Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrucken 1973.

ZUR ÜBERFLUTUNGSTOLERANZ BEI BÄUMEN

G. VESTER

Abstract

The object of this study has been to carry out some basic investigations necessary in the quest for a metabolic test of flooding-tolerance that can be used with tree seedlings. There are immense practical advantages to be gained by being able to determine at an early stage whether or not mature trees of any species or provenances will be resistant to the usually detrimental effects of flooding. The relative flooding-tolerance of tree seedlings was ascertained by observing the differing morphological behaviour during an experimental flooding period. Clear differences were observed between flood-tolerant and non-tolerant species as regards the total $C^{14}O_2$-fixation of the roots, and the relative labelling of certain metabolites.

Die Industrialisierung Westeuropas hat einen Aufschwung der Forstwirtschaft und Nutzholzproduktion mit sich gebracht. In Mitteleuropa sind die Bedingungen für den Waldwuchs zwar meist ideal, jedoch durch die hohe Bevölkerungsdichte erscheint hier vielfach die Nutzholzproduktion als unökonomisch (BARTHELMESS, 1972). Daher wird sich wohl in Zukunft die Nutzholzproduktion immer mehr auf Nordeuropa mit einem noch geringeren Bevölkerungsdruck beschränken. Im Osten Nordeuropas ist die natürliche Waldvegetation in vielen Gebieten nie zerstört worden. Aber im Westen Nordeuropas haben eine grosse ländliche Bevölkerung, sowie Schafzucht zu einer Abforstung weiter Gebiete geführt, was die Ausbildung von Deckenmooren fördert.

Für die Forstleute dieser kühlen und feuchten Klimate, wie Grossbritanien, ist der Schaden durch staunassen Boden immer noch eines der schwierigsten Probleme. Hier erwies es sich vielfach als notwendig bei der Planung einer Neuaufforstung überflutungstolerante Arten und Provenienzen auszuwählen, deren Wurzeln befähigt sind im überfluteten Boden zu überleben. Der einzige Test, um die Verankerungskraft und damit die Überflutungstoleranz der Wurzeln zu überprüfen, von dem bisher berichtet wurde, ahmt die Stressbedingungen nach und misst jene Kraft, die erforderlich ist, um einen ausgewachsenen Baum zu entwurzeln (FRASER & GARDINER, 1967). Diese Methode ist jedoch nicht nur sehr zeitraubend, sondern auch kostspielig und destruktiv. Wäre es daher nicht wirtschaftlicher, wenn man ein billigeres Testverfahren auffinden könnte, wie z.B. durch die Verwendung von Baumsämlingen? Bevor man jedoch der relativen Überflutungstoleranz von Sämlingen irgendeine Bedeutung zumessen kann, muss man feststellen, wie empfindlich Bäume im Jugendstadium gegenüber Staunässe sind. Hierzu wurden kleine und grosse 1–2 jährige Sämlinge, sowie 3–4 Jahre alte Bäumchen verschiedener Arten, wie z.B. *Larix europea, Picea sitchensis, Pinus sylvestris* und *Pinus contorta* verwendet. Die Pflanzen wurden bis zum Topfrand mit destilliertem Wasser oder Hoaglandsnährlösung (THOMAS *et al.*, 1956) überflutet und es wurde das Sprosshöhenwachstum während einer experimentellen Überflutungsperiode und einer daran anschliessenden Erholungsperiode durch Senken des Wasserspiegels gemessen. Man stellte fest, dass das Wachstum unter überfluteten Bedingungen in den grössten Bäumen, dort, wo die photosynthetisierende Blätterkrone von den Wurzeln durch einen ausgeprägten Stamm getrennt, stärker reduziert wird (VESTER & CRAWFORD, 1974).

