Schriftenreihe
Soziale Ökologie

Band 43

Menschliche Eingriffe in den natürlichen Energiefluß von Ökosystemen

Helmut Haberl

Wien, 1995

Institut für interdisziplinäre Forschung und Fortbildung der Universitäten Innsbruck, Klagenfurt und Wien
Abteilung Soziale Ökologie

iff

Impressum
Medieninhaber, Verleger, Herausgeber:
Interuniversitäres Institut für interdisziplinäre Forschung und Fortbildung (IFF) - Abteilung Soziale Ökologie
A - 1070 Wien, Seidengasse 13
Tel.: + +43 1 / 526 75 01-0, FAX: + +43 1 / 523 58 43
email: socec.iff@univie.ac.at

Menschliche Eingriffe in den natürlichen Energiefluß von Ökosystemen

Sozio-ökonomische Aneignung von Nettoprimärproduktion in den Bezirken Österreichs

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
Doktor der Naturwissenschaften
an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Wien

eingereicht bei
O. Univ. Prof. Dr. K. Burian
O. Univ. Prof. Dr. W. Grossmann

von
Mag. Helmut Haberl
Wien, März 1995

Abstract

Net primary production (NPP) is one of the most important processes in the energy flow of natural ecosystems. NPP is defined as the yearly accumulation of biomass of green plants within a defined region. It is the energetic basis of all heterotrophic organisms. Anthropogenic activities (agriculture, forestry, construction) alter the energy flow of natural ecosystems. Human appropriation of NPP, the most important indicator for this intervention, is defined as the difference between the NPP of the hypothetical natural vegetation, and the NPP which actually remains in natural cycles. The latter is defined as the NPP of the actual vegetation minus anthropogenic harvest (wood, grain, hay etc.). In this thesis the human appropriation of NPP was determined for the 99 political districts of Austria. The Calculations were based on land-use data for all communities (n=2.350), taken from official statistics, and from a variety of other sources (geographical information systems, meteorological data, data on productivity [NPP/m^2.a] from the literature). Calculations were carried out regarding total production and aboveground production (ANPP); results for ANPP are considered to be more reliable. The ANPP of the hypothetical natural vegetation is 1.501 PJ/a. The ANPP of the actual vegetation is roughly 7% smaller (1.396 PJ/a), due to construction activities and to the average reduction in productivity of agricultural areas compared to natural ecosystems. Harvest reduces the amount of energy available in natural ecosystems by another 512 PJ/a, resulting in an overall ANPP-appropriation of 41,1%. This figure is higher than the estimates for world-wide NPP-appropriation which range from 20 to 40%. Ecological consequences of human NPP-appropriation have been scarcely investigated so far. There are indications that the appropriation of NPP might contribute to the reduction of species diversity, but there appears to be no consensus on this hypothesis within the scientific community. NPP-appropriation, however, always implies significant interventions in natural ecosystems - it can be seen as a strong indicator for land use as stress upon the environment. In the international discussion on sustainable development, NPP-appropriation is increasingly seen as an important dimension of human intervention in natural systems. As a practical consequence, these results should reopen the discussion on the environmental impact of the strategy of increased use of biomass promoted by a policy of „closed cycle economy“.

Kurzzusammenfassung

Die Nettoprimärproduktion (NPP) ist eine der wichtigsten Maßzahlen für den Energiefluß von Ökosystemen. Sie entspricht der von den grünen Pflanzen in einer Region pro Jahr akkumulierten Menge an Biomasse (in Masse- oder Energieeinheiten) und stellt die energetische Basis aller heterotrophen Organismen dar. Der Mensch greift durch Land- und Forstwirtschaft und Verbauung (Bodenversiegelung) in den Energiefluß von Ökosystemen ein. Ein Maß für diese Eingriffe ist die menschliche Aneignung von Nettoprimärproduktion, die als Differenz zwischen der NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation und der tatsächlich in der Natur verbleibenden NPP definiert ist. Die in der Natur verbleibende NPP ist definiert als NPP der aktuellen Vegetation, vermindert um die vom Menschen geerntete Biomasse. In der vorliegenden Arbeit wurde die menschliche NPP-Aneignung in Österreich auf Ebene der 99 politischen Bezirke ermittelt, wobei alle Berechnungen auf Ebene der Gemeinden (n=2.350) durchgeführt wurden. Methodisch wurde dabei auf Daten der amtlichen Statistik (Land- und Forstwirtschaftsstatistik, Bodennutzungserhebung etc.) sowie andere Quellen (geographische Informationssysteme, meteorologische Daten, Daten aus der Literatur zur NPP pro m^2 und Jahr etc.) zurückgegriffen. Es wurde sowohl die oberirdische NPP (ANPP), als auch für die gesamte NPP berechnet, wobei die Ergebnisse für die ANPP wesentlich zuverlässiger sind. Die ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation beträgt nach den hier durchgeführten Berechnungen 1.501 PJ/a. Die ANPP der aktuellen Vegetation ist vor allem aufgrund von Bodenversiegelung, aber auch durch landwirtschaftliche Aktivitäten um etwa 7% geringer und beträgt etwa 1.396 PJ/a. Von dieser Energiemenge werden etwa 512 PJ geerntet, sodaß nur mehr etwa 884 PJ/a in der Natur verbleiben und für ökosystemare Prozesse zur Verfügung stehen. Das bedeutet, daß die menschliche Aneignung oberirdischer NPP in Österreich etwa 41,1% beträgt. Die NPP-Aneignung liegt damit in Österreich höher als im internationalen Durchschnitt (die Schätzungen liegen zwischen 20 und 40%). Die ökologischen Auswirkungen der menschlichen NPP-Aneignung wurden bisher nur wenig untersucht. Es gibt jedoch Hinweise dafür, daß die NPP-Aneignung zur Gefährdung von Arten beitragen kann. Da die NPP-Aneignung in jedem Fall mit einer gravierenden Veränderung und Umgestaltung von Ökosystemen einhergeht, eignet sie sich als Indikator für raumbezogene Eingriffe in Ökosysteme, der das Ausmaß menschlicher Eingriffe in den natürlichen Energiefluß von Ökosystemen abbildet. Die NPP-Aneignung wird in der internationalen Diskussion über nachhaltige Entwicklung („sustainable development") zunehmend als relevante Eingriffsdimension betrachtet. Eine praktische Konsequenz ist, daß Strategien zur verstärkten Biomassenutzung, wie sie unter dem Gesichtspunkt einer „Kreislaufwirtschaft" häufig vorgeschlagen werden, vor diesem Hintergrund im Hinblick auf ihre ökologische Verträglichkeit neu diskutiert werden sollten.

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis 6

Tabellenverzeichnis 7

Abkürzungsverzeichnis 9

1. Einleitung 10

1.1 Motivation und Zielsetzung 10

1.2 Begriffe 13

1.3 Definitionen 15

2. Datengrundlagen und Methoden 18

2.1 Allgemeine Vorbemerkungen 19

2.1.1 Allgemeine Bemerkungen zu den Produktivitätsdaten 19

2.1.2 Umrechnung von Masse- in Energieeinheiten 21

2.1.3 Methoden zur Ermittlung der NPP von Regionen 23

2.2 NPP-Ermittlung mit funktionalen Modellen 24

2.2.1 Das Rosenzweig-Modell 25

2.2.2 Die Modelle von Lieth 25

2.2.3 Das Modell von R o d i n *et al.* (1975) 26

2.2.4 Neuere Modellansätze 27

2.2.5 Anwendbarkeit in Österreich 28

2.3 NPP-Ermittlung mit der Aggregationsmethode 28

2.3.1 Angaben zur durchschnittlichen Produktivität von Vegetationseinheiten 29

2.3.2 Wälder 30

2.3.2.1 Allgemeine Bemerkungen zu den Datengrundlagen für Methode 1 31

2.3.2.2 Allgemeine Bemerkungen zur Verwendung der Daten aus forstwirtschaftlichen Statistiken (Methode 2) 32

2.3.2.3 Allgemeine Bemerkungen zu Methode 3: Ökophysiologische Modelle 34

2.3.3 Landwirtschaftliche Systeme 34

2.3.3.1 NPP-Ermittlung von Ackerbausystemen mit Erntefaktoren 35

2.3.3.2 Ermittlung der NPP von Wiesen und Weiden 36

2.3.4 Alpine Tundren und Rasen 37

2.4 Grundlegende methodische Merkmale der Arbeit 37

2.4.1 Unterteilung in Höhenstufen 37

2.4.2 Flächenstatistische Grundlagen 40
2.4.3 Klimatische Grundlagen 42
2.5 Ermittlung der NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation (NPP_0) 45
2.5.1 Methode 1: Funktionelles Modell 45
2.5.2 Methode 2: Aggregationsmethode 46
2.5.2.1 Die Produktivität von Wäldern in Abhängigkeit von ihrem Typ 46
2.5.2.2 Die Produktivität von Wäldern in Abhängigkeit von Niederschlag und Temperatur 48
2.5.2.3 Subterrestrische NPP in Waldökosystemen 51
2.5.2.4 Produktivität von alpinen Vegetationseinheiten 53
2.5.2.5 Zusammenfassung: Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation Österreichs nach Höhenstufen 54
2.6 Produktivität der aktuellen Vegetation 57
2.6.1 Verbaute Flächen 60
2.6.2 Ackerland und Garten 60
2.6.2.1 Ackerbau 60
2.6.2.2 Weinbau, Gärten, Obstanlagen (2.2-2.6) 62
2.6.3 Grünland 63
2.6.3.1 Wiesen (Kategorien 3.1-3.2) 63
2.6.3.2 Weiden und sonstiges Grünland (Kategorien 3.3-3.6) 64
2.6.3.3 Almen 65
2.6.4 Wald 66
2.6.4.1 Methode 1: Hochrechnung auf Basis der Forstinventur 66
2.6.4.2 Methode 2: Höhenstufenspezifische Produktivität 67
2.7 Ermittlung der geernteten NPP (NPP_E) 68
3. Ergebnisse 70
3.1 Die Nettoprimärproduktion der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich 70
3.1.1 $ANPP_0$ laut Miami-Modell 70
3.1.2 $ANPP_0$ laut Aggregationsmethode 72
3.1.3 NPP_0 74
3.2 Die NPP der aktuellen Vegetation in Österreich 75
3.2.1 $ANPP_{akt}$ 75
3.2.2 NPP_{akt} 77
3.3 Land- und forstwirtschaftliche Ernte 79
3.4 NPP-Aneignung in Österreich 81

3.4.1 Oberirdische NPP 81
3.4.2 Gesamte NPP 84
3.5 Produktivität auf dem Ackerland sowie den Dauerwiesen, ermittelt mit Erntefaktoren 87
4. Diskussion 89
4.1 Vergleichende Bewertung der Ergebnisse 89
4.1.1 Belastbarkeit der Ergebnisse 89
4.1.2 Vergleich mit anderen Arbeiten 90
4.1.2.1 NPP_0 und NPP_{akt} 90
4.1.2.2 NPP-Aneignung 90
4.2 Die Bedeutung der NPP für ökosystemare Zusammenhänge 94
4.2.1 NPP und die trophische Struktur von Lebensgemeinschaften 95
4.2.2 NPP und Biodiversität 100
4.2.2.1 Definition und Messung der Biodiversität 100
4.2.2.2 Historische und ökologische Theorien der Artenvielfalt 101
4.2.2.3 Erklärungsebenen von Theorien der Artenvielfalt 104
4.2.2.4 Die Bedeutung des Konkurrenzausschlußprinzips 105
4.2.2.5 Die Artenzahl-Arealtheorie 107
4.2.2.6 Die Artenzahl-Energietheorie 111
4.2.2.7 Zusammenfassung: Energiefluß und Artenvielfalt 123
4.3 NPP-Aneignung und Gefährdung der Artenvielfalt 125
5. Schlußfolgerungen 131
Danksagung 135
Literatur 136
Anhang 148

Abbildungsverzeichnis

Kapitel 1

Abbildung 1.1: Prinzipschema des Energieflusses in einem Ökosystem 14

Abbildung 1.2 Die Definition von „NPP-Aneignung" in dieser Arbeit 17

Kapitel 2

Abbildung 2.1: Jahresniederschlag und Seehöhe in Österreich 43

Abbildung 2.2: Jahresdurchschnittstemperatur und Seehöhe in Österreich 44

Abbildung 2.3: Beziehung zwischen ANPP und Klima bei Laubwäldern 49

Abbildung 2.4: Beziehung zwischen ANPP und Klima bei Nadelwäldern 50

Kapitel 3

Abbildung 3.1: Biomasseernte in Österreich 1960-1991 80

Abbildung 3.2 Aneignung der oberirdischen Nettoprimärproduktion in Österreich 81

Abbildung 3.3 Aneignung der oberirdischen NPP in Prozent der $ANPP_0$ nach Bundesländern 82

Abbildung 3.4 $ANPP_0$, $ANPP_{akt}$ und $ANPP_t$ pro m^2 nach Bundesländern 83

Abbildung 3.5: NPP-Aneignung in Österreich, differenziert nach ober- und unterirdischer NPP 84

Abbildung 3.6 NPP-Aneignung in Prozent der NPP_0 nach Bundesländern 86

Abbildung 3.7 NPP_0, NPP_{akt} und NPP_t pro m^2 nach Bundesländern 87

Kapitel 4

Abbildung 4.1: Anzahl der Familien in verschiedenen Taxa in evolutionären Zeiträumen 103

Abbildung 4.2: Prinzip des Gleichgewichts-Modells für die Anzahl der Arten auf einer Insel von MacArthur & Wilson 108

Abbildung 4.3: Hypothetische Arten-Arealkurven für Inseln mit ähnlicher Produktivität 113

Abbildung 4.4: Artenzahl-Energiekurven für Inseln 114

Abbildung 4.5: Beschränkungen in der Kombination basaler, ökologisch bedeutsamer Merkmale von Vogelpopulationen in Nordamerika 115

Abbildung 4.6: Modell für Koexistenz und Konkurrenzausschluß in Habitaten entlang eines Ressourcengradienten für zwei Ressourcen 121

Abbildung 4.7: Prinzipskizze einer Artenzahl-Energiekurve 125

Abbildung 4.8: Artenverluste an Säugetieren und Vögeln in Österreich 1600 bis 1975 128

Tabellenverzeichnis

Kapitel 2

Tabelle 2.1: Brennwert verschiedener pflanzlicher Materialien 22

Tabelle 2.2: Einteilung Österreichs in Höhenstufen und jeweils typische Vegetation 39

Tabelle 2.3: Aufteilung der Fläche Österreichs nach Höhenstufen 40

Tabelle 2.4: Flächenstatistische Grundlagen für die Ermittlung der NPP in Österreich 41

Tabelle 2.5.: Angaben zur subterrestrischen NPP von gemäßigten bis borealen Wäldern in der Literatur 52

Tabelle 2.6 Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation nach Höhenstufen 56

Tabelle 2.7.: Untergliederung der Fläche Österreichs zur Ermittlung der aktuellen NPP 58

Tabelle 2.8: Erntefaktoren zur bezirksweisen Ermittlung der Produktivität am Ackerland in Österreich 61

Tabelle 2.9: Trockensubstanz pro Vorratsfestmeter und Brennwert pro Vorratsfestmeter bei der österreichischen Baumartenverteilung 67

Kapitel 3

Tabelle 3.1: ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetaion in Österreich, errechnet mit dem Miami-Modell von Lieth 71

Tabelle 3.2: ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich, errechnet mit der Aggregationsmethode nach Höhenstufen 73

Tabelle 3.3 NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich (Aggregationsmethode) 74

Tabelle 3.4: Oberirdische Nettoprimärproduktion der aktuellen Vegetation in Österreich 76

Tabelle 3.5 Vergleich der ANPPakt des Waldes laut Hochrechnung auf Basis der Forstinventur sowie anhand der Aggretationsmethode nach Höhenstufen 77

Tabelle 3.6: Nettoprimärproduktion der aktuellen Vegetation in Österreich 78

Tabelle 3.7 Menschliche Ernte von Produkten der Nettoprimärproduktion in Österreich 79

Tabelle 3.8: Oberirdische NPP und ihre Aneignung in Österreich 82

Tabelle 3.9 ANPP und ANPP-Aneignung pro m^2 nach Bundesländern 83

Tabelle 3.10 Gesamte NPP und NPP-Aneignung in Österreich 85

Tabelle 3.11 NPP und ihre Aneignung pro m^2 nach Bundesländern 86

Tabelle 3.12: Ergebnis der Ermittlung der Produktivität am Ackerland sowie der Produktivität der Mähwiesen anhand der Erntemethode (ANPP und NPP) 88

Kapitel 4

Tabelle 4.1.: Weltweite Aneignung der NPP durch den Menschen nach Schätzung von Vitousek et al. (1986) 92

Tabelle 4.2: Menschliche Aneignung der weltweiten Nettoprimärproduktion nach Schätzung von Wright (1990) in EJ und % der potentiellen NPP 93

Tabelle 4.3.: Beziehungen zwischen Fläche und Artenzahl auf den Kontinenten 110

Tabelle 4.4.: Log-log-Regressionen zwischen Artenzahl und Energiefluß auf den Kontinenten 128

Tabelle 4.5.: Gefährdung und Artenaussterben in Österreich in absoluten Zahlen (N) und % der ursprünglich vorhandenen Arten 129

Anhang

Tabelle A.1: Brennwert der landwirtschaftlichen Erzeugnisse in der österreichischen Landwirtschaftsstatistik 148

Tabelle A.2: Angaben zur Produktivität von für Österreich relevanten Vegetationstypen in Studien zur Ermittlung der globalen NPP 151

Tabelle A.3: Oberirdische Produktivität von Laubwäldern mit mindestens 30 Jahren Alter 153

Tabelle A.4 : Oberirdische Produktivität von Nadelwäldern mit einem Alter von mindestens 30 Jahren 155

Tabelle A.5: Produktivität verschiedener Tundratypen (Durchschnittswerte und Einzeluntersuchungen) 157

Tabelle A.6: Standardisierte Angaben verschiedener Autoren zu Erntefaktoren bezogen auf das Frischgewicht (bzw. kommerzielles Gewicht) und das Trockengewicht der Ernte 158

Tabelle A.7: Ergebnisse von Studien zur Produktivität von Grasländern 160

Tabelle A.8: ANPP und ANPP-Aneignung in Österreich nach Bezirken 161

Tabelle A.9: $ANPP_0$, $ANPP_{akt}$, $ANPP_t$ und $ANPP_A$ pro m^2 nach Bezirken 163

Tabelle A.10: NPP und NPP-Aneignung nach Bezirken 165

Tabelle A.11: Ergebnis der Ermittlung der Produktivität am Ackerland sowie der Produktivität der Mähwiesen anhand der Erntemethode (ANPP und NPP) 167

Abkürzungsverzeichnis

a	Jahr
AET	aktuelle Evapotranspiration
ANPP	oberirdische NPP (aboveground NPP)
BEV	Bundesamt für Eich- und Vermessungswesen
BMLF	Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft
DBH	diameter at breast height (Durchmesser in Brusthöhe)
Efm	Erntefestmeter (Volumseinheit bei Holz)
EJ	Exajoule (10^{18}J)
fm	Festmeter (Volumseinheit bei Holz)
GJ	Gigajoule (10^9 J)
ha	Hektar
H1,H2,..	Höhenstufe 1, 2, ...
h.i.	harvest index (Ernteindex)
HWZ	Häuser- und Wohnungszählung des österreichischen statistischen Zentralamts
IBP	Internationales Biologisches Programm
i.d.R.	in der Regel
LAI	Leaf Area Index (Verhältnis Blattfläche zu Bodenfläche in einem Ökosystem)
$\log_{10}$	Logarithmus zur Basis 10
J	Joule (Einheit für Energie)
kg	Kilogramm
m^2	Quadratmeter
MaB	Man and Biosphere-Programm der UNESCO
Mio.	Millionen
MJ	Megajoule (10^6 J)
n.a.	nicht angegeben (Daten nicht verfügbar)
NPP	Nettoprimärproduktion
ÖFZS	Österreichisches Forschungszentrum Seibersdorf
ÖSTAT	österreichisches statistisches Zentralamt
PJ	Petajoule (10^{15} J)
SI	Systeme internationale (internationales Einheitensystem)
SNPP	subterrestrische NPP
t	Tonnen
TJ	Terajoule (10^{12} J)
TS	Trockensubstanz
ü.d.M.	über dem Meer
Vfm	Vorratsfestmeter

1. Einleitung

1.1 Motivation und Zielsetzung

Die Produktion von Biomasse durch grüne Pflanzen ist Grundlage des gesamten Lebens der Erde. Mit Ausnahme weniger Mikroorganismen sind sie die einzigen, die in der Lage sind, Sonnenenergie zum Aufbau lebender Substanz (Biomasse) aus anorganischen Stoffen zu nutzen. Die von grünen Pflanzen produzierte Biomasse steht - mit gewissen Ausnahmen[1] - am Anfang aller Nahrungsketten und ist die energetische Grundlage aller heterotrophen Lebewesen (Tiere, Pilze, viele Mikroorganismen).

Ursprünglich fügten sich menschliche Gesellschaften als Jäger und Sammler in diesen natürlichen Energiefluß mehr oder weniger harmonisch ein und beeinflußten ihn kaum mehr als andere vergleichbare Säugetierpopulationen (L e r c h 1980).[2] Mit der Entwicklung der Landwirtschaft erfolgte eine immer stärkere Umgestaltung der natürlichen Ökosysteme mit dem Ziel, die vom Menschen nutzbare Biomasseproduktion zu erhöhen. Dies wird in der Regel so erreicht, daß Ökosysteme in ein frühes Sukzessionsstadium gebracht werden, in dem zwar ihre gesamte Produktivität geringer ist als im vorherigen natürlichen Zustand, aber der Anteil der vom Menschen (bzw. seinen Nutztieren) nutzbaren Biomasse deutlich höher ist (O d u m 1983). Im Zuge der Indutrialisierung sowie der Intensivierung der Landwirtschaft kam es zu immer weitgehenderen Eingriffen in Biotope bis hin zu deren Ersatz durch künstlich vegetationsfreie Flächen (Bauten) sowie zu einer Verringerung der Produktivität durch anthropogen verursachte Erosion. In hoch industrialisierten Ländern ist die anthropogene Umgestaltung der Vegetationsdecke und damit der natürlichen Ökosysteme weit fortgeschritten und spart nur einen geringen Anteil der Landesfläche aus.

Alle diese Eingriffe haben eines gemeinsam: Der im Naturhaushalt für ökosystemare Prozesse verfügbare Anteil der pflanzlichen Stoff- und Energieproduktion

---

[1] Der Beitrag chemolithoautotropher Organismen zur Produktion biologisch verfügbarer Energie ist nicht genau bekannt.

[2] Es gibt eine wesentliche Ausnahme, und zwar die möglicherweise auf beachtlich großen Flächen erfolgte gezielte Verwendung des Feuers zur Förderung krautiger Vegetation gegenüber Holzpflanzen durch spätere Jäger und Sammler-Kulturen. Diesbezüglich scheint allerdings unter den Archäologen noch keine Einigkeit zu herrschen (B u t z e r 1984).

wird immer kleiner und die sozio-ökonomische Beeinflussung natürlicher Stoff- und Energiekreisläufe nimmt beständig zu.

Schon seit längerer Zeit interessieren sich daher Ökologen dafür, welches Ausmaß diese anthropogenen Eingriffe in den natürlichen Energiefluß haben. Bereits 1973 publizierten Whittaker & Likens eine Arbeit, in der ein Vergleich der menschlichen Biomassenutzung mit der NPP der Erde versucht wurde. Sie verglichen dabei allerdings nur die Biomasseentnahme für menschliche Ernährung mit der gesamten NPP; dieser Wert war mit knapp über 1% der terrestrischen NPP wenig besorgniserregend. Die Autoren warnten jedoch bereits damals, daß der Mensch dabei sei, den weltweiten Biomassevorrat und die Produktivität zu verringern.

Ende der achtziger Jahre wurden zwei Arbeiten publiziert, in denen die weltweite Aneignung der terrestrischen pflanzlichen Nettoprimärproduktion auf 20 bis 40% geschätzt wurde (Vitousek *et al.* 1986, Wright 1990, vgl. Kapitel 4 für Details). Diese Schätzung stimmt umso nachdenklicher, wenn man die Prognosen für das weitere Wachstum von Weltbevölkerung und Weltwirtschaft berücksichtigt, für die Verdopplungszeiten von wenigen Jahrzehnten allgemein angenommen werden. Unterstellt man grob vereinfachend, daß für jeden Menschen oder für jede wirtschaftlich produzierte Einheit ähnlich viel Biomasse-Aneignung notwendig ist, so kommt man sehr rasch zu Grenzen des Wachstums, die kaum überschreitbar sein dürften (Daly 1992, Meadows *et al.* 1992):

> *"Wenn es nun auch nur annähernd stimmen sollte, daß die Menschen 40 Prozent der von den Kontinenten gelieferten NPP beanspruchen, stellt sich die aktuelle Frage: Was passiert, wenn sich die Menschheit und ihre Wirtschaft wiederum verdoppeln, was schon in 20 bis 30 Jahren der Fall sein wird? Wie sieht die Welt aus, wenn die Menschen 80 Prozent der NPP für sich beanspruchen? Oder gar 100 Prozent?" (Meadows et al. 1992, S. 93).*

Diese grobe Vereinfachung ist selbstverständlich unzulässig: Der Biomassebedarf pro Kopf bzw. pro Einheit Sozialprodukt ist in weiten Grenzen variabel und ist nicht zuletzt auch Ergebnis politischer Strategien und kulturell bedingter Verhaltensweisen (Energieversorgung, Ernährungsweise etc.). Aber das Gedankenexperiment zeigt deutlich auf, daß Biomasse weltweit einer der wichtigsten limitierenden Faktoren für die weitere Wirtschafts- und Gesellschaftsentwicklung zu werden beginnt.

Abgesehen davon ist die anthropogene "Umleitung" von (weltweit) 20-40% der natürlichen NPP ein massiver Eingriff in den natürlichen Energiefluß der Biosphäre und 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)*

In der theoretischen Ökologie ist in den letzten zehn Jahren eine intensive Diskussion darüber entstanden, welche Auswirkungen diese Eingriffe auf Ökosysteme und ihre Zusammensetzung (z.B. ihre Artenzahl oder ihre trophische Struktur) haben. Vor allem die Vertreter der „Energiefluß-Artenzahl"-Theorie - die in Kapitel 4 ausführlich diskutiert wird - argumentieren, daß die anthropogene Verminderung des natürlichen Energieflusses eine wichtige Ursache für das Artensterben ist (vgl. Brown 1981, Brown & Maurer 1987, Wright 1983, 1987, 1990). Auch wenn diese Theorie derzeit im Stadium einer intensiven Diskussion ist, so ist immerhin klar, daß NPP-Aneignung immer mit einer mehr oder weniger starken Umgestaltung natürlicher Ökosysteme einhergeht; die NPP-Aneignung kann somit als Indikator für die Intensität menschlicher Eingriffe in Ökosysteme angesehen werden.

Dem steht gegenüber, daß die verstärkte Nutzung von Biomasse mit dem Ziel einer Substitution anderer Materialien - deren sozio-ökonomische Nutzung aus guten Gründen verringert werden sollte - Bestandteil vieler Strategien einer nachhaltigen Entwicklung ist. Die Frage ist, wie tragfähig diese Strategien angesichts der jetzt schon massiven Biomassenutzung sowie der prognostizierten weiteren Nutzungssteigerungen sein können, oder ob nicht Strategien zur Substitution von umweltpolitisch problematischen Rohstoffen gefunden werden müssen, die nicht zu einer Reduktion der natürlichen Energieflüsse beitragen.

Die Frage der Auswirkungen der menschlichen NPP-Aneignung betrifft daher sowohl die Diskussion darüber, ob Substitutionsstrategien für nicht-erneuerbare Rohstoffe durch erneuerbare, biologische Rohstoffe (z.B. Fossilenergie durch Biomasse) umweltpolitisch wünschenswert sind, als auch mögliche Kriterien für "nachhaltige Entwicklung". So schlagen z.B. Weterings & Opschoor (1992) als Kriterium für die nachhaltige Verwendung erneuerbarer Ressourcen folgendes Kriterium vor: Der menschliche Eingriff in die Natur solle im Vergleich zu natürlichen Stoff- und Energieflüssen "gering" sein. In bezug auf NPP-

Aneignung setzen Weterings & Opschoor den Grenzwert für eine nachhaltige Nutzung bei 20% der NPP an. Die eingangs zitierten Zahlen weisen darauf hin, daß diese Grenze sowohl weltweit als auch in Österreich überschritten ist. Allerdings ist der Grenzwert nicht aus einer ökologischen Analyse abgeleitet, sondern hat eher willkürlichen Charakter, weil das ökologische Wissen zu dieser Frage derzeit bei weitem nicht ausreicht, um fundierte Aussagen zu machen.

In diesem weiten Feld der internationalen Diskussion über nachhaltige Entwicklung (Daly 1992, Goodland 1992, Gore 1992, Meadows *et al.* 1992) soll die vorliegende Arbeit einen Baustein für eine fundierte und sachliche Diskussion dieser Fragen leisten. Empirisch gesehen besteht das Ziel darin, das Ausmaß dieser Eingriffe in einem Land (Österreich) zu einem Zeitpunkt (Anfang der neunziger Jahre) in tiefer regionaler Gliederung (politische Bezirke) aufzuzeigen. Damit soll eine Grundlage geschaffen werden, auf deren Basis die wissenschaftliche Diskussion der ökologischen Folgen dieser Eingriffe weiter vorangetrieben werden kann und Strategien nachhaltiger Entwicklung vor dem Hintergrund systemökologischer Zusammenhänge weiterentwickelt werden können.

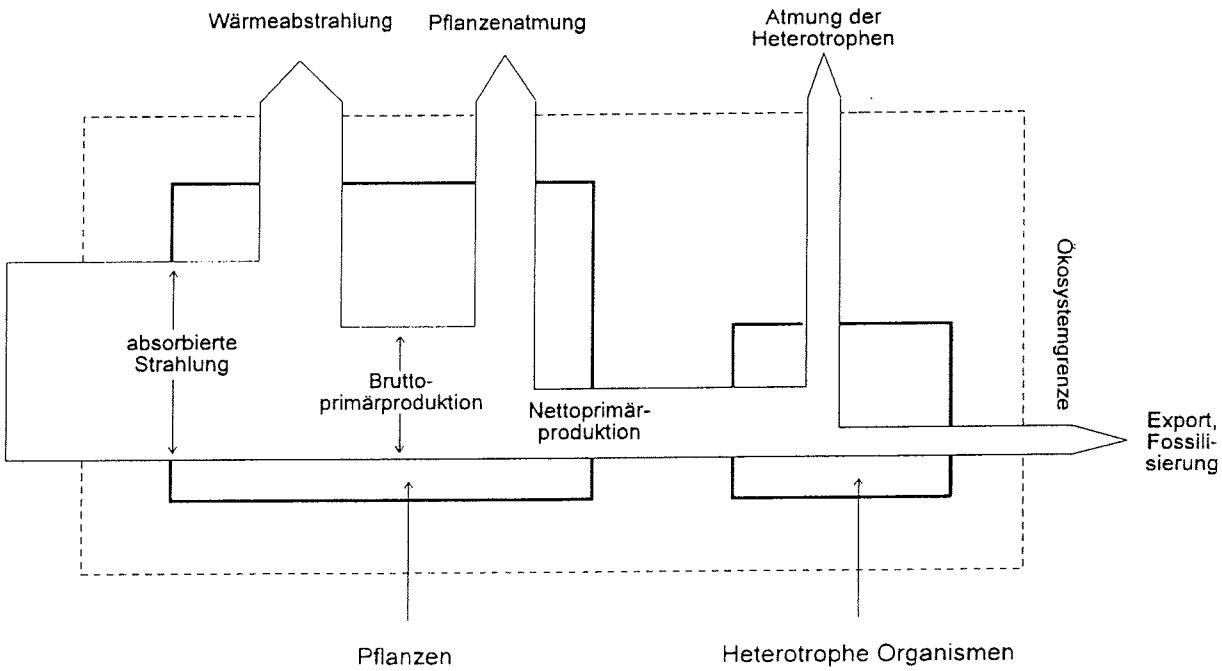
1.2 Begriffe

In einem wichtigen Teil der Ökologie, der häufig mit "Systemökologie" bezeichnet wird, ist es üblich, Ökosysteme als Kompartimentmodelle darzustellen und Stoffkreisläufe 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 1.1: Prinzipschema des Energieflusses in einem Ökosystems



Quelle: eigene Darstellung; vereinfacht nach B i c k 1989, L e r c h 1980, O d u m 1983

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 ..." (W h i t t a k e r & M a r k s 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. Da die vorliegende Arbeit darauf beruht, Produktivitätswerte aus der internationalen Fachliteratur auf die eine oder andere Weise (vor allem auf Basis statistischer Informationen) auf österreichische Verhältnisse hochzurechnen (andere Methoden zur Ermittlung der Primärproduktion von Regionen sind nicht bekannt), erscheint eine Ermittlung anderer Komponenten des natürlichen Energieflusses bzw. seiner menschlichen Beeinflussung beim derzeitigen Stand des Wissens nicht machbar.

Eine wesentliche Untergliederung der NPP ist jene nach oberirdischer NPP (ANPP, aboveground NPP) und unterirdischer NPP, das ist jene Biomasse- bzw. Energiemenge, die unterirdisch zuwächst (Wurzelwachstum, Ausscheidung organischer Substanzen durch Wurzeln etc.). Diese wird hier als SNPP (subterrestrische NPP) bezeichnet. Als „Produktivität" wird in dieser Arbeit die NPP pro m^2 und Jahr - die entweder in $MJ/m^2.a$ oder in $kg/m^2.a$ angegeben wird - bezeichnet.

1.3 Definitionen

Unter "menschlicher Aneignung von Nettoprimärproduktion" wird in dieser Arbeit die Differenz zwischen der NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation und der tatsächlich in der Natur verbleibenden NPP verstanden. "In der Natur verbleibend" bedeutet, daß die betreffenden Produkte der Photosynthese an dem Ort, an dem sie gebildet werden, in den Naturkreislauf eingehen. So gilt z.B. auf einem Feld nur diejenige Biomasse als "angeeignet", die tatsächlich geerntet wird, nicht jedoch z.B. die Wurzeln und Stoppeln, die am Feld verbleiben.[3] Wenn die Produktivität des Feldes geringer ist als die Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation an diesem Ort, so gilt auch die Differenz als "menschliche NPP-Aneignung". Diese Definition unterscheidet sich - wie in Kapitel 4 weiter erläutert wird - von jener von Vitousek *et al.* (1986) und ist eher an die von Wright (1990) verwendete Definition angelehnt.

[3] Würde allerdings das Feld abgebrannt, so müßte auch dies als NPP-Aneignung gewertet werden. Aufgrund mangelnder Daten sowie der Tatsache, daß die Strohverbrennung am Feld inzwischen verboten wurde, wird dies in der vorliegenden Arbeit allerdings nicht berücksichtigt.

Menschliche NPP-Aneignung erfolgt somit durch folgende zwei Prozesse:

1. Durch Produktionsveränderung: Verhinderung des Wachstums grüner Pflanzen (z.B. durch Überbauung), Verminderung der NPP infolge des Ersetzens produktiverer durch weniger produktive Vegetationstypen (z.B. wenig produktive Wiese[4] statt Wald) oder auch Produktionsvermehrung (z.B. Maisfeld statt Wald)
2. Biomasseentnahme (Ernte): Entnahme energiereicher Substanzen aus dem Ökosystem. Für die natürliche Biozönose steht somit weniger Energie zur Verfügung.

Um die menschliche NPP-Aneignung nach dieser Definition zu erheben, müssen folgende Größen ermittelt werden:

NPP_0	NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation
NPP_{akt}	NPP der aktuellen Vegetation
NPP_E	geerntete NPP (menschliche NPP-Entnahme)
NPP_t	tatsächlich im Ökosystem verbleibende NPP

Die NPP-Aneignung (NPP_A) ergibt sich aus diesen Größen mit Hilfe der Formel

$$NPP_A = | NPP_0 - NPP_t |,$$

wobei NPP_t - die tatsächlich im Ökosystem verbleibende NPP - sich direkt aus NPP_{akt} und NPP_E anhand folgender Formel ergibt:

$$NPP_t = NPP_{akt} - NPP_E$$

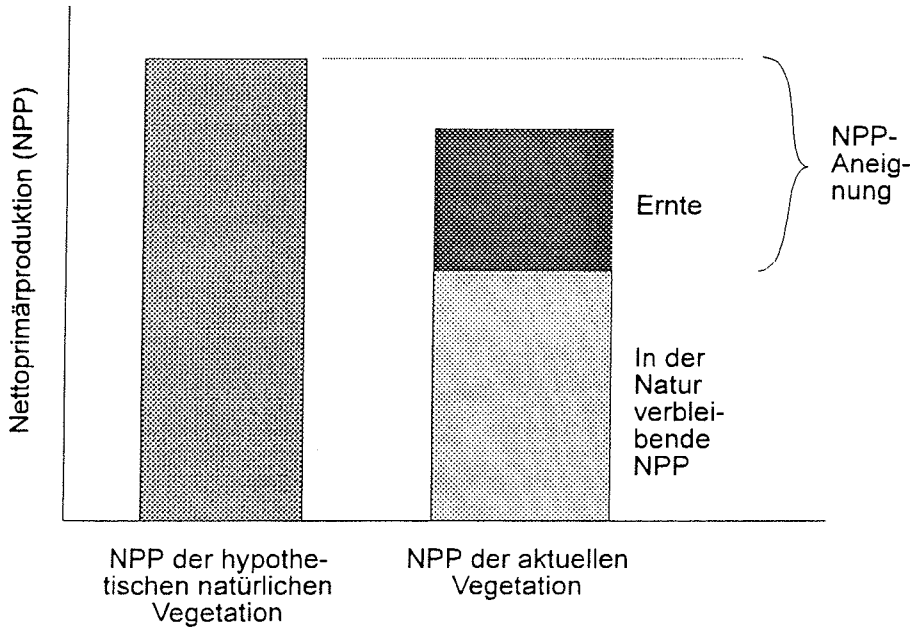
Diese Definitionen sind in Abbildung 1.2 (vgl. nächste Seite) zusammengefaßt.

Die Berechnung dieser Größen findet prinzipiell auf Gemeindeebene statt, d.h. für alle Gemeinden Österreichs (1993 waren es 2350; Ö S T A T 1993) werden die drei Werte NPP_0, NPP_{akt} und NPP_E berechnet und davon ausgehend NPP_A und NPP_t errechnet. Die dabei angewandte Methode wird im folgenden im Detail beschrieben. Dabei entstehen allerdings aufgrund der Erhebungsmethoden der amtlichen Statistik Fehler, die die resultierenden Werte einzelner Gemeinden

[4] Bei entsprechender Düngung und ausreichender Wasserverfügbarkeit kann eine Wiese auch eine höhere Produktivität haben als ein Wald.

problematisch erscheinen lassen. Wie im folgenden beschrieben wird, heben sich diese Fehler bei einer Aggregation auf höhere räumliche Einheiten weitgehend auf, sodaß z.B. auf Bezirksebene oder auf Ebene von Kleinproduktionsgebieten bereits ausreichend genaue Werte zu erwarten sind. Eine Darstellung der Ergebnisse ist daher nur auf einem höheren Aggregationsniveau als der Gemeinde sinnvoll.

Abbildung 1.2: Die Definition von „NPP-Aneignung" in dieser Arbeit



Eine für die Verwendung als Umweltindikator aus ökologischer Sicht vorteilhafte Eigenschaft dieser Größe ist, daß mit ihrer Hilfe die Bestandsgröße "Flächeninanspruchnahme" in eine Flußgröße[5] 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).

[5] Die NPP_0 ist als „Referenzzustand" eine Konstante und somit scheinbar statisch. Tatsächlich handelt es sich dabei aber um den jährlichen Zuwachs im Referenzzustand (hypothetische natürliche Vegetation) und somit um eine jährliche Flußgröße. Die jährlichen Schwankungen der NPP_{akt} (z.B. durch Schwankungen von Niederschlag und Temperatur) werden nicht berücksichtigt, sehr wohl aber mittel- und langfristige Veränderungen, wie z.B. Veränderungen der Bodennutzung.

2. Datengrundlagen und Methoden

Die Nettoprimärproduktion (NPP) von Regionen - seien sie durch politische Grenzen definiert, wie etwa Gemeinden, Bezirke, Bundesländer oder ein ganzes Land oder naturräumlich abgegrenzt - kann nicht direkt „gemessen" werden, sondern nur mit Hilfe verschiedener Rechenmethoden („Modelle") abgeschätzt werden. Grundlage dieser Modelle sind die Ergebnisse von Studien über die Produktivität der Vegetation an bestimmten Standorten. Diese werden miteinander verglichen und auf größere Flächen verallgemeinert. Es handelt sich daher immer um Extrapolationen, d.h. um Hochrechnungen.

Im Rahmen einer derartigen Arbeit sind zahlreiche Annahmen notwendig, da viele notwendigen Parameter nicht exakt bekannt sind und die Datenbasis unsicher und ungenau ist. Die Probleme beginnen mit den Produktivitätsdaten selbst: Viele Studien sind unvollständig in bezug auf erfaßte Komponenten (insbesondere die subterrestrische NPP) und beruhen selbst auf Modellannahmen (z.B. allometrischen Regressionen[1]), die zu beträchtlichen, methodisch bedingten Ungenauigkeiten führen können. Weiters kann dieselbe Vegetationseinheit an verschiedenen Standorten hinsichtlich ihrer Produktivität (darunter wird in dieser Arbeit die Produktion pro m^2 und Jahr verstanden, vgl. Kapitel 1.2) deutlich variieren. Dazu kommen beträchtliche Unschärfen in den zugrundeliegenden Flächendaten, die im wesentlichen im Hinblick auf land- und forstwirtschaftliche Interessen erhoben werden und somit für ökologische Zwecke in vielerlei Hinsicht unbefriedigend sind. Auch die Erhebungsmethoden selbst führen aufgrund der Zuordnungsprinzipien der erhobenen Flächen zu räumlichen Einheiten (dem sogenannten „Wirtschaftsprinzip") zu gewissen Unschärfen.

Um räumliche Aspekte möglichst gut berücksichtigen zu können, wird in der vorliegenden Arbeit von der untersten statistischen Erhebungseinheit, der Gemeinde, ausgegangen. Das bedeutet, daß alle Berechnungen für alle ca. 2.350 österreichischen Gemeinden durchgeführt werden, was aufgrund der enormen Datenfülle nur mit automatisierten Verfahren möglich ist. Die Darstellung erfolgt hingegen auf der nächsthöheren Gliederungsebene, der Bezirksebene, da die Gemeindeda-

[1] z.B. der Zusammenhang zwischen Dicke des Stammes in Brusthöhe (DBH) und Stammbiomasse eines Baumes.

ten selbst aufgrund des Wirtschaftsprinzips z.T. beträchtliche Ungenauigkeiten aufweisen, die sich bei einer Aggregation weitgehend aufheben.

2.1. Allgemeine Vorbemerkungen

2.1.1 Allgemeine Bemerkungen zu den Produktivitätsdaten

Alle Methoden zur Ermittlung der NPP von Regionen stützen sich auf Daten aus Felduntersuchungen, in denen jeweils einzelne abgegrenzte Flächen untersucht wurden. Diese Felduntersuchungen beruhen überwiegend auf Erntemethoden, mit Hilfe derer versucht wird, den Biomassezuwachs zu ermitteln.[2] Die meisten in der Literatur verfügbaren Daten stammen aus den 70er und frühen 80er Jahren und wurden im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) ermittelt. Diese Daten weisen beträchtliche Unsicherheiten auf, die methodisch bedingt sind. Die Erfassung der von Herbivoren während der Untersuchung gefressenen Biomasse ist sehr schwierig (Roberts *et al.* 1993). Es können zwar größere Graser ausgeschlossen werden, kaum jedoch Insekten oder andere kleine Tiere. Schwierig ist auch die Abschätzung der Detritusmenge, die noch vor dem Einsammeln von Detritusfressern abgebaut wird. Selbst bei gleichen empirischen Erntedaten können sich durch die verwendeten Rechenmethoden beträchtliche Ungenauigkeiten ergeben (Singh *et al.* 1975). Viele Methoden beruhen darauf, Minima und Maxima des *standing crop* zu messen. Die Bestimmung dieser Minima bzw. Maxima wird durch Stichprobenfehler erschwert, was besonders bei der Ermittlung der subterrestrischen NPP zu enormen Verzerrungen führen kann (Sing *et al.* 1984).

Spätere Analysen zeigten, daß die Produktivität im IBP in manchen Ökosystemtypen aufgrund dieser methodischen Probleme deutlich unterschätzt wurde. So ermittelten Long *et al.* (1992) mit einer wesentlich genaueren Methode als im IBP Werte für die Produktivität von tropischen und subtropischen Grasländern, die 2-5mal größer sind als die auf der gleichen Fläche mit IBP-Methoden ermittelten Daten. Der Grund für die Ungenauigkeit der IBP-Methode lag darin, daß dabei die NPP aus der Differenz zwischen periodisch ermittelten *standing crop*-Werten ermittelt wurde (Milner & Hughes 1968). Diese Methode unterschätzte die Biomasseverluste (vor allem durch Absterben von Pflanzenteilen und

[2] Eine detaillierte Übersicht über moderne Methoden bietet Hall *et al.* (1993a); vgl. auch Whittaker & Marks (1975).

rasche Zersetzung) innerhalb des Ernteintervalls. L o n g *et al.* (1992) konnten dagegen diese Biomasseverluste quantifizieren, und somit den Fehler der IBP-Methode feststellen. Ihre Methode kann allerdings immer noch nicht alle potentiellen Biomasseverluste messen, sodaß vermutlich auch diese Werte immer noch zu niedrig sind. Auch C o x & W a i t h a k a (1989) kommen mit Hilfe neuerer Methoden zum Schluß, daß in vielen Studien die Produktivität von Grasländern beträchtlich unterschätzt wurde. Ein Vergleich ihrer Methode mit der IBP-Methode (M i l n e r & H u g h e s 1968) ergab, daß die IBP-Methode nur zwischen 56 und 75% des Wertes ihrer eigenen Methode angezeigt hätte. Auch diese Studien beziehen sich allerdings auf tropische und subtropische Grasländer.

Ein besonders großes Problem ist die Ermittlung der subterrestrischen NPP (SNPP) (O l s o n 1975, O l s o n *et al.* 1983). Schon die Erfassung der Biomasse ist sehr schwierig, umso mehr die Abschätzung des Biomassezuwachses. In den IBP-Studien wurde meist nur versucht, den Zuwachs an Wurzelbiomasse in gröberen Wurzeln (>2-4mm) zu erfassen. Neuere Studien zeigen jedoch, daß ein sehr beträchtlicher Anteil der subterrestrischen NPP auf Feinwurzeln und die Mycorrhiza entfällt, obwohl diese nur einen relativ geringen Anteil an der Biomasse haben. Der Grund dafür ist der sehr schnelle *turnover* dieser Komponenten. Nach Daten von N a d e l h o f f e r *et al.* (1985), die neun temperierte Waldbestände in den USA untersuchten, entfallen rund 25% der gesamten NPP dieser Ökosysteme allein auf Feinwurzeln <3mm. Die Spannbreite reichte von 18 bis 35%, wobei die Mycorrhiza nicht berücksichtigt wurde. V o g t *et al.* (1982) untersuchten zwei *Abies amabilis*-Bestände in den USA; der eine war 23 Jahre alt, der andere 180. Sie stellten dabei einen Anteil der Mycorrhiza an der NPP von 14 bzw. 15% fest. Der Anteil der Feinwurzeln an der gesamten NPP betrug 28% beim jungen und 51% beim alten Bestand. Insgesamt betrug der Anteil der subterrestrischen NPP bei diesen Beständen zwischen 73 und 82%. Selbst wenn diese Werte untypisch hoch sein sollten (was aufgrund neuerer Ergebnisse wahrscheinlich erscheint, vgl. V o g t *et al.* 1985), erscheint aufgrund dieser Größenordnung des Fehlers die Verwendung von Daten, bei denen Feinwurzeln und Mycorrhiza nicht berücksichtigt wurden, problematisch. So wurde z.B. bei den meisten Studien zur NPP von Wäldern davon ausgegangen, daß die subterrestrische NPP zwischen 15 und 20% der gesamten NPP der Wälder ausmacht (J a r v i s & L e v e r e n z 1983, K i r a 1975, S h a r p e 1975). Bei der Ermittlung der subterrestrischen NPP sind jedoch nicht nur Fehler möglich, die zu einer Unterschätzung der NPP führen, sondern es ist auch der entgegengesetzte Effekt denkbar. S i n g *et al.* (1984) zeigen, daß aufgrund von Stichprobenfehlern die Diffe-

renz zwischen Minimum und Maximum der Biomasse stark überschätzt werden kann, wodurch sich bei der NPP-Berechnung zu hohe Werte ergeben würden. Die IBP-Werte für die oberirdische NPP (ANPP) wurden hingegen auch bei den neueren Studien wie z.B. Nadelhoffer *et al.* (1985) und Vogt *et al.* (1982) im wesentlichen bestätigt.

Es erscheint daher, daß jene NPP-Daten aus dem IBP zuverlässig sind, die sich auf Bereiche mit geringerem *turnover* beziehen (vgl. Long *et al.* 1992). Die IBP-Daten sind vermutlich - bei aller gebotenen Vorsicht hinsichtlich weiterer Fehlermöglichkeiten und Ungenauigkeiten - für die Abschätzung der ANPP von temperaten Gebieten durchaus brauchbar. Für die Abschätzung der gesamten NPP inklusive der subterrestrischen NPP ist die Datengrundlage sehr schlecht. Die in den bekannten Studien zur globalen NPP verwendeten Durchschnittswerte für die Produktivität von Vegetationstypen beinhalten offenbar weitaus zu niedrige Werte für die subterrestrische NPP (abgesehen von der Unterschätzung der NPP subtropischer und tropischer Grasländer, die hier weniger interessiert). Für die Hochrechnung von NPP-Werten inclusive subterrestrischer NPP sind daher nur solche Studien heranzuziehen, bei denen auch die NPP von Feinwurzeln und möglichst auch der Mycorrhiza untersucht wurde. Die entsprechenden Werte sind nur als vorläufig zu betrachten.

2.1.2 Umrechnung von Masse- in Energieeinheiten

In dieser Arbeit sollen alle Werte letztlich in Energieeinheiten angegeben werden. In der Literatur sind Daten zur NPP im allgemeinen in Masseeinheiten (Trockensubstanz) angegeben. Es ist daher meist notwendig, diese Werte in Energieeinheiten umzurechnen. Dafür sollen die Werte in Tabelle 2.1 verwendet werden.

Die Umrechnung von Masse- in Energieeinheiten geschieht in der Ökologie - anders als in ökonomischen Energiestatistiken - immer anhand des (kalorimetrischen) Brennwerts.[3] Der Brennwert biologischer Materialien kann beträchtlich schwanken, je nachdem, aus welchen Substanzen sie bestehen. Nicht immer wird in der Literatur der Brennwert der ermittelten Trockensubstanzproduktion angegeben. In der folgenden Tabelle sind daher die verwendeten Brennwerte samt

[3] Der Energiegehalt "technischer" Energieträger wird i.d.R. als Heizwert (früher: "unterer Heizwert") angegeben. Der früher "oberer Heizwert" genannte Brennwert (=kalorimetrischer Brennwert) enthält zusätzlich zum Heizwert auch die Kondensationswärme des Abgases, das bei der Verbrennung entsteht und ist je nach Brennstoff um ca. 5-10% höher als der Heizwert.

Quellen dokumentiert. Alle Angaben wurden in SI-Einheiten (kg, J) konvertiert. Die Brennwerte von Ackerbauprodukten sind in der Tabelle A.1 im Anhang dargestellt.

Tabelle 2.1.: Brennwert verschiedener pflanzlicher Materialien

Material / Arten	Quelle	Brennwert der Trockensubstanz[1] [MJ/kg]
Blätter	Golley 1961	17,71
Stämme und Zweige	Golley 1961	17,87
Wurzeln	Golley 1961	19,76
Bestandesabfall	Golley 1961	17,99
Samen	Golley 1961	21,21
Andropogon auf brachliegendem Feld	Golley 1961	16,35
Poa auf brachliegendem Feld	Golley 1961	17,06
Krautige Pflanzen auf brachliegendem Feld	Golley 1961	17,49
Pinus sylvestris-Bestand	Golley 1961	20,04
Alpine Wiese	Golley 1961	19,72
Alpine *Juncus*-Zwergstrauchheide	Golley 1961	20,05
Tundra	Golley 1961	19,72
Durchschnitt pflanzliche Trockensubstanz	Odum 1983	18,84
Typische Pflanzensamen	Odum 1983	21,77
Sommergrüner Laubwald	Lieth 1975b	19,26
Warm-temperierter Mischwald	Lieth 1975b	19,68
Borealer Wald	Lieth 1975b	20,10
offenes Waldland	Lieth 1975b	19,26
Tundra	Lieth 1975b	18,84
Temperates Grasland	Lieth 1975b	16,75
Kultiviertes Land	Lieth 1975b	17,17
Sümpfe und Marschen	Lieth 1975b	17,58
Weltdurchschnitt Pflanzenbiomasse	Whittaker *et al.* 1975	17,79
Koniferen	Whittaker *et al.* 1975	20,52
Alpine Flechten (Durchschnitt von 9 Arten)	Schmidt (1974)	18,23
Moos *(Pleurozium schreberi)*	Schmidt (1974)	18,68
Alpine krautige Pflanzen (Ds. von 4 Arten)	Schmidt (1974)	19,65
Alp. Zwergsträucher, oberird. (Ds. v. 8 Arten)	Schmidt (1974)	22,39
Unterird. Teile, alp. Arten (3 Pflanzenges..)	Schmidt (1974)	21,73

[1] Umrechnung mit 1 kcal = 4,1868 kJ

Eine gewisse Ungenauigkeit ist bei der Umrechnung von Angaben in Trockensubstanz in Energieeinheiten unvermeidbar, da der Energiegehalt von pflanzlichen Materialien jahreszeitlichen Schwankungen von bis zu ±5% unterworfen ist (Klug-Pümpel 1989). Der Energiegehalt steigt mit zunehmender Höhenla-

ge und ist in kühlen, niederschlagsreichen Jahren höher als in warmen, trockenen (Cernuska *et al.* 1989).

