

Bestandesstruktur und Ökophysiologie von Grünerlen unterschiedlichen Alters

Michael Bahn, Alexander Cernusca, Michael Indrist, Franz Kircher und Ulrike Tappeiner

Synopsis

Green alder (*Alnus viridis* (Chaix.) DC.) plays an important role in the succession on abandoned alpine pastures and meadows in the Austrian Central Alps. With increasing age green alder reduces its leaf area index, which permits enough light to penetrate to the soil surface for tree seedlings to get established. With increasing age green alder compensates increased shoot length with increased xylem conductivity so that the water balance at the leaf level is maintained similar to that of younger alders. The lower leaf nitrogen contents of older green alder reflect a reduced nitrogenase fixing activity of nodules, which may result from a tighter carbon balance.

Grünerle, Bestandesstruktur, Lichtextinktion, Wasserhaushalt, Xylemleitfähigkeit, Stickstoff. Alnus viridis, canopy structure, light extinction, water relations, xylem conductivity, nitrogen.

1. Einleitung

Bei Auffassung bewirtschafteter Almweiden und "Mähder" kommt es auf feuchten, kalkarmen Standorten zur Ausbildung von Grünerlenbeständen (*Alnus viridis* (Chaix.) DC.), die in der oberen subalpinen Stufe als Klimaxvegetation bestehen können (ELLENBERG 1978), im hochmontanen bis subalpinen Bereich jedoch häufig nur ein Sukzessionsstadium (SPATZ & al. 1978) darstellen. KÖRNER & HILSCHER (1978) stellten fest, daß 10 bis 30 Jahre alte Grünerlen äußerst dichte Bestände bilden, während ältere Erlenbestände kein einheitliches Laubdach mehr aufweisen und somit wesentlich lichter sind. In solchen alten Grünerlenbeständen konnte ein verstärktes Aufkommen von Fichte und Vogelbeere beobachtet werden, das die Entwicklung eines subalpinen Fichtenwaldes vermuten ließ (SPATZ & al. 1978). Als Ursache für die auffallende Verringerung der Blattmasse in alternierenden Grünerlenbeständen vermuteten KÖRNER & al. (1978) in erster Linie eine Erschwerung des Wassertransports über die längeren Stämme der alten Erlen.

Ziel der vorliegenden Untersuchung im Rahmen des EG-STEP-Projekts INTEGRALP (CERNUSCA & al. 1992) war es,

1. zu quantifizieren, in welchem Ausmaß die strukturellen Veränderungen von Grünerlenbeständen zunehmenden Alters das Lichtklima bedingen und damit ein Fortschreiten der Sukzession einleiten und
2. mögliche Veränderungen von Parametern des Wasser-, des Kohlenstoff- und des Stickstoffhaushalts von Grünerlen zunehmenden Alters zu untersuchen und zu analysieren, inwieweit diese in ursächlichem Zusammenhang mit den strukturellen Veränderungen stehen.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in den Österreichischen Zentralalpen im Nationalpark Hohe Tauern in 1650 m Meereshöhe. Der untersuchte Nordhang des Pfalzkopf ist vorwiegend aus Silikat aufgebaut.

Die Bestandesstruktur wurde durch stratifiziertes Ernten und mit einem Gerät zur Messung des Gesamtlflächenindex FAI und der Blattneigung beruhend auf dem Prinzip der Fischaugenoptik (LAI-2000, LI-COR, Lincoln, U.S.A.) ermittelt. Das Bestandeslichtklima wurde mit Decagon Sunfleck Ceptomern (SF-80, Delta-T, Cambridge, England) an fünf wolkenlosen Tagen zwischen 23. 7. und 8. 8. 1991 im Tagesgang und an zwei wechselhaften Tagen Ende Juni 1992 stundenweise erfaßt. Der H₂O- und der CO₂-Gaswechsel wurden mit Diffusionsporometern (LCA-2, ADC, Hoddesdon, England, cf. LONG & HÄLLGREN, 1985; AP4, Delta-T, Cambridge, England), die Wasserpotentiale mit einer Druckapparatur nach SCHOLANDER gemessen. Die Messungen erfolgten an vier Schönwettertagen Ende Juli/Anfang August 1991 und Ende Juni 1992 im Tagesgang, sowie im selben Zeitraum ergänzend in den späten Vormittagsstunden an drei Schön- und drei Trübwetertagen. Aufgrund des von Blockgestein durchzogenen Untergrunds konnten keine Bodenwasserpotentialmessungen durchgeführt werden. Die morgendlichen Blattwasserpotentiale (vor Sonnenaufgang), ein Maß für die Wasserverfügbarkeit im Boden, unterschieden sich zwischen den Erlen nicht und lagen an allen Meßtagen unter -0,3 MPa. Blattstickstoffgehalte von Mischproben (jeweils 10 Blätter pro Blattyp und Erle, Ernte August 1991 und Juni 1992) wurden nach Kjeldahl bestimmt. Die Xylemleitfähigkeit wurde an unter Wasser geschnittenen Sproßstücken von 0,2 - 0,4 cm² Leitfläche mit gasfreier Luft in einer Meßanordnung nach GREGORY (1977) gemessen.

