

1 Einleitung

1.1 Hintergrund

Das Verständnis der Beziehung von Arten zu ihren Lebensräumen stellt ein zentrales Ziel der ökologischen Forschung dar. Für viele der bekannten Arten steht dieser Forschungsprozess noch sehr weit am Anfang. Es existieren hier vielfach nur lückenhafte Kenntnisse zu den Ansprüchen, die eine Art an ihren Lebensraum stellt. Auch erschweren in vielen Fällen die äußerst zahlreichen, über komplexe Wechselwirkungen verknüpften Einflussfaktoren die Beschreibung der Art-Lebensraum-Beziehung. In diesem Kontext entstehen vielfältige Fragen: Welche Elemente eines Lebensraumes sind für eine Art unverzichtbar? Welche Requisiten werden zwar bevorzugt, sind aber nicht zwingend für das Vorkommen einer Species erforderlich? Wie flexibel zeigt sich eine Art in der Kompensation eines fehlenden Elements durch andere? Und welche Faktoren verhindern die Präsenz einer Art, machen einen Lebensraum aus der Artperspektive ungeeignet?

Die Erweiterung diesbezüglicher Kenntnisse ist nicht zuletzt für den Schutz bedrohter Arten essentiell. Nur ein kleiner Teil des aktuell noch immer mit rasanter Geschwindigkeit fortschreitenden Artensterbens wird durch die unmittelbare Bedrohung durch den Menschen, z.B. durch übermäßige Bejagung faunistischer Species, verursacht. In weit stärkerem Maße resultiert der Verlust an biologischer Vielfalt aus der Zerstörung der Lebensräume von Arten. D.h., der Artenschutz umfasst in sehr wesentlicher Weise den Lebensraumschutz der Species.

Internationale Übereinkommen greifen diesen Aspekt explizit auf. So spielt der Schutz der natürlichen Lebensräume und die Erhaltung überlebensfähiger Populationen von Arten in ihrer natürlichen Umgebung eine zentrale Rolle innerhalb des Übereinkommens über die Biologische Vielfalt (UNCED 1992, Art. 8 d)). Auch wichtige Artenschutzrichtlinien auf europäischer Ebene nehmen diesen engen Zusammenhang zum Lebensraumschutz auf. Die bereits im Jahr 1979 in Kraft getretene Vogelschutzrichtlinie (VS-Richtlinie, Der Rat der Europäischen Gemeinschaften 1979) zielt neben direkten Artenschutzregelungen (Verbote des Tötens oder Fangens etc.) zentral auf die Erhaltung und Wiederherstellung der Lebensräume für die in ihren Anhängen genannten Vogelarten ab. Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH-Richtlinie, Der Rat der Europäischen Gemeinschaften 1992) strebt über die Errichtung eines kohärenten europäischen Netzes von Schutzgebieten (Natura 2000) den Fortbestand bzw. die Wiederherstellung der Lebensräume zu schützender Arten (Anhangsarten) an.

Einer regelmäßigen verlässlichen Beurteilung der Lebensraumgüte kommt im Rahmen der Artenschutzbemühungen somit ein hoher Stellenwert zu. Um frühzeitig Gefährdungen der Populationen zu erkennen, muss ein Arten-Monitoring neben der exakten Ermittlung der Bestände einer Species deshalb auch aussagekräftig hinsichtlich der Veränderung der Lebensraumqualität sein. Dieses ist insbesondere wichtig, da sich der Verlust der Lebensgrundlagen vielfach als schrittweiser Prozess über längere Zeiträume abspielt und eine Population zumeist nicht abrupt aus ihrem Lebensraum verschwindet. Vielmehr schränkt eine fortdauernd abnehmende Qualität des

Lebensraumes die Reproduktionsrate einer Population zumeist dauerhaft ein, was dann nach gewisser Zeit ihre Überlebensfähigkeit gefährdet. Wird das Alarmsignal fehlender oder zu geringer Fortpflanzungszahlen durch Populationskartierungen festgestellt, kommt einer möglichst fundierten Einschätzung der Ursachen eine große Bedeutung zu.

