

Auswirkungen von Überflutung des Wurzelraumes auf Photosynthese und Besiedlungsdynamik von *Myricaria germanica* und *Pinus sylvestris*

M. Kerber, S. Mayr, H. Bauer

Institut für Botanik, Universität Innsbruck
Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Austria
e-mail: Marcel.Kerber@uibk.ac.at; Stefan.Mayr@uibk.ac.at

Abstract

Effects of soil flooding on photosynthesis and population dynamics of *Myricaria germanica* and *Pinus sylvestris*

Habitats of the German tamarisk (*Myricaria germanica* (L.) Desv.) are restricted to floodplains of alpine rivers, e.g. the Lech in Tyrol, Austria. These sites are dry most time of the year except for short flooding periods. It has not been investigated yet how *M. germanica* copes with these hard, but essential conditions.

In order to analyse the flooding tolerance of *M. germanica* and of *Pinus sylvestris* (Scots pine, a competitor at natural stands) the rhizosphere of potted plants was flooded under controlled conditions for 38 days. During this period, CO₂- and H₂O-exchange were measured. After drainage, recovery of gas exchange was followed for 21 days. Furthermore, competitive aspects of the two species in their natural habitat were analysed.

Flooding of rhizosphere of *M. germanica* induced slight decreases in net photosynthesis at an external partial pressure of CO₂ of 35 Pa within the first 10 days. 35 days after flooding it reached only 55% of the level of unflooded control plants. This decrease was caused by non-stomatal factors because stomatal conductance for water vapour showed only slight decreases to 74% of the level of the control plants and did not reduce internal partial pressure of CO₂. There was no recovery of gas exchange after flood termination. *P. sylvestris* showed no impairment of gas exchange due to flooding. Thus, *P. sylvestris* is tolerant to inundation of the soil, whereas *M. germanica* can be characterized as moderately flooding-sensitive.

Investigations in distribution of the two woody plants showed that *M. germanica* only dominates in areas of river plains which are periodically influenced by high tides. *P. sylvestris* establishes very poorly in these flood plains. On higher located, less dynamic sites the opposite occurs. Vitality, rejuvenation and density of individuals of *M. germanica* are significantly lowered in these areas. On the other hand, *P. sylvestris* forms dense populations.

In conclusion, the experimental results cannot explain the life-strategy of *M. germanica*. Further investigations have to focus on root morphology and vegetative regeneration in the natural habitat.

Key words: Flooding, gas exchange, *Myricaria germanica*, *Pinus sylvestris*, photosynthesis, population dynamics, stomatal conductance

Einleitung

Die Deutsche Tamariske (*Myricaria germanica* (L.) Desv.) ist in ihrem Vorkommen stark auf weitgehend naturbelassene Flusslandschaften angewiesen und besiedelt als Pioniergehölz periodisch überflutete, sandig-kiesige Inseln und Uferbereiche der montanen bis subalpinen Stufe. Daneben ist sie noch auf Gletschervorfeldern und auch an Bahndämmen und Kiesgruben zu finden. Typischerweise kommt *M. germanica* gemeinsam mit verschiedenen Strauchweiden vor, meist *Salix eleagnos* und *S. purpurea* und bildet mit ihnen das Weiden-Tamarisken-Gebüsch (Salici-Myricarietum), (OBERDORFER 1992, BILL *et al* 1997).

Wildflusslandschaften mit breitem Flussbett, fluktuierenden Rinnensystemen und periodisch umgelagerten Kiesbänken zählen zu den letzten großflächigen Lebensräumen Mitteleuropas, in denen naturnahe Dynamik noch wirksam ist. Durch zahlreiche wasserbauliche Maßnahmen zum Hochwasserschutz wurden diese Lebensräume seit dem 20. Jahrhundert stark beeinträchtigt, wodurch die Deutsche Tamariske vom Aussterben bedroht ist. Die letzten großen Bestände in den Nordalpen finden sich am Tiroler Lech bei Forchach, an der Oberen Isar zwischen Mittenwald und Lenggries und am Halblech (BILL *et al* 1997).

Durch potentiell jederzeit auftretende Hochwässer ist die dauernde Veränderung der Umlagerungsstrecken die Regel. Daneben sind diese Standorte überaus nährstoffarm und bei Normalwasserstand von Trockenheit gekennzeichnet. *M. germanica* ist somit ein ausgesprochener Habitatspezialist, von dem bekannt ist, dass er mit seinen weit hinabreichenden Wurzeln fest im Substrat verankert ist und bei Grundwasseranschluss auch grobkiesige Standorte besiedeln kann (BILL *et al* 1997). Der xeromorphe Blattbau wird als weitere Anpassung an Wasserstress gedeutet. Überschüttung und Überflutung durch Hochwasser fördern die Verjüngung der Tamariske (BILL *et al* 1997). Offensichtlich verträgt die Tamariske die damit verbundenen Belastungen besser (Sauerstoffmangel im Wurzelbereich bei Überflutung, mechanische Belastung durch die Bodendynamik, extrem starker Wechsel in der Verfügbarkeit von Bodenwasser). Bleiben regelmäßige Hochwässer und Überschüttungen aus, oder verbessert sich der Wasserhaushalt des Standortes, so wird *M. germanica* von Konkurrenten (z.B. Strauchweiden) überwachsen und zurückgedrängt. Welche Eigenschaften dafür verantwortlich sind, ist weitgehend unbekannt. Welche

Anpassungen erlauben *M. germanica* ein Überleben am Extremstandort Wildfluss?

Ziel dieser Arbeit war es, einige physiologische Charakteristika zum besseren Verständnis der Überlebensstrategie der Deutschen Tamariske am Standort Tiroler Lech darzustellen. Zu diesem Zweck wurden die Reaktionen wichtiger Lebensfunktionen auf eine plötzliche Überflutung des Wurzelraumes untersucht. Als Vergleichspflanze wurde die Waldföhre *Pinus sylvestris* gewählt, da sie mit der Tamariske am natürlichen Standort konkurriert. Eingetopfte Jungpflanzen von *M. germanica* und *P. sylvestris* wurden im Bereich des Wurzelraumes unter kontrollierten Bedingungen geflutet. Vor, während und nach der Überflutung wurden die Veränderungen im Photosynthese- und Stomataverhalten des Sprosses beider Arten verfolgt. Außerdem wurden Untersuchungen zur Anatomie und Morphologie sowie zur Besiedlungsdynamik am natürlichen Standort angestellt.

