

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 16	2	389-396	1995	Freiburg im Breisgau 12. Dezember 1995
--	---------	---	---------	------	---

# Biomechanisch-ökologische Untersuchungen an Sproßachsen von Schwarz-Erle und Grün-Erle\*

von

FRANKA BRÜCHERT, ARNO BOGENRIEDER & THOMAS SPECK,  
Freiburg i.Br.\*\*

## 1. Einleitung

Die strauchförmige Grün-Erle (*Alnus viridis* (L.) GAERTN.) ist in den Alpen ein bestandsbildendes Knieholz der subalpinen Stufe. Im Schwarzwald bleibt diese Art beschränkt auf Böschungen und Rutschhänge (Abb. 1) oder bildet wie die Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa* (CHAIX.) DC.) einen Teil des bachbegleitenden Gehölzsaumes. Die Schwarz-Erle ist im Schwarzwald meist auf den Stock gesetzt und zeigt deshalb ebenfalls eine strauchige bzw. mehrstämmig baumartige Wuchsform (Abb. 2). Die Ergebnisse anatomischer und biomechanischer Untersuchungen von *Alnus viridis*-Herkünften aus den Lechtaler Alpen und aus dem Schwarzwald werden mit Daten von *Alnus glutinosa* (Stockausschläge, Schwarzwald) verglichen. Untersucht wurden 1 bis 10jährige Achsen von *Alnus glutinosa*, 1 bis 15jährige Achsen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald und 1 bis 42jährige Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen.

Für eine ausführliche Darstellung der Untersuchungen zur Biomechanik sei verwiesen auf BRÜCHERT et al. (in Vorbereitung). Die vegetationskundlichen Aspekte und Ergebnisse zur Funktionsanatomie sind in BRÜCHERT et al. (1994) eingehender diskutiert. In diesen beiden Arbeiten finden sich auch ausführliche Schriftenverzeichnisse.

## 2. Veränderung des Anteils der verschiedenen Achsengewebe am Achsenquerschnitt im Verlauf der Ontogenie

Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen zeigen im Vergleich zu Achsen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald einen deutlich geringeren Jahreszuwachs und eine deutlich verzögerte Zunahme des Holzanteils am Sproßquerschnitt. Von den beiden

\* Abschlußbericht eines vom Prof. FRIEDRICH-KIEFER-Fonds in den Jahren 1991 und 1992 geförderten Forschungsvorhabens

\*\* Anschriften der Verfasser: Dipl.-Biol. F. BRÜCHERT, Prof. Dr. A. BOGENRIEDER, Lehrstuhl für Geobotanik (Biologie II), Universität Freiburg, Dr. T. SPECK, Botanischer Garten der Universität, Schänzlestr. 1, D - 79104 Freiburg i. Br.

Arten aus dem Schwarzwald hat die Schwarz-Erle eine größere Zuwachsleistung als die Grün-Erle. Für biomechanische und funktionsanatomische Untersuchungen hat sich als sinnvoll erwiesen, folgende drei Gewebe(-gruppen) zu unterscheiden: Mark, Holz (Primärxylem und Sekundärxylem incl. Holzstrahlen und Holzparenchym), Rinde (Rinde incl. Phloem, Borke und Epidermis).

Der prozentuale Anteil der verschiedenen Achsengewebe am Achsenquerschnitt ist bei *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald lediglich bei 1jährigen Achsen deutlich verschieden, bei denen *Alnus glutinosa* über einen signifikant höheren Markanteil und einen geringeren Rindenanteil verfügt. Bei 2 bis 15jährigen Achsen sind bei *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald sowohl hinsichtlich der Anteile der Achsengewebe an der Querschnittsfläche als auch bezüglich der Veränderung der Gewebeanteile im Verlauf der Ontogenie keine oder allenfalls schwach signifikante Unterschiede zu erkennen. Die Anteile der verschiedenen Gewebe an der Querschnittsfläche verändern sich bei Schwarz-Erlen ab dem 5. Jahr und bei Grün-Erlen aus dem Schwarzwald ab dem 3.-4. Jahr nur noch sehr langsam. Die Zunahme des Holzanteils bei gleichzeitiger Abnahme des Rindenanteils geht so langsam vonstatten, daß ab diesem Alter hinsichtlich der Gewebeanteile keine signifikanten Unterschiede zwischen aufeinanderfolgenden Altersstadien