Veränderungen der Lebensraumqualität resultieren im Wesentlichen aus der anthropogenen Nutzung der Landschaft, wobei neben der forstwirtschaftlichen Nutzung der Wälder insbesondere die Agrarwirtschaft anzuführen ist. Die landwirtschaftlichen Nutzungsformen und –intensitäten spielen in Mitteleuropa und Deutschland eine sehr weitreichende Rolle für veränderte Lebensbedingungen zahlreicher Arten der Offenlandschaften. In Deutschland nehmen Agrarflächen ca. 50% der Staatsfläche ein und prägen somit über ihre Nutzungsformen die Lebensraumqualität einer großen Mehrzahl der an das Offenland gebundenen Arten.

Die Entwicklungen der modernen Landwirtschaft nehmen zum einen Einfluss auf das Vorhandensein bestimmter Lebensraumrequisiten, d.h. auf die Ausstattung der Lebensräume mit verschiedenen Landschaftselementen sowie auf ihre anteilige Zusammensetzung aus den landwirtschaftlichen Kulturarten. Daneben wirkt sich die Bewirtschaftungsweise auch auf die räumliche Struktur des Offenlandes aus. Die Gefährdung von Tierarten des Offenlandes hat ihre Ursachen oftmals nicht nur in der Abnahme der Lebensraumfläche, sondern auch in der Isolation der Teillebensräume voneinander. Durch Zersiedelung sowie Verkehrsinfrastruktur und die durch sie bewirkte Zerschneidung von Lebensräumen wird deren Fragmentierung verstärkt. Der Charakter der Offenlandschaften hat sich auf diese Weise in den vergangenen Jahrzehnten stark gewandelt.

Tierarten betrifft dieser Landschaftswandel auf unterschiedlichen Skalenebenen. Für Arten, deren Aktionsradius ausgedehnte Teile einer Landschaft umfasst, wirken sich die anteilige Zusammensetzung und das räumliche Muster der Agrarnutzung unmittelbar auf die Raumstruktur ihres Lebensraumes aus. Ein Monitoring für solche Species sollte daher die Ausdehnung des gesamten Aktionsraumes umfassen und die Einschätzung der Lebensraumgüte auf Landschaftsebene ermöglichen. Information zum Landschaftsinventar in Form essentieller Lebensraumrequisiten und zur anthropogenen Landnutzung lässt sich dabei über Fernerkundungsdaten gewinnen. Luftbilder und höchstaufgelöste Satellitenszenen erlauben speziell im Offenland die flächendeckende und gleichzeitig detaillierte Erfassung der Lebensräume in regelmäßigen zeitlichen Abständen. Die Überblicksperspektive der fernerkundlichen Erfassung erlaubt neben Aussagen zur anteiligen Zusammensetzung der Landschaft und somit zu vorhandenen Lebensraumelementen auch eine explizite Ansprache ihrer großflächigen räumlichen Struktur, d.h. der Anordnung, Ausformung und anderen raumbezogenen Eigenschaften der Elemente.

Um die landschaftsweit erfassten Merkmale des Lebensraumes für die Einschätzung seiner Qualität aus der Perspektive der betrachteten Zielart zu nutzen, lassen sich statistische Habitatmodelle einsetzen. Die Habitatmodellierung bildet einen sehr aktiven Bereich der ökologischen Forschung. Ein

wichtiges Aufgabenfeld besteht dabei darin, über empirische Modelle die wichtigsten Einflussfaktoren auf die Lebensraumqualität zu identifizieren und daraus abgeleitet räumlich differenzierte Einschätzungen zur Habitatgüte innerhalb eines konkreten Gebietes zu liefern. Studien zur Ableitung von Habitatmodellen für Species mit landschaftsweitem Home Range können somit einen Beitrag leisten, die Kenntnisse zu Art-Habitat-Beziehungen auf solchen Maßstabsebenen zu vertiefen. Ein verbessertes Art-Habitat-Verständnis bietet dann die Möglichkeit, Schutzstrategien und Managementansätze für Populationen gefährdeter Arten fokussiert auf deren entscheidende Lebensraumansprüche hin zu entwickeln. Habitatmodelle können somit sowohl forschungsbezogen als auch mit explizitem Blick auf die Artenschutzpraxis eingesetzt werden.

