

CHARAKTERISIERUNG SUBALPNER PFLANZENBESTÄNDE IM ZENTRALKAUKASUS ANHAND VON BESTANDESSTRUKTUR UND STRAHLUNGSABSORPTION

Ulrike Tappeiner und Alexander Cernusca

ABSTRACT

The spatial structure of canopy elements, as well as the distribution of photosynthetically active radiation within the canopy were investigated for six plant communities in the subalpine zone of the Central Caucasus. The investigation was designed to document the effects of anthropogenic disturbance on canopy structure and light climate. Furthermore, the relevance of light as a primary competitive factor within differentially structured plant communities was assessed. The sites investigated consisted of a hay meadow, three sheep pastures with differing intensities of grazing, a tall herb stand and a dwarf shrub community. A detailed causal analysis revealed that the plant communities investigated can be divided into three groups of differing light absorption:

Type 1: Stands with a concentration of phytomass within the lowest third of the canopy and consequently the major portion of light absorption within this zone. Fifty percent of the photosynthetically-active phytomass is located so close to the soil surface, that grazing by herbivores is effectively prevented.

Type 2: Stands with a homogeneous distribution of structural elements and erectophile leaf inclination and hence a linear reduction of radiation with canopy height.

Type 3: Stands with a layered structure dominated by one species. A unique characteristic of this type is the concentration of photosynthetic active leaf area within the upper half of the canopy. The inclination of the leaf area within this zone is furthermore virtually horizontal, thus yielding optimal light utilization.

keywords: *canopy structure, dwarf shrubs, grassland ecosystems, leaf inclination, PAR distribution, tall herb community*

1. EINFÜHRUNG UND PROBLEMSTELLUNG

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.). Die räumliche Verteilung der Blattfläche sowie die Neigung und Orientierung der Achsen und Blätter beeinflussen die Strahlungsabsorption und damit auch Prozesse wie Transpiration, Photosynthese und Stoffproduktion des Pflanzenbestandes.

Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war es, den Zusammenhang zwischen Bestandesstruktur und Lichtklima an sechs ausgewählten Pflanzenbeständen im Zentralkaukasus quantitativ zu analysieren. Dabei ging es vor allem darum, die Bedeutung des Lichtes als bestimmenden Wettbewerbsfaktor in unterschiedlich strukturierten Pflanzenbeständen zu klären.

2. VERSUCHSFLÄCHEN

Die Untersuchungen wurden in der Nähe der Hochgebirgsforschungsstation Kasbegi (42° 48' N, 44° 39' E, 1850 m ü. NN) am Nordabhang des Großen Kaukasus durchgeführt (nähere Beschreibung bei CERNUSCA und NACHUZRISVILI 1983). Tab. 1 gibt eine kurze Beschreibung der Versuchsflächen. Sämtliche untersuchten Pflanzenbestände wachsen in der subalpinen Stufe, die sich im Arbeitsgebiet zwischen 1.800 und 2.500 m ü. NN erstreckt:

"Trockenrasen": Die untersuchte Fläche ist Teil eines sehr weitläufigen Weidegebietes. In zwei Wellen (Ende Mai und Ende August) ziehen pro Vegetationsperiode etwa 5.000 Schafe über einen 100 bis 200 m breiten Weidestreifen, auf dem auch die Versuchsfläche liegt. Vegetation: Gemeinschaft von *Festuca rupicola*, *Pulsatilla violacea* und *Carex buschiorum*.

"Dryadetum": Diese Fläche liegt auf einem stark geneigten NW-Hang, auf dem sich als Folge der Beweidung charakteristische Treppen ("Schafgangeln") ausgebildet haben. Vegetation: Gemeinschaft von *Dryas caucasica*, *Deschampsia flexuosa* und *Daphne glomerata*.

"Festucetum": Extensiv genutzte Schafweide an einem stark geneigten, konvex gewölbten und steinigem SW-Hang. Vegetation: Gemeinschaft von *Festuca woronowii* und *Carex meinhausemiana*, die weitverbreitet in der subalpinen und alpinen Stufe des Zentralkaukasus zu finden ist.

"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.

"Heracleum": Dieser Hochstauden-Bestand liegt an einem schwach geneigten N-Hang auf sehr humusreichem Boden. Der Bestand wird vollständig von *Heracleum sosnowskyi* dominiert, das eine Höhe von 2,4 m erreicht. Die Hochstaudenflur wird wirtschaftlich als Silofutter genutzt.

