

Der Einfluss des Menschen auf die Artenvielfalt

Gesellschaftliche Aneignung von Nettoprimärproduktion als
Pressure-Indikator für den Verlust von Biodiversität

Helmut Haberl
Christoph Plutzer
Karl-Heinz Erb
Marina Fischer-Kowalski
Fridolin Krausmann
Wolfgang Loibl
Martin Pollheimer
Norbert Sauberer
Niels B. Schulz
Helga Weisz



bm:bwk

ISSN 1726-3816

Zweite, revidierte Auflage, Wien, Mai 2004



Fakultät für Interdisziplinäre Forschung und
(Klagenfurt-Wien-Graz)
Abteilung Soziale Ökologie (Wien)
Schottenfeldgasse 29, 1070 Wien



Abteilung für Vegetationsökologie und
Naturschutz des Instituts für Ökologie und
Naturschutzforschung der Universität Wien,
Biozentrum, Althanstraße 14, 1090 Wien



V.I.N.C.A. – Vienna Institute for Nature
Conservation and Analyses. Giessergasse 6/7,
1090 Vienna, <http://www.vinca.at>



Austrian Research Centers, Bereich Systemforschung,
Geschäftsfeld Umweltplanung,
A-2444 Seibersdorf

Erstellt im Rahmen der Kulturlandschaftsforschung (<http://www.klf.at>)
im Auftrag des Bundesministeriums für Bildung,
Wissenschaft und Kultur (<http://www.bmbwk.gv.at>)

Haberl, Helmut; Plutzer, Christoph; Erb, Karl-Heinz; Fischer-Kowalski, Marina; Krausmann, Fridolin; Loibl, Wolfgang; Pollheimer, Martin; Sauberer, Norbert; Schulz, Niels B.; Weisz, Helga; 2004: *Der Einfluss des Menschen auf die Artenvielfalt. Gesellschaftliche Aneignung von Nettoprimärproduktion als Pressure-Indikator für den Verlust von Biodiversität*. Social Ecology Working Paper 66, Zweite, revidierte Auflage. Vienna.

Social Ecology Working Paper 66

Zweite, revidierte Auflage, Wien, Mai 2004

ISSN 1726-3816

Faculty for Interdisciplinary Studies at Austrian Universities
Department of Social Ecology
Schottenfeldgasse 29
A-1070 Vienna
+43-(0)1-522 40 00-401
www.iff.ac.at/socec
socec.iff@unvie.ac.at

© 2004 by IFF – Social Ecology

Kurzfassung

Für den gegenwärtig zu beobachtenden Verlust an Biodiversität gibt es bislang keine befriedigenden Pressure-Indikatoren. Dieser Umstand erschwert die Entwicklung von politischen Strategien zur Erhaltung der Biodiversität erheblich, weil nur Pressure-Indikatoren jene Informationen liefern können, auf deren Basis vorsorgende Maßnahmen zur Erhaltung der Biodiversität auf der strategischen, hoch aggregierten Ebene entwickelt werden können. Ein wesentliches Problem für die Entwicklung von Pressure-Indikatoren für Biodiversität ist in der Biodiversitätsforschung zu sehen. Bislang ist es nicht gelungen, allgemein gültige Zusammenhänge zwischen gesellschaftlichen Eingriffen in Ökosysteme und Biodiversitätsverlusten herauszufiltern, die sich für die Entwicklung von Pressure-Indikatoren eignen würden.

Im vorliegenden Bericht wird die Eignung des Indikators „Gesellschaftliche Aneignung von Nettoprimärproduktion“ (Human Appropriation of Net Primary Production; HANPP) als Pressure-Indikator für Biodiversitätsverlust untersucht. HANPP ist ein Indikator für die Verringerung der Verfügbarkeit von trophischer Energie in Ökosystemen durch zwei Prozesse: (1) Veränderungen der Produktivität (Entstehung biologisch verwertbarer Energie in der Photosynthese) und (2) Verringerung der Energieverfügbarkeit im Ökosystem durch Ernte.

Der Bericht stützt sich auf zwei empirische Untersuchungen, in denen räumliche Muster der HANPP mit räumlichen Mustern der Biodiversität in Beziehung gesetzt wurden. In der ersten Untersuchung wurde die Artenvielfalt von sieben taxonomischen Gruppen (wie z.B. Gefäßpflanzen, Moose, Spinnen usw.) HANPP in Beziehung gesetzt. Diese Untersuchung stützte sich auf die Analyse von 38 Probeflächen mit einer Größe von 600x600 Metern, die in offenen Kulturlandschaften im Osten Österreichs lagen. Die zweite Studie untersuchte den Zusammenhang von HANPP und Artenvielfalt der Avifauna in einem flächendeckenden Datensatz für Österreichs gesamte Landesfläche. Dieser zweiten Analyse lagen vier räumliche Skalenebenen, von 250x250 m bis 16x16 km, zu Grunde.

Beide Studien ergaben einen klaren, statistisch hoch signifikanten Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und der in Ökosystemen verfügbaren Menge an trophischer Energie (d.h. von Energie, die im Rahmen des Stoffwechsels von heterotrophen Organismen umgesetzt werden kann). Sie unterstützen somit die Artenzahl-Energie-Hypothese, die voraussagt, dass die Artenzahl von der Verfügbarkeit von trophischer Energie im Ökosystem abhängt. Aus dieser Hypothese folgt, dass HANPP, da sie die Verfügbarkeit trophischer Energie im Ökosystem verringert, zu einer Verringerung der Artenzahl führen müsste. Diese Vorhersage konnte allerdings in den bisherigen Studien nicht direkt analysiert werden, da keine für eine derartige Untersuchung geeigneten Daten über den Verlust an Biodiversität vorlagen. Die vorliegenden Ergebnisse geben allerdings einige indirekte Hinweise, die – in Verbindung mit theoretischen Argumenten – die HANPP als derzeit vielversprechendsten Pressure-Indikator für Biodiversität erscheinen lassen.

Schlüsselbegriffe: Artenzahl, Biodiversität, HANPP, Aneignung von Nettoprimärproduktion, Arten-Energie-Hypothese, Pressure-Indikator, Kulturlandschaft.

Abstract

Scientifically valid pressure indicators for the currently observable loss of biodiversity are lacking. This hampers the development of political strategies to conserve biodiversity, because only pressure-indicators can give the information needed to forge strategies and policies for precautionary measures to counter biodiversity loss on a strategic level. The current state of the art of biodiversity research is an important problem for the construction of pressure indicators of biodiversity loss, because no sufficiently general, comprehensive understanding of the relations between socio-economic activities and biodiversity loss has so far been generated.

This report analyses the indicator “Human Appropriation of Net Primary Production” (HANPP) as an indicator for socio-economic pressures on biodiversity. HANPP evaluates changes in the availability of trophic energy in ecosystems that result from 2 processes: (1) changes in the productivity of ecosystems (i.e., the production of trophic energy through photosynthesis), and (2) the effect of harvest on the availability of trophic energy in ecosystems.

The report is based on 2 empirical studies in which biodiversity was correlated with spatial patterns in HANPP. In the first study, the species richness of 7 taxonomic groups (e.g., vascular plants, mosses, spiders, etc.) was correlated with HANPP in 38 squares sized 600x600 m. The study sites were located in a transect in open cultural landscapes in eastern Austria. In the second study, bird species richness was correlated with HANPP patterns in a dataset that covered Austria's total area. In this study 4 spatial scales were considered, from 250x250 m to 16x16 km.

Both studies revealed a clear, monotonous, statistically highly significant interrelation between species richness and the availability of trophic energy in ecosystems (i.e., the amount of energy that organisms can use metabolically). Both studies thus support the species-energy hypothesis which claims that biodiversity depends on the availability of trophic energy in ecosystems. This hypothesis predicts that HANPP should result in a decline of species diversity, as HANPP reduces the availability of trophic energy in ecosystems. This prediction, however, could not be directly tested in these two studies, because no data on species loss were available. Present results nevertheless strongly are strong indirect evidence for this hypothesis, and strongly support the notion that the HANPP concept offers a well-founded basis for a comprehensive indicator for biodiversity loss. No other indicator proposed so far can match HANPP in theoretical consistency, feasibility, and practicality.

Key words: Species diversity, biodiversity, human appropriation of net primary production (HANPP); species-energy hypothesis; pressure indicator; cultural landscape.

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung.....	2
Abstract.....	3
Inhaltsverzeichnis.....	4
Abbildungsverzeichnis.....	5
Tabellenverzeichnis.....	6
1. Einleitung.....	7
2. Pressure-Indikatoren für Biodiversität.....	9
2.1 Eingrenzung der Fragestellung.....	9
2.2 Der Eurostat-Ansatz.....	9
2.3 Biodiversität und Kolonisierungsindikatoren.....	12
3. Gesellschaftliche Eingriffe in Produktionsökologie und Biodiversität.....	15
3.1 Fallstudie 1: Transektanalyse Ostösterreich.....	15
3.1.1 Berechnung der produktionsökologischen Parameter.....	16
3.1.2 Ergebnisse.....	18
3.2 Fallstudie 2: Diversität der Avifauna Österreichs.....	21
3.2.1 Datengrundlagen und Methoden.....	21
3.2.2 Ergebnisse und Diskussion.....	22
3.3 Forschungsbedarf.....	25
4. Schlussfolgerungen in Bezug auf Pressure-Indikatoren für Biodiversität.....	27
Literaturverzeichnis.....	28

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Das Driver-Pressure-State-Impact-Response Schema, angewandt auf Biodiversität	9
Abbildung 2. Lage der 40 Aufnahmeflächen in einem ostösterreichischen Transekt	16
Abbildung 3. Veränderungen im Energiehaushalt von Ökosystemen durch Landnutzung: Zusammenhänge zwischen den untersuchten jährlichen Flussgrößen	18
Abbildung 4. Beziehung von NPP_t und Artenvielfalt	20
Abbildung 5. Beziehung zwischen NPP-Aneignung (HANPP%) und Artenvielfalt	21
Abbildung 6. Lage der analysierten Quadrate der 3 größten Skalenebenen	23
Abbildung 7. Zusammenhang zwischen NPP_{act} / NPP_t und Vogel-Artenzahl in Österreich	25
Abbildung 8. Ergebnis der Residualanalyse zwischen Artenzahl und NPP_{act}/NPP_t auf dem 1x1 km Raster	26
Abbildung 9. Korrelation zwischen den verschiedenen HANPP-Komponenten im Fallbeispiel 2 (1x1 km Raster)	27
Abbildung 10. Artenzahl-Energie-Hypothese und der Effekt von HANPP auf die Artenzahl (Prinzipiskizze)	28

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Produktionsökologische Parameter, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ermittelt wurden.....	18
Tabelle 2. Pearson's r von linearen Regressionen zwischen NPP_{act} , NPP_t , und HANPP.....	18

1. Einleitung

Der weltweite Verlust an Biodiversität auf Grund menschlicher Aktivitäten gilt als eines der vorrangigen Probleme des globalen Umweltwandels. Gegenwärtig ist nicht einmal genau bekannt, wie viele Arten es auf der Erde gibt. Auch über die Geschwindigkeit, mit der die Artenvielfalt abnimmt, gibt es unterschiedliche Schätzungen. Nach Angaben eines kürzlich erschienen Review-Artikels (Chapin et al. 2000) sind weltweit bisher etwa 5% der Fischarten, 8% der Pflanzenarten, 11% der Vogelarten und 20% der Säugetierarten auf Grund menschlicher Aktivitäten ausgestorben. Die gegenwärtige Rate des Artenverlusts dürfte dem gemäß 100 bis 1000 mal größer sein als jene vor Auftreten des Menschen.

Der Schutz der biologischen Vielfalt ist einer von zwei Bereichen,¹ zu denen im Rahmen der UNO-Konferenz über Umwelt und Entwicklung (UNCED) 1992 in Rio de Janeiro über allgemeine Strategien und Konzepte – wie sie etwa in der Agenda 21 enthalten sind – hinaus eine völkerrechtlich verbindliche Konvention vorgelegt wurde. Dieser „Convention on Biodiversity“ ist Österreich mit Beschluss des Nationalrates (BGBl. 213/1995) beigetreten. Damit hat sich Österreich zu den Zielen der Konvention wie etwa „... die Erhaltung der biologischen Vielfalt, die nachhaltige Nutzung ihrer Bestandteile und die ausgewogene und gerechte Aufteilung der sich aus der Nutzung der genetischen Ressourcen ergebenden Vorteile ...“ (Artikel 1) bekannt und zu einer Reihe an konkreten Maßnahmen verpflichtet (UBA 1996).

