

Bestandesstruktur und Lichtklima ausgewählter Pflanzenbestände der subalpinen Stufe des Zentralkaukasus

Von ULRIKE TAPPEINER, ALEXANDER CERNUSCA
und GIA Š. NACHUZRIŠVILI

Mit 5 Abbildungen und 3 Tabellen

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 2. März 1989 von w. M. W. LARCHER)

1. Einleitung

Im Gebirge oberhalb der Waldgrenze hat neben der Exposition zu Sonnenstrahlung und Wind v. a. die räumliche Strukturierung des Bestandes einen ganz entscheidenden Einfluß auf das Mikroklima und den Energiehaushalt der Vegetationsdecke (CERNUSCA 1976 a, b, 1978). Elemente der Bestandesstruktur, wie z. B. Verteilung der Blattfläche, Neigung der Achsen und der Blätter, Orientierung der Blattfläche und statistische Verteilung der Blätter (gehäuft, zufällig, regulär) beeinflussen die Strahlungsabsorption und die damit zusammenhängenden Prozesse wie Photosynthese und Transpiration.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, den Zusammenhang zwischen der räumlichen Bestandesstruktur und dem Lichtklima zu analysieren. Die Untersuchungen erfolgten an sechs unterschiedlich strukturierten krautigen Pflanzenbeständen und einem Zwergstrauchbestand der subalpinen Stufe im Zentralkaukasus. Am vorliegenden Datenmaterial sollte auch die Brauchbarkeit eines mathematischen Modells (TAPPEINER und CERNUSCA 1989) zur Simulation des Strahlungshaushaltes im Pflanzenbestand überprüft werden. Dieses Modell wurde auch zur Analyse der statistischen Verteilung der Blattfläche in den einzelnen Beständen herangezogen.

Die vorliegende Arbeit ist Teil einer langjährigen Forschungskoope-ration zwischen dem Institut für Botanik der Universität Innsbruck und dem Botanischen Institut der Georgischen Akademie der Wissenschaften in Tbilissi mit der Zielsetzung, vergleichende Analysen der Struktur und Funktion von unterschiedlich anthropogen beeinflussten Graslandöko-systemen in den Alpen und im Kaukasus durchzuführen.

2. Versuchsgelände

Die Untersuchungen wurden in der Nähe der Hochgebirgsfor-schungsstation Kasbegi (42° 48' N, 44° 39' E, 1850 m NN) am Nordabhang des Großen Kaukasus durchgeführt (nähere Beschreibung bei NACHUZRIŠVILI 1975).

Geomorphologisch ist das Gebiet durch ein stark gegliedertes Hochgebirgsrelief charakterisiert, das aus Juraschiefer, diabasgederten

Sandsteinen sowie aus erstarrten Lava-Andesiten aufgebaut ist (CHARADSE 1977).

Klimatisch ist der Bezirk von Kasbegi durch gemäßigt feuchtes Klima gekennzeichnet, wobei kalte Winter und lange kühle Sommer vorherrschen.

Die Vegetationsdecke des Gebietes wird schon lange durch intensive Schafbeweidung stark anthropogen beeinflusst. Als Folge davon ist vor allem die subalpine Waldvegetation zurückgedrängt. In der subalpinen Stufe kommt heute nur an Nord- und Westhängen Wald (Birkenkrummholzformationen mit *Betula litwinowii*, *B. raddeana*) vor, der in höheren Lagen von *Rhododendron caucasicum* abgelöst wird. An den Süd- und Osthängen herrschen vor allem die Pflanzengesellschaften *Festucetum ruprechtii*, *F. rupicolae*, *F. woronowii*, *Agrostidetum planifolium*, *Brometum variegatum* und *Hordetum violaceum* vor. Eine Beschreibung von Phäno- und Trophorhythmus der Pflanzen im Gebiet des Großen Kaukasus findet sich bei NACHUZRIŠVILI (1974) und LARCHER und NACHUZRIŠVILI (1982).

Sämtliche untersuchten Pflanzenbestände wachsen in der subalpinen Stufe, die sich im Arbeitsgebiet zwischen 1800 und 2500 m NN erstreckt.

Tab. 1 gibt eine kurze Beschreibung der Versuchsflächen.

2.1. Versuchsflächen

„*Hordetum*“: Bewirtschaftete Mähwiese (jährlich eine Mahd). Vegetation: Gesellschaft von *Hordeum violaceum*; vorherrschend *Hordeum violaceum*, *Poa pratensis*, *Anthriscus nemorosa*. Es handelt sich um eine Gesellschaft mit einer sehr reichen floristischen Zusammensetzung (bis zu 70 Arten). Einige Arten sind Vertreter der Hochstaudenflora, wie *Anthriscus nemorosa*, *Heracleum asperum*, *Seseli transcaucasica*. Untersucht wurde ein von dieser Hochstauede dominierter Bestandesauschnitt.

„*Festucetum*“: Extensiv genutzte Schafweide an einem stark geneigten, konvex gewölbten und steinigen SW-Hang. Vegetation: Gesellschaft von *Festuca woronowii* (= *F. varia*) und *Carex meinshauseniana*, die weitverbreitet in der subalpinen und alpinen Stufe des Zentralkaukasus zu finden ist. Die beherrschende Art ist *F. woronowii*, alle anderen Arten sind nur mit wenigen Individuen vertreten. Die Differentialart dieser Gesellschaft ist *Oxytropis cyanea*.

„Feuchtwiese“: Extensiv bewirtschaftete Mähwiese auf einem sehr feuchten Standort. Dominierende Arten sind *Deschampsia cespitosa* und *Equisetum palustre*. Der Bestand ist stellenweise mit *Phragmites australis* durchsetzt.

„Trockenrasen“: Die untersuchte Fläche ist Teil eines sehr weitläufigen Weidegebietes. In zwei bis drei Wellen ziehen pro Vegetationsperiode etwa 5000 Schafe über einen 100 bis 200 m breiten Weidestreifen, auf dem auch die Versuchsfläche liegt. In den zwei Beweidungsperioden (Ende

Tabelle 1: Kurzbeschreibung der Versuchsflächen.

	<i>Hordetum</i>	<i>Festucetum</i>	Feuchtwiese	Trockenrasen	<i>Dryadetum</i>	<i>Heraclietum</i>	<i>Rhododendretum</i>
Seehöhe (m über NN)	1850	2000	1750	2050	2050	2200	2200
Hangneigung (°)	0	45	0	30	50/10	3	40
Exposition	—	SW	—	SW	NW	N	NW
Horizontüberhöhung (°)	15	20	17	19	26	20	21
	Mähwiese	Weiderasen	Feuchtwiese	Trockenrasen	Weiderasen	Hochstauden	Zwergstrauch
Bestandeshöhe (cm)	120	40	50	18	15	240	47
Deckungsgrad (%)	100	100	100	80	90	100	100

Tabelle 2: Zusammensetzung der oberirdischen Phytomasse (Angaben in g TS m⁻²), Flächenindizes, mittlere Blattneigung und Blattneigungsindex x₁ der untersuchten Bestände.

	<i>Hordetum</i>	<i>Festucetum</i>	Feuchtwiese	Trockenrasen	<i>Dryadetum</i>	<i>Heraclietum</i>	<i>Rhododendretum</i>
Erntetermin	13. 8. 1987	23. 8. 1986	6. 8. 1987	18. 8. 1987	22. 8. 1987	6. 8. 1988	22. 8. 1987
Bestandeshöhe (cm)	120	40	50	18	15	240	47
Phytomasse (g m ⁻²)	658	691	427	219	310	768	1893
Biomasse (g m ⁻²)	580	223	369	164	182	674	1817
Nekromasse (g m ⁻²)	78	468	58	55	128	94	76
Streu (g m ⁻²)	132	447	44	92	355	70	1066
LAI ¹⁾	5,4	2,5	5,8	2,4	2,3	6,2	3,8
GAI ²⁾	7,5	2,6	6,1	2,4	2,4	7,2	4,0
PAI ³⁾	8,4	8,5	6,7	3,1	4,7	8,1	4,7
Mittlere Blattneigung (°)	41	65	66	47	44	29	36
x ₁	0,37	-0,14	-0,26	0,19	0,25	0,54	0,39

¹⁾ Der LAI (leaf area index) ist definiert als die Gesamtsumme der Blattflächen in m² über einem m² Bodenfläche.²⁾ Der GAI (green area index) ist definiert als die Oberfläche sämtlicher grünen Bestandteile in m² über einem m² Bodenfläche.³⁾ Der PAI (plant area index) ist definiert als die gesamte projizierte Fläche der Phytomasse eines Pflanzenbestandes. Er ergibt sich als Summe von GAI und den Flächen der nicht assimilierenden Bestandekomponenten.

Mai und Ende August) halten sich die Schafe hier insgesamt 15 bis 20 Tage auf. Vegetation: Gesellschaft von *Festuca rupicola*, *Pulsatilla violacea* und *Carex buschiorum*. In diesem Bestand kommen einige oreoxerophytische Arten wie *Festuca rupicola*, *Koeleria caucasica*, *Carex buschiorum*, *Alchemilla sericata* u. a. vor.

„*Dryadetum*“: Diese Fläche liegt auf einem stark geneigten NW-Hang, auf dem sich, als Folge der Beweidung, charakteristische Treppen („Schafgangeln“) ausgebildet haben. Die Vegetationsdecke ist aber vollständig intakt. Vegetation: Gesellschaft von *Dryas caucasica*, *Deschampsia flexuosa* und *Daphne glomerata*. Weitere typische Arten dieser Phytozönose sind *Polygonum viviparum*, *Selaginella selaginoides*, *Botrychium lunaria* und *Minuartia caucasica*. Diese Gesellschaft wächst in der subalpinen Stufe v. a. auf Lawinenzügen.

„*Heracletum*“: Dieser Hochstauden-Bestand liegt an einem schwach geneigten N-Hang auf sehr humusreichem Boden. Die Gesellschaft wird von *Heracleum sosnowskyi* dominiert, das eine Höhe von 2,4 m erreicht. Die übrigen 7 Arten (*Ligusticum alatum*, *Symphytum asperum*, *Lapsana grandiflora*, *Rumex alpinus*, *Cerastium hemschenicum*, *Poa pratensis*, *Hordeum violaceum*) spielen kaum eine Rolle. Die Hochstaudenflur wird wirtschaftlich als Silofutter genutzt.

„*Rhododendretum*“: Dieser Bestand liegt auf einem steilen NW-Hang. Vegetation: Gesellschaft von *Rhododendron caasicum* und *Vaccinium myrtillus*. *R. caasicum* ist sehr dominierend, so daß nur ein sehr spärlicher Unterwuchs von *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* und *Empetrum hermaphroditum* vorhanden ist.

3. Methodik

Die Analyse von Bestandesstruktur und Lichtklima wurde zum Zeitpunkt des Biomassemaximums der untersuchten Pflanzenbestände im August 1987 und 1988 durchgeführt.

Die Bestimmung der vertikalen Schichtung des Bestandes und der oberirdischen Phytomasse erfolgte mit Hilfe der Methode des stratifizierten Abschneidens nach MONSI und SAEKI (1953). Um statistisch stabile Ergebnisse zu gewährleisten, wurden die Größe der zu untersuchenden Bestandesausschnitte und die Schichthöhe je nach der Art des Bestandes unterschiedlich gewählt. Die oberirdische Phytomasse wurde zunächst in Biomasse (lebender Anteil der pflanzlichen Substanz) und Nekromasse (abgestorbener, an der Pflanze haftender Anteil der Phytomasse) aufgetrennt. Die Biomasse wurde zudem pro Art und Schicht in Blätter, grüne Achsen, verholzte Achsen und Infloreszenzen sortiert. Für alle Bestände wurde der Streuanteil bestimmt. Die Streu ist totes, bereits abgefallenes und zum Teil zersetztes Pflanzenmaterial. Sie wird nicht mehr zur Phytomasse gerechnet. Sämtliche Komponenten wurden bei 80 Grad Celsius bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.

