana 1 (2001): 79-87; ISSN 1618-1735;

© 2001 Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz

Abstract

On the significance of field and meadow edges for the diversity of species and structures in vegetation – Case study from a fragmented landscape

Fragmented agricultural landscapes present a high share of ‘sharp edges’, because the small-patched mosaic of arable fields and meadows primarily leads to sharp boundaries between distinct patches. Intermediary transition zones (e.g. ‘skirts’, ridges) are lacking. We examined, how far these ‘sharp edges’ between arable fields and meadows contribute to the floristic γ -species diversity. Furthermore, we calculated the importance of ‘sharp edges’ for the α -diversity of single patches for different types of cultivation practices. The highest contribution of sharp edges regarding species and structure richness can be observed in intensively cultivated arable fields. For this cultivation practice, future land use concepts have to consider, that floristic diversity may depend on sharp edges and benefits from fragmentation of arable fields.

Zusammenfassung

Kleinparzellierte Agrarlandschaften weisen einen besonders hohen Anteil „scharfer Grenzlinien“ auf, da ein Nutzungswechsel zumeist ohne Übergangsbereich (z. B. Raine, Säume) erfolgt. Es wurde untersucht, inwieweit diese scharfen Grenzen von Acker- und Grünlandschlägen einen Beitrag zur floristischen γ -Artendiversität leisten. Darüber hinaus wurde ihre Bedeutung für die α -Diversität der Schläge ermittelt. Eine deutliche Funktion haben die scharfen Grenzlinien für den Arten- und Strukturreichtum intensiv genutzter Äcker, so dass für die zukünftige Landnutzung zu empfehlen ist, diese Bewirtschaftungsweise, die sich generell negativ auf die floristische Arten- und Strukturdiversität auswirkt, weiterhin kleinparzelliert zu praktizieren.

Keywords

marginal landscape, edge effect, sharp ecotone, land-use change, sustainable land-use.

Einleitung

Hohen Grenzliniendichten in Kulturlandschaften werden allgemein positive Wirkungen auf die Artendiversität zugeschrieben. Die Bedeutung gradueller standörtlicher Übergänge, wie sie an Waldrändern, Hecken, Rainen und anderen linienförmigen Kleinstrukturen ausgebildet sein können, ist dabei auch aus floristischer Sicht weithin unbestritten (z. B. Ruthsatz & Otte 1987, Kleyer 1991, Husicka & Vogel 1999). Solche „soft edges“ (Duelli 1997) haben besonders in großräumig genutzten Landschaften mit einer geringen Grenzliniendichte eine besondere Habitat- und Korridorfunktion für Arten der Fauna und Flora. Häufig erfüllen sie die Charakteristika eines Ökoton, indem sie sowohl Arten der beiden angrenzenden Systeme Lebensraum bieten, als auch ein spezifisches Arteninventar aufweisen, welches die γ -Diversität einer Landschaft maßgeblich erhöht (Di Castri & Hansen 1992, Odum 1998).

Kleinräumig genutzte Landschaften weisen wegen ihrer geringen Schlaggrößen allgemein hohe Grenzliniendichten auf. Nur ein geringer Teil dieser Grenzlinien ist jedoch als "soft edge" ausgebildet. Viel häufiger sind scharfe Grenzen zwischen landwirtschaftlich genutzten Parzellen bzw. zwischen solchen und linienförmigen Strukturen (z. B. Feldwegen). Die Grenzlinien dieser Landschaften sind somit vorwiegend als "sharp edges" ausgebildet (vgl. Duelli 1997). Die Funktionen "scharfer Ränder" für die floristische Artendiversität ist bislang weitgehend ungeklärt. Wir haben uns die Frage gestellt, i) ob – gleich den „soft edges“ - auch die „sharp edges“ einen Beitrag zur Artendiversität der Landschaft (γ -Diversität im Sinne von Whittaker 1972) leisten, also durch ein eigenes, charakteristisches Arteninventar die Eigenschaften eines Ökoton erfüllen und ii) welche Bedeutung sie für die Arten- und Strukturdiversität des jeweiligen Schlages (α -Diversität als Diversität eines plots) haben, bzw. welche Artendichten sie im Vergleich zum Innenbereich aufweisen.

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden im Lahn-Dill-Bergland (Hessen), einer peripheren Mittelgebirgsregion (Ostabdachung des Rheinischen Schiefergebirges), durchgeführt. Diese edaphisch, klimatisch und agrarstrukturell benachteiligte Agrarlandschaft weist durch ihre kleinparzellige landwirtschaftliche Nutzung eine hohe Grenzliniendichte auf; die mittlere Schlaggröße beträgt ca. 0,5 ha. Die traditionell kleinräumige Bewirtschaftung mit einem Nutzungsmosaik aus Äckern, Grünland und Brachen ist durch agrarstrukturelle Veränderungen seit mehreren Jahrzehnten einem starken Wandel unterlegen (Nowak 1988). Auch zukünftig wird die Grenzliniendichte dieser Region vor allem durch zwei Prozesse rückläufig sein:

Zum einen wird es in den standörtlich besonders benachteiligten Bereichen zu einem weiteren Rückgang der heute in einigen Gemarkungen bereits vollständig aufgegebenen Ackernutzung kommen. Dies gilt u. a. für die von uns intensiv untersuchten Gemarkungen Steinbrücken und Eibelshausen (Waldhardt et al. 1999). Große Flächen werden dort auch heute schon relativ einheitlich als Extensivgrünland genutzt. Zum anderen sind in wenigen, edaphisch und klimatisch begünstigten Teilregionen mit einem noch hohen Flächenanteil des Ackerlands Flurneuordnungsverfahren in Planung, die zu einer Vergrößerung der Ackerschläge und somit einer Reduktion der scharfen Grenzlinien führen werden. Exemplarisch untersuchten wir hierzu die Gemarkung Erda. Dort werden heute wie um 1950 etwa 25 % der Landwirtschaftsfläche beackert (Waldhardt et al. 2000a).

Methoden

Die Quantifizierung des Beitrags der scharfen Grenzlinien für die γ -Artendiversität und α -Artendiversität wurde durch den Vergleich der Artenlisten des Innenbereichs von 41 Grünland- und 43 Ackerschlägen (verschiedene Kulturen und Bewirtschaftungsintensitäten; vgl. Waldhardt & Otte 2001) mit ihren jeweiligen (bis zu fünf) Rändern von 2 m Breite ermöglicht. Die in den Jahren 1997 und 1998 erfassten Ackerränder sind nicht in Extensivierungs- oder Ackerrandstreifenprogramme einbezogen und unterliegen derselben Nutzung wie die Innenbereiche (vgl. Waldhardt et al. 2000a).

Um die Relevanz der scharfen Grenzlinien für die α -Artendichten- und α -Strukturdiversität von Acker- und Grünlandschlägen zu testen, wurden im Ackerland 81 und im Grünland 62 Paare von Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet von jeweils einem Rand- und Innenbereich erhoben. Die Größe der Aufnahmeflächen betrug jeweils 25 m² (2 m x 12,5 m an den Rändern; 5 x 5 m im Innenbereich).

Die statistischen Analysen erfolgten mit STATISTICA für Windows 5.1 (StatSoft Inc. 1998) und SORT 5.0 (Durka & Ackermann 1993). Die Nomenklatur richtet sich nach Wisskirchen & Haeupler (1998), die Zuordnung zu phytosoziologischen Artengruppen orientiert sich an Hüppe & Hofmeister (1990) und Ellenberg et al. (1992).

Ergebnisse

g -Artendiversität

Im Grünland wurden 247 Arten gefunden. 43 (17 %) der Arten konnten nur an den Rändern nachgewiesen werden. Dieser hohe Anteil randspezifischer Arten relativiert sich bei der Be-

trachtung ihrer Häufigkeit, da nur fünf dieser Arten mit wenig mehr als 5 % Stetigkeit vorkommen.

Ausschließlich an Ackerrändern wurden 32 von 208 Arten (15%) des Ackerlands gefunden. Diese Arten erreichen nur Stetigkeiten bis maximal 6 %.

Alle Arten, die in dieser Untersuchung nur an Acker- und Grünlandrändern gefunden wurden, sind in anderen Phytocoenosen insgesamt weitverbreitet (vgl. Waldhardt et al. 2000a). Es handelt sich vor allem um Saum- und Ruderalarten sowie Gehölzkeimlinge.

a-Artendiversität

Die zahlreichen Einzelfunde von Arten, die in beiden Nutzungstypen nur an den zwei Meter breiten Rändern vorkommen, deuten an, dass die Randbereiche der Schläge einen Beitrag zur schlagbezogenen Artendiversität (α -Artendiversität) leisten.

Ein Vergleich des Anteils der an den Rändern der Parzellen hinzukommenden Arten zeigt, dass die Bedeutung der Ränder für den Artenreichtum einzelner Schläge mit zunehmender Nutzungsintensität steigt (Tabelle 1). So wird die α -Artendiversität von Intensiväckern durch eine „scharfe“ Grenzlinie im Mittel um ca. 50 % erhöht, während dieser Anteil im Grünland bei nur 20 % liegt. Die floristische Ähnlichkeit (Jaccard-Index) zwischen Rand- und Innenbereich ist daher auf den intensiv genutzten Äckern am geringsten.

Tabelle 1. Beitrag der scharfen Grenzlinien zur α -Diversität von Schlägen unterschiedlicher Nutzung und Bewirtschaftungsintensität. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen

	Grünland	Ackerland, sehr extensiv²	Ackerland, extensiv²	Ackerland, intensiv²
<i>n</i>	63 (41)	18 (10)	37 (21)	25 (12)
Mittl. Artenzahl	46 ± 9 ^a	44 ± 7 ^a	30 ± 12 ^b	23 ± 12 ^b
Artengewinne (%) ¹	20 ± 20 ^a	23 ± 15 ^a	35 ± 23 ^{ab}	49 ± 44 ^b
Artenverluste (%) ¹	45 ± 14 ^{ab}	46 ± 11 ^{ab}	41 ± 14 ^a	53 ± 17 ^b
Jaccard-Index	0.46 ± 0.01 ^a	0.44 ± 0.07 ^a	0.44 ± 0.09 ^a	0.33 ± 0.09 ^b

Datengrundlage: Paarweiser Vergleich der Artenlisten von Innenbereichen und 2 m breiten Randstreifen.
n = Die 1. Zahl gibt die Zahl der verglichenen Artenlistenpaare, die 2. Zahl (in Klammern) die Zahl der erhobenen Innenbereiche an; pro Schlag wurden mehrere Ränder erfasst.

1 = Artengewinne / Artenverluste: Prozentualer Anteil der durch die Ränder hinzukommenden bzw. an den Rändern nicht vorkommenden Arten eines Schlages bezogen auf die Artenzahl des jeweiligen Innenbereichs.

2 = Zur Differenzierung der Bewirtschaftungsintensität auf Äckern siehe Waldhardt & Otte (2001).

Ungleiche Buchstaben indizieren signifikante Unterschiede nach ANOVA mit nachgeschaltetem post-hoc-Test; $p < 0.05$. Ein Effekt durch ungleiche Längen der Grenzlinien ist auszuschließen, da sich diese nicht signifikant unterscheiden.

a-Strukturdiversität

Der bisherige Vergleich der Rand- und Innenbereiche berücksichtigte die α -Artendiversität der einzelnen Schläge und damit die kompositorische Komponente der Diversität (Summe der Elemente, vgl. Waldhardt & Otte 2000). Um die vegetationsökologische Bedeutung der scharfen Grenzlinien hinreichend beurteilen zu können, sind jedoch nicht nur die Artenzahlen, sondern gleichermaßen auch die Artmächtigkeiten und Häufigkeiten sowie die Physiognomie der Vegetation (z. B. Wuchshöhe, Bestandesdichte) entscheidend. Diese Parameter werden hier als Kennwerte der strukturellen α -Diversität zusammengefasst.

Aus Tabelle 2 ist zu ersehen, dass an Grünlandrändern kleinräumig keine höhere Arten-dichte pro 25 m² vorliegt als im Innenbereich. Die scharfen Grenzlinien an Grünlandparzellen beherbergen vermehrt Arten, die auf eine Ruderalisierung hinweisen und auch in nitrophytischen Staudengesellschaften einen Verbreitungsschwerpunkt haben. Die Tatsache, dass die meisten dieser Arten auch im Innenbereich mit mittlerer Stetigkeit vorkommen, ist ein deutlicher Hinweis auf die vorherrschende extensive Grünlandnutzung. Die häufigen Vorkommen von *Galium aparine*, *Galeopsis tetrahit* und *Viola arvensis* zeigen den Einfluss der benachbarten Äcker.

Auch im Randbereich des Ackerlands ist der Einfluss von Grünlandarten, die aus benachbarten Parzellen und Rainen einwandern, prägend (z. B. *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*, *Bromus hordeaceus*). Die mittleren Gesamtartenzahlen, wie auch die Artenzahlen der auf Ackernutzung angewiesenen Ackerunkräuter sind im Intensivanbau deutlich geringer als bei extensiven Bewirtschaftungsweisen (vgl. Waldhardt & Otte 2001). Die Artenzahlen stehen in unmittelbarer Beziehung zu den bei den verschiedenen Anbauintensitäten realisierten Bestandesdichten der Kulturarten (vgl. Waldhardt et al. 2001). Diese wirken sich ihrerseits - neben anderen Faktoren - auf den Grad der Verunkrautung und dadurch auf die Gleichverteilung der Arten (Evenness) aus (Tabelle 3).

Tabelle 2. Artendichten und Verteilung der Arten mit Schwerpunkt an den Rändern verschiedener Nutzungstypen. Dargestellt ist die prozentuale Stetigkeit der Arten

	Grünland		Ackerland, sehr extensiv		Ackerland, extensiv		Ackerland, intensiv	
	Rand	Innen	Rand	Innen	Rand	Innen	Rand	Innen
<i>n</i>	62	62	20	20	37	37	24	24
Mittlere Artenzahl ($\bar{x} \pm \text{SD}$)	26 ± 6	26 ± 7	25 ± 8 ^a	26 ± 7 ^a	19 ± 7 ^b	17 ± 7 ^b	13 ± 5 ^c	10 ± 5 ^d
Mittlere Ackerartenzahl ($\bar{x} \pm \text{SD}$)	0.9 ± 2	0.6 ± 1	12 ± 5 ^a	15 ± 7 ^a	10 ± 4 ^b	10 ± 5 ^b	6 ± 4 ^c	4 ± 3 ^d
<i>Poa trivialis</i>	55	40	20	15	14	14	25	21
<i>Ranunculus repens</i>	48	29	25	10	27	22		
<i>Heracleum sphondylium</i>	47	31	5		3	3	13	
<i>Leontodon autumnalis</i>	34	16	10	10	3			
<i>Anthriscus sylvestris</i>	32	18	20	5	5		13	4
<i>Plantago major</i>	15	2			3		4	
<i>Viola arvensis</i> A	13	2	90	90	84	92	58	50
<i>Galium aparine</i>	11	2	45	45	41	49	29	38
<i>Galeopsis tetrahit</i>	10		50	60	43	49	38	21
<i>Urtica dioica</i>	8							
<i>Dactylis glomerata</i>	69	58	30	5	22		17	
<i>Fallopia convolvulus</i> A	3		90	80	81	65	63	58
<i>Centaurea cyanus</i> A			65	60	62	41	13	8
<i>Sonchus arvensis</i> A	3		35	20	27	8	4	
<i>Convolvulus arvensis</i>	5	6	35	25	32	3	25	8
<i>Achillea millefolium</i>	74	71	35	20	19	3	8	13
<i>Holcus lanatus</i>	85	90	15		16		13	4
<i>Bromus hordeaceus</i>	16	13	20	10	16		13	
<i>Phleum pratense pratense</i>	10	11	35	30	27	5	17	
<i>Lapsana communis</i>	2		55	65	43	35	25	4
<i>Alopecurus pratensis</i>	60	63			5		21	
<i>Holcus mollis</i>	6	8	10	25	14	8	17	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> A			50	50	27	27	17	

Datengrundlage: Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet auf 25 m².

A = Ackerart nach Hüppe & Hofmeister (1990).

Grau unterlegt: Signifikante Unterschiede, zusätzlich indiziert durch ungleiche Buchstaben.

Das Vorkommen und die Mächtigkeit der Arten wurde durch einen paarweisen Mann & Whitney-U-Test ($p < 0,05$) für alle Nutzungstypen separat getestet.

Der Einfluss der Faktoren Bewirtschaftungsintensität und Randlage auf die Gesamtartenzahlen ($\text{Chi}^2 = 44,8$; $\text{FG} = 5$, $p = 0,000$) und Ackerartenzahlen ($\text{Chi}^2 = 34,1$; $\text{FG} = 5$; $p = 0,000$) wurde kombiniert mit einer Kruskal-Wallis-ANOVA getestet. Der nachgeschaltete U-Test ergab zwischen den Bewirtschaftungsintensitäten signifikant unterschiedliche Artendichten, ein Randeffect konnte im U-Test dagegen nur bei den Intensiväckern nachgewiesen werden ($p < 0,05$).

Tabelle 3. Strukturelle Parameter von Ackerflächen - Rand- und Innenvergleich bei unterschiedlichen Bewirtschaftungsintensitäten

	Ackerland, sehr extensiv		Ackerland, extensiv		Ackerland, intensiv		p-Niveaus: 2 way ANOVA	
	Rand x ± SD	Innen x ± SD	Rand x ± SD	Innen x ± SD	Rand x ± SD	Innen x ± SD	Bewirt.- Intensität	Randlage
Evenness (%)	58 ± 12	49 ± 12 ^a	50 ± 15	41 ± 16 ^b	36 ± 13	24 ± 18 ^c	< 0.001	< 0.001
Höhe Kulturartenschicht (cm)	70 ± 37	71 ± 44	67 ± 26	76 ± 35	64 ± 21	76 ± 22	n.s.	n.s.
Deckung Kulturartenschicht (%)	36 ± 23	37 ± 23 ^a	41 ± 20	40 ± 17 ^a	53 ± 21	53 ± 23 ^b	< 0.001	n.s.
Höhe Krautschicht (cm)	52 ± 24	69 ± 38 ^a	47 ± 24	63 ± 32 ^a	36 ± 21	40 ± 41 ^b	< 0.01	<0.01
Deckung Krautschicht (%)	50 ± 22	42 ± 26 ^a	40 ± 22	25 ± 21 ^b	17 ± 9	9 ± 13 ^c	< 0.001	< 0.01
<i>n</i>	20	20	37	37	24	24		

Datengrundlage: Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet auf 25 m².

Grau unterlegt:

Spalten 2-7: Unterschiede der Bewirtschaftungsintensitäten nach 2-way-ANOVA (signifikanter Haupteffekt für den Faktor Bewirtschaftungsintensität) und nachgeschaltetem post-hoc-Test ($p < 0.05$).

Spalte 9: Für den Faktor Randlage (Rand / Innen) ließ sich in der 2-way-ANOVA für die grau unterlegten Parameter ein signifikanter Haupteffekt nachweisen. Signifikante Interaktionen der beiden Faktoren sind nicht zu verzeichnen.

Für die Ränder der intensiv genutzten Äcker kann dennoch im Vergleich zu ihrem Innenbereich eine pro Flächeneinheit höhere mittlere Gesamt- und Ackerartenzahl beobachtet werden (Tabelle 2). Ein häufigeres Vorkommen an Rändern von Intensiväckern konnte nur für eine Ackerart (*Capsella bursa-pastoris*) gesichert nachgewiesen werden. Dies ist durch die geringen Individuendichten bzw. Artmächtigkeiten der meisten Arten bei einer relativ groben Auflösung der gewählten Braun-Blanquet-Skala zu erklären. Um Tendenzen in der Verteilung der Ackerarten auf Rand- und Innenbereiche deutlicher abzubilden, wurden für diese gesamte Artengruppe getrennt nach Bewirtschaftungsintensitäten die Differenzen zwischen ihren jeweiligen Vorkommen im Innenbereich und Randbereich berechnet und diese „Stetigkeitsdifferenz“ gemittelt (Tabelle 4).

Bemerkenswert ist, dass Ackerarten bei extensiver Bewirtschaftung tendenziell eine negative Stetigkeitsdifferenz aufweisen, d. h. bei extensiver Nutzung ist die Artengruppe der Ackerarten insgesamt an Rändern weniger häufig als im Innenbereich der Schläge. Bei intensiver Nutzung zeigen Ackerarten dagegen mit einer am Rand um im Mittel 5 % höheren Stetigkeit eine Tendenz zu einer größeren Häufigkeit an Rändern.

Tabelle 4. Mittlere Stetigkeitsdifferenz von Ackerarten bei sehr extensiver bis intensiver Ackernutzung. Erläuterung im Text

	Ackerland, sehr extensiv	Ackerland, extensiv	Ackerland, intensiv
Stetigkeitsdifferenz (%) x ± SD	- 6,3 ± 13 ^a	- 0,2 ± 9 ^b	4,8 ± 8 ^c
Ackerartenzahl gesamt (n)	43	44	36
<i>Aufnahmepaare</i>	20	37	24

$$\text{Stetigkeitsdifferenz} = \frac{\left(\sum_{i=1}^n \text{Stet. Art } i_{\text{Rand}} [\%] - \text{Stet. Art } i_{\text{Innen}} [\%] \right)}{n}$$

Ungleiche Buchstaben indizieren signifikante Unterschiede nach Kruskal-Wallis-ANOVA (Chi² 12.5; FG = 2; p = 0.002) mit nachgeschaltetem Mann & Whitney-U-Test (p < 0.05).

Diskussion

Die hier vorgestellten Ergebnisse lassen eine Beurteilung der floristischen und vegetationskundlichen Bedeutung der „scharfen“ Grenzlinien der Untersuchungsregion zu. Die Parzellenränder der untersuchten Grünland- und Ackerschläge leisten keinen eigenen Beitrag zur γ -Artendiversität der Landschaft. Es konnten keine Arten gefunden werden, die in nennenswerter Häufigkeit an den Rändern vorkamen und in anderen Biotopen fehlen. Die α -Artendiversität einzelner Schläge wird dagegen sowohl im Grünland als auch im Ackerland durch die untersuchten 2 m breiten Ränder bedeutend bereichert. Besonders für die Ackerflächen konnte gezeigt werden, dass sich dieser Randeffekt bei intensiverer Nutzung verstärkt. Dieses manifestiert sich nicht nur in höheren Artendichten in Randbereichen intensiv genutzter Äcker im Vergleich zu ihren artenarmen Innenbereichen (vgl. Tabelle 2), sondern zeigt sich auch in den höheren Stetigkeiten von Ackerarten am Rand (Tabelle 4). In Landnutzungskonzepten – wie sie im SFB 299 für das Lahn-Dill-Bergland entwickelt werden (Frede & Bach 1999) – ist daher zu berücksichtigen, dass bei einer möglichen Flächenzunahme intensiverer Ackernutzung eine Vergrößerung der Schläge sich besonders nachteilig auf die Individuendichten und somit der Populationsentwicklungen von Ackerarten auswirken könnte. Besonders bei intensivem Ackerbau kommt scharfen Grenzlinien somit eine wichtige Funktion zu.

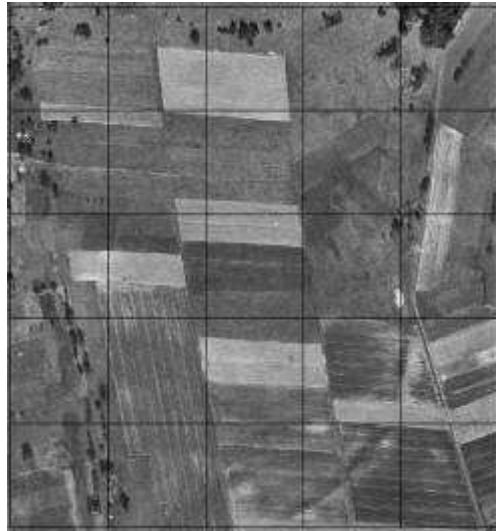
Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die finanzielle Unterstützung im Rahmen des SFB 299 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“. Für die Hilfe bei der Datenerhebung sei Dipl.-Ing. Katja Fuhr-Boßdorf und Dipl.-Ing. Jutta Schmidt gedankt. Hilfreiche Hinweise zum Manuskript lieferten Dr. Norbert Hölzel, Dr. Lutz Eckstein und Dipl.-Biol. Jens Dauber.

Plant Species Richness and Habitat Specificity
in a German Mosaic Landscape:
A Patch and Pattern Perspective

Chapter 8

Kapitel 8



Plant Species Richness and Habitat Specificity in a German Mosaic Landscape: A Patch and Pattern Perspective

Dietmar Simmering, Rainer Waldhardt and Annette Otte

Original draft; accepted on March 6th, 2006 for publication in a revised and abbreviated version entitled:

Quantifying Determinants Contributing to Plant Species Richness in Mosaic Landscapes: A Single- and Multi-Patch Perspective. - Landscape Ecology;

ISSN 0921-2973; DOI 10.1007/s10980-006-0027-6; © Springer Netherlands

Abstract

Models to predict spatially explicit effects of land-use change on plant diversity often rely on GIS-based data structure. However, knowledge about determinants of species richness of entire habitat patches and local multi-habitat patterns is limited. Also, the contribution (specificity) of a spatial subunit to landscape species richness is critical for an understanding of landscape species diversity. We adopted the recently proposed ‘specificity’ measure for a methodology to survey and investigate multi-habitat patterns with the aim to quantify the relative importance of determinants of species richness and specificity on patch and pattern level. In a case study, species were recorded in complete surveys of 199 habitat patches found in twenty representatively selected multi-habitat patterns (1 ha) of a highly fragmented landscape. Species richness and specificity values with respect to different spatial scales were analysed for the influence of hypothesis-driven predictors using general regression models. On the patch level, results revealed varying importance of patch size, shape and habitat type for species numbers and specificity, among others. We detected scale-dependent differences between the specificity of habitat types. On the pattern level, results were in accordance with the predictions of the mosaic concept. Relevant predictors were nonlinear habitat richness, a gradient from anthropogenic to seminatural vegetation, and the proportions of rare habitats. Linear habitats and habitat configuration did not contribute to pattern species richness and specificity. We discuss sampling issues, the ecological relevance of the results, and derive implications for the further development of a modelling approach presented earlier in this journal.

Keywords

Abandonment; Additive partitioning; Agricultural landscape; Biodiversity; Habitat diversity; Intensification; Land-use pattern; Linear structures; Marginal landscape; Species-area curve;

Introduction

Understanding patterns of species diversity at multiple spatial scales is a main goal in landscape ecological research and a prerequisite for the development of GIS-based models for the prediction landscape plant species richness (Stoms 1994, Luoto 2000, Luoto et al. 2002, Moser et al. 2002, Steiner & Köhler 2003). These are particularly necessary for agricultural landscapes in Europe, which are most likely to undergo dramatic changes in the near future. Abandonment and intensification are the key issues that will alter today's landscape structure (Baldock et al. 1996, Bouma et al. 1998). Therefore, spatially explicit approaches are needed to assess and predict changes in species patterns that will occur as a result of future land-use change (Honnay et al. 2003, Peterseil et al. 2004, Waldhardt et al. 2004, Zebisch et al. 2004).

In many low mountainous regions of temperate Central Europe, traditional agricultural mosaic landscapes with small fields, low-input farming systems, and diverse land-use patterns still prevail. These marginal landscapes, which are characterised by poor abiotic conditions for modern agriculture, often represent hot spots of organismal diversity at national scales. This is especially well documented for plant species richness (Korsch 1999) and is mostly due to topographical and geological heterogeneity that cause high spatial variability in environmental conditions. This variability, in turn, results in diverse and characteristic land-use patterns and an overall high habitat diversity, which is the main driving force for species richness at larger scales (Rosenzweig 1995, Pausas et al. 2003).

In these landscapes, both abandonment and intensification will first and foremost lead to a homogenisation and reduction of habitat diversity per spatial area unit at the local scale, since the future land use will, in either way, be implemented on larger spatial entities. Therefore, and also because many land-use decisions are made locally, a better understanding is needed of what will happen to species diversity at the local scale of, e.g. a municipality or a farm, when land use and landscape structure are at stake. Modelling approaches are suited to quantify and predict effects of land-use change on landscape plant species richness at different spatial scales (McCracken et al. 2000, Pausas 2003). However, landscape ecological modelling widely relies on GIS techniques with a general data structure of patch, class and landscape level derived information (McGarigal & Marks 1995, Urban & Keitt 2001, Luoto et al. 2002), and thus it is imperative to link information on species richness and diversity to GIS data structure.

For plants, as sessile organisms, habitat patches in an agricultural mosaic landscape are easily defined and widely congruent with patches of land use: Under given environmental

conditions a certain management leads to comparably homogenous living conditions for plant species, resulting in assemblages or communities that are adapted to the respective environmental conditions and management or disturbance scheme. Transitions between habitat patches are usually sharp and represent discontinuities with more or less contrasting living conditions and thus different species assemblages in adjacent patches. For mosaic landscapes, patches in habitat-type maps, which consider environmental conditions and land use, are therefore a justifiable basic unit of operation in a GIS context. Due to the long tradition of vegetation ecology in central Europe, the average species *densities* per area unit *within a patch* of a given habitat type is potentially easy to estimate using expert knowledge (Ellenberg 1996). For modelling purposes, in contrast, it is important to know the determinants of total patch species *richness* in a landscape context, and their relative importance.

The distribution and configuration of patches and classes (i.e., habitat types) forms the mosaic of a landscape (Forman 1995). A landscape mosaic, in turn, shows recurring multi-habitat patterns at the local scale, which may be detected and classified at a standardised grain size and for a spatial extent of interest. In the modelling context outlined above, the differentiation of multi-habitat patterns at local scales allows the derivation of model results beyond the patch scale, and thus delivers spatially explicit answers to the impact of land-use change in local habitat patterns (cf. Waldhardt et al. 2004). However, despite abundant knowledge about species densities at the single-habitat and regional scale in central Europe, very little is known about actual patterns of species richness in local multi-habitat patterns of agricultural landscapes and their determinants (Retzer 1999, Luoto 2000, Luoto et al. 2002). This is even more surprising since we already have a mature theoretical understanding of species richness in a given multi-habitat area unit of a mosaic landscape: Duelli (1992, 1997) developed a conceptual model that offered an alternative to the theory of island biogeography for the prediction of species richness in mosaic landscapes. According to his ‘mosaic concept’, species richness depends on habitat variability (number of habitat types), habitat heterogeneity (number of habitat patches) and the surface proportions of natural, seminatural and anthropogenic vegetation. Although the mosaic concept was well perceived in numerous papers (Alard & Poudevigne 1999, Weibull et al. 2003, Hietala-Koivu et al. 2004, Ortega et al. 2004, Weber et al. 2004) and some efforts tried to disentangle the variation in diversity that is due to either habitat variability or heterogeneity (Wagner et al. 2000), to our knowledge there have been no attempts to actually validate its predictions for any group of organisms. The reason for this shortcoming lies presumably and primarily in the fact that a true validation requires a complete inventory of species richness at a reasonable spatial scale, which was specified by

Duelli (1997) to be at least 1 km². Yet, traditional small-parcelled mosaic landscapes offer the opportunity to test the mosaic concept in multi-habitat patterns at a much smaller spatial extent, since already small areas, e.g. 1 ha, usually contain a large number of easily definable, diverse habitat types and patches. Furthermore, on this scale, vascular plants are among the view organism groups that are accessible to a complete survey.

Considering the issues outlined above, we developed a methodological approach to survey and analyse representative patterns of species richness in small parcelled mosaic landscapes on the habitat patch and multi-habitat pattern level with the aim to quantify the relative importance of their main determinants. Our main objective in doing so was to provide an informative basis for the further development of GIS-based models for the spatial explicit estimation and prediction of species patterns on the landscape scale.

In an exemplary case study, we analysed the multi-habitat patterns of four 25-ha sites and surveyed total species richness. At each site, we investigated representative 1-ha multi-habitat patterns, and recorded plant species cover separately for all patches found in the patterns. Data analyses comprised of i) an evaluation of representativeness of multi-habitat pattern selection, ii) an additive partitioning of diversity components at the patch, pattern, site and landscape scale, and iii) an estimation of the relative importance of the determinants of patch and pattern species richness using variance partitioning in general regression models (GRM).

However, any attempt to understand and model plant species patterns and species richness in mosaic landscapes has to account for the spatial distribution of species in that landscape. Landscape species richness cannot simply be derived from patch species richness, as most species occur with different proportions of their total occurrences in many patches. Thus, the *contribution* of a subunit (patch or multi-habitat pattern) to landscape species richness will always be lower than its species richness. This contribution is a function of i) the number of the species present in a subunit, ii) the number of species shared with other subunits, and iii) the proportions of these species' occurrences that are supported by the subunit. Wagner & Edwards (2001) provided a straightforward way to quantify the 'subunit-to-landscape' contribution by proposing the 'habitat specificity' measure, which is based on one general assumption: Plant species occurrence is a continuum with the conceptual habitat generalists and habitat specialists being special cases on its either end. We adopted this approach to calculate the contributions of patches and patterns to the species diversity of area units of varying spatial extent and included these in multivariate GRM's to evaluate relevant determinants of habitat specificity.

Methods

Study Area

The Lahn-Dill Highlands (Hesse, central Germany), a low mountainous region (970 km²) with altitudes between 200 - 600 m a.s.l. is a traditional mosaic landscape and part of the subatlantic temperate region (Figure 1 A). Mean annual temperature is between 6° - 8°C. Average annual precipitation ranges from 650 - 1100 mm. The region represents the eastern ridge of the Rhenish Uplands and is mainly composed of clay schist, siliceous schist, greywacke, and to a lesser extent quartzite, sandstone, limestone and diabase. Parent materials for soil development were mostly sediments from the Pleistocene and Holocene Periods (loess, periglacial debris layers). Various parent materials and processes of soil development resulted in a characteristic small-scale mosaic of soil types. Overall, unproductive soils predominate.

Iron mining had been the main industry in this rural landscape from the Middle Ages to the early 20th century. Therefore, enormous demands for charcoal resulted in a traditionally high proportion of forests, which still cover around 50 % of the area. Agriculture in this region has always been a matter of small-scale farming, and predominantly provided only side-line incomes. Additionally, traditional heritage customs led to a severe land fragmentation in most parts of the region. Mean field size today is around 0.4 ha, but one field spans often more than five estates. This combination of unfavourable abiotic and socio-economic conditions has produced a traditional small-scale mosaic landscape in non-forested areas with arable fields, grassland, rotational fallows, old fields with shrub succession, and a large proportion of linear elements.

