

WASSERHAUSHALT UND SPALTENVERHALTEN ALPINER ZWERGSTRÄUCHER

CH. KÖRNER

Abstract

Water relations of dwarf shrubs above the timberline in the Central Alps: Both the annual and daily courses of water status and stomatal resistance of *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull show that stomatal aperture is affected more by wind and air humidity than by shoot water potential. The more densely growing *Loiseleuria* has a greater aerodynamic canopy resistance and thus is less subject to the influence of wind than *Calluna*. This partially explains the differences in the course of stomatal resistance exhibited by these two species in this wind swept habitat. An example is given to show how measurements of stomatal resistance and other plant and environmental factors can be used to estimate productivity.

1. Einleitung

Stoffproduktion und Energiehaushalt der Pflanzen hängen in hohem Maße davon ab, wieviel Wasser im Boden verfügbar ist und mit welcher Geschwindigkeit dieses Wasser durch das Kontinuum Boden – Pflanze – Atmosphäre fließen kann. Messungen zum Wasserhaushalt haben daher bei Ökosystemanalysen zentrale Bedeutung.

Die im Rahmen des IBP-Projektes „Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen am Patscherkofel“ (LARCHER et al. 1973, LARCHER 1975), bei Innsbruck durchgeführten Analysen zum Wasserhaushalt an den Zwergsträuchern *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. und *Calluna vulgaris* (L.) Hull am natürlichen Standort, sollten folgende Fragen klären:

1. Wie ändert sich der Wasserzustand der Pflanzen im Tages- und Jahresgang und wie hängt diese Veränderung mit der Wasserverfügbarkeit im Boden und den atmosphärischen Verdunstungsbedingungen zusammen?
2. Welche Spaltöffnungsweite der Stomata bzw. welcher Diffusionswiderstand der Spaltöffnungen tritt im Laufe des Tages zu verschiedenen Zeiten des Jahres auf und welchen Einfluß haben Wasserzustand und Umweltbedingungen auf diesen Diffusionswiderstand?
3. Welcher Jahresverlauf des Gaswechsels läßt sich auf Grund einer quantitativen Auswertung der stomatären Diffusionswiderstände prognostizieren?

2. Material und Methodik

Die Untersuchungen erfolgten in den Jahren 1973 bis 1975 an einem offenen *Loiseleurietum cetrariosum* (PALLMANN & HAFFTER, 1933) am oberen Rand der Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel (IBP-Probefläche „Loiseleurietum 2175 m MH“). Die bestandbildende *Loiseleuria* wächst hier in Form äußerst dichter, etwa

3 cm hoher Teppiche, dazwischen kommt neben anderen Pflanzen *Calluna* in Form lockerer, bis etwa 15 cm hoher Büsche vor.

Der Wasserzustand der Pflanzen wurde laufend durch Feststellung des Wassersättigungsdefizites (WSD) und durch Ermittlung des Wasserpotentials über die Xylemsaugspannung mit Hilfe der Scholander-Apparatur bestimmt. Über den Zusammenhang von Wassergehalt und potentiell osmotischem Druck liegen ausführliche Untersuchungen von PISEK und Mitarbeitern am gleichen Material aus den 30er-Jahren vor (PISEK & CARTELLIERI 1933; PISEK, SOHM & CARTELLIERI 1935).

Um quantitative Aussagen über Transpiration und CO₂-Gaswechsel machen zu können, wurde der Öffnungszustand der Stomata als stomatärer Diffusionswiderstand bestimmt. Als Meßgerät diente ein eigens entwickeltes Wasserdampfdiffusionsporometer (KÖRNER & CERNUSCA 1976). Dieses batteriebetriebene Gerät ist halbautomatisch, d.h. Einbringen der Probe und Auslösen des Meßablaufes erfolgen von Hand, alle anderen Phasen der Messung – die etwa 20 Sekunden dauert – laufen automatisch ab. Die Meßdaten für die Berechnung des Diffusionswiderstandes der Stomata am Computer erscheinen als Ausdruck an einer eingebauten Registereinheit. Mit relativ geringem Aufwand ist es so möglich im 1-Mann Betrieb sehr viele Daten von hohem Aussagewert zu gewinnen. Dies ist vor allem im Gebirge ein enormer Vorteil gegenüber schwer beweglichen und kostspieligen, vollautomatischen CO₂-Gaswechselfeststellungen.