Pflanzenmaterial

Myricaria germanica: Ende März 2002 wurden 13 Jungpflanzen am orographisch rechten Lechufer oberhalb der Johannesbrücke (10°35'57" O, 47°25'50" N) ausgegraben, in natürliches Substrat eingetopft, nach Innsbruck transportiert und im Botanischen Garten des Instituts exponiert. Von diesen 13 Jungpflanzen wurden sieben gleichartig entwickelte Pflanzen für die Messungen ausgesucht. Vier Individuen wurden ab Mitte Juli 2002 im Freien für 38 Tage in ein Wasserbad gestellt, sodass der Wurzelraum komplett überflutet war. Drei Pflanzen verblieben als Kontrolle unter normalen Bedingungen.

Pinus sylvestris: Mitte April 2002 wurden vom Forstgarten Stams der Landesforstdirektion Tirol 13 vierjährige Jungpflanzen zur Verfügung gestellt, in sandiges Substrat getopft und im Botanischen Garten exponiert. Vier Pflanzen wurden ab Ende Juli ebenfalls 38 Tage lang in ein Wasserbad gestellt. Weitere vier Individuen verblieben als Kontrollen unter normalen Bedingungen.

Methodik

a) Gaswechsel

CO₂- und H₂O-Gaswechsel intakter Triebe wurden im offenen Prüfluftsystem mit einem Infrarotgasanalysator und einem kapazitiven Feuchtefühler mit der bei WAID (1994) beschriebenen Anlage gemessen. Als Standardbedingungen wurden 35 Pa CO₂-Partialdruck, 22,4 °C Blatttemperatur, 75-80 % relative Luftfeuchte und 1500 (*M. germanica*) bzw. 1000 (*P. sylvestris*) $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gewählt.

Zur Untersuchung der Besiedlungsdynamik von *M. germanica* und *P. sylvestris* wurde ein Transekt durch die Lechau gelegt. Der betreffende Standort befindet sich am orographisch linken Uferbereich oberhalb der Hängebrücke bei Forchach (Radsperrbodenau). Der quer zur Fließrichtung liegende Transekt hatte eine Länge von 150 m. Niveauunterschiede wurden mit Maurerschnur, Maßband und einem Winkelmesser eingemessen. Dabei wurden jeweils die Hypotenuse und der zugehörige Winkel eines (gedachten) rechtwinkligen Dreiecks ermittelt, Ankathete und Gegenkathete ergaben sich trigonometrisch. Die Strecke von 150 m wurde in mehrere Teilabschnitte zerlegt und in einem Geländeprofil graphisch dargestellt.

In einem nächsten Schritt erfolgte die Erhebung der Individuendichte von Tamariske und Waldföhre pro 100 m². Zur Beschreibung der Altersstruktur wurden die Pflanzen bestimmten Höhenklassen zugeordnet. Die Vitalität der Tamarisken wurde zudem durch Abschätzen des überirdischen Totholzanteils (%) bestimmt.

c) Anatomie und Morphologie

Nach der Überflutung wurden Anatomie und Morphologie der Tamariske untersucht. Zu diesem Zweck wurden Wurzel-, Sprossachsen- und Blattquerschnitte hergestellt und im Durchlichtmikroskop (maximale Vergrößerung 400-fach) auf eventuelle Besonderheiten (z.B. Aerenchyme) kontrolliert. Zusätzlich wurden alle sieben Tamarisken ausgegraben, um eine mögliche Beeinträchtigung der Wurzeln festzustellen.

Ergebnisse

a) Einfluss der Überflutung auf den Gaswechsel

Bei *M. germanica* sank die Rate der Netto-Photosynthese bei natürlichem CO₂-Angebot (P_{n35}) ab etwa 10 Tagen nach Beginn der Überflutung allmählich ab, und erreichte nach 35 Tagen nur mehr etwa 55 % der Kontrollen (Abb.1, links). Die Differenz war erst ab dem letztgenannten Zeitpunkt statistisch signifikant. Der Rückgang von P_{n35} war durch nicht-stomatäre Limitierung bedingt, da die stomatäre Leitfähigkeit (gWS) weniger stark eingeschränkt war, und nach 35 Tagen Flut noch 74 % der Kontrollen erreichte (statistisch nicht signifikant). Dadurch wurde das Mesophyll zunehmend sogar besser mit CO₂ versorgt, am Flutungstag 35 betrug die Erhöhung des blattinternen CO₂-Partialdruckes (p_i) 10 % im Vergleich zu den Kontrollen. Nach Beendigung der Flut zeigte sich keine Erholung, P_{n35} der ehemals gefluteten Pflanzen unterschied sich weiterhin signifikant von den Kontrollen. In der Erholungsphase war p_i teilweise signifikant höher als bei den Kontrollen. Der Gaswechsel von *P. sylvestris* zeigte keine Beeinträchtigung durch die Überflutung des Wurzelraumes (Abb.1,

rechts). P_{n35} steigerte sich zu Beginn der Überflutung signifikant, in weiterer Folge konnte kein Unterschied im Vergleich zu den Kontrollen nachgewiesen werden. Bei gWS kam es zunächst ebenfalls zu einem signifikanten Anstieg, ab etwa dem 15. Tag der Flut verhielten sich die Stomata der gefluteten Pflanzen ähnlich wie jene der Kontrollen. p_i steigerte sich erst nach der Flut signifikant.

