

BAND 33

THEORETISCHE ÜBERLEGUNGEN ZUR ÖKOLOGISCHEN BEDEUTUNG DER MENSCHLICHEN ANEIGNUNG VON NETTOPRIMÄRPRODUKTION

Helmut Haberl

Wien, 1993

FORSCHUNGSBERICHT DES IFF

Impressum

Medieninhaber, Verleger, Herausgeber: Interuniversitäres Institut für interdisziplinäre Forschung und Fortbildung (IFF),

Arbeitsgruppe Soziale Ökologie, A - 1070 Wien, Seidengasse 13

Tel.: 0222-526 75 01-0, FAX: 0222-523 58 43

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	5
Begriffe der Energieflußökologie	6
Die weltweite menschliche Aneignung von NPP	9
Der theoretische Hintergrund der ökologischen Bedeutung menschlicher NPP-Aneignung	13
Die trophische Struktur von Lebensgemeinschaften	14
Erklärungen der Biodiversitätsmuster	19
Historische und ökologische Theorien der Artenvielfalt	20
Erklärungsebenen von Theorien der Artenvielfalt	
Die Bedeutung des Konkurrenzausschlußprinzips	
Die Artenzahl-Areal-Theorie	
Die Artenzahl-Energie-Theorie	
Zusammenfassung: Energiefluß und Artenvielfalt	
Schlußfolgerungen	44
Literatur	53

Einleitung

20 bis 40% der weltweit in terrestrischen Ökosystemen von grünen Pflanzen photosynthetisch gebildeten Energie wird vom Menschen derzeit "angeeignet", d.h. diese Energie wird entweder geerntet oder kann aufgrund menschlicher Eingriffe gar nicht erst gebildet werden (Vitousek et al. 1986, Wright 1987, Wright 1990). Bereits 1973 wurde meines Wissens erstmalig eine ähnliche Schätzung publiziert (Whittaker & Likens 1973), die allerdings nur die direkte Biomasseentnahme (Ernte) berücksichtigte. In Österreich wird dieser Prozentsatz etwa auf 40 bis 50% geschätzt (Fischer-Kowalski et al. 1993). Gestützt auf die sogenannte "Artenzahl-Energiefluß"-Theorie hat Wright (1987, 1990) darüberhinaus versucht, aus diesen Daten Schätzungen über die Gefährdung von Arten abzuleiten. In der vorliegenden Arbeit wird auf Basis einer Literaturrecherche die ökologischen Relevanz derartiger menschlicher Eingriffe diskutiert, insbesondere werden dabei die theoretischen Grundlagen für ihre möglichen Auswirkungen dargestellt. Zweck dieser Untersuchung ist es, darzustellen, welche Aussagen und Erkenntnisse die Ermittlung des Umweltindikators "NPP-Aneignung" liefern und wie seine Aussagekraft empirisch getestet werden könnte.

Begriffe der Energieflußökologie

In einem wichtigen Teil der Ökologie, der häufig mit "Systemökologie" bezeichnet wird, ist es üblich, Ökosysteme als Kompartimentmodelle darzustellen und Stoff-kreisläufe und Energieflüsse zwischen diesen Kompartimenten zu untersuchen. Dieser Ökosystembegriff hat eine lange Tradition, als deren wichtigste Vertreter unter anderem gelten: A.J. Lotka und C. Elton in den zwanziger Jahren, A.G. Tansley in den dreissiger Jahren, R.L. Lindemann, G.E. Hutchinson und anderen in den vierziger Jahren und den Brüdern E.P. und H.T. Odum in den fünfziger Jahren (Odum 1983, Shugart 1984, Ricklefs 1990, Trepl 1983). Seit dieser Zeit ist die Untersuchung von Energieflüssen ein zentraler Bestandteil der Ökologie – mit den Worten von E.P. Odum (1983, S. 55): "Die Energie kann als 'Währung' der Ökologie gelten".

Dieses Konzept kann folgendermaßen kurz zusammengefaßt werden (siehe Abbildung 1): Sonnenenergie wird von den grünen Pflanzen in der Photosynthese in energiereiche chemische Substanzen umgewandelt. Die gesamte chemisch fixierte Energiemenge wird Bruttoprimärproduktion genannt. Davon verbrauchen die Pflanzen einen Teil der Energie für ihren eigenen Stoffwechsel, der verbleibende Rest ist die Nettoprimärproduktion. Diese gelangt entweder über den Bestandesabfall direkt in die Destruenten- bzw. Saprophagennahrungskette, oder zunächst in die Konsumentennahrungskette und dann in die Destruentennahrungskette.

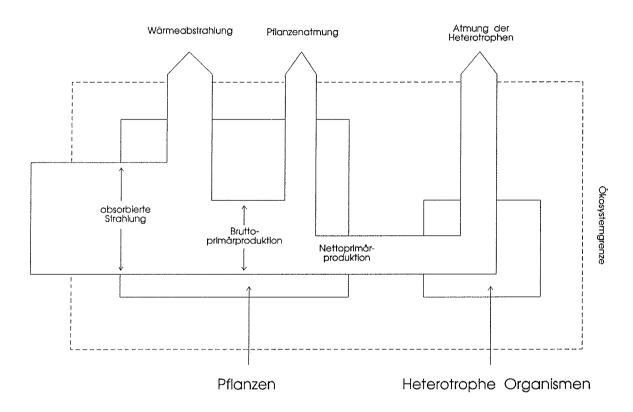


Abbildung 1: Prinzipschema des Energieflusses in einem Ökosystems (vereinfacht, ohne Export und ohne Fossilisierung; nach Odum 1983, Bick 1989 etc.)

Die Darstellung des Energieflußbildes eines Ökosystems kann je nach untersuchtem Ökosystem, Zweck und Detaillierungsgrad der Untersuchung, zeitlicher Eingrenzung etc. sehr komplex werden. In dieser Arbeit soll im wesentlichen nur auf die Nettoprimärproduktion (NPP) Bezug genommen werden. Der Grund hierfür ist, daß die Messung der Bruttoprimärproduktion von ganzen Pflanzengesellschaften methodisch schwierig ist und folglich in der Literatur kaum diesbezügliche Daten zu finden sind:

"Despite ecologists' interest in total energy flow through the community, practicalities of method have pressed ecologists' concerns away from gross and toward net primary productivity. The standard measurement by which productivity of land communities is to be expressed and compared is consequently net primary productivity ..." (Whittaker and Marks 1975, S. 98).

Praktisch die gesamte Literatur zur pflanzlichen Primärproduktion, die zu einem großen Teil im Rahmen des "Internationalen Biologischen Programms" (IBP) erarbeitet wurde, bezieht sich auf die Nettoprimärproduktion.

Die Nettoprimärproduktion kann in verschiedenen Einheiten angegeben werden. Praktisch gemessen wird sie üblicherweise als Trockensubstanz Pflanzenmasse, die pro Zeiteinheit und Flächeneinheit gebildet wurden (also z.B. g.m⁻².a⁻¹). Andere Autoren geben die NPP als Gramm Kohlenstoff (gC.m⁻².a⁻¹) an. Das Verhältnis von Kohlenstoff und Trockenmasse ist zwar variabel, kann aber mit guter Näherung mit 2,2 gC pro 1 g Trockensubstanz umgerechnet werden (Whittaker *et al.* 1975). Eine dritte Möglichkeit – diese wird im weiteren Verlauf der Arbeit durchgehend verwendet werden – besteht darin, die NPP als Energiemenge (SI–Einheit: Joule, J) anzugeben (J.m⁻².a⁻¹). Werte aus der Literatur werden im weiteren Verlauf stets in diese Einheit umgerechnet, wobei – sofern nicht eigens erwähnt – die Umrechnungsfaktoren aus Tabelle 1 verwendet werden.

Tabelle 1: Umrechnungsfaktoren für verschiedene Einheiten zur Messung der Nettoprimärproduktion (Quellen: Odum 1983, Whittaker et al. 1975, Streit 1980)

1 gC	2,2 g Trockensubstanz
1 gC	40 kJ
1 g Trockensubstanz	17,8 kJ
1 kcal	4,19 kJ

Definition: Menschliche Aneignung von Nettoprimärproduktion

Unter dem Begriff "menschliche Aneignung von Nettoprimärproduktion" (kurz: NPP-Aneignung) wird im folgenden der Ausdruck

$$NPP_A = |NPP_0 - NPP_t|$$

verstanden. NPP₀ ist die Nettoprimärproduktion der grünen Pflanzen in der hypothetischen natürlichen Vegetationsdecke, NPP_t der tatsächlich im Ökosystem verbleibende Anteil der aktuellen NPP. (Die Details der Definitionen der einzelnen Autoren werden im weiteren jeweils diskutiert)

Der Mensch kann den Energiefluß im wesentlichen auf zwei Arten verändern:

- Durch Beeinflussung des Wachstums grüner Pflanzen: Durch Überbauung der Fläche, Umwandlung von Wald in Grasland oder Ackerfläche und andere Maßnahmen wird die NPP auf der betreffenden Fläche beträchtlich verändert (im allgemeinen vermindert).
- Durch Biomasseentnahme (Ernte): Energiereiche Substanzen werden aus dem System entfernt und stehen für die natürliche Biozönose nicht mehr zur Verfügung.

Eine für die Verwendung als Umweltindikator aus ökologischer Sicht vorteilhafte Eigenschaft dieser Größe ist, daß mit ihrer Hilfe die Bestandsgröße "Flächeninan-spruchnahme" in eine Flußgröße umgewandelt wird: Wäre z.B. ein Parkplatz nicht asphaltiert, würden jedes Jahr auf dieser Fläche Pflanzen wachsen und Energie in biologisch verfügbarer Form binden. Sie ist damit ein Indikator für einen jährlichen menschlichen Eingriff in die Natur (Vitousek et al. 1986). Dieser Eingriff kann auf Handlungen zurückgehen, die in diesem Jahr erfolgt sind (Ernte), kann aber auch "Spätfolge" eines früheren Eingriffs sein (Aspaltierung einer Straße).

Die weltweite menschliche Aneignung von NPP

Die erste Arbeit, in der versucht wurde, die weltweite menschliche NPP-Aneignung in diesem Sinn abzuschätzen, wurde 1986 von P.M. Vitousek, P.R. Ehrlich, A.H. Ehrlich und P.M. Matson veröffentlicht (Vitousek et al. 1986). Diese Ergebnisse wurden in der Fachliteratur umfangreich diskutiert (Godfriaux 1987, Diamond 1987, Vitousek et al. 1987). In einer weiteren Arbeit schätzte Wright (1990) die weltweite NPP-Aneignung mit einer etwas abweichenden Methode ab. Die Arbeiten von Vitousek et al. und Wright sollen im folgenden kurz dargestellt werden.

Ausgehend von einer Schätzung der weltweiten NPP (1. Teil der Tabelle 2), berechneten Vitousek *et al* die menschliche Aneignung von NPP in drei Stufen:

- Zunächst berechneten sie die direkt vom Menschen genutzte NPP: Pflanzliche Nahrungsmittel, Futter für die Haustiere, NPP-Aneignung durch Fischfang, Bauund Brennholz (2. Teil von Tabelle 2). Etwa 3,2% der gesamten bzw. 3,9% der terrestrischen NPP werden auf diese Weise vom Menschen angeeignet.
- In einem zweiten Schritt wird zusätzlich die NPP von Ökosystemen berücksichtigt, die vollständig oder in einem hohen Ausmaß vom Menschen kontrolliert werden. Diese wird als "NPP-Umleitung" bezeichnet und enthält die gesamte NPP der Ackerbaugebiete und anthropogener Grasländer. Vitousek et al. begründen diese Definition damit, daß diese Ökosysteme erst durch den Menschen entstanden sind und stark von ihm dominiert werden. Zusätzlich werden betrachtet: Der Futterkonsum von Weidetieren auf natürlichen Grasländern, die Biomasseverluste durch Umwandlung von Wäldern in andere Nutzungsformen, die Biomasseverluste bei der Holzbringung, die NPP von Holzplantagen sowie die NPP von Gärten, Parks etc. Etwa 19,7% der gesamten bzw. 30,7% der terrestrischen NPP werden auf diese Weise angeeignet.
- In einem dritten Schritt werden zusätzlich die NPP-Verluste durch Umwandlung natürlicher Ökosysteme berücksichtigt: Produktionsverminderung infolge Umwandlung von Wald in Ackerfläche, Grasland, durch Überbauung und durch Wüstenbildung. Ingesamt erreicht die menschliche NPP-Aneignung damit 25% der gesamten und 38,8% der terrestrischen potentiellen NPP.

¹ Im Original: "NPP co-opted by humans"

Tabelle 2: Weltweite Aneignung der NPP durch den Menschen nach Schätzung von Vitousek *et al.* (1986) in kg Trockensubstanz und Exajoule (EJ). 1 EJ (Exajoule) = 10^{18} J (eigene Umrechnung mit 1 g TS = 17.8 kJ).

