

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.	82/83	S. 19–45	12 Abb.	2 Tab.	Freiburg 1994
-----------------------------------	-------	----------	---------	--------	---------------

**Anatomischer und biomechanischer Vergleich der
Sproßachsen von *Alnus viridis* (Chaix) DC.
aus dem Schwarzwald und den Lechtaler Alpen mit
Stockausschlägen von *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.
aus dem Schwarzwald im Hinblick auf die Standorts-
ökologie beider Arten**

von

Franka Brüchert, Arno Bogenrieder & Thomas Speck, Freiburg i. Br.

Zusammenfassung

Die Achsen von *Alnus glutinosa* (Stockausschläge) und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald unterscheiden sich hinsichtlich der durchschnittlichen Jahrringbreite (d.h. des Jahreszuwachses) und der Gewebeanteile in den jüngsten Achsen. *Alnus glutinosa* zeigt in den einjährigen Achsen einen signifikant höheren Markanteil und einen geringeren Rindenanteil und hat insgesamt einen höheren Jahreszuwachs aufzuweisen. Bei beiden Arten vergrößert sich später der Anteil des Holzes am Sproßquerschnitt in übereinstimmender Weise. Etwa ab dem 5. Jahr bei *Alnus glutinosa* bzw. ab dem 3.–4. Jahr bei *Alnus viridis* verändern sich die Anteile der verschiedenen Achsengewebe nur noch sehr langsam und bei 5 bis 15jährigen Achsen wird bei beiden Taxa aus dem Schwarzwald ein annähernd konstantes Verhältnis von Holz zu Rinde (4,3 : 1) erreicht.

Die prozentuale Zunahme des Holzanteils am Sproßquerschnitt vollzieht sich bei den Hochlagen-Herkünften von *Alnus viridis* (Lechtaler Alpen, ca. 1.900 m) viel langsamer und erreicht erst ab dem 8. Jahr ein annähernd konstantes Verhältnis zum Rindenanteil, wobei das Verhältnis von Holz zu Rinde mit 2,6 : 1 deutlich tiefer liegt als bei den Mittelgebirgs-Herkünften. Dieser Unterschied wird vor allem durch die wesentlich schwächere Produktion von Spätholz verursacht, das durch seine dickwandigen Holzfaserzellen die Biegesteifigkeit der Achse in entscheidender Weise beeinflusst.

Bei den experimentell ermittelten Biegesteifigkeiten und den Biegeelastizitätsmoduln der Achsen ergaben sich Unterschiede zwischen den beiden Arten aus dem Schwarzwald

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. F. BRÜCHERT, Prof. Dr. A. BOGENRIEDER, Lehrstuhl f. Geobotanik (Biologie II), Universität Freiburg

Dr. Th. SPECK, Botanischer Garten der Universität, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg i. Br.

(analog zu den anatomischen Befunden) vor allem bei den jüngsten Achsen. In diesem Stadium sind die Achsen der Grün-Erle wesentlich flexibler als die der Schwarz-Erle. Dieser Unterschied verliert sich dann bei älteren Achsen des Schwarzwald-Materials, während bei den Alpen-Herkünften in allen Altersstadien eine geringere Biegesteifigkeit erhalten bleibt.

Da die geringere Biegesteifigkeit vor allem von der verminderten Spätholzproduktion abhängt, sehen wir in den Unterschieden in der Achsenanatomie und bezüglich der mechanischen Eigenschaften der Hochlagen-Herkünfte in erster Linie eine Reaktion auf die schlechteren klimatischen Bedingungen im Hochgebirge. Ob darüberhinaus bei den beobachteten anatomischen und biomechanischen Unterschieden eine Ökotypendifferenzierung beteiligt ist, muß in weiteren Untersuchungen geklärt werden. Die intraspezifischen Unterschiede zwischen den Hochlagen- und Mittelgebirgs-Herkünfte bei *Alnus viridis* sind auf jeden Fall größer als die interspezifischen Unterschiede zwischen *Alnus viridis* und *Alnus glutinosa* aus dem Mittelgebirge.

Summary

Stems of *Alnus glutinosa* (stump shoots) and *Alnus viridis* from the Black Forest show differences in mean width of the annual rings (i.e. annual growth rate). Differences are also observed among youngest stems in the percentage tissue contribution to cross-sectional area. The annual growth rate is higher in *Alnus glutinosa*. Furthermore in one year old stems of this taxon the contribution of pith to cross-sectional area is significantly higher but the contribution of cortex is significantly lower than in *Alnus viridis*. In older ontogenetic stages of both taxa the contribution of wood to cross-sectional area increases in a very similar manner. Beginning with the 5th year in *Alnus glutinosa* and with the 3rd-4th year in *Alnus viridis* the contribution of different stem tissues to cross-sectional area changes very slowly and in 5 to 15 year old stems of *Alnus glutinosa* and of *Alnus viridis* from the Black Forest there is an approximately constant volume ratio of wood to cortex (4.3:1). Plant material was collected from sites in the Black Forest between 550 m to 1,000 m height above sea level.

In *Alnus viridis* plants from high mountain regions (Lechtaler Alps, approximately 1,900 m height above sea level) the increase of the percentage contribution of wood to the cross-sectional area of stems is delayed compared to plants from the Black Forest. Approximately constant volume ratios of wood to cortex are not observed before stems are eight years old. The ratio is with 2.6:1 markedly smaller than the ratio found in *Alnus viridis* plants from the Black Forest. This difference is mainly the result of markedly smaller volumes of late wood produced by the plants from the Alps. Because late wood is mainly composed of thick-walled wood fibers, the amount of late wood is therefore important to the flexural stiffness of stems.

Experimental data on flexural stiffness and Young's modulus show particular differences between the two *Alnus* species from the Black Forest in youngest stems, a result that is reflected in the anatomical data. During this ontogenetic stage, the stems of the Green Alder are markedly more bending flexible than stems of the Common Alder. These differences vanish during ontogeny in the two *Alnus* taxa from the Black Forest, whereas in

Alnus viridis plants from the Alps the stems remain less bending stiff in all ontogenetic stages tested.

The lower flexural stiffness is principally caused by the smaller amount of late wood. We interpret the differences in anatomical structure and in mechanical properties of *Alnus viridis* from highly elevated sites of the Alps mainly as a reaction to the climatically unfavourable conditions in high mountain regions. The possibility that the observed differences in stem anatomy and biomechanical properties are the result of a differentiation of ecotypes should be tested in further studies. However the intraspecific differences between the *Alnus viridis* plants from highland areas (Black Forest) and from high mountain regions (Lechtaler Alps) are much more pronounced than the interspecific differences between *Alnus viridis* and *Alnus glutinosa* from sites in the Black Forest.

1. Einleitung

Wuchsform, Wachstumsgeschwindigkeit und biomechanische Eigenschaften der Sproßachsen bestimmen die Konkurrenzkraft und die standörtliche Einnischung von Gehölzen in entscheidender Weise. Jede in der Natur vorkommende Wuchsform und Wuchshöhe stellt einen Kompromiß dar zwischen dem Vorteil, den eine weit aufsteigende Achse bezüglich der Bestäubung, der Ausbreitung von Früchten oder Samen und der Lichtexposition der Blätter bietet und dem großen Materialaufwand, der für eine solche Höhe und die Stabilität der Sproßachsen erforderlich ist. (vgl. ZIMMERMANN & BROWN 1974, HALLE et al. 1978, NIKLAS & KERCHNER 1984, McMAHON 1975, McMAHON & BONNER 1985, SPECK et al. 1990, MOSBRUGGER 1990). Aufrechte, selbsttragende (d.h. nicht windende oder kletternde) Landpflanzen sind einer Vielzahl von Kräften ausgesetzt, die hohe Anforderungen an die Stabilität und die mechanische Belastbarkeit ihrer Achsensysteme stellen. Zu der mit zunehmender Größe steigenden Belastung durch das Eigengewicht addieren sich die von außen angreifenden Kräfte, die durch Wind, strömendes Wasser oder Schneelast verursacht sein können. (vgl. RARDORSKY 1928, 1937, ALEXANDER 1971, NACHTIGALL 1971, McMAHON & KRONAUER 1976, WAINWRIGHT et al. 1976, ARCHER 1987, GORDON 1989, SPECK et al. 1990, SPECK 1991a, NIKLAS 1992).

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, einen Zusammenhang zwischen der Morphologie und Funktionsanatomie und den mechanischen Eigenschaften des verholzten Achsensystems der Grün-Erle (*Alnus viridis*) und der Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa*) herzustellen und sie in Bezug zu bringen mit den standörtlichen Bedingungen beider Arten. Der Wahl dieser beiden Arten als Untersuchungsobjekte liegen mehrere Überlegungen zugrunde:

1. Beide Arten siedeln auf Standorten, die zeitweise starker mechanischer Belastung ausgesetzt sind, zum Beispiel Uferstandorte entlang der Flußoberläufe des rhenanischen Reliefs bei der Grün-Erle bzw. der mittleren oder unteren Gewässerabschnitte der in die Ebene austretenden Schwarzwaldbäche bei der

Schwarz-Erle. Völlig abweichend von diesen Verhältnissen erscheint das Auftreten der Grün-Erle in den vom Schnee geprägten und durch kurze Vegetationszeit gekennzeichneten Hochlagen der nördlichen Randalpen, wo die Art in den meist nordexponierten, steilen, tiefgründigen und wasserzügigen Standorten des *Alnetum viridis* ihren Schwerpunkt findet. Hier sind wegen hoher Schneelasten und der Kriech- bzw. Setzbewegungen des Schnees die mechanischen Eigenschaften der verholzten Achsen von ganz besonderer Bedeutung.

2. Die Wahl zweier systematisch nahe stehender Taxa sollte darüber Aufschluß geben, ob und wie stark sich systematisch relativ eng verwandte Arten unterscheiden, die zwar verschiedene ökologische Schwerpunkte besitzen, gegen den Rand ihrer ökologischen Amplitude aber einen Überlappungsbereich aufweisen. Um eine möglichst gute Vergleichbarkeit zu erreichen, wurden von der eigentlich baumförmig wachsenden *Alnus glutinosa* für die Untersuchung sog. Stockausschläge verwendet. Dabei handelt es sich um seitlich aus dem Baumstumpf hervorbrechende Sekundärtriebe, die in ihren basalen Bereichen einen ähnlich bogig nach oben gekrümmten Wuchs aufweisen wie die Achsen von *Alnus viridis*. Diese strauchige oder mehrstämmig baumartige Wuchsform ist entlang der Schwarzwaldtäler aufgrund des regelmäßigen Zurückschlagens der gewässerbegleitenden Gehölze weithin vorherrschend, so daß hier durch anthropogene Einflüsse eine strukturelle Ähnlichkeit der beiden Arten von vorneherein gegeben ist.

