

**Mechanismen der Standortsbewältigung  
bei Hochgebirgspflanzen.  
Ein weltweiter Vergleich.  
von Christian Körner, Innsbruck  
(Manuskript eingegangen im März 1986)**

**1. Einleitung und Problemstellung**

Dieser Bericht ist eine knappe, auch für den interessierten Laien verständliche, Darstellung von laufenden und eben erst abgeschlossenen Forschungsarbeiten zur Frage, wie Pflanzen die Lebensbedingungen in großer Höhe meistern. Dabei werden vor allem Aspekte des pflanzlichen Gaswechsels, des Blattbaues, der Trockensubstanzverteilung auf unterschiedliche Organe, der Mineralstoffversorgung und spezielle Wachstumsphänomene behandelt. Neuere, deutschsprachige Darstellungen von pflanzenökologischen Problemen im Hochgebirge, findet der Leser in Übersichtsarbeiten von LARCHER (1980, 1983) sowie im Lehrbuch „Ökologie der Hochgebirge“ von FRANZ (1979).

Für ökologische Forschungsarbeiten im Gebirge mag es verschiedene Motive geben, die sich jedoch in zwei große Gruppen zusammenfassen lassen:

1. Jene, die das Gebirge als speziellen Lebensraum für sich genommen im Auge haben und etwa die Frage stellen: „Wie funktionieren Gebirgspflanzen und Gebirgsökosysteme; was können wir daraus für ihr Verständnis und ihren Schutz lernen? Welche Konsequenzen ergeben sich für den wissenschaftlich fundierten Naturschutz?“ Hier steht „Höhe“ als Konstante.

2. Eine eher dynamische Betrachtungsweise, bei der das Vordringen der Vegetation in große Höhenlagen als ein faszinierendes Langzeitexperiment der Natur betrachtet wird. Hier wird die Frage gestellt, „Was ändert sich mit zunehmender Höhe am Bau und Stoffwechsel der Pflanzen“. Die „Höhe“ wird hier zur Versuchsvariablen.

Obwohl beide Ansätze manches gemeinsam haben, ist es doch vor allem der zweite, der für die Konzeption der hier vorzustellenden Forschungsarbeiten maßgeblich war bzw. ist. Es geht also um die Fragen, wie die höhenbedingte Änderungen des Mikroklimas mit dem pflanzlichen Gaswechsel verknüpft ist, wie sich die Leistungen von Gebirgspflanzen gegenüber Talpflanzen aus ihrem anatomischen Bau und ihrer Mineralstoffausstattung erklären lassen und schließlich, welche Wachstums- und Entwicklungsvorgänge dafür möglicherweise maßgeblich sind.

Sicher waren die meisten Leser schon einmal im Gebirge und nahmen eine Reihe einprägsamer Beobachtungen mit. Wohl für jeden ist der Kontrast zwischen physisch erlebter Härte des Klimas und der üppigen Blüte oft bis über 3000 m besonders einprägsam. Was können diese Pflanzen besser oder anders, als ihre nächsten Verwandten im Tal? Um dies zu beantworten ist es nötig die gleichen Fragen nach Struktur und Funktion, möglichst vergleichbaren Wuchsformen und Pflanzenarten aus der Gipfelregion unserer Berge und aus der Niederung, zu stellen.

Es soll also hier nicht nur der Hochgebirgsstandort als wissenschaftlich attraktives Arbeitsfeld im Zentrum des Interesses stehen, sondern der Vergleich mit der oft als trivial empfundenen Flora vor der Haustüre. Es sollen die Fragen auch nicht einem ausgewählten, besonders auffälligen Artenpaar gestellt werden, schon gar nicht ein und der selben Art, die einmal unter „luxuriösen“ Bedingungen und einmal an ihrer Existenzgrenze gedeiht, es soll auch nicht maßgeblich sein ob die Blätter in ein bestimmtes Meßgerät passen, ob die Pflanze hübsch oder weniger hübsch ist.

Das, worauf es hier ankommt sind Aussagen, die mit einer gewissen Berechtigung für eine ganze Population Gültigkeit haben. Dazu ist es nötig, möglichst viele, für die jeweilige Höhenstufe typische Pflanzenarten, unterschiedlicher Wuchsformen, zu „befragen“ und zwar bei gleichem Entwicklungszustand, mit der

gleichen Methodik und nach Möglichkeit durch den gleichen Experimentator. Die Analyse sollte so vorgenommen werden, daß unterschieden werden kann, was lokale Ausprägungen und was globale Attribute des pflanzlichen Lebens in großer Höhe sind.

Diesen Anforderungen gerecht zu werden ist nicht einfach. Es erfordert dies große zeitliche und örtliche Flexibilität beim Experimentieren und wohlüberlegte, auf das Wesentliche konzentrierte Fragestellungen. Schlüsselgrößen sollen mit relativ einfachen Apparaturen erfaßt werden — etwa vergleichbar dem Bestimmen von Puls, Blutdruck und Blutbild in der Humanmedizin. Der Kunst der „kleinen Frage“ und einer konsequent vergleichenden Vorgangsweise kommt bei so einem Forschungskonzept die entscheidende Stellung zu.

## **2. Gasdiffusion, Stomataverhalten und Blattstruktur im globalen Vergleich**

Ausgangspunkt dieser Forschungsarbeiten war die Beschäftigung mit Fragen des Wasserhaushaltes und des photosynthetischen Gaswechsels von Pflanzen im Rahmen internationaler Projekte der Hochgebirgsforschung (Internationales Biologisches Programm, Projektleitung W. LARCHER und Tauern-Projekt des österreichischen Mensch- und Biosphärenprogrammes, Projektleitung A. CERNUSCA) in den 70er Jahren. Diese beiden zentralen Komponenten des

Stoffwechsels und der Stoffproduktion sind über die Funktion der Stomata (die Blattporen mit variabler Öffnungsweite) kybernetisch eng verknüpft. Aufnahme von  $\text{CO}_2$  und Abgabe von Wasserdampf sind durch diese Poren an denselben Diffusionsweg in der Blattepidermis gebunden. Es war daher naheliegend zunächst das Stomataverhalten als Zeigergröße zu studieren. Dazu war damals durch eigene Entwicklung die „Porometer“-Technik, die inzwischen weltweit etabliert ist, so weit, daß sie für komparatistische Untersuchungen im Gebirge eingesetzt werden konnte.