Weltweite NPP	$10^{12}\mathrm{kg}$	EJ
Terrestrische Ökosysteme	132,1	2351,4
Süßwasser	0,8	14,2
Ozean	91,6	1630,5
Summe	224,5	3996,1
Direkte NPP-Nutzung durch Menschen und Nutztiere		
Pflanzen als Nahrung für den Menschen	0,8	14,2
Pflanzliches Futter für Nutztiere	2,2	39,2
NPP-Aneignung durch Fischfang für menschliche Nahrung und als Futter	2,0	35,6
Holz als Bau- und Möbelholz und für Papier	1,2	21,4
Feuerholz	1,0	17,8
Zwischensumme	7,2	128,2
"NPP-Umleitung"		
Ackerland (gesamte NPP auf Ackerland)	15,0	267,0
Anthropogenes Grasland (gesamte NPP der sekundären Grasländer)	9,8	174,4
Primäres Grasland (Konsum der Nutztiere, vom Menschen gelegte Feuer)	1,8	32,0
Gärten, Parks, Golfplätze u.dgl. (gesamte NPP)	0,4	7,1
Holzverbrauch für Verbrennung, Papiergewinnung und Bauten/Möbel	2,2	39,2
Biomasseverluste bei der Holzbringung	1,3	23,1
"Holzplantagen" (gesamte NPP)	1,6	28,5
Biomasseverluste bei der Abholzung für Wanderfeldbau	5,9	105,0
Biomasseverluste bei der Abholzung für dauernde menschliche Nutzung	2,6	46,3
Fisch für Nahrungszwecke (auf Ebene NPP)	2,0	35,6
Zwischensumme	42,6	758,3
Gesamte NPP-Aneignung		
"Umgeleitete" oder direkt genutzte NPP (s.o.)	42,6	758,3
NPP-Verminderung durch Landschaftsveränderungen (Verminderung der NPP)		
* Umwandlung zu Ackerland	9,0	160,2
* Umwandlung zu Wiesen	1,4	24,9
* Umwandlung in Wüsten	4,5	80,1
* Umwandlung in menschlich genutzte Flächen und Straßen	2,6	46,3
Gesamtsumme	60,1	1069,8

Der Begriff NPP-Aneignung wurde also von Vitousek et al. sehr weit gefaßt, indem z.B. die gesamte NPP von Feldern, Parks, plantagenartigen Forsten und anderen stark menschlich beeinflußten Biotopen einbezogen wurde. Interessant scheint auch, daß die drei Szenarien in der Reihenfolge zunehmender Datenunsicherheit "verschärft" wurden, nicht etwa mit vermutlich steigender ökologischer Signifikanz der Eingriffe (z.B. ist die, wie Vitousek et al. selbst anführen, vermutlich strukturell relativ "harmlose" Fischernte bereits in Szenario 1 enthalten, während biologisch vermutlich sehr bedeutende Eingriffe wie die Umwandlung von natürlichen Biotopen in Felder erst im dritten Szenario berücksichtigt sind).

Wright (1990) stützte sich bei seinen Berechnungen im wesentlichen auf dieselben Datengrundlagen wie Vitousek et al., verwendete aber eine etwas abweichende Definition von "menschlicher Aneignung von NPP":

- Wright berücksichtigte keine kurzfristigen Biomasseverluste, z.B. die Biomasseverluste bei der Holzbringung, durch Wanderfeldbau etc., sondern nur solche Eingriffe, die eine langfristige Verminderung der für wildlebende Arten verfügbaren NPP zur Folge haben.
- Außerdem berücksichtigte er nicht die gesamte NPP der anthropogenen Grasländer, sondern nur die Differenz zwischen potentieller natürlicher NPP auf diesen Flächen und aktuell im System verbleibender NPP.

Tabelle 3: Menschliche Aneignung der weltweiten Nettoprimärproduktion nach Schätzung von Wright (1990) in EJ und % der potentiellen NPP

	NPP-Aneignung	
	EJ	% NPP ₀
Futterkonsum der Nutztiere	64	2,3
Habitatzerstörung		
* Ackerbau	430	15,4
* Städte, Verkehrsflächen etc.	50	1,8
Habitat-Degradierung		
* Umwandlung von Wäldern zu Weideland	25	0,9
* Wüstenbildung	81	2,9
* Weniger produktive Sekundärbiotope	6	0,2
Summe	656	23,5

Die Unterschiede zwischen den beiden Arbeiten können praktisch vollständig durch die verschiedenen Definitionen erklärt werden. Wird die Umwandlung von Wäldern zu sekundärem Grasland als vollständige Aneignung der NPP auf den betreffenden Flächen gewertet (wie bei Vitousek et al.), dann steigt die Gesamtsumme von 656 auf 799 EJ. Durch eine Berücksichtigung der Biomasseverbrennung, der Biomasseverluste bei der Holzernte sowie der anderen "kurzfristigen" Biomasseeffekte ergibt sich fast die gleiche Summe wie bei Vitousek et al..

Der theoretische Hintergrund der ökologischen Bedeutung menschlicher NPP-Aneignung

Pflanzliche Nettoprimärproduktion ist – abgesehen von minimalen chemosynthetisch fixierten Energiemengen und von Mikroorganismen, die fossile Energieträger abbauen können – die einzige Quelle von Stoffwechselenergie, die heterotrophen Organismen zur Verfügung steht. Die anthropogene "Umleitung" von (weltweit) 20–40% der natürlichen NPP ist somit jedenfalls ein massiver Eingriff in den natürlichen Energiefluß der Biosphäre und ist mit beträchtlichen Veränderungen der Lebensbedingungen aller natürlichen Tier- und Pflanzenarten verbunden:

"Homo sapiens is only one of perhaps 5-30 million animal species on Earth (...), yet it controls a disproportionate share of the planet's resources." (Vitousek et al. 1986, S. 368)

Im folgenden werden anhand der Literatur einige theoretische Überlegungen zur ökologischen Bedeutung dieses Eingriffs angestellt.

Die trophische Struktur von Lebensgemeinschaften

Während die Pflanzenökologie sich anfangs vor allem mit der pflanzensoziologischen Fragen beschäftigte,² begann man in den zwanziger Jahren, funktionelle Beziehungen innerhalb von Biozönosen zu untersuchen. Zu dieser Zeit prägte der englische Ökologe C. Elton die Begriffe "Nahrungskette" und "Nahrungsnetze" und bahnte mit diesem Konzept den Weg zur funktionalistischen Energiefluß-Ökologie mit ihrer Unterscheidung von Primärproduzenten, Konsumenten erster Ordnung (Herbivoren), zweiter, dritter ... Ordnung (Carnivoren 1., 2.,... Ordnung) und Destruenten (Ricklefs 1990). Im folgenden werden neuere Theorien zum Zusammenhang

² Während F.E. Clements eine holistische Vorstellung von der Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften vertrat, argumentierte H.A. Gleason für ein individualistisches Konzept. Nach wie vor gibt es Diskussionen zwischen den Vertretern beider Auffassungen (siehe z.B. Moore 1990, Auerbach & Shmida 1993, Barbour et al. 1987, Levin 1988); die individualistische Auffassung Gleason's scheint sich inzwischen weitgehend durchgesetzt zu haben (Ricklefs 1990).

zwischen Primärproduktion und Trophiestruktur von Ökosystemen zusammenfassend dargestellt.

Das Interesse an der Untersuchung von Nahrungsnetzen wurde stimuliert durch den berühmten Aufsatz "Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?" von G.E. Hutchinson (Am. Nat. 93 (1959), 145-159). Darin stellte er unter anderem die Hypothese auf, daß die Länge von Nahrungsketten durch energetische Beschränkungen limitiert werde. Ein wichtiger Strang der ökologischen Forschung, vor allem unter dem Einfluß von R.H. MacArthur in der Tradition von Lotka, Volterra, Gause und anderen, beschäftigte sich in der Folge mit Untersuchungen zur Struktur von Nahrungsnetzen. Die Ökologen dieser "Schule" befaßten sich vor allem mit "bottom up"-Ansätzen: Konkurrenz und andere Interaktionen wurden zur Erklärung der Struktur von Biozönosen herangezogen. In gewisser Weise waren die Lotka-Volterra-Gleichungen paradigmatisch für diesen Ansatz - Energieflußüberlegungen wurden von den Vertretern dieser Tradition weniger berücksichtigt (Brown 1981). Im Gegensatz dazu beschäftigte sich die Vertreter der holistisch orientierten "Odum-Schule" im wesentlichen nur mit ökologischen Makroparametern, interessierte sich aber kaum für die Elemente der Ökosystem-Komponenten, die sie untersuchten (Brown 1981, Trepl 1983). Über die für diese Arbeit besonders interessanten Zusammenhänge zwischen Energiefluß und Struktur von Lebensgemeinschaften wurde daher wenig geforscht. Die mir bekannten vorliegenden Arbeiten sollen im folgenden diskutiert werden.

Die Auswertung einer großen Anzahl³ empirischer Untersuchungen verschiedener Nahrungsnetze führte zur Aufstellung einer Reihe empirischer Regeln für die trophische Struktur von Nahrungsnetzen (Briand & Cohen 1984, Cohen 1977, Cohen 1988, Cohen 1989b, Pimm *et al.* 1991, Sugihara *et al.* 1989; man beachte, daß im folgenden von trophischen Arten⁴ die Rede ist):

Nahrungsketten sind kurz und bestehen üblicherweise aus weniger als fünf Trophiestufen; längere Nahrungsketten (mehr als 8 bis 9 Trophiestufen) sind sehr
selten.

³ Cohen verwendete Daten aus rund 100 Nahrungsnetzen, Sugihara *et al.* untersuchten zusätzlich 60 invertebratendominierte Nahrungsnetze.

⁴ Trophische Spezies: Organismen, die sowohl in bezug auf Jäger, als auch auf Beute übereinstimmen. Eine trophische Spezies kann aus einer oder mehreren "natürlichen" Arten bestehen (Cohen 1988).

- Die Anzahl der Beziehungen in einem Nahrungsnetz (d.h. A frißt B) ist etwa doppelt so groß wie die Anzahl der trophischen Spezies.
- Das Verhältnis von basalen Arten (Primärproduzenten), intermediären Arten (Arten, die sowohl andere Arten fressen, als auch gefressen werden) und Gipfelräubern (Arten, die andere Arten fressen, selbst aber nicht Beute sind) ist etwa konstant ein Viertel zu zwei Viertel zu ein Viertel.

Diese Beziehungen sind nicht nur unabhängig von der Anzahl der Arten im Nahrungsnetz (Cohen 1988), sondern bis zu einem gewissen Grad auch davon, wie "fein- oder grobkörnig" die trophische Aggregation erfolgte, d.h. wie stark verschiedene Gruppen zu einheitlichen Kategorien zusammengefaßt wurden. Sie sind damit bis zu einem gewissen Grad robust gegenüber Inkonsistenzen bei der Datensammlung (Sugihara et al. 1989). Briand (1983) fand allerdings, daß es beträchtliche Abweichungen von diesen Regeln (speziell von der dritten) geben kann, und daß die Konnektanz (Anzahl der tatsächlichen Beziehungen im Netz im Vergleich zu den möglichen Beziehungen) signifikant von der Häufigkeit von Störungen abhängt. Darüberhinaus konnte er zeigen, daß es die Struktur von Nahrungsnetzen vom Habitattyp abhängt.

Während es zahlreiche Untersuchungen über die Struktur von Nahrungsnetzen gibt, sind, wie schon aufgrund der von Brown (1981) konstatierten Spaltung der Ökologie in die zwei oben geschilderten Lager zu erwarten, Studien zum Zusammenhang energetischer Faktoren mit der Biozönosestruktur seltener (Cohen 1989a). McNaughton et al. (1989) untersuchten die Korrelation zwischen der oberirdischen NPP einerseits und verschiedenen energetischen Meßgrößen (Biomasse, Konsumption, Netto-Sekundärproduktion) von Herbivoren andererseits für eine große Zahl von Ökosystemen (Wüsten, Tundren, verschiedene Typen von Grasländern, Wäldern und Salzmarschen). Die oberirdische NPP der untersuchten Ökosysteme variierte zwischen 0,125 und 29 MJ.m⁻².a⁻¹. Es zeigte sich, daß NPP und Netto-Sekundärproduktion (NSP) direkt proportional sind: Die NSP beträgt etwa 1/1000 der NPP. Sowohl Herbivoren-Biomasse als auch ihre Konsumption sind hingegen proportional zu einer Potenz der NPP (NPPX, x > 1 signifikant). Obwohl NSP nicht passiv von der NPP kontrolliert wird, sondern die Konsumenten die Primärproduzenten massiv beeinflussen (Carpenter & Kitchell 1988, Naiman 1988), erscheint die NPP somit als "principal integrator and indicator of functional processes in food webs" (McNaughton et al. 1989, S. 142). Sowohl diese funktionellen, als auch die strukturellen Zusammenhänge wurden im wesentlichen nur deskriptiv untersucht. Allgemeine, mechanistische Modelle für die Energetik von Nahrungsketten gibt es bisher noch nicht (Cohen 1989a).

Erst in neuerer Zeit wurden Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen verfügbarer Energie (NPP) und Länge der Nahrungskette publiziert. Die Begrenzung der Länge von Nahrungsketten wird mit drei verschiedenen Hypothesen erklärt (Yodzis 1984). Von G.E. Hutchinson stammen die "Energieflußhypothese" und die "Körpergrößenhypothese", von Pimm & Lawton (1977) eine "Nahrungskettenlänge-Stabilitätshypothese". Nach der Energieflußhypothese wird die Länge der Nahrungsketten von der Verfügbarkeit von Energie begrenzt: Da die Nettoproduktion auf der trophischen Ebene n+1 höchstens 10% der Energie der Ebene n beträgt – tatsächlich ist sie im allgemeinen viel geringer -, können Nahrungsketten offenbar nicht sehr lang werden. Daß der Energiefluß letztlich die Länge von Nahrungsketten begrenzt ist also klar. Das bedeutet allerdings noch nicht, daß es nicht andere Faktoren gibt, die unter tatsächlichen ökologischen Bedingungen stärker wirksam sind, sodaß thermodynamische Begrenzungen gar nicht erst zum Tragen kommen. Die Körpergrößenhypothese beruht auf der Beobachtung, daß Räuber meist größer sind als ihre Beute - physikalische Beschränkungen der Körpergröße würden daher die Nahrungskettenlänge limitieren. Die Stabilitätshypothese beruht auf theoretischen Untersuchungen, die die begrenzte Länge von Nahrungsketten mit der Analyse mathematischer Modelle von Nahrungsnetzen erklärt: Modell-Nahrungsketten sind umso instabiler, je länger sie sind, d.h. je länger die Nahrungsketten, desto restriktivere Annahmen sind nötig, um ein (mathematisches) Gleichgewicht herbeizuführen Pimm & Lawton 1977, Pimm 1980). Eine biologische Interpretation dieser Hypothese lautet: Je höher die trophische Ebene einer Art (d.h. je länger die Nahrungskette), desto länger brauchen ihre Beutetiere, um sich von Störungen, Katastrophen etc. zu erholen. Je länger die Nahrungskette, desto geringer die "resilience" (Elastizität), desto instabiler und damit unwahrscheinlicher sind sie (Pimm et al. 1991).