„Biologische Vielfalt“ ist ein allgemeiner Begriff für die Vielfalt biologischer Phänomene, der verschiedene biologische Hierarchieebenen umfasst: er betrifft die genetische Vielfalt, die Artenvielfalt, die Vielfalt an Habitaten usw. (Wilson 1988). Die Artenvielfalt ist also nur ein – wenn auch sehr wesentlicher – Teil der biologischen Vielfalt. Sie ist ebenfalls nicht einfach zu definieren: auch dieses Konzept geht über die reine Erfassung der Artenzahl hinaus. Es gibt eine ganze Reihe an Messgrößen, mit deren Hilfe versucht wird, Biodiversität und Artenvielfalt zu messen, die neben der Artenzahl auch noch Parameter wie die relative Abundanz (Häufigkeit) verschiedener Arten beinhalten (Magurran 1988). Eine weitere Unterscheidung, die in diesem Zusammenhang wesentlich ist, wurde von Robert Whittaker 1960 eingeführt: Er bezeichnete die Vielfalt von kleinen, relativ homogenen Untersuchungsgebieten (Habitaten) als α -Diversität, die Vielfalt einer größeren Region hingegen als γ -Diversität. Wenn man nun die Verschiedenheit zwischen den einzelnen Habitaten als β -Diversität bezeichnet, so kann man die Vielfalt einer Region (γ -Diversität) als Produkt von α -Diversität und β -Diversität auffassen (Whittaker 1960). Auf Grund der Schwierigkeit, diese Konzepte messbar zu machen, wird allerdings meist – so auch in dieser Arbeit – mit dem am leichtesten erfassbaren Parameter „Artenzahl“ operiert.

In der Sprache der Umweltindikatoren-Diskussion formuliert, bedeutet dies, dass schon die Beschreibung des Umweltzustands, also die Inventarisierung und Charakterisierung der Biodiversität, ein schwieriges Problem darstellt. Derartige Indikatoren werden üblicher Weise als „State-Indikatoren“ bezeichnet.

¹ Der zweite Bereich, zu dem in Rio de Janeiro 1992 eine völkerrechtlich verbindliche Konvention beschlossen wurde, ist der Klimaschutz.

In der Umweltindikatoren-Diskussion haben allerdings in den letzten Jahren eine Reihe anderer Typen von Indikatoren an Bedeutung gewonnen. So ist es inzwischen üblich, neben State-Indikatoren auch Indikatoren für „Pressures“ (gesellschaftliche Eingriffe, die Veränderungen der States hervorrufen), „Driving forces“ (sozioökonomische Trends, die zu Pressures führen), „Impacts“ (Auswirkungen des Umweltwandels auf die Gesellschaft) und „Responses“ (umweltpolitische Maßnahmen zur Verbesserung des Umweltzustandes) zu erfassen. Dies ist, kurz zusammengefasst, das sogenannte DPSIR-Schema, nach dem die Umweltberichterstattung derzeit auf europäischer Ebene organisiert ist (vgl. z.B. EEA 1999, Eurostat 1999). Dieses Schema ähnelt dem im Rahmen der Kulturlandschaftsforschung auf Basis von theoretischen Überlegungen zur Gesellschaft-Natur-Interaktion entwickelten Schema für Systeme von Nachhaltigkeitsindikatoren, das auf einem konzeptuellen Modell von Gesellschafts-Natur-Interaktion aufbaut (vgl. Haberl et al. 2001a).²

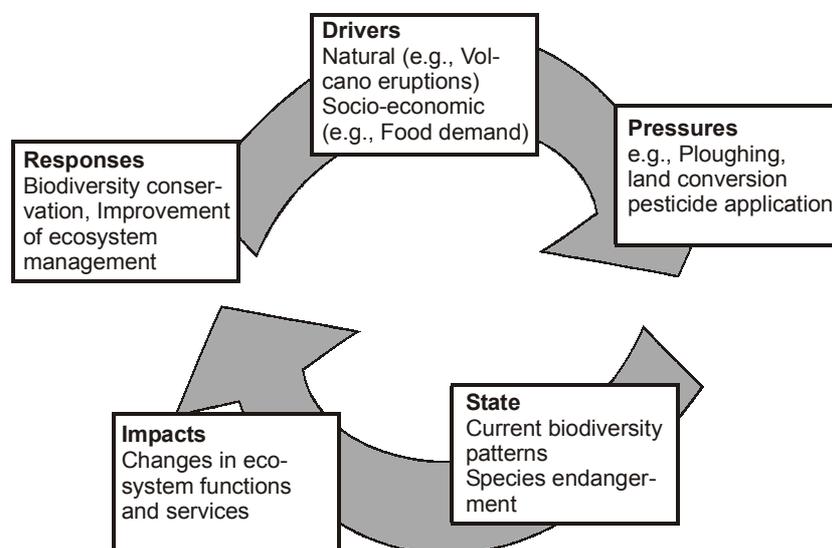


Abbildung 1. Das Driver-Pressure-State-Impact-Response Schema, angewandt auf Biodiversität. Aus Haberl et al. 2004a.

Aus umweltpolitisch-strategischen Gründen kommt in derartigen Indikatorensystemen den Pressure-Indikatoren eine herausragende Bedeutung zu. Nur durch die Analyse von Pressures, also den gesellschaftlichen Aktivitäten, die unerwünschte Veränderungen in Ökosystemen – wie etwa den Verlust an Biodiversität – hervorrufen, können Informationsgrundlagen geschaffen werden, die eine Basis für die Verringerung der Pressures schaffen. Die Beschreibung des Umweltzustandes – etwa des Verlustes der Biodiversität – reicht dafür nicht aus: nötig sind vielmehr Informationen darüber, welche gesellschaftlichen Aktivitäten verändert oder aufgegeben werden müssten, um diesen Verlust zu verlangsamen oder aufzuhalten.

² In diesem Schema wird – im Unterschied zum DPSIR-Schema – vor allem die Kategorie „Responses“ aufgegeben, weil diese auf ein zu enges umweltpolitisches Paradigma abgestellt ist (Umweltpolitik als „additives“ Politikfeld, das ohne Verbindung zur Finanz-, Wirtschafts- und Sozialpolitik betrieben wird).

2. Pressure-Indikatoren für Biodiversität

2.1 Eingrenzung der Fragestellung

Die gesellschaftlichen Ursachen für die Gefährdung von Arten sowie, auf einer allgemeineren Ebene, der Biodiversität insgesamt sind äußerst vielfältig und heterogen. Man kann mindestens zwei Typen von gesellschaftlichen Ursachen für Artenverluste unterscheiden:

1. Die direkte Verfolgung von Arten, etwa durch Bejagung, bewusste Ausrottung von „Schädlingen“ etc.
2. Veränderung des Lebensraums von Arten (Veränderung von Biotopen und Landschaften).

Der erste Themenkomplex soll hier nicht weiter verfolgt werden. In diesem Bereich sind klassische Konzepte des Artenschutzes wie etwa Jagdgesetze, Kontrollmechanismen für den internationalen Handel mit gefährdeten Arten (wie etwa das Washingtoner Artenschutzabkommen) usw. gefragt.

Hinsichtlich des zweiten Themenkomplexes, der – zumindest was die aktuelle Situation betrifft – für die Erhaltung der Biodiversität im österreichischen Bundesgebiet prioritär sein dürfte, hat die Naturschutzforschung umfangreiche Listen an gesellschaftlichen Eingriffen erstellt, die Artenverluste nach sich ziehen können (vgl. Green 1991; Plachter 1991; Sala et al. 1999; SRU 1985). Diese umfassen Eingriffe wie etwa Zerstörung von Biotopen durch Flächenbedarf von Industrie, Siedlungen und Verkehr, Ausdehnung von land- und forstwirtschaftlichen Monokulturen, Trockenlegung von Feuchtgebieten, Düngung von nährstoffarmen Wiesen und Weiden, Veränderungen von land- und forstwirtschaftlichen Bewirtschaftungsmethoden, Schadstoffemissionen, Anwendung von Pestiziden usw.

Derartige Analysen sind nützlich, um auf kleinräumiger Ebene Flächennutzungskonzepte, Naturschutz- oder Raumordnungskonzepte zu erstellen, bei denen alle diese Eingriffe konkret benannt und verortet und in ihrer Wirkung abgeschätzt werden können. Sie sind aber kaum brauchbar, um gesellschaftliche Eingriffe, die zu einer Gefährdung von Biodiversität beitragen, auf aggregierter Ebene darzustellen und quantitativ in Form von Indikatoren zu beschreiben. Im Gegensatz zur Erfassung und zum Monitoring der Gefährdung der Artenvielfalt, das etwa in Form von „Roten Listen“ gefährdeter Tier- und Pflanzenarten erfolgt, gibt es daher kaum aggregierte Pressure-Indikatoren für den Bereich Biodiversität.

2.2 Der Eurostat-Ansatz

Ein Beispiel für einen Vorstoß zur Entwicklung von Pressure-Indikatoren für den Bereich Biodiversität ist im Bericht „Towards environmental pressure indicators for the EU“ (Eurostat 1999) zu finden. In diesem Bericht, der auf einer europaweiten Umfrage unter 2300 Umweltexperten aus allen 15 Mitgliedsstaaten der EU beruht, werden die folgenden sechs Pressure-Indikatoren für den Bereich Biodiversität vorgeschlagen (S. 45ff):

1. “Protected area loss, damage and fragmentation

2. Wetland loss through drainage
3. Agriculture intensity: area used for intensive arable agriculture
4. Fragmentation of forests and landscapes by roads / intersections
5. Clearance of natural and semi-natural forested areas
6. Change in traditional land-use practices”

Der Bericht konzidiert, dass die vorgeschlagenen Pressure-Indikatoren kontroversiell sind. Dies liegt unter anderem an der Datenlage, noch mehr allerdings am Stand der Forschung, der für die Erstellung aggregierter Pressure-Indikatoren für den Verlust der Biodiversität bisher nicht ausreichend ist. Dies wird nachvollziehbar, wenn man die Definition der einzelnen Indikatoren genauer analysiert.

So erfasst etwa der erste Indikator lediglich die *Anzahl* der vom geplanten Transeuropäischen Transport-Netzwerk TEN potenziell betroffenen Schutzgebiete je EU-Mitgliedsland und berücksichtigt dabei weder die Größe und Bedeutung des Schutzgebiets, noch irgendwelche anderen potenziellen Ursachen für Flächenverluste in den Schutzgebieten.

Auch der zweite Indikator klingt zwar plausibel, bei näherer Betrachtung stellt sich allerdings heraus, dass sich dieser ausschließlich auf den Verlust von Fläche in Feuchtgebieten *in Küstennähe* bezieht, weil andere Daten nicht verfügbar waren. Auch hier geht die ökologische Bedeutung der verloren gegangenen Flächen nicht in die Berechnung mit ein. (Aus gutem Grund: wie sollte diese auch nur einigermaßen standardisiert definiert werden?)

Der dritte Indikator ist vor allem auf Grund der *unscharfen Definition* des Begriffs “intensiver Ackerbau” problematisch: “As there is no specific definition of intensive agriculture, a selection of crops that are considered to be cultivated intensively has been made. This definition is always subject to discussion based on the diverse agronomic, economic and environmental criteria.” (Eurostat 1999, 52).

Auch der vierte Indikator bezieht sich ausschließlich auf die Fragmentierung von Wäldern und Landschaften durch das gegenwärtige und geplante *TEN-Transportnetzwerk*. Zudem ist die Definition von „Landschaften“ (gemeint sind offenbar ökologisch wertvolle Kulturlandschaften) problematisch.

Der fünfte Indikator misst den Verlust an Waldfläche von *natürlichen und naturnahen* („semi-natural“) Wäldern durch Kahlschlag, Entlaubung durch Luftverschmutzung, Sauren Regen etc. sowie Feuer (Waldbrände). Auch hier liegt das Problem darin, natürliche und naturnahe von naturfernen Wäldern zu unterscheiden, was nicht nur ein Datenproblem darstellt, sondern auch eine Definitionsfrage. Weiters unterstellt dieser Indikator, dass natürliche und naturnahe Wälder grundsätzlich diverser sind als die Flächen, durch die sie ersetzt werden, was ebenfalls noch zu beweisen bliebe.