Abb. 1: Typische bogenförmige Wuchsform der Achsen der Grün-Erle (*Alnus viridis*), die vor allem im Vergleich mit dem aufrechten Stamm eines Berg-Ahorns (*Acer pseudoplatanus*) deutlich wird. Bestand oberhalb Sägendobel (Schwarzwald, ca. 760 m über dem Meeresspiegel), Bestandshöhe 3,5–4 m. (Foto: K. Rasbach)



Abb. 2: Galeriewaldchen am Zastler Bach (Schwarzwald, ca. 455 m über dem Meeresspiegel) mit auf den Stock gesetzten Schwarz-Erlen (*Alnus glutinosa*), Bestandshöhe ca. 7–9 m. Im Vordergrund ein bereits zum zweiten Mal auf den Stock gesetzter Schwarz-Erlen Stumpf. (Foto: K. Rasbach)

nachweisbar sind. Bei 5 bis 10jährigen Achsen von *Alnus glutinosa* und bei 5 bis 15jährigen Achsen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald sind die Gewebeanteile an der Achsenquerschnittsfläche annähernd konstant und liegen bei: Mark < 1 %, Holz ca. 81 %, Rinde ca. 19 %.

Die Veränderung der Gewebeanteile am Achsenquerschnitt ist bei Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen verglichen mit Achsen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald deutlich verzögert. Zu einer auffälligen Verlangsamung der Veränderung des Beitrags der verschiedenen Gewebe zur Achsenquerschnittsfläche kommt es bei *Alnus viridis*-Achsen aus den Alpen erst bei 8jährigen und älteren Achsen. Bei 8 bis 42jährigen Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen bleiben die Gewebeanteile annähernd konstant (Flächenanteile: Mark < 1 %, Holz ca. 72 %, Rinde ca. 28 %) und liegen etwa in der Mitte der Werte wie man sie bei 2jährigen Achsen (Flächenanteile: Mark < 2 %, Holz ca. 65 %, Rinde ca. 33 %) bzw. 3 bis 4jährigen Achsen (Flächenanteile: Mark < 1 %, Holz ca. 78 %, Rinde ca. 21 %) von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald findet.

Die Anteile der einzelnen Gewebe am axialen Flächenträgheitsmoment<sup>1)</sup> verändern sich im Verlauf der Ontogenie bei allen drei untersuchten *Alnus*-Gruppen in analoger Weise wie die Anteile an der Querschnittsfläche. Bei allen drei Gruppen sinkt im Verlauf der Ontogenie der Anteil der Rinde (incl. Phloem, Borke und Epidermis) und des Marks am axialen Flächenträgheitsmoment, während parallel dazu der Anteil des Holzes ansteigt. Bei *Alnus glutinosa* nimmt der Holzanteil um einen Faktor 3,1 von 21,2 % (1jährige Achsen) auf 66 % (5 bis 10jährige Achsen) zu, bei *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald um einen Faktor 4,7 von 14,1 % (1jährige Achsen) auf 66,9 % (8 bis 15jährige Achsen). Bei *Alnus viridis* aus den Alpen steigt der Beitrag des Holzes zum axialem Flächenträgheitsmoment um einen Faktor 6,2 von 8,7 % (1jährige Achsen) auf 53,9 % (16 bis 42jährige Achsen) an.

---

<sup>1)</sup> Die für eine (semi-)quantitative Abschätzung der Korrelation zwischen der Veränderung der Achsenanatomie im Verlauf der Ontogenie und der Änderung der biegemechanischen Eigenschaften ausschlaggebende Größe ist das axiale Flächenträgheitsmoment. Das axiale Flächenträgheitsmoment ist eine in den Ingenieurwissenschaften gängige Größe, die neben der Querschnittsfläche der einzelnen Gewebe auch deren Querschnittsform und vor allem die Lage der Gewebe im Achsenquerschnitt (Abstand von der neutralen Ebene) berücksichtigt. Pauschalisiert gilt, daß bei gleicher Querschnittsfläche das axiale Flächenträgheitsmoment eines Gewebes umso höher ist, je peripherer dieses Gewebe angeordnet ist (siehe z. B. WAINWRIGHT et al. 1976, VINCENT 1990, 1992, SPECK et al. 1990, SPECK 1991a, NIKLAS 1992).