Briand & Cohen (1987) zeigten in einer Analyse von 38 Nahrungsnetzen, für die Energieflußdaten verfügbar waren, daß bei diesen kein nachweisbarer Zusammenhang zwischen Energiefluß und Länge der Nahrungsketten in einer Biozönose bestand. Der Untersuchung wurden jedoch methodische Mängel vorgeworfen, so wurden etwa nach Ansicht von Moore et al. (1989) Primärproduzenten und verschiedene Gruppen von Konsumenten in der von Briand und Cohen verwendeten Li-

teratur inkonsistent definiert – ein Vorwurf den auch Briand & Cohen (1989) nicht völlig entkräften konnten. Yodzis (1984) konnte hingegen zeigen, daß Ectothermen-Nahrungsketten signifikant länger waren als Endothermen-Nahrungsketten. Da Ectotherme die Nahrung wesentlich effizienter in Sekundärproduktion umsetzen, unterstützt dieses Ergebnis die Energieflußhypothese. Darüberhinaus konnte Yodzis zeigen, daß die von ihm untersuchten Daten über Nahrungsnetze nicht mit der Körpergrößenhypothese und der Stabilitätshypothese vereinbar waren. Einschränkend muß allerdings bemerkt werden, daß für alle diese Untersuchungen die Datenbasis noch relativ gering ist, da zu wenige Nahrungsnetze für derartige Analysen in ausreichender Form quantitativ beschrieben wurden. Jenkins et al. (1992) zeigten einer experimentellen Untersuchung, daß sowohl Energiefluß als auch die begrenzte Stabilität die Länge von Nahrungsketten limitieren können. Es erscheint daher durchaus möglich, daß mehrere Faktoren die Länge von Nahrungsketten limitieren; die relative Bedeutung dieser Faktoren scheint jedoch derzeit weitgehend unklar zu sein.

Unter zusätzlichen Annahmen über die Herbivoren und Carnivoren (im wesentlichen: Einschränkung auf größere Wirbeltiere) ist es möglich, Modelle zu erstellen, die Aussagen über die trophische Struktur in Abhängigkeit von der Primärproduktion pro Flächeneinheit erlauben (Oksanen 1990). Demnach ergeben sich entlang eines Gradienten der Primärproduktion drei Typen von Nahrungsketten: In Biotopen mit extrem geringer NPP ist die Energiedichte zu gering, um ständige Herbivorenpopulationen aufrecht erhalten zu können. In Biotopen mittlerer NPP (bis ca. 12,5 MJ.m⁻²·a⁻¹) sagt das Modell eine hohe Bedeutung von Herbivorie voraus, da einerseits die Energiemenge ausreicht, ständige Herbivorenpopulationen aufrechtzuerhalten, andererseits diese Herbivorenpopulationen zu klein sind, um bedeutende ständige Carnivorenpopulationen zu ernähren. Oberhalb dieser Grenze sagt das Modell drei- bzw. mehrstufige Nahrungsketten voraus, in denen die Dichte der Herbivoren von den Carnivoren reguliert wird und die Bedeutung der Herbivorie für die Konkurrenzbedingungen zwischen den Pflanzen erheblich vermindert ist. Das Modell ist aufgrund seiner Annahmen im wesentlichen auf herbivore Wirbeltiere beschränkt und trifft eher restriktive Annahmen in bezug auf die Carnivoren. Im Zusammenhang mit Überlegungen zur evolutionär stabilen Strategie (ESS) von Pflanzen bei unterschiedlichen Niveaus an Herbivorie kann dieses Modell den Übergang der Wuchsformen von sehr unproduktiven Biotopen zu mäßig produktiven, stark vom Fraßdruck geprägten Grasländern zu hochproduktiven Wäldern erklären (Oksanen 1990).

Zusammenfassend ergeben sich aus dieser Analyse folgende Schlüsse: Überzeugende allgemeine Theorien über die Zusammenhänge zwischen der Verfügbarkeit pflanzlich produzierter Energie (NPP) und der Struktur von Nahrungsnetzen sind nicht verfügbar. Die empirischen Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Energiefluß und Nahrungskettenlänge liefern derzeit noch widersprüchliche Ergebnisse; ein Einfluß der Menge an verfügbarer Energie auf die Länge der Nahrungsketten erscheint jedoch angesichts neuerer Untersuchungen (Jenkins et al. 1992) wahrscheinlich. Unter Einschränkung der Herbivoren und Carnivoren auf Wirbeltiere kann man Modelle aufstellen, die einen massiven Einfluß der pro m² verfügbaren NPP auf die Struktur der Nahrungsnetze plausibel machen (Oksanen 1990). Obwohl eine Reihe empirischer Untersuchungen belegt, daß sowohl intermediäre Arten als auch Gipfelräuber die Primärproduktion stark beeinflussen können, erscheint es gerechtfertigt, die NPP als einen wichtigen Indikator für funktionelle Prozesse in Ökosystemen zu werten.

NPP und Biodiversität

Die Biodiversität (biodiversity, biologische Vielfalt) ist eines wichtigsten Forschungsgebiete in der Ökologie. Biodiversität ist nicht nur eines der allgemeinen Merkmale, mit denen Biozönosen charakterisiert werden können (Ricklefs 1990), sie ist auch eine der wichtigen, wenn nicht sogar die wichtigste Zielgröße des Naturschutzes (Wilson 1988a, Ehrlich & Daily 1993, Myers 1993, Wolf 1987, Alpert 1993 u.v.a.), denn: "measures of diversity are frequently seen as indicators of the wellbeing of ecological systems" (Magurran 1988, S. 1). Welche Faktoren die biologische Vielfalt von Biozönosen bestimmen, ist eine der meistdiskutierten Fragen der Systemökologie; ein diesbezüglicher Konsens in der "scientific community" scheint in weiter Ferne zu liegen (Ricklefs 1990).

Obwohl scheinbar ein einfaches Konzept, ist Biodiversität nicht leicht zu definieren. Sie besteht aus zwei Komponenten: Der Artenzahl und der relativen Abundanz⁵ der anwesenden Arten (Barbour *et al.* 1987). Die Biodiversität kann angegeben werden als Artenvielfalt (Anzahl der vorhandenen Arten), durch eine Beschreibung ihrer

⁵ Anzahl an Organismen (in diesem Fall: einer Art) in bezug auf eine Flächen- oder Raumeinheit.

relativen Abundanz oder mit Hilfe einer Meßgröße, die beide Komponenten enthält. Daher gibt es eine große Anzahl verschiedener Meßgrößen für die Biodiversität (Magurran 1988), deren Aussagekraft teilweise problematisch erscheint (Hurlbert 1971). Die folgende Diskussion wird sich vor allem auf die Artenvielfalt beziehen.

Wesentlich wird in der weiteren Diskussion jedoch eine andere Unterscheidung sein, die von R. Whittaker (1960) eingeführt wurde. Als α -Diversität (lokale D.) bezeichnet man die Vielfalt eines kleinen Untersuchungsgebietes bzw. eines relativ einheitlichen Habitats, als γ -Diversität (regionale D.) hingegen die Vielfalt einer größeren Region. Die β -Diversität ist ein Maß für den Unterschied im Artenbestand zwischen zwei unterschiedlichen Habitaten einer Region. Daher gilt (Ricklefs 1990):

 γ -Diversität = α -Diversität . β -Diversität

und

 β -Diversität = γ -Diversität / α -Diversität.

Das größte Problem bei der praktischen Ermittlung dieser abgeleiteten Diversitätsmaßzahlen ist eine geeignete Definition der Habitattypen einer Region (Magurran 1988). Bei einer Zunahme der gesamten Artenzahl (z.B. entlang des Diversitätsgradienten von arktischen zu polaren Regionen) nimmt im allgemeinen sowohl die α -Diversität, als auch gleichzeitig die β -Diversität zu (Ricklefs 1990).

Die Frage nach den Bestimmungsgrößen der Artenvielfalt ist deshalb so schwierig, weil sie von Faktoren abhängen kann, die auf vielen verschiedenen räumlichen und zeitlichen Ebenen wirksam sind (Brown & Maurer 1987). Als wichtige Faktoren gelten z.B. lokal und in vergleichsweise kurzen Zeiträumen wirksame Beziehungen zwischen Organismen (Konkurrenz, Räuber-Beute-Beziehungen, Migrationen etc.), klimatische, geographische, geologische und andere abiotische Faktoren ebenso wie langfristige, in evolutionären Zeiträumen wirksame Prozesse, z.B. Entstehung neuer Arten, Lebensformen etc. Andere für wichtig gehaltene Einflußfaktoren, wie z.B. Intensität und Häufigkeit von Störungen, können viele verschiedene Ursachen, verschiedenes Ausmaß in bezug auf Fläche, Zeitdauer etc. haben. Die Erklärung der Regulierung der Biodiversität verlangt daher die Integration theoretischen und praktischen Wissens aus zahlreichen Gebieten der Ökologie und der Evolutionsfor-

schung. Die umfangreiche Literatur zur Frage der Regulierung der Biodiversität ist reich an Auseinandersetzungen, die oft von Mißverständnissen über die geeignete räumliche und zeitliche Skala der diskutierten Phänomene herzurühren scheinen. Nach Meinung von Brown (1981) sind die wesentlichsten Ursachen für den derzeit noch unzureichenden Wissensstand in diesem Bereich die Zersplitterung der Ökologie (siehe voriges Kapitel), die zu starke Konzentration auf bottom up-Ansätze und die Nichtbeachtung von Energiefluß-Gesetzmäßigkeiten als integratives Konzept in der "Evolutionären Ökologie", sowie umgekehrt die Vernachlässigung der Diversitätsproblematik in der Energieflußökologie.

Bottom-up Ansätze

Das Konkurrenzausschlußprinzip von Gause besagt, daß in einem Habitat zwei Arten mit der gleichen ökologischen Nische⁶ nicht gemeinsam existieren können. Die Artenvielfalt sollte daher höher sein, je feiner ein Lebensraum in bezug auf räumliche Strukturelemente (MacArthur 1965), Ressourcenvielfalt etc. strukturiert ist und je enger spezialisiert die ökologischen Nischen der einzelnen Arten sind (Nischenaufteilung). Die höchste Diversität wird erwartet, wenn die Häufigkeit und Intensität von Störungen mittelgroß ist: Bei einem sehr hohes Niveau an Störungen gibt es vermutlich nur wenige angepaßte Arten, bei einem sehr geringen Niveau wirkt das Konkurrenzausschlußprinzip diversitätsvermindernd (Crawley 1986). Ebenso können selektive Herbivorie und andere trophische Interaktionen dem Konkurrenzausschlußprinzip entgegenwirken (Ricklefs 1990). Die Vegetationsdynamik selbst kann zu einer Strukturierung des Lebensraumes führen: Natürliche Wälder bestehen aus einem "Flickwerk" verschiedener Sukzessionsstadien, die entstehen, wenn große Bäume nach Ablauf ihrer Lebenszeit absterben und umstürzen und somit Flecken schaffen, auf denen eine neue Sukzession ablaufen kann (Shugart 1984, Perestrello de Vasconcelos & Zeigler 1993, Levine et al. 1993). Während früher in der ökologischen Forschung eher die Untersuchung der regelmäßigen, "ungestörten" Abläufe (Sukzession, Klimax) im Vordergrund stand, geht derzeit der Trend eher dazu, Ökosysteme als Mosaik verschiedener patches zu sehen und die patch dynam-

Ökologische Nische im Sinn von G.E. Hutchinson: Nischenraum, innerhalb dessen eine Art leben kann; d.h. ein n-dimensionales Hypervolumen aufgespannt von Gradienten ökologischer Faktoren, innerhalb dessen die Art überleben kann. Man unterscheidet die fundamentale ökologische Nische (innerhalb derer die Art überlebensfähig ist) und die realisierte ökologische Nische (die eine Art unter Konkurrenzbedingungen in einem Ökosystem tatsächlich realisiert).

ics (wörtlich: "Flecken-Dynamik") als Normalfall, nicht als "Störung", zu betrachten und zur Erklärung ökologischer Phänomene heranzuziehen (Pickett & White 1985).

David Tilman hat ein mikroökonomisches Modell (ein System von Differenzialgleichungen) in der Pflanzenökologie angewendet, das imstande ist, die Möglichkeit der Koexistenz von Pflanzenarten, die um mehrere Ressourcen konkurrieren, zu erklären bzw. die dafür notwendigen Voraussetzungen zu analysieren (Tilman 1980, Tilman 1986). Es untersucht die Bedingungen, unter denen mehrere Arten in einem Habitat gemeinsam existieren können und soll im folgenden in stark vereinfachter Form geschildert werden. Angenommen, eine Art braucht zur Aufrechterhaltung einer stabilen Population ein Mindestniveau an Verfügbarkeit der Ressourcen R1 und R2 (strichlierte Linie in Abb. 2a), dann wächst sie ideal bei einem bestimmten Verhältnis von R1 zu R2, links von dieser Linie wird sie von R1 limitiert, rechts davon von R2 (Abbildung 2a). Sind zwei Arten A und B vorhanden, die sich in dem Verhältnis von R1 und R2 unterscheiden, das sie benötigen, so können zwei Fälle auftreten: Entweder das vorliegende Verhältnis der Ressourcen R1 und R2 ist so, daß eine Art einen klaren Konkurrenzvorteil hat (A oder B gewinnt), oder es ist eine Koexistenz von A und B möglich (Abbildung 2b). Dies läßt sich für viele Arten zeigen, deren optimales Verhältnis von R1 und R2 sich unterscheidet: Es gibt jeweils Gebieten, in denen eine Art überlegen ist und solche, in denen zwei Arten koexistieren. Nimmt man nun an, daß innerhalb eines Habitats (graue Kreise in Abbildung 2c) die Ressourcenverfügbarkeit variiert, dann sagt dieses Modell voraus, daß "mäßig ressourcenarme" Habitate (Habitat 1: alle vier Arten koexistieren) die Koexistenz von mehr Arten erlauben sollten als Habitate mit einer höheren Ressourcenverfügbarkeit (Habitat 2, 3: höchstens zwei Arten koexistieren). Daraus ergibt sich eine "Höckerkurve" für die Artenvielfalt entlang eines Ressourcengradienten (Abbildung 2d).