Als zusätzliche charakteristische Größe wurde die projizierte Fläche der Bestandeskomponenten pro Schicht bestimmt. Ermittelt wurden der

Blattflächenindex, der Grünflächenindex und der Gesamtflächenindex. Der Blattflächenindex (leaf area index = LAI) ist ein dimensionsloses Maß für den Überdeckungsgrad der Bodenfläche durch die photosynthetisch aktive Blattfläche. Der Grünflächenindex (green area index = GAI) berücksichtigt neben den Blattflächen auch noch die projizierte Fläche der übrigen assimilierenden Pflanzenteile (grüne Stengel, grüne Achsen, Blattscheiden und Knospen). Der Gesamtflächenindex (plant area index = PAI) ist ein Maß für die gesamte projizierte Fläche der Phytomasse des Bestandes. Er ergibt sich als Summe von GAI und den projizierten Flächen der photosynthetisch inaktiven Bestandesteile (verholzte Achsen, Nekromasse).

An den dominierenden Arten wurde zusätzlich die Neigung der Blätter und der Achsen bestimmt. Die Messung erfolgte am intakten Pflanzenbestand mit Hilfe eines Klinometers. Dazu wurden für jede Art ca. 100 Messungen in jeder Schicht durchgeführt. Ergänzend zur Blattneigung wurde für jedes erfaßte Blatt auch die Blattfläche ermittelt. Auf Grund dieser Meßwerte wurde für jede Art die mittlere stratifizierte Blatt- und Achsenneigung über ein gewogenes arithmetisches Mittel berechnet, wobei jeder gemessene Winkel mit der jeweiligen Blattfläche gewichtet wurde. Dies stellt sicher, daß ein Blattwinkel, der an einem großen Blatt gemessen wurde, stärker in die Mittelwertbildung eingeht als der Winkel eines kleinen Blattes. Vor allem für die Interpretation des Lichtklimas im Pflanzenbestand ist es wichtig, die durchschnittliche Blattneigung in jeder Schicht des gesamten Pflanzenbestandes zu kennen. Daher wurde die mittlere Blattneigung des Gesamtbestandes pro Schicht errechnet, wobei die Einzelarten entsprechend ihrem Anteil am PAI der jeweiligen Schicht bei der Mittelwertbildung berücksichtigt wurden.

Die Messung der photosynthetisch aktiven Strahlung (PhAR) erfolgte mit Quantum-Sensoren (Lambda Instr. Co., Lincoln, USA). Zur Erfassung der Strahlungsverhältnisse außerhalb des Bestandes wurden zwei Sensoren über dem Pflanzenbestand montiert. Einer der Sensoren diente der Messung der diffusen Strahlung. Er war dazu mit einem Beschattungsring zur Abdeckung der direkten Sonnenstrahlung ausgerüstet. Dieser Beschattungsring wurde im Tagesgang dem scheinbaren Lauf der Sonne nachgeführt. Gleichzeitig wurde mit zwei weiteren Sensoren, die auf einer horizontal und vertikal beweglichen Schiene montiert waren, die Verteilung der PhAR in verschiedenen Schichten entlang einer größeren Meßstrecke im Pflanzenbestand gemessen (vgl. CERNUSCA 1982).

Die Messungen wurden an Klar- und Trübtagen von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang mit einem 2minütigen Intervall durchgeführt. Die Steuerung des Meßablaufes und die Registrierung der Meßdaten erfolgten über eine automatische Datenerfassungsanlage (CERNUSCA 1987).

4. Ergebnisse

4.1. Bestandesstruktur

In Abb. 1 und Tab. 2 sind die Ergebnisse der Bestandesstrukturanalysen dargestellt.

Das *Hordetum* weist zum Zeitpunkt vor der Mahd eine oberirdische Phytomasse von 658 g TS m^{-2} ($\text{PAI} = 8,4$) auf. Davon entfallen 67 % auf Kräuter (v. a. *Seseli transcasicum*) und 21 % auf Gräser. Die restlichen 12 % sind anhaftendes Totmaterial. Damit ergibt sich das Verhältnis Biomasse¹ zu Phytomasse² mit 0,88. Die Streumenge³ beträgt 132 g TS m^{-2} .

Im *Festucetum* beträgt die Phytomasse 691 g TS m^{-2} ($\text{PAI} = 8,5$) und entspricht damit etwa dem Wert des *Hordetum*. Allerdings ist das Verhältnis der Biomasse zur Phytomasse mit 0,32 wesentlich kleiner. Auffallend gering ist mit 4 % der Kräuteranteil; auf die Gräser entfallen 24 %, auf Kryptogamen 3 %. Die Streumenge beträgt bei diesem Bestand 447 g TS m^{-2} und ist damit dreimal so groß wie im *Hordetum*.

Auf der Feuchtwiese beträgt die oberirdische Phytomasse zum Zeitpunkt des Biomassemaximums 427 g TS m^{-2} ($\text{PAI} = 6,7$). Der Bestand zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit dem vergleichbar bewirtschafteten *Hordetum*. Auch hier ist das Verhältnis Biomasse zu Phytomasse mit 0,86 sehr hoch. Der Streuanfall ist dagegen mit 44 g TS m^{-2} sehr gering. Die Feuchtwiese zeigt auch eine vom *Hordetum* gänzlich verschiedene Zusammensetzung der Phytomasse. So entfallen bei diesem Bestand 37 % der oberirdischen Phytomasse auf Gräser, 21 % auf Kräuter und 28 % auf die dominierende Art *Equisetum palustre*.

Der *Trockenrasen* weist mit 219 g TS m^{-2} ($\text{PAI} = 2,4$) im Vergleich zu den anderen untersuchten Beständen die geringste oberirdische Phytomasse auf. Die Phytomasse setzt sich zu 50 % aus Gräsern, 22 % aus Kräutern, 3 % aus Kryptogamen und 25 % aus anhaftendem Totmaterial zusammen. Das Verhältnis Biomasse zu Phytomasse beträgt 0,75. Als Streu liegen 92 g TS m^{-2} vor.

¹ Biomasse ist der lebende Anteil der pflanzlichen Substanz.

² Phytomasse ist die gesamte, sich an lebenden Pflanzen befindliche Pflanzenmasse, also Biomasse und Nekromasse.

³ Streu ist das tote, bereits abgefallene und mehr oder weniger zersetzte Pflanzenmaterial; es wird nicht mehr zur Phytomasse gerechnet.

Abb. 1: Phytomassenschichtung, kumulativer Blattflächenindex (LAI), Grünflächenindex (GAI), Gesamtflächenindex (PAI) und Strahlungsextinktion der untersuchten Pflanzenbestände: (a) *Festucetum* und Feuchtwiese, (b) *Trockenrasen* und *Dryadetum*, (c) *Hordetum* und *Heracleum*, (d) *Rhododendretum*. Nach links ist im Blockdiagramm die photosynthetisch aktive und nach rechts die nur atmende bzw. tote Phytomasse (jeweils g TS m^{-2}) aufgetragen. Die mittleren Verläufe der photosynthetisch aktiven Strahlung (PhAR) sind getrennt für einen Klartag und einen Trübtag dargestellt.

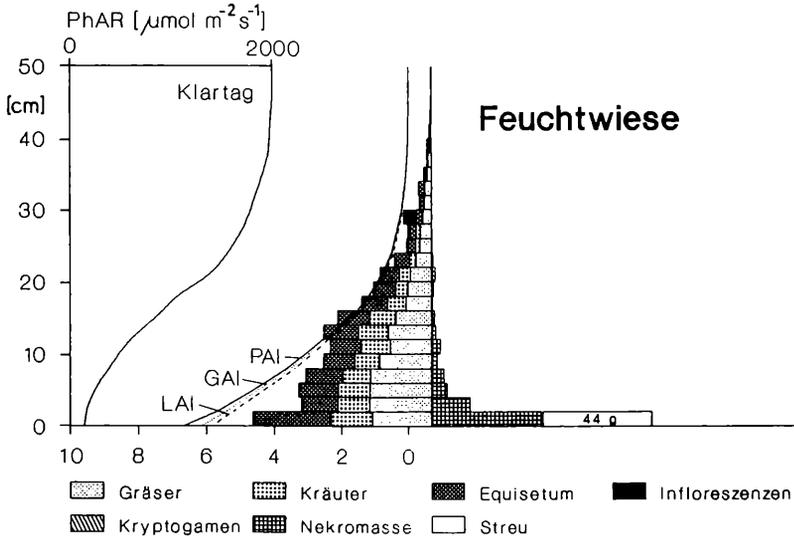
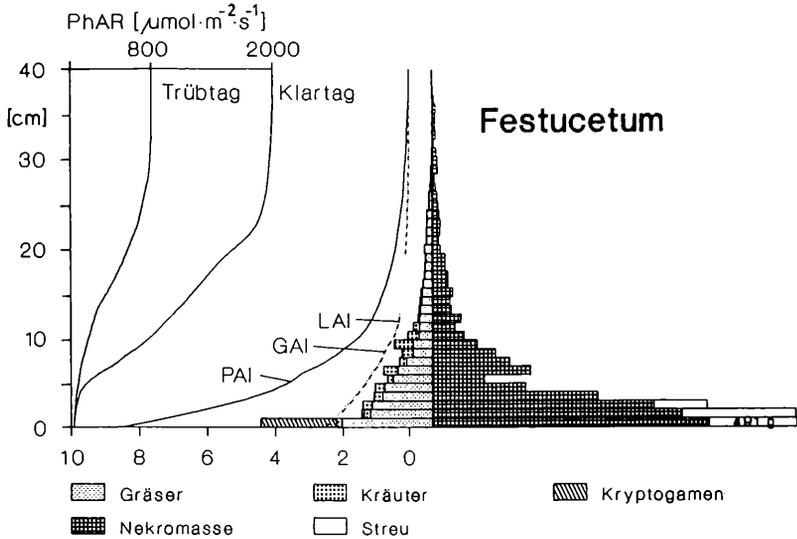


