Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 111 (2001)
Heft: 1

Artikel: Der Einfluss abiotischer Faktoren auf die Morphologie der Grünerle
Autor: Wettstein, Sacha
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-73898

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bot. Helv. 111 (2001): 31–44
0253-1453/01/010031-14 $ 1.50+0.20/0
© Birkhäuser Verlag, Basel, 2001

Botanica Helvetica

Der Einfluß abiotischer Faktoren auf die Morphologie der Grünerle

Sacha Wettstein
Bühlstraße 16, CH-3012 Bern

Manuskript angenommen am 20. Februar 2001

Abstract

Wettstein S. 2001. The influence of abiotic factors to the morphology of *alnus viridis*. Bot. Helv. 111: 31–44.

In the Alps green alder (*Alnus viridis* (Chaix) DC) form extensive uniform stands and is therefore an excellent object for morphological studies. The morphology of individual plants and the structure of entire stands have been studied in different regions of the Swiss Alps at various elevations. With the aid of a geographical information system the field data have been compared with digital maps of important ecological parameters. Morphological characters correlate strongly with abiotic parameters: green alder at high elevations has thinner and shorter stems with more densly arranged annual rings and smaller leaves than at low elevations, reflecting the more unfavourable growth conditions. Mean summer temperatures proved to be of great significance. The arrangement of the stems within a stand shows conspicuous differences which seem to be correlated with the topography and disturbance by grazers. Green alder stands on the southern slope of the alps differ significantly in size from all other regions investigated and these differences cannot be explained by abiotic parameters but support the suggestion of a different taxon, described as *Alnus brembana* Rota, a small growing form of Alnus viridis confined to the Southern Alps, interbreeding with *Alnus viridis* s. str.

Key words: Alnus viridis, Alpen, Morphologie, Bestandesstruktur, abiotische Faktoren.

Einleitung

Das Wachstum der Pflanzen wird in vielfältiger Weise durch das Klima beeinflußt. Jeder Lebensprozeß ist auf bestimmte Temperaturgrenzen eingestellt, nach deren Überschreitung die Leistung abfällt (Larcher, 1994). An verholzten Pflanzen manifestieren sich die Klimabedingungen unter anderem im jährlichen Zuwachs. Untersuchungen von Tranquillini (1979) zeigen, daß bei *Picea abies* (L.) Karsten die Wuchsgeschwindigkeit in Höhe und Durchmesser mit zunehmender Meereshöhe abnimmt. Neben der Temperatur hat auch die Strahlung einen wichtigen Einfluß auf das Wachstum und die Entwicklung der Pflanzen. Zahlreiche Gewebedifferenzierungen und Gestaltausprägungen werden über das Phytochromsystem gesteuert (Larcher, 1994). Die Wirkung der Strahlung auf die Entwicklung und Form der Blätter von alpinen Pflanzenarten wurde von Caldwell (1968) eingehend untersucht. Er wies bei Abschirmung gegen die UV-Strahlung des Sonnenlichtes eine Stimulation des Längen-

wachstums der Blätter nach. Sippen mit weitem Verbreitungsgebiet bestehen oft aus standörtlich besonders angepaßten Ökotypen (Strassburger, 1991). Sie weisen als Anpassung an die unterschiedlichen Habitate physiologische und morphologische Unterschiede auf. Diese gründen entweder auf genetische Unterschiede, auf phenotypische Plastizität oder auf eine Kombination der beiden Faktoren, wie bei *Metrosideros polymorpha* Gaud., einer dominanten, vielgestaltigen Baumart auf Hawaii nachgewiesen wurde (Cordell et al., 1998).

Für das Studium von morphologischen Variationen eignen sich Grünerlen (*A. viridis* (Chaix) DC) gut, da sie in den Alpen durch starkes vegetatives Wachstum sehr ausgedehnte, vom Menschen weitgehend unbeeinflußte Reinbestände ausbilden. Häufig erstrecken sich die Populationen über einen großen Höhenbereich, in dem sich Klimafaktoren wie Temperatur, Niederschlag und Strahlung graduell ändern. Grünerlengebüsche sind in klimatisch unterschiedlichen Regionen der Alpen verbreitet. Voraussetzung für das Gedeihen der Grünerle ist eine gleichmäßig hohe Wasserversorgung, weshalb steile Nordhänge auf undurchlässigen Silikat- oder Tongesteinen bevorzugt werden (Richard, 1967, 1968, 1969).

In dieser Arbeit sollen morphologische und strukturelle Unterschiede von Grünerlenpopulationen aufgedeckt werden. Es wird untersucht, auf welchem räumlichen Maßstab die Unterschiede auftreten: innerhalb eines Bestandes, entlang eines Höhentransektes oder über klimatisch verschiedenen Regionen. Weiter sollen die morphologischen und strukturellen Merkmale mit abiotischen Faktoren verglichen werden, um Hinweise auf einen ursächlichen Zusammenhang der beiden Faktorengruppen zu gewinnen. Wie beeinflussen beispielsweise die Sommertemperaturen die Jahrringbreite der Grünerle? Eine weitere Frage drängt sich auf, wenn Populationen verschiedener Regionen untereinander verglichen werden: Kann der auffällige Kleinwuchs der Grünerlen im Tessin allein durch Klimafaktoren erklärt werden?

Methoden

Die Erhebungen des zweiten Landesforstinventars (WSL/BUWAL, 1999) liefern wertvolle Informationen über die räumliche Verbreitung der Baumarten in der Schweiz. Mittels der Daten wurden in klimatisch unterschiedlichen Teilen der Schweizer Alpen Gebiete ausgewählt, in denen Grünerlenge-

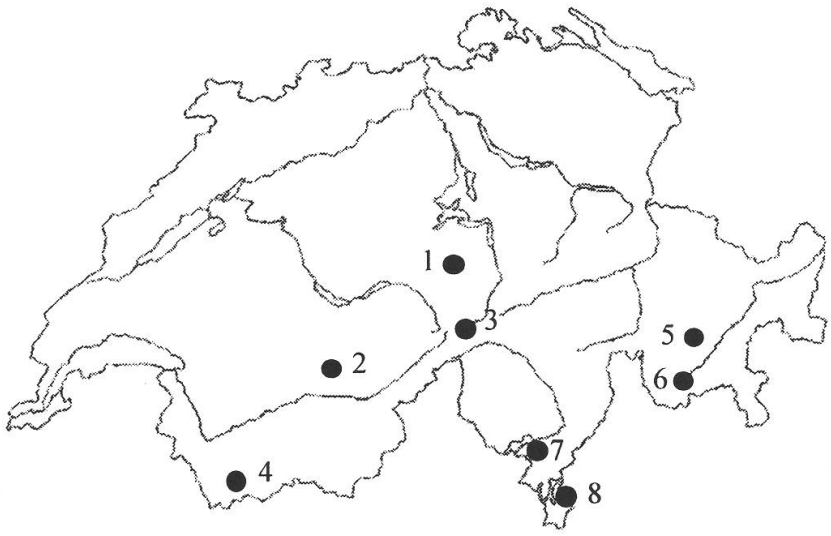

Abb. 2-1. Die Verteilung der acht Untersuchungsgebiete in den Schweizer Alpen: 1: Engelberg, 2: Lötschental, 3: Urseren, 4: Val Sorey, 5: Val Bever, 6: Maloja, 7: Monte Tamaro, 8: Monte Generoso.