Da also das Sämlingsstadium bei Bäumen nicht hyposensitive gegenüber Staunässe zu sein scheint, wurden für die weiteren Versuche, d.h. für die Vergleiche der verschiedenen Arten und Provenienzen nur 1–2 Jahre alte Sämlinge verwendet. Die Sämlinge wurden aus Samen in einer Mischung aus Torf und Sand (Volumenverhältnis 1:1) gezogen und bei 16 Stunden Langtag und einer Mindesttemperatur von 20°C im Gewächshaus kultiviert. Die verschiedenen Arten und Provenienzen stammten nicht nur von feuchten oder trockenen, nährstoffreichen oder -armen Standorten, sondern auch aus verschiedenen Teilen der Erde, d.h. aus den USA, Schottland und der Tschechoslowakei (VESTER, 1972).

Zunächst wurde nun das Sprosshöhenwachstum in jenen Pflanzen gemessen, welche wie oben beschrieben mit destilliertem Wasser oder Hoaglandsnährlösung überflutet worden waren und auch bei den unüberfluteten Kontrollpflanzen. Beobachtete man die Sprosshöhenzuwachsraten während eines ersten vier monatigen Überflutens, so konnte man keinen Unterschied zwischen überflutungstoleranten und untoleranten Sämlingen feststellen. Wurde jedoch das Wachstum der Sämlinge weiterhin beobachtet, wenn der Wasserspiegel durch Entleeren der Behälter für ein Monat gesenkt wurde, so offenbarte sich eine klare Zweiteilung der verschiedenen Sämlinge bezüglich ihrer Überflutungstoleranz. D.h. bei einigen Arten normalisierten sich die Wachstumraten wieder, während sich bei anderen Arten die Wachstumsraten nicht wieder erholten. Das Überleben von Pflanzen bei umweltbedingtem Stress ist wohl der elementarste Test auf biologische Empfindlichkeit. Daher wurden die Pflanzen nach einer einmonatigen Erholungsperiode erneut überflutet. Das Testen von Baumsämlingen auf Überleben nach verlängerten Überflugungsperioden ergibt jedoch keine gute Unterscheidung zwischen überflutungstoleranten und untoleranten Arten und Provenienzen. Obgleich das Wachstum durch verlängertes Überfluten aufhört, überleben doch viele Arten 2 und mehr Jahre einer Überflutung mit destilliertem Wasser. Daher wurde lediglich das Absterben der Endknospen von Bäumen notiert, nachdem sie für 18 Monate überflutet gewesen waren. Hierbei besteht nun jedoch allgemeine Übereinstimmung mit den Wachstumsergebnissen, d.h. die niedrigste Sterblichkeitsrate wurde in den überflutungstoleranten Arten gefunden. Während dieser Wachstumsteste wurde weiterhin beobachtet, dass die Endknopse der Sämlinge nie ohne Unterbrechung wächst. Es wurde festgestellt, dass der Beginn eines Ruhezustandes im Sprosswachstum unterschiedlich für die verschiedenen Arten ist. Überfluten mit Nährlösung scheint die anfängliche Wachstumsperiode nur in den überflutungstoleranten Arten zu verlängern, während bei den untoleranten Arten ein vorzeitiger Ruhezustand des Sprosswachstums herbeigeführt wurde. Da man annimmt, dass die Bildung von Adventivwurzeln nahe der Erdoberfläche in engem Zusammenhang mit der Überflutungstoleranz steht (GILL, 1970), wurde auch bei dieser Studie mit Bäumen hierauf geachtet. Man fand nach sieben-monatigen Überfluten mit Hoaglandsnährlösung bzw. destilliertem Wasser, dass die Sämlinge der überflutungsuntoleranten Arten nicht so häufig neue Wurzeln an der Bodenoberflache bildeten, wie jene der toleranten Arten.