Abb. 1a

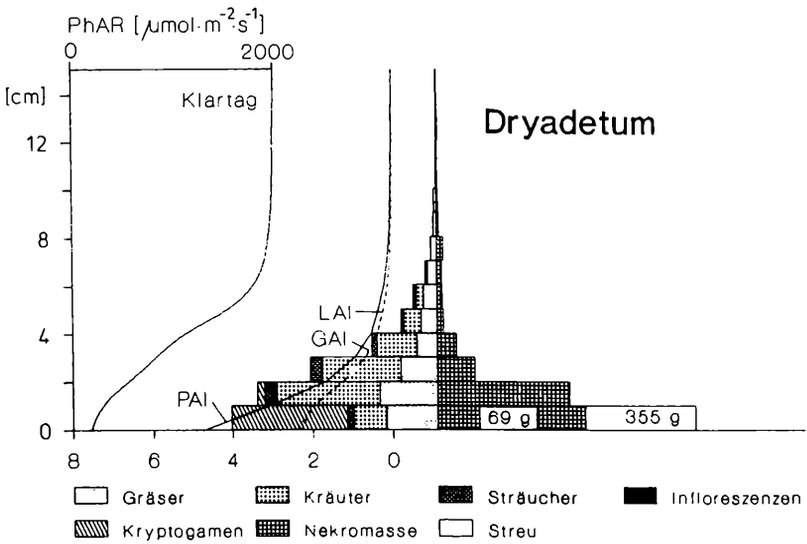
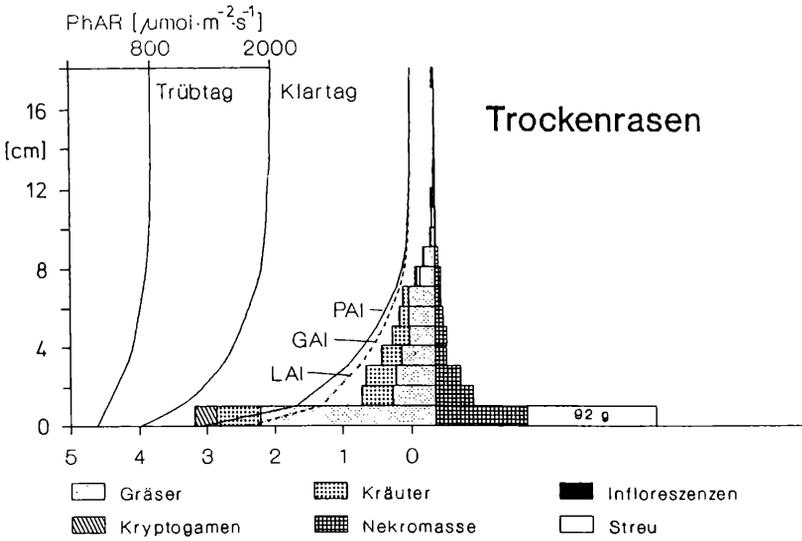


Abb. 1b

Bestandesstruktur und Lichtklima ausgewählter Pflanzenbestände

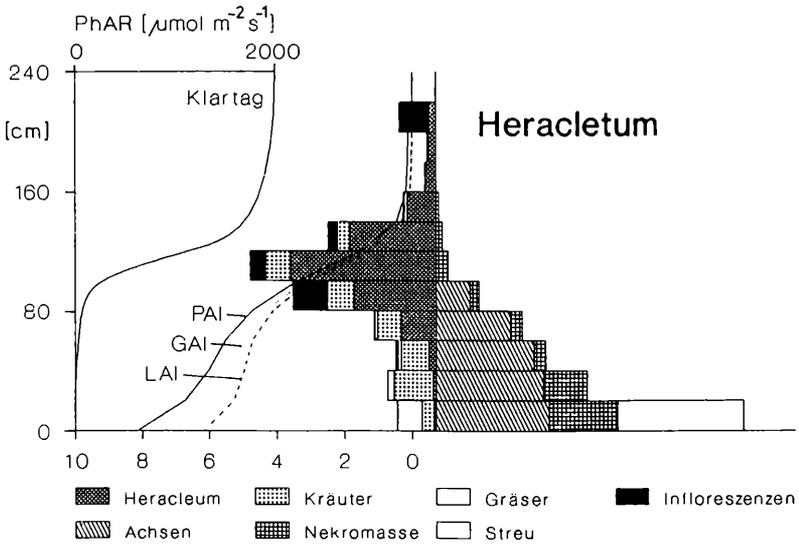
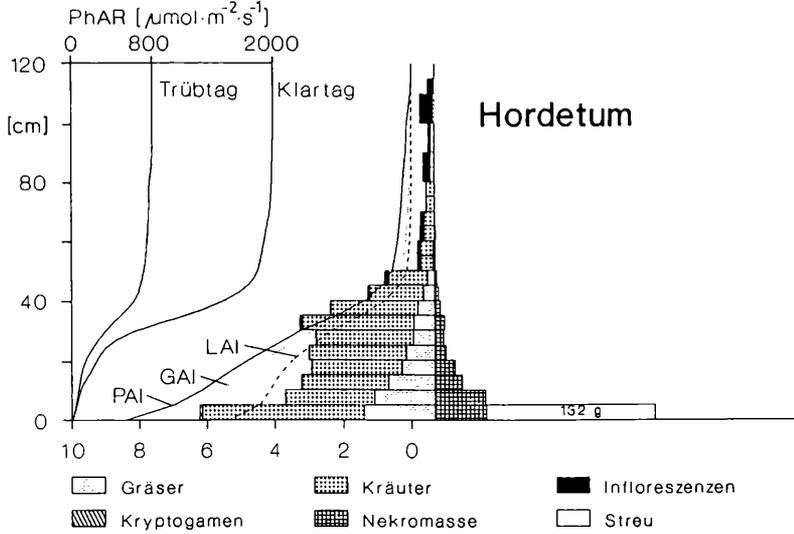


Abb. 1c

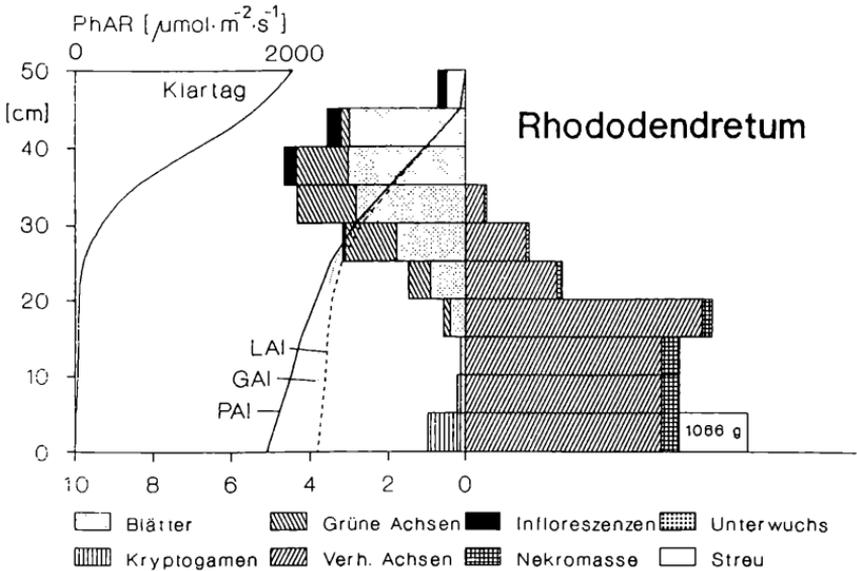


Abb. 1d

Das *Dryadetum* zeigt eine dem Trockenrasen vergleichbare Bestandeshöhe (15 cm). Bezogen auf die oberirdische Phytomasse (310 g TS m^{-2} , $\text{PAI} = 2,3$) entfallen auf Gräser 19%, auf Kräuter 25%, auf Zwergsträucher 4% und auf Kryptogamen 11%. Das Verhältnis Biomasse zu Phytomasse beträgt 0,59. Ähnlich wie das *Festucetum* weist auch dieser Bestand einen hohen Anteil an Totmaterial auf. So sind 41% der Phytomasse anhaftendes Totmaterial. Zusätzlich beträgt die Streu mit 355 g TS m^{-2} sogar mehr als die oberirdische Phytomasse.

Das *Heracleetum* weist mit 2,4 m von allen untersuchten Beständen die größte Bestandeshöhe auf. Die oberirdische Phytomasse beträgt 768 g TS m^{-2} ($\text{PAI} = 8,1$), das Verhältnis Biomasse zu Phytomasse 0,88. Die Phytomasse wird zu 66% von der dominierenden Art *Heracleum sosnowskyi* gebildet. Der Rest verteilt sich zu 19% auf Kräuter, 3% auf Gräser und 12% auf anhaftendes Totmaterial. Die Streu beträgt nur 70 g TS m^{-2} .

Der *Rhododendron*-Bestand zeigt einen zweischichtigen Bestandaufbau. In den obersten 20 cm sind hauptsächlich photosynthetisch aktive Bestandeselemente (Blätter und grüne Achsen) vertreten, in der unteren Bestandeshälfte v. a. verholzte Achsen. Die gesamte oberirdische Phytomasse von 1893 g TS m^{-2} ($\text{PAI} = 3,8$) wird zur Hälfte von photosynthetisch inaktiven Achsen (54%) gebildet. Der Rest verteilt sich zu 27% auf Blätter, 11% auf grüne Achsen, 2% auf Früchte und 4% auf anhaftende Nekromasse. Unterwuchs ist kaum vorhanden. 2% der Phytomasse entfallen auf bodenbedeckende Kryptogamen. Das Verhältnis Biomasse zu Phytomasse ist mit 0,96 sehr groß. Die Streu beträgt 1066 g TS m^{-2} .

4.2. Blattneigung

In Tab. 2 ist die mittlere Neigung der Blätter und der Achsen angegeben. Die Ergebnisse zeigen ein breites Spektrum vom *Heracleum* mit sehr flacher Neigung der Blätter bis zu *Festucetum* und Feuchtwiese, bei denen als typische Grasbestände sehr steile Blattwinkel dominieren. Der ebenfalls in Tab. 2 angegebene Blattneigungsindex X_L (ROSS 1975) vergleicht die Bestände hinsichtlich der Verteilungsfunktion der Blattneigung. Dieser Index ist ein numerisches Maß, das anhand der Häufigkeitsverteilung der Winkel berechnet wird. X_L hat eine Bandbreite von +0,6 für rein horizontale Blätter bis -0,4 für rein vertikale Blätter (DICKINSON et al. 1987). Anhand der errechneten Blattneigungsindizes lassen sich *Festucetum* und Feuchtwiese als eindeutig erectophile Bestände einordnen, das *Heracleum* als eindeutig planophil. Auch das *Rhododendretum* und das *Hordetum* zeigen planophile Tendenzen. Entsprechend der Dominanz einer Art (*Rhododendretum*, *Heracleum*, *Hordetum*) bzw. der relativ geringen Artenvielfalt (*Festucetum*, Feuchtwiese) sind die Blattwinkel auf einige wenige Winkelklassen verteilt. Im *Dryadetum* und im Trockenrasen verteilen sich die Blattwinkel gleichmäßig auf alle Winkelklassen. Diese beiden Bestände sind durch eine relativ hohe Artenzahl gekennzeichnet.

Eine weitergehende Analyse der Häufigkeitsverteilung der Blattwinkel ist anhand von Abbildung 2 möglich. In dieser Abbildung sind für charakteristische Bestandesschichten die Häufigkeitsverteilungen der Blattneigung dargestellt. Im *Hordetum* zeigt sich für die Schicht von 0 bis 10 cm eine deutliche Dominanz der nahezu vertikalen Achsen. In der darüberliegenden Bestandesschicht dominieren dagegen die vorwiegend horizontal orientierten Blätter der Hochstauden *Seseli transcaucasica*. Im *Festucetum* fällt die starke Dominanz vertikaler Blattflächen auf. Bezeichnend ist auch, daß sich die Fahnenblätter der Gräser in der obersten Bestandesschicht leicht nach unten neigen und als Folge davon in dieser Schicht Blattwinkel zwischen 60 und 70 Grad dominieren. CALDWELL et al. (1983) wiesen für zwei *Agropyron*-Arten in Utah eine ähnliche Blattneigung nach. In der Feuchtwiese überwiegt in allen Bestandesschichten die erectophile Blattflächenverteilung, die in erster Linie auf *Equisetum palustre* und *Deschampsia cespitosa* zurückzuführen ist. Im Trockenrasen herrscht in der unteren Bestandeshälfte eine eher planophile Blattverteilung vor, die v. a. auf die flache Blattstellung von *Plantago caucasica* zurückzuführen ist, wogegen in der oberen Bestandeshälfte eine leicht erectophile Blattwinkelverteilung durch *Festuca rupicola* und *Carex buschiorum* gegeben ist. Im *Dryadetum* ergibt sich in der Schicht von 0 bis 4 cm eine Gleichverteilung über alle Blattwinkelklassen. In der darüberliegenden Schicht überwiegt eine leicht erectophile Blattwinkelverteilung. Im *Rhododendretum* ist eine für die Lichtausnutzung besonders günstige Neigung der Blätter (vgl. KUROIWA 1970 und DUNCAN 1971) festzustellen. Im unteren Bereich der Laubschicht herrschen flache Blattwinkel vor. Mit zunehmender Bestandeshöhe nimmt der Neigungswinkel der Blätter zu.