b) Besiedlungsdynamik

Für die Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik von *M. germanica* und *P. sylvestris* wurde ein 150 m langer Transekt durch die Au gelegt. Dieser wurde eingemessen, danach erfolgte die Erhebung der Individuendichte pro 100 m² sowie die Unterteilung in bestimmte Höhenklassen für beide Arten. Zusätzlich wurde die Beschaffenheit des Substrates erhoben. Aufgrund eines künstlich angelegten Dammes, der sich in 150 m Entfernung vom Flusslauf befindet, beträgt der Niveauunterschied entlang des Transektes bis zu 5 m. Wie in Abb. 2 dargestellt, ist der Uferbereich in Form eines 2 m hohen Steilufers ausgebildet. Daran anschließend befindet sich auf einer Länge von 80,3 m ein derzeit von Hochwasser unbeeinflusster Bereich (Plateau 1), der in Form eines Rotföhren-Trockenauwaldes (Dorycnio – Pinetum) (MUCINA *et al* 1993) ausgebildet ist. Das Substrat ist meist steinig-grob, daneben finden sich aber auch humusreiche Abschnitte mit krautigem Unterwuchs. Hier dominiert *P. sylvestris* mit einer Bestandesdichte von 27 bis 49 Individuen pro 100 m² und ist in mehreren Höhenklassen ausgebildet. Sowohl Jungpflanzen mit einer Höhe unter 10 cm wie auch über 300 cm hohe Bäume sind etabliert. *M. germanica* tritt deutlich in den Hintergrund und ist lediglich mit zwei bis zehn Individuen pro 100 m² vertreten. Diese zeigen eine geringe Verjüngungstendenz, es gibt keine Pflanzen mit einer Höhe unter 150 cm, fünf Tamarisken pro 100 m² sind bereits abgestorben.

Rinne 1 liegt am tiefsten Punkt 50 cm unterhalb des Niveaus des Rotföhren-Trockenauwaldes, die vorherrschende Pflanzengesellschaft ist ein Weiden-Tamarisken-Gebüsch (Salici-Myricarietum; MUCINA *et al* 1993). Der Bereich bis zur tiefsten Stelle ist durch sandig-kiesiges Feinsubstrat charakterisiert, daran schließt ein höckerförmiger Abschnitt mit heterogen grob-feinem Untergrund an. Dieser steigt in westlicher Richtung um 125 cm an und bildet den Abschluss von Rinne 1. Der Standort hat eine Gesamtlänge von 19 m und wird bei Hochwasser durch den steigenden Grundwasserspiegel periodisch überflutet, so auch im August 2002. Auf dem Bereich mit Feinsubstrat ist *M. germanica* dominant, die Individuendichte beträgt 163 pro 100 m². Davon sind 87 Jungpflanzen kleiner als 50 cm, 76 erreichen eine Höhe von 50 bis 150 cm. Individuendichte und Verjüngungstendenz sind deutlich stärker ausgeprägt als im Bereich des Rotföhren-Trockenauwaldes

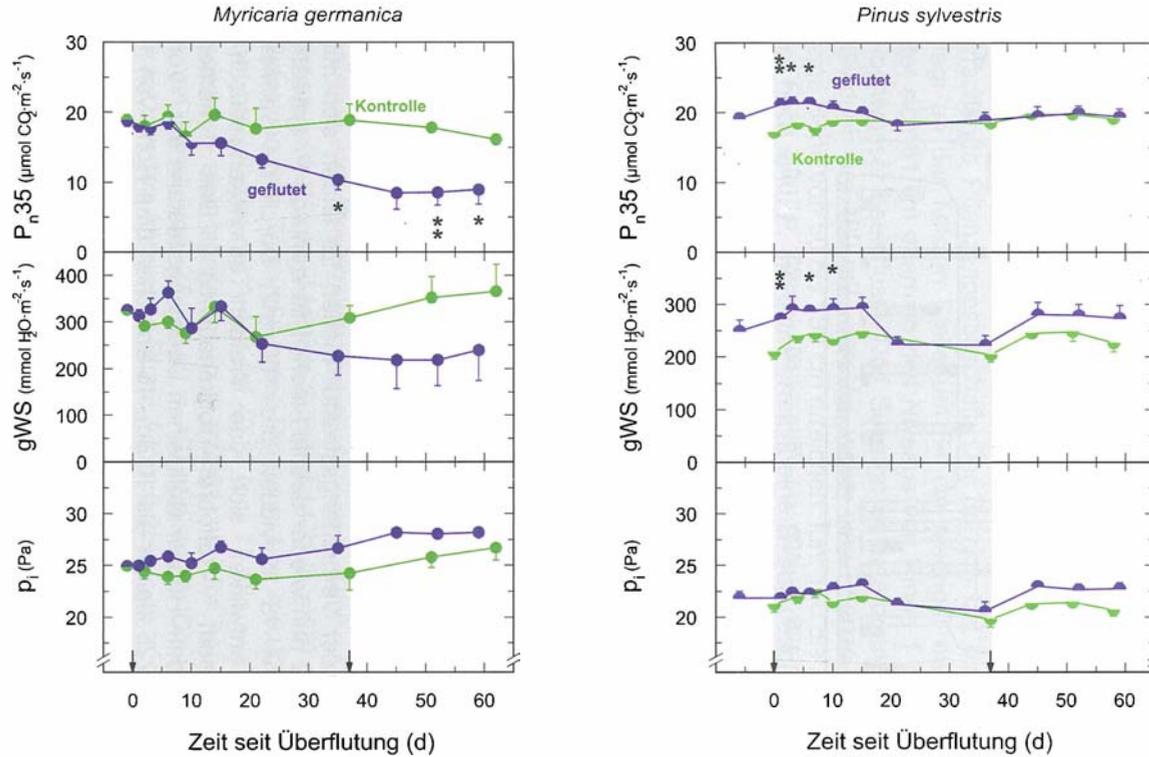


Abb. 1: Verlauf von Netto-Photosynthese (P_n35), stomatärer Leitfähigkeit (gWS) und blattinternem CO_2 -Partialdruck (p_i) bei *M. germanica* (links) und *P. sylvestris* (rechts) vor, während und nach dem Fluten. Der schattierte Bereich symbolisiert den Zeitraum der Überflutung. MW \pm SE, n=3-4. *, ** bezeichnen statistisch signifikante Unterschiede zwischen gefluteten Pflanzen und Kontrollpflanzen ($p=0.05$ bzw. $0,01$).