Die Ermittlung des Brennwertes der kommerziellen Ernte ist mit Hilfe von Nährwerttabellen, die für alle Nahrungsmittel und Futtermittel verfügbar sind, möglich (DLG 1991, Souci *et al.* 1989, Vollmer *et al.* 1990), anhand derer der kalorimetrische Brennwert berechnet werden kann (Friesecke 1984, DLG 1991). Diese Brennwerte gelten allerdings nur für den eßbaren Anteil. Die chemische Zusammensetzung der restlichen Biomasse weicht i.d.R. von derer des eßbaren Anteils ab. Für diese Pflanzenteile erscheint es sinnvoll einen typischen Brennwert von krautigen Pflanzen zu verwenden (17,5 MJ/kg). Die Brennwerte der landwirtschaftlichen Erzeugnisse in Österreich, die zur Berechnung der NPP_{akt} verwendet wurden, sind im Anhang (Tabelle A.1) dokumentiert.

2.1.3 Methoden zur Ermittlung der NPP von Regionen

Für die Ermittlung der NPP von Regionen gibt es zwei prinzipiell verschiedene Ansätze, die bei den bisher veröffentlichten Studien angewendet wurden (vgl. Sharpe 1975, Ajtay *et al.* 1979). Mit beiden Ansätzen wurden z.B. Schätzungen der weltweiten NPP (vgl. z.B. Lieth 1975a, Ajtay *et al.* 1979) und der NPP von Regionen (vgl. z.B. Sharp *et al.* 1975) durchgeführt.

Typ 1: „Funktionelle Modelle"

Funktionelle NPP-Modelle beruhen auf dem Zusammenhang zwischen NPP und bestimmten Umweltfaktoren (vor allem dem Klima). Sie haben i.a. die Form

$$NPP = f(x_i)$$

mit

x_i Vektor von geeigneten Umweltfaktoren, z.B. Niederschlag, Temperatur, oder davon abgeleiteten, zusammengesetzten Größen (z.B. AET).

f ist meist eine nichtlineare Funktion (häufig eine Sättigungsfunktion oder eine logistische Funktion), deren Parameter im allgemeinen aus Regressionsanalysen gewonnen werden, d.h. meist mit Hilfe von "least square fits" wird eine Funktion

von vorher (aufgrund ökophysiologischer Vorüberlegungen) festgelegter Form an eine mehr oder weniger große Anzahl von Datenpunkten angepaßt.

Typ 2: „Aggregationsmodelle"

Die hier Aggregationsmodelle genannten Ansätze beruhen im Prinzip auf einer Berechnung der gesamten NPP als Summe der NPP von einzelnen Vegetationstypen bzw. Teilsystemen:

$$NPP = \sum_{i=1}^{n} npp_i \cdot a_i$$

wobei

npp_i durchschnittliche Produktivität ($NPP/m^2 \cdot a$) des Vegetationstyps i
a_i Fläche des Vegetationstyps i

Die NPP einzelner Teilsysteme wird entweder aufgrund ihrer Fläche und der durchschnittlichen Produktivität hochgerechnet, oder auch - im Fall ackerbaulich oder forstwirtschaftlich genutzter Gebiete - auf Grundlage von Erntedaten aus land- und forstwirtschaftlichen Statistiken abgeschätzt. Datenerfordernisse und verfügbare Datengrundlagen für beide Methoden im Hinblick auf eine Anwendung in Österreich werden im folgenden diskutiert.

2.2. NPP-Ermittlung mit funktionellen Modellen

Bei diesem Ansatz wird auf eine explizite Modellierung der Vegetation (z.B. Untergliederung in viele verschiedene Vegetationstypen) verzichtet; vielmehr wird versucht, die Produktivität aus Umweltfaktoren (und eventull biotischen Faktoren) vorherzusagen. Die dabei verwendeten Funktionen müssen gleichsam "geeicht" werden, d.h. die in ihnen enthaltenen Parameter werden mit Hilfe von Regressionsanalysen - üblicherweise *"least square fits"* - ermittelt. Am häufigsten werden Modelle verwendet, bei denen die Produktivität aufgrund von klimatischen Faktoren, wie Wasserverfügbarkeit und Temperatur, errechnet wird. Beim derzeitigen Stand des Wissens ist davon auszugehen, daß andere Faktoren, wie z.B. Bodenqualität, zwar die Produktivität an einzelnen Standorten beeinflussen, die großen regionalen Muster der Produktivität aber durch klimatische Variatio-

nen bestimmt werden (S a l a *et al.* 1988, vgl. W e b b *et al.* 1983). Die wichtigsten Modelle sollen im folgenden beschrieben werden.

2.2.1. Das Rosenzweig-Modell

Das erste brauchbare Modell für die Abschätzung der NPP auf der Basis klimatologischer Daten stammt von R o s e n z w e i g (1968). Es beruht auf der aktuellen Evapotranspiration (AET). AET ist definiert als Niederschlag minus Versickerung minus Abfluß und ist somit gleich der Menge an Wasser, das auf einer bestimmten Fläche und in einem bestimmten Zeitraum von Pflanzen und Boden an die Atmosphäre abgegeben wird. Die AET ist somit eine Maßzahl, die die gleichzeitige Verfügbarkeit von Wasser und Energie (zur Verdunstung des Wassers) angibt. Die AET kann auf Basis von Daten über die geographische Breite sowie Monatsmittel von Temperatur und Niederschlag an einem bestimmten Standort näherungsweise berechnet werden. Rosenzweig erstellte eine "least square"-Regression für den Zusammenhang zwischen dem Logarithmus der oberirdischen NPP (ANPP, aboveground NPP) und dem Logarithmus der AET (in Millimeter/m^2.a):

$$\log_{10} \text{ANPP} = (1{,}66 \pm 0{,}27) \log_{10} \text{AET} - (1{,}66 \pm 0{,}07) \qquad [g.m^{-2}.a^{-1}] \text{ (TS)}$$

Das Modell ergibt einen guten "fit" der Daten. Was das Modell von Rosenzweig besonders attraktiv macht, ist, daß Rosenzweig nur NPP-Daten in die Regression aufnahm, bei denen die untersuchte Vegetation der Klimaxvegetation am jeweiligen Standort entsprach. Das Modell erscheint daher besonders für die Abschätzung der ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation geeignet. Ähnliche Modelle, differenziert nach verschiedenen Vegetationstypen, wurden von W e b b *et al.* (1978) entwickelt. Dabei stellten sie allerdings fest, daß die von ihnen untersuchten Wälder keine Abhängigkeit der ANPP von AET zeigten, was sie dahingehend interpretierten, daß AET kein guter Prädiktor für ANPP ist, wenn das betreffende Ökosystem nicht von Wasserstreß gekennzeichnet ist.

2.2.2. Die Modelle von Lieth

L i e t h (1975a) beschreibt eine Reihe sehr einfacher Modelle für die Ermittlung der NPP aus Daten über Umweltfaktoren. Den Zusammenhang von mittlerer Jahres-Durchschnittstemperatur und NPP beschreibt die folgende Funktion:

$$NPP = \frac{3000}{1 + e^{(1,315-0,119.x)}} \quad [g/m^2.a] \text{ (Trockensubstanz)}$$

mit x ... mittlere jährliche Temperatur in °C.

Es handelt sich dabei um eine Abhängigkeit der NPP von der Jahresdurchschnittstemperatur in Form einer logistischen Kurve (das ist eine S-förmige Sättigungskurve) mit einem Maximum der NPP bei 3 $kg/m^2.a$ (entspricht rund 56,5 $MJ/m^2.a$). Das Modell versagt in heißen, aber sehr trockenen Regionen (z.B. Wüsten), da es dort eine sehr hohe Produktivität vorhersagt.

Ein ähnliches Modell stellte Lieth (1975a) für die Beziehung zwischen NPP und Niederschlag auf. Es lautet

$$NPP = 3000 . (1 - e^{-0,000664x}) \quad [g/m^2.a] \text{ (Trockensubstanz)}$$

mit x ... Niederschlag pro Jahr in mm.

Dieses Modell entspricht einer Sättigungskurve der NPP mit steigender Niederschlagsmenge und dem gleichen Maximalwert wie beim vorigen Modell. Die beiden Modelle können gekoppelt eingesetzt werden, indem beide NPP-Werte berechnet werden, und der jeweils kleinere tatsächlich verwendet wird. Diese Vorgangsweise folgt der Logik des Minimumsprinzips von Justus von Liebig: Der minimal vorhandene Faktor begrenzt die Produktivität. Mit dieser Methode, von Lieth (1975a) "Miami-Modell" genannt, ist es möglich, akzeptable Vorhersagen über die NPP zu machen und NPP-Karten größerer Regionen zu erarbeiten.

2.2.3. Das Modell von Rodin *et al.* (1975)

Rodin *et al.* (1975) halten das hydrothermische Produktivitäts-Potential (K_p) für die beste Maßzahl zur Vorhersage von Produktivitätsmustern. Dieses berücksichtigt den Niederschlag, die Dauer der Vegetationsperiode und die Strahlungsbilanz. Das hydrothermische Produktivitäts-Potential korreliert hervorragend mit der NPP. Es ist definiert durch folgende Formel:

$$K_p = \frac{W.T_v}{36 . R}$$

T_v ist die Dauer der Vegetationsperiode (angegeben in 10-Tages-Einheiten, d.h. 36 Einheiten sind ein Jahr), R die Strahlungsbilanz in kcal/cm^2 und W der jährliche durchschnittliche effektive Niederschlag (d.h. Niederschlag minus oberflächlicher Abfluß) in Millimeter. Es ergibt sich eine lineare Korrelation zwischen dieser Größe und der Produktivität (vgl. R o d i n *et al.* 1975, S. 21).

2.2.4. Neuere Modellansätze

Bei moderneren Modellen wird häufig zwischen verschiedenen Ökosystemtypen (Wald, Grasland, Wüste) unterschieden. W e b b *et al.* (1983) erstellten derartige Modelle auf Basis detaillierter Daten über biotische und abiotische Kenngrößen verschiedener Ökosystemtypen. Die Anwendbarkeit solcher Modelle für die Schätzung der NPP von Regionen wird allerdings durch ihren Datenbedarf stark eingeschränkt.[4] Weiters modellieren sie ausschließlich die oberirdische NPP (ANPP). Für die Schätzung der NPP von Regionen wertvoll ist das Ergebnis, daß die ANPP von Wäldern proportional $2^{T/10}$ ist, wobei T die jährliche Durchschnittstemperatur bezeichnet. Dies entspricht einer Verdopplung der NPP bei einer Zunahme der Durchschnittstemperatur um 10° C. Bei Wäldern, deren NPP i.a. nicht durch Wassermangel begrenzt wird, stellten W e b b *et al.* fest, daß die Wasserverfügbarkeit nur einen geringen Einfluß ausübte. Wesentlich größer war in diesem Fall der Einfluß der Verfügbarkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR-Strahlung).

Ein Modell für die NPP von Grasländern in Abhängigkeit vom Niederschlag findet sich bei S a l a *et al.* (1988). Es beruht auf einer Analyse der ANPP von 9.500 Beständen in den USA. Die Produktivitätswerte wurden mit Hilfe relativ einfacher Schätzungen bzw. Erntemethoden gewonnen, sodaß die Genauigkeit der zugrundeliegenden Datenbasis als nicht sehr hoch einzuschätzen ist (vgl. die Kritik von C o x & W a i t h a k a (1989) und L o n g *et al.* (1992) an der Genauigkeit dieser Methoden, siehe Abschnitt 2.2). S a l a *et al.* (1988) entwickelten folgende statistisch gut abgesicherte[5] Formel

$$ANPP = -34 + 0{,}6 \,.\, APPT \qquad [g/m^2.a] \text{ (lufttrocken)}$$

---

[4] Nötig sind u.a. mindestens Wochenmittel der Klimadaten (Niederschlag, potentielle Evapotranspiration) sowie Angaben zur Blatt-Biomasse, zum gesamten standing crop, zur PAR-Strahlung etc.

[5] $r^2 = 0{,}9$, $F_{1,98}=935$, $P<0{,}01$

für die NPP US-amerikanischer Grasländer (hypothetische natürliche Vegetation: Grasland), wobei APPT den jährlichen Niederschlag in mm/a bezeichnet. APPT variierte zwischen 200 und 1400 mm/a, die ANPP zwischen ca. 0,1-0,7 kg/m^2.a (1,4 bis 9,97 MJ/m^2.a bei 15% Wassergehalt und einem Brennwert von 16,75 MJ/kg [L i e t h 1975b]). Die zusätzliche Einbeziehung von potentialler Evapotranspiration, Temperatur oder dem Verhältnis von Niederschlag zu potentialler Evapotranspiration brachten keine Verbesserung des Modells. Auch die Einbeziehung einer Produktivitätsobergrenze (wie z.B. im Lieth-Modell) verbesserten die Qualität des "fit" nicht. Die Autoren weisen allerdings darauf hin, daß das Modell vermutlich keine guten Voraussagen macht, wenn Wasser - so wie in Österreich - nicht oder nur selten produktionsbegrenzend wirkt, da dann andere Faktoren (Dauer der Vegetationsperiode, Nährstoffverfügbarkeit etc.) wichtiger werden.

2.2.5. Anwendbarkeit in Österreich

Die für die Anwendung der Modelle von L i e t h (1975a) notwendigen Daten sind in Österreich flächendeckend vorhanden und problemlos verfügbar. Auch das Modell von R o d i n *et al.* (1975) wäre einfach angwendbar. Ebenso ist die Anwendung des Rosenzweig-Modells (R o s e n z w e i g 1968) möglich, wobei hier allerdings erst die AET-Berechnungen durchgeführt werden müßten. Ein weiterer Nachteil dieses Modells ist, daß es durch neuere Untersuchungen (W e b b *et al.* 1978) im Hinblick auf die für Österreich wichtigste Form der hypothetischen natürlichen Vegetation, nämlich den Wald, in Zweifel gezogen wurde. Die anderen Modelle erscheinen aufgrund ihres Datenbedarfs bzw. wegen der problematischen Übertragbarkeit kaum sinnvoll anwendbar. Ein wichtiges Problem aller dieser Modelle ist die ungenaue Datenbasis. Regressionsmodelle können nie genauer sein als die Datenbasis, die den Regressionen zugrunde liegt. So ist z.B. anzunehmen, daß die Modelle, die sich auf Wälder beziehen, die SNPP stark unterschätzen, da sie auf den diesbezüglich ungenauen IBP-Daten beruhen.

2.3. NPP-Ermittlung mit der Aggregationsmethode

Mehrere Probleme begrenzen die Genauigkeit der NPP-Berechnung für eine Region mit Hilfe dieses Ansatzes. Die erste Gruppe von Problemen hängt mit der Vegetationstypologisierung zusammen: Wie genau sind verschiedene Vegetationstypen abgrenzbar? Wie gut kann ihre jeweilige Fläche bestimmt werden? Die zweite Gruppe von Problemen hängt mit der Produktivität zusammen: Wie

genau ist der verwendete Wert für die durchschnittliche Produktivität eines bestimmten Vegetationstyps bestimmbar? Die NPP wird üblicherweise in einem beträchtlichen Ausmaß schwanken, abhängig von klimatischen Variablen, Bodentypen etc. In vielen Fällen wird die Brauchbarkeit der Daten in der Literatur für eine Anwendung auf Österreich dadurch verringert, daß die klimatischen und edaphischen Grundlagen, auf denen sie basieren, nicht spezifiziert sind.

2.3.1. Angaben zur durchschnittlichen Produktivität von Vegetationstypen

In globalen NPP-Schätzungen werden meist nur relativ grobe Einteilungen in Vegetationstypen vorgenommen. In der im Anhang dokumentierten Tabelle A.2 sind entsprechende Werte aus der Literatur angegeben. Alle diese Werte stellen Mittelwerte dar, die aus einer großen Anzahl an Studien (vorwiegend im Rahmen des IBP) gewonnen wurden (vgl. z.B. Art & Marks 1971). Die Daten sind relativ alt, da sie zum Großteil aus dem IBP stammen; neuere Daten sind allerdings nicht verfügbar, da seither nur in Teilbereichen neue NPP-Studien veröffentlicht wurden. Auch in neuen Ökologie-Lehrbüchern (vgl. z.B. Begon *et al.* 1991 und Ricklefs 1990) und Untersuchungen zum Biomassepotential (Hall & Scurlock 1993, Hall *et al.* 1993b) wird auf diese Daten zurückgegriffen.

Die Autoren, die die in Tabelle A.2 angeführten Werte ermittelt haben, versuchten damit die gesamte NPP abzubilden (incl. SNPP). Aufgrund der in Kapitel 2.1.1. skizzierten methodischen Einschränkungen ist allerdings damit zu rechnen, daß nur ein Bruchteil der SNPP tatsächlich erfaßt ist. Bei Waldökosystemen wurde üblicherweise von einem Anteil der SNPP in der Größenordnung von 15-20% ausgegangen, sodaß man vernünftige ANPP-Werte durch Subtraktion dieses Anteils erhalten kann.

Es ist allerdings schwierig abzuschätzen, für welche Vegetationseinheiten in Österreich welcher Wert am ehesten zutrifft. Selbst die Autoren, die solche Durchschnittswerte ermittelt haben, äußern Zweifel darüber, wie repräsentativ die verwendeten Einzelstudien, die zur Ermittlung des Durchschnitts von Vegetationseinheiten verwendet wurden, sind (vgl. Olson 1975). Deutliche Fortschritte in diese Richtung bringt ein Bericht von Olson *et al.* (1983), bei dem allerdings nicht die NPP, sondern der Kohlenstoffbestand in der weltweiten Vegetation untersucht wurde.

2.3.2. Wälder

Wälder stellen für den Großteil der Fläche Österreichs die hypothetische natürliche Vegetation dar. Wie überall sonst in Mitteleuropa wachsen auch in Österreich Wälder fast ausschließlich auf Böden, die landwirtschaftlich weder als Ackerland, noch als Wiesen und Weiden genutzt werden können, d.h. auf flachgründigen Böden in Hanglage, auf schweren, staunassen Böden oder auf sehr nährstoffarmen Sandböden (Walter & Breckle 1986). Ein Großteil des Waldes wird forstwirtschaftlich genutzt und ist bestenfalls naturnah, häufig jedoch - vgl. viele Fichtenreinkulturen - eher naturfern. In Österreich gibt es nur mehr geringe Urwaldreste.

Auch bei Wäldern stammt ein Großteil der NPP-Daten in der Literatur aus dem IBP. Die dabei verwendeten Methoden sind in Newbould (1967) beschrieben. Da bei Wäldern eine vollständige Ernte aufwendig, teuer und destruktiv ist, beruhen viele Methoden auf sogenannten "allometrischen" Schätzungen, vor allem auf Basis des Durchmessers in Brusthöhe (DBH, *diameter breast height*). Dabei werden an einer beschränkten Anzahl gefällter Bäume gemessene Biomassewerte (z.B. gesamte Biomasse, Biomasse der Laubschicht, Biomasse der einzelnen Zweige, Äste und des Stammes nach Durchmesserklassen etc.) für bestimmte Arten zum DBH in Regressionsrechnungen in Beziehung gesetzt. In der Folge wurden Biomassewerte für größere Flächen auf Basis des einfach ermittelbaren DBH hochgerechnet (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet 1970, Reichle 1970, Whittaker & Marks 1975). Auch diese Methoden tendieren dazu, die Produktivität zu unterschätzen. Maßgeblich hierfür sind: die Schwierigkeit, den Konsum von Pflanzenfressern abzuschätzen; die Tendenz allometrischer Methoden, die oberirdische Biomasse zu unterschätzen; die mögliche Verrottung von Biomasse, bevor sie überhaupt die "litter traps" erreicht bzw. bevor sie dort abgeholt wird (Olson 1975).

Bei der Abschätzung der regionalen NPP von Wäldern sind drei Vorgangsweisen möglich. Die erste beruht darauf, Produktivitätswerte (NPP/m^2) je nach Waldtyp aus der Literatur auf die gesamte Fläche eines Waldtyps hochzurechnen. Dabei sind auch Modifikationen je nach Höhenstufe, Klima etc. denkbar. Die zweite beruht auf der Auswertung von forstwirtschaftlichen Daten (analog der Hochrechnung von landwirtschaftlichen Erntestatistiken, vgl. Kapitel 2.3.3). Die dritte beruht auf Modellen für die Produktivität von Waldökosystemen in Abhängigkeit von Umweltfaktoren (vgl. funktionelle NPP-Modelle, Kapitel 2.2).

2.3.2.1. Allgemeine Bemerkungen zu den Datengrundlagen für Methode 1

Die Produktivität von Wäldern hängt vom Alter des Bestandes ab (vor allem bei gleichaltrigen Forsten). Am Beginn und am Ende der Lebenszeit eines Bestandes ist die ANPP niedriger, in einem mittleren Alter ist sie am höchsten (Walter 1990). In Koniferenplantagen in Großbritannien ist die Produktivität bei einem Alter der Bäume von 20-40 Jahren am höchsten. Vermutlich ist die Ursache dafür die suboptimale Ausnutzung des Lichts in früheren und späten Stadien der Entwicklung eines Bestandes. So wächst der Leaf Area Index (LAI) eines Eichenbestandes während der ersten 30 Jahre kontinuierlich auf ca. 5,5 an und sinkt in der Folge bis auf etwa 3,5 ab, wenn der Bestand ein Alter von 200 Jahren erreicht (Jarvis & Leverenz 1983). Auch Webb *et al.* (1983) zeigten, daß die Photosynthese-Effizienz bei jungen Beständen höher ist als bei älteren. Es könnte allerdings sein, daß dieser Effekt zumindestens teilweise ein Artefakt ist, das sich aus den Untersuchungsmethoden ergibt. Diese unterschätzen tendenziell den Detritusabbau sowie die SNPP. In jungen Beständen beträgt der Anteil des Zuwachses an lebendiger Biomasse bis über 70% der NPP, während in älteren Beständen der Zuwachs lebendiger Biomasse einen weit geringeren Anteil ausmacht und ein deutlich höherer Anteil der NPP als Detritus abgebaut wird (Long 1982). Wenn der Detritutsabbau systematisch unterschätzt wird, so ergeben sich daher bei älteren Beständen zu niedrige NPP-Schätzungen. Auch die subterrestrische NPP scheint bei älteren Beständen höher zu sein (Vogt *et al.* 1982), sodaß die Behauptung einer niedrigeren NPP alter Bestände insgesamt fragwürdig erscheint. Sicher richtig ist allerdings, daß der Zuwachs kommerziell verwertbarer Biomasse (Stammholz der Bäume) ab einem gewissen Bestandsalter deutlich abnimmt.

Die Produktivität von (Koniferen-)Forsten ist in der Regel höher als die von benachbarten, natürlichen Wäldern. Bei Koniferenplantagen im höchstproduktiven Alter wurde eine ANPP von bis zu 4,42 kg/m^2.a gemessen, bei Laubwäldern lagen die höchsten Werte bei 3,42 kg/m^2.a (Jarvis & Leverenz 1983). In Japan ergaben Schätzungen der Produktivität von natürlichen *Betula maximowicziana*- und *Populus davidiana*-Bestände eine ANPP von 0,55-0,87 kg/m^2.a (Mittelwert: 0,69 kg/m^2.a), während benachbarte Koniferenbestände (vor allem *Picea abies*) wesentlich höhere Werte aufwiesen, nämlich 0,73-1,65 kg/m^2.a (der Mittelwert betrug 1,2 kg/m^2.a; Satoo 1970). In Energieeinheiten ergibt sich eine Produktivität von 13,5 MJ/m^2.a für den natürlichen Laubwald, und 24,6 MJ/m^2.a für die Koniferenplantage. Ein anderes Beispiel, bei dem der Unterschied in der

Produktivität nicht so drastisch ist, liegt für Belgien vor (Duvigneaud & Denayer-De Smet 1975). Hier betrug die Produktivität in einem 130 Jahre alten Buchenwald 1,18 kg/m^2.a, die eines benachbarten 50-jährigen Fichtenwaldes 1,46 kg/m^2.a (22,7 MJ/m^2.a beim Buchenwald, 29,3 MJ/m^2.a beim Fichtenwald). Ein drittes Beispiel stammt von Schulze *et al.* (1977a,b) und Schulze (1972). In diesen Arbeiten wurde die CO_2-Aufnahme sowie die Kohlenstoffixierung eines Buchenwaldes (ca. 120a Alter) und eines für experimentelle Zwecke angelegten Fichtenwaldes (89a alt) in Solling (BRD, 500 m ü.d.M., durchschnittlich 1080 mm Niederschlag, Jahresmittel der Temperatur 6,4° C) ermittelt. Die CO_2-Fixierung des Fichtenwaldes war mit 1,49 kgC/m^2.a um 73% höher als jene des Buchenwaldes (0,86 kgC/m^2.a), obwohl Boden- und Klimabedingungen ähnlich waren. Auch Kira (1975) sieht es als gesichert an, daß Laubwälder unter gleichen Umweltbedingungen weniger produktiv sind als Nadelwälder. Diese Aussagen werden durch Ergebnisse des IBP-Projekts über das Koniferen-Biom der westlichen USA bestätigt. In den USA, wo trockene Sommer vorherrschen, sind Koniferen allerdings besonders begünstigt, da Koniferen dann auch im Winter häufig eine positive Energiebilanz der Photosynthese erreichen können. In diesem Fall kann etwa bei Douglasien sogar ein Großteil der gesamten jährlichen Produktion im Winter auftreten, während sommergrüne Bäume in dieser Zeit überhaupt keine Photosynthese aufweisen (Edmonds 1982b). Dieser Vorteil ist in Österreich - niedrigere Wintertemperaturen - geringer als in einem ozeanischen Klima wie in Belgien oder an der US-amerikanischen Westküste.

2.3.2.2. Allgemeine Bemerkungen zur Verwendung der Daten aus forstwirtschaftlichen Statistiken (Methode 2)

Wie auch bei Ackerbauprodukten (vgl. Kapitel 2.3.3) werden bei Wäldern Faktoren verwendet, um die NPP aus dem Holzeinschlag hochzuschätzen ("Erntefaktor"). Diese Faktoren ergeben also einen Schätzwert für die NPP der Wälder einer Region [kg TS] aufgrund des kommerziellen Holzeinschlags in derselben Region [kg]. Der Faktor beruht also auf einer Schätzung über den Anteil der NPP, der *langfristig* (d.h. vom Beginn des Wachstums der Bäume bis zur Schlägerung) als Holz gespeichert und in der Folge eingeschlagen wird. Implizit wird damit angenommen, daß der Holzeinschlag sich einigermaßen kontinuierlich über Zeit verteilt, d.h. daß - gemittelt über eine größere Region - jährlich ein konstanter Anteil der gesamten NPP in Form von Holz geerntet wird. Zusätzliche Informationen können aus Forstinventuren gewonnen werden, wodurch diese Methoden

an Genauigkeit gewinnen (Delvaux 1971, Jarvis & Leverenz 1983, Sharp 1975, Sharpe 1975).

Der "Ernteindex" stellt das Verhältnis zwischen geernteten Stämme und ganzer Primärproduktion dar. Von Jarvis & Leverenz (1983) wird für den Ernteindex (für die gesamte NPP, d.h. incl. SNPP) ein Wert von 0,65 angegeben. Das würde bedeuten, daß das eingeschlagene Holz 65% der gesamten NPP entsprechen würde. Dieser Wert erscheint angesichts der Daten von Duvigneaud *et al.* (1971, 1977) sogar für die ANPP bei weitem zu hoch. Nach den belgischen NPP-Daten beträgt der Anteil des Holzzuwachses der Bäume an der gesamten ANPP *eines Jahres* nur etwa 33-60% (Eichen- bzw. Buchenwälder), was sowohl den Stamm, als auch Äste und Zweige umfaßt. Dazu kommt, daß meist nur der Stamm (manchmal auch stärkere Äste) überhaupt kommerziell eingeschlagen werden, und daß ein Teil der Stämme, Äste und Zweige abstirbt, bevor der Wald "geerntet" wird.

Sharpe (1975) und Sharp *et al.* (1975) führen Ernteindizes an, die bei verschiedenen Studien in den USA verwendet wurden. Für Koniferenwälder wurde in Wisconsin ein Ernteindex von 0,285 verwendet, in North Carolina einer von 0,5. Für Laubwälder wurde in Wisconsin ein Ernteindex von 0,333 angenommen, in North Carolina wiederum nur 0,5 (geerntetes Holz als Trockensubstanz). Die Autoren unterstellen somit, daß der Holzeinschlag im Fall einer Forstwirtschaft, wie sie in den USA betrieben wird, 28,5-50% der NPP in Wäldern beträgt. Auch diese Werte erscheinen sehr hoch und sind allenfalls zur Hochrechnung der ANPP aus dem Holzeinschlag in intensiv genutzten Forsten denkbar, kaum jedoch für Wälder mit reichem Unterwuchs. Als Faktoren zur Hochrechnung der gesamten NPP (incl. SNPP) erscheinen sie bei weitem zu niedrig.

Beim Vorhandensein von aufeinanderfolgenden Forstinventuren kann die ANPP aus dem Zuwachs an *standing crop* plus einer Schätzung der Laub-Biomasse hochgerechnet werden. Weitere Korrekturen sind nötig, um abgestorbene Pflanzenteile, NPP des Unterwuchses und Herbivoren-Konsumption zu berücksichtigen (Sharpe 1975).

Eine Mischform beider Methoden beruht darauf, die gesamte NPP aus dem Zuwachs des Holzvorrates (unter Berücksichtigung des Holzeinschlags) mit Hilfe von geeigneten Faktoren hochzurechnen. Das ist insofern genauer als die Hochrechnung auf Basis der eingeschlagenen Holzmenge, als hierbei auch eventuelle

Veränderungen der *standing crop* berücksichtigt werden können. In diesem Fall sind auch die Biomasseverluste wesentlich geringer als während einer gesamten Umtriebperiode. Das Problem besteht allerdings in der Ermittlung geeigneter Faktoren. Als erste Schätzung erscheint aufgrund der im vorigen Kapitel angeführten Daten sowie der zitierten Ernteindizes ein Faktor zwischen 2 bis 2,5 (d.h. der Zuwachs laut Forstinventur entspricht 40 bis 50% der ANPP)[6] zur Hochrechnung der ANPP aus dem Zuwachs laut Forstinventur gerechtfertigt. Unterstellt man weiters das Verhältnis von NPP zu ANPP von 1,8 : 1, so ergibt sich ein Faktor zwischen 3,6 und 4,5 für die Hochrechnung der gesamten NPP aus dem Zuwachs des Stammholzes.

2.3.2.3 Allgemeine Bemerkungen zu Methode 3: Ökophysiologische Modelle

Diese beruhen darauf, so wie bereits in Kapitel 2.2 dargestellt, die Produktivität in Abhängigkeit von klimatischen oder anderen Variablen zu ermitteln, nur daß in diesem Fall nicht alle Vegetationstypen zugelassen sind, sondern nur Waldökosysteme.

2.3.3. Landwirtschaftliche Systeme

Wie auch bei Waldökosystemen kann die ANPP von landwirtschaftlichen Systemen mit verschiedenen Methoden ermittelt werden. Vor allem zwei Ansätze sind denkbar: (a) Hochrechnung durchschnittlicher Produktivitätswerte auf die Anbaufläche und (b) Hochrechnung der NPP aufgrund der Ernte mit Hilfe von Erntefaktoren bzw. einem *harvest index* analog zur Vorgangsweise bei Wäldern (vgl. Kapitel 2.3.2).

Während in manchen Studien zur Abschätzung der weltweiten NPP die erste Methode verwendet wurden, beruhen die meisten Angaben in der Literatur zur Produktivität von Ackerland-Ökosystemen auf der 2. Methode. Im Fall der Grünlandwirtschaft (Wiesen und Weiden, Almen) sind beide Methoden sinnvoll anwendbar. Bei Wiesen liegen in der Regel Erntestatistiken vor, sodaß mit Hilfe von Erntefaktoren vorgegangen werden kann. Bei Weiden ist aufgrund der Datenlage die erste Methode heranzuziehen. Generell gibt es relativ wenige Untersuchungen zur gesamten NPP von Ackerbausystemen, da sich in diesem Bereich die meisten Untersuchungen nur auf die kommerzielle Ernte beschränken, die -

[6] entspricht einem Ernteindex von 0,4 bzw. 0,5.

im Gegensatz zur NPP - ökonomisch interessant ist (Mitchell 1984). Für die Schätzung der NPP größerer Regionen ist Methode (b) deutlich genauer als Methode (a) und aufgrund der guten Datenlage auch einfach durchzuführen. Für Österreich ist die landwirtschaftliche Ernte aller relevanten Ackerbauprodukte sowie die Klee- und Heuernte auf dem Ackergrünland, auf Egärten und auf Dauer- und Streuwiesen erfaßt. Für Österreich liegen diese Daten auf Ebene der Bezirke vor.

2.3.3.1. NPP-Ermittlung von Ackerbausystemen mit Erntefaktoren

Aus den Daten der Erntestatistik ist es möglich, mit Hilfe von Faktoren auf die NPP der entsprechenden Agrarökosysteme zu schließen (Beadle 1993, Lieth 1978b, Loomis 1983, Loomis & Gerakis 1975, Mitchell 1984, Sharp *et al.* 1975, Sharpe 1975). Diese haben die Form

$$NPP = E \cdot F \qquad [\text{kg TS/a oder J/a}]$$

wobei

E geerntete Menge (kommerzielle Ernte in kg, Wassergehalt i.a. $\neq 0$)
F Erntefaktor.

Manchmal werden in der Literatur auch Ernteindizes ("harvest index", h.i.) verwendet. Diese geben an, wie hoch der Anteil der geernteten Biomasse an der ANPP oder der NPP ist. Diese Ernteindizes beziehen sich normalerweise auf Trockensubstanz. Rechnet man die kommerzielle Ernte in Trockensubstanz um, so erhält man den Erntefaktor als Kehrwert des Ernteindex (F=1/h.i. für E als TS).

Die Ermittlung solcher Faktoren beruht darauf, daß das Verhältnis zwischen geernteter Biomasse und gesamter Pflanzenproduktion einigermaßen konstant ist (Mitchell 1984). Problematisch ist allerdings, daß diese Faktoren sensibel hinsichtlich "technologischer" Veränderungen sind. Wenn z.B. durch Schädlingsbekämpfungsmaßnahmen der Tierfraß sinkt, durch "Unkraut"bekämpfungsmaßnahmen der Anteil unerwünschter Pflanzen geringer wird, oder durch Halmverkürzungsmittel oder gezielte Züchtung der Anteil der Ernte an der Gesamtbiomasse steigt (vgl. Dissemond 1994), wird der Anteil der Ernte an der gesamten NPP höher, der Faktor daher kleiner). Dennoch kann angenommen wer-

den, daß derartige Faktoren derzeit die beste Möglichkeit zur Errechnung der NPP von Ackerbau-Ökosystemen darstellen.

Aufgrund der Ergebnisse von Long *et al.* (1992) ist weiters anzunehmen, daß in agrarischen Ökosystemen gerade der Anteil der NPP, der nicht geerntet wird, im IBP vermutlich eher unter- als überschätzt worden sein dürfte. Dies spricht dafür, eher die höheren Werte anzunehmen, anstatt sich - wie Loomis (1983) - am unteren Rand zu orientieren, um eine "konservative" Schätzung zu erzielen. Für höhere Werte spricht auch, daß Loomis (1983) mit seinen Faktoren niedrigere Werte erzielt als Whittaker & Likens (1975). Für niedrigere Werte spricht hingegen, daß die Vergrößerung des eßbaren Anteils an der gesamten Pflanzenbiomasse von Ackerpflanzen ein wesentliches Züchtungsziel bei der Züchtung neuer Saatgutsorten darstellt - bei "modernen" Getreidepflanzen kann der eßbare Anteil an der oberirdischen Pflanzenbiomasse zum Zeitpunkt der Ernte 50-60% betragen. Bei Gemüse und Obst sind die entsprechenden Werte wesentlich geringer, da diese bei der Züchtung nicht so sehr im Hinblick auf hohe Produktivität optimiert wurden, sondern eher im Hinblick auf Geschmack, Farbe, Reifezeitpunkt, Form etc. (Loomis 1983).

2.3.3.2. Ermittlung der NPP von Wiesen und Weiden

Viele Studien zur Produktivität von Grasland wurden in natürlichen oder naturnahen Grasländern durchgeführt (vgl. Coupland *et al.* 1975) und beziehen sich somit auf aride oder semiaride Bedingungen. Ein Großteil der Studien bezieht sich auf die US-amerikanischen Grasländer mit relativ niedrigen Niederschlägen. In Österreich befinden sich hingegen die meisten Wiesen und Weiden (auch die Almen) in primären Waldgebieten mit weit höheren Niederschlägen. In Österreich können nur alpine Rasen oberhalb der Waldgrenze als natürliche oder naturnahe Vegetation bezeichnet werden (Walter & Breckle 1986).

Die NPP von Dauerwiesen kann ebenso wie jene von Getreide oder sonstigen ackerbaulichen Produkten mit Hilfe von Erntefaktoren abgeschätzt werden (vgl. die im vorigen Kapitel angegebenen Faktoren). Bei Weiden ist das hingegen unmöglich, ihre NPP kann nur anhand von Daten zu ihrer durchschnittlichen Produktivität abgeschätzt werden.

Das Grasen selbst hat einen Einfluß auf die NPP der beweideten Flächen. Grasen kann die NPP sowohl erhöhen, als auch verringern. Studien in verschiedenen

nordamerikanischen Grasland- und Tundratypen zeigte eine Veränderung der NPP durch Grasen in folgendem Ausmaß: Zwergstrauchheide -21%, alpines Grasland -14%, "tallgrass prairie" +28%, "mixed grass prairie" -17%, "shortgrass prairie" -17%, Wüstengrasland -26%. Die Verringerung der NPP erklärt sich durch den Verlust assimilierender Pflanzenorgane, die Erhöhung durch Verhinderung der Seneszenz von Pflanzenorganen und Stimulierung des Wachstums ("compensatory growth"; Tieszen & Detling 1983).

2.3.4. Alpine Tundren und Rasen

Im IBP verstand man unter "Tundra" nicht nur Regionen mit Permafrostböden, sondern allgemein arktische, subarktische und montane Regionen mit extremen Umweltbedingungen (geringe Temperaturen, kurze Vegetationsperiode). Tundren sind weisen typischerweise eine geringe Produktivität und eine geringe Anzahl an Tier- und Pflanzenarten auf. IBP-Studien wurden in arktischen, subarktischen Tundraökosystemen in der UdSSR, in Kanada, den USA, Finnland und Grönland, in Antarktischen Ökosystemen in Süd-Georgia und den Macquaren-Inseln, sowie in montanen Regionen mit und ohne Permafrost-Böden in Schweden, Norwegen und Österreich durchgeführt (Wielgolaski 1975b). Die Pflanzen alpiner Tundren können selbst unter extremen Bedingungen noch eine positive CO_2-Bilanz erzielen. Der Kompensationspunkt (CO_2-Aufnahme durch Photosynthese gleich CO_2-Abgabe durch Atmung) liegt für viele Gräser, aber auch alpine Strauchheiden unter 0°C (Tieszen & Detling 1983, Moser *et al.* 1977). Die kurzfristige Produktivität (pro Tag) kann beträchtlich sein, aufgrund der kurzen Vegetationsperiode ist jedoch die Produktivität pro Jahr meist gering, wobei alpine Tundren deutlich höher liegen als arktische Tundren auf Permafrostböden - vor allem wegen der längeren Vegetationsperiode (Wielgolaski 1975b, Schmidt 1974). Daten über arktische Tundren (vgl. Shaver & Chapin 1991) sind daher auf die alpinen Bedingungen in Österreich nicht direkt übertragbar.

2.4. Grundlegende methodische Merkmale der Arbeit

4.1 Unterteilung in Höhenstufen

Der Berechnung der NPP wird eine Aufteilung der Gemeindeflächen nach 6 Höhenstufen zugrundegelegt. Die Abgrenzung dieser Höhenstufen orientiert sich

einerseits an ökologischen Kriterien, andererseits an der gegebenen Datenlage. Die Aufteilung der Gemeindefläche in Höhenstufen ist Grundlage für die Berechnung der NPP_0 und der NPP_{akt}.

Die erste Höhenstufe reicht bis in eine Höhe von 600m. Ihre Obergrenze orientiert sich an der Grenze zwischen der kollinen Stufe und der submontanen Stufe (Mayer *et al.* 1971). Ein Großteil der Bevölkerung Österreichs (rund 83%) lebt in Gemeinden, die nach Kriterien, die im wesentlichen auf die Besiedlung abstellen, dieser Höhenstufe zugeordnet werden (ÖSTAT 1993). In dieser Höhenstufe findet auch ein Großteil der ackerbaulichen Produktion statt.

Die Grenzen nächsten drei Stufen wurden aufgrund der Datenlage hinsichtlich der Almflächen abgegrenzt. Die Grenze zwischen Nieder- und Mittelalmen verläuft bei 1300m, jene zwischen Mittel- und Hochalmen bei 1700m. Da bei der Ermittlung der NPP_{akt} aus methodischen Gründen eine Zuordnung der Almflächen zu jeweils einer Höhenstufe notwendig ist, würde eine andere Einteilung methodische Probleme mit sich bringen. Die Abgrenzung der Höhenstufen 2 und 3 entspricht damit weitgehend - aber leider nicht ganz exakt - der Grenze zwischen hochmontaner Stufe und tief-subalpiner Stufe, die etwa bei 1400 m liegt. Die Abgrenzung der Höhenstufen 3 und 4 wiederum liegt knapp unterhalb der Baumgrenze, die etwa mit 1800 m angegeben wird, wobei Abweichungen zwischen Zentral- und Randalpen gegeben sind (Mayer *et al.* 1971). In den Zentralalpen beträgt die Waldgrenze bis zu 1900m (Körner 1989).

Die Höhenstufe 5 entspricht der alpinen Stufe, die Höhenstufe 6 der nivalen Stufen. In beiden Stufen wird angenommen, daß menschliche Eingriffe aufgrund der niedrigen potentiellen Produktivität vernachlässigbar sind, sodaß bei der Berechnung der NPP_{akt} die gleiche Produktivität angenommen wird wie bei der Berechnung der NPP_0.

Die Flächenanteile der einzelnen Höhenstufen pro Gemeinde wurden vom Österreichischen Forschungszentrum Seibersdorf, Hauptabteilung Umweltplanung (Dr. Wolfgang Loibl) anhand eines geographischen Informationssystems anhand eines 1x1 km-Rasters ermittelt und mir für diese Arbeit zugänglich gemacht. Zusammengefaßt über das Bundesgebiet ergab sich die in Tabelle 2.3 dargestellte Aufteilung der Fläche nach Höhenstufen.

Tabelle 2.2.: Einteilung Österreichs in Höhenstufen und jeweils typische Vegetation

Höhenstufe von-bis	Beschreibung
(1) bis 600 m	kolline bis submontane Stufe; hypothetische natürliche Vegetation: Laub-Mischwälder (Eichen, Buchen etc.), Auwälder, etc.; aktuelle Vegetation: Ackerbau, Wiesen, Waldreste, überwiegender Anteil der Siedlungsflächen;
(2) 600-1300 m	sub-, tief- bis hochmontane Stufe; hypothetische natürliche Vegetation: nördl. Randalpen: Fichten-Tannen-Buchenwald, Zwischenalpen: Fichten-Tannenwald, Innenalpen: Fichtenwald, Südliche Zwischen- und Randalpen: Fichten-Tannenwald, Buchenwald, Kiefernwälder, Mühl- und Waldviertel: Fichten-Tannen-Buchenmischwaldgebiet; aktuelle Vegetation: Forstwirtschaft, Wiesen und Weiden, z.T. noch Ackerbau, Tiefalmen;
(3) 1300-1700 m	tief-subalpine Stufe; hypothetische natürliche Vegetation: subalpiner Fichtenwald, in den nördl. und südl. Randalpen: Latschen-Buschwald; aktuelle Vegetation: Wälder / Forstwirtschaft, Almen: Mittelalmen
(4) 1700-2200 m	hoch-subalpine Stufe; aktuelle und hypothetische natürliche Vegetation: Latschen-Buschwälder, lockere Lärchen- oder Zirbenwälder, Zwergstrauchgesellschaften; Almen: Hochalmen
(5) 2200-2800 m	alpine Stufe; aktuelle und hypothetische natürliche Vegetation: wenig produktive alpine Rasen, Pionierrasen, z.T. in den unteren Stufen noch Zwergsträucher;
(6) über 2800 m	nivale Stufe; überwiegend Gletscher, vegetationslose Geröllablagerungen, Fels, Vegetation (sofern vorhanden): Moose, Flechten, Polsterpflanzen (sehr geringe Produktivität);

Quellen: nach Bauch *et al.* (1989), Ehrendorfer (1983), Körner (1989), Mayer *et al.* (1971), Walter & Breckle (1986).

Tabelle 2.3 zeigt, daß die Abweichung von der „idealen" Abgrenzung der Höhenstufen (Grenzen bei 1300 anstatt 1400 bzw. 1700 anstatt 1800) nicht unbeträchtlich sind: Zwischen 1300 und 1400 m Höhe liegen immerhin 3,3% der österreichischen Fläche, zwischen 1700 und 1800 m immer noch 2,33%. Dieser Fehler führt zu einer tendenziellen Unterschätzung der NPP. Im Rahmen der Abschätzung der Produktivität in der Höhenstufe 4, in der der größte Fehler zu erwarten ist (wegen der großen Differenz in der Produktivität zwischen Wald in H3 und

Strauch- und Tundravegetation in H4), soll versucht werden, diesen Fehler zu berücksichtigen.

Tabelle 2.3.: Aufteilung der Fläche Österreichs nach Höhenstufen

Höhenstufe	Fläche [km²]	Flächenanteil [%]
bis 600 m	32310,2	38,52%
600-1300 m	26307,9	31,36%
1300-1400 m	2765,8	3,30%
1400-1700 m	6946,8	8,28%
1700-1800 m	1955,3	2,33%
1800-2200 m	5788,5	6,90%
2200-2800 m	4014,4	4,79%
über 2800 m	718,0	0,86%
Summe	83880,6	100,00%

Quelle: Österreichisches Forschungszentrum Seibersdorf, Hauptabteilung Umweltplanung, Dr. Wolfgang L o i b l (GIS-Sonderauswertung)

Dem steht ein weiterer Fehler gegenüber, der zu einer tendenziellen Überschätzung der NPP führt: Aufgrund des relativ groben Rasters ist anzunehmen, daß die Verteilung auf Höhenstufen leicht nach unten hin verzerrt ist (d.h. der Flächenanteil der unteren Höhenstufen dürfte etwas zu groß geschätzt sein). Im Rahmen der hier möglichen und angestrebten Genauigkeit sollte der Fehler insgesamt relativ unproblematisch sein.

2.4.2 Flächenstatistische Grundlagen

Die flächenstatistischen Grundlagen der vorliegenden Arbeit sind in Tabelle 2.4 zusammengefaßt. Es handelt sich dabei um amtliche Statistiken, die i.a. nicht mit dem Ziel erstellt werden, Grundlagen für ökologische Studien zu liefern. Diese Statistiken haben daher in bezug auf die Zielsetzung dieser Arbeit gravierende Mängel. Eine wesentliche Verbesserung der Datenlage ist mit Abschluß der Arbeiten am CORINE-Projekt der EG zu erwarten. In diesem Projekt wird eine Erhebung der Landnutzung in Österreich auf Basis von Satellitenbildern durchgeführt, der eine EG-weit einheitliche Klassifikation von Landnutzungskategorien (44 Hauptkategorien) zugrundeliegt (D G -X I 1992, U B A o.J.). Die Daten

werden so aufbereitet sein, daß Regionalisierungen (z.B. gemeindeweise oder bezirksweise Darstellungen) möglich sein werden. Ein Abschluß des Projekts wird allerdings frühestens für Mitte 1995 erwartet.[7]

Tabelle 2.4.: Flächenstatistische Grundlagen für die Ermittlung der NPP in Österreich

Statistische Quelle	Institution	Hauptmerkmale	Regionale Gliederung	jüngste Erhebung	Periodizität
Grenzkataster / Grundstücksdatenbank	BEV	Katasterfläche, gegliedert nach Nutzungsarten	Gemeinde	laufend	"nach Bedarf"
Bodennutzungserhebung	ÖSTAT	landwirtschaftl. Nutzfläche nach Kulturarten, unprod. Fläche, Anbau auf dem Akkerland, Waldfläche	Gemeinde	1990	5 Jahre
Häuser- und Wohnungszählung (HWZ)	ÖSTAT	Gebäudeflächen	Zählsprengel	1991	10 Jahre
Almerhebung	ÖSTAT	Almflächen nach Höhenlage, Viehbestand, Weidedauer	Gemeinde	1986	fallweise
Forstinventur	BMLF	Holzvorrat, Holzzuwachs, Baumarten	Forstbezirke	86/90	5 Jahre

Probleme für die Anwendung der amtlichen Statistik für die Ermittlung von NPP-Daten ergeben sich aus mehreren Umständen:

Verwaltungsmäßig besteht Österreich aus 99 Bezirken (davon 15 Statutarstädte und 84 "Landbezirke"). Die kleinste "autonome Selbstverwaltungseinheit" (D e s o y e 1986: 243) ist die Gemeinde; am 1.1.1986 gab es in Österreich 2.305 Gemeinden (1993 waren es 2.350 [Ö S T A T 1993]). Die Grenzen der Politischen Bezirke unterscheiden sich allerdings von denen der Forstbezirke, die z.B. für die Forstinventur maßgeblich sind (durch Zusammenfassung von Bezirken ist es möglich, deckungsgleiche Einheiten zu erhalten).

Die Genauigkeit der Flächendaten in der amtlichen Statistik ist aufgrund zahlreicher methodischer Probleme - insbesondere unscharfer Definitionen - begrenzt. So wurden etwa bei Vergleichen von Katasterdaten und Auswertungen anhand der „Österreichischen Karte 1 : 50.000“ beträchtliche Differenzen festgestellt

[7] Telephonische Auskunft Dipl.-Ing. R e i n b e r g e r , Umweltbundesamt, 14.1.1994

(Greif 1989). Andererseits darf bezweifelt werden, ob mögliche Genauigkeitssteigerungen durch Verwendung exakterer Flächenangaben angesichts der Unsicherheiten in den Produktivitätsdaten wesentlich verläßlichere Resultate erlauben würden. Mit Sicherheit wäre allerdings der Aufwand um ein Vielfaches größer.

Eine Besonderheit der Bodennutzungserhebung, auf der ein Großteil der verwendeten Flächendaten beruht, ist das Wirtschaftsprinzip. Dieses legt fest, daß die Wirtschaftsflächen jener Gemeinde zugeordnet werden, in welcher der Betriebsinhaber seinen Wohnsitz hat. In der Folge weist etwa der 1. Bezirk in Wien eine land- und forstwirtschaftliche Nutzfläche auf, die zehnmal so groß ist wie seine Gesamtfläche (Bittermann 1990). Derartig extreme Verzerrungen sind allerdings sicherlich ein Ausnahmefall. In der Regel ist zu erwarten, daß sich diese Verzerrungen bei einer Summierung über eine größere Anzahl an Gemeinden aufheben, da sich wahrscheinlich der überwiegende Anteil der Ackerflächen, wenn er schon nicht in der gleichen Gemeinde liegt wie der Wohnsitz des Betriebsinhabers, wenigstens in einer benachbarten Gemeinde befindet. Ein zweiter Fehler ergibt sich durch die für die Erfassung relevanten Mindestflächen (1 ha bei land- und forstwirtschaftlichen Betrieben, 0,25 ha bei Obst- und Weinbaubetrieben und 0,1 ha bei Baumschulen). Auch hier gilt, daß mangels besserer Datengrundlagen diese Fehler leider in Kauf genommen werden müssen, um überhaupt eine Aussage erzielen zu können. Wie in Kapitel 2.6 gezeigt wird, sind die Fehler in Summe durchaus in einer akzeptablen Größenordnung.

2.4.3 Klimatische Grundlagen

Klimatisch gehört Österreich einem Übergangsklima zwischen ozeanischem und kontinentalem Klima an. Innerhalb Österreichs nimmt die Kontinentalität von Westen nach Osten zu. Die Niederschläge sind im Osten geringer, die Temperaturgegensätze zwischen Winter und Sommer stärker. Der Osten Österreichs gehört dem pannonischen Klima an, der Rest wird dem mitteleuropäischen Übergangsklima zugeordnet (ÖSTAT 1993). Das Jahresmittel der Temperatur liegt im langjährigen Durchschnitt etwa bei 8-10,5°C, der Niederschlag etwa zwischen 600 und 1200 mm jährlich.