Due to declining margins, the present age structure of the part-time farmers and a lack of successors, future changes in agricultural land use are likely to occur and are anticipated to have severe impacts on landscape structure. Large-scale abandonment or intensification (accompanied by an enlargement of field sizes) may both occur in certain districts - depending on the respective number and attitude of the remaining farmers - and would in either way lead to a removal and loss of small linear structures, and thus to a decline in habitat diversity per area unit on a landscape scale.

Study Plot Selection

We selected four municipal districts with a traditional agricultural land-use mosaic (Figure 1 A). In each district, one square 25-ha landscape tract (site) was chosen (Figure 1 B).

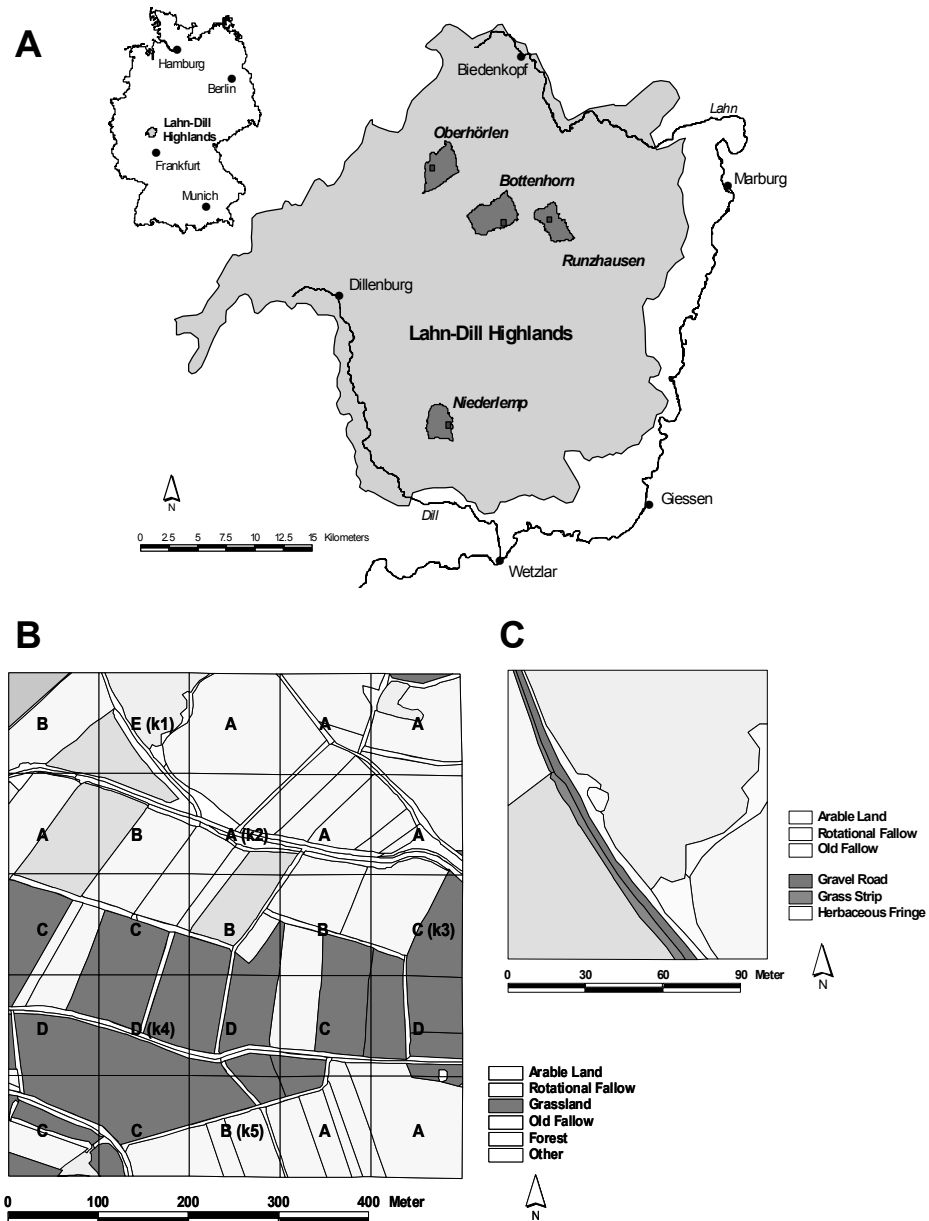


Figure 1.

- A)** Situation of the Lahn-Dill Highlands and the four districts Bottenhorn (B), Niederlemp (N), Oberhörten (O), Runzhausen (R) with study sites (small squares).
- B)** Study site (25 ha) in R. The map shows patches as delineated in orthophoto interpretation and main land-use types as verified in the field. The figures A to E refer to the groups of habitat patterns the grid cells were assigned to in k-means Cluster Analysis (Table 2). k_{1-5} denote the selected 1-ha study plots.
- C)** Detail of 1-ha multi-habitat pattern (k_1 in site R). Habitat patches are shown as delineated in the field survey. The four larger patches of the main land-use types were adjusted and complemented by seven additional patches of linear structures that were distinguishable in the field.

Regarding topography, soils (Table 1), and land use, these four sites were representative of large areas of cultivated land in the region. However, as this study focussed on the effects of landscape structure, we chose sites with comparably short abiotic gradients. All sites were situated on moderate south-facing slopes, since southern exposed slopes in the region tend to feature the highest variability and heterogeneity in land use. Despite the still high heterogeneity of soil types found (Table 1), the general pattern was a mere gentle moisture gradient from moderately dry to moderately moist following the north-south direction from hilltop to the bottom of the slope in all four sites.

Table 1. Topography, geology, soils, and land fragmentation of the four 25-ha study sites

	Sites			
	B	N	O	R
<i>Elevation (m a.s.l.)¹</i>	500-520	280-305	480-530	330-350
<i>Slope¹ (% area)</i>				
Low (1-4°)	54	17	7	36
Medium (5-9°)	46	71	45	56
High (10-16°)	0	12	48	7
Soil Types				
<i>Soil Texture² (% area)</i>				
Eutric leptosol P. sandy loam – H. clay silt	30			
Eutric cambisol Sandy silt - Silty loam	13	89	95	27
Stagnic cambisol Sandy loamy silt – P. sandy loam	6			3
Gleyic cambisol Sandy loamy silt – Silty loam		11	3	
Stagnic luvisol Sandy silt – M. clay silt	51			52
Gleysol Sandy silt – M. clay loam			2	17
<i>Total No. of Fields³</i>	76	44	47	59

¹ Information derived from Digital Elevation Model (25m grid); ² derived from official digital soil maps;

³ obtained from field survey in combination with digital cadastral maps; P. = poor, M. = medium, H. = high

Our objectives for the selection of 1-ha study plots at each site were i) to cover the main habitat types with respect to their cover and ii) to include the full range of habitat complexity found in one hectare. As a first step in a stratification process, we carried out a black and white orthophoto-interpretation (resolution 0.4 m) of all readily identifiable habitat types (Table 2) at each site using Arc-View GIS. We then overlaid the produced habitat maps with a 1-ha square grid (Figure 1 B). In the following, the resulting 1-ha multi-habitat patterns (100 m x 100 m) are referred to as ‘pattern’. Area proportions of the identified habitat types in

all 25 patterns per study site were calculated and these (log-transformed) data were used to perform a k-Means-Cluster Analysis separately for each site with a default number of five clusters (maximising of inter-cluster distances). From each of the five resulting clusters per site (Table 2) one pattern was randomly chosen for field surveys, resulting in a total of 20 patterns. Two clusters contained only one pattern, while the selection of the other plots was bound to the restriction of being not adjacent to the side length of other selected plots. Note that the stratification process was solely based on the areal distribution of the main land-use types. The number of patches and other structural parameters were not included in the plot selection process and were thus random.

Table 2. Groups of multi-habitat patterns (1-ha) resulting from k-means Cluster Analyses on area proportions of land-cover types derived from orthophoto interpretation.

Land Cover (%) in Cluster (Mean ± SD per 1ha (%))							
Sites	Cluster	No. 1-ha patterns in Cluster	Arable Land	Grassland	Unmanaged Grassland	Shrub	Forest
B	A	11	89± 6	3± 4	1± 3	< 1	< 1
	B	7	55± 6	35± 8	1± 2	2± 3	2± 6
	C	4	42± 3	12±12	25±11	13±18	
	D	2	7± 3	86±10	-		
	E	1	10	6	2		74
N	A	6	92± 4	3± 4	< 1	< 1	
	B	5	65±13	32±11	-	1± 2	
	C	7	17± 7	72± 6	2± 4	3± 3	
	D	3	< 1	63± 2	17±15	14±10	
	E	4	2± 2	92± 6	-	5± 5	
O	A	2	73± 5	19± 7	-		
	B	6	25± 9	66± 7	-	< 1	
	C	13	1± 1	80±10	-	6± 6	2± 5
	D	2	5± 7	29± 7	-	57±16	< 1
	E	2	1± 1	45±11	-	7± 4	37±11
R	A	9	86±11	2± 3	-	1± 4	
	B	5	66± 7	23± 9	-		4± 8
	C	6	37±11	54± 7	-	1± 3	
	D	4	8± 8	82± 8	-		
	E	1	16	21	-	46	

Significant land-cover types ($\alpha = 0.05$ level) are shaded. Other types (hedges, solitary trees, grass roads etc) included in the cluster analyses are not shown, as they were marginal in their spatial extent. Rotational fallows could not be distinguished in the orthophoto interpretation and were subsumed with arable land for cluster analyses.

Habitat Classification and Field Data Collection

Field data were collected in summer 2001. The selected patterns (study plots) were localised and marked in the field using a GPS. Dimensions and classification of the prior identified patches in the patterns were readjusted and complemented by numerous additional smaller

habitat patches that were not identifiable in the preliminary remote mapping (Figure 1 C). All spatial elements, regardless of their size, that were visually homogeneous and distinguishable from their surroundings by the kind of management and disturbance imposed on their vegetation (e.g. ploughing, type of cultivation, frequency of mowing, mulching etc.) were mapped as a patch (management unit) and assigned to one of 11 habitat types (Table 3). Depending on the size and location of the elements in the pattern, a patch represented therefore either an entire field / linear element, or – as in many cases – fragments of various sizes delimited by the borders of the 1-ha pattern. Positions and dimensions of the patches were transferred back to the GIS database for the determination of patch size and perimeter.

Habitat types were classified as belonging to either ‘linear’ or ‘nonlinear’ types, according to their general appearance in the landscape (Table 3). Also, we classified habitat types regarding to their vegetation structure, i.e. the fractions of anthropogenic, seminatural and natural vegetation in a respective habitat patch. We defined anthropogenic vegetation according to Duelli (1997) as composed of mainly annual vegetation, seminatural vegetation as dominated by perennial forbs and grasses, and natural vegetation as dominated by shrubs and trees. While most habitat types were assigned entirely ($1/1$) to either one of the three groups, some ‘hybrid types’ were divided into fractions of the three structural types, based on rule of thumb expert knowledge. These fractions were used to calculate the amount of potential suitable habitat area (vegetation context on patch level) and the proportions of the three structural vegetation types on pattern level (see below).

We carried out a complete census of vascular plant species separately for each patch within the twenty 1-ha plots. Sampling effort was proportional to patch size and we continued the exhaustive search until no new species were encountered for more than twenty minutes. If necessary, patches were visited twice to account for temporal variation in species occurrences during growing season. We visually estimated percentage cover values for all species within the Braun-Blanquet cover classes (Kent & Coker 1992). Note that, unlike in the traditional Braun-Blanquet approach, our cover estimates did not relate to a predefined standard relevé or quadrat size, but to the entire patch surface.

In order to get information on the proportions of species numbers in the four 25-ha sites that were actually detected by our sampling scheme, we complemented each site’s species list from the five 1-ha surveys by an exhaustive search for new species on the entire surface of the landscape tract. To account for possible interannual variation in species occurrences, we conducted this search in the following year by spending one day at each site.

Table 3. Classification and definition of habitat types according to differences in management, disturbance and vegetation structure. See Methods for details.

<i>t</i>	Habitat Type	Class	Vegetation Structure Type (Fractions)			Management / Vegetation
			Anthropogenic v_{S1t}	Seminatural v_{S2t}	Natural v_{S3t}	
1	Gravel road	linear	1/1			Sparse annual and herbaceous vegetation due to high frequency of utilisation and unfavourable substrate
2	Cultivated arable field margin	linear	1/1			Narrow strips with annual vegetation along field edges; only distinguished when management (regarding tillage and spraying) was distinctively different to the actual fields
3	Grass strip	linear	1/3	2/3		Grass-dominated, narrow strips along fields and roads; rel. high frequency of mowing and other mechanical and chemical disturbances
4	Grass road	linear		1/1		Roads covered with grass-dominated vegetation; mown once or twice a year, low utilisation
5	Herbaceous fringe vegetation	linear		1/1		Linear elements with mainly herbaceous perennial vegetation; infrequent disturbance, at the most mown once a year
6	Hedge	linear		1/4	3/4	Shrub dominated linear elements with little herbaceous vegetation; occasional interferences by pruning
7	Arable Field	nonlinear	1/1			Cultivated fields with annual vegetation; crops: barley, oat, wheat, rapeseed, maize
8	Rotational Fallow	nonlinear	1/2	1/2		Ex-arable field for 1 – 3 years, sometimes sown with a grass-clover mixture but with large proportions of arable weeds; not mown at all or once a year
9	Grassland	nonlinear		1/1		Established meadows or pastures; annual or biannual mowing and / or grazing
10	Old Fallow (with shrub succession)	nonlinear		1/2	1/2	Old fields overgrown with shrubs and large open areas with herbaceous vegetation; occasional interferences
11	Forest	nonlinear			1/1	Forest stands without regular disturbance within decades

Additive Partitioning of Diversity

Unlike Whittakers (1972) ‘classical’ multiplicative conception of α - (within habitat) and β - (between habitat) diversity building up the γ -diversity of a larger spatial unit ($\alpha \times \beta = \gamma$), the additive formula of diversity partitioning, which was proposed by Lewontin (1972) and Allan (1975), conceives the α - β relationship to be additive, i.e. $\alpha + \beta = \gamma$. The pooled diversity (species richness or any other measure of diversity) of a collection of sampling units constitutes γ -diversity. This ‘total’ diversity can then be partitioned into its additive components α and β , where α is the average diversity of a sampling unit, and β simply the difference between γ and α (Wagner et al. 2001), or in other words, the average diversity absent from a sampling unit (Veech et al. 2002). β -diversity here is thus expressed in the same dimension as α and γ and not as in more classical approaches as a dimensionless metric of (dis-)similarity or species turnover along a gradient cf. (Smith & Wilson 1996, Magurran 2004). This provides a useful basis for investigating and understanding species patterns (Wagner et al. 2001), and makes the additive concept particularly applicable for hierarchical designs across multiple spatial scales (Crist et al. 2003).

Mean species richness was calculated on the lowest (habitat patch of unequal size, α_{patch}) and intermediate (1-ha pattern, α_{pattern}) spatial scales. On site scale, we calculated the pooled species richness of the five surveyed 1-ha patterns ($\alpha_{5\text{ha}}$), as well as species richness of the total site ($\alpha_{25\text{ha}}$). For the surveyed 100 ha (all sites), we derived total species richness ($\gamma_{100\text{ ha}}$) from pooled $\alpha_{25\text{ha}}$. The respective β -diversities were accordingly expressed by the difference between the α -diversity of a higher level (or γ on the highest level) and the next lower level.

Habitat Specificity

We calculated the contribution of a patch or pattern to the diversity of a larger spatial unit according to Wagner & Edwards (2001, see Table 1 in their paper for the formulae): The specificity S_{ij} of a species i to a spatial element j (i.e. patch) is defined as the proportion of the species’ total occurrence that is concentrated in this element. To obtain an estimate of the total occurrence of a species, we multiplied the mean cover proportions of the Braun-Blanquet classes for each species by the relative area of the respective patch and added these products. This occurrence was set to 1 for all species, and the proportions S_{ij} of the total occurrences of each species that fall into the respective patches were calculated. The contribution of the

patch to the diversity of a larger spatial unit was finally derived by summing up the S_{ij} scores of all species found in a patch. This estimate was also (somewhat misleadingly) termed by Wagner & Edwards (2001) the ‘specificity’ (S^{aj}) of a spatial element of the size a . Although we find that ‘contribution’ is a better expression to describe the sum of S_{ij} , we will adopt the original terminology to avoid confusion. To clarify the nature of the specificity measure we provide an example: A generalist species that occurs in ten patches of a landscape with abundance equally distributed among the patches will contribute with 0.1 to each patch’s specificity. In contrast, a specialist or rare species that occurs with all individuals concentrated in only one patch, contributes, independently of its abundance, with 1 to this patch’s specificity. As the proportions of all species occurrences are divided among all patches, the sum of all patches’ specificity estimates equals the number of species in the landscape tract. Further, as specificity is a species-equivalent measure, the specificity estimates divided by species richness gives the proportion of species in a patch that contribute to species richness of a landscape tract.

It is important to note that habitat specificity is purely additive: Specificity estimates of patches belonging to one multi-habitat pattern may be summed up to express this pattern’s total contribution to landscape diversity. In multi-scale designs, the specificity of a patch or pattern may be calculated for different spatial extents by enlarging the referential area unit. Consequently, we were able to calculate specificity on the two levels of landscape organisation with respect to different spatial scales, i.e. extents: i) The contribution of a patch was estimated with respect to the pattern scale (1 ha), to the total of five patterns at a site (site scale), and to the overall area of the twenty surveyed patterns (20 ha, landscape scale). ii) On the pattern level, we pooled the specificity of all patches found in one of the twenty 1-ha plots to derive pattern specificity with respect to the site and landscape scale (Appendix). Hence, together with species richness, which was also calculated on patch and pattern level, we received seven response variables for analyses, each focussing on a different aspect of mosaic-landscape species diversity.

Conceptual Models for the Patch and Pattern Perspective

We developed conceptual models (Figure 2) for the prediction of plant species richness and habitat specificity at both levels of landscape organisation and used these as a framework for our analyses.

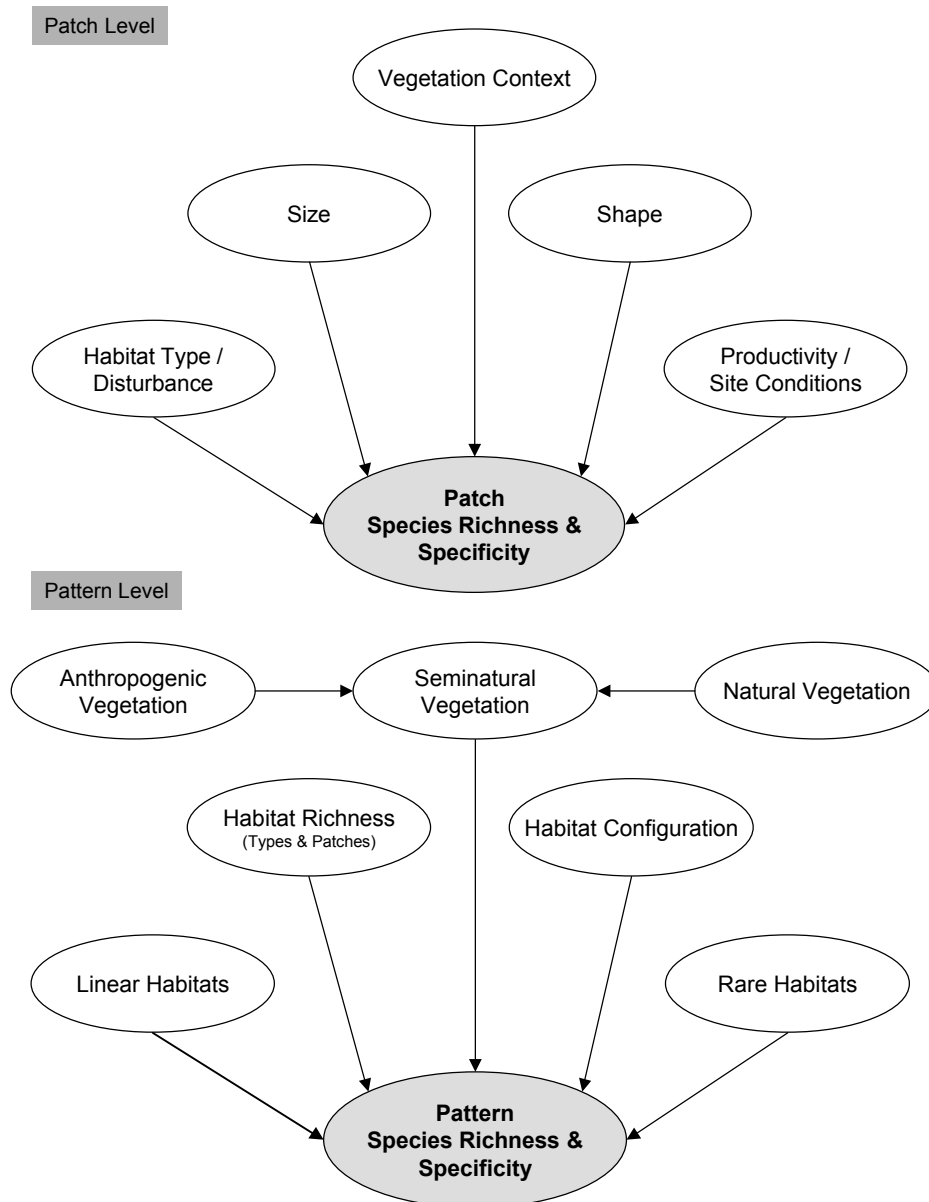


Figure 2. Conceptual models for predictors of plant species richness and specificity values on the patch and pattern level of a mosaic landscape. See text for details.

The most obvious variables regulating species richness and specificity at the patch level are habitat type / disturbance and patch size, but ecological theory suggests that patch shape, and environmental site conditions / productivity may be important as well (Huston 1994, Forman 1995, Barbour et al. 1999). In addition, the specificity of a patch most likely depends on the vegetation context, i.e. the more similar the surrounding vegetation is to the vegetation of a respective patch, the less the specific contribution of this patch to overall diversity, since it's species may also occur in similar habitat patches.

On pattern level, the conceptual model is, on principle, based on the predictions of the mosaic concept, although we divided habitat variability (types) and heterogeneity (patches) into their compositional (richness) and configurational (evenness) dimension of diversity, since we assumed that the expected benefits of a large habitat number to pattern species richness and specificity may be counterbalanced by an uneven spatial distribution of the elements.

We also accounted for rare habitat types, which may be particularly important for specificity values as these are likely to contain a specific set of species. Another extension concerned the dimensions and composition of linear elements as possible predictors of species richness on pattern level. The species diversity of linear elements (e.g. field edges, hedges) has been subject to many studies over the past decades (Marshall & Moonen 2002), but only recently in larger spatial contexts (Baudry et al. 2000, Le Coeur et al. 2002). Most studies on the significance of linear habitats for plant species diversity were, however, set in highly intensive agricultural landscapes and little is known about their relevance in traditional mosaic landscapes. Heterogeneity of site conditions is also a potential driving force on pattern level, but is likely to be more important in landscapes with strong gradients. As we tried to keep abiotic gradients short in site selection, we did not include them in the conceptual model on pattern level.

Predictor Variables

Patch level: The habitat type of each patch was assigned according to Table 3. Patch size (m²) and perimeter (m) were derived from the GIS database. In accordance with Wagner & Edwards (2001), shape complexity of a patch j was expressed as circularity C_j , a function of area a_j and perimeter p_j (Griffith 1982, Davis 1986) that quantifies the deviation from a circular shape (Equation 1):

$$C_j = \frac{4 a_j}{p_j^2} \quad (1)$$

Higher values indicate a more regular shape; possible values range between 0 and 0.32 (perfect circle).

Vegetation context was accounted for by estimating the amount of Potential Suitable Habitat Area (PSHA) that is available to the species of a patch. Most plant species are more confined to a certain structural type of vegetation than to a certain habitat type. Distinguishing the three structural types (anthropogenic, seminatural and natural vegetation), PSHA was thus defined as the area outside a respective patch (in a defined spatial context) that belongs to the same structural type. The PSHA of, e.g. the species of one meadow patch, is the sum of all

areas of seminatural vegetation that occurs in the spatial unit of interest, minus the patches' own area. The overall areas VS_i of the three structural types were calculated for each pattern $k=1, \dots, 20$. Patterns k are represented by a vector (a_{k1}, \dots, a_{k11}) , where a_{kt} is the area (m^2) covered by habitat type $t = 1, \dots, 11$. With this notation, the overall proportion of anthropogenic VS_1 , seminatural VS_2 and natural vegetation VS_3 can be calculated as:

$$VS_1 = \sum a_{kt} vs_{1t}, \quad VS_2 = \sum a_{kt} vs_{2t}, \quad VS_3 = \sum a_{kt} vs_{3t} \quad (2 - 4)$$

The values of vs_{1t} , vs_{2t} , and vs_{3t} are listed in Table 3. Analogically, we calculated VS_i on the site (5 ha) and landscape (20 ha) scale. Given a pattern k , each patch j is represented by its area a_j and habitat type t . For the PSHA calculation, we distinguished two cases of habitat types (Table 3): i) 'pure' habitat types with only one non-zero vs_i -value, and ii) 'hybrid' types with two non-zero vs_i -values. Employing the ceiling function $\lceil x \rceil$, PSHA was calculated as:

$$PSHA_j = \left(\sum_{i=1}^3 \lceil vs_i \rceil \cdot VS_i \right) - a_j \quad (5)$$

Accordingly, PSHA was calculated for the site and landscape scale.

It was beyond the scope of this study to sample all patches occurring in 20 ha for abiotic site conditions or biomass production as measures of productivity. To gain, nevertheless, information on site productivity we used Ellenberg's N indicator value (Ellenberg et al. 1992) as a surrogate variable for overall productivity. For each patch, we calculated abundance-weighted N values using the respective mean cover proportions of the Braun-Blanquet scale as a weight for the species with an N indicator value (Ellenberg et al. 1992, Jongman et al. 1995). 80% of all species in our data set were provided by Ellenberg et al. (1992) with an N-value; 13% were classified as 'indifferent', and 7% (among them all crop species) had no N value, the latter two groups carrying zero weight in the calculations.

Pattern level: The proportions of anthropogenic, seminatural and natural vegetation inside a 1-ha multi-habitat pattern were calculated from the results of equations 2 – 4. The number of habitat types (habitat variability) and the number of habitat patches (habitat heterogeneity) as measures of habitat richness were counted separately for linear and nonlinear habitat types (Appendix), as we intended to discriminate between the effects of the two classes. Linear elements were additionally accounted for by calculating their total area in the patterns. Configurational habitat heterogeneity, i.e. the spatial distribution of habitat patches within a pattern, was expressed by calculating Evenness J (Magurran 2004)

$$J = \frac{H'}{\ln n}, \quad (6)$$

where H' is Shannon Diversity calculated from the proportional area of patches, and n the number of patches. We calculated Evenness (and Shannon Diversity) separately for linear and nonlinear habitat types, i.e. in contrast to common GIS practices (McGarigal & Marks 1995), we used Evenness as a class metric by relating patch areas to the overall area of either one of the two classes.

To account for the amount of rare habitats inside a pattern with respect to the site (5 ha) or landscape (20 ha) scale, we computed a Habitat Rarity Index (HR_k):

$$HR_k = \sum_{j=1}^{\Pi} \frac{a_j}{A_k} * \frac{a_j}{A_t} \quad (7)$$

where π is the respective number of patches in pattern k , A_k the area of pattern k , and A_t the overall area of habitat type t at either the site or landscape scale. Thus, given equal weights to each habitat type, high values indicate the occurrence of more and / or larger patches of habitat types that are rare at the respective scale.

Due to the large number and intercorrelations of predictors, we applied a data reduction method to derive independent predictor variables on pattern level (see below).

Statistical Procedures

Since the patches sampled in 1-ha patterns were either adjacent or at least very close to each other, and thus were probably not to be treated as independent samples in statistical analyses, we conducted a series of Mantel Tests on patch level data to test response and predictor variables for spatial autocorrelation (Mantel 1967, Legendre & Legendre 1998). A spatial distance matrix was computed from pairwise distances (m) between the centroids of the patches. Pairwise differences between values were used to construct distance matrices for each predictor and response variable. All matrices were log-transformed prior to analysis. Significance was tested for by Monte-Carlo Tests (9999 permutations), followed by a Bonferroni-Holm Correction ($p < 0.05$) to account for multiple testing (Legendre & Legendre 1998). Mantel Tests on response variables revealed only a marginal significant effect for species richness ($r_M = 0.03$; $p = 0.02$), and no effect for specificity values. As for the predictor variables, only PSHA 5ha ($r_M = 0.05$; $p = 0.008$) and N-values ($r_M = 0.09$; $p = 0.0001$) showed some spatial dependence. Only the effect for N-values remained significant after Bonferroni-Holm correction. Thus, it seemed reasonable to conclude that patch level data were not spatially autocor-

related. Our patches may therefore be treated as independent samples in statistical analyses. However, spatial structure in our data sets was additionally accounted for by including the categorical factors 'site' and 'pattern' on patch level, and 'site' on pattern level in the stepwise regression procedure (see below).

To quantify the relative importance of the determinants of species richness and specificity values on the patch and pattern level within the hypothetical framework of our conceptual models, we followed the same scheme for both levels: Predictor variables were included in a multivariate GRM analysis (using stepwise-forward regression and Wilks Lambda) with species richness and specificity values as response variables, followed by separate univariate stepwise forward GRM procedures for each response variable. Estimates of variance explained (EV %) were calculated from the ratios of the sums of squares of a significant predictor variable to the total sum of squares in the respective univariate general regression model.

Due to many intercorrelated predictors on pattern level, we employed Principal Component Factor Analysis (FA, standard varimax axis rotation) for data reduction purposes and to avoid problems with multicollinearity (Stevens 2002). The orthogonal factors identified in the FA (with a predetermined minimum eigenvalue > 0.70) were interpreted and labelled according to the factor loadings of the original predictors, and we used the obtained factor scores as surrogate variables in the GRM.

All analyses were performed with log₁₀-transformed and standardised variables. Log-transformation was applied, firstly, to meet the assumptions of normality in GRM. Secondly, as our data were sampled in a limited spatial extent (1 ha), the response variables as well as some predictors (such as patch size, number of habitats) have an intrinsic maximum. Thus, we assumed that the curves of these predictors vs. species richness / specificity are likely to follow a saturating function. By transformation into logarithmic space, we therefore obtained linear relations as required in GRM and FA. Standardisation of variables was carried out to enable direct comparisons of the parameters and to receive a zero-intercept, which simplified matters for variance partitioning (Legendre & Legendre 1998).

Concerning the species-area relationship, it is common practice to express the power curve ($S=c \cdot A^z$) in double-log space ($\log S = z \cdot \log A + \log c$) (Arrhenius 1921, Preston 1960, Rosenzweig 1995, Hanski & Gyllenberg 1997). A *non-standardised* regression coefficient B for the variable 'patch size' in GRM results is thus analogous to the parameter z of the species-area curve (corrected for all other variables in the model) and may therefore be compared with z -values from literature. Hence, after determining the regression model based on the

standardised values, we re-entered the non-standardised, but log-transformed values into this model to derive new parameters, which are comparable with published z -values.

The factor 'habitat type' was included in the patch level analyses as a categorical variable and proved significant for all response variables. To detect differences between habitat types, we regressed each response variable on its respective set of continuous predictors, using all regression coefficients from the univariate, standardised models excluding the habitat type parameters. The resulting residuals were then portioned according to the underlying habitat type and tested for differences with Tukey-HSD (for unequal N). All analyses were carried out with Statistica 6.0 (Statsoft Inc. 2001) and PC-ORD (McCune & Mefford 1999).

Results

Landscape Structure of Sites and Multi-Habitat Patterns

By selecting one pattern from each group of patterns classified in k -means cluster analyses as study plots, the proportion of sampled areas of land-use types in the five multi-habitat patterns were remarkably well in accordance with their cover at the scale of a single site (25 ha) and of the total area (100 ha) (Figure 3). Thus, our stratification approach was suited to receive an adequate sample of land-cover distribution. All selected 20 patterns contained anthropogenic (1% to 96% cover) and seminatural vegetation (4% to 99% cover), while only seven contained natural vegetation (3% to 71% cover). Regarding habitat variability and habitat heterogeneity, the selected patterns varied from 3 to 8 habitat types and 5 to 18 habitat patches, respectively (Appendix). This resulted in a total number of 199 patches found in the twenty patterns. Overall mean patch size of the 199 patches was 1000 m², varying from 6 m² to 7595 m². Mean patch size per 1-ha pattern was between 542 m² and 2000 m². Areal proportion of linear structures per hectare varied between 2% and 23%. One pattern did not contain any linear structures.

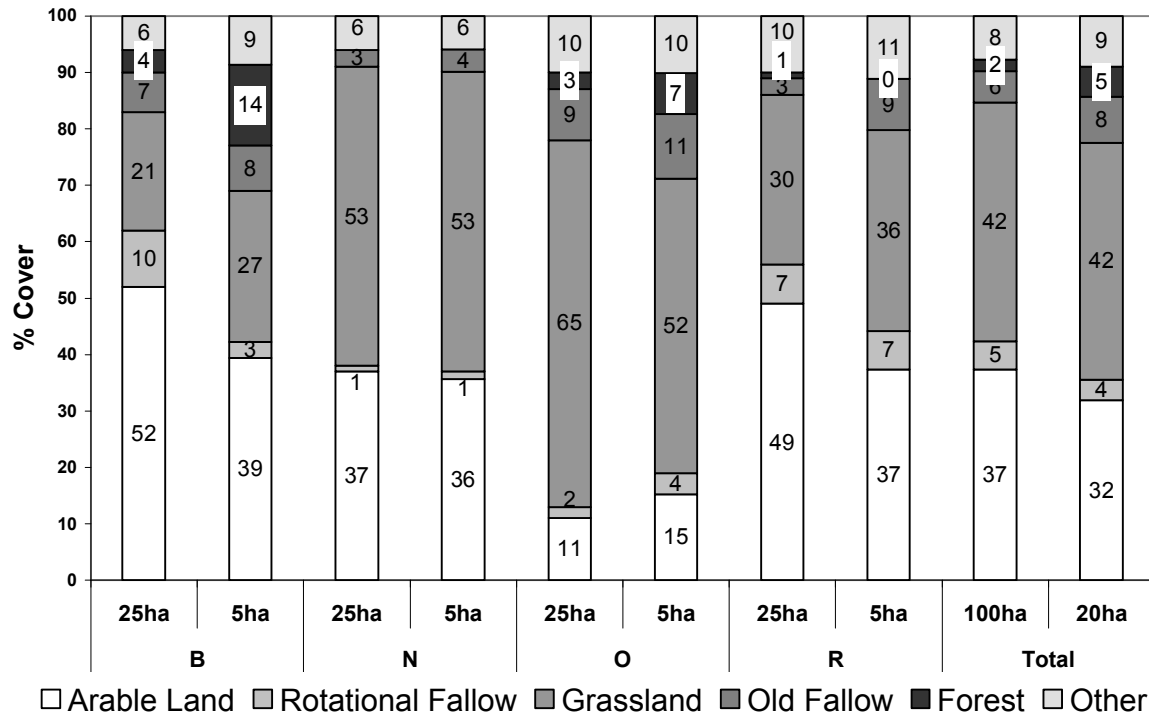


Figure 3. Proportions of the main land-use types in the four 25-ha study sites (B, N, O, R) and in the selected pooled 1-ha study plots.