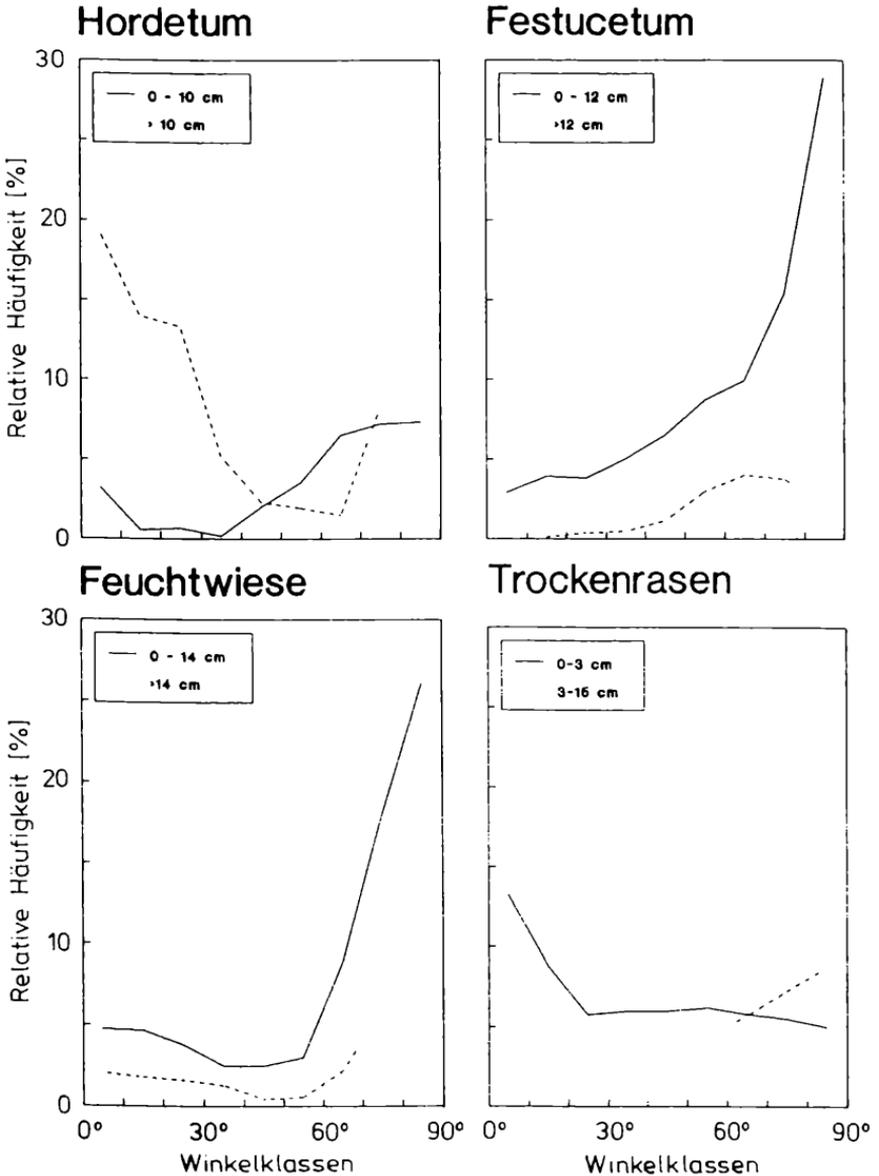


Abb. 2a

Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der Blattneigung in einzelnen Bestandesschichten der untersuchten Bestände: (a) *Hordetum*, *Festucetum*, Feuchtwiese und Trockenrasen; (b) *Dryadetum*, *Heracletum* und *Rhododendretum*. Ordinate: relative Häufigkeit der in der jeweiligen Winkelklasse geeigneten Blattflächen, bezogen auf den gesamten LAI. Abszisse: Winkelklassen.

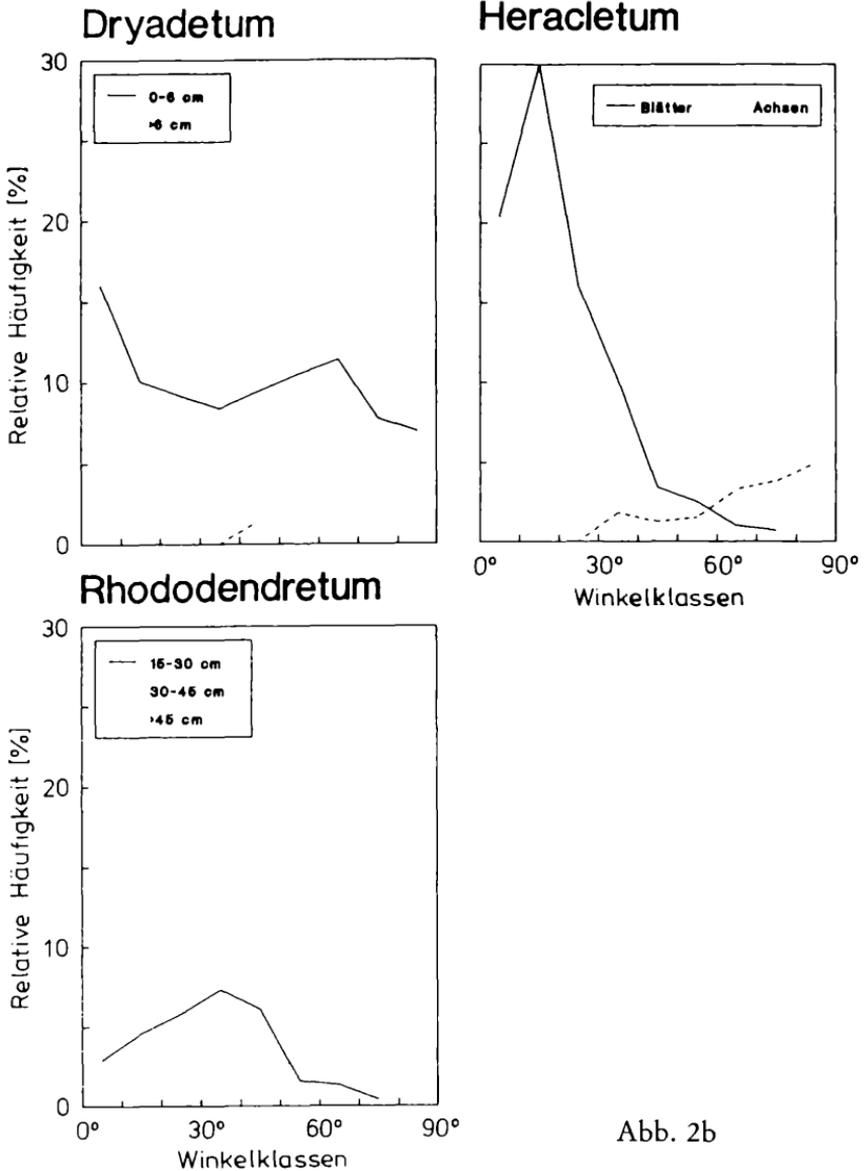


Abb. 2b

4.3. Strahlungsextinktion

Die Ergebnisse der Strahlungsmessungen sind in Abb. 1 in Form von mittleren Strahlungsextinktionskurven für Klar- und Trübtage dargestellt. Bei den beiden Beständen mit relativ hohem Anteil an Gräsern (*Festucetum*, Feuchtwiese) erfolgt in der oberen Bestandeshälfte nur eine

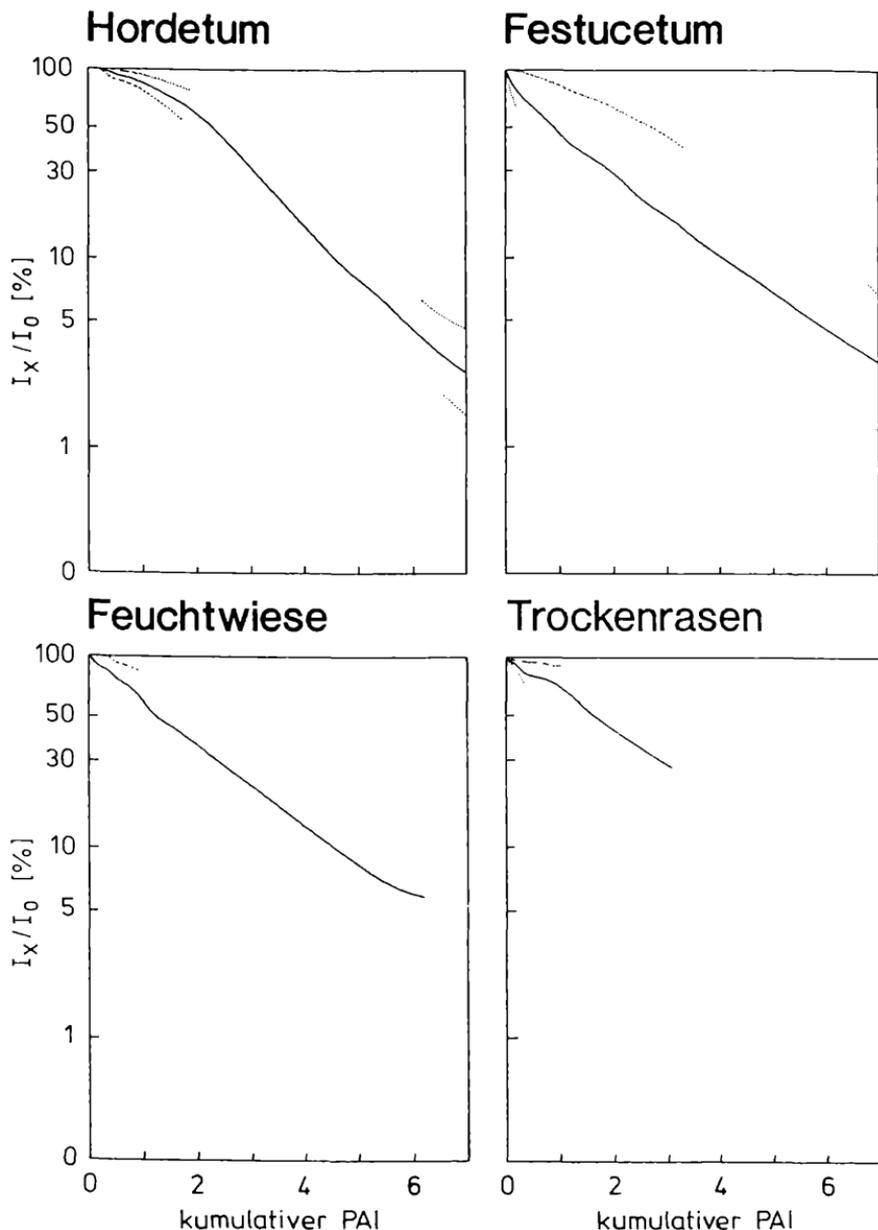
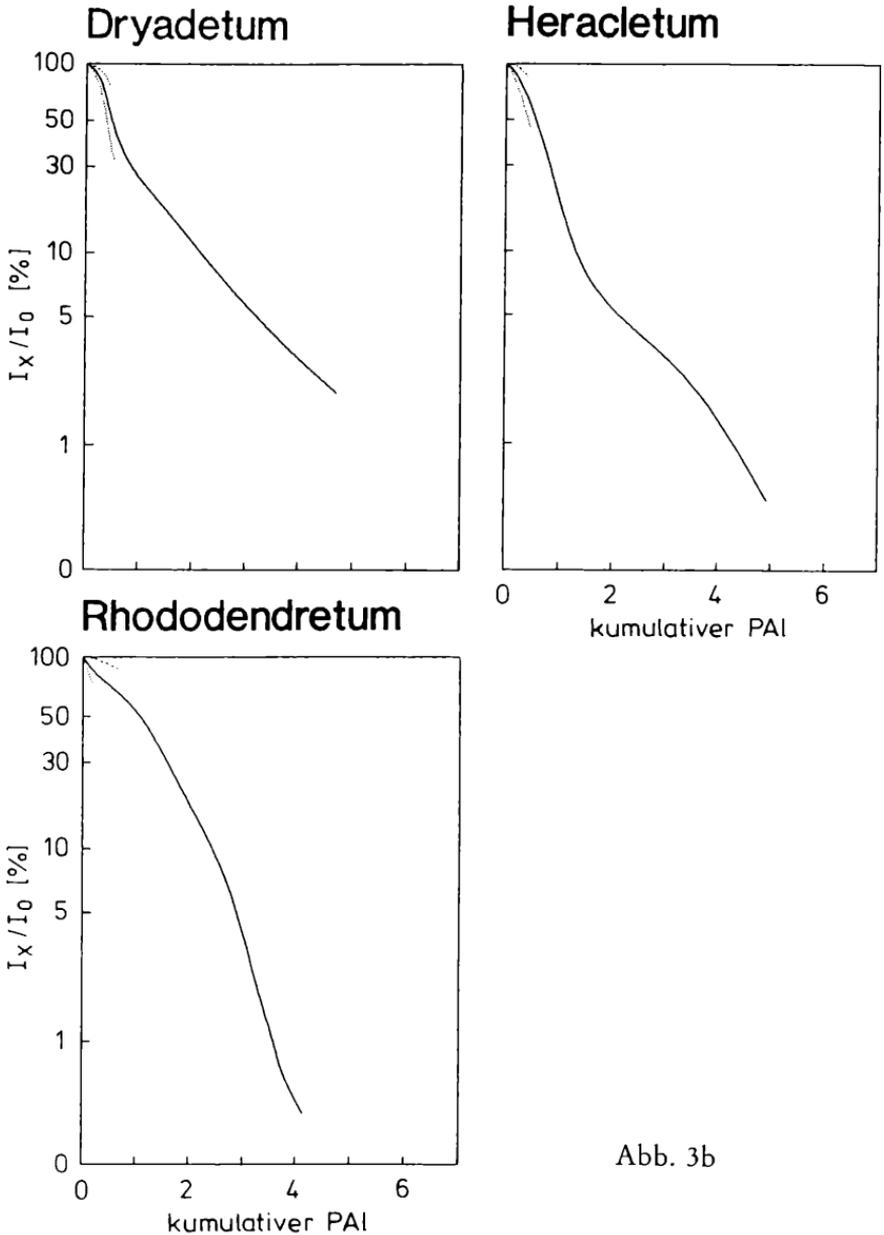


