

Räumliche Verteilung der menschlichen Aneignung oberirdischer Nettoprimärproduktion in Österreich

Helmut HABERL

Diese Arbeit beschreibt die räumliche Verteilung der menschlichen Aneignung von Nettoprimärproduktion (= NPP) in Österreich. Die NPP-Aneignung führt zu gravierenden Veränderungen des Energieflusses in Ökosystemen. In Österreich beträgt sie 41 % der oberirdischen NPP der potentiellen Vegetation. Die NPP-Aneignung ist in fruchtbaren, intensiv landwirtschaftlich genutzten Gebieten hoch. In den Alpen, wo die NPP der potentiellen Vegetation gering ist, ist sie hingegen niedrig. Durch dieses räumliche Verteilungsmuster der NPP-Aneignung werden regionale Unterschiede der Energieverfügbarkeit in Ökosystemen nivelliert. Weiters wird diskutiert, welche Konsequenzen die NPP-Aneignung für Ökosystemprozesse sowie für Strategien der nachhaltigen Entwicklung haben könnte.

HABERL H., 1997: Spatial distribution of the human appropriation of aboveground net primary production in Austria.

This article describes the spatial distribution of the human appropriation of aboveground net primary production (= NPP) in Austria. The appropriation of NPP significantly alters the energy flow of ecosystems. In Austria it amounts to 41 % of the aboveground NPP of the potential vegetation. NPP appropriation is high in fertile, intensively used agricultural areas and low in the Alps, where the productivity of the potential vegetation is low. Thus, NPP appropriation reduces the regional differences in available energy in ecosystems. The consequences that NPP appropriation may have for ecosystem processes are discussed and strategies of sustainable development are presented.

Keywords: biodiversity, energy flow in ecosystems, environmental indicator, net primary production, sustainable development.

Einleitung

Die Nettoprimärproduktion (= NPP) der grünen Pflanzen ist die wichtigste energetische Basis aller Lebensprozesse auf der Erde. Direkt oder indirekt bildet sie den Energieinput der meisten herbivoren, carnivoren und detritivoren Nahrungsketten. Die NPP ist daher eine der wichtigsten Maßzahlen für den Energiefluß in Ökosystemen (ODUM 1983).

Schon vor fast 25 Jahren war die mögliche Erschöpfung der globalen Biomasseressourcen ein wichtiges Thema der Humanökologie (WHITTAKER &

LIKENS 1973). Vor etwa zehn Jahren prägten VITOUSEK et al. (1986) und WRIGHT (1990) den Begriff der „menschlichen Aneignung von Nettoprimärproduktion“ ("human appropriation of net primary production"), der auf eine Quantifizierung der menschlichen Eingriffe in den Energiefluß von Ökosystemen abzielt. Unter der menschlichen NPP-Aneignung wird dabei, kurz gesagt, die anthropogene Verringerung der Biomasseverfügbarkeit für Ökosystemprozesse verstanden.

Die Bedeutung dieses Eingriffs für die nachhaltige Entwicklung wurde inzwischen weithin anerkannt (GORE 1992, MEADOWS et al. 1992, HABERL 1997). Doch bislang ist die Datenbasis für die wissenschaftliche Diskussion der NPP-Aneignung schmal. Bis heute konzentrieren sich die Untersuchungen auf die Ermittlung der globalen NPP-Aneignung. Nach den Berechnungen von VITOUSEK et al. (1986) und WRIGHT (1990) beläuft sich die globale NPP-Aneignung auf 24 % bis 39 % der terrestrischen NPP.

Die räumliche Verteilung der NPP-Aneignung ist höchst relevant, weil sie für die ökologischen Konsequenzen dieser Art der menschlichen Einflußnahme entscheidend ist. Meines Wissens gibt es zu diesem Thema in der Literatur keine Studien (s. HABERL 1995). In dieser Arbeit werden räumlich hochauflösende Ergebnisse zur NPP-Aneignung in Österreich vorgestellt.

Material und Methode

In diesem Beitrag wird die NPP-Aneignung als Differenz zwischen der NPP der potentiellen natürlichen Vegetation und der Biomassemenge, die aktuell tatsächlich für ökosystemare Prozesse verfügbar ist (NPP_t), definiert. Die potentielle natürliche Vegetation ist jene Vegetation, die ohne menschliche Eingriffe vorherrschen würde; ihre NPP wird als NPP_0 bezeichnet. Zwei Prozesse tragen zur NPP-Aneignung (NPP_a) bei:

- (1) Die anthropogene Veränderung der NPP von Ökosystemen pro Flächeneinheit, z.B. durch den Bau einer Straße in einem bewaldeten Ökosystem
- (2) Biomasseernte

Werden die NPP der aktuellen Vegetation als NPP_{act} und die Ernte als NPP_h bezeichnet, läßt sich die gesamte NPP-Aneignung nach folgender Formel berechnen:

$$NPP_a = NPP_0 - NPP_t$$

$$\text{wobei: } NPP_t = NPP_{act} - NPP_h$$

Alle Berechnungen wurden auf der Basis der 2 350 österreichischen Gemeinden durchgeführt. Es gibt kaum zuverlässige Daten zur unterirdischen Primärproduktion der Wälder und Forste, da diese in früheren Studien beträchtlich unterschätzt worden war (VOGT et al. 1982, MELILLO & GOSZ 1983, VOGT et al. 1986). Daher konzentriert sich diese Studie auf die oberirdische Nettoprimärproduktion (= ANPP, von aboveground NPP), die mit größerer Genauigkeit ermittelt werden kann (s. HABERL (1995) für die weitergehende Beschreibung aller verwendeten Methoden und Datengrundlagen).

Die ANPP der potentiellen natürlichen Vegetation Österreichs wurde mit zwei voneinander unabhängigen Methoden ermittelt:

(1) Für verschiedene Vegetationstypen wurde die durchschnittliche ANPP pro Quadratmeter unter Zugrundelegung der Daten aus der verfügbaren Literatur ermittelt. Hierfür wurden Regressionsrechnungen für die Beziehung zwischen Jahresdurchschnittstemperatur, durchschnittlichem Niederschlag und der Nettoprimärproduktion der Wälder und Forste auf der Basis von CANNEL (1982) und dem Klimadiagramm-Weltatlas von WALTER & LIETH (1973) durchgeführt.