Diversity Partitioning

A total of 398 species were found in the 100 ha surveyed (Figure 4). About 93% (371 species) of total species richness (γ_{100ha}) were recorded in the twenty 1-ha habitat patterns. Also, around 90% of a site's species richness (α_{25ha}) were detected in the five 1-ha patterns (α_{5ha}). Partitioning of alpha-beta diversity patterns within and among sites (Figure 4) revealed a strong 'between site' effect (β_{Sites}), which accounted for 35% of total species richness (γ_{100ha}). Another 28% of γ_{100ha} and around 40% of species richness at the site scale (α_{25ha}) were due to 'between pattern' diversity ($\beta_{Pattern}$), and were thus an effect of small-scale spatial variations in species distributions within a site.

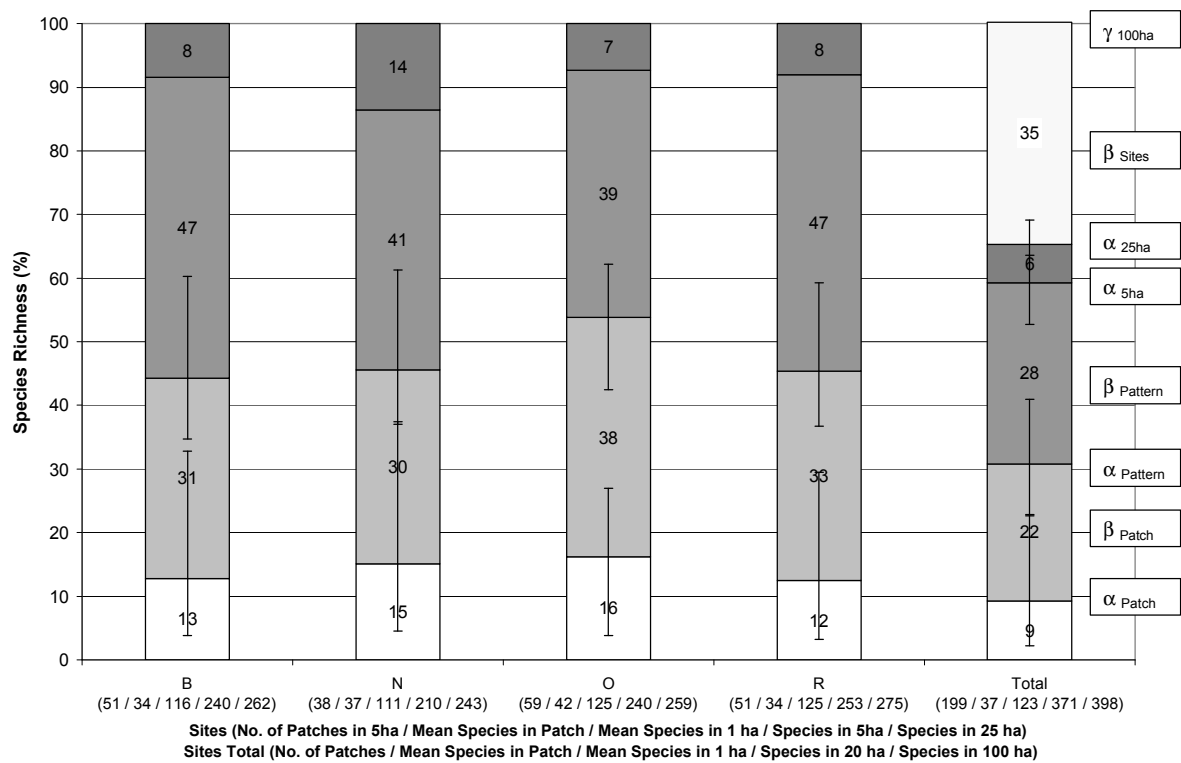


Figure 4. Additive partitioning of species richness in the four study sites (B, N, O, R) on patch, pattern (1ha), site (5 and 25 ha), and between site / landscape level (100 ha).

Figures in the columns give percentages; real figures of α components and number of patches are provided beneath abscissa labels. White column sections indicate mean ‘within patch’ species richness (α_{Patch}), light grey sections ‘between patch diversity’ within a 1-ha plot (β_{Patch}). The sum of both sections represents mean ‘within 1-ha pattern’ species richness ($\alpha_{Pattern}$). Error bars indicate minima and maxima on patch and pattern level. Medium grey sections account for β diversity among the five patterns of a site ($\beta_{Pattern}$). Added up with the former two sections, they represent cumulative species richness of five 1-ha plots at a site (α_{5ha}). Additional species numbers found in the total area of each site are represented by the dark grey sections, and the overall height of the column (100 %) represents species richness at the site level (α_{25ha}). The fifth column shows pooled results of all sites complemented by ‘between site diversity’ (dotted section, β_{Site}), i.e. γ_{100ha} (total species richness found in 100 ha) minus mean α_{25ha} .

While one 1-ha pattern contained on average around 30% of γ_{100ha} and 50% of α_{25ha} , the β -diversity of patches within a pattern accounted for 22% of γ_{100ha} , and for 30% to 38% of α_{25ha} . Mean α -diversity of a patch was 9% of γ_{100ha} and 12% to 16% of α_{25ha} . The seemingly homogenous patterns of species diversity at the patch and pattern scale have to be relativised considering the broad range of minima and maxima values, with α_{Patch} reaching almost 40%, and $\alpha_{Pattern}$ exceeding 60% of a site’s total species richness in some cases. The next results will shed light on the determinants of this heterogeneity.

Table 4. Patch-level GRM results on the effects of location (site, pattern), habitat type, patch size, shape, productivity (N-Values), and the Potential Suitable Habitat Area (PSHA) in the respective area unit on species number and specificity values for three spatial scales (1, 5, 20 ha). See Methods for details.

		Univariate GRM's																
<i>n</i> = 199	GRM	Species Richness			Specificity 1ha			Specificity 5ha			Specificity 20ha							
		b (B)	MS	df	p	EV (%)	b (B)	MS	df	p	EV (%)	b (B)	MS	df	p	EV (%)		
Intercept	0.96	0.159	0.09	1	0.654	-0.02 (-0.56)	0.05	1	0.679	0.01 (1.18)	0.03	1	0.737	0.12 (-2.7)	1.28	1	0.020	
Pattern	0.51	0.003		0				0				0						
Habitat type	0.47	<0.001	4.43	10	<0.001	26.9	2.31	10	<0.001	15.6	1.76	10	<0.001	12.5	1.52	10	<0.001	10.6
Size	0.35	<0.001	26.57	1	<0.001	16.1	0.73 (0.59)	59.41	1	<0.001	39.9	68.76	1	<0.001	81.88	1	<0.001	57.0
Shape	0.82	<0.001	11.47	1	<0.001	6.9	-0.32 (-0.37)	7.34	1	<0.001	4.9	6.19	1	<0.001	1.89	1	0.005	1.3
N-Value	0.91	0.005	3.95	1	0.003	2.4	-0.16 (-0.40)		0			1.18	1	0.034	1.39	1	0.016	1.0
PSHA 1ha	0.81	<0.001		0			-0.20 (-0.15)	6.02	1	<0.001	4.1							
PSHA 5ha	0.84	<0.001										1.91	1	0.006				
Error	-	-	0.42	185		47.6		0.29	185		35.5	0.25	184		32.1	0.23	185	30.1

df = degrees of freedom, MS= mean squares, p = p-level; EV% = explained variance, β = standardised regression coefficient; (B) non-standardised regression coefficient derived from GRM's with non-standardised, log-transformed data. Spatial factor 'Site' and PSHA 20ha as well as the interactions of habitat type with all continuous variables were included in the multivariate analysis, but excluded in the stepwise regression procedure.

The Patch Perspective

Multivariate GRM detected patch size, habitat type, patch shape, Ellenberg N-value as well as vegetation context (PSHA 1ha and PSHA 5ha) in ascending order of Wilks-Lambda values to be the important *determinants* of species richness and specificity values on the patch level (Table 4). While a significant effect of the factor ‘pattern’ in multivariate analysis indicated an overall small-scale spatial patterning of the response variables, this factor did not reach statistical significance in any of the univariate models. Total variance explained in the univariate GRM’s was lower for patch species richness (52%) than for the three specificity values (65, 68, 70%). Variance explanation (EV) of patch size was higher for specificity values than for species richness (16% EV), and increased with spatial extent from 1 ha to 20 ha (40, 59, 57% EV). Accordingly, the slope (non-standardised regression coefficient or *z*-value, respectively) of the species-area curve (0.14) was considerably shallower than the slopes of the specificity-area curves (0.59 to 1.13). Although the specific contributions of a single patch (as a proportion of patch species richness, Figure 5) became naturally considerably smaller with growing spatial extent (from 1-ha to 20-ha), the slopes here also increased with extent. This indicated an overproportional increase of specific contributions to landscape species richness in larger patches.

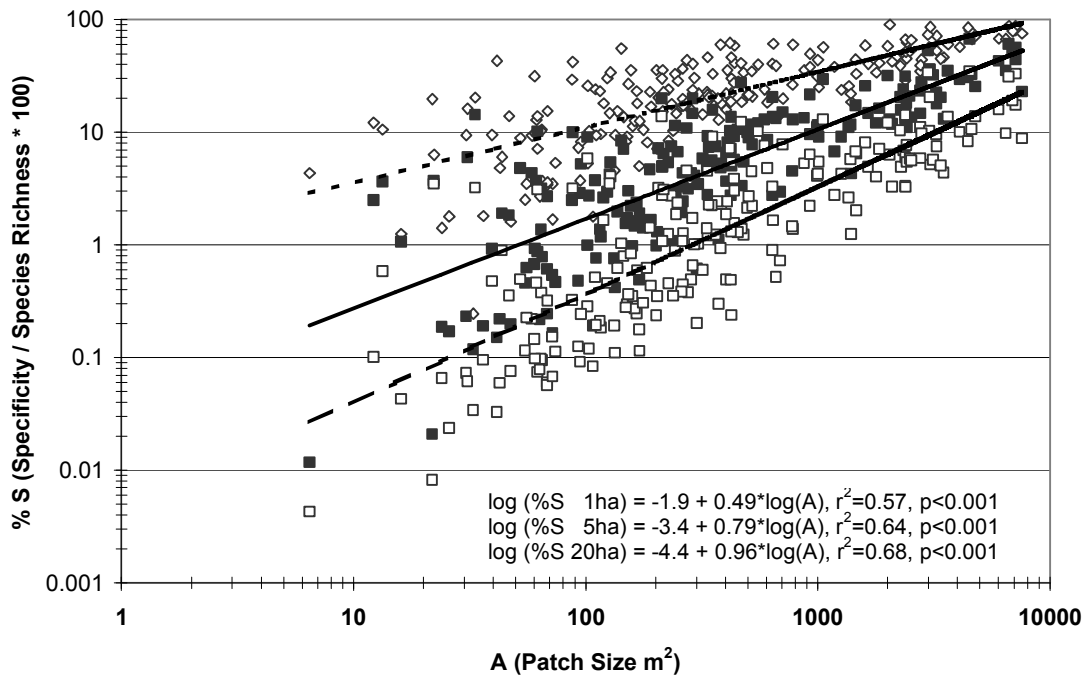


Figure 5. Habitat specificity of 199 patches as a proportion of species richness (*% Specificity*) in relation to area (patch size) for three spatial extents.

Diamonds and dotted line indicate *% Specificity* on the 1-ha scale, black squares and straight line on the 5-ha scale, white squares and dashed line on the 20-ha scale.

The influence of patch shape followed the opposite direction: Despite a positive correlation between patch size and shape (Pearson's $r = 0.48$; $p < 0.001$), GRM's revealed a negative effect of a regular shape on both species richness (7% EV) and specificity values, but the influence on specificity became marginal with increasing spatial extent (5 to 1% EV). Thus, irregularly shaped patches with a proportionally larger borderline tended to contained more species than regularly shaped patches, but these species contributed comparably less to habitat pattern or landscape diversity.

A marginal effect of productivity (Ellenberg N) suggested higher species richness and specificity at the 5-ha and 20-ha scale in less productive patches. Vegetation context, i.e., the amount of potential suitable habitat area (PSHA), contributed significantly only to patch specificity at the 1-ha scale (4% EV) and 5-ha scale (1% EV).

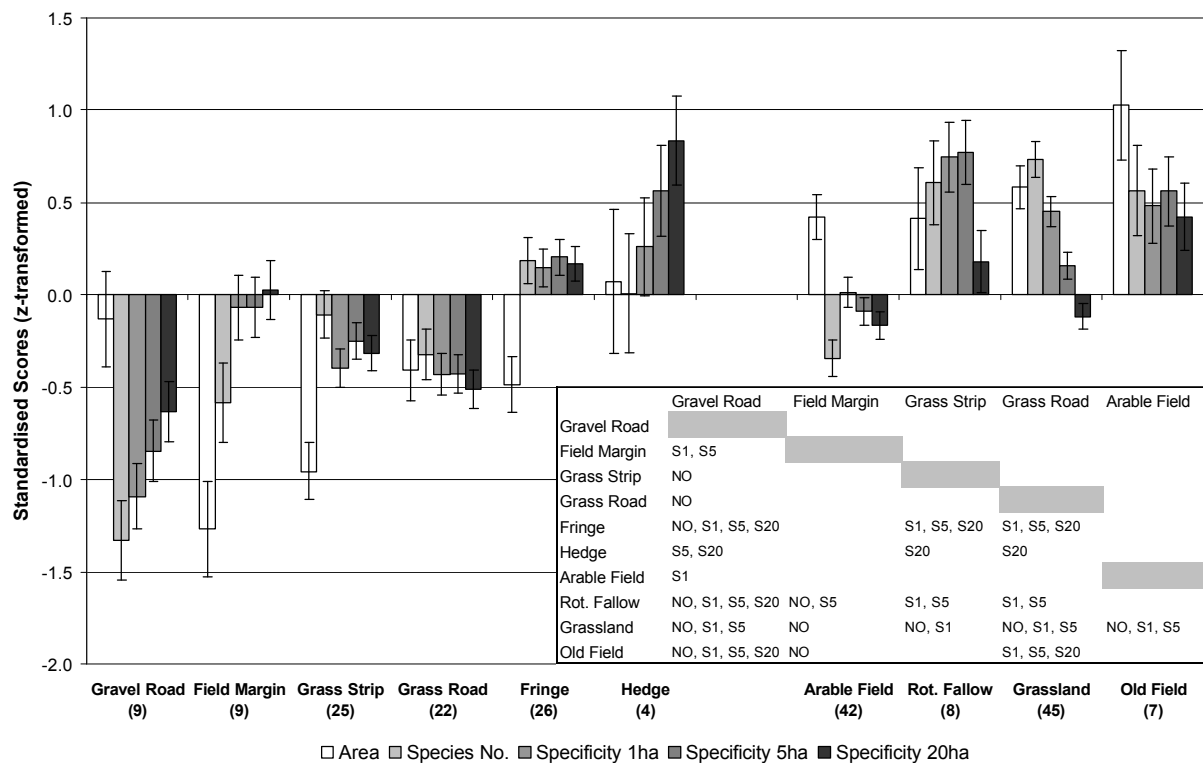


Figure 6. Comparison of Habitat types (n) on the patch level regarding area, species numbers, and specificity values for three spatial scales (Mean ± SE).

Values of the four dependent variables represent residuals after regressing the original data against significant predictors in the respective GRM (Table 4), i.e., after accounting for all other determinants. Zero of the standardised scores represents the overall mean of the respective variable, 1 the standard deviation. Due to their low number, forest patches are not shown. The matrix in the right corner shows significant differences (post hoc tests, $p < 0.05$) between habitat types for the four dependent variables: NO = Species number, S1, S5, S20 = Specificity 1ha, 5ha, 20ha

The identity of habitat type proved to be the most important predictor of species richness (27% EV), while the effect on specificity values was considerably smaller and decreased with spatial extent (16 to 11% EV). Independent of patch size, shape and the other continuous variables in univariate GRM's, the habitat types showed significant differences in species richness, as well as various scale-dependent effects in specificity values (Figure 6).

While species richness and specificity values of most linear habitat types were well below average, the situation was different for herbaceous fringe vegetation and hedges. As the only linear type, fringe vegetation showed above-average species richness *and* specificity values, the latter remaining constant at the three spatial scales. Hedges, in contrast, revealed average species richness, but specificity values increased with spatial extent and, although not significant, showed highest specificity of all habitat types at the 20 ha scale. Despite their small size and low species richness, cultivated field margins featured comparably high specificity values.

Among the nonlinear habitat types, only arable fields showed species richness and specificity values below the average. In fact, the specificity value of an average arable field equalled those of a single cultivated field margin. Grassland patches featured a significantly higher species richness and contributed more to habitat pattern (1 ha) and site (5 ha) diversity than arable fields, while on the landscape scale (20 ha), grassland specificity was below the average and equal to arable fields. The same pattern, high species richness and high specificity at the 1-ha and 5-ha scale, and a decrease in specificity at the landscape scale, was detected for rotational fallows. Old fields, in contrast, revealed high species richness and specificity at all scales.

The Pattern Perspective

Factor Analysis on intercorrelated predictor variables on pattern level extracted four independent factors, explaining a total of 86% of the original heterogeneity in the data set (Table 5). Factor 1 had highest loadings for habitat rarity at the site (5 ha) and landscape scale (20 ha) and also for the amount of natural vegetation in the 1-ha plots, as habitats of natural vegetation were among the rarest types (Figure 3). Additionally, this factor had a high loading for an uneven spatial configuration of nonlinear habitat patches.

Factor 2 represented a combination of the overall area, number and configuration of linear habitats within the 1-ha patterns. Factor 3, in contrast, was a surrogate variable for compositional habitat diversity (richness) of nonlinear habitats (number of types and patches). Factor 4 represented a linear gradient from patterns dominated by seminatural vegetation to patterns dominated by anthropogenic vegetation.

Table 5. Factor Loadings and Eigenvalues of Principle Component Factor Analysis on pattern level.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
<i>n</i> = 20	Habitat rarity / Natural Veg.	Linear Habitats	Non Linear Habitat Richness.	Anthropog. – Seminatural Veg
Habitat Rarity 5ha	0.93			
Habitat Rarity 20ha	0.92			
Natural Vegetation (%)	0.94			
Configuration Nonlinear Patches	- 0.75			
Area Linear Types (%)		0.96		
Number Linear Types		0.93		
Number Linear Patches		0.93		
Configuration Linear Patches		0.72		
Number Nonlinear Patches			0.89	
Number Nonlinear Types			0.87	
% Anthropogenic Vegetation				0.91
% Seminatural Vegetation				- 0.89
Eigenvalue	3.98	2.95	1.83	1.28
Explained Variance (%)	33.15	24.66	15.24	12.96

Multivariate GRM revealed the categorical factor ‘Site’ and FA factors 4 and 3 to be important determinants of habitat pattern species richness and specificity (Table 6). Linear habitats (factor 2) did not contribute to overall variance explanation. Habitat rarity (factor 1) was excluded from the multivariate model, but did significantly increase variance explanation in all three univariate models, while the factor ‘Site’ was excluded from the univariate models.

Total variance explained in the univariate GRM’s was 68% for pattern species richness, and 70% and 51% for both specificity values. Nonlinear habitat richness (factor 3) accounted for 35% EV in species richness, but contributed only with 10% EV to pattern specificity at the site scale, while it was not significant for landscape scale specificity. Habitat Patterns with higher proportions of seminatural vegetation had higher species richness (23% EV) and were even more important for site (43% EV) and landscape (33% EV) diversity. The occurrence of rare habitats in the multi-habitat patterns was the least important variable for species richness (10% EV), but contributed more to specificity at both scales.

Table 6. Pattern-level GRM results on the effects of location (site), habitat rarity, linear habitats, and the gradient from anthropogenic to seminatural vegetation on species number and specificity values for three spatial scales (1, 5, 20 ha). See Methods for details.

<i>n</i> = 20	Multivariate		Univariate GRM's															
	GRM		Species Richness				Specificity 5ha				Specificity 20ha							
Effects	Wilks	L	p	b	MS	df	p	EV %	b	MS	df	p	EV %	b	MS	df	p	EV %
Intercept	1.00		1.000	0	0.00	11.000			0	0.00	1	1.000		0	0.00	11.000		
Site	0.26		0.034				0					0					0	
FA 1																		
Habitat Rarity / Nat. Veg.	1.00			0.32	1.98	10.037	10.4		0.42	3.42	1	0.007	18.9	0.42	3.29	10.026	17.3	
FA 2																		
Linear Habitats	1.00						0					0					0	
FA 3																		
Nonlinear Habitat Richness	0.40		0.022	0.59	6.60	10.001	34.8		0.30	1.72	1	0.043	9.1				0	
FA 4																		
Anthrop. – Seminatural Veg.	0.44		0.008	-0.48	4.30	10.004	22.7		-0.66	8.18	1	<0.001	43.0	-0.58	6.32	10.004	33.3	
Error							0.3816	32.2					0.3616				0.5517	49.3

df = degrees of freedom, β = standardised regression coefficient, SE = standard error, MS= mean squares, p = p-level; EV % = explained variance

Discussion

Method

In this paper we propose a methodological approach to survey plant species in multi-habitat patterns by combining remote sensing, GIS analyses, a stratification process for plot selection based on k-means cluster analysis, and phytosociological field methods. The aim was to analyse local species patterns and their *determinants* at the patch and pattern level to provide information that is relevant for GIS-based spatially explicit modelling of species patterns at the landscape scale.

Our method proved to be suited for traditional mosaic landscapes with a multiplicity of habitats in small area units. We used a pragmatic classification of habitats that is corresponding to habitat maps applied in GIS analyses. The delineation and size of multi-habitat patterns, in our case a 1 ha grid, may be adapted to the landscape under study and the focus of interest. However, a standardised plot size of multi-habitat patterns is inevitably important to quantify the impacts of variables, other than area, on species patterns. By limiting the sampling effort to 20% of total area, and a representative consideration of land-use types and habitat patterns occurring at each site, we detected around 90% of total species richness found in two years in

the surveyed area (100 ha). Thus, sampling representative habitat patterns is an effective way to receive valid information on species richness at local scales and as long as the focus is restricted to pattern species richness, a large sample size is possible in a reasonable surveying time (Neßhöver 1999, Retzer 1999). In principle, we therefore recommend the approach as a Rapid Diversity Assessment method for plant species in mosaic landscapes (cf. Duelli 1997, Stohlgren et al. 1997a). In this study, however, we had to restrict sample size to twenty multi-habitat patterns, since we sampled also all patches in the patterns separately for species abundances.

Partitioning of Diversity Components

The additive formula of diversity partitioning has recently regained much interest in community ecology and landscape ecological applications with a focus on multiple spatial scales (Lande 1996, Loreau 2000, Wagner et al. 2000, Veech et al. 2002, Gering et al. 2003, Ricotta 2003). It has proven to be particularly useful for the investigation of local - regional relationships of species diversity (Gering & Crist 2002) and hypothesis testing on species distribution patterns (Crist et al. 2003). Here, we employed the additive formula to present a comprehensive overview of the patterns of species richness found at the patch, pattern and site scale. By comparing the sites, results revealed remarkably homogenous patterns in species accumulation from one patch to one 1-ha pattern, five 1-ha patterns and finally the site scale (25 ha). High β -diversities on patch, pattern and site scale indicated heterogeneous species distributions from the local to regional (between site) scale. Thirty-five percent of total species richness was due to β_{Site} -diversity, i.e., if we had restricted our survey to one site, we would have missed more than one third of the species found in four sites. Large site effects on species composition in multi-habitat patterns of agricultural landscapes were also detected in other studies (c.f. Økland et al. submitted). We cannot distinguish, whether our result indicates heterogeneity in local species pools or is merely an effect of the additional area and habitats sampled, but it emphasizes the necessity to spatially disperse sampling efforts when the goal is to receive an adequate sample of regional species diversity. A multivariate analysis of species composition on the patch level will clarify the magnitude of spatial dependence of species distribution in our data sets (Simmering et al. in prep.).

Patch Level

In contrast, a significant spatial correlation of species richness and specificity values on patch level could not be detected. This is an interesting result, as it indicates that both aspects of

diversity are mainly dependent on patch-specific traits, and that the spatial structure of patches may be neglected for the prediction of patch level plant species *richness* in mosaic landscapes. Patch species richness in landscape ecology is often investigated within the hypothetical framework of island biogeography (MacArthur & Wilson 1967) and the patch-corridor-matrix model (Forman 1995). These approaches are justified for isolated habitat islands in a ‘sea’ of a hostile matrix of unsuited habitat (Butaye et al. 2001, Bossuyt et al. 2003, Krauss et al. 2004, Deckers et al. 2005, Piessens et al. 2005). In highly fragmented mosaic landscapes this framework is not suited, as colonisation and isolation are not limiting factors (Duelli 1997, Dauber et al. 2003, Waldhardt et al. 2004). To stay with the image of island theory, we therefore treated our multi-habitat patterns as archipelagos comprising independent ‘habitat islands’ and ‘island fragments’ with zero distance and ‘water’ vanished between them, i.e. they featured maximum connectivity allowing for high colonisation rates between patches (cf. Hanski & Gyllenberg 1997).

Patch level results revealed an expected influence of area (patch size) on species richness. According to the classification of the various types of species-area curves recently published by Scheiner (2003), our species-area curves derived from GRM parameters methodologically complied with Scheiner’s Type IV curve (island curve), i.e., each data point is derived from a unique area, and contained all species within this area. In this context, it is important to note that island curves do not illustrate ‘within-island species-area relationships’ (Scheiner 2004). After accounting for all other significant variables, we received a z -value of 0.14, which is well in accordance with previously published slopes of species-area curves constructed from mainland subunits (see Rosenzweig 1995 for review; Hanski & Gyllenberg 1997). The according c -value (intercept from the non-standardised model) in our model translates to an average 18 species per m^2 . This figure is consistent with empirical data from our study region: In 790 $1\text{-}m^2$ plots from various habitats, we recorded a mean species number of 13 ± 6 SD per m^2 (data not published). In addition, applying the above z -value to calculate species numbers for one hectare, we receive 91 species for an average 1-ha habitat patch. This figure equals the lowest species numbers found in our multi-habitat patterns, and may be viewed as a careful first estimate of average species number per hectare, if today’s habitat density will be reduced to field sizes larger than one hectare due to land-use change. However, larger field sizes will most likely be accompanied by either abandonment or intensification, and both processes will, according to numerous empirical evidences, lead to additional species losses.

The increasing slopes of the *specificity*-area curves for increasing spatial extents (Table 4, Figure 5) point to a disproportional higher number of species with specific habitat requirements in larger patches, i.e. large patches contain more species that are rare at the landscape scale. Logistic regressions showed significant effects of patch size on the occurrences of many specialised grassland species (results not shown). This suggests an increasing ‘within-patch’ habitat diversity in larger patches. Patch size of our visually homogenous patches, may therefore be viewed also as a surrogate for an inherent heterogeneity, which increases with area. The ‘habitat diversity vs. area per se’ debate has been discussed for decades (Williams 1964, Connor & McCoy 1979, see Rosenzweig 1995, Triantis et al. 2003 for reviews), and recent research in this field still produces contrasting results (Eriksson et al. 1995, Bruun 2000, 2001, Brose 2001), but it is a widely accepted view that both are supplementary to each other (Triantis et al. 2003, Scheiner 2004).

Irregular, elongated patch shape also contributed to patch species richness. This effect is probably due to the immigration of species from neighbouring habitats, which is facilitated by larger perimeters. The decreasing magnitude of the shape effect on specificity values with increasing spatial extent, in contrast, suggests that the gain in species richness is mostly attributable to widespread species that do not contribute considerably to landscape species richness at larger scales. However, the shape effect in our results has to be interpreted with caution, since a large proportion of patch borders were ‘artificial’ and arbitrary, i.e. determined by the outer borders of the 1-ha multi-habitat pattern, and did not represent transitions between two habitat patches. Therefore, the effect we measured is most likely a combination of a true ‘edge’ effect, and a plot-shape sampling effect. Studies on the effects of plot shape on species richness have shown inconsistent results (Stohlgren et al. 1995, Kunin 1997, Laurance et al. 1998, Potts et al. 2001, Bossuyt & Hermy 2004, Keeley & Fotheringham 2005). Most empirical studies could not detect significant effects of plot shape on species richness at the single-habitat scale, although there are strong theoretical indications that elongated perimeters may contribute to plot species richness due to sampling artefacts (Barbour et al. 1999, Keeley & Fotheringham 2005). Wagner & Edwards (2001) presented their specificity approach by applying it to two data sets with standard plot sizes (1 m² and 10 m²). They expected higher specificity values in m²-plots of regular shaped habitat patches but did not detect any significant relation. We assume that this result was an effect of the small plot size: The comparably small effect of patch shape may only be detectable in complete patch surveys, as rare occurrences of species are likely to be missed in even a large number of small plots (Forman 1995). Hence, with our study, the specificity approach has proven to be particularly suitable for data sets that involve a complete survey of patches in a landscape context.

The vegetation context (PSHA) of a patch contributed only marginally to specificity at the pattern and site scale, and was irrelevant at the landscape scale. This result confirms that in heterogeneous mosaic landscapes the specific contribution of a patch to landscape diversity is mainly driven by intrinsic patch-specific traits and only marginally affected by the patterns of the surrounding vegetation.

Productivity (N-values) also did not contribute much to species richness and specificity, but showed a marginal negative effect. Despite the short abiotic gradients of our study sites (moderate slopes), this result suggests that the detected productivity gradient was situated along the descending part of the humped-back model of species-productivity relation (Grime 2001). However, the use of species derived information (Ellenberg N) to explain site properties, involves a circular argument. An alternative would have been to derive site properties from available soil maps, but considering their poor spatial and ecological resolution, and the high spatial autocorrelation of soil characteristics, we regarded the use of N-Indicator values as less problematic. Mean N-values in agricultural landscapes have proven to be a reliable predictor for overall productivity and correlate closely with biomass production, integrating the two most important abiotic site characteristics, nutrient and water supply (Hill & Carey 1997, Schaffers & Sykora 2000, among many others).

The most important variable for species richness and specificity was the identity of habitat type. In past decades, there have been numerous studies on the plant species diversity of linear elements and they are widely appreciated in landscape planning and nature conservation as being important for landscape species richness. In traditional mosaic landscapes, linear elements are usually small, but occur very frequently. Our results showed that with the exception of hedges and herbaceous fringe vegetation, the latter gained even more importance (higher specificity) as the extent of the landscape under consideration increased, the contribution of linear patches to landscape diversity was very low. Of all linear elements compared here, hedges and fringes are the ones, which experience the least disturbance, and the increase in species richness (and specificity) along a gradient of increasing disturbance with a maximum for fringes (Fig. 6), suggested that, for linear elements in our study region, the disturbance imposed on fringe vegetation represents the ‘intermediate’ rate of disturbance at which theory expects a maximum species richness (Connell 1978). Accordingly, by comparing the nonlinear habitats, maximum patch species richness was found in rotational fallows and grassland patches. More (arable fields) and less (old fields with shrub succession) disturbed habitat types featured lower species richness. However, we detected scale-dependent effects on specificity values in nonlinear habitats, which affirmed the benefits of relating specificity

to multiple spatial scales. Old fields showed specificity values equivalent to their species richness at all scales (Figure 6), while, e.g. grassland patches were only locally important for landscape species richness. Therefore, old fields represent hot spots of diversity at the landscape scale (cf. Simmering et al. 2001a). Arable fields, instead, showed an above average species richness, but their contribution to landscape richness was comparably low at all scales. This result is, in part, most likely an effect of the general low species density in arable fields, but it also indicates that the surveyed arable fields contained mostly widespread weed species and few specialist species.

Pattern Level

Results at the multi-habitat pattern level were in accordance with the predictions of the mosaic concept (Duelli 1997) and results of similar studies (Retzer 1999). Species richness was best explained by variations in i) habitat richness, expressed as a combined variable of (nonlinear) habitat variability (types) and heterogeneity (patches), ii) the proportions of anthropogenic and seminatural vegetation, and iii) the additional occurrence of rare habitats, which correlated closely with the amount of natural vegetation types. Although supporting a large number of species (Appendix), the overall area and habitat diversity (in terms of composition and configuration) of linear elements did not contribute to pattern species richness. However, results on patch level revealed large differences in species richness and specificity between the respective linear habitat types. As species-rich fringes and hedges comprised only about one third of the linear elements found in the patterns, their influence was perhaps not strong enough to contribute significantly to overall species richness of the multi-habitat patterns. The specificity of multi-habitat patterns to site and landscape diversity was mainly determined by i) their proportion of seminatural vegetation and ii) the occurrences of rare habitats. Richness of nonlinear habitats was only important at the site scale, but not at the landscape scale. These results indicate that highly fragmented habitat patterns (many, but small patches) in mosaic landscapes support a high number of species, as each patch contributes with at least a few exclusive species to pattern richness, but they do not support species that are rare at the landscape scale. This corresponds with the higher relevance of patch size for specificity values compared with species richness: We therefore may conclude that for patches up to 1 ha size, rare species are more likely to be found in larger patches.