Ein typischer Vertreter der vorangehend erwähnten Species mit landschaftsweitem Home Range ist der Rotmilan (*Milvus milvus*) als Zielart in der vorliegenden Arbeit. Diese Greifvogelart braucht die offene Kulturlandschaft, um Nahrung zu erbeuten, die auf den landwirtschaftlichen Nutzflächen lebt. Für den Beuteerwerb des Rotmilans ist dabei deren Verfügbarkeit entscheidend, die sich je nach der Kulturart und der Nutzungsform stark unterscheiden kann. Die Verfügbarkeit der Beute ergibt sich aus ihrer Sichtbarkeit sowie der Zugriffsmöglichkeit in Abhängigkeit von Bewuchsdichte und -höhe. Die agrarische Bewirtschaftung kann daher einerseits förderlich sein, wenn durch Nutzungseingriffe der Beutezugriff erleichtert wird. Andererseits ist es erforderlich, dass insbesondere in der Brutsaison als Zeit höchsten Nahrungsbedarfs ausreichend viele Flächen diese Beuteverfügbarkeit aufweisen. Aus dem Gesagten wird klar, dass für die Habitatqualität einer Landschaft aus der Perspektive des Rotmilans die Form und Intensität ihrer landwirtschaftlichen Nutzung von herausragender Bedeutung und für die Erhaltung überlebensfähiger Populationen entscheidend sind.

Die Erstellung eines Bruthabitatmodells für den Rotmilan mit fernerkundungsgestützter Erfassung der Landschaftsmerkmale soll zum einen methodische Rückschlüsse für die Modellierung auf Landschaftsebene liefern, indem der Rotmilan stellvertretend für weitere Species mit großem Home Range betrachtet wird. Unmittelbar artbezogen kann es weiterhin das Verständnis der Habitat-Beziehungen des Rotmilans vertiefen, welches bisher nur sehr eingeschränkt bekannt ist (vgl. Hille 1995, Nachtigall 1999, Thiollay 2001). Gleichzeitig lassen sich auf Basis der Modellierung auch konkrete Ansätze zu gebietsbezogenen Schutzstrategien erbringen.

So beschäftigt sich die vorliegende Arbeit in ihrem ersten Abschnitt mit dem aktuellen Stand des Wissens zur Habitatmodellierung und leitet aus dem noch bestehenden Forschungsbedarf allgemein methodische und speziell auf den Rotmilan bezogene Fragestellungen ab (Kapitel 1). Das verwendete Datenmaterial und insbesondere die Zielart dieser Studie stehen im Mittelpunkt des Kapitels 2. Anschließend werden mögliche Ansätze für eine Erhöhung der Aussagekraft von Habitatmodellen auf Landschaftsebene entwickelt sowie methodische Schritte einer Fallstudie zur Bruthabitatmodellierung für den Rotmilan vorgestellt (Kapitel 3). Im Zentrum des folgenden Hauptabschnittes der Arbeit stehen die Ergebnisse der Habitatmodellierung für den Rotmilan (Kapitel 4).

Der abschließende Teil der Arbeit umfasst die Diskussion der methodischen Ansätze wie auch der Modellierungsergebnisse (Kapitel 5). Rückschlüsse zu effizienten Schutzstrategien für den Rotmilan, wie sie sich aus der Fallstudie für das untersuchte Gebiet, aber auch in verallgemeinerbarer Form für andere Landschaften ziehen lassen, bilden einen weiteren Schwerpunkt dieses Abschnittes. Schließlich wird das Potential der in der Fallstudie entwickelten Methodik für standardisierte Monitoring-Verfahren für Arten mit landschaftsweiten Home Ranges beleuchtet.