(2) Die ANPP wurde mit Hilfe des sogenannten Miami-Modells von LIETH & WHITTAKER (1975) berechnet, wobei LIETHs Annahme über die unterirdische NPP mit Hilfe eines Korrekturfaktors berücksichtigt wurde.

Die Daten über den langjährigen Mittelwert von Temperatur und Niederschlag wurden von der Österreichischen Gesellschaft für Meteorologie (1988) übernommen und gemäß der Höhenlage modifiziert. Die Fläche der Gemeinden wurde sechs Höhenstufen zugeordnet (tiefer als 600 m, 600-1300 m, 1300-1700 m, 1700-2200 m, 2200-2600 m, höher als 2600 m). Diese Verteilung wurde mit Hilfe eines geographischen Informationssystems ermittelt (Sonderauswertung von Dipl.-Ing. Wolfgang LOIBL, Österreichisches Forschungszentrum Seibersdorf) und diente als Grundlage für eine näherungsweise Bestimmung der potentiellen natürlichen Vegetation. Die Daten, die zur Berechnung der ANPP₀ und ANPP_{act} in natürlichen bzw. naturnahen Ökosystemen verwendet wurden, sind in Tabelle 1 dargestellt.

Die ANPP der aktuellen Vegetation wurde auf der Basis von Landnutzungsdaten des Österreichischen Statistischen Zentralamts berechnet, wobei mehrere Quellen und Sonderauswertungen herangezogen wurden. Die ANPP auf landwirtschaftlich genutzten Flächen (Felder und Dauerwiesen) wurde mit Hilfe von Erntefaktoren der Form $NPP = H \times F$ ermittelt, wobei H die kommerzielle Ernte und F ein geeigneter Faktor zur Ermittlung der gesam-

ten oder der oberirdischen Produktivität ist. Die Erntefaktoren stammen aus der Literatur (LIETH & WHITTAKER 1975, LOOMIS & GERAKIS 1975, LIETH 1978, LOOMIS 1983, HALL et al. 1993).

Die NPP der Weiden wurde auf der Basis von Durchschnittswerten in Abhängigkeit von der Höhenstufe ermittelt. Die NPP der Wälder und Forste wurde mit Hilfe von zwei voneinander unabhängigen Methoden berechnet, und zwar (1) mit Hilfe von Erntefaktoren aus der Literatur (vgl. HABERL 1995) auf der Basis der Forstinventur (Forstliche Bundesversuchsanstalt 1993), und (2) anhand einer Annahme durchschnittlicher Produktionswerte pro Flächeneinheit in Abhängigkeit von der Höhenstufe (s. Tab. 1).

Tab. 1: Daten zur oberirdischen Nettoprimärproduktion der potentiellen Vegetation sowie der Wälder/Forste (pro Flächeneinheit), die zur Berechnung von $ANPP_0$ und $ANPP_{act}$ verwendet wurden. Quelle: HABERL (1995). – Above-ground productivity of potential vegetation and forests as used in the calculation of $ANPP_0$ and $ANPP_{act}$. Source: HABERL (1995). For abbreviations used see Table 2.

Seehöhe [m ü.d.M.]	typische Vegetation	oberirdische NPP	
		[kg.m ⁻² .a ⁻¹]	[MJ.m ⁻² .a ⁻¹]
weniger als 600	Laubmischwald	1,10	21,0
600 - 1300	gemischte Laub- und Nadelwälder	1,00	19,5
1300 - 1700	subalpine Nadelwälder	0,93	18,4
1700 - 2200	subalpine Wälder und Zwergsträucher	0,44	8,7
2200 - 2800	alpine Tundra (Wiesen, Zwergsträucher etc.)	0,10	2,0
mehr als 2800	nivale Vegetation	0,01	0,2

Die Ernte wurde auf der Basis der land- und forstwirtschaftlichen Statistik berechnet (Österreichisches Statistisches Zentralamt 1992, GERHOLD 1992). Unterirdische Teile von Nutzpflanzen wie etwa Kartoffeln (etwa 1 % der gesamten Ernte) wurden als „oberirdisch“ gewertet. Landwirtschaftliche Biomasse wurde auf Basis von Standardtabellen (SOUCI et al. 1989, Deutsche Landwirtschaftsgesellschaft 1991) in Trockensubstanz und Energieeinheiten umgerechnet, ebenso wurde mit Holz verfahren.

Die verwendeten Abkürzungen werden in Tabelle 2 erklärt.

Ergebnisse

Gemäß dem Miami-Modell von Lieth beträgt die $ANPP_0$ in Österreich – also die ANPP der potentiellen Vegetation – 1 445 Petajoule (1 PJ = 10¹⁵ J) bzw. 74 Mio. Tonnen Trockensubstanz pro Jahr. Die Anwendung der Alternativmethode auf der Basis der sechs Höhenstufen ergab 1 501 PJ bzw. 77,6 Mio. t Trockensubstanz pro Jahr. Da LIETHS Modell auf älteren Daten

Tab. 2: Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen in deutsch und englisch. – List of abbreviations used in German and English.

	Deutsch	English
NPP	Nettoprimärproduktion	net primary production
ANPP	oberirdische NPP	aboveground NPP
ANPP ₀	ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation	ANPP of the hypothetical undisturbed vegetation
ANPP _{act}	ANPP der aktuellen Vegetation	ANPP of the actual vegetation
ANPP _t	in der Natur verbleibender Anteil der ANPP	ANPP remaining in nature
ANPP _A	menschliche Aneignung der ANPP	human appropriation of ANPP

beruht, die die Nettoprimärproduktion tendenziell unterschätzen (LONG et al. 1992), wird der höhere Wert als glaubwürdiger angesehen und dient daher als Referenzpunkt für die weiteren Berechnungen. Die durchschnittliche ANPP₀ pro Flächeneinheit und Jahr beträgt $0,93 \text{ kg} \times \text{m}^{-2} \times \text{a}^{-1}$ bzw. $17,9 \text{ MJ} \times \text{m}^{-2} \times \text{a}^{-1}$.