Bei dieser Technik werden Blätter am natürlichen Standort für wenige Sekunden an eine kleine, mit einem elektrischen Feuchtefühler ausgestattete Meßkammer angeklemt und die pro Zeit- und Flächeneinheit abgegebene Wasserdampfmenge gemessen. Daraus läßt sich die Diffusionsleitfähigkeit der Epidermis, die mit der Öffnungsweite der Stomataporen korreliert, berechnen.

Derartige Messungen an 37 Pflanzenarten und 15 verschiedenen Standorten in den Zentralalpen ergaben, daß mit zunehmender Höhe die maximale Diffusionsleitfähigkeit und die Dauer der Öffnung der Stomata zunimmt (KÖRNER und MAYR 1980). Die Ursachen sind vermehrte Anzahl von Stomata, besondere Vermehrung auf der Wind und Sonne zugekehrten Blattoberseite, erhöhte Diffusionsrate durch reduzierten Luftdruck und schließlich vermin-

derte Wasserstreßbelastung durch hohe Bodenfeuchte. In Summe ergibt sich daraus eine erhöhte potentielle und aktuelle Diffusionsleitfähigkeit im Tagesdurchschnitt. Eine Konsequenz daraus sind die hohen Verdunstungsraten aus Pflanzenbeständen der alpinen Stufe. Trotz relativ geringer Blattflächenentwicklung pro Quadratmeter Boden, liegt die Wasserdampfabgabe an sommerlichen Schönwettertagen mit etwa 4 mm in einem Bereich, der auch für Grünlandflächen in der Niederung typisch ist.

Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Ergebnisse für Pflanzen in großer Höhenlage, im allgemeinen (also weltweit) typisch sind oder nur für die Zentralalpen Gültigkeit haben. Um dies zu ergründen, war es notwendig die Verhältnisse in anderen Gebirgen zu untersuchen, womöglich mit gleicher Methodik aber in einer gänzlich anderen Flora. Diese Überlegungen führten zu einer Reihe von Forschungsarbeiten im Ausland — zunächst im Zentralkaukasus (dort nur oberhalb der Waldgrenze) und in den Australischen Alpen. Besonders letztere boten gut vergleichbare klimatische Bedingungen mit mäßiger Sommer-trockenheit am Fuß der Berge und hoher Feuchtigkeit im Gebirge (KÖRNER und COCHRANE 1985, KÖRNER und NACHUZRISVILI unveröffentlicht; kurze Berichte über diese Bergregionen und einige ihrer ökologischen Probleme, besonders hinsichtlich Tourismus und Weidewirtschaft, finden sich bei KÖRNER 1980 und 1983).

Im Kaukasus, noch ausgeprägter aber in den Australischen Alpen, ergaben sich im Prinzip genau dieselben Verhältnisse wie in den Alpen. Zunehmende Diffusionsleitfähigkeit und Stomatanzahl mit zunehmendere Höhe, mit einer besonderen Bevorzugung der Blattoberseite. Da immerhin der Verdacht naheliegend war, daß die mäßige Trockenheit in der Niederung für diesen Merkmalsgradient mitverantwortlich ist, galt es als nächstes, die Verhältnisse in einem Gebirge zu studieren, in dem sowohl in der Niederung als auch in der Höhe Wasser im Überfluß vorhanden ist. Solche Bedingungen bieten die Neuseeländischen Alpen auf 46 Grad südlicher Breite.

In den Bergen der Südinsel Neuseelands konnte ein Höhenprofil der gleichen Meßgröße für drei unterschiedliche Lebensformen aufgenommen werden: Baum, Zwergstrauch und krautige Rosettenpflanze boten wieder das gleiche Resultat — nur noch ausgeprägter als in den bisher untersuchten Gebirgen (KÖRNER et al. 1986). Wassermangel kann daher für die Ausprägung dieser Blattmerkmale entlang von Höhenprofilen nicht maßgeblich sein. Würde unbegrenzte Verfügbarkeit von Bodenfeuchte hohe Stomatadichte und Leitfähigkeit bewirken, dann sollte unter den hier gegebenen Bedingungen keine derartige Differenzierung mit der Höhe auftreten.

Vergleicht man die Klimadaten für die bisher untersuchten Gebirge, so wird deutlich, daß zwar

quantitative Unterschiede hinsichtlich einzelner Klimaparameter bestehen, daß jedoch die höhenbedingten Klimaänderungen alle in die gleiche Richtung gehen. Das heißt, in allen Fällen nimmt mit zunehmender Höhe das Feuchteangebot und der durchschnittliche Strahlungsgenuß der Pflanzen zu, Temperatur und Luftdruck nehmen aus rein physikalischen Gründen natürlich überall ab. Um aufzuklären ob die beobachteten strukturellen und funktionellen Änderungen an den Assimilationsorganen der Pflanzen ein generelles Höhenphänomen, oder nur Ausdruck dieser zufälligen Parallelität der Klimaänderungen in den genannten Gebirgen sind, wäre es interessant, die Verhältnisse in einem Gebirge zu studieren, in dem sich Feuchte oder Lichtangebot mit der Höhe in umgekehrter Richtung ändern. Würden auch dort die selben Merkmale gefunden, so dürften sie mit recht als typisch „alpin“ angesprochen werden, und dürften mit Druck- oder Temperaturphänomenen assoziiert sein.

Nun, derartige Gebirgsregionen gibt es auf der Erde. Von besonderem Interesse — wegen der Auswirkungen auf die Photosynthese — wäre ein Gebirge mit inversem Strahlungsklima. Die zentrale Kordilliere der Insel Neuguinea, 6 Grad südlich des Äquators, bietet genau diese Bedingungen. Bedingt durch den Stau des Süd-Ost Passates kommt es zu einer dichten Wolkenbildung in der Gipfelregion, wodurch die Einstrahlung am Boden auf rund  $1/3$  des Wertes am



Fuß des Gebirges reduziert wird. In einer expeditions-  
mäßig durchgeführten Studie konnten wieder die  
gleichen Untersuchungen an zahlreichen Pflanzen-  
arten zwischen 1100 und 4400 m Höhe über dem  
Meer durchgeführt werden (KÖRNER et al. 1983).  
Das Ergebnis ist zusammen mit den bisherigen Daten  
in relativen Einheiten in Abb. 1 dargestellt.