1.2 Habitatmodellierung – Stand der Forschung

1.2.1 Zweck und Fragestellungen der Habitatmodellierung

Über Habitatmodelle lassen sich funktionale Zusammenhänge der Beziehungen zwischen Organismen und ihrem Lebensraum beschreiben, wodurch weiterhin eine Quantifizierung der Habitatqualität aus Sicht der betrachteten Species möglich wird (Morrison et al. 1998, Schröder 2000). Die hierzu verwendeten räumlich expliziten Ansätze stellen in der Regel multivariate statistische Modelle dar, wie sie heutzutage in verschiedensten Bereichen von Naturschutz und Landschaftsökologie zum Einsatz kommen (Hirzel et al. 2002). Als Habitat kann hierbei nach Morrison et al. (1998) „... ein Gebiet, in welchem die Kombination aus Ressourcen und Umweltbedingungen das Vorkommen von Individuen einer Species begünstigt und es diesen Individuen erlaubt, zu überleben und zu reproduzieren“ verstanden werden. Dabei kann sich das Habitat in Teilhabitate für unterschiedliche Lebensfunktionen aufspalten, wobei die raumzeitliche Erreichbarkeit aller Teile sichergestellt sein muss (Kleyer et al. 2000). Auch muss das Überleben nicht permanent am gleichen Ort gesichert sein, da viele Habitattypen Übergangsstadien in Sukzessionen sein können (Thomas 1993).

Im Rahmen der Habitatmodellierung werden innerhalb eines Untersuchungsgebietes gewonnene Verbreitungsdaten einer Species als abhängige Response-Variable sowie Habitateigenschaften als unabhängige Prädiktorvariablen zur Schätzung verschiedener Zielgrößen zueinander in Beziehung gesetzt. Hierbei kann es sich um die Prognose der Vorkommenswahrscheinlichkeit bzw. Inzidenz (Vorkommen oder Nichtvorkommen) einer Art handeln (Scott et al. 2002). Als weitere wichtige Zielgröße lässt sich die Abundanz (Individuenzahl je Flächeneinheit) einer betrachteten Species im Untersuchungsraum schätzen. Schließlich bilden Analysen zur Einschätzung des Habitatpotentials eines betrachteten Gebietes in Bezug auf ausgewählte Arten(gruppen) einen bedeutenden Anwendungsbereich der Habitatmodellierung, der äquivalent zur Modellierung der potentiellen räumlichen Verteilung einer Species ist (Whittaker et al. 1973, Schuster 1994). Letzteres setzt die grundlegende Annahme voraus, dass Arten Bereiche hoher Habitatqualität bevorzugen.

Zwei verschiedene, jedoch miteinander verknüpfte Fragestellungen werden in der Habitatmodellierung verfolgt (Fielding & Haworth 1995, MacNally 2000). Einerseits geht es darum, das Verständnis der Beziehungen zwischen Species und Habitat zu fördern, indem eine Analyse und Quantifizierung der Habitatansprüche und somit der ökologischen Einnischung der Art vorgenommen wird (z.B. Austin et al. 1990, Lindenmayer et al. 1991, DeSward et al. 1994, Peeters & Gardeniers 1998). Weiterhin zielen

die Modelle auf die Prognose der räumlichen Verteilung der untersuchten Arten in konkreten Untersuchungsgebieten ab (z.B. Higgins et al. 1999, Manel et al. 1999). Von nachgeordneter Bedeutung ist im ökologischen Kontext dagegen die Möglichkeit, über Habitatmodelle einzelne Hypothesen (etwa die Frage nach der Signifikanz des Einflusses einzelner Umweltfaktoren auf die Verteilung einer Species) zur Lebensraumnutzung zu prüfen (Schröder & Reineking 2004a).

1.2.2 Theoretische Hintergründe und konzeptionelle Modellannahmen

Die Ausarbeitung eines Habitatmodells impliziert die Einbeziehung theoretischer Konzepte der Biogeographie, Ökologie sowie der Modellbildung und erfordert somit eine Festlegung auf verschiedene, mit diesen Grundprinzipien verknüpfte Annahmen. Die nachfolgend aufgeführten konzeptionellen Aspekte bestimmen die Aussagekraft und somit die Einsetzbarkeit eines Habitatmodells in Bezug auf bestimmte Fragestellungen. Daher kommt ihrer Berücksichtigung im Rahmen der Modellbildung entscheidende Bedeutung zu.