While it was not surprising that, at the extent of our study (4 x 25 ha), arable land did neither on the patch nor pattern level significantly contribute to landscape diversity, these results may not be transferred to the regional scale. Our study region is traditionally dominated

by forests, and in many districts, the former large proportion of arable land has been transferred to grassland over the past decades (Hietel et al. 2004). Therefore, arable land has to be considered as a rare habitat at the regional scale; the specific contribution of arable land to regional diversity is emphasized by the large number of endangered weed species still occurring in this region (Waldhardt 2003, Waldhardt et al. 2004).

Implications for Modelling

The aim of this study was to derive information on species patterns relevant for GIS-based modelling of local species diversity. Recently, we proposed a methodology to estimate and predict landscape plant species richness at local and regional scales (Waldhardt et al. 2004). It is based on the compositional variability and heterogeneity of nonlinear habitats in area units, the relative frequency of species in habitat types derived from field data, and simple probability calculations. By dividing the study area in more or less arbitrarily chosen multi-habitat patterns, we were able to calculate reliable estimates of pattern and landscape (district scale) species richness. In general, the results of the empirical study presented here confirmed the appropriateness of our approach. The identity and delineation of nonlinear habitat patches is the basic information, that explains large proportions of variance in patch and pattern species richness, and from which all other predictors evaluated in this paper may be derived of. These are a) size and shape on patch level, and b) habitat richness, as well as the proportions of anthropogenic, seminatural and natural vegetation on pattern level. Other variables such as productivity and disturbance are potentially to be integrated in a finer resolution of habitat type classification. However, in our modelling approach (Waldhardt et al. 2004), we ignored patch size and the occurrence of linear habitats, which were at the focus of this study. The effect of area (16% EV) on species richness was quantified for 199 patches ranging in size between a few m² and 0.75 ha. However, if we had reduced our analysis to the forty patches larger than 0.2 ha, we would not have found an effect of patch size on species richness ($r = 0.05$, $p = 0.74$). This result is consistent with former results based on complete surveys of grassland and arable land (Waldhardt et al. 2000b). Hence, for modelling species richness of (nonlinear) habitat patterns in mosaic landscapes, patch size is negligible. Considering the patch level results on the significance of linear elements, it has to be concluded that the resolution of habitat maps used for modelling purposes should account for low-disturbed linear elements.

Acknowledgements

This study was carried out as a part of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) Collaborative Research Centre (SFB) 299 'Land-use Options for Marginal Regions'. We thank the DFG for financial assistance.

Appendix. Landscape structure, species numbers, and specificity values of twenty multi-habitat patterns.

Site Pattern No.	Bottenhorn (B)					Niederlemp					Oberhörden					Runzhausen				
	B01	B05	B13	B16	B23	N01	N07	N16	N18	N25	O02	O10	O11	O13	O23	R02	R08	R15	R17	R23
No. Habitat Types	3	5	7	3	4	3	3	4	3	4	8	6	4	5	6	5	6	3	3	4
No Habitat Patches	6	12	17	6	10	6	11	5	7	9	16	12	8	11	12	11	18	6	6	10
Area (%) Linear Patches	5	12	20	2	5	0	10	10	3	7	16	12	9	8	6	15	23	2	8	7
Configuration Lin. Patches (Evenness)	0.89	0.77	0.78	0.53	0.96	0.91	0.84	0.97	0.78	0.78	0.85	0.84	0.81	0.95	0.90	0.91	0.92	0.83	0.98	0.91
Configuration Nonlin. Patches (Evenness)	0.61	0.44	0.73	0.57	0.83	0.84	0.91	0.78	0.86	0.52	0.72	0.85	0.63	0.46	0.66	0.80	0.76	0.67	1.00	0.92
Lin. Habitats (No. Patches / Area %)																				
Gravel Road	1/6.4	1/3.1								2/6.2	1/2.9			1/2.3	1/3.4	1/1.1				1/2.6
Field Margin			1/0.2			1/1.5	1/0.8	2/1.7	1/0.6	1/0.1			2/0.8							
Grass Strip	2/2.2	5/5.1	5/2.0	1/1.6	1/2.0				1/2.0	1/0.5	1/0.7			1/1.0	1/0.6	2/2.6	3/2.9			1/1.3
Grass Road				1/3.3		3/8.2	1/4.0	1/1.2	1/4.5	1/1.5	2/3.0	1/3.5	2/2.1	1/2.7	3/6.1	2/2.3				3/5.9
Fringe	1/2.8		4/7.6				1/5.0			3/8.0	3/5.3	2/4.3	3/2.5	2/2.4	4/9.3	3/9.1				
Hedge			1/7.1												1/4.3					2/5.6
Non-Lin. Habitats (No. Patches / Area %)																				
Arable Field	3/95	2/8.9	2/3.4	2/4.7	6/56	1/3.9	2/12	3/77	4/86	1/1.4			1/65	2/9.9	2/16	6/66	1/47			4/59
Rot. Fallow		1/1.7	1/3.9	1/8.6					1/6.4		1/16	1/2.4			1/24	1/10				
Grassland		2/6.7	1/1.9	2/93	1/30	4/76	5/78	2/90	1/20	1/0.6	4/35	4/72	1/24	4/92	5/37		3/51	3/92	2/34	
Old Field			2/41			1/20				2/11				1/48	1/45					
Forest		1/71								1/36										
Anthrop. Veg. (%)	96	18	40	5	61	4	14	1	78	90	8	11	67	3	10	32	74	47	3	59
Seminatural Veg. (%)	4	11	35	95	39	96	86	99	22	10	50	89	33	97	66	45	23	53	93	41
Natural Veg. (%)	0	71	26	0	0	0	0	0	0	0	42	0	0	0	24	23	3	0	4	0
Species Linear Elements	75	73	107	27	32	62	72	51	51	115	93	95	90	83	76	122	44	54	50	
Species Nonlinear Elements	53	115	132	103	101	149	101	86	78	91	142	115	94	100	144	142	73	96	89	95
Species Pattern	91	124	158	106	101	149	110	107	90	98	161	142	110	123	161	163	148	101	111	101
Specificity 1ha Linear Elements	46.6	22.7	48.6	4.8	5.7	17.2	28.1	16.5	20.7	35.2	37.8	33.2	33.9	28.8	30.2	91.7	6.8	28.0	13.5	
Specificity 1ha Nonlinear Elements	44.4	101.3	109.4	101.2	95.3	149.0	92.8	78.9	73.5	77.3	125.8	104.2	76.8	89.1	132.2	131.8	56.3	94.2	83.0	87.5
Specificity 5ha Linear Elements	8.3	7.0	22.5	0.2	1.2	2.7	9.0	2.4	3.6	12.9	9.8	7.5	5.5	7.9	11.6	20.4	0.8	13.6	1.4	
Specificity 5ha Nonlinear Elements	20.5	40.5	48.1	61.3	30.4	75.0	29.7	42.9	20.8	24.0	53.2	39.1	24.4	28.4	51.1	79.1	20.1	32.2	47.8	25.9
Specificity 20ha Linear Elements	28.8	47.6	70.6	61.5	31.6	75.0	32.4	51.9	23.2	27.5	66.2	48.9	32.0	33.9	59.0	90.8	40.5	33.1	61.4	27.3
Specificity 20ha Nonlinear Elements	3.0	1.2	6.6	0.1	0.3	0.9	2.0	0.3	0.5	3.4	2.9	2.3	1.8	5.0	3.5	9.7	0.1	8.6	0.4	
	8.3	23.1	25.1	31.3	8.6	35.5	12.5	15.3	6.5	6.6	19.0	13.5	7.9	9.1	14.6	38.5	7.4	11.1	14.2	10.6

Estimation and Prediction of Plant Species Richness in a Mosaic Landscape

Chapter 9

Kapitel 9

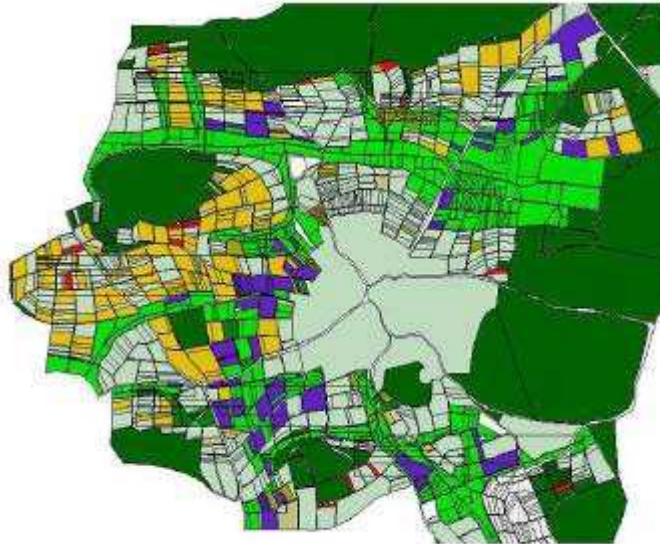


Foto: Rainer Waldhardt

Estimation and prediction of plant species richness in a mosaic landscape

Rainer Waldhardt, Dietmar Simmering and Annette Otte

Originally published in: *Landscape Ecology* 19 (2004): 211-226; ISSN 0921-2973;

DOI 10.1023/B:LAND.0000021722.08588.58; © 2004 Kluwer Academic Publishers

Abstract

Traditional agricultural mosaic landscapes are likely to undergo dramatic changes through either intensification or abandonment of land use. Both developmental trends may negatively affect the vascular plant species richness of such landscapes. Therefore, sustainable land-use systems need to be developed to maintain and re-establish species richness at various spatial scales. To evaluate the sustainability of specific land-use systems, we need approaches for the effective assessment of the present species richness and models that can predict the effects on species richness as realistically as possible. In this context, we present a methodology to estimate and predict vascular plant species richness at the local and the regional scale. In our approach, the major determinants of vascular plant species richness within the study area are taken into consideration: These are according to Duelli's mosaic concept the number of habitat types and of habitat patches within area units. Furthermore, it is based on the relative frequencies of species within habitat types.

Our approach comprises six steps: (i) the determination of present habitat patterns within an observation area, (ii) the creation of a land-use scenario with simulated habitat patterns, (iii) the determination of species frequencies within habitat types of this area, (iv) a grouping of habitat-specific species, (v) the estimation of the probabilities for all species (or habitat specialists) to occur, either in stepwise, exponentially enlarged landscape tracts (local scale), or in the entire observation area (regional scale), and (vi) the validation of the estimated species numbers. The approach will be exemplified using data from the municipal district of Erda, Lahn-Dill Highlands, Germany.

The current species numbers to be expected on the basis of probability calculations were compared with those recorded on the basis of extensive fieldwork. This comparison shows that, on the basis of our simple calculations, the current local plant species richness can be predicted well, with a slight underestimation.

Keywords

Agricultural mosaic landscape, Land-use change, Land-use pattern, Land-use scenario, Habitat pattern, Mosaic concept, Vascular plant species richness, Binomial distribution, Probability calculation, Species area relation, Erda, Germany

Introduction

In terrestrial ecosystems, many changes of biodiversity within the next 100 years will probably be due to land-use change (Matson et al. 1997, Sala et al. 2000). Traditional agricultural mosaic landscapes, in particular, are likely to undergo dramatic changes by either intensification of land use or abandonment (Baldock et al. 1996, MacDonald et al. 2000, Burel et al. 2004). Both developments are likely to have adverse socio-economic and environmental impacts (Bouma et al. 1998). Therefore, concepts for appropriate and sustainable land-use systems need to be developed in order to maintain and re-establish biodiversity at local to regional scale.

In this context, the development of suitable methods for recording components of current diversity and for the prediction of the effects of land-use change on biodiversity is an urgent task of landscape-ecological research. However, decisions regarding future land-use concepts and resources management are not made by scientists, but by agricultural policy, conservation authorities, landscape planners, and, last but not least, farmers. Hence, scientific tools for the prediction of effects of land-use changes must be scientifically sound, reliable and generally applicable in managed landscapes. Additionally, they should be user-friendly, cost-efficient and easily communicable to non-scientific users and audiences (cf. Stohlgren et al. 1997a).

Landscape ecologists have proposed numerous correlative approaches to link i) landscape indices (cf. O'Neill et al. 1988, Hulshoff 1995, Haines-Young & Chopping 1996, Wrbka et al. 1999, Luoto 2000, Luoto et al. 2002, Opdam et al. 2003), ii) environmental data and management information (McCracken et al. 2000, Wilson et al. 2003) or iii) organismic indicators (cf. Duelli & Obrist 1998, Lawesson et al. 1998, Fleishman et al. 2000, Sahlen & Ekestubbe 2001, Waldhardt & Otte 2003) with biodiversity measures. However, these attempts have not yet led to a methodology that would meet the requirements mentioned above. The most obvious problems are scale dependency and the lack of consistency in correlations between indices / indicators and environmental response variables (cf. Turner et al. 1989, Gustafson 1998, Levin 2000, Tischendorf 2001).

Another crucial problem for landscape ecologists is the proper choice of the basic unit for the analysis of relations between biodiversity and land use. For obvious reasons the farm level seems to be well suited (cf. Freemark & Kirk 2001, Weibull et al. 2003.), since the farm is actually the unit at which management decisions with their specific effects on biodiversity are taken. However, in mosaic landscapes the fields belonging to one farm are often scattered about the entire farmland of sometimes even more than one municipality. This makes it diffi-

cult to detect spatially explicit relations between land use and biodiversity on the farm level. Thus, a reasonable approach for mosaic landscapes is to choose the field as the basic unit of analysis (cf. McCracken et al. 2000, Waldhardt & Otte 2003), since this is the unit at which management is applied. As well, fields have the advantage to be spatially discrete and, considering site conditions and land use, they represent a more or less homogenous environment.

Promising results in the development of predictive models for biodiversity measures at the regional scale have recently been obtained by focussing on species-area relations (cf. Rosenzweig 1995, Stohlgren et al. 1997a, Ma et al. 2002, Pysek et al. 2002). Species richness is only one component of biodiversity, but it is widely regarded as an essential basis for other components of biodiversity, such as biocoenoses, characterized by specific structures and functions (Noss 1990, Waldhardt & Otte 2000). Therefore, a concentration on species richness for the analysis of effects of land-use change is justified.

Equilibrium Theory of Island Biogeography (MacArthur & Wilson 1963, 1967), which is at the core of the approaches mentioned above, has been widely discussed and tested for species richness of distinct habitat islands (e.g., Johnson & Simberloff 1974, Harris 1984, Case & Cody 1987, Shafer 1990, Köchy & Rydin 1997). However, while having a good predictive value for distantly scattered insular and natural habitats, the expectations of Island Theory fail to match with empirical data on species diversity in agricultural landscapes with their complex patterns of numerous habitats (Duelli 1992). This deficiency was taken into account by the formulation of the mosaic concept (Duelli 1992, 1997). The mosaic concept was originally developed with a focus on the diversity of arthropods but applies to other taxonomic groups as well. It is based on the assumption that species numbers increase with (i) habitat variability (i.e., number of habitat types per area unit), and (ii) habitat heterogeneity (i.e., number of habitat patches per area unit). While, according to Island Theory, increasing species numbers are correlated with increasing patch areas, the mosaic concept anticipates an increase in species numbers owing to an increase in the number and size variation of habitat patches. Even though the mosaic concept represents a valuable new approach for the evaluation and prediction of species richness in agricultural landscapes, to our knowledge, there have been no studies that explicitly examined this concept with respect to the development of predictive models for species richness at the landscape scale.

The aim of our study was to develop a methodology that – based on the mosaic concept - permits (i) an effective assessment of the present vascular plant species richness in a small-scale agricultural landscape, and (ii) estimations of the effects of land-use change on species richness. Our approach considers the two most important characteristics of landscape

structure, i.e., habitat types and number of habitat patches. Land-use change can, dependent on the size of the studied area unit (punctual, local or regional), have differing effects on vascular plant species richness. In order to facilitate spatially explicit and scale-dependent statements with our approach, we applied a multi-scale design (cf. Stohlgren et al. 1997b, 1997c, Hay et al. 2001, Steffan-Dewenter et al. 2003) by exponentially enlarging the extent of the respective area units in two landscape tracts. We considered present and simulated habitat patterns at spatial scales ranging in area from several hundred square meters to that of a municipal district. For these area units, we estimated vascular plant species richness by means of simple probability calculations from presence / absence data. A comparison of species numbers recorded in the field with the estimated species numbers of two landscape tracts allowed us to test for which area extent our method delivers a satisfactory level of accuracy.

Our method was developed on the basis of the following assumptions and considerations:

(i) Habitat quality is the principal determinant of vascular plant species diversity (cf. Griffiths et al. 2000). In a small-scale agricultural mosaic landscape, habitat quality is mainly determined by the anthropogenic factors land-use type and management system, while the dominant ‘natural’ environmental factor is soil type, which integrates nutrient supply and hydrological site conditions. Through the combination of these three factors, habitat types can be generated that represent ‘habitat variability’ (sensu Duelli 1997).

(ii) Within mosaic landscapes fields represent discrete habitat patches with relatively homogeneous environmental conditions. The number of fields (i.e., patches) of different habitat types in an area unit is equivalent to ‘habitat heterogeneity’ (Duelli 1997).

(iii) As a result of long-term agricultural land-use, and favoured by the small-scale habitat mosaic and the short distances between the patches of a certain habitat type, we regard the distribution of plant species in our study area as not being dispersal limited. Hence, there is an equal probability that a certain species will occur (species presence / absence) in a certain habitat patch of a specific habitat type. Therefore, we assume a binomial distribution of species occurrence (presence / absence) within patches of a specific habitat type (cf. Chytrý et al. 2002).

(iv) Certain species groups and also individual target species that occupy an area may be affected by land-use change in a specific manner (Parody et al. 2001). A prediction of the effects of land-use change on species groups is particularly important when these groups are of functional importance, e.g., for further components of biodiversity. Moreover, for the protection of locally or regionally endangered plant species, an estimation of the effects of an

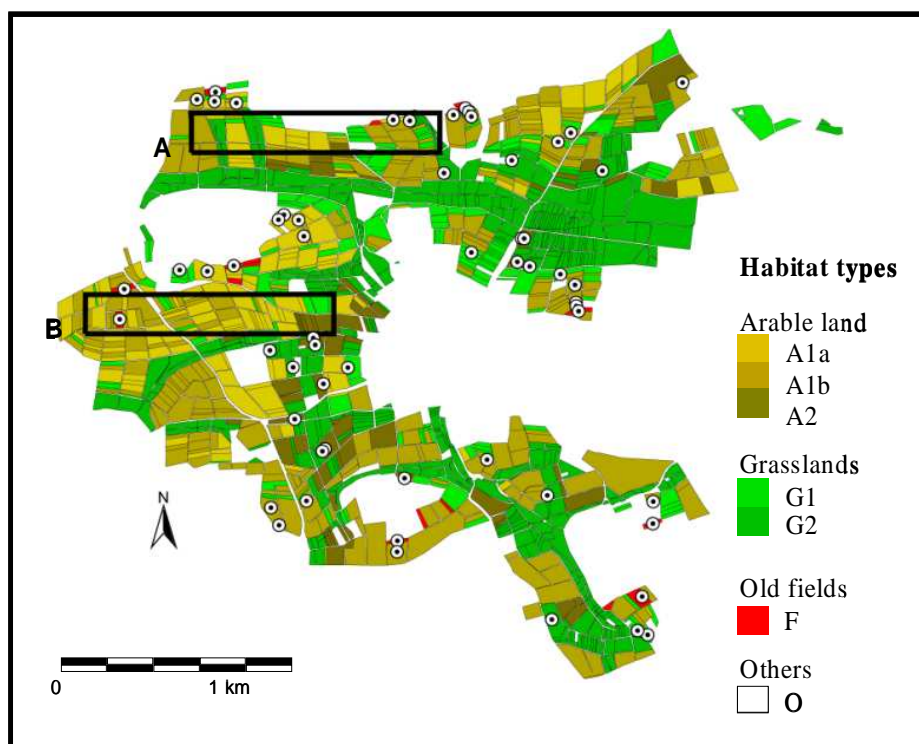
expected land-use change on the occurrence of these individual species is essential. Therefore, we calculated not only the total species richness, but also the number of species belonging to certain species groups and the occurrence of individual target species, which enables us to evaluate differentiated effects on plant species diversity caused by land-use change.

Study area

The study area is the municipal district of Erda, situated in the Lahn-Dill Highlands, Hesse, Germany (size: 11.5 km², altitude: 200–390 m a.s.l.; mean annual temperature: 7.5 °C; annual precipitation: 750 mm; soils: acidic shallow regosols to cambisols over Devonian clay slates and greywackes on upper to mid-slopes, planosols to gleysols on lower slopes and alluvial plains (classification according to FAO 1998)). Within this marginal agricultural region, since around 1950 crop production has been partially replaced by horse or sheep grazing and annual mowing of grasslands, owing to the poor soils and unfavourable climate (Kohl 1978). While such land-use changes are typical of most municipal districts in the region, in the district of Erda, small-parcelled arable fields and grasslands still have equal shares.

Our analysis refers to the farmland of Erda (Figure 1), which makes up 5.2 km² (Waldhardt et al. 1999). This farmland is managed by two full-time farmers (one conventional and one organic farming system with a farm size of appr. 130 ha each), and six conventional part-time farmers, who manage considerably smaller areas. The greater part of the farmland is not owned by the farmers but predominantly represents leaseholds. The fields of the farms are mostly scattered and spatially separated within the entire farmland.

On arable land (total area: 292 ha; mean field size: 0.6±0.6 ha), winter (winter wheat, winter barley, rye, rape seed) and summer crops (summer barley, oats) are cultivated, without regular crop rotation. Fields of the large conventional farm receive appr. 130–150 kg N/ha of mineral fertiliser and are treated with pesticides. On the organic farm, N is supplied through intercropping with legumes or with sparse underseeds in cereals. On the remainder of the fields mineral or organic fertiliser is applied at an annual rate of 100 kg N / ha, many of these



Landscape tract A



Landscape tract B

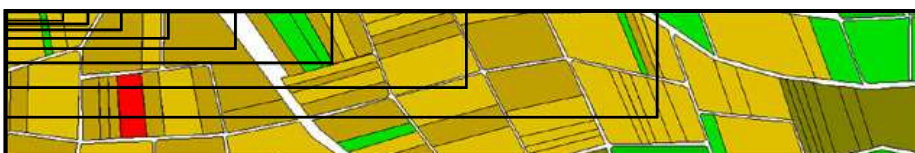


Figure 1. Present habitat pattern of the landscape tracts A and B and of the entire farmland in the district of Erda, Lahn-Dill Highlands, Germany, 1997.

Size of landscape tracts A and B: 1414.2 m x 226.3 m.

Farmland habitat types: **A1a**: organically cultivated arable land on regosols to cambisols; **A1b**: conventionally cultivated arable land on regosols to cambisols; **A2**: conventionally cultivated arable land on planosols to gleysols; **G1**: grassland on regosols to cambisols; **G2**: grassland on planosols to gleysols; **F**: old fields with shrub succession on regosols to cambisols; **O**: others (e. g. christmas tree plantations, garden plots). Non-farmland habitat types (e.g., settlement, woodland) in white. In the scenario, A1a and A2 were replaced by the corresponding habitat types G1 and G2.

fields are treated only irregularly, if ever, with pesticides. The grassland (total area: 222 ha; mean field size: 0.4 ± 0.5 ha) is mostly over 30 years old and is predominantly used as meadows, mown only once per year. The grassland is fertilised with an interval of several years. Some old fields (total area: 5 ha; field size: 0.3 ± 0.2 ha) that resulted from the abandonment of arable land about 40 years ago, represent long-term successional land and are occupied by *Cytisus scoparius* (Scotch Broom) (Simmering et al. 2001a).

Since the land-use intensity is low in comparison to areas of intensive crop production, the vascular plant and animal species richness in the area is found to be high (Wolters et al. 1999, Waldhardt et al. 2000a). The spatial distribution of the vascular plant species richness within the district of Erda is mainly affected by land use and soil conditions, and specific plant communities may be differentiated for specific farmland habitat types (Waldhardt et al. 1999, Waldhardt 2003).

As in most of the Lahn-Dill Highlands, a reduction in arable land and an increase in grassland in the medium term are also to be expected in Erda, since crop production has become uneconomic (Möller et al. 1999, 2002). The organic farming system in Erda is financially subsidised, as is common practice across Europe. Under changed political conditions this kind of agriculture could rapidly be abandoned since it is not profitable without the current subsidies.

Methods

Our methodology to estimate and predict the vascular plant species richness incorporates six steps, A to F.

Determination of present habitat patterns (Step A)

Since we deal with the effects of land-use change on vascular plant species richness within the farmland, and since the distribution of species richness within the district of Erda is mainly affected by land use and soil conditions (cf. Section 2), we used information on present land use and spatial patterns of soil classes for the identification of farmland habitat types.

The determination of the present land-use pattern (land-use types) was accomplished by a field inventory of the entire farmland in 1997. Each field was mapped separately. The assignment of land-use management practices was derived from interviews with local farmers. Land-use data and an available digital soil map of the region were processed with the help of ArcView GIS 3.2.

The intersection of land use and soil type resulted in a map of six farmland habitat types (Figure 1). Based on a GIS analysis, the numbers of habitat patches belonging to certain habitat types were counted within stepwise exponentially enlarged area units of two landscape tracts A and B. The sizes of the area units within the landscape tracts range from 625 m² to 32 ha. By way of example, two landscape tracts were chosen that greatly differ with respect to their current habitat pattern. With this arbitrary selection of landscape tracts, our aim was not to draw conclusions for the entire study area, as could be done when landscape tracts were selected with the help of geo-statistical methods. Instead, the aim was to demonstrate the methodology and results of our approach using two clearly differentiated landscape tracts. In a first and simplified attempt to draw conclusions for the entire farmland, we analyzed the number of habitat patches of the farmland habitat types for the entire study area.

Creating a land-use scenario with simulated habitat patterns (Step B)

To predict the probable effects of land-use change on vascular plant species richness, we constructed, as an example, a simulated habitat pattern for the entire farmland of Erda, including the two landscape tracts.

In the future, crop cultivation in Erda may be partially replaced by managed grasslands for economic reasons. Due to their unfavourable site conditions for arable farming, the future use as grassland seems to be a realistic option namely for fields on planosols and gleysols. Furthermore, organic cultivation could be abandoned under changing political frameworks (cf. Section 2). Hence, this scenario may represent a reasonable prediction of future changes.

In the GIS map, we replaced all arable fields on planosols and gleysols and all presently organically cultivated arable fields by the corresponding grasslands habitat types. Only conventional farming on regosols to cambisols was retained according to the scenario.

Determination of frequencies of species occurrence (Step C)

To quantify the frequencies of species within habitat types, we conducted sampling on ten habitat patches (fields) in each of the six farmland habitat types of the area. A total of 60 fields were randomly selected within the farmland of Erda prior to the selection of the landscape tracts. Hence, given the small size of the entire study area, it was nearly unavoidable that a few sampled habitat patches would fall within the area of the landscape tracts. Thus, the data are not completely independent, but since this applies only for one (landscape tract B), or two patches (landscape tract A), we do not see this as a problem (Figure 1).

Surveys were carried out twice a year between April to September in 1997. A few additional plots were sampled in 1998. All vascular plant species present in the fields were re-

corded. Each field was examined thoroughly until no new species were encountered within the last 20 minutes. To prevent the effects of neighbouring habitats, a 2 m wide margin was ignored for the floristic inventory. The nomenclature follows Wisskirchen & Haeupler (1998). Crop species were not included in the analysis.

From their occurrences in the ten investigated fields of each habitat type, we calculated the relative frequency f_i of a certain species i .

Classification of habitat specialists (Step D)

All documented species were classified as (i) arable weeds according to Hüppe & Hofmeister (1990), (ii) grassland species (species characterizing Molinio-Arrhenatheretea communities) according to Ellenberg (1992), and (iii) others.

Estimation of the probabilities of species occurrence (Step E)

Based on the assumed binomial distribution, the probability p_{ij} for species i to occur in at least one habitat patch of a specific habitat type j in a given area unit is dependent on its relative frequency f_i and the number of patches m belonging to this habitat type, according to the equation:

$$p_{ij} = 1 - (1 - f_{ij})^m$$

Most vascular plant species can be found in several habitat types, however. Therefore, in areas including n habitat types, the probability p_i for a certain species i to occur is dependent on the probability of its occurrence in habitat types j according to the equation:

$$p_i = 1 - \prod_{j=1}^n (1 - p_{ij})$$

We estimated the total species number and the number of habitat specialists within (i) the stepwise exponentially enlarged area units of the landscape tracts A and B, and (ii) the entire study area. The species number (S) estimated to be present in these area units was the sum of the probabilities that were estimated according to the binomial process for k species that occurred within the habitat types.

$$S = \sum_{i=1}^k p_i$$

Since we analyzed only farmland habitats, the estimated species richness refers to the total area of these habitats in the area units.

Additionally, we compared the estimated probabilities of occurrence for all individual species within i) the present habitat pattern and ii) within the scenario. This information enabled us to identify species that will be differently affected by the simulated land-use change. This analysis was conducted at a regional scale for the entire farmland of Erda.

Validation of the estimated species richness by means of field surveys (Step F)

In order to judge for which area units our probability calculations permit a realistic estimation of present species richness, intensive field surveys were carried out in the area units of the landscape tracts A and B (complete floristic recording), between April and July 2002. All the vascular plant species that were present in the habitat patches of the farmland habitat types of the respective area units were recorded as described in Section 3.3.

In order to judge the relationships between the calculated species richness and that recorded in the field, we calculated Pearson's r .

Results

Present and simulated habitat patterns in the landscape tracts A and B

The present habitat patterns of both landscape tracts A and B are clearly distinct from one another (Figure 1). On the one hand, the proportion of non-farmland habitats (habitat type 'others') in landscape tract A (28 % of the total area) is much larger than in landscape tract B (2 % of the total area). Additionally, the number of farmland habitat patches in landscape tract A is more evenly distributed over the six farmland habitat types than in landscape tract B (Table 1). There, the habitat types A1a and A1b (arable land) dominate.

Within the landscape tracts A and B, the number of habitat types and their number of patches increase with the size of the analyzed area unit. Additionally, owing to the replacement of some arable land habitat types by grasslands, the simulated habitat patterns are less complex, as may be expected. Whereas 21 % of the patches are affected by the scenario in landscape tract A, the same scenario in landscape tract B leads to a land use change on a considerably larger proportion (55 %) of the patches.

Table 1. Number of farmland habitat patches in both present and simulated habitat patterns of landscape tracts A and B, Lahn-Dill Highlands, Germany.

Area (ha)	Habitat type					
	A1a	A1b	A2	G1	G2	F
<i>- present / simulated number of habitat patches -</i>						
Landscape tract A						
0.0625	0/0	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0
0.125	1/0	1/1	0/0	1/2	0/0	0/0
0.25	1/0	1/1	0/0	1/2	0/0	0/0
0.5	1/0	1/1	0/0	1/2	0/0	0/0
1	1/0	2/2	0/0	2/3	1/1	0/0
2	2/0	2/2	0/0	2/4	2/2	0/0
4	3/0	2/2	0/0	6/9	2/2	0/0
8	5/0	2/2	0/0	6/11	2/2	0/0
16	7/0	4/4	1/0	12/19	2/3	0/0
32	11/0	18/18	2/0	20/31	11/13	1/1
Landscape tract B						
0.0625	1/0	0/0	0/0	1/2	0/0	0/0
0.125	3/0	0/0	0/0	1/4	0/0	0/0
0.25	3/0	0/0	0/0	1/4	0/0	0/0
0.5	3/0	1/1	0/0	1/4	0/0	0/0
1	4/0	2/2	0/0	1/5	0/0	0/0
2	4/0	2/2	0/0	1/5	0/0	0/0
4	6/0	4/4	0/0	3/9	0/0	0/0
8	15/0	16/16	0/0	3/18	0/0	1/1
16	24/0	21/21	0/0	4/28	0/0	1/1
32	39/0	24/24	8/0	9/48	4/12	1/1

Abbreviations of habitat types as in Figure 1.

Present and simulated habitat patterns of the entire farmland

In the present habitat pattern of the entire farmland of Erda (Figure 1), a total of 1225 distinct fields (i.e., habitat patches) belonging to the six farmland habitat types were differentiated (Table 2). Moist grassland (habitat type G2) predominates within the alluvial plains, whereas a small-scale mosaic of several arable land and grassland habitats characterizes the slopes. 147 patches, not belonging to the farmland habitats, were aggregated as 'others'. About 18 % of the patches or 22 % of the entire farmland are affected by the simulated land-use change.

Table 2. Number of habitat patches and proportions of the farmland area of habitat types in both present and simulated habitat patterns of the farmland in the municipal district of Erda, Lahn-Dill Highlands, Germany.

Habitat pattern	Habitat type						
	A1a	A1b	A2	G1	G2	F	O
	- number of habitat patches -						
present	143	289	83	184	509	17	147
simulated	0	289	0	327	592	17	147
	- proportion of the farmland area (%) -						
present	14.3	30.3	7.5	10.2	28.9	0.9	7.9
simulated	0.0	30.3	0.0	24.5	36.4	0.9	7.9

Abbreviations of habitat types as in Figure 1.

Species richness and relative frequencies of the species according to random samples

In total, 300 vascular plant species were recorded in the randomly selected 60 habitat patches belonging to the six farmland habitat types (i.e., ‘regional species pool’ across habitat types). Habitat types A1a, A2, G1 and G2 with 184 to 197 species show a similarly high species richness, while habitat type A1b (179 species) is lower, and habitat type F (240 species) is considerably higher in species richness (Table 3).

Most of the 51 arable weeds (e.g., *Capsella bursa-pastoris* and *Vicia villosa*) attain the highest frequencies in habitat type A1a. Species number of the 59 grassland species is highest in habitat type G2 (52 species). Grassland species with high moisture requirements (e.g., *Sanguisorba officinalis*, *Lychnis flos-cuculi*) are confined to this habitat type. Shrubs, such as *Cytisus scoparius* and *Rubus idaeus*, are characteristic of habitat type F.

With the exception of the species-poor habitat type A1b, each habitat type shows a number of species that were found in more than one habitat patch of exclusively one of the habitat type. The number of exclusive species is highest within the species-rich habitat type F.

Table 3. Relative frequencies of selected species within the six farmland habitat types in the municipal district of Erda, Lahn-Dill Highlands, Germany.