Der sechste Indikator misst Veränderungen der landwirtschaftlichen Nutzfläche, die im CORINE-Land-Cover-Projekt als „*heterogene landwirtschaftliche Fläche*“ erfasst wurde, d.h. als Flächen, in denen annuelle und permanente Kulturen gemeinsam vorkommen, in denen es komplexe Muster der Landnutzung oder kleinräumig vermischte Formen von Acker- und Forstwirtschaft gibt. Weniger höflich ausgedrückt, sind das Flächen, die auf Grund der Qualität der dem Corine-Projekt zu Grunde liegenden Satelliten- und Luftbilddaten nicht besser kategorisiert werden konnten.

Konsistente zeitliche Trends sind nur für wenige dieser Indikatoren verfügbar, die meisten sind nur für wenige, meist zwei Zeitpunkte ermittelbar, weil für eine längerfristig vergleichende Ermittlung der Indikatoren die Datenbasis nicht ausreicht.

Zusammenfassend ist die folgende Einschätzung der Autoren dieses Eurostat-Berichts (S. 47) hervorzuheben: „Given the complexity of this issue, one should not expect perfect solutions. Describing threats to the ‘health’ of ecosystems with just six indicators will resemble very much what a doctor would advise a human patient: ‘stop smoking, drink less, avoid fat meals and ride your bicycle every day’. Most of the (...) indicators are of a rather general character.”

Unserer Einschätzung nach besteht das Hauptproblem allerdings nicht in der geringen Anzahl der Indikatoren. Dass der Eurostat-Bericht nur so wenige generelle Pressure-Indikatoren vorschlägt, ist kein Nachteil, sondern im Rahmen des Indikatoren-Ansatzes nötig: Die Funktion von Indikatoren besteht gerade in der Komplexitätsreduktion. Die Frage ist vielmehr, ob die genannten Indikatoren wirklich die wichtigsten gesellschaftlichen Eingriffe in valider Weise abbilden, die den Verlust an Biodiversität hervorrufen.

Dies wiederum ist völlig unbekannt. Dazu wäre es nötig, den Zusammenhang der vorgeschlagenen Indikatoren mit Veränderungen in der Artenvielfalt explizit zu analysieren. Dafür wären etwa die folgenden zwei Methoden denkbar:

1. Man könnte etwa die Indikatoren im Zeitverlauf über einen längeren Zeitraum für ein bestimmtes Gebiet berechnen und mit dem Zeitverlauf von State-Indikatoren (wie etwa Biodiversitäts- oder Artenvielfalt-Indikatoren) im gleichen Gebiet vergleichen. Der Zeitverlauf der Veränderungen in der Biodiversität sollte dann in einem beschreibbaren (vermutlich zeitverzögerten) Zusammenhang mit dem Zeitverlauf der Veränderung der Pressure-Indikatoren stehen.
2. Man könnte die Pressure-Indikatoren in räumlich vergleichender Weise ermitteln (etwa für eine größere Anzahl von Regionen wie z.B. Bundesländer, NUTS-III-Gebiete, räumlich verteilte Probenflächen, ein Rasternetz der Fläche Europas etc.) und versuchen, Korrelationen mit der Biodiversität der gleichen räumlichen Einheiten herzustellen.

Beides ist nicht geschehen. Vielmehr beruhen die Indikatoren auf Experteneinschätzungen, welche gesellschaftlichen Aktivitäten und Trends zu Artenverlusten bzw. Verlust an Biodiversität beitragen. Diese Experteneinschätzungen beruhen zwar sehr wohl auf wissenschaftlicher Forschung und Erfahrung von Naturschutzexperten, aber diese bezieht sich auf die verschiedensten Organismengruppen, räumlichen Ebenen („scales“), konkrete regionale Verhältnisse und, vor allem, auf wesentlich anders definierte Vorstellungen von den Eingriffen (die im Eurostat-Bericht ja nach Datenverfügbarkeit, und nicht unbedingt nach den Vorstellungen der Naturschutzforschung abgebildet wurden). Die Indikatoren sind daher bestenfalls plausibel, ob sie wissenschaftlich valide sind (d.h. ein Anstieg des Indikatorwertes tatsächlich zu einer Erhöhung der Rate des Artenverlustes bzw. ein Rückgang zu einer Verringerung der Rate des Artenverlustes oder sogar einer Erhöhung der Artenzahl führt) ist unbekannt. Noch viel mehr ist unbekannt, ob die Indikatoren tatsächlich die wichtigsten Pressures abbilden, die zu Biodiversitätsverlusten führen.

2.3 Biodiversität und Kolonisierungsindikatoren

Das Hauptproblem der Erstellung von Pressure-Indikatoren für den Bereich Biodiversität ist unserer Einschätzung nach im Stand der Biodiversitäts-Forschung selbst zu sehen. Trotz inzwischen jahrzehntelanger Bemühungen der Ökologen kann von einer allgemeinen Biodiversitäts-Theorie keine Rede sein. Das Feld ist gekennzeichnet von einer Vielzahl konkurrierender, einander teilweise ausschließender Hypothesen, die auf verschiedenen räumlich-zeitlichen Ebenen (vom experimentellen Mikrokosmos bis zur globalen Ebene, von der Momentaufnahme zur Hunderte von Jahrmillionen umfassenden paläontologischen Perspektive) ansetzen (vgl. Brown 1981, Diamond 1988, Huston 1994, Hutchinson 1959, Ricklefs und Schluter 1993, Ritchie und Olff 1999, Rosenzweig 1995). Dieser Stand des Wissens erschwert – neben der sehr teuren und aufwändigen Erfassung der Biodiversität selbst – die Entwicklung von aggregierten, priorisierten und vergleichbaren Systemen von Pressure-Indikatoren für Biodiversität außerordentlich.

Bei den Theorien zur Erklärung der räumlichen und zeitlichen Muster der Biodiversität sind grundsätzlich zwei Ansätze zu unterscheiden:

1. „Historische“ Theorien der Biodiversität erklären die Biodiversität durch die Entwicklungsgeschichte von Ökosystemen oder Landschaften. So wäre etwa die hohe Artenvielfalt vieler afrikanischer Seen durch ihr hohes Alter zu erklären, das die Entwicklung einer hohen Artenvielfalt durch evolutive Prozesse (Artneubildung, Spezialisierung) ermöglicht. Die Bezeichnung „historisch“ hat nichts mit der geisteswissenschaftlichen Geschichtsforschung zu tun, sondern bezieht sich auf evolutive Zeitspannen (viele Jahrmillionen).
2. „Ökologische“ oder „Gleichgewichtstheorien“ beruhen auf der Theorie der Insel-Biogeographie von Edward O. Wilson und Robert MacArthur, wonach die Artenzahl einer Insel (bzw. eines relativ einheitlichen Landschaftselements oder Habitats) durch ein Gleichgewicht von Einwanderung / Artneubildung und (lokalem) Aussterben von Arten erklärt werden kann (MacArthur und Wilson 1967). „Ökologisch“ heißen diese Theorien deshalb, weil die Artenvielfalt in diesem Modell durch die ökologischen Charakteristika (Heterogenität, Häufigkeit und Art von Störungen, Produktivität, Klima, Bodenbeschaffenheit, Entfernung zur nächsten vergleichbaren Einheit etc.) der betreffenden Einheiten (Habitate, Inseln etc.) erklärt wird und nicht primär durch evolutive Prozesse.

Wiewohl beide Ansätze für eine allgemeine Theorie der Biodiversität wahrscheinlich eine wichtige Rolle spielen werden, ist für unseren Zweck – der Entwicklung von Pressure-Indikatoren – vor allem der zweite Ansatz von Interesse. Dies deshalb, weil es uns nicht um die allgemeine Erklärung der Biodiversität geht, sondern um die Beschreibung von gesellschaftlichen Eingriffen und deren Folgen für die Biodiversität in „ökologischen“ Zeiträumen (von Jahren bis Jahrtausenden im Unterschied zu „evolutiven“ Zeiträumen).

Der Ansatz des Eurostat-Berichts kann als ein Versuch interpretiert werden, das Wissen der Naturschutzforschung zu verallgemeinern und gleichsam aus den langen Listen verschiedener, heterogener Beschreibungen von gesellschaftlichen Eingriffen, die für naturschutzrelevant gehalten werden, die wichtigsten herauszugreifen, die auf Basis der bestehenden statistischen Datenbasis beschrieben und erfasst werden können. Wie wir gesehen haben, war dieser Versuch bislang nicht wirklich erfolgreich.

Ein alternativer Ansatz dazu wäre der Versuch, gesellschaftliche Veränderungen in der Funktion von Ökosystemen zu erfassen und den Zusammenhang zwischen diesen Veränderungen und Veränderungen der Biodiversität zu analysieren. In diesem Zusammenhang ist der Begriff der gesellschaftlichen „Kolonisierung von Ökosystemen“ (vgl. Fischer-Kowalski und Haberl 1997a, Fischer-Kowalski und Haberl 1997b, Fischer-Kowalski und Weisz 1999, Haberl und Zangerl-Weisz 1997, Haberl et al. 2001b) von Bedeutung. Unter „Kolonisierung“ wird dabei die gezielte Veränderung von natürlichen Prozessen mit dem Ziel, diese für Gesellschaften (besser) nutzbar zu machen, verstanden. Bezogen auf Land-Ökosysteme kann die Landnutzung als Bündel von kolonisierenden Eingriffen verstanden werden, die eng mit dem gesellschaftlichen Stoffwechsel (und damit der sozioökonomischen Entwicklung von Gesellschaften) verbunden ist, und ganz bestimmte Veränderungen in der Funktion der betroffenen Ökosystemen hervorruft (vgl. etwa Odum 1969).

Ein Beispiel für einen Indikator, der auf Basis dieses Ansatzes entwickelt wurde, ist die gesellschaftliche Aneignung von Nettoprimärproduktion (abgekürzt HANPP für „Human Appropriation of Net Primary Production“, vgl. Field 2001, Rojstaczer et al. 2001, Wright 1990, Vitousek et al. 1986), der im Kulturlandschaftsforschungs-Modul IN4 für Österreich mit beträchtlicher zeitlicher und räumlicher Detailschärfe entwickelt wurde (siehe Haberl et al. 2001a, Haberl et al. 2001b, Krausmann 2001, Schulz 1999, Weisz et al. 1999). HANPP ist definiert als die Veränderung des Verbleibs von Biomasse in terrestrischen Ökosystemen durch Landnutzung, und zwar sowohl durch die Veränderung der Produktivität der Ökosysteme durch Veränderung der Landbedeckung (z.B. Ersatz von Wäldern durch Ackerland oder Siedlungen), als auch durch die Ernte von Biomasse (Details siehe Kapitel „3.1.1 Berechnung der produktionsökologischen Parameter“).

Selbstverständlich könnten mit einer ähnlichen Methode auch andere Eingriffe als jene in die Produktionsökologie von Ökosystemen erfasst werden. So wäre es etwa möglich, die Kolonisierung des Stickstoff-, oder des Phosphor-Haushalts von Ökosystemen mit ähnlichen Konzepten zu quantifizieren (vgl. Haberl 1999). Im Prinzip dürfte das auch auf den Wasser-Haushalt zutreffen, wobei es hier größere konzeptuelle Probleme sowie Probleme der Datenverfügbarkeit gibt (Postel et al. 1996).

Derartige Indikatoren können auf Basis von Karten der Landnutzung, die etwa in Österreich bis etwa 1830 zurück in Form von Katasterdaten vorliegen, sowie auf Basis von anderem statistischen Datenmaterial (etwa land- und forstwirtschaftlichen Statistiken) für lange Zeitreihen mit über die Zeit gleichbleibenden Definitionen ermittelt werden. Sie können auf Basis einer Verschneidung von Satellitendaten und statischen Daten mit hoher räumlicher Auflösung berechnet oder zumindest abgeschätzt werden. Sie sind – bis zur Grenze der Genauigkeit, mit der die benötigten Inputdaten für die Berechnungen vorliegen – objektivierbar. So bedarf es etwa keiner subjektiven Bewertung von Regionen im Hinblick auf ihren naturschutzfachlichen Wert, um derartige Indikatoren zu berechnen.

Könnte der Zusammenhang zwischen Veränderungen in den Kolonisierungsindikatoren und Veränderungen der Biodiversität geklärt werden, so könnten aus den genannten Kolonisierungsindikatoren Pressure-Indikatoren für Biodiversität entwickelt werden, die gegenüber dem derzeit verfolgten Ansatz wesentliche Vorteile aufweisen würden:

1. Ermittelt aus vorhandenen statistischen Daten und Fernerkundungsdaten für praktische jede benötigte räumliche Ebene, und das mit vergleichsweise bescheidenem Aufwand (ohne Primärdatenerhebung).