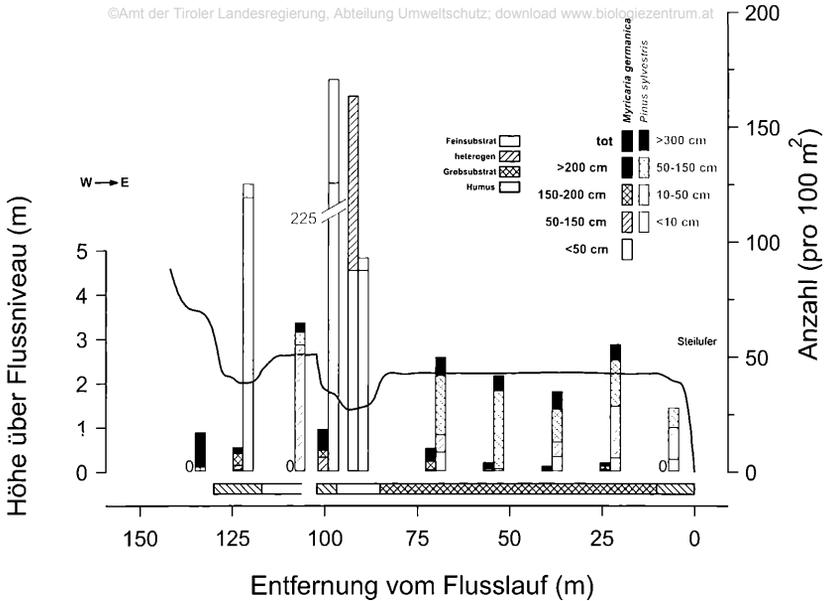


Abb. 2: Höhenklassenverteilung von *M. germanica* und *P. sylvestris*. Durchgezogene Linie: Höhe über Flussniveau (m); vertikale Balken: Anzahl Individuen (pro 100 m²); horizontaler Balken: Beschaffenheit des Substrates.

P. sylvestris ist mit einer Gesamtanzahl von 93 Individuen pro 100 m² vertreten, wobei sechs Pflanzen pro 100 m² eine Höhe von 10 bis 50 cm erreichen, der Rest ist kleiner als 10 cm. Größere Exemplare konnten sich bis jetzt offensichtlich nicht etablieren.

Der westlicher gelegene, höckerförmige Bereich von Rinne 1 mit heterogenem Substrat wird weniger stark von Hochwasser beeinflusst, da er höher liegt. Dies schlägt sich auch in der Verbreitungsstruktur nieder. Es finden sich mit 270 Individuen pro 100 m² nun wieder deutlich mehr Pflanzen von *P. sylvestris* als von *M. germanica* mit 18 Individuen pro 100 m². Durch die verminderte Hochwasserdynamik entwickelt sich das Weiden-Tamariskengebüsch hier allmählich zu einem Rotföhren-Trockenauwald. Das momentane Erscheinungsbild auf dem Höcker stellt einen Übergangszustand dar. Von den 270 Waldföhren sind 225 kleiner als 10 cm, 45 erreichen eine Höhe von 10 bis 50 cm. Von den 18 Tamarisken sind sechs Pflanzen 50 bis 150 cm, drei 150 bis 200 cm und neun über 200 cm hoch, Jungpflanzen unter 50 cm Wuchshöhe

finden sich keine. Die Dominanz^{2b} und Etablierungsverhältnisse^{at} zwischen den beiden Arten ändern sich in Rinne 1 somit innerhalb weniger Meter.

Nach Rinne 1 befindet sich in westlicher Richtung wieder ein höherer Abschnitt, zunächst mit humusreichem Untergrund, dann mit Feinsubstrat (Plateau 2). Dieser Bereich hat eine Länge von 10,9 m und wird nicht von Hochwasser beeinflusst und entspricht einem Rotföhren-Trockenauwald. *M. germanica* wird hier vollständig von *P. sylvestris* verdrängt. Die Individuendichte pro 100 m² von *P. sylvestris* beträgt 64, wobei 55 Pflanzen eine Höhe von 10 bis 50 cm erreichen, fünf sind 50 bis 150 cm hoch und vier erreichen eine Höhe von über 300 cm.

Auf den höher gelegenen Rotföhren-Trockenauwald folgt nun wieder eine Depression (Rinne 2) mit einem Weiden-Tamarisken-Gebüsch als vorherrschende Pflanzengesellschaft. Der Bereich hat eine Breite von 15,4 m und liegt an der tiefsten Stelle um 64 cm niedriger als Plateau 2. Rinne 2 befindet sich 61 cm oberhalb des Niveaus von Rinne 1 und ist weniger stark von Hochwasser beeinflusst. Das Substrat ist heterogen. *M. germanica* ist mit 10 Individuen pro 100 m² vertreten, wobei eine Pflanze kleiner als 50 cm ist, zwei eine Höhe von 50 bis 150 cm erreichen, fünf 150 bis 200 cm und zwei über 200 cm hoch sind. *P. sylvestris* erreicht eine Bestandesdichte von 125 pro 100 m². Es handelt sich ausschließlich um niedrige Jungpflanzen, 119 pro 100 m² sind kleiner als 10 cm, weitere sechs pro 100 m² sind nicht größer als 50 cm. Die Etablierungschancen von *M. germanica* sind somit deutlich schlechter als im Bereich von Rinne 1.

Anschließend an Rinne 2 befindet sich ein künstlicher Damm mit humusreichem Untergrund und krautigem Unterwuchs, *P. sylvestris* bildet hier Bäume über 300 cm Höhe aus, *M. germanica* kann sich auf diesem hochwasserfreien Standort nicht etablieren.

Um Aussagen über die Vitalität von *M. germanica* auf den verschiedenen Standorten treffen zu können, wurde der überirdische Totholzanteil aller Individuen abgeschätzt und in Abb. 3 und 4 grafisch dargestellt. Aus Abb. 3 geht hervor, dass die Pflanzen im Bereich des Plateaus 1 nur noch eingeschränkt lebensfähig sind. Der Anteil an Totmaterial schwankt zwischen 75 % (n = 15) und 83 % (n = 6). Die Vitalität verbessert sich in Rinne 1 signifikant. Der Anteil an Totmaterial beträgt auf feinem Substrat 14 % (n = 88) und unterscheidet sich signifikant von den Tamarisken des Plateaus 1 ($p < 0,0001$). Auf heterogenem Substrat beläuft sich der Anteil auf 43 % (n = 7). Die zwei Standorte in Rinne 1 unterscheiden sich signifikant ($p < 0,0001$). In der höher liegenden Rinne 2 wurde ein Anteil von 27 % (n = 17) registriert. Dieser unterscheidet sich signifikant von den Anteilen in Rinne 1 ($p < 0,05$).