3. Ergebnisse und Diskussion

Die wichtigsten Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tab. 1: Parameter zur Bestandesstruktur, Strahlungsverteilung und Ökophysiologie von verschiedenen alten Grünerlen (*Alnus viridis*). $\bar{x} \pm \text{s.d.}$ (n). Signifikanz nach MANN-WHITNEY u-Test für 15 und 45 Jahre alte Grünerlen (*...p < 0,05, **...p < 0,01).

Tab. 1: Parameters concerning canopy structure, light distribution and ecophysiology of green alders (*Alnus viridis*) of different ages. $\bar{x} \pm \text{s.d.}$ (n). Significance levels according to MANN-WHITNEY u-test tested for 15 and 45 years old green alders (*...p < 0.05, **...p < 0.01).

Alter	5 Jahre	15 Jahre	40 Jahre	
Höhe; cm	120	220	320	
Sproßlänge; cm	130	330	420	
LAI (leaf area index); m ² m ⁻²	3,2	3,9	2,0	
PAD (plant area density)/ m ² m ⁻³	3,2	1,9	0,6	
Absorption photosynthetisch aktiver Strahlung im Kronenraum; %	77	61	30	
Strahlung auf Bodenoberfläche; %	2	4	18	
Blatt-/Sproßmasse	1:6	1:20	1:25	
SLA (specific leaf area) · dm ² g ⁻¹				
Sonnensblätter	0,86	1,31	1,25	
Schattenblätter	1,46	1,91		
Stickstoffgehalt N; mg g ⁻¹				
Sonnensblätter	30,6 ± 0,4 (3)	32,2 ± 1,3 (3)	25,9 ± 0,1 (4)	**
Schattenblätter	32,6 ± 0,4 (2)	31,4 ± 1,3 (3)		
Photosynthesevermögen A _{max} µmol m ⁻² s ⁻¹				
Sonnensblätter	11,9 ± 0,6 (5)	11,5 ± 0,2 (6)	12,4 ± 0,3 (6)	
Schattenblätter	4,4 ± 0,5 (5)	6,6 ± 0,2 (5)		
max. Blattleitfähigkeit g _l mmol·m ⁻² ·s ⁻¹		141 ± 10 (12)	150 ± 16 (11)	
max. Transpiration Tr mmol·m ⁻² ·s ⁻¹		1,30 ± 0,29 (5)	1,23 ± 0,26 (7)	
min. Wasserpotential ψ MPa		-1,18 ± 0,05 (10)	-1,18 ± 0,07 (8)	
Hydraulischer Widerstand δψ/δTr MPa/mmol m ⁻² s ⁻¹		-1,23	-0,67	
relative Leitfläche (Sproßende)/ cm ² m ⁻²		1,54 ± 0,28 (5)	1,12 ± 0,35 (5)	**
Xylemleitfähigkeit cm ² MPa ⁻¹ s ⁻¹	10,0 ± 3,4 (4)	10,8 ± 4,5 (7)	14,2 ± 3,2 (7)	*
Flächenanteil der Gefäße im Xylem / %	20 ± 3 (5)	20 ± 2 (5)	27 ± 3 (5)	*

Bestandesstruktur, Lichtklima: Mit zunehmendem Alter der Grünerlen verringert sich der Blattflächenindex LAI und in noch stärkerem Ausmaß die räumliche Dichte (PAD) der Bestände. Entsprechend vermindert sich auch die Lichtabsorption im Kronenraum von Grünerlen zunehmenden Alters. Die Werte für die 15-jährigen Erlen stimmen gut mit Untersuchungen von CERNUSCA & al. (1978) an einem 17-jährigen Grünerlenbestand überein. Relevant für die Etablierung von Baumsämlingen im Unterwuchs ist die photosynthetisch aktive Strahlung an der Bodenoberfläche. Sie beträgt bei 5 und 15 Jahre alten Grünerlen nur etwa 2 - 4 %, bei 40-jährigen Grünerlen bereits 18 % der einfallenden Strahlung. Die Auflichtung der Krone der 40 Jahre alten Grünerlen führt in den Mittagsstunden also zu Strahlungsbedingungen an der Bodenoberfläche von bis zu 250 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$, die ein verstärktes Aufkommen von Baumsämlingen ermöglichen.