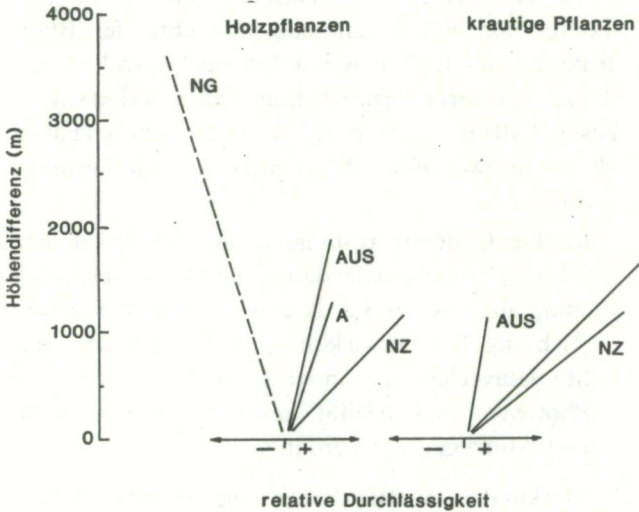


Abb. 1: Die Änderung der Durchlässigkeit der Blatthaut für Wasserdampf und Kohlendioxid mit der Höhe. Vergleich von Relativwerten aus unterschiedlichen Gebirgsregionen. NG Kordilliere von Neu Guinea, AUS Australische Alpen, NZ Neuseeländische Alpen, A Österreichische Zentralalpen.

Stomatadichte und Gasdurchlässigkeit der Epidermis ändern sich unter diesen Bedingungen genau in umgekehrter Richtung. Aber — und das ist das Erstaunliche — andere Merkmale, wie Blattsteifigkeit (Skleromorphie), Blattdicke und zunehmende Verlagerung der Stomata auf die Blattoberseite sowie das äußere Erscheinungsbild der Pflanzen, ändern sich mit der Höhe genau wie in allen anderen bisher studierten Bergregionen. Dies bedeutet aber nichts anderes, als daß wesentliche Elemente der Blattstruktur sich unabhängig von Gaswechsel-relevanten Merkmalen verändern. Struktur und Funktion sind in diesem Fall also nicht verknüpft. Offensichtlich haben wir es mit zwei unterschiedlichen Merkmalsgruppen zu tun:

1. Merkmale, deren Ausprägung nur vom Lokalklima bestimmt wird und die daher nicht höhenspezifisch sind, auch wenn sie häufig in eine bestimmte Richtung hin entwickelt sind. Dazu dürfte das Stomataverhalten, möglicherweise auch die Photosynthesekapazität, gehören, die stark vom Lichtklima geprägt werden.
2. Merkmale des Blattbaues, die in allen bisher studierten Gebirgen den gleichen Trend aufweisen, also wahrscheinlich an jene Klimabedingungen geknüpft sind, die sich überall gleichsinnig mit der Höhe ändern wie etwa die Temperatur.

Es gibt in der Literatur etliche Anhaltspunkte, die diese Differenzierung der Reaktionsmuster plausibel

machen. Zum Einen gibt es experimentelle Belege die zeigen, daß Kälte alleine zu skleromorphen Blattstrukturen führen kann. Dies würde auch gewisse Strukturkonvergenzen zwischen arktischen und alpinen Pflanzen erklären. Zum Anderen ist bekannt, daß Lichtmangel auch im Hochgebirge den Kohlenstoffwerb wesentlich mehr behindert als die Temperatur im Pflanzenbestand (die bei Sonne meist weit über der Lufttemperatur liegt).

Dieser erste Überblick beschränkte sich auf eine bedeutungsvolle, wenn auch recht kleine Gruppe von pflanzlichen Merkmalen. Im weiteren wird zu prüfen sein, inwieweit diesen Merkmalen wirklich Zeigerfunktion für wesentliche Lebensprozesse zukommt und welche anderen Aspekte der pflanzlichen Existenz in großer Höhe noch in ähnlichen komparatistischen Forschungsansätzen zu bearbeiten wären, um ein breiteres Verständnis der Standortbewältigung durch Gebirgspflanzen zu gewinnen. So soll im folgenden Abschnitt zunächst die Frage behandelt werden, wie sich die photosynthetische Leistungsfähigkeit mit der Höhe ändert. Findet die Zunahme der Gasdurchlässigkeit der Blatthaut auch in einem erhöhten  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel ihren Niederschlag? Damit kehren wir wieder zu Versuchsplätzen in den Zentralalpen zurück.

### **3. Die Photosynthese von Pflanzen aus unterschiedlicher Höhe im Gebirge**

Eine große Zahl von Untersuchungen an denen das Innsbrucker Botanische Institut seit einem halben Jahrhundert wesentlichen Anteil hat, vermittelt uns viele wichtige Erkenntnisse zur Frage der Klimaeinflüsse auf das Gaswechselverhalten von Gebirgspflanzen. (z. B. CARTELLIERI 1940, PISEK 1960, BILLINGS und MOONEY 1968, LARCHER 1977, MOSER et al. 1977, KÖRNER 1982). Wir wissen heute, daß das Temperaturoptimum der Photosynthese von Gebirgspflanzen nur unwesentlich unter dem der Talpflanzen liegt, daß dieses Optimum äußerst breit ist und auch noch bei Minusgraden photosynthetischer Stoffgewinn möglich ist. Gebirgspflanzen weisen ein hohes Lichtbedürfnis auf, die wechselseitige Beschattung der Blätter und damit die Bestandesstruktur, sind wesentliche begrenzende Faktoren. Vom Wasserhaushalt dürften die hochalpinen Pflanzen, nach allen verfügbaren Befunden, in den Alpen nicht oder nur unter ganz speziellen Situationen, etwa auf Felssimsen, begrenzt werden. Leider finden sich dazu immer wieder gegenteilige Stellungnahmen, besonders in der Naturschutzliteratur, die jeder experimentellen Basis entbehren. Unbeantwortet ist bisher die Frage, ob die maximale Photosyntheseleistung von Gebirgspflanzen gegenüber Pflanzen der Niederung vermindert oder erhöht

ist. Dazu fehlen vergleichbare Datensätze. Ebenso unklar ist, ob Pflanzen in großer Höhenlage „gelernt“ haben die dünnere Luft, genauer gesagt den geringeren  $\text{CO}_2$ -Partialdruck, besser auszunützen. Diese beiden Fragen sind Gegenstand eines derzeit laufenden Forschungsprojektes in den Zentralalpen.