Tabelle 1 zeigt die Ergebnisse einiger der eben beschriebenen Experiemente (VESTER, 1972). In den Spalten 1, 2, 3 und 5 sind die Messergebnisse als Quotient der überfluteten durch unüberfluteten Pflanzen angegeben. Lässt man für den Vergleich der verschiedenen Arten das Wachstum während der 1. Überflutungsperiode aus, so findet man für die Ergebnisse in den Spalten 2–5 eine recht gute allgemeine Übereinstimmung. Man sieht, dass bei einigen Arten das Wachstum während der soge-

Die Wirkung des Überflutens mit Hoaglandsnährlösung und destilliertem Wasser auf das Sproßhöhenwachstum, die Sterblichkeit von Sämlingen, das Einsetzen eines Ruhezustandes der Sproßendknospen und die Bildung von Adventivwurzeln bei Baumsämlingen.

Arten	Verhältnis von Sproßhöhenwachstum in mm/cm der ursprünglichen Höhe / 10 Tagen in überfluteten Bäumen /Kontrollen						Anzahl der toten Endknospen in einer Gruppe von 4 Bäumen nach 18 M.Überfluten		Wachstum in Monaten vor Beginn des Ruhezust. der Endknospen Überfl/Kontr.		Anzahl der Bäume einer Gruppe von 4, die nach 7 Monaten Überfl. Adventivwurzeln bildeten	
	Während des 1.Überflutens von 4 Monaten		Während der einmonat.Erholungsp.		Während des 2.Überflutens von 2 Monaten							
	$H.N.L._1$	a.d.	$H.N.L._2$	a.d.	$H.N.L._3$	a.d.	$H.N.L._4$	a.d.	$H.N.L._5$	a.d.	$H.N.L._6$	a.d.
Pinus contorta	0,37	0,51	0,99	0,43	0,57	0,83	1	0	1,56	1,78	1	4
Larix laricina	0,38	0,25	1,37	0,14	3,26	0,24	0	0	1,75	0,88	4	4
Picea mariana (67063)	0,28	0,25	0,18	0,61	0,44	0,17	2	1	0,78	0,56	1	0
Picea mariana (5088)	0,32	0,09	0,02	0,02	0,04	0,21	2	0	0,57	0,71	0	1
Picea sitchensis	0,46	0,29	0,09	0,11	0,05	0,18	4	0	0,63	0,63	0	4
Larix europea	0,58	0,42	0,35	0	0,21	0,11	3	1	0,75	0,63	2	1
Pinus sylvestris	0,82	0,79	0	0	0,33	0,13	4	0	0,36	0,29	0	2

nannten Erholungsperiode wieder neu einsetzt. Andere Arten scheinen jedoch einen Dauerschaden erlitten zu haben. Die gleichen Arten, welche sich bei diesem ersten Test als überflutungstoleranter erwiesen, als die anderen Arten, zeigen auch während einem erneuten Überfluten besseres Wachstum, eine geringere Anzahl von toten Endknospen, eine verlängerte Wachstumsperiode durch Uberfluten, sowie eine bessere Fähigkeit Adventivwurzeln zu bilden. Das Aufstellen einer Rangordnung für jede einzelne, dieser eben beschriebenen Messreihen und die Addition der Rangordnungszahlen einer jeden Art bei den verschiedenen Testen ermöglicht es nun, eine Klassifikation der relativen Überflutungstoleranz der verschiedenen Arten aufzustellen. Unter Verwendung dieser Rangordnung der relativen Überflutungstoleranz der verschiedenen Arten, ist es nun auch möglich physiologische Untersuchungen mit Sämlingen als Testmöglichkeiten auf Überflutungstoleranz vorzuschlagen. Die Synthese der organischen Säuren spielt eine wichtige Rolle für die Abführung von Wasserstoffatomen unter anaeroben Bedingungen (KREBS 1972). Zur Bildung von organischen Säuren unter diesen Bedingungen ist eine fortlaufende CO_2-Fixierung der Wurzeln wesentlich. Daher wurden Wurzeln der verschiedenen Arten für eine Stunde in Warburggefässen mit radioaktiven CO_2 inkubiert. Im Falle der Fixierung unter N_2 wurden die Gefässe vorher 10 Minuten lang mit N_2 gespült. Wird nun der Grad der CO_2-Fixierung unter N_2 mit jener unter Luft verglichen, dann ist zu sehen, dass es die überflutungstoleranten Arten sind, welche die ausgeprägteste Fähigkeit haben, diesen Vorgang unverändert unter anaeroben Bedingungen fortzusetzen. In Tabelle 2 sind diese Messergebnisse als Quotient Stickstoff durch Luft angegeben, wobei die einzelnen Arten mit abnehmender Überflutungstoleranz von oben nach unten angeordnet sind. Bei diesen Versuchen wurde keine Vorbehandlung durch Überfluten zur Anpassung an anaerobe Bedingungen ausgeführt. Dies ist also eine Möglichkeit, die Überflutungstoleranz zu testen, ohne die Bäume jemals zu überfluten. Weiter wurde gefunden, dass dies auch für die Markierung der Äpfel-, und Glutaminsäure gilt, sowie auch für die Summe der markierten Aminosäuren, vorausgesetzt, dass die Radioaktivität all dieser Fraktionen auf den Gesamtextrakt bezogen betrachtet wird (Tabelle 2). D.h. je untoleranter eine Pflanzenart ist, umso mehr

Die Wirkung von Sauerstoffmangel auf den Einbau von $C^{14}O_2$ in Wurzeln von Baumsämlingen

Arten	Verhältnis der Radioaktivität nach einer einstündigen Fixierung unter Stickstoff/Luft			
	Gesamtfixierung	Gesamtamino-säurenfraktion	Äpfelsäure	Glutaminsäure
Pinus contorta	0,99	0,66	1,05	0,65
Larix laricina	0,82	0,84	0,76	0,70
Picea mariana 67063	0,71	0,33	0,60	0,47
Picea mariana (5088)	0,55	0,41	0,69	0,16
Picea sitchensis	0,54	0,26	0,61	0,15
Pinus sylvestris	0,48	0,29	0,50	0,11
Larix europea	0,40	0,21	0,45	0,26

wird der Einbau von radioaktivem Kohlenstoff bzw. die Markierung dieser Verbindungen und des Aminosäurenpools durch anaerobe Bedingungen gehemmt.

Vergleich der Ergebnisse der Wachstumsteste mit denen der stoffwechselphysiologischen Teste bei Baumsämlingen verschiedener Arten mittels Addition ihrer Rangzahlen bei den verschiedenen Testen.
(Der Kendalls Rangkorrelationskoeffizient beträgt hierbei 0,9512 und ist signifikant auf dem 0,3-Prozent-Niveau.)

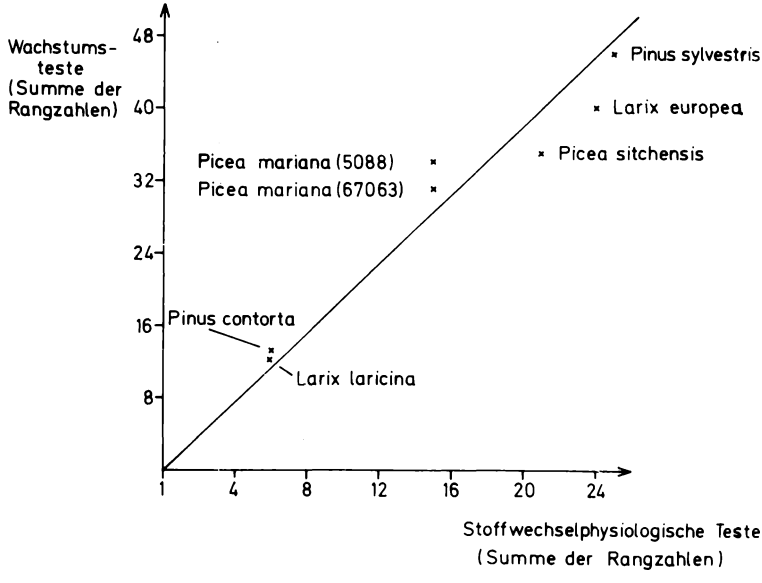

Abbildung 1 demonstriert, wie gut die Übereinstimmung zwischen diesen stoffwechselphysiologischen Untersuchungen und den Wachstumstesten ist. Der Kendallsrangkorrelationskoeffizient für die Summe der Rangordnungsnummern beträgt hierbei