Habitat type	A1a	A1b	A2	G1	G2	F
Number of investigated fields	10	10	10	10	10	10
- species number -						
Species number ($\Sigma=300$)	194	179	186	184	197	240
Arable weeds ($\Sigma=51$)	46	39	37	11	6	26
Grassland species ($\Sigma=59$)	26	26	6	39	52	39
Others ($\Sigma=190$)	67	45	29	55	56	131
Exclusive species*	3		2	3	9	33
Species	- frequency of occurrence -					
<i>Capsella bursa pastoris</i> (A)	0.9	0.1	0.4			
<i>Vicia villosa</i> (A)	0.7	0.3				0.1
<i>Papaver dubium</i> (A)	0.7	0.3	0.1			0.1
<i>Persicaria lapathifolia</i> (O)	0.3	0.2	0.7			
<i>Trifolium dubium</i> (G)	0.1			0.8	0.2	0.2
<i>Sanguisorba officinalis</i> (G)			0.3	0.1	0.9	
<i>Lychnis flos-cuculi</i> (G)				0.1	0.8	
<i>Cardamine pratensis</i> (O)			0.1	0.3	0.8	
<i>Ajuga reptans</i> (O)	0.1				0.7	0.1
<i>Avena pubescens</i> (G)				0.3	0.7	0.2
<i>Cytisus scoparius</i> (O)	0.1	0.1				1.0
<i>Urtica dioica</i> (O)	0.1	0.2		0.2		1.0
<i>Rubus idaeus</i> (O)						0.9
<i>Agrostis tenuis</i> (O)	0.3		0.1			0.9
<i>Hypericum perforatum</i> (O)	0.3	0.1		0.2		0.9
<i>Rubus fruticosus</i> agg. (O)						0.8
<i>Rosa canina</i> (O)						0.8
<i>Sambucus nigra</i> (O)						0.8

Abbreviations of habitat types as in Figure 1. In total, 300 species were recorded. The table lists species with a frequency of ≥ 0.7 in one of the habitat types and an at least 50% lower frequency in the remaining habitat types. The centre of occurrence is given in bold. In brackets habitat specific species according to Hüppe & Hofmeister (1990) and Ellenberg et al. (1992) are given: A – arable weeds; G – grassland species; O – others. * Species that were found in more than one habitat patch of exclusively one habitat type.

Local species richness

Present local species richness according to probability calculations

Within the landscape tracts A and B, 200 and 230 species, respectively may be expected on an area of 32 ha (i.e., 'local species pools'). The total number of species that will be found increases in a linear fashion in relation to the log-transformed size of the area units (Figure 2). The total number of species in landscape tract A is higher than in B, although within the former, the area of non-farmland habitats, whose species richness is not included in the calculations, is considerably larger.

Depending on the present numbers of arable land and grassland habitat patches within the area units of each landscape tract, we estimated different numbers of arable land and grassland species. The number of arable land species in the predominantly cultivated landscape tract B is substantially higher than in landscape tract A (Figure 3). Here, in contrast, the number of grassland species in area units larger than 1 ha is higher than in landscape tract B (Figure 4).

Present local species richness according to field surveys

A comparison between the species numbers estimated by probability calculations and those recorded in the field shows (for both landscape tracts A and B) that for area units smaller than 0.25 ha the estimated total species numbers are often distinctly higher than the actual species numbers (Table 4). In the calculations, the species numbers of these smaller area units were overestimated by up to 114 %. In contrast, with respect to the larger area units (> 0.25 ha), the estimated species numbers are very close to the ones recorded in the field. Here, the discrepancies between the calculated species richness and that recorded in the field are, much less, generally around 10 %.

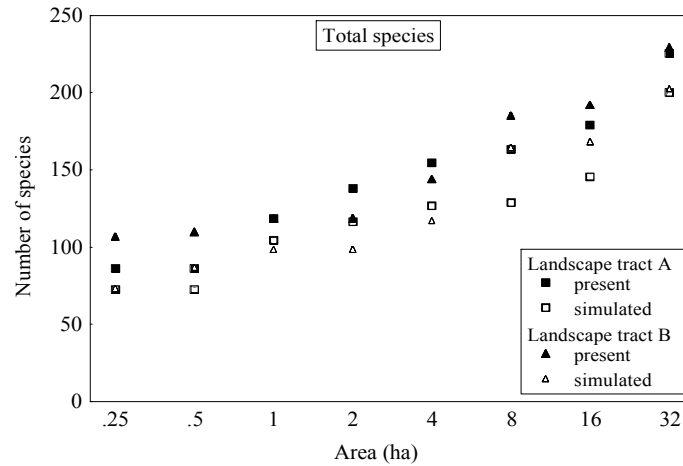


Figure 2. Estimated present and simulated total species numbers within the landscape tracts A and B depending on the size of the area units.

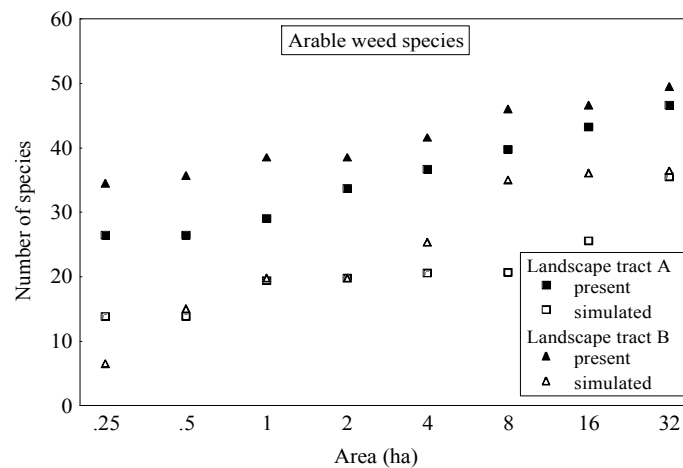


Figure 3. Estimated present and simulated numbers of arable weed species within the landscape tracts A and B depending on the size of the area units.

Classification of arable weed species according to Hüppe & Hofmeister (1990).

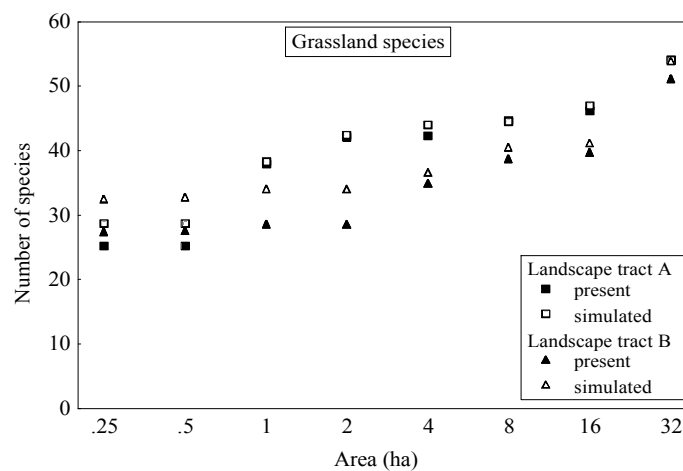


Figure 4. Estimated present and simulated numbers of grassland species within the landscape tracts A and B depending on the size of the area units.

Classification of grassland species according to Ellenberg et al. (1992).

Table 4. Species numbers calculated and recorded in the field, and their correlation coefficients.

Area (ha)	Landscape tract A			Landscape tract B		
	T	A	G	T	A	G
	Calculated species numbers as a percentage of those recorded in the field					
0.0625	129	183	280	122	116	178
0.125	214	189	210	125	144	137
0.25	108	85	168	96	119	105
0.5	91	76	140	89	105	102
1	90	81	111	88	107	106
2	92	94	102	80	101	89
4	91	99	96	78	97	87
8	91	108	99	89	104	90
16	94	117	100	90	106	90
32	99	123	112	89	101	104
	Correlations between calculated species numbers and those recorded in the field¹					
Pearson's r	0.99**	0.77*	0.97**	0.98**	0.96**	0.94**

¹Only data from area units ≥ 0.25 ha were considered in the calculations. ** $p < 0.001$; * $p < 0.05$.

An examination of habitat-specific arable land and grassland species yields a similar result. Here, too, the species numbers were often greatly overestimated for area units smaller than 0.25 ha. For the grassland species in landscape tract A, the probability calculations reflect the actual species richness only in area units larger than 0.5 ha. Moreover, the calculated species numbers and those recorded in the field for area units ≥ 0.25 ha often deviate from one another by less than 10 %.

For area units larger than 0.25 ha, there is generally a very good correlation, with $r > 0.9$ between the calculated species numbers and those recorded in the field. Hence, we consider this area size to be the lower limit for a sufficiently accurate estimation of species richness.

Local species richness of the land-use scenario according to probability calculations

Since, for area units smaller than 0.25 ha, the match between calculated species richness and that recorded in the field (cf. Section 4.4.2) was poor, these small area units are no longer considered in the following.

In the simulated habitat patterns, the estimated local total species richness and the number of arable weeds are lower than in the present habitat patterns. In the area units larger than 0.25 ha of both landscape tracts, the number of total species is 12–31 % less than in the present habitat pattern (Figure 2).

Owing to the substitution of most arable land habitat patches for grassland, it is expected that the simulated land-use change has a negative effect on the probabilities of the occurrence of arable weeds (Figure 3). The absolute effects, however, are different, depending on the specific habitat pattern within distinct area units. In landscape tract A, in all area units

in the scenario, the species numbers of the arable species are less than 50 % lower than in the present habitat pattern. In landscape tract B, the effect of the scenario on the arable species is substantially greater, particularly in area units smaller than 1 ha.

In both landscape tracts, the higher grassland proportion in the scenario has a moderately positive effect on the species richness of the grassland species. Their number is maximally 20 % higher than in the present habitat pattern (Figure 4). However, this applies only to relatively small area units, < 1 ha (landscape tract A) or 2 ha (landscape tract B). In the larger area units, the scenario does not lead to any increase in species richness of the grassland species.

Regional species richness

Present regional species richness according to probability calculations

Based on the total number of habitat patches belonging to the six farmland habitat types, we estimated the occurrence (i.e., species recorded at least once) of 294 species (including 50 arable weeds and 58 grassland species) within the present habitat pattern of the entire farmland of Erda.

Regional species richness of the land-use scenario according to probability calculations

In the simulated habitat pattern, the estimated total species richness and the number of arable weeds are lower than in the present habitat pattern. The species loss is less at the regional scale than at the local scale, however: the regional total species richness in the scenario is, at 262, 11 % lower than in the present habitat pattern, while the species richness of the arable species is, at 40, 20 % lower. The number of grassland species (58) is not affected by the simulated land-use change.

Effects of the land-use scenario on certain species

269 species (86 % of the regional species pool) occur with a high probability ($p > 0.8$) in the present and also in the simulated habitat pattern of the study area (e.g., *Arrhenatherum elatius*, *Holcus lanatus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Stellaria media*, *Matricaria chamomilla* and *Chenopodium album*). In contrast, 31 species disappear entirely in the simulated habitat pattern of the scenario (e.g., *Papaver argemone*, *Veronica triphyllos*, *Galeopsis ladanum*, *Consolida regalis*, *Kickxia elatine*, *Hypericum humifusum* and *Myosurus minimus*), while they are estimated to occur in the present habitat pattern with a high probability ($p > 0.8$). These species are more or less restricted to arable land habitats.

Discussion

The results presented here show that our approach is suitable for a realistic estimation of the local species richness of a small-scale mosaic landscape. The comparison of the calculated data with those recorded in the field for present vascular plant species richness led only in very small area units (< 0.25 ha) to a substantial overestimation of their species richness. The overestimation in such small area units can be viewed as a methodical artefact: We used species numbers of complete habitat patches for probability calculations, while in fact mainly partial fields are represented in these small area units. Hence, the species richness recorded in the field was smaller than the calculated species numbers of small area units. With increasing area, the proportion of partial habitat patches within the area units is smaller, since the size of the area units increases exponentially while the perimeter length changes in a linear fashion. Hence, the error due to bisected habitat patches at the verge decreases rapidly with increasing size of the area units.

In contrast, the slight underestimation in species richness in large area units – according to our calculations 294 species should be expected for the entire farmland, though 300 species have actually been recorded - is due to the fact that rare species are underrepresented in the small random sample of ten patches per habitat type. A larger random sample size would reduce this sampling effect. However, keeping a slight underestimation for both the species richness of the present and the simulated habitat pattern in mind, the predicted relative change in species richness is a valuable information that can be achieved with comparatively low sampling effort.

The different present and simulated habitat patterns in both studied landscape tracts are reflected in the different proportions of habitat specialists of arable land and grassland, and in the extent of the impacts of the scenario on the habitat-specific species groups. Hence, the method permits spatially explicit statements to be made in relation to a locally differentiated habitat pattern within a region.

Interestingly, according to our calculations and our field surveys, the species richness in landscape tract A is higher than in landscape tract B, although the total area of farmland habitats examined in landscape tract A is considerably smaller. This difference in species richness of the farmland-habitat area may be explained by (i) differences in species richness of their habitat types, (ii) differences in frequencies of certain species in the habitat types, (iii) the number of exclusive species within habitat types, (iv) differences in the number of habitat types and (v) the number of patches. In contrast to the dominance of only two habitat types within the species-poor landscape tract B, landscape tract A contains a greater number of

habitat patches of several habitat types. In accordance with the mosaic concept, this result may underline the importance of a combination of habitat variability (i.e., number of habitat types per area unit) and habitat heterogeneity (i.e., number of habitat patches per area unit) for species richness. However, one aim of current studies of our group is to quantify the relative importance of the variables (i) to (v) above, when considering different types of landscape settings.

The estimated effects of the land-use scenario on the regional species richness of the whole municipal district, as examined here, appear plausible to us. The relative effect of the scenario is considerably smaller at the regional than at the local scale. This observation is to be expected, since with a substantially larger number of habitat patches at the regional scale, the number of suitable habitat patches is large enough to support the development of many species, even in the habitat pattern of the scenario.

The estimated number of arable weeds decreased at both the local and the regional scale. Depending on the specific local habitat pattern, the number of grassland species increased moderately at the local scale, whereas at the regional scale, grassland species were not affected at all. Therefore, local to regional spatial scales and species pools must be taken into consideration for the estimation of plant species richness and for the evaluation of effects on species richness caused by land-use change. In accordance with Maudsley & Marshall (1999), Levin (2000), Hay et al. (2001), Whittaker et al. (2001) and others, a multi-scale approach is imperative.

Finally, we predicted plausible effects of the simulated land-use change on the occurrence of individual species. Like the species listed in Section 4.5.3, species not affected by the simulated land-use change are mainly widespread generalists of grassland and / or arable land habitats. In contrast, those species that are likely to disappear in the scenario, are – in the study area - confined to low-input or even organic farming systems. Many of them being already regionally threatened in Germany (Korneck et al. 1996).

We are cognisant that, in our approach, we have neglected many properties of landscape structure that are potentially important for the evaluation and prediction of species richness. Patch size (Wagner & Edwards 2001), field boundaries (Hansen & di Castri 1992, Arx et al. 2002, Le Coeur et al. 2002), land use dynamics (Austrheim & Olsson 1999) in particular, as well as the patch-context (e.g., Dunning et al. 1992, Wiens et al. 1993, Wiens 2002, Steffan-Dewenter et al. 2003), are known to have an impact on species distribution. However, as far as our study region is concerned, previous studies have clearly shown that in the habitat types considered in this analysis, none of these factors are likely to have a distinct influence on vas-

cular plant species richness of habitat patches (Waldhardt et al. 2000a, Simmering et al. 2001b, Dauber et al. 2003).

Before the method can be applied in other landscapes, it must be determined whether conditions are comparable with respect to the factors mentioned above. In landscapes with, e.g., large patch sizes with a high within-field heterogeneity of site conditions, increasing species numbers are to be expected with increasing heterogeneity (Hoffmann et al. 2001). In applying our approach in such regions, we recommend to differentiate areas with uniform site conditions within large fields as habitat patches belonging to different habitat types. However, in contrast to the mosaic concept (Duelli 1992, 1997), we consider that the size of habitat patches in small-scale mosaic landscapes, as we have studied, is a variable that is not necessarily important for vascular plant species richness.

In this context it becomes obvious that the predictions concerning species richness, derived from our scenario, are only valid as long as field size does not change with the land-use change. If a simulated land-use change were associated with the merging of initially distinct fields, this would affect the number (y) of habitat patches (cf. equations in section 3.5). Additionally, the frequencies (f) of species that were obtained from small patches would probably be too low for the estimation of species richness in landscape tracts with larger fields. However, owing to the structure of ownerships and land use practices within the study region (Section 2) it seems unlikely that an enlargement of habitat patches will be anticipated in the medium-term. Therefore, we consider our scenario and predictions as close to reality.

Small and large landscape parcels are substantially different with respect to their borderline length. In many studies, the species richness is comparatively high along the borderlines and a high density of borderlines can have a positive effect on the species richness of a region (e.g., Harris 1988, Luczaj & Sadowska 1997, Marshall & Moonen 2002). That such an edge effect is not present in our study region (cf. Simmering et al. 2001b) can be explained by the very extensive land use. Many plant species that are confined to field margins in intensively used regions occur due to the favourable conditions also in the field centres. However, since at the beginning of our study we could not assume that there were no distinct edge effects in our study region, we have excluded the marginal areas of the habitat patches in the study. In applying our approach in regions with edge effects, we recommend that marginal and central areas of the habitat patches with the same use and site conditions be differentiated as separate habitat types for the probability calculations.

Similarly, in regions with marked land-use dynamics, habitats of the same land-use type and site conditions but of different age should be differentiated on the basis of age classes.

This approach applies particularly to grassland and old-field habitats. For those habitats, a variable vascular plant species richness dependent on age has been demonstrated by Austrheim & Olsson (1999), Pärtel & Zobel (1999) and Waldhardt & Otte (2003), amongst others.

Also, patch-context effects may have a strong impact on the species richness, as shown by Jonsen & Fahrig (1997), Thies & Tschardtke (1999), Söderström et al. (2001) and others. However, in our study region the surrounding patch matrix does not affect the vascular plant species richness of farmland habitat patches (Dauber et al. 2003). As a result of long-term agricultural land use, and favoured by the small-scale habitat mosaic, vascular plants seem to be able to (re-) colonize each field, as long as both the disturbance regime and natural environmental conditions are suitable.

Depending on the quality of information concerning 'natural' and 'anthropogenic' environmental conditions, habitats may be defined at various levels. For example, grassland management practices may be classified in a more detailed form than in the study presented here. As a result, effects of changing grassland management practices on species diversity (cf., e.g., Smith & Rushton 1994, Sternberg et al. 2000) would be accessible to evaluation, as soon as the habitat pattern and species frequencies were mapped and determined accordingly. Moreover, owing to the specificity of vascular plant species to habitats, measured species richness is expected to increase if further habitat types are taken into account (cf., e.g., Norderhaug et al. 2000, Wagner & Edwards 2001). Remnant habitats, especially, are important for maintaining and restoring species richness in rural landscapes (Cousins & Eriksson 2001).

Our probability calculations are based on the assumption of a binomial distribution of species occurrences within habitat types of a mosaic landscape. Nevertheless, in the case of a dramatic land-use change, as it was simulated in our study, an unknown period of time is necessary for species to attain a binomial distribution once more. This period may depend on habitat quality, which relates to the probabilities of survival and reproduction of individuals occupying a patch type (Wiens 2002) and on the specific dispersal behaviour of species (Vos et al. 2002). It may be considerably shorter for species that (i) are generally common to the landscape, (ii) are highly reproductive and / or have a short life-cycles, (iii) produce persistent seed banks, and / or (iv) feature anemochorous seed dispersal, than it may be for species with a more limited potential of dispersal. Since the rate of successional change in old-fields declines with time (Foster & Tilman 2000) and site-typical vegetation can establish within about 10 to 30 years on old fields and grassland (Csecserits & Redei 2001, McDonald 2001, Waldhardt & Otte 2003), we assume that after a dramatic land-use change, a binomial distribution of the plant species will be given again after this period of time.

Conclusion

Our methodology to estimate and predict vascular plant species richness is based on a comparatively simple analysis of habitat patterns combined with probability calculations of species occurrence. However, major determinants of vascular plant species richness in our study area have been taken into consideration. These are the number of habitat types and of habitat patches within area units. Hence, the assumption that species numbers increase with habitat variability (i.e., number of habitat types per area unit) and habitat heterogeneity (i.e., number of habitat patches per area unit), as proposed in Duelli's mosaic concept, provides a valuable framework for our approach.

From random sampling of habitat patches we derive habitat type specific species pools and use these to estimate the local and regional species pools of complex areas. The separate evaluation of total species numbers, numbers of habitat specialists and individual target species permits both quantitative and qualitative statements to be made concerning species richness. Through a comparison of species richness in present and simulated habitat patterns, this approach can be used as a simple predictive model for a realistic estimation of effects of land-use change on vascular plant species richness.

Our predictive model meets a number of scientific and political requirements with respect to scientific soundness and reliability. Our approach is user-friendly and efficient in terms of costs and effort, since simple evaluations of land-use patterns, floristic random sampling in the field and simple probability calculations can be easily carried out. Furthermore, the predicted results are easily communicable to non-scientific users and audiences. Since we estimate species richness in relation to specific present and simulated habitat pattern in a multiscale analysis, our approach finally does not have the main problems with indices and indicator-based approaches, namely scale dependency and the lack of consistency in correlations between indices or indicators of species richness and land use.

Taking all these aspects into consideration, we consider that our approach is particularly suitable for application in the development and evaluation of concepts for appropriate and sustainable land-use systems at the landscape scale. At the moment, however, this approach is mainly applicable to small-scale mosaic landscapes. It remains to be seen to what extent it can be applied in managed landscapes with a different landscape structure.

Acknowledgement

This study was carried out as part of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) project 'Land-use Concepts for Marginal Regions (SFB 299)'. We would like to thank the DFG for financial assistance. Further, we thank anonymous reviewers for their valuable comments on an earlier draft of the paper and M. Ashdown for linguistic revision.

10. Zusammenfassende Diskussion

In diesem Kapitel werden abschließend die Ergebnisse der vorgestellten Untersuchungen zusammenfassend diskutiert und ihre Bedeutung für die bisherige und zukünftige Arbeit des landschaftsökologisch-vegetationskundlichen Teilprojekts im SFB 299 dargestellt.

Nach einer Einleitung zur Skalenproblematik und zur Bedeutung von Indikatoren der Phytodiversität auf Habitatebene (Kap. 5), wurde in zwei exemplarischen Beiträgen die „internal microheterogeneity“ (Forman 1995) (oder auch „within habitat diversity“) auf Schlag- oder Patchebene (Kap. 6 und 7) untersucht. Mit dem vorgestellten Ansatz (Kap. 8) zur Erfassung der Phytodiversität in Habitatmustern (Pattern) konnte die relative Bedeutung landschaftsstruktureller Größen für den Artenreichtum auf Patch-, aber auch auf Pattern-Ebene analysiert werden. Die Verwendung des Specificity-Ansatzes nach Wagner & Edwards (2001) führte dabei zu differenzierenden Ergebnissen auf verschiedenen Skalenebenen. Kap. 9 integriert die aus den vorgenannten und anderen Untersuchungen des Teilprojekts gewonnenen Erkenntnisse und stellt eine auf dem Mosaikkonzept von Duelli (1992, 1997) basierende Methodik zur räumlich-expliziten Quantifizierung der aktuellen Landschaftsphytodiversität und der Prognose von Effekten von Landnutzungsänderungen vor.

10.1 Ableitung von Indikatoren der Phytodiversität

Wie in der Einleitung (Kap. 2.1) dargestellt, war ein Schwerpunkt der Arbeit des Teilprojekts in den ersten beiden Projektphasen (1997-2002) die Ableitung von Indikatoren floristischer Diversität auf Habitatebene. Die Erforschung von Indikatoren der Biodiversität war in den zurückliegenden Jahren ein Arbeitsschwerpunkt in Ökologie und Naturschutz-(verwaltungen). Wachsende Forderungen aus Politik und Verwaltung nach verlässlichen Indikatoren zur Bewertung der Biodiversität führten zu einer verwirrend großen Zahl an Vorschlägen und Ansätzen (vgl. z. B. Büchs 2003, EC CHM 2005). Die große Diversität an Diversitätsindikatoren ist zum einen der Tatsache geschuldet, dass sie a) verschiedene administrative Ebenen (national, EU, global) bedienen müssen und innerhalb dieser regional zu differenzieren sind (z. B. Osinski 2003), und b) die verschiedenen biologischen Organisationsebenen vom Genom bis zum Ökosystem berücksichtigen müssen. Der Großteil internationaler Aktivitäten auf diesem Gebiet ist gegenwärtig auf das 2002 in Johannesburg bekräftigte Ziel der Vertragsstaatenkonferenz der „Konvention über Biologische Vielfalt“ (CBD) zurückzuführen, bis zum Jahre 2010 die Rate des Verlusts an biologischer Vielfalt auf globaler, regionaler und nationaler Ebene signifikant zu verringern (UNEP 2003). Hierfür sind die Vertragsstaaten gehalten, Schutzziele unter besonderer Berücksichtigung überregional und global bedeutsamer Komponenten der Biodiversität zu definieren, und ein geeignetes System an Indikatoren für das nationale Biodiversitätsmonitoring zu entwickeln.

Die weltweite Suche führte dadurch in erster Linie zu einer relativ großen Begriffsverwirrung über die Ansprüche an und die Verwendungsmöglichkeiten für Indikatoren (vgl. Büchs 2003, Duelli & Obrist 2003), so dass eine Klassifikation verschiedener Ansätze – wie in Kap. 5 dargestellt – hilfreich sein kann, eine Diskussion zu erleichtern. Die OECD (1997) unterscheidet für Agrarumweltindikatoren a) „driving-force“-Indikatoren, die in etwa dem Typ II (Kap. 5, Tabelle 1) entsprechen und abgeleitete Indikatoren (vor allem landwirtschaftliche Einflussgrößen) umfassen, und b) „state“-Indikatoren, die Aussagen über den Zustand der jeweiligen Umweltqualität ermöglichen. Kap. 5 stellt in erster Linie „state“-Indikatoren (Typ I) vor, die jeweils andere Aspekte der Phytodiversität auf Habitatebene berücksichtigen. Diese erfüllen aus wissenschaftlicher Sicht zwar weitgehend die genannten Anforderungen (Korrelat oder Surrogat, Validität), jedoch ist die aus anwendungsorientierter Sicht zentrale Funktion von Indikatoren, nämlich eine leichtere Erfassbarkeit als die Zielgröße (i. d. R. Artenreichtum, Zahl gefährdeter Arten) aufzuweisen, nur teilweise gegeben. Ihre Anwendbarkeit ist dadurch eingeschränkt, bzw. auf differenziertere Fragestellungen zu begrenzen.

Indikatoren der Phytodiversität auf Habitatebene wurden mit der Verwendung von leicht identifizierbaren Indikator-Arten (als Surrogat von Artenvielfalt und nachhaltiger Landwirtschaft) bislang erfolgreich bei der Flächenbewertung im Rahmen von Agrarumweltprogrammen eingesetzt (z. B. MEKA, Baden-Württemberg, vgl. Wilson 1995). Um aus wissenschaftlicher Sicht der Komplexität des Konzeptes der Biodiversität gerecht zu werden und gleichzeitig den nationalen Verpflichtungen nachzukommen, ist neben diesen pragmatischen und anwendungsorientierten Ansätzen jedoch eine deutlich komplexere Herangehensweise an das Monitoring der Phytodiversität und den Einsatz von Indikatoren zu fordern.

Diese wurde mit dem Konzept der „ökologischen Flächenstichprobe“ nach dem Vorbild des britischen „Countryside Survey“ (Smart et al. 2003) für Deutschland bereits entwickelt, jedoch aus finanziellen Gründen bislang nur in einigen Testläufen und für Nordrhein-Westfalen umgesetzt (Dröschmeister 2001, Hoffmann-Kroll et al. 2003, König 2003, Wetterich 2003, BMU 2005). Aufgrund der komplexen räumlichen Dimensionen der Biodiversität und der auf sie einwirkenden Faktoren ist auch im Rahmen von nationalen Monitoringprogrammen eine Datenerhebung auf verschiedenen räumlichen Skalenebenen (lokal: 'within-habitat'; Landschaft: 'habitat-mosaic'; regional: naturräumliche Differenzierung) dringend geboten, wie sie beispielsweise derzeit in der Schweiz durchgeführt wird (Weber et al. 2004). Die Gesamtzahl der Gefäßpflanzenarten, die ihrerseits als Korrelat der gesamten Artendiversität diskutiert wird (Duelli & Obrist 1998), ist dabei sicherlich die mit dem geringsten Aufwand zu erhebende Indikator-Artengruppe. Eine Tatsache, die im Übrigen auch für die in Kap. 9 dargestellte Methodik von Bedeutung ist.

10.2 Mikroheterogenität auf Habitatabene

10.2.1 Vegetation von Ameisenbauten in langjährigen Brachen (Kap. 6)

Der Anlass für die in Zusammenarbeit mit dem tierökologischen Teilprojekt des SFB 299 durchgeführte Studie war die Quantifizierung des Einflusses von *Lasius flavus* - Hügeln auf kleinräumige Vegetationsmuster in den Ginsterbrachen des Lahn-Dill-Berglands. Ein solcher Einfluss wurde bereits in verschiedenen Untersuchungen in anderen Pflanzengemeinschaften festgestellt (vgl. King 1977a, b, Dean et al. 1997) und war u. a. durch die in Hügeln nachweisbaren Veränderungen von Nährstoffgehalten und bodenphysikalischen Eigenschaften (Dauber et al. 2001) auch in den Brachen des Lahn-Dill-Berglands zu erwarten. Dean et al (1997) diskutierten besonders eine Förderung kleinwüchsiger Arten auf den Ameisenhügeln in hochgrasigen Brachlandbeständen. Entscheidend im Kontext der Arbeit des vegetationskundlichen Teilprojekts war daher die Frage, ob das Vorhandensein von Ameisenhügeln sich signifikant auf das Arteninventar der Brachland-Patches auswirkt.

Die Ergebnisse der Untersuchung zeigen, dass Ameisenhügel kein eigenes Artenspektrum aufweisen. Die wenigen Arten, die hier ihren Schwerpunkt fanden, sind in Brachen und auch anderen Habitattypen des Gebiets nicht selten. Kleinräumige Vegetationsunterschiede auf den Ameisenhügeln entstehen vor allem durch Konkurrenzverschiebungen von Arten der Umgebungsvegetation. Blomqvist et al. (2000) zeigen, dass neben den bereits oft untersuchten bodenphysikalischen und bodenchemischen Unterschieden in Ameisenhügeln (vgl. Petal 1978, Dean et al. 1997, Dauber & Wolters 2000b) auch Interaktionen zwischen Pflanzen und pathogenen Mikroorganismen sich auf die Besiedlung der Hügel auswirken (vgl. Dauber et al. 2001). Die in Kap. 6 aus Korrelationsberechnungen abgeleitete und diskutierte relative Förderung von klonalen Gräsern im Allgemeinen und *Agrostis capillaris* im Speziellen wurde inzwischen sowohl in einer Zeitreihenuntersuchung (Kovar et al. 2001) als auch in einer experimentellen Studie auf Ameisenhügeln nachgewiesen: Dostal et al. (2005) zeigen, dass diese Art sich durch eine hohe Plastizität im Wachstum auszeichnet und als Reaktion auf die Überschüttung in den Hügeln größere und dünnere Rhizom-Internodien als in der Matrixvegetation ausbildet. Die Förderung von auf generative Vermehrung angewiesenen Therophyten und anderen kleinwüchsigen, krautigen Arten konnte auf den Ameisenhügeln des Lahn-Dill-Berglands nicht empirisch nachgewiesen werden. Obwohl die Ameisen durch ihre Tätigkeiten einen großen Einfluss auf die Zusammensetzung der Diasporenbank haben (Dostal 2005) und die auf den Hügeln entstehenden Lücken in der Vegetation kleinräumig der Etablierung der genannten Artengruppen förderlich sein können (Jentsch et al. 2002), wurden keine bedeuten-

den Vorkommen dieser Arten gefunden. Da krautige und kurzlebige Arten sowohl in der aktuellen Vegetation (Simmering et al. 2001a) als auch in der Diasporenbank (Fuhr-Boßdorf 2003) der Brachen keine bedeutende Rolle spielen, reichen diese Vorkommen scheinbar nicht aus, um die auf den Hügeln immer neu entstehenden Habitate zu besiedeln. Eine Differenzierung der Brachen unter Berücksichtigung von Bereichen mit einer hohen oder niedrigen Dichte an Ameisenhügeln ist für die im Teilprojekt entwickelte Methodik zur Berechnung und Prognose von Pflanzenartenvielfalt auf Landschaftsebene daher nicht erforderlich (vgl. Kap. 10.4).

10.2.2 Vegetation „scharfer Grenzlinien“ in Acker- und Grünlandhabitaten (Kap. 7)

Ein großer Teil der Grenzlinien in der Untersuchungsregion Lahn-Dill-Bergland repräsentiert Übergänge zwischen flächigen Habitattypen unterschiedlicher Nutzung. Um zu überprüfen, ob diese Übergänge durch ein eigenes Arteninventar a) die Eigenschaften eines Ökotons aufweisen und damit potenziell als Indikator von Artendiversität auf Landschaftsebene geeignet sind und b) sie in der Ableitung habitatspezifischer Artfrequenzen (vgl. Kap. 9, 10.4) zu berücksichtigen sind, wurde die in Kap. 7 dargestellte Untersuchung durchgeführt.

Die Ergebnisse legen nahe, dass die „scharfen Grenzlinien“ (Duelli 1997) nicht zum Artenreichtum der Landschaft beitragen. Gleichwohl bereichern die 2 m breiten Randstreifen entlang der Grenzlinien deutlich die α -Diversität einzelner Grünland- und Ackerschläge – ein Effekt, der nicht nur durch die zusätzlich erhobene Fläche erklärt werden kann, sondern in erster Linie auf das Einwandern von Arten aus angrenzenden Nutzungen zurückzuführen ist. Lediglich für die untersuchten Randbereiche der Intensiväcker zeigte sich, dass die habitatspezifische Ackerwildkrautflora sowohl hinsichtlich der Artenzahlen als auch der Artendichte und Abundanzsummen hier besser ausgebildet ist, als in den eigentlichen Innenbereichen. Dieses Muster in der Artenverteilung von Intensiväckern ist bereits seit längerem auch aus anderen Regionen bekannt (z. B. van Elsen 1990, 1991, Waldhardt 1994) und führte sogar dazu, dass in pflanzensoziologischen Erhebungen von Ackerunkrautgesellschaften teilweise – genannt (vgl. Nowak & Wedra 1988) oder ungenannt – aus pragmatischen Gründen ausschließlich Randbereiche erfasst werden, um eine „besser ausgebildete“ Vegetation abbilden zu können. Da die Ränder sich aber sowohl quantitativ als auch qualitativ (Jaccard-Index von 0,33!!) besonders bei intensiv bewirtschafteten Äckern von der eigentlichen Schlagfläche unterscheiden, sind unter diesen Voraussetzungen erhobene und publizierte Daten keinesfalls als repräsentativ für den Großteil des Ackerlandes (der durch die Innenbereiche gegeben ist) anzusehen und für eine objektive Bewertung der Diversität von Ackerhabitaten nicht geeignet (vgl. Kap. 1.4).