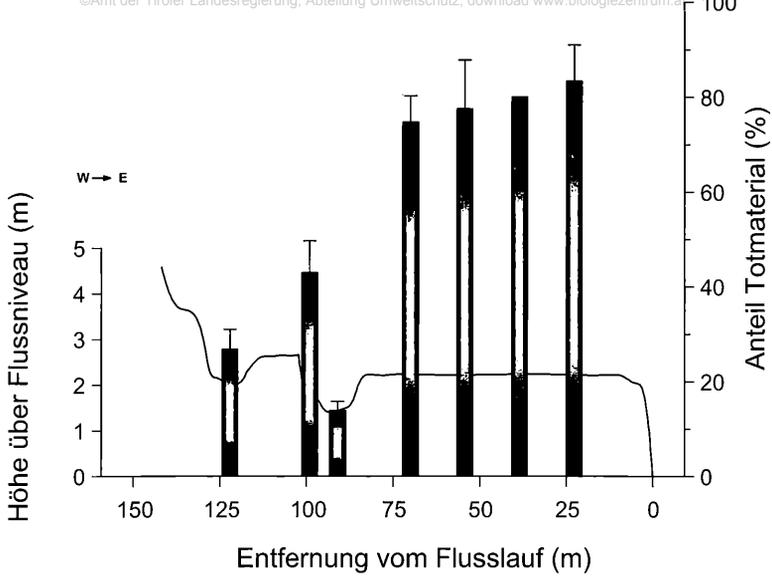


Abb. 3: Überirdischer Totholzanteil von *Myricaria germanica* entlang des Transektes; MW + SE

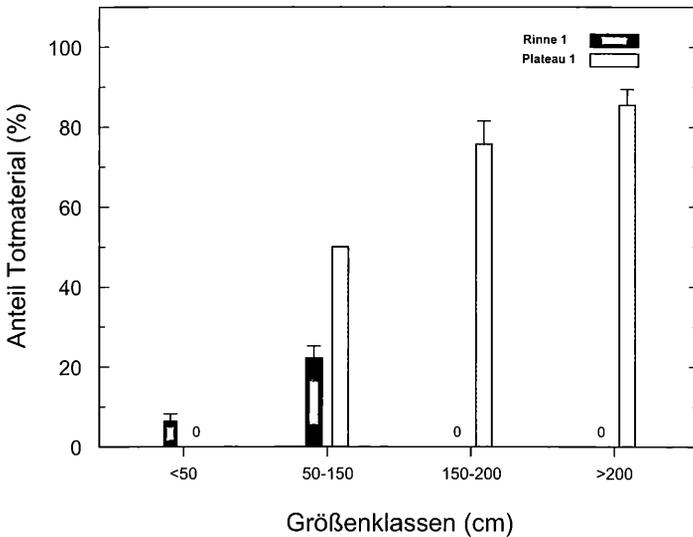


Abb. 4: Verteilung des Anteils an Totmaterial in den einzelnen Höhenklassen im Bereich des Plateaus 1 und in Rinne 1 für *Myricaria germanica*; MW ± SE.

Jungpflanzen mit einer Größe unter 50 cm finden sich ausschließlich in Rinne 1 (Abb. 4). Der Anteil an Totmaterial beläuft sich auf 6 % ($n = 47$), und unterscheidet sich signifikant von den übrigen Tamarisken in Rinne 1 ($p < 0,0001$). Individuen mit einer Größe zwischen 50 und 150 cm wurden auf beiden Standorten registriert. Der Anteil an Totmaterial beträgt in Rinne 1 24 % ($n = 32$), im Bereich des Plateaus 50 % ($n = 1$). Größere Tamarisken befinden sich ausschließlich auf dem Plateau 1. Der Anteil an Totmaterial erreicht in der Höhenklasse 150 bis 200 cm 76 % ($n = 14$), in der Größenklasse über 200 cm 85 % ($n = 11$). Diese unterscheiden sich nicht signifikant.

c) Morphologie von *M. germanica*

Im Zuge der Überflutung veränderte sich auch das Erscheinungsbild der Tamariske. Der Spross eines Individuums trocknete zunehmend aus und büßte stark an intakter Blattfläche ein. Die restlichen drei gefluteten Tamarisken zeigten keine ähnlichen Beeinträchtigungen in der Morphologie. Die Kontrollpflanzen zeigten während des gesamten Versuchszeitraumes keinerlei morphologische Auffälligkeiten und entwickelten sich normal, dies gilt auch für alle Versuchspflanzen von *P. sylvestris*.

Diskussion

a) Auswirkungen auf die Photosynthese von *M. germanica* und *P. sylvestris*

Die Überflutung des Wurzelraumes wirkte sich bei *M. germanica* negativ auf den Gaswechsel aus, wogegen überraschenderweise *P. sylvestris* keinerlei Reaktionen zeigte. Morphologische Auffälligkeiten im Zuge der Überflutung fanden sich nur bei einem Exemplar von *M. germanica*.

Um die Fluttoleranz der beiden untersuchten Pflanzen einordnen zu können, wurde ein Literaturvergleich angestellt. Holzpflanzen reagieren dabei sehr unterschiedlich auf Sauerstoffmangel im Boden:

Fluttolerante Baumarten steigern die Netto-Photosynthese (P_n) nach der Akklimatisierung an anoxische Bodenbedingungen. Manche Arten wie *Taxodium distichum* (PEZESHKI & CHAMBERS 1986) verzeichnen unter Flutungsstress sogar eine Verbesserung von P_n . Andere Arten wie *Carpinus cordata* (PARK & MORIKAWA 2002) oder *Pinus sylvestris* (ZAERR 1983) zeigen keine Änderung. Einige Holzpflanzen können ihre Photosyntheseleistung erst nach Beendigung der Anoxie wieder steigern (*Populus* bei LIU & DICKMANN 1993, *Quercus michauxii* bei PEZESHKI & CHAMBERS 1986). *Populus* (LIU & DICKMANN 1996) verzeichnet zunächst eine Beeinträchtigung, erholt sich während der Flut aber vollständig. Herrschen nach der Überflutung wieder normale Bodenverhältnisse, so erholt sich P_n fluttoleranter Arten schneller und in

stärkerem Ausmaß als bei empfindlichen Baumarten (ANELLA & WHITLOW 2000).