3. Das standörtliche Verhalten der beiden Arten im Schwarzwald bezüglich bestimmter klimatischer und edaphischer Faktoren ist gut bekannt (WILMANN 1977, SCHWABE 1987). Ohne Kenntnis der standörtlichen Gegebenheiten, die bei beiden Arten einen erheblichen Einfluß auf Wachstum und Entwicklung haben können, wäre eine Beurteilung der Anpassung an spezielle mechanische Belastungen des jeweiligen Standorts kaum möglich. Hier aber konnten wir uns von vorneherein auf ein reiches Beobachtungs- bzw. Datenmaterial stützen.

Der Vergleich der beiden Arten umfaßte Untersuchungen zur Wuchsform, sowie zur Achsen- bzw. Holzanatomie. Mit diesen Ergebnissen wurden zwei in Biegevorrichtungen (vgl. VINCENT 1990, 1992, SPECK 1991) ermittelte biomechanische Kenngrößen, nämlich die Biegesteifigkeit und das Biegeelastizitätsmodul der Achsen in Beziehung gesetzt. Ein weiterer Vergleich erfolgte bezüglich des Verhaltens bei Rückkehr in die Ausgangslage (Hysterese) und des Bruchverhaltens der Achsensysteme.

Ein weiterer Aspekt, dem im Rahmen dieser Arbeit nachgegangen wurde, war die Frage nach dem Einfluß der Umweltfaktoren auf Morphologie, Anatomie und biomechanischen Eigenschaften. Aus diesem Grund wurden den an der unteren Grenze der Verbreitung wachsenden Populationen der Grün-Erle aus dem Schwarzwald solche aus der subalpinen Stufe der Lechtaler Alpen (Nähe Freiburger Hütte, ca. 1.900 m) gegenübergestellt (*Alnus glutinosa* fehlt in dieser Höhenlage) und bezüglich ihrer funktionsanatomischen und biomechanischen

Eigenschaften verglichen. Hier, in der Nähe der Obergrenze der Verbreitung, ist *Alnus viridis* häufig einer erheblichen mechanischen Belastung durch Schneedruck, Lawinenabgänge oder Massenversatz von Bodenmaterial ausgesetzt, was von der Pflanze offenbar durch einen abweichenden anatomischen Bau des Achsensystems beantwortet wird.

2. Verbreitungsgebiete und standörtliche Ansprüche von *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis*.

Das Areal der Schwarz-Erle umfaßt beinahe das gesamte Europa, von den Britischen Inseln, Portugal und Spanien über Mitteleuropa und den Balkan bis zum Ural. Sie ist eine häufige, oft bestandsbildende Art der Auen- und Bruchwälder, kommt aber auch entlang von Bächen und Flüssen und an quelligen oder staunassen Standorten bis in die montane Stufe fast regelmäßig vor. Den Schwerpunkt ihres Vorkommens hat die Art in unserem Gebiet heute, nach Verschwinden der meisten Auen- und Bruchwälder, als Galeriegehölz entlang der Fließgewässer, vor allem in Gewässerabschnitten mit seichten, zeitweise überschwemmten Uferpartien und guter Nährstoffversorgung. Nach SCHWABE (1987) besiedelt sie im Schwarzwald vor allem die gefälleschwachen Talböden der breiten Sohlentäler im Mittel- und Unterlauf der Flüsse, wo die Fließgeschwindigkeit bereits verringert ist. Die Galeriewäldchen des *Stellario nemorum*-*Alnetum glutinosae*, der häufigsten bachbegleitenden Gesellschaft im Schwarzwald, sind oft nur schmale, in der Regel niederwaldartig bewirtschaftete Streifen, die nur noch an wenigen Stellen ihre ursprünglich viel größere Ausdehnung in der Talaue erkennen lassen. Der regelmäßige Hieb, das Zurücksetzen „auf den Stock“, geschieht nicht ausschließlich im Hinblick auf die Holzgewinnung, sondern auch in der Absicht, mehrköpfige oder vielstämmige Stockauschläge zu erhalten, die der Dynamik des Hochwassers einen höheren bremsenden Widerstand entgegensetzen als einstämmige Kernwüchse (Abb. 1). Die Schwarz-Erle bevorzugt die wintermilden und bereits etwas strömungsberuhigten Flußabschnitte im Mittel- und Unterlauf, bleibt jedoch nicht auf diese günstigen Standorte beschränkt. So findet sich *Alnus glutinosa* als Einzelbaum auch in tief eingeschnittenen Flußtälern mit höherer Abflußgeschwindigkeit, an frischen bis feuchten Wegrändern und Wegböschungen und in Quellbereichen bis weit in die montane Stufe. Im winterkalten Klima des danubischen Reliefs mit mehr als 150 Frosttagen im Jahr und Wintertemperaturen unter -15°C wird die Schwarz-Erle aber schließlich von der Grau-Erle (*Alnus incana*) abgelöst (SCHWABE 1985).

Die Grün-Erle (*Alnus viridis*) ist eine Gehölzart der subalpinen Krummholzstufe in einem Verbreitungsgebiet, das von den Karpaten über die Gebirgszüge des Balkan bis zu den Alpen reicht, wobei hier die Art bis weit in die regenreichen Randalpen und ins Alpenvorland ausgreift (BRESINSKY, 1965).



Abb. 1: *Alnus glutinosa* (Stockausschlag, Schwarzwald). Durch das Schlagen haben sich aus ursprünglich einem Kernwuchs mehrere gleichberechtigte Stämme entwickelt. Photo: Rasbach.

In der subalpinen Stufe der niederschlagsreichen Randalpen bildet die Grün-Erle meist dichte Gebüsch von bis zu 4 m Höhe, die in Höhenlagen zwischen 1.600 m und 1.900 m am üppigsten entwickelt sind (RICHARD 1967, BRAUN-BLANQUET 1973, REISIGL & KELLER 1989). In Lawinerinnen und entlang von Wildbächen können Grünerlen-Bestände bis in die montane Stufe hinunterreichen. Die Grün-Erle ist ein guter Pionier nach Bodenabrissen oder Überschüttungen und kann auf diese Weise, aber auch als Weideunkraut, immer wieder Wuchsorte weit unterhalb der subalpinen Höhenstufe für sich erobern (Abb. 2). Der von der Grün-Erle beherrschte und von hochwüchsigen und produktions-

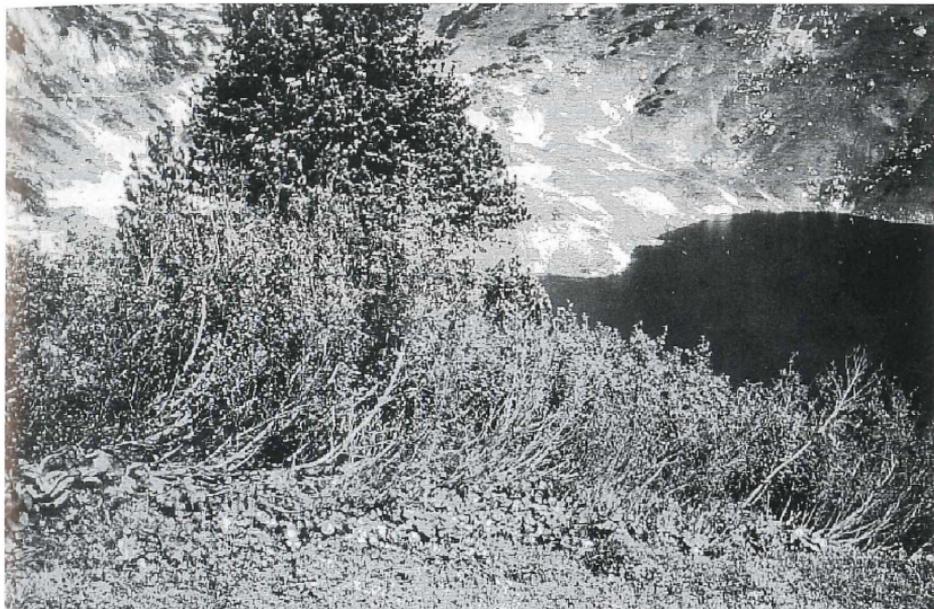


Abb. 2: *Alnetum viridis* (Bestand in den Lechtaler Alpen [Höhe ca. 1.900 m]). Durch wiederholte langanhaltende Schneebedeckung werden die Einzelstämme immer wieder niedergedrückt und erheben sich weit bogenförmig. Photo: Rasbach.

kräftigen Stauden durchsetzte eigentliche Grünerlenbusch (*Alnetum viridis*) wächst vorwiegend auf frischen, kalkarmen, aber mineralkräftigen Lehmböden oder vom Schnee durchfeuchteten feinerdereichen Hangschuttböden, die für den Bergwald zu naß oder zu lange schneebedeckt sind. Allerdings wächst der Grünerlenbusch bei guter Wasserversorgung auch auf Kalk-Verwitterungsböden (BRAUN-BLANQUET 1973, HEGI 1957), was darauf hindeutet, daß die Ablösung der Grün-Erle durch die Legföhre (*Pinus mugo* ssp. *mugo*) auf den meist flachgründigeren und trockeneren Kalkböden eher mit dem ungünstiger werdenden Wasserhaushalt als mit dem pH-Wert oder der Nährstoffversorgung zusammenhängt. Dafür spricht wohl auch die Beobachtung von BENECKE (1972), der bei *Alnus viridis* eine 1,5-fach höhere Transpiration gefunden hat als bei *Pinus mugo*; jedenfalls bevorzugt die Art deutlich Standorte mit hoher Luftfeuchtigkeit, tiefen Herbsttemperaturen und reichlicher Schneebedeckung (RICHARD 1968).

Die Bevorzugung kühler, luftfeuchter Standorte bestätigt WILMANN'S (1977) auch für das vom Hauptareal abgetrennte Vorkommen der Grün-Erle im Schwarzwald. Als Ur-Biotop der Art nennt sie die steilwandigen, von der jungen rhenanischen Erosion geprägten Täler auf der Westseite des Schwarzwaldes.