Abb. 3a

Abb. 3: Exponentielle Strahlungsabnahme mit zunehmendem Gesamtflächenindex (PAI). Neben dem Tagesmittelwert (durchgezogene Linie) ist der Verlauf der Standardabweichung (gepunktete Linien) eingezeichnet. Ordinate: Relativer Strahlungsgenuß I_X/I_0 , wobei I_X die Intensität der PhAR im Pflanzenbestand ist und I_0 die Intensität der einfallenden PhAR.

(a) *Hordetum*, *Festucetum*, Feuchtwiese und Trockenrasen
 (b) *Dryadetum*, *Heracleum*, *Rhododendretum*.



sehr geringe Strahlungsabsorption durch die hier vorherrschenden Infloreszenzen und steilen Fächerblätter der Gräser. Unterhalb der Schicht der Infloreszenzen nimmt die Strahlung nahezu gleichmäßig ab. Bis zu einer Höhe von 5 cm werden dabei 90 % der einfallenden Strahlung absorbiert. Im *Dryadetum* und im Trockenrasen erfolgt die Hauptab-

sorption (80 % bzw. 60 %) in den untersten 6 cm des Bestandes, in denen der Großteil der Phytomasse vorhanden ist. Beim Trockenrasen fällt zudem besonders auf, daß 26 % der Strahlung bis zur Bodenoberfläche gelangen. Bei den drei übrigen untersuchten Pflanzenbeständen (*Horde-tum*, *Heracletum* und *Rhododendretum*) wird der Großteil der Strahlung ebenfalls in einer schmalen Schicht, und zwar hier im dicht belaubten oberen Bestandesabschnitt, absorbiert. So führt die große Blattfläche v. a. von *Seseli transcaucasica* im *Horde-tum* zu einer Strahlungsabsorption von 80 % in der Schicht zwischen 20 und 40 cm. Im *Heracletum* werden 90 % der einfallenden Strahlungsenergie in der Laubschicht zwischen 100 und 120 cm absorbiert. Auch im *Rhododendretum* werden 90 % der Strahlung in der Laubschicht (30 bis 45 cm) absorbiert.

Um eine detailliertere Analyse der Extinktion der untersuchten Bestände zu ermöglichen, wurde aus den gesamten, an einem Klartag gemessenen Strahlungsprofilen eine mittlere Extinktionskurve errechnet. Anhand dieses gemittelten Strahlungsprofils wurde anschließend überprüft, ob zwischen der Intensität des Photonenstromes und dem kumulativen Blattflächenindex die klassische Extinktionsgleichung nach MONSI und SAEKI (1953) gilt. Die Ergebnisse sind in Abb. 3 dargestellt. Auf der Ordinate ist der natürliche Logarithmus des relativen Strahlungsgenusses und auf der Abszisse der kumulative PAI dargestellt. Um einen Eindruck von der Streubreite der Werte zu vermitteln, wurde zu den Mittelwerten auch der Verlauf der Standardabweichung eingetragen. Mit Ausnahme der Feuchtwiese und des *Festucetum* zeigt sich bei keinem der untersuchten Pflanzenbestände die vom Extinktionsgesetz geforderte log-lineare Strahlungsabnahme mit zunehmendem Blattflächenindex. Das Strahlungsextinktionsgesetz beschreibt also in seiner klassischen Form die Strahlungsabnahme in den untersuchten Beständen nur ungenügend.

In einer weiterführenden Kausalanalyse wurde ein spezielles mathematisches Modell zur Berechnung der Verteilung der direkten Strahlung in Abhängigkeit von der Bestandesstruktur angewandt. Dieses Modell ist im Detail bei TAPPEINER und CERNUSCA (1989) beschrieben. Die Strahlungsabsorption im Pflanzenbestand wird dabei in Abhängigkeit von der Sonnenhöhe, der Blatt- und Achsenfläche und der Blattneigung in den einzelnen Bestandesschichten nach Gleichung (1) berechnet. In diesem Modell wird eine zufällige Verteilung der Blattfläche vorausgesetzt.

$$I_x = I_0 \prod_{i=1}^{(x-1)} (1 - \text{PAI}_i \cdot \delta_i), \quad (1)$$

$$\text{wobei } \delta_i = \begin{cases} \cos \alpha_i & \text{wenn } \alpha \leq \beta \\ \cos \alpha_i \cdot (1 + 2 \cdot (\tan \Theta_i - \Theta_i) / \Pi) & \text{wenn } \alpha > \beta \\ \text{mit } \Theta_i = \cos^{-1} (\cot \alpha_i \cdot \tan \beta). \end{cases}$$

Dabei ist I_0 die Intensität der direkten Strahlung über dem Bestand, I_x die Intensität an einer Stelle x im Bestand, α die Blattneigung und β der Strahlungseinfallswinkel. Der Index i bezeichnet die einzelnen Bestandeschichten.

Abb. 4 ermöglicht einen Vergleich der über das Modell berechneten Strahlung mit der tatsächlich in den Beständen gemessenen Strahlung. Mit Ausnahme des *Hordetum* wird in allen untersuchten Pflanzenbeständen die reale Strahlungsverteilung durch das Modell sehr gut dargestellt (Korrelationskoeffizient zwischen Modell- und Meßwerten: 0,93–0,98).

5. Diskussion

Bestandesstruktur: Die größte oberirdische Phytomasse der untersuchten Bestände weist erwartungsgemäß das mehrjährige, immer-

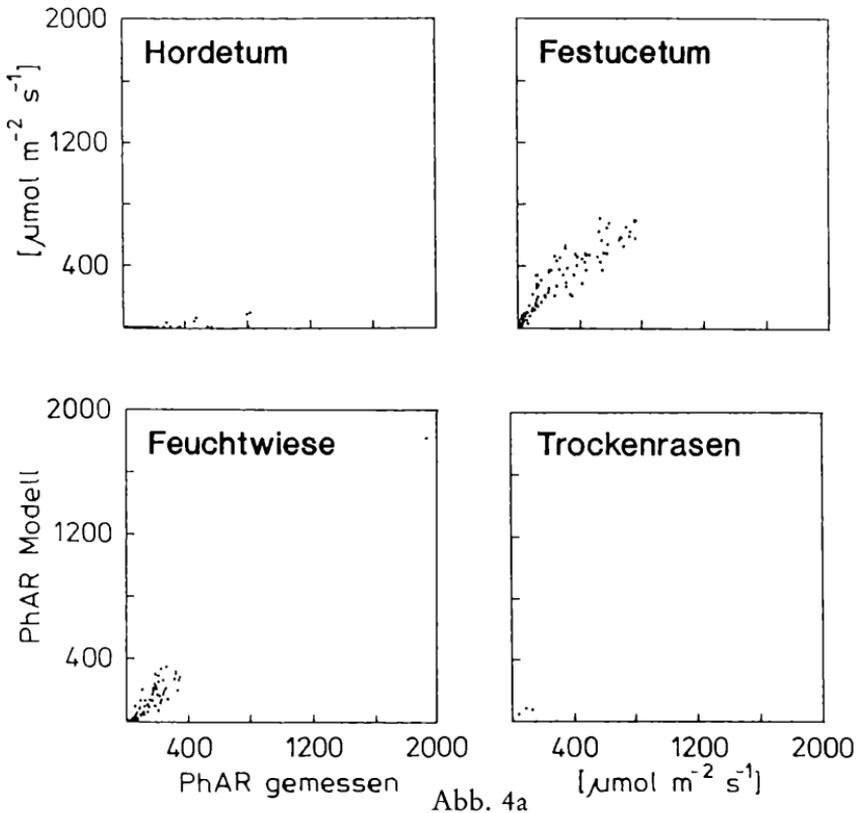


Abb. 4: Vergleich zwischen den gemessenen und mit dem Modell berechneten Strahlungsintensitäten (nur direkte PhAR) in den untersuchten Beständen: (a) *Hordetum*, *Festucetum*, Feuchtwiese und Trockenrasen; (b) *Dryadetum*, *Heracleum*, *Rhododendretum*. Die Messungen wurden zum Zeitpunkt des Biomassemaximums an einem Klartag zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang durchgeführt. Zu jedem gemessenen Strahlungswert wurde der sich nach dem Modell ergebende Wert berechnet.