Anoxie im Wurzelbereich führt bei flutempfindlichen Arten oft zu einer starken Erniedrigung von P_n . Empfindliche Arten wie *Carpinus laxiflora* (PARK & MORIKAWA 2002), *Fagus sylvatica* (KREUZWIESER *et al* 2002), *Larix kaempferi* (TERAZAWA *et al* 1992) oder *Nothofagus menziesii* (SUN *et al* 1995) zeigen bereits innerhalb von acht Tagen Flut je nach Art unterschiedlich starke Einbußen von P_n auf 20 bis 50% der Kontrollen. P_n von *Acer saccharinum* (PETERSON & BAZZAZ 1984), *Quercus falcata*, *Quercus falcata* var. *pagodaefolia* (PEZESHKI 1993), *Quercus lyrata* (PEZESHKI *et al* 1996), *Quercus petraea* (DREYER 1994), *Quercus robur* (DREYER *et al* 1991) oder *Quercus rubra* (WAGNER & DREYER 1997) ist bereits nach 14 bis 28 Tagen Flut auf 0 bis 34% erniedrigt. Während der Überflutung tritt meist keine nennenswerte Erholung ein, die Lebensfunktionen werden teilweise so stark eingeschränkt, dass die Pflanze zugrunde geht (SUN *et al* 1995).

Parallel mit der Erniedrigung von P_n kommt es oft zu einer Verminderung von gWS. Diese fällt bei empfindlichen Arten (*Quercus*; DREYER *et al* 1991; PEZESHKI 1993) stärker aus als bei fluttoleranten Arten. Bei resistenten Arten kann es sogar zu einer Steigerung von gWS kommen, was aber eher die Ausnahme ist (FERNANDEZ *et al* 1999).

Bei allen recherchierten Arbeiten wurde bei Überflutung eine Steigerung von p_i dokumentiert (DREYER *et al* 1991; DREYER 1994). Die Erniedrigung von P_n im Zuge der Überflutung ist somit - wie bei *M. germanica* - nicht durch die Reaktion der Stomata bedingt, sondern die Überflutung beeinträchtigte den Photosyntheseapparat direkt.

Im Vergleich ist *M. germanica* als flutempfindlich einzustufen, da sich im Zuge der Überflutung eine signifikante Erniedrigung von P_n ohne jegliche Erholung einstellte. Die Pflanze reiht sich mit einer Verminderung von P_n auf 55% und dem vergleichsweise schwachen Stomaschluss somit in einen durchschnittlichen Bereich der Überflutungstoleranz ein. Dieser Befund korreliert mit den Ergebnissen der anatomischen Untersuchungen. *Myricaria germanica* verfügt über keine Aerenchyme oder ähnliche Anpassungen für das bessere Überdauern einer Hypoxie.

Pinus sylvestris ist als absolut fluttolerant einzustufen, da dem Gaswechsel keine Beeinträchtigung durch die Flut widerfuhr. ZAERR (1983) kam für *Pinus sylvestris* zu einem ähnlichen Ergebnis, P_n änderte sich innerhalb von vier Tagen Flut nicht signifikant. Für ZAERR war dies nicht überraschend, da *Pinus sylvestris* in Bereichen vorkommt, die oft überflutet werden. Zudem ist die Art dazu befähigt, sich an niedrige Sauerstoffkonzentrationen im Wurzelbereich anzupassen. Bei Bedarf diffundiert Sauerstoff aus dem Stamm in die Wurzel, was ein wichtiger Faktor für die Überflutungstoleranz sein könnte (ARMSTRONG & READ 1972).

b) **Warum ist das Vorkommen von *M. germanica* auf Überschwemmungsbereichen naturnaher Wildflusslandschaften beschränkt?**

M. germanica dominiert am Lech offensichtlich nur dort, wo periodische Hochwässer auftreten. Wie in Abb. 2 dargestellt, stellt Rinne 1 solch einen typischen Standort dar.

Der Hydrographische Dienst Tirol betreibt in Lechaschau eine Wasserstandsmessung, wobei die Hochwassermeldemarke bei 280 cm liegt. Nimmt man an, dass Rinne 1 bei Überschreitung dieser Hochwassermeldemarke ebenfalls überflutet wird, so ergeben sich für die letzten fünf Jahre (Stand: 2003) folgende Hochwasserereignisse: Im August 2002 wurde Rinne 1 zuletzt überflutet, dies konnte auch vor Ort beobachtet werden. Weitere Überflutungen dürften im Juni und September 2001, im August 2000, sowie beim Jahrhunderthochwasser im Mai/Juni 1999 aufgetreten sein. Das dreihundertjährige Hochwasserereignis vom August 2005 war in diesem Zusammenhang ebenfalls bedeutend. Während mechanische Belastungen bei kleineren Hochwasserereignissen wie bei jenem im August 2002 nicht ersichtlich waren, kam es beim Jahrhunderthochwasser 1999 höchstwahrscheinlich zu stärkeren Umlagerungen des Sedimentes mit den damit verbundenen mechanischen Irritationen. Diese dürften das Erscheinungsbild von Rinne 1 bis zum jetzigen Zeitpunkt deutlich geprägt haben. Beim dreihundertjährigen Hochwasser vom August 2005 kam es zu keinen mechanischen Belastungen. Grund hierfür dürfte die zunehmende Eintiefungstendenz des Flussbettes sein.

Wie in Abb. 2 ersichtlich, dominiert *M. germanica* in Rinne 1 auf dem tiefsten Bereich mit Feinsubstrat mit einer Individuendichte von 163 pro 100 m². Diese Individuen zeigen laut Abb. 3 mit einem Totholzanteil von 14 % eine deutlich bessere Vitalität gegenüber allen anderen Tamarisken entlang des Transektes. Aus Abb. 4 geht hervor, dass es nur in Rinne 1 eine deutliche Verjüngungstendenz gibt, auf dem Plateau 1 hingegen kommen keine Jungpflanzen vor. Diese durchwegs größeren Individuen zeigen zudem mit einem Totholzanteil von 50 bis 76 % einen deutlich schlechteren Zustand als die Tamarisken in Rinne 1.