Auch SCHWABE (1987) bestätigt diese Einschätzung, denn sie fand die Grün-Erle als bachbegleitendes Galeriegebüsch im Mittleren Schwarzwald nur in den stark eingekerbten und steilen Tälern der nach Norden oder Nordwesten entwässernden Bächen, wo ihr Charakter als Wildbachart deutlich zu erkennen ist. An solchen Standorten kommt der Pflanze der weitbogige bis säbelförmige Wuchs zustatten (Abb. 3), der es ihr erlaubt, freischwingende Triebe über dem Wasser zu entwickeln, um auf diese Weise der Lichtkonkurrenz anderer Gehölze zu entgehen (WILMANN 1977).



Abb. 3: *Alnus viridis* (Schwarzwald), Achsen mit bogenförmiger Krümmung nur an der Stammbasis. Durch die langen geraden Sproßachsen erheben sich die Kronen in großem Abstand über dem Hang. Photo: Rasbach.

Die Grün-Erle gehört im Schwarzwald zu den progressiven Glazialrelikten (vgl. WILMANN 1977). Aufgrund ihres Pioniercharakters hat die Art zahlreiche von Menschen geschaffene Sekundärstandorte besiedeln können, so daß sie heute im Schwarzwald keineswegs zu den floristischen Seltenheiten zu rechnen ist. Besonders auf extensiv bewirtschafteten Weideflächen hat sich die Art vielerorts dauerhaft etabliert und ist an einigen Stellen zu einem regelrechten Weideunkraut geworden. Auf Verbiß durch das Weidevieh reagiert sie mit der Entwicklung zahlreicher Neutriebe, doch spielt beim Vordringen der Art auch die Fähig-

keit zur Eroberung von Freiflächen mit ganzen Herden von Keimlingen eine nicht zu unterschätzende Rolle. Ein weiterer, ebenfalls vom Menschen geschaffener Lebensraum sind die zahlreichen Böschungen und Wegarisse, die im Zuge der starken Wegbautätigkeit der letzten Jahrzehnte überall entstanden sind. Meist spontan, vereinzelt aber auch gepflanzt, hat sich die Grün-Erle auf diesem Typ von Sekundärstandort im Schwarzwald stark ausgebreitet.

3. Wuchsform von *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis*

Wuchsform und Wuchshöhe einer Pflanze sind das Ergebnis der genetischen Prädisposition und der auf die Pflanze einwirkenden Umweltfaktoren. Unter Wuchshöhe soll im folgenden die Länge der senkrechten Projektion des apikalen Achsenendes auf die (unter Umständen geneigte) Bodenoberfläche verstanden werden, unter Sproßlänge dagegen die wahre Achsenlänge, die stets größer oder höchstens gleich der Wuchshöhe ist (Abb. 4). Wuchshöhe und Sproßlänge sind nur bei völlig geradem, zur Bodenoberfläche senkrechtem Wuchs identisch, nicht jedoch bei säbel- oder bogenwüchsigen Achsenformen.

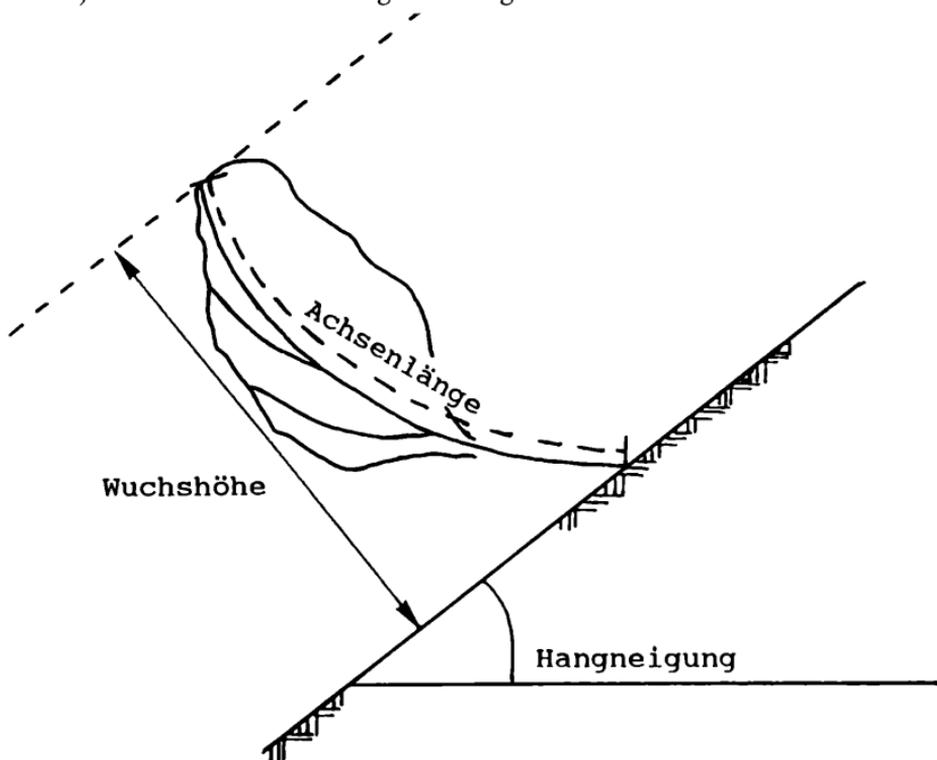


Abb. 4: Achsenlänge und Wuchshöhe an Standorten mit Hangneigung.

Alnus glutinosa entwickelt sich bei ungestörtem Wachstum baumförmig mit einem schlanken, bis zu 30 m hohen Stamm. Solche Formen sind allerdings entlang der Schwarzwald-Bäche wegen der niederwaldartigen Bewirtschaftung nur selten anzutreffen. Aufgrund des guten Regenerationsvermögens treiben nach dem Hieb an den verbliebenen Stümpfen mehrere ruhende Knospen aus und entwickeln sich zu mehr oder weniger gleichberechtigten Ersatztrieben, die einen Kranz von Achsen um den alten Stumpf bilden (s. Abb. 1). Die jungen Triebe wachsen zunächst eine Zeitlang annähernd plagiotrop, bevor sie sich in die Senkrechte aufrichten. Bei der Schwarz-Erle erfolgt dieses Aufrichten schon recht bald, so daß der Krümmungsradius an der Stammbasis ziemlich eng bleibt. In der Anfangsphase der Regenerierung nach einem Hieb wächst die Pflanze also zunächst strauchartig (vergleichbar der Grün-Erle), nach wenigen Jahren entwickeln sich dann die Sproßachsen zu aufrecht wachsenden, langen und schlanken Schäften an denen nur wenige kräftige Seitenäste erhalten bleiben, während die schwächeren absterben (v. KIRCHNER, LOEW & SCHRÖTER 1914). Es entsteht auf diese Weise ein polykormischer Baum, bei dem die Anzahl der Achsen und die Wuchshöhe von der Häufigkeit abhängt, mit dem das Schlagen wiederholt wird. Die Stämme mehrfach auf Stock gesetzter Exemplare weisen im inneren Bereich des vielköpfigen Triebsystems normalerweise nur eine geringe basale Krümmung auf, während die an der Peripherie gebildeten Stockausschläge an ihrer Basis deutlich bogen- oder säbelwüchsige Formen zeigen können.

Im Gegensatz zu *Alnus glutinosa* wächst *Alnus viridis* immer strauchförmig. Je nach Bestandesstruktur und Art der mechanischen Beanspruchung sind zumindest einige oder sogar alle Äste eines Stockes säbelwüchsig oder fast bis in die Triebspitzen reichend bogenwüchsig (zu „Bogenwuchs“ bzw. „Säbelwuchs“ vgl. SCHÖNENBERGER 1978). Schon bei Jungpflanzen kann beobachtet werden, daß bereits im ersten Entwicklungsjahr an den Nodien der Hauptachse Seitenknospen austreiben und auf diese Weise reich verzweigte Achsensysteme entstehen. Auch ältere Achsen sind fähig, immer wieder aus basalen Knospen zu einer zusätzlichen Seitenachse auszutreiben. Auf dieser Fähigkeit beruht die sehr gute Regenerationsfähigkeit der Grün-Erle nach Verlust von Achsen durch Schneebruch oder Hieb. In einem solchen Fall entwickeln sich nach außen viele neue Achsen, die in der Anfangsphase sehr rasch wachsen. Aus dem Schwarzwald wird berichtet, daß spontan aufgekommene Gebüschel entlang von Wegböschungen mancherorts alle zwei Jahre geschlagen werden müssen, um den Weg freizuhalten.

Deutliche Unterschiede zwischen den Vorkommen der Grün-Erle im Schwarzwald und in den Alpen bestehen hinsichtlich der erreichten Wuchshöhen. Während für die Alpen Wuchshöhen zwischen 0,5 m und 2,5 m (maximale Höhe 4 m) und maximale Sproßlängen von 5 m angegeben werden (HEGI 1957, RICHARD 1967, RUBLI 1976), kann man im Schwarzwald vielfach Sproßlängen bis 6,5 m vorfinden, die bei Berücksichtigung der Hangneigung und der Achsenkrümmung eine Wuchshöhe von 5,5–6 m ergeben. WILMANN (1977)

gab für die Höhe der Strauchschicht in ihren Aufnahmen Bestandshöhen von 5 m an. Die Sproßachsen stehen im Schwarzwald durchschnittlich deutlich aufrechter und weisen an der Basis einen kleineren Krümmungsradius auf. In den Alpen findet man in der Regel weitbogige Achsen, die in höherem Alter an den basalen Sproßbereichen über einen längeren Abschnitt dem Boden aufliegen und von Streu oder Bodenmaterial bedeckt sind. Ursache für diese vor allem in schneereichen Lagen auftretende Erscheinung ist die periodisch wiederkehrende und über mehrere Monate anhaltende Belastung durch Schnee (wie sie in dieser Größenordnung im Schwarzwald so gut wie nie auftritt), wodurch die basalen Achsenabschnitte auf das Substrat gepreßt werden.