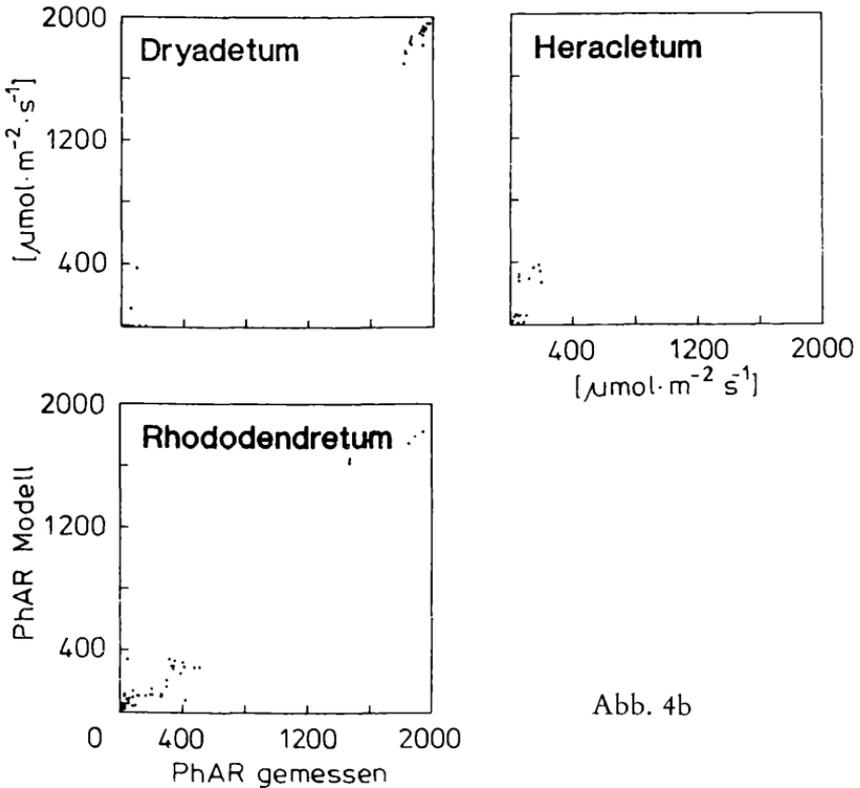


Abb. 4b

grüne *Rhododendretum* auf. Aufgrund der mehrjährigen Produktionszeit ist seine Phytomasse allerdings nicht unmittelbar mit der der übrigen untersuchten Bestände vergleichbar. Ein Vergleich mit anderen alpinen Zwergstrauchbeständen – z. B. mit *Rhododendron ferrugineum*-Beständen oder mit einem *Vaccinietum* in 1980 m NN in Tirol – zeigt eine gute Übereinstimmung (CERNUSCA 1976 a, GAZARINI 1988, SCHMID 1977). Der zweischichtige Aufbau des *Rhododendretum* mit den photosynthetisch aktiven Komponenten in der oberen Bestandeshälfte und den photosynthetisch inaktiven Komponenten in der unteren Bestandeshälfte, korreliert ebenfalls sehr gut mit Strauchbeständen in den Alpen wie z. B. einem *Rhododendron ferrugineum*-Bestand (SIEGWOLF und CERNUSCA 1984) und einem Erlenbestand (CERNUSCA et al. 1978). Von den übrigen untersuchten Beständen weist das *Heracletum* die höchste Phytomasse (768 g m^{-2}) auf. Es handelt sich hierbei um ein höchst produktives Ökosystem, da 86 % der oberirdischen Pflanzenmasse in photosynthetisch aktiven Bestandesteilen festgelegt sind. Eine ähnlich hohe Phytomasse wurde von MOROZOV und BELAJA (1988) an verschiedenen Hochstaudengesellschaften in Kamtschatka festgestellt. Auch beim untersuchten *Hordetum* handelt es sich um einen sehr produktiven Pflanzenbestand. Seine Phytomasse und Biomasse ist um

30 % größer als bei ähnlich bewirtschafteten Wiesen in den Zentralalpen (vgl. CERNUSCA 1976b, SEEBER 1984) und im Jura (GISI und OERTLI 1981). Nur reine Fettwiesen in Tallagen zeigen ähnlich hohe Werte (KOBLET 1979, FLIERVOET und WERGER 1984). Das *Festucetum* weist ebenfalls eine sehr hohe Phytomasse auf. Bei diesem Bestand entfallen allerdings nur 32 % der Phytomasse auf die Biomasse. Eine ähnliche Phytomasse und eine ähnliche Verteilung auf lebende und tote Komponenten konnte KLUG-PÜMPEL (1989) in einem *Caricetum curvulae* in den Alpen (2300 m NN) feststellen. Ein von SEEBER (1984) untersuchtes *Seslerietum* in der gleichen Höhenlage in den Alpen weist ebenso wie das *Festucetum* einen sehr hohen Anteil an Nekromasse auf. Die Phytomassevorräte vom *Dryadetum* und dem Trockenrasen sind nur ca. halb so groß wie im *Hordetum*. Sie sind vergleichbar mit Trockenwiesen, wie *Nardeten*, in der subalpinen Stufe in den Alpen (REHDER 1976, HAID 1982). Bei beiden Beständen ist neben der geringen Phytomasse eine spezielle Schichtung des Bestandes auffallend. Sehr deutlich tritt hervor, daß der weitaus größte Teil der oberirdischen Phytomasse auf die untersten Zentimeter des Bestandes konzentriert ist. Eine solche Anhäufung der Phytomasse in den untersten Bestandeschichten ist in der Literatur sowohl für Trockenwiesen (RYCHNOVSKA et al. 1972) als auch für Feuchtwiesen (PÜMPEL 1977, FLIERVOET und WERGER 1984) und Weideflächen (CERNUSCA et al. 1978, CERNUSCA und SEEBER 1980, CERNUSCA und NACHUZRIŠVILI 1983) bekannt. Diese Konzentration der Phytomasse nahe der Bodenoberfläche ist besonders deutlich im untersuchten Trockenrasen festzustellen. Dort sind 40 % der photosynthetisch aktiven Bestandeselemente in der untersten Schicht von 1 cm konzentriert, einer Schicht, die von Schafen nicht gefressen werden kann (CERNUSCA et al. 1978). *Diese als Anpassung an die Beweidung interpretierbare Struktur verhindert eine durch übermäßige Fraßnutzung während der Produktionszeit hervorgerufene Gefährdung der Nettoprimärproduktion dieses Ökosystems.*

Bei allen untersuchten Beständen ist der Einfluß der Bewirtschaftung sehr deutlich zu sehen. Die intensiv genutzten Pflanzengesellschaften *Hordetum* und Feuchtwiese sowie die Hochstaudengesellschaft *Heracleum* zeigen durchwegs eine sehr große Biomasse und nur geringe Anteile an Totmaterial und Streu. Diese hochproduktiven Bestände weisen auch eine große photosynthetisch aktive Blattfläche auf. Der LAI ist im Durchschnitt doppelt so groß wie bei den übrigen Beständen (vgl. Tab. 2). Extensiv bzw. ungenutzte Bestände sind hingegen durch einen hohen Anteil an Nekromasse (*Festucetum*) und Streu (*Festucetum*, *Dryadetum*, *Rhododendretum*) gekennzeichnet. Ursache dafür ist, daß kaum Phytomasse aus dem Ökosystem entfernt wird, und die Abbaurate der Mikroorganismen in dieser Höhenlage offensichtlich nicht ausreicht, um den jährlichen Anfall an Nekromasse einer gänzlichen Mineralisierung zuzuführen (vgl. SCHINNER 1978).

Neben der Bewirtschaftung spielt aber auch noch der Umweltfaktor „Wasserversorgung“ eine wesentliche Rolle. Dies macht ein Vergleich

zwischen Feuchtwiese und Trockenrasen deutlich. Beide Bestände werden bewirtschaftet, aber sowohl die Phytomasse als auch der LAI des Trockenrasens sind nur ca. halb so groß wie in der Feuchtwiese. Die hohe Produktivität der Hochstaudenflur wird ebenfalls sehr wesentlich durch die Feuchtigkeit bestimmt. Das *Heracleum* liegt auf einem dreieckförmigen Hang, der an zwei Seiten von Bächen begrenzt wird. Dies bewirkt auch an wolkenlosen Strahlungstagen eine so hohe Luftfeuchtigkeit, daß für *Heracleum* ein durch Wasserstreß hervorgerufener Spaltenschluß weitgehend auszuschließen ist.

Strahlungsextinktion: Nach dem klassischen Strahlungsextinktionsgesetz besteht zwischen dem kumulativen Blattflächenindex und dem relativen Strahlungsgenuß ein log-linearer Zusammenhang (MONSI und SAEKI 1953). Die Ergebnisse dieser Arbeit bestätigen erneut frühere Untersuchungen in den Alpen (CERNUSCA 1976 b, CERNUSCA et al. 1978, SEEBER 1984, TAPPEINER 1985), die ergeben haben, daß bei naturnahen, artenreichen Beständen das Extinktionsgesetz die Strahlungsverteilung im Bestand nur ungenügend beschreibt (vgl. Abb. 3). Die festgestellte Abweichung beruht im wesentlichen darauf, daß das Extinktionsgesetz einen statistisch einheitlichen Bestand mit zufälliger Verteilung der Blätter in horizontaler und vertikaler Richtung voraussetzt. Die Steigung der Extinktionsgerade wird dabei im wesentlichen durch die Blattneigung und den Einfallswinkel der Sonnenstrahlung bestimmt. Variiert nun die Blattneigung über die Bestandeshöhe, so führt dies zu einer Nichtlinearität der Extinktionskurve. Mit Ausnahme der Feuchtwiese und des *Festucetum* wurde bei allen untersuchten Beständen eine starke vertikale Variabilität der Blattneigung festgestellt (vgl. Abb. 2). Der unmittelbare Einfluß der Blattneigung auf den Verlauf der Extinktionskurve zeigt sich besonders deutlich im *Heracleum*. Im oberen Bestandesdrittel, in welchem die nahezu horizontalen *Heracleum*-Blätter dominieren, ergibt sich ein für Hochstauden typisch hoher Extinktionskoeffizient von 1,5 (MONSI und SAEKI 1953). In den tieferen Bestandesschichten mit den steiler geneigten Achsen sinkt der Extinktionskoeffizient dagegen unter 1.