Folgende Gesetzmäßigkeiten sind bei einer Zunahme der Höhenlage zu beobachten (Walter & Breckle 1986):

1. Die mittlere Jahrestemperatur nimmt mit steigender Seehöhe ab, wodurch die Vegetationsperiode mit zunehmender Höhe kürzer ist.
2. Die Niederschläge nehmen mit der Höhe zu; ausgenommen bei Gipfeln, die regelmäßig über die Wolkendecke hinausragen.
3. Die direkte Sonneneinstrahlung nimmt zu, die Intensität der diffusen Strahlung hingegen ab.

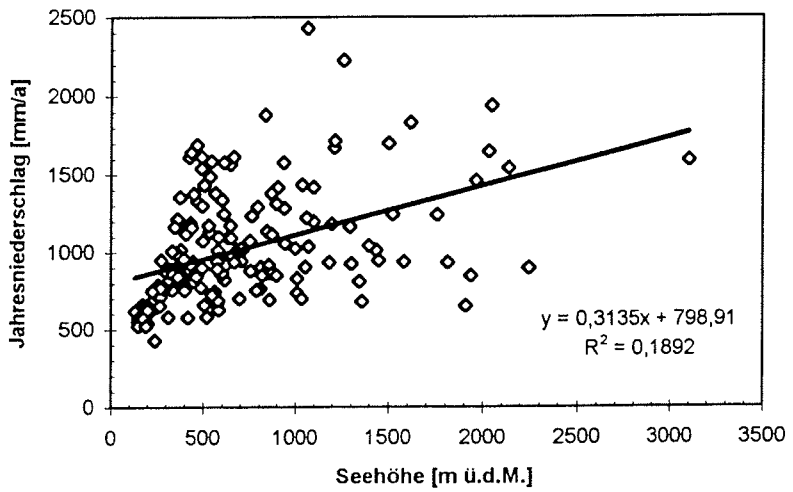
Um diese Tendenzen zu quantifizieren wurden die langjährigen Mittelwerte von 175 Meßstationen (Mittelwert der Jahre 1951-1980) der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik (Österreichische Gesellschaft für Meteorologie 1988) mit der Seehöhe der Meßstation in Beziehung gesetzt.

Beim Jahresniederschlag ergibt sich folgende Beziehung:

$$y = 798{,}91 + 0{,}3135 \cdot x$$

mit
y Jahresniederschlag [mm/a]
x Seehöhe [m ü.d.M.]

Abbildung 2.1: Jahresniederschlag und Seehöhe in Österreich



Anmerkung: langjähriger Durchschnitt (1951-1980) von 175 Meßstationen
Daten: Österreichische Gesellschaft für Meteorologie (1988)

Das bedeutet, daß der Niederschlag im Durchschnitt bei einer Höhenzunahme von 100 m um 31,4 mm zunimmt. Die Korrelation ist eher schlecht ($r^2 = 0,19$), was deswegen nicht erstaunt, weil der Niederschlag regional, selbst kleinräumig, sehr variabel ist.

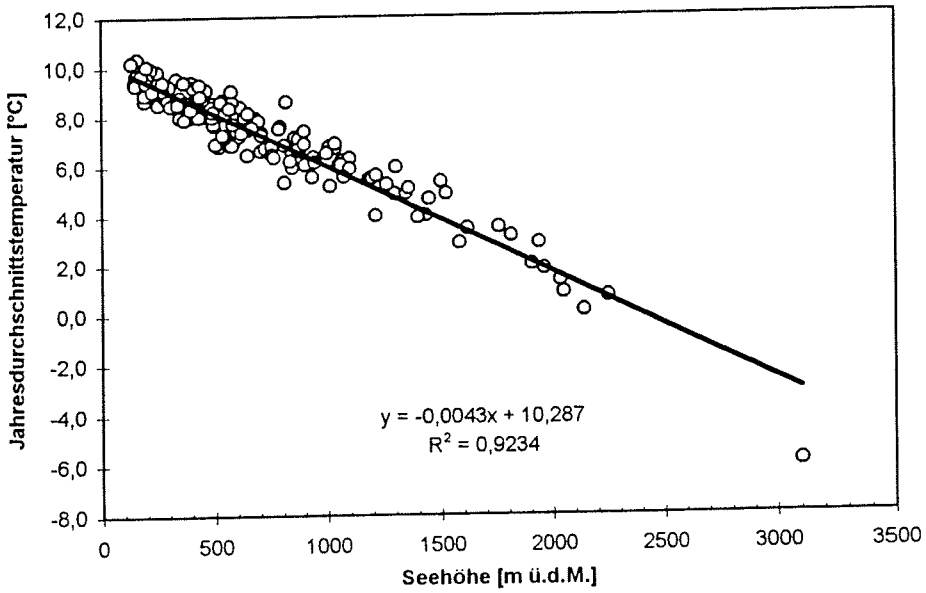
Die Korrelation zwischen Seehöhe und Jahresdurchschnittstemperatur ist hervorragend ($r^2 = 0,92$). Die Gleichung der Regressionsgeraden lautet:

$$y = 10,287 - 0,0043 \cdot x$$

mit
y Jahresdurchschnittstemperatur [°C]
x Seehöhe [m ü.d.M.]

Das bedeutet, daß die jahresdurchschnittliche Temperatur pro 100 m Höhenunterschied um 0,43° abnimmt.

Abbildung 2.2: Jahresdurchschnittstemperatur und Seehöhe in Österreich



Anmerkung: langjähriger Durchschnitt (1951-1980) bei 175 Meßstationen (Durchschnitte für spätere Jahre sind leider nicht publiziert und wären nur durch Sonderauswertung zu erhalten); Daten: Österreichische Gesellschaft für Meteorologie (1988)

2.5. Ermittlung der NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation (NPP_0)

Für die Ermittlung der NPP_0 sollen zwei Vorgangsweisen gewählt werden, deren Ergebnisse miteinander verglichen werden können:

1. Mit Hilfe funktioneller NPP-Modelle soll auf Basis von Niederschlags- und Temperaturwerten die NPP abgeschätzt werden. Konkret soll das "Miami'"-Modell von L i e t h (1975a) verwendet werden, das in Abschnitt 2.2 beschrieben wurde.
2. Die NPP_0 soll auch mit Hilfe eines Aggregationsmodells abgeschätzt werden, d.h. es wird die Produktivität einzelner Vegetationstypen mit ihrer Fläche multipliziert und die resultierende NPP der einzelnen Vegetationseinheiten summiert werden.

Beide Methoden greifen auf die Verteilung der Fläche nach Höhenstufen zurück. Im ersten Fall werden die Temperaturwerte nach Höhenstufen modifiziert, im zweiten Fall ergibt sich die Ausdehnung der einzelnen Vegetationstypen aus der Fläche der jeweiligen Höhenstufen. Durch diese Vorgangsweise ist es möglich, die NPP0 mit zwei voneinander - bis auf die Flächendaten nach Höhenstufen - unabhängigen Methoden abzuschätzen und so eine Kontrollrechnung durchzuführen.

2.5.1. Methode 1: Funktionelles NPP-Modell

Benötigt werden Daten über den Jahresdurchschnitt des Niederschlages und den Jahresdurchschnitt der Temperatur. Die große Anzahl an Gemeinden macht ein automatisiertes Verfahren zur Zuweisung von Niederschlags- und Temperaturwerten nötig. Dabei wurde folgende Vorgangsweise gewählt:

1. Aus den Daten der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik für einzelne Meßstationen wurde anhand einer Regressionsrechnung die durchschnittliche Abnahme der Temperatur bzw. die Zunahme des Niederschlags pro 100 m Seehöhe in Österreich ermittelt (vgl. Kapitel 2.4.3).
2. Die Werte jeder Meßstation werden anhand dieser Werte auf eine einheitliche Seehöhe standardisiert. Anhand der standardisierten Werte wird für jedes Bundesland ein Mittelwert gebildet, der allen Gemeinden dieses Bundeslandes als Basiswert zugewiesen wird.

3. Anhand der Verteilung der Gemeindefläche auf die einzelnen Höhenstufen wird der Basiswert für jede Höhenstufe jeder Gemeinde mit Hilfe der in Punkt 1 ermittelten Temperaturverminderung bzw. Niederschlagszunahme modifiziert.

Aus Temperatur und Niederschlag ergibt sich mit Hilfe der Formeln von L i e t h (1975a) die Produktivität. Diese wurde mit der jeweiligen Fläche multipliziert, um die NPP zu erhalten. Da die Formeln von Lieth offenbar die damals üblichen Schätzwerte für die SNPP (ca. 17% der Gesamt-NPP) enthalten, wird zur Ermittlung eines Schätzwertes der ANPP ein entsprechender Abschlag berücksichtigt. Die gesamte NPP wird mit dieser Methode nicht ermittelt.

2.5.2. Methode 2: Aggregationsmethode

Bei der Aggregationsmethode wird jeder Höhenstufe pauschal eine durchschnittliche Produktivität zugewiesen. Diese wird mit der jeweiligen Fläche multipliziert um die NPP zu erhalten. Hierbei wird getrennt nach ANPP und gesamter NPP vorgegangen. Die Datengrundlagen für die Abschätzung der entsprechenden Produktivitätswerte werden im folgenden beschrieben. Als hypothetische natürliche Vegetation kommen in Österreich zwei grobe Vegetationstypen in Frage, nämlich Wälder (für alle Höhenstufen bis zur Waldgrenze) und alpine Zwergstrauchgesellschaften und Grasland-Ökosysteme oberhalb der Waldgrenze.

2.5.2.1 Die Produktivität von Wäldern in Abhängigkeit von ihrem Typ

Um möglichst gute Grundlagen für die Zuweisung eines bestimmten Produktivitätswertes zu einer Höhenstufe zu haben, wurde auf umfangreiche internationale Daten zurückgegriffen. Wahrscheinlich die umfassendste Zusammenfassung von Produktivitätsdaten von Wäldern ist jene von C a n n e l l (1982). Für Österreich sind keine NPP-Untersuchungen von Wäldern bekannt. Die geographisch nächsten Untersuchungen fanden in Belgien, Bulgarien, der Tschechoslowakei, Dänemark, Frankreich, Deutschland, Ungarn, Italien, den Niederlanden und der Schweiz statt. In den im Anhang dokumentierten Tabellen A.3 und A.4 sind die Daten aus vergleichbaren Klimazonen zusammengestellt.

Die Daten in Tabelle A.3 und A.4 wurden aus der wesentlich mehr Daten umfassenden Zusammenstellung von C a n n e l (1982) folgendermaßen selegiert: Es

wurden nur Produktivitätsdaten mit "guter" oder "mittlerer" Qualität aufgenommen, d.h. es wurden alle Studien ausgeschieden, wo wesentliche Angaben fehlten. Um als "gut" bzw. "mittel" klassifiziert zu werden, mußten alle wesentlichen Komponenten der ANPP berücksichtigt oder zumindestens abgeschätzt worden sein, vor allem auch der Holz-Bestandesabfall und die Mortalität. Um die Daten mit dem Klima in Beziehung setzen zu können, wurden im Klimadiagramm-Weltatlas von Walter & Lieth (1973) die Werte für die jeweils nächstgelegene Klima-Meßstation eingetragen und, wenn nötig, modifiziert (vgl. Anmerkung zu den Tabellen A.3 und A.4). Weiters wurden nur Wälder in Ländern berücksichtigt, die in humiden oder borealen Klimazonen lagen (keine Berücksichtigung tropischer Wälder).

Die Produktivitätswerte der Laub- bzw. Nadelwälder wurden nach Gattungen (*Fagus sp., Quercus sp., Pinus sp., Picea sp.*) in Gruppen eingeteilt. Die restlichen Laub- bzw. Nadelwälder wurden als Restgruppe zusammengefaßt. Es wurde jeweils das arithmetische Mittel aller Bestände ermittelt.

Zusammenfassend ergeben sich folgende Werte für die oberirdische Produktivität von Wäldern in Österreich: Buchenwälder 1,14 kg/m^2.a, Eichenwälder 1,01 kg/m^2.a, sonstige Laubwälder 1,1 kg/m^2.a, Fichtenwälder 0,94 kg/m^2.a, Föhrenwälder 1,03 kg/m^2.a und sonstige Nadelwälder 1,08 kg/m^2.a. Rechnet man diese Werte mit den üblichen Brennwerten in Energieeinheiten um, so ergeben sich folgende Werte: Buchenwald 22,0 MJ/m^2.a, Eichenwald 19,5 MJ/m^2.a, sonstige Laubwälder 21,2 MJ/m^2.a, Fichtenwälder 18,6 MJ/m^2.a, Föhrenwälder 20,4 MJ/m^2.a, sonstige Nadelwälder 21,4 MJ/m^2.a.

Wie bei allen Untersuchungen, die darauf beruhen, Mittelwerte verschiedener Studien zur Hochrechnung zu verwenden, gibt es auch hier das Problem der Auswahl der Daten. Berechnet man z.B. den Durchschnitt für die Produktivität von Buchen- und Eichenwäldern aufgrund einer eingeschränkteren Auswahl an Studien (Duvigneaud *et al.* 1971, Duvigneaud & Denayer-De Smet 1975, Duvigneaud *et al.* 1977a, Duvigneaud *et al.* 1977b, Kestemont 1977), so ergeben sich etwas andere Werte. In diesem Fall ist die Produktivität der Eichenwälder etwas größer als die der Buchenwälder (Eichenwälder 28,4 MJ/m^2.a, Buchenwälder 25,7 MJ/m^2.a). Diese Studien wurden

außerdem alle in Europa bei ähnlichen Klimabedingungen wie in Österreich durchgeführt.[8]

Da in Forstinventuren und Einschlagsstatistiken nur das Holz der Baumachsen erfaßt wird, ist das Verhältnis zwischen Holzzuwachs der Bäume und gesamter ANPP eine interessante Maßzahl. Bei den Laubwäldern ist der Anteil des Stammholzes an der gesamten ANPP generell sehr gering (Buchen: 33%, Eichen: 20%, sonstige Laubhölzer 30%), bei den Nadelwäldern etwas höher (Fichten: 45%, Föhren: 43%, sonstige Nadelhölzer 42%). Der Anteil des Zuwachses an Holz, Borke und Ästen an der gesamten ANPP beträgt bei Buchen 64%, bei Eichen 47%, bei sonstigen Laubhölzern 54%, bei Fichten 62%, bei Föhren 61% und bei sonstigen Nadelhölzern 59%. Dieser Vergleich zeigt den Grund für die Beliebtheit von Nadelhölzern in der Forstwirtschaft deutlich auf: Der Anteil des wirtschaftlich am besten verwertbaren Stammholzes an der gesamten ANPP ist bei Nadelhölzern deutlich höher als bei Laubwäldern.

Bei einer Anwendung dieser Daten zur Hochrechnung der aktuellen NPP der österreichischen Wälder und zur Abschätzung der hypothetischen NPP der potentiellen natürlichen Vegetation in Österreich muß das Klima berücksichtigt werden. Die Produktivitätswerte für Fichten- und Föhrenwälder in Tabelle A.3 und A.4 stammen aus einem Mix von Beständen in verschiedenen Klimazonen. Je nach Niederschlag oder Temperatur sollten diese Werte bei einer Übertragung in montane Regionen der Alpen modifiziert werden. Hier sind eher Daten für boreale Koniferenwälder anzuwenden, bzw. geeignete Modelle für die Abhängigkeit der NPP von Wäldern von der Temperatur heranzuziehen (s.u.).

2.5.2.2. Die Produktivität von Wäldern in Abhängigkeit von Niederschlag und Temperatur

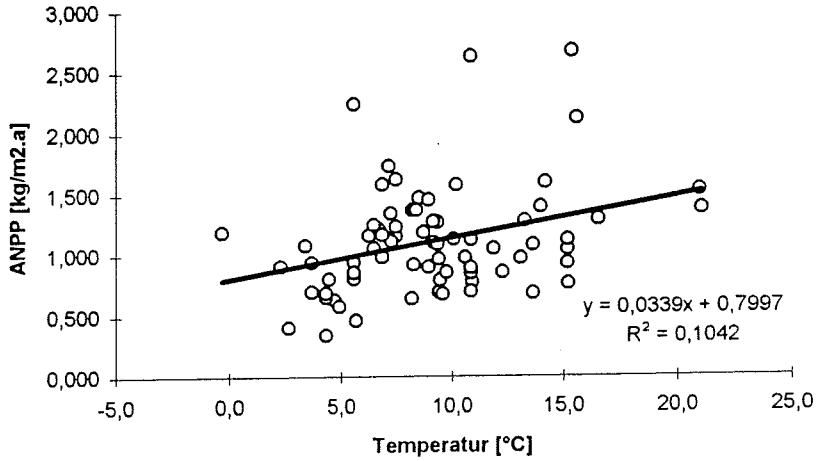
Um die Änderung der ANPP aufgrund der Klimaänderung in den verschiedenen Höhenstufen berücksichtigen zu können, wurde der Zusammenhang zwischen Jahresdurchschnittstemperatur und ANPP sowie Jahresmittel des Niederschlags und ANPP anhand der Daten in Cannell (1982) untersucht. Die Klimadaten wurden dem Klimadiagramm-Weltatlas von Walter & Lieth (1973) ent-

[8] In Mirwart betrug der Jahresniederschlag etwa 1050 mm, die durchschnittliche Jahrestemperatur 7,6°C. In Virelles (Eichenwald) betrug der durchschnittliche jährliche Niederschlag 1000 mm, die jahresdurchschnittliche Temperatur 8,5°C (Duvigneaud & Denayer-DeSmet 1970). Diese Werte sind mit österreichischen Daten durchaus vergleichbar.

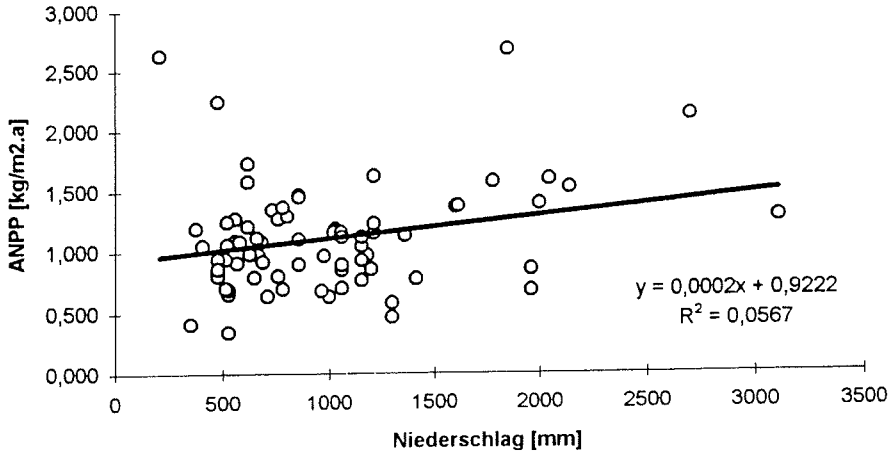
nommen und entsprechend korrigiert (vgl. Anmerkungen zu den Tabellen A.3 und A.4).

Abbildung 2.3: Beziehung zwischen ANPP und Klima bei Laubwäldern

(a) ANPP und Jahresdurchschnittstemperatur



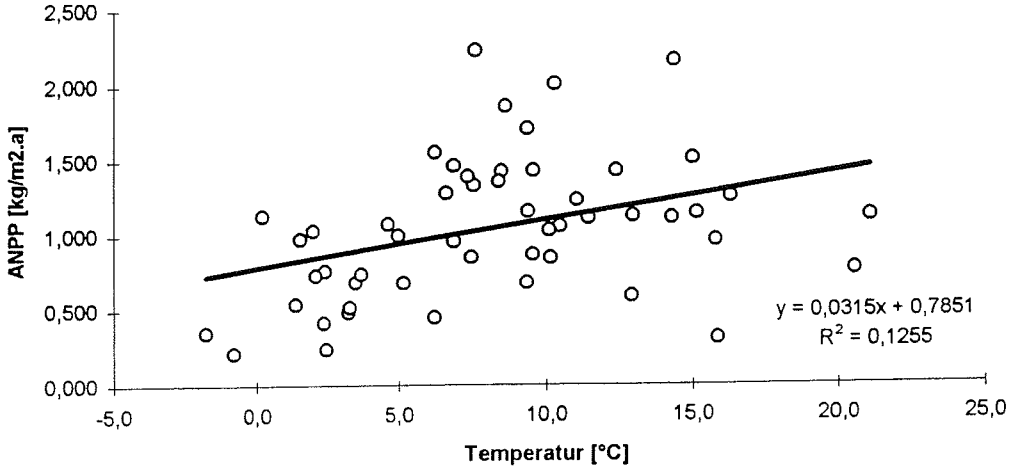
(b) ANPP und Niederschlag



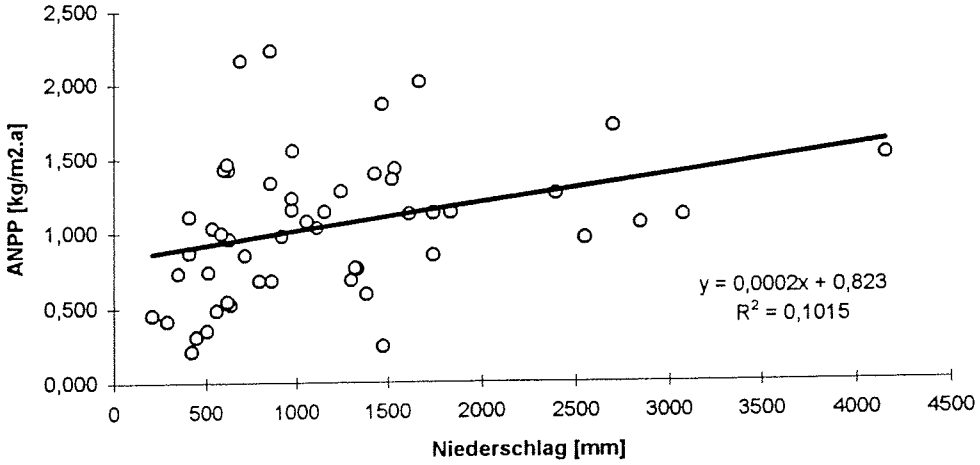
Datenquellen: Cannell 1982, Walter & Lieth (1973), eigene Berechnungen

Abbildung 2.4: Beziehung zwischen ANPP und Klima bei Nadelwäldern

(a) ANPP und Jahresdurchschnittstemperatur



(b) ANPP und Niederschlag



Datenquellen: Cannell (1982), Walter & Lieth (1973), eigene Berechnungen

Im Vergleich zu den publizierten Modellen in der Literatur (Webb *et al.* 1978, Webb *et al.* 1983) ergeben sich folgende Aussagen. Webb *et al.* argumentieren auf Basis ihrer Regressionsanalysen, daß der Niederschlag bzw. die AET keine dominante Rolle für die Produktivität von Waldökosystemen spielen. Dies wird damit begründet, daß Wälder üblicherweise nur dort die Klimaxvegetation darstellen, wo Wassermangel nicht oder nicht überwiegend die Produktivität begrenzt. Hingegen stellten sie eine Proportionalität der NPP von Wäldern mit $2^{T/10}$ fest, was einer Verdopplung der NPP bei einer Temperaturzunahme um 10°C entspricht. Wegen der großen Streuung der Werte und der entsprechend schlech-

ten Korrelationen wurden hier nur lineare Regressionen gerechnet. Bei Laubwäldern nimmt die ANPP um 0,33 kg/m^2.a pro 10° Temperaturzunahme zu, das entspricht 42% bei einer Zunahme von 0° auf 10°C Jahresdurchschnittstemperatur; Nadelwälder unterscheiden sich von Laubwäldern nur minimal. Hierzu ist allerdings anzumerken, daß hier - im Gegensatz zu Webb *et al.* (1978, 1983) aufgrund des Datenmangels keine anderen Faktoren (z.B. Lichtverfügbarkeit, Dauer der Vegetationsperiode etc.) berücksichtigt werden konnten, sodaß die Werte nicht direkt vergleichbar sind.

In Übereinstimmung mit den Aussagen von Webb *et al.* (1978, 1983) ist festzustellen, daß die Abhängigkeit der ANPP von der Jahresdurchschnittstemperatur deutlicher ist als ihre Abhängigkeit vom Jahresdurchschnitt der Niederschläge. Für die Festlegung der durchschnittlichen Produktivität der einzelnen Höhenstufen soll daher die Temperatur herangezogen werden. Dafür spricht auch, daß die Temperatur wesentlich besser mit der Höhe korreliert als der Niederschlag.

2.5.2.3. Subterrestrische NPP in Waldökosystemen

Wie bereits in Kapitel 2.1 diskutiert, sind Daten für die subterrestrische NPP aus Studien, bei denen Feinwurzeln <2-4mm nicht berücksichtigt werden, in höchstem Maß unvollständig und daher kaum brauchbar. Die weithin verwendete Hochrechnung der subterrestrischen NPP mit Hilfe eines Aufschlags von 20-25% auf die ANPP von Waldökosystemen (Jarvis & Leverenz 1983, Sharp *et al.* 1975, Sharpe 1975) unterschätzt die tatsächliche subterrestrische NPP bei weitem. Das würde bedeuten, daß die subterrestrische NPP nur 17-20% der gesamten NPP ausmachen würde. In Studien, bei denen auch die Feinwurzeln und die Mycorrhiza untersucht wurden, wurden exorbitant höhere Werte festgestellt. In manchen Studien betrug der Anteil der subterrestrischen NPP bis zu 80% (Vogt *et al.* 1982) - das entspricht einem Aufschlag von 400% auf die ANPP.

Ein Großteil der Daten zu Wurzelbiomasse und *turnover* von Feinwurzeln stammt aus kühl-temperierten und borealen Koniferenwäldern. Eine Literaturanalyse von Vogt *et al.* (1986) deutet darauf hin, daß der Feinwurzel-*turnover* gerade in diesen Ökosystemen besonders hoch ist, sodaß die oben genannten Werte - SNPP bis zu 80% der gesamten NPP - als Extremwerte erscheinen (vgl. Zeilen 5-12 in Tabelle 2.5).

Nimmt man einen Anteil grober Wurzeln an der gesamten NPP von etwa 15% an - was etwa den häufig verwendeten Schätzungen entspricht (Jarvis & Leverenz 1983, Sharpe 1975) - und schätzt den Anteil von Feinwurzeln und Mycorrhiza auf 30% der gesamten NPP, so ergibt sich ein Anteil der SNPP an der gesamten NPP von 45%. Das entspricht einem Verhältnis NPP : ANPP von 1,8 : 1. Dieser Faktor soll im folgenden verwendet werden, um eine erste Schätzung zu ermöglichen. Zweifellos ist dieser Wert nur ein grober Schätzwert, der durch weitere Studien verbessert werden sollte. Generell scheint in diesem Bereich hoher Forschungsbedarf zu bestehen (Olson *et al.* 1983).

Tabelle 2.5.: Angaben zur subterrestrischen NPP von gemäßigten bis borealen Wäldern in der Literatur

Baumart	Ref.	ANPP [kg/m^2.a]	Grobe Wurzeln (>2-4mm) [kg/m^2.a]	Feinwurzeln (<2-4mm) [kg/m^2.a]	Mycorrhiza [kg/m^2.a]	NPP gesamt [kg/m^2.a]	Anteil d. subterr. NPP [%]	Faktor SNPP : ANPP
Douglasie	[1]	0,73	0,11	0,70	n.a.	1,54	52,6	2,11
Douglasie	[1]	1,37	0,16	0,25	n.a.	1,78	23,0	1,30
Abies amabilis	[2]	0,645	0,373	1,023	0,326	2,367	72,6	3,65
Abies amabilis	[2]	0,455	0,324	1,334	0,374	2,487	81,7	5,46
Pazif. Silberfichte	[3]	n.a.	n.a.	0,436	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Pazif. Silberfichte	[3]	n.a.	n.a.	0,737	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Scots pine	[3]	n.a.	n.a.	0,204	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Mixed hardwoods	[3]	n.a.	n.a.	0270	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Red pine plant.	[3]	n.a.	n.a.	0,130	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Buche	[3]	n.a.	n.a.	0,133	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Douglasie	[3]	n.a.	n.a.	0,273	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Douglasie	[3]	n.a.	n.a.	0,240	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.

Baumart	Ref.	ANPP [kg/m^2.a]	Grobe Wurzeln (>3 mm) [kg/m^2.a]	Feinwurzeln (<3 mm) [kg/m^2.a]	Mycorrhiza [kg/m^2.a]	NPP gesamt [kg/m^2.a]	Anteil d. Feinwurzeln [%]	Faktor SNPP : ANPP
Black Oak	[4]	n.a.	n.a.	0,591	n.a.	1,694	35,1	n.a.
Red Oak	[4]	n.a.	n.a.	0,524	n.a.	1,895	27,7	n.a.
White Oak	[4]	n.a.	n.a.	0,413	n.a.	1,498	27,6	n.a.
Maple	[4]	n.a.	n.a.	0,402	n.a.	1,334	30,1	n.a.
Birke	[4]	n.a.	n.a.	0,324	n.a.	1,004	32,3	n.a.
White Pine	[4]	n.a.	n.a.	0,257	n.a.	1094	23,5	n.a.
Mixed Pine	[4]	n.a.	n.a.	0,262	n.a.	1,112	23,6	n.a.
Fichte	[4]	n.a.	n.a.	0,160	n.a.	0,908	17,6	n.a.
Red Pine	[4]	n.a.	n.a.	0,198	n.a.	0,851	23,2	n.a.

[1] Melillo & Gosz 1983
[2] Vogt *et al.* 1982
[3] Vogt *et al.* 1986
[4] Nadelhoffer *et al.* (1985)

2.5.2.4. Produktivität von alpinen Vegetationseinheiten

Während keine Studien zur NPP von österreichischen Wäldern in der Literatur gefunden werden konnten, gibt es eine ganze Reihe von Untersuchungen zur NPP alpiner Vegetationseinheiten, darunter sowohl ältere Studien aus dem IBP (Cernuska 1975, Larcher 1975, Moser *et al.* 1977, Schmidt 1974) als auch überwiegend neuere Studien aus dem MaB-Programm (Cernuska 1989, Grabherr 1987, Klug-Pümpel 1978, 1989, Pümpel 1976). Untersucht wurden sowohl alpine Rasen als auch Zwergstrauchgesellschaften. Die Ergebnisse der Literaturrecherche zur Produktivität alpiner Tundravegetation ist im Anhang in Tabelle A.5 dokumentiert.

Bei der Untersuchung alpiner Zwergstrauchgesellschaften durch L. Schmidt (1974) am Patscherkofel konnte nur die ANPP ermittelt werden. Die ANPP schwankt beträgt 10,8 MJ/m^2.a in der Vaccinien-Heide in 1980 m Höhe, 7,04 MJ/m^2.a bei einer Loiseleuria-Heide in 2000 m Höhe und 2,42 MJ/m^2.a bei einem Loiseleurietum in 2175 m Höhe. Die deutlich geringeren Werte des "Loiselaurietums 2175m" gegenüber der "Loiseleuria-Heide 2000m" erklärt die Autorin durch den deutlich geringeren LAI im zweiten Fall (die Artenzusammensetzung war sehr ähnlich). Dieser ist durch die wesentlich exponiertere Lage des Loiselaurietums im Vergleich zur Loiseleuria-Heide erklärbar (Larcher 1975).

Für alpine Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) liegen mehrere Untersuchungen aus dem MaB-Hochgebirgsprogramm vor (Grabherr 1987, Klug-Pümpel 1989, Pümpel 1976). Die untersuchten Bestände liegen auf 2.300 und 2.550 m Seehöhe. In 2.300 m Höhe betrug die ANPP 3,1-3,9 MJ/m^2.a, in 2.550 m Höhe waren es 1,3-1,5 MJ/m^2.a. Weiters ermittelte Klug-Pümpel (1989) auch die ANPP in einer feuchten Mulde in 2.280 m Höhe mit 4,5-4,9 MJ/m^2.a sowie in einem Schneetälchen in 2.282 m Höhe mit 1,8-2,7 MJ/m^2.a. Die Abnahme der ANPP mit der Höhe ist deutlich erkennbar, ebenso die Variation der ANPP je nach Bedingungen. Die Abnahme der Produktivität mit der Höhe zeigt sich ebenfalls beim niedrigen NPP-Wert am Hohen Nebelkogel in 2.600-2.900 m Höhe (0,59 MJ/m^2.a), wobei der zitierte Wert ein Maximalwert ist, der nur an wenigen günstigen Stellen erreicht wird (Cernuska *et al.* 1977).

Nach Angabe von Wielgolaski (1975a) ist in Tundra-Ökosystemen die subterrestrische NPP etwa genauso groß wie die ANPP, was auch von den neueren Untersuchungen von Grabherr (1987) bestätigt wird. Tabelle A.5 im

Anhang zeigt, daß der Anteil der SNPP an der gesamten NPP sehr variabel zu sein scheint: Am Great Smoky Mountain beträgt er 39%, am Hangardarvidda in Norwegen ebenfalls 39% in 780m Höhe und 72% in 1250m Höhe, im *Caricetum* in den Hohen Tauern in 2.300m Höhe beträgt er laut Cernuska (1989) fast 80%, im *Caricetum* in Obergurgl in 2.550 m Höhe hingegen laut Grabherr (1987) nur rund 50%. Ob diese Differenzen durch methodische Unterschiede zu erklären sind oder tatsächliche Abweichungen ausdrücken, kann hier nicht beantwortet werden. Weiters liegt aufgrund der bisher erläuterten Überlegungen die Vermutung nahe, daß in manchen der Studien, die die gesamte NPP angeben, die SNPP mithilfe unzureichender Faktoren aus der ANPP gewonnen wurde, sodaß diese Werte zu niedrig sein könnten. Beim derzeitigen Stand des Wissens ist daher mit einem Anteil der SNPP von etwa 50% zu rechnen (in größeren Höhen eher noch mehr), wobei diese Abschätzung eher den Charakter einer Faustregel hat.

Bei einer Hochrechnung dieser Werte auf die gesamte Fläche alpiner Regionen ist zu beachten, daß die zitierten Produktivitätswerte für relativ geschlossene Bestände gelten. In dieser Höhenlage sind jedoch häufig große Flächen weitgehend vegetationsfrei oder zumindestens sehr vegetationsarm (Blockhalden, Schotterfelder, nackter Fels etc.). Genauso wichtig wie eine Abschätzung der Produktivität pflanzenbewachsener Stellen ist daher die Abschätzung des Anteils pflanzenbewachsener Stellen an der gesamten Fläche jeder Höhenstufe. Hierfür liegen wesentlich weniger Daten vor, auf die man sich stützen kann.

Als typische NPP alpiner Rasen wird von Walter & Brecker (1986) ein Wert von ca. 0,055 kg/m^2.a angegeben, was etwa einem Wert von 1,1 MJ/m^2.a entspricht. Lieth (1975b) gab für Tundra-Ökosysteme eine NPP von 0,1-0,4 kg/m^2.a (Mittel: 0,14 kg/m^2.a) an, Whittaker & Likens (1975) 0,01-0,4 kg/m^2.a (Mittelwert ebenfalls 0,14 kg/m^2.a) und Ajtay *et al.* (1979) rechneten mit 0,025-0,35 kg/m^2.a.

2.5.2.5. Zusammenfassung: Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation Österreichs nach Höhenstufen

Bei der Berechnung der NPP_0 wird jeder Höhenstufe ein einheitlicher Wert für die ANPP sowie die gesamte NPP zugewiesen. Dieser Wert wird auf Basis der in den Kapiteln 2.5.2.1 bis 2.5.2.4 diskutierten Grundlagen abgeschätzt. Die zugrun-

deliegenden Annahmen werden im folgenden begründet und in Tabelle 2.6 zusammengefaßt.

In Höhenstufe 1 wird als hypothetische natürliche Vegetation Laubmischwald angenommen. Die Jahresdurchschnittstemperatur liegt etwa bei 8,6°C. Die ANPP von Laubwäldern bei dieser Temperatur beträgt nach den in Kapitel 2.6.2.2 dargestellten Regressionen 1,1 kg/m².a oder 21,0 MJ/m².a. Bei einem ANPP-Faktor von 1,8 ergibt sich eine gesamte NPP von 1,98 kg/m².a bzw. 37,8 MJ/m².a. Der Wert für die ANPP befindet sich in guter Übereinstimmung mit den Angaben von Lieth (1975b), Whittaker (1975), Ajtay *et al.* (1979) und Olson (1975) für sommergrüne Laubwälder.

In der zweiten Höhenstufe liegt die Jahresdurchschnittstemperatur bei 6,0°C (geometrisches Mittel zwischen Ober- und Untergrenze). Sowohl bei Nadel- als auch Laubwäldern ergibt sich daraus eine ANPP von 1,0 kg/m².a bzw. 19,5 MJ/m².a sowie eine gesamte NPP von 1,8 kg/m².a bzw. 35,1 MJ/m².a. Auch diese Werte stimmt mit den Angaben von Lieth (1975b), Whittaker (1975), Ajtay *et al.* (1979) und Olson (1975) für die durchschnittliche Produktivität dieses Vegetationstyps gut überein.

In der dritten Höhenstufe liegt das geometrische Mittel der Jahresdurchschnittstemperatur bei 3,7°, was gemäß der in Kapitel 2.3.2.2 angestellten Regressionsrechnungen zu einem Wert von 0,93 kg/m².a führt. Dieser Wert erscheint verglichen mit den Angaben von Whittaker (1975), Ajtay *et al.* (1979), Rodin *et al.* (1975) und Olson (1975) für kühl-temperierte bzw. montane Nadelwälder eher hoch, bewegt sich aber noch innerhalb der von diesen Autoren angeführten Spannbreite.

Die Höhenstufe 4 beinhaltet zu 25% Wald (zwischen 1700 und 1800m) und zu 75% alpine Tundra. Für den Wald ergibt sich aus den Regressionen in 2.3.2.2 eine oberirdische Produktivität von 0,87 kg/m².a (17,1 MJ/m².a) bzw. eine gesamte Produktivität von 1,57 kg/m².a (30,9 MJ/m².a). Diese Werte liegen deutlich über den Angaben in der Literatur für boreale Fichtenwälder (ANPP 0,3-0,7 kg/m².a, vgl. Tabellen 2.3 und 2.8), weshalb hier mit 0,6 kg/m².a (11,8 MJ/m².a) oberirdischer bzw. 1,08 kg/m².a (21,3 MJ/m².a) gesamter Produktivität gerechnet werden soll. Bei Zwergstrauchheiden kann mit rund 7,5 MJ/m².a oberirdischer und etwa 15 MJ/m².a gesamter Produktivität gerechnet werden (vgl. Kapitel 2.5.2.4).

Gewichtet über die Flächenanteile ergibt sich daher eine Produktivität von 0,44 kg/m².a (8,68 MJ/m².a) oberirdisch bzw. 0,84 kg/m².a (16,6 MJ/m².a) insgesamt.

Tabelle 2.6.: Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation nach Höhenstufen

Höhenstufe	Vegetationstyp	oberirdische Produktivität [kg/m².a]	oberirdische Produktivität [MJ/m².a]	Produktivität insgesamt [kg/m².a]	Produktivität insgesamt [MJ/m².a]
(H1) bis 600 m	Laubmischwald	1,10	21,0	1,98	37,8
(H2) 600-1300 m	Fichten-Tannen-Buchen-Mischwälder (Mix je nach Lage unterschiedlich)	1,00	19,5	1,80	35,1
(H3) 1300-1700 m	subalpine Fichtenwälder, Latschen-Buschwälder (auf Sonderstandorten)	0,93	18,4	1,67	33,1
(H4) 1700-2200 m	subalpine Fichtenwälder Latschen-Buschwälder, lockere Zirben- oder Latschenwälder, Zwergstrauchgesellschaften	0,44	8,68	0,84	16,6
(H5) 2200-2800m	alpine Rasen, Zwergsträucher, Pionierrasen	0,10	2,0	0,20	4,0
(H6) über 2800 m	Moose, Flechten, Polsterpflanzen	0,01	0,2	0,03	0,5

Quelle: Literaturrecherche; Begründung der Angaben vgl. Text

Die in Kapitel 2.5.2.4 dokumentierte Literaturrecherche erbrachte keine sehr schlüssigen Resultate hinsichtlich der durchschnittlichen Produktivität in den Höhenstufen 5 und 6. In Abwesenheit besserer Werte soll mit folgenden Produktivitätswerten gerechnet werden: Für die Höhenstufe 2200-2800 m wird die ANPP mit 2,0 und die NPP mit 4,0 MJ/m².a (0,1 bzw. 0,2 kg/m².a) angesetzt, was größenordnungsmäßig den Angaben von Grabherr (1987) und Klug-Pümpel (1989) sowie den Werten von Ajtay *et al.* (1979) und Lieth (1975b) für Tundra-Ökosysteme entspricht. Die hohe Unsicherheit dieser Werte

ist relativ unproblematisch, da er kaum Einfluß auf das Gesamtergebnis hat: Der Anteil dieser Höhenstufe beträgt nur 4,8% der Fläche und ihr Anteil an der gesamten NPP ist aufgrund der niedrigen Produktivität mit Sicherheit wesentlich kleiner.

Für Höhenstufe 6, die für das Gesamtresultat aufgrund ihres niedrigen Flächenanteils von 0,86% und ihrer - in jedem Fall - extrem niedrigen Produktivität fast völlig belanglos ist, wird mit einer ANPP von 0,2 und einer NPP von 0,5 $MJ/m^2.a$ (0,01 bzw. 0,03 $kg/m^2.a$) gerechnet.

Zusammenfassend kann zur Verläßlichkeit der Daten folgendes gesagt werden: Als verläßlich können nur die Angaben für die oberirdische Produktivität angesehen werden, bezüglich der SNPP besteht weiterer Forschungsbedarf. Die - für das Gesamtergebnis entscheidenden - Produktivitätsdaten in den Höhenstufen 1-3 können als gut abgesichert gelten: Sie beruhen auf einer großen Menge an Einzeluntersuchungen (zusammengestellt in C a n n e l l 1982). Auch wenn die Beziehung zwischen ANPP und Klimafaktoren statistisch wenig abgesichert ist, erscheinen die Werte aufgrund ihrer Übereinstimmung mit der umfangreichen internationalen Literatur als belastbar. Als besonders kritisch müssen die Angaben für H4 angesehen werden, da diese einen doch beachtlichen Anteil an der Gesamtfläche ausmacht (rund 9,2%) und die Produktivität zwar gering ist, aber dennoch nicht vernachlässigbar. Fehler hinsichtlich der Produktivität in H5 und H6 können hingegen als fast völlig vernachlässigbar gelten; die geringe Zuverlässigkeit der angegebenen Werte ist somit wenig bedeutsam für das Gesamtergebnis.

2.6 Produktivität der aktuellen Vegetation

Bei der Schätzung der NPP_{akt} wurden verschiedene Methoden für die Ermittlung der Produktivität sowie der Fläche der einzelnen Vegetationseinheiten verwendet. Die zugrundegelegten Annahmen und Methoden werden im folgenden detailliert beschrieben. Dabei werden die Tabelle 2.7 dargestellten Flächennutzungskategorien unterschieden.

Tabelle 2.7.: Untergliederung der Fläche Österreichs zur Ermittlung der aktuellen NPP

Bodennutzungskategorie	statistische Quelle
1) Verbaute Flächen	
1.1 Bauflächen	Häuser- und Wohnungszählung
1.2 Verkehrsflächen	Grundstücksdatenbank
2) Ackerland und Gärten	
2.1 Ackerbau	Bodennutzungserhebung
2.2 Weingärten	Bodennutzungserhebung
2.3 Erwerbsgartenland	Bodennutzungserhebung
2.4 Hausgärten	Bodennutzungserhebung
2.5 Extensivobstanlagen	Bodennutzungserhebung
2.6 Intensivobstanlagen	Bodennutzungserhebung
3) Grünland	
3.1 Dauerwiesen mit einem Schnitt	Bodennutzungserhebung
3.2 Dauerwiesen mit mehr als einem Schnitt	Bodennutzungserhebung
3.3 Sonstiges Grünland und Streuwiesen	Bodennutzungserhebung
3.4 Kulturweiden	Bodennutzungserhebung
3.5 Hutweiden	Bodennutzungserhebung
3.6 bewirtschaftete Niederalmen	Sonderauswertung Almerhebung
3.7 bewirtschaftete Mittelalmen	Sonderauswertung Almerhebung
3.8 bewirtschaftete Hochalmen	Sonderauswertung Almerhebung
4) Wald	Restgröße (vgl. Text)
5) Vegetation der Höhenstufen 4-6	Fläche der Höhenstufen (ÖFZS)
5.1 H4	ÖFZS-Auswertung minus Hochalmen
5.1 H5	ÖFZS-Auswertung
5.3 H6	ÖFZS-Auswertung

Zur Berechnung der NPP_{akt} wird ein Verfahren verwendet, das eine Verknüpfung naturräumlicher (Höhenstufen) und statistischer (Bodennutzung) Informationen erlaubt. Dabei wird folgendermaßen vorgegangen:

1. Den Bodennutzungskategorien 1-3 (Bauflächen, Ackerland, Grünland) wird die Produktivität entweder österreichweit einheitlich oder auf Basis bezirksweiser Produktivitätsdaten, die anhand von Erntefaktoren ermittelt wurden, zugewiesen. Die dabei im Detail angewandte Vorgangsweise wird in den Kapiteln 2.6.1 bis 2.6.3 beschrieben.
2. In der Bodennutzungskategorie 5 (Vegetation über 1700 m Seehöhe) wird angenommen, daß die aktuelle Produktivität gleich der hypothetischen natürlichen Produktivität ist (vgl. Kapitel 2.5), mit Ausnahme der Hochalmen, die in die Kategorie 3 fallen.

3. Zur Ermittlung der Produktivität des Waldes werden zwei unterschiedliche Verfahren angewandt: (1) wird der Wald auf Höhenstufen aufgeteilt und mit den höhenstufenspezifischen Produktivitäten aus Kapitel 2.5 gerechnet (2) wird die Produktivität des Waldes anhand von Erntefaktoren auf Basis der Forstinventur hochgerechnet.

Die Flächendaten wurden folgendermaßen ermittelt: Die Flächen der Nutzungskategorien 1-3 stammen aus den in Tabelle 2.7 zitierten statistischen Quellen, die Fläche der Kategorien 5.2 und 5.3 aus der Auswertung der Hauptabteilung Umweltplanung des Forschungszentrums Seibersdorf. Zur Ermittlung der Kategorie 5.1 wird die Fläche der Hochalmen subtrahiert.

Die Gesamtfläche des Waldes ergibt sich als Differenz der Summe der bisher beschriebenen Kategorien zur Gesamtfläche. Die so ermittelte Waldfläche stimmt sehr gut mit den Daten der diesbezüglich verfügbaren statistischen Quellen überein: Mit 38.756,4 km^2 (=46,2%) entspricht die Waldfläche ziemlich genau der Waldfläche laut Forstinventur (rund 46%) und ist etwas größer als die Waldfläche laut Grundstücksdatenbank (ca. 40%) bzw. Bodennutzungserhebung (42,4%) (Angaben nach Kumpfmüller *et al.* 1989). Daß diese Methode tendenziell zu hohen Werten für die Waldfläche führt, ist zu erwarten, da alle nicht explizit angegebenen Flächen als Waldfläche gezählt werden. Weiters resultiert die Abschätzung der Flächen in den Kategorien 1-3 tendenziell zu einer Unterschätzung, da die Bodennutzungserhebung eine Erfassungsuntergrenze von 1 ha bei land- und forstwirtschaftlichen Betrieben, 0,25 ha bei Obst- und Weinbaubetrieben sowie 0,1 ha bei Erwerbsgartenbetrieben vorsieht (Bittermann 1990). Angesichts dieser erwarteten Ungenauigkeiten ist das Ergebnis daher als sehr gut zu bezeichnen.

Die Verteilung des Waldes auf H1-H3 erfolgt folgendermaßen: Die Fläche der Niederalmen wird von H2 subtrahiert, die Fläche der Mittelalmen von H3. Die Kategorien 1-3 werden nun „von unten nach oben" in die Höhenstufen eingefügt, d.h. es wird angenommen, daß Bauflächen, Ackerland und Gärten und Grünland unterhalb des Waldes liegt. Durch die feine Unterteilung der österreichischen Gesamtfläche auf rund 2.350 Gemeinden kann so eine realistische Aufteilung der Waldfläche nach Höhenstufen erzielt werden. Aufgrund des Wirtschaftsprinzips kann es dazu kommen, daß in einer Gemeinde die Bodennutzung in den Kategorien 1-3 größer ist als die gesamte Gemeindefläche. Durch diese Fehler ergibt sich in Summe ein Fehlbetrag an Waldfläche in der Größe von 6,7% der gesam-

ten Waldfläche der mithilfe eines entsprechenden Korrekturfaktors berücksichtigt wird. Dieser relativ bescheidene Korrekturfaktor zeigt gleichzeitig, daß die durch das Wirtschaftsprinzip entstehenden Fehler in Summe als akzeptabel einzuschätzen sind, auch wenn sie in einelnen Gemeinden recht bedeutsam sein können (vgl. Bittermann 1990).

2.6.1. Verbaute Flächen

Verbaute Flächen werden anhand verschiedener Datenquellen ermittelt, die unterschiedliche Qualität aufweisen. Die Gebäudeflächen stammen aus der Häuser- und Wohnungszählung (HWZ) des statistischen Zentralamts und können als sehr genau angesehen werden. Die Angaben über die Verkehrsflächen stammen hingegen aus der Grundstücksdatenbank des Bundesamts für Eich- und Vermessungswesen. Bei diesen Daten ist die Klassifikation problematisch. So enthält die "Verkehrsfläche" nach dieser Definition in manchen Fällen auch Bann- und Schutzwälder oder andere Grünflächen, wenn sie sich auf Bahngrund befinden. Umgekehrt enthält die Definition nicht Verkehrsflächen auf Privatgrund, falls dieser nicht als solche definiert ist (Bittermann 1990). Mangels besserer Datengrundlagen soll dennoch auf diese Quelle zurückgegriffen werden, da die Alternative (Nichtberücksichtigung der Verkehrsflächen) zu einem noch größeren Fehler führen würde. Der verbauten Fläche wird einheitlich eine Produktivität von 0 $MJ/m^2.a$ zugewiesen.

2.6.2. Ackerland und Gärten

2.6.2.1 Ackerbau

Die Produktivität auf dem Ackerland wird bezirksweise anhand von Erntefaktoren auf Basis der Ernte laut Landwirtschaftsstatistik ermittelt. Für jeden Bezirk werden also die Erträge pro m^2 nach Kulturarten errechnet und mit dem jeweiligen Erntefaktor multipliziert, um die Produktivität auf dem Ackerland zu ermitteln. Eine detailliertere Vorgangsweise ist unmöglich, da die Ernte in der Landwirtschaftsstatistik anhand von Ernteschätzungen ermittelt wird und jeweils bezirksweise hochgerechnet wird, sodaß es keine Primärdaten auf tieferer Ebene gibt. Für die Berechnung dieser Produktivitätswerte wurde zunächst durch Division von Anbauflächen und geernteten Mengen die Erntemenge pro Flächenein-

heit für jeden Bezirk und alle in ISIS enthaltenen Feldfrüchte (20 Arten, die insgesamt 93% der Anbaufläche ausmachen) errechnet. Aus der pro m^2 geernteten Menge wurde mit Hilfe des jeweils gültigen Erntefaktors die Produktivität errechnet.