Wasserhaushalt: Im Vergleich 15 und 40 Jahre alter Grünerlen unterschieden sich maximale Blattleitfähigkeit, maximale Transpirationsraten und minimale Wasserpotentiale sonnenexponierter Blätter nicht. Sie entsprechen auch jenen Werten, die RICHARD (1969) und KÖRNER & al. (1978) für 15- bis 20-jährige Grünerlen erhoben. Bei 40 Jahre alten Grünerlen kommt es mit zunehmender Transpiration im Tagesgang zu einer deutlich geringeren Abnahme des Wasserpotentials als bei 15-jährigen Erlen, was auf geringere hydraulische Widerstände schließen läßt (vgl. SCHULZE & HALL 1982). Laboruntersuchungen bestätigten, daß 40-jährige Grünerlen eine signifikant höhere Xylemleitfähigkeit besitzen als die jüngeren Grünerlen. Dies ist durch einen höheren Flächenanteil der Gefäße im Xylem bedingt. Es zeigt sich also, daß die 40 Jahre alten Grünerlen die längeren Sprosse und die kleineren Leitflächen durch eine höhere Xylemleitfähigkeit kompensieren, so daß ihre Blätter in gleichem Ausmaß mit Wasser versorgt sind wie bei jüngeren Erlen.

Stickstoff-, Kohlenstoffhaushalt: Die Stickstoffgehalte von Erlenblättern spiegeln die Fixierung von molekularem Stickstoff in den Wurzelknöllchen, die Stickstoffverfügbarkeit im Boden sowie den durch die Biomasse, insbesondere die Blattmasse bedingten Stickstoffbedarf der Pflanze wider. Die Stickstoffgehalte von Sonnenblättern 40 Jahre alter Grünerlen waren deutlich niedriger als jene von Sonnenblättern 15-jähriger Erlen. Berücksichtigt man die geringere Blattmasse der älteren Erlen, so läßt dieses Ergebnis eine beträchtliche Verringerung der Stickstofffixierungsaktivität durch die Wurzelknöllchen vermuten. Diese könnte durch eine geringere Assimilatversorgung des symbiotischen Actinomyceten in den Wurzelknöllchen verursacht sein, in Folge der schlechteren Kohlenstoffbilanz der 40-jährigen Erlen (kleineres Blatt-/Sproßverhältnis, vgl. LARCHER 1984). HUSS-DANELL & SELSTEDT (1985) konnten aufgrund der geringeren Assimilatproduktion nach einer teilweisen Entlaubung von *Alnus incana* eine proportionale Abnahme der Nitrogenaseaktivität in Wurzelknöllchen beobachten. Ein geringeres Ausmaß an Fixierung von Luftstickstoff kann aber wiederum zur Folge haben, daß die Blattmasse entsprechend verringert wird (SU & CHEN 1985, ARNONE & GORDON 1990).

4. Zusammenfassende Schlußfolgerungen

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Auflichtung der Krone der 40 Jahre alten Grünerlenbestände zu Lichtverhältnissen an der Bodenoberfläche führt, die eine Etablierung von Baumsämlingen begünstigen und somit ein Fortschreiten der Sukzession ermöglichen. Mit zunehmendem Alter kompensiert die Grünerle die längeren Sprosse durch eine höhere Xylemleitfähigkeit, so daß ihre Blätter in gleichem Ausmaß mit Wasser versorgt sind wie bei jüngeren Erlen. Die Verringerung der Blattmasse älterer Grünerlen ist also nicht, wie früher vermutet, durch den Wasserhaushalt bedingt. Geringere Stickstoffgehalte in den Blättern älterer Grünerlen lassen auf eine geringere Stickstofffixierung in den Wurzelknöllchen schließen. Dies ist möglicherweise Folge einer schlechteren Kohlenstoffbilanz der älteren Erlen.