Diese Untersuchungen haben auch eine gewisse praktische Bedeutung im Rahmen der weltweiten Bemühungen, die Einflüsse von Änderungen in der Zusammensetzung der Atmosphäre auf die pflanzliche Stoffproduktion zu erforschen. Der Gebirgsstandort ermöglicht es, dieses Phänomen hinsichtlich langfristiger Auswirkungen zu studieren. Die alpine Flora hat sich ja großteils nach der Eiszeit aus der Niederung in das Hochgebirge vorgeschoben wo sie seit rund 10.000 Jahren in Höhen gedeiht in denen der Gasdruck 20 - 40 % niedriger ist als im Tal.

Die bisherigen Meßergebnisse zu dieser Frage aus dem Jahr 1985 zeigen, daß die Photosynthesekapazität von Gebirgspflanzen, bei gleichem  $\text{CO}_2$  Partialdruck, tatsächlich höher ist als bei vergleichbaren Wildpflanzen im Tal. Nach diesen vorläufigen Befunden scheint auch die Effizienz der  $\text{CO}_2$ -Ausnützung mit der Höhe zuzunehmen. Abbildung 2 zeigt dies am Beispiel eines Artenpaares der Gattung Hahnenfuß. Sollten die weiteren Messungen dies bestätigen, so wäre dies der erste Beleg dafür, daß freilebende Pflanzen auf langfristig veränderte

Luftzusammensetzung reagieren und Akklimatisierungsverhalten zeigen.

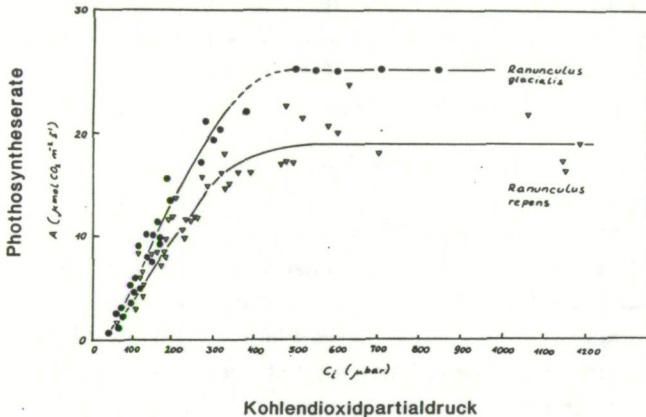


Abb. 2: Vergleich der Photosyntheserate von Tal- und Gebirgs-pflanzenarten bei unterschiedlichem Kohlendioxidangebot. Als Beispiel hier das Artenpaar Gletscherhahnenfuß (2600 m) und Kriechender Hahnenfuß (600 m). Der angegebene Kohlendioxidpartialdruck gilt für die Zellzwischenräume im Blattinneren; dieser Partialdruck ist etwa 1/3 niedriger als der gleichzeitig außen um das Blatt herrschende. Die Kurve zeigt die Effizienz der Ausnützung des angebotenen Kohlendioxides. Die Gebirgspflanze ist in diesem Beispiel der Talpflanze immer überlegen, und zwar sowohl im Bereich „normaler“ Kohlendioxidkonzentration (unterer Bereich des linearen Astes), als auch bei künstlich stark erhöhtem Angebot (Sättigungsbereich).

Auch der Gehalt der Biomasse an dem in Spuren in der Atmosphäre vorkommenden stabilen Kohlenstoffisotop <sup>13</sup>C läßt vermuten, daß Gebirgspflanzen das angebotene Kohlendioxid eher besser

nützen als ihre Verwandten im Tal. Dieses schwere Kohlenstoffisotop wird bei der biochemischen Fixierung von  $\text{CO}_2$  bei der Photosynthese, gegenüber dem normalen  $^{12}\text{C}$  Kohlenstoff, etwas diskriminiert. Dadurch ist der  $^{13}\text{C}$ -Gehalt der Zellulose stets geringer als der der Luft. Forschungsarbeiten der letzten Jahre, vornehmlich in Australien und in den USA, haben gezeigt, daß beim Normaltyp von Pflanzen gemäßigter Breiten (den sogenannten C3-Pflanzen), bei guter Wasserversorgung, eine verminderte Diskriminierung von  $^{13}\text{C}$  erhöhte Effizienz der  $\text{CO}_2$ -Ausnützung anzeigt (verstärkte Abarbeitung des Kohlendioxids in den Hohlräumen des Blattes).

Genau das konnte, gemeinsam mit Kollegen von der Australischen Nationaluniversität in Canberra, an Pflanzenproben aus den Berggebieten aller Erdteile gefunden werden (KÖRNER, FARQUHAR und ROKZANDIC unveröffentlicht). An dieser Stelle sei der Tiroler Anapurna Expedition 1975, insbesondere dem Biologen W. JASCHKE für die Bereitstellung von Proben aus über 5000 m Höhe gedankt.

Zusammen mit den im zweiten Abschnitt erläuterten Befunden über das Stomataverhalten, deuten diese Ergebnisse der vergleichenden Photosyntheseforschung darauf hin, daß Gebirgspflanzen über eine gesteigerte photosynthetische Leistungskraft verfügen. Dies bedeutet, daß die biochemische Leistungsfähigkeit der Assimilationsorgane höherer

Pflanzen, nicht als primär begrenzender Faktor für die Besiedlung hochgelegener Standorte angesehen werden kann. Andere Faktoren, wie die zur Verfügung stehende Zeit günstiger Assimilationsbedingungen, aber auch die Fähigkeit Mineralstoffe für den Aufbau lebenswichtiger Eiweißstoffe im Boden zu erschließen, oder Wachstum und Entwicklung bei niedrigen Temperaturen sind dabei möglicherweise viel wichtiger. Auf einige damit in Zusammenhang stehende Eigenschaften von Gebirgspflanzen soll daher in den folgenden Abschnitten eingegangen werden.