1.2.2.1 Allgemeingültigkeit, Realitätsnähe und Genauigkeit der Modelle

Die Heterogenität der Natur und die Komplexität der natürlichen Abläufe machen eine exakte Prognose bezüglich der Gesamtheit zeitlicher und räumlicher Prozesse unmöglich (Guisan & Zimmermann 2000). Levins (1966) formuliert das Prinzip, dass jeweils nur zwei der drei angestrebten Eigenschaften eines Modells – Allgemeingültigkeit, Realitätsnähe und Genauigkeit – gleichzeitig optimiert werden können, während die jeweils dritte Eigenschaft nicht zu berücksichtigen ist. Dieser Zielkonflikt führt zur Herausbildung von drei Modelltypen (Sharpe 1990, Prentice & Helmsaari 1991, Korzukhin et al. 1996), deren Vorteile und Einschränkungen innerhalb der Auswahl des Modellierungsansatzes von großer Bedeutung für ein Projekt sind (s. Abb. 1).

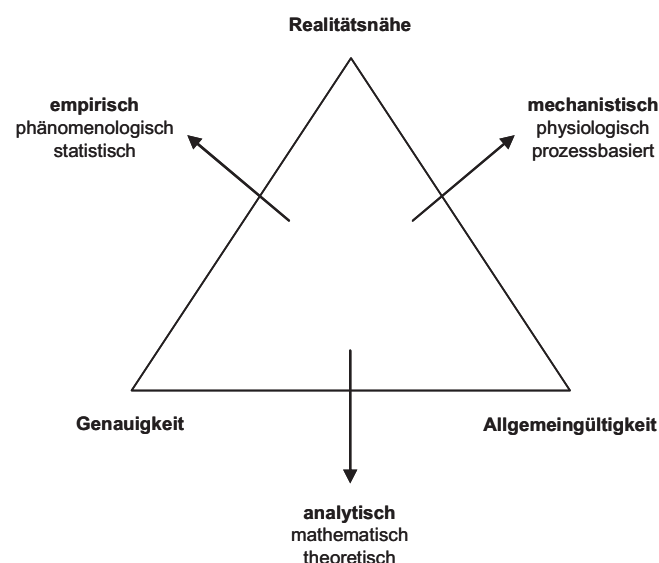


Abb. 1: Klassifikation von Modellen auf Basis ihrer inhärenten Eigenschaften (nach Levins 1966 und Sharpe 1990).

Analytische oder mathematische Modelle vereinigen die Vorteile der Allgemeingültigkeit und Genauigkeit (Sharpe 1990, Pickett et al. 1994) und sind auf die Vorhersage exakten Responses innerhalb einer eingeschränkten oder vereinfachten Realität ausgelegt. Der zweite Modelltyp erfüllt die Forderungen nach Realitätsnähe und Allgemeingültigkeit. Diese für die Habitatmodellierung wichtige Gruppe von Modellen wird als mechanistisch (z.B. Prentice 1986), kausal (z.B. Decoursey 1992) oder prozessorientiert (z.B. Korzukhin et al. 1996) bezeichnet. Vorhersagen dieser biologisch funktionalen Modelle basieren auf realen Ursache-Wirkungs-Zusammenhängen und werden nach der theoretischen Korrektheit des durch sie prognostizierten Response beurteilt (Woodward 1987, Pickett et al. 1994, Guisan & Zimmermann 2000). Die dritte Gruppe an Modellen erlaubt die simultane Optimierung der Realitätsnähe und Genauigkeit ihrer Vorhersagen auf Kosten der Allgemeingültigkeit. Diese Ansätze werden als empirisch (Decoursey 1992), statistisch (Sharpe & Rykiel 1991) oder phänomenologisch (Leary 1985, Pickett et al. 1994) bezeichnet. Ausgerichtet auf die Lieferung empirischer Tatsachen, wird weder die Beschreibung realistischer Ursachen und Wirkungen zwischen den Modellparametern und dem vorhergesagten Response, noch die Information zu unterliegenden ökologischen Funktionen und Mechanismen aus der Modellierung erwartet (Wissel 1992).

Verschiedene Forschungsarbeiten mildern die rigorose Einteilung nach beschriebenem Klassifikationsschema ab (z.B. Peters 1991, Guisan & Zimmermann 2000), so dass letztlich der wesentliche Zielkonflikt zwischen den Modelleigenschaften Genauigkeit und Allgemeingültigkeit gesehen werden sollte. In Anlehnung an diese weiter gefasste Definition werden im Rahmen der vorliegenden Arbeit Modelle, welche nicht der Ableitung grundlegender Ursache-Wirkungs-Zusammenhänge dienen, sondern zur Gewinnung konkreter, für ein Untersuchungsgebiet nachzuweisender Arten-Habitat-Beziehungen eingesetzt werden, als empirisch bezeichnet.