Tab. 2-1. Klima und Geologie der acht Regionen im Überblick.

Region	Ökologische Gliederung der Regionen (Ozenda, 1988)	Höhenverbreitung der Aufnahmestellen (m ü. M.)	Geologische Gliederung	Jahresniederschlag (mm) aus GIS-Überlagerung	Julitemperatur in °C aus GIS-Überlagerung
Engelberg	Nördliche Randalpen	1480–1740	Kalk	1480–1800	10,7–12,1
Lötschental	Westliche Inneralpen	1700–2150	Gneis	1500–1700	9,6–12,1
Urseren	Zwischenalpen	1560–2100	Gneis/Schiefer	1600–1800	9,0–12,0
Val Sorey	Westliche Inneralpen	1700–2200	Gneis	1300–1500	9,5–12,2
Val Bever	Östliche Inneralpen	2000–2200	Granit	1230–1270	8,7–10,0
Maloja	Östliche Inneralpen	1800–2000	Schiefer	1070–1100	10,5–11,7
Monte Tamaro	Südliche Randalpen	1500–1900	Gneis/Schiefer	2040–2100	12,5–14,1
Monte Generoso	Südliche Randalpen	1360–1600	Dolomit	1780–1820	14,3–15,6

büsche häufig vorkommen (Abb. 2-1). Die Auswahl deckt nach der ökologischen Gliederung der Alpen von Ozenda (1988: Abb. 1.31) fünf verschiedene Zonen ab (Tab. 2-1).

In jedem der acht Untersuchungsgebiete wurde ein möglichst ausgedehnter, homogener Bestand ausgewählt und ein Transekt senkrecht zum Hang so angelegt, daß eine maximale Höhenerstreckung abgedeckt war. Wo Grünerlengebüsche sowohl an Schatten- als auch an Sonnenhängen ausgedehnte Bestände bildeten, wurde an beiden Expositionen je ein Transekt angelegt (so am Monte Tamaro und in Urseren). Die Aufnahmestellen für die Erfassung der Parameter wurden entlang der Transekte im Abstand von hundert Höhenmetern festgelegt. Ein Höhenmesser erlaubte dabei ein von subjektiven Kriterien unbeeinflußtes Festlegen der Aufnahmestellen.

Insgesamt wurden 41 Aufnahmestellen aufgesucht, bei denen im Idealfall an je fünf Büschen alle nachstehenden Parameter erhoben wurden. Aus zeitlichen und witterungsbedingten Gründen waren es allerdings an einzelnen Aufnahmestellen nur drei oder vier Büsche und bei einigen Büschen wurden aus denselben Gründen nicht alle Parameter erhoben. Aus diesem Grund stehen für die Berechnungen zum Teil unterschiedliche Stichprobengrößen zur Verfügung.

Folgende Parameter wurden erfaßt:

- Wuchshöhe (H): Lotrechte Distanz des äußersten Zweiges zum Boden (Abb. 2-2)
- Stammlänge (L) vom Abheben vom Boden bis zum äußersten Zweig (Abb. 2-2)
- Horizontale Distanz (D) zwischen Stammbasis und -ende (Abb. 2-2)

Daraus werden berechnet:

- Sehne $\left(S = \sqrt{H^2 + D^2}\right)$: direkte Verbindung („Luftlinie") von Stammanfang bis -ende (Abb. 2-2)
- Stammkrümmung (L/S): Das Verhältnis zwischen Stammlänge und Sehne. Einzelne negative Werte aus fehlerhaften Messungen werden auf 1 korrigiert
- Stammneigungswinkel (arcos (H/D))
- Blattlänge und -breite an sieben Blättern eines zufällig gewählten Zweiges
- Anzahl und Durchmesser aller Stämme über 10 mm Durchmesser

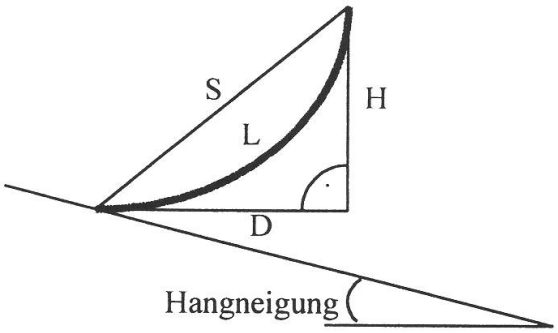

Abb. 2-2. Schematische Darstellung der Erfassung von Wuchshöhe (H), Stammlänge (L), Sehne (S) und Horizontale Distanz (D) bei Grünerlen.

- Buschfläche: Fläche des kleinsten Rechtecks 50 cm über der Bodenoberfläche (parallel zu dieser), das alle Stämme des Buschs (> 10 mm Durchmesser) umschließt
- Mittlere Distanz zu den vier nächsten Büschen (von Stammbasis zu Stammbasis)

Daraus werden berechnet:

- Stammdichte = Anzahl Stämme/Buschfläche
- Klumpung = Anzahl Stämme * mittlere Distanz/Buschfläche: eine starke Klumpung der Stämme tritt dann auf, wenn die Stämme an einem Busch zahlreich sind, und wenn die Büsche räumlich voneinander deutlich getrennt sind. Einzelbüsche innerhalb des Bestandes sind dann gut erkennnbar.

An jeder Aufnahmestelle wurden ein bis zwei Holzscheiben zur Altersbestimmung abgetrennt Total 76). Zusätzlich wurden 25 bereits vorhandene Holzproben aus dem Schächental (Nordhang, ca. 1600 m ü. M.) für die Auswertungen der Alter-Durchmesser-Beziehungen verwendet.

Folgende Parameter wurden erhoben:

- Anzahl Jahrringe
- Mittlerer Durchmesser: Mittelwert des größten und kleinsten Durchmesser der getrockneten Holzscheibe
- Distanz zwischen der Mitte der Holzscheibe und dem 15. Jahrring
- Distanz zwischen dem 15. und 30. Jahrring
- Distanz zwischen dem von außen gezählt 15. und dem äußersten Jahrring

Daraus wird berechnet:

- Mittlere Jahrringbreite = 0,5 * (Anzahl Jahrringe / mittlerer Durchmesser)

Folgende abiotische Faktoren wurden im Feld und aus der Landeskarte (1:25000) bestimmt: Meereshöhe (m ü. M.), Hangneigung (Schätzwert in 5-Grad-Abstufung), Exposition (als Abweichung von Norden in fünf Klassen).