Tabelle 2.8.: Erntefaktoren zur bezirksweisen Ermittlung der Produktivität am Ackerland in Österreich

Ackerbauprodukt	Erntefaktor f.ges. NPP	Erntefaktor für ANPP	Kommentar
Weizen	56,2	43,2[1]	aus Sharp *et al.* (1975)
Roggen	60,6	46,3[1]	aus Sharp *et al.* (1975)
Wintermenggetreide	58,4	44,9[1]	Mittelwert aus Weizen und Roggen
Gerste	51,2	39,4[1]	Mittelwert aus Getreide-Minimum und Getreide-Maximum aus Sharpe (1975)[1]
Hafer	51,2	39,4[1]	wie Gerste[1]
Sommermenggetreide	58,4	44,9[1]	Mittelwert aus Weizen und Roggen
Körnermais	40,3	31,0[1]	Mittelwert aus Mais-Minimum und Mais-Maximum laut Sharpe (1975)
Kartoffeln	9,4	7,8[2]	Sharp *et al.* (1975)
Zuckerrüben	6,1	5,1[2]	Wurzeln und Knollen frisch (aus Loomis 1983)
Futterrüben, Kohlrüben etc	6,1	5,1[2]	ebenso
Winterraps zur Ölgewinnung	59,3	45,6[1]	Ölfrüchte, lufttrocken laut Loomis (1983)
Ölkürbis (Frucht mit Samen)	6,9	5,3[1]	Gemüse, Melonen, Loomis (1983)
Sonnenblumen zur Ölgewinn.	59,3	45,6[1]	Ölfrüchte, lufttrocken, Loomis (1983)
Sommerraps und Rübsen	59,3	45,6[1]	ebenso
Sonnenblumen für Vogelfutter	59,3	45,6[1]	ebenso
Rotklee- und sonstige Kleeheuarten	31,1	23,9[1]	Luzerne-Mittelwert (3 Länder) laut Pettersson & Hansson (1990)
Luzerneheu	31,1	23,9[1]	ebenso
Kleegrasheu	31,1	23,9[1]	ebenso
Silomais und Grünmais	6,9	4,8[1]	Gemüse frisch laut Loomis (1983)[2]
Heu von Egärten	30,8	20,5[3]	gleich wie Heu von zwei- und mehrmähdigen Wiesen

Annahmen für Ermittlung des ANPP-Erntefaktors (auf Basis von Pettersson & Hansson 1990):
[1] Anteil der SNPP 30% der ANPP
[2] Anteil der SNPP 20% der ANPP
[3] Anteil der SNPP 50% der ANPP

Im einzelnen wurden die in Tabelle 2.8 geführten Erntefaktoren verwendet, die die Produktivität [MJ/m^2.a] pro Erntemenge [kg/m^2.a] angeben. Diese Werte beruhen auf einer Literaturrecherche, die im Anhang in Tabelle A.6 dokumentiert ist. Für die Genauigkeit dieser Faktoren ist entscheidend, wie gut die SNPP ermittelt wurde. Pettersson & Hansson (1990) untersuchten sowohl eine perenne Schwingelgraswiese, als auch ein annuelles Luzernefeld. In beiden Fällen betrug die SNPP etwa 30% der gesamten NPP. Im Fall des Schwingelgrases wurden 54%, im Fall der Luzerne 49% der gesamten NPP von der "kommerziellen" Ernte erfaßt. Daraus ergeben sich Erntefaktoren von 1,85 bzw. 2,04 bezogen auf Trockensubstanz. Generell ist nach den Daten von Pettersson & Hansson (1990) bei ackerbaulich angebauten Pflanzen auf stark gedüngten Böden der Anteil der SNPP an der gesamten NPP geringer als bei natürlichen Grasländern und Wäldern: Stickstoff fördert eher das oberirdische Wachstum als das Wurzelwachstum. Bei natürlichen und naturnahen Grasländern beträgt der Anteil der SNPP demnach 45-77% (Mittelwert aus fünf in Pettersson & Hansson (1990) zitierten Studien: 62%). Hingegen kann daher davon ausgegangen werden, daß der Anteil der SNPP bei Getreide und anderen Ackerbauprodukten relativ gering ist (vgl. auch Mitchell 1984).

2.6.2.2 Weinbau, Gärten, Obstanlagen (Kategorie 2.2-2.6)

Weingärten, Erwerbsgartenland, Hausgärten und Obstbauanlagen werden mangels besserer Angaben in der Literatur mit Hilfe von geschätzten Produktivitäten berücksichtigt. In Summe machen diese Kategorien 1,16% der Gesamtfläche Österreichs aus und sind somit für das Ergebnis in Summe wenig bedeutsam. Bei Weingärten wird aufgrund der geringen Bodendeckung die oberirdische Produktivität mit 18 und die gesamte mit 25 MJ/m^2.a angenommen. Bei Hausgärten wird eine Mischung von 70% mehrmähdigen Wiesen (oberirdisch 14,8, gesamt 24,2 MJ/m^2.a) und 30% Bäumen (21,0 MJ/m^2.a oberirdisch, 37,8 gesamt) angenommen, was eine Produktivität von 16,7 MJ/m^2.a oberirdisch bzw. 28,3 MJ/m^2.a gesamt ergibt. Im Erwerbsgartenland wird aufgrund intensiver Bewirtschaftung (Düngung, Bewässerung etc.) eine sehr hohe oberirdische Produktivität von 25 MJ/m^2.a mit einem geringen SNPP-Faktor von 1,3 unterstellt, was eine gesamte Produktivität von 32,5 MJ/m^2.a ergibt. Bei Extensiv- und Intensivobstkulturen (zusammen 0,23% der Fläche) wird einheitlich mit einer oberirdischen Produktivität von 20 und einer gesamten von 30 MJ/m^2.a gerechnet.

2.6.3. Grünland

2.6.3.1 Wiesen (Kategorien 3.1-3.2)

Wiesen (Dauerwiesen mit einem bzw. zwei oder mehreren Schnitten) sind mit einem Flächenanteil von 11,1% eine wichtige Landnutzungskategorie. Ihre Produktivität wird wie am Ackerland mit Erntefaktoren anhand der Heuernte ermittelt. Die Produktivität der Streuwiesen und sonstigen Grünlandtypen kann nicht auf diese Weise behandelt werden, da entweder keine Ernteschätzungen vorhanden sind oder diese zu ungenau sind (Streuwiesen) (Hohenecker 1980). Die für Dauerwiesen verwendeten Erntefaktoren werden im folgenden diskutiert.

Bei Dauerwiesen mit mehr als einem Schnitt wird angenommen, daß die ANPP 1,5 mal so groß ist wie die Ernte (in Trockensubstanz). Als Faktor zur Berücksichtigung der SNPP wird 1,8 verwendet, da davon ausgegangen wird, daß diese Wiesen eher stark gedüngt werden, wodurch der Anteil der SNPP im Vergleich zur ANPP geringer ist (vgl. Pettersson & Hansson 1990, Tabelle A.7 im Anhang sowie die Diskussion in Kapitel 2.6.3.2). Diese Faktoren entsprechen folgenden Annahmen: Ein Drittel der oberirdischen NPP wird nicht geerntet (und ist somit nicht in den Ernteschätzungen des ÖSTAT enthalten), wofür es folgende Ursachen geben kann: Fraß durch Insekten bzw. andere Herbivore, Absterben von Pflanzen(teilen), von der Mähmaschine nicht erfaßte Pflanzenteile. Ein SNPP-Faktor von 1,8 entspricht einem Anteil der SNPP an der gesamten NPP von 44%. Für die Berechnung des Erntefaktors ist zu berücksichtigen, daß Heu laut Landwirtschaftsstatistik auf 14% Wassergehalt standardisiert ist, woraus sich ein Brennwert von 15,4 MJ/kg ergibt. Die Erntefaktoren lauten daher 23,1 MJ/kg für die oberirdische Produktivität und 41,58 MJ/kg für die gesamte. Die Erntefaktoren für Trockensubstanz sind 1,29 für die oberirdische und 2,32 für die gesamte Produktivität.

Bei Dauerwiesen mit einem Schnitt wird angenommen, daß 45% nicht geerntet werden, was einen ANPP-Faktor von 1,82 ergibt. Als SNPP-Faktor wird 2,0 angenommen, da diese Wiesen weniger stark gedüngt werden, wodurch die SNPP größer ist (vgl. Pettersson & Hansson 1990 und Tabelle A.7). Insgesamt beträgt der Faktor 3,64. Unter Berücksichtigung des Wassergehalts von 14% und des resultierenden Brennwerts von 15,4 MJ/kg ergeben sich Erntefaktoren von 28,0 MJ/kg (Faktor für Trockensubstanz: 1,56) für die oberirdische und 56,1 MJ/kg (Trockensubstanz-Faktor: 3,13) für die gesamte Produktivität.

2.6.3.2 Weiden und sonstiges Grünland (Kategorie 3.3-3.6)

Die Produktion von Weiden und sonstigem Grünland (z.B. nicht mehr genutztes Grünland, Streuwiesen etc.) wurde anhand von bundesweit einheitlich festgelegten Schätzwerten für die Produktivität abgeschätzt. Hierfür wurde eine Literaturrecherche zur Produktivität von Grünland-Ökosystemen durchgeführt, deren Ergebnisse in Tabelle A.7 im Anhang dokumentiert sind. Die meisten NPP-Studien zu Grasländern beruhen auf Erntemethoden, die besonders in diesem Bereich mit großen methodischen Problemen behaftet sind (vgl. Kapitel 2; Sing *et al.* 1975, Long *et al.* 1992). Wie auch bei Wald-Ökosystemen wird häufig nur die ANPP erfaßt, da die Ermittlung der SNPP schwierig und ungenau ist.

Die Produktivität schwankt in den in Tabelle A.7 ausgewerteten Studien zwischen 7,3 und 72 MJ/m^2.a, also um einen Faktor von 10. Der Mittelwert für die gesamte Produktivität beträgt 29,4 MJ/m^2.a, der Mittelwert für den Anteil der SNPP an der gesamte NPP beträgt 50,2% (13 bis 84%). Niedrige SNPP-Werte sind vor allem bei intensiv bewirtschafteten Wiesen bzw. Luzerne-Feldern zu beobachten. Als "natürlich" oder zumindestens "naturnahe" bezeichnete Wiesen weisen hingegen höhere Werte auf. Für die Hochrechnung der NPP aus der ANPP sind bei nicht oder wenig gedüngten Wiesen nach diesen Daten Faktoren von etwa 2 bis 3 gerechtfertigt, bei Luzerne und stark gedüngten Wiesen hingegen Faktoren von etwa 1,5 bis 2. Coupland *et al.* (1975) schätzen die SNPP von ariden kanadischen Grasländern auf das 1,46-fache der ANPP, das entspricht einem Faktor von 2,46 bzw. einem Anteil der SNPP von ca. 60%.

Die in Tabelle A.7 dokumentierten Studien legen daher einen Wert von 29,4 MJ/m^2.a (1,65 kg/m^2.a) für die gesamte bzw. 14,6 MJ/m^2.a (0,82 kg/m^2.a) für die oberirdische NPP nahe. Zum Vergleich: Ajtay *et al.* (1979) nahmen bei temperaten, feuchten Grasländern eine gesamte Produktivität von 1,2 kg/m^2.a an, was etwa 21,4 MJ/m^2.a entspricht, bei trockenen temperaten Grasländern setzen sie einen Wert von 0,5 kg/m^2.a an (8,9 MJ/m^2.a). Lieth (1975b) nahm bei temperatem Grasland einen Wert von 0,5 kg/m^2.a an, Whittaker & Likens (1975) 0,6 kg/m^2.a. Caldwell (1975) gibt die Produktivität von humiden Grasländern mit 0,6 bis 3,0 kg/m^2.a an bei einem Mittelwert von 1,5 kg/m^2.a. Das entspricht etwa einem Bereich von 10 bis 50 MJ/m^2.a bei einem Mittelwert von 25 MJ/m^2.a. Ein von Sala *et al.* (1988) anhand US-amerikanischer Daten (9.500 Bestände) entwickeltes Modell für die ANPP von Grasländern[9] ergibt für

[9] ANPP = 0,6 . (Niederschlag - 56); ANPP gemessen als [g/m^2.a], Niederschlag als [mm/a]

800 mm Niederschlag einen Wert von 0,45 kg/m^2.a, für 1.200 mm Niederschlag einen Wert von 0,69 kg/m^2.a, was 8 bzw. 12,3 MJ/m^2.a entspricht.

Bei der Abschätzung der Produktivität von Weiden kann weiters auch die nutzbare Trockensubstanzproduktion, die aufgrund von Erfahrungswerten bekannt ist, als Richtgröße herangezogen werden. Laut Hohenecker (1980) werden auf Kulturweiden in Österreich durchschnittlich 0,46 kg/m^2.a Trockensubstanz geweidet, auf Hutweiden 0,15 kg/m^2.a.

Aus den bisher angeführten Argumenten wurde folgender Schluß gezogen: Für Kulturweiden wurde auf die Durchschnittswerte aus Tabelle A.7 zurückgegriffen (oberirdische Produktivität mit von 14,6 MJ/m^2.a bzw. 0,82 kg/m^2.a, gesamte Produktivität 29,4 MJ/m^2.a bzw. 1,65 kg/m^2.a). Das bedeutet, daß auf Kulturweiden gut die Hälfte der ANPP abgeweidet wird. Für Hutweiden wurde die oberirdische Produktivität auf 10 MJ/m^2.a geschätzt (0,56 kg/m^2.a), was bedeutet, daß dort nur ein gutes Viertel der ANPP abgeweidet wird. Dies erscheint angesichts der extensiveren Nutzung realistisch. Die gesamte Produktivität wurde bei Hutweiden mit 29,4 MJ/m^2.a (1,65 kg/m^2.a) und bei Hutweiden mit 20 MJ/m^2.a (1,12 kg/m^2.a) angenommen. Beim „sonstigen Grünland" (vor allem nicht mehr genutztes Grünland) wurde angenommen, daß es vor allem wenig produktiv ist (sonst wäre es nicht aufgelassen worden); es wurden daher dieselben Produktivitäten verwendet wie bei den - relativ unproduktiven - Hutweiden.

2.6.3.3 Almen

In der Almerhebung werden Nieder-, Mittel- und Hochalmen unterschieden. Niederalmen liegen tiefer als 1300m, Mittelalmen zwischen 1300 und 1700m und Hochalmen über 1700m. 1986 waren 35% der Almen Niederalmen, nur 25% Hochalmen. Der Anteil der Hochalmen an der gesamten Almfläche betrug etwa 50% (Groier 1993). Die Fläche der Almen nach Höhenlage und Gemeinde wurde vom Statistischen Zentralamt als Sonderauswertung der letzten Almerhebung (1986) zur Verfügung gestellt.

Bei der Abschätzung der Produktivität der Niederalmen wurde davon ausgegangen, daß ihre Produktivität zwischen der von Kulturweiden und Hutweiden liegen dürfte. Die oberirdische Produktivität wurde daher auf 12,3 MJ/m^2.a (0,69 kg/m^2.a) und die gesamte auf 24,6 MJ/m^2.a (1,38 kg/m^2.a) geschätzt. Die Produktivität von Mittelalmen wurde gleich angenommen wie jene von Hutweiden. Es

wurde daher mit einer oberirdischen Produktivität von 10 MJ/m^2.a (0,56 kg/m^2.a) und einer gesamten von 20 MJ/m^2.a (1,12 kg/m^2.a) ausgegangen.

Bei der Abschätzung der Produktivität der Hochalmen, die etwa die Hälfte der gesamten Almfläche ausmachen, wurden folgende Überlegungen angestellt: Die Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation in der Höhenstufe 4 beträgt etwa 8,68 MJ/m^2.a, die gesamte 16,6 MJ/m^2.a. Bei einer Untersuchung einer aufgelassenen Alm in den Hohen Tauern stellte Cernuska (1989) eine oberirdische Produktivität von 8,2 MJ/m^2.a fest, was bei einem SNPP-Faktor von 2 einer Gesamtproduktivität von 16,4 MJ/m^2.a entsprechen würde. Es wurde davon ausgegangen, daß dieser Wert repräsentativ für Hochalmen ist, da es plausibel erscheint, daß der Wert auf den infolge des Weidebetriebes gut gedüngten Almwiesen nicht wesentlich unter jenem der hypothetischen natürlichen Vegetation liegt.

2.6.4 Wald

Für die Abschätzung der aktuellen NPP der österreichischen Wälder wurden zwei voneinander unabhängige Verfahren verwendet, nämlich 1.) eine Hochrechnung aufgrund von Erntefaktoren, die sich auf den Zuwachs des Holzvorrates laut Forstinventur beziehen und 2.) Hochrechnung der durchschnittlichen Produktivität des Waldes nach Höhenstufen. Die Daten für eine Berechnung nach Variante 1 stehen auf Ebene der Forstbezirke zur Verfügung.

2.6.4.1 Methode 1) Hochrechnung auf Basis der Forstinventur

In der österreichischen Forstinventur sind Zuwachs und Nutzung des Ertragswaldes (rund 86% der gesamten Waldfläche) erfaßt. Ermittelt wird seit der Erhebungsperiode 1981/85 der Holzvorrat in Vorratsfestmeter (Vfm) mit Rinde ab einem DBH von 5 cm (früher 10,5 cm). Bei der Auswertung der Forstinventurperioden 1981/85 und 1986/90 ergab sich ein jährlicher Zuwachs von 9,4 Vfm (> 5cm DBH) pro Hektar (entspricht 8,7 Vfm >10,5 cm DBH pro ha). Davon wurden ca. 6 Vfm/ha genutzt; der Nettozuwachs entspricht also 3,4 Vfm/ha. Die Vorratsfestmeter sind definiert als stehendes Schaftholz einschließlich Rinde aller Stämme ab einem gewissen DBH (hier 5 bzw. 10,5 cm) ohne Äste.

Tabelle 2.9.: Trockensubstanz pro Vorratsfestmeter und Brennwert pro Vorratsfestmeter bei der österreichischen Baumartenverteilung

	Anteil am Ertragswald in Österreich [%]	Trockensubstanz pro Vfm [kg/Vfm]	Brennwert pro Vfm [GJ/Vfm]
Fichte	62,20%	430	8,47
Tanne	2,70%	410	8,08
Lärche	5,00%	550	10,84
Kiefer	6,40%	535	10,54
sonst. Nadelholz	1,50%	435	8,57
Buche	9,80%	680	13,12
Eiche	1,70%	680	13,12
sonst. Hartlaub	5,20%	680	13,12
Weichlaub	3,50%	490	9,46
Sonstiges / Sträucher	2,00%	490	9,46
Gewichtetes Mittel		487	9,54

Quelle: eigene Berechnung auf Basis des Anteil der Baumarten am Ertragswald laut Forstinventur 1986/90 (BMLF 1993a), der Trockensubstanz pro Vfm laut ÖNORM B 3011 (zitiert nach Nossek *et al.* o.J. und Jonas *et al.* 1990) und dem Brennwert nach Lieth 1975b.

Bei einem gewichteten Mittel von 487 kg Trockensubstanz pro Vfm und einem Brennwert von 9,54 GJ pro Vfm bedeutet das, daß der Zuwachs an Stammholz im österreichischen Ertragswald laut Forstinventur 0,43 kg/m^2.a bzw. in Energieeinheiten 8,93 MJ/m^2.a beträgt. Zur Abschätzung der ANPP aus den Daten der Forstinventur wurde angenommen, daß der Zuwachs an Stammholz laut Forstinventur 45% der ANPP beträgt (vgl. die Diskussion in Kapitel 2.5).

2.6.4.2 Methode 2: Höhenstufenspezifische Produktivität

Bei dieser Methode wurden die gleichen Produktivitäten verwendet wie bei der Ermittlung der NPP_0; die Ermittlung der Aufteilung der Waldfläche nach Höhenstufen wurde bereits geschildert.

2.7. Ermittlung der geernteten NPP (NPP_E)

Die Ermittlung der geernteten NPP erfolgt aufgrund land- und forstwirtschaftlicher Statistiken (ÖSTAT 1992a, BMLF 1992a) sowie der Holzbilanz des ÖSTAT (Gerhold 1992, ÖSTAT 1992b). Die Angaben der Landwirtschaftsstatistik wurden anhand der im Anhang enthaltenen Tabelle A.1 angegebenen Werte in Trockensubstanz und Energieeinheiten umgerechnet. Zur Umrechnung der forstwirtschaftlichen Daten wurden die Werte in Tabelle 2.9 verwendet.

Die Erntedaten liegen auf Bezirksebene (forstwirtschaftliche Daten auf Ebene der Forstbezirke). Die Verteilung der Ernte auf Gemeinden erfolgt anhand von durchschnittlichen Erträgen pro m^2 der jeweiligen Bodennutzungskategorie aufgrund der bezirksweise vorliegenden Daten. Diese Vorgangsweise ist sowohl für die Ernte auf dem Ackerland, als auch für die Dauerwiesen möglich. Für die Ernte im Wein und Obstbau wurde hingegen ein österreichweiter Durchschnittswert errechnet und die Ernte auf Basis der Flächenangaben laut Bodennutzungserhebung auf die Gemeinden verteilt.

Bei der forstwirtschaftlichen Ernte ist zu beachten, daß der Holzeinschlagsnachweis unvollständig ist, da er nur "Holz vom Waldboden" enthält. Während laut Holzeinschlagsnachweis im Jahr 1990 nur 15,7 Mio. Festmeter (fm) Holz eingeschlagen wurden, betrug das gesamte inländische Holzaufkommen im selben Jahr laut Holzbilanz des statistischen Zentralamts 23,3 Mio. fm und war somit um 48,4% größer (Gerhold 1992). Um diese Abweichung zu korrigieren wurden entsprechende Korrekturfaktoren eingeführt, sodaß in Summe die Werte der Holzbilanz erreicht werden. Da nicht angenommen werden kann, daß der Fehlbetrag sich in gleicher Weise auf Bezirke verteilt wie die im Holzeinschlagsnachweis erfaßten Holzmengen, und außerdem die Genauigkeit der bezirksweise angegebenen Einschlagsdaten von den zuständigen Stellen selbst pessimistisch beurteilt wird, wird die Holzernte als fixer Prozentsatz der ANPP des Waldes gleichmäßig auf die gesamte Waldfläche Österreichs verteilt, sodaß sich in Summe der richtige Wert für die Ernte ergab. Damit das Ergebnis nicht von einmaligen Ereignissen wie den Windwürfen im Jahr 1990 dominiert wird, wurde dieser Wert aus den ÖSTAT-Holzbilanzen 1988-1991 auf Basis eines Mittelwerts errechnet.

Die direkte Biomasseaufnahme von Weidetieren wurde folgendermaßen berücksichtigt: Die TS-Entnahme auf Almen wurde anhand der laut Almerhebung gealp-

ten Tiere errechnet. Laut H o h e n e c k e r (1980) beträgt die TS-Aufnahme pro Großvieheinheit (GVE) 10 kg/Tag. Aus der Anzahl der Tiere läßt sich die Anzahl der GVE anhand geeigneter Faktoren errechnen. Demnach betrug 1986 die Anzahl der gealpten GVE 287.000. Bei 110 Tagen durchschnittlicher Alpungsdauer und 10 kg TS-Aufnahme pro Tag ergeben sich insgesamt 316.000 t TS-Aufnahme. Die Verteilung der Biomasseaufnahme auf Nieder-, Mittel- und Hochalmen sowie auf die einzelnen Gemeinden erfolgte anhand eines fixen Prozentsatzes der ANPP, der so gewählt war, daß in Summe die TS-Aufnahme 316.000 t betrug.

Die Trockensubstanzaufnahme auf Kultur- und Hutweiden wird von H o h e n e c k e r (1980) übernommen. Demnach beträgt die durchschnittlich verwertbare Trockensubstanzproduktion pro m^2 bei Kulturweiden 0,46 $kg/m^2.a$ und bei Hutweiden 0,16 $kg/m^2.a$. In Summe ergibt sich daraus eine Trockensubstanzaufnahme von Weidetieren in der Höhe von 181.700 t auf Kulturweiden und 197.000 t auf Hutweiden. Insgesamt beträgt die direkte Trockensubstanzaufnahme von Weidetieren somit 694.700 t, was einer Energiemenge von 12,4 PJ/a entspricht. Damit ist die Bedeutung der Weidetätigkeit seit den siebziger Jahren leicht rückläufig. Für die Wirtschaftsjahre 1971/72 bis 1977/78 ermittelte Hohenecker (1980) im Mittel eine jährliche Trockensubstanzaufnahme auf Almen und Weiden von rund 750.000 Tonnen. Die Verteilung auf Gemeinden erfolgt anhand der Flächendaten laut Bodennutzungserhebung österreichweit gleichmäßig.

Bei der NPP-Ernte ist es auch relativ leicht möglich, eine lange Jahresreihe auf Basis der ÖSTAT-Holzbilanzen sowie der Landwirtschaftsstatistiken zu errechnen. Hierfür muß nur die Menge der geweideten Biomasse geschätzt werden, was angesichts ihres geringen Anteils keine großen Fehlerquellen erwarten läßt. Da die $ANPP_E$ einen großen Anteil der gesamten ANPP-Aneignung ausmacht, ist dies zumindestens ein erster Hinweis für eine Zeitreihe der NPP-Aneignung in Österreich.

3. Ergebnisse

3.1 Die Nettoprimärproduktion der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich

Die $ANPP_0$ in Österreich wurde mit Hilfe von zwei voneinander unabhängigen Methoden ermittelt, nämlich (1) mit Hilfe von durchschnittlichen Produktivitätswerten je Höhenstufe und (2) anhand des „Miami-Modells" von Lieth. Zur detaillierten Beschreibung der getroffenen Annahmen und Methoden siehe Kapitel 2.

3.1.1 $ANPP_0$ laut Miami-Modell

Zur Berechnung der oberirdischen NPP in Österreich mit Hilfe des Miami-Modells (vgl. Kapitel 2.2.2) wurde die Flächenaufteilung der Gemeinden auf Höhenstufen herangezogen und für jede Höhenstufe (pro Bundesland) eine jahresdurchschnittliche Temperatur bzw. ein entsprechender Niederschlagswert anhand von Regressionen ermittelt (vgl. Kapitel 2.4.3 und 2.6.1). Das Miami-Modell von Lieth bezieht sich auf die gesamte NPP (L i e t h 1975a), berücksichtigt aber die unterirdische NPP nur unzureichend. Nimmt man an, daß Lieth die SNPP mit Hilfe eines Aufschlags von 20% auf die ANPP abschätzte, was dem damaligen Wissensstand entspricht (vgl. Kapitel 2),[1] so erhält man die ANPP mit Hilfe eines Abschlags von 17% der gesamten NPP. Da Lieth die NPP in Masseeinheiten angab, ist es erforderlich, in Energieeinheiten umzurechnen. Hierfür wurde ein Brennwert von 19,5 MJ/kg angenommen, was einem Mittelwert von Laubwald (19,3 MJ/kg) und Nadelwald (19,7 MJ/kg) entspricht. Die Ergebnisse der Modellrechnung sind in Tabelle 3.1 dargestellt.

Insgesamt ergibt sich eine ANPP in Österreich von 74,2 Mio. t Trockensubstanz, was bei einem Brennwert von 19,5 MJ/kg einer Energiemenge von 1447,1 PJ entspricht. Die durchschnittliche Produktivität - die in dieser Rechnung ein Ergebnis der Berechnungen darstellt, und nicht etwa eine Annahme - beträgt 17,26 $MJ/m^2.a$ bzw. 0,88 $kg/m^2.a$, was ein sehr plausibler Wert ist.

---

[1] L i e t h (1975a) macht hierzu leider keine Angabe.

Tabelle 3.1.: ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich, errechnet mit dem Miami-Modell von Lieth

	Fläche [km²]	Produktivität [kg/m².a] [MJ/m².a]	ANPP gesamt	H1	H2	H3	H4	H5	H6
a) Masseeinheiten			[Mio. t Trockensubstanz / a]						
Burgenland	3966	0,96	3,82	3,72	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00
Kärnten	9533	0,86	8,24	2,33	3,53	1,30	0,75	0,28	0,04
NÖ	19174	0,94	17,93	13,91	3,87	0,14	0,01	0,00	0,00
OÖ	11980	0,99	11,86	7,99	3,55	0,22	0,09	0,01	0,00
Salzburg	7154	0,78	5,61	0,79	2,32	1,17	0,97	0,33	0,03
Steiermark	16388	0,92	15,01	5,24	6,77	2,08	0,86	0,06	0,00
Tirol	12648	0,72	9,10	0,26	3,11	1,99	2,13	1,38	0,22
Vorarlberg	2601	0,83	2,16	0,41	0,85	0,39	0,38	0,13	0,01
Wien	415	0,96	0,40	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Österreich	83859	0,88	74,12	35,05	24,10	7,30	5,19	2,19	0,30
2) In Energieeinheiten			[PJ/a]						
Burgenland	3966	18,77	74,4	72,6	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Kärnten	9533	16,86	160,8	45,5	68,9	25,4	14,7	5,6	0,7
NÖ	19174	18,24	349,7	271,3	75,4	2,8	0,2	0,0	0,0
OÖ	11980	19,30	231,2	155,9	69,2	4,2	1,7	0,2	0,0
Salzburg	7154	15,29	109,4	15,4	45,2	22,9	18,9	6,4	0,6
Steiermark	16388	17,86	292,7	102,1	132,1	40,6	16,7	1,1	0,0
Tirol	12648	14,02	177,4	5,0	60,7	38,9	41,5	26,9	4,3
Vorarlberg	2601	16,16	42,0	8,0	16,5	7,6	7,4	2,5	0,1
Wien	415	18,62	7,7	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Österreich	83859	17,24	1445,3	683,4	469,9	142,3	101,2	42,7	5,8

Die Produktivität der einzelnen Bundesländer variiert aufgrund ihrer Unterschiede bezüglich Klima und Höhenlage zwischen 14,02 MJ/m².a und 19,30 MJ/m².a, wobei das Burgenland und Wien trotz hoher Temperaturen (geringe Höhenlage) eine niedrigere Produktivität aufweisen als Oberösterreich, da in diesen vergleichsweise trockenen Bundesländern die niedrigeren Jahresniederschläge im Miami-Modell bereits limitierend werden. In den meisten anderen Fällen wird die Produktivität erwartungsgemäß von der Temperatur limitiert.

Bei weitem der größte Teil der Nettoprimärproduktion (79,8%) findet in den ersten beiden Höhenstufen statt, und zwar 47,3% in der Höhenstufe bis 600 m Seehöhe und 32,5% in der Höhenstufe von 600 bis 1300 m. Ihr Anteil an der ge-

samten ANPP ist somit erwartungsgemäß aufgrund ihrer höheren Produktivität deutlich größer als ihr Flächenanteil.

3.1.2 $ANPP_0$ laut Aggregationsmethode

Bei dieser Berechnungsmethode wird von einer konstanten Produktivität je Höhenstufe ausgegangen. Auf Basis der Flächenanteile der Gemeinden wird die $ANPP_0$ errechnet. In Tabelle 3.2 ist das Ergebnis dieser Berechnung aggregiert auf Bundesländerebene dargestellt.

Insgesamt ergibt sich mit dieser Berechnungsmethode eine ANPP von 1.501,3 PJ/a bzw. 77,61 Mio. t/a Trockensubstanz. Die durchschnittliche Produktivität - die sich bei dieser Berechnungsmethode aus der Verteilung Österreichs auf Höhenstufen sowie der Schätzung für die Produktivität je Höhenstufe ergibt - beträgt 17,90 $MJ/m^2.a$ bzw. 0,93 $kg/m^2.a$. Das Ergebnis weicht somit nur geringfügig (+3,9%) vom Ergebnis der Berechnung mit Hilfe des Miami-Modells von Lieth (1.445,3 PJ/a) ab.

Die Produktivität der einzelnen Bundesländer variiert zwischen 12,03 $MJ/m^2.a$ in Tirol und 21,00 $MJ/m^2.a$ in Wien. Im Gegensatz zum Lieth-Modell, das für Oberösterreich die höchste Produktivität vorhersagt, liegen in diesem Fall Wien, Burgenland und Niederösterreich vor Oberösterreich. Die Ursache dafür ist, daß 100% der Fläche Wiens in der produktivsten Höhenstufe 1 liegen und diese Methode Unterschiede im Niederschlag nicht berücksichtigt.

Die Verteilung der Produktion auf Höhenstufen unterscheidet sich ebenfalls etwas vom Ergebnis des Lieth-Modells: Gemäß der Aggregationsmethode beträgt der Anteil der Höhenstufen 1 und 2 an der gesamten ANPP zusammen 82,9% (Lieth-Modell: 79,8%); der Anteil von H6 ist im Aggregationsmodell 0,01%, im Lieth-Modell immerhin 0,4%. Für das Gesamtergebnis sind die Höhenstufen 5 und 6 in beiden Fällen im Rahmen der erwarteten Genauigkeit unerheblich.

Tabelle 3.2.: ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich, errechnet mit der Aggregationsmethode nach Höhenstufen

	Fläche [km²]	Produktivität [kg/m².a] [MJ/m².a]	ANPP gesamt	H1	H2	H3	H4	H5	H6
a) Masseeinheiten			[Mio. t Trockensubstanz / a]						
Burgenland	3966	1,10	4,35	4,25	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00
Kärnten	9533	0,88	8,38	2,36	3,83	1,61	0,52	0,06	0,00
NÖ	19174	1,08	20,62	16,11	4,32	0,18	0,01	0,00	0,00
OÖ	11980	1,05	12,61	8,31	3,96	0,28	0,06	0,00	0,00
Salzburg	7154	0,78	5,58	0,81	2,55	1,48	0,68	0,07	0,00
Steiermark	16388	0,97	15,82	5,30	7,34	2,58	0,59	0,01	0,00
Tirol	12648	0,61	7,75	0,28	3,32	2,43	1,44	0,26	0,01
Vorarlberg	2601	0,79	2,05	0,41	0,90	0,47	0,25	0,02	0,00
Wien	415	1,10	0,46	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Österreich	83859	0,93	77,61	38,28	26,32	9,02	3,56	0,42	0,01
2) In Energieeinheiten			[PJ/a]						
Burgenland	3966	20,96	83,1	81,1	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Kärnten	9533	17,10	163,0	45,0	74,6	31,9	10,3	1,1	0,0
NÖ	19174	20,63	395,5	307,6	84,2	3,6	0,1	0,0	0,0
OÖ	11980	20,26	242,6	158,6	77,3	5,5	1,3	0,0	0,0
Salzburg	7154	15,24	109,1	15,4	49,7	29,2	13,5	1,3	0,0
Steiermark	16388	18,74	307,2	101,1	143,1	51,0	11,7	0,2	0,0
Tirol	12648	12,03	152,1	5,4	64,8	48,0	28,5	5,3	0,1
Vorarlberg	2601	15,38	40,0	7,8	17,5	9,2	5,0	0,5	0,0
Wien	415	21,00	8,7	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Österreich	83859	17,90	1501,3	730,8	513,2	178,4	70,3	8,4	0,1

Insgesamt ergeben sich folgende Aussagen: Die ANPP der hypothetischen natürlichen Vegetation Österreichs liegt zwischen 1450 und 1500 PJ/a (74 bis 78 Mio. t Trockensubstanz), wobei tendenziell der höhere Wert glaubwürdiger sein dürfte, da viele Argumente dafür sprechen, daß die Produktivität in den meisten Studien, auf die sich das Lieth-Modell stützt, eher unter- als überschätzt worden ist. Laut Lieth-Modell ist die ANPP in tiefen Lagen in Ostösterreich durch geringe Niederschläge limitiert und ist daher in niederschlagsreichen, aber nicht zu hoch gelegenen Bundesländern am höchsten. Das Lieth-Modell sagt weiters für die oberen Höhenstufen eine höhere Produktivität voraus als die Aggregationsmethode (besonders krass in H5 und H6, wo die Unterschiede sehr groß sind). Die letzteren Vorhersagen des Modells sind allerdings nur schwer mit den bekannten empirischen Untersuchungen für die entsprechenden Vegetationsstufen (vgl. Ka-

pitel 2.5) in Einklang zu bringen. Im folgenden wird bei der Errechnung der NPP-Aneignung auf die Werte der Aggregationsmethode zurückgegriffen.

3.1.3 NPP_0

Die gesamte NPP_0 wird mit der Aggregationsmethode analog zur $ANPP_0$ berechnet (Tabelle 3.3). Die Berechnung ergibt eine gesamte NPP_0 von 2.711,9 PJ/a bzw. 140,14 Mio. t Trockensubstanz. Die Produktivität variiert zwischen 22,0 (Tirol) und 37,8 $MJ/m^2.a$ (Wien).

Tabelle 3.3.: NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation in Österreich (Aggregationsmethode)

	Fläche [km^2]	Produktivität [$kg/m^2.a$] [$MJ/m^2.a$]	NPP gesamt	H1	H2	H3	H4	H5	H6
a) Masseeinheiten			[Mio. t Trockensubstanz / a]						
Burgenland	3966	1,98	7,83	7,65	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00
Kärnten	9533	1,59	15,14	4,25	6,89	2,89	0,99	0,11	0,00
NÖ	19174	1,94	37,11	29,00	7,77	0,33	0,01	0,00	0,00
OÖ	11980	1,90	22,71	14,95	7,13	0,50	0,12	0,00	0,00
Salzburg	7154	1,42	10,12	1,45	4,58	2,65	1,30	0,13	0,00
Steiermark	16388	1,74	28,53	9,54	13,21	4,63	1,13	0,02	0,00
Tirol	12648	1,12	14,15	0,51	5,98	4,36	2,76	0,53	0,02
Vorarlberg	2601	1,43	3,72	0,73	1,62	0,84	0,48	0,05	0,00
Wien	415	1,98	0,82	0,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Österreich	83859	1,67	140,14	68,91	47,37	16,19	6,80	0,84	0,02
2) In Energieeinheiten			[PJ/a]						
Burgenland	3966	37,7	149,6	146,0	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Kärnten	9533	30,9	294,7	81,1	134,4	57,4	19,7	2,2	0,0
NÖ	19174	37,1	711,9	553,7	151,6	6,5	0,2	0,0	0,0
OÖ	11980	36,5	436,9	285,5	139,1	9,8	2,4	0,1	0,0
Salzburg	7154	27,7	198,1	27,7	89,4	52,5	25,7	2,6	0,0
Steiermark	16388	33,8	554,2	182,1	257,6	91,7	22,4	0,5	0,0
Tirol	12648	22,0	278,1	9,7	116,7	86,4	54,4	10,5	0,3
Vorarlberg	2601	27,9	72,7	14,0	31,5	16,6	9,6	1,0	0,0
Wien	415	37,8	15,7	15,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Österreich	83859	32,3	2711,9	1315,5	923,8	320,9	134,4	16,9	0,4

Die gesamte NPP ist - aufgrund der zur Berücksichtigung der SNPP verwendeten Faktoren - um knapp über 80% größer als die ANPP (mehr als 80% deswegen, weil bei der alpinen Vegetation ein SNPP-Faktor von 2 unterstellt wurde). Die Belastbarkeit der Ergebnisse ist aufgrund der in Kapitel 2.5 angeführten Argumente als gering einzuschätzen; die Werte in Tabelle 3.3 sind daher als Größenordnung zu interpretieren. Mit Bekanntwerden genauerer Daten zur SNPP sollten daher neue Berechnungen angestellt werden, um ein besseres Bild zu erhalten. Aufgrund der uneinheitlichen Angaben in der Literatur erscheint es auch nicht möglich, eine Fehlerbandbreite anzugeben.

3.2 Die NPP der aktuellen Vegetation in Österreich

3.2.1 $ANPP_{akt}$

Die Berechnung der aktuellen oberirdischen Nettoprimärproduktion erbrachte das in Tabelle 3.4 zusammengefaßte Ergebnis. In Summe beträgt demgemäß die ANPP der aktuellen Vegetation in Österreich 1.396 PJ/a bzw. 74,21 Mio. t Trockensubstanz und ist somit um 7,6% kleiner als die $ANPP_0$ (1501,3 PJ/a). 55% der ANPPakt entfällt auf den Wald, was deutlich mehr ist als dessen Flächenanteil (46%). Der Anteil des Grünlandes beträgt 19,9%, der des Ackerlandes und der Gärten 22%. Die Produktivität ist am niedrigsten in Tirol (10,86 $MJ/m^2.a$), am höchsten im Burgenland (19,67 $MJ/m^2.a$) gefolgt von Niederösterreich und Oberösterreich.

Die NPP-Aneignung durch Verringerung der Produktivität beträgt mit 105,3 PJ/a somit rund 7% der NPP_0. Unterstellt man für die 2.348,7 km^2 versiegelte Fläche (Bau- und Verkehrsfläche) eine Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation von 21 $MJ/m^2.a$ - was der Produktivität in H1 entspricht[2] - so ergibt das eine NPP_0 auf dieser Fläche von 49,3 PJ/a. Diese Rechnung zeigt, daß die Bodenversiegelung einen Anteil von rund 46,8% an der gesamten NPP-Aneignung durch Produktivitätsverminderung hat, obwohl sie nur einen relativ geringen Anteil (2,8%) der Fläche Österreichs betrifft. Der Rest entfällt auf Produktivitätsverminderung durch das Ersetzen von Wald mit einer höheren Produktivität durch

[2] Diese Annahme ist aufgrund der Tatsache berechtigt, daß rund 83% der Menschen in Österreich in Gemeinden leben, die in H1 leben und sich dort auch ein Großteil der Verkehrsinfrastruktur befindet.

Ackerland bzw. Grünland, deren Produktivität geringer ist als jene der hypothetischen natürlichen Vegetation.

Tabelle 3.4.: Oberirdische Nettoprimärproduktion der aktuellen Vegetation in Österreich

	Fläche [km²]	Produktivität [kg/m².a] [MJ/m².a]	gesamte ANPP	Acker u. Gärten	Grünland	Wald	H4-H6
a) Masseeinheiten			[Mio. t Trockensubstanz / a]				
Burgenland	3966	1,05	4,16	1,97	0,13	2,07	0,00
Kärnten	9533	0,82	7,82	0,84	1,93	4,78	0,27
NÖ	19174	1,04	19,99	8,26	1,78	9,95	0,00
OÖ	11980	1,03	12,36	3,54	2,54	6,22	0,06
Salzburg	7154	0,69	4,92	0,07	2,08	2,36	0,41
Steiermark	16388	0,95	15,49	2,14	2,66	10,33	0,35
Tirol	12648	0,58	7,34	0,15	3,49	2,82	0,88
Vorarlberg	2601	0,68	1,78	0,02	0,95	0,68	0,11
Wien	415	0,85	0,35	0,08	0,02	0,26	0,00
Österreich	83859	0,88	74,21	17,08	15,58	39,47	2,08
b) Energieeinheiten			[PJ/a]				
Burgenland	3966	19,7	78,0	35,4	2,3	40,3	0,0
Kärnten	9533	15,5	148,0	15,1	34,4	93,2	5,3
NÖ	19174	19,5	374,5	148,7	31,8	194,0	0,1
OÖ	11980	19,3	231,5	63,7	45,2	121,3	1,3
Salzburg	7154	12,9	92,4	1,3	37,0	45,9	8,2
Steiermark	16388	18,0	294,4	38,5	47,3	201,5	7,0
Tirol	12648	10,9	137,4	2,7	62,0	55,0	17,6
Vorarlberg	2601	12,7	33,0	0,4	17,0	13,3	2,3
Wien	415	16,3	6,8	1,5	0,3	5,0	0,0
Österreich	83859	16,6	1396,0	307,4	277,3	769,6	41,7

Gemessen in Trockensubstanz ist die Verminderung der ANPP geringer als in Energieeinheiten. Der Grund dafür ist der höhere Anteil krautiger Vegetation an der $ANPP_{akt}$, da ihr Brennwert deutlich geringer ist als jener von Wäldern.

Die $ANPP_{akt}$ des Waldes wurde auch mit Hilfe eines Erntefaktors anhand der Daten der Forstinventur abgeschätzt, wobei angenommen wurde, daß der Zuwachs laut Forstinventur etwa 45% der gesamten oberirdischen NPP ausmacht (vgl. die

Diskussion in Kapitel 2.6.4.1). In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse vergleichend dargestellt.

Tabelle 3.5.: Vergleich der $ANPP_{akt}$ des Waldes laut Hochrechnung auf Basis der Forstinventur sowie anhand der Aggregationsmethode nach Höhenstufen

	$ANPP_{akt}$ Forstinventur	$ANPP_{akt}$ Aggregation	$ANPP_{akt}$ Forstinventur	$ANPP_{akt}$ Aggregation
	Energieeinheiten [PJ/a]		Masseeinheiten [Mio. t/a]	
Burgenland	44,8	40,3	2,30	2,07
Kärnten	100,3	93,2	5,15	4,78
NÖ	194,3	194,0	9,97	9,95
OÖ	134,5	121,3	6,90	6,22
Salzburg	44,4	45,9	2,27	2,36
Steiermark	209,8	201,5	10,76	10,33
Tirol	43,0	55,0	2,21	2,82
Vorarlberg	9,9	13,3	0,51	0,68
Wien	3,2	5,0	0,16	0,26
Österreich	784,1	769,6	40,21	39,47

In Summe unterscheiden sich die Ergebnisse der Berechnung auf Basis der Forstinventur kaum von jenen anhand der Aggregationsmethode (Abweichung +1,9%). Es zeigt sich, daß in den großen Bundesländern, deren Beitrag zur gesamten $ANPP_{akt}$ des Waldes groß ist, die Abweichungen relativ gering sind, während in Bundesländern mit einem geringeren Beitrag zur gesamten $ANPP_{akt}$ des Waldes zum Teil erhebliche Abweichungen auftreten. Die größten relativen Abweichungen treten in Wien auf. Deutlich zu bemerken ist, daß in den gebirgigen Bundesländern (Tirol, Vorarlberg, Salzburg) die Werte laut Forstinventur unter jenen der Aggregationsmethode liegen, während es in Ost- und Südösterreich genau umgekehrt ist. In Niederösterreich gibt es praktisch keine Abweichungen der beiden Methoden. Im folgenden wird mit den Ergebnissen laut Aggregationsmethode gerechnet.

3.2.2 NPP_{akt}

Die gesamte aktuelle NPP ist mit 124,73 Mio. t Trockensubstanz pro Jahr bzw. 2.354,4 PJ/a deutlich größer als die oberirdische NPP (vgl. Tabelle 3.6). Die Ver-

ringerung der gesamten NPP infolge verminderter Produktivität beträgt 357,5 PJ/a, das sind 12,3% der NPP_0. Damit liegt sie wesentlich höher als im Fall der ANPP, was darauf zurückzuführen ist, daß in Ackerbausystemen der Anteil der SNPP wesentlich niedriger ist als in Waldökosystemen und natürlichen / naturnahen Grünlandökosystemen. Auch wenn alle Zahlen zur gesamten NPP mit Vorsicht zu genießen sind, dürfte diese Aussage in der Tendenz richtig sein.

Tabelle 3.6.: Nettoprimärproduktion der aktuellen Vegetation in Österreich

	Fläche [km²]	Produktivität [kg/m².a] [MJ/m².a]	gesamte NPP	Acker u. Gärten	Grünland	Wald	H4-H6
a) Masseeinheiten			[Mio. t Trockensubstanz / a]				
Burgenland	3966	1,65	6,52	2,58	0,22	3,72	0,00
Kärnten	9533	1,44	13,76	1,13	3,52	8,60	0,51
NÖ	19174	1,64	31,53	10,77	2,85	17,90	0,01
OÖ	11980	1,66	19,90	4,66	3,92	11,20	0,12
Salzburg	7154	1,24	8,90	0,10	3,77	4,24	0,79
Steiermark	16388	1,63	26,69	2,86	4,55	18,60	0,67
Tirol	12648	1,07	13,59	0,22	6,59	5,08	1,71
Vorarlberg	2601	1,25	3,24	0,03	1,75	1,23	0,22
Wien	415	1,44	0,60	0,11	0,03	0,46	0,00
Österreich	83859	1,49	124,73	22,47	27,20	71,03	4,03
b) Energieeinheiten			[PJ/a]				
Burgenland	3966	31,0	123,0	46,5	3,9	72,6	0,0
Kärnten	9533	27,4	261,0	20,4	62,6	167,8	10,2
NÖ	19174	31,0	593,9	193,9	50,7	349,1	0,1
OÖ	11980	31,3	374,4	83,9	69,8	218,3	2,4
Salzburg	7154	23,4	167,4	1,9	67,1	82,7	15,7
Steiermark	16388	31,0	508,7	51,5	81,0	362,7	13,5
Tirol	12648	20,1	254,3	3,9	117,3	99,0	34,1
Vorarlberg	2601	23,2	60,3	0,6	31,2	24,0	4,4
Wien	415	27,5	11,4	2,0	0,5	9,0	0,0
Österreich	83859	28,1	2354,4	404,5	484,1	1385,1	80,5

Die Produktivität variiert zwischen 20,1 und 31,3 MJ/m².a (1,07 bis 1,66 kg/m².a), wobei wiederum Tirol aufgrund seiner gebirgigen Geographie am niedrigsten liegt, Oberösterreich am höchsten, knapp gefolgt vom Burgenland, der Steiermark und Niederösterreich. Im Prinzip wäre es möglich, auch für die gesamte NPP eine Berechnung anhand der Forstinventur durchzuführen. Da hierbei

aber auf denselben SNPP-Faktor zurückgegriffen werden müßte wie bei der Aggregationsmethode ist kein zusätzlicher Informationsgewinn zu erwarten, sodaß auf die Durchführung einer derartigen Berechnung verzichtet wurde.

3.3 Land- und forstwirtschaftliche Ernte

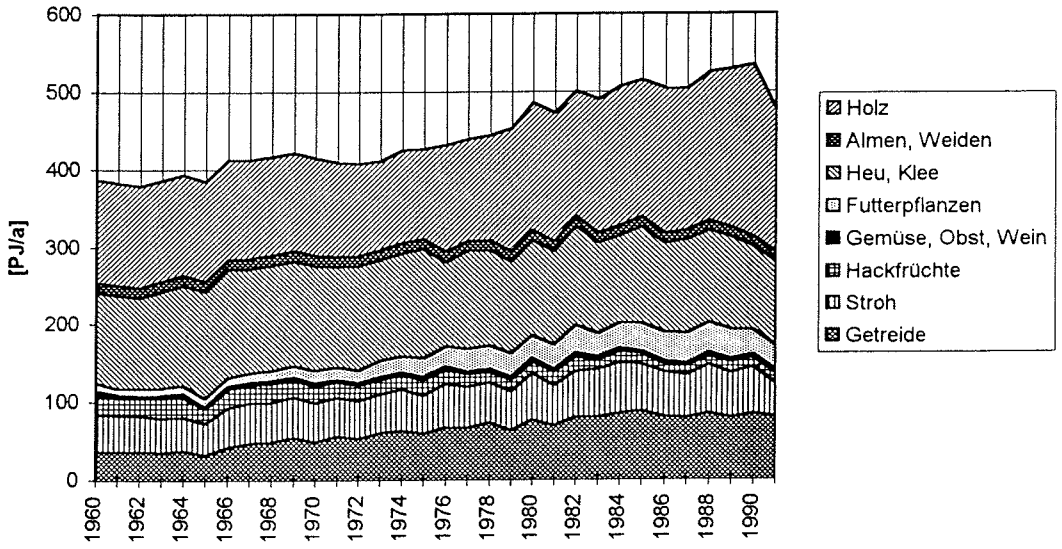
Unter „land- und forstwirtschaftlicher Ernte" ist nicht nur die Ernte von Ackerbauprodukten zu verstehen, sondern die gesamte Biomasseentnahme der Land- und Forstwirtschaft (incl. die beim Weiden von Nutztieren aufgenommene Biomasse). Die landwirtschaftliche Ernte bezieht sich auf das Jahr 1990 (für den Zeitraum Ende achtziger - Anfang neunziger Jahre ein recht typisches Jahr), die forstwirtschaftliche Ernte wurde für die Jahre 1989-1991 gemittelt, um untypische Werte wie jene des Jahres 1990 (große Windwurfereignisse) zu vermeiden.

Tabelle 3.7.: Menschliche Ernte von Produkten der Nettoprimärproduktion in Österreich

	Acker u. Gärten	Grünland	Wald	Summe
a) Trockensubstanz		[Mio. t /a Trockensubstanz]		
Burgenland	1,149	0,063	0,548	1,761
Kärnten	0,632	0,601	1,267	2,500
NÖ	5,016	1,085	2,637	8,737
OÖ	2,405	1,634	1,649	5,688
Salzburg	0,048	0,632	0,625	1,304
Steiermark	1,534	1,230	2,740	5,503
Tirol	0,116	0,660	0,748	1,524
Vorarlberg	0,020	0,242	0,181	0,444
Wien	0,036	0,005	0,068	0,108
Österreich	10,956	6,152	10,462	27,570
b) Energie		[PJ/a]		
Burgenland	20,9	1,1	10,7	32,7
Kärnten	11,4	10,7	24,7	46,8
NÖ	90,8	19,3	51,4	161,5
OÖ	43,4	29,1	32,2	104,7
Salzburg	0,9	11,2	12,2	24,3
Steiermark	27,8	21,9	53,4	103,1
Tirol	2,1	11,8	14,6	28,4
Vorarlberg	0,4	4,3	3,5	8,2
Wien	0,6	0,1	1,3	2,1
Österreich	198,3	109,5	204,0	511,8

In Summe beträgt die NPP-Ernte auf dem Ackerland (incl. Weingärten, Obstbau etc.) 198,3 PJ/a bzw. 10,9 Mio. t Trockensubstanz, was 64,5% der oberirdischen NPP_{akt} auf dem Ackerland entspricht. Auf dem Grünland werden 6,152 Mio. Tonnen Trockensubstanz gewonnen, davon beträgt die Trockensubstanzaufnahme von Weidetieren auf Almen 316.000 t, auf Kultur- und Hutweiden 378.700 t und die Ernte von Heu bzw. Grünfutter auf Dauerwiesen 5,46 Mio. t. Der Energiegehalt beträgt insgesamt 109,5 PJ, davon werden 12,39 PJ geweidet, der Rest in Form von Heu und Grünfutter geerntet. Auf dem Grünland werden daher insgesamt nur 39,5% der oberirdischen NPP_{akt} geerntet. Die Holzernte beträgt rund 10,5 Mio. t Trockensubstanz bzw. 204 PJ/a Energie (Brennwert), wobei dieser Wert sich mit Hilfe von Tabelle 2.10 aus der Holzbilanz des Statistischen Zentralamts ergibt. Im Wald beträgt der Anteil der Ernte an der $ANPP_{akt}$ daher etwa 26,5%. Die Ernte wird zur Gänze der oberirdischen NPP zugerechnet; der Anteil von Wurzeln an der Gesamternte ist insgesamt gering.