1.2.2.2 Prädiktortypen

Die Wahl der im Modell berücksichtigten Prädiktorvariablen, welche als unabhängige Variablen die Habitateigenschaften beschreiben, hat ebenfalls großen Einfluss auf den Geltungsbereich und die Aussagekraft der abgeleiteten Modelle. Über die Prädiktoren oder Umweltvariablen als quantitative Kennwerte lassen sich die Präferenzen einer Zielart für bestimmte Habitatbedingungen ansprechen.

Grundlegend lassen sich die Prädiktoren in drei Typengruppen ökologischer Gradienten (Ressourcen-Gradienten, direkte und indirekte Gradienten) einteilen (Austin 1980, 1985, Austin et al. 1984, Austin & Smith 1989). Ressourcen-Gradienten behandeln dabei Stoffe und Energie, die durch Pflanzen oder Tiere konsumiert werden (Nährstoffe, Wasser, Beute etc.), direkte Gradienten entsprechen Umweltparametern, die physiologische Bedeutung haben (Temperatur, pH-Wert etc.), jedoch nicht konsumiert werden (Guisan & Zimmermann 2000). Indirekte Gradienten sind Variablen ohne direkte physiologische Relevanz (Geologie, Habitattyp, Höhenlage).

Der Vorteil der indirekten Gradienten besteht in ihrer einfachen Erfassbarkeit über Felddaufnahmen oder auch aus bestehendem Kartenmaterial, wobei im letzteren Fall die Genauigkeit dieser biophysikalischen Parameter oftmals eingeschränkt ist (Guisan & Zimmermann 2000). Die indirekten Variablen, die aufgrund ihrer starken Korrelation mit den beobachteten Verteilungsmustern der Species gern eingesetzt werden, ersetzen gewöhnlich in einfacher Weise Kombinationen von Ressourcen und direkten Gradienten (Guisan et al. 1999).

Allerdings bringen die indirekten Parameter den Nachteil mit sich, dass ein Modell nur innerhalb eines beschränkten geographischen Raumes anzuwenden ist, da in einer anderen Region die gleiche topographische Position eine abweichende Kombination direkter Gradienten und Ressourcen zeigen kann (Guisan & Zimmermann 2000, vgl. auch Walter & Walter 1953). Wird eine stärker ausgeprägte Allgemeingültigkeit der Modelle angestrebt, sind aus diesem Grund Ressourcen und direkte Gradienten vorzuziehen.

1.2.2.3 Präferenz- und Meidungsverhalten, fundamentale und realisierte Nische

Habitatmodelle zielen auf die möglichst exakte Charakterisierung der Umweltbedingungen ab, welche eine betrachtete Species benötigt, um ein Gebiet als Habitat im genannten Sinn (vgl. Kap. 1.2.1) nutzen zu können. Impliziert ist hierbei die grundsätzliche Annahme, dass Species die Biotope derart nutzen und ihre Habitate danach wählen, dass ihre Fitness optimiert wird (Southwood 1977). Habitate höherer Qualität werden proportional häufiger genutzt, so dass im Fall einer überproportionalen Nutzung eine Habitatpräferenz, im Fall subproportionaler Nutzung eine Meidung unterstellt werden kann (Aebischer et al. 1993, Manly et al. 1993).

Je nach Art der im Habitatmodell berücksichtigten Umweltbedingungen wird die fundamentale oder die realisierte Nische der Species modelliert. Die fundamentale Nische stellt primär eine Funktion der physiologischen Leistungsfähigkeit sowie der einschränkenden Bedingungen des Ökosystems dar (Guisan & Zimmermann 2000). In diesem Kontext werden zumeist mechanistische Zusammenhänge zwischen Umweltparametern und dem fundamentalen Response einer Species analysiert (vgl. Woodward 1987, 1992).