Einzelne Ackerarten mit einer engeren Bindung an die Randbereiche der Intensiväcker konnten mit Ausnahme der weit verbreiteten *Capsella bursa-pastoris* dagegen nicht differenziert werden, während bei den Extensiväckern immerhin drei Ackerarten ihren Schwerpunkt am Rand aufwiesen. Für die Datenerhebung im Sinne der in Kap. 9 (vgl. Kap. 10.4) vorgestellten Methodik sind die Ergebnisse dieser Untersuchung so zu interpretieren, dass die Randbereiche nicht als eigenständige Habitattypen in die Modellierung einbezogen werden müssen. In den schlagbezogenen Erhebungen der Artenlisten sollten sie indes zukünftig berücksichtigt werden, da die Ableitung habitatspezifischer Frequenzen für viele weit verbreitete Arten dadurch genauer darzustellen wäre.

10.3 Methodenentwicklung: Erfassung und Quantifizierung der Phytodiversität und ihrer Steuergrößen in Habitat-Patches und Habitatmustern (Kap. 8)

Die hier dargestellte Untersuchung sollte zunächst einen Beitrag leisten, den bestehenden methodischen Defiziten zur Erfassung der Phytodiversität von Agrarlandschaften auf der Mesoskala (vgl. Kap. 1.4) zu begegnen: Aus pragmatischen Gründen in der gewählten Größe der Untersuchungsfläche (1 ha) einem Ansatz von Retzer (1999) folgend, wurde die Methode dahingehend abgeändert, dass die zu untersuchenden Habitatmuster stratifiziert-zufällig ausgewählt wurden (K-Means Clusteranalyse), statt einem systematischen Raster zu folgen (Retzer 1999). Bei der geringen Größe der festgelegten Untersuchungsgebiete (25 ha) wurden so eine flächenrepräsentative Erhebung aller vorkommenden Habitattypen sowie die Bearbeitung des gesamten Spektrums an Habitatkomplexität gewährleistet. Dieses wäre bei einem systematischen Raster nicht möglich gewesen.

Die Untersuchung zeigt, dass die Bearbeitung von 1-ha großen Flächen prinzipiell sehr gut geeignet ist, um in kleinstrukturierten Landschaft einen großen Teil der Gesamtartendiversität zu erfassen. Mit der Bearbeitung von nur einem (stratifizierten) Fünftel der Fläche konnten in allen Gebieten ca. 90 % der vorkommenden Arten erfasst werden. Bleiben Fragestellung und Untersuchungen auf die Erhebung von Artenlisten in 1-ha Plots beschränkt, ist auch eine große Zahl an Plots von einem Bearbeiter mit vertretbarem Aufwand zu erheben (vgl. Retzer 1999).

Mit der Komplettinventur aller Patches in zwanzig Habitatmustern (die als modellhafte Miniaturlandschaften betrachtet werden können) sollten in dieser Untersuchung aber auch der Artenreichtum von Patches und seine Beziehungen zu Patch-bezogenen Variablen untersucht werden (vgl. Bruun 2001; Krauss et al. 2004).

Untersuchungen des Zusammenhangs von Landschaftsstruktur und Maßen der Biodiversität (z. B. Artenzahlen) werden in der Regel mit der Intention durchgeführt, die Abhängigkeit der Biodiversität eines Patches von Einflüssen der umgebenden Landschaftsstruktur zu beschreiben. Ergebnisse bisheriger Untersuchungen mit diesem Ansatz sind für Maße der Phytodiversität dabei oft marginal und unbefriedigend (vgl. Dauber et al. 2003). Ein wichtiger Grund hierfür - der oft übersehen wird - liegt in der Tatsache begründet, dass die erhobenen Daten aus methodischen Gründen und wegen besserer statistischer Auswertbarkeit auf Plotgrößen erhoben werden, die oft nur 1 m² betragen (u. a. Wagner et al. 2000, Wagner & Edwards 2001) oder sogar kleiner (Weibull et al. 2003) sind. In kleinen Plots wird jedoch auch bei vielen Wiederholungen nur ein unbekannter und oft sehr geringer Teil der auf Patch- und Pattern-Ebene vorkommenden Arten erfasst (Stohlgren et al. 1997b, Barnett & Stohlgren 2003, vgl. Kap. 7). Auf diese Weise werden somit nur Artendichten und nicht der eigentliche Artenreichtum eines Patches dokumentiert. Erstere sind jedoch - stärker als der Artenreichtum - vom Habitat- und Vegetationstyp abhängig. Eine Wiese kann ebenso viele Arten aufweisen wie ein Acker. Auf der Fläche eines Quadratmeters jedoch wird die Artendichte des Grünlands in aller Regel höher liegen als die eines Ackers. Diese grundlegende und alte Erkenntnis der Vegetationskunde wird in neueren Studien oft vernachlässigt. Es ist daher nicht verwunderlich, dass Einflüsse von z. B. der Schlaggröße oder gar der Landschaftsstruktur auf die Artendichte eines Plots standardisierter Größe nur in Ausnahmefällen zu belegen sind (vgl. Krauss et al. 2004).

Die in dieser Untersuchung erfolgte Komplettinventur von Patches und ihrem Umfeld in Habitatmustern stellt insofern einen neuen Ansatz dar. Räumliche Muster von α -, β -, und γ -Diversität konnten so über eine additive Partitionierung (Wagner et al. 2000) übersichtlich dargestellt werden. Mit der Erhebung der Abundanzen aller Arten in allen Patches konnte zudem die Specificity (Wagner & Edwards 2001) für verschiedene Bezugsräume berechnet und damit der Schwerpunkt der Fragestellung verlagert werden: Es wurde im Gegensatz zu vielen anderen Studien nicht der Einfluss von Umgebung auf einen Patch ermittelt, sondern der Beitrag eines Patches zur Phytodiversität der Landschaft und die hierbei wirkenden Steuergrößen bestimmt. Diese Fragestellung ist besonders in Patch-bezogenen Modellierungsansätzen der Phytodiversität von Landschaften von Bedeutung, wurde bislang jedoch weitgehend vernachlässigt. Die Ergebnisse zeigen, dass die Patchgröße mit 16 % Varianzaufklärung nur einen moderaten Einfluss auf die Artenzahlen hat, für die Specificity-Werte (ca. 40 % - 60 %) jedoch deutlich wichtiger ist. (vgl. auch Kap. 8, Tab. 4, Abb. 5). Auch aus den unterschiedlich hohen Steigungsparametern (z -Werte) der Arten / Specificity - Arealcurve lässt sich ableiten, dass in Mosaiklandschaften der spezifische Beitrag von Patches zur land-

schaftsbezogenen Artendiversität überproportional zur Artenzahl mit der Fläche und wachsendem Bezugsraum ansteigt. Dieses Ergebnis ist mit der zunehmenden Habitatdiversität (Mikroheterogenität; ‚within habitat diversity‘) innerhalb größerer Patches zu erklären und ist besonders für das theoretische Verständnis von Artenverteilungsmustern in Landschaften von Belang (vgl. Tjørve 2002, Triantis et al. 2003).

Die größte Bedeutung für die Artenzahl (27 % erklärte Varianz) hatte der Faktor „Habitattyp“, der auf die Specificity wiederum einen geringeren Einfluss aufwies. Ein Vergleich der untersuchten Habitattypen (Kap. 8, Figure 6) zeigte auf Patch-Ebene eine insgesamt größere Artenzahl und Specificity der flächigen gegenüber den linearen Habitaten, bei deutlichen Unterschieden einzelner Habitattypen. Skalenabhängige Veränderungen der Specificity ergaben sich sowohl für lineare als auch für flächige Habitattypen.

Weitere landschaftsstrukturelle Einflussgrößen wie die Form des Patches und die Art der Umgebungsvegetation (PSHA) waren von relativ geringerer Bedeutung (vgl. Diskussion Kap. 9) für die Artenzahlen und Specificity-Werte. Ferner zeigten Artenzahlen und Specificity keine signifikante räumliche Abhängigkeit im Mantel-Test. Es erscheint daher gerechtfertigt, im Modellierungsansatz auf Pattern-Ebene (Kap. 9) in Mosaiklandschaften weiterhin nur inhärente Eigenschaften eines Patches zu berücksichtigen, ohne die Landschaftskonfiguration betrachten zu müssen.

Für die Artenzahlen auf Pattern-Ebene zeigten sich vor allem die Habitatvielfalt der flächigen Patches, der Störungsgradient (Acker-Grünlandanteil) sowie der Anteil seltener Habitats (Anteil naturnaher Vegetation) als bedeutsam. Das Mosaikkonzept von Duelli (1992, 1997) konnte damit erstmals für die Phytodiversität empirisch bestätigt und die wesentlichen Steuergrößen in ihrer relativen Bedeutung quantifiziert werden. Damit zeigen die Ergebnisse ferner, dass der im Teilprojekt verfolgte Modellierungsansatz (Kap. 9) mit der Berücksichtigung der Identität und Anzahl der flächigen Habittypen und Patches die wichtigsten Einflussgrößen landschaftsbezogener Phytodiversität erfasst. Auch Retzer (1999) konnte die gefundene Beziehung zwischen der Habitatvielfalt und dem Artenreichtum in 1-ha Flächen nachweisen.

Die Gesamtheit der untersuchten Kleinstrukturen trug nicht signifikant zum Artenreichtum und der Specificity von Habitatmustern bei. Jedoch zeigten sich auf Patch-Ebene deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Typen von Kleinstrukturen: Hecken und Säume haben wie die flächigen Habitats eine überdurchschnittliche Bedeutung, während stärker gestörte Kleinstrukturen (z. B. Raine, Graswege) unwichtig für die Phytodiversität der Habitatmuster sind. Für die Modellierung wäre es demzufolge wünschenswert, wenn Hecken und Säume in den verwendeten Raumdaten ausgewiesen sein könnten.

10.4 Methodenentwicklung zur räumlich differenzierten Prognose von Auswirkungen geänderter Landnutzung auf die Phytodiversität (Kap. 9)

In den Kapiteln 10.1 bis 10.3 wurden bereits verschiedene Aspekte angesprochen, die für die in Kap. 9 dargestellte Methodik zur Quantifizierung der Phytodiversität auf Landschaftsebene bei aktueller und prognostizierter, zukünftiger Landnutzungsverteilung von Bedeutung sind. Dabei ging es in den Kapiteln zur Bedeutung von Ameisenbauten und „scharfen Grenzlinien“ um Fragen zur Abgrenzung von Habitattypen. Im vorherigen Kapitel wurden die Einflussgrößen für den Artenreichtum und den spezifischen Beitrag zur Landschaftsdiversität für Patches und Pattern, die Gültigkeit des Mosaikkonzepts auf Pattern-Ebene sowie die Bedeutung von Kleinstrukturen diskutiert.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Methode auf fundierten Annahmen beruht, die weitestgehend empirisch belegt sind (vgl. auch Diskussion in Kap. 9).

Sie basiert im Wesentlichen auf einer **I**) Abgrenzung von Habitattypen und ihrer Patches sowie **II**) der Erhebung repräsentativer, habitattypenspezifischer Artfrequenzen und - unter Zugrundelegung einer Binominalverteilung der Arten - auf der Aufsummierung von Vorkommenswahrscheinlichkeiten in Habitatmustern.

Berücksichtigt wird dabei die Anzahl der Patches pro Habitattyp, so dass die Identität und Anzahl der Habitate die entscheidenden Determinanten des berechneten Artenreichtums sind. Die Methode stellt somit eine direkte Übertragung des Mosaikkonzepts von Duelli (1992, 1997) dar. Der Raumbezug für die Anwendung ist grundsätzlich frei wählbar. Exemplarisch untersucht und durch Geländeerhebungen validiert wurden bislang Habitatmuster bis zu 32 ha Größe. Die Anwendung auf den Bereich einer Gemarkung lieferte gute Ergebnisse und die Berechnung der Effekte eines Szenarios geänderter Landnutzungsverteilung führte zu plausiblen Resultaten für die zu erwartenden Veränderungen in der Artenzahl von ökologischen Artengruppen. Zu den oben genannten Arbeitsschritten sollen im Folgenden noch einige Anmerkungen folgen:

Zu I: Probleme, die in raumbezogenen Analysen im Zusammenhang mit der Klassifikation und Abgrenzung der Basiselemente (z. B. Raster) entstehen, werden in der geographischen und statistischen Literatur mit dem Begriff MAUP (Modifiable Areal Unit Problem) umschrieben (z. B. Openshaw & Taylor 1981). Das MAUP umfasst zwei Aspekte: Zum einen die Unschärfen, die durch eine nicht angemessene inhaltliche Aggregation von Attributen („zoning problem“) verursacht werden, zum anderen das „scale problem“, welches die räumliche Auflösung (grain) betrifft und Effekte durch eine unterschiedliche räumliche Abgren-

zung der Basiselemente verursacht. Obwohl viele theoretische Untersuchungen in der Landschaftsökologie sich des Problems angenommen haben und sich vor allem mit der hierarchischen Natur von Landschaft auseinandersetzen (vgl. Hay et al. 2001), gibt es bislang noch keine einheitliche Methodik um die Effekte des MAUP zu quantifizieren. Ein pragmatischer Ansatz ist der „basic entity approach“, der auf eine Abgrenzung von ökologisch sinnvollen und nicht modifizierbaren Einheiten abzielt, die direkt in die Analyse eingehen. Dieser Ansatz wird als am wenigsten problematisch angesehen (vgl. Jelinski & Wu 1996), da er Effekte des MAUP nahezu ausschließt. Die hier vorgestellte, auf der Analyse von Patches „at the human scale“ (vgl. Kap. 1.3) basierende Methode verfolgt diesen Ansatz. Dennoch gilt es einiges zu bedenken:

Die Klassifikation und Abgrenzung von Habitattypen und ihrer Patches ist selbstverständlich entscheidend für die Zuverlässigkeit der Methode. Grundsätzlich ist zu erwarten, dass bei einer jeweils differenzierteren Gliederung verlässlichere Ergebnisse erzielt werden. Die in Kap. 9 dargestellten Auswertungen beruhen auf einer Verschneidung der Nutzungstypen und einer aus Bodentypenkarten abgeleiteten Standortdifferenzierung. Hier sind feinere Auflösungen vorstellbar, z. B. unter Berücksichtigung unterschiedlicher Produktionsverfahren im Grün- oder Ackerland.

Auch die räumliche Auflösung, die vor allem die Abgrenzung der Patches betrifft, ist maßgeblich für die Modellergebnisse. In Kap. 9 wurden Patches mit landwirtschaftlichen Schlägen gleichgesetzt. Obwohl diese Vorgehensweise im Untersuchungsgebiet gut begründet ist (vgl. Kap. 6, 7, 9 und die in Kap. 2.2 genannte Literatur), sollte bei einer Anwendung der Methode in anderen Landschaften die Abgrenzung der Patches differenzierter erfolgen. So ist vor allem in großräumigen Landschaften davon auszugehen, dass aufgrund der Variabilität abiotischer Verhältnisse innerhalb eines Schläges eine Zuordnung von Teilschlägen zu verschiedenen Habitattypen und –patches nötig sein wird.

Die bislang erfolgten Auswertungen berücksichtigten nur flächige Habitattypen. Die Ergebnisse in Kap. 8 zeigen, dass die meisten linearen Strukturen keinen spezifischen Beitrag zur Landschaftsdiversität leisten. Insofern scheint dieser Ansatz im Untersuchungsgebiet zunächst gerechtfertigt gewesen zu sein. Doch auch hier konnte eine überdurchschnittliche Specificity für extensiv genutzte Säume und Hecken aufgezeigt werden. In anderen Landschaften – so vor allem in Intensivregionen – ist eine ungleich größere Bedeutung dieser Habitattypen zu erwarten (vgl. Kleyer 1991, Dierschke 2000, König 2003). Da die Qualität von Kleinstrukturen in den heute für das Untersuchungsgebiet zur Verfügung stehenden Raumdaten und Luftbildern nicht erkennbar ist, kann diesem Problem in (halb-)automatisierten

Habitatklassifikationen, die für den Rest der Landwirtschaftsfläche erfolgen kann, bislang noch nicht Rechnung getragen werden. Auch ist die qualitative Differenzierung von Kleinstrukturen aufgrund von angenommenen Nachbarschaftsbeziehungen in flächendeckend vorliegenden ATKIS-Daten nur sehr eingeschränkt möglich (Kühne et al. 2000). Perspektivisch könnte über die Aufstellung eines Regelwerks zur Vorkommenswahrscheinlichkeit von relevanten Kleinstrukturen in Habitatmustern hier Abhilfe geschaffen werden. Hierzu müssten zuvor allerdings im Rahmen von Nutzungskartierungen Geländedaten erhoben werden.

Eine weitere Herausforderung stellt die Verwendung der Methode im Rahmen von Raster-basierten Untersuchungen dar. Eine bislang durchgeführte Analyse für die Fläche des Dill-Einzugsgebietes legte über die Aggregation von Rasterzellen eine einheitliche Schlaggröße von 0,5 ha fest. Diese entspricht in etwa der im Gebiet vorliegenden mittleren Schlaggröße. Die Analysen wurden flächendeckend für 22 ha große Habitatmuster durchgeführt und die Ergebnisse für das Gesamtgebiet und kleinere Teilräume aggregiert (Reger et al. 2005, Waldhardt et al. 2005). Obwohl plausible Resultate erzielt wurden, müssen MAUP-Effekte, die durch die relativ beliebige Wahl der räumlichen Auflösung (grain) sowie des Raumbezuges (extent) entstanden, analysiert werden. Eine Validierung mit Geländedaten ist für einen derart großen Raumbezug mit vertretbarem Aufwand leider nicht mehr zu leisten. Langfristig ist zu hoffen, dass durch Fortschritte in der Fernerkundung hochauflösende Raumdaten zur Verfügung gestellt werden können, die eine differenzierte Habitattypenklassifikation auf Patch-Ebene erlauben.

Zu II) Die Ableitung repräsentativer, habitattypenspezifischer Artfrequenzen, die in Vorkommenswahrscheinlichkeiten „übersetzt“ werden, erfolgte in Kap. 9 über die Verwendung von jeweils zehn Florenlisten zufällig ausgewählter Schläge der differenzierten Habitattypen. Angesichts der geringen Zahl der erhobenen Schläge und der damit verbundenen eingeschränkten Repräsentativität wurden in der Modellierung sehr gute Ergebnisse erzielt. Die Validität der Artfrequenzen für Habitattypen könnte jedoch durch eine höhere Zahl an erhobenen Schlägen auf eine deutlich sicherere Grundlage gestellt werden. Für die Verwendung der Methode in größeren Räumen sollten dabei lokale Unterschiede in Artenpools berücksichtigt werden (vgl. β_{Sites} in Kap. 8, Figure 4 und Wellstein et al. eingereicht). Dies kann primär über räumlich stratifiziert-zufällige Erhebungen erfolgen (vgl. Goedicke-meier et al. 1997, Reger et al. 2004), welches allerdings eine große Zahl an zusätzlich erforderlichen Geländedaten erfordert.

Perspektivisch ist auch hier eine bessere Anwendbarkeit der Methodik vorstellbar. Ewald (2003) stellte ein weiteres Verfahren zur Ableitung habitatspezifischer Vorkommens-

wahrscheinlichkeiten vor. Dieses basiert auf vorliegenden repräsentativen Datensätzen für alle vorkommenden Habitattypen und wurde unter Verwendung der Beals-Smoothing-Methode für verschiedene Waldgesellschaften in unterschiedlichen Naturräumen Oregons angewendet. Trotz der in Kap. 1.4 genannten Mängel bestehender pflanzensoziologischer Daten hinsichtlich ihrer Repräsentativität, ist durch den Aufbau großer vegetationskundlicher Datenbanken (vgl. Ewald 2005, Hoppe 2005) und einer sorgfältigen Auswahl der in die Auswertung eingehenden Datensätze durchaus ein ähnlicher Ansatz denkbar. Da sich zudem ein Paradigmenwechsel in der Pflanzensoziologie abzeichnet (vgl. Ewald 2003), bleibt zu wünschen, dass eine veränderte Herangehensweise an die Stichprobennahme sich in der Vegetationskunde durchsetzt und langfristig zu einer verbesserten Datenlage zu real vorkommenden Pflanzengemeinschaften führt. So lange dieses nicht gegeben ist, kann alternativ über eine expertenbasierte Festlegung von habitattypenspezifischen Artfrequenzen aus regional vorliegenden Artenlisten verfahren werden (vgl. Reger et al. 2005). Dieser Ansatz ist jedoch mit einer erheblichen Subjektivität behaftet und eher ungeeignet, wenn es das Ziel ist, möglichst realitätsnahe Artvorkommen abzubilden. Gleichwohl eignet er sich, um regionale Effekte von Landnutzungsänderungen in Szenarien modellhaft zu vergleichen (vgl. Waldhardt et al. eingereicht).

10.5 Rück- und Ausblick

Die Analyse der Phytodiversität einer kleinstrukturierten Mittelgebirgsregion – vom Habitat zur Landschaft, vom „Punkt in die Fläche“ – hat im Rahmen des SFB 299 das landschaftsökologisch-vegetationskundliche Teilprojekt B 3.1 vor erhebliche Herausforderungen gestellt. In den zurückliegenden neun Jahren wurden mit unterschiedlichen methodischen Ansätzen die Beziehungen zwischen Landnutzung und Phytodiversität auf der Habitatebene und in Habitatmustern des Lahn-Dill-Berglands untersucht. Die dabei gewonnenen Erkenntnisse flossen in die Erarbeitung einer Methodik ein, mit der eine räumlich differenzierte Prognose von Auswirkungen geänderter Landnutzung und eine naturschutzfachliche Bewertung von vorgeschlagenen Landnutzungsoptionen ermöglicht wird.

Eine kommende Herausforderung für das Teilprojekt besteht in der Anpassung der Methodik an die Gegebenheiten einer Intensiv-Agrarlandschaft. Einige Aspekte, die in dieser Hinsicht zu berücksichtigen sind, wurden bereits genannt (Kleinstrukturen, Patch-Abgrenzung). Andere, z. B. die Ableitung von Arten-Areal-Beziehungen in der großräumig strukturierten Landschaft und die sinnvolle Abgrenzung von Habitatmustern müssen noch erarbeitet werden (Waldhardt & Simmering 2005).

Die erarbeitete Methodik wurde inzwischen unter dem Namen ProF (**P**rognosis of **F**loristic **R**ichness) in den Modellverbund des SFB 299 aufgenommen. Durch die Anwendung auf Landnutzungsszenarien, die im agrarökonomischen Modell ProLand generiert wurden, konnten so mittlerweile für das Einzugsgebiet der Dill räumlich differenzierte Aussagen zu Auswirkungen eines prognostizierten, durch die CAP-Reform stattfindenden Landnutzungswandels auf den zu erwartenden Artenreichtum von Ackerarten getroffen werden; einer Artengruppe, die in der Region auch durch den in den zurückliegenden Jahrzehnten erfolgten Nutzungswandel gefährdet ist (Reger et al. 2005, Waldhardt et al. eingereicht). Damit gelang die Ableitung einer Trade-off-Beziehung zwischen verschiedenen Funktionen der multifunktionalen Landschaft. Diese Verknüpfung von Landschaftsfunktionen im Sinne einer integralen Bewertung ist aus Sicht der DFG ein Schwerpunkt agrarwissenschaftlicher Landschaftsforschung (DFG 2005) und das zentrale Anliegen des SFB 299. Diese Dissertation leistet dazu einen Beitrag.

11. Zusammenfassung

Seit einigen Jahren gewinnt der Begriff der Multifunktionalität der Kulturlandschaft in der europäischen Agrarpolitik an Bedeutung. Neben der traditionellen Produktionsfunktion für Nahrungsmittel rücken dadurch auch die zahlreichen anderen Landschaftsfunktionen stärker in das Blickfeld des Interesses agrarwissenschaftlicher Forschung. Zur Sicherstellung einer nachhaltigen Entwicklung wird in der Landschaftsnutzung ein Ausgleich zwischen den Landschaftsfunktionen gesucht. Eine dieser Funktionen ist die Lebensraumfunktion für die Phyto-diversität; die Vielfalt von Flora und Vegetation.

Im Rahmen des Sonderforschungsbereichs (SFB) 299 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“ beschäftigt sich das landschaftsökologisch-vegetationskundliche Teilprojekt seit 1997 mit der Erarbeitung von Methodiken a) zur Analyse der Beziehungen zwischen Landnutzung und floristischer Diversität sowie b) zur räumlich differenzierten Prognose von Auswirkungen geänderter Landnutzung in der Modellregion Lahn-Dill-Bergland (Mittelhessen).

Das Lahn-Dill-Bergland sieht sich als agrarstrukturell und standörtlich benachteiligte, periphere Region seit Jahrzehnten einem tiefgreifenden Landnutzungswandel gegenüber. Seit den fünfziger Jahren des 20. Jahrhunderts fand hier in einigen Teilregionen eine mittlerweile fast vollständige Aufgabe der Ackernutzung statt, während andere bis heute noch das historische, kleinteilige Landnutzungsmosaik aus Acker-, Grün- und Brachland aufweisen. Allerdings ist auch in diesen Gebieten in Abhängigkeit von agrarpolitischen Veränderungen und lokalen Gegebenheiten zukünftig mit einer Veränderung der Landnutzung zu rechnen.

Um die aktuelle Phytodiversität und die zu erwartenden Effekte zukünftiger Landnutzungsverteilungen im Modellverbund des SFB 299 räumlich explizit darstellen zu können, war die Entwicklung einer GIS-basierten Methodik gefordert, die unter Berücksichtigung der relevanten räumlichen Skalenebenen (Habitat-Patch, Habitatmuster, Landschaft) die wesentlichen Einflussvariablen der Phytodiversität erfasst. Diese Arbeit zeigt mit Untersuchungen auf allen genannten räumlichen Skalenebenen wesentliche Teilschritte auf dem Weg zu der Erarbeitung dieser Methodik.

Nach einleitenden Kapiteln, die den Gesamtzusammenhang der Untersuchungen darstellen, werden in einem ersten Beitrag (Kap. 5) Indikatoren der Phytodiversität auf Habitatebene unter Bezug auf jüngere Forschungsansätze diskutiert. In diesem Zusammenhang werden Anforderungen an Indikatoren aus wissenschaftlicher Sicht dargestellt sowie künftige Forschungsschwerpunkte in diesem Bereich vorgeschlagen.

Die folgenden zwei Kapitel untersuchen Muster der Phytodiversität auf der Ebene des Habitat-Patches. Patches als Basiselemente der Landschaft wurden im Kontext der Forschung des Teilprojekts zunächst mit landwirtschaftlichen Schlägen gleichgesetzt. Die Gültigkeit dieser Grundannahme wurde hinsichtlich zweier, potenziell bedeutsamer Ursachen von abweichenden Mustern der Artenverteilung innerhalb von Schlägen überprüft:

In Kap. 6 wird der Einfluss von Ameisenbauten auf die Vegetation von langjährigen, verbuschten Brachen untersucht, um zu klären, ob diese Mikrohabitate zum Artenreichtum der Brachlandvegetation oder der Landschaft beitragen. Die Ergebnisse zeigen, dass die Ameisenhügel keinen spezifischen Beitrag zum Artenreichtum leisten, jedoch die strukturelle Diversität in den Beständen deutlich erhöhen. Die Deckung und Artenzahlen der Krautschicht auf den Hügeln, wie auch die Abundanzen und Artenzahlen der Gräser und Kräuter sind auf den Hügeln geringer als in der Umgebung. Die dadurch entstehenden Lücken in der Vegetation können nur von vier allerdings in der Landschaft relativ weit verbreiteten Arten genutzt werden. Andere Unterschiede in der Vegetation betreffen Konkurrenz- und Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Gräsern mit klonalem Wachstum.

Kleinparzellierte Agrarlandschaften wie das Lahn-Dill-Bergland weisen einen besonders hohen Anteil „scharfer Grenzlinien“ auf, d. h. flächige Nutzungen grenzen häufig direkt aneinander und sind nicht mit linearen Strukturelementen wie Rainen oder Säumen vernetzt.

Es sollte geklärt werden (Kap. 7), ob die Randbereiche entlang dieser Grenzlinien ein eigenes Arteninventar und somit die Eigenschaften eines Ökotons aufweisen. Gegebenenfalls wären sie damit in der Landschaftsanalyse als gesonderte Habitattypen abzugrenzen.

Flora und Vegetation entlang von 2 m breiten Randstreifen wurden mit den entsprechenden Innenbereichen der Schläge verglichen. Die Ergebnisse zeigen, dass die Vegetation der scharfen Grenzlinien in erster Linie durch weitverbreitete Arten angrenzender Nutzungen charakterisiert ist und dadurch einen deutlichen Beitrag zum Artenreichtum der einzelnen Schläge liefert. Den größten Effekt zeigten die Randbereiche bei intensiv genutzten Äckern. Hier konnte ein größerer Arten- und Strukturreichtum sowie eine größere Häufigkeit insbesondere auch von Arten der Ackerwildkrautflora im Vergleich zu den Innenbereichen festgestellt werden. Arten, die an den Grenzlinien einen Schwerpunkt der lokalen Verbreitung haben, wurden dagegen nicht gefunden. Eine Differenzierung von „Grenzlinienhabitaten“ in der Landschaftsanalyse wird aufgrund des Fehlens einer eigenen Artengarnitur daher für nicht notwendig erachtet.

Kap. 8 liefert in einem weiteren Schwerpunkt einen methodischen Beitrag zur Analyse der Phytodiversität in lokalen Habitatmustern. In vier Teilgebieten (25 ha) wurden in einem Stratifizierungsverfahren fünf repräsentative Habitatmuster (1 ha) ausgewählt. Eine vegetationskundliche Kompletinventur aller in den zwanzig Habitatmustern zu differenzierenden Habitat-Patches ermöglichte eine differenzierte Analyse des Artenreichtums auf Ebene der Patches und Habitatmuster (Pattern). Zusätzlich wurde der Beitrag eines Patches zur Diversität unterschiedlich großer Bezugsräume (1, 5, 20 ha) unter Verwendung des „Specificity“-Ansatzes nach Wagner & Edwards (2001) berechnet. Specificity für eine räumliche Einheit wird quantifiziert über die Aufsummierung der anteiligen Gesamtvorkommen aller Arten eines Gebietes, die auf diese räumliche Einheit entfallen. Es ist ein artenäquivalentes Maß, welches somit kumulativ auch für die Pattern-Ebene gebildet werden konnte. Eine hypothesengestützte Quantifizierung der relativen Bedeutung von modellierungsrelevanten Eigenschaften von Patches und Pattern erfolgte über Varianzzerlegung in Allgemeinen Regressionsmodellen.

Auf Patch-Ebene waren die Flächengröße und der Faktor „Habitattyp“ die wichtigsten Variablen für den Artenreichtum und die Specificity. Flächengröße war für die Specificity dabei deutlich bedeutsamer als für den Artenreichtum und umgekehrt. Für einzelne Habitattypen konnten skalenabhängige Unterschiede der Specificity-Werte für die drei Bezugsräume nachgewiesen werden.

Auf Pattern-Ebene erwiesen sich die Habitattypenvielfalt flächiger Habitats, ein Gradient von anthropogener zu seminatürlicher Vegetation sowie die Anteile an seltenen Habitats und natürlicher Vegetation als die wichtigsten Variablen für Artenreichtum und Specificity. Dieses Ergebnis ist in völliger Übereinstimmung mit dem Mosaikkonzept von Duelli (1992, 1997), welches damit zum ersten Mal für die Phytodiversität empirisch belegt werden konnte.

Anzahl und Anteile linearer Kleinstrukturen wirkten sich nicht positiv auf die Diversität der Habitatmuster aus. Allerdings konnte auf Patch-Ebene gezeigt werden, dass wenig gestörte Säume und Hecken überdurchschnittlich hohe Specificity-Werte aufweisen.

In Kap. 9 wird schließlich ein probabilistisches Verfahren zur räumlich expliziten Darstellung und Quantifizierung von Artenzahlen in Habitatmustern und Landschaften vorgestellt. In der Verwendung der Identität von Habitattypen und der Anzahl ihrer Patches als den maßgeblichen Einflussgrößen basiert es auf dem in Kap. 8 empirisch bestätigten Mosaikkonzept.

Durch die Verschneidung von Boden- und Nutzungsdaten werden zunächst aktuelle Habitatkarten von Teilregionen erarbeitet. Nach einer repräsentativen Erfassung von Artenstetigkeiten (Artenfrequenzen) in den differenzierten Habitattypen werden unter Zugrundelegung einer binomialen Verteilung die Wahrscheinlichkeiten von Artvorkommen in einzelnen Habitattypen bzw. Habitatmustern errechnet. Über die Aufsummierung der Einzelwahrscheinlichkeiten können abschließend der Artenreichtum einzelner Artengruppen oder der gesamten Flora eines (Teil-)Raumes errechnet werden.

Die Methode wurde exemplarisch in zwei 32 ha großen Habitatmustern mit einer unterschiedlichen Habitattypenverteilung angewandt und lieferte in ihren Ergebnissen gute Übereinstimmung mit begleitend zur Validierung erhobenen Geländedaten. Auch für den Gesamt- raum einer Gemarkung konnten plausible Ergebnisse erzielt werden. Eine Anwendung auf ein Szenario geänderter Habitattypenverteilung erbrachte differenzierte Aussagen zum Artenreichtum ökologischer Artengruppen als Reaktion auf die veränderte Landnutzung.

In einer abschließenden Diskussion werden die Ergebnisse der Untersuchungen zusammengefasst und die Übertragbarkeit der in Kap. 9 dargestellten Methode auf Intensiv-Agrarlandschaften sowie größere Raumbezüge bewertet.