Durch den engen Bodenkontakt der basalen Achsenabschnitte besteht für die Pflanze die Gelegenheit für eine zusätzliche Verankerung durch Adventivwurzelbildung, was gleichzeitig die Möglichkeit der vegetativen Vermehrung in sich birgt. RUBLI (1976) rekonstruierte durch Freilegen von Wurzeln und überdeckten Ästen die Entwicklung und Verjüngung eines Grünerlen-Bestandes in den Alpen. Er fand, daß ein Großteil der Sträucher durch Adventivbewurzelung aufliegender Äste entstanden war. Zum Teil waren die Verbindungen zwischen Ausgangsstock und adventiv bewurzelter Achse bereits physiologisch unterbrochen, doch ließen sich durch morsche oder faulende Sproßteile die Zusammenhänge noch gut nachvollziehen.

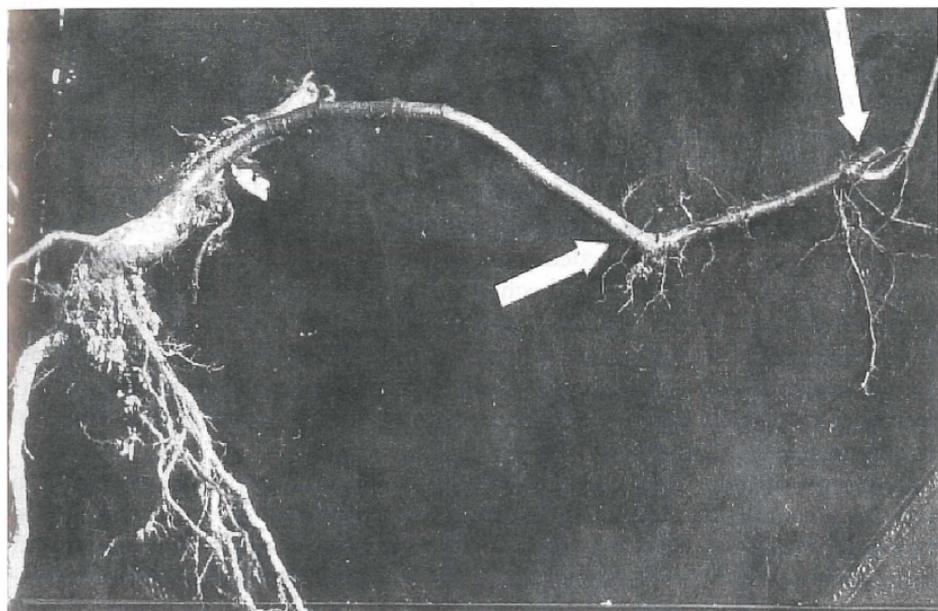


Abb. 5: *Alnus viridis*, Adventivwurzelbildung an einem Kriechtrieb. Die in der letzten Vegetationsperiode nach dem Verlust der apikalen Spitze gebildete Sproßachse weist ebenfalls beginnende Adventivwurzelbildung auf (rechts).

Im Schwarzwald konnte ein ähnliches Verhalten an älteren Achsen festgestellt werden. Neu war jedoch die Beobachtung, daß junge Kriechtriebe in der Krautschicht sich ebenfalls bewurzeln (Abb. 5). Ein Teil der jungen Triebe kriecht eine Zeitlang mehr oder weniger dicht über den Boden hin, manchmal sogar der Hangneigung abwärts folgend, bis sich schließlich Adventivwurzeln bilden, bevor sich dann die Achse im Bogen aufrichtet. Das Ergebnis ist dann gelegentlich ein dichtes Polykormongestrüpp, das ebenso wirksam wie die erwähnten Keimlingsherden zur Eroberung potentieller Standorte beitragen kann.

4. Achsenanatomie

Die jungen Triebe der Grün-Erle erscheinen im Querschnitt mehr oder weniger dorsiventral, mit aufrecht-ovaler Querschnittsfläche. Diese Dorsiventralität entsteht durch gleichmäßigen Holzzuwachs um das dreieckig-flachgedrückte Mark. Verstärkt wird dieser Eindruck oft noch durch 2 (selten auch 1 oder 3) Parenchymleisten, die in der Peripherie der jungen Triebe in Längsrichtung verlaufen. Im Gegensatz dazu sind die jungen Triebe der Schwarz-Erle annähernd rund und besitzen ein relativ großes, gleichseitig-dreieckiges Mark.

Vergleiche der Querschnittsflächen von Achsen verschiedener Altersstufen zeigen, daß bei den Schwarzwaldherkünften die Schwarz-Erle im gleichen Alter im Durchschnitt dickere Achsen aufweist als die Grün-Erle, was durch den Entwicklungsvorteil eines Stockausschlags mitbedingt sein mag. So betrug beim Schwarzwaldmaterial (von *Alnus glutinosa*) die Querschnittsfläche der jüngsten einjährigen Triebe des Jahres 1991 $3,9 \pm 0,9 \text{ mm}^2$ und bei *Alnus viridis* $2,7 \pm 0,5 \text{ mm}^2$. Bei den zweijährigen Trieben (Vegetationsperiode 1990 und 1991) ergaben sich $27,8 \pm 8,8 \text{ mm}^2$ (*A. glutinosa*) bzw. $21,9 \pm 10,7 \text{ mm}^2$ (*A. viridis*) und bei 5-7jährigen Achsen $517,9 \pm 226,5 \text{ mm}^2$ (*A. glutinosa*) bzw. $207,4 \pm 91,0 \text{ mm}^2$ (*A. viridis*). Noch deutlicher werden diese Unterschiede beim Vergleich mit Grün-Erlen aus den Lechtaler Alpen, bei denen die Querschnittsfläche einjähriger Triebe (Vegetationsperiode 1992) $5,9 \pm 2,1 \text{ mm}^2$ beträgt, die der zweijährigen (Vegetationsperiode 1991 und 1992) $8,6 \pm 2,4 \text{ mm}^2$ und die der 5-7jährigen $38,9 \pm 22,8 \text{ mm}^2$. Die geringere Zuwachsleistung hängt wahrscheinlich mit den in der Höhe ungünstiger werdenden klimatischen Bedingungen zusammen (vgl. BENECKE, 1972).

Durch die mit dem Dickenwachstum einsetzende Holzproduktion verändern sich die prozentualen Anteile von Mark, Holz und Rinde in der Querschnittsfläche der Achse. In Abb. 6 ist die Veränderung der prozentualen Anteile für *Alnus glutinosa* und für die beiden Herkunft von *Alnus viridis* dargestellt. Eingezeichnet sind die errechneten Mittelwerte der Flächenanteile für die bei den Biegeversuchen (s.u.) verwendeten Achsen.

Es zeigen sich folgende Entwicklungen: sowohl bei Schwarz-Erle wie bei Grün-Erle verringert sich der Anteil von Mark und Rinde am Gesamtquer-

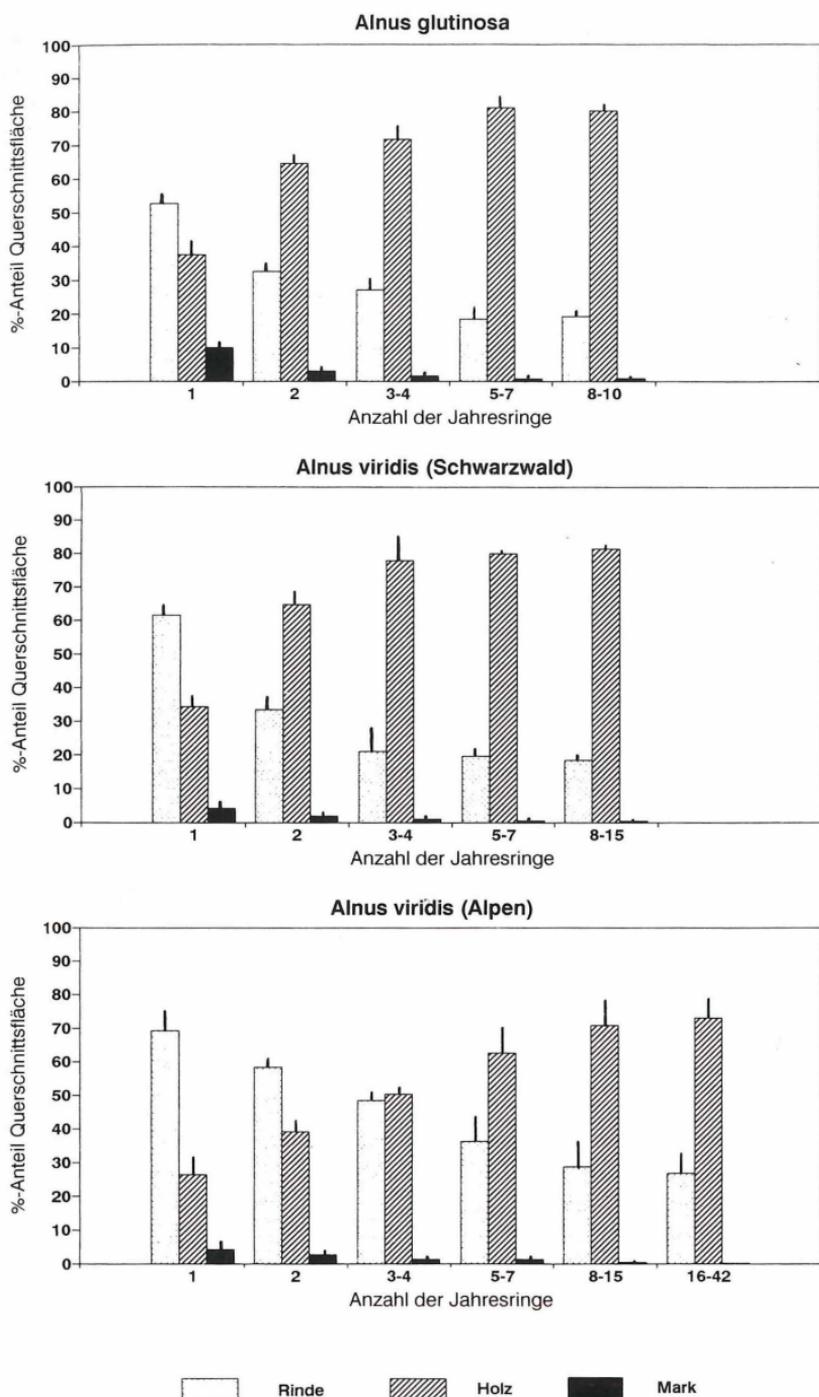


Abb. 6: Veränderung der %-Anteile der verschiedenen Gewebe an der Achsenquerschnittsfläche im Verlauf der Ontogenie. Es sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen für die einzelnen Altersgruppen (Anzahl d. Jahresringe 1, 2, 3-4, 5-7, 8-15, 16-42) angegeben.