"Rhododendretum": Dieser Bestand liegt auf einem steilen NW-Hang. Vegetation: Gemeinschaft von *Rhododendron caucasicum* und *Vaccinium myrtillus*. *R. caucasicum* ist sehr dominierend, sodaß nur ein sehr spärlicher Unterwuchs vorhanden ist.

Tab. 1: Kurzbeschreibung der Versuchsflächen

	Trocken- rasen	Drya- detum	Festu- cetum	Feucht- wiese	Hera- cletum	Rhododen- dretum
Seehöhe (m üNN)	2050	2050	2000	1750	2200	2200
Hangneigung (°)	30	50/10	45	0	3	40
Exposition	SW	NW	SW	-	N	NW
Horizont- überhöhung (°)	19	26	20	17	20	21
Vegetationstyp	Trocken- rasen	Weide- rasen	Weide- rasen	Feucht- wiese	Hoch- stau- de	Zwerg- strauch
Bestandeshöhe (cm)	18	15	40	50	240	47
Deckungsgrad (%)	80	90	100	100	100	100

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 unter-

suchenden Bestandesausschnitte und die Schichthöhe je nach der Art des Bestandes unterschiedlich gewählt. In jeder Bestandesschicht wurde für jede Art das Gewicht (Trockengewicht bei 80 °C) der Blätter, der Stengel, der generativen Organe, der an der Pflanze haftenden toten Substanz und der Streu ermittelt. Als zusätzliche charakteristische Größe wurde die projizierte Fläche der Bestandeskomponenten pro Schicht bestimmt. Ermittelt wurden der Blattflächenindex (leaf area index = LAI), der Grünflächenindex (green area index = GAI) und der Gesamtflächenindex (plant area index = PAI), der ein Maß für die gesamte projizierte Fläche der Phytomasse des Bestandes ist. An den dominierenden Arten wurde zusätzlich die Neigung der Blätter und der Achsen in den einzelnen Bestandesschichten bestimmt. Die Messung erfolgte am intakten Pflanzenbestand mit Hilfe eines Klinometers. Aus diesen Meßwerten wurde die mittlere Blattneigung 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 wurde ein Sensor über dem Pflanzenbestand montiert. Gleichzeitig wurde mit einem weiteren Sensor, der auf einer horizontal und vertikal beweglichen Schiene montiert war, 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 2-minütigen 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. Auffallend ist, daß im *Festucetum* in allen Bestandesschichten der Anteil der photosynthetisch inaktiven Bestandeskomponenten (v.a. an der Pflanze haftende tote Substanz) mit rund 70 % enorm groß ist. Auch das *Dryadetum* weist einen hohen Anteil (41 %) an anhaftendem Totmaterial auf. Allerdings ist hier, ähnlich wie im Trockenrasen, das Totmaterial zum größten Teil auf die untersten zwei Zentimeter des Bestandes beschränkt. Auffallend gering ist mit 14 % der Anteil der photosynthetisch inaktiven Bestandeskomponenten in der Feuchtwiese. Im *Heracleetum* und *Rhododendretum* ergibt sich ein charakteristischer zweischichtiger Bestandaufbau: ein oberes Bestandesdrittel, in dem fast die gesamte photosynthetisch aktive Blattfläche vorhanden ist, und die darunterliegende Schicht der photosynthetisch inaktiven Achsen.

4.2. Blattneigung

Die Ergebnisse zeigen ein breites Spektrum vom *Heracleetum* mit sehr flacher Neigung der Blätter bis zu den Grasbeständen Feuchtwiese und *Festucetum*, bei denen sehr steile Blätter dominieren (vgl. Tab. 2, Abb. 1). Dabei fällt auf, daß im Trockenrasen und im *Dryadetum* in den untersten Zentimetern des Bestandes sowohl flache als auch steile Blattneigungen vertreten sind, wogegen in der oberen Bestandeshälfte die eher steilen Blattwinkel der Gräser dominieren. Im *Rhododendretum* ist eine für die Lichtausnützung 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.