12. Literaturverzeichnis

- Alard, D., Bance, J. F. & Frileux, P. N. (1994): Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape: Consequences for biodiversity and wildlife conservation in central Normandy (France). - *Journal of Environmental Management* 42: 91-109.
- Alard, D. & Poudevigne, I. (1999): Factors controlling plant diversity in a rural landscape: A functional approach. - *Landscape & Urban Planning* 46: 29-39.
- Alard, D. & Poudevigne, I. (2000): Diversity patterns in grasslands along a landscape gradient in northwestern France. - *Journal of Vegetation Science* 11: 287-294.
- Albrecht, H. (1995): Changes in the arable weed flora of Germany during the last five decades. - In: *Challenges for Weed Science in a Changing Europe*. - Proceedings of the Ninth European Weed Research Society Symposium. Budapest. 41-48.
- Albrecht, H. (2003): Suitability of arable weeds as indicator organisms to evaluate species conservation effects of management in agricultural ecosystems. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 201-211.
- Albrecht, H., Kühn, N. & Filser, J. (2001): Site effects on plant and animal distribution at the Scheyern experimental farm. - *Ecological Studies* 147: 209-227.
- Allan, J. D. (1975): Components of diversity. - *Oecologia* 18: 359-367.
- Arrhenius, O. (1921): Species and area. - *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Arx von, G., Bosshard, A. & Dietz, H. (2002): Land-use intensity and border structures as determinants of vegetation diversity in an agricultural area. - *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* 68: 3-15.
- Austrheim, G. & Olsson, E. G. A. (1999): How does continuity in grassland management after ploughing affect plant community patterns? - *Plant Ecology* 145: 59-74.
- Bach, M. & Frede, H.-G. (1999): Regionalisierung als methodische Aufgabe im Sonderforschungsbereich 299 'Landnutzungskonzepte für periphere Regionen'. - In: Steinhardt, U. & Volk, M. (Hrsg.): *Regionalisierung in der Landschaftsökologie*. Teubner. Stuttgart. 58-66.
- Backhaus, K., Erichson, B., Plinke, W. & Weiber, R. (2000): *Multivariate Analysemethoden*. 9. Aufl. - Springer. Berlin.
- Baldock, D., Beaufoy, G., Brouwer, F. & Godeschalk, F. (1996): *Farming at the margins. Abandonment or redeployment of agricultural land in Europe*. - The Hague. London.
- Barbour, M. G., Burk, J. H., Pitts, W. D., Gilliam, F. S. & Schwartz, M. W. (1999): *Terrestrial plant ecology*. - Addison Wesley Longman, Inc. Menlo Park, CA, US.
- Barnett, D. T. & Stohlgren, T. J. (2003): A nested-intensity design for surveying plant diversity. - *Biodiversity & Conservation* 12: 255-278.
- Baudry, J., Burel, F., Thenail, C. & Le Coeur, D. (2000): A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France. - *Landscape & Urban Planning* 50: 119-128.
- Baumeister, W. (1969): Die Pflanzengesellschaften der Siegerländer Hauberge. - *Siegerländer Beiträge zu Geschichte & Landeskunde* 18: 1-91.
- Beaufoy, G. (1998): The EU Habitats Directive in Spain: Can it contribute effectively to the conservation of extensive agroecosystems? - *Journal of Applied Ecology* 35: 974-978.
- Benkert, D., Fukarek, F. & Korsch, H. (1996): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands*. - Fisher. Jena.
- Bergmeier, E. (1987): Magerrasen und Therophytenfloren im NSG - Wacholderheiden bei Niederlemp (Lahn-Dill-Kreis, Hessen). - *Tuexenia* 7: 267-293.
- Bick, H. & Brocksieper, J. (1979): Auswirkungen der Landbewirtschaftung auf die Invertebratenfauna. - *Landwirtschaft - Angewandte Wissenschaft* 218.

- Blomqvist, M. M., Olf, H., Blaauw, M. B., Bongers, T. & van der Putten, W. H. (2000): Interactions between above- and belowground biota: importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. - *Oikos* 90: 582-598.
- BMU (Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit) (2005): Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt (Entwurf). http://www.bmu.de/naturschutz_biologische_vielfalt/downloads/doc/35855.php.
- BMVEL (Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft) (2005): Meilensteine der Agrarpolitik - Umsetzung der Europäischen Agrarreform in Deutschland. <http://www.kompetenznetze.de/navi/de/Services/literatur,did=99188.html>
- Boatman, N. D. (1994): Field margins: Integrating agriculture and conservation. Proceedings of a symposium held at Coventry, UK, 18-20 April 1994. - BCPC Monograph No. 58: 404.
- Bork, H.-R. (1988): Bodenerosion und Umwelt. Verlauf, Ursachen und Folgen der mittelalterlichen und neuzeitlichen Bodenerosion, Bodenerosionsprozesse, Modelle und Simulation. - *Landchaftsgenese und Landschaftsökologie*. Braunschweig.
- Borstel, U. O. v. (1974): Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung auf ökologisch verschiedenen Grünland- und Ackerbrachen hessischer Mittelgebirge. - Dissertation JLU Gießen. Gießen.
- Bossuyt, B. & Hermy, M. (2004): Species turnover at small scales in dune stack plant communities. - *Basic & Applied Ecology* 5: 321-329.
- Bossuyt, B., Honnay, O. & Hermy, M. (2003): An island biogeographical view of the successional pathway in wet dune slacks. - *Journal of Vegetation Science* 14: 781-788.
- Bouma, J., Varallyay, G. & Batjes, N. H. (1998): Principal land-use changes anticipated in Europe. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 67: 103-119.
- Boutin, C. & Jobin, B. (1998): Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. - *Ecological Applications* 8: 544-557.
- Braun-Blanquet, J. (1964): *Pflanzensoziologie - Grundzüge der Vegetationskunde*. - Springer. Wien, New York.
- Brose, U. (2001): Relative importance of isolation, area and habitat heterogeneity for vascular plant species richness of temporary wetlands in east-German farmland. - *Ecography* 24: 722-730.
- Bruelheide, H. & Chytrý, M. (2000): Towards unification of national vegetation classifications: A comparison of two methods for analysis of large data sets. - *Journal of Vegetation Science* 11: 295-306.
- Bruun, H. H. (2000): Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape. - *Ecography* 23: 641-650.
- Bruun, H. H. (2001): Determinants of species richness in patches of grassland and heathland in Himmerland (Denmark). - *Nordic Journal of Botany* 21: 607-614.
- Bruyas, P. (2002): Land use-land cover: LUCAS 2001 Primary Results. - Eurostat, European Community. <http://www.eds-destatis.de/en/publications/select.php?th=5&k=2>
- Büchs, W. (Hrsg.) (2003): Biotic indicators for biodiversity and sustainable agriculture. - *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98 (1-3). Elsevier BV. Amsterdam.
- Buhler-Natour, C. & Herzog, F. (1999): Criteria for sustainability and their application at a regional level: The case of clearing islands in the Dubener Heide nature park (Eastern Germany). - *Landscape & Urban Planning* 46: 51-62.
- Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.) (1998): Ursachen des Artenrückgangs von Wildpflanzen und Möglichkeiten zur Erhaltung der Artenvielfalt. - *Schriftenreihe für Vegetationskunde*. Bonn-Bad Godesberg.
- Bundesamt für Naturschutz (2002): *Denkschrift Forschung für eine naturgerechte Landwirtschaft*. - Bundesamt für Naturschutz. Bonn.
- Bundesamt für Naturschutz (2005): FLORAWEB - Daten und Informationen zu Wildpflanzen und zur Vegetation Deutschlands. <http://www.floraweb.de/>.

- Burel, F. (1996): Hedgerows and their role in agricultural landscapes. - *Critical Reviews in Plant Sciences* 15 (2): 169-190.
- Burel, F. & Baudry, J. (1995): Species biodiversity in changing agricultural landscapes: A case study in the Pays d'Auge, France. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 55: 193-200.
- Burel, F. & Baudry, J. (2003): *Landscape Ecology - concepts, methods and applications*. - Science Publishers Inc. Enfield, NH.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y. R. & Millán de la Peña, N. (2004): Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. - *Landscape & Urban Planning* 67: 195-204.
- Büring, H. (1970): *Sozialbrache auf Äckern und Wiesen in pflanzensoziologischer und ökologischer Sicht*. - Dissertation JLU Gießen. Gießen.
- Butaye, J., Jacquemyn, H. & Hermy, M. (2001): Differential colonization causing non-random forest plant community structure in a fragmented agricultural landscape. - *Ecography* 24: 369-380.
- Callaway, R. M., Walker, L.R. (1997): Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. - *Ecology* 78: 1958-1965.
- Case, T. J. & Cody, M. L. (1987): Testing theories of Island Biogeography. - *American Scientist* 75: 402-411.
- Chytrý, M. (2001): Phytosociological data give based estimates of species richness. - *Journal of Vegetation Science* 12: 439-444.
- Chytrý, M. & Otypková, Z. (2003): Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. - *Journal of Vegetation Science* 14: 563-570.
- Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J. & Botta-Dukat, Z. (2002): Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. - *Journal of Vegetation Science* 13: 79-90.
- Collins, S. C., Knapp, A. K., Briggs, J. M., Blair, J. M. & Steinhauer, E. M. (1998): Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. - *Science* 280: 754-749.
- Connell, J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science* 199: 1302-1310.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D. (1979): The statistics and biology of the species-area relationship. - *American Naturalist* 113.
- Cooper, C. M. (1993): Biological effects of agriculturally derived surface water pollutant on aquatic systems - A review. - *Journal of Environmental Quality* 22: 402-408.
- Cousins, S. A. O. & Eriksson, O. (2001): Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: Effects of remnant habitats, site history, topography and soil. - *Ecography* 24: 461-469.
- Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C. & Summerville, K. S. (2003): Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. - *American Naturalist* 162: 734-743.
- Critchley, C. N. R. (2000): Ecological assessment of plant communities by reference to species traits and habitat preferences. - *Biodiversity & Conservation* 9: 87-105.
- Cseceserits, A. & Redei, T. (2001): Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. - *Applied Vegetation Science* 4: 63-74.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. & Wolters, V. (2003): Landscape structure as an indicator of biodiversity: Matrix effects on species richness. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 321-329.
- Dauber, J., Schroeter, D. & Wolters, V. (2001): Species specific effects of ants on microbial activity and N-availability in the soil of an old-field. - *European Journal of Soil Biology* 37: 259-261.
- Dauber, J. & Wolters, V. (2000a): Diversität der Ameisenfauna im Landnutzungsmosaik einer peripheren Region. - *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine & Angewandte Entomologie* 12: 281-284.
- Dauber, J. & Wolters, V. (2000b): Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. - *Soil Biology & Biochemistry* 32: 93-99.

- Dauber, J. & Wolters, V. (2004): Edge effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. - *Biodiversity & Conservation* 13: 901-915.
- Davis, J. C. (1986): *Statistics and Data Analysis in Geology*. - Wiley. New York, USA.
- Dean, W. R. J., Milton, S. J. & Klotz, S. (1997): The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in central Germany. - *Biodiversity & Conservation* 6: 1293-1307.
- Deckers, B., De Becker, P., Honnay, O., Hermy, M. & Muys, B. (2005): Sunken roads as habitats for forest plant species in a dynamic agricultural landscape: Effects of age and isolation. - *Journal of Biogeography* 32: 99-109.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kuhn, I. & Klotz, S. (2003): Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. - *Global Ecology & Biogeography* 12: 299-311.
- DFG (Deutsche Forschungsgemeinschaft) (2005): *Perspektiven der agrarwissenschaftlichen Forschung*. Denkschrift. - WILEY-VCH. Weinheim.
- Di Castri, F. & Hansen, A. J. (1992): The environment and development crises as determinants of landscape dynamics. - In: Hansen, A. J. & Di Castri, F. (Hrsg.): *Landscape boundaries - Consequences for biotic diversity and ecological flows*. 3-18.
- Dienstbach, H. (2001): Wegerechtliche Probleme im Zusammenhang mit großflächiger Landbewirtschaftung. - *Recht der Landwirtschaft*: 85 - 88.
- Dierschke, H. (1994): *Pflanzensoziologie*. - UTB Große Reihe. Ulmer. Stuttgart.
- Dierschke, H. (2000): Kleinbiotope in botanischer Sicht - historische Entwicklung und heutige Bedeutung für die Biodiversität von Agrarlandschaften. - *Pflanzenbauwissenschaften* 4 (1): 52-62.
- Dostal, P. (2005): Effect of three mound-building ant species on the formation of soil seed bank in mountain grassland. - *Flora* 200: 148-158.
- Dostal, P., Breznova, M., Kozlickova, V., Herben, T. & Kovar, P. (2005): Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. - *Pedobiologia* 49: 127-137.
- Dröschmeister, R. (2001): Bundesweites Naturschutzmonitoring in der "Normallandschaft" mit der Ökologischen Flächenstichprobe. - *Natur & Landschaft* 76(2): 58-69.
- Duelli, P. (1992): Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 21: 379-384.
- Duelli, P. (1997): Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 62: 81-91.
- Duelli, P., Obrist, M.K. (1998): In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. - *Biodiversity & Conservation* 7: 297-309.
- Duelli, P. & Obrist, M. K. (2003): Biodiversity indicators: The choice of values and measures. - *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98: 87-98.
- Dufrene, M. & Legendre, P. (1997): Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. - *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Dumortier, M., Butaye, J., Jacquemyn, H., Van Camp, N., Lust, N. & Hermy, M. (2002): Predicting vascular plant species richness of fragmented forests in agricultural landscapes in central Belgium. - *Forest Ecology & Management* 158: 85-102.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. (1992): Ecological processes that affect populations in complex landscapes. - *Oikos* 65: 169-175.
- Durka, W. & Ackermann, W. (1993): SORT - Ein Computerprogramm zur Bearbeitung floristischer und faunistischer Artenlisten. - *Natur & Landschaft* 68: 16-21.
- EC CHM (European Community Biodiversity Clearing House Mechanism) (2005): Biodiversity monitoring and indicators. <http://biodiversity-chm.eea.eu.int/information/indicator>.
- Eiswerth, M. E. & Haney, J. C. (2001): Maximizing conserved biodiversity: Why ecosystem indicators and thresholds matter. - *Ecological Economics* 38: 259-274.

- Ellenberg, H. (1996): Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. - Ulmer. Stuttgart, Germany.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.
- Eriksson, A., Eriksson, O. & Berglund, H. (1995): Species abundance patterns of plants in Swedish seminatural pastures. - *Ecography* 18: 310-317.
- European Commission - Directorate-General of Agriculture (1999): Contribution of the European Community on the multifunctional character of agriculture. - Bruxelles.
- European Commission (2001): The Sixth Environment Action Programme of the European Community 2001-2010. <http://europa.eu.int/comm/environment/newprg/index.htm> .
- Ewald, J. (2001): Der Beitrag pflanzensoziologischer Datenbanken zur vegetationsökologischen Forschung. - *Berichte der Reinhold-Tüxen Gesellschaft* 13: 53-69.
- Ewald, J. (2002): A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices. - *Journal of Vegetation Science* 13: 191-198.
- Ewald, J. (2003): A critique for phytosociology. - *Journal of Vegetation Science* 14: 291-296.
- Ewald, J. (2005): Pflanzensoziologie als Beitrag zur Biodiversitätsinformatik. - *Tuexenia* 25: 475-484.
- FAO (1998): World reference base for soil resources. - Food and Agriculture Organisation of the United Nations. Rome.
- Flather, C. H. & Sieg, C. H. (2000): Applicability of Montreal Process Criterion 1 - conservation of biological diversity - to rangeland sustainability. - *International Journal of Sustainable Development & World Ecology* 7: 81-96.
- Flather, C. H., Wilson, K. R., Dean, D. J. & McComb, W. C. (1997): Identifying gaps in conservation networks: Of indicators and uncertainty in geographic-based analyses. - *Ecological Applications* 7: 531-542.
- Fleishman, E., Murphy, D. D. & Brussard, P. E. (2000): A new method for selection of umbrella species for conservation planning. - *Ecological Applications* 10: 569-579.
- Fohrer, N., Haverkamp, S. & Frede, H.-G. (2005): Assessment of the effects of land use patterns on hydrologic landscape functions: Development of sustainable land use concepts for low mountain range areas. - *Hydrological Proceedings* 19: 659-672.
- Forman, R. T. T. (1995): Land mosaics. - Cambridge University Press. Cambridge.
- Foster, B. L. & Tilman, D. (2000): Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. - *Plant Ecology* 146: 1-10.
- Frahm, J.-P. & Frey, W. (1992): Moosflora. - UTB. UTB-Ulmer. Stuttgart.
- Frede, H.-G. & Bach, M. (1999): Perspektiven für periphere Räume. - *Zeitschrift für Kulturtechnik & Landentwicklung* 40 (5/6): 193-196.
- Frede, H.-G., Bach, M., Fohrer, N., Möller, D. & Steiner, N. (2002): Multifunktionalität der Landschaft – Methoden und Modelle. - *Petermanns Geographische Mitteilungen* 146: 58-63.
- Freemark, K. E. & Kirk, D. A. (2001): Birds on organic and conventional farms in Ontario: Partitioning effects of habitat and practices on species composition and abundance. - *Biological Conservation* 101: 337-350.
- Fuhr-Boßdorf, K. (2003): Die Bedeutung der Diasporenbank aktuell und ehemals landwirtschaftlich genutzter Standorte für die Vegetationsentwicklungen im Lahn-Dill-Bergland (Hessen). - M.-G.-Schmitze Verlag. Kelkheim.
- Fuhr-Boßdorf, K., Waldhardt, R. & Otte, A. (1999): Auswirkungen der Landnutzungsdynamik auf das Potential von Pflanzengemeinschaften und Pflanzenarten einer peripheren Kulturlandschaft (1945 - 1998). - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 29: 519-530.
- Garve, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. 2 Teile. - *Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen* 30 (1/2): 895.

- Gering, J. C. & Crist, T. O. (2002): The alpha-beta-regional relationship: Providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. - *Ecology Letters* 5: 433-444.
- Gering, J. C., Crist, T. O. & Veech, J. A. (2003): Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. - *Conservation Biology* 17: 488-499.
- Gerowitt, B. (2003): Development and control of weeds in arable farming systems. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 247-254.
- Gigon, A. & Leutert, A. (1996): The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. - *Journal of Vegetation Science* 7: 29-40.
- Ginzler, O., Simmering, D., Waldhardt, R. & Otte, A. (2004): Vegetation dynamics of a wood-pasture landscape in the Lahn-Dill-Highlands (Hesse, Germany). - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 34: 382.
- Goedickemeier, I., Wildi, O. & Kienast, F. (1997): Sampling for vegetation survey: Some properties of a GIS-based stratification compared to other statistical sampling methods. - *Coenoses* 12: 43-50.
- Goetze, D. (2000): Biodiversity of landscape sections: Assessing and analyzing gamma-diversity by means of vegetation complexes. - *Phytocoenologia* 30: 1-129.
- Graffmann, F. (2004): Neue Flora von Herborn und dem ehemaligen Dillkreis sowie ihre Entwicklung in den letzten 250 Jahren. - Botanische Vereinigung für Naturschutz in Hessen (BVNH).
- Greimler, J. & Dobes, C. (2000): High genetic diversity and differentiation in relict lowland populations of *Gentianella austriaca* (A. & J. Kern.) Holub (Gentianaceae). - *Plant Biology* 2: 628-637.
- Griffith, D. A. (1982): Geometry and spatial interaction. - *Annals of the Association of American Geographers* 72: 332-346.
- Griffiths, G. H., Lee, J. & Eversham, B. C. (2000): Landscape pattern and species richness; regional scale analysis from remote sensing. - *International Journal of Remote Sensing* 21: 2685-2704.
- Grime, J. P. (2001): *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. - Wiley & Sons. Chichester, UK.
- Gustafson, E. J. (1998): Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art? - *Ecosystems* 1: 143 - 156.
- Haeupler, H. & Schönfelder, P. (1988): *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*. - Ulmer. Stuttgart.
- Haines-Young, R. & M., C. (1996): Quantifying landscape structure: A review of landscape indices and their application to forested landscapes. - *Progress in Physical Geography* 20: 418-445.
- Hald, A. B. (1999): Weed vegetation (wild flora) of long established organic versus conventional cereal fields in Denmark. - *Annals of Applied Biology* 134: 307-314.
- Hansen, A. J. & Di Castri, F. (1992): *Landscape boundaries: Consequences for biotic diversity and ecological flows*. - Ecological Studies. Springer-Verlag. New York.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. (1997): Uniting two general patterns in the distribution of species. - *Science* 275: 397-400.
- Harrach, T. (1998): Naturraum Lahn-Dill Bergland. - In: VDLUFA (Hrsg.): *Exkursionsführer* 110. VDLUFA-Kongress in Gießen 14.-18.09.1998. Gießen. 3-10.
- Harris, L. D. (1984): *The fragmented forest: Island Biogeography Theory and the preservation of biotic diversity*. - University of Chicago Press. Chicago.
- Harris, L. D. (1988): Edge effects and conservation of biotic diversity. - *Conservation Biology* 2: 330-332.
- Hay, G. J., Marceau, D. J., Dube, P. & Bouchard, A. (2001): A multiscale framework for landscape analysis: Object-specific analysis and upscaling. - *Landscape Ecology* 16: 471-490.

- HELELL (Hessisches Landesamt für Ernährung, Landwirtschaft und Landentwicklung) (1981): Das Klima von Hessen. Standortkarte im Rahmen der AVP. - Wiesbaden.
- Hennekens, S. M. & Schaminee, J. H. J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. - *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- Hietala-Koivu, R., Jarvenpaa, T. & Helenius, J. (2004): Value of semi-natural areas as biodiversity indicators in agricultural landscapes. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 101: 9-19.
- Hietel, E. (2004): Methodik zur Erarbeitung standörtlicher und sozioökonomischer Indikatoren der Landnutzungsdynamik einer peripheren Region. - *Boden & Landschaft* 41: 1-205.
- Hietel, E., Waldhardt, R. & Otte, A. (2002): Zur Eignung von DHM- und ATKIS-Daten für die Landschaftsmodellierung On the use of DEM and ATKIS on modeling landscapes. - *Photogrammetrie, Fernerkundung, Geoinformation* 6: 399-408.
- Hietel, E., Waldhardt, R. & Otte, A. (2004): Analysing land-cover changes in relation to environmental variables in Hesse, Germany. - *Landscape Ecology* 19: 473-489.
- Hietel, E., Waldhardt, R. & Otte, A. (2005): Linking socio-economic factors, environment and land cover in the German Highlands, 1945-1999. - *Journal of Environmental Management* 75: 133-143.
- Hill, M. O. & Carey, P. D. (1997): Prediction of yield in the Rothamsted Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values. - *Journal of Vegetation Science* 8: 579-586.
- Hobohm, C. & Härdtle, W. (1997): Zur Bedeutung einiger ökologischer Parameter für die Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. - *Tuexenia* 17: 19-52.
- Hoffmann, H. (1869): Pflanzenarealstudien in den Mittelrheingegenden. - *Berichte der oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde* 13: 1-63.
- Hoffmann, J., Kretschmer, H. & Pfeffer, H. (2001): Effects of patterning on biodiversity in Northeast German agro-landscapes. - *Ecological Studies* 47: 325-340.
- Hoffmann-Kroll, R., Schafer, D. & Seibel, S. (2003): Landscape indicators from ecological area sampling in Germany. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 363-370.
- Holt, R. D. (1993): Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. - In: Ricklefs, R. & Schluter, D. (Hrsg.): *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press. Chicago. 77-88.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999): Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. - *Biological Conservation* 87: 73-84.
- Honnay, O., Piessens, K., Van Landuyt, W., Hermy, M. & Gulink, H. (2003): Satellite based land use and landscape complexity indices as predictors for regional plant species diversity. - *Landscape & Urban Planning* 63: 241-250.
- Hoppe, A. (2005): Das Reinhold-Tüxen-Archiv am Institut für Geobotanik der Universität Hannover - Digitale Erfassung der Vegetationsaufnahmen. - *Tuexenia* 25: 463-474.
- Hulshoff, R. M. (1995): Landscape indices describing a dutch landscape. - *Landscape Ecology* 10: 101-111.
- Hüppe, J. & Hofmeister, H. (1990): Syntaxonomische Fassung und Übersicht über die Ackerunkroutgesellschaften der Bundesrepublik Deutschland. - *Berichte der Reinhold Tüxen-Gesellschaft* 2: 61-81.
- Husicka, A. & Vogel, A. (1999): Zur Refugialfunktion von Weideparzellenrändern für Pflanzenarten und Vegetationstypen des Grünlands. - *Tuexenia* 19: 405-424.
- Huston, M. A. (1994): *Biological Diversity - The coexistence of species on changing landscapes*. - Cambridge University Press. Cambridge.
- Jelinski, D. E. (1997): On genes and geography: A landscape perspective on genetic variation in natural plant populations. - *Landscape & Urban Planning* 39: 11-23.

- Jelinski, D. E. & Wu, J. (1996): The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. - *Landscape Ecology* 11: 129-140.
- Jentsch, A., Friedrich, S., Beyschlag, W. & Nezdal, W. (2002): Significance of ant and rabbit disturbances for seedling establishment in dry acidic grasslands dominated by *Corynephorus canescens*. - *Phytocoenologia* 32: 553-580.
- Johnson, M. P. & D.S., S. (1974): Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. - *Journal of Biogeography* 1: 149-154.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. - *Oikos* 69: 373-386.
- Jongman, R. H. G., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. F. R. (1995): *Data analysis in community and landscape ecology*. - Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Jonsen, I. D. & Fahrig, L. (1997): Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. - *Landscape Ecology* 12: 185-197.
- Keeley, J. E. & Fotheringham, C. J. (2005): Plot shape effects on plant species diversity measurements. - *Journal of Vegetation Science* 16: 249-256.
- Kent, M. & Coker, P. (1992): *Vegetation description and analysis - A practical approach*. - Wiley & Sons. Chichester, England.
- King, T. J. (1977a): The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. I. Patterns of species in relation to ant-hills in southern England. - *Journal of Ecology* 65.
- King, T. J. (1977b): The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. II. Successions on the mounds. - *Journal of Ecology* 65: 257-278.
- Klausing, O. (1988): Die Naturräume Hessens + Karte 1:200000. - Schriftenreihe der Hessischen Landesanstalt für Umwelt 67: 43.
- Kleijn, F. & Verbeek, M. (2000): Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. - *Journal of Applied Ecology* 37: 256-266.
- Kleyer, M. (1991): Die Vegetation linienförmiger Kleinstrukturen in Beziehung zur landwirtschaftlichen Produktionsintensität. - *Dissertationes Botanicae* 169: 1-242.
- Knoch, K. (1950): *Klima-Atlas von Hessen*. 75 Karten, 9 Diagramme und Erläuterungen. - Deutscher Wetterdienst in der US-Zone.
- Köchy, M. & Rydin, H. (1997): Biogeography of vascular plants on habitat islands, peninsulas and mainlands in an east-central Swedish agricultural landscape. - *Nordic Journal of Botany* 17: 215-223.
- Kohl, M. (1978): Die Dynamik der Kulturlandschaft im oberen Lahn-Dillkreis. Wandlungen von Haubergswirtschaft und Ackerbau zu neuen Formen der Landnutzung in der modernen Regionalentwicklung. - Gießener Geographische Schriften. Geographisches Institut JLU. Gießen.
- Köhler, W., Schachtel, G. & Voleske, P. (2002): *Biostatistik - Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler*. - Springer. Berlin.
- König, H. (2003): Naturausstattung der nordrhein-westfälischen Normallandschaft. - *LÖBF-Mitteilungen* 2/03: 15-23.
- Korneck, D., Schnittler, M., Klingenstein, F., Ludwig, G., Takla, M., Bohn, U., May, R. (1998): Warum verarmt unsere Flora? Auswertung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - In: Ursachen des Artenrückgangs von Wildpflanzen und Möglichkeiten zur Erhaltung der Artenvielfalt. BfN. Bonn - Bad Godesberg. 299-444.
- Korneck, D., Schnittler, M. & Vollmer, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. - *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28: 21-187.
- Korsch, H. (1999): Chorologisch-ökologische Auswertungen der Daten der Floristischen Kartierung Deutschlands. - *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 30: 1-200.
- Kovar, P., Kovarova, M., Dostal, P. & Herben, T. (2001): Vegetation of ant-hills in a mountain grassland: effects of mound history and of dominant ant species. - *Plant Ecology* 156: 215-227.

- Krauss, J., Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2004): Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. - *Biodiversity & Conservation* 13: 1427-1439.
- Krell, R. & Hummelsheim, S. (1998): Das Lahn-Dill-Bergland - Deskriptive Analyse des Gebietes und der umliegenden Gemeinden. Online Ressource des SFB 299.
<http://geb.uni-giessen.de/geb/volltexte/1998/3/html/b980003.html#Kap3.2>.
- Kuennecke, B. H. (1974): Sozialbrache - A phenomenon in the rural landscape of Germany". - *The Professional Geographer* 26: 412-415.
- Kuhlmann, F., Weinmann, B. & Sheridan, P. (2003): Supply oriented valuation of land-use systems combining economical, ecological and hydrological models - Pricing environmental services of agriculture. - In: *Proceedings of an International Workshop at Schloss Rauischholzhausen*. Wissenschaftsverlag Vauk KG. Kiel. 117-130.
- Kühne, S., Enzian, S., Jüttersonke, B., Freier, B., Forster, R. & Rothert, H. (2000): Beschaffenheit und Funktion von Saumstrukturen in der Bundesrepublik Deutschland und ihre Berücksichtigung im Zulassungsverfahren im Hinblick auf die Schonung von Nichtzielarthropoden. - *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem* 378: 1-128.
- Kunin, W. E. (1997): Sample shape, spatial scale and species counts: Implications for reserve design. - *Biological Conservation* 82: 369-377.
- Lande, R. (1996): Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. - *Oikos* 76: 5-13.
- Laurance, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-de Merona, J. M. & Hutchings, R. W. (1998): Influence of plot shape on estimates of tree diversity and community composition in central Amazonia. - *Biotropica* 30: 662-665.
- Lawesson, J. E., de Blust, G., Grashof, C., Firbank, L., Honnay, O., Hermy, M., Hobitz, P. & Jensen, L. M. (1998): Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. - *Forest Ecology & Management* 106: 235-245.
- Lawton, J. H. & Jones, C. G. (1995): Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. - In: Jones, C. G. & Lawton, J. H. (Hrsg.): *Linking Species and Ecosystems*. Chapman & Hall. New York. 141-150.
- Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F. & Thenail, C. (2002): Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 89: 23-40.
- Lee, J. T., Woddy, S. J. & Thompson, S. (2001): Targeting sites for conservation: Using a patch-based ranking scheme to assess conservation potential. - *Journal of Environmental Management* 61: 367-380.
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M. J., Gurevitch, J., Hohn, M. & Myers, D. (2002): The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. - *Ecography* 25: 601-615.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998): *Numerical ecology*. - Elsevier Science BV. Amsterdam.
- Lerch, G. (1991): *Pflanzenökologie*. - Akademischer Verlag. Berlin.
- Levin, S. A. (2000): Multiple scales and the maintenance of biodiversity. - *Ecosystems* 3: 498-506.
- Lewontin, R. C. (1972): The apportionment of human diversity. - *Evolutionary Biology* 6: 381-398.
- Link, M. & Harrach, T. (1998): Artenvielfalt von Gras- und Krautrainen – Ermittlung einer Mindestbreite aus floristischer Sicht. - *Naturschutz & Landschaftsplanung* 30 (1): 5-9.
- Loreau, M. (2000): Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. - *Ecology Letters* 3: 73-76.
- Luczaj, L. & Sadowska, B. (1997): Edge effect in different groups of organisms: Vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. - *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 32: 343-353.

- Luoto, M. (2000): Modelling of rare plant species richness by landscape variables in an agriculture area in Finland. - *Plant Ecology* 149: 157-168.
- Luoto, M., Toivonen, T. & Heikkinen, R. K. (2002): Prediction of total and rare plant species richness in agricultural landscapes from satellite images and topographic data. - *Landscape Ecology* 17: 195-217.
- Ma, M. H., Tarmi, S. & Helenius, J. (2002): Revisiting the species-area relationship in a semi-natural habitat: Floral richness in agricultural buffer zones in Finland. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 89: 137-148.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1963): An equilibrium theory of insular zoogeography. - *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967): *The Theory of Island Biogeography*. - Princeton University Press. Princeton, NJ.
- MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J. & Gibon, A. (2000): Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. - *Journal of Environmental Management* 59: 47-69.
- Magurran, A. E. (1988): *Ecological diversity and its measurement*. - Princeton University Press. Princeton, N.J.
- Magurran, A. E. (2004): *Measuring biological diversity*. - Blackwell. Oxford, UK.
- Mantel, N. (1967): The detection of disease clustering and generalized regression approach. - *Cancer Research* 27: 209-220.
- Marggraf, R. (1998): Die Agrarumweltprogramme der EU - Analyse und Bewertung. - *Schriftenreihe der Landesanstalt für Pflanzenbau & Pflanzenschutz* 6: 13-23.
- Marshall, E. J. R. & Moonen, A. C. (2002): Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 89: 5-21.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G. & Swift, M. J. (1997): Agricultural intensification and ecosystem properties. - *Science* 277: 504-509.
- Mattern, T., Waldhardt, R. & Otte, A. (2004): Nature reserves in the Lahn-Dill Highlands: Sufficient and adequate? - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 34: 392.
- Maudsley, M. & Marshall, E. J. P. (1999): Heterogeneity in landscape ecology: Pattern and Scale. - In: *Proc. IALE (UK) conference*. Bristol.
- McCauley, D. E. (1995): Effects of population dynamics on genetics in mosaic landscapes. - In: *Hanson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (Hrsg.): Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall. London. 178-198.
- McCracken, D. I., Dennis, P., Milligan, A. L., Cole, L. J., Downie, I. S., Murphy, K. J., Furness, R. W., Waterhouse, A., Foster, G. N. & Milne, J. T. (2000): Biodiversity and landscape interactions on Scottish farmland. - In: *Clare, T. & Howard, D. (Hrsg.): Quantitative Approaches to Landscape Ecology*. Bangor. 97-106.
- McCune, B. & Mefford, M. J. (1999): *PC-ORD - Multivariate analysis of ecological data*. - MjM Software. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McDonald, A. W. (2001): Succession during the re-creation of a flood-meadow 1985-1999. - *Applied Vegetation Science* 4: 167-176.
- McGarigal, K. & Marks, B. J. (1995): FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. - *USDA For. Serv. Gen.*
- Meisel, K. (1983): Zum Nachweis von Grünlandveränderungen durch Vegetationserhebungen. - *Tuexenia* 3: 407-415.
- Meisel, K. & Hübschmann, A. v. (1976): Veränderungen der Acker und Grünlandvegetation im nord-westdeutschen Flachland in jüngerer Zeit. - *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10.
- Meusel, H. & Jäger, E. J. (1992): *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Text u. Karten. Bd. 3. - Fischer. Stuttgart, New York.