Die in Abb. 3 dargestellte Standardabweichung der Strahlungsintensität wird im wesentlichen durch die Schwankung der Strahlungsextinktion im Tagesgang hervorgerufen. Wie theoretische Überlegungen (vgl. ANDERSON 1966, WARREN WILSON 1967, ROSS 1981) und experimentelle Ergebnisse (LEMEUR 1973, RIPLEY und REDMANN 1976, SEEBER 1984, GAZARINI 1988, TAPPEINER und CERNUSCA 1989) zeigen, ergibt sich v. a. bei erectophilen Beständen eine starke Abhängigkeit der Extinktion von der Sonnenhöhe. Dieses Phänomen ist sehr deutlich im *Festucetum* zu beobachten, das ja mit 66° eine sehr hohe mittlere Neigung der Blätter aufweist. Der Extinktionskoeffizient nimmt hier von 1,1 bei niedrigem Sonnenstand auf 0,35 bei Sonnenhöchststand ab. Bestände mit horizontaler Blattneigung zeigen im Gegensatz dazu nur eine geringe Tagesschwankung des Extinktionskoeffizienten. So bewirken die flachen Blätter im *Hordetum* und im *Heracleum* über den gesamten Tag

Hordetum

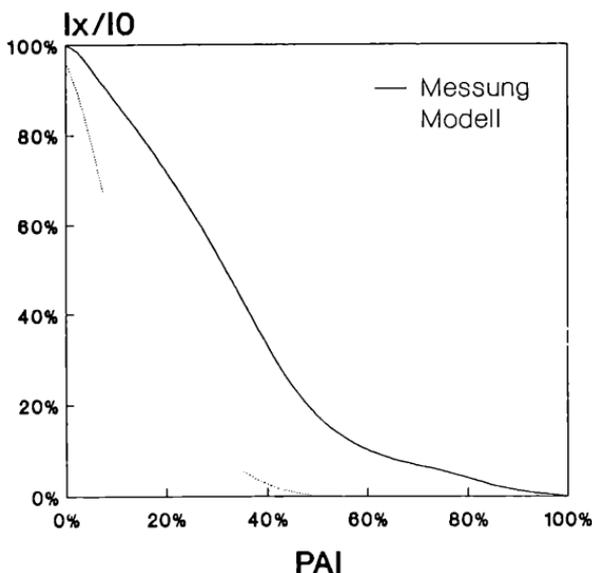


Abb. 5: Gemessenes und über das Modell berechnetes Tagesmittel der Strahlungsabnahme (direkte PhAR) im *Hordetum*. Ordinate: Relativer Strahlungsgenuß (%), Abszisse: kumulativer Gesamtflächenindex (PAI) (%).

annähernd die gleiche Strahlungsabsorption. Dies zeigt sich an der geringen tageszeitlich bedingten Streuung der Werte v. a. im oberen Bestandesdrittel (vgl. Abb. 3). In tieferen Bestandesschichten ergibt sich dagegen auch in diesen Beständen aufgrund der hier zunehmend erectophil angeordneten Achsen eine größere tageszeitlich bedingte Streuung der Werte.

Mathematische Modellierung der Strahlungsverteilung: Das in dieser Arbeit verwendete Modell berücksichtigt sowohl die vertikale Blattverteilung als auch die Blattneigung. Dies führt, wie in Abb. 4 dargestellt ist, zu einer sehr guten Übereinstimmung zwischen der simulierten und der gemessenen Strahlungsextinktion in den untersuchten Pflanzenbeständen. Eine Ausnahme bildet das *Hordetum*. In diesem Bestand prognostiziert das Modell im oberen Bestandesdrittel eine um 30 bis 40 % höhere Strahlungsabsorption als tatsächlich gemessen wurde (vgl. Abb. 5). Am Beispiel eines *Vaccinium*-Bestandes in den Alpen konnte nachgewiesen werden (TAPPEINER und CERNUSCA 1989), daß eine derartige Überschätzung der Strahlungsabsorption durch das Modell auf eine stark gehäufte Blattverteilung zurückzuführen ist. Eine gehäufte Blattverteilung führt in der Regel zu einer geringeren Strahlungsabnahme als eine zufällige (vgl. ACOCK et al. 1970, MONSI et al. 1973, BALDOCCHI

et al. 1985). Die im untersuchten Bestandesausschnitt des *Hordetum* dominierende Art *Seseli transcaucasica* zeigt tatsächlich eine stark gehäufte Anordnung der Blätter. Modellrechnungen für die übrigen untersuchten Bestände zeigten auch für das *Rhododendretum* eine leicht gehäufte Blattverteilung im obersten Bestandesdrittel. Diese führt im Tagesdurchschnitt zu einer Abweichung zwischen Modell und gemessener Extinktion von 5 bis 10 %.

Tabelle 3: Aufteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung (PhAR) auf die einzelnen Bestandskomponenten der untersuchten Bestände mit Vergleichswerten.

Bestand	Einfallende Strahlung %	Reflektierte Strahlung %	Photosynthetisch aktive Teile: Blätter und grüne Achseln %	Photosynthetisch inaktive Teile: tote Substanz und verholzte Achsen %	Sonstiges %	Boden %	Autor
Kaukasus:							
<i>Hordetum</i>	100	5	84	10	—	1	
<i>Festucetum</i>	100	4	30	65	—	1	
Feuchtwiese	100	5	84	5	—	6	
Trockenrasen	100	7	53	14	—	26	
<i>Dryadetum</i>	100	7	65	25	—	3	
<i>Heracletum</i>	100	5	88	7	—	0	
<i>Rhododendretum</i>	100	3	92	5	—	0	
Mähwiese	100	5	80	14	—	1	CERNUSCA und
Schafweide	100	5	54	39	—	2	NACHUZRIŠVILI, 1983
Alpen:							
<i>Rhododendron</i>	100	5	72	16	6 ¹⁾	1	CERNUSCA, 1976a
<i>Vaccinien</i>	100	6	87	3	—	4	
<i>Curvuletum</i>	100	7	32	28	—	29	CERNUSCA, 1977
<i>Deschampsia</i>	100	7	60	9	—	24	
Aufgelassene Alm	100	12	70	10	—	8	CERNUSCA et al., 1978
Almweide	100	5	66	25	—	4	TAPPEINER, 1985
Mähwiese	100	9	78	10	—	3	SEEBER, 1984
<i>Seslerietum</i>	100	12	40	47	—	1	

¹⁾ *Vaccinium*.

Strahlungsausnutzung einzelner Bestandekomponenten: Im Zusammenhang mit der Berechnung von Energieausnutzungskoeffizienten der pflanzlichen Stoffproduktion ist die genaue Kenntnis des Anteils der Strahlungsabsorption durch grüne Bestandteile notwendig. Wie aus Tab. 3 ersichtlich ist, werden in den vier Beständen Feuchtwiese, *Heracletum*, *Rhododendretum* und *Hordetum* über 80 % der einfallenden Strahlung von photosynthetisch aktiven Bestandteilen absorbiert.

Diese Pflanzenbestände sind auch durch einen großen Anteil von grünen Pflanzenteilen an der Phytomasse gekennzeichnet. Obwohl das *Dryadetum* ein wesentlich ungünstigeres Verhältnis Biomasse zu Nekromasse aufweist, werden dennoch 65 % der einfallenden Strahlung von photosynthetisch aktiven Bestandesteilen absorbiert. Die Ursache dafür ist, daß im *Dryadetum* der Großteil der Nekromasse und die Streu in der untersten Schicht des Bestandes (0 bis 1 cm) konzentriert sind, die Strahlung aber zum Großteil schon von den darüberliegenden photosynthetisch aktiven Bestandekomponenten absorbiert wird. Die beiden übrigen Grasbestände zeigen eine wesentlich ungünstigere Strahlungsausnutzung. Im Trockenrasen gelangt aufgrund des geringen PAI rund ein Viertel der Strahlung direkt auf die Bodenoberfläche; nur 50 % der Strahlung werden von photosynthetisch aktiven Komponenten absorbiert. Im *Festucetum* können nur ca. 30 % der Strahlung für die Stoffproduktion genutzt werden. Das ist darauf zurückzuführen, daß dieser Bestand einen hohen Anteil an toter Phytomasse in allen Bestandesschichten aufweist. Eine ähnlich ungünstige Strahlungsausnutzung stellte CERNUSCA (1977) für ein *Curvuletum* in den Alpen fest.

6. Schlußfolgerungen

Die untersuchten Pflanzenbestände lassen sich bezüglich ihrer räumlichen Struktur und Strahlungsabsorption folgenden drei Typen zuordnen:

- Typ 1 – Bestand mit gleichmäßig über alle Winkelklassen verteilten Blattneigungen und einer Konzentration der Phytomasse im untersten Bestandesdrittel.
- Typ 2 – Bestand mit homogener Verteilung der Strukturelemente und erectophiler Blattstellung in allen Bestandesschichten.
- Typ 3 – Stockwerkartig gegliederter Bestand mit vorwiegend planophiler Blattstellung und Dominanz einzelner Arten.

Typ 1 wird durch das untersuchte *Dryadetum* und den Trockenrasen repräsentiert. In beiden Beständen ergibt sich der größte Strahlungsumsatz nahe der Bodenoberfläche. Typ 2 sind die grasreichen Bestände, wie das *Festucetum* und die Feuchtwiese, zuzuordnen. Hier ergibt sich eine geringe Strahlungsabsorption in der oberen Bestandeshälfte und eine fast lineare Abnahme der Strahlung in der unteren Bestandeshälfte. Eine vollständig andere Strategie der Strahlungsausnutzung zeigen *Hordetum*, *Heractetum* und *Rhododendretum*, die dem Typ 3 entsprechen. Ihre bestandesstrukturellen Charakteristika sind eine große Akkumulation von Biomasse und LAI in einer schmalen Schicht in der oberen Bestandeshälfte. Dies ermöglicht eine fast vollständige Absorption der Strahlung durch photosynthetisch aktive Bestandesteile. Diese optimale Ausnutzung der Strahlung und die damit verbundene hohe Stoffproduktion wird durch eine weitgehend planophile Neigung der Blätter sichergestellt. Auffallend ist dabei, daß bei diesen Beständen jeweils eindeutig eine Art dominiert, die ihre Blätter in der oberen Bestandes-

hälfte ausbreitet. Es zeigt sich, daß die Wettbewerbsfähigkeit dieser Art unter den gegebenen Umweltbedingungen so groß ist, daß sie zu einer fast vollständigen Dominanz kommt. Die starke Absorption der Strahlung im oberen Bestandesteil führt zu Lichtmangel in den unteren Schichten und verhindert dadurch nachhaltig das Aufkommen wettbewerbschwächerer Arten.

7. Zusammenfassung

An sieben unterschiedlich strukturierten Pflanzenbeständen der subalpinen Stufe des Zentralkaukasus wurde die räumliche Struktur der Bestandeselemente, die Neigung der Blätter und die Verteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung im Bestand analysiert. Untersucht wurden die beiden Mähwiesen *Hordetum* und Feuchtwiese, die von Schafen beweideten Flächen *Dryadetum* und Trockenrasen, ein extensiv beweidetes *Festucetum*, die als Silofutter genutzte Hochstaudenflur *Heracletum* und ein *Rhododendretum*.

Drei charakteristische Typen der Bestandesstruktur und der Strahlungsabsorption konnten unterschieden werden. Beim Typ 1 ist die Neigung der Blätter über alle Winkelklassen gleichmäßig verteilt. Die oberirdische Phytomasse ist auf die untersten Zentimeter des Bestandes konzentriert. Es ist dies auch die Schicht mit der größten Strahlungsabsorption. Diesem Typ sind der Trockenrasen und das *Dryadetum* zuzuordnen. Beide Flächen werden beweidet. Besonders der Trockenrasen erscheint optimal an die Beweidung angepaßt: Die Hälfte der photosynthetisch aktiven Biomasse ist so nahe der Bodenoberfläche angeordnet, daß sie von Schafen nicht abgefressen werden kann. Damit wird die Gefährdung der Nettoprimärproduktion und die Stabilität dieses Bestandes durch übermäßige Fraßnutzung vermieden. Nachteil dieses Bestandaufbaues ist aber eine relativ schlechte Ausnützung der photosynthetisch aktiven Strahlung. Nur 53 % der Strahlung werden im Trockenrasen von photosynthetisch aktiven Bestandesteilen absorbiert. Im *Dryadetum* beträgt die Strahlungsausnützung 65 %.

Typ 2 ist durch eine homogene Verteilung der Strukturelemente und eine erectophile Blattstellung in allen Bestandesschichten gekennzeichnet. Die Phytomasse nimmt hier gleichmäßig von der Bestandesobergrenze bis zur Bodenoberfläche zu. Dadurch ergibt sich auch eine nahezu lineare Abnahme der Strahlung mit der Bestandeshöhe. Diesem Typus sind die beiden untersuchten grasreichen Bestände *Festucetum* und Feuchtwiese zuzuordnen. Die Strahlungsausnützung durch grüne Bestandeselemente ist auf der Feuchtwiese mit 84 % relativ groß. Das nur sporadisch beweidete *Festucetum* zeigt hingegen eine extrem ungünstige Strahlungsausnützung. Nur 30 % der Strahlung können durch photosynthetisch aktive Bestandesteile absorbiert werden. Ursache dafür ist der hohe Anteil an toter Phytomasse in allen Bestandesschichten.

Beim Typ 3 handelt es sich um einen stockwerkartig gegliederten Bestand, der von einer Art fast vollständig dominiert wird. Diesem Typ

entsprechen das *Hordetum*, das *Heracleum* und das *Rhododendretum*. Ein besonderes Charakteristikum dieser Bestände ist, daß die Biomasse, und vor allem auch die Blattfläche, in der oberen Bestandeshälfte konzentriert sind. Zudem ist die Blattfläche in dieser Bestandesschicht nahezu horizontal ausgerichtet, wodurch eine optimale Lichtausnutzung ermöglicht wird. In diesen Beständen werden 84 bis 92 % der Strahlung durch photosynthetisch aktive Bestandeselemente absorbiert.

In einer weiterführenden Analyse wurde ein mathematisches Modell zur Simulation der Strahlungsverteilung in den untersuchten Pflanzenbeständen entwickelt. Neben der Sonnenhöhe berücksichtigt dieses Modell die gemessenen Bestandescharakteristika, wie Blattflächenindex und Blattneigung. Zwischen der mit Hilfe des Modells berechneten und der gemessenen Strahlung ergab sich eine sehr gute Übereinstimmung (Korrelationskoeffizient: 0,93–0,98). Durch die Computersimulation konnte gezeigt werden, daß in Abweichung zu den übrigen untersuchten Beständen im *Hordetum* und *Rhododendretum* keine „zufällige“, sondern eine „gehäufte“ statistische Verteilung der Blätter im obersten Bestandesdrittel auftritt.

Dank

Der Österreichischen Akademie der Wissenschaften danken wir für die Unterstützung dieser Arbeit im Rahmen des Wissenschaftler-Austauschprogrammes. Für die Mithilfe bei den Messungen danken wir Marina Tshibushvili und Dr. T. Gamkrelidse.

Literatur

- ACOCK, B., THORNLEY, J. H. M., WARREN WILSON, J.: Spatial variation of light in the canopy. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Trebon 1969, 91–102. Pudoc: Wageningen 1970.
- ANDERSON, M. C.: Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. J. Appl. Ecol. 3, 41–54, 1966.
- BALDOCCHI D. D., HUTCHISON B. A., MATT D. R., MCMILLEN R. T.: Canopy radiative transfer models for spherical and known leaf inclination angle distributions: a test in an oak-hickory forest. J. Appl. Ecol. 22, 539–555, 1985.
- CALDWELL, M. M., DEAN, T. J., NOWAK, R. S., DZUREC, R. S., RICHARDS, J. H.: Bunchgrass architecture, light interception, and water use-efficiency: assessment by fiber optic point quadrats and gas exchange. Oecologia (Berl.) 59, 178–184, 1983.
- CERNUSCA, A.: Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecol. Plant. 11, 71–102, 1976a.
- CERNUSCA, A.: Energy exchange within individual layers of a meadow. Oecologia (Berl.) 23, 141–149, 1976b.
- CERNUSCA, A.: Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. d. Österr. MaB-Programmes, Bd. 1, 26–45. Universitätsverlag Wagner Innsbruck 1977.
- CERNUSCA, A.: Ökologische Veränderungen im Bereich aufgelassener Almen. Zusammenfassung der Ergebnisse einer interdisziplinären Ökosystemstudie im Gasteiner Tal. In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 2, 7–28. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck 1978.

- CERNUSCA, A.: Standardmeteorologie und Mikrometeorologie. In: Ökologische Feldmethoden (JANETSCHKEK, H., Hrsg.), 9–27. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1982.
- CERNUSCA, A.: Application of computer methods to assess ecosystem function and response to stress. NATO ASI Ser. G15, 158–164. In: Plant Response to Stress (TENHUNEN, J. D. et al., eds). Berlin – Heidelberg – New York: Springer 1987.
- CERNUSCA, A., SEEBER, M. C., MAYR, R., HORVATH, A.: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt von bewirtschafteten und aufgelassenen Almflächen in Badgastein. In: Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal (CERNUSCA, A., Hrsg). Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 2, 47–66. Innsbruck: Universitätsverlag Wagner, 1978.
- CERNUSCA, A., SEEBER, M. C.: Canopy structure, microclimate and the energy budget in different alpine plant communities. In: Plant and their atmospheric environment (GRACE, J., FORD, E. D., JARVIS, P. G., eds.), 75–81. Oxford – London – Edinburgh – Boston – Melbourne: Blackwell Scientific Publications 1980.
- CERNUSCA, A., NACHUZRIŠVILI, G. Š.: Untersuchung der ökologischen Auswirkungen intensiver Schafbeweidung im Zentral-Kaukasus. Verh. Ges. Ökol. 10, 183–192, 1983.
- CHARADSE, A. L.: Die physikalisch-geographischen und floristischen Besonderheiten des Ökosystems von Kasbegi. Veröff. der Akad. d. Wiss. der UdSSR, Verlag AN GSSR, 10–16, Tbilissi 1977.
- DICKINSON, R. E., SELLERS, P. J., KIMES, D. S.: Albedos of Homogeneous Semi-Infinite Canopies: Comparison of Two-Stream Analytic and Numerical Solutions. J. Geophys. Res. 92 (D4), 4282–4287, 1987.
- DUNCAN, W. G.: Leaf angles, leaf area and canopy photosynthesis. Crop Sci. 11, 482–485, 1971.
- FLIERVOET, L. M., WERGER, M. J. A.: Canopy structure and microclimate of two wet grassland communities. The New Phytol. 96, 115–130, 1984.
- GAZARINI, L. C.: Bestandesstruktur und Strahlungsextinktion von Zwergstrauchbeständen (*Vaccinium myrtillus* L. und *Rhododendron ferrugineum* L.) an der alpinen Waldgrenze. Diss. Universität Innsbruck, 1988.
- GISI, U., OERTLI, J. J.: Ökologische Entwicklung im Brachland verglichen mit Kulturwiesen. IV. Veränderungen in der ober- und unterirdischen Pflanzenmasse. Oecol. Plant. 2 (16), 233–249, 1981.
- HAID, U.: Phytomasse von Grasbeständen in den Alpen. Hausarbeit, Universität Innsbruck 1982.
- KLUG-PÜMPPEL, B.: Phytomasse und Nettoproduktion naturnaher und anthropogen beeinflusster alpiner Pflanzengesellschaften in den Hohen Tauern. – In: Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 13, Universitätsverlag Wagner, Innsbruck (im Druck), 1989.
- KOBLET, R.: Über den Bestandaufbau und die Ertragsbildung in Dauerwiesen des Alpenraumes. Z. Acker- und Pflanzenbau (J. Agronomy & Crop. Sci.) 148, 131–155, 1979.
- KUROIWA, S.: Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Trebon 1969, 78–89. Pudoc, Wageningen 1970.
- LARCHER, W., NACHUZRIŠVILI, G. Š.: O fenolo- i troforitmotipach vysokogornych rastenii. Ekologija 4, 13–20, 1982.
- LEMEUR, R.: A method for simulating the direct solar radiation regime in sunflower, Jerusalem artichoke, corn and soybean canopies using actual stand structure data. Agric. Meteorol. 12, 229–247, 1973.
- MONSI, M., SAEKI, T.: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14, 22–52, 1953.
- MONSI, M., UCHIJIMA, Z., OIKAWA, T.: Structure of foliage canopies and photosynthesis. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4, 301–327, 1973.
- MOROZOV, V. L., BELAJA, G. A.: Ekologija dalnevostocnogo krupitnotravja. Nauka, Moskva 1988.
- NACHUZRIŠVILI, G. Š.: Ekologija vysokogornych rastenii i fitozenosov zentralnogo Kavkaza. Ritmika razvitiya, fotosintez, ekobiomorfy. Mezniereba Tbilissi 1974.

- NACHUZRIŠVILI, G. Š.: Ökologische Untersuchungen auf der Hochgebirgsstation von Kasbegi. Verlag ZK, KP Grus., Tbilissi 1975.
- PÜMPEL, B.: Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. d. Österr. MaB-Programmes, Bd. 1, 83–102. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck 1977.
- REHDER, H.: Phytomasse- und Nährstoffverhältnisse einer alpinen Rasengesellschaft (*Caricetum firmae*): in MÜLLER, P. (ed.): Verh. Ges. f. Ökologie, Wien 1975, Junk – Den Haag, 93–99, 1976.
- RIPLEY, E. A., REDMANN, R. E.: Grassland. In: Vegetation and the atmosphere 2 (MONTEITH, J. L., ed.), pp. 349–398. London, New York, San Francisco: Academic Press 1976.
- ROSS, J.: Radiative transfer in plant communities. In: Vegetation and the Atmosphere 1 (MONTEITH, J. L., ed.), pp. 13–56. London, New York, San Francisco: Academic Press 1975.
- ROSS, J.: The radiation regime and architecture of plant stands. The Hague – Boston – London: Dr. W. Junk Publishers 1981.
- RYCHNOVSKA, M., GLOSER, J., PETRIK, B.: Vertical structure of four inundated meadow stands. Czechosl. IBP-Rep. (PT-PP), 2, 25–32, 1972.
- SCHINNER, F.: Streuabbauuntersuchungen in der Almregion der oberen subalpinen Stufe. In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 2, 251–258. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck 1978.
- SCHMIDT, L.: Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. Oecol. Plant. 12, 195–213, 1977.
- SEEBER, M. C.: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Graslandökosysteme zwischen 1500 und 2500 m MH. Dissertation, Universität Innsbruck 1984.
- SIEGWOLF, R., CERNUSCA, A.: CO₂-Gaswechsel von *Rhododendron ferrugineum* L. an der alpinen Waldgrenze. Verh. Ges. Ökol. 12, 111–122, 1984.
- TAPPEINER, U.: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt einer naturnahen Almweide und einer begrüneten Schipistenplanierung im Gasteiner Tal (Hohe Tauern). Diss. Universität Innsbruck, 1985.
- TAPPEINER, U., CERNUSCA, A.: Canopy Structure and Light Climate of Different Alpine Plant Communities: Analysis by Means of a Model. Theor. Appl. Climatol. 40, 81–92, 1989.
- WARREN WILSON, J.: Stand structure and light penetration. III. Sunlit foliage area. J. Appl. Ecol. 4, 159–165, 1967.

Anschrift der Autoren: Dr. ULRIKE TAPPEINER, Univ.-Prof. Dr. ALEXANDER CERNUSCA, Institut für Botanik der Universität Innsbruck, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Österreich;

Prof. Dr. GIA Š. NACHUZRIŠVILI, Botanisches Institut, Akad. Nauk GSSR, Kodzhorskoe shosse, SU-380007 Tbilissi, UdSSR.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1988/89

Band/Volume: [197](#)

Autor(en)/Author(s): Tappeiner Ulrike, Cernusca Alexander, Nachuzrisvili Gia S.

Artikel/Article: [Bestandesstruktur und Lichtklima ausgewählter Pflanzenbestände der subalpinen Stufe des Zentralkaukasus. 395-421](#)