4.2. Extinktion der photosynthetisch aktiven Strahlung

In Tab. 2 sind die Tagesmittelwerte des Extinktionskoeffizienten der untersuchten Pflanzenbestände dargestellt. Der Extinktionskoeffizient bezeichnet die Stärke des logarithmischen Lichtabfalles in einem Pflanzenbestand. Er wird über die Extinktionsgleichung nach MONSI und SAEKI (1953) berechnet. In Wiesen und Feldern mit vorwiegend steil gestellten Blättern

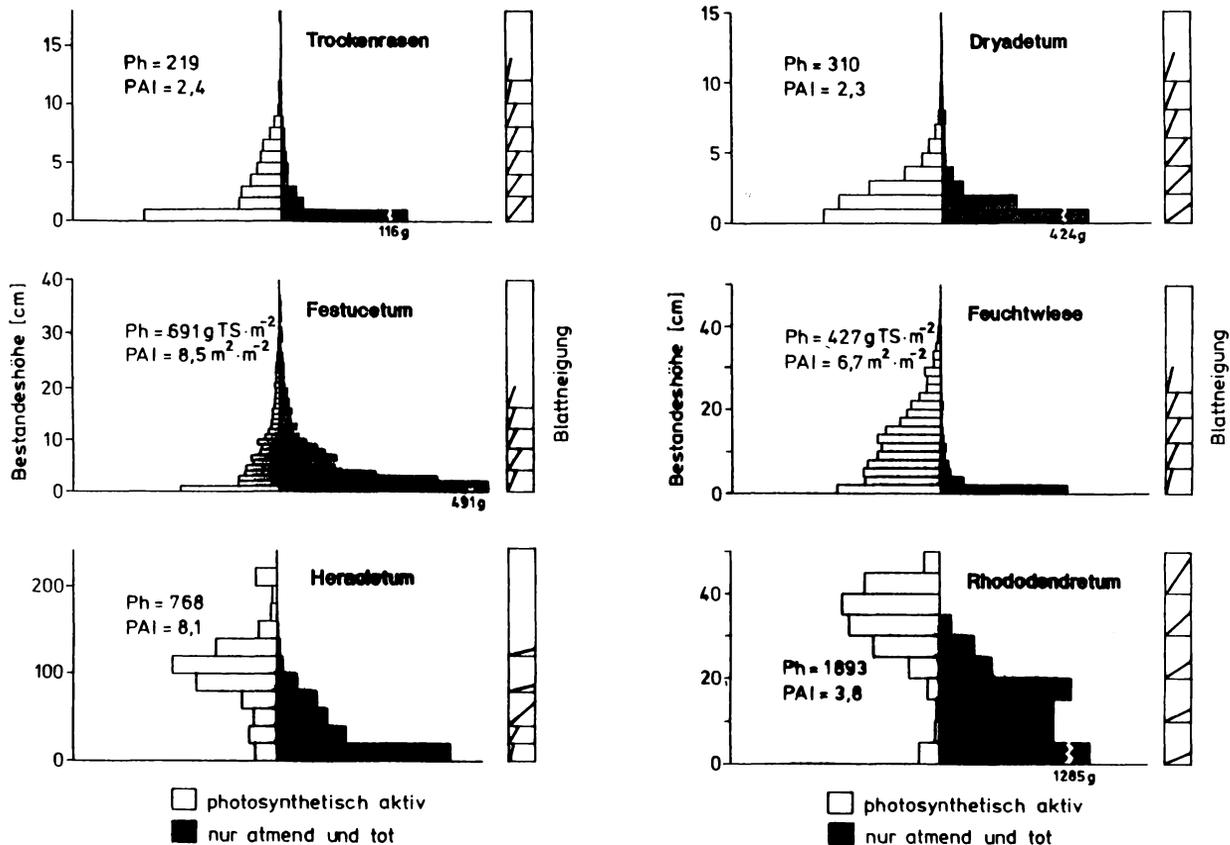


Abb. 1: Schichtung der Phytomasse und der mittleren Neigung der Blätter und Achsen der untersuchten Pflanzenbestände. Nach links ist im Blockdiagramm die photosynthetisch aktive und nach rechts die nur atmende bzw. tote Phytomasse (jeweils g TS/m²) aufgetragen. Zusätzlich ist die gesamte oberirdische Phytomasse (Ph) und die gesamte projizierte Fläche (PAI) der Bestände angegeben.

Tab. 2: Zusammensetzung der oberirdischen Phytomasse (Angaben in g TS/m²), Flächenindizes, mittlere Blattneigung und Blattneigungsindex x_L und Tagesmittelwert des Extinktionskoeffizienten (k) der untersuchten Bestände.

	Trocken- rasen	<i>Drya- detum</i>	<i>Festu- cetum</i>	Feucht- wiese	<i>Hera- cletum</i>	<i>Rhododen- dretum</i>
Erntetermin	18/8/87	22/8/87	23/8/86	6/8/87	6/8/88	22/8/87
Bestandeshöhe (cm)	18	15	40	50	240	47
Phytomasse (g/m ²)	219	310	691	427	768	1893
Biomasse (g/m ²)	164	182	223	369	674	1817
Nekromasse (g/m ²)	55	128	468	58	94	76
Streu (g/m ²)	92	355	447	44	70	1066
Biomasse/Phyto- masse	0,75	0,59	0,32	0,86	0,88	0,96
LAI (m ² /m ²)	2,4	2,3	2,5	5,8	6,2	3,8
GAI (m ² /m ²)	2,4	2,4	2,6	6,1	7,2	4,0
PAI (m ² /m ²)	3,1	4,7	8,5	6,7	8,1	4,7
mittlere Blatt- neigung (°)	47	44	65	66	29	36
x_L	0,19	0,25	-0,14	-0,26	0,54	0,39
Extinktions- koeffizient	0,40	0,89	0,53	0,27	1,00	1,20

liegt der Extinktionskoeffizient unter 0,5, in Pflanzenbeständen mit abspreizenden, breiten Blättern, wie in Kleefeldern und Hochstaudenfluren, beträgt der Extinktionskoeffizient mehr als 0,7 (LARCHER, 1984). Der Extinktionskoeffizient eines Pflanzenbestandes ist aber keine konstante Größe, sondern kann sowohl mit der Bestandeshöhe als auch vor allem mit der Tageszeit variieren. In Abb. 2 ist die Abhängigkeit der Strahlungsextinktion von der Tageszeit für die untersuchten Bestände dargestellt. Wie theoretische Überlegungen (vgl. ANDERSON 1966, WARREN WILSON 1967, ROSS 1981) und experimentelle Ergebnisse (LEMEUR 1973, RIPLEY und REDMANN 1976, 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 65° 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 des *Heraclietum* über den gesamten Tag annähernd die gleiche Strahlungsextinktion.

5. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

5.1. Bestandesstruktur

Die größte oberirdische Phytomasse der untersuchten Bestände weist das mehrjährige, immergrüne *Rhododendretum* auf. Ein Vergleich mit anderen alpinen Zwergstrauchbeständen - z.B. mit *Rhododendron-ferrugineum*-Beständen oder mit einem *Vaccinietum* in Tirol - zeigt eine gute Übereinstimmung (CERNUSCA 1976 a, SIEGWOLF und CERNUSCA 1984, SCHMIDT 1977). Von den übrigen untersuchten Beständen weist das *Heraclietum* die höchste Phytomasse (768 g/m²) auf. Eine ähnlich hohe Phytomasse wurde von MOROZOV und BÉLAJA (1988) an verschiedenen Hochstaudengesellschaften in Kamtschatka und von UHERČÍKOVÁ und ELIÁŠ (1987) an der Hochstaude *Petasites hybridus* festgestellt.

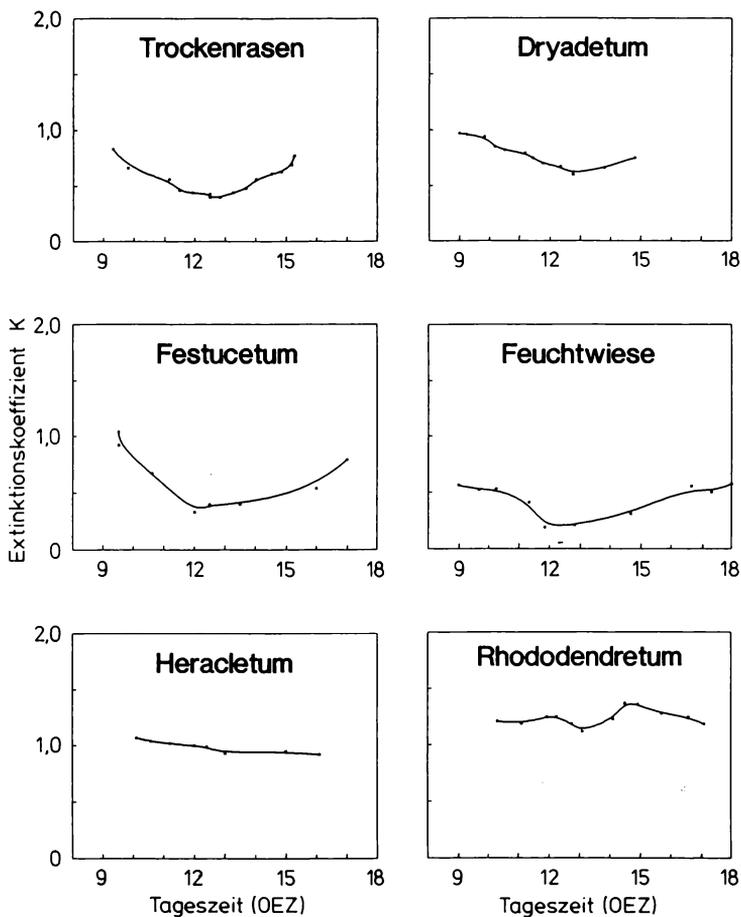


Abb. 2: Tagesgang des Extinktionskoeffizienten der untersuchten Pflanzenbestände.