2. In eindeutiger Weise auf gesellschaftliche Aktivitäten beziehbar. HANPP könnte z.B. mit Hilfe von Methoden der Input-Output-Analyse eindeutig zu den wirtschaftlichen Aktivitäten der volkswirtschaftlichen Sektoren zugeordnet, und damit mit der Volkswirtschaftlichen Gesamtrechnung verknüpft werden.
3. Mit vergleichbaren Definitionen für sehr lange Zeitreihen mit vertretbarem Aufwand generierbar.
4. „Objektivierbar“, d.h. ohne subjektive Bewertungsverfahren berechenbar.

Ein wesentliches Problem dabei ist, dass bisher keine ausreichend vereinheitlichte Theorie der ökologischen Bestimmungsgrößen der Biodiversität vorliegt, d.h. es ist in diesem Bereich ökologische Grundlagenarbeit zu leisten. Der vorliegende Bericht versteht sich als ein Baustein hierzu. Wir folgen dabei dem Ansatz, räumliche Muster von Indikatoren für gesellschaftliche Veränderungen in der Produktionsökologie von Ökosystemen, darunter auch Kolonisierungsindikatoren wie HANPP, mit räumlichen Mustern der Artenvielfalt zu untersuchen.

3. Gesellschaftliche Eingriffe in Produktionsökologie und Biodiversität

3.1 Fallstudie 1: Transektanalyse Ostösterreich

Diese Fallstudie (Haberl et al. 2004c) baut auf die Erhebung der Biodiversität von sieben taxonomischen Gruppen in einem ostösterreichischen Transekt auf, die im Rahmen des Projekts BD1 der Kulturlandschaftsforschung durchgeführt wurde (siehe Abbildung 2). Dieses Projekt verfolgte das Ziel, Muster der Artenvielfalt und ihre Abhängigkeit von ökologischen und anthropogenen Einflussfaktoren in intensiv bewirtschafteten Kulturlandschaften, die vorwiegend von Acker- und Grünlandsystemen geprägt sind, auf Basis von aufwendigen Primärdatenerhebungen zu untersuchen.

Alle Daten wurden für 38 Quadrate mit einer Größe von etwa 600 mal 600 Meter erhoben. Die 38 Quadrate liegen auf einer Seehöhe zwischen 120 und 620 Meter. Der mittlere Jahresniederschlag liegt zwischen 528 und 1115 Millimeter, das Jahresmittel der Temperatur zwischen 6,3 und 10,7 Celsius. Die Landnutzung wird dominiert von Ackerland inklusive Brache (57%). Der Rest entfällt auf Grasländer (17%), Wälder (15%), Siedlungsflächen (3%) und sonstige Flächen (8%). In der letzteren Kategorie sind unter anderem Ökotone, Sonderstandorte und andere meist als „ökologisch wertvoll“ eingeschätzte Formen der Landbedeckung zu finden.

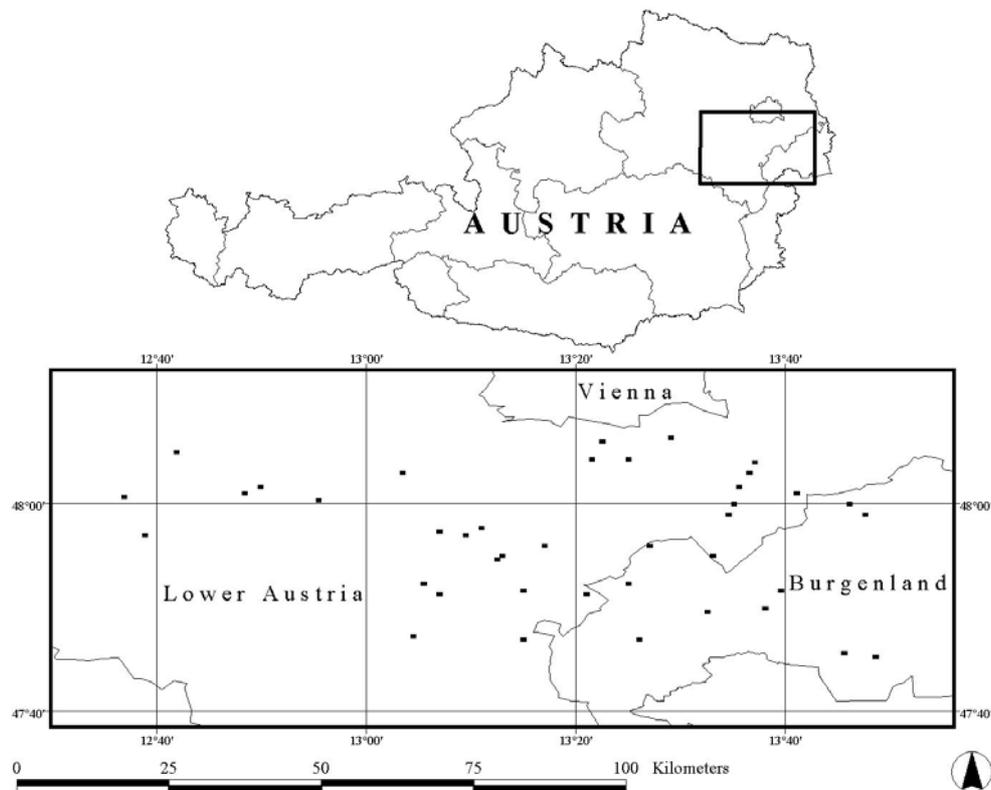


Abbildung 2. Lage der 40 Aufnahmeflächen in einem ostösterreichischen Transekt.

Diese Quadrate wurden im Rahmen des Projekts BD1 vollständig kartiert, wobei 3305 verschiedene Landschaftselemente unterschieden wurden, die etwa 75 Landbedeckungsklassen zugeordnet wurden. Für jedes dieser Quadrate wurde die Artenvielfalt von sieben Gruppen (Gefäßpflanzen, Moose, Heuschrecken, Ameisen, Laufkäfer, Spinnen und Schnecken) erhoben und als normalisierter Index dargestellt. Das heißt, die Artenzahl jeder dieser Gruppen, sowie der zusammengefassten Kategorien „alle Heterotrophen“ (=Heuschrecken, Ameisen, Laufkäfer, Spinnen und Schnecken) und „alle Autotrophen“ (= Gefäßpflanzen und Moose) wurde als Indexzahl mit einem Wert zwischen 0 (niedrigste Artenzahl) und 1 (höchste Artenzahl) dargestellt. Die Artenzahl der Autotrophen wurde durch flächendeckende Kartierung jedes Quadrats erhoben. Die Artenzahl der Heterotrophen wurde durch Fallen, die an 10 Aufnahmepunkten je Quadrat aufgestellt wurden, erhoben.

Für jedes Quadrat wurden zudem auf Basis der Kartierung im Projekt BD1 verschiedene produktionsökologische Parameter berechnet (siehe unten). Diese wurden in der Folge mit der Artenzahl in den verschiedenen Gruppen in einer statistischen Analyse in Beziehung gesetzt.

3.1.1 Berechnung der produktionsökologischen Parameter

Die Landnutzung führt zu charakteristischen Veränderungen in der Produktionsökologie von terrestrischen Ökosystemen (Abbildung 3). Diese können als jährliche Biomasseflüsse dargestellt werden, die mit der sogenannten Nettoprimärproduktion in Zusammenhang stehen. Nettoprimärproduktion (NPP) ist die Netto-Biomasseproduktion grüner Pflanzen (d.h. abzüglich des eigenen Energieverbrauchs der Pflanzen) durch Photosynthese innerhalb eines Jahres, bezogen auf eine bestimmte Flächeneinheit. Die NPP stellt den Energieinput für die heterotrophen Nahrungsketten (also für die Ernährung von Mikroorganismen, Pilzen und Tieren) dar, der jährlich höchstens verfügbar ist.

Die NPP der aktuellen Vegetation (NPP_{act}) wird durch Landnutzung meist gegenüber der NPP der potenziellen Vegetation (also der Vegetation, die sich ohne menschliche Eingriffe bilden würde) etwas herabgesetzt, wobei gewisse Kulturarten (z.B. Mais) bei intensiver Bewirtschaftung (hohe Düngergaben, Bewässerung etc.) auch eine höhere NPP_{act} erreichen können als die potenzielle Vegetation. Dies ist auch tatsächlich auf einigen der 38 untersuchten Quadrate der Fall ($NPP_{act} > NPP_0$). Gerade bei diesen intensiv genutzten Flächen wird allerdings meist der größte Teil der NPP geerntet (NPP_h), wodurch die im Ökosystem verbleibende NPP_t sehr gering wird. Die HANPP ist in solchen Fällen sehr hoch (ca. 95%). In einem anderen Extremfall (Versiegelung) wird die NPP_{act} Null; die HANPP beträgt dann 100% der NPP_0 .

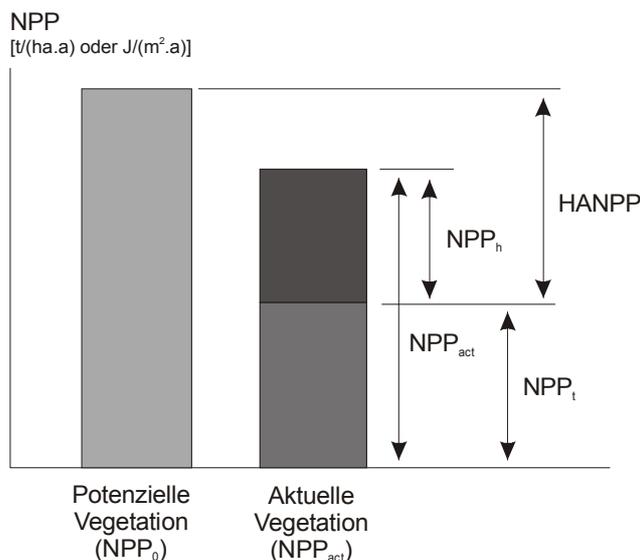


Abbildung 3. Veränderungen im Energiehaushalt von Ökosystemen durch Landnutzung (Kolonisierung von terrestrischen Ökosystemen): Zusammenhänge zwischen den untersuchten jährlichen Flussgrößen.

Die HANPP ist je nach Landbedeckungskategorie unterschiedlich: Am Ackerland wird ein Großteil der NPP_{act} geerntet, was in einer HANPP von etwa 90-95% resultiert. Am Grünland ist die HANPP deutlich geringer (60-75%). Im Wald wird die HANPP in unserer Methodik als durchschnittliche Biomassernte über eine größere Region (bzw. sehr langfristigen zeitlichen Durchschnitt) berechnet. Die Obergrenze für die Biomassernte im Wald liegt daher bei jenem Anteil der oberirdischen NPP, der in Form von wirtschaftlich nutzbarem Stamm- und Astholz anfällt und der bis zur Holzernte nicht abstirbt (ca. 30-45% der NPP). Im Durchschnitt beträgt in Österreich die HANPP im Wald 26%.

Die Berechnung der produktionsökologischen Parameter erfolgte auf Basis der 3305 Landschaftselemente, die im Projekt BD1 75 verschiedenen Landbedeckungskategorien zugeordnet worden waren. Dabei wurden im Wesentlichen die in früheren Projektberichten und Publikationen beschriebenen Methoden herangezogen (vgl. Erb 1999, Haberl et al. 2001b, Haberl et al. 2001a, Krausmann 2001, Schulz 1999, Weisz et al. 1999).³ Die Parameter, die wir berechnet haben, sind in Tabelle 1 im Überblick dargestellt.

³ Die meisten Parameter werden über sogenannte „Erntefaktoren“ ermittelt. Das sind Faktoren, die aus der – aus landwirtschaftlichen Statistiken bekannten – kommerziellen Ernte die NPP hochrechnen. Diese sind für die meisten Ackerökosysteme sowie für manche Grünlandökosysteme verfügbar. Im Wald verwendeten wir einerseits die Annahme, dass die NPP_{act} gleich ist wie die NPP_0 , und stellten – als „Gegencheck“ dazu – eine Hochrechnung über die Forstinventur an. Für die restlichen Landnutzungskategorien wurden einheitliche Faktoren auf Basis der Literatur angenommen. Die Ermittlung des aktuellen Standing crop (SC_{act}) erfolgte im Wesentlichen über die Forstinventur. Für Details zur Methodik siehe die zitierten Arbeiten.