Abbildung 3.1: Biomasseernte in Österreich 1960-1991



Quellen: eigene Berechnungen nach Gerhold 1992, Steurer 1994, ÖSTAT-Landwirtschaftsstatistiken für 1960-1991

In Abbildung 3.1 wird die zeitliche Entwicklung der Biomasseernte in Österreich für die Jahre 1960 bis 1991 gezeigt. Im Durchschnitt der Jahre 1960-65 betrug die Ernte 385,8 PJ, der Fünfjahresdurchschnitt für 1985-90 hingegen 519,1 PJ, was einer Steigerung von 34,6% entspricht. Einen wesentlichen Beitrag dazu lei-

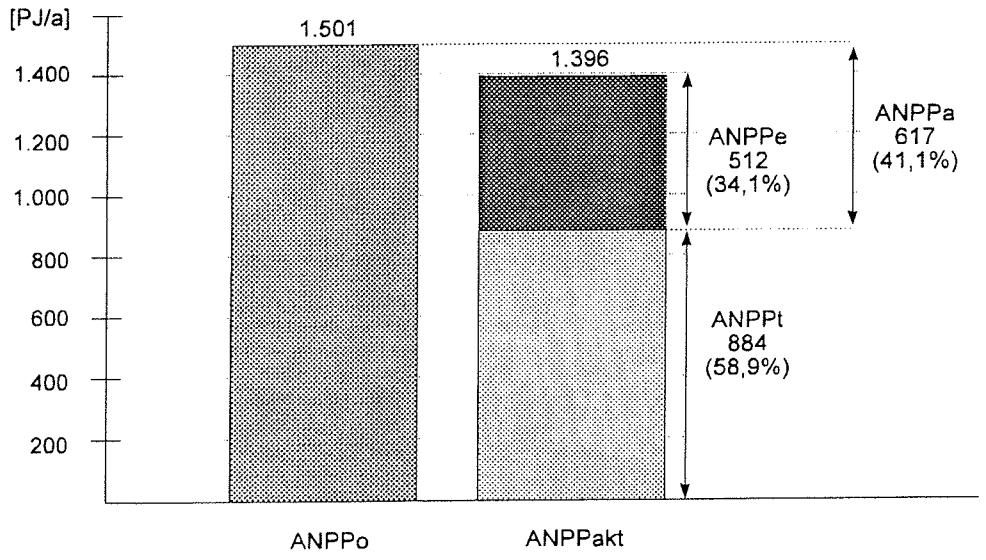
stete der stark zunehmende Holzeinschlag, der im selben Zeitraum um 50,7% wuchs. Deutlich gestiegen ist auch die Getreideernte, gesunken ist hingegen die Heuernte.

3.4 NPP-Aneignung in Österreich

3.4.1 Oberirdische NPP

Die oberirdische NPP-Aneignung ist in Abbildung 3.2 zusammengefaßt. Aufgrund der Verminderung der durchschnittlichen Produktivität durch Verbauung und Biotopumwandlung ist die aktuelle ANPP (1.396,0 PJ/a) geringer als die $ANPP_0$ mit 1.501,3 PJ/a. Davon werden 511,8 PJ/a von Land- und Forstwirtschaft geerntet, sodaß in Summe nur mehr 884,2 PJ/a unmittelbar in der Natur verbleiben. Die ANPP-Aneignung beträgt daher nach dieser Berechnung im Österreichdurchschnitt 41,1%.

Abbildung 3.2: Aneignung der oberirdischen Nettoprimärproduktion in Österreich



In Tabellen 3.8 und 3.9 sowie Abbildung 3.2 werden diese Ergebnisse nach Bundesländern im Detail dargestellt. Demgemäß schwankt die ANPP-Aneignung zwischen 28% in Tirol und 48% in Oberösterreich, knapp gefolgt von Niederösterreich und Wien (46%). Dieses Ergebnis spiegelt in erster Linie die geringere landwirtschaftliche Nutzfläche in den Bundesländern mit einem hohen Anteil an Gebirge wider.

Tabelle 3.8.: Oberirdische NPP und ihre Aneignung in Österreich

	Fläche	NPP_0	NPP_{akt}	NPP_E	NPP_t	NPP_A
a) Masse			[Mio. t Trockensubstanz / a]			
Burgenland	3966	4,35	4,16	1,76	2,40	1,95
Kärnten	9533	8,38	7,82	2,50	5,32	3,06
NÖ	19174	20,62	19,99	8,74	11,26	9,36
OÖ	11980	12,61	12,36	5,69	6,68	5,94
Salzburg	7154	5,58	4,92	1,30	3,61	1,97
Steiermark	16388	15,82	15,49	5,50	9,98	5,83
Tirol	12648	7,75	7,34	1,52	5,81	1,93
Vorarlberg	2601	2,05	1,78	0,44	1,33	0,72
Wien	415	0,46	0,35	0,11	0,25	0,21
Österreich	83859	77,61	74,21	27,57	46,64	30,97
b) Energie			[PJ/a]			
Burgenland	3966	83,1	78,0	32,7	45,3	37,8
Kärnten	9533	163,0	148,0	46,8	101,2	61,8
NÖ	19174	395,5	374,5	161,5	213,0	182,6
OÖ	11980	242,6	231,5	104,7	126,8	115,8
Salzburg	7154	109,1	92,4	24,3	68,1	40,9
Steiermark	16388	307,2	294,4	103,1	191,3	115,9
Tirol	12648	152,1	137,4	28,4	109,0	43,2
Vorarlberg	2601	40,0	33,0	8,2	24,8	15,2
Wien	415	8,7	6,8	2,1	4,7	4,0
Österreich	83859	1501,3	1396,0	511,8	884,2	617,1

Abbildung 3.3 Aneignung der oberirdischen NPP in Prozent der $ANPP_0$ nach Bundesländern

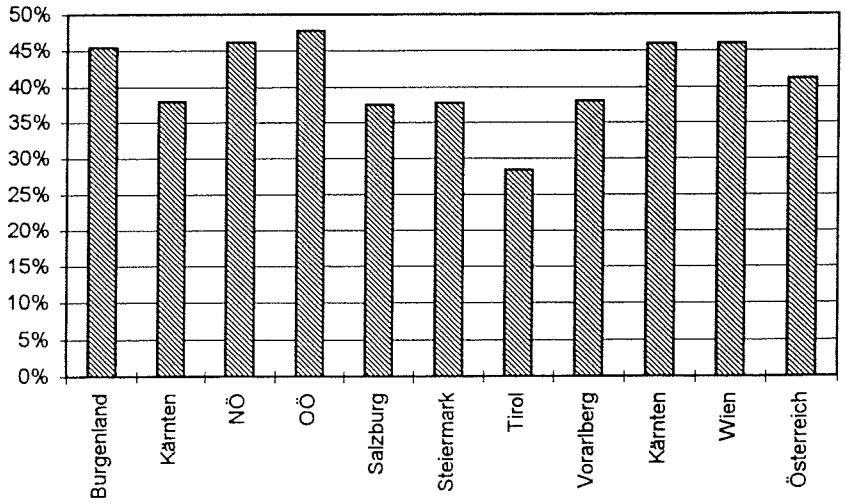
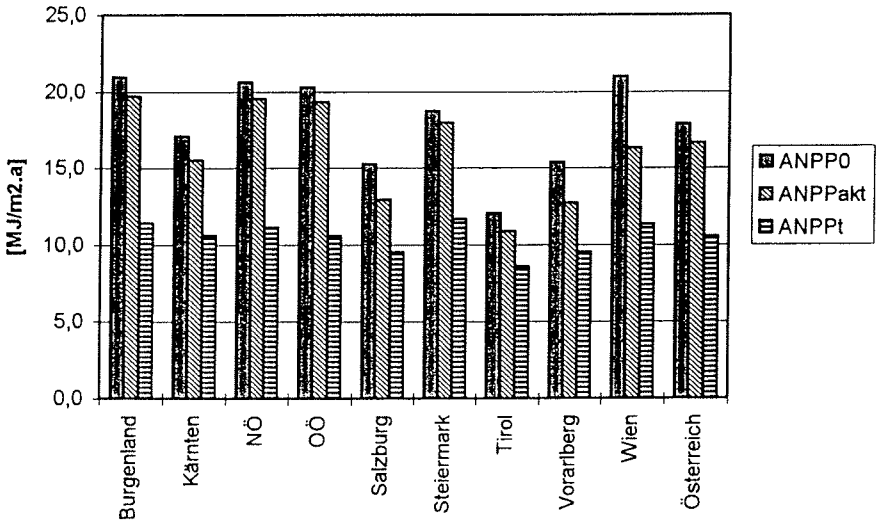


Tabelle 3.9 und Abbildung 3.4 zeigen, daß die ANPP-Aneignung ($ANPP_A$) in den Bundesländern mit der höchsten natürlichen oberirdischen Produktivität am höchsten ist, sodaß die in der Natur verbleibende $ANPP_t$ wesentlich weniger schwankt (zwischen 8,61 $MJ/m^2.a$ in Tirol und 11,67 $MJ/m^2.a$ in der Steiermark) als die $ANPP_0$ oder die $ANPP_{akt}$. Wie erwartet, ist die Differenz zwischen $ANPP_0$ und $ANPP_{akt}$ - die zu einem großen Teil durch Verbauung verursacht wird - in Wien besonders hoch, wohingegen die große NPP-Aneignung im Burgenland sowie in Ober- und Niederösterreich vor allem durch die Landwirtschaft verursacht wird.

Tabelle 3.9.: ANPP und ANPP-Aneignung pro m^2 nach Bundesländern

	$ANPP_0$ [$MJ/m^2.a$]	$ANPP_{akt}$ [$MJ/m^2.a$]	$ANPP_E$ [$MJ/m^2.a$]	$ANPP_t$ [$MJ/m^2.a$]	$ANPP_A$ [$MJ/m^2.a$]
Burgenland	20,96	19,67	8,25	11,42	9,54
Kärnten	17,10	15,53	4,91	10,61	6,48
NÖ	20,63	19,53	8,42	11,11	9,52
OÖ	20,26	19,32	8,74	10,59	9,67
Salzburg	15,24	12,92	3,40	9,53	5,72
Steiermark	18,74	17,97	6,29	11,67	7,07
Tirol	12,03	10,86	2,25	8,61	3,41
Vorarlberg	15,38	12,69	3,16	9,54	5,84
Wien	21,00	16,31	4,96	11,35	9,65
Österreich	17,90	16,65	6,10	10,54	7,36

Abbildung 3.4 $ANPP_0$, $ANPP_{akt}$ und $ANPP_t$ pro m^2 nach Bundesländern



3.4.2 Gesamte NPP

In Tabelle 3.10 ist die gesamte NPP und ihre anthropogene Aneignung in Österreich auf Bundesländerebene dargestellt. Insgesamt beträgt die NPP-Aneignung 869,3 PJ, was 32 % der NPP_0 entspricht. Dieser Wert ist deutlich geringer als die NPP-Aneignung bezogen auf die oberirdische NPP, was daran liegt, daß die NPP-Ernte nur die oberirdische NPP betrifft. Dies wirkt sich besonders beim Wald und im Grünland aus; beim Ackerland ist zu berücksichtigen, daß die SNPP wesentlich geringer ist als bei der NPP_0.

Abbildung 3.5: NPP-Aneignung in Österreich, differenziert nach ober- und unterirdischer NPP

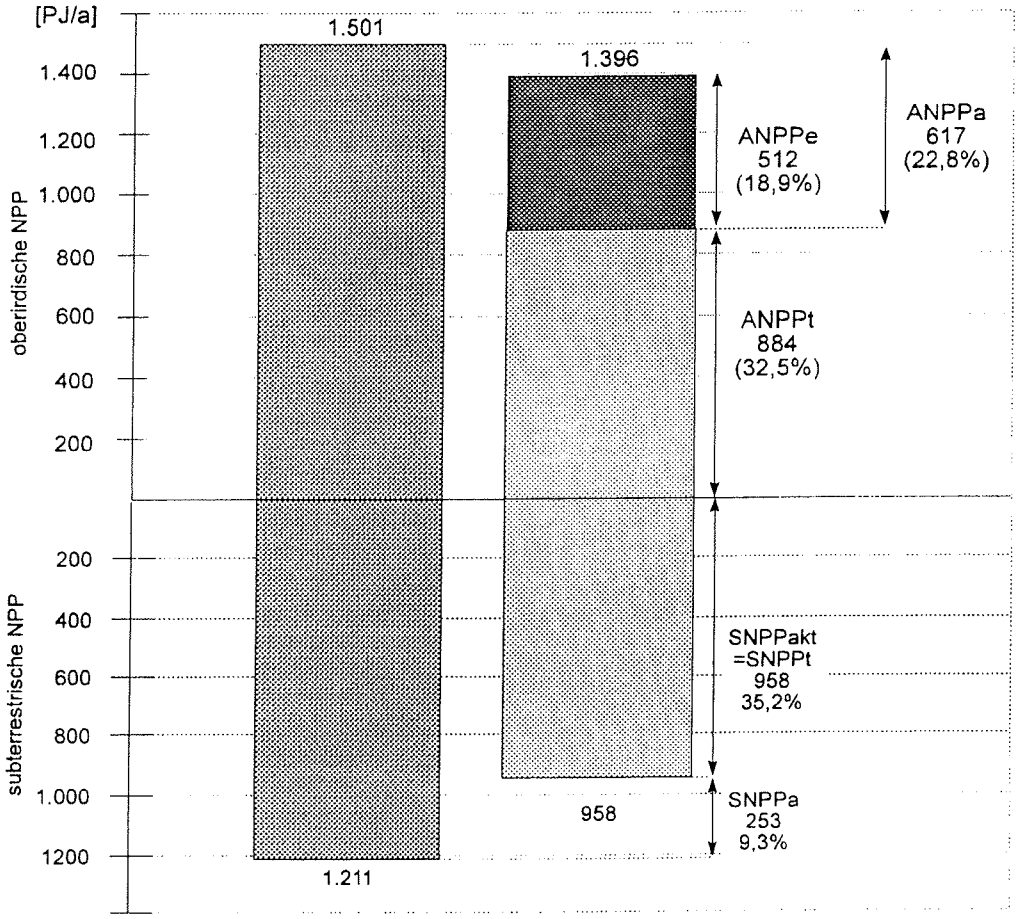


Tabelle 3.10.: Gesamte NPP und NPP-Aneignung in Österreich

	Fläche	NPP_0	NPP_{akt}	NPP_E	NPP_t	NPP_A
a) Masse			[Mio. t Trockensubstanz / a]			
Burgenland	3966	7,83	6,52	1,76	4,76	3,07
Kärnten	9533	15,14	13,76	2,50	11,26	3,88
NÖ	19174	37,11	31,53	8,74	22,80	14,31
OÖ	11980	22,71	19,90	5,69	14,21	8,50
Salzburg	7154	10,12	8,90	1,30	7,60	2,53
Steiermark	16388	28,53	26,69	5,50	21,18	7,35
Tirol	12648	14,15	13,59	1,52	12,07	2,09
Vorarlberg	2601	3,72	3,24	0,44	2,80	0,92
Wien	415	0,82	0,60	0,11	0,49	0,33
Österreich	83859	140,14	124,73	27,57	97,16	42,98
b) Energie			[PJ/a]			
Burgenland	3966	149,6	123,0	32,7	90,3	59,3
Kärnten	9533	294,7	261,0	46,8	214,1	80,6
NÖ	19174	711,9	593,9	161,5	432,4	279,5
OÖ	11980	436,9	374,4	104,7	269,7	167,2
Salzburg	7154	198,1	167,4	24,3	143,1	55,0
Steiermark	16388	554,2	508,7	103,1	405,6	148,6
Tirol	12648	278,1	254,3	28,4	225,9	52,2
Vorarlberg	2601	72,7	60,3	8,2	52,0	20,6
Wien	415	15,7	11,4	2,1	9,4	6,3
Österreich	83859	2711,9	2354,4	511,8	1842,5	869,3

Der Bundesländervergleich ist am besten anhand der Werte pro m^2 möglich (vgl. Tabelle 3.11, Abbildung 3.7). Die hohe NPP-Aneignung in Wien ist vor allem auf die Bodenversiegelung zurückzuführen. Hoch liegen auch die Bundesländer mit einer großen Ackerbaufläche, da am Ackerland der Unterschied zwischen der Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation und jener der aktuellen Vegetation aufgrund der niedrigen SNPP von Äckern groß ist.

Tabelle 3.11.: NPP und ihre Aneignung pro m^2 nach Bundesländern

	NPP_0 [$MJ/m^2.a$]	NPP_{akt} [$MJ/m^2.a$]	NPP_E [$MJ/m^2.a$]	NPP_t [$MJ/m^2.a$]	NPP_A [$MJ/m^2.a$]
Burgenland	37,73	31,01	8,25	22,77	14,96
Kärnten	30,92	27,37	4,91	22,46	8,45
NÖ	37,13	30,98	8,42	22,55	14,58
OÖ	36,47	31,25	8,74	22,52	13,95
Salzburg	27,68	23,40	3,40	20,00	7,68
Steiermark	33,82	31,04	6,29	24,75	9,07
Tirol	21,99	20,11	2,25	17,86	4,13
Vorarlberg	27,93	23,16	3,16	20,01	7,92
Wien	37,80	27,50	4,96	22,54	15,26
Österreich	32,34	28,08	6,10	21,97	10,37

Abbildung 3.6 NPP-Aneignung in Prozent der NPP_0 nach Bundesländern

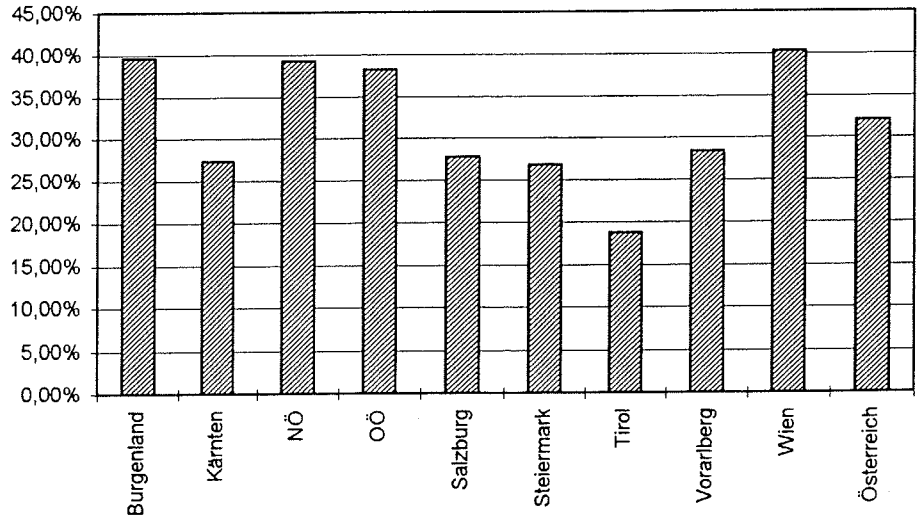
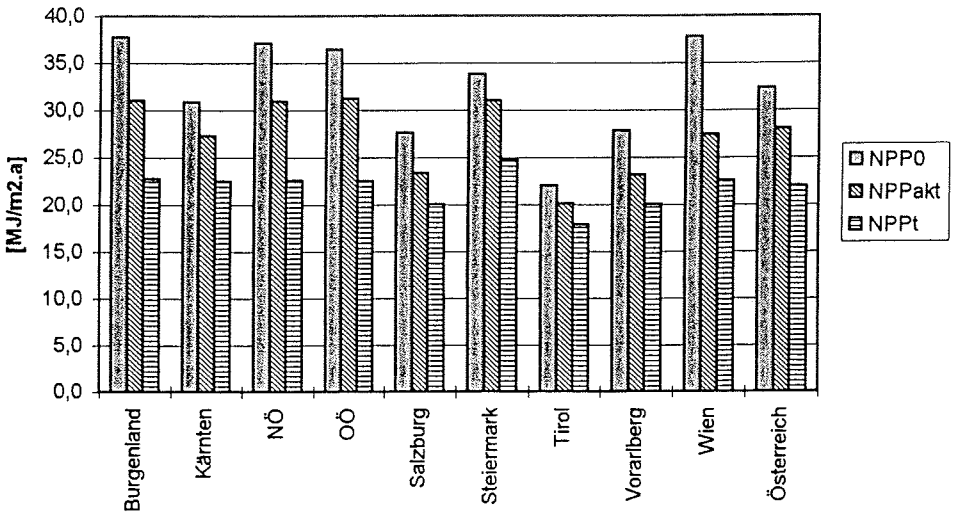


Abbildung 3.7: NPP_0, NPP_{akt} und NPP_t pro m^2 nach Bundesländern



Auch bezüglich der gesamten NPP ist der „ausgleichende" Effekt der NPP-Aneignung zu erkennen: Die NPP_t schwankt weit weniger als die NPP_0 oder NPP_{akt} und liegt um 20 $MJ/m^2 \cdot a$. Im Unterschied zur ANPP, wo vor allem in Wien die Bodenversiegelung zu einer hohen Differenz zwischen NPP_0 und NPP_{akt} führt, ist bei der gesamten NPP die NPP-Aneignung durch Produktivitätsverminderung in Bundesländern mit viel Ackerbau stark ausgeprägt.

3.5 Produktivität auf dem Ackerland sowie den Dauerwiesen, ermittelt mit Erntefaktoren

Mit Hilfe der in Kapitel 2 geschilderten Erntefaktoren wurde die Produktivität auf dem Ackerland und den Dauerwiesen in Österreich ermittelt. Das dort genau dargestellte Verfahren liefert „vernünftige" Werte, sowohl in bezug auf die räumliche Verteilung als auch in bezug auf die Werte von Ackerland und den verschiedenen Wiesentypen untereinander. So weist etwa das im Gebirge gelegene Tamsweg die niedrigste Produktivität aller Bezirke am Ackerland auf. Die Produktivität im trockenen Burgenland ist geringer als in Ober- und Niederösterreich etc. Die Produktivität ist meist am Ackerland am größten, jene der zwei- und mehrmähdigen Wiesen ist von der Dimension ähnlich (was sehr plausibel ist, da diese intensiv gedüngt werden). Die Produktivität der einmähdigen Wiesen ist deutlich kleiner.

Tabelle 3.12.: Ergebnis der Ermittlung der Produktivität am Ackerland sowie der Produktivität der Mähwiesen anhand der Erntemethode (ANPP und NPP)

	oberirdische Produktivität [MJ/m².a]			gesamte Produktivität [MJ/m².a]		
	Ackerland	1-mähd. Wiesen	mehrmähd. Wiesen	Ackerland	1-mähd. Wiesen	mehrmähd. Wiesen
Burgenland	20,32	7,67	12,80	26,43	15,37	23,04
Kärnten	20,41	8,90	15,93	28,20	17,84	28,68
NÖ	20,13	9,15	15,88	26,19	18,33	28,58
OÖ	21,23	8,99	17,09	27,92	18,00	30,77
Salzburg	15,52	9,87	16,27	24,08	19,78	29,29
Steiermark	22,26	9,58	16,29	29,97	19,19	29,33
Tirol	17,87	8,53	16,67	28,60	17,09	30,01
Vorarlberg	19,84	9,72	17,42	27,47	19,47	31,35
Wien	21,69	9,80	16,17	27,98	19,64	29,11
Österreich	20,60	9,19	16,44	27,14	18,41	29,59

Quelle: eigene Berechnungen auf Basis von ÖSTAT-ISIS, ÖSTAT 1991, Sharpe 1975, Sharp *et al.* 1975, Loomis 1983, Pettersson & Hansson 1990, Mitchel 1984, Pimentel 1984

Während die oberirdische Produktivität am Ackerland in der Regel größer ist als die der zwei- oder mehrmähdigen Wiesen, ist es bei der gesamten Produktivität häufig umgekehrt. Dies ist auf den größeren Anteil der SNPP bei Wiesen im Vergleich zum Ackerbau zurückzuführen.

Die in Tabelle 3.12 dargestellten Werte sind arithmetische Mittelwerte der bezirksweise ermittelten Produktivitäten der einzelnen Nutzungskategorien, gewichtet nach Anbaufläche. In der Berechnung der $ANPP_{akt}$ werden die bezirksweise ermittelten Werte verwendet, die im Anhang in Tabelle A.11 enthalten sind.

4. Diskussion

4.1 Vergleichende Bewertung der Ergebnisse

4.1.1 Belastbarkeit der Ergebnisse

Die Verläßlichkeit der Ergebnisse hinsichtlich der oberirdischen NPP wird als gut eingeschätzt. In einer auf einem wesentlich geringeren Literaturreview sowie deutlich vereinfachten Rechenmethoden beruhenden Arbeit des Autors wurde die $ANPP_0$ auf 1.370 PJ und die NPP-Aneignung auf etwa 40-50% geschätzt (Fischer-Kowalski *et al.* 1994, Haberl 1994). Die Tatsache, daß nun eine Arbeit, die mit einem um ein Vielfaches höheren Aufwand durchgeführt wurde, keine großen Abweichungen erbracht hat, kann als Bestätigung der Ergebnisse gewertet werden.

Hinsichtlich der NPP-Aneignung wurden konservative Annahmen gewählt, wofür folgende Argumente maßgeblich sind:

1. Bei der Festlegung der Erntefaktoren wurden eher hohe Werte bevorzugt (vgl. Kapitel 2), wodurch die $ANPP_{akt}$ auf dem Ackerland sowie bei den Dauerwiesen im Ergebnis eher hoch liegt. Diese Vorgangsweise führt zu einer vorsichtigen Schätzung der NPP-Aneignung, da die Differenz in der Produktivität zwischen aktueller und hypothetischer natürlicher Vegetation dadurch gering ausfällt.
2. Die Vorgangsweise der Ermittlung der Waldfläche führt tendenziell zu einer Überschätzung derselben auf Kosten weniger produktiver Flächen, wodurch die $ANPP_{akt}$ ebenfalls ansteigt. Dies gilt vor allem angesichts der Mindestflächen in der Bodennutzungserhebung, die zu einer Untererfassung führt, sowie aufgrund möglicher Unschärfen der Grundstücksdatenbank.

Die gute Übereinstimmung der Ergebnisse zweier vom Ansatz her völlig unterschiedlicher Methoden zur Abschätzung der $ANPP_0$ ist ebenfalls als Bestätigung der Ergebnisse hinsichtlich der oberirdischen NPP zu werten.

Für die Genauigkeit und Verläßlichkeit der Ergebnisse hinsichtlich der gesamten NPP sind vor allem die Faktoren zur Hochrechnung der SNPP aus der ANPP ent-

scheidend. Diese müssen als unsicher angesehen werden, da der Anteil der SNPP in verschiedenen Studien sehr stark schwankt - vermutlich sowohl aufgrund methodischer Probleme als auch aufgrund tatsächlicher Unterschiede. In diesem Bereich besteht daher großer Forschungsbedarf; die Belastbarkeit der Ergebnisse wird in diesem Bereich als gering eingeschätzt.

4.1.2 Vergleich mit anderen Arbeiten

4.1.2.1 NPP_0 und NPP_{akt}

Arbeiten zur Nettoprimärproduktion der aktuellen oder hypothetischen natürlichen Vegetationsdecke in Österreich sind mir nicht bekannt. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit können somit nur mit den bekannten Arbeiten zur globalen NPP auf Basis der dort für humides Klima angegebenen Produktivitätswerte verglichen werden.

Nach dem „Miami-Modell" von Lieth ergibt sich für die hypothetische natürliche Vegetation von Österreich eine oberirdische Produktivität von 0,88 kg/m^2.a bzw. 17,24 MJ/m^2.a, nach der Aggregationsmethode beträgt sie 0,93 kg/m^2.a bzw. 17,90 MJ/m^2.a. Die aktuelle Vegetation weist demnach eine Produktivität von 0,88 kg/m^2.a bzw. 16,6 MJ/m^2.a auf. Vermindert man die Werte von Ajtay *et al.* (1979), Kira (1975), Lieth (1975b), Olson (1975), Rodin *et al.* (1975) und Whittaker (1975) um den in diesen Studien unterstellten Anteil der SNPP von 17-20%, so ergeben sich für die in Österreich dominanten Vegetationsformen (Laub- und Nadelwälder, Grasländer etc.) sehr gut übereinstimmende Werte.

4.1.2.2 NPP-Aneignung

Arbeiten zur NPP-Aneignung in einzelnen Ländern sind mir nicht bekannt, sodaß hier lediglich ein Vergleich zu den bekannten Arbeiten zur weltweiten NPP-Aneignung angestellt werden kann. Die Arbeit von Whittaker & Likens (1973) scheidet für einen Vergleich aus, da in dieser nur der Biomasseverbrauch für menschliche Ernährung berücksichtigt wurde. Die erste Arbeit, in der versucht wurde, die weltweite menschliche NPP-Aneignung einigermaßen vollständig 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 auf Gründen des Vergleichs kurz dargestellt werden.

Ausgehend von einer Schätzung der weltweiten NPP (1. Teil der Tabelle 4.1), 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, Bau- und Brennholz (2. Teil von Tabelle 4.1). 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"[1] 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 4.1.: Weltweite Aneignung der NPP durch den Menschen nach Schätzung von Vitousek *et al.* (1986)

	[10^{12} kg]	[EJ]
Weltweite NPP		
Terrestrische Ökosysteme	132,1	2351,4
Süßwasser	0,8	14,2
Ozean	91,6	1630,5
Summe	**224,5**	**3996,1**
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
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
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**

Anmerkungen: 1 EJ (Exajoule) = 10^{18} J, eigene Umrechnung mit 1 g TS = 17,8 kJ

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 Stufen in der Reihenfolge zunehmender Datenunsicherheit "verschärft" wurden, und 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 Stufe 1 enthalten, während ökologisch sehr bedeutende Eingriffe wie die Umwandlung von natürlichen Biotopen in Felder erst in der dritten Stufe berücksichtigt sind). Würde man die NPP-Aneignung in Österreich nach dieser Definition ermitteln, ergäben sich jedenfalls deutlich höhere Werte als 41%, da dann z.B. die gesamte NPP des Ackerlandes (rund 307 PJ/a) als NPP-Aneignung gerechnet werden müßte. Ein weiterer Kritikpunkt an der Arbeit von Vitousek *et al.* - der allerdings für Österreich weniger relevant ist - ist, daß Bestands- und Flußgrößen vermischt werden: Die NPP-Entnahme durch Abholzen des Regenwaldes ist eine Verminderung des Biomassevorrates (also einer Bestandsgröße), die eigentlich nicht mit Flußgrößen wie der NPP verglichen werden dürfte.

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.

Tabelle 4.2.: Menschliche Aneignung der weltweiten Nettoprimärproduktion nach Schätzung von Wright in EJ und % der potentiellen NPP

	NPP-Aneignung	
	[EJ]	[% der 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**

Quelle: Wright 1990

- 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.

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.*. Die vorliegende Arbeit lehnt sich definitorisch an jene von Wright an, da dessen Definition als präziser eingeschätzt wurde.

Beide Arbeiten stützen sich auf im wesentlichen auf die Schätzung der globalen NPP durch Ajtay *et al.* (1979) und machen keine Unterscheidung zwischen oberirdischer und gesamter NPP, sodaß die Zahlen für die gesamte NPP aufgrund der Unterschätzung der SNPP vermutlich zu niedrig sind. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit (oberirdische NPP-Aneignung 41%, gesamte NPP-Aneignung 32%) deuten darauf hin, daß die NPP-Aneignung in Österreich deutlich größer ist als im weltweiten Durchschnitt. Dies gilt insbesondere angesichts der vermutlich zu geringen Werte für die gesamte (ober- und unterirdische) NPP in den Studien von Vitousek *et al.* (1986) und Wright (1990).

4.2 Die Bedeutung der NPP für ökosystemare Zusammenhänge

Erst mit der Untersuchung von Energie- und Materialflüssen wurde die Ökologie zu einer Wissenschaft vom "Naturhaushalt" im Sinn des "Stoffwechsels der Natur". Diese Forschung hat große Fortschritte im Verständnis des Material- und Energiehaushalts der Biosphäre und einzelner Ökosysteme gebracht. Die biogeochemischen Kreisläufe wichtiger chemischer Elemente wie Kohlenstoff, Phosphor, Stickstoff, Schwefel, Kalium sowie der Wasserkreislauf sind heute weitgehend bekannt. Die Beschreibung der Stroffkreisläufe und Energieflüsse waren an sich schon ein wichtiges Forschungsziel, das enorme wissenschaftliche Anstrengungen erforderte (Begon *et al.* 1991).

Der Energiefluß, und dabei inbesondere die NPP, ist einer der wichtigsten "Makroparameter", die in der Systemökologie zur Beschreibung von Ökosystemen verwendet werden. So können etwa Ökosysteme auf einer Skala von "sehr produktiv" bis "unproduktiv" angeordnet werden. Trotz dieser großen Bedeutung, die Energieflußparametern allgemein zugemessen wird, scheinen bislang in der Ökologie kausale Theorien über den Zusammenhang zwischen Energiefluß und anderen ökosystemaren Makroparametern keine große Rolle zu spielen. In der Folge sind allgemeine theoretische Überlegungen zu den möglichen ökologischen Auswirkungen menschlicher NPP-Aneignung derzeit kaum verfügbar.

Die einzigen größeren ökologischen Fragestellungen, bei denen Energieflußüberlegungen derzeit eine Rolle in kausalen Theorien spielen, betreffen meines Wissens die trophische Struktur von Biozönosen und die Biodiversität. In beiden Bereichen nehmen solche Theorien allerdings eher noch eine Außenseiterposition ein. Dieses Kapitel ist der Diskussion dieser beiden Themen gewidmet.

4.2.1 NPP und trophische Struktur von Lebensgemeinschaften

Während die Pflanzenökologie sich anfangs vor allem mit 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 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 (1959). Darin stellte er unter anderem die Hypothese auf, daß die Länge von Nahrungsketten durch energetische Beschränkungen limitiert werde. Ein wichtiger Strang der ökologischen For-

---

[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).

schung, 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 biotische Interaktionen wurden als die wesentlichsten Faktoren bei der Erklärung der Struktur von Biozönosen angesehen. 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 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 Anzahl[3] 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 Arten[4] 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.
- 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,

---

[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).

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 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 $MJ/m^2.a$. 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 (NPP^x, $x > 1$ 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, kausalanalytische 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 erst gar nicht 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 gravierender sind daher Schwankungen in der Nahrungsversorgung. Lange Nahrungsketten sind daher instabil und ihre Aufrechterhaltung über einen längeren Zeitraum ist unwahrscheinlich - lange Nahrungsketten werden daher sehr selten sein (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 Literatur 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 be-

merkt werden, daß für alle diese Untersuchungen die Datenbasis noch relativ schmal ist, da zu wenige Nahrungsnetze für derartige Analysen in ausreichender Form quantitativ beschrieben wurden. J e n k i n s *et al.* (1992) zeigten in 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 (O k s a n e n 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 $MJ/m^2.a$) 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 (O k s a n e n 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 (J e n -

kins *et al.* 1992) wahrscheinlich. Unter Einschränkung der Herbivoren und Carnivoren auf Wirbeltiere kann man Modelle aufstellen, die einen massiven Einfluß der pro m^2 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.

4.2.2 NPP und Biodiversität

4.2.2.1 Definition und Messung der 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 Abundanz[5] der anwesenden Arten (Barbour *et al.* 1987). Die Biodiversität kann angegeben werden als Artenvielfalt (Anzahl der vorhandenen Arten), durch eine Beschreibung ihrer 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. Die Verwendung von Diversitätsindizes würde kaum zusätzliche Erkenntnisse bringen und wäre auch bei der gegebenen Datenlage kaum möglich. Im allgemeinen sind in der Praxis Diversitätsindizes mit der Artenvielfalt eng korreliert (Brown 1991).

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

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).

Die weltweiten Muster der Artenvielfalt sind seit langem bekannt und beschrieben. Generell gibt es einen Gradienten abnehmender Artenvielfalt von den Tropen zu den Polen. Die tropischen Wälder, die nur 7% der Landfläche der Erde bedecken, beinhalten nach heutigen Schätzungen "mindestens 50%" (Myers 1988) oder einen noch wesentlich größeren Prozentsatz (Erwin 1988) der auf der Erde lebenden Arten. Darüberhinaus findet sich in der biogeographischen Literatur die Beschreibung der Variation der Artenvielfalt entlang klimatischer, geographischer, edaphischer und anderer Gradienten (Brown 1991). Bei einer Zunahme der gesamten Artenzahl (z.B. entlang des Diversitätsgradienten von tropischen zu polaren Regionen) nimmt im allgemeinen sowohl die α-Diversität, als auch gleichzeitig die β-Diversität zu (Ricklefs 1990).

4.2.2.2 Historische und ökologische Theorien der Artenvielfalt

Es gibt eine große Anzahl an Hypothesen für die Erklärung der Muster der Artenvielfalt, die auf unterschiedlichen Erklärungsebenen ansetzen. Bislang gibt es keine monokausale Erklärung, für die es kein Gegenbeispiel gibt. Die unterschiedlichen Erklärungen schließen einander jedoch nicht unbedingt aus. Vielmehr ist es wahrscheinlich, daß eine Theorie der Artenvielfalt pluralistisch sein muß, d.h.

es sind mehrere Parameter für die Erklärung der beobachteten Muster notwendig (B r o w n 1991). Die Notwendigkeit, mehrere Faktoren zur Erklärung der Artenvielfaltsmuster heranzuziehen, erschwert allerdings das Erstellen eindeutiger Prognosen und die Entwicklung testbarer Hypothesen (B e g o n *et al.* 1991).

Die Frage nach den Bestimmungsgrößen der Artenvielfalt ist auch deshalb so schwierig, weil sie von Faktoren abhängen kann, die auf vielen verschiedenen räumlichen und zeitlichen Ebenen wirksam sind (B r o w n & M a u r e r 1987). Auf einer allgemeinen Beschreibungsebene gibt es prinzipiell zwei mögliche Erklärungsansätze für die beobachteten Muster der Artenvielfalt:

- *Historische Ansätze* erklären die Artenvielfalt eines bestimmten Ortes oder eines bestimmten Habitattyps aus der Zeit seit seiner (ungestörten) Entstehung. Die Überlegung dahinter ist: Je länger eine ungestörte Entwicklung andauern konnte, desto mehr Arten konnten in dieser Zeit entstehen (oder einwandern), desto höher auch die Artenvielfalt.
- *Ökologische Ansätze* erklären die Artenvielfalt an einem bestimmten Ort als Gleichgewicht zwischen einwandernden oder neu entstandenen Arten und (lokal oder global) aussterbenden Arten. Diese Ansätze können daher als *"Gleichgewichtstheorien"* zusammengefaßt werden.

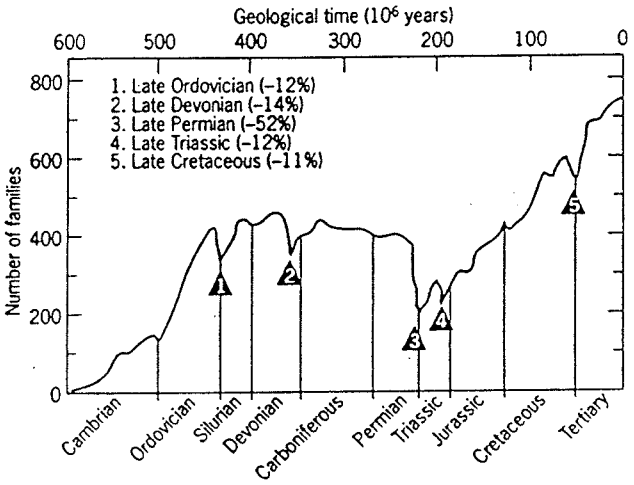
Diese zwei Erklärungsmuster schließen einander nicht von vorneherein aus. Die Evolution kann als "Zuwachs an Lebens- und Evolutionsmöglichkeiten" beschrieben werden (W a h l e r t & W a h l e r t 1981, S. 11). Ein Beispiel dafür ist die "Eroberung" neuer Lebensräume durch bestimmte Organismengruppen (Entwicklung von Gefäßpflanzen am Land, Landnahme der Wirbeltiere etc.). In evolutionärer Zeit hat daher der historische Ansatz großen Erklärungswert. Gleichzeitig können jedoch mit dem historischen Ansatz die großen aktuellen Artendiversitätsmuster kaum erklärt werden. Die pleistozänen Vergletscherungen betrafen artenreiche Habitate, wie z.B. den tropischen Regenwald, ebenso wie artenärmere Habitate, wie z.B. die Wälder in gemäßigten Breiten (B r o w n 1991). Dies steht der Erklärung der hohen Artenvielfalt von Tropenwäldern infolge einer "langen ungestörten Entwicklungszeit" entgegen.

Es gibt nichtsdestoweniger viele aktuelle Beispiele, bei denen historische Erklärungen zum Verständnis von Mustern der Artenvielfalt beitragen können. So sind z.B. die großen nordamerikanischen Seen relativ artenarm, da sie erst seit wenigen Tausend Jahren bestehen und nur wenige Fischarten aus Flüssen in die Seen

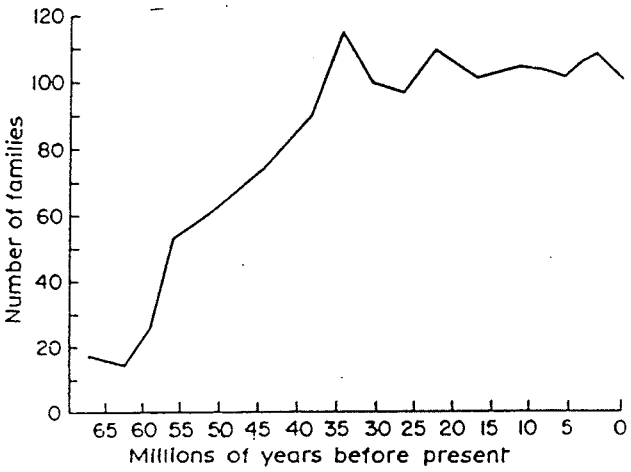
einwandern. Eine hohe Artenvielfalt könnten diese Seen nur durch Artbildung erhalten - um durch Artneubildung eine hohe Vielfalt zu erlangen ist die Zeit seit der Entstehung der Seen zu kurz. Im Gegensatz dazu sind die großen afrikanischen Seen sehr artenreich. Sie bestehen seit mehreren Millionen Jahren und ihr Artenreichtum geht vor allem auf Neubildung von Arten zurück (Brown 1991). In der Geschichte der Evolution gibt es Phasen, in denen die biologische Vielfalt (hier: Familien) stark ansteigt, aber auch Phasen, in denen sie eher konstant ist (siehe Abbildung 4.1).

Abbildung 4.1: Anzahl der Familien in verschiedenen Taxa in evolutionären Zeiträumen

a) Anzahl der Familien mariner Vertebraten und Invertebraten seit dem Präkambrium



b) Anzahl der Familien von Säugetieren seit der Kreide-Tertiär-Grenze



Quellen: a) Tolba *et al.* 1992, b) Brown 1991

Andererseits gibt es viele Beispiele dafür, daß die Artenvielfalt eines begrenzten Gebietes (Inseln sind ein wichtiges Beispiel dafür) ein Fließgleichgewicht zwischen Einwanderung (und eventuell Artenneubildung) und Aussterben darstellt. Dies wurde besonders in der "Theorie der Insel-Biogeographie" von MacArthur und Wilson (1967) dargestellt (siehe weiter unten). Es gibt eine Reihe von Experimenten mit Inseln oder inselähnlichen Arealen, bei denen ein Teil der Fauna entfernt wurde. In diesen Fällen stellte sich im allgemeinen in ziemlich kurzer Zeit wieder die ursprüngliche Artenzahl ein (sogar die trophische Struktur der neuen Biozönosen war praktisch identisch [Schoener 1991]).

Eine Verbindung von historischem Ansatz und Gleichgewichtsansatz besteht in der (in der Literatur weit verbreiteten) Vorstellung, daß es für jeden Zeitpunkt in der evolutionären Geschichte und für jeden abgrenzbaren Raum eine "Gleichgewichtsanzahl" an Arten gibt, die sich darin aufhalten können. Verschiedene Störungen (z.B. schnelle Verschiebung von Klimazonen) können bewirken, daß an einem bestimmten Ort oder in einem bestimmten Habitat die tatsächliche Anzahl an Arten geringer ist als diese "Gleichgewichtsanzahl", d.h. das Habitat ist nicht "mit Arten gesättigt". Ein Beispiel sind die großen nordamerikanischen Seen (Brown 1991). Größere evolutive "Innovationen", wie z.B. die Landnahme der Wirbeltiere, können ebenfalls möglicherweise den Gleichgewichtswert verschieben.

Im Rahmen der hier zu verfolgenden Diskussion - mögliche Zusammenhänge zwischen Primärproduktion und Artenvielfalt - ist besonders der ökologische Ansatz von Bedeutung. In der Folge werden daher verschiedene Hypothesen diskutieret, die im Rahmen der Gleichgewichtstheorie der Artenvielfalt vorgeschlagen wurden.

4.2.2.3 Erklärungsebenen von Theorien der Artenvielfalt

Bei einer Diskussion von Theorien über die Bestimmungsgrößen der Artenvielfalt ist es nötig, die Erklärungsebene zu untersuchen, auf der eine Theorie ansetzt: Brown (1991) unterscheidet, in Anlehnung an Pianka und Hutchinson, zwischen *primären* und *sekundären / tertiären* Erklärungen:. Primäre Erklärungen führen die Muster der Artenvielfalt auf physische Variable zurück, die mit dem Diversitätsgradienten einhergehen. Andere Hypothesen liefern nur sekundäre oder tertiäre Erklärungen, weil sie auf biologische Merkmale von Organismen bzw. ihrer Interaktionen zurückgreifen, z.B. Breite der ökologischen Nische, Stärke interspezifischer Interaktionen (Räuber/Beute-Beziehungen, Konkurrenz etc.), Artentstehungsraten etc. Brown (1991) und Begon *et al.* (1992) haben darauf hingewiesen, daß nichtzirkuläre kausale Erklärungen der Artendiversitätsmuster nicht auf Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Organismen beruhen können, sondern nur aus äußeren, physischen Variablen. Dies scheint manchmal bei der Erstellung von Hypothesen zur Artenvielfalt nicht ausreichend berücksichtigt worden zu sein:

"This distinction between levels of explanation (...) has been ignored by many (...) investigators and much confusion has resulted." (Brown 1991, S. 72)

Dieses wichtige Argument soll an einem Beispiel von Brown (1991, S. 72) erläutert werden: Es kann sein, daß tropische Arten höher spezialisiert, unter höherer Konkurrenz (oder intensiverer Bejagung durch Freßfeinde) stehen oder möglicherweise höhere Artbildungsraten aufweisen als Arten temperater Gebiete. Die Frage ist aber: Warum sind die tropischen Arten in bezug auf Konkurrenz, Nische etc. anders als die in temperaten Gebieten? Wenn man nicht auf den Zufall zurückgreifen will, muß letztlich die Ursache in Unterschieden in den aktuellen oder historischen physischen Umweltbedingungen gesucht werden.

Eine weitere wichtige Unterscheidung muß zwischen *kausalen Theorien* und bloßen *statistischen Korrelationen* getroffen werden. So ist etwa die Artenvielfalt mit der geographischen Breite korreliert, aber kaum jemand würde einen deshalb einen kausalen Einfluß der geographischen Breite selbst auf die Artenvielfalt annehmen - vielmehr ist die geographische Breite eng mit Faktoren korreliert, die möglicherweise einen kausalen Einfluß auf die Artenvielfalt haben können (z.B. Klima). Ebenso ist die Artenzahl-Arealtheorie kaum eine kausale Theorie, sondern die Fläche ist mit Faktoren korreliert, die einen kausalen Einfluß auf die Artenvielfalt haben können (dies wurde auch von MacArthur & Wilson [1967, S. 8 und 20] selbst so gesehen).[6]

4.2.2.4 Die Bedeutung des Konkurrenzausschlußprinzips

Das Konkurrenzausschlußprinzip von Gause besagt, daß in einem Habitat zwei Arten mit der gleichen ökologischen Nische[7] nicht gemeinsam existieren können. Das heißt, wenn zwei Arten um dieselben wichtigen (d.h. essentiellen und limitierenden) Ressourcen konkurrieren, wird eine Art unterliegen (an diesem Ort aussterben) und die andere sich durchsetzen. Das Konkurrenzausschlußprinzip ist somit eine wichtige Ursache für die Begrenzung der Artenvielfalt an einem be-

---

[6] MacArthur & Wilson (1967), S. 8: "(...) area seldom exerts a direct effect on a species' presence". S. 20: "neither area nor elevation exerts a direct effect on numbers of species; rather, both are related to other factors, such as habitat diversity, which in turn control species diversity."

[7] 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).

stimmten Ort oder in einem bestimmten Biotoptyp. Kausale Erklärungen der Artenvielfalt müssen daher erklären, warum in einem artenreichen Biotop viele Arten koexistieren können, ohne daß das Konkurrenzausschlußprinzip wirksam wird, und warum es in einem anderen Biotop nur wenige sind. Das Konkurrenzausschlußprinzip ist somit für alle Theorien der Artenvielfalt von zentraler Bedeutung.

Aus dem Konkurrenzausschlußprinzip folgt, daß die Artenvielfalt höher sein sollte, je feiner ein Lebensraum in bezug auf räumliche Strukturelemente (Mac Arthur 1965), Ressourcenvielfalt etc. strukturiert ist und je enger spezialisiert die ökologischen Nischen der einzelnen Arten sind (Nischenaufteilung). Für die Bedeutung der Ressourcenvielfalt für die Artenvielfalt gibt es zahlreiche empirische Belege. So zeigt etwa Ricklefs (1990), daß die Artenvielfalt von Vögeln in humiden Wäldern umso größer ist, je reicher strukturiert die Laubschicht ist. Auch die Häufigkeit und Intensität von Störungen kann einen Einfluß auf die Artenvielfalt haben. Am höchsten wird die Artenvielfalt bei mittlerer Störungshäufigkeit und Intensität sein: Bei einem sehr hohen 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 dynamics* (wörtlich: "Flecken-Dynamik") als Normalfall, nicht als "Störung", zu betrachten und zur Erklärung ökologischer Phänomene heranzuziehen (Pickett & White 1985).

Derartige Überlegungen machen einen Großteil der ökologischen Diversitätstheorien aus. Ein typisches Beispiel dafür ist das Ökologie-Lehrbuch von Ricklefs (1990, S. 753):

"Most ecologists agree that the high diversity of the tropics results at least in part from there being a greater variety of ecological roles. That is, the total niche space occupied is greater near the equator than it is towards the poles."

Daß dies so ist, wird kaum jemand bestreiten. Die Frage, *warum* in den Tropen eine höhere Spezialisierung stattfindet, und *warum* es dort mehr ökologische "Berufe" gibt - und in der Folge mehr Arten -, bleibt dabei allerdings offen. Hier ist es notwendig, nach primären Erklärungen zu suchen.

Trotzdem versuchen viele Ökologen nach wie vor, Theorien der Artenvielfalt auf Basis der Beschreibung der Struktur der Biozönose und der Populationsdynamik der in ihr lebenden Arten zu entwickeln. Barbault & Hochberg (1992) fordern sogar, eine derartige Strategie zu einem Schwerpunkt des Internationalen Biosphäre-Geosphäre-Forschungsprogramms (IGBP) zu machen. Mir erscheint es hingegen wenig erfolgversprechend, mit derartigen bottom-up-Strategien in der Frage der Biodiversität substanzielle Fortschritte zu erzielen:

"A brief examination of the history of science suggests that success in the understanding of 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).

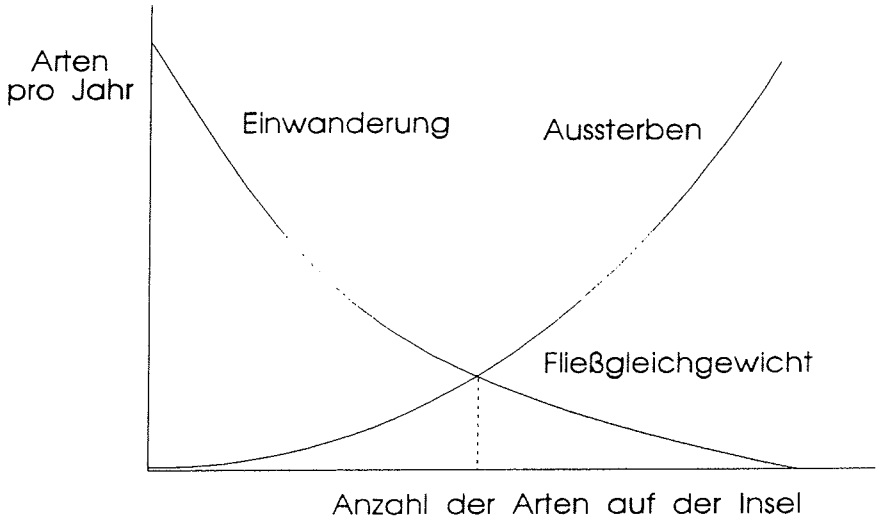
Nur so erscheint es möglich, Diversitätstheorien zu entwickeln, die primäre Erklärungen liefern können. Im folgenden werden daher Ansätze beschrieben, die sich nicht so sehr mit den interspezifischen Phänomenen - Räuber-Beute-Beziehungen, Konkurrenz etc. - auseinandersetzen, sondern versuchen, "Kapazitätsregeln" (Brown 1981) für die Regulierung der Artenzahl von ganzen Biozönosen in Abhängigkeit von Merkmalen der Umwelt, die auf Lebewesen wirken, zu untersuchen.

4.2.2.5 Die Artenzahl-Areal-Theorie

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 ein

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 Konkurrenzausschlußprinzip, 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 4.2).