### 3. Veränderung der Biegesteifigkeit und des Biegeelastizitätsmoduls im Verlauf der Ontogenie

Die Veränderungen des Anteils der verschiedenen Gewebe am axialen Flächenträgheitsmoment spiegeln sich auch in der Änderung der biegemechanischen Eigenschaften der Achsen im Verlauf der Ontogenie wider. Biegesteifigkeit<sup>2)</sup> und Biegeelastizitätsmodul (E) unterscheiden sich bei Achsen von *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald lediglich bei den jüngsten 1jährigen Achsen signifikant. In diesem Ontogeniestadium sind die Achsen der Grün-Erle deutlich weniger biegesteif, d. h. wesentlich flexibler ( $E = 0,78$  [GNm<sup>-2</sup>]), als die Achsen der Schwarz-Erle ( $E = 1,36$  [GNm<sup>-2</sup>]). Bei den älteren untersuchten Ontogeniestadien, d. h. bei 2 bis 15jährigen Achsen, sind Biegesteifigkeit und Biegeelastizitätsmodul der beiden Taxa aus dem Schwarzwald nicht signifikant verschieden. Korreliert mit der Zunahme des Anteils des biegesteifen Holzes, welches das Hauptfestigungsgewebe der Achsen ist, nimmt auch das Biegeelastizitätsmodul bei 1 bis 4jährigen Achsen zu. Auffällig ist bei Achsen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald der starke Anstieg des Biegeelastizitätsmoduls innerhalb des ersten Entwicklungsjahres. Bei den ältesten untersuchten Ontogeniestadien, d. h. bei 5 bis 15jährigen Achsen, bei denen sich die Gewebeverteilung und damit der Beitrag der verschiedenen Achsengewebe zum axialen Flächenträgheitsmoment nur noch geringfügig verändert, bleiben auch die Werte des Biegeelastizitätsmoduls mit breiter Streuung annähernd konstant. Für *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald schwanken die Biegeelastizitätsmoduln für 5 bis 15jährige Achsen zwischen 2,0 und 4,7 [GNm<sup>-2</sup>].

Die Biegesteifigkeit und das Biegeelastizitätsmodul der Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen ist während aller untersuchten Ontogeniestadien deutlich geringer als die Werte entsprechender Ontogeniestadien von *Alnus viridis*-Achsen aus dem Schwarzwald, d. h. die Achsen der Alpenherkunft sind deutlich biegeflexibler. Das Biegeelastizitätsmodul beträgt bei 1jährigen *Alnus viridis*-Achsen aus den Alpen im Mittel  $E = 0,36$  [GNm<sup>-2</sup>]. Wie bei den beiden Schwarzwaldherkünften vergrößert sich – korreliert mit dem Anstieg des Holzanteils am axialen Flächenträgheitsmoment – auch bei Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen das Biegeelastizitätsmodul im Verlauf der Ontogenie. Für 8 bis 42jährige Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen schwankt das Biegeelastizitätsmodul mit breiter Streuung zwischen 0,6 und 2,7 [GNm<sup>-2</sup>]. Die vergleichsweise niedrigen Biegeelastizitätsmoduln bei Achsen von *Alnus viridis* aus den Alpen sind eine Folge des in allen Ontogeniestadien deutlich geringeren Holzanteils der Achsen und des im Vergleich zu den Schwarzwaldherkünften weniger biegesteifen Holzes dieser Pflanzen (sehr kleiner Spätholzanteil, d. h. wenige dickwandige Holzfaserzellen; großer Tracheenanteil).