Eine derartige Beziehung wurde auch an etlichen Beispielen statistisch bestätigt: Die pflanzenartenreichsten Präriebiozönosen kommen in mäßig trockenen Gegenden vor, die pflanzenartenreichsten Regenwälder in Costa Rica sind mäßig P- und K-arm (Tilman 1986), der Artenreichtum an höheren Pflanzen in Australien war in mäßig P-armen Biotopen am höchsten (Beadle 1966), Magerwiesen sind artenreicher als Fettwiesen etc. Aufgrund der empirischen Regeln über die Struktur von Biozönosen (siehe voriges Kapitel) wäre zu erwarten, daß der gesamte Artenreichtum mit der Anzahl der Pflanzenarten zunehmen sollte. Die "Höckerhypothese" wurde auch in der Tierökologie angewandt, so z.B. bei tropischen Gänsen (Andersen 1992). Die

meisten Untersuchungen können jedoch nicht die beobachteten Diversitätsmuster kausal anhand der Theorie von Tilman erklären, sondern stellen bloße Korrelationen dar. Es wurde anscheinend nicht untersucht, ob die beobachteten Muster nicht durch andere Faktoren erklärt werden können.

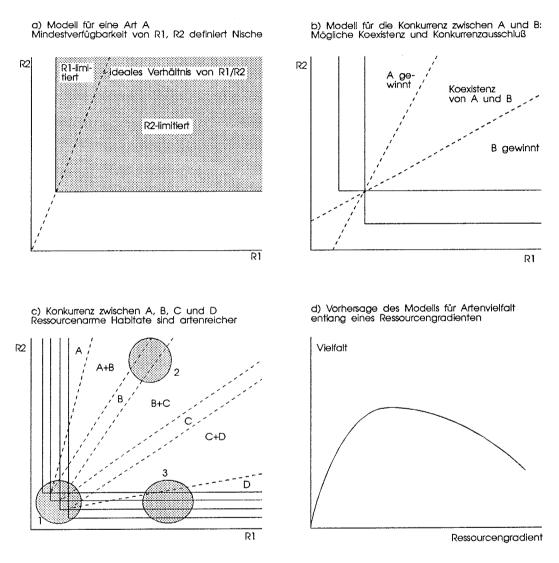


Abbildung 2: Modell für Koexistenz und Konkurrenzausschluß in Habitaten entlang von Ressourcengradienten R1 und R2 und Vorhersage des Modells für die Artenvielfalt entlang eines Ressourcengradienten (nach Tilman 1986, verändert)

Obwohl das skizzierte Modell Variationen des Artenreichtums innerhalb eines bestimmten Habitattyps gut erklären kann, scheint es wenig geeignet, die großräumigen Muster der Artenvielfalt – hohe Artenvielfalt in den Tropen, abnehmende Artenvielfalt zu den Polen hin – vorherzusagen: Die NPP ist offensichtlich in den Tropen wesentlich höher als etwa in den gemäßigten Breiten – also sollten die "mäßig ressour-

cenarmen" Systeme in den gemäßigten Breiten zumindestens in bezug auf Tierarten artenreicher sein, was offenbar nicht der Fall ist. Darüber hinaus verwendet das Modell nur eine Bestimmungsgröße, die Konkurrenz, zur Erklärung der Artenvielfalt – es gibt aber noch viele andere wesentliche Faktoren. Allgemeine, kausalanalytische Modelle, die die Biodiversität explizit mit der Struktur der Biozönose und mit der Populationsdynamik der in ihr lebenden Arten in Verbindung bringen fehlen hingegen trotz jahrzehntelanger Forschungen nach wie vor – Barbault & Hochberg (1992) fordern daher, derartige Fragen zu einem Schwerpunkt des Internationalen Biosphäre–Geosphäre–Forschungsprogramms (IGBP) zu machen. Es erscheint aber zweifelhaft, ob es mit derartigen bottom–up–Strategien überhaupt möglich ist, in der Frage der Biodiversität substanzielle Fortschritte zu machen:

"A brief examination of the history of science suggests that success in the understanding complex systems usually comes from dealing with them on their own terms, taking them apart from the top down, inducing the processes underlying their organization from the patterns in the relationships of the components to each other. The alternative approach of trying to recreate the entire system by assembling the components rarely works because, if the system is really complex, there is an overwhelming number of possibilities" (Brown 1981, S. 880).

Im folgenden werden daher Ansätze beschrieben, die sich nicht so sehr mit den interspezifischen Phänomenen – Räuber-Beute-Beziehungen, Konkurrenz etc. – auseinandersetzen, sondern versuchen, "Kapazitätsregeln" (Brown 1981) für die Regulierung der Biodiversität von ganzen Biozönosen in Abhängigkeit von Merkmalen der Umwelt, die auf Lebewesen wirken (vor allem Fläche und Energiefluß) zu untersuchen.

Die Artenzahl-Arealkurve

Eines der bis heute einflußreichsten Konzepte für die Regulierung der Artenvielfalt stammt aus der Insel-Biogeographie (MacArthur & Wilson 1967). MacArthur & Wilson argumentierten, daß die Anzahl der Arten auf Inseln eine Art Fließgleichgewicht aus einwandernden Arten und aussterbenden Arten darstellt. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein einwandernder Organismus zu einer neuen Art gehört, ist umso kleiner, je mehr Arten bereits auf einer Insel vorhanden sind – je höher die Anzahl an Arten auf der Insel, desto geringer ist daher die Einwanderungsrate neuer Arten.

Umgekehrt wird angenommen, daß lokale Prozesse, z.B. das Konkurrenzausschluß-prinzip, dafür verantwortlich sind, daß die Aussterberaten umso höher sind, je mehr Arten auf der Insel anwesend sind. Die beiden Kräfte wirken entgegengesetzt und führen zu einem Gleichgewicht zwischen Immigration und Aussterben (siehe Abbildung 3).

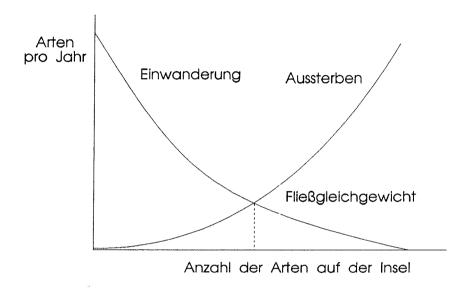


Abbildung 3: Prinzip des Gleichgewicht-Modells für die Anzahl der Arten auf einer Insel von MacArthur & Wilson (1967)

Da es plausibel ist, daß Populationen umso eher aussterben, je kleiner sie sind, sollten kleine Inseln höhere Aussterberaten – und somit eine geringere Artenvielfalt – aufweisen als große Inseln. Ebenso sagte die Theorie voraus, daß Inseln weitab vom nächsten Festland (bzw. der nächsten großen Insel) geringe Einwanderungsraten und somit eine geringere Artenvielfalt aufweisen sollten. Diese Vorhersagen der Theorie konnten auf zahlreichen Inseln verifiziert werden (MacArthur 1965, MacArthur & Wilson 1967).

Diese Ergebnisse verstärkten die schon vorher verbreitete Vorstellung, daß es einen "Sättigungswert" für die Artenvielfalt einer Region gibt, der durch lokale Interaktionen zwischen Arten – vor allem durch das Konkurrenzausschlußprinzip von Gause – bestimmt wird: Die Anzahl der Arten ist in einem Fließgleichgewicht vorstellen, bei dem die Anzahl der in einer Zeitspanne neu hinzugekommenen Arten gleich groß ist wie die Anzahl der gleichzeitig ausgestorbenen Arten (siehe z.B. MacArthur 1965). Der Sättigungswert selbst kann von physikalischen Bedingungen, der Ressourcenvielfalt, biotischen Interaktionen, der Variabilität von Umweltbedingungen und

möglicherweise noch anderen Faktoren abhängen. Dieses Konzept steht einem historischen Konzept gegenüber, demzufolge die Artenzahl einer Region mit der Zeit beständig und ohne Grenzwert ansteigt (solange nicht große Änderungen der Randbedingungen eintreten).

Die Theorie der Insel-Biogeographie von MacArthur und Wilson unterstützte eine etwa seit der Jahrhundertwende bekannte Hypothese über eine wesentliche Bestimmungsgröße der Artenvielfalt: die Artenzahl-Areal-Theorie, die auch als "Arten-Arealkurve" (species-area curve, species-area hypothesis) bekannt ist. Demnach hängt die Anzahl der Arten (S) von der Fläche (A) ab: Je größer die Fläche, desto mehr Arten leben auf ihr, dh. S = f(A), f'>0. Es gibt mehrere mathematische Funktionen, die verwendet werden um diesen Sachverhalt zu beschreiben, am häufigsten verwendet wird eine Funktion der Form

$$S = C.A^X$$

mit C, x als durch Regressionsrechnungen bestimmte Konstanten, wobei erfahrungsgemäß etwa x = 0.25 gilt. Je nach den Umständen kann x schwanken, liegt aber meistens im Intervall 0,15 < x < 0,40 (Wilson 1988b, Connor & McCoy 1979). Diese Form der Arten-Arealkurve kann durch $\log S = \log A + c$ approximiert werden dies ist die in der Praxis häufigste, weil einfach in Regressionsrechnungen zu behandelnde Form der Arten-Arealkurve. Über die mathematische Formulierung der Arten-Arealkurve gab es beträchtliche Diskussionen in der theoretischen ökologischen Literatur (insbesondere über die Frage der Verknüpfung bestimmter Formen der Arten-Arealkurve mit Abundanzmodellen, siehe Wright 1988, Connor & McCoy 1979). Eine sinnvolle biologische Interpretation der Parameter scheint bisher jedoch nicht gefunden worden zu sein; vielmehr scheint es besser, sie als statistische Parameter aus Regressionsrechnungen zu betrachten. Welche Funktion am besten zu den Daten paßt, sollte im Einzelfall statistisch ermittelt werden - es gibt keine mathematische Formulierung, die von vorneherein überlegen ist. Die weite Verbreitung der Formulierung log S = log A + c erklären Connor & McCoy (1979) durch die bekannte Eigenschaft einer log-log-Skala, aus praktisch jeder Funktion eine gerade Linie zu machen und so eine gute Anpassung der Funktion an die Daten zu suggerieren.

Es gibt drei Erklärungen für die Arten-Arealkurve, die vermutlich alle bis zu einem bestimmten Grad zutreffen: Erstens, daß größere Areale im allgemeinen eine größere Vielfalt an Habitaten beinhalten. Je mehr verschiedene Habitate, desto mehr Arten sind zu erwarten. Zweitens können auch in gleichförmigen Arealen größere Flächen größere Populationen erhalten; da größere Populationen weniger häufig aussterben, sollte nach der Gleichgewichtstheorie die Artenzahl größer sein (beide Hypothesen zusammen bildeten die Grundlage der Arbeiten von MacArthur & Wilson zur Insel-Biogeographie). Drittens wird unterstellt, daß die Arten-Arealbeziehung ein Artefakt der verwendeten Sammeltechniken sei: Je größer die Fläche, desto größer die Anzahl der gesammelten Organismen und desto größer auch die Artenvielfalt. Auch wenn es wenig wahrscheinlich scheint, daß die dritte Hypothese alle Arten-Arealkurven erklärt, könnte es in Einzelfällen doch zutreffen. Eine analytische Trennung der beiden erstgenannten Effekte scheint bisher nicht gelungen zu sein (Connor & McCoy 1979). Ein Beispiel für Arten-Arealkurven von D.H. Wright ist in Tabelle 4 zitiert: Er stellte eine statistisch signifikante Beziehung zwischen der Fläche der Kontinente und der Anzahl ihrer Arten von Angiospermen, Schmetterlingen, Landvögeln und Landsäugetieren her (Wright 1987).

Tabelle 4: Ergebnisse einer Regressionsanalyse zwischen Fläche (in 10^6 km^2) und Artenzahl bei Angiospermen, Schmetterlingen, Landvögeln und Landsäugetieren (S = Artenzahl, A = Fläche, signifikant auf 5%-Niveau; Quelle: Wright 1987)

Angiospermen:	$\log S = 3.78 + 0.512 \log A$
Schmetterlinge:	$\log S = 2,09 + 0,864 \log A$
Landvögel:	$\log S = 2,35 + 0,595 \log A$
Land-Säugetiere	$\log S = 2.01 + 0.478 \log A$

Auch wenn die Arten-Arealtheorie nicht nur häufig bestätigt, sondern auch an zahlreichen Beispielen widerlegt wurde, wird ihr heuristischer Wert hoch eingeschätzt (Brown 1981). Dafür sind drei Merkmale dieser Theorie verantwortlich: *Erstens*, sie ist ein Equilibrium-Modell der Diversität, d.h., sie beharrt auf einer ökologischen (und nicht historischen) Erklärung der weltweiten Diversitätsmuster, *zweitens* ist die Artenvielfalt expliziter Bestandteil des Modells, und *drittens* ist sie empirisch leicht testbar (im Gegensatz zu vielen Konkurrenzmodellen, deren Parameter in der Praxis kaum meßbar sind).

Die Artenzahl-Energie-Theorie

Auch wenn die Arten-Arealtheorie ein guter Ausgangspunkt für Biodiversitätstheorien ist, ist sie in vielerlei Hinsicht unzulänglich. "Perhaps the most serious (deficiency of the species-area curve, H.H.) is the failure of the model to consider the biological mechanisms underlying the processes of colonization and extinction" (Brown 1981, S. 883). James H. Brown, sein Schüler D.H. Wright und einige andere Ökologen haben an diesem Punkt angesetzt, und die Arten-Arealtheorie zur Arten-Energie-Theorie erweitert (Brown 1981, Currie & Paquin 1987, Turner et al. 1987, Turner et al. 1988, Wright 1983, Wright 1987, Wright 1990). Eine essentielle Annahme von MacArthur & Wilson (1967) war, daß kleinere Inseln eine höhere Aussterberate haben sollten als große. Die Vertreter der Artenzahl-Energietheorie erklären das im wesentlichen durch zwei Prozesse: Je kleiner eine Insel, desto geringer wird sowohl die Diversität an Habitaten sein (also die β-Diversität), als auch die Menge an biologisch verfügbarer Energie, z.B. gemessen als NPP (pro Insel, nicht pro Fläche). In den Worten von Brown (1981, S. 884):

"Darwin's 'struggle for existence' is largely the struggle of all organisms to obtain usable energy that can be used to produce offspring. The more energy is available in usable form, the more organisms and hence, the more species the environment can support."

D.H. Wright (1983) hat die theoretischen Beziehungen zwischen Artenzahl-Areal-theorie und Artenzahl-Energietheorie formal analysiert. Wird die Artenzahl-Areal-kurve als

$$S = C.A^X$$

angeschrieben, so kann die Artenzahl-Energiekurve formal gleich als

$$S = k. E^X$$

geschrieben werden (k, x durch Regression ermittelte Parameter). Ebenso wie die Arten-Arealkurve kann sie natürlich in log-log-Form approximiert werden. Unter

bestimmten Annahmen⁷ kann daraus eine Beziehung zwischen Artenzahl-Arealkurve und Artenzahl-Energiekurve abgeleitet werden (siehe Wright 1983, S. 498), nämlich

 $C = k.r^{X}$

wobei r der Energiefluß pro Flächeneinheit (z.B. NPP.m⁻²) ist. Mit anderen Worten: Produktivere Areale oder Inseln sollten höhere C-Werte, d.h. bei gleicher Fläche eine höhere Artenzahl haben als weniger produktive (Abbildung 4). Diese Möglichkeit hatten schon MacArthur & Wilson (1967, S. 17) angedeutet.

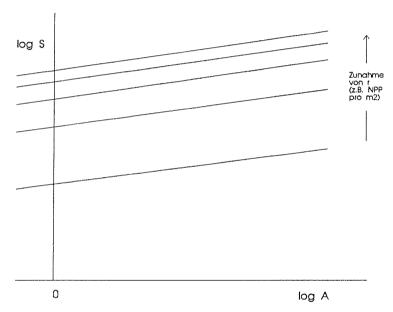


Abbildung 4: Hypothetische Arten-Arealkurven in (log-log-Form) für Inseln, die ähnlich isoliert sind, deren Energiefluß pro m² (r) unterschiedlich ist. Aus Gründen der einfachen Darstellung wurden gleiche x-Werte (Steigung der Geraden) unterstellt (nach Wright 1983, S. 499)

Die Arten-Arealkurven stellen sich daher als Spezialfall der Arten-Energietheorie dar (Wright 1983, Wright 1990): Bei Inseln (bzw. Regionen) gleicher Energiever-fügbarkeit pro Flächeneinheit (J.m⁻²) haben gleich große Inseln einen gleich hohen Energiefluß. Inseln oder Regionen können einen hohen Energiefluß haben, weil ihr Energiefluß pro m² groß ist, oder weil ihre Fläche groß ist. Bei gleich großen Inseln kann der Unterschied im Energiefluß pro m² die unterschiedlichen Artenzahlen er-

⁷ Anzahl der Individuen einer Art (N) ist proportional zur verfügbaren Energie, N = ρ.E, lognormale Abundanzverteilung der Organismen innerhalb einer Art.

klären (Wright 1983). Wright konnte zeigen, daß die gesamte aktuelle Evapo-Transpiration (EAT, eine Maßzahl für die für Pflanzen verfügbare Menge an Sonnenenergie⁸ und damit stark mit der Primärproduktion korreliert, siehe Lieth 1975) auf 24 Inseln 70% der Variation der Angiospermenarten auf diesen Inseln erklären konnte. Die Artenzahl-Energiekurve lautete S = 123.(ges.AET)^{0,62} (siehe Abbildung 5a) – in diesem Fall war die Regression für die Artenzahl-Arealkurve nicht signifikant. In ähnlicher Weise berechnete Wright die Artenzahl-Energiekurve für Vogelarten in Relation zur gesamten NPP. Die Regression ergab eine signifikante Korrelation mit S = 358.NPP^{0,47}, die Regression erklärte in diesem Fall 80% der Variation (siehe Abbildung 5b). Auch in diesem Fall erklärte die Arten-Areal-Regression einen deutlich kleineren Anteil der Varianz der Artenzahlen.

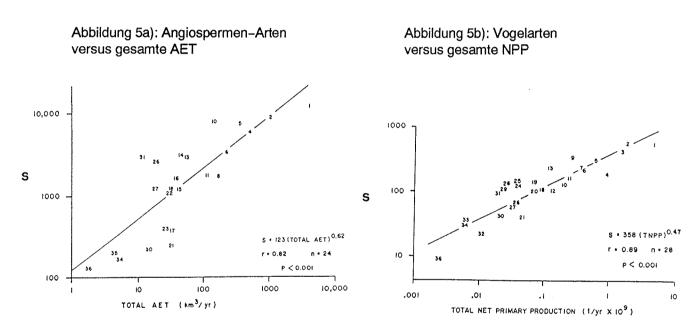


Abbildung 5: Artenzahl-Energiekurven für Inseln: Beziehung zwischen Anzahl an Angiospermenarten und AET (5a) und zwischen Vogelarten und NPP (aus: Wright 1983, S. 501f)

Ähnliche, signifikante Korrelationen konnten für die Beziehung zwischen AET und Artenreichtum bei Bäumen in den USA und Kanada (Currie & Paquin 1987) sowie für den Artenreichtum von Angiospermen, Schmetterlingen, Landvögeln und Landsäugetieren einerseits und NPP andererseits auf den Kontinenten (Wright 1983) hergestellt werden. In einer Studie über die Artenvielfalt der 5902 in Kalifornien leben-

⁸ Die AET mißt die gesamte eintreffende Sonnenenergie, die in Monaten mit einer Durchschnittstemperatur von über 0°C auftritt, korrigiert um die Verfügbarkeit von Wasser.

den Gefäßpflanzen konnten Richerson & Kwei-Lin Lum (1980) zeigen, daß Klimavariable (mittlerer Niederschlag, mittlere Temperatur) einen Großteil der beobachteten Diversitätsmuster (bei einer Unterteilung von Kalifornien in rund 90 Regionen) erklärten. Dabei waren günstige Bedingungen (hoher Niederschlag, optimale Temperatur) mit der höchsten Artenvielfalt korreliert waren. Obwohl die Autoren feststellen, daß ihr Primärproduktionsindex keine zusätzliche Erklärungskraft hat, ist das genau das Ergebnis, das die Arten-Energietheorie vorhersagt, da die NPP stark mit günstigen Klimabedingungen korreliert ist (wie auch aus der Korrelationstabelle zwischen Klimadaten und Primärproduktionsindex hervorgeht). Die Korrelation war wesentlich deutlicher als jene zwischen einem "Habitatsdiversitätsindex" und einem "Klimastabilitätsindex".

Als Argument gegen derartige Korrelationen wurde unter anderem angeführt, daß sie möglicherweise keine Kausalzusammenhänge beschrieben, sondern lediglich "zufällig" korrelierte Faktoren - z.B. Energiefluß und geographische Breite - die Ursache der Korrelation sei. Artenzahl-Energiekurven beruhten demnach auf einem Zirkelschluß (Turner et al. 1987). Turner et al. untersuchten mit Hilfe multivariater Regressionsrechnungen den Zusammenhang zwischen der Artenzahl von Schmetterlingen (Turner et al. 1987) und Vögeln (Turner et al. 1988) einerseits und bestimmten klimatischen und anderen möglichen Einflußgrößen andererseits. Die Variation der Sonnenscheinstunden im Sommer und der Temperatur in den Sommermonaten erklärte rund 80% der Variation in der Artenzahl der Schmetterlinge. Die klimatischen Einflußgrößen blieben statistisch signifikant, auch wenn die geographische Breite in die multivariate Regression einbezogen wurde und konnten einen Teil der von der geographischen Breite unabhängigen Variation der Diversität erklären. Die Regressionen konnten auch einen Teil der jahreszeitlichen Schwankungen in der Diversität erklären. In ihrer Untersuchung der Zusammenhänge zwischen der Diversität von insektivoren Vögeln und klimatischen Einflußgrößen konnten Turner et al. (1988) zeigen, daß die Diversität von Zugvögeln, die nur im Sommer in England waren, ausschließlich mit dem Klima im Sommer korrelierte, während die Diversität von Vögeln, die nur im Winter in England waren nur mit dem Winterklima in Zusammenhang stand. Ganzjährig anwesende Vogelarten konnten mit den Klimadaten von Sommer und Winter statistisch korreliert werden. Die historische Erklärung der Diversität, die eine höhere Diversität in jenen Gegenden vermuten würde, in denen seit dem Rückzug der Gletscher der letzten Eiszeit längere Zeit vergangen ist, wurde als statistisch nicht signifikant zurückgewiesen. Auch die mögliche Erklärung

der Diversität durch eine besondere Vielfalt an Habitaten konnte nicht bestätigt werden.

Ein großer Vorzug der Artenzahl-Energietheorie ist, daß sie eine sinnvolle biologische Erklärung der unterschiedlichen Artenzahl verschiedener Regionen anbieten kann. Während die Fläche als solche, wie schon MacArthur & Wilson (1967) betonten, keinen direkten Einfluß auf Organismen hat, ist die Verfügbarkeit von Stoffwechselenergie für das Überleben von Populationen essentiell. Wie neuere Arbeiten von Brown & Maurer (1987, 1989) zeigen, ist es möglich, "Allokationsregeln" innerhalb von Lebensgemeinschaften zu beschreiben, die Regelmäßigkeiten bei der Aufteilung von Ressourcen zwischen Arten widerspiegeln. Sie stützten sich dabei auf eine Untersuchung der Merkmale "Körpergewicht" (eng verknüpft mit Stoffwechselrate), Populationsdichte und Fläche bzw. Form des Verbreitungsgebietes von Arten eines bestimmten Taxons und einer bestimmten, geographisch begrenzten Region (z.B. Vogelarten in Nordamerika). Sie konnten zeigen, daß bei einer Betrachtung von drei zweidimensionalen Diagrammen, auf deren Achsen jeweils die Fläche des Verbreitungsgebietes, das Körpergewicht und die Populationsdichte aufgetragen wurde, bestimmte Regelmäßigkeiten zutage traten (siehe Abbildung 6). Diese Regelmäßigkeiten erklären Brown & Maurer als Beschränkungen, die entweder aus dem Bauplan der Arten resultieren, oder hohe Aussterberaten von Arten reflektieren, die diese Kombination an Merkmalen aufweisen.

Einige der Beschränkungen in Abbildung 6 sind trivial oder erklären sich aus dem Bauplan der Vögel: Die Fläche der Verbreitungsgebiete wird durch die Fläche des Kontinents beschränkt; für Vögel in Nordamerika stellt ein Körpergewicht von 50–100 g eine untere Schranke dar. Wesentlich interessanter sind in diesem Zusammenhang andere Schranken: Die Abnahme der Dichte mit zunehmendem Körpergewicht erklären Brown & Maurer als energetischen Trade-off: Da größere Organismen mehr Raum und mehr Nahrung in Anspruch nehmen, sollte ein gegebener Raum mit begrenzten Nahrungsressourcen weniger große als kleine Organismen tragen können. Die Untergrenze der Populationsdichte (Abbildung 6a und 6c) kann jedenfalls nicht alleine als Folge des hohen Aussterberisikos von kleinen Populationen erklärt werden, da diese Grenze in diesem Fall bei Vögeln mit hohem Körpergewicht ansteigen müßte (weil diese normalerweise ein größeres Verbreitungsgebiet aufweisen). Sie wird daher von Brown & Maurer als "minimales Energie-Erfordernis" einer Art erklärt.

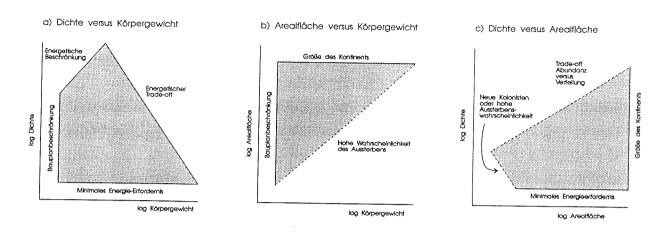


Abbildung 6: Darstellung der Beschränkungen in der Kombination basaler, ökologisch bedeutsamer Merkmalen von Vogelpopulationen in Nordamerika und Hypothesen über die Ursachen dieser Beschränkungen (Details siehe Text). Die Grafiken ergaben sich, indem die genannten Merkmale für alle Vogelarten in ein Diagramm aufgetragen wurden. Die strichlierten Linien markieren weniger deutliche Grenzen, die durchgezogenen Linien deutliche Grenzen (nach Brown & Maurer 1987)

Eine weniger deutlich ausgeprägte Beziehung zwischen Körpergröße und Untergrenze für die Arealgröße (siehe Abb. 6b) erklärten Brown & Maurer mit dem hohen Aussterberisiko von Arten mit großer Körpergröße und geringem Areal. Dies kann insofern bestätigt werden, als einige der "am Rand" angesiedelten Arten tatsächlich vom Aussterben bedroht sind. Diese Beziehung ist auch durchaus logisch, wenn man bedenkt, daß große Organismen geringere Populationsdichten haben und deswegen das Areal eine bestimmte Mindestgröße haben muß, damit das Aussterberisiko nicht zu groß wird. Arten mit geringer Dichte und kleinem Areal (Abb. 6c) sollten ein hohes Aussterberisiko haben (oder gerade dabei sein, die Region neu zu besiedeln). Die Dichtebeschränkung von Arten mit großem Areal erklären Brown & Maurer dadurch, daß die Umweltbedingungen, die imstande sind, solche Arten zu erhalten, eher unwahrscheinlich sind: Hohe Dichten in einer kleinen Region erfordern normalerweise die Fähigkeit, viele verschiedene Ressourcen auszubeuten und unterschiedliche Umweltbedingungen zu ertragen - derartige Arten haben meist auch ein großes Verbreitungsgebiet. Eine Ausnahme sind Spezialisten, die ein hochproduktives, aber räumlich sehr begrenztes Habitat bewohnen, z.B. Arten in Salzmarschen. Obwohl erst wenige solche und ähnliche "makroökologische" Untersuchungen gibt, und die Mechanismen, die bestimmte ökologische und physiologische Merkmalskombinationen von Populationen ausschließen noch nicht im Detail erforscht und nachgewiesen sind, handelt es sich doch um plausible und testbare Hypothesen, die mechanistische Erklärungen für die statistischen Korrelationen der Artenzahl-Energietheorie bieten (Brown 1981, Brown & Maurer 1989). Einige der Hypothesen haben offensichtliche Auswirkungen auf Fragen, die im Zusammenhang mit dem Risiko des Artenaussterbens stehen. So brauchen z.B. Arten mit großer Körpergröße ein ausreichendes Areal, damit genügend große Populationen aufrechterhalten werden können.