#### **4. Die Sproßproportionen von Gebirgspflanzen**

Um abzuschätzen welchen Stellenwert für die Stoffproduktion eine erhöhte photosynthetische Leistungsfähigkeit der Gebirgspflanzen hat, ist es nötig, den Anteil der assimilatorisch aktiven Organe an der Gesamtbiomasse eines Pflanzenindividuums zu kennen und mit entsprechenden Werten aus der Niederung zu vergleichen. Eine derartige, systematische Erhebung an 55 verschiedenen Pflanzenarten wurde im Rahmen einer eben abgeschlossenen Diplomarbeit von Ursula RENHARDT (1985) durchgeführt. Diese sehr arbeitsaufwendige Studie erbrachte einige überraschende Resultate.

Ging man bisher von der Annahme aus, daß Gebirgspflanzen generell relativ mehr Biomasse in unterirdischen Organen festlegen als Pflanzen der



Niederung, so zeigte sich, daß dies zumindest für krautige Pflanzen aus Höhen um etwa 3000 m nicht so pauschal zutrifft. Es gibt unter ihnen eine Reihe von Arten die mit überraschend wenig unterirdischer Biomasse, auf oft sogar recht exponierten Standorten, bestens gedeihen. Umgekehrt fanden sich unter den untersuchten Arten im Tal (etwa 600 m) etliche mit erstaunlich hoher unterirdischer Biomasse. Dazu muß gesagt werden, daß diese Studie sich auf nah verwandte Arten und Gattungen beider Höhenstufen beschränkte und sorgfältig darauf geachtet wurde vergleichbare phänologische Zustände zu erfassen. Das Spektrum ist also sehr breit und statistisch gesehen ergibt sich kein signifikanter Unterschied im Anteil der Blattmasse an der Gesamtbiomasse. Der etwas höhere Anteil an Wurzeln bei Gebirgspflanzen entspricht etwa dem verminderten Anteil an Stengelmasse. Der Anteil der Blattmasse bleibt mit etwa 23 % konstant (Abb. 3.).

Gebirgspflanzen weisen demnach hoch leistungsfähige Blätter auf, die etwa im selben Ausmaß wie bei Pflanzen der Niederung mit einem nicht oder kaum assimilierenden Betriebssystem bilanzmäßig „belastet“ sind. Eine detailliertere Analyse müßte dabei natürlich „Betriebsausgaben“ wie Atmungsverluste berücksichtigen. Hier sollen uns im folgenden Abschnitt zwei andere Fragen beschäftigen: Gibt es anatomische Voraussetzungen im Blatt, die mit der erhöhten photosynthetischen Leistungs-

fähigkeit in Einklang stehen und wie steht es mit der Mineralstoffausstattung der Gebirgspflanzen im Vergleich zu Talpflanzen?

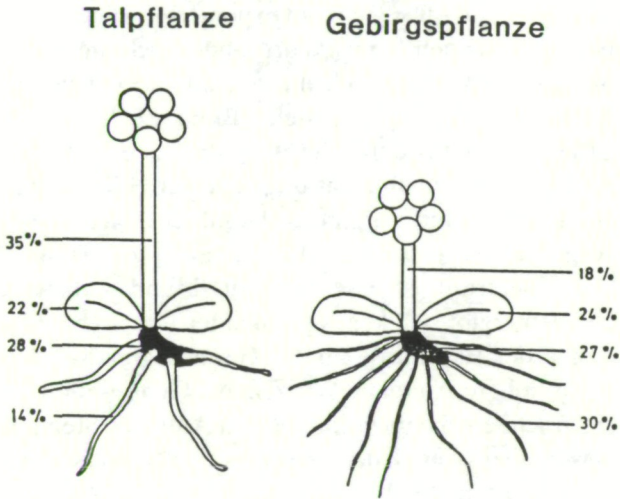


Abb. 3: Schematische Darstellung der Biomasseverteilung bei krautigen Pflanzen der Niederung (600 m) und der Gipfelregion (Daten aus 2700 bis 3200 m Höhe). Die Prozentzahlen geben den relativen Anteil der Trockensubstanz der einzelnen Organe an der Gesamttrockenmasse durchschnittlicher Individuen der jeweiligen Höhenstufe an (aus RENHARDT 1985).

### 5. Feinbau und Mineralstoffausstattung der Blätter

Detaillierte quantitative, mikroskopische Analysen des Blattbaues von Pflanzen aus unterschiedlichen Höhenstufen sind derzeit im Gange. Die bisherigen;

von Susanne PELAES-RIEDL im Rahmen des Gesamtprojektes durchgeführten Untersuchungen stützen die Befunde über die Gaswechselleistung recht gut.

Blätter von Pflanzen aus großer Höhenlage sind statistisch höchst signifikant dicker, weisen ein mächtigeres Assimilationsgewebe und etwa doppelt so viele Palisadenschichten auf als vergleichbare Sonnenpflanzen der Niederung. Die Zellgröße ist nicht verändert, jedoch bilden Hochgebirgspflanzen in der Regel Zellen mit dickeren Wänden aus, besonders in der Blatthaut. Diese Ergebnisse decken sich sehr gut mit den Befunden von Dichte- und Volumsbestimmungen an Blättern aus unterschiedlicher Höhenlage, die Monika NEUMAYER derzeit im Rahmen einer Diplomarbeit erhebt.

Umfangreiche Daten liegen zur Frage der Mineralstoffausstattung vor. Die Analyse von über tausend Einzelproben, einer großen Zahl von Arten aus Hoch- und Tieflagen der Alpen, erbrachte folgendes Resultat: Auf Trockensubstanz bezogen, ist die Ausstattung von Blättern mit dem Element Stickstoff mit 2,8 % im Gebirge etwas höher als im Tal (2,4 %); dieser Unterschied ist aber wegen der beträchtlichen artspezifischen Streuung statistisch nicht signifikant. Die Phosphatausstattung ist bei den untersuchten Arten im Gebirge um 50 % höher. Dieser Unterschied ist signifikant. Bezieht man die Mineralstoffgehalte auf die Blattfläche, was in Bezug auf die Photosyntheseleistung sinnvoller ist, so wird die

Besserstellung der Pflanzen aus großer Höhe überdeutlich: Sie enthalten 34 % mehr Stickstoff und um rund 2/3 mehr Phosphat pro Blattflächeneinheit als vergleichbare Pflanzen der Niederung.

Vergleichsdaten hiezu wurden im Rahmen der in Abschnitt 2 besprochenen Studien in Übersee gewonnen. Sie zeigen alle das gleiche Bild — eine Zunahme der Stickstoffausstattung mit zunehmender Höhe, wobei der Trend in Neuseeland am stärksten und in Neuguinea am schwächsten ausgeprägt ist.

Damit rundet sich das Bild mehr und mehr ab, soweit die Leistungsfähigkeit der Blätter betroffen ist. Hohe Stickstoffgehalte bedeuten hohe Proteingehalte und diese wiederum sind ein gutes Indiz für die metabolische Aktivität. Stehen doch rund die Hälfte aller Blattproteine direkt und indirekt im Dienste der Kohlenstoffassimilation. Die Frage ist nur, wie kommen die Blätter im Hochgebirge zu dieser hervorragenden Ausstattung; in einer Umwelt, die — nach allem was wir wissen — bedingt durch die geringe Bodenentwicklung und die kältebedingte niedrige Mineralisierungsrate, nicht gerade luxuriös mit lebenswichtigen Mineralsalzen ausgestattet ist? Zudem scheinen in der Nivalstufe mikrobielle Stickstofffixierer zu fehlen (HASELWANDTER et. al 1983). Die Antwort darauf ist sicher nicht einfach zu geben. Ein Aspekt, der im folgenden Abschnitt behandelt wird, gibt aber einen wichtigen Hinweis.

## **6. Das Wurzelsystem**

HASELWANDTER und Mitarbeiter (1983) wiesen darauf hin, daß Schmelzwasser relativ viel Stickstoff enthält. Können die Gebirgspflanzen dieses Angebot in der kurzen Phase der Schneeschmelze und in den wenigen Wochen des Bergsommers überhaupt aufnehmen und nutzen? Dies zu beantworten erfordert zunächst einmal genaue, quantitative Kenntnisse über das Wurzelsystem.

Was soll gemessen werden um die Ausbildung der Wurzeln von Tal und Gebirgspflanzen zu vergleichen? Trockenmasse ist eine ungeeignete Bezugsgröße, wenn man die Leistungsfähigkeit des Wurzelsystemes der zu versorgenden Blattfläche gegenüber stellen möchte. Dazu eignet sich nach internationaler Erfahrung die gesamte Länge des Wurzelsystemes am besten. Es wurde daher eine detaillierte Analyse der Länge aller Feinwurzeln von etwa 250 Einzelindividuen von Tal- und Gebirgspflanzen durchgeführt (RENHARDT 1985).

Im Gegensatz zu den eher geringen Unterschieden bei den Massenverhältnissen oberirdischer und unterirdischer Sproßteile, zeigen sich gravierende Unterschiede, wenn man die Organe nach ihrer Funktion gegenüberstellt: Die gesamte Feinwurzellänge ist bezogen auf die gesamte projizierte Blattfläche im Gebirge mit durchschnittlich 20 m Feinwurzellänge pro Quadratdezimeter Blattfläche etwa 4 mal so

hoch als im Tal. Gebirgspflanzen bilden meist feinere, pro Längeneinheit um 50 % leichtere Wurzeln aus und die räumliche Erschließung des Bodens, ausgedrückt als Feinwurzellänge pro Volumseinheit Boden ist etwa 3 mal höher als im Tal. Dies kommt auch graphisch deutlich zum Ausdruck, wenn man verwandte Arten mit gleicher Wurzelmorphologie vergleicht. Ein Beispiel für 2 Primelarten zeigt Abbildung 4.

So ergibt sich eine plausible Kausalkette von den Diffusionsverhältnissen und der Photosyntheseleistung über den Blattbau, die Sproßproportionen, die Mineralstoffausstattung und ihre Beschaffung aus dem Boden. Offen ist, neben vielen anderen, die Frage, wie die diversen strukturellen Merkmale zustande kommen, ja trivial gesprochen: Was verleitet die Pflanze kleine, dicke Blätter, dünne lange Wurzel, etc. zu bilden. Sind dies heraus-selektionierte, erbliche Merkmale, Anpassung? Ist es passive Folge der klimatischen Wachstumsbedingungen, verschwinden die Merkmale wenn eine Pflanze vom Berg ins Tal verpflanzt wird?

Eines ist dabei klar: Die sparsame Blattentfaltung verhindert eine Verdünnung der Mineralstoffe (kleine „teure“ und nicht „billige“ große Blätter). Alles scheint auf flächenbezogene Ertragsoptimierung — wir würden sagen Rendite — hinauszulaufen.

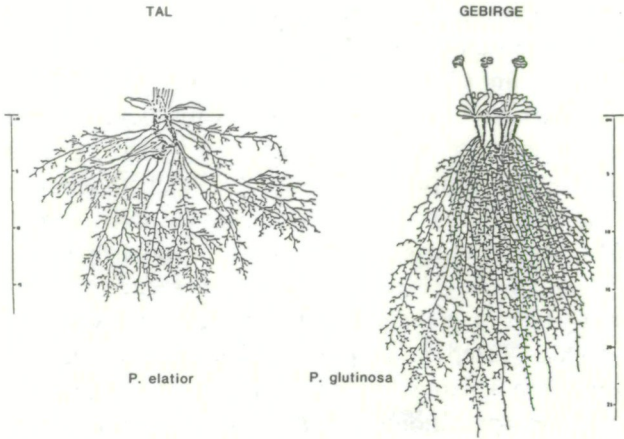


Abb. 4: Die Ausprägung des Feinwurzelsystems bei verwandten Pflanzenarten aus unterschiedlicher Höhe. Hier am Beispiel von zwei Primelarten aus 600 bzw. 3000 m Höhe. Die Pflanze aus dem Hochgebirge zeigt ein dichteres und feineres Wurzelsystem als jene aus dem Tal. Dieser Unterschied könnte durch quantitative Analyse des Wurzelsystems von 55 verschiedenen Arten abgesichert werden (aus RENHARDT 1985).