<sup>2)</sup> Die Biegesteifigkeit bestimmt das Maß der Krümmung einer Achse unter der Wirkung einer angreifenden Biegekraft. Die Biegesteifigkeit berechnet sich als Produkt aus axialem Flächenträgheitsmoment multipliziert mit dem Biegeelastizitätsmodul der Achse. Das Biegeelastizitätsmodul (E) ist eine Materialkenngröße. Bei Verbundmaterialien, wie Pflanzenachsen sie darstellen, ergibt sich das Biegeelastizitätsmodul der Gesamtachse 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, 1991b, NIKLAS 1992).

#### 4. Biegebruchverhalten

Untersucht wurden in einem ersten qualitativen Ansatz Achsen von *Alnus glutinosa* und von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald. Bei gleichem Durchmesser brechen Achsen von *Alnus glutinosa* bei geringeren Auslenkungen als Achsen von *Alnus viridis* (Schwarzwaldherkunft). Besonders auffällig sind die flexiblen jüngsten Ontogeniestadien (einjährige Achsen) von *Alnus viridis*, die sich buchstäblich um den Finger wickeln lassen, während selbst die jüngsten Triebe von *Alnus glutinosa* dem "Fingerwickeltest" nicht standhalten und brechen. Die Achsen der Schwarz-Erle sind somit trotz ähnlicher Biegeelastizitätsmoduln spröder als Achsen der Grün-Erle aus dem Schwarzwald. Für quantitative Aussagen zum Biegebruchverhalten werden weitere Untersuchungen durchgeführt.

#### 5. Diskussion der Ergebnisse

Die Ergebnisse der anatomischen und biomechanischen Untersuchungen zeigen, daß die Änderung der Achsenanatomie im Verlauf der Ontogenie eng mit den Veränderungen der biegemechanischen Eigenschaften der Achsen korreliert ist. Auffällig ist, daß sowohl hinsichtlich der Achsenanatomie, d. h. des Anteils der verschiedenen Gewebe an der Querschnittsfläche und am axialen Flächenträgheitsmoment, als auch bezüglich der Veränderung der mechanischen Kenngrößen (Biegesteifigkeit, Biegeelastizitätsmodul) im Verlauf der Ontogenie die beiden Schwarzwaldherkünfte von *Alnus viridis* und *Alnus glutinosa* bei 2 bis 15jährigen Achsen eine sehr große Ähnlichkeit zeigen. Im Gegensatz dazu existieren bei den beiden Herkunftstypen von *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald und aus den Lechtaler Alpen deutliche Unterschiede hinsichtlich der Achsenanatomie und der biegemechanischen Eigenschaften.

Diese Ergebnisse lassen folgende Interpretationen zu: Die genetisch fixierte Variationsbreite, innerhalb der die untersuchten Merkmale modifikatorisch, d. h. durch Umwelteinflüsse, variieren können, überlappt bei *Alnus viridis* und *Alnus glutinosa* (Stockausschläge, d. h. strauchige bzw. mehrstämmig baumartige Wuchsform) zumindest hinsichtlich der im Schwarzwald herrschenden Umweltbedingungen. Dies führt bei den beiden Schwarzwaldherkünften zu einer – durch gleiche Umweltbedingungen hervorgerufenen – sehr ähnlichen Ausprägung der untersuchten Merkmale bei 2 bis 15jährigen Achsen. Lediglich bei einjährigen Achsen sind die artbedingten Unterschiede deutlich ausgeprägt. Letzteres kann als unterschiedliche "Strategie" interpretiert werden, den mechanischen Beanspruchungen in den jüngsten Ontogeniestadien zu genügen. Durch ihre größere Flexibilität geben die jüngsten Achsen von *Alnus viridis* einwirkenden Kräften nach und weichen diesen aus. Die biegesteiferen 1jährigen Achsen von *Alnus glutinosa* dagegen widerstehen den aus einwirkenden Kräften resultierenden Verformungen in stärkerem Maße.