Für die Ermittlung der Klimawerte wurden mittels des Geographischen Informationssystem (GIS) Arc/Info die Koordinaten der Aufnahmestellen mit digitalen bioklimatischen Karten überlagert (Zimmermann, 1996). So erhalten die Aufnahmestellen Klimawerte, die nicht aus einer direkten Messung stammen, sondern aus den ihnen umgebenden Isolinien interpoliert werden. Folgende Klimakarten wurden überlagert: Jahres- und Juliniederschlag (mm), Niederschlagstage von Juni bis August (Tage), Julistrahlung (10*2 Kjoule/m^2), Julibewölkung (Mittlere Bewölkung im Juli in Promille), Wasserbilanz im Juli (aus Niederschlag und potentieller Evapotranspiration in mm), Frosttage im Sommer (Tage), Kontinentalität (abgeänderter Gamswinkel in Grad), Julitemperatur (Grad).

Anmerkungen zu den statistischen Auswertungen:

Um Abhängigkeiten zwischen den erhobenen Parametern und äußeren Faktoren zu untersuchen, wurden multiple Regressionsanalysen durchgeführt. Zur Erklärung der Varianz von einzelnen Parametern wie beispielsweise der Stammlänge oder Jahrringbreite wurden die äußeren Faktoren als mögliche

Einflußgrößen betrachtet. In einem ersten Schritt wurde jeweils ein Regressionsmodell mit allen 11 abiotischen Faktoren als Variablen aufgestellt. Bei hoher Signifikanz des globalen F-Werts wurden nun Schritt für Schritt einzelne Variablen ausgeschlossen. Solange der globale F-Wert nicht stark sinkt, wird dieses Verfahren der Rückwärtselimination fortgesetzt und die eliminierten Variablen können als redundant betrachtet werden. Sobald der F-Wert stark abnimmt (deskriptive Entscheidung), wird gestoppt, und die verbleibenden Variablen werden als wichtige Faktoren für die Erklärung der Varianz des untersuchten Parameters interpretiert.

Für die Auswertungen der Stammlängen wurden aus den Meßwerten einer Aufnahmestelle für die Berechnungen jeweils nur der größte Wert verwendet. Die mittlere Anzahl Stämme pro Busch beträgt 10,7 ± 5,55. Da die Gebüsche auffallend homogen sind, kann angenommen werden, daß der längste Stamm von fünf untersuchten Büschen die maximal erreichbare Stammlänge der ganzen Population relativ gut repräsentiert. So werden kleinstandörtlich- und altersbedingte Variationen klein gehalten und die limitierende Wirkung äußerer Faktoren auf das Wachstum kommt besser zum Ausdruck. Um den Einfluß der mittleren Julitemperaturen auf die Stammlänge zu untersuchen, wurden die wenigen südexponierten Aufnahmestellen nicht berücksichtigt.

Zur Auswertung der Stammkrümmung wurden zusätzlich zu den Regressionsanalysen Mittelwertsdifferenzen von Klassen mittels t-Tests für unabhängige Stichproben statistisch getestet (Tab. 3-3). In einem ersten Test wurden steile Hänge und weniger steile Hänge untereinander verglichen, wobei für die Abgrenzung der Steilhänge die allgemein gebräuchlichen 30 Grad verwendet wurden. In einem geographischen Vergleich wurden Unterschiede zwischen Tessin und den andern Regionen getestet und als drittes wurden Nordhänge (NE-NW) und Südhänge (E-W) miteinander verglichen.

Für die Untersuchung regionaler Unterschiede der Grünerlengebüsche wurden die verschiedenen Regionen mittels Diskriminanzanalyse verglichen. Mit der Analyse kann herausgefunden werden, ob aufgrund der 13 untersuchten Gebüsch-Parameter eine Unterscheidung der Populationen der verschiedenen Regionen angebracht ist. Dazu wurden nach geographischer Verwandtschaft drei Gruppen festgelegt: Die zwei Regionen im Wallis (Val Sorey und Lötschental) wurden mit den zwei Regionen im Graubünden (Val Bever, Maloja) als West-Ost-Vergleich diskriminiert und die vier zusammen mit den zwei Regionen im Tessin (M. Tamaro, M. Generoso) als Nord-Süd-Vergleich.

Als Unterscheidungsmaß wurde die Standarddistanz verwendet. Sie schätzt die Distanz der mehrdimensionalen Mittelwerte.

Die statistischen Auswertungen erfolgten mit Excel 97 nach den Methoden von Flury & Riedwyl (1983).

Resultate

Einfluß der Temperatur auf die Stammlänge

Die längsten Stämme aller Aufnahmestellen (ausgenommen den südexponierten) sind 31 in der Zahl. Sie sind normalverteilt (4,15 m ± 1,47) mit Extremwerten von 1 m und 8 m.

Werden die Stammlängen in Abhängigkeit der Julitemperatur aufgezeichnet, so treten drei Gruppen zum Vorschein (Abb. 3-1): Die längsten Stämme des M. Tamaro heben sich stark, die des M. Generoso noch stärker von den übrigen 6 Gebieten ab, die sich am Alpennordhang, in den Zentral- und Westalpen sowie in Graubünden befinden. Bei gleicher Temperatur sind die längsten Stämme des M. Tamaro um 4–5 m, die des M. Generoso um 8–9 m kürzer als in den anderen Gebieten. Innerhalb der Gruppen bestehen auffällige lineare Abhängigkeiten zwischen Stammlänge und Julitemperatur. Die Stammlänge nimmt mit abnehmender Temperatur ab, was innerhalb eines Bestandes, der sich über einen weiten Höhengradienten erstreckt, sichtbar ist: Die Stämme der höchstgelegenen Individuen sind deutlich kürzer als diejenigen am Hangfuß.

Da die Extremwerte der längsten Stämme eine strenge lineare Beziehung zur Julitemperatur aufweisen, kann eine wachstumslimitierende Wirkung der Sommertemperatur auf die Stammlänge als plausibel betrachtet werden. Bei Kenntnis der Sommertemperaturen kann

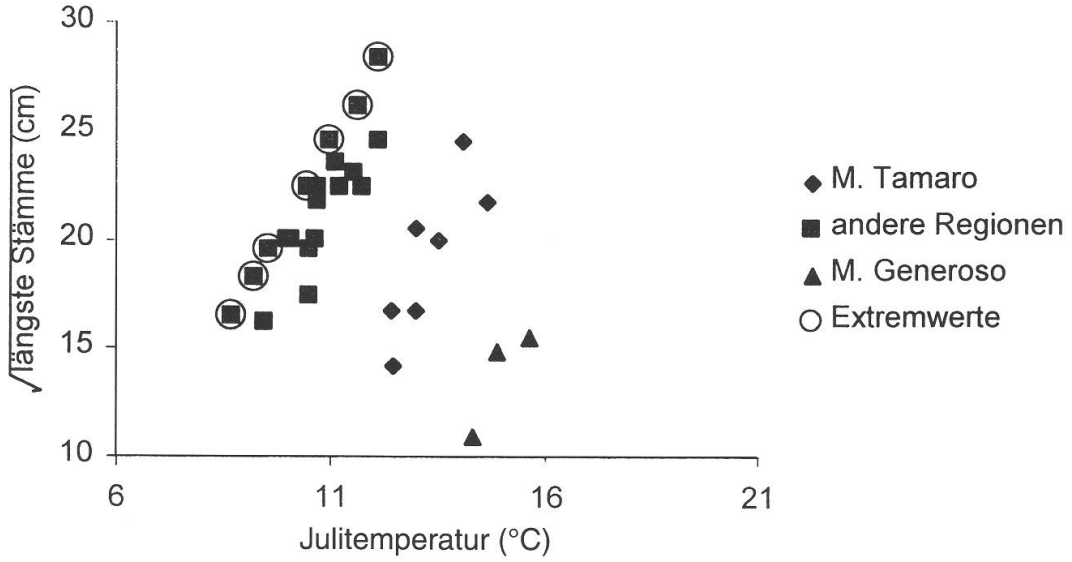

Abb. 3-1. Die längsten Stämme in Abhängigkeit der Julitemperatur.