3. Ergebnisse

3.1. Wassersättigungsdefizit, Saugspannung und Bodenwassergehalt

Das *Wassersättigungsdefizit* der untersuchten Pflanzen schwankt im Jahresgang zwischen 4 und 65% bei *Loiseleuria*, bzw. 4 und 55% bei *Calluna*. Die erwähnten Höchstwerte treten nur bei Winterdürre ein; während der Vegetationsperiode wurden nie Werte über 22% bei *Loiseleuria* und 25% bei *Calluna* festgestellt. Bei *Loiseleuria* (LARCHER, 1957) und bei *Calluna* (BANNISTER 1964 und 1971) treten im Winter erst bei WSD-Werten über 65% erste Schäden auf. Somit waren im Untersuchungszeitraum beide Pflanzen durch Winterdürre nicht gefährdet.

Die *Saugspannungen* schwanken in der Vegetationszeit zwischen -3 und -20 bar. Das durchschnittliche Maximum an Schönwettertagen im Hochsommer liegt bei -15 bar (*Calluna*) bzw. -12,5 bar (*Loiseleuria*). Im Boden ist Wasser während der Vegetationsperiode stets leicht verfügbar. Die *Bodenwassergehalte* liegen meist nahe der Feldkapazität, also um 100% des Trockengewichtes bei einem Sättigungswassergehalt von 130%, auch wenn der Boden im Hochsommer oberflächlich trocken wirkt. Der niedrigste gefundene Wert betrug immerhin noch 60%, das entspricht einer Bodensaugspannung von etwa -0,6 bar.

3.2. Tagesgänge des stomatären Diffusionswiderstandes

Von der Vielzahl der aufgenommenen Tagesgänge von Diffusionswiderstand der Spalten und Saugspannung sind in Abb. 1 drei typische Verläufe dargestellt. An den drei ausgewählten Tagen herrschten optimale Strahlungs- und Temperaturverhält-

nisse, wobei am 14. August Windstille, am 3. September ab Mittag mittlerer Wind ($3-5 \text{ m s}^{-1}$) und am 5. September Föhnsturm (20 m s^{-1}) war. Außerdem ist zu beachten, daß die Messungen am 3. und 5. September auf einen spätsommerlichen Kälteeinbruch (28. August) mit Schnee und Frost folgten.

Loiseleuria und *Calluna*, die ja unmittelbar nebeneinander wachsen, unterscheiden sich zunächst im 24-Stunden Tagesgang sehr auffällig: *Calluna* öffnet die Spalten am Morgen und schließt sie am Abend und zeigt untertags ausgeprägte Spaltweitenänderungen. *Loiseleuria* ändert die Spaltweite im Tagesgang nur geringfügig, die Stomata bleiben auch während der Nacht offen.

An den 3 Meßterminen ändert sich am Tagesverlauf des stomatären Widerstandes von *Loiseleuria* nur das Niveau von durchschnittlich 5 auf 9 und am Sturmtag schließlich auf 14 s cm^{-1} .

An *Calluna* treten jedoch beim Vergleich zwischen windstillem Hochsommertag und stürmischem Septembertag neben einer Niveauanhebung in verstärktem Maße