Mehrere Faktoren spielen für eine erfolgreiche Etablierung von *Myricaria germanica* eine entscheidende Rolle. Vor allem ist für eine erfolgreiche Entwicklung der Keimlinge eine entsprechend feine Beschaffenheit des Keimsubstrates notwendig. Jungpflanzen wurden nur auf entsprechend feinem Substrat gefunden. Diese Annahme deckt sich mit Befunden von BILL *et al* (1997). Geeignete Standorte müssen über längere Zeit feucht und überwiegend feinsedimentreich sein. Hat *M. germanica* das Jugendstadium überstanden und mit ihren langen Wurzeln Grundwasseranschluss gefunden, so gedeiht sie auch auf mit Grobkies überschütteten Standorten. Da trotz einer hohen

Keimgeschwindigkeit die Keimlingsentwicklung nur sehr langsam vor sich geht, müssen die Standorte außerhalb des normalen Schwankungsbereiches des Abflusses liegen, um nicht beim nächsten kleinen Hochwasser wieder weggerissen zu werden. Solche Standorte werden nur bei selteneren Hochwasserereignissen (fünf- oder zehnjährige Hochwässer) geschaffen. Im Beobachtungszeitraum 2002 konnte kein einziger Keimling im Bereich des Transektes gefunden werden. Dies spricht wiederum dafür, dass Rinne 1 in den letzten Jahren regelmäßig überflutet wurde. Im Zuge dieser Überschwemmungen wurden offenbar alle Keimlinge wieder vernichtet.

Aufgrund der Lichtbedürftigkeit der Keimlinge (HEGI 1975) verhindert bereits vorhandene Vegetation eine erfolgreiche Etablierung. Größere Tamarisken ertragen Beschattung ebenfalls nur schlecht (BILL *et al* 1991). Dieser Befund korreliert mit dem Verlauf der Lichtabhängigkeitskurve von P_n (nicht präsentierte Ergebnisse), die Pflanze ist eine typische Sonnenpflanze. Außerdem reagiert der Photosynthesapparat nur langsam auf Bestrahlung. Es könnte deshalb sein, dass der photosynthetische Gewinn im Schatten zu gering ausfällt.

M. germanica ist somit auf dynamische Standorte angewiesen, die immer wieder von störenden Konkurrenten befreit werden, obwohl sie auf physiologischer Ebene offensichtlich über keine besonderen Anpassungen zum Schutz gegen Überflutung verfügt. Rinne 2 liegt etwas höher als Rinne 1 und wird weniger oft überflutet, außerdem dürfte die gröbere Beschaffenheit des Substrates keine Etablierung zulassen. Plateau 1 und Plateau 2 verfügen aufgrund der vorhandenen Vegetation nicht über ein ausreichend vorhandenes Lichtangebot für ein Aufkommen von *M. germanica*. Hier dominiert *P. sylvestris* (Abb. 2). Eine erfolgreiche Ausbreitung der Deutschen Tamariske scheint also nur in größeren Zeitabständen, bei sehr günstigen Bedingungen möglich zu sein. *M. germanica* stellt somit spezifische Ansprüche an Dynamik, Lichtangebot und Sedimentzusammensetzung des Standortes. Durch die vergleichsweise lange Lebensdauer ist die Pflanze aber an diese temporäre Isolation und an das zeitweilige Fehlen geeigneter Besiedlungsstandorte angepasst (BILL *et al* 1997).

Der entscheidende Vorteil der Tamariske gegenüber anderen Arten scheint in der hohen vegetativen Regenerationskraft zu liegen (BILL *et al* 1997). Diese übertrifft die der Weiden bei weitem. Jungpflanzen und Sträucher widerstehen dank ihrer biegsamen Zweige und tief verankerten Wurzeln nicht nur Hochwasser und Überschüttung. Verletzte und überschüttete Pflanzen können innerhalb weniger Wochen wieder austreiben, oder durchwachsen auch Sedimentschichten von 20 bis 25 cm Dicke (BILL *et al* 1997). Die Topfpflanzen, die im Zuge dieser Arbeit verwendet wurden, bestätigten diese Aussage nicht und zeigten keine besondere vegetative Regeneration. Die Bedeutung der Überschüttung und Hochwässer liegt darin, dass alle Konkurrenten der Deutschen Tamariske diese Ereignisse nicht überleben oder zumindest niedrig

gehalten werden. Dies könnte ein Grund für die schlechte Etablierung von *P. sylvestris* in Rinne 1 sein.

Diese Erkenntnisse erscheinen recht widersprüchlich zu den beobachteten Phänomen unter Laborbedingungen zu sein. Obwohl der Gaswechsel von *Myricaria germanica* empfindlicher auf eine Überflutung des Wurzelraumes reagiert als jener von *Pinus sylvestris*, dominiert die Pflanze am natürlichen Standort nur an Hochwasser-beeinflussten Standorten. In diesem Zusammenhang ist zu berücksichtigen, dass die Flutungsdauer am natürlichen Standort wohl niemals mehr als maximal sieben Tage betragen dürfte. Eine Flutungsdauer von 38 Tagen unter Laborbedingungen entspricht eher nicht den natürlichen Verhältnissen am Lech.

Für ein umfassendes Verständnis der Mechanismen, die *Myricaria germanica* ein Überleben am Extremstandort Wildfluss ermöglichen, sind somit noch weitere Untersuchungen notwendig. Besonderes Augenmerk ist, falls wirklich vorhanden, auf den Hintergrund der vegetativen Erneuerungskraft zu legen. Diese scheint zum momentanen Zeitpunkt der einzige, aber entscheidende Konkurrenzvorteil der Deutschen Tamariske zu sein.