Die realisierte Nische beinhaltet zusätzlich biotische Interaktionen und Aspekte der Konkurrenz (Ellenberg 1953, Malanson et al. 1992, Malanson 1997). Daraus abgeleitet ergibt sich das Konzept der ökologischen Nische (Hutchinson 1957), die als Hyperellipsoid im mehrdimensionalen Variablenraum definiert werden kann, innerhalb dessen eine Species eine überlebensfähige Population zu erhalten vermag (Hutchinson 1957, Begon et al. 1996). Zahlreiche Forschungsarbeiten auf dem Gebiet der Habitatmodellierung haben das Prinzip der ökologischen Nische in jüngerer Vergangenheit wieder aufgegriffen (z.B. Austin et al. 1990, Westman 1991, Malanson et al. 1992, De Swart et al. 1994, Rutherford et al. 1995, Franklin 1995, Leibold 1995, Hirzel et al. 2002).

Im Rahmen der Konzeption eines Habitatmodells spielt die Frage, ob die fundamentale oder die realisierte (ökologische) Nische modelliert werden soll, eine wichtige Rolle. Dies liegt darin begründet, dass diese Festlegung darüber entscheidet, ob die zu simulierende Verteilung des Vorkommens einer Species auf Basis theoretischer physiologischer Restriktionen oder aus Feldbeobachtungen erfolgt (Guisan & Zimmermann 2000). Zumeist verwenden die statischen Vorhersagemodelle (vgl. Kap. 1.2.2.4) große Felddatensätze und modellieren somit die realisierte (ökologische) Nische, wobei jedoch ihre Anwendung im Fall sich wandelnder Umweltbedingungen stark beschränkt ist (Guisan & Zimmermann 2000).

1.2.2.4 Statische und dynamische Modelle

Habitatmodelle unterscheiden sich bezüglich der Frage, ob eine Gleichgewichtssituation zwischen der Umwelt und der beobachteten räumlichen Verteilung einer Species angenommen wird. Diese Differenzierung ist bedeutsam, da sie das Spektrum der Umweltzustände, unter denen die Modelle einsetzbar sind, bestimmt.

Die überwiegende Mehrzahl der Habitatmodelle sind statisch, da sie aus einzelnen punktuellen Erhebungen abgeleitet werden, für die implizit eine Gleichgewichtssituation, zumindest jedoch ein Pseudo-Gleichgewichtszustand (Lischke et al. 1998) zwischen Umwelt und Artverteilung angenommen wird (Guisan & Zimmermann 2000, Kleyer et al. 2000, Austin 2002, O'Connor 2002). Im Vergleich zur Lebenserwartung der betrachteten Species wird eine nur langsame Veränderung der Umwelt unterstellt (Schröder & Reineking 2004a).

Die Annahme einer Nicht-Gleichgewichtssituation ist aus ökologischer Sicht realistischer (Pickett et al. 1994), da sie den Gleichgewichtszustand als eine Möglichkeit mit einschließt (Clark 1991). Ebenso wie andere statische Habitateigenschaften kann dann die Dynamik eines Habitats als dessen Eigenschaft mit in die Analyse eingehen (Schröder & Reineking 2004a). Ein auf dem Nicht-Gleichgewichtszustand basierendes Modell muss einerseits dynamisch und weiterhin stochastisch sein, so dass statische Modelle keine Nicht-Gleichgewichtssituationen beschreiben können, da sie zwischen Übergangs- und Gleichgewichts-Response einer Species gegenüber deren stochastischer und sich dynamisch wandelnder Umwelt nicht differenzieren (Guisan & Zimmermann 2000). Über statische Ansätze können Situationen mit starken Störungen, menschlichen Einflüssen oder Sukzessionsdynamik nur schwer modelliert werden (Lees & Ritman 1991, Brzeziecki et al. 1993, Guisan et al. 1999, Zimmermann & Kienast 1999).

Dynamische Simulationsmodelle (Korzukhin et al. 1996, Lischke et al. 1998) erfordern sehr detaillierte Kenntnisse der betreffenden Species und werden daher nur auf gut erforschte Arten angewandt (Guisan & Zimmermann 2000). Bisher liegen nur wenige dynamische Modelle mit explizit räumlichem Ansatz für große Untersuchungsgebiete vor (z.B. Urban et al. 1991, Moore & Noble 1993, Roberts 1996, He et al. 1999, He & Mladenoff 1999).