Andererseits ist die Variationsbreite der untersuchten Merkmale bei *Alnus viridis* recht groß, was sich in den – wohl überwiegend modifikatorisch bedingten – deutlichen Unterschieden in Achsenanatomie und biegemechanischen Eigenschaften zwischen Pflanzen aus dem Schwarzwald und aus den Lechtaler Alpen zeigt. Im Schwarzwald ist es der Grün-Erle aufgrund günstigerer klimatischer Bedingungen möglich, starke relativ biegesteife Achsen mit größerer Wuchshöhe (bis zu 6 m) zu entwickeln, womit sie der Lichtkonkurrenz anderer Gehölze entgehen kann. Im Gegensatz dazu bieten geringere Achsendimensionen und niedrigere Biegesteifig-

keit bei Achsen aus den Alpen, der Grün-Erle dort den Vorteil, auch in älteren Entwicklungsphasen noch so biegsam auf aufliegende oder darübergleitende Schneemassen zu reagieren, daß es nicht zum Bruch und zur Zerstörung der Sproßachsen kommt (Wuchshöhe in den Alpen: 2 m bis 4m). Die kleineren Achsendimensionen und die niedrigere Biegesteifigkeit der Achsen haben ihre Ursache in der – durch ungünstigere klimatische Bedingungen in den Alpen hervorgerufenen – insgesamt geringeren Zuwachsrates der Achsen und in der deutlich später und in weitaus geringerem Maße einsetzenden Spätholzbildung bei der Alpenherkunft der Grün-Erle.

Ingesamt gleichen sich die Schwarzwaldherkünfte der beiden Erlenarten *Alnus viridis* und *Alnus glutinosa* hinsichtlich der Achsenanatomie und der biegemechanischen Eigenschaften sowie deren Veränderung im Verlauf der Ontogenie stärker als die Schwarzwaldherkunft und die Alpenherkunft von *Alnus viridis*. Gleiche Umweltbedingungen führen also bei den unterschiedlichen Arten zu einer fast identischen Ausprägung der untersuchten Merkmale, was sich bei 2 bis 15jährigen Achsen von *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald zeigt. Verschiedene Umwelteinflüsse hingegen können – wie es der Vergleich der *Alnus viridis*-Herkünfte aus dem Schwarzwald und den Lechtaler Alpen belegt – bei einer Art eine deutlich unterschiedliche Ausprägung dieser Merkmale zur Folge haben.

**Danksagung:** Dem Badischen Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V. sei für die Förderung dieser Untersuchungen durch Stipendien aus dem Professor-FRIEDRICH-KIEFER-Fonds in den Jahren 1991 und 1992 bestens gedankt. Herrn Prof. Dr. D. VOGELLEHNER danken wir für viele hilfreiche Diskussionen.

### Schrifttum

- BRÜCHERT, F., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T. (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 Standortsökologie beider Arten. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **82/83**: 19–45, Freiburg.
- 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).
- HOLZMANN, G., MEYER, H. & SCHUMPICH, G. (1983): Technische Mechanik – Teil 3 Festigkeitslehre. – 5. Aufl., 336 S., Stuttgart (Teubner).
- NIKLAS, K. J. (1992): Plant Biomechanics. – 1. Aufl., 607 S., Chicago – London (University of Chicago Press).
- SPECK, T., SPATZ, H.-CH. & 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.
- SPECK, T. (1991a): Biophysikalische Methoden 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. – Natural Structures. Principles, Strategies, and Models in Architecture and Nature, Proceedings of the II. International Symposium of the Sonderforschungsbereich 230 Part I. Mitteilungen des SFB 230 Heft **6**: 89–95, Stuttgart, Tübingen.

- SPECK, T. (1994): Bending stability of plant stems: ontogenetical, ecological, and phylogenetical aspects. – *Biomimetics*, 2: 109–128, New York.
- 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*. – 1. Aufl., 247 S., Oxford, New York, Tokyo (IRL Press at Oxford University Press).
- WAINWRIGHT, S. A., BIGGS, W. D., CURREY, J. D. & GOSLINE, J. M. (1976): *Mechanical design in organisms*. – 1. Aufl., 423 S., London (Arnold).

(Am 18. Januar 1995 bei der Schriftleitung eingegangen.)

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.](#)

Jahr/Year: 1994-1997

Band/Volume: [NF\\_16](#)

Autor(en)/Author(s): Bogenrieder Arno, Speck Olga

Artikel/Article: [Biomechanisch-ökologische Untersuchungen an Sproßachsen von Schwarz-Erle und Grün-Erle \(1995\) 389-396](#)