Menschliche Aktivitäten, insbesondere Landwirtschaft und Bautätigkeit, haben die durchschnittliche Produktivität der österreichischen Vegetation bereits signifikant verringert. Die ANPP der gegenwärtig vorhandenen, d.h. aktuellen Vegetation (= ANPP_{act}) beträgt nach den hier präsentierten Berechnungen $1\,396 \text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$, was um $105 \text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$ (7,6 %) geringer ist als die ANPP₀. Gemessen an der Trockensubstanz ist die Differenz geringer (ANPP_{act} = 74,2 Mio. t $\times \text{a}^{-1}$ Trockensubstanz), weil der Brennwert forstlicher Biomasse höher ist als jener der meisten krautigen Kulturpflanzen. Etwa $50 \text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$ dieser Reduktion entfällt auf die Überbauung von Flächen. Die Differenz zwischen den beiden Methoden, die für die Schätzung der ANPP_{act} der Wälder und Forste verwendet wurden, betrug nur etwa 2 %, wobei die Forstinventur den höheren Wert ergab.

Die präsentierten Schätzungen sind konservativ, da die statistischen Daten über Landnutzung und Bauflächen die tatsächliche Bodennutzung eher unterschätzen und die gemachten Annahmen von vornherein eine mögliche Überschätzung der NPP-Aneignung vermeiden (vgl. HABERL 1995).

Zusammen mit der Berechnung der Ernte auf der Basis land- und forstwirtschaftlicher Statistiken ($512 \text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$ oder $27,6 \text{ Mio. t} \times \text{a}^{-1}$ Trockensubstanz) kann die ANPP-Aneignung mit $617 \text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$ bzw. 41,1 % der potentiellen ANPP in Österreich angegeben werden (Abb. 1).

Vorläufige Berechnungen der **gesamten NPP** und ihrer menschlichen Aneignung zeigen, daß die Differenz zwischen NPP₀ und NPP_{act} viel größer ist,

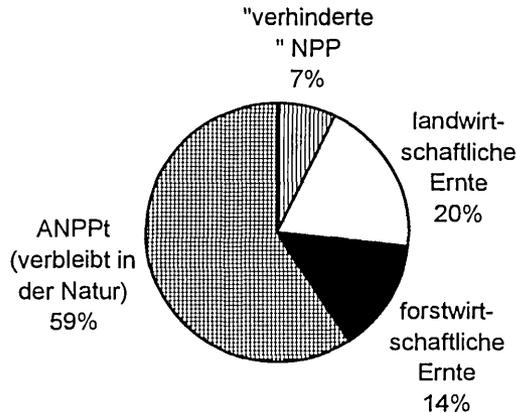


Abb. 1: Menschliche Aneignung der ANPP in Österreich 1990. 100 % bezieht sich auf die gesamte ANPP der potentiellen Vegetation ($1\ 501\ \text{PJ} \times \text{a}^{-1}$). „Verhinderte“ NPP: Gebäude/Straßen (3 %) und landwirtschaftlich bedingte NPP-Reduktion (4 %). – Human appropriation of ANPP in Austria 1990. 100 % refers to the total ANPP of the potential undisturbed vegetation which amounts to $1\ 501\ \text{PJ} \times \text{y}^{-1}$. Prevented NPP (= "verhinderte NPP"): buildings/roads (3 %) and productivity reduction induced by agriculture (4 %). For abbreviations used see Table 2.

weil die subterrestrische Produktion in Wäldern und Forsten jene annueller Nutzpflanzen deutlich übersteigt. Das ist selbst dann der Fall, wenn die oberirdische und unterirdische Produktivität ähnliche Werte aufweisen oder die Nutzpflanzen produktiver sind als Wälder. Die prozentuelle Gesamt-NPP-Aneignung ist hingegen geringer, da vor allem oberirdische Biomasse geerntet wird. Da die Ergebnisse hinsichtlich der gesamten NPP-Aneignung eine größere Unsicherheit aufweisen, werden sie hier nicht näher diskutiert (s. HABERL 1995).

Wie Abbildung 2 zeigt, ist die NPP-Aneignung in Bezirken mit einer höheren ANPP_0 größer als in Bezirken mit niedriger ANPP_0 . Daher verringert die NPP-Aneignung die räumlichen Differenzen zwischen dem Energiehaushalt verschiedener terrestrischer Ökosysteme. Während ANPP_0 und ANPP_{act} im Bereich von 8 bis $22\ \text{MJ} \times \text{m}^2 \times \text{a}^{-1}$ liegen, ist die Energiemenge, die tatsächlich im Ökosystem verbleibt und somit als Input für heterotrophe Nahrungsketten dienen kann (= die ANPP), wesentlich gleichmäßiger verteilt. Die ANPP_1 liegt zwischen $6,5$ und $14\ \text{MJ} \times \text{m}^2 \times \text{a}^{-1}$. Die Erklärung dafür ist, daß fruchtbarere Regionen intensiver genutzt werden, wodurch ein höherer Anteil ihrer NPP angeeignet wird. Das gilt auch für die verbaute Fläche, da Siedlungen und Straßen vor allem in tiefliegenden, fruchtbaren Regionen liegen. Daher ist der Anteil der angeeigneten ANPP desto höher, je größer

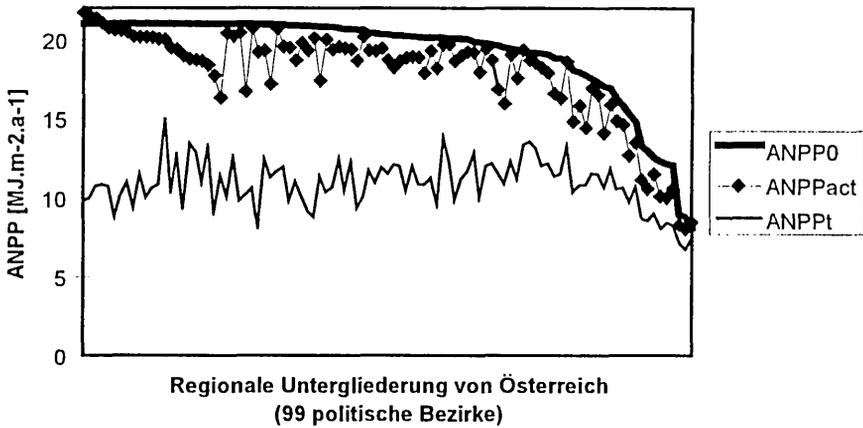


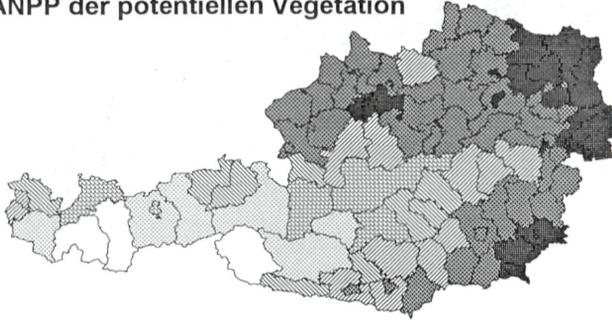
Abb. 2: $ANPP_0$, $ANPP_{act}$ und $ANPP_t$ in den österreichischen Bezirken, geordnet nach der $ANPP_0$. – $ANPP_0$, $ANPP_{act}$ and $ANPP_t$ in Austria by district, put in an order according to $ANPP_0$. For abbreviations used see Table 2.

die $ANPP_0$ ist. Die natürliche Fruchtbarkeit eines Bezirkes erklärt 50 % der Varianz von $ANPP_{act}/ANPP_0$. Die Varianz dieser Relation ist in einem Chi-Quadrat-Test mit $p < 0,001$ statistisch gesichert.

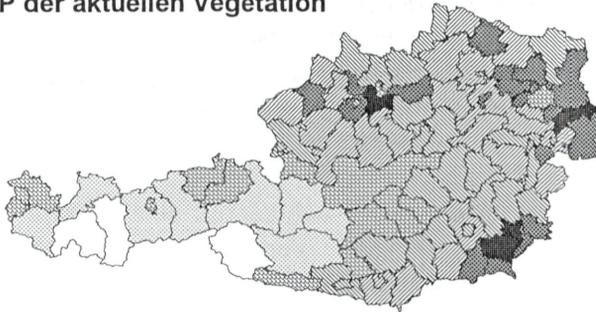
Dieses Resultat wird in Abbildung 3 auf der Österreich-Karte veranschaulicht: Der Vergleich zwischen der ANPP der potentiellen Vegetation (= $ANPP_0$, Abb. 3a) und der ANPP der aktuellen Vegetation (= $ANPP_{act}$, 3b) zeigt, daß die $ANPP_{act}$ in Bezirken mit großen Städten (Graz, Linz, Wien) signifikant kleiner ist als die $ANPP_0$, was vor allem auf die Bodenversiegelung zurückzuführen ist. Die Produktivität intensiv landwirtschaftlich genutzter Gebiete im Donautal und im Osten Österreichs ist ebenfalls verringert, was vor allem auf ebendiese landwirtschaftliche Nutzung zurückzuführen ist. In Abbildung 3c wird erkennbar, daß die NPP-Aneignung einen stark homogenisierenden Effekt hat: Alle Bezirke fallen in den Bereich von $6,5$ bis $14 \text{ MJ} \times \text{m}^{-2} \times \text{a}^{-1}$. Somit verringert die NPP-Aneignung die regionalen Unterschiede in der Energieverfügbarkeit der Ökosysteme.

Dies läßt folgenden wahrscheinlichen Zusammenhang erkennen (s. Abb. 4): Die NPP-Aneignung ist dort hoch, wo Klima und Bodenbedingungen eine hohe NPP der potentiellen Vegetation ermöglichen. In unproduktiven Regionen ist sie hingegen gering. Daher ist die NPP-Aneignung in den fruchtbaren, intensiv genutzten Gebieten hoch, wogegen sie in den alpinen Regionen – wo auch die $ANPP_0$ gering ist – niedrig ist.

a) ANPP der potentiellen Vegetation



b) ANPP der aktuellen Vegetation



c) in der Natur verbleibende ANPP



Oberirdische Nettoprimärproduktion



Abb. 3: Karten der ANPP und ihrer Aneignung in Österreich 1990 nach Bezirken: a) ANPP₀, b) ANPP_{act}, c) ANPP_r. – Maps of the ANPP and its appropriation in Austria 1990 (by district): a) ANPP₀, b) ANPP_{act}, c) ANPP_r. For abbreviations used see Table 2.

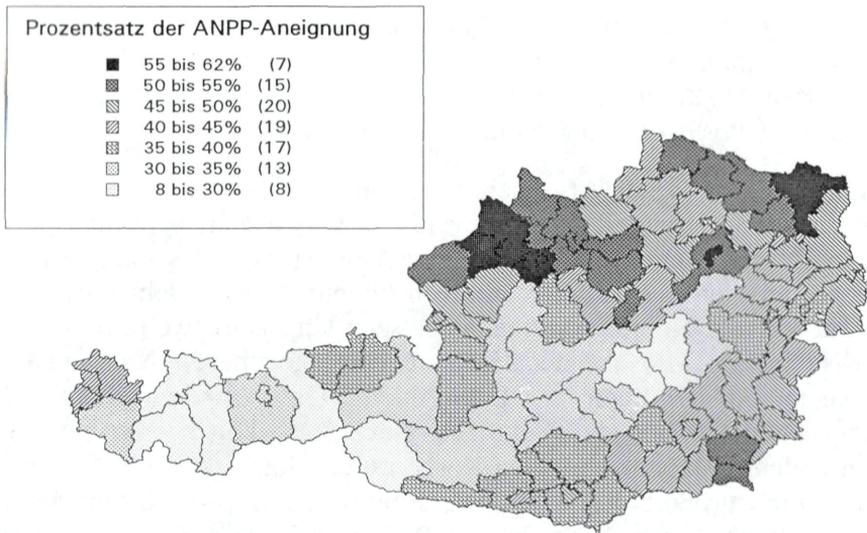


Abb. 4: ANPP-Aneignung nach Bezirken als Prozentsatz der ANPP₀. Anzahl der Bezirke jeweils in Klammern. – ANPP appropriation by district as percentage of ANPP₀. Number of respective districts in brackets. For abbreviations used see Table 2.

Diskussion

Die Zuverlässigkeit der Ergebnisse bezüglich der ANPP kann als hoch angesehen werden. Eine frühere Studie, die auf wesentlich einfacheren Methoden und weniger umfangreichem Datenmaterial beruhte (FISCHER-KOWALSKI et al. 1993), kam zu ähnlichen Ergebnissen. Die Daten zur durchschnittlichen NPP pro Quadratmeter und Jahr liegen durchaus im Rahmen der publizierten Studien (COOPER 1975, LIETH & WHITTAKER 1975, REICHLE et al. 1975, AJTAY et al. 1979).

Die ANPP-Aneignung in Österreich ist höher als der weltweite Durchschnitt der NPP-Aneignung, der auf 25 % bis 39 % geschätzt wird (VITOUSEK et al. 1986, WRIGHT 1990). Es kann aber angenommen werden, daß die Werte für andere Industrieländer West-, Mittel- und Osteuropas noch höher liegen: Diese haben meist einen geringeren Anteil an Waldfläche als Österreich (45 %), wo die NPP-Aneignung pro Quadratmeter niedrig ist. Weiters liegen 12,6 % des österreichischen Territoriums über 1800 m Seehöhe, wo keine NPP-Aneignung angenommen wurde. In anderen Ländern dürfte zudem der Flächenanteil der Felder, Straßen und Gebäude höher sein.

Die NPP-Aneignung stellt einen beträchtlichen Eingriff in den Energiefluß natürlicher Systeme dar und kann daher als Indikator für die Intensität der menschlichen Interventionen in natürliche Ökosysteme angesehen werden (FISCHER-KOWALSKI et al. 1993). Welche Effekte auf die Struktur und Funktion der Ökosysteme sind konkret zu erwarten?

Folgt man der klassischen Argumentation von G. E. HUTCHINSON (1959) in seinem Aufsatz „Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?“, läßt sich vermuten, daß eine Verringerung des Energieflusses die Länge der Nahrungsketten verkürzen könnte. Gemäß dem klassischen Argument können Nahrungsketten nicht sehr lang sein, weil weniger als 10 % der Energie, die auf der Ebene n einer gegebenen Nahrungskette verfügbar ist, auf der Ebene $n + 1$ übrigbleibt. Obwohl somit klar ist, daß Nahrungsketten letztlich durch die Energieverfügbarkeit begrenzt werden, könnten andere Faktoren wie etwa Körpergröße, Stabilität einer Nahrungskette etc. eine größere Rolle spielen. Empirische Studien haben bislang keine eindeutigen Ergebnisse erbracht. Während BRIAND & COHEN (1987) in einer Analyse von 38 Nahrungsnetzen keine Korrelation zwischen Energiefluß und Nahrungskettenlänge fanden, konnte YODZIS (1984) zeigen, daß Ektothermen-Nahrungsketten signifikant länger sind als Endothermen-Nahrungsketten. Dieses Resultat spricht für die Theorie einer energetischen Begrenzung der Nahrungskettenlänge, da Ektotherme die Nahrung viel effizienter in Sekundärproduktion umsetzen als Endotherme. Zudem wurde in einer experimentellen Studie die Bedeutung der Energieverfügbarkeit für die Länge von Nahrungsketten demonstriert (JENKINS et al. 1992). In Modellrechnungen konnte OKSANEN (1990) zeigen, daß die pro Quadratmeter verfügbare Energie großen Einfluß auf die Struktur der Vertebraten-Nahrungsketten hat: Danach werden Ökosysteme mit einer ANPP von unter $12 \text{ MJ} \times \text{m}^{-2} \times \text{a}^{-1}$ von großen Herbivoren dominiert, wogegen in komplexen Nahrungsketten, in denen die Dichte der Herbivoren durch Carnivoren reguliert und niedrig gehalten wird, Werte darüber vorherrschen.

Sollte die Verringerung des Energieflusses die Länge der Nahrungsketten tatsächlich reduzieren, könnte auch eine zweite These HUTCHINSONS (1959) zutreffen, nämlich, daß die Menge der verfügbaren Energie einen wichtigen Einfluß auf die Artenvielfalt hat. In den letzten beiden Dekaden wurde diese Vorstellung als sogenannte „Artenzahl-Energieflußtheorie“ in der Fachliteratur breit diskutiert (WRIGHT 1983, 1987, 1990, BROWN 1991). Kurz zusammengefaßt sagt diese Theorie voraus, daß die Anzahl der Arten, die ein bestimmtes Habitat bewohnen können, mit der verfügbaren Energie zunimmt. Umgekehrt nimmt nach dieser Theorie die Anzahl der Arten ab,

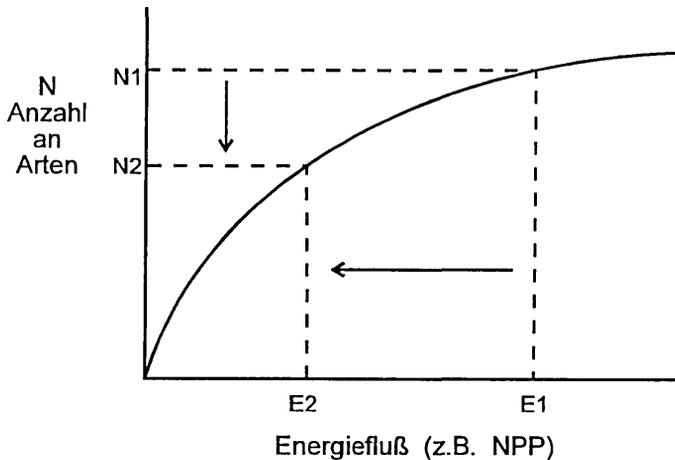


Abb. 5: Artenzahl-Energie-Kurven zeigen die Beziehung zwischen Energiefluß (= E) und Artenvielfalt (= N). Eine Verringerung des Energieflusses führt gemäß der Artenzahl-Energiefluß-Theorie zu einer Verringerung der Artenzahl. Nach WRIGHT (1990). – Species-energy curves show the relation between energy flow (= E) and species richness (= N). If energy flow is reduced, species-energy theory predicts a reduction of species richness. NPP = net primary production. After WRIGHT (1990).

wenn der Energiefluß abnimmt. Diese Theorie kann also als Arten-Energie-Kurve dargestellt werden (Abb. 5).

Der Grundgedanke der Artenzahl-Energieflußtheorie besagt, daß sich konkurrierende Arten in Habitaten mit reichlich vorhandenen Ressourcen in bezug auf mehrere Gradienten spezialisieren und so ein Aussterben aufgrund von GAUSES Konkurrenzausschlußprinzip vermeiden können (BROWN 1991). Während in Habitaten geringer Energieverfügbarkeit wenige Generalisten vorherrschen, können in ressourcenreichen Habitaten zahlreiche Spezialisten koexistieren. Eine Ursache dafür, daß bei steigender Ressourcenverfügbarkeit neue Arten hinzukommen und nicht einige wenige Arten einen immer höheren Anteil der Ressourcen okkupieren, sind die negativen Auswirkungen einer hohen Populationsdichte wie etwa Parasitismus, spezialisierte Räuber, Krankheiten etc. (WRIGHT 1987).

WRIGHT (1983) hat gezeigt, daß die Artenzahl-Energieflußtheorie eine Erweiterung der bekannten Arten-Arealtheorie darstellt. Letztere beruht auf der Theorie der Insel-Biogeographie von MAC ARTHUR & WILSON (1967). Kern dieser Theorie ist die Annahme, daß die Anzahl der Arten auf einer Insel ein Fließgleichgewicht zwischen Immigration (bzw. Arneuentstehung) und Aussterben darstellt. Je größer die Insel, desto größer ist die Anzahl der

Arten, die sie beherbergen kann. Nach der Artenzahl-Energieflußtheorie kann diese Beobachtung dadurch erklärt werden, daß größere Inseln *ceteris paribus* mehr Energie bereitstellen. Weiters prognostiziert diese Theorie, daß unter gleich großen Inseln die mit höhere Produktivität eine größere Artenzahl aufweisen (WRIGHT 1990). Die Artenzahl-Energieflußtheorie kann nicht nur den Gradienten der Artenvielfalt von den Polen zum Äquator erklären, vielmehr wurde sie auch empirisch getestet und verifiziert (CURRIE & PAQUIN 1987, TURNER et al. 1987, 1988, WRIGHT 1987).

Als Erklärungsansatz für die Biodiversitätsmuster wird die Artenzahl-Energieflußtheorie jedoch bislang nicht generell akzeptiert. Sie vermag beispielsweise nicht das sogenannte „Anreicherungsparadoxon“ (paradox of enrichment) zu erklären (ROSENZWEIG 1971). Dabei handelt es sich um den Befund, daß nährstoffreiche und somit produktivere Habitate eine niedrigere Artenvielfalt haben als solche mit geringerer Verfügbarkeit von Pflanzennährstoffen. TILMAN (1980) hat dieses Phänomen mit einem mikroökonomischen Modell erklärt. Doch dieses Modell kann wiederum nicht den biogeographischen Gradienten der Artenvielfalt von den Polen zum Äquator erklären und ist somit auch kein generelles Modell für die Erklärung der Biodiversität. Generell scheint es nötig zu sein, zur Erklärung der Biodiversitätsmuster mehr als einen wissenschaftlichen Ansatz heranzuziehen.

Die hier vorgestellten Ergebnisse zur österreichischen Situation sind mit der Artenzahl-Energieflußtheorie konsistent. Übernimmt man die Koeffizienten der Arten-Energiekurve von WRIGHT (1990), so sagt sie in Verbindung mit den zitierten Daten zur NPP-Aneignung ein Aussterben von 5 % bis 13 % der Arten voraus. Aktuelle Übersichten zeigen, daß 8 % der Vogelarten, 7 % bis 14 % der Reptilien-, aber keine Amphibienarten in Österreich ausgestorben sind (BITTERMANN 1990, 1991). Andererseits kann es sich hierbei um einen Zufall handeln, sodaß die Übereinstimmungen für sich gesehen noch kein starkes Argument für die Artenzahl-Energieflußtheorie darstellen. Immerhin widersprechen die Daten der Theorie nicht. In zukünftigen Arbeiten wird auf der Basis der vorliegenden, räumlich hochauflösenden Daten versucht werden, die Artenvielfaltsmuster mit der Variation der verfügbaren Energie (d.h. der ANPP) zu erklären.

Schlußfolgerungen

Die Auswirkungen der NPP-Aneignung auf die Biodiversität sind offenbar noch nicht endgültig geklärt. Zweifellos stellt jedoch bereits das derzeitige Niveau der NPP-Aneignung einen beträchtlichen Eingriff in den Energiefluß

und somit in die Funktion der Ökosysteme dar. Der potentielle Effekt dieses Eingriffs läßt die NPP-Aneignung als wichtigen Indikator für gesellschaftliche Umwelteingriffe erscheinen. Da die NPP natürlicher Ökosysteme – sowohl global wie auch auf lokaler Ebene – eine limitierende, kaum verzichtbare Grundlage für unsere Existenz darzustellen scheint, sollte dieser Indikator als wichtiger Parameter für nachhaltige Entwicklung angesehen werden (MUNASINGHE & SHEARER 1995).

Viele Strategien für nachhaltige Entwicklung beruhen darauf, fossile Energieträger durch Biomasse zu ersetzen (JOHANSEN et al. 1993). Die meisten derartigen Strategien implizieren allerdings auch die Zunahme der Biomasseernte und somit die Erhöhung der NPP-Aneignung (z.B. die steigende Nutzung von Holzfeuerung für Raumheizungen), was möglicherweise die Biodiversität gefährdet. Es könnte daher Zielkonflikte zwischen der CO₂-Reduktion und der Erhaltung der Biodiversität geben, die beide wichtige Zielgrößen einer nachhaltigen Entwicklung darstellen. Zudem zeigen die präsentierten Berechnungen, daß einfacher Ersatz fossiler Brennstoffe durch Biomasse in Österreich rein quantitativ gar nicht möglich wäre, da der Gesamtenergieinput der österreichischen Gesellschaft (einschließlich des ernährungsbedingten Energiebedarfs) mit $1\,701\text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$ bereits höher ist als die ANPP_{act} ($1\,396\text{ PJ} \times \text{a}^{-1}$).

Welche Strategien könnten diesen potentiellen Konflikt umgehen? Ein möglicher Teil der Lösung könnte in der kaskadischen Nutzung von Biomasse bestehen. Das bedeutet, daß Biomasseabfall zur Energiegewinnung genutzt werden könnte, anstatt für diesen Zweck mehr Biomasse zu ernten. Dies würde die Zunahme der Biomasseverwendung für die Energieproduktion ohne steigende NPP-Aneignung ermöglichen. Ein Beispiel dafür ist die Biogasproduktion aus feuchten biogenen Reststoffen. Die Möglichkeiten für Energiegewinnung aus Biomasseabfällen und -reststoffen sollten systematisch geprüft werden.

Eine weitere Strategie, die zudem andere ökologische Probleme verringern helfen könnte, fußt auf der Tatsache, daß zahlreiche Umweltprobleme eine Konsequenz der anthropogenen Material- und Energieflüsse sind. Daher könnte die Verringerung der gesellschaftlichen Material- und Energieströme das Kernstück einer Strategie nachhaltiger Entwicklung darstellen. Statt den Ersatz eines (problematischen) Materials durch ein anderes (möglicherweise weniger problematisches) zu forcieren, beruht dieses Konzept auf der Entkopplung zwischen Material- und Energieflüssen und wirtschaftlichem Wohlergehen (FISCHER-KOWALSKI et al. 1993, FISCHER-KOWALSKI & HABERL 1997). In der Praxis bedeutet dies die Priorität der Energieeinsparung gegenüber dem Einsatz von Biomasse als Klimaschutzstrategie.

Unsere Abteilung arbeitet derzeit im Rahmen des Kulturlandschaftsforschungsprogrammes des Wissenschaftsministeriums an weiteren Forschungsprojekten zum Thema NPP-Aneignung. In diesen Projekten wird versucht, Zeitreihen der NPP-Aneignung zu erstellen und Relationen zwischen NPP-Aneignung und anderen landschaftsrelevanten Prozessen zu ermitteln. Damit sollen Grundlagen geschaffen werden, diesen schon seit jeher zentralen Punkt in der Beziehung zwischen menschlichen Gesellschaften und ihrer natürlichen Umwelt besser zu verstehen.

Danksagung

Ich danke Helmut BEISSMANN, Wolfgang BITTERMANN, Karl BURIAN, Helmut DÖRFLER, Alexander DÖRFLINGER, Marina FISCHER-KOWALSKI, Wilfried GROßMANN, Bernhard HAMMER, Walter HÜTTLER, Fridolin KRAUSMANN, Wolfgang LOIBL, Harald PAYER, Heinz SCHANDL, Christian SMOLINER, Helmut WETSCHEREK und Helga ZANGERL-WEISZ für Hilfe, Diskussionen und andere Unterstützung. Diese Forschungen wurden vom Österreichischen Bundesministerium für Wissenschaft und Verkehr im Rahmen der Kulturlandschaftsforschung unterstützt.

Literatur

- AJTAY G. L., KETNER P. & DUVIGNEAUD P., 1979: Terrestrial primary production and phytomass. In: BOLIN B., DEGENS E. T., KEMPE S. & KETNER P. (Eds.), *The global carbon cycle*, p. 129-182. SCOPE 13. Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- BITTERMANN W., 1990: Naturvorratsrechnung Fauna, Amphibien- und Reptilienarten Österreichs. *Statistische Nachrichten* 45 (8), 543-549.
- BITTERMANN W., 1991: Naturvorratsrechnung Fauna, die Vogelarten Österreichs. *Statistische Nachrichten* 46 (1), 69-72.
- BROWN J. H., 1991: Species diversity. In: MYERS A. A. & GILLER P. S. (Eds.), *Analytical biogeography* (3rd ed.), p. 57-89. Chapman & Hall, London.
- BRIAND F. & COHEN J. E., 1987: Environmental correlates of food chain length. *Science* 238, 956-960.

- CANNELL M. G. R., 1982: World forest biomass and primary production data. Academic Press, London.
- COOPER H. P. (Ed.), 1975: Photosynthesis and productivity in different environments. International Biological Programme 3. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, Melbourne.
- CURRIE D. J. & PAQUIN V., 1987: Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329, 326-327.
- Deutsche Landwirtschaftsgesellschaft, 1991: DLG-Futterwerttabellen für Wiederkäuer. DLG-Verlag, Frankfurt.
- FISCHER-KOWALSKI M., HABERL H. & PAYER H., 1993: A plethora of paradigms: Outlining an information system on physical exchanges between the economy and nature. In: AYRES R. & SIMONIS U. E. (Eds.), *Industrial metabolism*, p. 337-360. United Nations University Press, Tokyo, New York, Paris.
- FISCHER-KOWALSKI M. & HABERL H., 1997: Tons, joules and money. Modes of production and their sustainability problems. *Society & Natural Resources*, 10 (1), 61-85.
- Forstliche Bundesversuchsanstalt, 1993: Österreichische Forstinventur 1986/90. Forstliche Bundesversuchsanstalt, Wien.
- GERHOLD S., 1992: Stoffstromrechnung: Holzbilanz 1955-1991. *Statistische Nachrichten* 47 (8), 651-656.
- GORE A., 1992: Wege zum Gleichgewicht. Ein Marshallplan für die Erde. S. Fischer, Frankfurt/Main.
- HABERL H., 1995: Menschliche Eingriffe in den natürlichen Energiefluß von Ökosystemen. Sozio-ökonomische Aneignung von Nettoprimärproduktion in den Bezirken Österreichs. Diss. Univ. Wien.
- HABERL H., 1997: Human appropriation of net primary production as an environmental indicator – Implications for sustainable development. *Ambio* 26 (3), 143-146.
- HALL D. O., SCURLOCK J. M. O., BOLHAR-NORDENKAMPF H. R., LEEGOOD R. C. & LONG S. P. (Eds.), 1993: Photosynthesis and production in a changing environment. Chapman and Hall, London.

- HUTCHINSON G. E., 1959: Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, 93, 145-159.
- JENKINS B., KITCHING R. L. & PIMM S. L., 1992: Productivity, disturbance, and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats. *Oikos* 65, 249-255.
- JOHANSSON T. B., KELLY H., REDDY A. K. N. & WILLIAMS R. H. (Eds.), 1993: Renewable energy. Sources for Fuels and Electricity. Island Press, Washington D.C.
- LIETH H. (Ed.), 1978: Patterns of primary production in the biosphere. Benchmark Papers in Ecology 8. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- LIETH H. & WHITTAKER R. H. (Eds.), 1975: Primary productivity of the biosphere. Ecological Studies 14. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- LOOMIS R. S., 1983: Productivity of agricultural systems. In: LANGE O. L., NOBEL P. S., OSMOND C. B. & ZIEGLER H. (Eds.), Physiological plant ecology IV. Ecosystem processes: mineral cycling, productivity and man's influence, p. 151-172. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12D. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- LOOMIS R. S. & GERAKIS P. A., 1975: Productivity of agricultural ecosystems. In: COOPER H. P. (Ed.), Photosynthesis and productivity in different environments, p. 145-172. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- LONG S. P., JONES M. B. & ROBERTS M. J. (Eds.), 1992: Primary productivity of grass ecosystems of the tropics and sub-tropics. Chapman & Hall, London.
- MACARTHUR R. H. & WILSON E. O., 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MEADOWS D., MEADOWS D. & RANDERS J., 1992: Die neuen Grenzen des Wachstums. Die Lage der Menschheit: Bedrohung und Zukunftschancen. Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart.

- MELILLO J. M. & GOSZ J. R., 1983: Interactions of biogeochemical cycles in forest ecosystems. In: BOLIN B. & COOK J. (Eds.), *The major biogeochemical cycles and their interactions*, p. 177-222. SCOPE 21. John Wiley & Sons, Chichester.
- MUNASINGHE M. & SHEARER W. (Eds.), 1995: *Defining and measuring sustainability. The biogeophysical foundations*. The United Nations University und The World Bank, Washington D.C.
- ODUM E. P., 1983: *Grundlagen der Ökologie*, Bd. 1: Grundlagen. 2. Aufl. Thieme, Stuttgart.
- OKSANEN L., 1990: Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. In: GRACE J. B. & TILMAN D. (Eds.), *Perspectives on plant competition*, p. 445-473. Academic Press, San Diego.
- Österreichische Gesellschaft für Meteorologie (Ed.), 1988: *Klimadaten in Österreich 1951-1980*. Österreichische Gesellschaft für Meteorologie Publication 326, Wien.
- Österreichisches Statistisches Zentralamt, 1992: *Ergebnisse der landwirtschaftlichen Statistik im Jahre 1991*. Beiträge zur österreichischen Statistik 1062, Wien.
- REICHLE D. E., FRANKLIN J. E. & GOODALL D. W. (Eds.), 1975: *Productivity of world ecosystems*. Proc. IBP Symp., 31.8.-1.9.1972, Seattle. National Academy of Sciences, Washington D.C.
- ROSENZWEIG M. L., 1971: Paradox of enrichment. Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171, 385-387.
- SOUCI S. W., FACHMANN W. & KRAUT H., 1989: *Die Zusammensetzung der Lebensmittel-Nährwerttabellen 1989/90*. Wissenschaftliche Verlagsges., Stuttgart.
- TILMAN D., 1980: Resources. A graphical-mechanistic approach to competition and predation. *Am. Nat.* 116 (3), 362-393.
- TURNER J. R. G., GATEHOUSE C. M. & COREY C. A., 1987: Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos* 48, 195-205.

- TURNER J. R. G., LENNON J. J. & LAWRENSON J. A., 1988: British bird species distributions and the energy theory. *Nature* 335, 539-541.
- VITOUSEK P. M., EHRLICH P. R., EHRLICH A. H. & MATSON P. A., 1986: Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 36 (6), 368-373.
- VOGT K. A., GRIER C. C., MEIER C. E. & EDMONDS R. L., 1982: Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in Western Washington. *Ecology* 63 (2), 370-380.
- VOGT K. A., GRIER C. C. & VOGT D. J., 1986: Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.* 15, 303-377.
- WALTER H. & LIETH H., 1973: Klimadiagramm-Weltatlas. VEB Fischer, Jena.
- WHITTAKER R. H. & LIKENS G. E., 1973: Primary production: The biosphere and man. *Human Ecology* 1 (4), 357-369.
- WRIGHT D. H., 1983: Species-energy theory, an extension of species-area theory. *Oikos* 41, 495-506.
- WRIGHT D. H., 1987: Estimating human effects on global extinction. *Int. J. Biometeor.* 31 (4), 293-299.
- WRIGHT D. H., 1990: Human impacts on energy flow through natural ecosystems, and implications for species endangerment. *Ambio* 19 (4), 189-194.
- YODZIS, P., 1984: Energy flow and the vertical structure of real ecosystems. *Oecologia* 65, 86-88.

Manuskript eingelangt: 1997 06 10

Anschrift des Verfassers: Mag. Dr. Helmut HABERL, Interdisziplinäres Institut für Forschung und Fortbildung der Universitäten Innsbruck, Klagenfurt und Wien (IFF), Abteilung Soziale Ökologie, Seidengasse 13, A-1070 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [134](#)

Autor(en)/Author(s): Haberl Helmut

Artikel/Article: [Räumliche Verteilung der menschlichen Aneignung oberirdischer Nettoprimärproduktion in Österreich 413-430](#)