Anzahl der Jahresringe der verglichenen Altersgruppen	1 vgl. mit 1	2 vgl. mit 2	3-4 vgl. mit 3-4	5-7 vgl. mit 5-7	8-15 vgl. mit 8-15
<i>Alnus glutinosa</i> verglichen mit <i>Alnus viridis</i> (Schwarzwald)					
Rinde	***	–	*	–	–
Holz	–	–	*	–	–
Mark	***	*	–	–	*
<i>Alnus viridis</i> (Schwarzwald) verglichen mit <i>Alnus viridis</i> (Alpen)					
Rinde	**	***	***	***	*
Holz	**	***	***	***	*
Mark	–	–	–	**	*

Tab. 1: Unterschiede hinsichtlich der prozentualen Anteile der verschiedenen Gewebe an der Achsenquerschnittsfläche *gleicher* Altersgruppen zwischen den untersuchten Taxa (t-Test, *** hochsignifikant, ** signifikant, * schwach signifikant, – kein signifikanter Unterschied).

schnitt schnell, während der Anteil von Holz bereits innerhalb eines kurzen Zeitraumes (1 Jahr) stark ansteigt. Die Zunahme der Achsendimension (ermittelt als Vergrößerung der Querschnittsfläche) ist also im überwiegenden Maße von der Zuwachsrates des Xylems abhängig. Dabei zeigt sich, daß der prozentuale Anteil der Gewebe und seine Veränderung im Verlauf der Ontogenie bei *Alnus viridis* und *Alnus glutinosa* aus dem Schwarzwald (außer bei einjährigen Achsen, bei denen *Alnus glutinosa* über einen hoch signifikant höheren Mark- und geringeren Rindenanteil verfügt) trotz der unterschiedlichen Zuwachsrates nicht oder allenfalls schwach signifikant verschieden ist (Tab. 1). *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald zeigen nur bei den jüngsten Achsen deutliche Unterschiede bezüglich der Anteile der einzelnen Gewebe am Sproßquerschnitt. Der prozentuale Markanteil ist bei der Schwarz-Erle gegenüber Grün-Erle

erhöht (10 % : 4 %), der Rindenanteil liegt niedriger als bei dieser (53 % : 62 %). Bei beiden Arten vergrößert sich der Anteil des Holzes am Sproßquerschnitt in übereinstimmender Weise. Die Anteile der verschiedenen Gewebe an der Querschnittsfläche verändern sich bei *Alnus glutinosa* ab dem 5. Jahr und bei *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald ab dem 3.-4. Jahr nur noch sehr langsam. Die Zunahme des Holzanteils bei gleichzeitiger Abnahme des Rinden- und Markanteils vollzieht sich so langsam, daß ab diesem Alter hinsichtlich der Gewebenteile keine signifikanten Unterschiede zwischen aufeinanderfolgenden Altersstadien nachweisbar sind (Tab. 2). Bei 5 bis 10jährigen Achsen von *Alnus glutinosa* und bei 5 bis 15jährigen Achsen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald ist der Beitrag der verschiedenen Gewebe mit Flächenanteilen von Mark < 1 %,

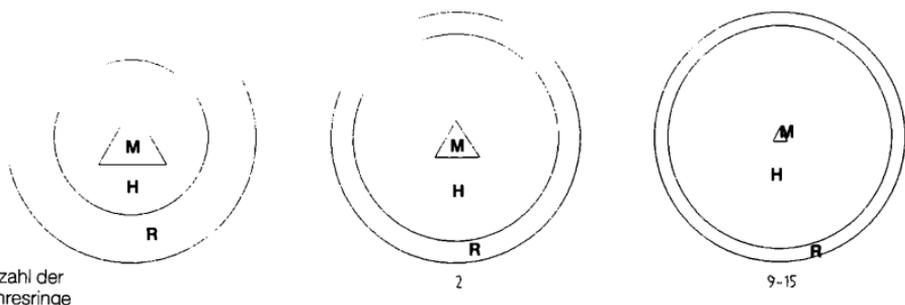
Anzahl der Jahresringe der verglichenen Altersgruppen	1 vgl. mit 2	2 vgl. mit 3-4	3-4 vgl. mit 5-7	5-7 vgl. mit 8-15	8-15 vgl. mit 16-42
<i>Alnus glutinosa</i>					
Rinde	***	**	***	-	
Holz	***	**	***	-	
Mark	***	*	*	-	
<i>Alnus viridis</i> (Schwarzwald)					
Rinde	***	***	-	-	
Holz	***	***	-	-	
Mark	***	*	-	*	
<i>Alnus viridis</i> (Alpen)					
Rinde	***	***	*	-	-
Holz	***	***	*	*	-
Mark	-	**	-	***	**

Tab. 2: Unterschiede hinsichtlich der prozentualen Anteile der verschiedenen Gewebe an der Achsenquerschnittsfläche *unterschiedlicher* Altersgruppen bei den drei untersuchten Taxa (t-Test, *** hochsignifikant, ** signifikant, * schwach signifikant, - kein signifikanter Unterschied).

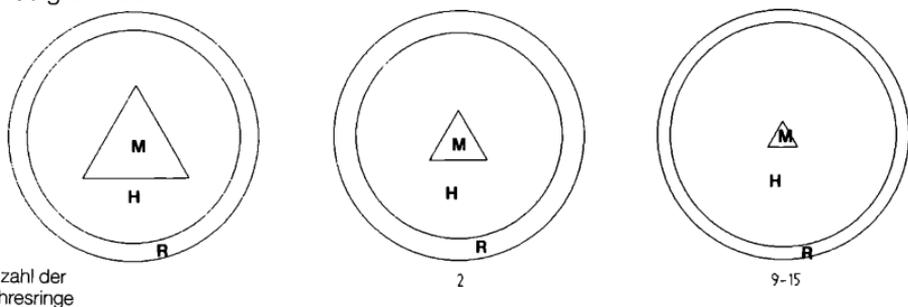
Holz ca. 81 %, Rinde ca. 19 % annähernd konstant. Die Ergebnisse zeigen, daß unter den klimatischen Verhältnissen des Schwarzwaldes bei 5–15 Jahre alten Achsen beider Arten der Holzanteil den Rindenanteil (incl. Phloem, Borke und Epidermis) etwa 4,3fach überwiegt (Abb. 7).

In den Lechtaler Alpen vollziehen sich die Veränderungen der Gewebeanteile am Sproßquerschnitt im Vergleich zum Schwarzwald zeitlich verzögert und in anderen Größenordnungen. Die Zuwachsmenge an sekundärem Holz ist bei

Alnus viridis (Schwarzwald)



Alnus glutinosa



Alnus viridis (Lechtaler Alpen)

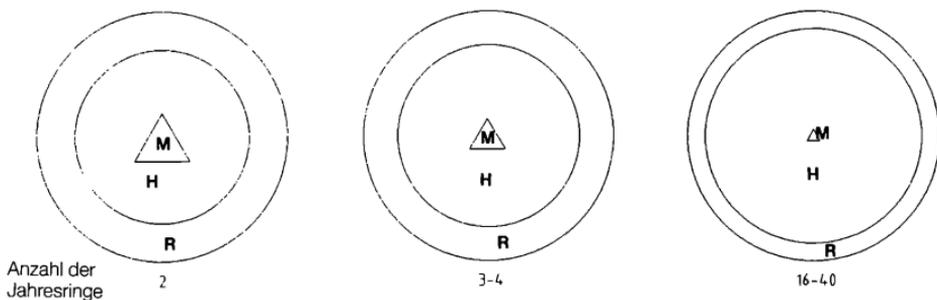


Abb. 7: Veränderungen des Anteils der verschiedenen Gewebe am Achsenquerschnitt, schematische Querschnitte einiger ausgewählter Ontogeniestadien.

Alnus viridis aus den Lechtaler Alpen so gering, daß der Holzanteil den Anteil der umhüllenden Rindenschicht erst spät in der Entwicklung, d.h. bei 3 bis 4jährigen Achsen, mengenmäßig überschreitet. Zu einer auffälligen Verlangsamung der Veränderung des Beitrags der verschiedenen Gewebe zur Querschnittsfläche kommt es bei *Alnus viridis* aus den Alpen erst bei 8jährigen und älteren Achsen. Die Annäherung an ein \pm konstantes Verhältnis von Holz- zu Rindenanteil – bei 8 bis 42 Jahre alten Achsen – auch für die Alpen-Sippe zeigt, daß in diesen Altersgruppen die Abgabe von Xylem (nach innen) und Phloem nach außen in einem annähernd konstanten Verhältnis erfolgt. Dieses Verhältnis ist bei den Pflanzen aus den Lechtaler Alpen im Vergleich zu Schwarzwaldpflanzen etwas zugunsten des Phloems verschoben, so daß der Holzzuwachs während der gesamten Ontogenie bei den Alpenpflanzen im Verhältnis zur Rinde geringer bleibt als im Schwarzwald (Flächenanteil bei 8 Jahre alten und älteren Achsen von *A. viridis*: Holz: Rinde = 2,6 : 1 in den Lechtaler Alpen, im Schwarzwald 4,3 : 1). Die erst ab dem 8. Jahr annähernd konstanten Gewebeanteile (Flächenanteil: Mark < 1 %, Holz ca. 72 %, Rinde ca. 28 %) entsprechen etwa den Gegebenheiten 2jähriger Achsen (Flächenanteil Mark < 2 %, Holz ca. 65 %, Rinde ca. 33 %) bzw. 3–4jähriger Achsen (Flächenanteil: Mark < 1 %, Holz ca. 78 %, Rinde ca. 21 %) der Schwarzwald-Herkünfte. Unter den Wuchsbedingungen in der subalpinen Stufe bleibt also nicht nur der Zuwachs des Achsendurchmessers kleiner, sondern auch der Anteil des gebildeten Xylems ist deutlich geringer, was für die mechanischen Eigenschaften eine entscheidende Rolle spielt.

5. Holzanatomie

Beim Holzzuwachs einer Vegetationsperiode wird üblicherweise zwischen Frühholz und Spätholz unterschieden. Als Spätholz wird dabei das englumige, dichte Xylem bezeichnet, bei dem die doppelte Zellwandbreite die Breite des Zellumens überschreitet (SCHWEINGRUBER, 1983). Beginn und Dauer der Spätholzbildung sind artspezifisch und werden darüberhinaus stark von den klimatischen bzw. standörtlichen Bedingungen beeinflusst.

Bei den „zerstreutporigen“ Hölzern sind die im Laufe der Vegetationsperiode gebildeten Wasserleitgefäße annähernd gleich groß und auch ihre Anzahl ist im Frühholz und Spätholz nicht wesentlich unterschiedlich. Dagegen ist in „halbringporigen“ Hölzern eine Verkleinerung des Gefäßdurchmessers und eine Verringerung der Gefäßdichte im Spätholz festzustellen.

Das Holz von *Alnus glutinosa* ist nicht eindeutig einem dieser beiden Typen zuzuordnen; im mikroskopischen Bild erscheint es gewöhnlich zerstreutporig bis schwach halbringporig. Die Jahresringgrenzen sind relativ deutlich und die Gefäßlumina ohne Lupe nicht zu erkennen. Das Holzparenchym liegt Einzelstränge oder kleinere Zellgruppen bildend zwischen den Holzfasern und ist mengenmäßig unbedeutend.

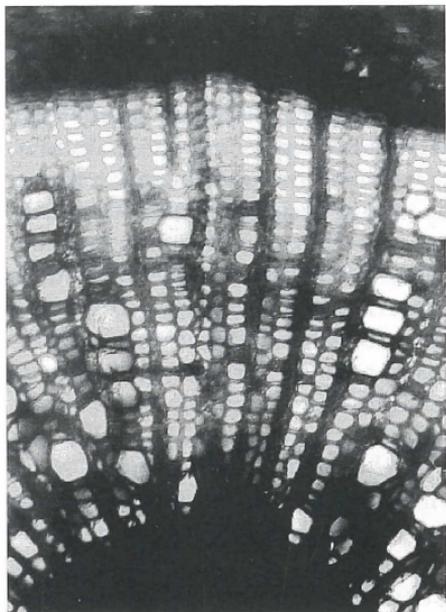


Abb. 8: *Alnus glutinosa*, Querschnitt durch einjährige Achse (Vergrößerung 170fach). Erläuterungen s. Text.

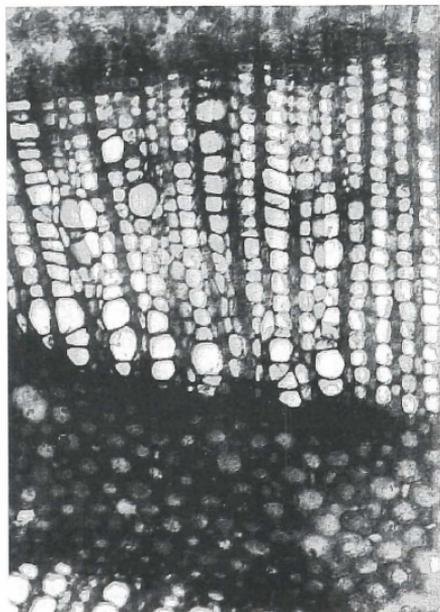


Abb. 9: *Alnus viridis* (Schwarzwald), Querschnitt durch einjährige Achse (Vergrößerung 170fach). Erläuterungen s. Text.

Im sekundären Holz des ersten Entwicklungsjahres heben sich im mikroskopischen Bild deutlich Bereiche mit Anhäufungen weitlumiger Frühholztracheen von den englumigen Holzfasern ab, die in radialen Reihen zwischen Mark und Kambium angeordnet sind (Abb. 8). Das oben erwähnte zerstreutporige bis halbringporige Xylem wird erst ab dem zweiten Jahresring ausgebildet. Mit zunehmendem Alter steigt der Spätholzanteil am jeweiligen Jahreszuwachs an, und auch die Wandstärke der Spätholzfasern nimmt mit dem Alter zu. Trotzdem ist das Holz der Schwarz-Erle aufgrund relativ hoher Gefäßdichte und geringer „Wandigkeit“ der Holzfasern (Verhältnis von 2facher radialer Zellwanddicke zu Zellumen = 0,33) weich und gut zu bearbeiten (WAGENFÜHR 1974, WAGENFÜHR & SCHEIBER 1985). Diese Beurteilung gilt für ausdifferenziertes Stammholz älterer Ontogeniestadien.

Alnus viridis (aus dem Schwarzwald) unterscheidet sich von *Alnus glutinosa* in mehrfacher Hinsicht: Das Holz der Grün-Erle erscheint nie halbringporig, sondern immer zerstreutporig, und es wirkt aufgrund der dünnwandigen Zellen und der weiten Zellumina sehr locker (Abb. 9). Bereits makroskopisch auffällig ist das Fehlen von Scheinholzstrahlen, wie sie bei *Alnus glutinosa* ausgebildet



Abb. 10: *Alnus viridis* (Schwarzwald).
An der Jahresringgrenze zwischen dem 1. und 2. Entwicklungsjahr ist kein durchgehender Spätholzring ausgebildet (Querschnitt, Vergrößerung 170fach).

werden (SCHWEINGRUBER 1989). Im ersten Entwicklungsjahr bleibt die Verdickung der Holzfasern noch recht schwach, so daß sich die Zellwanddicke von Tracheen und Holzfasern im Gegensatz zur Schwarz-Erle nicht nennenswert unterscheiden. Nur sehr wenige abschließende Holzfasern des ersten Entwicklungsjahres werden als dickwandige Spätholzzellen ausdifferenziert. Sie bilden überdies keinen geschlossenen Zylinder, sondern werden nur in jenen Bereichen ausgebildet, in denen im darauffolgenden Jahr Gruppen von Tracheen entstehen. (Abb.10). Zwischen diesen Bereichen erscheint die Jahrringgrenze durch das Fehlen dickwandiger Spätholzzellen in auffälliger Weise unterbrochen. In den darauffolgenden Jahresringen vergrößert sich auch bei *Alnus viridis* der Spätholzanteil im jährlichen Xylemzuwachs und auch die durchschnittliche Wanddicke der Spätholzfaser. Das Spätholz 8-9-jähriger Achsen unterscheidet sich dann im mikroskopischen Bild kaum noch vom Spätholz vergleichbarer Altersstadien bei der Schwarz-Erle (Abb. 11a und b).

Holzanatomisch unterscheiden sich auch die beiden Herkünfte der Grün-Erle, d.h. aus dem Schwarzwald bzw. den Lechtaler Alpen, recht deutlich. Das Holz der Grün-Erle aus den Alpen erscheint im Vergleich zum Schwarzwald-Material weitlumiger (Abb. 12), die Holzfasern des im ersten Jahr gebildeten Frühholzes sind relativ dünnwandig und auch Spätholz - bestehend aus dickwandigen Holzfasern - wird in dieser Ontogeniephase nur sehr wenig abgegliedert. Spätholzbildung setzt im größeren Umfang erst bei älteren Achsen ein.

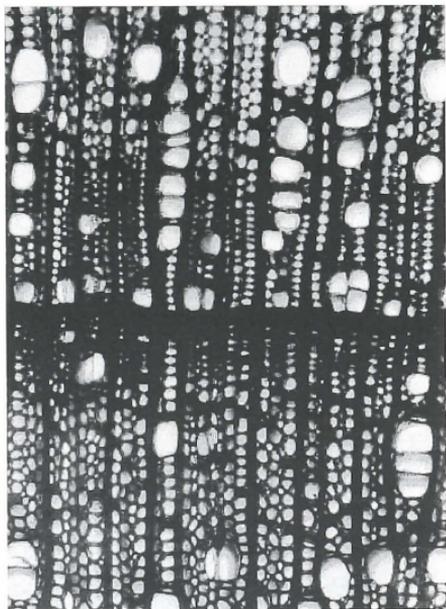


Abb. 11 a

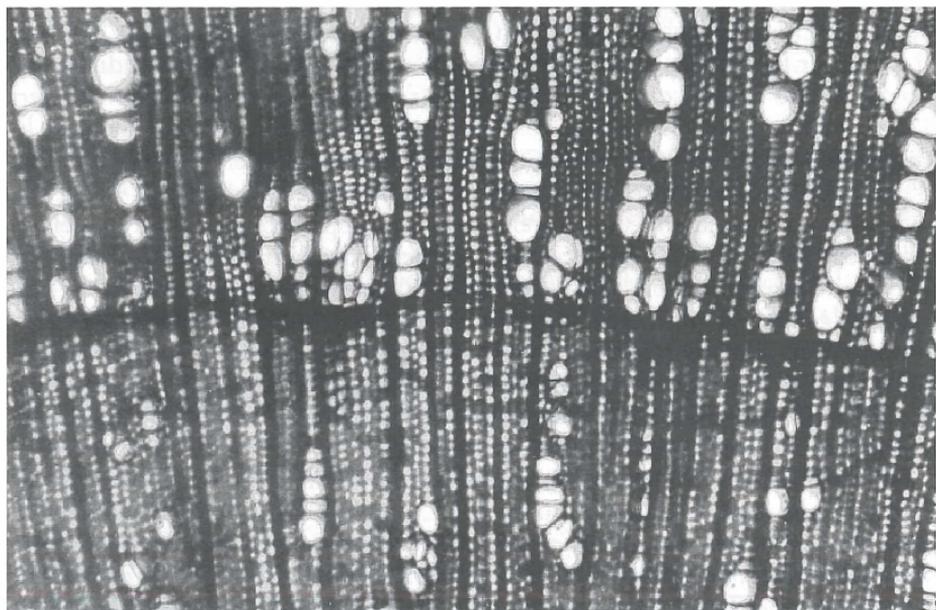


Abb. 11 b: *Alnus glutinosa*, mehrjährige Achse, b) *Alnus viridis*, mehrjährige Achse (Querschnitte, Vergrößerung a) 67fach, b) 100fach).



Abb. 12: *Alnus viridis* (Lechtaler Alpen), mehrjährige Achse. Sehr weitlumiges Holz mit sehr geringer Spätholzbildung. Jahresringgrenze nicht durchgängig ausgebildet (Vergrößerung 67fach).

Die Holzdicke bleibt in allen Entwicklungsstadien niedriger als bei der Schwarzwaldherkunft, was erkennbare Auswirkungen auf die Biegesteifigkeit der Achsen hat. Zu diesen Unterschieden kommt, wie bereits oben erwähnt, ein geringerer Jahreszuwachs. Ursache für alle diese Unterschiede sind wahrscheinlich die ungünstigeren klimatischen Bedingungen der Hochlagen. BENECKE (1972) fand, daß das Photosynthese-Vermögen von *Alnus viridis* aus Hochlagen (1.950 m) gegenüber den Pflanzen aus mittleren (1.300 m) oder tiefen Lagen (650 m) deutlich abfiel (zwischen 1.300 m und 1.950 m um 25 %). Berücksichtigt man dazu noch die längere Dauer der Vegetationsperiode und die höheren Durchschnittstemperaturen in tieferen Lagen, dann wird sehr deutlich, daß im Schwarzwald günstigere klimatische bzw. stoffwechselphysiologische Voraussetzungen für die Bereitstellung von Zellulose und Lignin und eine stärkere Spätholzproduktion gegeben sind.

6. Biege- und Bruchversuche

Die experimentellen Untersuchungen zur Biegesteifigkeit sollen hier nicht im einzelnen wiedergegeben werden, da sie an anderer Stelle ausführlich dargestellt werden (BRÜCHERT et al. in Vorbereitung). Es sollen an dieser Stelle lediglich die

wichtigsten Ergebnisse zusammengefaßt werden, weil sie die anatomischen Befunde auf interessante Weise ergänzen.

Für die mechanische Stabilität ist nicht nur der jeweilige Anteil der einzelnen Gewebe an der Querschnittsfläche ausschlaggebend, sondern auch deren Verteilung im Querschnitt der Achse. Von der Art und der Querschnittsverteilung eines Materials hängt die Festigkeit einer Achse bei mechanischer Belastung ab. Diese Tatsache wird durch die Angabe des „axialen Flächenträgheitsmoments“ berücksichtigt; es errechnet sich als die Summe aus den Produkten aller Flächenelemente innerhalb des Querschnitts multipliziert mit den Quadraten ihrer Abstände von der neutralen Ebene. Für die untersuchten Achsen wurde der Anteil von Rinde, Holz und Mark am axialen Flächenträgheitsmoment der Achse berechnet.

Die Biegesteifigkeit einer Achse läßt sich als Produkt aus axialem Flächenträgheitsmoment multipliziert mit dem Biegeelastizitätsmodul der Achse darstellen. Das Biegeelastizitätsmodul ist eine Materialkenngröße. Bei Verbundmaterialien, wie Pflanzenachsen sie darstellen, ergibt sich das Biegeelastizitätsmodul über den Anteil der verschiedenen Achsengewebe zum axialen Flächenträgheitsmoment, gewichtet mit deren jeweiligem Biegeelastizitätsmodul (siehe z.B. WAINWRIGHT et al. 1976, VINCENT 1990, SPECK et al. 1990, SPECK 1991a,b, NIKLAS 1992).

Bei der experimentell ermittelten Biegesteifigkeit der Achsen von *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald ergaben sich lediglich Unterschiede bei den jüngsten Achsen. In diesem jungen Stadium sind die Achsen der Grün-Erle deutlich weniger biegesteif, d.h. flexibler, als die Achsen der Schwarz-Erle. Dieser Unterschied verliert sich bei den älteren Achsen, dagegen bleibt die Biegesteifigkeit der Alpen-Herkunft von *A. viridis* in allen Altersstadien deutlich geringer als die der Schwarzwald-Pflanzen.

Die Biegeelastizitätsmoduln zeigen bei allen drei untersuchten Taxa analoge Veränderungen im Verlauf der Ontogenie. Auffällig ist bei der Schwarzwald-Herkunft von *Alnus viridis* der starke Anstieg innerhalb des ersten Entwicklungsjahres. Bei allen drei getesteten Gruppen vergrößert sich das Biegeelastizitätsmodul, bis schließlich in älteren Ontogeniestadien, d.h. bei 5 bis 15jährigen bzw. 8 bis 42jährigen Achsen, mit sich nur noch geringfügig verändernder Gewebeverteilung die Werte des Biegeelastizitätsmoduls ebenfalls annähernd konstant bleiben. Für *Alnus glutinosa* und die Schwarzwald-Herkünfte von *Alnus viridis* schwanken die Biegeelastizitätsmoduln für 5 bis 15jährige Achsen mit breiter Streuung zwischen 2,0 und 4,5 [GNm⁻²]. Für die Alpen-Herkünfte von *Alnus viridis* liegen die Biegeelastizitätsmoduln bei 8 bis 42jährigen Achsen zwischen 0,8 und 2,7 [GNm⁻²].

Die Veränderung der Biegeelastizität ist korreliert mit der Zunahme des Holzanteils der Achse. Der steigende Anteil des Holzes, welches das Hauptfestigungsgewebe der Achsen ist, bewirkt eine Vergrößerung des Biegeelastizitätsmoduls. Die vergleichsweise niedrigen Biegeelastizitätsmoduln für die Alpen-Herkünfte von *Alnus viridis* sind eine Folge des in allen Ontogeniestadien deutlich geringe-

ren Holzanteils der Achsen und des im Vergleich zu den Schwarzwald-Herkunften geringeren Biegeelastizitätsmoduls des Holzes (sehr kleiner Spätholzanteil, d.h. wenige dickwandige Holzfaserzellen; großer Tracheenanteil).

Hinsichtlich des Hysteresisfaktors ließen sich sowohl zwischen *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald als auch im Vergleich zur Alpenherkunft von *Alnus viridis* keine signifikanten Unterschiede feststellen. Der Hysteresisfaktor, d.h. der prozentuale Anteil der für die vorausgehende Deformation aufgewandten Energie, der bei Entlastung in mechanischer Form freigesetzt wird, variiert in allen 3 Gruppen zwischen 69 % und 94 %. Und auch innerhalb verschiedener Ontogeniestadien der 3 getesteten Pflanzengruppen lassen sich mit unserem Versuchsansatz keine signifikanten Unterschiede feststellen.

Bezüglich des Biegebruchverhaltens zeigte sich, in ersten qualitativen Versuchen, daß bei gleichem Durchmesser die Achsen von *Alnus glutinosa* bei geringeren Auslenkungen brachen als die Achsen von *Alnus viridis*. Als extrem flexibel erweisen sich dabei die jüngsten Achsen von *Alnus viridis*, die sich selbst bei großen Auslenkungen – im Gegensatz zur Schwarz-Erle – nicht brechen lassen. Die Achsen der Schwarz-Erle sind somit trotz ähnlicher Biegeelastizitätsmoduln spröder als die Achsen der Grün-Erle.

7. Diskussion der Ergebnisse

Vergleicht man die Achsenanatomie und die biomechanischen Eigenschaften von 2-jährigen und älteren Achsen der beiden *Alnus*-Arten und beschränkt sich dabei zunächst auf das Material aus dem Schwarzwald, so findet man bei beiden Arten eine große Übereinstimmung. Nur beim anatomischen Bau der jüngsten, 1 Jahre alten Achsen sind deutliche Unterschiede sichtbar, die auch in den biomechanischen Eigenschaften deutlich erkennenbar sind: Die jüngsten Triebe der Grün-Erle lassen sich buchstäblich um den Finger wickeln, ohne dabei abzubrechen, während dies bei der Schwarz-Erle nicht möglich ist. Man kann aufgrund dieser Eigenschaften davon ausgehen, daß bei der Grün-Erle die jungen Achsen durch ihre Biegsamkeit einwirkenden Kräften nachgeben und diesen flexibel ausweichen können. Die biegesteiferen jungen Achsen von *Alnus glutinosa* widerstehen dagegen den aus einwirkenden Kräften resultierenden Verformungen in stärkerem Maße. Bedenkt man, daß *Alnus viridis* in den Alpen häufig an steilen, von Schneeabwurf geprägten Standorten wächst, so ist man versucht, dieses biomechanische Verhalten als Anpassung an den eigentlichen und ursprünglichen Standort zu deuten. Dieses „Erbe“ scheint freilich im Mittelgebirge keinen allzu hohen Selektionsvorteil zu besitzen, zumal die Grün-Erle in den schnee-reichen Gipfellagen des Schwarzwaldes aus hier nicht weiter zu diskutierenden Gründen nicht vorkommt. Doch kann man auch im Schwarzwald in diesen mechanischen Eigenschaften der jüngsten Achsen einen Vorteil sehen, etwa bei

der Besiedlung steiler Wildbach-Ufer, wo die Triebe zeitweise der starken Strömung des Wassers ausgesetzt sind. Wie variabel *Alnus viridis* auch im Schwarzwald auf die standörtlichen Gegebenheiten reagiert, zeigt schon ihre höchst unterschiedliche Wuchsform, die je nach herrschenden Bedingungen fast aufrecht, oder aber säbelartig bis bogenförmig sein kann. Diese Flexibilität in doppelter Hinsicht fehlt der Schwarz-Erle. Ihre Wuchsform ist weniger variabel, die Achsen erstarken schneller und werden dadurch schneller biegesteif und unflexibler. Diese Tatsache ist am Mittellauf der Schwarzwaldtäler, wo die Fließgeschwindigkeiten bereits erheblich vermindert sind, vermutlich nicht von Nachteil.

Vergleicht man die Grün-Erle aus dem Schwarzwald mit den Hochlagenherkünften aus den Alpen, dann zeigen sich deutliche Unterschiede bei der Holz-anatomie und in den biegemechanischen Eigenschaften. Die Grün-Erlen aus dem Mittelgebirge sind durchschnittlich höher, bilden dickere Achsen und sind biegesteifer als die Sippe aus den Lechtaler Alpen. Bei den Alpen-Herkünften liegt das Biegeelastizitätsmodul nicht nur bei den jüngsten Achsen deutlich niedriger, es bleiben auch ältere Achsen deutlich weniger biegesteif als bei dem Material aus dem Schwarzwald, was eine Folge des höheren Rindenanteils am Achsenquerschnitt und der geringeren Holzdicke aufgrund der sehr eingeschränkten Spätholzbildung ist (vgl. BRÜCHERT et al. in Vorbereitung). Diese Unterschiede zwischen den beiden Herkünften sind allein mit der Reaktionsbreite der Pflanze auf klimatische bzw. produktionsbiologische Faktoren (Länge der Vegetationsperiode, Durchschnittstemperatur in der Vegetationszeit usw.) erklärbar; ob darüberhinaus hier noch eine beginnende Ökotypendifferenzierung eine Rolle spielt, muß beim Vergleich mit Alpenmaterial aus tieferen, dem Schwarzwald entsprechenden Lagen geklärt werden. Die günstigeren Bedingungen des Mittelgebirges führen sicherlich zu einer höheren Primärproduktion und diese dann zur Ausbildung einer größeren Menge an materialaufwendigem Festigungsgewebe, was dann die größere Steifigkeit der Achsen mit sich bringt. Durch die größere Festigkeit können die Pflanzen auch bei vorwiegend strauchigem Wuchs deutlich größere Endhöhen erreichen, ohne durch Eigengewichts- oder Windbiegekräfte gefährdet zu werden. Dieser Zugewinn an Wuchshöhe kann bei Konkurrenz mit anderen Sträuchern durchaus von Bedeutung sein, was im Schwarzwald an mehreren Stellen zu studieren ist.

„Sinnvoll“ erscheint die Reaktion der Pflanze in den Hochlagen der Alpen, wo die Achsen ja auch in älteren Entwicklungsstadien noch biegsam sein müssen, um dem aufliegenden Schnee und hangparallelen Schnee-bewegungen ausweichen zu können. Bei nachlassender Primärproduktion wird der Anteil des Festigungsgewebes in der Sprossachse immer weiter verringert, was eine höhere Flexibilität der Achse und eine größere mechanische Toleranz zur Folge hat. Die mit der Verschlechterung der Produktionsbedingungen einhergehenden Veränderungen der Achsenanatomie können somit als eine Prädisposition für die Besiedlung höher gelegener Standorte angesehen werden. Durch die zunehmende Ein-

schränkung von Zuwachseleistung und Spätholzbildung verändern sich die mechanischen Eigenschaften des Achsensystems in einer Weise, die hinsichtlich der mit der Höhenlage zunehmenden Beanspruchung durch Schneelasten als sehr „zweckmäßig“ erscheint. Ob ein solcher Höhengradient bei *Alnus viridis* von den Tallagen bis zur Obergrenze des Vorkommens tatsächlich besteht, muß in weiteren Untersuchungen an Populationen aus verschiedenen Höhenlagen geprüft werden. Jedenfalls erscheint es denkbar, daß Zuwachs und Spätholzproduktion noch stärker eingeschränkt werden können als bei unserem Material aus dem Gebiet der Freiburger Hütte. Es konnten zwar hier in der weiteren Umgebung keine höher hinauf reichenden Bestände gefunden werden, doch hat das wahrscheinlich eher edaphische und geomorphologische Gründe als klimatische. Die physiologische Höhengrenze der Art dürfte vermutlich erst dann erreicht sein, wenn nur noch sehr wenige radiale Zellreihen pro Jahr gebildet werden.

Unabhängig von der Frage, ob die Hochlagen-Herkünfte aus den Alpen und die Pflanzen aus dem Mittelgebirge genetisch unterschiedlichen Sippen angehören oder die beobachteten anatomischen bzw. biomechanischen Unterschiede ausschließlich von den Standortbedingungen abhängen, läßt sich feststellen, daß die interspezifischen Unterschiede zwischen Schwarzwaldherkünften von *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* viel geringer sind als die große intraspezifische Spanne bei Herkünften von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald bzw. aus den Alpen.

Angeführte Schriften

- ALEXANDER, R. McN. (1971): Size and shape. – 59 S., London (Arnold).
- ARCHER, R. R. (1987): Growth stresses and strains in trees. – 240 S., Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo (Springer).
- BENECKE, U. (1972): Wachstum, CO₂-Gaswechsel und Pigmentgehalt einiger Baumarten nach Ausbringung in verschiedenen Höhenlagen. – *Angew. Bot.* 46: 117–135, Berlin-Hamburg.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1973): Zur Kenntnis der Vegetation alpiner Lawenbahnen. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem.*, 15/16: 147–152, Rinteln.
- BRESINSKY, A. (1965): Zur Kenntnis des circumpolaren Florenelements im Vorland nördlich der Alpen. – *Ber. d. Bayr. Bot. Ges. z. Erforsch. d. heim. Flora*, XXXVIII: 5–67, München.
- BRÜCHERT, F., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T.: A biomechanical comparison of *Alnus glutinosa* (stump shoots) from the Black Forest with *Alnus viridis*-clans from the Alps and the Black Forest. – (in Vorbereitung).
- GORDON, J. E. (1989): Strukturen unter Stress: mechanische Belastbarkeit in Natur und Technik. – 205 S., Heidelberg (Spektrum-der-Wissenschaft-Verlagsgesellschaft).
- HALLE, F., OLDEMANN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B. (1978): Tropical trees and forests. An architectural analysis. – 441 S., Berlin-Heidelberg-New York (Springer).

- HEGI, G. (1981): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 3.1. – 3. Aufl., 504 S., Berlin-Hamburg (Parey).
- KIRCHNER, O. v., LOEW, E. & SCHRÖTER, C. (1914): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 2.1, 20. Lieferung – S.: 196–221 [Gattung *Alnus*], Stuttgart (Ulmer).
- McMAHON, T. A. (1975): The mechanical design of trees. – *Scientific American*, 233: 92–102, New York.
- McMAHON, T. A. & BONNER, J. T. (1985): Form und Leben: Konstruktionen vom Reißbrett der Natur. 221 S., Heidelberg (Spektrum-der-Wissenschaft-Verlagsgesellschaft).
- McMAHON, T. A. & KRONAUER, R. E. (1976): Tree structures: deducing the principle of mechanical design. – *J. theor. Biol.*, 59: 443–466, London-New York-San Francisco.
- MOSBRUGGER, V. (1990): The tree habit in land plants. – *Lecture Notes in Earth Sciences*, 161 S., Berlin-Heidelberg-New York (Springer).
- NACHTIGALL, W. (1971): Biotechnik. – 127 S., Heidelberg (Quelle & Meyer, UTB).
- NIKLAS, K. J. (1992): Plant Biomechanics. – 607 S., Chicago-London (University of Chicago Press).
- NIKLAS, K. J. & KERCHNER, V. (1984): Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. – *Paleobiology*, 10: 79–101, Chicago.
- RASDORSKY, W. (1928): Über das baumechanische Modell der Pflanzen. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 46: 48–104, Berlin.
- RASDORSKY, W. (1937): Über die Baumechanik der Pflanzen. IV. Die Skelett- (Bewehrungs-) Gewebe des Pflanzenkörpers und die mechanischen Eigenschaften derselben. *Biologia Generalis*, 12: 359–398, Wien.
- REISIGL, H. & KELLER, R. (1989): Lebensraum Bergwald. – 144 S., Stuttgart (Fischer).
- RICHARD, L. (1967): L'Aire de répartition de l'Aune vert (*Alnus viridis* CHAIX). – Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes, V: 81–114, Grenoble.
- RICHARD, L. (1968): Écologie de l'Aune vert (*Alnus viridis* CHAIX). – Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes, VI: 110–158, Grenoble.
- RUBLI, D. (1976): Waldbauliche Untersuchungen in Grünerlenbeständen. – *Beih. z. d. Zeitschriften d. Schweiz. Forstvereins* No. 56, 80 S., Zürich (Letzi-Druck).
- SCHÖNENBERGER, W. (1978): Ökologie der natürlichen Verjüngung von Fichte und Bergföhre in Lawinenzügen der nördlichen Voralpen. – *Mitt. d. Eidgenöss. Anstalt f. das Forstliche Versuchswesen*, 54: 217–362, Zürich.
- SCHWABE, A. (1985): Zur Soziologie *Alnus incana*-reicher Gesellschaften im Schwarzwald unter besonderer Berücksichtigung der Phaenologie. – *Tuexenia*, 5: 413–446, Göttingen.
- SCHWABE, A. (1987): Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. – *Diss. Botanicae*, 102, 368 S., Berlin-Stuttgart (J. Cramer).
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1983): Der Jahrring: Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. – 234 S., Bern-Stuttgart (Haupt).
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1990): Anatomie europäischer Hölzer. – 800 S., Bern-Stuttgart (Haupt).
- SPECK, T. (1991a): Biophysikalische Möglichkeiten in der Paläobotanik: Möglichkeiten – Problematik. – *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.*, 79: 99–131, Freiburg i. Br.
- SPECK, T. (1991b): Changes of the bending mechanics of lianas and self-supporting taxa

- during ontogeny. Proceedings of the II. International symposium of the Sonderforschungsbereich 230 part I. Mitteilungen des SFB 230, **Heft 6**: 89–95, Stuttgart.
- SPECK, T., SPATZ, H.-C. & VOGELLEHNER, D. (1990): Contribution to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind forces. – *Bot. Acta*, **103**: 111–122, Stuttgart.
- VINCENT, J. F. V. (1990): Structural biomaterials. – 2. Aufl., 244 S., Princeton, New Jersey (Princeton University Press).
- VINCENT, J. F. V. (1992): Biomechanics – Materials: A Practical Approach. 247 S., Oxford-New York-Tokyo (IRL Press at Oxford University Press).
- WAGENFÜHR, R. (1984): Anatomie des Holzes, unter besonderer Berücksichtigung der Holztechnik. – 3. Aufl., 320 S., Leipzig (VEB Fachbuchverlag).
- WAGENFÜHR, R. & SCHEIBER, C. (1985): Holzatlas. – 720 S., Leipzig (VEB Fachbuchverlag).
- WAINWRIGHT, S. A., BIGGS, W. D., CURREY, J. D. & GOSLINE, J. M. (1976): Mechanical design in organisms. – 423 S., London (Arnold).
- WILMANN, O. (1977): Verbreitung, Soziologie und Geschichte der Grünerle (*Alnus viridis* (CHAIX) DC.) im Schwarzwald. – *Mitt. flor. Arbeitsgem.*, **19/20**: 323–341, Rinteln.
- ZIMMERMANN, M. H. & BROWN, C. L. (1974): Trees. Structure and function. – 4. Aufl., 336 S., Berlin-Heidelberg-New York (Springer).

Eingang des Manuskripts am 16. Juni 1993

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1992/1993

Band/Volume: [82-83](#)

Autor(en)/Author(s): Brüchert Franka, Bogenrieder Arno, Speck Thomas

Artikel/Article: [Anatomischer und biomechanischer Vergleich der Sproßachsen von *Alnus viridis* \(Chaix\) DC. aus dem Schwarzwald und den Lechtaler Alpen mit Stockausschlägen von *Alnus glutinosa* \(L.\) Gaertn. aus dem Schwarzwald im Hinblick auf die Standortsökologie beider Arten 19-45](#)