Abbildung 4.2 Prinzip des Gleichgewicht-Modells für die Anzahl der Arten auf einer Insel von MacArthur & Wilson



Quelle: Eigene Darstellung nach 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 stehen also in der Tradition der Gleichgewichtstheorien der Artenvielfalt, also der 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. Der Sätti-

gungswert selbst kann von physischen Bedingungen, der Ressourcenvielfalt, biotischen Interaktionen, der Variabilität von Umweltbedingungen und möglicherweise noch anderen Faktoren abhängen.

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 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 auch logarithmisch als $\log S = x.\log A + c$ angeschrieben 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 $\log S = x.\log A + c$ 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.

Die Arten-Arealtheorie ist, wie erwähnt, keine kausale Theorie in dem Sinn, daß eine direkte Wirkung der Fläche auf die Artenvielfalt unterstellt wird. Es gibt vielmehr drei Erklärungen für die Arten-Arealkurve, die vermutlich alle bis zu ei-

nem bestimmten Grad zutreffen: *Erstens* beinhalten größere Areale im allgemeinen eine größere Vielfalt an Habitaten. Je mehr verschiedene Habitate, also je größer die β-Diversität, desto mehr Arten sind insgesamt 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 4.3 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 4.3.: Beziehung zwischen Fläche und Artenzahl auf den Kontinenten

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	$\log S = 2{,}01 + 0{,}478 \log A$

Anmerkung: Ergebnisse einer Regressionsanalyse zwischen Fläche (in 10^6 km^2) und Artenzahl, S = Artenzahl, A = Fläche, signifikant auf 5%-Niveau; Quelle: Wright 1987

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 sucht eine ökologische 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).

4.2.2.6 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-Energiefluß-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 Mac Arthur & 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."*

Kurz gesagt, behauptet die Artenzahl-Energiefluß-Theorie, daß die Artenzahl umso größer sein wird, je mehr Energie zur Verfügung steht. Bei Pflanzen, die ihre Energie aus Sonnenlicht gewinnen, heißt das, daß die Artenvielfalt dort höher sein wird, wo die Umweltbedingungen eine hohe Primärproduktion erlauben (Verfügbarkeit von Licht, Wasser und Nährstoffen). Bei Tieren und Mikroorganismen sollte eine hohe NPP einen hohen Artenreichtum begünstigen. (Da auch andere Faktoren die Artenvielfalt beeinflussen, sollte allerdings nicht erwartet werden, daß die Energieverfügbarkeit *alleine* die Diversitätsmuster erklären kann.)

Das Erklärungsmuster der Artenzahl-Energiefluß-Theorie kann folgendermaßen allgemein zusammengefaßt werden: Die Arten eines Biotops können umso stärker spezialisiert sein (d.h. eine umso engeren ökologische Nische haben), je höher die verfügbare Energiemenge ist. Spezialisten sind dadurch gekennzeichnet, daß sie nur einen geringen Teil der Ressourcen in einer Umwelt ausnutzen können, dabei aber sehr effizient sind. In einer unproduktiven Umgebung werden

Spezialisten nicht fähig sein, eine ausreichend große Populationsdichte zu erreichen, um nicht auszusterben. Da aber Spezialisten die Ressourcen eines produktiven Habitats effizienter ausnützen können als Generalisten, werden in hochproduktiven Habitaten die wenigen Generalisten von vielen Spezialisten verdrängt werden (Brown 1991, Begon *et al.* 1991).

D.H. Wright (1983) hat die theoretischen Beziehungen zwischen Artenzahl-Arealtheorie und Artenzahl-Energietheorie formal analysiert. Wird die Artenzahl-Arealkurve 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 angeschrieben werden. Unter bestimmten Annahmen[8] 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 4.3). Diese Möglichkeit hatten schon MacArthur & Wilson (1967, S. 17) angedeutet.

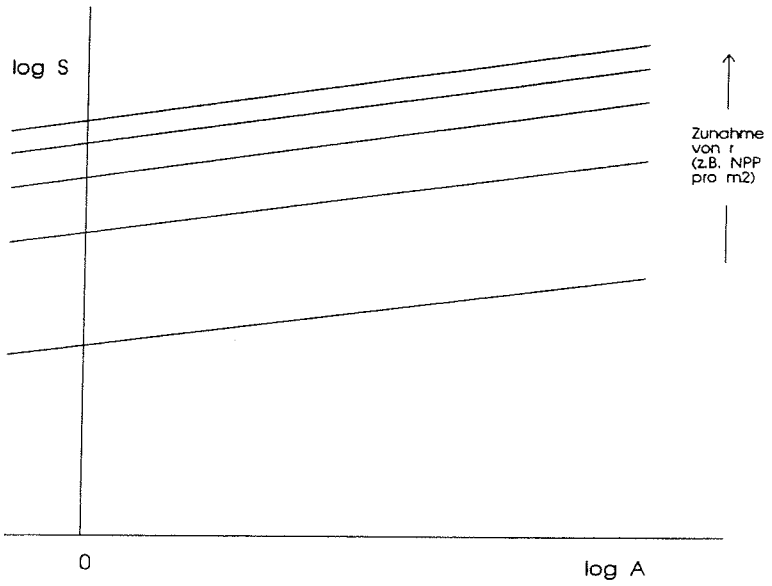
Die Arten-Arealkurven stellen sich daher als Spezialfall der Arten-Energietheorie dar (Wright 1983, Wright 1990): Bei Inseln (bzw. Regionen) gleicher Energieverfügbarkeit pro Flächeneinheit (J/m^2) haben gleich große Inseln einen gleich hohen Energiefluß. Inseln oder Regionen können einen hohen Energiefluß haben, weil ihre Produktivität oder ihre Fläche groß ist. Bei gleich großen Inseln

[8] Anzahl der Individuen einer Art (N) ist proportional zur verfügbaren Energie, $N = \rho.E$, lognormale Abundanzverteilung der Organismen innerhalb einer Art.

kann der Unterschied in der Produktivität die unterschiedlichen Artenzahlen erklären (W r i g h t 1983).

Wright konnte zeigen, daß die gesamte aktuelle Evapo-Transpiration[9] 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 4.4a) - in diesem Fall war die Regression für die Artenzahl-Arealkurve nicht signifikant.

Abbildung 4.3 Hypothetische Arten-Arealkurven für Inseln mit ähnlicher Produktivität



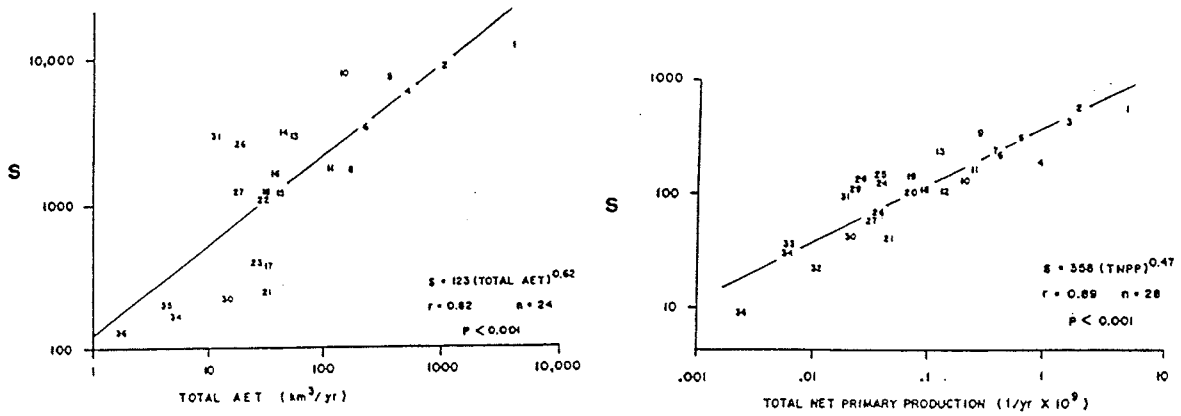
Anmerkungen: Arten-Arealkurven in log-log-Form für Inseln, die ähnlich isoliert sind, deren Produktivität (Energiefluß pro m^2 [r]) unterschiedlich ist. Aus Gründen der einfachen Darstellung wurden gleiche x-Werte (Steigung der Geraden) unterstellt (nach W r i g h t 1983, S. 499)

[9] Die aktuelle Evapo-Transpiration (AET) ist eine Maßzahl für die für Pflanzen verfügbare Menge an Sonnenenergie und ist stark mit der Primärproduktion korreliert (Lieth 1975). Die AET mißt die gesamt eintreffende Sonnenenergie in Monaten mit einer Durschnittstemperatur von mehr als 0°C, korrigiert um die Verfügbarkeit von Wasser.

Abbildung 4.4: Artenzahl-Energiekurven für Inseln

a) Anzahl an Agiospermen-Arten und gesamte AET

b) Anzahl an Vogelarten und gesamte NPP



Quelle: W r i g h t 1983, S. 501f

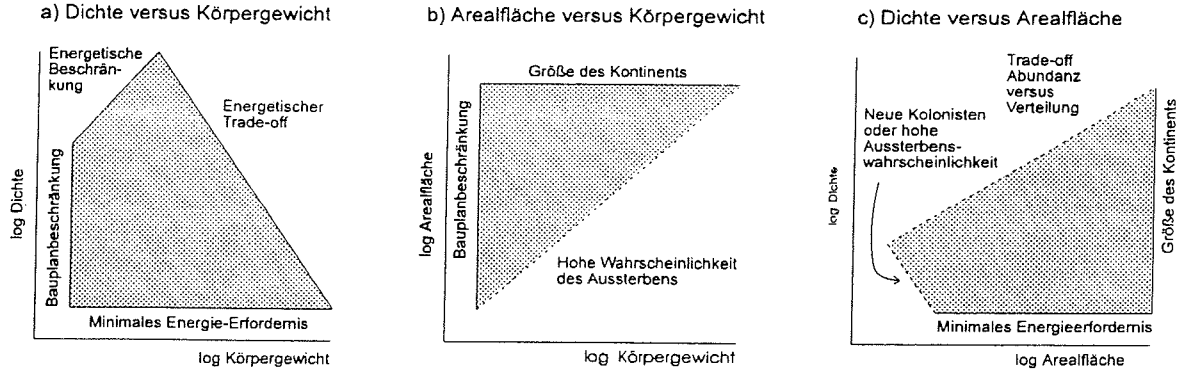
In ähnlicher Weise berechnete Wright die Artenzahl-Energiekurve für Vogelarten in Relation zur gesamten NPP. Die Regression ergab eine signifikante Korrelation mit $S = 358.NPP^{0,47}$, die Regression erklärte in diesem Fall 80% der Variation (siehe Abbildung 4.4.b). Auch in diesem Fall erklärte die Arten-Areal-Regression einen deutlich kleineren Anteil der Varianz der Artenzahlen.

Ähnlich signifikante Korrelationen konnten für die Beziehung zwischen AET und Artenreichtum bei Bäumen in den USA und Kanada (C u r r i e & P a q u i n 1987) sowie für den Artenreichtum von Angiospermen, Schmetterlingen, Landvögeln und Landsäugetieren einerseits und NPP andererseits auf den Kontinenten (W r i g h t 1983) hergestellt werden. Die Anzahl der Eidechsenarten in Wüsten in den südwestlichen USA korrelierte hervorragend mit der Länge der Vegetationsperiode (die die NPP von Wüsten stark bestimmt [B e g o n *et al.* 1991]).

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 M a c A r t h u r & W i l s o n (1967) betonten, keinen direkten Einfluß auf Organismen hat, ist die Verfügbarkeit von Stoffwechselenergie für das Überleben von Populationen essentiell. Wie neuere Arbeiten von B r o w n & M a u r e r (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 4.5). 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.

Abbildung 4.5: Beschränkungen in der Kombination basaler, ökologisch bedeutsamer Merkmale von Vogelpopulationen in Nordamerika



Anmerkungen: Details vgl. Text. Die strichlierten Linien markieren weniger deutliche Grenzen, die durchgezogenen Linien deutliche Grenzen.
Grafik: Eigene Darstellung nach Brown & Maurer (1987)

Einige der Beschränkungen in Abbildung 4.5 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 4.5a und 4.5c) 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.

Eine weniger deutlich ausgeprägte Beziehung zwischen Körpergröße und Untergrenze für die Arealgröße (siehe Abb. 4.5b) 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. 4.5c) 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 es 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 kausale 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.

Die Arten-Energie-Theorie hat Ähnlichkeiten mit der sogenannnten "Vorteilshaftigkeits-Theorie" der Artenvielfalt (bzw. umgekehrt manchmal auch "Unwirtlichkeitstheorie"). Diese erklärt die Artenvielfalt mit "günstigen Umweltbedingungen" (bzw. geringe Artenvielfalt mit "ungünstigen Umweltbedingungen", siehe Begon *et al.* 1991). Das Hauptproblem dieser Theorie besteht darin, eine nichtzirkuläre Definition von "günstige Umweltbedingungen" zu finden (siehe dazu weiter unten). Eine häufig verwendete Interpretation davon läuft darauf hi-

naus, solche Umweltbedingungen als vorteilhaft einzustufen, die aufgrund der chemisch-physikalischer Merkmale von Lebewesen für alle Organismen günstig sind, d.h. mittlere Temperaturen (nahe dem Optimum der biochemisch-physiologischen Reaktionen bzw. Enzymwirksamkeiten), ausreichende Wasserverfügbarkeit (da die Stoffwechselvorgänge aller Lebewesen in wässriger Lösung stattfinden) und - vor allem im Hinblick auf grüne Pflanzen - optimale Lichtbedingungen. Derartige Bedingungen werden eine hohe Artenvielfalt begünstigen, 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".

Energieflußtheorie und "Vorteilhaftigkeitstheorie" stehen daher nicht im Widerspruch, sondern kommen zumindestens im Hinblick auf die Artenvielfalt von Pflanzenarten zu ähnlichen Vorhersagen. So zeigten z.B. Richerson & Kwei-Lin Lum (1980) in einer Studie über die Artenvielfalt der 5.902 in Kalifornien lebenden Gefäßpflanzen, 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. Die Autoren stellen zwar fest, daß ihr Primärproduktions-

index keine zusätzliche Erklärungskraft hat, dies ist aber kaum erstaunlich, da die NPP stark mit günstigen Klimabedingungen korreliert ist (wie auch aus der Korrelationstabelle von Richerson & Kwei-Lin Lum zwischen Klimadaten und Primärproduktionsindex hervorgeht). Die Korrelation war wesentlich deutlicher als jene zwischen einem "Habitatsdiversitätsindex" (der nichtsdestoweniger einen starken Einfluß auf die Diversität hatte) und einem "Klimastabilitätsindex". Eine hohe Vielfalt an Pflanzenarten sollte - sowohl wegen der Regeln für die Zusammensetzung von Biozönosen (siehe voriges Kapitel), als auch wegen der damit zunehmenden Habitatvielfalt - eine hohe Vielfalt an Tierarten begünstigen.

Zu unterschiedlichen Schlüssen können Energieflußtheorie und Vorteilhaftigkeitstheorie allerdings unter Umständen bei der Erklärung der Diversität von Tierarten kommen. Während die Energieflußtheorie vorhersagen würde, daß die Diversität von Tiertaxa vor allem mit der vorhandenen Nahrungsenergie zusammenhängt, würde die Vorteilhaftigkeitstheorie darüberhinaus auch den direkten Einfluß von Klima- und anderen Variablen auf die Artenvielfalt berücksichtigen (z.B. den Einfluß kalter/ warmer Winter auf die Überlebenschancen von Schmetterlingarten). Auch hier ergibt sich das analytische Problem, die verschiedenen möglichen Einflußfaktoren zu trennen. Ein Beispiel für eine derartige Studie sind die Untersuchungen von Turner *et al.*, die mit Hilfe multivariater Regressionsrechnungen den Zusammenhang zwischen der Artenzahl von Schmetterlingen (Turner *et al.* 1987) und Vögeln (Turner *et al.* 1988) und bestimmten klimatischen und anderen möglichen Einflußgrößen untersuchten. 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. Die Untersuchungen erlauben aber keine Aussage darüber, ob das Klima direkt oder über den Umweg von mehr verfügbarer Nahrungsenergie (oder auf beiden Wegen) auf die Diversität wirkte. Es erscheint durchaus möglich, daß beide Faktoren wirksam sind.

Kritiker der Arten-Energietheorie argumentieren vor allem mit Gegenbeispielen. So beträgt etwa die NPP einer Salzmarsch etwa 36 $MJ/m^2.a$, während in Wüsten nur rund 1,2 $MJ/m^2.a$ 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). Ein weiteres berühmtes Gegenbeispiel ist das "Paradoxon der Anreicherung" (Rosenzweig 1971): Die künstliche Düngung von Biotopen führt häufig zu einem Verlust an Artenvielfalt. So zeigte ein Langzeitexperiment in Rothamsted (England), daß die Artenvielfalt von Wiesen geringer wurde, wenn diese gedüngt wurden. In dem Experiment, das seit 1856 läuft, wurden Wiesenflächen unterschiedlich behandelt. Auf den ungedüngten Kontrollflächen war die Artenvielfalt am höchsten. Ähnliche Phänomene wurden bei zahlreichen anderen Biotopen gefunden werden, so nimmt z.B. die Diversität von Flüssen, Seen, Lagunen und Meeresufern ab, wenn sie eutrophiert werden. (Begon *et al.* 1991).

Das "Paradoxon der Anreicherung" kann mit einer Theorie erklärt werden, die in den letzten Jahren von David Tilman entwickelt wurde. Er wendete ein mikroökonomisches Modell (ein System von Differenzialgleichungen) in der Pflanzenökologie an, 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. 4.6a), 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 4.6a). Sind zwei Arten A und B vorhanden, die sich in dem Verhältnis von R1 und R2 unterscheiden, das sie benötigen, so können zwei

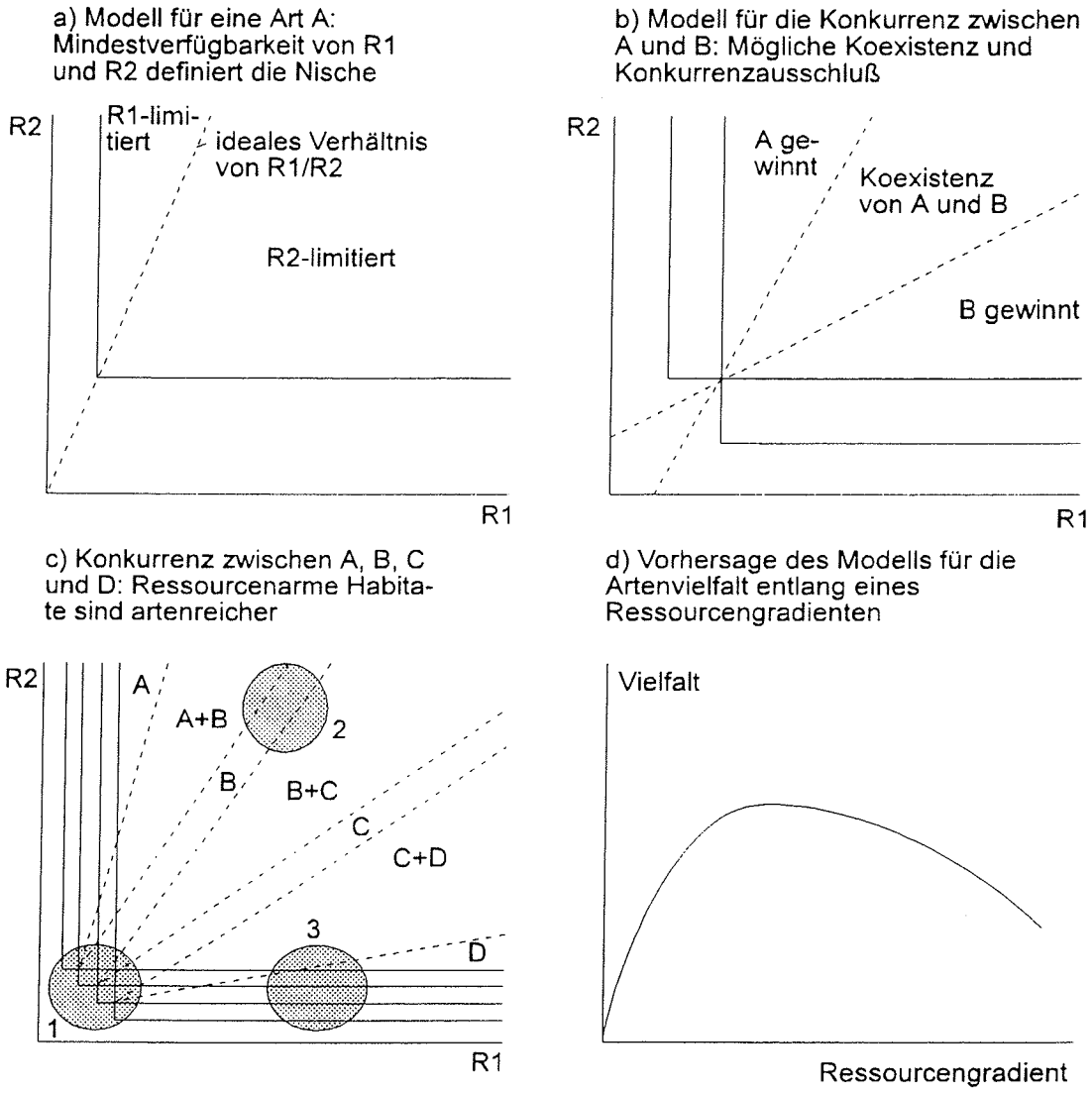
Fälle auftreten: Entweder das vorliegende Verhältnis der Ressourcen R1 und R2 ist so, daß eine Art einen klaren Konkurrenzvorteil hat (A oder B gewinnt), oder es ist eine Koexistenz von A und B möglich (Abbildung 4.6b). Dies läßt sich für viele Arten zeigen, deren optimales Verhältnis von R1 und R2 sich 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 4.6c) 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 4.6d).

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.

Bei einer Interpretation von Abbildung 4.6 ist weiters zu beachten, daß die Kreise (Variation der Ressourcenkonzentration) jeweils gleich groß sind, d.h. Tilman setzt voraus, daß die Ressourcenkonzentration in absoluten Zahlen jeweils gleich stark variiert. Das heißt, daß die Variation der Ressourcenkonzentration relativ zur Ressourcenkonzentration abnimmt, wenn die Ressourcenkonzentration selbst zunimmt (sonst müßten die Kreise weiter rechts oben größer sein wie der Kreis links unten). Die höhere Artenvielfalt bei geringen Ressourcenkonzentrationen erklärt sich genau aus diesem Effekt. Begon *et al.* (1991, S. 918) halten diese Annahme für "akzeptabel", allerdings nur unter bestimmten Umständen (immo-

bile Lebewesen, wie z.B. Pflanzen, nicht austauschbare Ressourcen). Empirische Untersuchungen zu dieser Annahme sind mir nicht bekannt.

Abbildung 4.6: Modell für Koexistenz und Konkurrenzausschluß in Habitaten entlang eines Ressourcengradienten für zwei Ressourcen (R1, R2)



Quelle: Eigene Darstellung, nach Tilman 1986

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 ressourcenarmen" Systeme in den gemäßigten Breiten zumindestens in bezug auf Tierarten artenreicher sein, was offenbar nicht der Fall ist. Es stellt daher meiner Ansicht nach ein Modell dar, das Variationen innerhalb eines großen Musters erklären kann, nicht aber das Muster selbst.

Andere Gegenbeispiele (hochproduktive aber artenarme Biotope wie z.B. Salzmarschen) können mit ihrer Unwirtlichkeit erklärt werden (also mit der "Vorteilhaftigkeitstheorie"). Artenarme, aber hochproduktive Biotope haben eines gemeinsam: Sie sind "inselhaft", insofern als in ihnen Umweltbedingungen herrschen, die es Arten von umliegenden Gebieten schwer machen, sie zu besiedeln, und sie sind entweder klein (im Verhältnis zu umliegenden Gebieten mit "normalen" Bedingungen) oder von ephemerer Existenz oder beides (Brown 1981, Brown 1991). So waren z.B. in den letzten mehreren hundert Millionen Jahren zwei Typen von aquatischen Lebensräumen dominant: Süßwasserlebensräume mit Salzgehalten zwischen 0 und 0,5% und Ozeane mit Salzgehalten zwischen 2 und 6%. Ästuare und hypersaline Seen stellen hingegen Sonderfälle dar, die nie einen Großteil der aquatischen Lebensräume ausgemacht haben. Auch wenn solche Lebensräume pro Flächen- und Volumseinheit hochproduktiv sind, ist eine hohe Diversität nicht zu erwarten. Solche Extremstandorte sind 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 (Brown 1981). Mit Hilfe derartiger Überlegungen definiert Brown (1991) "Vorteilhaftigkeit" folgendermaßen: Die Vorteilhaftigkeit von Umweltbedingungen für ein bestimmtes Taxon hängt ab von der Geschichte der Umwelten, in denen es gelebt hat, und von den evolutiven "constraints", also den Grundzügen des Bauplans im Hinblick auf Adaptabilität auf bestimmte Umweltbedingungen. Es erscheint erstens wenig wahrscheinlich, daß eine hohe Anzahl an Arten eines Taxons seltene und - im Vergleich zu den "Normalbedingungen" unübliche - Umwelten besiedeln sollte. Zweitens gibt es Umweltbedingungen, die das Überleben aufgrund basaler physiologischer Erfordernisse von Organismen schwierig gestalten. Auch in solchen Umwelten erscheint eine hohe Artenvielfalt unwahrscheinlich. Die Energieflußtheorie ist ein Spezialfall der zweiten Bedingung, da die Verfügbarkeit von Stoffwechselenergie zu den basalsten Überlebensnotwendigkeiten von Organismen zählt.

Ein weiteres Gegenbeispiel zur Energieflußtheorie sind Studien, in denen eine gegenläufige Beziehung wischen 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 m^3 Wasser, so ergeben dieselben Daten eine Bestätigung der Arten-Energietheorie (B r o w n 1981).

4.2.2.7 Zusammenfassung: Energiefluß und Artenvielfalt

Die Arten-Energieflußtheorie ein vielversprechender Ansatz zur Erklärung der Diversitätsmuster. Diese Möglichkeit wurde von G.E. H u t c h i n s o n (1959) vorgeschlagen, wurde jedoch später von "bottom-up"-Ansätzen verdrängt, die sich mehr mit biotischen Interaktionen beschäftigten und weniger mit "Kapazitätsregeln" der Umwelt für die Artenvielfalt in Abhängigkeit von physischen Variablen. Obwohl biotische Interaktionen für die Artenvielfalt zweifellos wichtig sind (insbesondere wird die Artenvielfalt durch das Konkurrenzausschlußprinzip begrenzt), können *primäre* Erklärungen für die weltweiten Muster der Artenvielfalt letztlich nur auf äußeren physischen Gradienten, nicht auf biologischen Interaktionen, beruhen (B r o w n 1981, B r o w n 1991, B e g o n *et al.* 1991).

Eine Theorie der Artenvielfalt muß zahlreiche wichtige Faktoren in Betracht ziehen. Prinzipiell können zwei Ansätze unterschieden werden, nämlich ein historischer und ein ökologischer. Beide stehen nicht unbedingt im Widerspruch zueinander. Ökologische Theorien erklären die Artenvielfalt eines Biotops als Gleichgewicht zwischen Prozessen die die Artenvielfalt erhöhen (Einwanderung, Artentstehung) und vermindern ([lokales] Aussterben). Die Energieflußtheorie kann als wichtiger Teil der "Vorteilhaftigkeitstheorie" verstanden werden, die eine hohe Artenvielfalt mit "günstigen Umweltbedingungen" erklärt. Konkret heißt das: Nach der Energieflußtheorie ist ein wesentlicher Aspekt von "günstigen Umweltbedingungen" ein hohes Potential für Primärproduktion für grüne Pflanzen und (damit verknüpft) eine große Menge biologisch verfügbarer Energie für Heterotrophe.

Die Verfügbarkeit von Stoffwechselenergie ist eine der grundlegendsten Voraussetzungen für das Überleben von Organismen. Das zentrale kausale Argument der Artenzahl-Energiefluß-Theorie läuft darauf hinaus, daß es aufgrund vieler verschiedener Umstände möglich ist, die vorhandene Energie umso feiner auf viele verschiedene Arten aufzuteilen, je mehr Energie verfügbar ist. Ein Erklärungsmu-

ster dafür sind die "Costs of Commonness": Mehrere Mechanismen können zu negativen Effekten führen, wenn die Populationsgröße ansteigt, z.B. mehr Parasitismus, Freßfeinde und Krankheiten. Entlang eines Gradienten ansteigender Produktivität werden die "Costs of Commonness" dazu führen, daß neue Arten hinzukommen, und nicht vorhandene Arten einen immer höheren Anteil der Ressourcen okkupieren. Ein zweites Erklärungsmuster beruht auf der minimalen Populationsdichte, die vorhanden sein muß, damit die Population nicht ausstirbt. In unproduktiven Umwelten können nur wenige Generalisten eine ausreichend hohe Populationsdichte erreichen. In produktiveren Umwelten werden diese von einer großen Anzahl an Spezialisten verdrängt, die die Ressourcen wesentlich effizienter ausnutzen können (B r o w n 1991). Dazu kommt, daß vermutlich in produktiveren Umwelten die Nahrungsketten länger sein können, zumindestens was Wirbeltiere betrifft (vgl. voriges Kapitel). Auch dies würde eine höhere Artenvielfalt zulassen.

In der Diskussion wurde gezeigt, daß verschiedene Gegenbeispiele, die häufig gegen die Energieflußtheorie angeführt werden, diese nicht grundsätzlich in Frage stellen, sondern entweder im Rahmen der "Vorteilhaftigkeitstheorie" oder durch andere Theorieansätze erklärt werden können. Diese werden jedoch nicht als prinzipiell gegensätzliche Theorien gesehen, sondern als Erklärungen für Variationen innerhalb eines großen Musters, die die große Bedeutung der Primärproduktion (bzw. von Faktoren, die diese bestimmen) für die Regulierung der Artenvielfalt nicht prinzipiell in Frage stellen. Das große Muster - also z.B. der Diversitätsgradient vom Äquator zu den Polen - wird von der Energieflußtheorie erklärt. Die Artenzahl-Energiefluß-Theorie behauptet also nicht, daß die Energieverfügbarkeit der einzige Faktor ist, der die Artenvielfalt bestimmt, aber sie wird als einer der wesentlichsten Faktoren gesehen. Vorzüge dieser Theorie sind:

- Sie bietet biologisch sinnvolle Erklärungsansätze für die Regulierung der Artenvielfalt,
- sie bietet eine primäre Erklärung in dem Sinn, daß sie die Artenvielfalt aus physischen Umweltgradienten erklärt,
- sie erlaubt die Entwicklung von testbaren Hypothesen, die eine Falsifizierung der Theorie möglich machen und
- sie setzt auf einer sehr allgemeinen Ebene an.

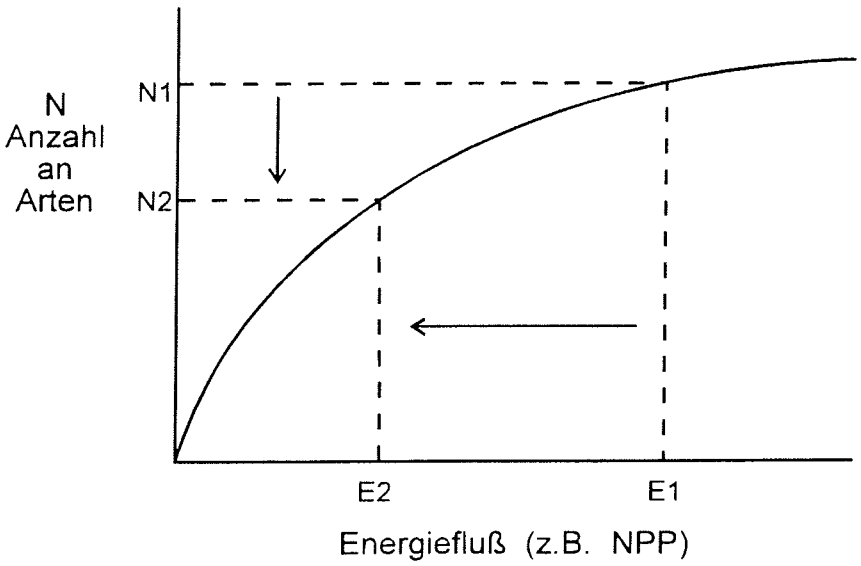
Eine Weiterentwicklung dieses Ansatzes ist daher bei der weiteren Forschung im Hinblick auf Biodiversität besonders erfolgversprechend. Ein Versuch, die Regu-

lierung der Biodiversität aus der Populationsdynamik der Arten eines Ökosystems erklären zu wollen (vgl. z.B. Barbault & Hochberg 1992), erscheint hingegen als wenig zielführende Forschungsstrategie.

4.3 NPP-Aneignung und Gefährdung der Artenvielfalt

D.H. Wright hat versucht, auf Grundlage der Artenzahl-Energieflußtheorie Aussagen über die Folgen der anthropogenen NPP-Aneignung zu machen (Wright 1987, Wright 1990). Die Überlegung ist: Wenn die Artenzahl von der verfügbaren Energie reguliert oder beeinflußt wird, dann sollte es möglich sein, aus der Reduktion des natürlichen Energieflusses auf die Gefährdung oder das Aussterben von Arten hochzurechnen. Angenommen, der Energiefluß wird von E1 auf E2 verringert, so sollte die Artenzahl von N1 auf N2 abnehmen (vgl. Abbildung 4.7).

Abbildung 4.7: Prinzipskizze einer Artenzahl-Energiekurve



Quelle: eigene Darstellung 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 4.4).

Tabelle 4.4.: Log-log-Regressionen zwischen Artenzahl und Energiefluß auf den Kontinenten

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

Anmerkung: NPP als 10^9t Trockensubstanz pro Jahr; Quelle: W r i g h t 1987, S. 295

Mit diesen Werten und einer sehr vorsichtigen Schätzung der NPP-Aneignung (nur 15% der weltweiten terrestrischen NPP) kam Wright 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. Nach dieser Hypothese würde also der Energiefluß auf Kontinenten die Artenvielfalt auch in evolutiver Zeit begrenzen. Eine Verringerung des Energieflusses würde aber nicht unbedingt zu einem niedrigeren Gleichgewichtswert in ökologischer Zeit führen. *Zweitens* könnte es sein, daß Artenzahl-Energie-Relationen, die aus globalen Regressionen gewonnen werden, die lokale Artenvernichtung überschätzen. Der Grund hierfür ist, daß Artenzahl-Arealkurven und Artenzahl-Energiekurven zwischen Arealen eines Kontinents im allgemeinen flacher sind als solche zwischen Inseln oder Kontinenten. *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. Der derzeitige Stand der Forschung erlaubt es allerdings nicht, konkrete Aussagen zum möglichen "time-lag" zwischen Energieflußverminderung und Artenaussterben zu machen.

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 (M a c A r t h u r & W i l s o n 1967, S. 10ff). In einem zweiten Artikel unter-

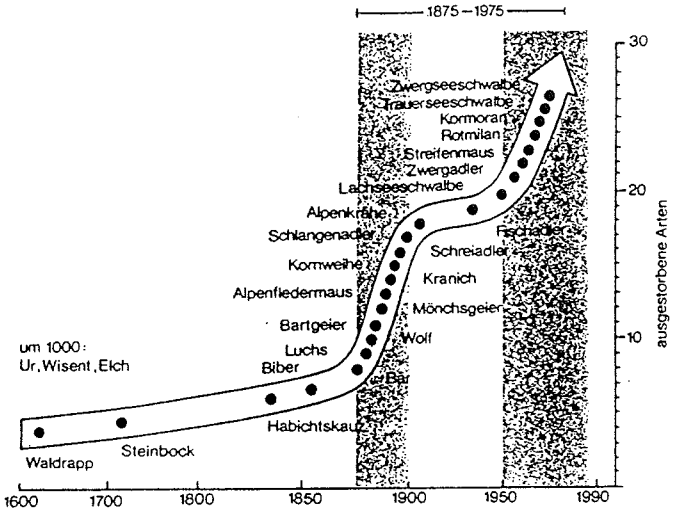
stellte W r i g h t (1990) daher einen Exponenten zwischen 0,1 und 0,2. Mit diesem Wert und der in Tabelle 4.2 wiedergegebenen NPP-Aneignung zwischen 20 und 30% prognostizierte Wright, daß derzeit 2,2 bis 6,9% der terrestrischen Arten gefährdet oder ausgestorben sein dürften - eine Größenordnung, die mit den tatsächlichen Werten ganz gut übereinstimmt. Diese Argumentation hat nichtsdestoweniger einige Schönheitsfehler:

- Die Ableitung des Exponenten (x=0,1 bis 0,2) ist wenig überzeugend und entspricht eher einer ad-hoc Hypothese als einer empirisch und theoretisch fundierten Ermittlung eines wichtigen Parameters.
- Der zeitliche Ablauf sowohl der NPP-Aneignung als auch des Artenverlusts gehen nicht in die Untersuchung ein, sondern es wird lediglich mit angenommenen Gleichgewichtswerten operiert.
- Bedenkt man, daß es außer den menschlichen Eingriffen in den ökologischen Energiefluß noch eine Reihe anderer menschlicher Eingriffe gibt, die zu Artenverlusten führen können (z.B. Eingriffe in den Wasserhaushalt, Eingriffe in die biogeochemischen Kreisläufe von Stickstoff, Phosphor etc., Emissionen von Luftschadstoffen, Pestizide etc.), so sollte die NPP-Aneignung eher zu geringe als zu hohe Artenverluste voraussagen.

Diese Probleme ergeben sich sowohl daraus, daß für die Regulierung der Artenvielfalt zahlreiche Faktoren verantwortlich zu machen sind, als auch aus dem derzeit noch ungenügenden Wissensstand in bezug auf die Arten-Energie-Theorie.

Diese Argumente lassen eine Anwendung derartiger Überlegungen auf Österreich beim derzeitigen Stand des Wissens problematisch erscheinen. Zwar ist der historische Verlauf der Artenverluste ungefähr bekannt (siehe Abbildung 4.8), die Entwicklung der menschlichen NPP-Aneignung im Zeitverlauf hingegen nicht.

Abbildung 4.8: Artenverluste an Säugetieren und Vögeln in Österreich 1600 bis 1975



Quelle: G e p p 1986, Grafik aus F i s c h e r -K o w a l s k i *et al.* 1988, S. 232

Die derzeitigen Daten über Gefährdung/Aussterben von Arten (Tabelle 4.5) und ANPP-Aneignung in Österreich passen sehr gut mit Überlegungen wie denen von Wright zusammen: Im Minimalfall (40% ANPP-Aneignung, Exponent 0,1) sollten 5% der Arten gefährdet oder ausgestorben sein, im Maximalfall (50% ANPP-Aneignung, Exponent 0,2) 12,9%. 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). Dennoch erscheint es problematisch, daraus ohne weiteres eine Bestätigung der Theorie ableiten zu wollen, insbesondere angesichts der mangelnden Daten über den Zeitverlauf der beiden Prozesse.

Tabelle 4.5.: Gefährdung und Artenaussterben in Österreich in absoluten Zahlen (N) und % der ursprünglich vorhandenen Arten

		ausgest. od. verschollen	vom Aussterben 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[1]	0	4	8	0
	%	7,1-14,3	0,0	28,6	57,1	0,0

[1] bei einer Art (*Emys orbiculans*, Sumpfschildkröte) ist der Bestand nur durch ständigen Nachbesatz gesichert
Quellen: Bittermann 1990, Bittermann 1991, Bittermann 1992

Die hohe Anzahl der gefährdeten oder ausgestorbenen[10] 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 ist eine Vorhersage der Arten-Energietheorie.

Dennoch ist aufgrund der geschilderten Überlegungen beim derzeitigen Stand des Wissens nur der Schluß zulässig, daß die vorhandenen Daten nicht im Widerspruch zur Arten-Energie-Theorie stehen. Eine rein zufällige Korrelation kann keineswegs ausgeschlossen werden. Es ist sogar möglich, ein Gegenbeispiel zu dieser Theorie anzuführen, das zumindestens zusätzliche Erklärungen nötig macht. 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.). In theoretischen Begriffen ausgedrückt:

[10] Potentiell gefährdet, gefährdet, stark gefährdet, vom Aussterben bedroht oder ausgestorben.

Durch die Schaffung einer kleinräumig strukturierten Kulturlandschaft erhöhte der Mensch die β-Diversität und ermöglichte damit eine höhere Artenvielfalt - zumindestens was Pflanzenarten betrifft. 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 Schaffung 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 Seggetal- und 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.

5. Schlußfolgerungen

Im Sinn der Thermodynamik werden Ökosysteme heute als Systeme fern vom Gleichgewicht betrachtet. Ein permanenter Energiefluß (Sonnenenergie → Bruttoprimärproduktion → Nettoprimärproduktion → Konsumenten- und Detritusnahrungskette → Abstrahlung in langwelliger Form) hält die Materialflüsse der biologisch wichtigen chemischen Elemente innerhalb der Biozönose aufrecht. Die Aufrechterhaltung eines ausreichenden Energieflusses, der die thermodynamischen Ungleichgewichte ermöglicht, auf denen das Leben beruht, ist das zentrale Überlebenskriterium für alle Organismen. Einer der wichtigsten Maßzahlen für diesen Energiefluß ist die Nettoprimärproduktion (NPP): Sie entspricht der von den grünen Pflanzen in einer Region pro Jahr in biologisch nutzbarer Form gewonnenen Energiemenge und ist somit die energetische Basis aller heterotrophen Organismen.

Die menschlichen Eingriffe in den natürlichen Energiefluß der Ökosysteme in Österreich sind beachtlich. Die NPP der hypothetischen natürlichen Vegetation Österreichs wurde in der vorliegenden Arbeit auf 1.501 PJ oberirdisch und 2.712 PJ gesamt geschätzt. Aufgrund menschlicher Aktivitäten wie Bodenversiegelung, Land- und Forstwirtschaft ist die NPP der aktuellen Vegetation geringer und beträgt 1.396 PJ oberirdisch bzw. 2.354 PJ insgesamt. Von dieser Menge werden 512 PJ geerntet und stehen somit für ökosystemare Prozesse nicht oder zumindestens nicht in ihrer ursprünglichen Form zur Verfügung. Damit beträgt die NPP-Aneignung etwa 41% bezogen auf die oberirdische und 32% bezogen auf die gesamte NPP. Nach den vorliegenden Berechnungen stehen daher in Österreich nur mehr etwa 884 PJ an oberirdischer bzw. 1.843 PJ an gesamter NPP für natürliche Prozesse in Ökosystemen zur Verfügung. Die menschliche NPP-Aneignung in Österreich liegt am oberen Ende der Schätzungen für die durchschnittliche globale NPP-Aneignung auf den Kontinenten.

Indem der Mensch einen beträchtlichen Prozentsatz der biologisch verfügbaren Energie (weltweit rund 20-40%, in Österreich etwa 41% der oberirdischen NPP (ANPP) bzw. etwa 32% der NPP) erntet, kontrolliert oder gar nicht erst entstehen läßt, greift er massiv in den ökologischen Energiefluß ein. Er tritt damit in Konkurrenz zu allen anderen heterotrophen Lebewesen (deren energetische Basis dadurch entsprechend geschmälert wird). Dieser Eingriff läuft auf eine Umgestaltung der Biosphäre hinaus, deren mögliche Folgen beim derzeitigen Stand der

Forschung noch nicht wirklich klar sind. Es gibt gute Argumente für die Annahme, daß dieser Eingriff signifikante Auswirkungen auf die Struktur der Biozönosen und die Artenvielfalt haben kann.

Die potentielle NPP (weltweit rund 2.800 EJ, in Österreich etwa 1.500 PJ oberirdisch) ist vom Menschen kaum wesentlich vermehrbar. Viele Ackerbauformen haben eine geringere Primärproduktion als die ursprünglich an ihrer Stelle befindlichen Biotope. Die Funktion des Ackerbaus besteht weniger in einer Steigerung der biologischen Produktion, sondern vor allem darin, die entstehende biologische Energie für den Menschen besser nutzbar zu machen als sie das in natürlichen Ökosystemen ist. Eine Ausnahme bildet dabei die Bewässerung von Gebieten, die aufgrund geringer Niederschläge unproduktiv sind. Trotzdem deutet alles darauf hin, daß der Mensch durch die Abholzung von Wäldern, die Förderung von Verkarstung, Wüstenbildung etc. und die Überbauung von produktivem Land die weltweite aktuelle NPP (d.h. vor Ernte) im Vergleich zur potentiellen NPP bereits merklich verringert hat (Vitousek *et al.* 1986, Wright 1990). Dies gilt umsomehr für Österreich, wo die Produktivität der hypothetischen natürlichen Vegetation kaum durch Wassermangel begrenzt wird und die Möglichkeiten zur Steigerung der gesamten Produktivität durch Ackerbau begrenzt sind.

Der Wirtschaftswissenschaftler Herman Daly (1992) faßt die menschliche NPP-Aneignung als ein Maß für die Größe des sozio-ökonomischen Systems im Verhältnis zu seiner natürlichen Umwelt auf. Wenn die prozentuelle Aneignung der terrestrischen NPP als Maßstab dafür genommen wird, wie voll die Erde mit Menschen und ihrem Mobiliar ist, dann ist die Welt bereits zu 20-40% „voll", weil sich die Menschheit - direkt oder indirekt - weltweit rund 20-40% der terrestrischen NPP aneignet. Die Menschheit steht daher an einem Wendepunkt vom Wirtschaften in einer leeren Welt zum Wirtschaften in einer vollen Welt, an dem die Verfügbarkeit von NPP und die Grenzen ihrer Nutzung eine entscheidende und unverrückbare Grenze des Wachstums ist. Die NPP bzw. ihre Aneignung wird somit zu einer wichtigen neuen Dimension in der Diskussion über eine ökologisch nachhaltige Entwicklung („sustainable development"). Dies gilt umso mehr, als eine Verstärkung der Biomassenutzung mit dem Ziel der Substitution anderer, ökologisch bedenklicher Ressourcen (z.B. fossile Energieträger) vielfach als Bestandteil von Strategien für eine umweltverträglichere Entwicklung gesehen wird.

Die hier vorgetragenen Argumente lassen den Schluß zu, daß diese Substitutionspolitik ökologische Risken (z.B. Artenverluste) mit sich bringen kann bzw. diese ohnehin schon vorhandenen Risken weiter verstärken kann. Mit Sicherheit kann man den Schluß ziehen, daß Biomasse keine mengenmäßig unbegrenzte Ressource ist, sondern die Grenzen eng gesteckt sind.

Die Frage nach einem Schwellenwert für eine „nachhaltig ökologisch verträgliche NPP-Aneignung" ist aus vielen Gründen schwierig und beim Stand des Wissens nicht beantwortbar. Eine wesentliche - aber keineswegs die einzige - offene Frage in diesem Zusammenhang ist jene des möglichen Zusammenhangs zwischen Energiefluß und Artenvielfalt bzw. umgekehrt zwischen anthropogener Reduktion des Energieflusses und Artengefährdung (Artenzahl-Energiefluß-Theorie). Diese Theorie, die in Kapitel 4 ausführlich diskutiert wurde, sagt voraus, daß eine Verringerung des Energieflusses zu zunehmenden Artenverlusten führt. Dieses Risiko besteht nicht nur im Fall einer gezielten Umgestaltung oder Vernichtung von Biotopen (wie z.B. bei der Bodenversiegelung), sondern auch bei einer Biomasseentnahme aus vergleichsweise wenig beeinflußten Ökosystemen (z.B. der Forstwirtschaft). Die gezielte, ständige Entnahme bestimmter, energiereicher Teile eines Ökosystems - im Fall des Waldes vor allem stehendes Totholz und umgefallene Baumstämme - kann zu Artengefährdung führen. Absterbendes und totes Holz ist einer der wichtigsten Lebensräume für tierische Kleinlebewesen. Darüber hinaus ist Totholz wichtig für den Energiehaushalt aquatischer Lebensräume und es 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 4.000 Großpilzarten gelten in der Bundesrepublik Deutschland 1.037 als gefährdet. Auch andere totholzspezialisierte Arten sind in ihrem Bestand gefährdet (Plachter 1991).

Andererseits gibt es zur Artenzahl-Energiefluß-Theorie auch Gegenbeispiele, wie z.B. das Ansteigen der Artenzahl in extensiv bewirtschafteten Kulturlandschaften infolge erhöhter Habitatvielfalt. Aus diesen Argumenten kann der Schluß gezogen werden, daß über das Zusammenspiel zwischen NPP-Aneignung und anderen möglichen Einflußfaktoren auf die Biodiversität noch sehr wenig bekannt ist. Die Artenzahl-Energiefluß-Theorie erscheint somit als wichtiger Theorieansatz zur Erklärung von Biodiversitätsmustern; weitere Forschung erscheint insbesondere hinsichtlich der folgenden Fragen sinnvoll:

1. Die systemökologischen Auswirkungen einer Verminderung des Energieflusses sind nur unzureichend geklärt. Insbesondere ist noch wenig über die Form von Artenzahl-Energieflußkurven und über den zeitlichen Verlauf von NPP-Aneignung bzw. ihrer Beziehung zum Artensterben bekannt.
2. Die Bedeutung der NPP-Aneignung als Ursache des Artensterbens im Verhältnis zu anderen Ursachen des Artensterbens ist nicht geklärt.
3. Das Zusammenspiel mit anderen Faktoren, die mit NPP-Aneignung einhergehen (z.B. Erhöhung der Habitatvielfalt) ist unklar.

Selbst wenn diese Fragen geklärt wären, stellt sich die Frage, welche Verminderung der Biodiversität für die Festsetzung eines Schwellenwertes der NPP-Aneignung als „akzeptabel" bewertet wird. Darüber hinaus stellt sich die Frage, ob nicht die menschliche Störung des Energieflusses per se begrenzt werden sollte, unabhängig von möglichen Auswirkungen auf die Artenvielfalt. Dies gilt insbesonders aus Gründen der Risikovermeidung angesichts der bestehenden offenen Fragen.

Zusammenfassend scheinen folgende Schlußfolgerungen gerechtfertigt: Die NPP-Aneignung geht mit einer massiven menschlichen Umgestaltung von Ökosystemen einher, die ab einer bestimmten NPP-Abschöpfung pro Flächeneinheit als Ersatz des natürlichen Biotops durch ein künstliches gewertet werden kann. Dieser Sachverhalt rechtfertigt es, die NPP-Aneignung als Indikator für raumbezogene Eingriffe des Menschen in die Natur zu werten. Ob die NPP-Aneignung eine Ursache der in Österreich zu beobachtenden Artenverluste ist, oder ob sie nur mit den Prozessen korreliert, die zu diesen Artenverlusten führen, kann beim Stand des Wissens nicht beantwortet werden. Die vorhandenen Daten stehen zumindestens nicht im Widerspruch zur Artenzahl-Energiefluß-Theorie. Sollte diese in der Zukunft bestätigt werden können, so wäre es möglich, aus Daten zur NPP-Aneignung auch quantitative Aussagen über die Gefährdung von Arten abzuleiten. Umgekehrt ist es denkbar, anhand der in dieser Arbeit vorgelegten regionalen Daten zur NPP-Aneignung empirische Untersuchungen zur Artenzahl-Energiefluß-Theorie durchzuführen, die im Hinblick auf Fragen der Regulierung der Biodiversität Aussagen von generellem ökologischem Interesse erbringen könnten.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit war nur möglich durch die Unterstützung zahlreicher Personen, denen ich an dieser Stelle herzlich danken möchte. Mein besonderer Dank gilt Dr. H. Beissmann (Österr. Akademie der Wissenschaften), Dr. W. Bittermann (ÖSTAT), Univ. Prof. Dr. K. Burian (Univ. Wien), Mag. H. Dörfler (ÖSTAT), Mag. A. Dörflinger (Univ. Wien), Univ. Doz. Dr. M. Fischer-Kowalski (IFF-Wien), Dipl.-Ing. Göltl (ÖSTAT), Univ. Prof. Dr. W. Großmann (Univ. Wien), Ing. B. Hammer (Ökologie-Institut, Wien), Dipl.-Ing. W. Hüttler (IFF-Wien), Dr. W. Loibl (ÖFZS), Mag. H. Payer (IFF-Wien), Mag. H. Schandl (IFF-Wien), Mag. A. Steurer (IFF-Wien / EUROSTAT), Univ. Doz. Dr. H. Wetscherek (Univ. f. Bodenkultur, Wien) und H. Zangerl-Weisz (IFF-Wien).

Literatur

Ajtay, G.L.; Ketner, P.; Duvigneaud, P. (1979): Terrestrial Primary Production and Phytomass. In: Bolin, B. *et al.*: The Global Carbon Cycle. *a.a.O.*, 129-182

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

Art, H.W. & Marks, P.L. (1971): A Summary Table of Biomass and Net Annual Primary Production in Forest Ecosystems of the World. In: *Forest Biomass Studies,* Sec. 25: Growth and Yield, 15th Intern. Union Forest Res. Organ. Cong., 1971, 3-32, zitiert aus: Lieth, H. (1978): Patterns of Primary Production in the Biosphere, a.a.O., 177-192

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).

Bauch, H.; Donaubauer, E.; Halbwachs, G.; Johann, E.; Maurer, L.; Türk, R.; Zukrigl, K. (1989): Umweltbericht Vegetation. Österreichisches Bundesinstitut für Gesundheitswesen: Wien.