- Meusel, H., Jäger, E. J., Rauschert, S. W. & Weinert, E. (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text u. Karten. Bd. 2. - VEB Fischer. Jena.
- Meusel, H., Jäger, E. J. & Weinert, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text u. Karten. Bd. 1. - VEB Fischer. Jena.
- Meynen, E. J. & Schmithüsen, J. H. (1953-1962): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. - Bad Godesberg.
- Möller, D., Fohrer, N. & Steiner, N. (2002): Quantifizierung regionaler Multifunktionalität land- und forstwirtschaftlicher Nutzungssysteme. - Berichte über Landwirtschaft 80: 393-418.
- Möller, D., Weinmann, B., Kirschner, M. & Kuhlmann, F. (1999): Auswirkungen von Politik- und Strukturmaßnahmen auf räumliche Verteilung und Erfolgskennzahlen der Landnutzung: GIS-basierte Simulation mit ProLand. - Zeitschrift für Kulturtechnik & Landentwicklung 40 (5/6): 197-201.
- Moravec, J. (1993): Biodiversity changes on an ecosystemic level - phytocoenological approach. - Ekologia 12: 317-324.
- Moser, D., Zechmeister, H. G., Plutzer, C., Sauberer, N., Wrabka, T. & Grabherr, G. (2002): Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. - Landscape Ecology 17: 657-669.
- Mückschel, C. & Otte, A. (2003): Morphometric parameters: An approach for the indication of environmental conditions on calcareous grassland. - Agriculture Ecosystems & Environment 98: 213-225.
- Nagy, G. (1997): Potential role of grasslands in sustainable land use. - Acta Agronomica Hungarica 45: 69-83.
- Neßhöver, C. (1999): Charakterisierung der Vegetationsdiversität eines Landschaftsausschnittes durch funktionelle Attribute von Pflanzen - Ein Beispiel aus der Nördlichen Frankenalb. - Bayreuther Forum Ökologie 69: 1-114.
- Niemela, J. & Baur, B. (1998): Threatened species in a vanishing habitat: Plants and invertebrates in calcareous grasslands in the Swiss Jura mountains. - Biodiversity & Conservation 7: 1407-1416.
- Nilsen, L., Brossard, T. & Joly, D. (1999): Mapping plant communities in a local Arctic landscape applying a scanned infrared aerial photograph in a geographical information system. - International Journal of Remote Sensing 20: 463-480.
- Nöhles, I. (2000): Landnutzungsklassifikation mit multitemporalen Landsat TM-Szenen in einer kleinstrukturierten Agrarregion. - Boden & Landschaft 32: 1-173.
- Norderhaug, A., Ihse, M. & Pederson, O. (2000): Biotope patterns and abundance of meadow plant species in a Norwegian rural landscape. - Landscape Ecology 15: 201-218.
- Noss, R. F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. - Conservation Biology 4: 255-263.
- Nowak, B. (1988): Die extensive Landwirtschaft im Lahn-Dill Bergland - Historische und soziale Hintergründe, landschaftsökologische Auswirkungen, Bedeutung für den Naturschutz. - Oberhessische Naturwissenschaftliche Zeitschrift 50: 49- 72.
- Nowak, B. (1992): Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des Gladenbacher Berglands: II. Die Wiesengesellschaften der Klasse Molionio-Arrhenateria. - Botanik & Naturschutz in Hessen 6: 5-71.
- Nowak, B. & Wedra, C. (1988): Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des Gladenbacher Berglands: I. Die Ackerunkrautgesellschaften. Philippia 6 (1): 36-80.
- 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., Christensen, S. W., Dale, V. H. & Graham, R. L. (1988): Indices of landscape pattern. - Landscape Ecology 1: 153 - 162.
- Oberdorfer, E. H. (1977-1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften - Teil I - IV. 2. Aufl. - Urban & Fischer. Jena.
- Odum, E. P. (1998): Ökologie - Grundlagen, Standorte, Anwendung. - Thieme. Stuttgart.

- OECD (Organisation for Economic Co-Operation and Development) (1997): Environmental Indicators for Agriculture: Concepts and Framework. Volume 1. - OECD Publishing.
- Økland, R. H., Bratli, H., Dramstad, W. E., Edvardsen, A., Engan, G., Fjellstad, W., Heegaard, E., Pedersen, O. & Solstad, H. (submitted): Scale-dependent importance of environment, land use and landscape structure for species richness and composition of SE Norwegian modern agricultural landscapes. - *Landscape Ecology*.
- Opdam, P., Verboom, J. & Pouwels, R. (2003): Landscape cohesion: An index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. - *Landscape Ecology* 18: 113-126.
- Openshaw, S. & Taylor, P. J. (1981): The modifiable areal unit problem. - In: Wrigley, N. & Bennett, R. (Hrsg.): *Quantitative geography: A British view*. Routledge & Kegan. London. 60-69.
- Osinski, E. (2003): Operationalisation of a landscape-oriented indicator. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 371-386.
- Ortega, M., Elena-Rosello, R. & Del Barrio, J. M. G. (2004): Estimation of plant diversity at landscape level: A methodological approach applied to three Spanish rural areas. - *Environmental Monitoring & Assessment* 95: 97-116.
- Parody, J. M., Cuthbert, F. J. & Decker, E. H. (2001): The effect of 50 years of landscape change on species richness and community composition. - *Global Ecology & Biogeography* 10: 305-313.
- Pärtel, M. & Zobel, M. (1999): Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. - *Ecography* 22: 153-159.
- Pausas, J. G. (2003): The effect of landscape pattern on Mediterranean vegetation dynamics: A modelling approach using functional types. - *Journal of Vegetation Science* 14: 365-374.
- Pausas, J. G., Carreras, J., Ferre, A. & Font, X. (2003): Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. - *Journal of Vegetation Science* 14: 661-668.
- Perfecto, I. & Snelling, R. (1995): Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem - ants in coffee plantations. - *Ecological Applications* 5: 1084-1097.
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A. & Citron-Pousty, S. (2002): Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. - *Ecography* 25: 578-600.
- Petal, J. (1978): The role of ants in ecosystems. - In: Brian, M. V. (Hrsg.): *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press. Cambridge. 293-325.
- Peterseil, J., Wrabka, T., Plutzer, C., Schmitzberger, I., Kiss, A., Szerencsits, E., Reiter, K., Schneider, W., Suppan, F. & Beissmann, H. (2004): Evaluating the ecological sustainability of Austrian agricultural landscapes - the SINUS approach. - *Land Use Policy* 21: 307-320.
- Pfadenhauer, J. & Klotzli, F. (1996): Restoration experiments in middle European wet terrestrial ecosystems: An overview. - *Vegetatio* 126: 101-115.
- Piessens, K., Honnay, O. & Hermy, M. (2005): The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. - *Biological Conservation* 122: 61-69.
- Pinton, F. (2001): Conservation of biodiversity as a European directive: The challenge for France. - *Sociologia Ruralis* 41: 329-342.
- Potts, M. D., Plotkin, J. B., Lee, H. S., Manokaran, N., Ashton, P. S. & Bossert, W. H. (2001): Sampling Biodiversity: Effects of Plot Shape. - *The Malaysian Forester*: 29-34.
- Preston, W. F. (1960): Time and space and the variation of species. - *Ecology* 41: 611-627.
- Pysek, P., Kucera, T. & Jarosik, V. (2002): Plant species richness of nature reserves: The interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. - *Global Ecology & Biogeography* 11: 279-289.
- Reger, B., Otte, A. & Waldhardt, R. (eingereicht): Identifying types of land-cover patterns and dynamics in a marginal agricultural landscape in Central Europe. - *Landscape & Urban Planning*.

- Reger, B., Simmering, D., Wellstein, C. & Waldhardt, R. B. (2005): Räumlich explizite Modellierung der Phytodiversität in Kulturlandschaften: Modellerprobung, -anpassung und -erweiterung: Bericht über die bisherige Entwicklung des Teilprojekts. - In: Frede, H.-G. (Hrsg.): Sonderforschungsbereich 299 'Landnutzungskonzepte für periphere Regionen' der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Univ. Gießen: Justus-Liebig Universität. Gießen. 380-415.
- Reger, B., Waldhardt, R., Simmering, D. & Otte, A. (2004): Methodik zur Erfassung des floristischen Artenreichtums in Kulturlandschaften. - *Treffpunkt biologische Vielfalt* 4: 155-160.
- Retzer, V. (1999): Charakterisierung und Vergleich der Vegetationsdiversität zweier Kulturlandschaften - Untersuchungen anhand systematischer Rastermethoden in Frankenalb und Fichtelgebirge - Eine Methodenkritik. - *Bayreuther Forum Ökologie* 69: 117-206.
- Ricotta, C. (2003): Additive partition of parametric information and its associated beta-diversity measure. - *Acta Biotheoretica* 51: 91-100.
- Röhm, H. (1962): Die Vererbung des landwirtschaftlichen Grundeigentums in der Bundesrepublik Deutschland. - In: Otremba, E. (Hrsg.): *Atlas der deutschen Agrarlandschaft*. Steiner. Wiesbaden.
- Rosenthal, G. (2003): Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 227-246.
- Rosenzweig, M. L. (1995): *Species diversity in space and time*. - Cambridge University Press. Cambridge.
- Ruthsatz, B. & Otte, A. (1987): Kleinstrukturen im Raum Ingolstadt: Schutz und Zeigerwert. Teil III. Feldwegränder und Ackerraine. - *Tuexenia* 7: 139-163.
- Sahlen, G. & Ekestubbe, K. (2001): Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. - *Biodiversity & Conservation* 10: 673-690.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. (2000): Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. - *Science* 287: 1770-1774.
- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity) (2005): *Convention on Biological Diversity - Handbook (3rd Edition)*. <http://www.biodiv.org>. Montreal.
- Schaffers, A. P. & Sykora, K. V. (2000): Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: A comparison with field measurements. - *Journal of Vegetation Science* 11: 225-244.
- Scheiner, S. M. (2003): Six types of species-area curves. - *Global Ecology & Biogeography* 12: 441-447.
- Scheiner, S. M. (2004): A melange of curves - further dialogue about species-area relationships. - *Global Ecology & Biogeography* 13: 479-484.
- Schiller, L. (2000): *Das Vegetationsmosaik von biologisch und konventionell bewirtschafteten Acker- und Grünlandflächen in verschiedenen Naturräumen Süddeutschlands*. - *Dissertationes Botanicae* 337: 1-183.
- Schmidt, w., Waldhardt, R. & Mrotzek, R. (1995): Extensivierungsmaßnahmen im Ackerbau: Auswirkungen auf Flora, Vegetation und Samenbank - Ergebnisse aus dem Göttinger INTEX - Projekt. - *Tuexenia* 15: 415 - 435.
- Schmidtlein, S. (2000): Aufnahme von Vegetationsmustern auf Landschaftsebene. - *Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte* 44: 1-135.
- Schmidtlein, S. (2003): Raster-based detection of vegetation patterns at landscape scale levels. - *Phytocoenologia* 33: 603-621.
- Schmitz, P. M., Schmitz, K. & Wronka, T. C. (2003): Bewertung von Landschaftsfunktionen mit Choice Experiments. - *Agrarwirtschaft* 52: 379-389.
- Schnedler, W. (1987): Bericht über die 36. Tagung der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft vom 25. bis 29. 7. 1986 in Wetzlar. - *Tuexenia* 7: 515-520.

- Schnedler, W. (in Bearb.): Flora von Hessen. Noch nicht abgeschlossenes Kartierungsprojekt.
- Scholten, T., Szibalski, M. & Felix-Henningsen, P. (2002): Multifunktionalität von Mittelgebirgslandschaften - auf den Standort kommt es an. - Berichte über Landwirtschaft 80: 509-539.
- Scholz, H. (1995): Ursprung und Evolution obligatorischer Unkräuter. - Schriften zu Genetischen Ressourcen: 109-129.
- Schotte, M. & Felix-Henningsen, P. (1999): Anwendung des Georadars zur Erhebung der Verbreitung und Eigenschaften periglaziärer Lagen im Lahn-Dill-Bergland. - Zeitschrift für Kulturtechnik & Landentwicklung 40 (5/6): 220-228.
- Schrautzer, J. & Wiebe, C. (1993): Geobotanische Charakterisierung und Entwicklung des Grünlandes in Schleswig-Holstein. - Phytocoenologia 22: 105-144.
- Schubert, P., O'Neill, R., Köhler, W., Waldhardt, R. & Otte, A. (2002): Reproductive traits and genetic diversity of *Arabidopsis thaliana* populations originating from different agricultural regimes. - Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten & Pflanzenschutz 18: 57-66.
- Schulze-von Hanxleden, P. (1972): Extensivierungserscheinungen in der Agrarlandschaft des Dillgebietes. - Marburger Geographische Schriften. Geographisches Institut der Universität Marburg, Marburg.
- Schumacher, W., Schick, H.P. (1998): Rückgang von Pflanzen der Äcker und Weinberge - Ursachen und Handlungsbedarf. - In: BfN (Hrsg.): Ursachen des Artenrückgangs von Wildpflanzen und Möglichkeiten zur Erhaltung der Artenvielfalt. Bonn - Bad Godesberg. 49-57.
- Schwabe, A. (1990): Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex-Forschung. - Berichte der Reinhold-Tüxen Gesellschaft 2: 45-68.
- Schwabe, A. (1991): Perspectives of vegetation complex research and bibliographic review of vegetation complexes in vegetation science and landscape ecology. - Excerpta Botanicae B 28: 223-243.
- Schwabe-Braun, A. (1979): Sigma-Soziologie von Weidfeldern im Schwarzwald: Methodik, Interpretation und Bedeutung für den Naturschutz. - Phytocoenologia 6: 21-31.
- Schwabe-Braun, A. (1980): Eine pflanzensoziologische Modelluntersuchung als Grundlage für Naturschutz und Planung. - Urbs et Regio 18.
- Sebald, O., Seybold, S. & Philippi, G. H. (1990-1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. 8 Bände. - Ulmer. Stuttgart.
- Shafer, C. L. (1990): Nature reserves: Island Theory and conservation practice. - Prentice Hall & IBD. Washington.
- Simberloff, D. (1998): Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? - Biological Conservation 83: 247-257.
- Simmering, D., Waldhardt, R. & Otte, A. (2000): Zur Ökologie, Diversität und Dynamik von Besenginsterbeständen im Lahn-Dill-Bergland. - Agrarspectrum 31: 157-170.
- Simmering, D., Waldhardt, R. & Otte, A. (2001a): Syndynamik und Ökologie von Besenginsterbeständen des Lahn-Dill-Berglands unter Berücksichtigung ihrer Genese aus verschiedenen Raesengesellschaften. - Tuexenia 21: 51-89.
- Simmering, D., Waldhardt, R. & Otte, A. (2001b): Zur vegetationsökologischen Bedeutung von scharfen Grenzlinien in Agrarlandschaften - Beispiele aus einer kleinstrukturierten Mittelgebirgslandschaft. - Peckiana 1: 79-87.
- Smart, S. M., Clarke, R. T., van de Poll, H. M., Robertson, E. J., Shield, E. R., Bunce, R. G. H. & Maskell, L. C. (2003): National-scale vegetation change across Britain; an analysis of sample-based surveillance data from the Countryside Surveys of 1990 and 1998. - Journal of Environmental Management 67: 239-254.
- Smith, B. & Wilson, J. B. (1996): A consumer's guide to evenness indices. - Oikos 76: 70-82.
- Smith, R. S. & Rushton, S. P. (1994): The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. - Journal of Applied Ecology 31: 13-24.

- Snoo, de G. R. (1997): Arable flora in sprayed and unsprayed crop edges. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 66: 223-230.
- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K. & Glimskär, A. (2001): Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. - *Biodiversity & Conservation* 10: 1839-1863.
- Speier, M. (1994): Vegetationskundliche und paläoökologische Untersuchungen zur Rekonstruktion prähistorischer und historischer Landnutzungen im südlichen Rothaargebirge. - *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 56 (3/4): 1-174.
- Speier, M. & Pott, R. (1995): Paläobotanische Untersuchungen zur Entwicklung prähistorischer und historischer Waldfeldbausysteme im Lahn-Dill-Bergland. - In: Pinsker, B. H. (Hrsg.): *Eisenland - Zu den Wurzeln der nassauischen Eisenindustrie*. Wiesbaden. 235 - 256.
- Stählin, A., Stählin, L. & Schäfer, K. (1972): Über den Einfluss des Alters der Sozialbrache auf Pflanzenbestand, Boden und Landschaft. - *Zeitschrift für Acker- und Pflanzenbau* 136: 177-199.
- Stählin, A., Stählin, L. & Schäfer, K. (1975): Zur Frage der Sukzessionslenkung auf aufgelassenem Kulturland. - In: Schmidt, W. (Hrsg.): *Sukzessionsforschung*. Cramer. Vaduz. 471-492.
- STATISTIK Hessen (Hessisches Statistisches Landesamt) (2005): Regionaldaten zur Landwirtschaft. <http://www.statistik-hessen.de/>.
- StatSoft Inc. (1998): *STATISTICA 5.0 für Windows*. Volume 1 (Handbuch). - Statsoft Inc. Tulsa, OK, USA.
- StatSoft Inc. (2001): *STATISTICA for Windows*. www.statsoft.com. - Statsoft Inc.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2003): Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. - *Ecology* 83: 1421-1432.
- Steidl, I. & Ringler, A. (1997): *Agrotope* (1. Teilband). - *Landschaftspflegekonzept Bayern*, Band II.11. München.
- Stein, A., Riley, J. & Halberg, N. (2001): Issues of scale for environmental indicators. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 87: 215-232.
- Stein, E., Möller, D. & Kuhlmann, F. (2003): Potenziale, Probleme und Umsetzungsstrategien der Vergrößerung ackerbaulicher Bewirtschaftungseinheiten aus organisatorisch-ökonomischer Sicht. - *Schriften der Landwirtschaftlichen Rentenbank* 18: 93-138.
- Steiner, N. C. & Koehler, W. (2003): Effects of landscape patterns on species richness - A modelling approach. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 353-361.
- Steinrücken, U. (1998): Die Ackervegetation als Zeiger für Bodeneigenschaften in Kirchvers, Lahn-Dill-Bergland. - *Boden & Landschaft* 19: 1-204.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E. D. & Kigel, J. (2000): Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: A functional group approach. - *Journal of Applied Ecology* 37: 224-237.
- Stevens, J. (2002): *Applied multivariate statistics for the social sciences*. - Erlbaum Assoc. Mahwah, NJ.
- Stohlgren, T. J., Chong, G. W., Kalkhan, M. A. & Schell, L. D. (1997a): Rapid assessment of plant diversity patterns: A methodology for landscapes. - *Environmental Monitoring & Assessment* 48: 25-43.
- Stohlgren, T. J., Chong, G. W., Kalkhan, M. A. & Schell, L. D. (1997b): Multiscale sampling of plant diversity: Effects of minimum mapping unit size. - *Ecological Applications* 7: 1064-1074.
- Stohlgren, T. J., Coughenour, M. B., Chong, G. W., Binkley, D., Kalkhan, M. A., Schell, L. D., Buckley, D. J. & Berry, J. K. (1997c): Landscape analysis of plant diversity. - *Landscape Ecology* 12: 155-170.
- Stohlgren, T. J., Falkner, M. B. & Schell, L. D. (1995): A modified-Whittaker nested vegetation sampling method. - *Vegetatio* 117: 113-121.

- Stoms, D. M. (1994): Scale dependence of species richness maps. - *Professional Geographer* 46: 346-358.
- Sukopp, H. (1969): Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation. - *Vegetatio* 17: 360-371.
- Sukopp, H. (1972): Wandel der Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen. - *Berichte über Landwirtschaft* 50: 112-139.
- Sukopp, H. & Scholz, H. (1997): Herkunft der Unkräuter. - *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* 23: 327-333.
- Sutcliffe, O. L. & Kay, Q. O. N. (2000): Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s. - *Biological Conservation* 93: 1-8.
- Szibalski, M. (2000): Großmaßstäbige Regionalisierung labiler Bodenkennwerte in standörtlich hochdiversen Kulturlandschaften. - *Boden & Landschaft* 33: 1-204.
- Tait, J. (2001): Science, governance and multifunctionality of European agriculture. - *Outlook on Agriculture* 30: 91-95.
- Thies, C. & Tschardtke, T. (1999): Landscape structure and biological control in agroecosystems. - *Science* 285: 893 - 895.
- Tichy, L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. - *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001): Forecasting agriculturally driven global environmental change. - *Science* 292: 281-284.
- Tischendorf, L. (2001): Can landscape indices predict ecological processes consistently? - *Landscape Ecology* 16: 235-254.
- Tjørve, E. (2002): Habitat size and number in multi-habitat landscapes: a model approach based on species-area curves. - *Ecography* 25: 17-24.
- Triantis, K. A., Mylonas, M., Lika, K. & Vardinoyannis, K. (2003): A model for the species-area-habitat relationship. - *Journal of Biogeography* 30: 19-27.
- Turner, M. G., O' Neill, R. V., Gardner, R. H. & Milne, B. T. (1989): Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. - *Landscape Ecology* 3: 153-162.
- UNEP (United Nations Environmental Programme & Convention on Biological Diversity) (2003): Monitoring and Indicators: Designing national-level monitoring programmes and indicators. Note by the Executive Secretary. <http://biodiversity-chm.eea.eu.int/information/indicator/F1046689023/1082194921>.
- Urban, D. & Keitt, T. (2001): Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. - *Ecology* 82: 1205-1218.
- van Elsen, T. (1990): Ackerwildkrautbestände im Randbereich und im Bestandesinnern unterschiedlich bewirtschafteter Halm- und Hackfruchtäcker. - *Veröffentlichungen der Bundesanstalt für Agrarbiologie* 20: 21-39.
- van Elsen, T. (1991): Transekt-Untersuchungen zur Verteilung von Ackerwildkräutern im Randbereich unterschiedlich bewirtschafteter Felder. - In: *Agro-Ökosysteme und Habitatinseln in der Agrarlandschaft*. - *Wissenschaftliche Beiträge der Universität Halle 6 (P46)*: 150-154.
- Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O. & Gering, J. C. (2002): The additive partitioning of species diversity: Recent revival of an old idea. - *Oikos* 99: 3-9.
- Vos, C. C., Baveco, H. & Grashof-Bokdam, C. J. (2002): Corridors and species dispersal. - In: Gutzwiller, K. J. (Hrsg.): *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer. New York. 84-104.
- Vos, W. & Meekes, H. (1999): Trends in European cultural landscape development: Perspectives for a sustainable future. - *Landscape & Urban Planning* 46: 3-14.
- Wagner, H., Wildi, O. & Ewald, K. (2000): Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. - *Landscape Ecology* 15: 219-227.

- Wagner, H. H. & Edwards, P. J. (2001): Quantifying habitat specificity to assess the contribution of a patch to species richness at a landscape scale. - *Landscape Ecology* 16: 121-131.
- Waldhardt, R. (1994): Flächenstillegungen und Extensivierungsmaßnahmen im Ackerbau - Flora, Vegetation und Stickstoff-Haushalt. - Vorländer. Siegen.
- Waldhardt, R. (2003): Die Bedeutung von Landnutzungsdynamik für die Vielfalt der Ackerwildkrautflora. - *Nova Acta Leopoldina* 87: 237-248.
- Waldhardt, R., Fuhr-Boßdorf, K., Otte, A., Schmidt, J. & Simmering, D. (1999): Typisierung, Lokalisierung und Regionalisierung von Vegetationspotentialen einer peripheren Kulturlandschaft. - *Zeitschrift für Kulturtechnik & Landentwicklung* 40 (5/6): 246-252.
- Waldhardt, R., Fuhr-Boßdorf, K., Otte, A., Schmidt, J. & Simmering, D. (2000a): Floristisch-phyto-coenotische Diversitäten einer peripheren Kulturlandschaft in Abhängigkeit von Landnutzung, Raum und Zeit. - *Agrarspectrum* 31: 121-147.
- Waldhardt, R. & Otte, A. (2000): Zur Terminologie und wissenschaftlichen Anwendung des Begriffs Biodiversität. - *Wasser & Boden* 52 (1/2): 10 - 13.
- Waldhardt, R. & Otte, A. (2001): Abschätzung der zur Erhaltung einer lokaltypischen Ackerflora benötigten Fläche am Beispiel der Gemarkung Erda (Lahn-Dill-Bergland, Hessen). - *Peckiana* 1: 101-108.
- Waldhardt, R. & Otte, A. (2003): Indicators of plant species and community diversity in grasslands. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 339-351.
- Waldhardt, R., Reger, B., Simmering, D. & Otte, A. (2005): Probabilistic modelling of plant species richness in mosaic landscapes. - In: Frede, H.-G. & Bach, M. (Hrsg.): *Multifunctionality of Landscapes - Analysis, Evaluation, and Decision Support*. 256.
- Waldhardt, R., Reger, B., Simmering, D. & Otte, A. (eingereicht): Spatially explicit probabilistic modelling of phytodiversity in a German mosaic landscape. - *Landscape Ecology*.
- Waldhardt, R., Simmering, D., Fuhr-Boßdorf, K. & Otte, A. (2001): Beziehungen zwischen der Vielfalt von Flora und Vegetation und der Landnutzung in einer peripheren Kulturlandschaft. - *Treffpunkt biologische Vielfalt* 1: 221-227.
- Waldhardt, R. & Simmering, D. (Bearb.) (1999): Flächige Erfassung und Bewertung von Extensivierungserscheinungen hinsichtlich ihrer Funktionen für floristischen Arten-, Biozönose- und Prozessschutz. - In: Frede, H.-G. (Hrsg.): *Sonderforschungsbereich 299 'Landnutzungskonzepte für periphere Regionen' der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Arbeits- und Ergebnisbericht der 1. Förderphase 1997 - 1999*. Justus-Liebig Universität. Gießen. 283-316.
- Waldhardt, R. & Simmering, D. (Bearb.) (2002): Funktionen und Leistungen der floristischen Biodiversität für zukünftige Landschaftsentwicklungen. - In: Frede, H.-G. (Hrsg.): *Sonderforschungsbereich 299 'Landnutzungskonzepte für periphere Regionen' der Deutschen Forschungsgemeinschaft: Arbeits- und Ergebnisbericht der 2. Förderphase 2000 - 2002*. Justus-Liebig Universität. Gießen. 295-331.
- Waldhardt, R. & Simmering, D. (Bearb.) (2005): Räumlich explizite Modellierung der Phytodiversität in Kulturlandschaften: Modellerprobung, -anpassung und -erweiterung: Fortsetzungsantrag 2006 - 2008. - In: Frede, H.-G. (Hrsg.): *Sonderforschungsbereich 299 'Landnutzungskonzepte für periphere Regionen' der Deutschen Forschungsgemeinschaft*. Justus-Liebig Universität. Gießen. 415-423.
- Waldhardt, R., Simmering, D. & Otte, A. (2000b): Standortspezifische Surrogate und Korrelate der alpha-Artendichten in der Grünland-Vegetation einer peripheren Kulturlandschaft Hessens. - *Berichte der ANL* 24: 79-86.
- Waldhardt, R., Simmering, D. & Otte, A. (2004): Estimation and prediction of plant species richness in a mosaic landscape. - *Landscape Ecology* 19: 211-226.
- Weber, D., Hintermann, U. & Zangger, A. (2004): Scale and trends in species richness: Considerations for monitoring biological diversity for political purposes. - *Global Ecology & Biogeography* 13: 97-104.

- Weibull, A. C., Ostman, O. & Granqvist, A. (2003): Species richness in agroecosystems: The effect of landscape, habitat and farm management. - *Biodiversity & Conservation* 12: 1335-1355.
- Weinmann, B., Schroers, J. O. & Sheridan, P. (2005): Simulating the effects of decoupled transfer payments using the land use model ProLand. - *Agrarwirtschaft* 54: (im Druck).
- Wellstein, C., Otte, A. & Waldhardt, R. (eingereicht): Mesic grasslands of a marginal landscape: Relative impact of site conditions and management on phytodiversity. - *Basic & Applied Ecology*.
- Wetterich, F. (2003): Indikatoren für ein nationales Monitoring der Umwelteffekte landwirtschaftlicher Produktion – Testphase – Band 2: Biologische Vielfalt und Landschaftsästhetik. - Institut für Organischen Landbau der Rheinischen Friedrich-Wilhelm Universität / Umweltbundesamt. Bonn. www.iol.uni-bonn.de/pdf/indikatoren.pdf.
- Weyl, R. (Hrsg.) (1980): Geologischer Führer Gießen und Umgebung. - Geologischer Führer Gießen und Umgebung. 2. Aufl. Mittelhessische Druck- u. Verlagsgesellschaft. Gießen.
- Whittaker, R. H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. - *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. & Field, R. (2001): Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. - *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Wiens, J. A. (2002): Central concepts and issues of landscape ecology. - In: Gutzwiller, K. J. (Hrsg.): *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer. New York. 3-21.
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C., van Horne, B. & Ims, R. A. (1993): Ecological mechanisms and landscape ecology. - *Oikos* 66: 369-380.
- Willems, J. H. (1990): Calcareous grasslands in continental Europe. - In: Hillier, S. H., Walton, D. H. W. & Wells, D. A. (Hrsg.): *Calcareous Grasslands - Ecology, Management*. Bluntisham Books. Bluntisham. 3-30.
- Williams, C. B. (1964): *Patterns in the balance of nature*. - Academic Press. London, UK.
- Wilson, G. A. (1995): German Agri-Environmental Schemes: 2. The MEKA Program in Baden-Württemberg. - *Journal of Rural Studies* 11: 149-159.
- Wilson, W. L., Abernethy, V. J., Murphy, K. J., Adam, A., McCracken, D. I., Downie, I. S., Foster, G. N., Furness, R. W., Waterhouse, A. & Ribera, I. (2003): Prediction of plant diversity response to land-use change on Scottish agricultural land. - *Agriculture Ecosystems & Environment* 94: 249-263.
- Wisskirchen, R. & Haeupler, H. (1998): *Standardliste der Farnpflanzen und Blütenpflanzen Deutschlands*. - Ulmer. Stuttgart.
- Wolters, V., Dauber, J., Hirsch, M. & Steiner, N. (1999): Diversität der Fauna im Landnutzungsmosaik einer peripheren Region. - *Zeitschrift für Kulturtechnik & Landentwicklung* 40 (5/6): 253-257.
- Wrbka T., Szerencsits E., Moser D. & Reiter K. (1999): Biodiversity patterns in cultivated landscapes: Experiences and first results from a nationwide Austrian survey. - In: Maudsley M. & J., M. (Hrsg.): *Heterogeneity in Landscape Ecology: Pattern and Scale*. Bristol. 1-15.
- Wytrzens, H. K. & Mayer, C. (1999): Multiple use of alpine grassland in Austria and the implications for agricultural policy. - *Bodenkultur* 50: 251-261.
- Young, A. (1995): Landscape structure and genetic variation in plants: Empirical evidence. - In: Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (Hrsg.): *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman and Hall. London. 153-177.
- Zar, J. H. (1999): *Biostatistical Analysis*. - Prentice Hall. New Jersey, US.
- Zebisch, M., Wechsung, F. & Kenneweg, H. (2004): Landscape response functions for biodiversity - Assessing the impact of land-use changes at the county level. - *Landscape & Urban Planning* 67: 157-172.
- Zimmermann, N. E. & Kienast, F. (1999): Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. - *Journal of Vegetation Science* 10: 469-482.

(382 Einträge)

Dankesworte

Nach Abschluss der Arbeit ist es an der Zeit den Menschen zu danken, die durch ihre Unterstützung wesentlich zum Gelingen beigetragen haben.

Ein ganz besonderer Dank geht an Frau Prof. Dr. Dr. Annette Otte für die Betreuung meiner Arbeit, die langjährige Unterstützung und das in mich gesetzte Vertrauen. Ihre persönliche Art war ein wichtiger Grund dafür, dass ich mich im Arbeitsumfeld ihrer Professur stets wohl gefühlt habe. Herrn Prof. Dr. Wolfgang Köhler danke ich für die Übernahme des Koreferats.

Vor allem aber geht ein sehr großes Dankeschön an PD Dr. Rainer Waldhardt für mittlerweile fast neun Jahre, die ich in wechselnden „Funktionen“ mit ihm zusammenarbeiten konnte. Ohne das vertrauensvolle Verhältnis und den stets lebhaften fachlichen Austausch mit ihm wäre diese Arbeit so nicht zustande gekommen.

Auch den übrigen, ehemaligen und jetzigen Mitarbeitern der Professur für Landschaftsökologie und Landschaftsplanung gilt mein großer Dank. Das entspannte und gute Verhältnis mit allen war immer ein großer Wohlfühlfaktor. Erwähnt werden sollte an dieser Stelle auch PD Dr. Norbert Hölzel, dem ich vor allem für den jetzt leider beendeten fachlichen und persönlichen Austausch am offenen Fenster danke. Birgit Reger möchte ich ausdrücklich für ihre hilfsbereite Art und Unterstützung in technischen Fragen danken! Julia Kölschbach und besonders Oliver Ginzler sei herzlich für die sorgfältige Hilfe bei den Geländeerhebungen gedankt. Dr. Lutz Eckstein und Dr. Tobias Donath lasen dankenswerterweise einen Teil der Manuskripte.

Das interdisziplinäre Umfeld im IFZ war auch stets eine große Hilfe. Aus den anderen Arbeitsgruppen geht daher ein besonderer Dank an Dr. „Ameisen“ Jens Dauber und Dr. Michaela Hirsch aus der Tierökologie. Dr. Klemens Ekschmitt (Tierökologie) sowie Dr. Gabriel Schachtel (Biometrie) danke ich für statistische Beratungen.

Über allem steht aber der Dank an meine Familie. Ohne Sabine, Julius und Ramona, meine Eltern und Schwiegereltern hätte diese Arbeit nicht entstehen können.

Erklärung

Ich erkläre: „Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe.

Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht.

Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.“