Auch das *Festucetum* weist eine ähnlich 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 (2.300 m ü. NN) feststellen. Ein von CERNUSCA und SEEBER (1989) 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 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 Bestandesschichten 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 einem Zentimeter konzentriert, einer Schicht, die von Schafen nicht gefressen werden kann (CERNUSCA und NACHUZRISVILI 1983). Diese als Anpassung an die Beweidung interpretierbare Struktur verhindert eine durch übermäßige Fraßnutzung während der Produktionszeit hervorgerufene Gefährdung der Nettoprümarproduktion dieses Ökosystems.

Auch bei den übrigen untersuchten Beständen ist der Einfluß der Bewirtschaftung sehr deutlich zu sehen. Die intensiv genutzten Pflanzengesellschaften Feuchtwiese und *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). Extensive bzw. ungenutzte Bestände sind hingegen durch einen hohen Anteil an Nekromasse (*Festucetum*) und Streu (*Festucetum*, *Dryadetum*, *Rhododendretum*) gekennzeichnet.

5.2. Blattneigung

Der 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* zeigt planophile Tendenzen. Entsprechend der Dominanz einer Art (*Rhododendretum*, *Heracleum*) bzw. der relativ geringen Artenvielfalt (*Festucetum*, Feuchtwiese) sind die Blattwinkel auf einige wenige Winkelklassen verteilt. Im *Dryadetum* und im Trockenrasen, die eine relativ hohe Artenzahl aufweisen, verteilen sich die Blattwinkel dagegen gleichmäßig auf alle Winkelklassen.

5.3. Analyse der Strahlungsverteilung mit Hilfe eines Computermodells

In einer weiterführenden Kausalanalyse wurde ein spezielles mathematisches Modell zur Berechnung der Strahlungsverteilung im Pflanzenbestand angewandt. Dieses Modell ist im Detail bei TAPPEINER und CERNUSCA (1989) beschrieben. Die Absorption der Strahlung in den einzelnen Bestandesschichten wird dabei in Abhängigkeit von der Sonnenhöhe, der Blatt- und Achsenfläche und der Blatt- und Achsenneigung berechnet. Zwischen der mit Hilfe des Modells berechneten und der gemessenen Strahlungsverteilung ergab sich in allen untersuchten Pflanzenbeständen eine sehr gute Übereinstimmung (Korrelationskoeffizient: 0,93 - 0,98). Dieses Computermodell wurde dazu verwendet, um festzustellen, wie sich die Strahlung auf einzelne charakteristische Bestandesschichten verteilt, und wie gut die verschiedenen strukturierten Pflanzenbestände die Strahlung durch photosynthetisch aktive Bestandekomponenten ausnützen können. Die Ergebnisse der Modellrechnungen sind in Abb. 3 und Tab. 3 zusammengefaßt. Die Analysen zeigten, daß die untersuchten Pflanzenbestände im Wesentlichen drei grundlegend verschiedenen Typen der Strahlungsabsorption zugeordnet werden können (vgl. Abb. 3).

- Typ 1: Bestand mit gleichmäßig über alle Winkelklassen verteilten Blattneigungen und einer Konzentration der Phytomasse im untersten Bestandesdrittel. Über 50 % des Lichtes werden in dieser Schicht absorbiert.
- Typ 2: Bestand mit erectophiler Blattstellung und einer gleichmäßigen Zunahme der Phytomasse von der Bestandesoberfläche bis zum Boden. Dadurch ergibt sich eine nahezu lineare Abnahme der Strahlungsabsorption mit der Bestandeshöhe.
- Typ 3: Bestand mit vorwiegend planophiler Blattstellung und einer Konzentration der Blattfläche im obersten Bestandesdrittel. 80 % des Lichtes werden in diesem Bereich absorbiert.

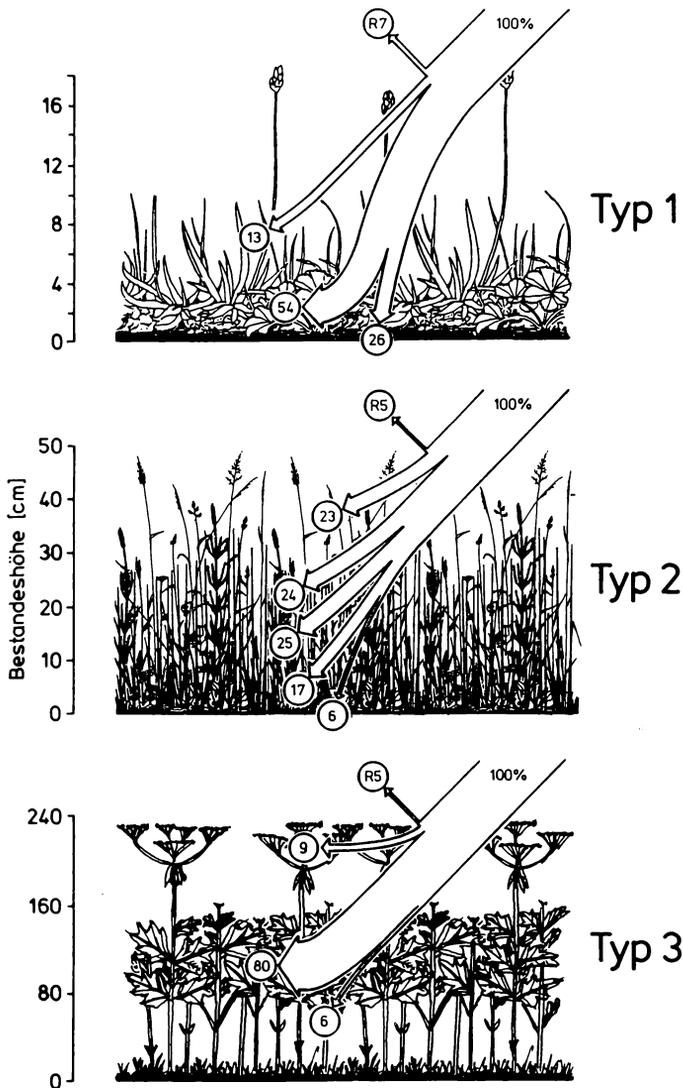


Abb. 3: Charakteristische Absorption der photosynthetisch aktiven Strahlung in den untersuchten Pflanzenbeständen. Die untersuchten Bestände können bezüglich der Bestandesstruktur und der Strahlungsabsorption drei charakteristischen Typen zugeordnet werden. *Typ 1:* Konzentration der photosynthetisch aktiven Blattfläche und größter Strahlungsumsatz nahe der Bodenoberfläche (beweidete Flächen). *Typ 2:* Nahezu gleichmäßige Verteilung der Blattfläche und der Strahlungsabsorption mit der Bestandeshöhe (Mähwiese, extensiv beweidete Fläche). *Typ 3:* Konzentration der Blattfläche in der oberen Bestandeshälfte, in der dadurch 80 % der Strahlung absorbiert werden können (Hochstauden- und Zwergstrauchbestände).

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

Bestand	einfallende	reflektierte	photosynth.	phytosynth.	Sonstiges	Boden	Autor
	Strahlung	Strahlung	aktive Teile Blätter und grüne Achsen	inaktive Teile tote Substanz und verholzte Achsen			
	%	%	%	%	%		
Kaukasus:							
Trockenrasen	100	7	53	14	-	26	
<i>Dryadetum</i>	100	7	65	25	-	3	
<i>Festucetum</i>	100	4	30	65	-	1	
Feuchtwiese	100	5	84	5	-	6	
<i>Heractetum</i>	100	5	88	7	-	0	
<i>Rhododendretum</i>	100	3	92	5	-	0	
Mähwiese	100	5	80	14	-	1	CERNUSCA
Schafweide	100	5	54	39	-	2	und NACHUZ- RIŠVILI 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							CERNUSCA
Alm	100	12	70	10	-	8	et al. 1978
Almweide	100	5	66	25	-	4	TAPPEINER 1985
Mähwiese	100	9	78	10	-	3	CERNUSCA u.
<i>Seslerietum</i>	100	12	40	47	-	1	SEEBER 1989

(1) *Vaccinium*

Typ 1 wird durch das untersuchte *Dryadetum* und den Trockenrasen repräsentiert. In beiden Beständen ergibt sich der größte Strahlungsumsatz nahe der Bodenoberfläche. Der dominierende Wettbewerbsfaktor ist in diesen beiden Pflanzenbeständen eindeutig nicht das Licht, sondern die Beweidung. Die flachen, an der Bodenoberfläche ausgebreiteten Blätter verhindern besonders wirkungsvoll, daß die Stabilität des Bestandes durch zu große Fraßverluste gefährdet wird. Nachteil dieses Bestandaufbaues ist aber eine relativ schlechte Ausnützung der photosynthetisch aktiven Strahlung. Wie in Tab. 3 ersichtlich ist, werden im Trockenrasen nur 53 % der Strahlung von photosynthetisch aktiven Bestandteilen absorbiert. Im *Dryadetum* beträgt die Strahlungsausnützung 65 %.