c) Empfehlungen zum Schutz der Deutschen Tamariske

Artenschutz bedeutet gleichzeitig Biotopschutz. *M. germanica* ist durch ihre Etablierungs- und Verjüngungsstrategie sehr stark auf sich verändernde Lebensräume angewiesen. Standorte mit natürlicher Dynamik sind für ein Weiterbestehen dieser Art unverzichtbar. Ziel des Naturschutzes sollte es deshalb sein, die wenigen Stellen, wo dies noch möglich ist, zu erhalten. Projekte wie die Flussaufweitung im Bereich der Johannesbrücke sowie das sukzessive Öffnen von Geschiebesperren (LIFE-Projekt) sind für das Fortbestehen dieser Art zu begrüßen, da sie Hochwasser- und Geschiebedynamik wieder zu lassen und neuen Lebensraum schaffen. Ein rein konservierender Naturschutz könnte das Aus für die Deutsche Tamariske am Tiroler Lech bedeuten. Der Grund liegt in der Eintiefungstendenz des Flusses, die seit ein paar Jahren beobachtet wird (Quelle: Amt der Tiroler Landesregierung). Bei einer weiteren Eintiefung entziehen sich immer größere Bereiche der natürlichen Dynamik. Die Folge ist, dass sich *M. germanica* nur noch in kleinen Resthabitaten wie z.B. in Rinne 1 etablieren kann. Rund um diese Rinnensysteme verschwindet die natürliche Vegetationsabfolge zusehends. Die natürliche Sukzession schreitet schließlich soweit voran, bis größtenteils nur noch Rotföhren-Trockenauwälder dominieren (siehe Plateau 1). Dies wird in Abb. 2 deutlich, wo der Rotföhren-Trockenauwald direkt bis zum (durch die Eintiefung entstandenem) Steilufer reicht. Eigentlich sollte er sich aber als Schlussglied der Auensukzession unter natürlichen Bedingungen erst an einem deutlich flussferneren Bereich entwickeln können.

Eine langfristige Erhaltung vitaler *M. germanica*-Bestände ist an den Fortbestand einer ausgeprägten Hochwasser- und Geschiebedynamik gebunden. Ziel sollte es sein, die Restbestände am Tiroler Lech durch geeignete Maßnahmen zur Erhaltung einer möglichst naturnahen Wildflusslandschaft nachhaltig zu sichern.

Literaturverzeichnis

- Anella L.B. & Whitlow T.H. (2000) Photosynthetic response to flooding of *Acer rubrum* seedlings from wet and dry sites. *American Midland Naturalist* 143, 330-341.
- Armstrong W. & Read D.J. (1972) Some observations on oxygen transport in conifer seedlings. *New Phytologist* 71, 55-62.
- Bill H.C., Spahn P., Reich M. & Plachter H. (1997) Bestandsveränderungen und Besiedlungsdynamik der Deutschen Tamariske, *Myricaria germanica* (L.) Desv., an der Oberen Isar (Bayern). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 6, 137-150.
- Dreyer E. (1994) Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus robur* L, *Quercus rubra* L and *Fagus silvatica* L) to water-logging and associated root hypoxia: Effects on water relations and photosynthesis. *Annales des Sciences Forestières* 51, 417-429.
- Dreyer E., Colin-Belgrand M., & Biron P. (1991) Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to waterlogging. *Annales des Sciences Forestières* 48, 205-214.
- Fernandez M.D., Pieters, A., Donoso, C., Herrera, C., Tezara, W., Rengifo, E. & Herrera, A. (1999) Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapiro River. *Tree Physiology* 19, 79-85.
- Hegi G. (1975) *Illustrierte Flora von Mitteleuropa Band V Teil 1*. Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.
- Kreuzwieser J., Fürniss S., & Rennenberg H. (2002) Impact of waterlogging on the N-metabolism of flood tolerant and non-tolerant tree species. *Plant Cell and Environment* 25, 1039-1049.
- Liu Z.J. & Dickmann D.I. (1993) Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability 2. Gas exchange and water relations. *Canadian Journal of Botany* 71, 927-938.
- Liu Z.J. & Dickmann D.I. (1996) Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Physiologia Plantarum* 97, 507-512.
- Mucina L., Grabherr G., & Wallnöfer S. (Hrsg.) (1993) *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Oberdorfer E. (1992) *Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil IV – 2. Aufl.* Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Park, Y. M. & Morikawa, Y. (2002) Habitat-related responses to water stress and flooding in deciduous tree species. In: *Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community*. Nakashizuka, T and Matsumoto, Y (eds.), *Ecological Studies* 158, 215-228, Springer-Verlag Tokyo.
- Peterson D.L. & Bazzaz F.A. (1984) Photosynthetic and growth responses of silver maple (*Acer saccharinum* L.) seedlings to flooding. *American Midland Naturalist* 112, 261-272.

- Pezeshki S.R. (1993) Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica* 28, 423-430.
- Pezeshki S.R. & Chambers J.L. (1986) Variation in flood-induced stomatal and photosynthetic responses of three bottomland tree species. *Forest Science* 32, 914-923.
- Pezeshki S.R., DeLaune R.D., & Patrick W.H. (1986) Gas exchange characteristics of bald cypress (*Taxodium distichum* L.): evaluation of responses to leaf aging, flooding, and salinity. *Canadian Journal of Forest Research* 16, 1394-1397
- Pezeshki S.R., Pardue J.H., & DeLaune R.D. (1996) Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiology* 16, 453-458.
- Sun O.J., Sweet, G.B., Whitehead, D. & Buchan, G.D. (1995) Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology* 15, 629-638.
- Terazawa K., Maruyama Y & Morikawa Y (1992) Photosynthetic and stomatal responses of *Larix kaempferi* seedlings to short-term waterlogging. *Ecological Research* 7, 193-197
- Wagner P.A. & Dreyer E. (1997) Interactive effects of waterlogging and irradiance on the photosynthetic performance of seedlings from three oak species displaying different sensitivities (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. rubra*). *Annales des Sciences Forestières* 54, 409-429.
- Waid, J. (1994) Der interactive Einfluss von CO₂ und Licht auf die Netto-Photosynthese von C₃ und C₄ Pflanzen. Diplomarbeit, Universität Innsbruck.
- Zaerr J.B. (1983) Short-term flooding and net photosynthesis in seedlings of three conifers. *Forest Science* 29, 71-78.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Natur in Tirol - Naturkundliche Beiträge der Abteilung Umweltschutz](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Kerber M., Mayr Stefan, Bauer H.

Artikel/Article: [Auswirkungen von Überflutung des Wurzelraumes auf Photosynthese und Besiedlungsdynamik von *Myricaria germanica* und *Pinus sylvestris* 164-179](#)