Tab. 3-1. Die sieben Extremwerte der Stammlängen: Bei gleicher Meereshöhe aber höherer Julitemperatur werden die Stämme im Lötschental mehr als einen Meter länger als jene im kühleren Urseren.

Region	Julitemperatur (°C)	Höhe über Meer (m)	Stammlänge (cm)
Lötschental	12,12	1700	800
Lötschental	11,67	1780	680
Lötschental	11,00	1900	600
Lötschental	10,45	2000	500
Urseren	9,55	2000	380
Val Bever	9,25	2100	330
Val Bever	8,69	2200	270

also ungefähr abgeschätzt werden, welche Länge die Stämme maximal erreichen können. Zur Schätzung der möglichen Maximallänge wird aus den sieben Extremwerten (Tab. 3-1) mittels Regression eine lineare Gleichung aufgestellt. Die Linearität wird noch etwas verbessert durch eine einfache Variablentransformation, welche die Quadratwurzel aus der Stammlänge berechnet. Die Gleichung lautet:

$$\text{Maximal mögliche Stammlänge in cm} = (3.4 \times \text{Julitemperatur} - 13°)^2$$

Folgende Faustregel kommt dem linearen Zusammenhang innerhalb einer Region recht nahe: Eine Zunahme der Meereshöhe um 100 Meter bedeutet eine Abnahme der maximal möglichen Stammlänge um 1 Meter.

Weitere Faktoren beeinflußen die Stammlänge

Die durchschnittlichem Temperaturen im Sommer üben einen wichtigen Einfluß auf das Wachstum aus. Um die Wirkung anderer Klimafaktoren zu untersuchen, wurden multiple Regressionsanalysen durchgeführt. Diese ergeben, daß keiner der untersuchten abiotischen Faktoren die verminderte Stammlänge der Grünerlen im Tessin erklärt. Gründe für den Klein-

wuchs müssen anderswo gesucht werden (siehe weiter unten). Zur Erklärung der Varianz der Stämme der anderen Regionen wird ein Modell mit den drei Einflußgrößen Juliniederschlag, Wasserbilanz und Strahlung im Juli aufgestellt. Während die drei Faktoren einzeln mit der Stammlänge unkorreliert sind, erklären sie kombiniert 56 Prozent der Varianz. Durch multiple Korrelationsanalyse erhalten also neben der Julitemperatur, die einzeln am stärksten mit der Stammlänge korreliert ist ($R^2 = 0{,}43$), andere Klimafaktoren zusätzlich einen beachtlichen Erklärungswert.

Die Variabilität der Blattgröße

Die Größe der Blätter ist sehr variabel. Sie kann schon an einem Busch sehr unterschiedliche Dimensionen annehmen. Die Blattlänge reicht von 3,7 bis 8,3 cm mit einem Mittelwert von 6,0 ± 1,0 cm. Die Blattbreite liegt zwischen 2,9 und 6,8 cm mit einem Mittelwert von 5,0 ± 0,9 cm (Tab. 3-4). Das Verhältnis von Länge zu Breite ist ziemlich konstant, die Blattform zeigt keine auffälligen Unterschiede. Obwohl die Blattgröße bereits an einem Busch sehr variabel ist, fällt die Tendenz zu kleineren Blätter in hohen Lagen auf. Die positive Korrelation zwischen Blattlänge und Julitemperatur ist signifikant ($p < 0{,}001$; $R^2 = 0{,}5$; die Blattuntersuchungen im Tessin sind in dieser Analyse nicht einbezogen, sie werden weiter unten ausgewertet).

Die Variabilität der Jahrringbreite

Die mittlere Jahrringbreite der 101 untersuchten Holzproben ist normalverteilt und reicht von 0,3 mm bis 1,0 mm. Tendenziell nimmt sie mit zunehmendem Alter der Stämme leicht ab. An keinem Stamm konnte aber eine kontinuierliche Abnahme der Jahrringbreite von innen nach außen festgestellt werden. Die einzelnen Jahrringbreiten sind sehr variabel. Meist wechseln Gruppen dünner Jahrringe mit Gruppen dickerer Jahrringe ab. Besonders in hohen Lagen sind Jahrringbreiten unter 0,1 mm häufig. Die mittlere Jahrringbreite der ersten 15 Jahre unterscheidet sich nicht von der Jahrringbreite der nächsten 15 Jahre ($p > 0{,}05$). Auch der mittlere jährliche Zuwachs der letzten 15 Jahre bei über 60 jährigen Exemplaren unterscheidet sich nicht bedeutend vom Zuwachs der vorderen Jahre ($p > 0{,}05$). Bei alten Stämmen kann also bei den untersuchten Beständen kein vermindertes Wachstum nachgewiesen werden. Der Einfluß der Standortsbedingungen auf die Jahrringbreite übertrifft den Einfluß des Alters.

Zum Verhältnis Durchmesser – Alter

Bei Grünerlen, die an günstigen Standorten wachsen – also nicht in klimatischen Grenzbereichen – läßt sich aus dem Durchmesser der Stämme an der Stammbasis auf das ungefähre Alter schließen. Die Jahrringzählung läßt aufgrund des besonderen Stammverlaufs und der vegetativen Erneuerungsweise nur auf das Alter des jeweiligen Stammes schließen, jedoch nicht auf das Alter eines ganzen Busches. Stämme, die bei einer Julitemperatur von über 11 °C wachsen (im Lötschental bis auf eine Höhe von 1800 m ü. M.), weisen eine relativ strenge lineare Beziehung zwischen Durchmesser und Alter auf (Abb. 3-2). Drei Viertel der Varianz der Stammdurchmesser kann durch das Alter erklärt werden. Zwischen den verschiedenen Regionen werden keine Unterschiede festgestellt. Eine Regression, die 67 Holzproben aus allen Aufnahmestellen mit einer Temperatur von über 11 °C einbezieht, zeigt folgenden Zusammenhang:

$$\text{Alter} = 11{,}95 + 1{,}23 \times \text{Durchmesser} \qquad R^2 = 0{,}76$$

In höheren Lagen mit tiefen Sommertemperaturen und kürzerer Vegetationszeit ist der jährliche Zuwachs reduziert. Während beim Durchmesser von jüngeren Stämmen bis 30 Jah-