Tabelle 1. Produktionsökologische Parameter, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ermittelt wurden.

Kürzel	Einheit	Bedeutung
NPP_{act}	MJ/(m ² .a)	aktuelle NPP des jeweiligen Quadrats
NPP_h	MJ/(m ² .a)	Mittelwert der Ernte von NPP jedes Quadrats
NPP_t	MJ/(m ² .a)	Mittelwert des Verbleibs von NPP in Ökosystemen je Quadrat
HANPP	MJ/(m ² .a)	Mittelwert der HANPP (NPP-Aneignung) auf jedem Quadrat
HANPP%	%	NPP-Aneignung in Prozent der potenziellen NPP

3.1.2 Ergebnisse

Regressionen wurden für den Zusammenhang zwischen den Variablen NPP_{act} , NPP_t und HANPP% mit neun Indikatoren für die Artenvielfalt des jeweiligen Quadrats (sieben taxonomische Gruppen sowie „alle Autotrophe“ und „alle Heterotrophe“) berechnet. Dabei verwendeten wir sowohl ein lineares Modell der Form

$$Y = A + B X$$

als auch ein quadratisches polynomisches Modell der Form

$$Y = A + B.X + C.X^2$$

Quadratische polynomische Modelle ergeben generell einen besseren „fit“ als lineare Modelle, weil Polynome flexibler sind und sich daher besser an die Daten anpassen können, aber sie haben mehr Freiheitsgrade, weil sie mehr Parameter aufweisen. Um zwischen den beiden Modellen zu entscheiden, verwendeten wir das „Akaike Information Criterion“, kurz AIC (Sakamoto et al. 1986), das es erlaubt zu entscheiden, ob die Verbesserung des fit (größeres r) die Verwendung des komplexeren polynomischen Modells rechtfertigt oder nicht. AIC-Tests wurden getrennt für alle Regressionen durchgeführt. Diese AIC-Tests ergaben, dass in allen Fällen lineare Modelle zu bevorzugen waren, obwohl manche der log-log-Scatterplots intuitiv die Verwendung von quadratischen Modellen nahe legen würden.

Tabelle 2 zeigt, dass NPP_{act} leicht negativ mit NPP_t und leicht positiv mit HANPP% korreliert ist, wobei diese Korrelation nur wenig signifikant ist. Das bedeutet, dass Quadrate mit höherer Produktivität tendenziell eine höhere HANPP und eine geringere NPP_t aufweisen.

Tabelle 2. Pearson's r von linearen Regressionen zwischen NPP_{act} , NPP_t , und HANPP%.

	NPP_{act}	NPP_t	HANPP%
NPP_{act}	1		
NPP_t	-0.29*	1	
HANPP%	0.31*	-0.99**	1

* signifikant bei $p < 0.1$, ** ... signifikant bei $p < 0.001$.

Die (inverse) Beziehung zwischen NPP_t und HANPP% ist hingegen hoch signifikant ($p < 0.001$) und mit einem r von -0.99 sehr eng. Das hängt mit der Definition dieser Parameter zusammen: auf Quadraten mit einer hohen HANPP verbleibt sehr wenig NPP im System.

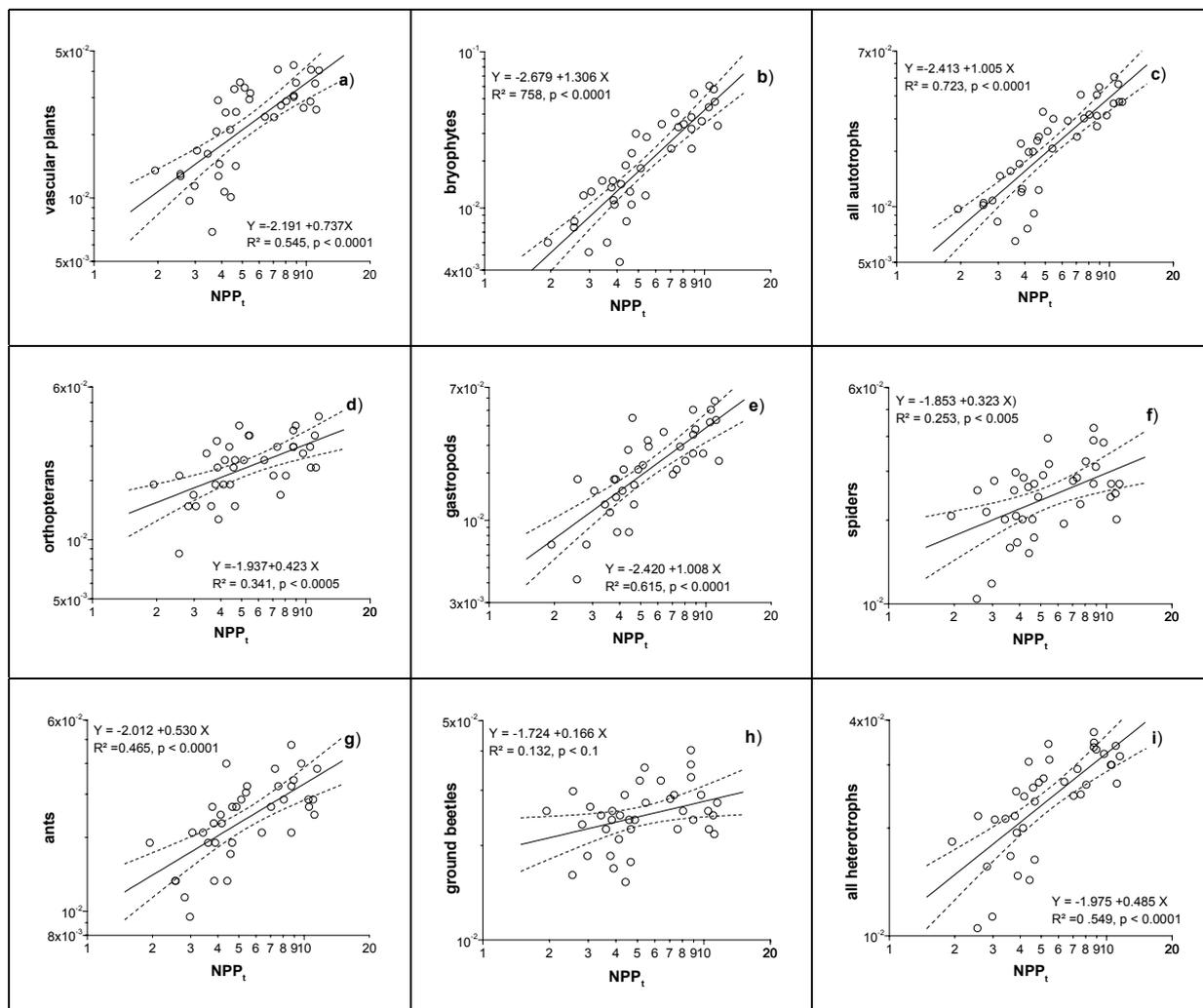


Abbildung 4. Beziehung von NPP_t und Artenvielfalt.

Abbildung 4 zeigt, dass – so wie von der Arten-Energie-Hypothese vorhergesagt – der Verbleib von NPP im Ökosystem (NPP_t) positiv mit der Artenvielfalt korreliert ist. In den meisten Fällen ergibt die NPP_t einen besseren fit als die NPP_{act} (Ausnahme: Spinnen, Laufkäfer). Dies ist, zumindest für Heterotrophe, in guter Übereinstimmung mit der Arten-Energie-Hypothese.

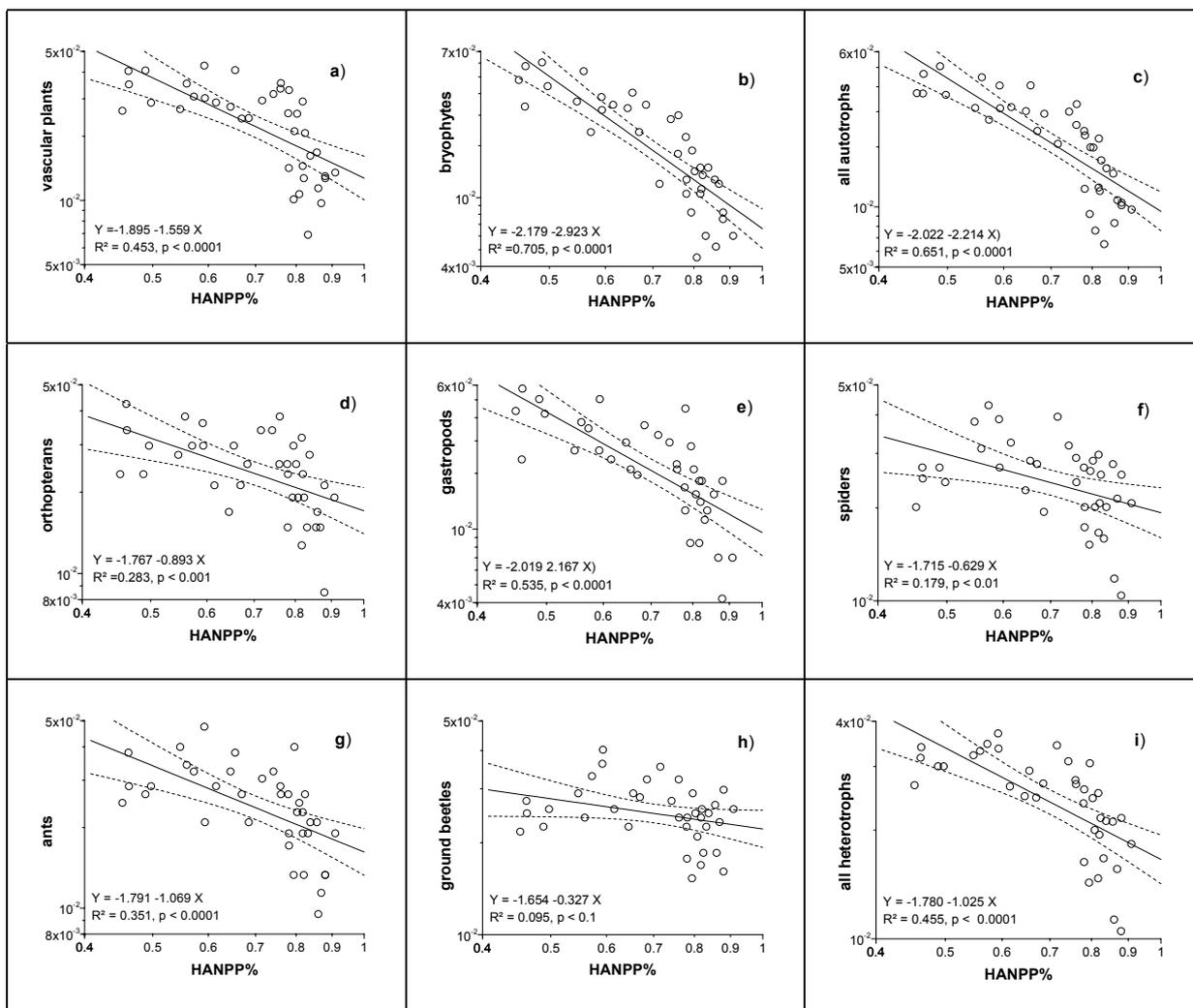


Abbildung 5. Beziehung zwischen NPP-Aneignung (HANPP%) und Artenvielfalt. Quelle: Haberl et al. 2004c

Abbildung 5 zeigt, dass HANPP und Artenzahl bei allen Gruppen invers korreliert sind. Die Form der log-log-Scatterplots suggeriert eine Optimumkurve (höchste Artenzahl bei ca. 50-60% HANPP), die AIC-Tests favorisierten dennoch das lineare Modell. Die fits sind allerdings meist schlechter als bei der NPP.

Die Ergebnisse sind somit ein deutlicher Hinweis darauf, dass die Artenvielfalt bei einer hohen HANPP deutlich abnimmt. Ein klarer Nachweis des postulierten Zusammenhangs zwischen HANPP und Aussterben/Gefährdung von Arten sind sie trotzdem nicht, weil über das ursprünglich vorhandene Arteninventar der Probestflächen mit großer HANPP keine Daten vorliegen.

Die Ergebnisse sind insgesamt, zumindest für die heterotrophen Gruppen, mit der Artenzahl-Energie-Hypothese (Currie und Paquin 1987, Lennon et al. 2000, Wright 1983, Wright 1990, Wright et al. 1993) kompatibel, die einen positiven Zusammenhang zwischen Energiefluss und

Artenzahl voraussagt. Dabei stützen sie (siehe die obigen Daten zur NPPT) klar die Vorstellung von einem linearen oder zumindest monotonen Verlauf der Arten-Energie-Kurve.

3.2 Fallstudie 2: Diversität der Avifauna Österreichs

Diese Fallstudie (Haberl et al. 2004b) verwendete grundsätzlich das gleiche methodische Design: Auch hier wurden räumliche Muster der Artenvielfalt, in diesem Fall der Artenzahl und Gefährdung von Vogelarten in Österreich, mit der Aneignung von Nettoprimärproduktion in einer statistischen Analyse in Beziehung gesetzt. Allerdings haben wir versucht, einige methodische Limitationen der Fallstudie 1 von vorneherein zu vermeiden:

- Durch Einbeziehung der Gesamtfläche Österreichs – inklusive wenig genutzter Landesteile – war es möglich, einen wesentlich größeren Gradienten an Nutzungsintensität und einen größeren Gradienten an Produktivität einzubeziehen.
- Der Frage, auf welcher räumlichen Skalenebene welche Effekte auftreten, konnten wir uns durch ein Design nähern, in dem wir 4 Skalenebenen (0,25x0,25, 1x1, 4x4, 16x16 km) untersuchten.
- Neben HANPP-bezogenen Indikatoren wurden weitere potenzielle Bestimmungsgrößen der Artenvielfalt (Seehöhe, Landschafts- und Landbedeckungsheterogenität) in die Analyse einbezogen.

3.2.1 Datengrundlagen und Methoden

Die Studie war auf einen Landbedeckungsdatensatz aufgebaut, der in der Kulturlandschaftsforschung erarbeitet worden war (Peterseil et al. 2004; Wrбка et al. 1998; Wrбка et al. 2002). Die basale Einheit dieses Datensatzes waren Zellen der Größe 0,25x0,25 km. Der Avifauna-Datensatz wurde von einer Studie (Plutzer und Pollheimer 2004) übernommen, in der Artenzahlen für alle in Österreich vorkommenden Vogelarten mit Hilfe eines Expertensystems aus dem offiziellen österreichischen Vogelinventar (Dvorak et al. 1993) auf die Gesamtfläche Österreichs extrapoliert worden war. Ein Vergleich dieses Datensatzes mit detaillierten lokalen Felduntersuchungen belegte seine Verlässlichkeit (lineare Regression, $r^2=0,66$, $n=75$). Neben Daten zur Anzahl der Vogelarten wurde auch die Anzahl der gefährdeten Arten („Rote Liste“-Arten der Kategorien 0, 1, 2, 3; Frühauf 2004) berücksichtigt.

Der HANPP-Datensatz wurde im Wesentlichen von einer früheren Studie (Haberl et al. 2001b) übernommen und für den o.g. Landbedeckungsdatensatz adaptiert. Als methodische Neuerung – alle anderen Methodenbeschreibungen siehe Haberl et al. (2001b) – wurden räumlich explizite Daten zur Holzernte in 85 Forstbezirken berücksichtigt (Büchsenmeister et al. 1999). Folgende Heterogenitätsindikatoren wurden untersucht: Shannon-Wiener Index und Simpson Index der Vielfalt an Landbedeckungstypen und Landschaftstypen (Wrбка et al. 2002) innerhalb eines Quadrats (erst ab 1x1 km) und die Anzahl der Landbedeckungstypen in den 8 Nachbarzellen jeder einzelnen Zelle.

Alle 16x16 km Quadrate, die zu mindestens 50% innerhalb Österreichs lagen, wurden analysiert (n=218). Um für die 3 anderen Skalenebenen gleich große Stichproben zu haben, wurde innerhalb jedes 16x16 km Quadrats ein 0,25x0,25 km Quadrat zufällig gewählt. Die zugehörigen 1x1 km und 4x4 km Quadrate wurden analysiert, sodass jeweils eine „genestete“ Stichprobe vorlag. 10 derartige Stichproben wurden gezogen und in einer „bootstrap“-Analyse wurde untersucht, ob die gefundenen Korrelationsmuster zwischen den 10 Stichproben stabil blieben. Da dies für alle deutlich erkennbaren Muster der Fall war, wurde mit einem χ^2 -Test jene Stichprobe ausgewählt, in der die Verteilung der Landbedeckungskategorien am ähnlichsten dem gesamtösterreichischen Durchschnitt war.

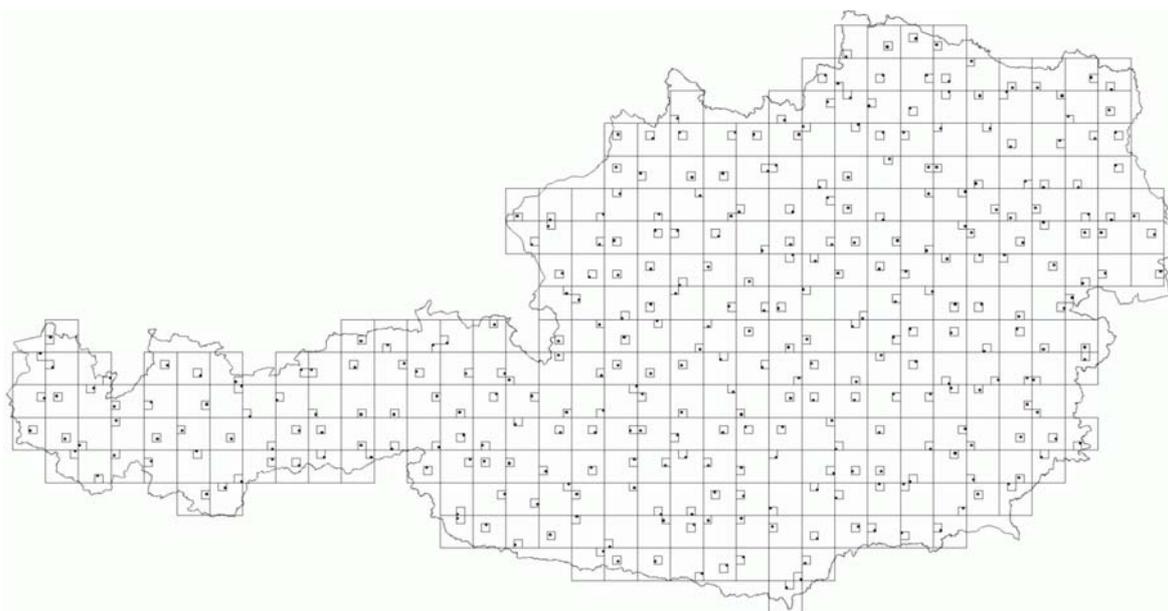


Abbildung 6. Lage der analysierten Quadrate der 3 größten Skalenebenen (d.h. bis 1x1 km)

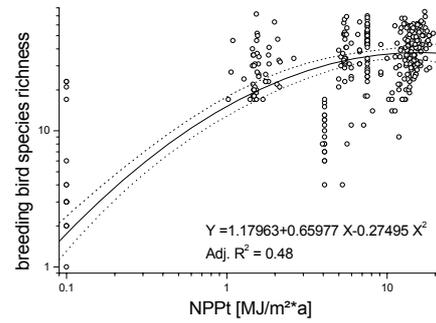
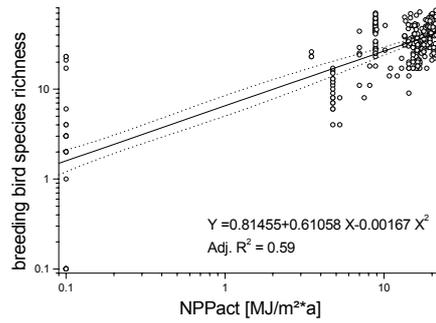
Da unsere Analysen in guter Übereinstimmung mit der Literatur ergaben, dass sowohl die verschiedenen HANPP-Komponenten (NPP_{act} , NPP_t , NPP_h , HANPP%), als auch die Vogelarten-Diversität stark von der Seehöhe abhingen, wurde eine Residualanalyse durchgeführt, in der der Effekt der Seehöhe auf HANPP und Artenvielfalt herausgerechnet wurde, und nur die Variation, die nicht durch die Seehöhe erklärbar war, untersucht wurde.

Alle statistischen Analysen folgten dem oben beschriebenen Muster, d.h. es wurden ein lineares und ein quadratisches Modell untersucht und mittels AIC entschieden, welches der beiden Modelle den Daten besser angepasst war.

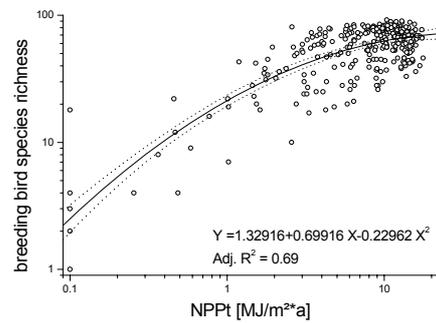
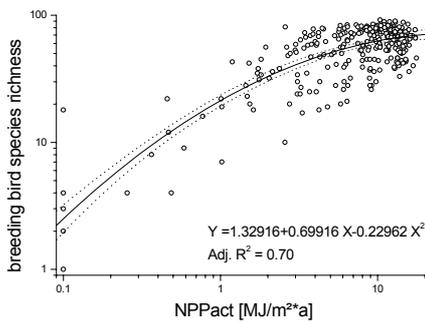
3.2.2 Ergebnisse und Diskussion

Die Ergebnisse bestätigen eindrucksvoll die Arten-Energie-Hypothese. Wie Abbildung 7 zeigt, besteht auf allen vier Skalenebenen ein über den gesamten Datenbereich monotoner – wenn auch nicht immer linearer – Zusammenhang von Energieverfügbarkeit und Artenzahl. Dieser Zusammenhang blieb auch in der Residualanalyse erhalten (vgl. Abbildung 8).

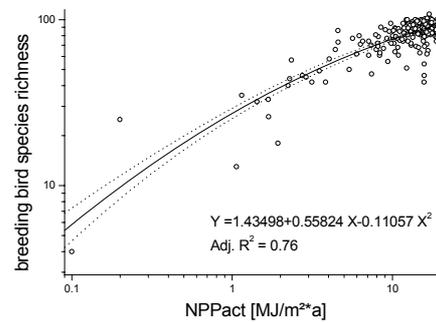
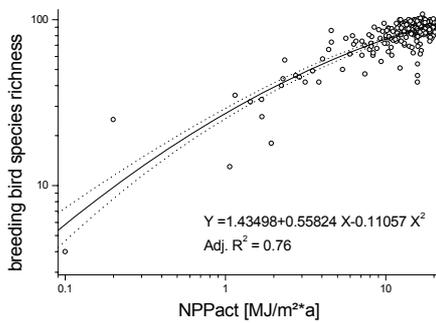
0.25x0.25 km



1x1 km



4x4 km



16x16 km

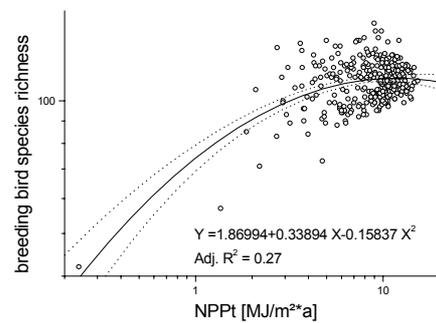
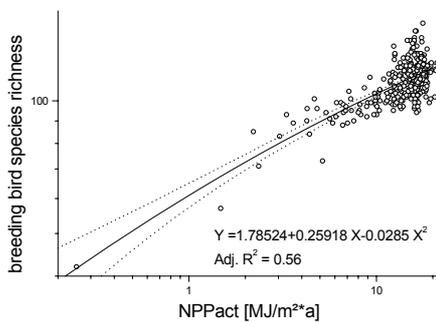


Abbildung 7. Zusammenhang zwischen NPP_{act} (linke Spalte) / NPP_t (rechte Spalte) und Vogel-Artenzahl in Österreich. Alle Daten wurden ^{10}log -transformiert. Auf allen vier Skalenebenen ergibt sich ein monotoner Zusammenhang zwischen NPP und Artenreichtum, wie von der Arten-Energie-Hypothese vorhergesagt. Quelle: Haberl et al., eingereicht.

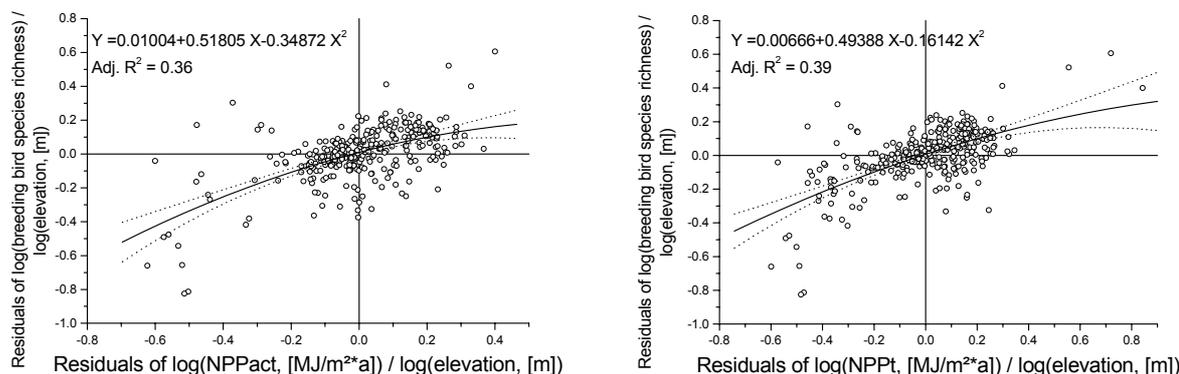


Abbildung 8. Ergebnis der Residualanalyse zwischen Artenzahl und NPP_{act}/NPP_t auf dem 1x1 km Raster. Die Darstellung ist folgendermaßen zu interpretieren: Der Abstand vom Nullpunkt auf der x-Achse zeigt, um wieviel produktiver oder weniger produktiv eine Probestfläche im Vergleich zu der auf Grund der Seehöhe prognostizierten Produktivität war. Abweichungen der Produktivität von dem laut Seehöhe zu erwartenden Wert sind überwiegend auf Landnutzung zurückzuführen. Auf der y-Achse ist aufgetragen, um wieviel mehr/weniger Arten auf dieser Probestfläche vorkommen als auf Grund ihrer Seehöhe prognostiziert. Quelle: Haberl et al., eingereicht.

Das Ergebnis der Residualanalyse besagt – in guter Übereinstimmung mit theoretischen Modellen (Allen et al. 2002), dass nicht nur das Klima (das in Österreich sehr stark mit der Seehöhe zusammenhängt) für die Artenzahl relevant ist, sondern dass die Verfügbarkeit von trophischer Energie unabhängig vom Klima einen eigenen Effekt ausübt. Zudem gibt diese Residualanalyse einen indirekten Hinweis auf die Relevanz von HANPP als Pressure-Indikator für Biodiversität, weil ein beträchtlicher Teil der Variation auf der x-Achse – also die Abweichung von NPP_{act} und NPP_t von dem für diese Seehöhe erwartbaren Wert – eine Folge der Landnutzung darstellt.

Alle Heterogenitätsindikatoren ergaben deutlich schlechtere Ergebnisse als NPP_{act} und NPP_t . Da nicht ausgeschlossen werden kann, dass bessere Heterogenitätsindikatoren mehr zur Erklärung der Artenzahl beitragen könnten, sollte daraus nicht geschlossen werden, dass die Heterogenität von Landbedeckung oder die Landschaftsheterogenität keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung für die Artenvielfalt haben. Das Ergebnis zeigt aber, dass Energie-Indikatoren jedenfalls auch eine erhebliche Relevanz aufweisen.

Die Ergebnisse von Fallstudie 2 lassen leider keine Entscheidung zwischen NPP_{act} und NPP_t zu. Dazu waren NPP_{act} und NPP_t zu stark korreliert (vgl. Abbildung 9b). Abbildung 9 zeigt weiters, dass die Ernte deutlich mit der Produktivität eines Probenpunktes zunimmt, weshalb auch NPP_{act} und HANPP positiv korreliert sind. Die Logik dahinter ist einfach, dass fruchtbarere Gebiete intensiver genutzt werden. Daher zeigt sich ein unimodaler Zusammenhang zwischen NPP_t und HANPP (Abbildung 9d): Bei geringer Fruchtbarkeit (in Österreich im Gebirge) ist HANPP gering, mit zunehmender Fruchtbarkeit steigt auch die HANPP, daher steigen NPP_t und HANPP zunächst gemeinsam. Ab einem bestimmten Wendepunkt nimmt die Nutzungsintensität schneller zu als die Produktivität, sodass dann der Naturverbleib von NPP (NPP_t) abnimmt. Daher kann es, wenn die

Artenvielfalt letztlich von der im System vorhandenen Energie (NPP_t) abhängt, in diesem Datensatz keinen linearen/monotonen Zusammenhang von HANPP und Artenzahl geben.

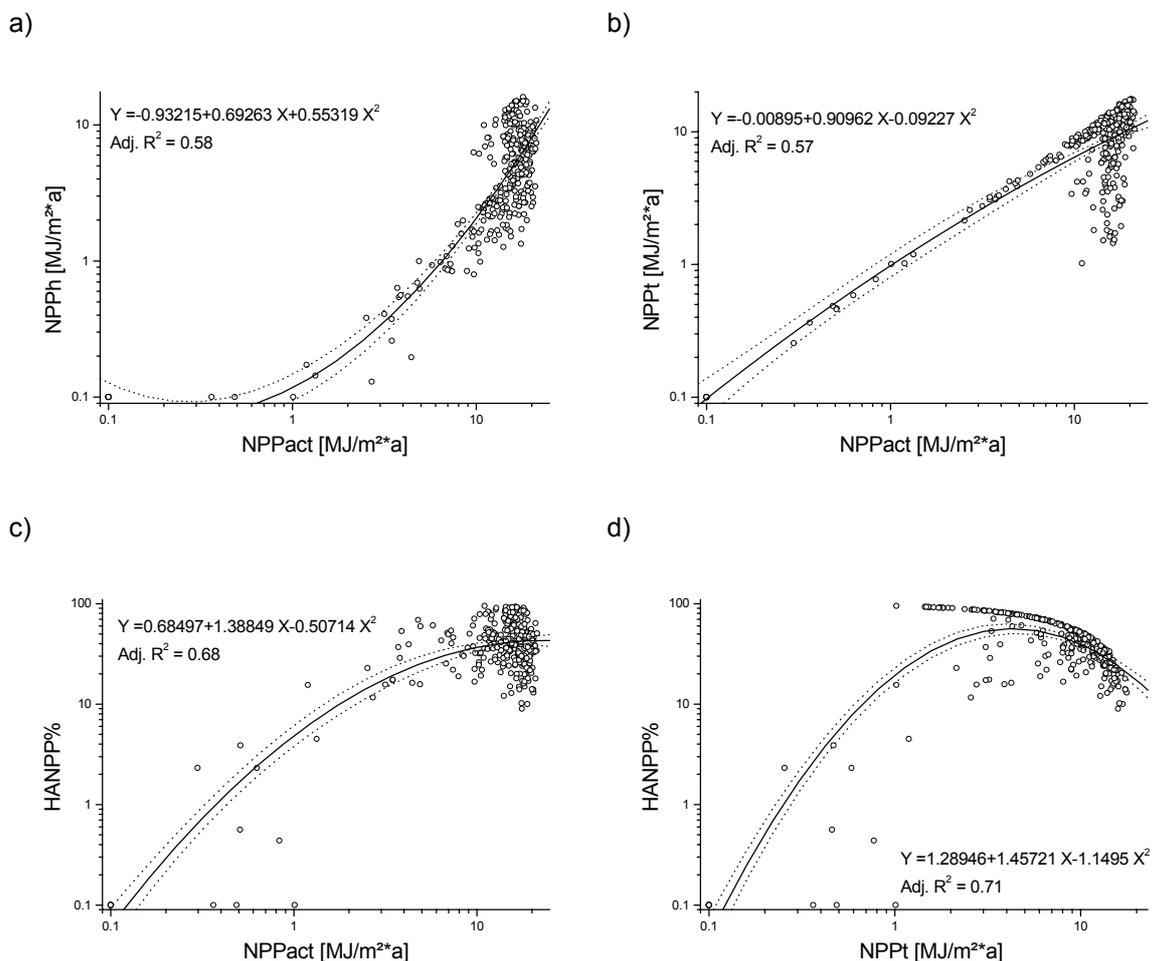


Abbildung 9. Korrelation zwischen den verschiedenen HANPP-Komponenten im Fallbeispiel 2 (1x1 km Raster). Quelle: Haberl et al., eingereicht.

Einen indirekten Hinweis auf die Relevanz von HANPP für die Gefährdung der Artenvielfalt stellt unser Ergebnis dar, dass die Anzahl der gefährdeten Vogelarten mit der HANPP zunimmt. Dieses Ergebnis blieb selbst in einer Residualanalyse signifikant (außer auf dem 0,25x0,25 km Raster). Weitere Details zu den Ergebnissen dieser Studie siehe Haberl et al. (eingereicht).

3.3 Forschungsbedarf

Die vorliegenden zwei Fallstudien unterstützen den Artenzahl-Energie-Hypothese und geben indirekte Hinweise darauf, dass HANPP zu Artenverlust führen dürfte. Ein direkter Nachweis, dass HANPP zu Artenverlusten führt, konnte bislang leider nicht erbracht werden. Der Grund dafür ist,

dass keine Daten über die ursprüngliche (potenzielle) Artenvielfalt vorhanden sind, auf deren Basis dieser Effekt eindeutig nachgewiesen werden könnte.

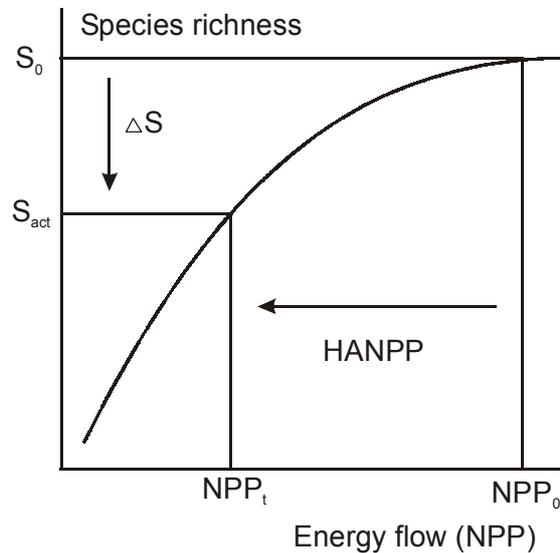


Abbildung 10. Artenzahl-Energie-Hypothese und der Effekt von HANPP auf die Artenzahl (Prinzipiskizze). Quelle: nach Wright 1990

Wie in Abbildung 10 dargestellt, quantifiziert HANPP die Verringerung der Energieverfügbarkeit, und diese sollte – gemäß Arten-Energie-Hypothese – zu einer Verringerung der Artenzahl führen. Da aber die Veränderung der Artenzahl (ΔS) nicht bekannt ist, waren bisher nur indirekte Tests möglich. Direkte Tests des in Abbildung 10 beschriebenen Zusammenhangs wären natürlich äußerst wünschenswert und würden die Brauchbarkeit von HANPP als Indikator für Pressures on Biodiversity weiter verbessern helfen.

4. Schlussfolgerungen in Bezug auf Pressure-Indikatoren für Biodiversität

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen, dass in Kulturlandschaften die Artenzahl hoch signifikant mit dem Energiefluss verknüpft ist und bestätigen damit die Arten-Energie-Hypothese. Dies ist ein deutlicher indirekter Hinweis auf die Nützlichkeit von HANPP als Pressure-Indikator für Biodiversität. Zudem deuten indirekte Hinweise vor allem aus Fallstudie 2 darauf hin, dass HANPP zu Verlust oder Gefährdung von Arten führen dürfte, u.a. die Ergebnisse der Residualanalyse und die Ergebnisse hinsichtlich der Rote-Liste-Arten. Auch das Ergebnis von Fallstudie 1, wonach die Artenzahl bei sehr hoher HANPP deutlich abnimmt, ist ein deutlicher Hinweis auf die Bedeutung von HANPP für die Gefährdung von Arten. Dennoch wäre eine direkte Bestätigung des Zusammenhanges von HANPP und Artenverlust/-gefährdung höchst wünschenswert.