Eine ähnliche Argumentation findet sich bei den Vertretern der Auffassung, daß günstige Umweltbedingungen (vor allem im Sinn günstiger klimatischer Bedingungen, die häufig mit hoher NPP gekoppelt sind) zu einer hohen Artenvielfalt führen, denn

"..as a physical condition departs from its optimum, organisms must increasingly specialize with regard to this factor, at the cost of becoming more generalized with respect to other physical and biotic factors. Organisms thus specialized to cope with extreme conditions cannot divide other physical gradients so finely or coadapt so nicely to the presence of other species. The extreme condition becomes like a single limiting resource which cannot be subdivided. On the other hand, when all environmental parameters approach optima, organisms can specialize with respect to more gradients and devote an increasing amount of energy, matter and genome to coadaptive adjustments to other species." (Richerson & Kwei-Lin Lum 1980)

Dies paßt gut zu neueren autökologischen Ansätzen von Hall et al. (1992), die argumentieren, daß die Verteilungs- und Abundanzmuster von Tier- und Pflanzenarten direkt von energetischen Kosten-Nutzenrelationen entlang von Ressourcengradienten bestimmt werden. In diesem Konzept können interspezifische Beziehungen wie Konkurrenz als zusätzliche energieaufwendige Umweltfaktoren aufgefaßt werden. Kurz gesagt, lautet das Konzept: In Biotopen, wo viel Energie verfügbar ist, können sich die Organismen ein hohes Niveau an Konkurrenz energetisch leisten und können – z.B. durch Spezialisierung – koexistieren. In ressourcenarmen Biotopen werden hingegen die meisten Arten aussterben, weil sie sich dieses Niveau an Konkurrenz energetisch "nicht leisten können".

Kritker der Arten-Energietheorie argumentieren vor allem mit Gegenbeispielen. So beträgt etwa die NPP einer Salzmarsch etwa 36 MJ.m⁻².a⁻¹, während in Wüsten nur

rund 1,2 MJ.m⁻².a⁻¹ produziert werden. Trotzdem kommen in Marschen bei der Untersuchung von relativ kleinen Arealen (5-20 ha) nur etwa 6 Vogelarten vor, in Wüsten hingegen auf der gleichen Fläche durchschnittlich 14 (Ricklefs 1990, S. 750f). Brown (1981) erklärt dies mit den ungünstigen Bedingungen in Salzmarschen. Wie andere produktive Biotope mit geringer Artenvielfalt herrschen in Marschen Umweltbedingungen, die es den meisten Arten der umliegenden Gegenden nicht gestatten, sie zu besiedeln. Solche Extremstandorte sind daher mit kleinen, weit vom nächsten Land entfernten Inseln im Sinn der Theorie von MacArthur & Wilson (1967) zu vergleichen – ihre geringe Diversität ist die Folge einer geringen Kolonisierungsrate und gleichzeitiger hoher Aussterberaten aufgrund geringer Populationsgrößen. Ein weiteres Gegenbeispiel sind Studien, in denen eine gegenläufige Beziehung zwischen Diversität und NPP in Seen gemäßigter Breite festgestellt wurde. Tatsächlich ist die Diversität des Zooplanktons in großen, aber pro Volumseinheit wenig produktiven Seen am höchsten. Berechnet man jedoch die NPP des gesamten Sees statt der NPP pro m³ Wasser, so ergeben dieselben Daten eine Bestätigung der Arten-Energietheorie (Brown 1981).

Im derzeitigen Stadium der Entwicklung der Arten-Energietheorie kann keine Rede davon sein, daß es sich dabei um eine umfassende, vereinheitlichte Theorie der Biodiversität handelte. Einerseits ist klar, daß eine Vielzahl von weiteren Faktoren den Artenreichtum einer Region beeinflussen kann, andererseits ist sie bisher weit davon entfernt, in der scientific community in größerem Maßstab ernst genommen zu werden. Tatsache ist, daß die Arten-Energietheorie ein plausibles Erklärungsmuster zumindestens für einige Aspekte der beobachteten Diversitätsmuster darstellt, und daß sie an einigen Beispielen empirisch bestätigt werden konnte. Sie liefert plausible "Kapazitätsregeln" die besagen, wie viele Arten eines bestimmten Taxons in einer Region leben können, und sie liefert in ersten Ansätzen auch mechanistische Erklärungen für die Verteilung von Energie zwischen Arten in Form sogenannter "Allokationsregeln" (Brown 1981). Einer der wichtigsten weiteren Einflußfaktoren dürfte die (geographische, geologische oder klimatische) Vielfalt von Umweltbedingungen sein. Zweifellos wäre eine Verbreiterung der Datengrundlagen und weitere theoretische und empirische Arbeiten von großem Interesse, um die Theorie weiter zu prüfen und eventuell auch falsifizieren zu können. Mir erscheint dieser "top down"-Ansatz jedenfalls vielversprechender als weitere Anstrengungen beim Versuch, die Artenvielfalt von ganzen Ökosystemen aus der Populationsdynamik seiner Arten aggregieren zu wollen (Barbault & Hochberg 1992).

NPP-Aneignung als Umweltindikator: Schlußfolgerungen aus der Theorie

Welche Schlußfolgerungen können aus den diskutierten Theorien und empirischen Ergebnisse für die Bedeutung des Indikators "NPP-Aneignung" abgeleitet werden? Was zeigt der Indikator an?

Die Literaturanalyse hat gezeigt, daß zwar Einigkeit darüber herrscht, daß der Energiefluß eines Ökosystems ein sehr wichtiges Merkmal desselben darstellt, daß aber andererseits darüber diskutiert wird, wie dieses Merkmal mit anderen für wichtig gehaltenen Merkmalen in Verbindung zu bringen ist (Artenzahl, trophische Struktur etc.). Obwohl es kaum Ökologen geben dürfte, die derartige Zusammenhänge völlig bestreiten würden, sind Theorien wie die Arten-Energietheorie und Untersuchungen wie die von Oksanen (1980), die Zusammenhänge zwischen Energiefluß und anderen Ökosystem-Merkmalen herstellen, derzeit eher in der Minderzahl und repräsentieren eher Außenseiterpositionen.

Wenig umstritten dürfte die Aussage sein, daß die menschliche Aneignung von weltweit 20 bis 40% und in Ländern wie Österreich 40 bis 50% der NPP einen beträchtlichen Eingriff in die Funktionsweise der terrestrischen Ökosysteme darstellt (Ehrlich 1988, Myers 1993), dessen mögliche Folgen beim derzeitigen Stand der Forschung noch nicht wirklich klar sind.

Nimmt man die Arten-Energietheorie als gegeben an, so kann man weitergehende Aussagen zu machen. Wenn eine derartige Beziehung zwischen Artenzahl und verfügbarer Energie besteht, dann sollte es möglich sein, aus der Reduktion des natürlichen Energieflusses auf die Gefährdung oder das Aussterben von Arten hochzurechnen. D.H. Wright hat das in zwei Artikeln (1987, 1990) versucht. Die Logik ist einfach (siehe Abbildung 7). Angenommen, der Energiefluß wird von E1 auf E2 verringert, so sagt die Arten-Energietheorie voraus, daß die Artenzahl von N1 auf N2 abnehmen sollte.

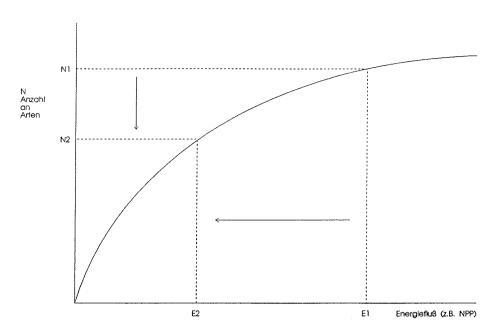


Abbildung 7: Vorhersage für die Gefährdung bzw. das Aussterben von Arten durch anthropogene Verminderung des Energieflusses (nach Wright 1990)

Entscheidend für quantitative Voraussagen ist dabei die Form der Artenzahl-Energiekurve. In seinem Artikel von 1987 benützte Wright log-log-Regressionen, um den Zusammenhang von Artenzahl und Energiefluß für Angiospermen, Schmetterlinge, Landvögel und Landsäugetiere auf den Kontinenten abzuschätzen (siehe Tabelle 5).

Tabelle 5: Log-log-Regressionen zwischen Artenzahl und Energiefluß auf den Kontinenten (NPP als 10⁹ t Trockensubstanz pro Jahr; Quelle: Wright 1987, S. 295)

Angiospermen	$\log S = 3.85 + 0.625 \log AET$
Schmetterlinge	$\log S = 2.02 + 1.021 \log NPP$
Landvögel	$\log S = 2,22 + 0,757 \log NPP$
Landsäugetiere	$\log S = 1,88 + 0,625 \log NPP$

Mit diesen Werten und einer sehr vorsichtigen Schätzung der NPP-Aneignung (nur 15% der weltweiten terrestrischen NPP) kam Wright allerdings auf sehr hohe Werte: Demnach hätten die Arten von Angiospermen um 9,6%, von Schmetterlingen um 15,3%, von Landvögeln um 11,6% und von Landsäugetieren um 9,7% abnehmen sollen. Dies liegt deutlich über den beobachteten Aussterberaten seit 1960 in der Höhe von 0,8% bei Landvögeln und 1,9% bei Landsäugetieren. Wright erklärte diese Diskrepanz durch mehrere Hypothesen, nämlich unter anderem: *Erstens* ist es möglich, daß auf produktiveren, größeren Kontinenten mehr Arten entstehen, aber ihre aktuelle Zahl nicht unmittelbar von der verfügbaren Energie limitiert wird (eine

Sichtweise, die allerdings der Gleichgewichtstheorie entgegensteht). Zweitens könnte es sein, daß Artenzahl-Energie-Relationen, die aus globalen Regressionen gewonnen werden, die lokale Artenvernichtung überschätzen. Drittens ist denkbar (und sogar wahrscheinlich), daß Arten nicht sofort aussterben, wenn der Energiefluß verringert wird, sondern sich das Gleichgewicht (auf niedrigem Niveau) langsamer einstellt. Die letzte Hypothese würde bedeuten, daß mit verringertem Energiefluß die Aussterbewahrscheinlichkeit mancher Arten erhöht wird.

Aus der Arten-Arealtheorie ist bekannt, daß Arten-Arealkurven zwischen Inseln deutlich steiler (Exponent x zwischen 0,2 und 0,35) sind als Arten-Arealkurven zwischen Arealen innerhalb eines Kontinents (0,1 < x < 0,2), was durch das Fehlen von Barrieren zwischen den Regionen eines Kontinents erklärt werden kann (MacArthur & Wilson 1967, S. 10ff). In einem zweiten Artikel unterstellte Wright (1990) daher einen Exponenten zwischen 0,1 und 0,2. Mit diesem Wert und der in Tabelle 3 wiedergegebenen NPP-Aneignung zwischen 20 und 30% prognostizierte Wright, daß derzeit 2,2 bis 6,9% der terrestrischen Arten gefährdet oder ausgestorben sein dürften – eine Größenordnung, die mit den tatsächlichen Werten ganz gut übereinstimmt. Der Schönheitsfehler besteht eher darin, daß die Ableitung des Exponenten (x=0,1 bis 0,2) empirisch und theoretisch wenig überzeugend ist.

Übertragen auf Österreich würde das folgende Aussagen zur Gefährdung bzw. zum Aussterben von Arten ergeben: Im Minimalfall (40% NPP-Aneignung, Exponent 0,1) sollten 5% der Arten gefährdet oder ausgestorben sein, im Maximalfall (50% NPP-Aneignung, Exponent 0,2) 12,9%. Die Gefährdung bzw. das Aussterben von Arten in Österreich zeigt Tabelle 6. Diese Schätzungen passen mit den bekannten Daten zur Artengefährdung bzw. zum Artensterben in Österreich gut zusammen (siehe Tabelle 6). Die ausgestorbenen und vom Aussterben bedrohten Arten zusammen machen bei den Gefäßpflanzen rund 7,2% aus, bei den Vögeln rund 16%, bei Amphibien 5,3% und bei Reptilien 7,1-14,3% (eine Art ist nur durch ständigen Nachbesatz gesichert und wäre somit ohne Pflegemaßnahmen bereits ausgestorben).

Tabelle 6: Gefährdung und Artenaussterben in Österreich in absoluten Zahlen (N) und % der ursprünglich vorhandenen Arten (Quellen: Bittermann 1990, Bittermann 1991, Bittermann 1992)

		ausgest. od. verschollen	vom Aus- sterben bedr.	stark gefährdet	gefährdet	potentiell gefährdet
Gefäßpflanzen	N	53	156	300	401	171
	%	1,8	5,4	10,5	13,8	6,0
Vögel	N	23	24	11	22	42
_	%	7,8	8,2	3,7	7,5	14,3
Amphibien	N	0	1	3	14	1
_	%	0,0	5,3	15,8	73,7	5,3
Reptilien	N	1-2*	0	4	8	0
_	%	7,1-14,3	0,0	28,6	57,1	0,0

^{*} bei einer Art (*Emys orbiculans*, Sumpfschildkröte) ist der Bestand nur durch ständigen Nachbesatz gesichert

Die hohe Anzahl der gefährdeten oder ausgestorbenen⁹ Arten (sowohl bei Amphibien als auch Reptilien je 100%, bei Vögeln 41,5%, bei Gefäßpflanzen 37,0%) zeigt, daß bei vielen Arten die Populationsgrößen bereits stark reduziert sind – auch das sagt die Arten-Energietheorie vorher.

Trotz dieser guten Übereinstimmung zwischen theoretischer Vorhersage und tatsächlichen Daten wäre es voreilig, in der NPP-Aneignung die einzige Ursache von Artenbedrohung bzw. Artensterben zu sehen. Korrelationen alleine müssen keinen Kausalzusammenhang widerspiegeln. Es erscheint sogar möglich, ein Gegenbeispiel zu dieser Theorie anzuführen. Zumindestens für Gefäßpflanzen ist nachgewiesen, daß die Artenzahl mit dem Beginn des Ackerbaus zunahm und etwa zwischen 1700 und 1850 ihren Höhepunkt erreichte (Plachter 1991). Dies wird erklärt mit der Einwanderung zahlreicher Arten, die in einer kleinräumig strukturierten Kulturlandschaft (Mischung aus Wald, Wiesen und Feldern) neue Habitate finden konnte, die in der vorher vorherrschenden mehr oder weniger durchgehenden Waldlandschaft nicht vorhanden gewesen waren. Ein Teil jener Biotope, die mit der höchsten Rate zerstört werden (siehe z.B. Schlacher et al. 1993), sind Teil dieser Kulturlandschaft und waren natürlich in Österreich gar nicht oder zumindestens in wesentlich geringerem Maß vorhanden. Dies gilt vor allem für Magerwiesen und andere extensiv genutzte Wiesen (Feuchtwiesen etc.). Diese Vermehrung der Artenzahl ging parallel mit einem Ansteigen der NPP-Aneignung, da offenbar zunehmend Waldgebiete in Ackerland und Wiesen umgewandelt wurden. Dieses Beispiel zeigt, daß die Schaf-

 $^{^9}$ Potentiell gefährdet, gefährdet, stark gefährdet, vom Aussterben bedroht oder ausgestorben.

fung neuer Habitattypen – also erhöhter struktureller Vielfalt – auch bei gleichzeitiger Verringerung der verfügbaren Energiemenge eine Erhöhung der Artenvielfalt bewirken kann. Im Rahmen der Arten-Energietheorie könnte dies etwa folgendermaßen erklärt werden. Es scheint plausibel, daß durch die Umwandlung von Wald in andere Biotoptypen zwar manche Arten seltener geworden sind (und einige vielleicht ausgestorben sind), daß aber die Artenzuwanderung durch die neugeschaffenen Biotoptypen diesen Effekt anfangs überkompensierte. Dies ist bei Gefäßpflanzen gut nachvollziehbar, wenn man an die vielen neu dazugekommenen Arten der Seggetalund Ruderalfluren denkt. Wenn man annimmt, daß viele Arten nicht aktuell vom Energiefluß begrenzt werden (Wright 1987), dann scheinen solche Trade-offs durchaus realistisch. Andererseits verstärkte sich seit der Jahrhundertwende der Artenverlust, als die Landwirtschaft begann, mit immer wirkungsvolleren Methoden die unerwünschten Konkurrenten und Herbivoren der Nutzpflanzen zu bekämpfen, extensivere Nutzungsformen entweder aufzugeben oder zu intensivieren. Das Beispiel zeigt, daß ein grober Indikator, wie die NPP-Aneignung nur grobe Aussagen erlaubt und keineswegs vermag, alle Ursachen möglicher Artengefährdung anzuzeigen.

Für eine detailliertere Diskussion der ökologischen Bedeutung des Indikators ist es nützlich, vier Typen von NPP-Aneignung zu unterscheiden. Diese sind insofern geordnet, als sie auf einer Skala steigender NPP-Aneignung angeordnet werden können:

- Biomasseentnahme in ansonsten weitgehend naturbelassenen Biotopen (z.B. Jagen, Sammeln von Pilzen, Beeren etc., Holzeinschlag in ansonsten naturbelassenen Wäldern, Hochseefischfang etc.)
- Biomasseentnahme in Biotopen unter Beibehaltung der dominanten Wuchsform, aber unter Beeinflussung wesentlicher Parameter (z.B. Forstwirtschaft mit Auswahl bestimmter Arten, Weidewirtschaft in primären Grasländern etc.)
- Biomasseentnahme in anthropogen stark beeinflußten Biotopen (Ackerbau, Grünlandwirtschaft, Weidewirtschaft in sekundären Grasländern etc.)
- Völlige Biotopzerstörung (Überbauung durch Gebäude, Straßen etc.)

Mit zunehmender NPP-Aneignung (siehe Tabelle 7) nimmt offensichtlich die Intensität des menschlichen Eingriffs zu. Das ist selbstverständlich kein Zufall: Die Landwirtschaft wurde "erfunden", weil offenbar mit Jagen und Sammeln nur ein sehr ge-

ringer Anteil der NPP vom Menschen genutzt werden kann und auf diese Weise die gestiegene Anzahl der Menschen anscheinend nicht mehr ernährt werden konnte (in der sogenannten neolithischen Revolution, siehe Fischer–Kowalski & Haberl 1993).

Tabelle 7: Schätzung der NPP-Aneignung bei den verschiedenen Typen in % der ursprünglich vorhandenen NPP

, 01114114111111111111111111111111111111	
Biomasseentnahme in naturbelassenen Biotopen	unter 5%
Biomasseentnahme in Biotopen mit gleichbleibender Wuchsform	10-20%
Biomasseentnahme bei Änderung der dominanten Wuchsform	20-90%
Überbauung	90-100%

Während bei der Biomasseentnahme nach dem ersten Typ gravierende Auswirkungen auf die Artenvielfalt unwahrscheinlich erscheinen (außer wenn die geerntete Art übernutzt wird, siehe auch Vitousek et al. 1986), kann sie bereits im Fall der Forstwirtschaft (zweiter Typ) gravierende Folgen haben. Abgesehen von der Monokulturisierung kann schon die gezielte, ständige Entnahme bestimmter, energiereicher Teile eines Ökosystems - im Fall des Waldes vor allem stehendes Totholz und umgefallene Baumstämme - zu Artengefährdung führen. Absterbendes und totes Holz ist einer der zwei bis drei wichtigsten Lebensräume für tierische Kleinlebewesen. Darüber hinaus ist Totholz wichtig für den Energiehaushalt aquatischer Lebensräume, liefert organische Substanz für den Waldboden und Ansiedelungsstellen für höhere Pflanzen, unter anderem Baumsämlinge (Harmon et al. 1986, Franklin 1986). Manche saprophytische Pilze sind auf die Zersetzung bestimmter Holzarten spezialisiert. Von den über 4000 Großpilzarten gelten in der Bundesrepublik Deutschland 1037 als gefährdet. Auch andere totholzspezialisierte Arten sind in ihrem Bestand gefährdet (Plachter 1991). Die Bedeutung der anderen Eingriffstypen erscheint offensichtlich: Das natürliche Biotop wird durch ein anthropogenes ersetzt. Auch hierbei gibt es jedoch verschiedene Intensitäten: Bei Grünlandwirtschaft, speziell bei extensiver Nutzung, ist der menschliche Eingriff wesentlich weniger gravierend als bei Maisfeldern. Auch hierbei zeigt ein Gradient steigender NPP-Aneignung auch eine intensivere Nutzung und stärkere Beeinflussung der Biozönose an.

Zusammenfassend scheinen folgende Schlußfolgerungen gerechtfertigt. Die NPP-Aneignung geht mit einer massiven Veränderung und menschlichen Umgestaltung von Ökosystemen einher, die ab einer bestimmten NPP-Abschöpfung pro Flächeneinheit jedenfalls als Ersatz des natürlichen Biotops durch ein künstliches gewertet werden kann. Ob die NPP-Aneignung als solche eine wichtige Ursache der in

Österreich zu beobachtenden Artenverluste ist, oder ob sie nur mit den Prozessen korreliert ist, die zu diesen Artenverlusten führen, kann nicht endgültig beantwortet werden. Es scheint aber gerechtfertigt, die NPP-Aneignung als einen (unter mehreren möglichen) Indikator für raumbezogene Eingriffe des Menschen in die Natur zu werten. Sollte die Artenzahl-Energietheorie weiter bestätigt werden können und weitere Ergebnisse über die Form von Arten-Energiekurven gewonnen werden können, so wäre es möglich, aus derartigen Daten auch quantitative Aussagen über die Gefährdung von Arten abzuleiten. Umgekehrt könnte es möglich sein, anhand regionaler Daten zur NPP-Aneignung und zur Artengefährdung weitere empirische Untersuchungen zur Arten-Energietheorie durchzuführen, die von allgemeinem biologischen Interesse im Hinblick auf Fragen der Biodiversität sein können.

Literatur

Alpert, P. (1993): Conserving Biodiversity in Cameroon. Ambio Vol. 22, No. 1, 44–49

Andersen, A.N. (1992): Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *Am Nat.* Vo. 140 No. 3, 401–420

Auerbach, M. & Shmida, A. (1993): Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel – no evidence for discrete dommunities. *J. Ecol.* Vol 81, 25–33

Barbault, R. & Hochberg, M.E. (1992): Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. *Acta Oecologia* Vo. 13 No. 1, 137–146

Barbour, M.G.; Burk, J.H.; Pitts, W.D. (1987): Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company: Menlo Park, California (2. Auflage).

Beadle, N.C.W. (1966): Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* Vol. 47 No. 6, 992–1007

Bick, H. (1989): Ökologie – Grundlagen, terrestrische und aquatische Ökosysteme, angewandte Aspekte. G. Fischer: Stuttgart.

Bittermann, W. (1990): Naturvorratsrechnung: Fauna – Amphibien– und Reptilienarten Österreichs. Statistische Nachrichten, 45. Jahrgang, Heft 10, 752–754

Bittermann, W. (1991): Naturvorratsrechnung: Fauna – die Vogelarten Österreichs. *Statisti-sche Nachrichten* 46. Jahrgang, Heft 1, 69–72

Bittermann, W. (1992): Naturvorratsrechnung: Flora – die Gefäßpflanzen Österreichs. Statistische Nachrichten 47. Jahrgang, Heft 3, 228–231

Briand, F. (1983): Environmental control of food web structure. *Ecology* Vol. 64 No. 2, 253–263

Briand, F. & Cohen, J.E. (1984): Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* Vol. 307, 264–267

Briand, F. & Cohen, J.E. (1987): Environmental Correlates of Food Chain Length. *Science* Vol. 238, 956–960

Briand, F. & Cohen, J.E. (1989): Response. Science Vol. 243, 239-240

Brown, J.H. (1981): Two Decades of Homage to Santa Rosalia: Toward a General Theory of Diversity. *Am. Zool.* Vol. 21, 877–888

Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1987): Evolution of species assemblages: Effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North America avifauna. *Am. Nat.* Vol. 130 No. 1, 1–17

Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1989): Macroecology: The Division of Food and Space Among Species on Continents. *Science* Vol. 243, 1145–1150

Carpenter, S.R. & Kitchel, J.F. (1988): Consumer Control of Lake Productivity. *BioScience* Vol. 38 No.1 11, 764–769

Cohen, J.E. (1977): Ratio of prey to predators in community food webs. *Nature* Vol. 270, 165–167

Cohen, J.E. (1988): Untangling 'An entangled Bank': Recent Facts and Theories About Community Food Webs. In: Hastings, A (Hg.): Community Ecology. a.a.O. 72–91

Cohen, J.E. (1989a): Just proportions in food webs. Nature Vol. 341, 104-105

Cohen, J.E. (1989b): Food Webs and Community Structure. In: Roughgarden, J.; May, R.M.; Levin, S.A. (Hg.): Perspectives in Ecological Theory. Princeton Univ. Press: Princeton, 181–202.

Connor, E.F. & Mc Coy, E.D. (1979): The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.* Vol. 113 No. 6, 791-833

Crawley, M.J. (1986): The Structure of Plant Communities. In: Crawley, M.J. (Hg.): Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications: Oxford, 1–50

Currie, D.J. & Paquin, V. (1987): Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* Vol. 329, 326–327

Diamond, J.M. (1987): Human use of world resources. Nature Vol. 328, 479-480

Ehrlich, P.R. (1993): The Loss of Biodiversity – Causes and Consequences. In: Wilson, E.O.: Biodiversity, a.a.O. 21–27

Ehrlich, P.R. & Daily, G.C. (1993): Population Extinction and Saving Biodiversity. *Ambio* Vo. 22, No. 2–3, 64–68

Fischer-Kowalski, M.; Haberl, H.; Payer, H. (1993): Economic-Ecological Information Systems – A Proposal. *WZB-papers* FS II 93–406: Berlin.

Fischer-Kowalski, M. & Haberl, H. (1993): Metabolism and Colonisation. Modes of Production and the Physical Exchange between Societies and Nature. *Schriftenreiche Soziale Ökologie* Nr. 32, IFF: Wien.

Franklin, J.F. (1986): Structural and functional diversity in temperate forests. In: Wilson, E.O.: Biodiversity. a.a.O., 166–175

Godfriaux, B.L. (1987): Net Primary Production: The Tomato Example. Science Vol. 235, 15

Harmon, M.E.; Franklin, J.F.; Swanson, F.J.; Sollins, P.; Gregory, S.V.; Lattin, J.D.; Anderson, N.H.; Cline, S.P.; Aumen, N.G.; Sedell, J.R.; Lienkaemper, G.W.; Cromack, K.; Cummins, K.W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* Vol. 15, 133–302

Hall, C.A.S.; Stanford, J.A.; Hauer, F.R. (1992): The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos* Vol. 65, 377–390

Hastings, A. (Hg.): Community Ecology. Lecture Notes on Biomathematics 77. Springer: Berlin.

Hurlbert, S.H. (1971): The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* Vol. 52 No. 4, 577–586

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* Vol. 65, 249–255

Levin, S.A. (1988): Pattern, Scale, and Variability: An Ecological Perspective. In: Hastings, A. (Hg.): Community Ecology. a.a.O.

Levine, E.R.; Ranson, K.J.; Smith, J.A.; Williams, D.L.; Knox, R.G.; Shugart, H.H.; Urban, D.L.; Lawrence, W.T. (1993): Forest ecosystem dynamics: linking forest succession, soil process and radiation models. *Ecological Modelling*, 65, 199–219.

Lieth, H. (1975a): Modeling the Primary Production of the World. In: Lieth H. & Whittaker, R.H.: Primary Production of the Biosphere. a.a.O., 237–263

Lieth, H. & Whittaker, R.H. (Hg., 1975): Primary Productivity of the Biosphere. Ecological Studies 14, Springer Verlag: Berlin, Heidelberg, New York.

MacArthur, R.H. (1965): Patterns of Species Diversity. Biol. Rev. Vol. 40, 510–533

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.

Magurran, A. (1988): Ecological Diversity and Its Measurement. Chapman and Hall: London.