0,9512 und ist signifikant auf dem 0,3 Prozent-Niveau. Da im Laufe der Wachstumsteste stets festgestellt wurde, dass die überflutungstoleranten Arten am besten in Hoaglandsnährlösung wuchsen und da bekannt ist, dass die Nitrataufnahme und Aminosäurensynthese zur Minderung des Stresses durch Sauerstoffmangel in schlecht durchlüfteten Böden wichtig ist (GARCIA-NOVO & CRAWFORD 1973), war es von Interesse, die Wirkung einer guten Nährsalzversorgung auf den $C^{14}O_2$-Einbau in die verschiedenen Stoffwechselpools der Wurzeln zu vergleichen.

Die Wirkung einer guten Nährsalzversorgung auf den $C^{14}O_2$-Einbau in verschiedene Stoffwechselpools der Baumsämlingswurzeln mittels eines Vergleiches von Sämlingen, die vor den $C^{14}O_2$-Fixierungsexperimenten entweder für 6 Monate mit destilliertem Wasser oder mit Hoaglandsnährlösung überflutet gewesen waren.

Arten	Verhältnisse des C^{14}-Einbaues bei Bäumen, die mit Hoaglandsnährlösung zu Bäumen, die mit destilliertem Wasser überflutet waren.					
	Gasphase: Stickstoff					
	Gesamtaminosäurenfraktion	Asparaginsäure	Alanin	Gesamte Krebscyclusfraktion	Äpfelsäure	Fumarsäure
Pinus contorta	5,02	6,92	4,24	1,43	1,40	1,91
Larix laricina	3,28	2,33	4,07	1,63	1,19	2,78
Picea mariana 67063	1,34	1,04	0	0,75	0,59	0,22
Pinus sylvestris	0,35	0,43	0,43	0,23	0,20	0,28
Picea sitchensis	0,27	0,32	0,25	0,18	0,07	0,14
	Gasphase: Luft					
	Gesamtaminosäurenfraktion	Glutaminsäure	Gesamte Krebscyclusfraktion	Äpfelsäure	UMP	
Pinus contorta	4,18	4,17	1,43	1,36	2,13	
Larix laricina	1,57	1,48	1,29	1,45	4,69	
Picea mariana 67063	0,95	0,71	0,24	0,15	0,30	
Pinus sylvestris	1,32	0,77	0,46	0,44	0,75	
Picea sitchensis	0,21	0,21	0,15	0,05	0,21	

Tabelle 3 gibt die Einbaurate von $C^{14}O_2$ in mehrere Fraktionen der Wurzelextrakte an, nachdem das Wurzelsystem der Pflanzen mit Hoaglandsnährlösung oder destilliertem Wasser für längere Zeit überflutet gewesen war. Die Arten sind wieder mit abnehmender Überflutungstoleranz von oben nach unten angegeben. Es besteht also auch hier eine gute Beziehung zwischen der Überflutungstoleranz der Arten und dem Mass des Isotopeneinbaues in die angeführten Verbindungen oder Verbindungsgruppen. Dies scheint darauf zu deuten, dass nur die überflutungstoleranten Arten und Provenienzen dazu fähig sind, den erhöhten Nitratvorrat zu assimilieren.

Nun, der Gegenstand dieser Studie war es, weder die Ursachen der Überflutungsschädigung zu untersuchen, noch die Gründe aufzufinden, warum gewisse Baumarten und Provenienzen Überflutungen überleben können. Diskussionen über jedes dieser Themen wurden erst kürzlich veröffentlicht und zwar von GILL (1970) und CRAWFORD (1972). Diese gegenwärtigen Untersuchungen beschränken sich darauf zu bestimmen, was für Testverfahren können ohne Zögern bei Baumsämlingen verwendet werden, um zuverlässige Voraussagen über deren Überflutungstoleranz machen zu können. Will man eine Methode für das schnelle, routinemässige Testen auf Überflutungstoleranz mit Baumsämlingen also nun empfehlen, so kann man, wie Sie gesehen haben, aus einer Vielzahl von Testen auswählen. Bevorzugt man Wachstumsteste, da eine Laboreinrichtung fehlt, so wird der informativste Test sein, das Wachstum während einer Erholungsperiode und als Bestättigung zusätzlich das Wachstum während einer erneuten Überflutungsperiode zu messen. Diese Wachs-

tumsmessungen sind viel langsamer als die stoffwechselphysiologischen Teste, jedoch benötigt man hierfür nur Monate im Gegensatz zu 20 Jahren, welche für die "Baumentwurzelungsversuche", die eingangs beschrieben wurden, notwendig wären. Die Verwendung der Isotopenmethoden jedoch macht es möglich innerhalb einiger Stunden die relative Überflutungstoleranz mehrer Baumarten zu bestimmen. Zudem erlaubt sie eine grosse Beweglichkeit und Automation im Testen der Proben. Nach der Inkubation des Gewebes kann dieses abgetötet und für die anschliessenden Untersuchungen eingefroren werden. Ausserdem ist die aufwendige Arbeit, welche mit dem Auftrennen der Fixierungsprodukte verbunden ist, nicht erforderlich, da schon eine Bestimmung des äthanolischen Extraktes ausreicht.

LITERATUR

BARTHELMESS, A. (1972): Wald-Umwelt des Menschen. Verl. Alber, Freiburg, München.

CRAWFORD, R.M.M. (1972): Physiologische Ökologie: Ein Vergleich der Anpassung von Pflanzen und Tieren an sauerstoffarme Umgebung. *Flora* 161: 209–223.

FRASER, A.I. & GARDINER, J.B.H. (1967): Rooting and stability in sitka spruce. Forestry Commission Bul. 40 London.

GARCIA-NOVO, F. & CRAWFORD, R.M.M. (1973): Soil aeration, nitrate reduction and flooding tolerance in higher plants. *New Phytol.*, 72. (in press).

GILL, C.J. (1970): The flooding tolerance of woody species – a review. *Forestry Abstracts* 31: 671–688.

KREBS, H.A. (1972): The Pasteur effect and the relations between respiration and fermentation. In: Essays in Biochemistry. Eds. CAMPBELL, R.N. & DICKENS, F. London.

THOMAS, M.T., RANSON, S.L. & RICHARDSON, J.A. (1956): *Plant physiology.* (4th edit.) p. 236, London.

VESTER, G. (1972): Eine stoffwechselphysiologische Studie der Überflutungstoleranz bei Bäumen. Dissertation, München.

VESTER, G. & CRAWFORD, R.M.M. (1974): Wachstumsteste und stoffwechselphysiologische Untersuchungen zur Überflutungstoleranz bei Baumsämlingen. *Flora*, 162 (in Vorbereitung).

Danksagung

Diese Arbeit wurde durch ein N.E.R.C. Research Studentship ermöglicht. An dieser Stelle sei auch Herrn Dr. R.M.M. Crawford für seine grosszügige Unterstützung gedankt.

Anschrift des Verfassers:
Dr. G. VESTER, 44 Münster (Westfalen), Schlossgarten 3, Botanisches Institut.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 3_1974

Autor(en)/Author(s): Vester Gertrud

Artikel/Article: Zur Überflutungstoleranz bei Bäumen 251-256