Bazilevich, N.I.; Drozov, A.V.; Rodin, L.E. (1971): World forest productivity, its basic regularities and relationship with climatic factors. In: Duvigneaud, P.: Productivity of forest ecosystems. a.a.O., 345-353

Beadle, C.L. (1993): Growth analysis. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhàr-Nordenkampf, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds.): Photosynthesis and Production in a Changing Environment. a.a.O., 36-46

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

Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser: Basel, Boston, Berlin.

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

Bittermann, W. (1990): Naturvorratsrechnung: Boden. Grundlagen für die Erfassung der Landschaft und ihrer Nutzung im Rahmen der Naturvorratsrechnungen. *Statistische Nachrichten* 45. Jahrgang, (Neue Folge), Heft 8, 543-549

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. *Statistische Nachrichten* 46. Jahrgang, Heft 1, 69-72

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

BMLF (1993a): Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft: Österreichischer Waldbericht 1992, Jahresbericht über die Forstwirtschaft mit Bericht an den Nationalrat gemäß §16 Abs. 6 Forstgesetz 1975, Eigenverlag: Wien.

Bolin, B.; Degens, E.T.; Kempe, S.; Ketner, P. (1979): The Global Carbon Cycle. SCOPE 13, J. Wiley & Sons: Chichester, New York, Brisbane, Toronto.

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

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

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

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. (1991): Species Diversity. In: Myers, A.A. & Giller, P.S.: Analytical Biogeography. a.a.O., 57-89

Butzer, K.W. (1984): Archaeology as human ecology. Cambridge University Press. Cambridge (2nd edition).

Caldwell, M. (1975): Primary production of grazing lands. In: Cooper, H.P. (Ed.): Photosynthesis and productivity in different environments, a.a.O., 41-73

Cannell, M.G.R. (1982): World Forest Biomass and Primary Production Data. Academic Press: London.

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

Cernuska, A. (1975): Standörtliche Variabilität in Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* (Sonderdruck), Wien, 9-21

Cernuska, A. (1989): Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide (Caricetum curvulae) in 2.300 m in den Hohen Tauern. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Struktur und Funktion von Graslandökosystemen in den Hohen Tauern. a.a.O., 397-403

Cernuska, A.; Pipp, E.; Jussel, U. (1989): Energiegehalt der pflanzlichen Substanz von Graslandökosystemen zwischen 1085 und 2528 m NN in den Hohen Tauern. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Struktur und Funktion von Graslandökosystemen in den Hohen Tauern. a.a.O., 497-513

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

Cooper, H.P. (Ed., 1975): Photosynthesis and productivity in different environments. International Biological Programme 3, Cambridge University Press: Cambridge, London, New York, Melbourne.

Coupland, R.T.; Willard, J.R.; Ripley, E.A.; Randell, R.L. (1975): The Matador Project. In: Cameron, R.W.M. & Billingsley, L.W. (Eds.): Energy Flow - its Biological Dimensions. A Sumary of the IBP in Canada 1964-1974. Royal Society of Canada: Ottawa.

Cox, G.W. & Waithaka, J.M. (1989): Estimating aboveground net production and grazing harvest by wildlife on tropical grassland range. *Oikos* Vol. 54 (1), 60-66

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

Daly, H.E. (1992): Vom Wirtschaften in einer leeren Welt zum Wirtschaften in einer vollen Welt. Wir haben einen historischen Wendepunkt in der Wirtschaftsentwicklung erreicht. In: Goodland, R.; Daly, H.E.; Serafy, S.E.; Droste, B.: a.a.O., 29-40

Delvaux, J. (1971): Des tables de production aux bilans énergétiques. Duvigneaud, P.: Productivity of forest ecosystems, a.a.O., 177-183.

Desoye, H. (1986): Die territorialen Grundlagen für die österreichische Bundesstatistik. *Österreichische Zeitschrift für Statistik und Informatik*, 15. Jg., Heft 4, 240-270.

DG XI (1992): Directory General XI of the Commission of the European Communities: Corine Land Cover. A European Community project, presented in the framework of the International Space Year. o.O.

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

Dissemond, H. (1994): Strohaufkommen in Österreich. Erhebung und Analyse des Überschußstrohaufkommens und seiner Eignung für die energetische Nutzung (Projektleitung: A. Zaussinger). Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung: Wien.

DLG (1991): Deutsche Landwirtschaftsgesellschaft: DLG-Futterwerttabellen für Wiederkäuer. DLG-Verlag: Frankfurt am Main.

Duvigneaud, P. & Denaeyer-De-Smet, S. (1970): Biological Cycling of Minerals in Temperate Decidous Forests. In: Reichle, D.E. (Ed.): Analysis of Temperate Forest Ecosystems. a.a.O., 199-225

Duvigneaud, P. & Denaeyer-De-Smet, S. (1975): Mineral Cycling in Terrestrial Ecosystems. In: Reichle, D.E.; Franklin, J.F.; Goodall, D.W. (Eds.): Productivity of World Ecosystems. a.a.O., 133-154

Duvigneaud, P. & Kestemont, P. (1977): Productivité biologique en Belgique. Traveaux de la Section belge du Programme Biologique International. Editions Duculot: Paris-Gembloux.

Duvigneaud, P. (1971): Productivity of forest ecosystems. Proceedings of the Brussels Symposium, 27-31.10.69, Unesco: Paris.

Duvigneaud, P.; Denayer-De-Smet, S.; Kestemont, P. (1977b): Productivité primaire de forêts belges de types variés. In: Duvigneaud, P. & Kestemont, P.: Productivité biologique en Belgique. a.a.O. 489-500

Duvigneaud, P.; Kestemont, P.; Ambroes, P. (1971): Productivité primaire des forêts tempérées d'essences feuilles cadulcifoliés en Europe occidentale. In: Duvigneaud, P.: Productivity of forest ecosystems. a.a.O., 259-270

Duvigneaud, P.; Kestemont, P.; Timperman, J.; Moniquet, J.C. (1977a): La hêtraie ardennaise à *festuca altissima* à Mirwart - biomasse et productivité primaire. In: Duvigneaud, P. & Kestemont, P.: Productivité biologique en Belgique. a.a.O. 107-154

Edmonds, R.L. (1982b): Introduction. In: Edmonds, R.L.: Analysis of Coniferous Forest Ecosystems in the Western United States. a.a.O., 1-27

Edmonds, R.L. (Ed., 1982a): Analysis of Coniferous Forest Ecosystems in the Western United States. Hutchinson Ross Publishing Company: Stroudsbourg, Pennsylvania.

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

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

Erwin, T.L. (1988): The Tropical Forest Canopy: The Heart of Biotic Diversity. In: Wilson, E.O.: Biodiversity. a.a.O., 123-129

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.

Fischer-Kowalski, M.; Bruckmoser, M.; Bruckner, W.; Federspiel, K.; Knoflacher, M.; Lackner, C.; Mitterböck, F.; Weiss, H. (1988): Öko-Bilanz Österreich: Zustand, Entwicklungen, Strategien. Falter/Kiepenheuer & Witsch: Wien/Köln.

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.; Payer, H. (1994): A plethora of paradigms: Outlining an information system on physical exchanges between the economy and nature. In: Ayres, R.U. & Simonis, U.E.: Industrial Metabolism: Restructuring for Sustainable Development. United Nations University Press: Tokyo, New York, Paris, 337-360

Forstliche Bundesversuchsanstalt (1993): Österreichische Forstinventur 1986/90. Forstliche Bundesversuchsanstalt: Wien.

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

Friesecke, H. (1984): Handbuch der praktischen Fütterung von Rind, Schaf, Pferd, Schwein, Geflügel und Süßwasserfischen. BLV-Verlagsgesellschaft / DLG-Verlag / Landwirtschaftlicher Verlag / Grafino-Verlag/Wirz: München, Stuttgart, Münster-Hiltrup, Wien, Bern.

Gepp. J. (1986): Gefährdete Vielfalt. In: Katzmann, W. & Schrom, H. (Hg.): Umweltreport Österreich. Kremayr & Scheriau: Wien, S. 212-227

Gerhold, S. (1992): Stoffstromrechnung: Holzbilanz 1955 bis 1991. *Statistische Nachrichten* Nr. 8/1992, 47. Jahrgang (Neue Folge), S. 651-656

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

Golley, F.B. (1961): Energy Values of Ecological Materials. *Ecology* 42(3), 581-584, zitiert aus Lieth, H. (1978): Patterns of Primary Production in the Biosphere, a.a.O., 151-154

Goodland, R.; Daly, H.E.; Serafy, S.E.; Droste, B. (Hg., 1992): Nach dem Brundtland-Bericht: Umweltverträgliche wirtschaftliche Entwicklung. Deutsches Nationalkomitee für das UNESCO-Programm „Der Mensch und die Biosphäre" (MAB) und Deutsche UNESCO-Kommission. Bonn.

Gore, A. (1992): Wege zum Gleichgewicht. Ein Marshallplan für die Erde. S. Fischer: Frankfurt / Main.

Grabherr, G. (1987): Produktion und Produktionsstrategien im Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) der Silikatalpen und ihre Bedeutung für die Bestandesstruktur. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programms, Band 10 (Schriftleitung: Patzelt, G.), Universitätsverlag Wagner: Innsbruck, 233-241

Greif, F. (1989): Geomorphometrische Studien in den Hohen Tauern. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programms, Band 13 (Schriftleitung: Cernuska, A.), Universitätsverlag Wagner: Innsbruck, 9-32

Groier, M. (1993): Bergraum in Bewegung. Almwirtschaft und Tourismus - Chancen und Risiken. Bundesanstalt für Bergbauernfragen, Forschungsbericht Nr. 31, Eigenverlag: Wien.

Haberl, H. (1994): Menschliche Eingriffe in den natürlichen Energiefluß. In: Kosz, M.: Action Plan Sustainable Austria: Auf dem Weg zu einer nachhaltigen Entwicklung in Österreich. Studie von Friends of the Earth Österreich, Nestelbach / Wien, 131-145

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

Hall, D.O. & Scurlock, J.M.O. (1993): Biomass production and data. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhàr-Nordenkampf, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds.): Photosynthesis and Production in a Changing Environment. a.a.O., 425-444

Hall, D.O.; Rosillo-Calle, F.; Williams, R.H.; Woods, J. (1993b): Biomass for Energy: Supply Prospects. In: Johansson, T.B.; Kelly, H.; Reddy, A.K.N.; Williams, R.H. (Eds.): Renewable Energy. Sources for Fuels and Electricity. Island Press: Washington DC., 593-651

Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhàr-Nordenkampf, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds., 1993a): Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A field and laboratory manual. Chapman & Hall: London.

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

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

Hohenecker, J. (1980): Ernährungswirtschaftsplanung für Krisenzeiten in Österreich. Vierter Teilbericht: Futtermittelbilanzen für Österreich - Schema und Berechnungen für die Wirtschaftsjahre 1972/73 bis 1976/77. Institut für Landwirtschaftliche Betriebswirtschaft und Ernährungswirtschaft, Universität für Bodenkultur: Wien.

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

Hutchinson, G.E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93, 145-159

Jarvis, P.G. & Leverenz, J.W. (1983): Productivity of Temperate, Decidous and Evergreen Forests. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. (Eds): Physiological Plant Ecology IV, Ecosystem Processes: Mineral Cycling, Productivity and Man's Influence. *Encyclopedia of Pland Physiology*, New Series Vol. 12D, 233-280

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

Jonas, A.; Görtler, F.; Schuster, K. (1990): Holz und Energie. Beratungs- und Informationsbroschüre der Nö. Landes-Landwirtschaftskammer. 5. Auflage, Eigenverlag: Wien.

Kestemont, P. (1977): Biomasse et productivité primaire de la Douglasière à Mirwart - Plantation de *Pseudotsuga menziesii*. In: Duvigneaud, P. & Kestemont, P.: Productivité biologique en Belgique. a..a.O., 177-189

Kira, R. (1975): Primary production of forests. In: Cooper, J.P. (Ed.): Photosynthesis and productivity in different environments. a.a.O., 5-40

Klug-Pümpel, B. (1978): Phytomasse und Primärproduktion von unterschiedlich bewirtschafteten Almflächen im Gasteiner Tal. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröffentlichungen des österreichischen MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, Band 2, (Schriftleitung: A. Cernuska), Universitätsverlag Wagner: Innsbruck, 123-142

Klug-Pümpel, B. (1989): Phytomasse und Nettoproduktion naturnaher und anthropogen beeinflußter alpiner Pflanzengesellschaften in den Hohen Tauern. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern, a.a.O., 331-355

Körner, C. (1989): Der Flächenanteil unterschiedlicher Vegetationseinheiten in den Hohen Tauern: Eine quantitative Analyse großmaßstäblicher Vegetationskartierungen in den Ostalpen. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern, a.a.O. 33-48

Kumpfmüller, M.; Kux, S.; Micko, R. (1989): Umweltbericht Landschaft. Österreichisches Bundesinstitut für Gesundheitswesen: Wien.

Larcher, W. (1975): Produktionsökologie alpiner Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Sonderdruck), Wien, 3-7

Lerch, G. (1980): Pflanzenökologie, Teil II, Zur Ökologie von Stoffproduktion und Ertragsbildung. Wissenschaftliche Taschenbücher, Band 263, Akademie-Verlag: Berlin.

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

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. (1975a): Modeling the Primary Productivity of the World. In: Lieth, H. & Whittaker, R.H. (1975): Primary Productivity of the Biosphere. a.a.O., 237-264

Lieth, H. (1975b): Primary Production of the Major Vegetation Units of the World. In: Lieth, H. & Whittaker, R.H.: Primary Productivity of the Biosphere. a.a.O., 203-215

Lieth, H. (1978b): Methods of Measuring Primary Productivity. In: Lieth, H. (Ed.): Patterns of Primary Production in the Biosphere. a.a.O., 83-96.

Lieth, H. (Ed., 1978a): Patterns of Primary Production in the Biosphere. Benchmark Papers in Ecology 8, Dowden, Hutchinson & Ross: Stroudsburg.

Long, J.N. (1982): Productivity of Western Coniferous Forests. In: Edmonds, R.L.: Analysis of Coniferous Forest Ecosystems in the Western United States. a.a.O., 89-125

Long, S.P.; Jones, M.B.; Roberts, M.J. (Eds., 1992): Primary Productivity of Grass Ecosystems of the Tropics and Sub-tropics. Chapman & Hall: London.

Loomis, R.S. & Gerakis, P.A. (1975): Productivity of agricultural ecosystems. In: Cooper, H.P. (Ed.): Photosynthesis and productivity in different environments. a.a.O., 145-172

Loomis, R.S. (1983): Productivity of Agricultural Systems. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. (Eds): Physiological Plant Ecology IV, Ecosystem Processes: Mineral Cycling, Productivity and Man's Influence. *Encyclopedia of Pland Physiology*, New Series Vol. 12D, 151-172

Lowrance, R.; Stinner, B.R.; House, G.J. (Eds., 1984): Agricultural Ecosystems: Unifying Concepts. Wiley: New York.

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

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

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

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

Mayer, H.; Eckhart, G.; Nather, J.; Rachoy, W.; Zukrigl, K. (1971): Die Waldgebiete und Wuchsbezirke Österreichs. *Cbl. ges. Forstwesen* Vol. 88, No. 3, 120-164

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

Meadows, D.; Meadows, D.; Randers, J. (1992): Die neuen Grenzen des Wachstums. Die Lage der Menschheit: Bedrohung und Zukunftschancen. Deutsche Verlags-Anstalt: Stuttgart.

Melillo, J.M. & Gosz, J.R. (1983): Interactions of Biogeochemical Cycles in Forest Ecosystems. In: Bolin, B. & Cook (Eds.): The Major Biogeochemical Cycles and Their Interactions. SCOPE 21, John Wiley & Sons: Chichester, 177-222

Milner, C. & Hughes, R.E. (1968): Methods for the Measurement of the Primary Production of Grassland. *IBP-Handbook 6*, Blackwell: London, Edinburgh.

Mitchell, R. (1984): The Ecological Basis for Comparative Primary Production. In: Lowrance, R.; Stinner, B.R.; House, G.J. (Eds.): Agricultural Ecosystems: Unifying Concepts. a.a.O., 13-53

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

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

Moser, W.; Brzoska, W.; Zachhuber, K., Larcher, W. (1977): Ergebnisse des IBP-Projekts "Hoher Nebelkogel 3184m". *Sitzungsberichte der Österr. Akademie der Wissenschaften*, Mathemat.-naturw. Kl., Abt. I, 186 Bd, 6.-10. Heft, 386-419

Myers, A.A. & Giller, P.S. (Eds.; 1991): Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions. Chapman & Hall: London. (3rd. Edition).

Myers, N. (1988): Tropical Forests and Their Species: Going, Going ...? In: Wilson, E.O.: Biodiversity. a.a.O., 28-35

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

Nadelhoffer, K.J.; Aber, J.D.; Melillo, J.M. (1985): Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: A new hypothesis. *Ecology* Vol. 66(4), 1377-1390

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

Newbould, P.J. (1967): Methods for estimating the Primary Production of Forests. *IBP Handbook No. 2,* Blackwell: Oxford, Edinburg.

Nossek, E.; Jonas, A.; Schörghuber, F. (o.J.): Holz heizen. Ein Energieschwerpunkt des Landes Niederösterreich. Amt der Nö. Landesregierung, Geschäftsstelle für Energiewirtschaft, Eigenverlag: Wien.

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.

Olson, J.S. (1975): Productivity of Forest Ecosystems. In: Reichle, D.E.; Franklin, J.E.; Goodall, D.W. (Eds.): Productivity of World Ecosystems. a.a.O., 33-43

Olson, J.S.; Watts, J.A.; Allison, L.J. (1983): Carbon in Live Vegetation of Major World Ecosystems. ORNL-5862, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.

ÖSTAT (1992a): Österreichisches Statistisches Zentralamt: Ergebnisse der landwirtschaftlichen Statistik im Jahre 1991. *Beiträge zur österreichischen Statistik 1062*, Eigenverlag: Wien.

ÖSTAT (1992b): Österreichisches Statistisches Zentralamt: Ökobilanz Wald, Ausgabe 1992. *Beiträge zur österreichischen Statistik* 1069, Eigenverlag: Wien.

ÖSTAT (1993): Österreichisches Statistisches Zentralamt: Statistisches Jahrbuch für die Republik Österreich, Eigenverlag: Wien.

Österreichische Gesellschaft für Meteorologie (Hg.; 1988): Klimadaten von Österreich 1951-1980, Publikation Nr. 326, Wien.

Österreichische Akademie der Wissenschaften (1989): Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern, Veröffentlichungen des österreichischen MaB-Programms, Band 13 (Schriftleitung: Cernuska, A.), Universitätsverlag Wagner: Innsbruck

Packham, J.R.; Harding, D.J.L.; Hilton, G.M.; Stuttard, R.A. (1992): Functional Ecology of Woodlands and Forests. Chapman & Hall: London.

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

Pettersson, R. & Hansson, A.C. (1990): Net primary production of a perennial grass ley (*Festuca pratensis*) assessed with different methods and compared with a lucerne ley (*Medicago sativa*). *Journal of applied Ecology*, Vol. 21, 788-802

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

Pimentel, D. (1984): Energy flow in Agroecosystems. In: In: Lowrance, R.; Stinner, B.R.; House, G.J. (Eds.): Agricultural Ecosystems: Unifying Concepts. a.a.O., 121-132

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.

Pümpel, B. (1976): Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften: Alpine Grasheide Hohe Tauern, Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröffentlichungen des Österrei-

chischen MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Band 1 (Schriftleitung A. Cernuska), Universitätsverlag Wagner: Innsbruck, 83-101

Reichle, D.E. (Ed., 1970): Analysis of Temperate Forest Ecosystems. *Ecological Studies Vol. 1*, Springer: Berlin, Heidelberg, New York.

Reichle, D.E.; Franklin, J.E.; Goodall, D.W. (1975): Productivity of World Ecosystems. Proceedings of an IBP-Symposium, 31.8-1.9.1972 in Seattle. National Academy of Sciences: Washington D.C.

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. Freeman & Company: New York. (3. Auflage).

Roberts, M.J.; Long, S.P.; Tieszen, L.L.; Beadle, C.L. (1993): Measurement of plant biomass and net primary production of herbaceous vegetation. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhàr-Nordenkampf, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds.): Photosynthesis and Production in a Changing Environment. a.a.O., 1-21

Rodin, L.E.; Bazilevich, N.I.; Rozov, N.N. (1975): Productivity of the word's main ecosystems. In: Reichle, D.E.; Franklin, J.E.; Goodall, D.W. (Eds.): Productivity of World Ecosystems. a.a.O., 13-26

Rosenzweig, M.L. (1968): Net Primary Productivity of Terrestrial Communities: Prediction from Climatological Data. *The American Naturalist,* 102, 67-74

Rosenzweig, M.L. (1971): Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science* Vol. 171, 385-387

Sala, O.E., Parton, W.J.; Joyce, L.A.; Lauenroth, W.K. (1988): Primary Production of the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* 69 (1), 40-45

Satoo, T. (1970): A Synthesis of Studies by the Harvest Method: Primary Production Relations in the Temperate Decidous Forests of Japan. In: Reichle, D.E. (Ed.): Analysis of Temperate Forest Ecosystems. a.a.O., 55-72

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

Schmidt, L. (1974): Stoffproduktion und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchgesellschaften. Dissertation an der Philosophischen Fakultät der Universität Innsbruck, Innsbruck.

Schoener, A. (1991): Experimental Island Biogeography. In: Myers, A.A. & Giller, P.S.: Analytical Biogeography. a.a.O. 483-512

Schulze, E.D. (1972): Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO_2-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. *Oecologia* Vol. 9, 235-258

Schulze, E.D.; Fuchs, M.I.; Fuchs, M. (1977a): Spacial Distribution of Photosynthetic Capacity and Perfomance in a Mountain Spruce Forest of Northern Germany. *Oecologia* Vol. 29, 43-61

Schulze, E.D.; Fuchs, M.I.; Fuchs, M. (1977b): Spacial Distribution of Photosynthetic Capacity and Performance in a Mountain Spruce Forest of Northern Germany III. The Significance of the Evergreen Habit. *Oecologia* Vol. 30, 239-248

Sharp, D.D.; Lieth, H.; Whigham, D. (1975): Assessment of Regional Productivity in North Carolina. In: Lieth, H. & Whittaker, R.H. (1975): Primary Productivity of the Biosphere. *a.a.O.*, 131-146

Sharpe, D.M. (1975): Methods of Assessing the Primary Production of Regions. In: Lieth, H. & Whittaker, R.H. (1975): Primary Productivity of the Biosphere. *a.a.O.*, 147-166

Shaver, G.R. & Chapin, F.S. (1991): Production : Biomass Relationships and Element Cycling in Contrasting Arctic Vegetation Types. *Ecological Monographs* Vol. 61, No. 1, 1-31

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

Sing, J.S.; Lauenroth, W.K.; Hunt, H.W.; Swift, D.M. (1984): Bias and random errors in estimators of net root production: A simulation approach. *Ecology* Vol. 65(6), 1760-1764

Singh, J.S.; Lauenroth, W.K.; Steinhorst, R.K. (1975): Review and Assessment of Various Techniques for Estimating Net Arial Primary Production in Grasslands from Harvest Data. *Botanical Review,* 41 (2), 181-232

Souci, S.W.; Fachmann, W.; Kraut, H. (1989): Die Zusammensetzung der Lebensmittel - Nährwert-Tabellen 1989/90. Wissenschaftliche Verlags-GmbH: Stuttgart.

Steurer, A. (1994): Stoffstrombilanz Österreich 1970-1990. IFF *Schriftenreihe Soziale Ökologie*, Band 34, Eigenverlag: Wien.

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

Tieszen, L.L. und Detling, J.K. (1983): Productivity of Grassland and Tundra. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. (Eds): Physiological Plant Ecology IV, Ecosystem Processes: Mineral Cycling, Productivity and Man's Influence. *Encyclopedia of Pland Physiology*, New Series Vol. 12D, 173-203

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

Tolba, M.K.; Osama, A.E.K.; Hinnawi, E.E.; Holdgate, M.W.; McMichael, D.F.; Munn, R.E. (1992): The World Environment 1972 - 1992. Two decades of challenge. Chapman & Hall: London.

Traszyk, T. (1971): Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. Proceedings of the Polish Symposium of IBP, Section PT, Working Group on Grasslands and Fields, Dziekanóv, 1969. *Ekologia Polska* Vol. XIX, No. 7, 93-105

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

UBA (o.J.): Umweltbundesamt: Kurzinformation über das Corine Landcover Projekt. Informationsblatt des UBA: Wien.

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

Vogt, K.A.; Grier, C.C.; Meier, C.E.; Edmonds, R.L. (1982): Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in Western Washington. *Ecology* Vol. 63(2), 370-380

Vogt, K.A.; Grier, C.C.; Vogt, D.J. (1986): Production, Turnover, and Nutrient Dynamics of Above- and Belowground Detritus of World Forests. *Advances in Ecological Research*, Vol. 15, 303-377

Vollmer, G.; Josst, G.; Schenker, D.; Sturm, W.; Vreden, N. (1990a): Lebensmittelführer Obst, Gemüse. dtv: München.

Vollmer, G.; Josst, G.; Schenker, D.; Sturm, W.; Vreden, N. (1990b): Lebensmittelführer Fleisch, Fisch. dtv: München.

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

Walter, H. & Breckle, S.W. (1986): Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. Zonobiom VI-IX. Ökologie der Erde, Band 4. G. Fischer: Stuttgart.

Walter, H. (1976): Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeospäre). G. Fischer: Stuttgart, New York.

Walter, H. (1990): Vegetation und Klimazonen. E. Ulmer: Stuttgart (6. Auflage).

Walter, H.; Harnickel, E.; Mueller-Dombois, D. (1975): Klimadiagramm-Karten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde. G. Fischer: Stuttgart. *Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume*, Band X.

Webb, W.L. Szarek, S.; Lauenroth, W.; Smith, M. (1978): Primary Production and Water Use in Native Forest, Grassland, and Desert Ecosystems. *Ecology* 59 (6) 1239-1247

Webb, W.L.; Lauenroth, W.K.; Szarek, S.R.; Kinerson, R.S. (1983): Primary Production and Abiotic Controls in Forests, Grasslands, and Desert Ecosystems in the United States. *Ecology* 64 (1), 134-151

Weterings, R.A.P.M. & Opschoor, J.B. (1992): The Ecocapacity as a Challenge to Technological Development. Advisory Council for Research on Nature and Environment. Publication RMNO Nr. 74a, 1992.

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

Whittaker, R.H. & Likens, G.E. (1975): The Biosphere and Man. In: Lieth, H. & Whittaker, R.H.: Primary Productivity of the Biosphere, a.a.O., 305-328

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

Whittaker, R.H. (1975): Communities and Ecosystems, MacMillan: London (2. Auflage). zit. nach: Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. (1991): Ökologie, a.a.O., S. 720.

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

Wielgolaski, F.E. (1975b): Productivity of tundra ecosystems. In: Reichle, D.E.; Franklin, J.F.; Goodall, D.W. (Eds.): Productivity of World Ecosystems. a.a.O., 1-12

Wielgolaski, P.E. (1975a): Primary production of tundra. In: Cooper (Ed.): Photosynthesis and productivity in different environments. a.a.O., 75-106

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

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

Wolf, E.C. (1987): On the Brink of Extinction: Conserving the Diversity of Life. *Worldwatch 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

Anhang

Tabelle A.1.: Brennwert der landwirtschaftlichen Erzeugnisse in der österreichischen Landwirtschaftsstatistik

	Brennwert TS [MJ/kg]	Wassergehalt [%]	Brennwert Ernte [MJ/kg]
Getreide-Körner			
Winterweizen	18,3	14	15,7
Sommerweizen	18,3	14	15,7
Winterroggen	17,9	14	15,4
Sommerroggen	17,9	14	15,4
Wintergerste	18,2	14	15,6
Sommergerste	18,0	14	15,5
Wintermenggetreide	18,1	14	15,5
Sommermenggetreide	18,1	14	15,5
Buchweizen	18,6	14	16,0
Hafer	18,8	14	16,1
Körnermais	18,5	14	15,9
Getreide-Stroh			
Winterweizen	17,8	14	15,3
Sommerweizen	17,8	14	15,3
Winterroggen	18,4	14	15,8
Sommerroggen	18,4	14	15,8
Wintergerste	18,2	14	15,6
Sommergerste	18,2	14	15,6
Wintermenggetreide	18,1	14	15,6
Sommermenggetreide	18,1	14	15,6
Hafer	18,0	14	15,5
Hackfrüchte			
Kartoffeln	16,8	78	3,7
Zuckerrüben	16,0	77	3,7
Futterrüben aller Art	15,8	88	1,9
andere Hackfrüchte	15,8	88	1,9
Gemüse			
Speisebohnen	18,0	80	3,6
Ackerbohnen	18,0	80	3,6
Linsen	18,0	10	16,2
Hirse	18,0	10	16,2
Speiseerbsen	20,7	77	4,7
Chinakohl	18,7	95	0,9
Kraut	19,3	92	1,5
Spinat	17,1	93	1,4
Karotten	18,5	88	2,2
Rote Rüben	19,2	89	2,1

Fortsetzung von Tabelle A.1

	Brennwert TS [MJ/kg]	Wassergehalt [%]	Brennwert Ernte [MJ/kg]
Gurken	18,9	97	0,6
Spargel	18,0	90	1,8
Petersilie (Wurzel + Grünzeug)	18,0	90	1,8
Rettich	18,0	90	1,8
Kohl	18,0	92	1,4
Kohlrabi	18,0	92	1,4
Kopfsalat	18,1	95	0,9
Zwiebeln	19,4	88	2,4
Grüne Erbsen	20,6	77	4,7
Pflückbohnen	19,0	77	2,3
Tomaten	19,0	94	1,1
Paprika	19,0	92	1,5
Sonstige Pflanzen			
Körnererbsen	20,7	11	18,4
Pferdebohnen	24,0	9	21,9
Ölkürbis (Frucht mit Samen)	19,4	91	1,7
Winterraps zur Ölgewinnung	27,0	12	23,8
Sonnenblumen zur Ölgewinnung (Samen)	28,9	7	27,0
Zichorien	17,8	85	2,7
Futterpflanzen			
Grünmais	18,1	73	4,9
Hülsenfruchtgemenge	20,7	80	4,1
Grünmohar/Hirse	18,0	85	2,7
Rübsen (+Sommerraps ab 1991)	17,3	87	2,2
Nachanbau			
Buchweizen zur Samengewinnung	18,6	14	16,0
Stoppelrüben (alle Arten)	18,5	85	2,8
Sommerfuttermischung	18,5	85	2,8
Lihoraps (Futterraps)	18,5	85	2,8
Futter-Sonnenblumen	18,5	85	2,8
Futtermais (Grünfutter)	18,5	85	2,8
Grühnmohar	18,5	85	2,8
Sonstige Feldfrüchte	18,5	85	2,8
Klee und Heu			
Rotklee	18,5	14	15,9
Luzerne	18,4	14	15,8
Sonstiger Klee	19,0	14	16,3
Kleegras	17,6	14	15,2
Egärten (Heu)	18,0	14	15,5
Einmähdige Wiesen	17,9	14	15,4
Zwei- und mehrmähdige Wiesen	17,9	14	15,4
Bergmähder	17,9	14	15,4
Streuwiesen	17,9	14	15,4

Fortsetzung von Tabelle A.1

	Brennwert TS [MJ/kg]	Wassergehalt [%]	Brennwert Ernte [MJ/kg]
Obsternte			
Äpfel	20,4	85	2,99
Birnen	20,2	84	3,17
Kirschen	20,3	83	3,48
Weichseln	20,6	85	3,14
Zwetschken	20,0	84	3,27
Edelpflaumen, Mirabellen, Ringlotten	20,0	84	3,27
Marillen	19,7	85	2,89
Pfirsiche	20,0	88	2,49
Walnüsse	n.a.	n.a.	29,50
Ananas-Erdbeeren	20,0	90	2,10
rote und weisse Johannisbeeren	19,4	85	2,96
schwarze Johannisbeeren	19,0	81	3,56
Stachelbeeren	19,7	87	2,50

Quelle: eigene Berechnungen auf Basis von DLG (1991), Friesecke (1984), Souci *et al.* (1989), Vollmer *et al.* (1990a,b)

Tabelle A.2.: Angaben zur Produktivität von für Österreich relevanten Vegetationstypen in Studien zur Ermittlung der globalen NPP

Quelle, Vegetationstyp	Produktivität Bereich [kg/m².a]	Mittelwert (Schätzung) [kg/m².a]	Mittlerer Brennwert [MJ/kg]	Mittlere Produktivität [MJ/m².a]
Lieth (1975b)				
Sommergrüner Wald	0,4-2,5	1,0	19,26[1]	19,3
Warmtemperierter Mischwald	0,6-2,5	1,0	19,68[1]	19,7
Borealer Wald	0,2-1,5	0,5	20,10[1]	10,1
Tundra	0,1-0,4	0,14	18,84[1]	2,64
Temperates Grasland	0,1-1,5	0,5	16,75[1]	8,37
Kultiviertes Land	0,1-4,0	0,65	17,17[1]	11,2
Whittaker (1975), Whittaker & Likens (1975)				
Gemischter Laubwald	0,6-2,5	1,2	19,26[1]	23,1
Gemischer immergrüner Wald	0,6-2,5	1,3	19,89[4]	25,9
Borealer Wald	0,4-2,0	0,8	20,10[1]	16,1
Gebüsch	0,25-1,2	0,7	18,84[2]	13,2
Tundra und alpin	0,01-0,4	0,14	18,84[2]	2,64
Extreme Wüste, Fels, Sand	0,0-0,01	0,003	18,84[2]	0,06
Kulturland	0,1-3,5	0,65	17,17[1]	11,2
Sümpfe und Marschen	0,8-3,5	2,0	18,84[2]	37,7
Ajtay *et al.* (1979)				
Temp. immergr. Wald (Koniferen)		1,5	19,89[4]	29,8
Temp. sommergrüner Mischwald		1,3	19,68[1]	25,6
Borealer Koniferenwald, geschlossen		0,85	20,10[1]	17,1
Borealer Koniferenwald, offen		0,65	20,10[1]	13,1
Waldplantagen		1,75	19,89[4]	34,8
Temp. offene Wälder ("woodlands")		1,5	18,84[2]	28,3
Temp. feuchtes Grasland		1,2	16,75[1]	20,1
Temp. trockenes Grasland		0,5	16,75[1]	8,38
Hocharktisch/alpine Tundra		0,15	19,72[3]	2,96
Niederarktisch/alpine Tundra		0,35	19,72[3]	6,90
Temp. Sümpfe und Marschen		2,5	18,84[2]	47,1
Moore		1,0	18,84[2]	18,8
Ewiges Eis		0,0	18,84[2]	0,00
Kultivierte temp. Annuelle		1,2	17,17[1]	20,6
Kultivierte temp. mehrjähr. Pflanzen		1,5	18,84[2]	28,3
"Human area" (Siedlungsgebiet)		0,5	18,84[2]	9,42
Bazilevich *et al.* (1971)				
Laubwald (Eiche, Buche etc.)	1-1,5		19,26[1]	19,3-28,9
alpine und subalpine Wiesen	0,41-0,6		16,75[1]	6,87-10,1

Fortsetzung nächste Seite

Fortsetzung von Tabelle A.2

Rodin *et al.* (1975)				
Polarregion, humid				
Tundren auf Gleyböden		0,25	18,84[1]	4,71
Montane Tundren auf Tundraböden		0,07	18,84[1]	1,32
Borealer Gürtel, humid				
montane Taiga-Formation, Podsol		0,60	20,10[1]	12,1
ebenso, auf grauen Waldböden		0,75	20,10[1]	15,1
Bergwald auf Bergwiesenboden		1,2	20,10[1]	24,1
Subborealer Gürtel, humid				
Laubwälder auf Braunerdeböden		1,3	19,26[1]	25,0
Laubwälder auf Rendzinas		1,2	19,26[1]	23,1
Prärie auf Tschernosem-Böden		1,5	16,75[1]	25,1
Sumpfige Laubwälder		1,3	19,26[1]	25,0
Moore		2,5	17,58[1]	43,9
Auformationen		1,2	19,26[1]	23,1
Bergwälder auf Braunerdeböden		1,2	19,89[4]	23,9
Olson (1975)				
Kühl-temp./boreale Koniferenwälder	0,48-1,28		19,89[4]	9,55-25,5
Buchenwälder	1,44-1,78		19,26[1]	27,7-34,3
Eichenwälder	1,40-1,944		19,26[1]	27,0-37,4
Sonstige temp. Laubwälder	1,49-2,10		19,26[1]	28,7-40,4
kühl-temp. Koniferenwäld., montan		1,2	19,89[4]	23,9
nördl. Mischwälder (vorw. Laubw.) auf grauen, podsol. Böden		0,8	19,26[1]	15,4
zentrale Mischwälder (vorw. Laubw.) auf grau-braunen Böden		1,3	19,26[1]	25,0
Mischwälder auf feuchten Böden		1,36	19,26[1]	26,2
Kira (1975)				
Boreale Koniferen (Eur., Nordam.)[5]	0,55-1,25	0,9	19,89[4]	17,9
Laubwälder (Europa, Nordam.)[5]	0,79-1,24	1,02	19,26[1]	19,6
Kiefernwälder (Eur., Nordam.)[5]	0,47-1,61	1,04	19,89[4]	20,7
temper. Koniferen (Eur. Nordam.)[5]	0,60-2,40	1,50	19,89[4]	29,8

[1] Werte vergleichbarer Kategorien aus Lieth (1975b)
[2] Mittelwert für pflanzliches Material laut Odum (1983)
[3] umgerechnet aus Werten von Golley (1961)
[4] Mittelwert von humidem Mischwald und borealem Wald laut Lieth (1975b)
[5] nur ANPP (ohne subterr. NPP)
Anmerkung: Alle Gewichtsangaben beziehen sich auf Trockensubstanz

Tabelle A.3.: Oberirdische Produktivität von Laubwäldern mit mindestens 30 Jahren Alter

Art	Land, Ort	Alter [a]	ANPP Stamm [kg/m²a]	ANPP Stamm + Borke [kg/m²a]	ANPP Stamm, Borke, Äste [kg/m²a]	ANPP gesamt [kg/m²a]	Temperatur[2] (Durchschnitt) [°C]	Niederschlag (Durchschnitt) [mm]
Fagus sp.								
Fagus crenata	JAP, Niigata	42		0,670	0,900	1,573	10,2	1780
Fagus crenata	JAP, Tochigi	mat.			0,980	1,369	8,2	1600
Fagus crenata etc.	JAP, Kyoto	150		0,288	0,495	0,774	10,9	1414
Fagus crenata etc.	JAP, Niigata	100		0,203	0,262	0,677	9,6	1959
Fagus crenata etc.	JAP, Niigata	100		0,094	0,125	0,462	5,7	1300
Fagus crenata etc.	JAP, Niigata	100			0,563	0,853	9,8	1959
Fagus crenata etc.	JAP, Niigata	100			0,339	0,577	5,0	1300
F. grandifolia etc, Ds. 3	USA, N. Hampshire	101	0,270	0,301	0,597	1,162	6,9	1059
Fagus sylvatica	DÄN, Hestehaven	88	0,491	0,517	0,962	1,344	7,3	730
Fagus sylvatica	FRA, Fontainebleau	210			0,476	0,977	10,6	665
Fagus sylvatica	SWE, Kongalund	90	0,460	0,480	1,010	1,580	6,9	616
Fagus sylvatica	SWE, Langarod	100	0,330	0,350	0,790	1,210	6,7	616
Fagus sylvatica	SWE, Oved	90	0,530	0,560	1,170	1,730	7,2	616
Fagus sylvatica, Ds 3	GER, Solling plateau	87	0,625	0,669	0,743	1,160	6,3	1020
Fagus sylvatica, with ground vegetation	BEL, Mirwart	144		0,414	0,597	1,152	7,5	1215
Fagus sylvatica, without ground vegetation	BEL, Mirwart	130			0,712	1,621	7,5	1215
ANPP-Mittelwert						1,139		
Verteilung ANPP[1]			0,451	0,479	0,879	1,364		
Verteilung in Prozent			33,1%	35,1%	64,4%	100,0%		
Quercus sp.								
Quercus alba etc.	USA, Missouri	64			0,170	0,680	13,7	963
Quercus alba etc.	USA, Wisconsin	130		0,271	0,344	1,369	8,4	780
Quercus coccinea etc.	USA, New York	43	0,149	0,176	0,423	0,856	12,3	1201
Quercus ellipsoidalis etc.	USA, Minnesota	47	0,356	0,404	0,526	0,983	6,9	627
Quercus ilex	FRA, Roquet	150			0,220	1,080	13,7	682
Quercus petraea	BEL, Ferage	117	0,231	0,247	0,786	1,466	8,5	856
Quercus petraea etc.	NED, Meerdink	140		0,350	0,430	1,272	9,2	759
Qu. petraea, Qu. robur	BEL, Voneche	135		0,067	0,484	0,896	9,0	857
Qu. phillyraeoides etc.	JAP, Kochi	80		0,327	0,567	2,120	15,6	2703
Quercus prinus etc.	USA, N. Carolina	130			0,377	0,972	13,1	1185
Quercus prinus etc.	USA, Tennessee	55			0,540	1,120	15,2	1156
Quercus robur	BEL, Mirwart	66		0,358	0,716	1,232	7,5	1215
Quercus robur	BEL, Wavreille	120		0,222	0,734	1,452	9,0	857
Quercus robur etc.	GBR, Lake District	76	0,187	0,225	0,320	0,965	9,4	974
Quercus robur etc.	POL, Ispina	100		0,427	0,457	0,919	8,3	686
Quercus robur etc.	SWE, Linnebjar Wood	158		0,200	0,330	1,114	7,3	659
Quercus robur etc.	SWE, Uppland Province	122	0,077	0,091	0,223	0,688	4,3	527
Quercus robur etc.	USSR, Belgorod	80		0,252	0,416	1,054	6,5	523
Quercus robur etc.	USSR, Belgorod	250		0,237	0,364	1,248	6,5	523
Quercus robur etc.	USSR, Voronezh Prov.	43			0,370	0,940	5,6	480
Quercus robur etc.	USSR, Voronezh Prov.	48			0,360	0,830	5,6	480

Fortsetzung von Tabelle A.3

Quercus robur etc.	USSR, Voronezh Prov.	220			0,250	0,800	5,6	480
Quercus robur etc., Ds. 3	USSR, Voronezh Prov.	104			0,327	0,857	5,6	480
Qu. robur, Carp. betulus	BEL, Virelles	55	0,264	0,298	0,612	1,187	8,7	1030
Qu. robur, Qu. petraea	BEL, Villers	90		0,133	0,473	1,102	9,2	857
Qu. stellata u. marilandica	USA, Oklahoma	80		0,369	0,733	1,292	16,6	802
ANPP-Mittelwert						1,096		
ANPP-Verteilung[1]			0,211	0,240	0,482	1,024		
ANPP-Verteilung in %			20,6%	23,4%	47,0%	100,0%		
Sonstige								
Acer platanoides etc.	SWE, Uppland Province	116	0,067	0,083	0,197	0,651	4,3	527
Aesculus octandra etc.	USA, Great Smoky Mts.	222	0,430	0,480	0,700	1,130	10,1	1361
Alnus glutinosa etc.	GBR, Durham	43			0,426	0,638	8,2	708
Alnus rubra	USA, Oregon, (coast)	30			0,700	1,120	10,9	1062
Alnus rubra	USA, Oregon, (coast)	40			0,500	0,850	10,9	1062
Alnus rubra	USA, Oregon, (coast)	50			0,400	0,700	10,9	1062
Alnus rubra	USA, Washington	34		0,760	0,970	2,630	10,9	208
Alnus rubra, Ds. 3	USA, Orgegon, (coast)	40			0,533	0,890	10,9	1062
Betula maximowcziana etc, Ds. 3	JAP, Hokkaido	47		0,313	0,412	0,629	4,7	999
Betula pubescens	FIN, Orivesi	40	0,274	0,304	0,383	0,909	2,3	568
Betula spp. etc.	SWE, Uppland Province	75	0,041	0,048	0,147	0,339	4,3	527
Betula verrucosa	USSR, Moscow Province	42			0,560	1,080	3,4	581
Betula verrucosa etc.	USSR, Novosibirsk	35			0,550	1,190	-0,3	376
B. verrucosa etc., Ds 6	GBR, Holme Fen Res.	44		0,457	0,648	0,792	9,5	647
Camellia japonica, Ds. 3	JAP, Mie	63			0,806	1,277	13,3	3109
Carpinus betulus etc.	CSK, Nitra	60	0,288	0,329	0,730	1,084	9,4	559
Carpinus betulus etc.	CSK, Nitra				0,550	1,270	9,4	559
Carya spp. etc.	USA, Tennessee	55			0,438	1,046	15,2	1156
Castanopsis cuspidata	JAP, Kumamoto	40		0,350	0,615	2,670	15,4	1851
Castanopsis cuspidata etc.	JAP, Okinawa	58		0,724	0,947	1,525	21,0	2140
Cinnamomum camphora	JAP, Chiba	46		0,472	1,002	1,595	14,2	2046
Cyclobalanopsis spp. etc.	JAP, Kagoshima	50		0,322	0,421	1,393	14,0	1999
Ilex aquifolium, Ds 5	GBR, New Forest	90				0,694	9,4	779
Liriodendron tulipifera etc.	USA, Tennessee, Oak Ridge	48		0,111	0,168	0,761	15,2	1156
Liriodendron tulipifera etc.	USA, Tennessee, Walker Branch	55			0,355	0,926	15,2	1156
Nyssa aquatica etc.	USA, Louisiana	30			0,800	1,374	21,1	1614
Populus tremoloides	USA, New Mexico	80			0,040	0,406	2,7	354
Populus tremoloides etc.	USA, Arizona	34	0,325	0,393	0,610	1,049	11,9	408
P. tremoloides etc., Ds 3	USA, Wisconsin	50	0,344	0,395	0,480	0,801	4,5	759
Populus tremula etc.	USSR, Voronezh Prov.	50			1,060	2,240	5,6	480
Tilia cordata	USSR, Mordovskaya	40			0,490	0,940	3,7	514
Tilia cordata	USSR, Mordovskaya	74			0,180	0,700	3,7	514
ANPP-Mittelwert						1,103		
ANPP-Verteilung[1]			0,253	0,290	0,464	0,852		
Verteilung in Prozent			29,7%	34,1%	54,5%	100,0%		

Quellen: C a n n e l l (1982): Produktivitätsdaten, W a l t e r & L i e t h (1973): Klimadaten.
Abkürzungen: Ds. 3: Durchschnitt von 3 Beständen; Prov.: Provinz
Anmerkungen:
[1] nur vollständige Studien, d.h nur solche, die alle Komponenten der ANPP angeben
[2] Die Temperaturangaben wurden bei einer Abweichung der Seehöhe der Meßstation von jener des untersuchten Bestandes pro 100 m Zunahme der Seehöhe um -0,5°C korrigiert (W a l t e r & B r e c k l e 1986).

Tabelle A.4.: Oberirdische Produktivität von Nadelwäldern mit einem Alter von mindestens 30 Jahren

Art	Land, Ort	Alter [a]	ANPP Stamm [kg/m²a]	ANPP Stamm + Borke [kg/m²a]	ANPP Stamm, Borke, Äste [kg/m²a]	ANPP gesamt [kg/m²a]	Temperatur[2] (Durchschnitt) [°C]	Niederschlag (Durchschnitt) [mm]
Picea sp.								
Picea abies	BEL, Mirwart	55	0,663	0,693	1,054	1,331	7,6	857
Picea abies	GER, Ebersberger forest	76		0,588	0,917	1,551	6,3	981
Picea abies	JAP, Hokkaido	46		0,593	0,700	1,074	4,6	1058
Picea abies	JAP, Titibu	39		0,850	0,940	1,390	7,4	1427
Picea abies	SWE, Kongalund	55	0,860	0,940	0,990	1,460	6,9	616
Picea abies	USSR, Vologda Province	130			0,180	0,413	2,4	288
Picea abies etc., Ds. 2	USSR, Estonia	68	0,273	0,297	0,518	0,997	5,0	585
Picea abies, Ds. 16	USSR, Karelia	65	0,140	0,153	0,167	0,540	1,4	621
Picea abies, Ds. 2	USSR, Arkhangelsk	163			0,215	0,730	2,1	350
Picea mariana	USA, Alaska	130		0,118	0,144	0,212	-0,8	423
Picea rubens etc., Ds. 4	CAN, Ontario	168	0,297	0,328	0,388	0,681	5,2	796
ANPP-Mittelwert						0,943		
ANPP-Verteilung abs[1].			0,447	0,482	0,623	1,002		
ANPP-Verteilung in%			44,6%	48,2%	62,2%	100,0%		
Pinus sp.								
Pinus echinata etc.	USA, Tennessee	30			0,416	1,139	15,1	1156
Pinus monticola etc., Ds.13	USA, Idaho	115	0,587	0,648	0,711	1,153	9,4	977
Pinus nigra var. maritima, Ds. 5	GBR, Culbin Forest	39	0,571	0,671	0,867	1,424	8,5	625
Pinus pinea	FRA, St. Laurent d'Aigouze	35			0,610	2,162	14,3	691
Pinus pumila	JAP, near Mte. Tsurugi	32		0,276	0,448	1,129	0,2	1836
Pinus resinosa	USA, Wisconsin	32		0,430	0,520	0,850	7,5	716
Pinus sylvestris	USSR, Vasyuganye	100			0,020	0,350	-1,8	508
Pinus sylvestris	USSR,Mordovskaya	71			0,280	0,740	3,7	514
Pinus sylvestris, Ds. 2	FIN, Tammela	46	0,207	0,219	0,301	0,482	3,3	561
Pinus sylvestris, Ds. 3	GBR, Thetford Chase	40		0,760	1,013	1,427	9,6	599
Pinus sylvestris, Ds.6	FIN, Vilpulla, Jaakkoinso	mat.	0,190	0,218	0,288	0,519	3,3	638
ANPP-Mittelwert						1,034		
ANPP-Verteilung abs[1].			0,389	0,439	0,542	0,895		
ANPP-Verteilung in%			43,4%	49,0%	60,5%	100,0%		
Sonstige Nadelwälder								
Abies amabilis	USA, Washington	180	0,158	0,194	0,232	0,450	6,2	208
Abies balsamea, Ds. 6	CAN, N. Brunsw.; Green R.	44	0,376	0,412	0,562	0,975	1,6	922
Abies concolor etc.	USA, Arizona	124	0,395	0,480	0,644	1,110	11,4	408
Abies lasiocarpa etc.	USA, Arizona	106	0,275	0,323	0,453	0,868	9,5	408
Abies veitchii	JAP, Nagano	mat.		0,066	0,089	0,241	2,5	1476
Abies veitchii etc.	JAP, Yamagucii	76		0,340	0,468	0,762	2,5	1335
Abies veitchii etc.	JAP, Yatsugataki	70		0,420	0,550	1,030	2,0	1115
Abies veitchii, Ds. 2	JAP, Yamanashi	46		0,682	0,913	1,278	6,6	1245
Chamaecyparis obtusa	JAP, Kochi	42		1,032	1,298	1,710	9,4	2703
Chamaecyparis obtusa	JAP, Kochi	49		0,612	0,795	1,110	14,3	3074
Chamaecyparis obtusa	JAP, Mie	39		0,397	0,397	0,589	12,9	1386
Chamaecyparis obtusa	JAP, Tochigi	33			1,600	1,861	8,6	1470
Cryptomeria japonica	JAP, Ibaraki-Fukushima	32		0,723	0,894	1,426	12,4	1539

Fortsetzung von Tabelle A.4

Cryptomeria japonica	JAP, Miyazaki	36			0,437	0,960	15,8	2550
Cryptomeria japonica	JAP, Miyazaki	30		0,517	0,790	1,253	16,3	2395
Cryptomeria japonica	JAP, Nara	35		0,787	0,947	1,509	15,0	4154
Cryptomeria japonica	JAP, Oita	34			0,553	1,057	10,5	2845
Cryptomeria japonica	JAP, Shizuoka	39		0,419	0,499	0,846	10,2	1744
Cryptomeria japonica	JAP, Shizuoka	57		0,578	0,688	1,126	12,9	1744
Cupressus pygmaea	USA, California	mat.	0,022	0,033	0,135	0,307	15,9	449
Larix leptolepis etc.	JAP, Iwate	39		0,580	0,906	1,353	8,4	1525
Pseudotsuga menziesii	BEL, Mirwart	70	1,400	1,500	2,000	2,230	7,6	857
Pseudotsuga menziesii etc.	USA, Oregon	450			0,430	1,230	11,1	978
Pseudotsuga menziesii etc., Ds 3	USA, Washington	46		0,348	0,393	0,678	9,3	864
Pseudotsuga menziesii, Ds. 5	USA, Washington	36	0,780	0,725	0,785	1,032	10,1	536
Taxodium distichum etc.	USA, Georgia		0,232	0,267	0,330	0,763	20,6	1323
Taxodium distichum etc.	USA, Louisiana	73			0,500	1,120	21,1	1614
Thuja occidentalis, Ds. 2	USA, Minnesota	66	0,268	0,301	0,429	0,959	6,9	627
Tsuga diversifolia etc.	JAP, Shigayama	290		0,180	0,359	0,683	3,5	1300
Tsuga heterophylla etc.	USA, Oregon	121	0,610	0,660	0,750	2,010	10,3	1671
ANPP-Mittelwert						1,084		
ANPP-Verteilung abs[1].			0,452	0,489	0,632	1,070		
ANPP-Verteilung in %			42,2%	45,7%	59,1%	100,0%		

Quellen:
Cannell (1982): Produktivitätsdaten, Walter & Lieth (1973): Klimadaten.
Abkürzungen:
Ds. 3: Durchschnitt von 3 Beständen; Prov.: Provinz
Anmerkungen:
[1] nur vollständige Studien, d.h nur solche, die alle Komponenten der ANPP angeben
[2] Die Temperaturangaben wurden bei einer Abweichung der Seehöhe der Meßstation von jener des untersuchten Bestandes pro 100 m Zunahme der Seehöhe um -0,5°C korrigiert (Walter & Breckle 1986).