McNaughton, S.J.; Oesterheld, M.; Frank, D.A.; Williams, K.J. (1989): Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* Vol. 341, 142–144

Moore, P.D. (1990): Vegetation's place in history. *Nature* Vol. 347, 710

Moore, J.C.; Walter, D.E.; Hunt, H.W. (1989): Habitat Compartmentation and Environmental Correlates of Food Chain Length. *Science* Vol. 243, 238–239

Myers, N. (1993): Biodiversity and the Precautionary Principle. *Ambio* Vol. 22, No. 2-3, 74-79

Naiman, R.J. (1988): Animal Influences on Ecosystem Dynamic. *BioScience* Vol. 38, No. 11, 750-752

Odum, E.P. (1983): Grundlagen der Ökologie. Band 1: Grundlagen. (Übersetzt von Jürgen und Erna Overbeck) Thieme Verlag: Stuttgart (2. Auflage).

Oksanen, L. (1990): Predation, Herbivory, and Plant Strategies Along Gradients of Primary Productivity. In: Grace, J.B. & Tilman, D.: Perspectives on Plant Competition. Academic Press: San Diego, 445–473.

Perestrello de Vasconcelos, M.J. & Zeigler, B.P. (1993): Discrete-event simulation of forest landscape response to fire disturbance. *Ecological Modelling*, 65, 177–198.

Pickett, S.T.A. & White, P.S. (Hg., 1985): The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Acad. Press: San Diego.

Pimm, S.L. & Lawton, J.H. (1977): Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* Vol. 268, 329–331

Pimm, S.L. (1980): Properties of food webs. Ecology Vol. 61 No. 2, 219-225

Pimm, S.L.; Lawton, J.H.; Cohen, J.E. (1991): Food web patterns and their consequences. *Nature* Vol. 350, 669–674

Plachter, H. (1991): Naturschutz. G. Fischer: Stuttgart.

Richerson, P.J. & Kwei-Lin Kum (1980): Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. *Am. Nat.* Vol. 116, No. 4, 504–536

Ricklefs, R.E. (1990): Ecology. W.H. Freeman: New York. (3. Auflage).

Schaefer, M. (1991): Wörterbücher der Biologie – Band: Ökologie. G. Fischer: Jena. (3. Auflage).

Schlacher, R.; Stelzl, M.; Trattnig, U. (1993): Biotopkartierung Steiermark (Österreich) – Revision der Kartierung naturräumlich hochwertiger Biotope. *Natur und Landschaft* 68. Jahrgang, Heft 1, 21–24

Shugart, H.H. (1984): A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models. Springer Verlag: New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo.

Streit, B. (1980): Ökologie. Ein Kurzlehrbuch. Thieme Verlag: Stuttgart.

Sugihara, G.; Schoenly, K.; Trombla, A. (1989): Scale Invariance in Food Web Properties. *Science* Vol. 245, 48–52

Tilman, D. (1980): Resources: A graphical-mechanistic approach to competition and predation. *Am. Nat.* 116 No. 3, 362–393

Tilman, D. (1986): Resources, Competition and Dynamis of Plant Communities. In: Crawley (Hg.): Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications: Oxford, 51–76

Trepl, L. (1983): Ökologie – eine grüne Leitwissenschaft? Kursbuch Nr. 74, 6–28

Turner, J.R.G.; Gatehouse, C.M.; Corey, C.A. (1987): Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos* Vol. 48, 195–205

Turner, J.R.G.; Lennon, J.J.; Lawrenson, J.A. (1988): British bird species distributions and the energy theory. *Nature* Vol. 335, 539–541

Vitousek, P.M.; Ehrlich, P.R.; Ehrlich, A.H.; Matson, P.A. (1986): Human Appropriaton of the Products of Photosynthesis. *BioScience* Vol. 36 No. 6, 368–373

Vitousek, P.M.; Ehrlich, P.R.; Ehrlich, A.H.; Matson, P.A. (1987): Net Primary Production: Original Calculations. *Science* Vol. 235, 730

Whittaker, R.H. (1960): Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* Vol. 30 No. 3, 277–332

Whittaker, R.H. & Likens, G.E. (1973): Primary Production: The Biosphere and Man. *Hu-man Ecology* Vol. 1 No. 4, 357–369

Whittaker, R.H. & Marks, P.L. (1975): Methods of Assessing Terrestrial Productivity. In: Lieth, H & Whittaker: Primary Productivity of the Biosphere. a.a.O., 55–118

Whittaker, R.H.; Likens, G.E., Lieth, H. (1975): Scope and Purpose of This Volume. In: Lieth, H. & Whittaker: Primary Productivity of the Biosphere, a.a.O., 3–5

Wilson, E.O. (Hg., 1988a): Biodiversity. National Academic Press: Washington D.C.

Wilson, E.O. (1988b): The Current State of Biological Diversity. In: Wilson: Biodiversity, a.a.O., 3–18

Wolf, E.C. (1987): On the Brink of Extinction: Conserving the Diversity of Life. *World-watch Paper* 78, Worldwatch Institute: Washington D.C.

Wright, D.H. (1983): Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* Vol. 41, 495-506

Wright, D.H. (1987): Estimating Human Effects on Global Extinction. *Int. J. Biometeor*. Vol. 31 No 4, 293–299

Wright, D.H. (1990): Human Impacts on Energy Flow Through Natural Ecosystems, and Implications for Species Endangerment. *Ambio* Vol. 19 No. 4, 189–194

Wright, J.S. (1988): Patterns of Abundance and the Form of the Species Area Relationship. *Am. Nat.* Vol. 131 No. 3, 401–411

Yodzis, P. (1984): Energy flow and the vertical structure of real ecosystems. *Oecologia* Vol. 65, 86–88



UNDP - United Nations Development Programme (1992): Human Development Report 1992. Oxford University Press: New York / Oxford.

Vitousek, P.M.; Ehrlich, P.R.; Ehrlich, A.H.; Matson, P.A. (1986): Human Appropriation of the Products of Photosynthesis. BioScience Vol 36, No. 6, 368-373.

Wahlert, G. and Wahlert, H. (1981): Was Darwin noch nicht wissen konnte. Die Naturgeschichte der Biosphäre. dtv: München.

Wenzl, P.; Zangerl-Weisz, H. (1991): Gentechnik als gezielter Eingriff in Lebensprozesse. Vorüberlegungen für verursacherbezogene Umweltindikatoren. Research Report IFF-Soziale Ökologie no 12, Wien.

Wright, D.H. (1990): Human Impacts on Energy Flow Through Natural Ecosystems, and Implications for Species Endangerment. In: Ambio Vol 19. Nr.4, 189-194

Korab, R. (1991): Ökologische Orientierungen: Naturwahrnehmung als sozialer Prozeß. In: Pellert, A.: Vernetzung und Widerspruch. Zur Neuorganisation der Wissenschaft. Profil Verlag: München / Wien, 299-342

Lee, R. (1968): Problems in the Study of Hunters and Gatherers, in: Lee R. & I.De Vore (Eds.): Man the Hunter, Chicago (Aldine), pp.3-12.

Luhmann, N. (1986): Ökologische Kommunikation. Westdeutscher Verlag: Opladen.

Max-Neef, M.A. (1991): Speculations and Reflections on the Future. Official document No.1 prepared for the Preperatory Committee of the Santiago Encounter, March, 13-15th, Santiago de Chile.

Meadows, D.; Meadows, D.; Randers, J. (1992): Beyond the Limits. Global Collapse or a Sustainable Future. Earthscan Publications: London.

Moscovici, S. (1990): Versuch einer menschlichen Geschichte der Natur. Suhrkamp: Frankfurt.

Nicolis, G. and Prigogine I. (1987): Die Erforschung des Komplexen. Auf dem Weg zu einem neuen Verständnis der Naturwissenschaften. München-Zürich

Odum, E.P. (1983): Grundlagen der Ökologie. Band 1: Grundlagen. Thieme: Stuttgart. 2. Auflage.

Odum, E.P. (1991): Prinzipien der Ökologie: Lebensräume, Stoffkreisläufe, Wachstumsgrenzen. Verlag Spektrum der Wissenschaft: Heidelberg.

Oechsle, M. (1988): Der ökologische Naturalismus. Zum Verhältnis von Natur und Gesellschaft im ökologischen Diskurs. Campus: Frankfurt/Main / New York.

Payer, H. (1991): Indikatoren für die Materialintensität der österreichischen Wirtschaft. IFF-Schriftenreihe Soziale Ökologie No 14 (IFF-Research Report), Wien.

Pearce, D., Markandya A. and Barbier E.B. (1990): Blueprint for a Green Economy. London

Prigogine, I. and Stengers, S. (1990): Dialog mit der Natur. München

Schmidheiny, S. / BCSD (1992): Kurswechsel. Globale unternehmerische Perspektiven für Entwicklung und Umwelt. Artemis & Winkler: München.

Sieferle, R.P. (1990): Bevölkerungswachstum und Naturzerstörung. Frankfurt: Suhrkamp.

Steurer, A.(1992): Stoffstrombilanz Österreich 1988. Research Report IFF-Soziale Ökologie no 6, Wien.

Fischer-Kowalski, M; Haberl, H.; Payer, H.; Steurer, A.; Zangerl-Weisz, H. (1991a): Verursacherbezogene Umweltindikatoren - Kurzfassung. Research Report IFF-Soziale Ökologie no 10, Wien.

Fischer-Kowalski, M.; Haberl, H.; Wenzl, P.; Zangerl-Weisz, H. (1991b): "Emissions" and "Purposeful Interventions into Life Processes" - Indicators for the Austrian Environmental Accounting System. Presented paper to the Conference on "Ecologic Bioprocessing" of the Österr. Gesellschaft für Bioprozeßtechnik (ÖGBPT), Graz, Oct. 1991.

Fischer-Kowalski, M.; Haberl, H. (1992): Purposive Interventions into Life Processes - an Attempt to Describe the Structural Dimensions of the Man-Animal-Relationship. Paper to the Conference on "Science and the Human-Animal-Relationship" in Amsterdam. Research Report IFF-Soziale Ökologie no 23, Wien.

Flannery, K. (1969): Origins and Ecological Effects of Early Domestication in Iran and the Near East. In: P. Ucko and G.W. Dimbleby (eds.): The Domestication and Exploitation of Plants and Animals. Chicago: Aldine.

Friend, A. (1988): Natural Resource Accounting: A Canadian Perspective. In: Y.J.Ahmad, S. El Serafy and E.Lutz (eds.), Environmental and Resource Accounting and their relevance to the measurement of sustainable development, Washington D.C. (World Bank)

Galtung, J. (1975): Strukturelle Gewalt. Beiträge zur Friedens- und Konfliktforschung. Rowohlt: Reinbek.

Goldsmith, E. & Hildyard, N. (1984): The Social and Environmental Effects of Large Dams. Vol 1: Overview. Wadebridge Ecological Centre.

Haberl, H. (1991): Gezielte Eingriffe in Lebensprozesse. Research Report IFF-Soziale Ökologie no 11, Wien.

Harris, M. (1990): Kannibalen und Könige. Die Wachstumsgrenzen der Hochkulturen. Darmstadt (Klett & Kotta).

Harris, M. (1991): Cultural Anthropology, 3rd Ed. New York (Harper & Collins).

Hassan, F. (1975): Size, Density and Growth Rate of Hunting-Gathering Populations. In: Polgar St.(Ed.): Population, Ecology and Social Evolution, Den Haag (Mouton).

Heinsohn, G., R.Knieper, O.Steiger (1979): Menschenproduktion. Allgemeine Bevölkerungslehre der Neuzeit. Suhrkamp: Frankfurt

Immler, H. (1989): Vom Wert der Natur. Zur ökologischen Reform von Wirtschaft und Gesellschaft. Westdeutscher Verlag: Opladen.

Kahlert, J. (1990): Alltagstheorien in der Umweltpädagogik. Dt.Studienverlag: Weinheim.

References

Angel, J.L. (1975): Paleoecology, Paleodemography and Health. In: Polgar St.: Population, Ecology and Social Evolution. Den Haag (Mouton), pp.167-190.

Ayres, R.U.(1991): Industrial Metabolism. Theory and Policy. Manuscript (Will appear in: R.U.Ayres, U.E.Simonis (eds.): Industrial Metabilism. New York forthcoming)

Bringezu, St. (1993): Stoffströme und Strukturwandel. Paper presented at the seminar "Ökologie und Ökonomie", IFF-Vienna (unpublished manuscript, Wuppertal Institut für Klima, Umwelt, Energie GMbH)

Birdsell, J. (1968): Some Predictions for the Pleistocene Based on Equilibrium Systems Among Recent Hunter-Gatherers. In: R. Lee and I. De Vore (eds.), Man the Hunter, Chicago: Aldine. pp.229-249.

Bowles, Ch.R. (1988): Die Umweltkrise im Europa des 14. Jahrhunderts. In: R.P. Sieferle (ed.): Fortschritte der Naturzerstörung, Suhrkamp: Frankfurt, p. 13-30.

Braudel, F. (1985): Der Alltag. Sozialgeschichte des 15.-18. Jahrhunderts. Kindler: München.

Catton, W.R.Jr. and Dunlap, R.E.(1978): Environmental Sociology: A New Paradigm. The American Sociologist vol.13, pp.41-49

Corniere, P. (1986): Natural Resource Accounts in France. An Example: Inland Waters. In: Information and Natural Resources, Paris (OECD)

Cronon, W. (1983): Changes in the Land. Indians, Colonists, and the Ecology of New England. Hill and Wang: New York.

Crosby, A.W. (1990): Die Früchte des weißen Mannes. Ökologischer Imperialismus 900-1900. Campus: Frankfurt / New York.

Diamond, J.M. (1987): Human use of world resources. Nature Vol. 328, 479-480.

Devall, B. (1990): Deep Ecology and Radical Environmentalism. Society and Natural Resources vol.4, no.3, pp.247-258

Duby, G. (1984): Kriger und Bauers. Die Entwicklung der mittelalterlichen Wirtschaft und Gesellschaft bis um 1200. Frankfurt (Suhrkamp).

Dunlap, R.E. and Mertig, A.G. (1990): The Evolution of the U.S. Environmental Movement from 1970 to 1990: An Overview. Society and Natural Resources vol.4, no.3, pp.209-218