## 7. Versuche zu einer Analyse von Wachstumsvorgängen

Antworten auf diese Fragen kann uns nur die Entwicklungsbiologie liefern. Die Analyse formativer Prozesse, so etwa auch der Feindynamik des Wachstums im Freiland, steckt jedoch heute noch ganz in den Kinderschuhen. Völlig unberührt sind Fragen der hormonellen Steuerung formativer Entwicklungsvorgänge an frei lebenden Pflanzen. Gemeinsam mit Dr. I. WOODWARD von der Universität Cambridge

versuchten wir als ersten Schritt — und das wird auch der letzte Punkt dieses Berichtes sein — Wachstumsabläufe im Gebirge und im Tal vergleichend zu analysieren. Wir benutzten dazu elektronische Distanzmesser, sogenannte LVDTs (linear variable differential transducer), die unter Feldbedingungen eine Auflösung des Streckungswachstums von 1 Mikrometer erbringen. Damit war es möglich aufzuzeigen, wann, also zu welcher Tageszeit, Flächenwachstum in situ stattfindet und wie dieser Vorgang von der Temperatur abhängt. Die Aufklärung des zeitlichen Ablaufes ist eine wichtige Vorbedingung für eine Interpretation in Bezug auf Umweltfaktoren. Erst wenn klar ist wann die Wachstumsprozesse stattfinden, können Bezüge zum Mikroklima sinnvoll hergestellt werden.

Diese Versuche wurden zunächst aus methodischen Gründen mit Gräsern der Gattung *Poa* durchgeführt, die von der Niederung bis in die Nivalzone durch Arten vertreten sind. In vier Höhenstufen zwischen 600 und 3200 m Höhe wurde ein Freilandmeßprogramm an den, für die jeweilige Höhenstufe typischen Arten abgewickelt.

Es zeigte sich, daß in allen Fällen die Mittagstunden maximales Wachstum bringen und eine ausgeprägte Temperaturabhängigkeit besteht. Das Interessante dabei ist, daß bei Pflanzen der Nivalstufe gegenüber jenen der Niederung, Wachstumsvorgänge bis zu 10 Grad niedrigeren Temperaturen aufrechterhalten



werden, dafür aber deutlich geringere maximale Wachstumsraten (auch bei optimalen Temperaturen) aufweisen. Wir konnten zeigen, daß dieses Verhaltensmuster erblich ist. Das bewiesen Messungen an einem Standort in mittlerer Höhe (1870 m), und zwar auf einer Schotterbank bei Obergurgl, wo beide Artengarnituren nebeneinander unter identischen Bedingungen vorkommen und doch genau jene Verhaltensunterschiede aufweisen, wie sie vorhin beschrieben wurden. Das heißt, die Charakteristik der Temperaturabhängigkeit des Streckungswachstums einer vom Schmelzwasser aus der Gletscherregion in die Bergwaldstufe verfrachteten Pflanze bleibt weitgehend unverändert. Die Folgen sind kleiner, gedrungener Wuchs trotz günstigerer klimatischer Bedingungen und Konkurrenzschwäche gegenüber den in dieser Höhenstufe typischen Pflanzenarten. Formative Vorgänge, zu denen sicher auch das Streckungswachstum zählt, zeigen somit eine ökotypische Differenzierung, die viel stärker ist als die einer Reihe physiologischer Phänomene, wie etwa auch der Photosynthese, bei der ja die großräumigen Temperaturunterschiede keinen so gravierenden Einfluß auf die Temperaturabhängigkeit haben. Diesen formativen Vorgängen wird somit in Zukunft wesentlich größeres Augenmerk zu schenken sein als bisher.

## **8. Schlußbemerkungen**

Im Rahmen dieses Berichtes wurde eine ganze Reihe

verschiedener Spezialdisziplinen zur Erklärung der Standortsbewältigung durch Hochgebirgspflanzen herangezogen. So wurde unter anderem gezeigt, daß mit zunehmender Höhe im Gebirge die photosynthetische Leistungsfähigkeit und die Durchlässigkeit der Blatthaut für Wasserdampf eher zunehmen, die Blätter dicker und besser mit Mineralstoffen ausgestattet sind und auch das Wurzelsystem viel besser ausgebildet ist als in der Niederung. An der Fähigkeit, leistungsfähige Organe für die Photosynthese und Mineralstoffaufnahme auszubilden, dürfte also der „Höhenflug“ unserer Gebirgspflanzen nicht scheitern. Neben der klimatisch begrenzten Aktivitätsdauer, dürfte ein besonders schwerwiegendes Hemmnis für eine gesteigerte Stoffproduktion, die Fähigkeit zur Organentwicklung, also zum sinnvollen Investieren von Assimilationsprodukten, bei niedrigen Temperaturen sein.