Tabelle A.5.: Produktivität verschiedener Tundratypen (Durchschnittswerte und Einzeluntersuchungen)

Beschreibung	Ref.	ANPP gewichtsm. [kg/m^2·a]	NPP insges. gewichtsm. [kg/m^2.a]	ANPP energet.[1] [MJ/m^2.a]	NPP energet.[1] [MJ/m^2.a]
High arctic/alpine	[1]	n.a.	0,150	n.a.	3,30
Low arctic / alpine	[1]	n.a.	0,350	n.a.	7,70
Mountain meadow, gray soil	[2]	n.a.	1,200	n.a.	26,4
Mountain meadow, mountain meadow soil	[2]	n.a.	0,654	n.a.	14,4
Tundra on tundra gley soils	[2]	n.a.	0,250	n.a.	5,50
ANPP Zwergstrauchheide am Mt. Washington	[3]	0,283	n.a.	6,23	n.a.
NPP Great Smoky Mountain, 2010 m	[4]	0,46	0,760	10,1	16,7
Hardangervidda, 780m (Norwegen)	[5]	0,277	0,457	6,09	10,1
Hardangervidda 1250m (Norwegen)	[5]	0,175	0,635	3,85	13,9
ANPP Vaccinien-Heide 1980m[2]	[6]	0,49	n.a.	10,8	n.a.
ANPP Loiseleuria-Heide 2000m[3]	[6]	0,32	n.a.	7,04	n.a.
ANPP Loiseleurietum 2175m (1970)	[6]	0,11	n.a.	2,42	n.a.
Caricetum feruginae (geschl. Matten)	[7]	n.a.	0,276	n.a.	5,41
Seslerio-semperviretum (- " -)	[7]	n.a.	0,180	n.a.	3,53
Festucetum rubra-Wiese (- " -)	[7]	n.a.	0,140	n.a.	2,74
Nardetum (- " -)	[7]	n.a.	0,050	n.a.	0,98
Dryadeto-Firmetum (offene Matten)	[7]	n.a.	0,091	n.a.	1,78
Salicetum herbaceae (- " -)	[7]	n.a.	0,085	n.a.	1,67
Oxyrietum (- " -)	[7]	n.a.	0,015	n.a.	0,29
Kalkgeröllhalde	[7]	n.a.	0,001	n.a.	0,02
NPP von krautigen Alpenblumen am "Hohen Nebelkogel", 2600-2900 m[4]	[8]	n.a.	0,030	n.a.	0,59
alpiner Krummeseggenrasen (*Caricetum curvulae*), Hohe Tauern, 2.300 m	[10, 11]	0,16-0,2	0,79	3,1-3,9	15,5
alpiner Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*), Obergurgl, 2550 m	[9]	0,07-0,09	0,1-0,17	1,3-1,5	2,5-3,0
Deschampsia-caespitosa, 2.280 m („feuchte Mulde"), Hohe Tauern	[10]	0,23-0,25	n.a.	4,5-4,9	n.a.
Luzula-alpino-pilose, 2.280 m, („feuchte Mulde"), Hohe Tauern	[10]	0,19-0,25	n.a.	3,7-4,9	n.a.
Salicetum herbaceae, 2282 m („Schneetälchen"), Hohe Tauern	[10]	0,09-0,14	n.a.	1,8-2,7	n.a.
Aufgelassene Alm, Hohe Tauern	[11]	0,42	n.a.	8,2	n.a.
Curvuletum, Hohe Tauern	[11]	0,22	n.a.	4,3	n.a.

Quellen: [1] Ajtay *et al.* (1979); [2] Rodin *et al.* (1975); [3] Bliss (1966) zitiert nach Schmidt (1974, S. 103); [4] Whittaker (1963) zitiert nach Schmidt (1974, S. 103); [5] Wielgolaski *et al.* (1973), zitiert nach Schmidt (1974); [6] Schmidt (1974), Larcher (1975), Cernuska (1975); [7] Walter & Brecker (1986); [8] Moser *et al.* (1977), [9] Grabherr (1987), [10] Klug-Pümpel (1989), [11] Cernuska (1989)

Anmerkungen:

[1] Berechnet mit 1 kg TS = 22 MJ (vgl. Schmidt 1974) außer bei krautigen Gesellschaften, dort wurden 19,6 MJ/kg angenommen, [2] Durchschnitt aus den beiden Untersuchungsjahren 1970 und 1971, [3] Durchschnitt aus den drei Untersuchungsjahren 1970-1972, [4] bei 10% Deckungsgrad (=Optimalwert) 0,66gTS.m^{-2}.d^{-1} bei 40-50 d Vegetationsperiode. Durchschnittswerte dürften weit niedriger liegen.

Tabelle A.6.: Standardisierte Angaben verschiedener Autoren zu Erntefaktoren bezogen auf das Frischgewicht (bzw. kommerzielles Gewicht) und das Trockengewicht der Ernte

	Ref.	Erntefaktor, $Ernte_f$ [kg NPP_{TS}/ kg $Ernte_f$]	Erntefaktor, $Ernte_{TS}$ [kg NPP_{TS} / kg $Ernte_{TS}$]	Brennwert Ernte [MJ/kg]	energet. Erntefaktor $Ernte_f$ [MJ NPP / kg $Ernte_f$]	energet. Erntefaktor $Ernte_{TS}$ [MJ NPP / kg $Ernte_{TS}$]
Getreide						
Getreide (lufttr.)	[1]	2,10	2,44	18,2	37,35	43,43
Getreide Minimum	[3]	2,32	2,70	18,2	41,20	47,91
Getreide Maximum	[3]	3,46	4,02	18,2	61,15	71,11
Weizen (12% Wg.)	[2]	3,25	3,69	18,3	56,22	65,38
Weizen (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	2,22	18,3	34,10	39,65
Roggen (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	3,33	17,9	50,46	58,68
Gerste (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	1,82	18,2	27,99	32,55
Hafer (12 % Wg.)	[2]	4,66	5,30	18,8	80,88	94,05
Hafer (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	2,44	18,8	37,84	44,00
Mais (12% Wg.)	[2]	2,31	2,62	18,5	40,29	46,85
Mais (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	2,33	18,5	35,93	41,78
Mais Minimum	[3]	2,03	2,36	18,5	36,39	42,31
Mais Maximum	[3]	3,68	4,28	18,5	65,26	75,88
Hirse (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	4,76	18,0	72,07	83,80
Hackfrüchte						
Wurzeln, Knollen (frisch)	[1]	0,36	1,62	16,8	6,09	27,70
Kartoffel (75% Wg.)	[2]	0,62	2,47	16,8	9,36	42,53
Kartoffel	[6]	n.a.	1,50	16,8	5,62	25,55
Zuckerpflanzen (sucrose)	[1]	3,33	3,33	17,8	58,63	58,63
Gemüse						
Hülsenfrüchte (lufttr.)	[1]	2,13	2,36	20,5	39,89	44,32
Gemüse, Melonen (frisch)	[1]	0,38	2,88	20,0	6,89	52,98
Sonstige Pflanzen						
Ölfrüchte (lufttr.)	[1]	2,83	3,05	28,0	59,34	63,81
Faserpflanzen (lufttr.)	[1]	2,13	2,47	17,8	37,45	43,54
Nüsse, Kaffee, etc. (lufttr.)	[1]	2,83	3,15	22,0	53,63	59,59
Sojabohnen (12% Wg.)	[2]	3,98	4,52	19,0	70,93	80,60
Sojabohne (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	3,13	19,0	49,52	56,28
Sonnenblume (ANPP-Faktor)	[5]	n.a.	1,75	29,0	39,18	42,13
Tabak (12% Wg.)	[2]	1,79	2,03	17,8	31,53	35,83
Tabak (lufttr.)	[1]	2,83	3,29	17,8	49,84	57,95

Fortsetzung von Tabelle A.6

	Ref.	Erntefaktor, $Ernte_f$ [kg NPP_{TS}/ kg $Ernte_f$]	Erntefaktor, $Ernte_{TS}$ [kg NPP_{TS} / kg $Ernte_{TS}$]	Brennwert Ernte [MJ/kg]	energet. Erntefaktor $Ernte_f$ [MJ NPP / kg $Ernte_f$]	energet. Erntefaktor $Ernte_{TS}$ [MJ NPP / kg $Ernte_{TS}$]
Klee und Heu						
Heu (14% Wg.)	[2]	1,12	1,30	17,9	19,91	23,15
Heu Minimum	[3]	1,12	1,30	17,9	19,94	23,19
Heu Maximum	[3]	1,48	1,72	17,9	26,24	30,52
Festuca pratensis (Heu)	[4]	n.a.	1,85	17,9	28,19	32,78
Luzerne (Heu)	[4]	n.a.	2,04	18,4	31,48	36,60
Luzerne (Japan)	[4]	n.a.	2,20	18,4	33,88	39,40
Luzerne (Polen)	[4]	n.a.	1,80	18,4	27,86	32,40
Obst						
Früchte (frisch)	[1]	0,40	2,67	20,0	7,38	49,17
Obstkulturen (Japan)	[4]	n.a.	2,50	20,0	6,94	46,25

Abkürzungen:
$_{TS}$ ... Trockensubstanz, $_f$ ... frisch

Quellen:
[1] Loomis (1983), [2] Sharp *et al.* (1975), [3] Sharpe (1975), [4] Pettersson & Hansson (1990), [5] Mitchell (1984), [6] Pimentel (1984)

Anmerkung:

Um die Werte vergleichen zu können, wurden die Angaben vereinheitlicht. Dabei wurde folgendermaßen vorgegangen: Zunächst wurden jene Ernteindizes in Erntefaktoren umgerechnet. Alle Erntefaktoren, die sich auf Frischgewicht bzw. kommerziell übliche Standards (z.B. 14% Wassergehalt in Getreide in Österreich) bezogen wurden in TS-Erntefaktoren umgerechnet. Dabei wurde entweder der von den Autoren selbst angegebene Wassergehalt oder der Wassergehalt laut Tabelle A.1 angenommen. Der Brennwert der nicht geernteten Teile wurde konstant mit 17,5 angenommen (Mitchell 1984, Lieth 1975b). Bei der Berechnung des energetischen Erntefaktors bezogen auf Ernte-Frischgewicht wurden einheitlich die in Österreich üblichen Wassergehalte herangezogen.

Tabelle A.7.: Ergebnisse von Studien zur Produktivität von Grasländern

Beschreibung	Ref.	ANPP [kg/m².a]	SNPP [kg/m².a]	NPP [kg/m².a]	SNPP:NPP [%]	NPP[1] [MJ/m².a]
Festuca rubra, montane meadow, Solling BRD, not fertilized	[1]	0,316	0,371	0,687	54%	12,2
Grassland meadow, Krakau (Polen)	[1]	0,874	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Natural stands, Trebon, Tschechoslowakei:						
Phragmites communis	[1]			3,250	n.a.	57,9
Typha angustifolia	[1]			4,038	n.a.	71,9
Scirpus lacustris	[1]			2,959	n.a.	52,7
Dry *Festuca sulcata* meadow, mown twice	[1]	0,234	0,807	1,041	78%	18,5
Moist *Alopecurus pratensis* meadow mown twice	[1]	0,446	0,876	1,322	84%	23,5
Damp *Phalarais arundinacea* meadow mown twice	[1]	0,683	0,772	1,455	53%	25,9
Wet *Glyceria maxima* meadow	[1]	0,832	0,745	1,577	47%	28,1
Feuchtes Stellario-Deschampsietum (bei Krakau)	[2]	0,476	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Frisches Arrhenatheretum medioeuropaeum (- " -)	[2]	0,575	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Festuca pratensis in Schweden	[3]	1,008	0,460	1,468	31%	26,1
Luzerne in Schweden	[3]	1,104	0,480	1,584	30%	28,2
Ryegrass, Denmark (gedüngt mit 600 kg N/ha)	[3]	2,235	0,334	2,573	13%	45,8
Luzerne, Schweden	[3]	1,104	0,650	1,754	37%	31,2
Luzerne, Polen	[3]	0,762	0,332	1,094	30%	19,5
Nardus meadow, Poland	[3]	0,150	0,260	0,411	63%	7,3
Mixed meadow, Finland	[3]	0,415	0,343	0,758	45%	13,5
Juncus meadow, Sweden	[3]	0,230	0,600	0,830	72%	14,8
Old hay meadow, Sweden	[3]	0,330	1,100	1,430	77%	25,5
Filipendula, Sweden	[3]	0,684	0,817	1,501	54%	26,7

Quellen:
[1] Caldwell (1975); [2] Traszyk (1971); [3] Pettersson & Hansson (1990)
Anmerkungen

[1] angenommener Brennwert: 17,8 MJ/kg

Tabelle A.8.: ANPP und ANPP-Aneignung in Österreich nach Bezirken

Gemeinde	Code	Fläche [km^2]	$ANPP_0$ [PJ/a]	$ANPP_{akt}$ [PJ/a]	$ANPP_E$ [PJ/a]	$ANPP_t$ [PJ/a]	$ANPP_A$ [PJ/a]	$ANPP_A$ [%]
Eisenstadt(Stadt)	101	42,90	0,90	0,79	0,22	0,57	0,33	36,96%
Rust(Stadt)	102	20,01	0,42	0,40	0,10	0,30	0,12	28,63%
Eisenstadt-Umgebung	103	453,18	9,52	8,78	3,04	5,74	3,78	39,70%
Güssing	104	485,35	10,19	9,80	4,23	5,57	4,63	45,39%
Jennersdorf	105	253,35	5,32	5,10	2,42	2,68	2,64	49,54%
Mattersburg	106	237,87	4,98	4,93	2,15	2,77	2,21	44,36%
Neusiedl am See	107	1038,66	21,81	20,81	9,56	11,25	10,56	48,43%
Oberpullendorf	108	701,52	14,68	13,71	5,35	8,36	6,32	43,07%
Oberwart	109	732,70	15,30	13,69	5,63	8,06	7,24	47,31%
Klagenfurt(Stadt)	201	120,02	2,49	2,32	1,05	1,27	1,22	48,91%
Villach(Stadt)	202	134,82	2,73	2,46	0,83	1,63	1,10	40,40%
Hermagor	203	807,38	13,75	11,38	2,76	8,62	5,13	37,33%
Klagenfurt Land	204	765,41	15,11	14,87	5,68	9,19	5,93	39,22%
Sankt Veit an der Glan	205	1493,35	28,58	27,22	9,25	17,98	10,60	37,09%
Spittal an der Drau	206	2764,02	34,02	27,94	5,70	22,24	11,78	34,63%
Villach Land	207	1009,02	19,24	18,06	5,78	12,27	6,97	36,23%
Völkermarkt	208	906,91	18,20	17,86	6,78	11,08	7,12	39,13%
Wolfsberg	209	973,70	18,84	17,09	6,19	10,90	7,94	42,17%
Feldkirchen	210	558,49	10,01	8,83	2,81	6,02	3,99	39,87%
Krems a.d. Donau(Stadt)	301	51,60	1,08	0,97	0,28	0,69	0,39	36,21%
Sankt Pölten(Stadt)	302	108,51	2,28	2,19	1,17	1,02	1,26	55,11%
Waidhofen a.d.Ybbs(Stadt)	303	131,52	2,65	2,48	1,05	1,43	1,22	46,15%
Wiener Neustadt(Stadt)	304	60,97	1,28	1,14	0,36	0,78	0,50	38,75%
Amstetten	305	1187,66	24,49	22,18	11,02	11,15	13,34	54,47%
Baden	306	753,01	15,61	14,71	5,37	9,34	6,27	40,16%
Bruck an der Leitha	307	494,52	10,38	10,40	5,04	5,36	5,03	48,40%
Gänserndorf	308	1271,07	26,69	26,35	12,72	13,63	13,07	48,95%
Gmünd	309	786,24	15,97	14,71	5,66	9,05	6,92	43,34%
Hollabrunn	310	1010,88	21,23	19,70	9,23	10,47	10,76	50,67%
Horn	311	784,03	16,46	16,01	8,10	7,91	8,56	51,98%
Korneuburg	312	626,30	13,15	12,64	6,36	6,27	6,88	52,32%
Krems(Land)	313	924,54	19,10	17,92	6,64	11,28	7,82	40,94%
Lilienfeld	314	931,35	18,74	18,34	5,51	12,83	5,91	31,53%
Melk	315	1013,00	20,94	19,70	9,06	10,64	10,30	49,20%
Mistelbach	316	1291,18	27,11	24,51	12,52	12,00	15,12	55,76%
Mödling	317	276,97	5,81	5,34	1,92	3,43	2,38	40,95%
Neunkirchen	318	1146,02	22,76	22,01	7,34	14,68	8,08	35,50%
Sankt Pölten(Land)	319	1121,32	23,31	22,43	10,81	11,62	11,70	50,18%
Scheibbs	320	1023,26	20,74	19,07	6,81	12,26	8,48	40,90%
Tulln	321	657,74	13,81	13,46	6,27	7,20	6,62	47,90%
Waidhofen an der Thaya	322	669,09	13,97	13,04	6,46	6,58	7,40	52,92%
Wiener Neustadt(Land)	323	969,47	19,57	18,34	6,75	11,60	7,97	40,73%
Wien-Umgebung	324	484,45	10,17	9,81	3,75	6,06	4,11	40,39%
Zwettl	325	1399,05	28,17	27,00	11,32	15,68	12,49	44,32%
Linz(Stadt)	401	95,97	2,01	1,60	0,62	0,98	1,03	51,36%
Steyr(Stadt)	402	26,56	0,56	0,50	0,20	0,29	0,27	47,60%
Wels(Stadt)	403	45,92	0,96	0,81	0,40	0,42	0,55	56,80%
Braunau am Inn	404	1040,19	21,70	20,58	10,11	10,47	11,23	51,75%
Eferding	405	259,65	5,45	5,31	2,76	2,55	2,90	53,13%
Freistadt	406	993,90	19,70	17,83	7,85	9,97	9,73	49,38%
Gmunden	407	1432,35	27,45	27,73	8,65	19,07	8,37	30,50%

Fortsetzung von Tabelle A.8

Gemeinde	Code	Fläche [km²]	$ANPP_0$ [PJ/a]	$ANPP_{akt}$ [PJ/a]	$ANPP_E$ [PJ/a]	$ANPP_t$ [PJ/a]	$ANPP_A$ [PJ/a]	$ANPP_A$ [%]
Grieskirchen	408	579,13	12,14	11,12	6,41	4,71	7,43	61,17%
Kirchdorf an der Krems	409	1239,59	24,08	23,61	8,43	15,18	8,91	36,98%
Linz-Land	410	461,35	9,69	10,01	5,51	4,50	5,18	53,52%
Perg	411	611,84	12,61	12,36	6,22	6,14	6,47	51,34%
Ried im Innkreis	412	585,14	12,18	11,77	6,62	5,15	7,03	57,75%
Rohrbach	413	827,68	16,59	15,42	7,22	8,20	8,39	50,59%
Schärding	414	618,19	12,90	11,94	6,30	5,64	7,26	56,27%
Steyr-Land	415	971,52	19,83	18,76	7,39	11,37	8,46	42,66%
Urfahr-Umgebung	416	649,10	13,06	11,80	5,57	6,23	6,83	52,28%
Vöcklabruck	417	1084,13	22,12	20,91	9,02	11,89	10,23	46,26%
Wels-Land	418	457,50	9,61	9,43	5,39	4,04	5,57	57,93%
Salzburg(Stadt)	501	65,64	1,37	1,14	0,40	0,74	0,62	45,75%
Hallein	502	668,29	12,58	10,89	3,20	7,69	4,89	38,89%
Salzburg-Umgebung	503	1004,07	20,22	17,93	7,08	10,85	9,36	46,32%
Sankt Johann im Pongau	504	1755,25	26,75	22,26	5,12	17,14	9,61	35,93%
Tamsweg	505	1019,56	13,20	10,80	2,06	8,73	4,47	33,86%
Zell am See	506	2641,34	34,94	29,42	6,42	22,99	11,94	34,19%
Graz(Stadt)	601	127,52	2,67	2,19	0,75	1,44	1,23	46,17%
Bruck an der Mur	602	1307,01	25,03	24,44	6,78	17,67	7,36	29,42%
Deutschlandsberg	603	863,11	17,28	16,60	6,53	10,07	7,21	41,72%
Feldbach	604	726,96	15,27	15,61	8,33	7,27	7,99	52,35%
Fürstenfeld	605	263,88	5,54	5,64	2,81	2,83	2,71	48,87%
Graz-Umgebung	606	1100,84	22,38	21,40	8,30	13,10	9,27	41,44%
Hartberg	607	954,99	19,33	18,00	8,03	9,97	9,35	48,40%
Judenburg	608	1097,07	18,96	18,13	5,51	12,61	6,35	33,47%
Knittelfeld	609	577,94	10,13	9,78	3,11	6,66	3,47	34,22%
Leibnitz	610	681,28	14,29	14,12	6,90	7,22	7,08	49,51%
Leoben	611	1099,79	20,45	20,47	5,94	14,53	5,92	28,95%
Liezen	612	3270,20	55,28	51,86	13,30	38,56	16,72	30,24%
Mürzzuschlag	613	848,51	16,25	15,72	4,56	11,16	5,09	31,32%
Murau	614	1384,59	22,46	20,57	5,95	14,62	7,84	34,90%
Radkersburg	615	336,73	7,07	6,93	3,52	3,41	3,66	51,79%
Voitsberg	616	678,33	13,35	12,70	4,46	8,24	5,11	38,27%
Weiz	617	1069,34	21,43	20,28	8,34	11,94	9,50	44,30%
Innsbruck-Stadt	701	104,89	1,65	1,53	0,42	1,11	0,54	32,53%
Imst	702	1725,61	15,21	13,85	2,16	11,68	3,53	23,20%
Innsbruck-Land	703	1990,32	23,99	21,05	4,62	16,43	7,56	31,51%
Kitzbühel	704	1163,13	20,60	16,75	4,17	12,58	8,02	38,92%
Kufstein	705	969,63	18,26	16,07	5,04	11,03	7,23	39,59%
Landeck	706	1594,77	12,93	13,52	1,60	11,92	1,01	7,79%
Lienz	707	2019,98	18,13	16,76	2,32	14,45	3,68	20,30%
Reutte	708	1236,69	18,25	16,65	3,44	13,21	5,04	27,64%
Schwaz	709	1842,99	23,11	21,20	4,66	16,55	6,56	28,40%
Bludenz	801	1287,49	15,60	12,90	2,04	10,86	4,74	30,40%
Bregenz	802	863,31	15,60	12,78	3,85	8,93	6,67	42,73%
Dornbirn	803	172,38	3,38	2,90	0,92	1,98	1,40	41,36%
Feldkirch	804	278,22	5,42	4,43	1,40	3,03	2,39	44,07%
Wien(Stadt)	900	414,95	8,71	6,77	2,06	4,71	4,01	45,97%
Summe		83858,65	1501,31	1396,00	511,83	884,16	617,14	41,11%

Tabelle A.9.: $ANPP_0$, $ANPP_{akt}$, $ANPP_E$, ANP_t und $ANPP_A$ pro m^2 nach Bezirken

Gemeinde	Code	$ANPP_0$ [MJ/m².a]	$ANPP_{akt}$ [MJ/m².a]	$ANPP_E$ [MJ/m².a]	$ANPP_t$ [MJ/m².a]	$ANPP_A$ [MJ/m².a]
Eisenstadt(Stadt)	101	21,00	18,39	5,15	13,24	7,76
Rust(Stadt)	102	21,00	20,00	5,02	14,99	6,01
Eisenstadt-Umgebung	103	21,00	19,36	6,70	12,66	8,34
Güssing	104	21,00	20,19	8,72	11,47	9,53
Jennersdorf	105	21,00	20,15	9,55	10,60	10,40
Mattersburg	106	20,93	20,71	9,06	11,65	9,29
Neusiedl am See	107	21,00	20,04	9,21	10,83	10,17
Oberpullendorf	108	20,93	19,54	7,63	11,92	9,01
Oberwart	109	20,88	18,68	7,68	11,00	9,88
Klagenfurt(Stadt)	201	20,78	19,37	8,75	10,62	10,16
Villach(Stadt)	202	20,27	18,22	6,14	12,08	8,19
Hermagor	203	17,03	14,09	3,42	10,67	6,36
Klagenfurt Land	204	19,74	19,42	7,42	12,00	7,74
Sankt Veit an der Glan	205	19,14	18,23	6,19	12,04	7,10
Spittal an der Drau	206	12,31	10,11	2,06	8,05	4,26
Villach Land	207	19,07	17,90	5,73	12,16	6,91
Völkermarkt	208	20,07	19,69	7,48	12,22	7,85
Wolfsberg	209	19,35	17,55	6,36	11,19	8,16
Feldkirchen	210	17,92	15,80	5,03	10,78	7,15
Krems a.d. Donau(Stadt)	301	21,00	18,76	5,37	13,40	7,60
Sankt Pölten(Stadt)	302	21,00	20,21	10,78	9,43	11,57
Waidhofen a.d.Ybbs(Stadt)	303	20,16	18,86	8,00	10,86	9,31
Wiener Neustadt(Stadt)	304	21,00	18,70	5,84	12,86	8,14
Amstetten	305	20,62	18,67	9,28	9,39	11,23
Baden	306	20,73	19,54	7,13	12,41	8,33
Bruck an der Leitha	307	21,00	21,04	10,20	10,84	10,16
Gänserndorf	308	21,00	20,73	10,01	10,72	10,28
Gmünd	309	20,32	18,71	7,20	11,51	8,81
Hollabrunn	310	21,00	19,49	9,13	10,36	10,64
Horn	311	21,00	20,42	10,34	10,08	10,92
Korneuburg	312	21,00	20,17	10,16	10,01	10,99
Krems(Land)	313	20,65	19,38	7,18	12,20	8,46
Lilienfeld	314	20,12	19,69	5,91	13,77	6,34
Melk	315	20,67	19,45	8,94	10,50	10,17
Mistelbach	316	21,00	18,98	9,69	9,29	11,71
Mödling	317	20,96	19,29	6,91	12,38	8,58
Neunkirchen	318	19,86	19,21	6,40	12,81	7,05
Sankt Pölten(Land)	319	20,79	20,00	9,64	10,36	10,43
Scheibbs	320	20,27	18,64	6,66	11,98	8,29
Tulln	321	21,00	20,47	9,53	10,94	10,06
Waidhofen an der Thaya	322	20,89	19,49	9,66	9,83	11,05
Wiener Neustadt(Land)	323	20,18	18,92	6,96	11,96	8,22
Wien-Umgebung	324	21,00	20,25	7,73	12,52	8,48
Zwettl	325	20,14	19,30	8,09	11,21	8,93
Linz(Stadt)	401	20,98	16,69	6,49	10,21	10,78
Steyr(Stadt)	402	21,00	18,64	7,64	11,00	10,00
Wels(Stadt)	403	21,00	17,72	8,64	9,07	11,93
Braunau am Inn	404	20,87	19,79	9,72	10,07	10,80
Eferding	405	20,99	20,45	10,62	9,84	11,15
Freistadt	406	19,82	17,93	7,90	10,03	9,79
Gmunden	407	19,16	19,36	6,04	13,32	5,85

Fortsetzung von Tabelle A.9

Gemeinde	Code	$ANPP_0$ [MJ/m^2.a]	$ANPP_{akt}$ [MJ/m^2.a]	$ANPP_E$ [MJ/m^2.a]	$ANPP_t$ [MJ/m^2.a]	$ANPP_A$ [MJ/m^2.a]
Grieskirchen	408	20,97	19,20	11,06	8,14	12,83
Kirchdorf an der Krems	409	19,43	19,04	6,80	12,24	7,19
Linz-Land	410	21,00	21,71	11,95	9,76	11,24
Perg	411	20,61	20,20	10,17	10,03	10,58
Ried im Innkreis	412	20,81	20,11	11,32	8,79	12,02
Rohrbach	413	20,05	18,63	8,72	9,91	10,14
Schärding	414	20,87	19,32	10,19	9,12	11,74
Steyr-Land	415	20,41	19,31	7,61	11,70	8,71
Urfahr-Umgebung	416	20,12	18,18	8,58	9,60	10,52
Vöcklabruck	417	20,41	19,29	8,32	10,97	9,44
Wels-Land	418	21,00	20,61	11,77	8,83	12,17
Salzburg(Stadt)	501	20,80	17,38	6,10	11,28	9,52
Hallein	502	18,82	16,29	4,79	11,50	7,32
Salzburg-Umgebung	503	20,14	17,86	7,05	10,81	9,33
Sankt Johann im Pongau	504	15,24	12,68	2,92	9,76	5,48
Tamsweg	505	12,95	10,59	2,02	8,56	4,38
Zell am See	506	13,23	11,14	2,43	8,71	4,52
Graz(Stadt)	601	20,96	17,17	5,89	11,28	9,68
Bruck an der Mur	602	19,15	18,70	5,18	13,52	5,63
Deutschlandsberg	603	20,02	19,24	7,57	11,67	8,35
Feldbach	604	21,00	21,47	11,46	10,01	10,99
Fürstenfeld	605	21,00	21,37	10,63	10,74	10,26
Graz-Umgebung	606	20,33	19,44	7,54	11,90	8,42
Hartberg	607	20,24	18,85	8,41	10,44	9,79
Judenburg	608	17,28	16,52	5,03	11,50	5,78
Knittelfeld	609	17,53	16,92	5,39	11,53	6,00
Leibnitz	610	20,98	20,73	10,14	10,59	10,39
Leoben	611	18,60	18,61	5,40	13,21	5,38
Liezen	612	16,90	15,86	4,07	11,79	5,11
Mürzzuschlag	613	19,15	18,53	5,37	13,15	6,00
Murau	614	16,22	14,86	4,30	10,56	5,66
Radkersburg	615	21,00	20,58	10,45	10,12	10,88
Voitsberg	616	19,68	18,72	6,57	12,15	7,53
Weiz	617	20,04	18,96	7,80	11,16	8,88
Innsbruck-Stadt	701	15,74	14,62	3,99	10,62	5,12
Imst	702	8,82	8,03	1,25	6,77	2,05
Innsbruck-Land	703	12,05	10,57	2,32	8,25	3,80
Kitzbühel	704	17,71	14,40	3,59	10,82	6,89
Kufstein	705	18,83	16,57	5,20	11,37	7,45
Landeck	706	8,10	8,48	1,00	7,47	0,63
Lienz	707	8,97	8,30	1,15	7,15	1,82
Reutte	708	14,76	13,46	2,78	10,68	4,08
Schwaz	709	12,54	11,50	2,53	8,98	3,56
Bludenz	801	12,12	10,02	1,59	8,43	3,68
Bregenz	802	18,07	14,80	4,46	10,35	7,72
Dornbirn	803	19,63	16,83	5,31	11,51	8,12
Feldkirch	804	19,48	15,94	5,04	10,89	8,58
Wien(Stadt)	900	21,00	16,31	4,96	11,35	9,65
Summe		17,90	16,65	6,10	10,54	7,36

Tabelle A.10: NPP und NPP-Aneignung nach Bezirken

Politischer Bezirk	Code	Fläche [km²]	NPP_0 [PJ/a]	NPP_{akt} [PJ/a]	NPP_E [PJ/a]	NPP_t [PJ/a]	NPP_A [PJ/a]	NPP_A [%]
Eisenstadt(Stadt)	101	42,90	1,62	1,28	0,22	1,06	0,56	34,50%
Rust(Stadt)	102	20,01	0,76	0,68	0,10	0,58	0,18	23,90%
Eisenstadt-Umgebung	103	453,18	17,13	14,17	3,04	11,14	5,99	34,98%
Güssing	104	485,35	18,35	15,69	4,23	11,46	6,88	37,52%
Jennersdorf	105	253,35	9,58	8,09	2,42	5,67	3,91	40,79%
Mattersburg	106	237,87	8,96	7,73	2,15	5,57	3,39	37,86%
Neusiedl am See	107	1038,66	39,26	30,85	9,56	21,29	17,98	45,79%
Oberpullendorf	108	701,52	26,43	22,11	5,35	16,76	9,67	36,58%
Oberwart	109	732,70	27,53	22,38	5,63	16,75	10,78	39,16%
Klagenfurt(Stadt)	201	120,02	4,49	3,80	1,05	2,75	1,74	38,68%
Villach(Stadt)	202	134,82	4,92	4,27	0,83	3,45	1,47	29,97%
Hermagor	203	807,38	24,89	20,75	2,76	17,99	6,90	27,71%
Klagenfurt Land	204	765,41	27,22	25,26	5,68	19,58	7,65	28,09%
Sankt Veit an der Glan	205	1493,35	51,51	47,62	9,25	38,38	13,13	25,49%
Spittal an der Drau	206	2764,02	62,20	51,86	5,70	46,17	16,04	25,78%
Villach Land	207	1009,02	34,69	31,74	5,78	25,96	8,73	25,17%
Völkermarkt	208	906,91	32,77	30,39	6,78	23,61	9,17	27,97%
Wolfsberg	209	973,70	33,95	29,62	6,19	23,42	10,53	31,01%
Feldkirchen	210	558,49	18,08	15,65	2,81	12,85	5,24	28,96%
Krems an der Donau(Stadt)	301	51,60	1,95	1,62	0,28	1,34	0,61	31,07%
Sankt Pölten(Stadt)	302	108,51	4,10	3,30	1,17	2,13	1,97	48,07%
Waidhofen an der Ybbs(Stadt)	303	131,52	4,77	4,26	1,05	3,21	1,56	32,75%
Wiener Neustadt(Stadt)	304	60,97	2,30	1,98	0,36	1,62	0,68	29,63%
Amstetten	305	1187,66	44,09	35,41	11,02	24,39	19,70	44,68%
Baden	306	753,01	28,10	24,30	5,37	18,93	9,18	32,65%
Bruck an der Leitha	307	494,52	18,69	15,31	5,04	10,27	8,42	45,06%
Gänserndorf	308	1271,07	48,05	37,49	12,72	24,77	23,28	48,44%
Gmünd	309	786,24	28,75	24,45	5,66	18,79	9,96	34,65%
Hollabrunn	310	1010,88	38,21	28,68	9,23	19,45	18,76	49,11%
Horn	311	784,03	29,64	23,80	8,10	15,70	13,94	47,03%
Korneuburg	312	626,30	23,67	18,22	6,36	11,86	11,81	49,90%
Krems(Land)	313	924,54	34,37	29,29	6,64	22,65	11,72	34,10%
Lilienfeld	314	931,35	33,73	32,61	5,51	27,10	6,63	19,66%
Melk	315	1013,00	37,70	31,61	9,06	22,55	15,14	40,17%
Mistelbach	316	1291,18	48,81	35,32	12,52	22,81	26,00	53,27%
Mödling	317	276,97	10,45	8,80	1,92	6,88	3,57	34,15%
Neunkirchen	318	1146,02	40,97	38,14	7,34	30,80	10,17	24,83%
Sankt Pölten(Land)	319	1121,32	41,96	35,38	10,81	24,57	17,39	41,45%
Scheibbs	320	1023,26	37,34	33,17	6,81	26,35	10,98	29,42%
Tulln	321	657,74	24,86	20,42	6,27	14,15	10,71	43,07%
Waidhofen an der Thaya	322	669,09	25,15	19,79	6,46	13,33	11,82	46,99%
Wiener Neustadt(Land)	323	969,47	35,22	30,86	6,75	24,11	11,11	31,54%
Wien-Umgebung	324	484,45	18,31	15,91	3,75	12,17	6,14	33,55%
Zwettl	325	1399,05	50,71	43,77	11,32	32,45	18,26	36,00%
Linz(Stadt)	401	95,97	3,62	2,68	0,62	2,06	1,56	43,11%
Steyr(Stadt)	402	26,56	1,00	0,79	0,20	0,59	0,41	41,30%
Wels(Stadt)	403	45,92	1,74	1,24	0,40	0,84	0,90	51,69%
Braunau am Inn	404	1040,19	39,07	32,79	10,11	22,68	16,39	41,95%
Eferding	405	259,65	9,81	7,97	2,76	5,22	4,59	46,83%
Freistadt	406	993,90	35,46	29,25	7,85	21,40	14,07	39,66%

Fortsetzung von Tabelle A.10

Politischer Bezirk	Code	Fläche [km²]	NPP_0 [PJ/a]	NPP_{akt} [PJ/a]	NPP_E [PJ/a]	NPP_t [PJ/a]	NPP_A [PJ/a]	NPP_A [%]
Gmunden	407	1432,35	49,50	48,57	8,65	39,92	9,58	19,36%
Grieskirchen	408	579,13	21,86	16,68	6,41	10,27	11,59	53,01%
Kirchdorf an der Krems	409	1239,59	43,40	40,48	8,43	32,05	11,35	26,16%
Linz-Land	410	461,35	17,44	14,47	5,51	8,96	8,48	48,61%
Perg	411	611,84	22,69	19,37	6,22	13,14	9,55	42,08%
Ried im Innkreis	412	585,14	21,92	17,77	6,62	11,14	10,78	49,17%
Rohrbach	413	827,68	29,87	24,91	7,22	17,69	12,18	40,78%
Schärding	414	618,19	23,22	18,57	6,30	12,27	10,95	47,17%
Steyr-Land	415	971,52	35,69	31,65	7,39	24,26	11,42	32,01%
Urfahr-Umgebung	416	649,10	23,51	18,94	5,57	13,38	10,14	43,11%
Vöcklabruck	417	1084,13	39,82	34,56	9,02	25,53	14,29	35,88%
Wels-Land	418	457,50	17,29	13,74	5,39	8,35	8,94	51,71%
Salzburg(Stadt)	501	65,64	2,46	1,95	0,40	1,55	0,91	36,90%
Hallein	502	668,29	22,69	19,44	3,20	16,24	6,45	28,44%
Salzburg-Umgebung	503	1004,07	36,40	30,58	7,08	23,50	12,90	35,44%
Sankt Johann im Pongau	504	1755,25	48,62	40,92	5,12	35,80	12,82	26,37%
Tamsweg	505	1019,56	24,18	20,14	2,06	18,08	6,10	25,23%
Zell am See	506	2641,34	63,71	54,36	6,42	47,94	15,78	24,76%
Graz(Stadt)	601	127,52	4,81	3,72	0,75	2,97	1,84	38,26%
Bruck an der Mur	602	1307,01	45,10	43,92	6,78	37,15	7,96	17,64%
Deutschlandsberg	603	863,11	31,11	28,27	6,53	21,74	9,38	30,14%
Feldbach	604	726,96	27,48	24,18	8,33	15,85	11,63	42,31%
Fürstenfeld	605	263,88	9,97	8,83	2,81	6,02	3,95	39,62%
Graz-Umgebung	606	1100,84	40,28	36,38	8,30	28,09	12,20	30,28%
Hartberg	607	954,99	34,79	29,41	8,03	21,38	13,40	38,53%
Judenburg	608	1097,07	34,29	32,14	5,51	26,63	7,66	22,35%
Knittelfeld	609	577,94	18,31	17,19	3,11	14,08	4,24	23,14%
Leibnitz	610	681,28	25,73	22,37	6,90	15,47	10,26	39,89%
Leoben	611	1099,79	36,88	36,50	5,94	30,56	6,31	17,12%
Liezen	612	3270,20	100,12	93,84	13,30	80,54	19,58	19,56%
Mürzzuschlag	613	848,51	29,26	28,14	4,56	23,58	5,68	19,41%
Murau	614	1384,59	40,73	36,88	5,95	30,93	9,81	24,08%
Radkersburg	615	336,73	12,73	10,74	3,52	7,22	5,51	43,27%
Voitsberg	616	678,33	24,03	22,14	4,46	17,68	6,35	26,44%
Weiz	617	1069,34	38,58	34,03	8,34	25,69	12,89	33,42%
Innsbruck-Stadt	701	104,89	3,00	2,74	0,42	2,32	0,68	22,70%
Imst	702	1725,61	28,14	26,10	2,16	23,94	4,20	14,93%
Innsbruck-Land	703	1990,32	43,88	38,66	4,62	34,04	9,84	22,42%
Kitzbühel	704	1163,13	37,22	30,72	4,17	26,54	10,68	28,68%
Kufstein	705	969,63	32,91	28,46	5,04	23,42	9,49	28,84%
Landeck	706	1594,77	23,97	26,01	1,60	24,41	-0,44	-1,86%
Lienz	707	2019,98	33,53	32,03	2,32	29,72	3,82	11,39%
Reutte	708	1236,69	33,23	30,61	3,44	27,17	6,06	18,23%
Schwaz	709	1842,99	42,21	39,01	4,66	34,35	7,86	18,62%
Bludenz	801	1287,49	28,61	24,43	2,04	22,39	6,22	21,74%
Bregenz	802	863,31	28,18	22,82	3,85	18,97	9,21	32,67%
Dornbirn	803	172,38	6,09	5,13	0,92	4,21	1,88	30,92%
Feldkirch	804	278,22	9,77	7,88	1,40	6,47	3,29	33,73%
Wien(Stadt)	900	414,95	15,69	11,41	2,06	9,35	6,33	40,37%
Summe		83858,65	2711,86	2354,35	511,83	1842,52	869,34	32,06%

Tabelle A.11.: Ergebnis der Ermittlung der Produktivität am Ackerland sowie der Produktivität der Mähwiesen anhand der Erntemethode (ANPP und NPP)

Politischer Bezirk	Code	Oberirdische Produktivität (ANPP) [MJ/m^2.a]				Gesamte Produktivität (NPP) [MJ/m^2.a]			
		Acker-land	Dauer-wiesen, 1 Schnitt	Dauer-wiesen, >1 Schn	Streu-wiesen	Acker-land	Dauer-wiesen, 1 Schnitt	Dauer-wiesen, >1 Schn	Streu-wiesen
Eisenstadt (Stadt)	101	18,09	7,14	14,17	-	23,52	12,32	23,06	-
Rust (Stadt)	102	17,91	7,51	14,65	6,49	23,70	13,06	23,94	12,27
Eisenstadt-Umgebung	103	18,90	7,33	12,45	7,65	24,48	12,69	19,98	14,58
Güssing	104	21,53	8,44	13,62	7,45	28,11	14,92	22,08	14,19
Jennersdorf	105	22,90	7,51	12,75	7,07	29,91	13,06	20,51	13,42
Mattersburg	106	22,93	7,33	10,23	6,30	29,74	12,68	15,98	11,88
Neusiedl am See	107	21,20	6,59	10,98	6,49	27,45	11,21	17,34	12,27
Oberpullendorf	108	18,78	7,38	13,22	6,09	24,37	12,79	21,37	11,47
Oberwart	109	18,00	7,05	11,86	5,57	23,57	12,14	18,90	10,42
Klagenfurt(Stadt)	201	22,21	7,34	15,88	7,45	29,20	12,70	26,14	14,19
Villach(Stadt)	202	18,89	6,59	14,25	8,42	25,23	11,21	23,22	16,12
Hermagor	203	15,48	6,50	11,14	7,15	21,72	11,02	17,61	13,58
Klagenfurt Land	204	21,17	9,69	17,13	8,03	28,13	17,42	28,39	15,35
Sankt Veit an der Glan	205	22,17	8,25	14,05	6,01	29,30	14,53	22,85	11,31
Spittal an der Drau	206	17,72	7,90	15,11	7,90	24,80	13,83	24,76	15,08
Villach Land	207	19,12	8,68	16,56	6,97	25,81	15,39	27,38	13,23
Völkermarkt	208	21,87	8,66	14,63	7,13	28,95	15,35	23,89	13,55
Wolfsberg	209	20,03	6,42	14,73	5,53	26,96	10,88	24,08	10,34
Feldkirchen	210	18,64	6,90	14,06	5,53	25,31	11,84	22,88	10,34
Krems a.d. Donau (Stadt)	301	19,79	8,82	13,64	6,49	25,75	15,68	22,12	12,27
Sankt Pölten (Stadt)	302	23,40	8,97	13,91	6,49	30,32	15,96	22,60	12,27
Waidhofen a.d. Ybbs (St)	303	18,49	10,10	15,19	6,49	24,63	18,23	24,91	12,27
Wiener Neustadt (Stadt)	304	19,58	8,44	13,31	-	25,49	14,91	21,52	-
Amstetten	305	19,20	6,96	15,88	5,53	25,25	11,95	26,14	10,35
Baden	306	19,59	7,70	14,66	6,12	25,42	13,43	23,96	11,53
Bruck an der Leitha	307	21,57	9,36	13,31	6,49	27,85	16,75	21,52	12,27
Gänserndorf	308	21,28	8,86	13,96	7,45	27,26	15,76	22,69	14,19
Gmünd	309	17,64	8,42	13,79	8,13	22,71	14,87	22,39	15,54
Hollabrunn	310	19,72	9,05	12,85	7,77	25,40	16,14	20,69	14,83
Horn	311	21,35	9,36	12,54	7,25	27,92	16,75	20,14	13,79
Korneuburg	312	21,05	6,59	12,28	6,49	26,97	11,21	19,68	12,27
Krems (Land)	313	18,65	8,71	13,62	6,49	24,42	15,46	22,08	12,27
Lilienfeld	314	18,54	9,05	14,30	4,57	24,72	16,12	23,31	8,42
Melk	315	19,96	8,90	15,81	7,72	26,20	15,83	26,02	14,72
Mistelbach	316	19,08	8,89	11,60	7,87	24,65	15,81	18,44	15,02
Mödling	317	19,93	10,29	14,17	6,64	25,64	18,60	23,07	12,56
Neunkirchen	318	18,56	8,88	15,06	7,02	24,77	15,79	24,66	13,32
Sankt Pölten (Land)	319	23,01	6,22	15,05	7,26	30,02	10,47	24,66	13,81
Scheibbs	320	18,97	6,40	13,05	5,05	25,20	10,84	21,06	9,38
Tulln	321	21,20	9,36	12,93	6,35	27,39	16,75	20,84	11,99
Waidhofen an der Thaya	322	20,54	8,25	13,17	9,16	26,79	14,53	21,28	17,60
Wiener Neustadt (Land)	323	18,00	7,96	12,35	8,42	23,67	13,94	19,80	16,12
Wien-Umgebung	324	20,35	9,55	16,12	6,12	26,24	17,12	26,57	11,53
Zwettl	325	18,13	8,31	16,63	5,20	23,66	14,65	27,50	9,68
Linz (Stadt)	401	21,92	7,35	16,75	7,45	28,28	12,74	27,71	14,19
Steyr (Stadt)	402	22,69	7,51	14,85	6,49	29,53	13,06	24,29	12,27

Fortsetzung von Tabelle A.11

Politischer Bezirk	Code	oberirdische Produktivität				gesamte Produktivität			
		Ackerland	Dauerwiesen, 1 Schnitt	Dauerwiesen, >1 Schn	Streuwiesen	Ackerland	Dauerwiesen, 1 Schnitt	Dauerwiesen, >1 Schn	Streuwiesen
Wels (Stadt)	403	21,71	7,19	15,88	6,49	28,13	12,41	26,14	12,27
Braunau am Inn	404	20,44	7,93	16,73	8,42	27,04	13,90	27,68	16,12
Eferding	405	21,81	7,69	17,13	7,27	28,33	13,42	28,39	13,82
Freistadt	406	18,06	8,33	14,34	6,19	23,88	14,68	23,37	11,65
Gmunden	407	21,95	8,12	16,32	6,49	28,78	14,28	26,94	12,27
Grieskirchen	408	20,91	7,51	15,64	6,92	27,58	13,06	25,71	13,12
Kirchdorf an der Krems	409	23,15	7,97	15,43	7,21	30,25	13,98	25,34	13,70
Linz-Land	410	23,74	7,15	17,13	8,42	30,55	12,32	28,39	16,12
Perg	411	21,50	8,44	15,26	6,49	28,49	14,91	25,03	12,27
Ried im Innkreis	412	22,84	6,66	16,44	6,97	30,06	11,34	27,16	13,23
Rohrbach	413	18,32	9,09	16,29	10,48	23,99	16,20	26,88	20,24
Schärding	414	20,73	8,44	16,06	8,42	27,37	14,91	26,48	16,12
Steyr-Land	415	23,35	7,20	13,07	6,29	30,28	12,43	21,09	11,87
Urfahr-Umgebung	416	19,04	7,98	14,66	9,57	24,97	13,98	23,96	18,43
Vöcklabruck	417	19,93	8,27	16,30	6,45	26,34	14,57	26,91	12,19
Wels-Land	418	21,95	7,15	15,86	7,04	28,57	12,33	26,11	13,37
Salzburg(Stadt)	501	18,03	9,02	15,53	7,58	23,50	16,08	25,53	14,44
Hallein	502	17,01	8,40	15,14	7,61	24,09	14,83	24,82	14,51
Salzburg-Umgebung	503	17,00	8,49	15,16	5,99	22,48	15,02	24,85	11,26
Sankt Johann im Pongau	504	17,37	9,56	15,19	8,30	25,32	17,16	24,91	15,89
Tamsweg	505	13,35	7,83	14,61	7,87	19,03	13,68	23,86	15,02
Zell am See	506	16,35	7,68	14,99	8,09	24,02	13,39	24,54	15,46
Graz(Stadt)	601	23,21	8,07	16,82	6,67	30,40	14,17	27,84	12,62
Bruck an der Mur	602	20,73	7,75	13,79	6,78	28,18	13,54	22,39	12,85
Deutschlandsberg	603	25,44	8,05	14,78	8,29	34,05	14,13	24,17	15,86
Feldbach	604	25,16	10,14	15,59	8,99	32,88	18,31	25,62	17,26
Fürstenfeld	605	23,68	6,60	18,10	7,97	30,83	11,23	30,15	15,23
Graz-Umgebung	606	22,24	7,48	14,97	6,19	29,36	12,98	24,51	11,66
Hartberg	607	20,24	7,31	12,98	7,91	27,04	12,65	20,94	15,10
Judenburg	608	19,31	8,33	15,57	8,42	26,27	14,68	25,59	16,12
Knittelfeld	609	20,45	7,33	16,83	7,48	27,35	12,69	27,87	14,24
Leibnitz	610	24,23	9,05	16,29	9,38	31,62	16,13	26,88	18,04
Leoben	611	19,69	9,58	17,98	8,78	26,61	17,20	29,93	16,85
Liezen	612	19,52	8,03	13,91	6,15	27,04	14,09	22,60	11,58
Mürzzuschlag	613	15,93	6,59	13,31	7,45	21,74	11,21	21,52	14,19
Murau	614	14,62	9,79	15,21	9,41	19,93	17,60	24,94	18,11
Radkersburg	615	22,03	8,30	14,73	6,29	28,72	14,63	24,08	11,86
Voitsberg	616	23,33	5,67	16,94	5,59	31,38	9,36	28,05	10,47
Weiz	617	19,90	8,70	15,48	7,93	26,70	15,42	25,43	15,14
Innsbruck-Stadt	701	18,89	6,59	15,02	7,45	25,62	11,21	24,60	14,19
Imst	702	19,28	6,59	14,46	7,52	25,68	11,21	23,59	14,32
Innsbruck-Land	703	18,64	7,00	13,87	6,59	26,02	12,02	22,54	12,46
Kitzbühel	704	15,68	6,98	13,75	6,16	23,22	11,99	22,32	11,61
Kufstein	705	16,98	7,66	16,39	6,98	24,88	13,35	27,07	13,24
Landeck	706	18,97	8,99	14,85	6,38	25,11	16,01	24,30	12,05
Lienz	707	16,50	6,40	15,62	4,57	23,23	10,84	25,68	8,42

Fortsetzung von Tabelle A.11

Politischer Bezirk	Code	oberirdische Produktivität [MJ/m^2.a]				gesamte Produktivität [MJ/m^2.a]			
		Ackerland	Dauerwiesen, 1 Schnitt	Dauerwiesen, >1 Schn	Streuwiesen	Ackerland	Dauerwiesen, 1 Schnitt	Dauerwiesen, >1 Schn	Streuwiesen
Reutte	708	20,24	7,11	16,87	8,17	27,19	12,25	27,93	15,63
Schwaz	709	17,69	10,77	17,69	7,04	25,64	19,56	29,41	13,37
Bludenz	801	19,52	7,94	16,63	8,23	26,73	13,91	27,50	15,74
Bregenz	802	20,33	8,68	16,29	6,11	28,06	15,39	26,88	11,50
Dornbirn	803	17,66	8,44	17,51	6,49	24,57	14,91	29,08	12,27
Feldkirch	804	20,33	8,90	12,52	4,76	27,99	15,83	20,11	8,80
Wien(Stadt)	900	21,69	8,44	15,02	7,46	27,97	14,91	24,60	14,20

Quellen: ÖSTAT-ISIS, ÖSTAT 1991, Sharpe 1975, Sharp et al. 1975, Loomis 1983, Pettersson & Hansson 1990, Mitchell 1984, Pimentel 1984, eigene Berechnungen