Der große Vorteil von HANPP ist, dass HANPP *im Prinzip* mit gesellschaftlich-wirtschaftlichen Aktivitäten, z.B. der wirtschaftlichen Aktivität in den verschiedenen Sektoren einer Volkswirtschaft (also dem sektoralisierten BIP), eindeutig in Beziehung gesetzt werden kann.⁴ So wäre es z.B. im Prinzip möglich, mit Hilfe entsprechender Input-Output-Methoden die mit dem Endkonsum von Biomasse verbundene HANPP zu ermitteln. Dies ist bisher für keinen anderen vorgeschlagenen Indikator (vgl. Kapitel „2.2 Der Eurostat-Ansatz“; aber auch für Indikatoren wie die Heterogenität oder Komplexität von Landschaften, vgl. Moser et al. 2002) in vergleichbarer Weise der Fall.

Der HANPP-Ansatz stellt daher eine gut begründete Basis für die Entwicklung von Pressure-Indikatoren für Biodiversitätsverluste dar. Bisher wurde unseres Wissens kein anderer Indikator vorgeschlagen, der es in punkto theoretischer Konsistenz, Machbarkeit und empirischer Validierung mit HANPP aufnehmen könnte.

Das soll nicht bedeuten, dass nicht Anstrengungen gemacht werden sollten, um andere wesentliche Aspekte (Eingriffe in Wasserhaushalt, Stickstoffflüsse, Veränderungen der Landschaftsstruktur etc.) ebenfalls in vergleichbarer Weise fassbar zu machen, und dass Veränderungen im Energiefluss sicher nur eine wichtige unter mehreren Dimensionen von *pressures on biodiversity* darstellen, für die Indikatoren entwickelt werden sollten.

⁴ Indikatoren wie NPP_{act} , NPP_t usw. sind nicht eindeutig mit Nutzungsintensität / gesellschaftlichen Aktivitäten in Verbindung zu bringen und daher als Pressure-Indikatoren nicht geeignet.

Literaturverzeichnis

- Allen, A.P., J.H. Brown, J.F. Gillooly 2002. Global Biodiversity, Biochemical Kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule. *Science* 297, 1545-1548.
- Brown, J.H. 1981. Two Decades of Hommage to Santa Rosalia: Toward a General Theory of Diversity. *American Zoologist* 21, 877-888.
- Büchsenmeister, R., E. Hauk, K. Schieler 1999. *Österreichische Waldinventur 1992-1996*. Forstliche Bundesversuchsanstalt, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Vienna.
- Chapin, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack, S. Diaz 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Currie, D.J. und V. Paquin 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees. *Nature* 329, 326-327.
- Diamond, J.M. 1988. Factors Controlling Species Diversity: Overview and Synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 117-129.
- Dvorak, M., A. Ranner, H.-M. Ber 1993. *Atlas der Brutvögel Österreichs. Ergebnisse der Brutvogelkartierung 1981-1985 der Österreichischen Gesellschaft für Vogelkunde*. Federal Environment Agency, Vienna.
- EEA 1999. *Environment in the European Union at the turn of the century*. Environmental assessment report No. 2, European Environment Agency, Office for Official Publications of the European Union, Luxembourg.
- Erb, K.H. 1999. *Die Beeinflussung des oberirdischen Standing Crop und Turnover in Österreich durch die menschliche Gesellschaft*. Diplomarbeit an der Universität Wien, Institut für Pflanzenphysiologie, Wien.
- Eurostat 1999. *Towards environmental pressure indicators for the EU*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Field, C.B. 2001. Sharing the Garden. *Science* 294, 2490-2491.
- Fischer-Kowalski, M. und H. Haberl 1997a. Tons, Joules, and Money: Modes of Production and Their Sustainability Problems. *Society and Natural Resources* 10(1), 61-85.
- Fischer-Kowalski, M. und H. Haberl 1997b. Stoffwechsel und Kolonisierung: Konzepte zur Beschreibung des Verhältnisses von Gesellschaft und Natur. In: *Gesellschaftlicher Stoffwechsel und Kolonisierung von Natur*. M. Fischer-Kowalski, H. Haberl, W. Hüttler, H. Payer, H. Schandl, V. Winiwarter, H. Zangerl-Weisz (Hg.), Gordon & Breach Fakultas, Amsterdam, 3-12.
- Fischer-Kowalski, M. und H. Weisz 1999. Society as Hybrid Between Material and Symbolic Realms, Toward a Theoretical Framework of Society-Nature Interrelation. *Advances in Human Ecology* 8, 215-251.

- Frühauf, J. 2004. *Rote Liste der Brutvögel (Aves) Österreichs*. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.
- Green, B. 1991. *Countryside Conservation, The protection and management of amenity ecosystems*. Chapman & Hall, London.
- Haberl, H., C. Amann, W. Bittermann, K.H. Erb, M. Fischer-Kowalski, S. Geissler, W. Hüttler, F. Krausmann, H. Payer, H. Schandl, S. Schidler, N. Schulz, H. Weisz, V. Winiwarter 2001a. *Die Kolonisierung der Landschaft, Indikatoren für nachhaltige Landnutzung*. Schriftenreihe des Forschungsschwerpunktes Kulturlandschaftsforschung No. 8, bm:bwk, Wien.
- Haberl, H. und H. Zangerl-Weisz 1997. Kolonisierende Eingriffe: Systematik und Wirkungsweise. In: *Gesellschaftlicher Stoffwechsel und Kolonisierung von Natur, Ein Versuch in Sozialer Ökologie*. M. Fischer-Kowalski, H. Haberl, W. Hüttler, H. Payer, H. Schandl, V. Winiwarter, H. Zangerl-Weisz (Hg.), Gordon & Breach Fakultas, Amsterdam, 129-148.
- Haberl, H. 1999. Die Kolonisierung der Landschaft. Landnutzung und gesellschaftlicher Stoffwechsel. In: *Angewandte Landschaftsökologie, Grundlagen und Methoden*. R. Schneider-Sliwa, D. Schaub, G. Gerold (Hg.), Springer, Berlin-New York, 491-509.
- Haberl, H., K.H. Erb, F. Krausmann, W. Loibl, N. Schulz, H. Weisz 2001b. Changes in Ecosystem Processes Induced by Land Use: Human Appropriation of Net Primary Production and Its Influence on Standing Crop in Austria. *Global Biogeochemical Cycles* 15(4), 929-942.
- Haberl, H., K.-H. Erb, C. Plutzer, M. Fischer-Kowalski, F. Krausmann 2004a. Human appropriation of net primary production (HANPP) as comprehensive indicator for pressures on biodiversity. In: *Sustainability Indicators, A SCOPE Rapid Assessment Project*. B. Moldan (Hg.), SCOPE, John Wiley, New York, submitted.
- Haberl, H., N.B. Schulz, C. Plutzer, K.-H. Erb, F. Krausmann, W. Loibl, D. Moser, N. Sauberer, H. Weisz, H.G. Zechmeister, P. Zulka 2004c. Human Appropriation of Net Primary Production and Species Diversity in Agricultural Landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 102(2), 213-218.
- Haberl, H., C. Plutzer, K.-H. Erb, V. Gaube, M. Pollheimer, N.B. Schulz, eingereicht. Human Appropriation of Net Primary Production and Avifauna Diversity in Austria. *Agriculture, Ecosystems & Environment* submitted
- Huston, M. 1994. *Biological Diversity, The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson, G.E. 1959. Hommage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93, 145-159.
- Krausmann, F. 2001. Land Use and Industrial Modernization, An empirical analysis of human influence on the functioning of ecosystems in Austria 1830-1995. *Land Use Policy* 18(1), 17-26.
- Lennon, J.J., J.J.D. Greenwood, J.R.G. Turner 2000. Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species-energy hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 69, 581-598.
- MacArthur, R.H. und E.O. Wilson 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Chapman & Hall, London.

- Moser, D., H.G. Zechmeister, C. Plutzer, N. Sauberer, T. Wrba, G. Grabherr 2002. Landscape space complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology* 17(7), 657-669.
- Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science* 164, 262-270.
- Peterseil, J., T. Wrba, C. Plutzer, I. Schmitzberger, A. Kiss, E. Szerencsits, K. Reiter, W. Schneider, F. Suppan, H. Beissmann 2004. Evaluating the ecological sustainability of Austrian agricultural landscapes – The SINUS approach. *Land Use Policy* 21(3), in print.
- Plachter, H. 1991. *Naturschutz*. G. Fischer, Stuttgart.
- Plutzer, C. und M. Pollheimer 2004. Biodiversität der Brutvögel Österreichs. In: *Biodiversität in Österreich*. N. Sauberer (Hg.), Wien, in print.
- Postel, S.L., G.C. Daily, P.R. Ehrlich 1996. Human Appropriation of Renewable Fresh Water. *Science* 271(5250), 785-788.
- Ricklefs, R.E. und D. Schlüter 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, London.
- Ritchie, M.E. und H. Olff 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400, 557-560.
- Rojstaczer, S., S.M. Sterling, N. Moore 2001. Human Appropriation of Photosynthesis Products. *Science* 294, 2549-2552.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sakamoto, Y., M. Ishiguro, G. Kitagawa 1986. *Akaike Information Criterion Statistics*. D. Reidel Publishing Company, Tokyo.
- Sala, O.E., F.S. Chapin III, R.H. Gardner, W.K. Lauenroth, H.A. Mooney, P.S. Ramakrishnan 1999. Global change, biodiversity and ecological complexity. In: *The Terrestrial Biosphere and Global Change, implications for natural and managed ecosystems*. B. Walker, W. Steffen, J. Canadell, J. Ingram (Hg.), Cambridge University Press, IGBP Book Series 4, Cambridge, 304-328.
- Schulz, N. 1999. *Auswirkungen von Landnutzung auf Ökosystemprozesse: Die menschliche Aneignung von Nettoprimärproduktion in Österreich, vergleichende Berechnung anhand verschiedener Datenquellen*. Masters thesis, University of Vienna, Wien.
- SRU 1985. *Umweltprobleme der Landwirtschaft, Sondergutachten*. Rat der Sachverständigen für Umweltfragen (SRU), Kohlhammer, Stuttgart, Mainz.
- UBA 1996. *Umweltsituation in Österreich. Vierter Umweltkontrollbericht des Bundesministers für Umwelt an den Nationalrat, Teil A*. Umweltbundesamt, Bundesministerium für Umwelt, Wien.
- Vitousek, P.M., P.R. Ehrlich, A.H. Ehrlich, P.A. Matson 1986. Human Appropriation of the Products of Photosynthesis. *BioScience* 36(6), 368-373.
- Weisz, H., F. Krausmann, K.H. Erb, N. Schulz, H. Haberl 1999. Gesellschaftliche Beeinflussung ökosystemarer Energieflüsse und Energiebestände (NPP-Aneignung). In: *Colonizing Landscapes, Indicators for Sustainable Land Use*. H. Haberl, H. Schandl, M. Fischer-Kowalski, W. Bittermann, W. Hüttler, H. Weisz, V. Winiwarter (Hg.), Endbericht zum Modul IN4 "Prozeßorientierte top-down Planungsindikatoren" der Kulturlandschaftsforschung, IFF-Soziale Ökologie, Wien, 29-54.

- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30(3), 277-332.
- Wilson, E.O. 1988. *Biodiversity*. National Academic Press, Washington, D.C.
- Wrbka, T., M.H. Fink, H. Beissmann, W. Schneider, K. Reiter, K. Fussenegger, F. Suppan, I. Schmitzberger, M. Pühringer, A. Kiss, B. Thurner 2002. *Kulturlandschaftsgliederung Österreich*. Bundesministerium für Bildung, Wissenschaft und Kultur, Forschungsprogramm Kulturlandschaft, Schriftenreihe No. 13 (auf CD), Wien.
- Wrbka, T., K. Reiter, E. Szerencsits, H. Beissmann, P. Mandl, A. Bartel, W. Schneider, F. Suppan 1998. Landscape structure derived from satellite images as indicator for sustainable landuse. In: *Operational Remote Sensing for Sustainable Development*. G.J.A. Nieuwenhuis, R.A. Vaughan, M. Molenaar (Hg.), Proc. of the 18th EARSeL Symp. (11-14 May 1998) at Enschede, Balkema, Rotterdam, 119-127.
- Wright, D.H. 1983. Species-energy theory, an extension of species-area theory. *Oikos* 41, 495-506.
- Wright, D.H. 1990. Human Impacts on the Energy Flow Through Natural Ecosystems, and Implications for Species Endangerment. *Ambio* 19(4), 189-194.
- Wright, D.H., D.J. Currie, B.A. Maurer 1993. Energy Supply and Patterns of Species Richness on Local and Regional Scales. In: *Species Diversity in Ecological Communities*. R.E. Ricklefs and D. Schluter (Hg.), The University of Chicago Press, Chicago, London, 66-76.