Typ 2 sind die grasreichen Bestände, wie das *Festucetum* und die Feuchtwiese, zuzuordnen. Hier ergibt sich eine fast lineare Abnahme der Strahlung mit der Bestandeshöhe. Allerdings zeigt sich bezüglich der Ausnützung der Strahlung durch photosynthetisch aktive Bestandekomponenten zwischen diesen beiden Beständen ein großer Unterschied. In der Feuchtwiese können 84 % der einfallenden Strahlung für die Stoffproduktion genutzt werden, wogegen im *Festucetum* der Anteil mit 30 % extrem niedrig ist. Diese ungünstige Strahlungsausnützung beruht auf dem für das *Festucetum* bezeichnend großen Anteil von photosynthetisch inaktiven Bestandteilen in allen Schichten.

Eine vollständig andere Strahlungsausnützung zeigen *Heracleum* und *Rhododendretum*, die dem Typ 3 zuzuordnen sind. Bei diesen Beständen ist die photosynthetisch aktive Blattfläche in der oberen Bestandeshälfte konzentriert. Zudem sind die Blätter sehr flach ausgebreitet. Dadurch absorbiert diese Blattschicht fast die gesamte einfallende Strahlung. In diesen Beständen erfolgt eine extrem günstige Strahlungsausnützung: rund 90 % der einfallenden Strahlung werden von photosynthetisch aktiven Bestandekomponenten absorbiert. Allerdings ist in der unteren Bestandeshälfte nur mehr eine sehr geringe Lichtintensität vorhanden, die gerade noch für eine Photosynthese nahe des Kompensationspunktes ausreicht. Auffallend ist dabei, daß bei diesen Beständen jeweils eindeutig die Art dominiert, die ihre Blätter in der oberen Bestandeshälfte ausbreitet. Berücksichtigt man außerdem die Artenarmut in diesen beiden Beständen, so hat man sehr deutlich den Eindruck, daß hier Beschattungseffekte die wesentlichen Mechanismen der pflanzlichen Konkurrenz sind.

LITERATUR

- ANDERSON M.C., 1966: Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. - J. Appl. Ecol. 3: 41-54.
- CERNUSCA A., 1976 a: Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. - Oecol. Plant. 11: 71-102.
- CERNUSCA A., 1976b: Energy exchange within individual layers of a meadow. - Oecologia (Berl.) 23: 141-149.
- CERNUSCA A., 1977: Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. - In: Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. Österr. MaB-Programmes, Bd. 1 (Hrsg.: CERNUSCA A.), Universitätsverlag Wagner, Innsbruck 1977: 26-45.
- CERNUSCA A., 1982: Standardmeteorologie und Mikrometeorologie. - In: JANETSCHKE, H., ed.: Ökologische Feldmethoden. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 1982: 9-27.
- CERNUSCA A., 1987: Application of computer methods to assess ecosystem function and response to stress. NATO ASI Ser. G15, - In: TENHUNEN, J. D. et al.eds.: Plant Response to Stress. Berlin, Heidelberg, New York, Springer 1987: 158-164.
- CERNUSCA A., SEEBER M.C., MAYR R., HORVATH A., 1978: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt von bewirtschafteten und aufgelassenen Almflächen in Badgastein. - In: CERNUSCA, A., ed.: Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 2.: Innsbruck, Universitätsverlag Wagner, 1978: 47-66.
- CERNUSCA A., SEEBER M. C., 1980: Canopy structure, microclimate and the energy budget in different alpine plant communities. - In: GRACE, J., FORD, E. D., JARVIS, P. G.: Plant and their atmospheric environment. Oxford-London-Edinburgh-Boston -Melbourn, Blackwell Scientific Publications, 1980: 75-81.
- CERNUSCA A., SEEBER M.C., 1989: Phytomasse, Bestandesstruktur und Mikroklima von Grasland-Ökosystemen zwischen 1612 und 2300 m in den Alpen. - In: CERNUSCA, A. (ed.): Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 13, Innsbruck, Universitätsverlag Wagner, 1989: 419-462.
- CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., 1983: Untersuchung der ökologischen Auswirkungen intensiver Schafbeweidung im Zentralkaukasus. - Verh. Ges. Ökol. 10: 183-192.
- DICKINSON R.E., SELLERS P.J., KIMES D.S., 1987: Albedos of Homogeneous Semi-Infinite Canopies: Comparison of Two-Stream Analytic and Numerical Solutions. - J. Geophys. Res. 92 (D4): 4282-4287.
- DUNCAN W.G., 1971: Leaf angles, leaf area and canopy photosynthesis. - Crop Sci. 11: 482-485.
- FLIERVOET L.M., WERGER M.J.A., 1984: Canopy structure and microclimate of two wet grassland communities. - The New Phytol. 96: 115-130.
- HAID U., 1982: Phytomasse von Grasbeständen in den Alpen. - Hausarbeit, Universität Innsbruck, 1982.

- KLUG-PÜMPEL B., 1989: Phytomasse und Nettoproduktion naturnaher und anthropogen beeinflusster alpiner Pflanzengesellschaften in den Hohen Tauern. - In: CERNUSCA, A., (ed.): Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern, Bd. 13, Innsbruck, Universitätsverlag Wagner, 1989: 331-356.
- KUROIWA S., 1970: 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, Pudoc. Wageningen 1970: 78-89.
- LARCHER W., 1984: Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage. - 4th ed. Stuttgart, Ulmer, 1984.
- LEMEUR R., 1973: 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.
- MONSI M., SAEKI T., 1953: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. - Jap. J. Bot. 14: 22-52.
- MOROZOV V.L., BELAJA G.A., 1988: Ekologija dalnevostocnogo krupitnotravja. - Nauka, Moskva 1988.
- PÜMPEL B., 1977: Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. - In: CERNUSCA, A., (Hrsg.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. Österr. MaB-Programmes, Bd. 1, Innsbruck, Universitätsverlag Wagner, 1977: 83-102.
- REHDER H., 1976: Phytomasse- und Nährstoffverhältnisse einer alpinen Rasengesellschaft (*Caricetum firmae*). - In: MÜLLER, P. (ed.): Verh. Ges. f. Ökologie, Wien 1975, Junk-De Haag: 93-99.
- RIPLEY E.A., REDMANN R.E., 1976: Grassland. - In: MONTEITH, J. L. (ed.): Vegetation and the atmosphere 2, London, New York, San Francisco, Academic Press 1976. 349-398.
- ROSS J., 1975: Radiative transfer in plant communities. - In: MONTEITH, J. L. (ed.): Vegetation and the Atmosphere 1, London, New York, San Francisco, Academic Press 1975: 13-56.
- ROSS J., 1981: The radiation regime and architecture of plant stands. - The Hague-Boston-London, Dr. W. Junk Publishers 1981.
- RYCHNOVSKA M., GLOSER J., PETRIK B., 1972: Vertical structure of four inundated meadow stands. Czechosl. IBP-Rep. (PT-PP), 2: 25-32.
- SCHMIDT L., 1977: Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. - Oecol. Plant. 12: 195-213.
- SIEGWOLF R., CERNUSCA A., 1984: CO₂-Gaswechsel von *Rhododendron ferrugineum* L. an der alpinen Waldgrenze. - Verh. Ges. Ökol. 12: 195-213.
- TAPPEINER U., 1985: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt einer naturnahen Almweide und einer begrünten Schipistenplanierung im Gasteiner Tal (Hohe Tauern). - Diss. Universität Innsbruck, 1985.
- TAPPEINER U., CERNUSCA A., 1989: Canopy Structure and Light Climate of Different Alpin Plant Communities: Analysis by Means of a Model. - Theor. Appl. Climatol. 40: 81-92.
- UHERČÍKOVÁ E., ELIÁŠ P., 1987: Standing crop, dominance, and species diversity of tall-herb communities in the Male Karpaty Mts., western Slovakia. - Ecology (CSSR), 6 (2): 147-165
- WARREN WILSON J., 1967: Stand structure and light penetration. III. Sunlit foliage area. - J. Appl. Ecol. 4: 159-165.

ADRESSE

Dr. Ulrike Tappeiner
 Univ.-Prof. Dr. Alexander Cernusca
 Institut für Botanik der Universität Innsbruck
 Sternwartestr. 15
 A-6020 Innsbruck
 ÖSTERREICH

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [19_2_1990](#)

Autor(en)/Author(s): Tappeiner Ulrike, Cernusca Alexander

Artikel/Article: [Charakterisierung subalpiner Pflanzenbestände im Zentralkaukasus anhand von Bestandesstruktur und Strahlungsabsorption 768-778](#)