Neben den untersuchten Parametern könnten altersbedingte Umstellungen im Hormonhaushalt der Grünerlen für den Ursachenkomplex der beobachteten strukturellen und physiologischen Veränderungen von vorrangiger Bedeutung sein. Diese sollten in weiteren Untersuchungen berücksichtigt werden.

Danksagung

Die vorliegende Untersuchung wurde durch das EG-STEP-Projekt INTEGRALP und die Großglockner Hochalpenstraßen AG ermöglicht. Wir danken Mag. Roland Egger für seine Unterstützung bei der Erhebung der Freilanddaten.

Literatur

- ARNONE, J. A. III & J. C. GORDON, 1990: Effect of nodulation nitrogen fixation and carbon dioxide enrichment on the physiology, growth and dry mass allocation of seedlings of *Alnus rubra* Bong. - *New Phytol.* 116: 55-66.
- CERNUSCA, A., TAPPEINER, U., AGOSTINI, A., BAHN, M., EGGER, R., KOFLER, R., NEWESELY, C., ORLANDI, D., PROCK, S., SCHATZ, H. & I. SCHATZ, 1992: Ecosystem research on mixed grassland/woodland ecosystems: First results of the EC-STEP project INTEGRALP on Mt. E'ondone. - *Acta biol.* 67: 99-133.
- CERNUSCA, A., SEEBER, M., MAYR, R. & A. HORVATH, 1978: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt von bewirtschafteten und aufgelassenen Almflächen in Badgastein. - In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. - Wagner, Innsbruck: 47-66.
- ELLENBERG, H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. - Ulmer, Stuttgart: 989 S.
- GREGORY, S. C., 1977: A simple technique for measuring the permeability of coniferous wood and its application to the study of water conduction in living trees. - *Eur. J. For. Path.* 7: 321-328.
- HUSS-DANELL, K. & A. SELLSTEDT, 1985: Nitrogenase activity in response to darkening and defoliation of *Alnus incana*. - *J. Exp. Bot.* 36: 1352-1358.
- KÖRNER, Ch. & H. HILSCHER, 1978: Wachstumsdynamik von Grünerlen auf ehemaligen Almflächen an der zentralalpiner Waldgrenze. - In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. - Wagner, Innsbruck: 187-194.
- KÖRNER, Ch., JUSSEL, U. & K. SCHIFFER, 1978: Transpiration, Diffusionswiderstand und Wasserpotential in verschiedenen Schichten eines Grünerlenbestandes. - In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. - Wagner, Innsbruck: 81-98.
- LARCHER, W., 1984: Ökologie der Pflanzen. - Ulmer, Stuttgart: 403 S.
- LONG, S. P. & J.-E. HÄLLGREN, 1985: Measurements of CO₂-assimilation by plants in the field and in the laboratory. - In: COOMBS J., HALL D., LONG S. P. & J. M. S. SCURLOCK (eds.): Techniques in bioproductivity and photosynthesis. - Pergamon, Oxford: 62-94
- RICHARD, L., 1969: Une interprétation eco-physiologique de la répartition de l'aune vert (*Alnus viridis*). - In: OZENDA, P. (eds.): Documents pour la carte de la végétation des Alpes. VII: 7-23.
- SCHULZE, E.-D. & A. E. HALL, 1982: Stomatal responses, water loss and CO₂-assimilation rates of plants in contrasting environments. - In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. & H. ZIEGLER (eds.): Physiological plant ecology II, Encyclopedia of Plant Physiology 12B: 615-676. - Springer, Berlin.
- SPATZ, G., 1978: Der Einfluß von Bewirtschaftungsänderungen auf die Vegetation von Almen im Gasteiner Tal. - In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. - Wagner, Innsbruck: 163-180.
- SU, M. C. & H. F. CHEN, 1985: Mineral nutrition of *Alnus formosana* seedlings. - *Biol. Bull. Dep. Biol. Coll. Sci. Tunghai Univ.* 61: 667-698.

Adresse

Mag. Michael Bahn, Univ.-Prof. Dr. Alexander Cernusca, Michael Indrist, Mag. Franz Kircher, Dr. Ulrike Tappeiner, Institut für Botanik, Sternwartestr. 15, A-6020 Innsbruck.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23_1994](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Bestandesstruktur und Ökophysiologie von Grünerlen unterschiedlichen Alters 19-22](#)