Die Vielfalt der Versuchsansätze und Fragestellungen mag für den unvorbereiteten Leser stellenweise verwirrend gewesen sein und doch wurde in dieser Darstellung nur ein kleiner Ausschnitt all jener Faktoren behandelt, die das Leben und Überleben im Gebirge mitbestimmen. Es war aber das besondere Anliegen, hier auf die Notwendigkeit unterschiedlicher Betrachtungsweisen bei der ökologisch orientierten, experimentellen Forschung in freier Natur hinzuweisen. Ich möchte diese Darstellung daher auch mit einigen allgemeineren Schlußfolgerungen ab-

schließen, die für viele Bereiche der pflanzenökologischen Forschung und vielleicht auch darüber hinaus von Bedeutung sind. Etliche dieser Überlegungen sind in der ökologischen Literatur nicht neu, ja lassen sich bis in das vorige Jahrhundert zurückverfolgen. Es erscheint mir jedoch angebracht, sie hier wieder in Erinnerung zu rufen:

1. Makroskopische Bedingungen der Atmosphäre und des Bodens ziehen nicht automatisch analoge Bedingungen im Mikrokosmos der Pflanze nach sich. Dies wurde an zwei Beispielen deutlich: Der Diskrepanz zwischen Großklima und der Temperaturoptimierung der Photosynthese und der reichlichen Mineralstoffausstattung der Blätter bei eher ungünstigen Bodenbedingungen in großer Höhenlage.
2. Struktur und Funktion sind nicht zwangsweise verknüpft. Strukturelle Merkmale können von ganz anderen Umweltgrößen bestimmt werden als funktionelle. Dies zeigt, daß es gefährlich sein kann, aus Gestalts- und Strukturmerkmalen auf bestimmte funktionelle Eigenschaften zu schließen.
3. Die enorme Verhaltensvielfalt, die diese Studien erkennen lassen, erfordert eine Populations-, und nicht Art-orientierte Analyse, sollen Lebensraum-spezifische Erklärungen der Standortsbewältigung in repräsentativer Weise erarbeitet werden.
4. Methodisch erfordert dies eine Bescheidung auf klare, „kleine“ Fragen und — im Sinne großer

Flexibilität — optimale, das sind nicht immer technisch maximale Instrumentierungen.

5. Die hier vorgestellten Ergebnisse und Überlegungen verdeutlichen, daß lineares Kausaldenken (etwa beschränkt auf Fragen des photosynthetischen Gaswechsels) die Chance, zu einem echten Verständnis der Existenzgrundlagen von Pflanzen zu gelangen, stark reduziert. Die Idee, daß der Erfolg einer Pflanze in der Optimierung eines bestimmten Lebensprozesses begründet liegt, ist immer noch weit verbreitet und doch ist diese einseitige „Optimierungsphilosophie“ zu tiefst naturfremd.
6. Problemlösungen liegen häufig nicht dort, wo der Experimentator gerade (zufällig) methodisch „fit“ ist. Diese Einsicht im angehenden Biologen fest zu verankern, ist sicher eine der wichtigsten Aufgaben der universitären Ökologie-Ausbildung.

### **Dank**

Von den hier vorgestellten, bisher veröffentlichten Ergebnissen wurde ein Großteil im Rahmen des Projektes P5597 des Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (Wien) erarbeitet.

### **Literatur**

Die in diesem Bericht zitierten Veröffentlichungen, decken bei weitem nicht das behandelte Thema ab und haben exemplarischen Charakter. Auf weiterführende Literatur wurde in der Einleitung verwiesen.

- BILLINGS WD, MOONEY HA (1968): The ecology of arctic and alpine plants. *Biol Rev* 43: 481-529
- CARTELLIERI E (1940): Über Transpiration und Kohlensäure-assimilation an einem hochalpinen Standort. *Sitzungsber österr Akad Wiss, Math-Naturw Kl I*, 149: 95-143
- FRANZ H (1979): *Ökologie der Hochgebirge*. Ulmer, Stuttgart
- HASELWANDTER K, HOFMANN A, HOLZMANN HP, READ DJ (1983): Availability of nitrogen and phosphorus in the nival zone of the Alps. *Oecologia (Berlin)* 57: 266-269
- KÖRNER Ch, MAYR R (1980): Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 metres above sea level. In: Grace J, Ford ED, Jarvis PG (eds) *Plants and their atmospheric environment*. Blackwell, Oxford - London - Edinburgh, pp 205-218
- KÖRNER Ch. (1980): Ökologische Untersuchungen an Schafweiden im Zentralkaukasus. *Der Alm- und Bergbauer* 30(5): 151-161
- KÖRNER Ch. (1982): CO<sub>2</sub> exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. *Oecologia (Berlin)* 53: 98-104
- KÖRNER Ch. (1983): Probleme der Berglandnutzung in den Australischen Alpen. *Der Alm- und Bergbauer* 33 (1): 56-66
- KÖRNER Ch, ALLISON A, HILSCHER H (1983): Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *Flora* 174: 91-135
- KÖRNER Ch, COCHRANE PM (1985): Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia (Berlin)* 66: 443-455
- KÖRNER Ch, BANNISTER P, MARK AF (1986): Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia (Berlin)* 69: 577-588
- LARCHER W (1977): Ergebnisse des IBP-Projektes „Zwergstrauchheide Patscherkofel“. *Sitzungsber Österr Akad Wiss, Mathem-naturwiss Kl, Abt I* 186: 301-371

- LARCHER W (1980): Klimastreß im Gebirge — Adaptations-training und Selektionsfilter für Pflanzen. Rheinisch-Westfälische Akad Wiss Vorträge N 291: 49-88
- LARCHER W (1983): Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen. Ber Dt Bot Ges 96: 73-85
- MOSER W, BRZOSKA W, ZACHHUBER K, LARCHER W (1977): Ergebnisse des IBP-Projekts „Hoher Nebelkogel 3184 m“. Sitzungsber Österr Akad Wiss, Math-Nat Kl I 186: 387-419
- NACHUZRISVILIGS, KÖRNER Ch (1982): Über den Wasserhaushalt subalpiner Pflanzen des Zentralkaukasus. Dokladi Akademia Nauk SSSR, 267: 243-245 (russ.)
- PISEK A (1960): Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges. In: W Ruhland (ed) Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd. V/2: 376-414, Springer, Berlin
- RENHARDT U (1985): Die Höhenabhängigkeit der Trocken-substanzverteilung im Vegetationskörper krautiger Pflanzen. Diplomarbeit, Institut für Botanik, Universität Innsbruck.

**Adresse des Autors:**

Univ. Doz. Mag. Dr. Christian Körner  
Institut für Botanik der Universität Innsbruck  
Sternwartestraße 15  
A-6020 Innsbruck

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [126](#)

Autor(en)/Author(s): Körner Christian

Artikel/Article: [Mechanismen der Standortbewältigung bei Hochgebirgspflanzen. Ein weltweiter Vergleich. 99-128](#)