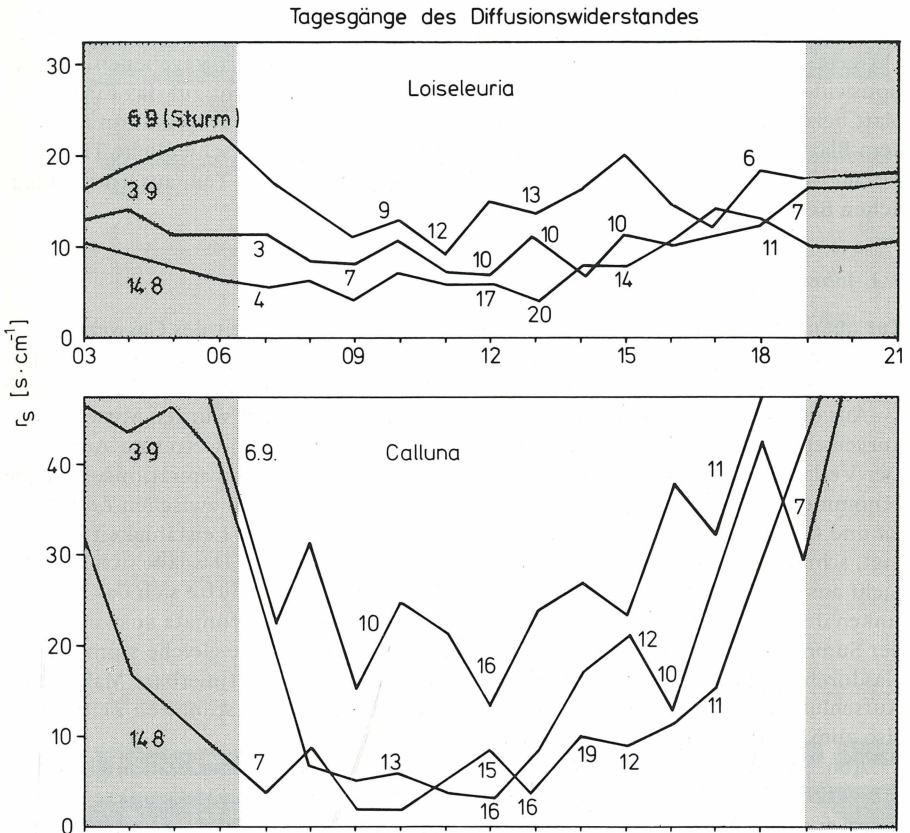


Abb. 1. Stundenmittelwerte des stomatären Diffusionswiderstandes bei drei typischen Wetterlagen: 14.8. wolkenloser, windstiller Hochsommertag, 3.9. wolkenloser Herbsttag nach einem Kälteeinbruch, ab Mittag Wind $3-5 \text{ m s}^{-1}$, 5.9. wolkenloser Herbsttag bei Föhnsturm mit 20 m s^{-1} . Die angegebenen Zahlen sind Sproßausgpannungen.

Regelvorgänge in Erscheinung. Auffallend ist, daß bei beiden Versuchspflanzen die höchsten Saugspannungen dann auftreten, wenn die Stomata am weitesten geöffnet sind, also bei niedrigstem Diffusionswiderstand. Dies widerspricht der noch vielfach verbreiteten Lehrmeinung, daß die Spaltweite immer in negativer Korrelation zur Saugspannung stehen müsse. Eine direkte Auswirkung der Saugspannung auf den Diffusionswiderstand der Stomata konnte bei *Calluna* erst ab -16 bar bzw. bei *Loiseleuria* ab -17 bar festgestellt werden. So hohe Saugspannungen sind sehr selten. Trotzdem kommt es, auch bei niedriger Saugspannung (-8 bis -10 bar), sehr häufig zu Spaltweitenänderungen für die eine Abhängigkeit vom Wind gefunden werden konnte (vergl. auch CERNUSCA 1976 a, TRANQUILLINI 1969, CALDWELL 1970). Der Wind bläst trockene Luft in den Bestand und diese Luftfeuchtigkeitsänderung löst offensichtlich die Spaltenreaktion aus. Wie weit der Wind in einen Pflanzenbestand einzudringen vermag, hängt vom Bestandesdiffusionswiderstand ab. Dieser wurde meteorologisch (CERNUSCA 1976 b) und mit porometrisch überwachten Bestandeslysometern bestimmt. Im *Loiseleuria*-bestand ist der auf die Bodenfläche bezogene Bestandesdiffusionswiderstand etwa gleich groß wie der durchschnittliche stomatare Diffusionswiderstand an Schönwettertagen, nämlich $1,0 \text{ s cm}^{-1}$. Der Wert für *Calluna* liegt bei $0,6 \text{ s cm}^{-1}$. Die hier angegebenen Diffusionswiderstände sind auf 1 cm^2 Bestandesgrundfläche und nicht auf das Einzelblatt bezogen. Der Wert für das Einzelblatt ergibt sich durch Multiplikation mit dem Blattflächenindex ($2 \times \text{LAI} = \text{ca. } 7$). So läßt sich der unterschiedliche Tagesverlauf der stomatären Diffusionswiderstände, wenigstens zum Teil, aus unterschiedlichen Bestandesdiffusionswiderständen erklären.

3.3. Jahresgang der stomatären Leitfähigkeit

Zur quantitativen Beschreibung der stomatären Beeinflußbarkeit des Gaswechsels im Laufe des Jahres eignet sich wegen der Addierbarkeit parallelgerichteter Widerstände im Bestand besser der Kehrwert des Diffusionswiderstandes, die Leitfähigkeit.

Aus mehreren Einzelverläufen der stomatären Leitfähigkeit wurden Mittelwertskurven erstellt; Abb. 2 zeigt die mittleren Tagesgänge für Schönwetter im August. Der Verlauf der beiden Kurven, der als direktes Maß für das Transpirationsvermögen genommen werden kann, zeigt wieder deutlich den Unterschied zwischen *Loiseleuria* und *Calluna*. *Calluna* an und für sich zu höherer stomatärer Leitfähigkeit befähigt, schränkt sie bereits in den späten Vormittagsstunden ein. Das läßt sich aber nicht aus einem Anstieg der Saugspannung erklären, vielmehr dürfte sich das Absinken der Luftfeuchtigkeit im Laufe des Vormittags auf die Stomata auswirken. In der Summe für den ganzen Tag kommen beide Pflanzen auf die gleiche stomatare Gasdurchlässigkeit. Dieses, als Zeitintegral der Leitfähigkeit definierbare Maß, gibt Aufschluß über die mögliche Gaswechselleistung über einen bestimmten Zeitraum, also zum Beispiel über einen Tag oder über ein ganzes Jahr.

Abb. 3 zeigt für das Jahr 1974 den Verlauf des Zeitintegrals der Leitfähigkeit der Stomata für beide Zwergsträucher. Die zusätzlich eingetragenen Meßpunkte sind Werte aus dem Jahr 1973 und dem besonders günstigen Jahr 1975. Die stomatare Leitfähigkeit ist zwischen Ende Juli und Ende August, das ist die Zeitdauer des überaus kurzen Bergsommers, am größten. Zwischen Ende Oktober und Ende März sind die Spalten, — auch bei sonnigem Wetter und Bestandestemperaturen bis 20°C —, völlig geschlossen.

Leitfähigkeit der Stomata an Schönwettertagen im August

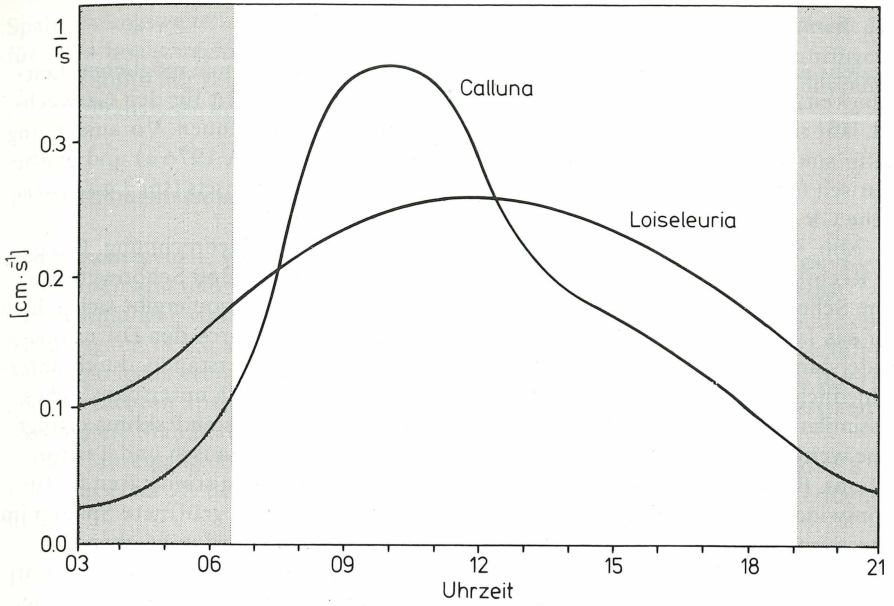


Abb. 2. Mittelwertskurven für den Tagesverlauf der stomatären Leitfähigkeit an Schönwettertagen im August.

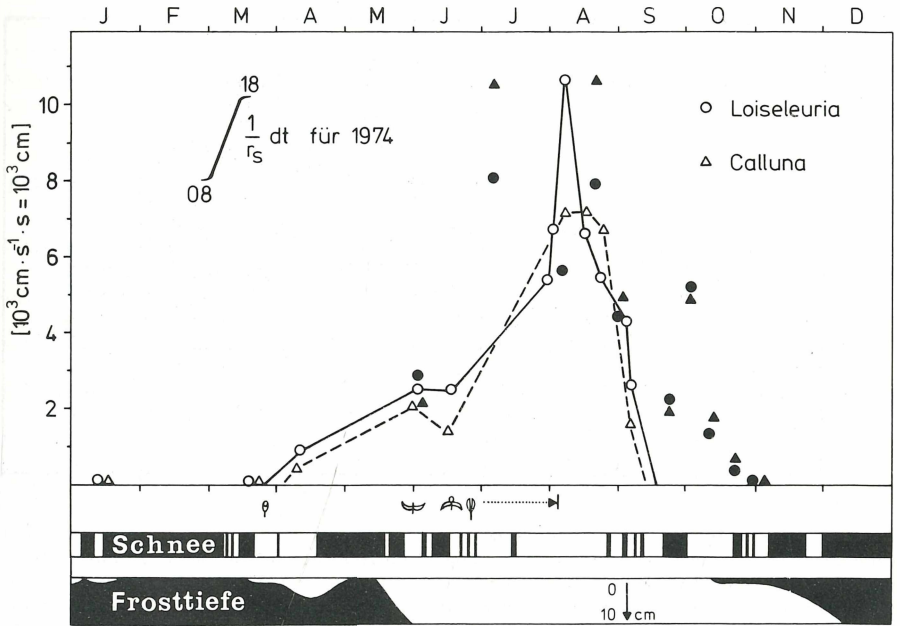


Abb. 3. Jahresgang der Tagessummen der stomatären Leitfähigkeit, Schneebedeckung und Bodenfrost. Schwarze Symbole sind Messungen aus den Jahren 1973 und 1975. Phänologische Zeitpunkte für *Loiseleuria* (1974) von links nach rechts: Ende März – Knospenschwellen, Ende Mai – Blüte, Ende Juni bis Anfang August – Austrieb, Ende August – Fruchtreife.

3.4. Wirkung der Spaltöffnungsweite auf die Stoffproduktion

Bezieht man die Tagessummen der Leitfähigkeit in % der maximal möglichen Leitfähigkeit, auf die im Laufe des Jahres tatsächlich verfügbare Zeit für den Gaswechsel, läßt sich die jährliche Stoffproduktion am Computer berechnen. Voraussetzung dafür sind eine genaue Kenntnis des Mikroklimas (CERNUSCA 1976 a) und mathematisch formulierte Faktorenabhängigkeiten des CO_2 -Gaswechsels (für *Loiseleuria* siehe GRABHERR 1974).

Abb. 4 veranschaulicht das Ergebnis einer vereinfachten Hochrechnung. Das ganze Rechteck stellt ein Jahr dar, — so als bestünde das Jahr aus 360 Schönwettertagen. Schon allein auf Grund von Schneebedeckung der Vegetation ergibt sich jedoch für das Jahr 1974 ein Verlust für den Gaswechsel von 52%. Durch den Diffusionswiderstand der Stomata, durch aerodynamische Bestandeswiderstände, durch unterschiedliche Gradienten für CO_2 und Luftfeuchtigkeit und durch unterschiedliches Assimilationsvermögen in Abhängigkeit von Jahreszeit und Bestandesklima erfolgt eine weitere Begrenzung des jährlichen Gaswechsels (CO_2 -Austausch und Transpiration). Berücksichtigt man nur die Beeinträchtigung durch den stomatären Diffusionswiderstand (unterschiedlich weit und unterschiedlich lang geöffnete Spalten im Tages- und Jahresgang) so ergibt sich eine Reduktion des optimal möglichen Gaswechsels auf 13%. Durch Bestandeswiderstand und für den Gasaustausch nicht optimalen Witterungsablauf erfolgt, wie eine erste Hochrechnung für 1974 ergab, eine weitere Einschränkung auf etwa 5%. Unter optimalen Bedingungen (maximale

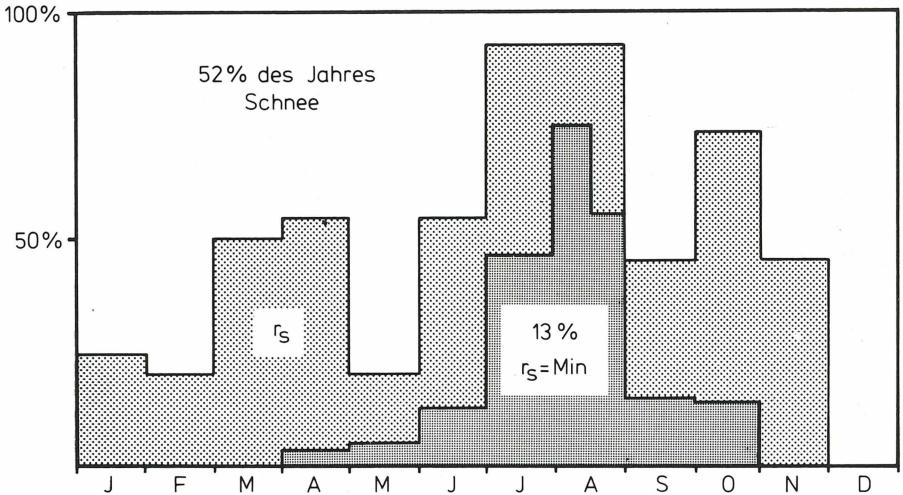


Abb. 4. Begrenzung der Transpiration und der CO_2 -Aufnahme durch stomatären Diffusionswiderstand und Schneebedeckung im Jahresgang. Ordinate: Tagessumme der stomatären Leitfähigkeit in Prozent der maximal möglichen ($100\% = 10,7 \cdot 10^3 \text{ cm}$, 5.8. 1974, vgl. Abb. 3). Weißes Feld: 52% Verlust durch Schneebedeckung im Jahr 1974. Hellgraues Feld: 35% Verlust durch stomatären Diffusionswiderstand. Dunkelgraues Feld: 13% verbleibende Jahressumme der stomatären Leitfähigkeit. Berücksichtigt man zusätzlich den aerodynamischen Widerstand des Bestandes und den tatsächlichen Witterungsverlauf während der schneefreien Zeit (Schlechtwettertage ohne Schnee) so bleiben nur etwa 5% des maximal möglichen Gaswechsels für die jährliche Stoffproduktion.

Spaltöffnungsweite bei optimalen Umweltbedingungen) könnte z.B. *Loiseleuria* die für 1974 hochgerechnete Jahresleistung des Gaswechsels in 180 Stunden erbringen.

Dies sollte nur zeigen, wie Diffusionswiderstandsmessungen für weiterführende Computeranalysen verwendet werden können.

4. Zusammenfassung

Bodenwassergehalt, Wassersättigungsdefizit und Saugspannungen der Zwergsträucher *Loiseleuria* und *Calluna* deuten auf ausreichende Wasserversorgung. Selbst Saugspannungen von -17 bar führen nicht zu Spaltenschluß. Vielmehr konnte eine Abhängigkeit der Spaltweite vom Wind und der damit verknüpften Bestandesluftfeuchtigkeitsänderung gefunden werden. Dabei weist *Loiseleuria* auf Grund ihres überaus dichten Spalierwuchses und damit hohem Bestandesdiffusionswiderstand weit höhere Stabilität auf als *Calluna*.

Der Jahresgang der Tagessummen der stomatären Leitfähigkeit zeigt, daß z.B. 1974 nur etwa 5% des Jahres für optimalen Gaswechsel der Pflanzen zur Verfügung stehen.

Die Untersuchungen haben im übrigen noch einen überraschenden Einblick in die Anpassung von Gebirgspflanzen an den häufigen und stoßweisen Wind an ihrem exponierten Standort ergeben. Die beiden nebeneinander wachsenden Pflanzen zeigen, wie auf völlig unterschiedliche Weise aus den gegebenen Umweltbedingungen gleich großer Nutzen gezogen werden kann. *Calluna* kompensiert ihre offene Wuchsform durch Spaltreaktionen — also physiologisch; *Loiseleuria* bewältigt ihren Standort durch Ausbildung dichter Teppiche, die durch hohen Bestandeswiderstand ein vom Wind weniger beeinflussbares, ausgeglicheneres Bestandesklima erzeugen (vgl. auch Beitrag in diesem Band, A. CERNUSCA 1975).

LITERATUR

- BANNISTER, P. (1964): The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude III. *J. of Ecology*, 52: 499–509.
- BANNISTER, P. (1971): The water relations of heath plants from open and shaded habitats. *J. of Ecology*, 59: 51–64.
- CALDWELL, M.M. (1970): Plant gas exchange at high wind speeds. *Plant Physiol.* 46: 535–537.
- CERNUSCA, A. (1975): Standörtliche Variabilität in Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, in diesem Band.
- CERNUSCA, A. (1976 a): Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. *Oecol. Plant.* (im Druck).
- CERNUSCA, A. (1976 b): Energie- und Wasserhaushalt eines alpinen Zwergstrauchbestandes während einer Föhnperiode. *Arch. Met. Geoph. Biokl. B* (im Druck).
- GRABHERR, G. (1974): Beiträge zur Ökophysiologie von *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. Dissertation, Inst. f. Allg. Botanik, Innsbruck.
- KÖRNER, Ch. & CERNUSCA, A. (1976): A semi-automatic self-recording diffusion porometer, and its performance under alpine field conditions. *Photosynthetica* 10, im Druck.
- LARCHER, W. (1957): Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. *Veröff. Ferdinandeum Innsbruck* 37: 49–81.
- LARCHER, W., CERNUSCA A. & SCHMIDT L. (1973): Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. ELLENBERG (ed); Ökosystemforschung, 175–194, Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1973.

- LARCHER, W. (1975): Produktionsökologie alpiner Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, in diesem Band.
- PALLMANN, H. & HAFFTER, P. (1933): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung Rhodoreto-Vaccinietalia. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 42: 357–466.
- PISEK, A. & CARTELLIERI, E. (1933): Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 79 (1): 131–190.
- PISEK A., SOHM H. & CARTELLIERI, E. (1935): Untersuchungen über osmotischen Wert und Wassergehalt von Pflanzen und Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe (mit besonderer Berücksichtigung der Zwergsträucher im Winter). *Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, 52 B (3): 634–675.
- TRANQUILLINI, W. (1969): Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei verschiedenem starkem Wind. *Centralbl. gesamte Forstwesen* 86: 35–48.

Anschrift des Verfassers:

Mag.rer.nat. CHRISTIAN KÖRNER, Institut für Allgemeine Botanik, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck.