© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. , **88/89**, S. 249-276, Freiburg 1998 und 1999

Funktionsanatomie und Biomechanik der Grau-Erle (*Alnus incana*): Vergleich von Pflanzen aus unterschiedlicher Höhenlage im südlichen Schwarzwald

von

Silja Hlawatsch, Arno Bogenrieder und Thomas Speck, Freiburg i. Br.

Zusammenfassung

An zwei Alnus incana-Beständen aus dem Schwarzwald (Rinken, Sägebach 1120-1130m ü.M.; Seebachtal, Kunzenmoos 910m ü.M.) wurden vergleichende Untersuchungen der biomechanischen Eigenschaften und der funktionellen Achsenanatomie durchgeführt. Um die Veränderung dieser Parameter im Verlauf der Ontogenie zu analysieren, wurden ein- bis elfjährigen Achsen untersucht und verglichen. Trotz eines verschiedenen Mikroklimas der Standorte, zeigen Pflanzen aus den beiden Beständen keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der getesteten Eigenschaften. Wie für selbsttragende Holzpflanzen typisch, nimmt das Biegeelastizitätsmodul im Verlauf der Ontogenie signifikant zu, was mit einem Anstieg des Anteils des biegesteifen Holzes am axialen Flächenträgheitmoment und der Querschnittsfläche der Achsen korreliert ist, während sich gleichzeitig der Beitrag der biegeflexiblen Rinde und des Marks verringern. Nach einer schnellen Zunahme des Holzanteil während der ersten sieben Jahre bleiben die Anteile der Achsengewebe am axialen Flächenträgheitmoment bei achtjährigen und älteren Achsen annähernd konstant, was sich auch in einem nach dem siebten Jahr in guter Näherung konstanten Biegeelastizitätsmodul widerspiegelt. Die bei der Grau-Erle (Alnus incana) gefundenen Daten werden Ergebnissen von Untersuchungen an der Schwarz-Erle (Alnus glutinosa) und der Grün-Erle (Alnus incana) aus dem Schwarzwald und aus den Alpen gegenübergestellt und vergleichend diskutiert.

Anschrift der Verfasser:
S. Hlawatsch und Prof. Dr. A. Bogenrieder, Lehrstuhl für Geobotanik, Institut für Biologie II, Univ. Freiburg
PD Dr. T. Speck, Botanischer Garten, Univ. Freiburg, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg i. Br.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Abstract

Investigations of biomechanical properties and anatomy of stems were carried out on trees from two stands of Alnus incana in the Black Forest (Rinken, Sägebach 1120-1130m ü.M.; Seebachtal, Kunzenmoos 910m ü.M.). One to eleven year old stems were analysed, to study the variation of these parameters during ontogeny. Despite a differing microclimate in both stands no significant differences in biomechanical properties and functional anatomy of the stems could be found. Alnus incana shows a pattern characteristic for self-supporting woody plants where the values of Young's modulus show a significant increase during ontogeny. The anatomical reason for this variation in mechanical properties concerns the significant increase of the contribution of the bending-resistant wood to axial second moment of area and cross-sectional area of the stems, whereas the contribution of bending-flexible cortex and pith decrease. After a rapid increase in the contribution of bending-resistant wood during the first seven years, which is correlated with a rapid increase in Young's modulus, the contribution of the different stem tissues towards axial second moment of area and cross-sectional area levels off and remains nearly constant for eight to eleven year old stems. This is mirrored in a more or less constant Young's modulus found in eight to eleven year old stems. The data found in the studies of Speckled Alder (Alnus incana) were compared to the results of investigation of Common Alder (Alnus glutinosa) and Green Alder (Alnus viridis) from the Black Forest and the European Alps.

1. Einleitung

Das natürliche Verbreitungsgebiet von *Alnus incana* reicht von Sibirien und der Nordküste Finnlands bis in die nördlichen Apenninen und die Gebirge der Balkanhalbinsel. Die Westgrenze des Areals verläuft in einer annähernd diagonalen Linie von der Rhône zum Südschwarzwald und zieht dann in östlicher Richtung zum herzynischen Raum.

Im Schwarzwald beschränkt sich das Vorkommen der Grau-Erle auf die glazial überformten, kaltluftreichen Hochtäler im danubisch-subkontinental geprägten Ostteil des Mittelgebirges (OBERDORFER 1982a, 1982b, SCHWABE 1985a, 1985b). Die Bestände durchziehen als bachbegleitende Galeriewälder die als Siedlungsfläche oder Grünland genutzten Hochtäler und sind geprägt durch häufig auftretende Hochwässer, die vor allem im Frühjahr bei der Schneeschmelze oder nach starken Regenfällen auftreten. Neben ausgeprägter Frosthärte muß deshalb die Grau-Erle über ausreichende biomechanische Qualitäten verfügen, die ihr das Gedeihen an hochwasserbedrohten und oft schneereichen Wuchsorten ermöglichen.

In der vorliegenden Arbeit werden erste biomechanisch-funktionsanatomische Untersuchungen an *Alnus incana* vorgelegt, womit die Reihe dieser Untersuchungen nun alle drei im Schwarzwald vorkommenden Erlen-Arten umfaßt und ein Vergleich der biomechanischen Eigenschaften möglich wird (BRÜCHERT et al. 1994, 1995, GALLENMÜLLER et al. 1999). Da sich bei den anderen Arten ein deutlicher Einfluß der Wuchsbedingungen auf

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

die biomechanischen Eigenschaften ergeben hatte, wurden auch bei der Grau-Erle zwei verschiedene Wuchsorte zum Vergleich ausgewählt. Dabei sollte vor allem der Frage nachgegangen werden, in welchem Ausmaß sich die Wachstumsbedingungen auf die mechanischen Eigenschaften auswirken und wie sich ein solcher Unterschied in der Holzanatomie manifestiert. Wir sehen in dieser Arbeit einen ersten Beitrag zur biomechanischen Charakterisierung der Grau-Erle, dem noch weitere folgen müssen, um schließlich zu einem umfassenderen Verständnis des ökophysiologischen Verhaltens dieser Baumart zu gelangen.

2. *Alnus incana* (L.) Moench

Die Grau-Erle ist eine Art mit raschem Jugendwachstum und der Fähigkeit zu reicher Bildung von Wurzelbrut. Sie ist deshalb in der Lage, durch Hochwasser entstandene Lücken oder Freiflächen sehr rasch wieder zu besiedeln. Aufgrund ihrer Symbiose mit stickstoffbindenden Actinomyceten gilt das auch dann, wenn durch Erosion oder Auflandung ein Rohboden (Rambla) entstanden ist, so daß *Alnus incana* mit Recht als Pionierholzart bezeichnet werden kann. Aus Samen hervorgegangene Pflanzen können bereits im ersten Jahr eine Höhe von 50 cm und mit 5 Jahren eine Höhe von 5 m erreichen (SCHWABE 1985a). Aufgrund dieser Eigenschaften wird sie auch gerne als Pionierholz gepflanzt und kommt deshalb nicht selten außerhalb ihres natürlichen Wuchsgebietes vor, allerdings kulminiert das Wachstsum schon im Alter von 5-10 Jahren und ist bei maximalen Baumhöhen von 10-15 m (-20 m) mit ca. 40 Jahren abgeschlossen (MAYER 1992, LEIBUNDGUT 1991). *Alnus incana* gehört zu den kurzlebigen Gehölzen, selten bleiben die Bäume mehr als 50 Jahre gesund (HECKER 1985). Die Stämme wachsen meist krumm, etwas spannrückig und erreichen in der Regel nur einen maximalen Durchmesser von etwa 40 cm. Die glatte Rinde ist zuerst graubraun, später silbergrau, Borkenbildung unterbleibt. Rindenverletzungen im Bereich der Hochwasserlinie sind nicht selten und dürften in der Regel durch triftendes Holz oder Eis verursacht sein.

Die Gesellschaft, in der *Alnus incana* natürlicherweise vorkommt, ist das Alnetum glutinosae, der Grauerlen-Auenwald, eine blumenreiche Waldgesellschaft mit vielen floristischen Besonderheiten (SCHWABE 1985a, 1985 b, SEIBERT 1992, OBERDORFER 1982a, 1982b). Als weitere Baumarten treten in dieser Gesellschaft außer *Alnus glutinosa* noch *Acer pseudoplatanus, Salix fragilis* (bzw. *Salix* x *rubens*) und *Fraxinus excelsior* auf, allerdings in der Regel in untergeordneter Rolle.

Außer einem hohen Lichtbedarf hat die Grau-Erle eher bescheidene Standortsansprüche, was zum Teil mit ihren stickstoffbindenden Symbionten in den Wurzelknöllchen (Rhizothamnien) zusammenhängt. *Alnus incana* wächst meist auf feuchten bis nassen Rohböden, zum Teil mit hohen Kies- und Sandanteilen oder auf unterentwickelten Braunerden (LEIBUNDGUT 1991). Dagegen meidet sie stagnierende Nässe und torfigen Untergrund, verträgt aber sickerfeuchte Lagen und zeitweilige Überschwemmungen. Im Gegensatz zu *Alnus glutinosa* vermag *Alnus incana* auch auf kalkhaltigem Untergrund gut zu gedeihen, was gut entlang der Wutach bei deren Eintritt in das Muschelkalkgebiet zu beobachten ist.

Die Grau-Erle gehört zu den Baumarten mit spät einsetzender Kernholzbildung. Der Querschnitt gefällter Bäume weist deshalb in der Regel nur Splintholz auf, ein dunklerer Kernholzanteil ist selten. Das Splintholz ist zunächst rötlich-weiß und dunkelt unter Sauer-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

stoffzutritt und Lichteinfluß nach. Die Jahrringgrenzen sind undeutlich ausgeprägt und nur durch ein etwas dichteres Zellgefüge im Spätholz angedeutet. Die zerstreut und teils zu radialen Ketten angeordneten Tracheen sind klein und selbst mit der Lupe nur undeutlich wahrnehmbar. Die feinen Markstrahlen treten gebündelt als sogenannte Scheinholzstrahlen in Erscheinung.

Nach GROSSER & TEETZ (1987) und WAGENFÜHR & SCHEIBER (1985) unterscheidet sich das Holz von Schwarz-Erle und Grau-Erle weder nennenswert in seinen physikalischen noch in den technologisch-mechanischen Eigenschaften, so daß es als nahezu gleichwertig angesehen werden kann. Erlenholz besitzt ein geringes Gewicht, ist weich und zeigt eine gleichmäßige, feine und geradfasrige Struktur. Aufgrund seiner relativ niedrigen Rohdichte von durchschnittlich 0,55 g/cm^3 bei 12-15 % Holzfeuchte ist das Holz wenig fest bzw. tragfähig. Außerdem verfügt es über keine große Elastizität (GROSSER & TEETZ 1987). Es schwindet wenig und besitzt nach dem Austrocknen ein ausgezeichnetes Stehvermögen, neigt also kaum zum "Arbeiten"

3. Material und Methoden

Versuchsmaterial

Das für unsere Untersuchungen verwendete Material stammt aus dem Feldberggebiet, zum einen von der Obergrenze des natürlichen Verbreitungsgebietes (Rinken, Sägebach 1120-1130 m), zum anderen aus einem rund 200 m tiefer gelegenen Galeriewald im Seebachtal (Kunzenmoos, 910 m). Mikroklimatisch unterscheiden sich die beiden Wuchsorte vor allem durch den Schneereichtum und die Dauer der Schneebedeckung (Rinken) bzw. durch das häufige Auftreten von Frösten und Kaltluftseen (Kunzenmoos). Die Vitalität der Grau-Erle an den beiden Probenahmestellen ist deutlich unterschiedlich (Abb. 1 und Abb. 2). Die Entnahme des Materials erfolgte im Winter, zur Zeit der Vegetationsruhe und die Äste wurden in diesem Zustand für die biomechanischen Untersuchungen verwendet.

Grundlagen

Die für biegemechanische Untersuchungen wichtige Parameter (Biegesteifigkeit und Biegeelastizitätsmodul) der untersuchten Pflanzenachsen lassen sich im Rahmen der physikalischen Elastizitätstheorie beschreiben (NIKLAS 1992, SPECK 1991b, 1994, SPECK & ROWE 1999, VINCENT 1992, YOUNG 1989). Hierbei ist die Biegesteifigkeit die biologisch relevante Größe. Je höher die Biegesteifigkeit einer Achse, um so weniger krümmt sie sich unter dem Einfluß einer abbiegenden Kraft. Die Biegesteifigkeit läßt sich als Produkt aus Biegeelastizitätsmodul und axialem Flächenträgheitsmoment darstellen. Je kleiner das Biegeelastizitätsmodul eines Materials, desto geringer ist der Widerstand des Materials gegen die abbiegende Kraft, desto biegeflexibler ist also das Material. Da Pflanzenachsen inhomogene Verbundmaterialien darstellen, d. h. mehreren Geweben mit unterschiedlichen Eigenschaften zusammengesetzt sind, ist die Zuordnung einer für homogene Materialien definierten Kenngröße streng genommen nicht gerechtfertigt. Sinnvoller wäre es in diesem Zusammenhang von einem "strukturellen Biegeelastizitätsmodul" zu sprechen (SPECK et al. 1996b, ROWE & SPECK 1996). Das axiale Flächenträgheitsmoment ist eine formabhängige Kenngröße für die Materialverteilung im Achsenquerschnitt. Pauschalisiert gilt: je

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at



Abb.1: Grau-Erlen Bestand im Seebachtal.

peripherer das festigende Gewebe im Querschnitt angeordnet ist, desto höher ist das axiale Flächenträgheitsmoment dieses Gewebes und desto steifer die Achse (SPECK et al. 1990, SPECK et al. 1996a).

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at



Abb.2: Grau-Erlen Bestand am Rinken.

Großen Einfluss auf das mechanische Verhalten eines Baumes bei Winddruck oder Schneelast haben die jungen Achsen der Haupttriebe und der Seitenzweige. Sie zeigen bei *Alnus incana* zunächst einen dreieckigen Querschnitt (Abb. 3). Die Rinde dieser jungen Zweige unterteilt sich in die primäre Rinde, das sekundäre Phloem und das Kambium, an welches sich das Holz anschließt. Der Übergang zwischen Phloem und Holz ist nicht deutlich auszumachen, da die jungen Holzbereiche nahe am Kambium noch nicht vollständig lignifiziert sind. Neben dem Holz existiert im Achsenquerschnitt ein weiterer deutlich lignifizierter Gewebebereich. Dieser im Bereich der Rinde befindliche Sklerenchymring ist aus stark lignifizierten Zellen aufgebaut. Das Mark besteht hauptsächlich aus parenchymatischem Gewebe. Es enthält bei der Grau-Erle – bis zu einem Alter der Achse von 10 Jahren lebende Zellen und kann Stärke und Fette speichern (GROSSER 1977). Die dreieckigen

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

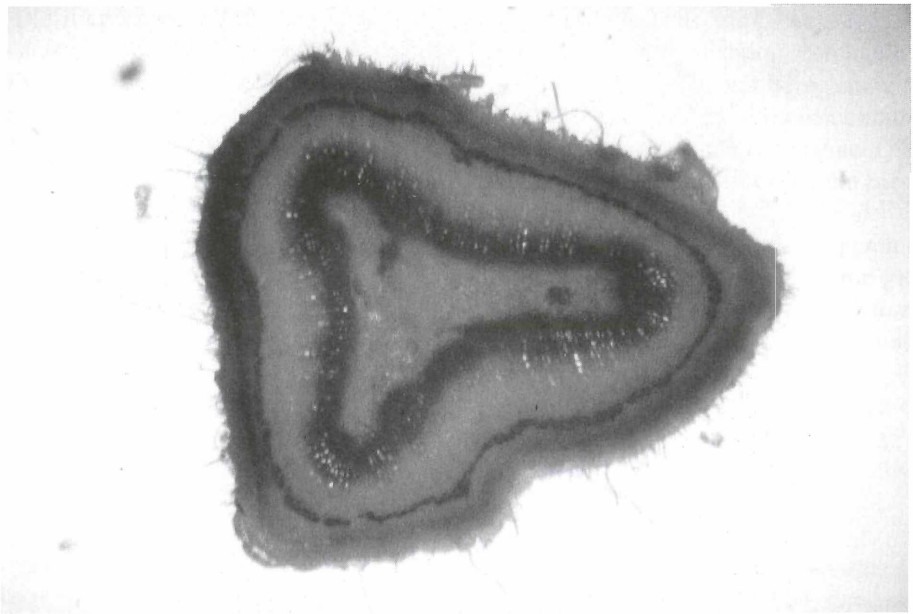


Abb.3: Querschnitt einer einjährigen Achse von *Alnus incana* (20 x).

Achsenquerschnitte der den größten Laubanteil tragenden einjährigen Äste ermöglichen eine sehr effektive Verringerung der Segelfläche der Krone bei Windbelastung, da Achsen mit dreieckigen Querschnitten eine sehr hohe Torsionsflexibilität besitzen, was ein leichteres "Herausdrehen" aus dem Wind ermöglicht (STEPHENS 1970). Die Bedeutung dreiekkiger Achsenquerschnitte für die biege- und torsionsmechanischen Eigenschaften von Pflanzenachsen hat ENNOS (1993) am Beispiel der Segge *Carex acutiformis* ausführlich diskutiert.

Ausdifferenzierte einjährige Achsen bzw. Äste zu Beginn des zweiten Entwicklungsjahres zeigen bereits einen runden Querschnitt (Abb. 4). Im Vergleich zu den jüngsten Achsen hat hier der Holzanteil stark zugenommen, ist aber im äußersten Bereich ebenfalls nicht völlig ausdifferenziert, was an der mit Phloroglycin-Salzsäure-Färbung nicht nachweisbaren Lignifizierung zu erkennen ist.

Abb. 5 zeigt einen Ausschnitt des Querschnittes einer fünfjährigen Achse. Die einzelnen Jahrringgrenzen sind als Linien zu erkennen. Ebenfalls ist der Sklerenchymring in der Rinde deutlich erkennbar. Im weiteren Verlauf der Ontogenie wird dieser Sklerenchymring infolge des sekundären Dickenwachstums allmählich fragmentiert. Die Sklerenchymfasern finden sich in alten Ontogeniestadien nur noch in einzelnen Bereichen auf einem durch nicht lignifiziertes Gewebe unterbrochenen Ring. Außerhalb des Sklerenchymrings liegt das Phellogen, das nach außen Rindenzellen als sekundäres Abschlußgewebe abgibt, eine Borke wird jedoch nicht gebildet (GROSSER & TEETZ 1987).

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

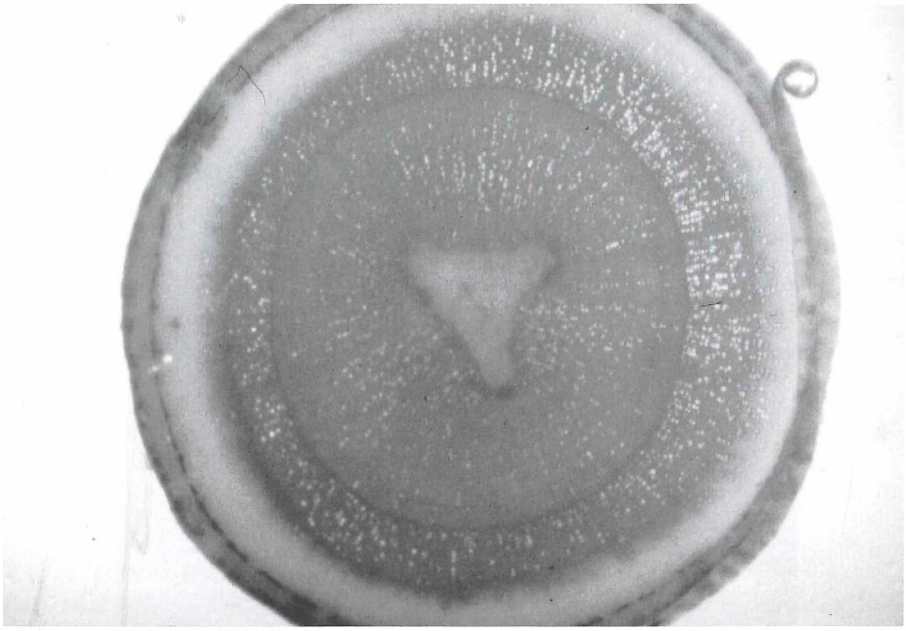


Abb.4: Querschnitt einer zweijährigen Achse von *Alnus incana* (11,5 x).

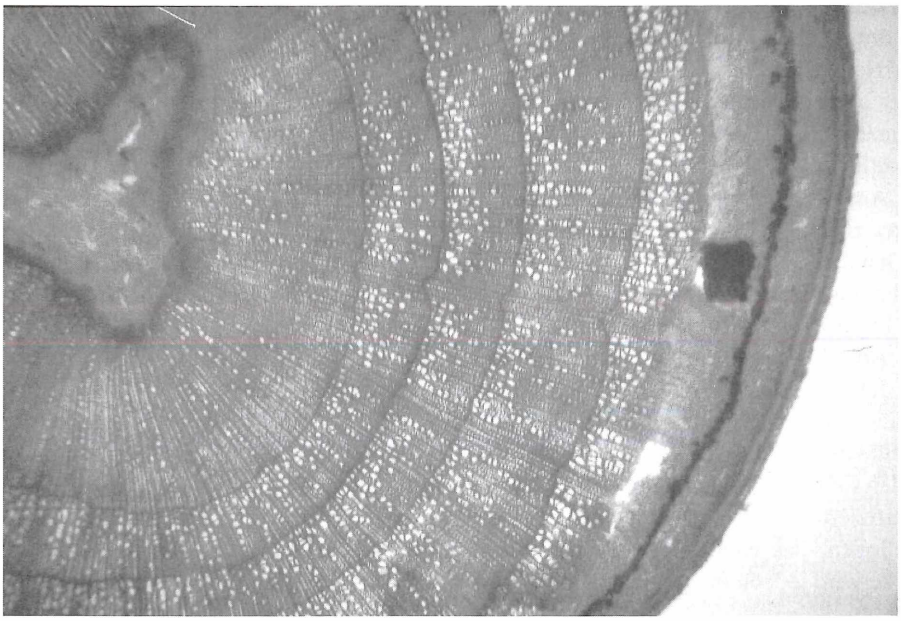


Abb.5: Ausschnitt eines Querschnitts einer fünfjährigen Achse von *Alnus incana* (17 x).

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Versuchsaufbau

Die Biegeexperimente wurden mit Hilfe eines Versuchsaufbaus zur 4-Punkt-Biegung mit außen aufliegender Schaukel zur symmetrischen Massenapplikation durchgeführt (SPECK 1991b, ROWE & SPECK 1996). Zur Auswertung der Daten und Berechnung der mechanischen Kenngrößen wurden für jede Astprobe die bei den Biegeversuchen ermittelten Maximalauslenkungen (x_{max}) gegen die jeweils einwirkenden Kräfte (F) in einem Diagramm aufgetragen. Aus der Steigung des Kraft-Auslenkungs-Diagramms kann die Biegesteifigkeit berechnet werden. Das strukturelle Biegeelastizitätsmodul (E) ergibt sich als Quotient der Biegesteifigkeit (BS) und des über die Länge der untersuchten Achse gemittelten axialen Flächenträgheitsmoments (I). Mit Hilfe einer Regressionsanalyse wurde getestet, ob sich die Werte im linear elastischen Bereich befinden, in dem das HOOKEsche Gesetz angewendet werden kann. Um dies sicherzustellen, wurden nur lineare Regressionen mit einem Korrelationskoeffizienten von $R^2 > 0{,}98$ verwendet.

Aus der Gleichung der Regressionsgeraden für die Maximalauslenkung läßt sich die Steigung der Regressionsgeraden (b) darstellen als:

$$b = dx_{max} / dF = (l^2 \quad a) / (16 \quad BS)$$

wobei l den Abstand zwischen den Auflagepunkten und a den Abstand zwischen den Auflage- und Massenapplikationspunkten darstellt. Für die Biegesteifigkeit (BS) der Achse ergibt sich:

$$BS = (l^2 \quad a) / (16 \quad b)$$

Das axiale Flächenträgheitsmoment (I) für den gesamten Querschnitt wird für jedes Achsenstück anhand der direkten Messung des Durchmessers in Kraftrichtung (d_a) und senkrecht dazu (d_b) unter Annahme eines elliptischen Querschnitts (Ausnahme: sehr junge Achsen) berechnet:

$$I = (\pi \cdot d_a^3 \quad d_b) / 64$$

Das axiale Flächenträgheitsmoment wurde sowohl an den beiden Auflagepunkten, der Mitte der Probe, als auch an den zwei Massenapplikationspunkten berechnet und der Mittelwert der fünf erhaltenen Flächenträgheitsmomente wurde für die Berechnung des Biegeelastizitätsmoduls (E) verwendet:

$$E = BS / I = (l^2 \quad a) / (16 \quad I \quad b)$$

Achsenanatomische Untersuchungen

Um die Anteile der einzelnen Achsengewebe am Gesamtquerschnitt und deren Anteile am axialen Flächenträgheitsmoment zu ermitteln, wurden Achsenquerschnitte der in den Biegeversuchen getesteten Sproßachsen mit geeichten Meßokularen unter dem Binokular vermessen. Bei der Messung wurde nur zwischen Mark, Holz und Rinde unterschieden, wobei als Rinde die Gesamtheit der äußeren Gewebeschichten von Kambium bis zur Epidermis definiert wurde (SPECK 1994, SPECK & ROWE 1999). Querschnittsflächen und

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

axiale Flächenträgheitsmomente der verschiedenen Gewebe wurden mit Formeln für elliptische Ringe und Dreiecke berechnet (NIKLAS 1992, SPECK et al. 1990).

4. Ergebnisse

4.1 Ergebnisse der Biegeversuche

4.1.1 Biegesteifigkeit

In Abb. 6 ist für jedes untersuchte Achsenstück die Biegesteifigkeit doppelt logarithmisch gegen das axiale Flächenträgheitsmoment aufgetragen, welches bei Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum mit dem Durchmesser der Achsen und somit mit ihrem Alter korreliert ist. Es ist deutlich zu erkennen, dass mit zunehmendem Flächenträgheitsmoment, d.h. mit zunehmendem Alter die Biegesteifigkeit der Achsen ansteigt.

Zusätzlich ist die sogenannte neutrale Gerade in die Abbildungen mit eingezeichnet. Zur Berechnung der neutralen Geraden wird der Mittelwert der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli (E_j) des jüngsten Entwicklungsstadiums (1-jährige Achsen) als Steigung verwendet, und die Berechnung erfolgt nach der Formel: $BS = E_j \cdot I$. Für den Seebach-Bestand betrug der errechnete Mittelwert $E_j = 1195 \pm 729$ MN/m^2, für den Rinken-Bestand 1237±375 MN/m^2 Käme es bei der Querschnittsvergrößerung der Achsen während der Ontogenie zu einer gleichmäßigen Zunahme aller Gewebe – das heißt, während der Ontogenie würde sich der prozentuale Anteil der Gewebe am Flächenträgheitsmoment nicht verändern – müßten auch die Daten der älteren Entwicklungsstadien um die neutrale Gerade streuen. Im Falle der Grau-Erle liegen die Werte der älteren Ontogeniestadien deutlich oberhalb der neutralen Geraden. Dies belegt, dass es mit zunehmendem Alter zu einer Versteifung der Achsen kommt, wie es für selbsttragenden Pflanzen typisch ist (SPECK 1991b, SPECK & ROWE 1999).

Um die beiden Standorte direkt vergleichen zu können, wurden in Abb. 7 die ermittelten Biegesteifigkeiten für beide Standorte in ein gemeinsames Koordinatensystem eingetragen. In beiden Beständen verläuft die Zunahme der Biegesteifigkeit im Verlauf der Ontogenie nach einem sehr ähnlichen Muster. Ein statistischer Vergleich der nach Altersklassen geordneten mittleren Biegesteifigkeiten bestätigt diese Übereinstimmung in der Veränderung der biegemechanischen Eigenschaften von *Alnus incana* von den beiden Standorten. Außer bei vierjährigen Achsen, bei denen der Rinken-Bestand eine schwach signifikant höhere Biegesteifigkeit wie der Seebach-Bestand zeigt, ließen sich mittels t-Test bei keiner anderen Altersklasse Unterschiede nachweisen .

4.1.2 Strukturelles Biegeelastizitätsmodul

Wie im vorangegangenen Abschnitt gezeigt wurde, liegen die gemessenen Werte der Biegesteifigkeit für ältere Ontogeniestadien oberhalb der neutralen Gerade, was belegt, daß mit zunehmenden Flächenträgheitsmomenten ein Anstieg der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli einhergehen muß. Im doppelt logarithmischen Auftrag der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli gegen die axialen Flächenträgheitsmomente (Abb. 8) ist deutlich zu erkennen, daß die strukturellen Biegeelastizitätsmoduli mit steigendem Flächenträgheitsmoment zunehmen. Dieser Anstieg findet vor allem innerhalb der ersten Entwicklungsstadien statt, d.h. bei 1 bis 6-jährigen Achsen. Danach ist eine Abflachung des Anstiegs zu

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

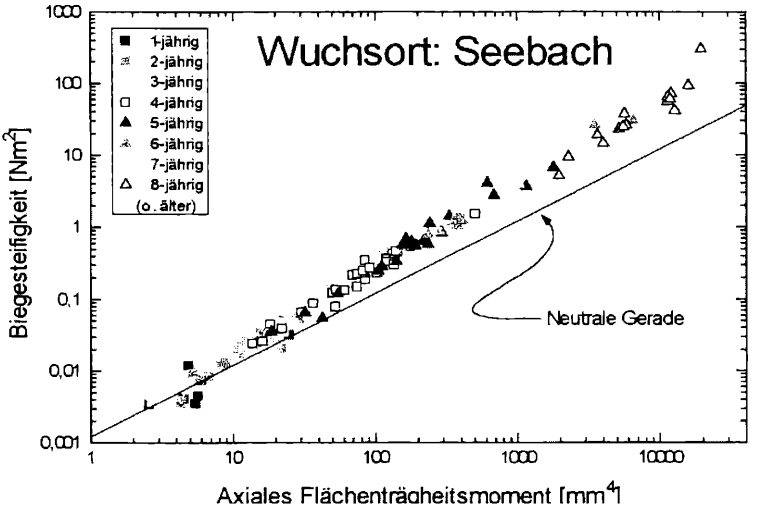


Abb. 6A: Auftrag der Biegesteifigkeit gegen das axiale Flächenträgheitsmoment in einem doppelt logarithmischen Plot für den Seebach-Bestand.

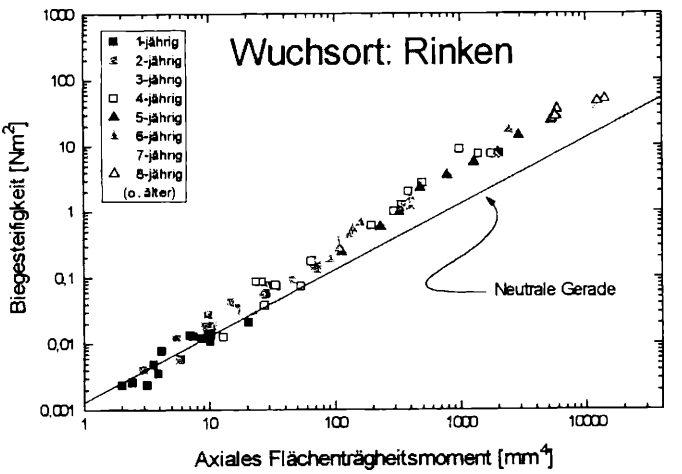


Abb. 6B: Auftrag der Biegesteifigkeit gegen das axiale Flächenträgheitsmoment in einem doppelt logarithmischen Plot für den Rinken-Bestand. Mit eingezeichnet ist in beiden Abbildungen die neutrale Gerade, welche sich aus der Beziehung $BS = E_j \; I$ mit dem Mittelwert des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls (E_j) der jüngsten untersuchten Ontogeniestadien (1-jährige Achsen) als Steigung berechnet. Die unterschiedlichen Symbole charakterisieren verschieden alte Achsen. Wie man sieht liegen die Werte des Biegeelastizitätsmoduls für die älteren Ontogeniestadien deutlich über der neutralen Geraden.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

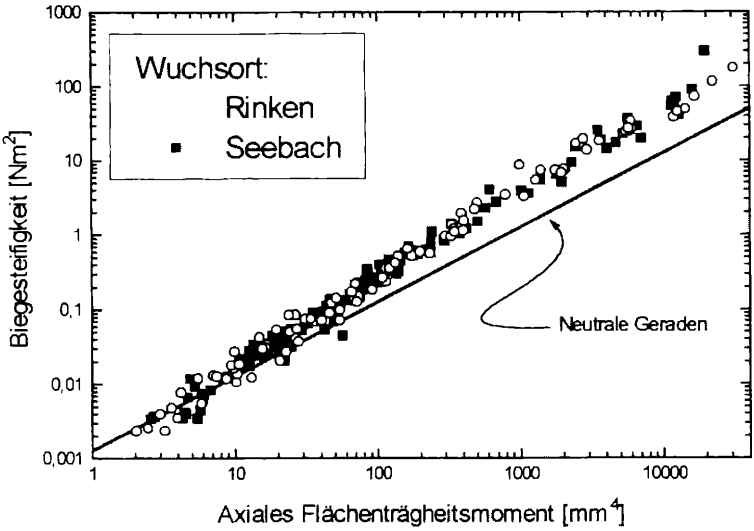


Abb.7: Auftrag der Biegesteifigkeit gegen das axiale Flächenträgheitsmoment in einem doppelt logarithmischen Plot für die beiden Bestände Seebach und Rinken. Ein Vergleich der Bestände zeigt die Übereinstimmung der Datensätze und der neutralen Geraden.

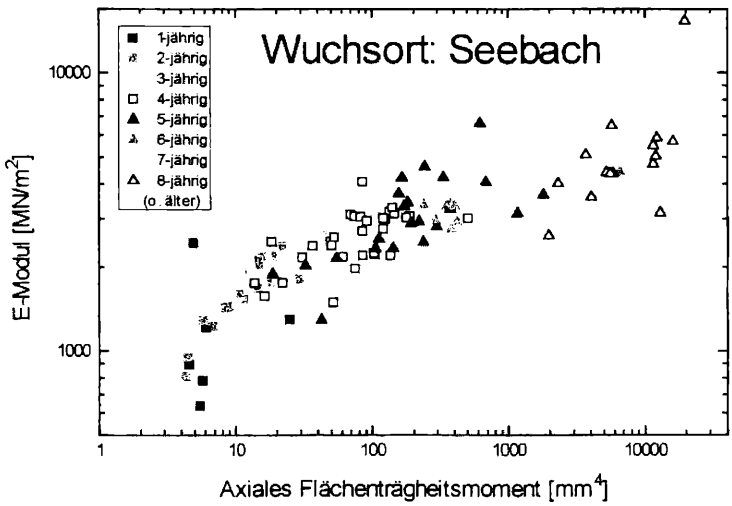


Abb. 8A: Auftrag der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli gegen das axiale Flächenträgheitsmoment in einem doppelt logarithmischen Plot für den Seebach-Besatand.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

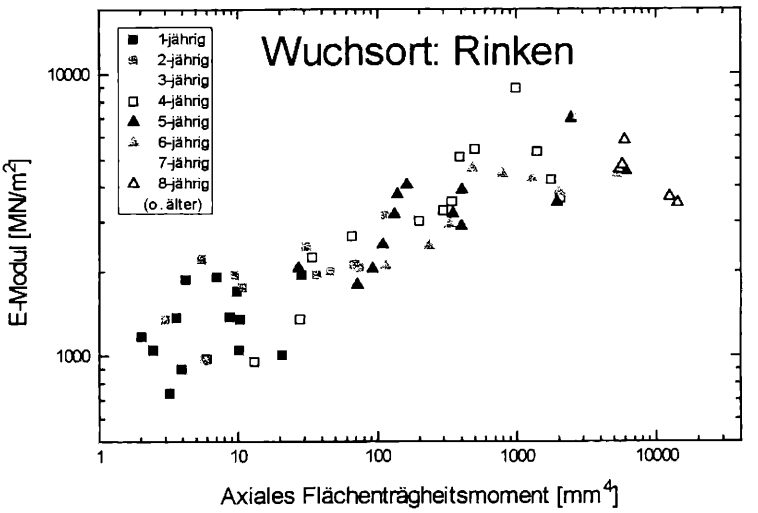


Abb. 8B: Auftrag der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli gegen das axiale Flächenträgheitsmoment in einem doppelt logarithmischen Plot für den Rinken-Bstand. Die unterschiedlichen Symbole charakterisieren verschieden alte Achsen. Die Zunahme der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli findet vor allem in jungen Stadien, bei 1 bis 6 jährigen Achsen statt, danach ist eine deutliche Verringerung der Geschwindigkeit der Zunahme zu erkennen.

beobachten und schließlich, bei 7-jährigen und älteren Achsen, findet nur noch eine sehr langsame Zunahme des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls mit steigendem Alter der Achsen statt.

Um die strukturellen Biegeelastizitätsmoduli der Bestände miteinander vergleichen zu können, wurden beide Datensätze in einem Diagramm aufgetragen (Abb. 9). Wie beim Vergleich der Biegesteifigkeit ist auch im Falle der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli eine sehr gute Übereinstimmung zu bemerken. Beide Bestände zeigen einen schnellen Anstieg des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls in den ersten sechs Jahren und eine vergleichbare Verlangsamung des Anstiegs in älteren Stadien. Diese Übereinstimmung läßt sich statistisch durch einen Vergleich der nach Altersklassen geordneten strukturellen Biegeelastizitätsmoduli belegen. Außer bei zweijährigen Achsen, bei denen der Rinkenbestand über ein schwach signifikant höheres strukturelles Biegeelastizitätsmodul verfügt, ließen sich mittels t-Test bei keiner anderen Altersklasse Unterschiede nachweisen.

4.1.3 Abschätzung der Biegeelastizitätsmoduli von Holz und Rinde

Die bisher beschriebenen strukturellen Biegeelastizitätsmoduli beziehen sich auf die gesamte Pflanzenachse, welche ein aus verschiedenen Geweben aufgebautes Verbundmaterial darstellt. Mit Hilfe folgender Beziehung können die Biegeelastizitätsmoduli von Rinde und Holz quantitativ abgeschätzt werden (SPECK et al. 1996b):

$$E_{Achse} = E_{Rinde}\ I_{rel.\ Rinde} + E_{Holz}\ I_{rel.\ Holz} + E_{Mark}\ I_{rel.\ Mark}$$

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

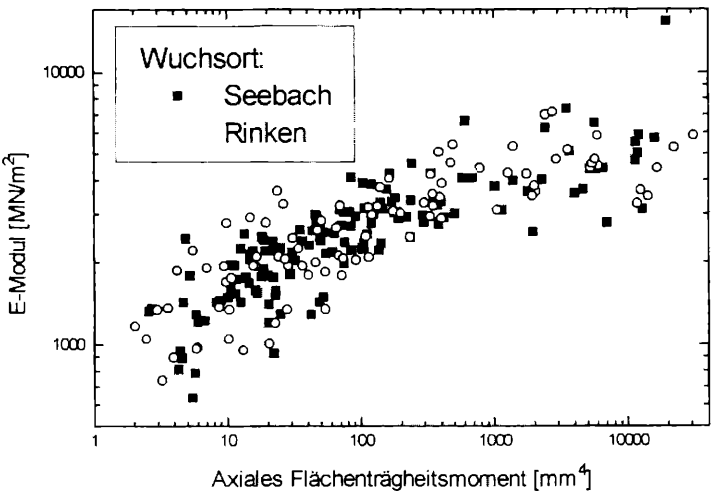


Abb.9: Auftrag der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli gegen das axiale Flächenträgheitsmoment in einem doppelt logarithmischen Plot für die beiden Bestände Seebach und Rinken. Ein Vergleich der Bestände zeigt die Übereinstimmung der Datensätze.

Hierbei stellen E_{Rinde}, E_{Holz} und E_{Mark} die Biegeelastizitätsmoduli der Gewebe Rinde, Holz und Mark dar, während $I_{\text{rel. Rinde}}$, $I_{\text{rel. Holz}}$ und $I_{\text{rel. Mark}}$ die relativen Anteile dieser Gewebe am axialen Flächenträgheitsmoment sind. E_{Achse} ist das strukturelle Biegeelastizitätsmodul der gesamten Achse, das in den mechanischen Tests gemessen wurde.
Da das Biegeelastizitäsmoduls des überwiegend parenchymatischen Marks sehr klein ist und ausserdem der Anteil des Marks am axialen Flächenträgheitsmoment außer bei einjährigen Achsen verschwindend gering ist (vergl. Kapitel 6.2.2) und selbst bei den einjährigen Achsen nur ca. 5% beträgt, kann der Einfluß des Marks in guter Näherung vernachlässigt werden. Trägt man das für die gesamte Pflanzenachse gemessene strukturelle Biegeelastizitätsmodul gegen den relativen Anteil des interessierenden Gewebes am axialen Flächenträgheitsmoment auf, kann das Biegeelastizitätsmodul dieses Gewebes bestimmt werden, indem die Regresionsgerade auf einen Gewebeanteil von 100% extrapoliert wird (SPECK et al. 1996b):

$$E_{\text{Achse}} \approx I_{\text{rel. Holz}} \; (E_{\text{Holz}} - E_{\text{Rinde}}) + E_{\text{Rinde}}$$

$$E_{\text{Achse}} \approx I_{\text{rel. Rinde}} \; (E_{\text{Rinde}} - E_{\text{Holz}}) + E_{\text{Holz}}$$

Eine weitere bei dieser Analyse vorausgesetzte Annahme ist, dass sich das Biegeelastizitätsmodul von Holz und Rinde während der gesamten Ontogenie nicht verändern; d.h. es wird angenommen, dass Holz bzw. Rinde einer einjährigen Achse verglichen mit den Geweben einer zehnjährigen Achse das gleiche Biegeelastizitätsmodul besitzen.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

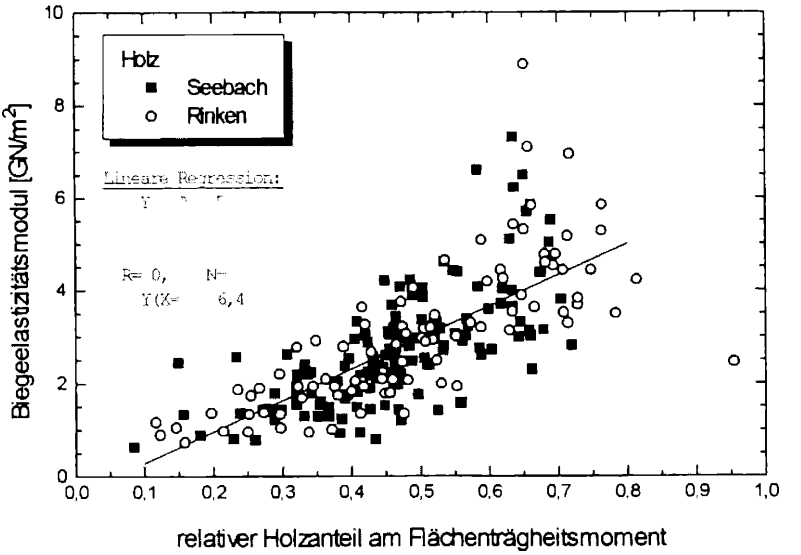


Abb.10A: Bestimmung des Biegeelastizitätsmoduls des Holzes durch Regressionsanalyse.

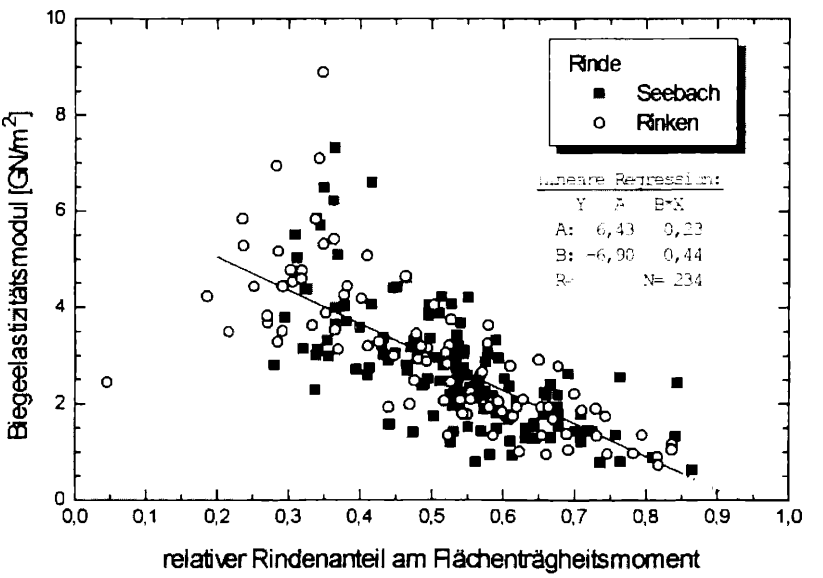


Abb.10B: Bestimmung des Biegeelastizitätsmoduls der Rinde durch Regressionsanalyse.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Die Berechnung des Biegeelastizitätsmoduls ergab für das frische Holz der Zweige und Äste Grau-Erle einen Wert von E_{Holz} = 6,4 GN/m^2 (Abb. 10A). Dieser Wert liegt deutlich über den für frisches Holz von *Alnus viridis* gefundenen Werten von ca. 4,0 GN/m^2 (SPECK et al. 1996b), und entspricht in guter Näherung dem Wert für frisches Zweigholz von *Alnus glutinosa*. Der zunächst überraschende Befund, dass sich bei dieser Analyse für die Rinde ein negativer Wert ergibt (Abb. 10B), läßt sich wie folgt deuten: Neben der Zunahme des Holzanteils findet bei alten Achsen eine zusätzliche Versteifung des Holzgewebes statt, wie sie in Abb. 10A durch die nach oben von der Regressionsgeraden abweichenden Werte des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls bei Achsen mit hohen Holzanteil, d.h. bei älteren Achsen zu erkennen ist. Diese Zunahme des Biegeelastizitätsmoduls des Holzes bei älteren Achsen kann z.B. durch einen größeren Spätholzanteil, steilere Winkel der Zellulosemikrofibrillen oder durch chemische Veränderungen hervorgerufen sein (vergl. SPECK et al. 1996a, b). Aufgrund der für die verwendete Berechnungsmethode notwendigen Annahme eines während der Ontogenie konstanten Biegeelastizitätsmoduls der Gewebe, hat dies zur Folge, dass die Steigung der Regressionsgerade zunimmt und somit das Biegeelastizitätsmodul des Holzes geringfügig überschätzt wird, während das der Rinde geringfügig unterschätzt wird. Dies kann bei den zu erwartenden niedrigen Werten für Rinde die negativen Werte erklären.

4.2 Ergebnisse der achsenanatomischen Untersuchungen

Um den Einfluss der ontogenetischen Veränderung der Achsenanatomie auf die mechanischen Eigenschaften quantifizieren zu können, wurden im Verlauf der Ontogenie auftretenden Veränderungen der Gewebeanteile an der Querschnittsfläche und am axialen Flächenträgheitsmoment bestimmt.

4.2.1 Gewebeanteile an der Querschnittsfläche

Bezüglich der Anteile an der Querschnittsfläche lassen sich folgende Entwicklungen erkennen (Abb. 11): Während der Holzanteil bei Pflanzen von beiden Standorten einen starken Anstieg im Verlauf der Ontogenie aufweist, verringert sich der Anteil von Mark und Rinde am Gesamtquerschnitt, wobei der Anteil des Markes mit zunehmendem Alter verschwindend gering wird. Diese Zu- bzw. Abnahmen der Gewebeanteile verlaufen in den ersten Jahren schnell, verlangsamen sich mit zunehmendem Alter immer weiter, bis schließlich bei 7-jährigen und älteren Achsen ein annähernd konstantes Verhältnis der Gewebsanteile an der Querschnittsfläche erreicht ist.

4.2.2 Gewebeanteile am axialen Flächenträgheitsmoment

Analog zu den Veränderungen der Flächenanteile erfolgen im Verlauf in der Ontogenie Änderungen des Beitrags der verschiedenen Gewebe zum axialen Flächenträgheitsmoment der Geamtachse (Abb. 12). Während der Anteil des Holzes am axialen Flächenträgheitsmoment bei Pflanzen von beiden Standorten stark ansteigt, verringert sich der Anteil von Mark und Rinde, wobei der Anteil des Marks in allen Ontogeniestadien sehr gering ist. Auch hier verlaufen diese Zu- bzw. Abnahmen der Gewebeanteile in den ersten Jahren schnell, verlangsamen sich mit zunehmendem Alter immer weiter und bleiben schließlich, bei 7-jährigen und älteren Achsen mehr oder weniger konstant.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

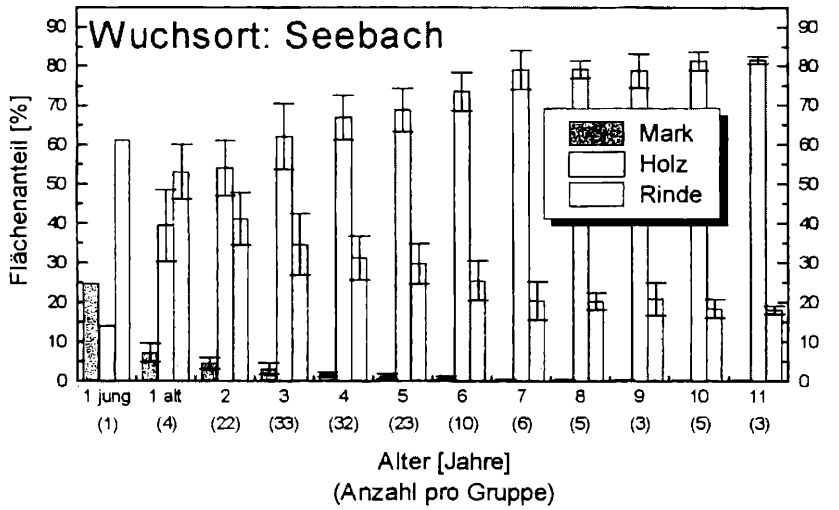


Abb.11A: Veränderung der prozentualen Gewebeanteile am Gesamtachsenquerschnitt im Verlauf der Ontogenie. Vergleich der Bestände: (A) Seebach, (B) Rinken. Eingetragen sind die Mittelwerte für die untersuchten Größenklassen, die Standardabweichungen und die Anzahl der Meßdaten.

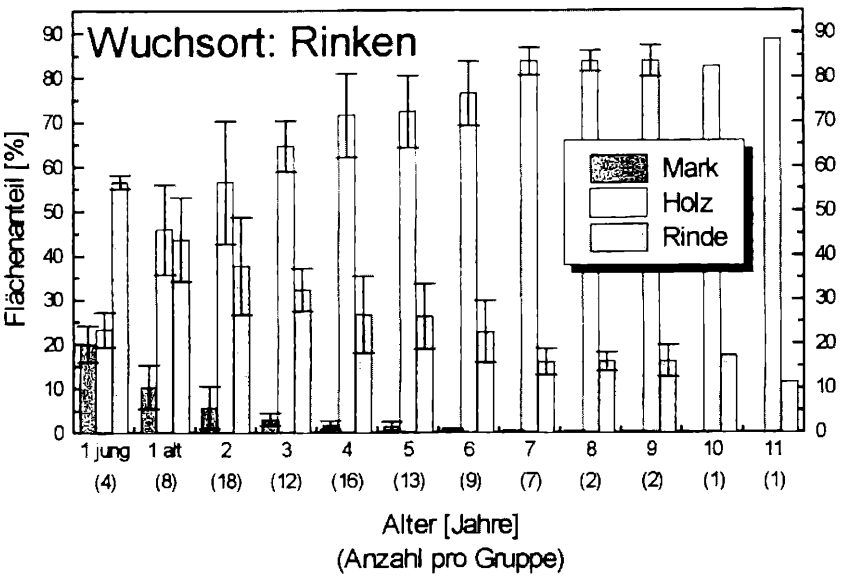


Abb.11B: Veränderung der prozentualen Gewebeanteile am Gesamtachsenquerschnitt im Verlauf der Ontogenie.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

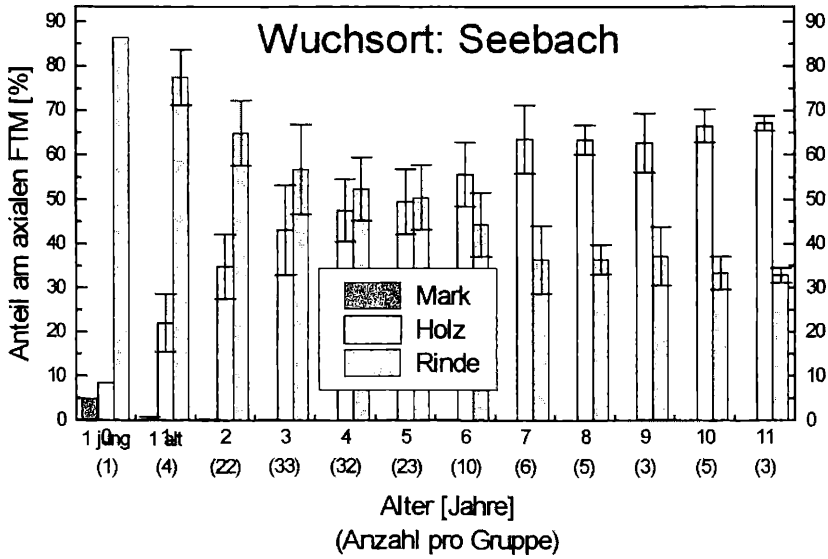


Abb.12A: Veränderung der prozentualen Gewebeanteile am axialen Flächenträgheitsmoment im Verlauf der Ontogenie. Vergleich der Bestände: (A) Seebach, (B) Rinken. Eingetragen sind die Mittelwerte für die untersuchten Größenklassen, die Standardabweichungen und die Anzahl der Meßdaten.

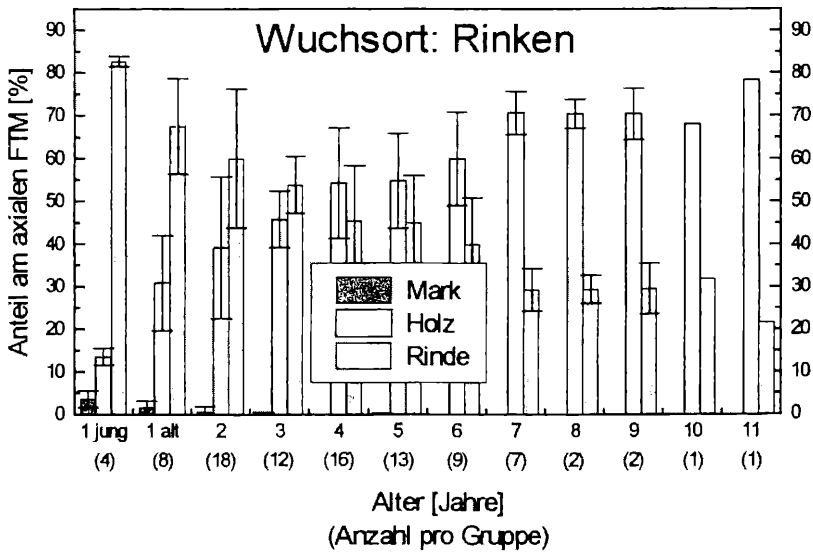


Abb.12B: Veränderung der prozentualen Gewebeanteile am axialen Flächenträgheitsmoment im Verlauf der Ontogenie.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Ein Vergleich der Gewebeanteile an der Querschnittsfläche und am axialen Flächenträgheitsmoment bei verschiedenen Altersklassen aus den beiden untersuchten Beständen mittels t-Test ergibt lediglich bei den 8-11-jährigen Achsen einen signifikanten Unterschied. In dieser – aufgrund der geringen Probenzahl zusammengefassten Altersklasse ist der Holzanteil sowohl an der Querschnittsfläche als auch am axialen Flächenträgheitsmoment bei Pflanzen aus dem Standort Rinken schwach signifikant höher als bei denen aus dem untersuchten Bestand am Seebach.

4.3 Diskussion

Bedingt durch das sekundäre Dickenwachstum nimmt im Verlauf der Ontogenie *von Alnus incana* der Anteil des Holzes gegenüber den anderen beiden Geweben immer stärker zu. Folglich ist auch die Vergrößerung der Querschnittsfläche im überwiegenden Maße von der Zuwachsrate des Holzes abhängig. Ab dem siebten Entwicklungsjahr erfolgen bei beiden Standorten keine oder nur noch geringfügige Änderungen der prozentualen Gewebeanteile an der Querschnittsfläche und ein annähernd konstantes Verhältnis von Rinde: Holz: Mark von 16 %: 84 %: < 1 % (Rinken) bzw. 20 %: 80 %: < 1 % (Seebach) stellt sich ein.
Analog zu den Veränderungen der Gewebeanteile an der Querschnittsfläche stellt sich auch beim axialen Flächenträgheitsmoment ab dem siebten Entwicklungsjahr ein annähernd konstantes Verhältnis der prozentualen Anteile von Rinde: Holz: Mark von 29%:71%:<1% (Rinken) und 35 %: 65 %: < 1 % (Seebach) ein.
Betrachtet man die Veränderungen der beiden mechanischen Kenngrößen (Biegesteifigkeit, strukturelles Biegeelastizitätsmodul) während der Ontogenie, so zeigt sich hier ein für selbsttragende Pflanzen typisches Verhalten. Die Biegesteifigkeit der Achsen nimmt im Verlauf der Ontogenie überproportional zu. In einem doppelt logarithmischen Auftrag von Biegesteifigkeit gegen das axiale Flächenträgheitsmoment liegen die Werte für ältere Ontogeniestadien deutlich über der neutralen Gerade (vgl. Abb. 6 und Abb. 7). Die Ursache hierfür ist eine Zunahme des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls im Verlauf der Ontogenie, wobei vor allem in den jungen Ontogeniestadien ein schneller Anstieg zu beobachten ist, während die Werte für siebenjährige und ältere Achsen nur noch sehr langsam zunehmen und annähernd konstant bleiben (vgl. Abb. 8 und Abb. 9).

Die Veränderungen der biegemechanischen Eigenschaften der Achsen von *Alnus incana* korrelieren hervorragend mit den Änderungen der Achsenanatomie im Verlauf der Ontogenie. Die Zunahme des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls ist korreliert mit der Zunahme des Anteils des biegesteifen Holzes am axialen Flächenträgheitsmoment der Achsen. Das strukturelle Biegeelastizitätsmodul bleibt weitgehend konstant sobald sich ein annähernd konstantes Verhältnis zwischen Holz und Rinde ausgebildet hat, d.h. bei siebenjährigen und älteren Achsen.

Die Achsen der Grau-Erlen beider untersuchten Bestände im Schwarzwald zeigen sehr ähnliche mechanische Eigenschaften, während in der Achsenanatomie leichte Unterschiede zu erkennen sind. Beim Rinken-Bestand wird ein höherer Holzanteil am axialen Flächenträgheitsmoment und an der Querschnittsfläche der Achsen in den ältesten untersuchen Ontogeniestadien gefunden. Die Altergruppen der 2 bis 6-jährigen Achsen hingegen weisen keine signifikanten Unterschiede auf. Die Grau-Erlen am Rinken zeigen darüber hinaus ten-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

denziell dickere Achsen, ein Unterschied, der allerdings nur für die vierjährigen Achsen signifikant ist.

5. Vergleich mit Alnus viridis und Alnus glutinosa

Mit *Alnus incana* wurde die dritte der drei im Schwarzwald vorkommenden Erlen-Arten auf ihre biomechanische Eigenschaften hin untersucht. Ein Vergleich mit den Ergebnissen von Untersuchungen an Grün-Erle (*Alnus viridis*) und Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa*) aus dem Schwarzwald (BRÜCHERT et al. 1994, 1995) und mit Daten von alpinen Beständen (GALLENMÜLLER et al. 1999) ermöglichen Überlegungen zur Anpassung der verschiedenen Erlen-Arten an die an den von ihnen besiedelten Standorten herrschenden mechanischen Umweltbedingungen.

Alnus viridis

Alnus viridis ist eine Art der subalpinen Krummholzstufe. In Lawinenbahnen oder entlang von Wildbächen ist sie aber auch in tieferen Lagen anzutreffen. An ihren Standorten ist die Pflanze erheblichen mechanischen Belastungen durch Schneedruck, Lawinenabgänge und Massenversatz von Bodenmaterial ausgesetzt, welche einen Baumwuchs nicht aufkommen lassen. *Alnus viridis* bildet dichte Dauergebüsche von 3-4 m Höhe aus, wobei ihre Wuchsform und die mechanischen Eigenschaften der Achsen an die herrschenden Standortsverhältnisse gut angepaßt sind. Die Achsen lassen sich flach auf den Boden pressen und entgehen so der Zerstörungsgewalt der Lawinen. Durch Ablegerbildung können die durch Steinschlag entstandenen Lücken in den Beständen wieder geschlossen werden (GALLENMÜLLER et al. 1999).

Im Schwarzwald findet sich ein vom alpischen Verbreitungsgebiet deutlich abgegrenztes Teilareal der Grün-Erle, die zu den progressiven Glazialrelikten zu rechnen ist. Das ursprüngliche Vorkommen von *Alnus viridis* im Schwarzwald befindet sich an Wildbachufern und in den tief eingeschnittenen rhenanischen Kerbtälern auf der Westseite des Mittelgebirges. Daneben hat sich die Grün-Erle auf anthropogen geschaffenen Standorten stark ausgebreitet, wie zum Beispiel auf extensiv bewirtschafteten Weideflächen oder Böschungen und Weganrissen, welche durch Wegebau entstanden sind (BRÜCHERT et al. 1994).

Alnus glutinosa

Die Schwarz-Erle ist eine in Europa häufig vorkommende, oft bestandsbildende Art der Auen- und Bruchwälder. Sie kommt als Galeriegehölz entlang von Fließgewässern vor, hier vor allem in Gewässerabschnitten mit seichten, zeitweise überschwemmten Uferpartien und bildet als Stellario nemorum – Alnetum glutinosae die häufigste bachbegleitende Pflanzengesellschaft im Schwarzwald. Hier besiedelt *Alnus glutinosa* vorwiegend die wintermilden und gefälleschwachen Talböden der breiten Sohlentäler im Mittel- und Unterlauf, ist aber auch in tief eingeschnittenen Flußtälern mit höherer Abflußgeschwindigkeit, an frischen bis feuchten Wegrändern und in Quellbereichen zu finden. Im winterkalten Klima der Täler des danubischen Reliefs im Schwarzwald mit über 150 Frosttagen pro Jahr und Wintertemperaturen unter -15° C wird die Schwarz-Erle von der Grau-Erle (*Alnus incana*) abgelöst (SCHWABE 1985b, BRÜCHERT et al. 1994).

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Häufig werden die Pflanzen im Schwarzwald durch regelmäßiges Zurückschlagen auf Stock gesetzt. Kurz nach dem Hieb zeigt *Alnus glutinosa* einen mehr oder weniger strauchförmigen Wuchs, später hingegen entwickelt sie sich eher baumförmig mit monopodialem Wuchs.

5.1 Vergleich von Funktionsanatomie und biomechanischen Eigenschaften

In den Tabellen 1 und 2 werden die von BRÜCHERT et al. (1994, 1995) und GALLENMÜLLER et al. (1999) angegebenen Werte für die Querschnittsflächen der Achsen, die Gewebeanteile an der Querschnittsfläche und am axialen Flächenträgheitsmoment sowie die Werte des strukturellen Biegeelastizitätsmoduls für *Alnus viridis* und *Alnus glutinosa* den bei *Alnus incana* gefundenen Werten gegenübergestellt. Es zeigt sich, dass *Alnus incana* im ersten Jahr deutlich dickere Achsen als die beiden anderen Arten im Schwarzwald ausbildet, im Verlauf der Ontogenie jedoch einen geringeren Zuwachs aufweist (Tab.1). *Alnus glutinosa* hat von allen drei Erlenarten die höchste Zuwachsleistung, *Alnus viridis* aus den Alpen (1380 m) die geringste.

Betrachtet man die Gewebeverteilung, so weisen *Alnus glutinosa* und *Alnus incana* bei den einjährigen Achsen einen signifikant höheren Markanteil und einen geringeren Rindenanteil auf als *Alnus viridis*. Im Vergleich der verschiedenen Ontogeniestadien zeigen alle Erlen-Arten eine Zunahme des Holzanteils, welche mit einer Abnahme des Rinden- und Markanteils einhergeht (Tab. 1). Bei *Alnus glutinosa* und *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald vergrößert sich der Anteil des Holzes an der Sproßquerschnittsfläche in übereinsstimmender Weise im Verlauf der Ontogenie, während der Zuwachs des Holzanteils bei *Alnus incana* etwas verzögert ist. Bei *Alnus viridis* aus den Alpen findet die Zunahme des Holzanteils deutlich langsamer statt. Mit steigendem Alter der Achsen verändern sich die Gewebeanteile am Sprossquerschnitt nur noch sehr langsam und es wird ein annähernd konstantes Verhältnis der Gewebe zueinander erreicht. Während sich bei den Grün- und Schwarz-Erlen aus dem Schwarzwald bereits nach 5 Jahren konstante Gewebeverhältnisse eingestellt haben, ist dies bei der Grau-Erle erst nach 7 Jahren der Fall und bei der Grün-Erle aus den Alpen sogar erst nach 12-13 Jahren. Bei allen Erlenarten aus dem Schwarzwald wird dabei ein annähernd gleiches Verhältnis zwischen Holz- und Rindenanteil an der Gesamtquerschnittsfläche erreicht, wobei das Mark bei allen drei Arten in den ältesten Ontogeniestadien nur einen vernachlässigbar kleinen Anteil beiträgt. Bei den Grün-Erlen aus den Alpen bleibt auch in den ältesten untersuchten Ontogeniestadien der Holzanteil an der Querschnittsfläche etwas geringer und der Rindenanteil etwas höher als bei den Erlen-Arten aus dem Schwarzwald.

Vergleicht man die Gewebeanteile am axialen Flächenträgheitsmoment, zeigen alle Arten eine starke Zunahme des Holz- und eine Abnahme des Rinden- und Markanteils (Tab. 2). Wiederum weist *Alnus viridis* – sowohl aus dem Schwarzwald als auch aus den Alpen – in ihrem jüngsten Ontogeniestadium jeweils einen deutlich höheren Rinden- und einen geringeren Markanteil auf als die beiden anderen Erlen-Arten. Der Holzanteil überwiegt den Rindenanteil bei den in den Alpen untersuchten Grün-Erlen erst in einem Alter der Achsen von 12-13 Jahren, während dies bei den anderen Erlen-Arten bereits schon mit 3-4 Jahren (*Alnus glutinosa* sowie *Alnus viridis* (Schwarzwald)) bzw. 4-6 Jahren (*Alnus incana*) der Fall ist. Ein Vergleich der Gewebeanteile bei den ältesten untersuchten Ontogeniestadien

Tab.1 Vergleich der Achsenanatomie von *Alnus glutinosa, Alnus viridis* und *Alnus incana*. R: Rinde, H: Holz, M: Mark. * Aus Grüden der Übersichtlichkeit sind nur die Mittelwerte angegeben.

	Alnus glutinosa			*Alnus viridis*						*Alnus incana*								
	Schwarzwald			Schwarzwald			Alpen (Landquarttal 1380 m ü.NN)			gesamt			Standort: Rinken			Standort: Seebach		
mittl. Querschnittsfläche [mm^2] mit Standardabweichung 1-jährige	3,9 ± 0,9			2,7 ± 0,5			9,2 ± 3,2			7,2 ± 3,2			7,6 ± 3,6			6,3 ± 1,9		
2- jährige	27,8 ± 8,8			21,9 ±10,7			14,0 ± 4,8			12,5 ± 5,9			14,3 ± 7,8			11,0 ± 3,0		
5-7-jährige	517,9 ± 226,5			207,4 ± 91,0			47,0 ± 30,4			110,4 ± 111,7			148,1 ± 146,0			82.4 ± 66,3		
Gewebeanteile an der gesamten Querschnittsfläche [%] *	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**
1-jährige	53	37	10	62	34	4	57	40	3	50	37	13	48	38	14	55	34	11
2-jährige	32	65	3	31	65	2	47	50	3	40	55	5	38	56	6	41	54	5
konstante Gewebeanteile nach:	5 Jahren			5 Jahren			12-13 Jahren			7 Jahren			7 Jahren			7 Jahren		
	19	81	<1	19	81	<1	21	79	<1	18	81	<1	16	84	<1	20	80	<1

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Tab.2 Vergleich der axialen Flächenträgheitsmomente und der biegemechanischen Eigenschaften von *Alnus glutinosa, Alnus viridis* und *Alnus incana*. R: Rinde, H: Holz, M: Mark. * Aus Grüden der Übersichtlichkeit sind nur die Mittelwerte angegeben.

	Alnus glutinosa			***Alnus viridis***						***Alnus incana***								
	Schwarzwald			Schwarzwald			Alpen (Landquarttal 1380 m ü.NN)			gesamt			Standort: Rinken			Standort: Seebach		
Gewebeanteile am axialen Flächenträgheitsmoment [%] *	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**	**R**	**H**	**M**
1-jährige	78	21	<1	86	14	<1	81	19	<1	75	23	<2	73	25	<3	79	19	<2
Holz- größer Rindenanteil nach	3-4 Jahren			3-4 Jahren			12-13 Jahren			4-6 Jahren			4 Jahren			6 Jahren		
älteste Ontogeniestadien	35	65	<1	33	67	<1	40	60	<1	33	67	<1	29	71	<1	35	65	<1
strukturelles Biegeelastizitätsmodul [N/mm^2] (Anzahl der Messungen ist in Klammer angegeben)																		
1-jährige insgesamt							765 (1)			1225 ± 479 (17)			1237 ± 375 (12)			1195 ± 729 (5)		
1-jährige jung	1359 ± 282 (9)			779 ± 168 (10)						901 ± 218 (5)			966 ± 187 (4)			638 (1)		
1-jährige alt	1642 ± 243 (6)			1626 ± 560 (9)						1360 ± 499 (12)			1372 ± 378 (8)			1334 ±761 (4)		
2-jährige	2116 ± 607 (11)			1944 ± 473 (28)			1245 ± 227 (3)			1807 ± 527 (40)			2058 ± 531 (18)			1602 ±436 (22)		
5-7-jährige	2969 ± 949 (11)			3308 ± 804 (18)			1770 ± 443 (14)			3640 ± 1302 (68)			3879 ± 1366 (29)			3462 ± 1237 (39)		

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

zeigt bei den Erlen-Arten aus dem Schwarzwald nur geringfügige Unterschiede. Sowohl die Rindenanteile als auch die Holzanteile sind bei allen Arten aus dem Schwarzwald annähernd gleich groß. Bei den Grün-Erlen aus den Alpen hingegen bleibt auch bei den ältesten untersuchten Ontogeniestadien der Holzanteil signifikant geringer und der Rindenanteil signifikant höher als bei den Erlen-Arten aus dem Schwarzwald. Der Markanteil am axialen Flächenträgheitsmoment liegt bei den ältesten Ontogeniestadien aller untersuchter Erlenarten unter 0,1 %.

Tab. 2 zeigt außerdem eine Gegenüberstellung der Veränderungen der strukturellen Biegeelastizitätsmoduli der drei Erlen-Arten im Verlauf der Ontogenie. Analog zu den anatomischen Befunden ergeben sich vor allem bei den jüngsten Achsen Unterschiede zwischen den Arten. In diesem Stadium weisen die Achsen von *Alnus viridis* sowohl für den Schwarzwald als auch für die Alpen niedrigere strukturelle Biegeelastizitätsmoduli auf als die beiden anderen Erlen-Arten, d.h. die Achsen zeichnen sich durch eine höhere Flexibilität aus. Dieser Unterschied verliert sich bei den älteren Achsen der Schwarzwaldherkünfte, während bei *Alnus viridis* aus den Alpen die Werte auch bei alten Achsen signifikant geringer sind.

5.2 Diskussion

Wuchsform, Wachstumsgeschwindigkeit und biomechanische Eigenschaften der Sproßachse bestimmen die Konkurrenzkraft und die standörtliche Einnischung von Gehölzen in entscheidender Weise. Die drei Erlen-Arten zeigen im Vergleich ihrer jüngsten Triebe, welche am Rande des Verzweigungssystems stehen und somit verstärkt mechanischen Belastungen ausgesetzt sind, deutliche Unterschiede. Die einjährigen Achsen von *Alnus viridis* zeichnen sich durch eine deutlich größere Flexibilität gegenüber den anderen Erlen-Arten aus. So lassen sich die jüngsten Triebe der Grün-Erle buchstäblich um den Finger wickeln ohne dabei zu brechen (BRÜCHERT et al. 1995). Aufgrund dieser großen Biegefähigkeit kann *Alnus viridis* einwirkenden Kräften nachgeben und ausweichen und trägt somit zum Beispiel bei Schneelast bzw. Setzbewegungen des Schnees keine großen Schäden davon. Diese Eigenschaft den Kräften auszuweichen, wird bei den jungen Achsen zusätzlich durch den leicht dorsoventral abgeplatteten Achsenquerschnitt mit aufrecht-ovaler Querschnittsfläche unterstützt (BRÜCHERT et al. 1994).

Vergleicht man *Alnus viridis* aus dem Schwarzwald mit dem Alpenstandort, dann zeigen sich deutliche Unterschiede. Die günstigeren Wuchsbedingungen im Schwarzwald führen zur Ausbildung von deutlich dickeren Achsen mit einer größeren Festigkeit, welche der Pflanze selbst bei strauchigem Wuchs das Erreichen von größeren Endhöhen ermöglicht. In den Alpen hingegen müssen die Achsen selbst in den ältesten Entwicklungsstadien noch biegefähig sein, um den mechanischen Beanspruchngen durch Lawinen oder Schneedruck flexibel ausweichen zu können. Die hohe Flexibilität auch der alten Achsen von Grün-Erlen aus den Hochlagen der Alpen ist auf eine geringere Zuwachsleistung und die verminderte Bildung von Spätholz zurückzuführen (BRÜCHERT et al. 1995, GALLENMÜLLER et al. 1999).

Im Gegensatz dazu unterliegen *Alnus glutinosa* und *Alnus incana* an ihren Wuchsorten deutlich geringeren mechanischen Belastungen. Beide Arten besiedeln ähnliche Standorte und sind in Bezug auf ihre biomechanischen Eigenschaften vergleichbar. Die verringerte Zuwachsleistung und damit verbundene geringere Holzproduktion bei *Alnus incana* könnte auf die ungünstigeren klimatischen Bedingungen des Wuchsgebietes zurückzuführen sein.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Nach Feldbeobachtungen von SCHWABE (1985b) scheint *Alnus glutinosa* schneebruchgefährdeter zu sein als *Alnus incana*, was auch das Fehlen dieser Art in den winterkalten Gebieten des Schwarzwaldes erklären könnte. SCHWABE begründet ihre Aussage mit der Beobachtung, daß die Seitenäste bei der Schwarz-Erle fast waagerecht ausgebildet seien, bei der Grau-Erle hingegen mit spitzerem Winkel am Stamm ansetzen würden. Anstatt, wie die Äste der Schwarz-Erle, unter der Schneelast zu brechen, würden sich die nach unten gebogenen Äste der Grau-Erle nach Abschmelzen oder Abfallen der Schneelast wieder aufrichten. Daß die Brucheigenschaften der Zweige und Äste sich bei verschiedenen Arten einer Gattung deutlich unterscheiden können, wurde für die Gattung *Salix* gezeigt (BEISMANN & SPECK 2000, BEISMANN et al. 2000). In diesen Arbeiten wird auch die ökologische Bedeutung der unterschiedlichen Astbrüchigkeit im Zusammenhang mit den mechanischen Umwelteinflüssen am Standort der verschiedenen Weiden-Arten diskutiert. In weiteren Untersuchungen soll geklärt werden, in wieweit die in Feldbeobachtungen festgestellt unterschiedliche Schneebruchgefährdung von Grau- und Schwarz-Erle durch eine unterschiedliche Brüchigkeit der Zweige und Äste der beiden Arten erklärt werden kann, oder ob sie nur eine Folge der verschiedenen Astansatzwinkel ist.

6. Danksagung

Wir danken Frau Dipl.-Biol. Friederike Gallenmüller für die elektronische Bearbeitung der Abbildungen.

7. Angeführte Schriften

BEISMANN, H. & SPECK, T. (2000): Warum sind bestimmte Weidenarten brüchiger als andere? – In: DUJESIEFKEN, D. & KOCKERBECK, P. (Hrsg.): Jahrbuch der Baumpflege 2000. Thalacker Verlag, Braunschweig: 222-228

BEISMANN, H., WILHELMI, H., BAILLÈRES, H., SPATZ, H.-CH., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T. (2000): Brittleness of twig bases in the genus *Salix* - fracture mechanics and ecological relevance. – J. Exp. Bot. 51: 617-633

BRÜCHERT, F., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T. (1994): Anatomischer und biomechanischer Vergleich der Sproßachsen von *Alnus viridis* (Chaix) DC. aus dem Schwarzwald und den Lechtaler Alpen mit Stockausschlägen von *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. aus dem Schwarzwald im Hinblick auf die Standortsökologie beider Arten. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i.Br. 82/83: 19-45

BRÜCHERT, F., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T. (1995): Biomechanisch-ökologische Untersuchungen an Sproßachsen von Schwarz-Erle und Grün-Erle. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz: 389-396

ENNOS, A.R. (1993): The Mechanics of the Flower Stem of the Sedge *Carex acutiformis*. – Ann. Bot. 72: 123-127

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

GALLENMÜLLER, F., BOGENRIEDER, A. & SPECK, T. (1999): Biomechanische und ökologische Untersuchungen an *Alnus viridis* (Chaix) DC. in verschiedenen Höhenlagen der Schweizer Alpen. – Ber. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 347: 31 S

GROSSER, D. (1977): Die Hölzer Mitteleuropas. Ein mikroskopischer Lehratlas. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York

GROSSER, D. & TEETZ, W. (1987): Einheimische Nutzhölzer. – Loseblattsammlung, Hrsg. Centrale Marketinggesellschaft der deutschen Agrarwirtschaft mbH (CMA), Bonn und Arbeitsgemeinschaft Holz e.V., Düsseldorf, Blatt 16

HECKER, U. (1985): Laubgehölze: Wildwachsende Bäume, Sträucher und Zwerggehölze. – Spektrum der Natur, BLV Verlagsgesellschaft, München-Wien-Zürich

LEIBUNDGUT, H. (1991): Unsere Waldbäume, Eigenschaften und Leben. – Verlag Paul Haupt, Bern-Stuttgart

MAYER, H. (1992): Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. – 4. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-NewYork

NIKLAS, K.J. (1992): Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function. – University of Chicago Press

OBERDORFER, E. (1982a): Erläuterungen zur vegetationskundlichen Karte Feldberg 1: 25000. – Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg Nr. 27. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Institut für Ökologie und Naturschutz: 1-86

OBERDORFER, E. (1982b): Pflanzenwelt – Die hochmontanen Wälder und subalpinen Gebüsche. – In: Der Feldberg im Schwarzwald. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Institut für Ökologie und Naturschutz: 317-364

ROWE, N.P & SPECK, T. (1996): Biomechanical characteristics of the ontogeny and growth habit of the tropical liana *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae). – Int. Jour. Pl. Sci. 157: 406 - 417

SCHWABE, A. (1985a): Monographie *Alnus incana*-reicher Waldgesellschaften in Europa. Variabililtät und Ähnlichkeiten einer azonal verbreiteten Gesellschaftsgruppe. - Phytocoenologia 13: 197-302

SCHWABE, A. (1985b): Zur Soziologie *Alnus incana*-reicher Waldgesellschaften im Schwarzwald unter der Berücksichtigung der Phänologie. - Tuexenia 5: 413-446

SEIBERT, P. (1992): Verband Alno-Ulmion. – In: OBERDORFER, E. (Hrsg.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften – Teil 4: Wälder und Gebüsche (B. Tabellenband). Gustav Fischer Verlag, Jena-Stuttgart-New York

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

SPECK, T., SPATZ, C.-CH. & VOGELLEHNER, D. (1990): Contributions to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind forces. – Botanica Acta 103: 111-122

SPECK, T. (1991a): Biophysikalische Methoden in der Paläobotanik: Möglichkeiten – Problematik. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i.Br. 79: 99-131

SPECK, T. (1991b): Changes of the bending-mechanics of lianas and self-supporting taxa during ontogeny. - Natural Structures. Principles, Strategies, and Models in Architecture and Nature, Proceedings of the II. International Symposium of the Sonderforschungsbereich 230 Part I. Mitteilungen des SFB 230 Heft 6: 89 - 95

SPECK, T. (1994): Bending stability of plant stems: ontogenitical, ecological and phylogenetical aspects. – Biomimetics 2: 109-128

SPECK, T., ROWE, N.P. & SPATZ, H.-CH. (1996a): Pflanzliche Achsen – Hochkomplexe Verbundstrukturen mit erstaunlichen mechanischen Eigenschaften. – In: NACHTIGALL, W. (Hrsg.): Technische Biologie und Bionik 3, BIONA-report 10, Fischer-Verlag, Stuttgart: 101-131

SPECK, T., ROWE, N.P., BRÜCHERT, F., HABERER, W., GALLENMÜLLER, F. & SPATZ, H.-CH. (1996b): How plants adjust the "material properties" of their stems according to differing mechanical constraints during growth - an example of smart design in nature. In: ENGIN, A.E. (ed.), Bioengineering. PD-Volume 77, Proceedings of the 1996 Engineering Systems Design and Analysis Conference, Volume 5, ASME 1996: 233 - 241

SPECK, T. & ROWE, N.P. (1999): A quantitative Approach to analytically defining size, form and habit in living and fossil plants. – In: KURMANN, M.H. & HEMSLEY, A.R. (Hrsg.): The Evolution of Plant Archtecture. Royal Botanic Gardens Kew, Kew: 447-479

STEPHENS, R.C. (1970): Strength of materials. – Edward Arnold Press, London-New York

VINCENT, J.F.V. (Hrsg.) (1992): Biomechanics-materials: a practical approach. – The Practical Approach Series, IRL Press at Oxford University Press, Oxford-New York-Tokyo

WAGENFÜHR, R. und C. SCHEIBER (1985): Holzatlas. – 2. Aufl., VEB Fachbuchverlag, Leipzig

YOUNG, W.C. (1989): ROARK'S formulas for stress and strain. - 6. Aufl., McGraw-Hill, New York-St. Louis-...-Tokyo-Toronto

Eingang des Manuskripts 17.04.2000

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau

Jahr/Year: 1998/1999

Band/Volume: 88-89

Autor(en)/Author(s): Hlawatsch Silja, Bogenrieder Arno, Speck Thomas

Artikel/Article: Funktionsanatomie und Biomechanik der Grau-Erle {Ainus incana): Vergleich von Pflanzen aus unterschiedlicher Höhenlage im südlichen Schwarzwald 249-276