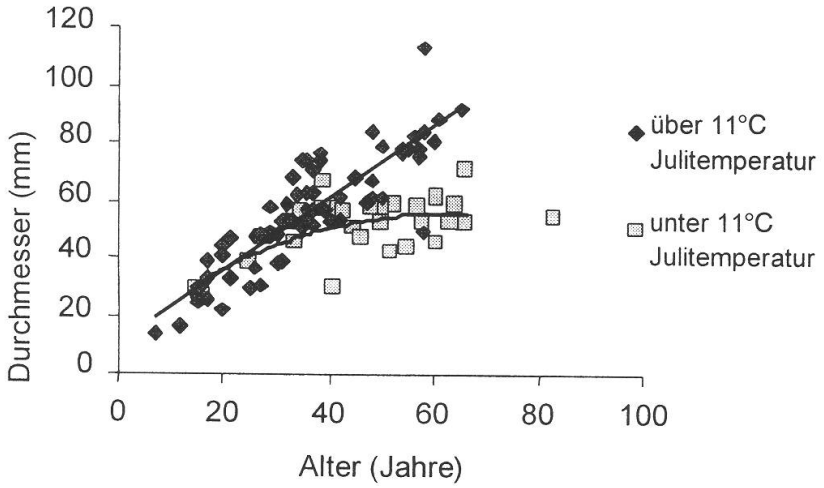

Abb. 3-2. Beziehung zwischen Alter und Durchmesser von 101 Holzproben getrennt nach Temperaturwerten.

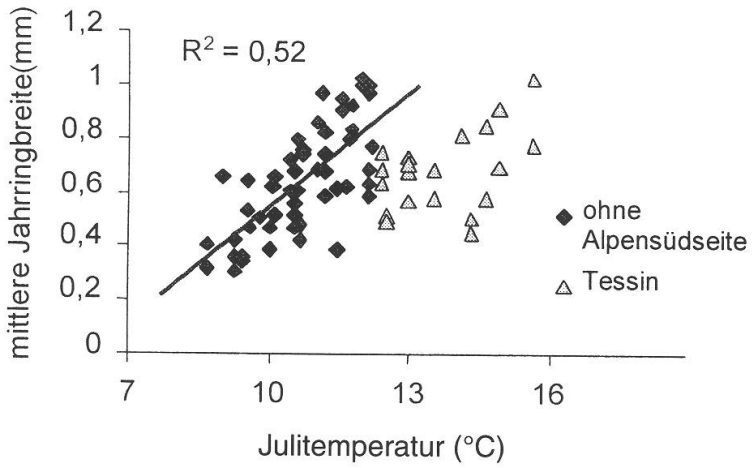

Abb. 3-3. Beziehung zwischen Julitemperatur und mittlerer Jahrringbreite von 76 Holzproben geographisch in zwei Gruppen getrennt.

ren noch kein Unterschied zu Stämmen in tieferen Lagen festgestellt werden kann, nimmt bei älteren Stämmen in den klimatischen Grenzbereichen mit zunehmendem Alter der Durchmesser weniger stark zu (Abb. 3-2). Der älteste Stamm wurde im Val Bever auf 2100 m ü. M. gefunden. Er erreichte ein Alter von 83 Jahren bei einem Durchmesser von nur 55 mm. Das begrenzte Wachstum zeigt sich auch im Zusammenhang zwischen der mittleren Jahrringbreite und der Julitemperatur (Abb. 3-3). Die Grünerlen im Tessin scheinen bezüglich Temperatur eine Sonderstellung einzunehmen. Schließt man sie von der Betrachtung aus, resultiert für die anderen Regionen eine lineare Beziehung mit $R^2 = 0{,}52$ ($p < 0{,}001$).

Der Einfluß abiotischer Faktoren auf die Jahrringbreite

Durch multiple Regression wird die Abhängigkeit der mittleren Jahrringbreite von abiotischen Faktoren (vgl. Methoden) untersucht. Niederschläge, Bewölkung, Wasserbilanz und Frostereignisse erweisen sich im Modell als redundante Faktoren. Die Julitemperatur übt den weitaus größten Einfluß aus. 52% der Varianz der Jahrringbreite kann alleine durch die Juli-

temperatur erklärt werden. Ergänzt man das Regressionsmodell mit den Faktoren Kontinentalität, Exposition und Julistrahlung, kann der Anteil an erklärbarer Varianz auf 63% gesteigert werden. Die drei Einflußgrößen alleine erweisen sich aber nicht als signifikant.

Durchmesser und räumliche Verteilung der Stämme

In allen Regionen sind die Stammdurchmesser der untersuchten Büsche normalverteilt. Die Mittelwerte im Tessin sind deutlich tiefer als in den anderen Regionen ($p < 0{,}001$) (Tab. 3-2). Auch die maximalen Werte sind verschieden: Im Lötschental messen die dicksten Stämme 140 mm, am Monte Generoso nur 56 mm. Die Südhänge unterscheiden sich durch kleinere mittlere Stammdurchmesser von den Nordhängen (M. Tamaro und Urseren). Abb. 3-4 zeigt dies für die beiden Talseiten in Urseren. In allen untersuchten Beständen sind Durchmesser verschiedener Größeklassen vertreten. Auch in den ältesten Beständen finden sich dünne Stämme (Durchmesser < 30 mm). Oft sind solche Adventivtriebe unter 20 mm dick und treten in großer Zahl auf.

Die Verteilung der als Genets (Schmid und Stöcklin, 1991) interpretierbaren Stämme innerhalb eines Gebüschs kann sehr unterschiedlich sein. In manchen Beständen treten die Stämme stark geklumpt auf, in anderen Beständen sind die Stämme räumlich gleichmäßig verteilt. Ein stark geklumptes Auftreten konnte vermehrt in älteren Beständen an wenig geneigten Hangfußlagen festgestellt werden, außerdem in Beständen, die besonders stark mit Tierpfaden durch-

Tab. 3-2. Durchmesser aller vermessenen Stämmen, unterteilt nach Regionen.

Region	Mittelwert (mm)	Standardabweichung (mm)	Größter Durchmesser (mm)	Stichprobenumfang
M. Tamaro, Nordhang	34,5	16,9	96	220
M. Tamaro, Südhang	25,8	8,5	50	75
Lötschental	50,2	20,2	140	240
Val Bever	42,8	19,7	90	113
Maloja	47,7	14,6	80	136
Urseren, Nordhang	42,9	12,6	97	169
Urseren, Südhang	36,0	10,9	69	215
Val Sorey	42,9	15,0	110	243
Engelberg	45,4	12,7	80	143
M. Generoso	22,9	8,8	56	135

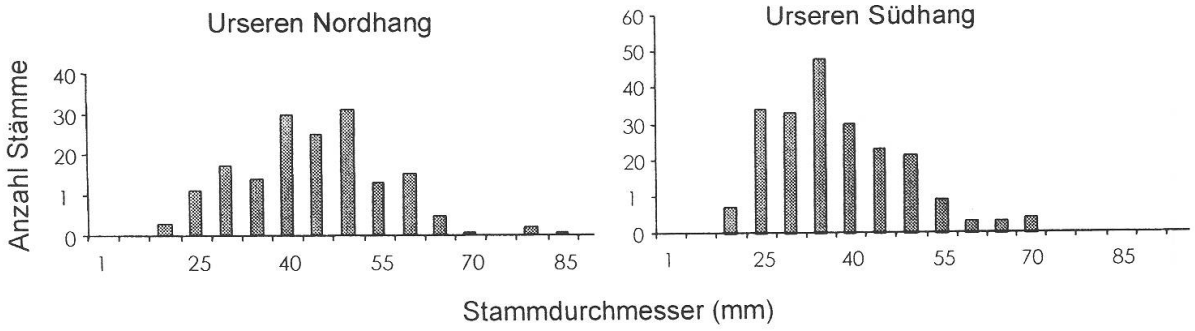

Abb. 3-4. Histogramme der Stammdurchmesser am Nordhang und am Südhang des Urserentals.

setzt sind. Hier stehen in relativ großen Abständen dichte Ansammlungen von bis zu 30 Stämmen. Im Gegensatz dazu sind die Stämme in ungestörten oder jüngeren Beständen in Steillage nicht zu Gruppen organisiert. Hier legen sich die unteren Stämme eines Buschs auf den Boden, wandern durch das Schneegleiten hangabwärts und richten sich weiter unten wieder auf. Nach Beobachtungen des Autors breiten sich die Büsche auf diese Weise bis über 10 Meter weit kegelförmig nach unten aus. Die am Boden liegenden Stammabschnitte bewurzeln sich, so daß der Stamm auch dann weiter wachsen kann, wenn er vom Mutterstock abgetrennt wird. Es entsteht ein auffällig gleichmäßiges Verteilungsmuster der Stämme.

Stammkrümmung

Die Stammkrümmung wurde an 153 Stämmen berechnet. Sie ist normalverteilt (Abb. 3-5), der Mittelwert beträgt 1,20 ± 0,17. Die Stammkrümmung an Steilhängen (über 30° Neigung) unterscheidet sich nicht von jener an flacheren Standorten (Tab. 3-3). Unabhängig von der Geländeform biegen sich die Stämme unter der Einwirkung der Schneelast und behalten die Krümmung nach der Ausaperung bei. Auch die untersuchten Klimafaktoren haben keinen signifikanten Einfluß auf die Stammkrümmung.

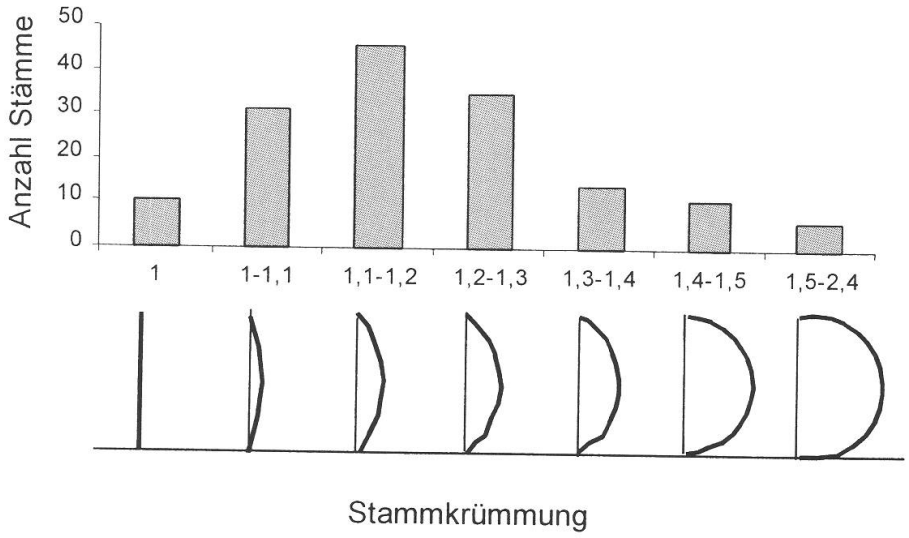

Abb. 3-5: Verteilung der Stämme bezüglich Stammkrümmung.

Tab. 3-3. Zwei Zweistichproben t-Tests zur Untersuchung der Varianz der Stammkrümmung: Stämme an steilen Hängen sind nicht stärker gekrümmt, als solche an flacheren Stellen. Die Stammkrümmung der Grünerlen im Tessin sowie an Südhängen ist dagegen signifikant schwächer als jene in den anderen Regionen und an Schatthängen.

Zweistichproben t-Test	Mittelwert	Varianz	Anzahl Stämme	P (T ≦ t) zweiseitig
Hangneigung unter 30 Grad	1,207	0,041	75	
30 Grad Neigung und steiler	1,200	0,018	78	0,780
Alle Regionen ohne Tessin	1,232	0,037	104	
Tessin	1,127	0,014	49	0,000
Nordhänge (NE-NW)	1,207	0,036	130	
Südhänge (E-W)	1,138	0,006	23	0,004

Dennoch gibt es Unterschiede in der Stammkrümmung: Die Stämme der Tessiner-Grünerlen sind bedeutend weniger stark gekrümmt als jene der anderen Regionen (Tab. 3-3). Ein Vergleich von Nord- und Südhängen zeigt ein ähnliches Bild: Stämme an sonnenexponierten Hängen (Ost bis West) sind weniger stark gekrümmt als an Schatthängen der Expositionen NE-NW.

Regionale Unterschiede der Grünerlengebüsche

Die verschiedenen Regionen werden mittels Diskriminanzanalyse bezüglich der 13 untersuchten Gebüsch-Parametern verglichen (vgl. Methoden). Die Diskriminanzanalyse West-Ost ergibt eine Standarddistanz von 0,99 zwischen den beiden Gruppen. Die Mittelwerte der Diskriminanzfunktion liegen also nur eine Standardabweichung auseinander. Die zwei Gruppen sind aufgrund der 13 untersuchten Parameter nicht trennbar. Die Diskriminanzfunktion

Tab. 3-4. Vergleich der untersuchten Gebüschparameter im Tessin und in den anderen Regionen: Die Mittelwerte der Parameter mit fettgedruckten p-Werten unterscheiden sich signifikant (t-Test mit Bonferroni-korrigiertem α = 0,05/13 = 0,0039).

Untersuchter Gebüsch-Parameter	Mittelwert und Standardabweichung aus 39 Grünerlen im Tessin	Mittelwert und Standardabweichung aus 45 Grünerlen in den anderen Regionen	p-Wert
Stammhöhe	154,9 ± 69,1	221,1 ± 99,2	**0,001**
Stammlänge	261,3 ± 125,5	409,8 ± 127,8	**0,000**
Stammkrümmung	1,13 ± 0,10	1,20 ± 0,23	**0,001**
Stammneigungswinkel	0,78 ± 0,17	0,69 ± 0,21	0,025
Anzahl Stämme	9,18 ± 4,86	11,67 ± 4,60	0,019
mittlerer Stammdurchmesser	30,07 ± 11,64	44,73 ± 10,69	**0,000**
Buschfläche	0,71 ± 0,48	2,82 ± 2,29	**0,000**
Stammdichte	21,14 ± 30,76	6,32 ± 4,59	**0,005**
maximaler Stammdurchmesser	41,77 ± 15,28	62,82 ± 17,02	**0,000**
Blattlänge	39,58 ± 7,24	59,98 ± 10,25	**0,000**
Blattbreite	29,29 ± 5,94	49,78 ± 9,29	**0,000**
mittlere Distanz	127,1 ± 41,3	218,8 ± 75,2	**0,000**
Klumpung	72531 ± 87023	53602 ± 39669	0,217

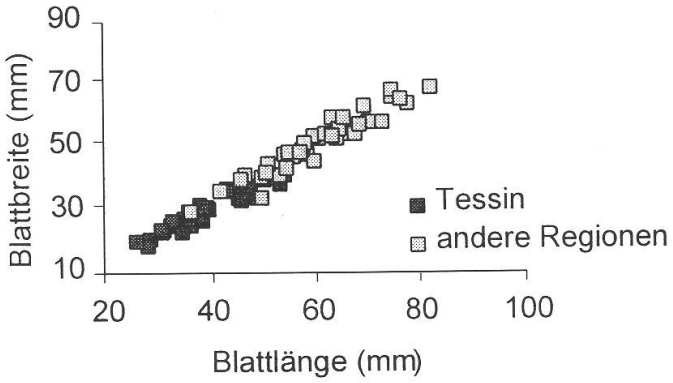

Abb. 3-6: Mittlere Blattlängen und -breiten von 39 Grünerlen im Tessin und 45 Grünerlen in den anderen untersuchten Regionen.

Nord-Süd trennt die Grünerlen im Tessin mit einer Standarddistanz von 2,34 von den anderen Regionen. Für die Trennung sind die Merkmale Blattgröße, Stammkrümmung, Stammneigungswinkel und maximaler Stammdurchmesser verantwortlich.

Mittels t-Tests werden für alle Gebüsch-Parameter die Mittelwertsdifferenzen zwischen dem Tessin und den anderen Regionen überprüft (Tab. 3-4). Eine ausführlichere Präsentation der Daten befindet sich bei Wettstein (1999). Die Grünerlen im Tessin sind mit tieferen Werten für Stammlänge, Stammhöhe, Buschfläche und Stammdurchmesser signifikant kleiner als jene der anderen Regionen und stehen näher beisammen. Die Stämme sind zudem weniger stark gekrümmt (siehe oben) und die Blätter sind kleiner. Länge und Breite der Blätter als stärkste Unterscheidungsmerkmale sind in Abb. 3-6 dargestellt.

Diskussion

In ausgedehnten Grünerlengebüschen verschiedener Regionen der Schweizer Alpen wurde nach Unterschieden in Wuchsmorphologie und Bestandesstruktur gesucht. Die untersuchten Parameter der Wuchsmorphologie zeigen eine große Variabilität als Folge unterschiedlicher Standortsbedingungen. In hohen Lagen ist der jährliche Zuwachs aufgrund schlechterer Wachstumsbedingungen deutlich reduziert. Dies zeigen die Auswertungen der Stammlängen, -durchmesser und Jahrringbreiten. Alte Stämme (60 Jahre und mehr) sind in hohen Lagen bei einer durchschnittlichen Julitemperatur unter 11 °C um einen Drittel dünner und kürzer als Stämme in günstigen Lagen desselben Alters. Ihre Querschnittsflächen zeigen Abschnitte mit auffallend schmalen Jahrringen. Die Ergebnisse über die reduzierte Zuwachsleistung in hohen Lagen entsprechen den Erwartungen. Sie stimmen mit den Resultaten der Untersuchungen von Gallenmüller et al. (1999) an Grünerlenbeständen in verschiedenen Höhenlagen im Kanton Graubünden überein. Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei Untersuchungen an *Picea abies* erzielt (Tranquillini, 1979). Nach Larcher (1994) ist der reduzierte Zuwachs die Folge einer reduzierten Photosyntheseleistung, die in hohen Lagen mit tieferen Temperaturen, kürzerer Assimilationszeit und stärkerem Wind auftritt. Körner (1998) ist der Ansicht, daß in der kurzen Vegetationszeit im Waldgrenzbereich zwar noch genügend Assimilate produziert werden, für die Gewebeausbildung jedoch die notwendige Wärme fehlt. Untersuchungen über die Altersabhängigkeit der Zuwachsleistung anhand der Jahrringbreite zeigt einen großen Zuwachs bei jungen Grünerlen, der mit zunehmendem Alter nur schwach abnimmt. Das starke Wachstum in den ersten Jahren paßt zur Lebensstrategie einer Pionierpflanze mit raschem Ausbreitungsvermögen, wie die Grünerlen von Rubli (1976) beschrieben werden. Anzeichen für einen geringeren Dickenzuwachs bei jüngeren Grünerlen, wie es Körner et al. (1978) im Gasteinertal festgestellt hat, gibt es dagegen an den untersuchten Grünerlen nicht.

Neben den schlechteren Assimilationsbedingungen wird in den Untersuchungsgebieten mit steigender Höhe gleichzeitig auch die Hangneigung steiler und Störungen durch Steinschlag, Lawinen und Hangrutschen treten häufiger und intensiver auf. Dieses örtliche Zusammentreffen qualitativ unabhängiger Standortfaktoren ist in den Alpen eine auffallende Erscheinung. In höheren Lagen werden einzelne Büsche häufiger durch Störungen geschädigt oder sogar vernichtet, so daß ein verhältnismäßig selteneres Vorkommen großer, alter Sträucher in hohen Lagen nicht erstaunt. Die geringere Wuchshöhe hoch gelegener Bestände ist also sowohl auf eine geringere Zuwachsleistung, als auch auf ein tieferes durchschnittliches Alter zurückzuführen.

Ein weiterer Faktor, der sich mit steigender Meereshöhe verändert, ist die Strahlung. Die direkte UV-Strahlung der Sonne hat für die Pflanzen einen entscheidenden Einfluß (Franz, 1979). Sie könnte bei den untersuchten Grünerlen die verminderte Blattgröße in den höhe-

ren Lagen erklären. Mit einem experimentellen Ansatz wäre der Zusammenhang von Strahlung und Blattgröße einfach nachzuweisen.

Die obengenannten wuchsmorphologischen Differenzen sind also für die unterschiedlichen Ausprägungsformen der Grünerlengebüsche verantwortlich. Die Unterschiede treten entlang von Höhengradienten auf und können durch abiotische Faktoren erklärt werden. Neben den morphologischen Unterschieden ist auch eine strukturelle Verschiedenartigkeit der Bestände vorhanden. Bemerkenswert sind Unterschiede in der Verteilung der Stämme: In Beständen, die regelmäßig von Tieren betreten werden, gelingt es den Grünerlen offensichtlich schlecht, sich durch Ablegerbildung in die freien Zwischenräume auszubreiten und sich so gleichmäßig im Raum zu verteilen. Bedingt durch Tritt- und Fraßschäden organisieren sich die Stämme zu dichten Einzelbüschen. Bei diesem geklumpten Auftreten der Stämme ist die Abgrenzung einzelner Büsche gut erkennbar. Wenig gestörte Bestände weisen eher eine gleichmäßige Verteilung der Stämme auf. Außerdem ist eine gleichmäßige Verteilung auch vermehrt an Steilhängen anzutreffen. Das regelmäßige Muster entsteht durch ein stark vegetatives, hangabwärts gerichtetes Wachstum. Da Lücken im Bestand sofort geschlossen werden, ist ein ausgeglichenes, feuchtes Bestandesklima und eine optimale Ausnützung der Lichtressourcen gewährleistet.

Die Ursache für die starke Krümmung der Stämme ist nach Rubli (1976) sowohl in einer selektiven Anpaßung an die besonderen Standortsbedingungen als auch der direkten Einwirkung des Schnees zu sehen. Die schwächere Krümmung und aufrechtere Haltung der Grünerlenstämme an Südhängen kann mit der kürzeren Dauer der Schneebedeckung dank schnellerer Ausaperung im Frühling erklärt werden. Eine geringere Stammkrümmung weisen auch Grünerlen im Tessin auf. Durch eine kürzere Dauer der Schneebedeckung und geringeren Höhe der Schneedecke werden die Stämme weniger stark und weniger lang zu Boden gedrückt. Sie erreichen im Frühjahr bald wieder ihre ursprüngliche Stellung.

Weitere Merkmale unterscheiden die Grünerlengebüsche im Tessin von den anderen Regionen: Die Stämme sind kürzer und dünner, die Büsche haben weniger Stämme und stehen näher beisammen und die Blätter sind kleiner. Diese Eigenschaften könnten auf die unterschiedlichen klimatischen Verhältnisse zurückzuführen sein. Hohe Sommertemperaturen im Tessin erhöhen die Transpiration und wirken sich negativ auf die Wasserbilanz aus. An heißen Sommertagen dürfte es für die Bestände schwierig werden, das notwendige feuchte Bestandesklima aufrechtzuerhalten. Nahe beinanderstehende Büsche mit geringer Wuchshöhe sind durch größere Bodennähe noch eher vor Austrocknung geschützt. Erreichen sie eine bestimmte Höhe, laufen sie Gefahr, auszutrocknen. Eine Regressionsanalyse zeigt aber, daß keine der untersuchten 11 Klimafaktoren die verminderten Stammlängen im Tessin erklärt. Wären klimatische Gründe für den Kleinwuchs verantwortlich, dürfte dieser nicht nur im Tessin auftreten. Auch in anderen Regionen gibt es trockenere Standorte in milder Lage. Die Tatsache, daß die Grünerlen einerseits hier meistens nicht Fuß fassen und daß andererseits Gebüsche an weniger feuchten Standorten nie den auffälligen Kleinwuchs mit kleineren Blättern zeigen, verlangt eine andere Erklärung, die bei Landolt (1993) zu finden ist. Der Autor klärt die systematische und pflanzensoziologische Stellung von *Alnus brembana* Rota, einer Sippe von *A. viridis s.l.* Morphologische Merkmale wie geringere Wuchshöhe, kleinere Blätter und Fruchtstände sowie ein geschlossenes geographisches Verbreitungszentrum in den Südalpen weisen auf die Eigenständigkeit dieser Sippe hin. Nach Landolt (1993) kommt *A. brembana* nie in Reinbeständen vor, sondern immer in Mischpopulationen mit *A. viridis s.str.*, mit der sie sich frei kreuzen kann. Im Gebiet zwischen dem Verzascatal und dem Comersee treten alle möglichen Übergangsformen in der Merkmalsausprägung auf. Banti (1950) beschreibt solche Mischbestände in der Kette des M. Tamaro als *A. minor* Chiov.-Bestände. Wird eine genetische Vermischung angenommen, können die Unterschiede in den untersuchten Merk-

malen wie der Stammlänge, Stammdurchmesser, Blattgröße vollumfänglich erklärt werden. Die drei Gruppen in der Abb. 3-1 könnten demnach aus drei genetisch unterschiedlichen Typen zusammengesetzt sein: In den Alpenregionen ohne Tessin aus *A. viridis s.str.*, am M. Tamaro aus einer Zwischenform mit einem kleineren Anteil an *A. brembana* und am M. Generoso aus einer Zwischenform mit einem größeren Anteil an *A. brembana*.

Der Autor dankt PD Dr. Béatrice Senn-Irlet für die Betreuung der Arbeit und PD Dr. Felix Kienast für seine Hilfe bei der Verwendung digitaler Klimakarten.

Literatur

Banti G. 1950. Su una formazione di ontano alpino delle alpi insubriche. Italia Forest. e Montana 5: 72–76.

Caldwell M. M. 1968. Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. Ecol. Monogr. 38: 243–68.

Cordell S., Goldstein G., Mueller-Dombois D., Webb D. und Vitousek P. M. 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. Oecologia 113: 188–196. Springer, Berlin.

Flury B. und Riedwyl H. 1983 Angewandte multivariate Statistik: computergestützte Analyse mehrdimensionaler Daten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Franz H. 1979. Ökologie der Hochgebirge. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.

Gallenmüller F., Bogenrieder A. und Speck T. 1999: Biomechanische und ökologische Untersuchungen an *Alnus viridis* (Chaix) DC. In verschiedenen Höhenlagen der Schweizer Alpen. Manuskript eingereicht.

Körner Ch. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanations. Oecologia 115: 445–459.

Körner CH. und Hilscher H. 1978. Wachstumsdynamik von Grünerlen auf ehemaligen Almflächen an der Zentralalpinen Waldgrenze. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern 2.

Landolt E. 1993. Die systematische und pflanzensoziologische Stellung von *Alnus Brembana* (Betulaceae) in den Südalpen. Fragm. Flor. Geobot. Suppl. 2: 521–537.

Larcher W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Ozenda P. 1988. Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Richard L. 1967. L'aire de répartition der l'aune vert (*Alnus viridis* (Chaix). DC). Carte Vég. Alpes V. 81–113.

Richard L. 1968. Ecologie de l'aune vert. Doc. Carte Vég. Alpes VI. 107–158.

Richard L. 1969. Une interprétation éco-physiologique de la répartition de l'aune vert. Doc. Carte Vég. Alpes VII. 7–23.

Rubli D. 1976. Waldbauliche Untersuchungen in Grünerlenbeständen. Diss. ETH. Zürich. Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizerischen Forstvereins.

Schmid B. und Stöcklin J. 1991. Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser, Basel.

Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F., Bresinsky A. 1991. Straßburger – Lehrbuch der Botanik. 33. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Tranquillini W. 1979. Physiological Ecology of the Alpine Timberline. Tree existence in high Altitudes with special reference to the European Alps. Ecological Studies 31. Springer, Berlin.

Wettstein S. 1999. Grünerlen in den Schweizer Alpen – Ein Simulationsmodell aufgrund abiotischer Faktoren und Untersuchungen über morphologische und strukturelle Variabilität. Diplomarbeit der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern.

WSL/BUWAL 1999. Schweizer Landesforstinventar. Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993–1995. Bern. Stuttgart, Wien, Haupt. 442 Seiten.

Zimmermann N. E. 1996. Ein klimasensitives, räumliches Vegetationsmodell für die alpine Stufe der Schweiz. Dissertation der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern.