

## 3.2 Ökophysiologie und Wachstum arktischer Pflanzen im Klimawandel

REINER ZIMMERMANN, MANFRED KÜPPERS & KURT LORIS

*Physiological ecology and growth of Arctic plants in a changing climate: The southern limit of the Arctic coincides with the northern tree line and stretches roughly along the 10°C-July-isotherm. Northwards the conditions for plants become harsher, due to the pronounced decrease in temperature, precipitation and length of vegetation period. In addition, permafrost restricts the availability of nutrients. However, Arctic plants are able to adapt their physiological processes (photosynthesis, respiration and growth) to ensure their survival. Whether this ability is sufficient to compensate for the effects of changing climate (warming, higher precipitation in winter and summer, less light) and to maintain their competitiveness remains doubtful. Under these circumstances changes in the species composition of Arctic plant communities are to be expected.*

Auf der Nordhemisphäre unseres Erdballs erstreckt sich die weitgehend baum- und strauchlose Vegetation der Arktis (hierunter fallen jedoch nicht die sog. Zwergsträucher) zirkumpolar über Nordamerika und Eurasien. Die Südgrenze verläuft gemeinsam mit der nördlichen Baumgrenze gegenwärtig ungefähr entlang der 10°C- Juli-Isotherme. Von hier nach Norden werden die Bedingungen für die Existenz der Pflanzen immer ungünstiger, denn die Temperaturen, die Niederschläge und die Länge der Vegetationsperiode nehmen stetig ab. Zusätzlich erschwert Permafrost im Boden die pflanzliche Nährstoffversorgung (WALTER & BRECKLE 1999). Allerdings verfügen arktische Pflanzen über Anpassungen ihrer physiologischen Prozesse (Photosynthese, Atmung und Wachstum), die ihre Existenz unter diesen extremen Bedingungen gewährleisten.

Ob diese Mechanismen ausreichen, die raschen Veränderungen des rezenten Klimawandels (Erwärmung, höhere Niederschläge, geringere Einstrahlung) im bestehenden Vegetationsgefüge auszugleichen, kann bezweifelt werden. Vielmehr muss davon ausgegangen werden, dass es durch direkte Licht-, Wasser- und Nährstoffkonkurrenz am Standort, durch Veränderungen der Samenproduktion, Verbreitung, Keimung und Etablierung sowie durch veränderte Mortalität in Populationen zu Verschiebungen der Artenzusammensetzung in den Vegetationsgesellschaften kommen wird. Darüber hinaus ist zu erwarten, dass sekundäre, oft auch anthropogene Umweltveränderungen, wie z.B. eine höhere Feuerfrequenz, zusammen mit Veränderungen der Feueranfälligkeit der Vegetation durch anhaltende Sommertrockenheit zunehmen (Abb. 3.2-1). Eine Verstärkung des Weidedrucks durch herbivore Tiere und Schäden durch Pathogene und Insektenbefall wird ebenfalls an Bedeutung gewinnen. Mittelfristig, also im Zeitraum dieses Jahrhunderts wird es bereits zu erheblichen Veränderungen der Vegetationsbedeckung und der Artenzusammensetzung in der Arktis kommen. Dabei wird es aufgrund der unterschiedlichen Resilienz von Arten am Standort (d.h. der Fähigkeit ange-

sichts von ökologischen Störungen ihre grundlegende Organisationsweise zu erhalten, HOLLING 1973) nicht zu einer einfachen Verschiebung der bisherigen Vegetationszonen weiter nach Norden kommen: Während boreale Waldgesellschaften an Gunststandorten zunehmend rasch und weit in die bisher baumfreie Tundra nach Norden vordringen, wird sich die Artenzusammensetzung der arktischen Tundra-Vegetation wandeln. Dies ist ein Prozess, der in wesentlich verlangsamter Form in den vergangenen Zwischeneiszeiten (Interglazialen) mehrfach stattfand und stets einen Florenwandel in den arktischen Regionen auslöste.

### Beginnender Wandel in der Pflanzendecke der Tundragebiete

Die rezente Klimaerwärmung wird in der Arktis und Subarktis vermutlich erhebliche Auswirkung auf die Ökologie der Pflanzen und daher auf die Zusammensetzung der Pflanzendecke haben. Anzeichen dafür sind seit einigen Jahrzehnten deutlich erkennbar. So stieg in Nordalaska im 20. Jahrhundert im Zeitraum von 50 Jahren die Jahresmitteltemperatur um 3,5 °C an (CHAPIN et al. 1992). Als sichtbare Folge etablieren sich Weiden und kleine Fichten in der Tundra auf dem bisher fast völlig gehölzfreien flachen »North Slope« Nordalaskas seit wenigen Jahren entlang von klimatischen Gunststandorten wie Flussläufen und windgeschützten Senken (Abb. 3.2-2). Auch im westsibirischen Gebirgsland des Urals ist die Waldgrenze aus Lärchen an der Grenze zur arktischen Gebirgstundra in den letzten hundert Jahren um etwa 60 Höhenmeter gestiegen (BRUGGER 2008). Vergleiche mit historischen Fotos und Satellitenaufnahmen belegen, dass sich die bewaldete Fläche im Nordural in den letzten 50 Jahren in höher gelegene Tundragebiete ausgebreitet hat. Welche pflanzenökologischen Prozesse vom Klimawandel betroffen sein werden und wie die Folgen für die arktische Pflanzenverbreitung sind, soll im Folgenden ansatzweise abgeschätzt werden.

### Autökologische Auswirkungen auf die Physiologie der Pflanzen

Betrachtet werden müssen zunächst die teilweise schon messbaren Auswirkungen der sich wandelnden Klima- und Einstrahlungsverhältnisse auf die Autökologie sessiler Pflanzen. Die vorhergesagte Zunahme der mittleren Jahrestemperaturen von wenigen Grad Celsius wird nicht zwangsläufig den Pflanzenmetabolismus erhöhen (KÖRNER 2003). Photosyntheseraten werden durch die Erwärmung nur geringfügig beeinflusst. Vielmehr sind hierfür die Dauer und Intensität der verfügbaren Sonneneinstrahlung und die aktuelle Wasser- und Nährstoffversorgung aus dem Wurzelraum – alle zeitlich begrenzt durch die sich derzeit verändernde Länge der Vegetationsperiode – ausschlaggebend. Insbesondere die Stickstoffversorgung ist in arktischen Gebieten limitierend, da die Aufnahme und chemische Reduktion in der Wurzel ein enzymatischer Prozess ist, der stark temperaturabhängig ist.



**Abb. 3.2-1:** Natürlich durch Blitzschlag entstandenes Bodenfeuer in der arktischen Tundra nach längerer Trockenheit. Aufnahme bei Sagwon, North Slope, Nordalaska vom 19. September 2007 (Foto: Reiner Zimmermann).



**Abb. 3.2-2:** Die baumförmige Vegetation aus Schwarzfichten, Weiden- und Erlengebüschen schiebt sich immer weiter entlang von Fließgewässern und an windgeschützten Stellen in die Tundra vor. Luftaufnahme vom 7. Februar 2011 über Zentralalaska (Foto: Reiner Zimmermann).

Der mitochondriale Respirationprozess in Pflanzenzellen ist ebenfalls temperaturabhängig. Pflanzen können aber auf Individuen- und Bestandesebene ihre Gesamt-Atmungsrate den Umgebungstemperaturen anpassen. Entsprechende *in situ* Erwärmungsexperimente im Freiland zeigten kaum vegetative Effekte hinsichtlich Wachstum und Biomasseproduktion. Dagegen konnte nachgewiesen werden, dass sich phänologische Prozesse, wie z.B. der frühere Blühbeginn während der sommerlichen Vegetationsperiode erheblich beschleunigten (KÖRNER 2003). Dies deckt sich mit Untersuchungsbefunden, nach denen der Zeitpunkt des Wachstumsbeginns von Pflanzen kalter Klimazonen im Frühjahr überwiegend thermisch opportunistisch erfolgt, während die phänologische Entwicklung arktischer Pflanzen im weiteren Verlauf des Sommers deterministisch verläuft und maßgeblich durch die Photoperiode am Standort gesteuert wird (KÖRNER 2003). Eine Klimaerwärmung, die in arktischen Gebieten ein um nur wenige Tage früheres Auftauen, insbesondere der oberen durchwurzelten Bodenschichten, bewirkt, kann sich also primär als Verlängerung der vegetativen Wachstumsphase bei Gefäßpflanzen auswirken. Eine durch höhere Lufttemperaturen und Luftfeuchte bedingte stärkere Bewölkung kann aber auch zur Reduzierung der Sonneneinstrahlung führen. Die für das Austreiben der Knospen kritische Übergangszeit im Frühjahr wird dadurch meist länger und die Gefahr von Spätfrösten nach wärmeren Tagen, in denen die pflanzlichen Frostresistenz bereits abzuklingen begonnen hat, erhöht sich. Auch höhere Niederschläge im Winter, wie sie bei steigenden Temperaturen prognostiziert werden, werden für Pflanzen indirekt wirksam, da sie durch eine vermehrte Schneeeinlagerung im Frühjahr die Ackerzeit generell verlängern und somit dem Auftauprozess entgegenwirken.

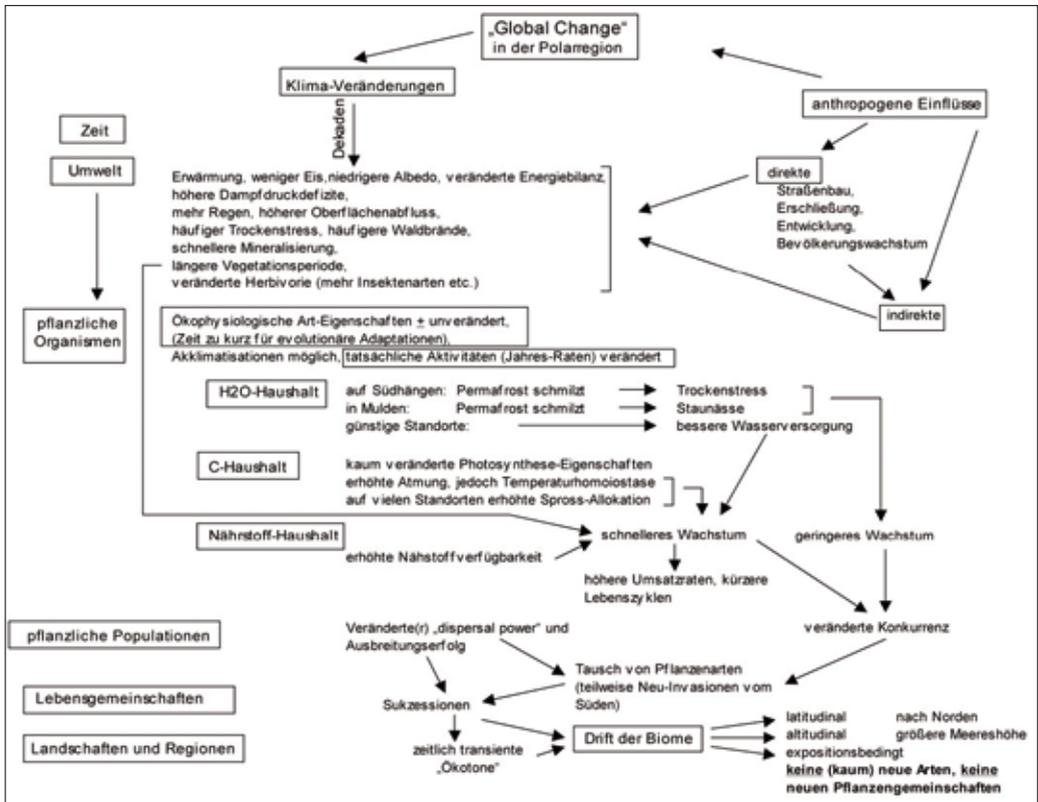
### Bedeutung der Änderung der edaphischen Bedingungen

(*edaphisch* = von den Eigenschaften des Bodens abhängige Erscheinungen und Vorgänge)

Das interannuell sehr variable, zunehmend frühere Eintreten der Auftauprozesse in der arktischen Landschaft wurde durch langjährige Zeitreihenmessungen mit satellitengestütztem Radar für Alaska nachgewiesen (McDONALD et al. 2004). Dabei muss beachtet werden, dass – wenn nur oberirdische Pflanzenteile früher auftauen – bei noch gefrorenem Boden die Gefahr von Frosttrocknis und Trockenschäden stark erhöht ist. Nur wenn gleichzeitig auch die oberen Bodenschichten vom Auftauprozess erfasst werden und somit die Wasserversorgung der Pflanzen durch ihre Wurzeln sichergestellt ist, wirkt sich eine Frühjahrserwärmung positiv auf das vegetative Wachstum aus. Eng an die Bodener-

wärmung gebunden ist die Änderung der edaphischen Standortverhältnisse, insbesondere die »Verringerung« des Permafrostes, weil der Boden tiefer gehend auftaut. Sowohl die Tiefe der Durchwurzelung, die bis zum Zeitpunkt der stärksten jährlichen Bodenerwärmung

gegen Ende des Sommers erreicht werden kann, als auch die in der Landschaft für Pflanzenbewuchs überhaupt verfügbaren Flächen werden zunehmen. Ein Temperaturanstieg in der Arktis wird sich auch aus anderen Gründen nicht nur positiv auf die Standortbedingungen



Neben der auch in der Arktis wirksamen Änderung des globalen Klimas existieren direkte Einflüsse des Menschen auf die nordhemisphärischen Polarregionen, z.B. durch Straßenbau mit nachfolgender landschaftlicher Erschließung, zunehmende Besiedlung und Bevölkerungswachstum. Sie haben indirekte Auswirkungen, wie sie auch aus dem Komplex des »Global Change« vorliegen. Während direkte Einflüsse sofort erkennbar sind, lassen sich indirekte Effekte nur viel schwerer nachweisen. Beide Einflusstypen führen im Zeitraum von Dekaden zu regionalen Klimaveränderungen, z.B. weil durch Erwärmung geringere Eisflächen erhalten bleiben, wodurch wegen der verminderten Albedo die Energiebilanzen erhöht und die Vegetationsperiode um ein paar Tage verlängert werden. Lokal können zwar höhere Niederschläge und damit höherer Oberflächenabfluss auftreten, gleichzeitig aber wird sich das Dampfdruckdefizit der Atmosphäre im Sommer nicht nur jahreszeitlich bedingt erhöhen. In der Folge häufen sich Waldbrände. Bakterien und Pilze bleiben länger aktiv und erhöhen die Mineralisierung toter Biomasse. Außerdem wandern Insekten in die wärmeren Gebiete ein.

Die Klimaveränderung kann zu neuen Temperatur-Höchstwerten im Sommer und höheren Tiefstwerten im Winter führen. Diese sind jedoch nur um wenige Grade erhöht und treten nur selten auf. Sie liegen in einem Bereich, der zum natürlichen Erfahrungsbereich der Arten gehört und bewirken daher keine genetischen Adaptationen. Reversible Akklimatisierungen erfolgen sicher; aber entscheidender dürften die durch verlängerte Vegetationsperioden größeren Jahres-Raten sein. Bei unveränderten Photosynthese-Eigenschaften kann sich die Assimilat-Allokation zugunsten des Sprosses wegen verbesserter Nährstoffversorgung verschieben, was zu schnellerem Wachstum führt. Dies trifft jedoch nicht für solche Standorte zu, auf denen durch schmelzenden Permafrost Staunässe oder – scheinbar widersprüchlich – temporärer Trockenstress in Pflanzen auftritt. Hier verschlechtern sich die Wachstumsbedingungen. Die Folge sind Verschiebungen der Konkurrenzsituationen zwischen Individuen und Arten bei einerseits erhöhten Umsatzzahlen und kürzeren Lebenszyklen auf verbesserten Standorten und andererseits verschärften Existenzbedingungen. Dies wiederum verändert die Fähigkeit der Arten, sich auszubreiten oder fortzupflanzen. Somit kommt es allmählich zu einem teilweise widersprüchlich – temporärer Driften von Biomen kommt: Zonobiome verschieben sich langsam – über Jahrhunderte – nach Norden, Gebirgsbiome steigen auf größere Meereshöhen auf. Die Bildung neuer Arten oder wesentliche Veränderungen der Physiologie der Pflanzen wird man aber voraussichtlich nicht beobachten können.



**Abb. 3.2-3:** Die Baumgrenze bestehend aus wüchsigen, jungen Weissfichten (*Picea glauca*) rückt in Zentralalaska seit mehreren Jahrzehnten deutlich in die Zwergstrauch-Gebirgstundra vor: Aufnahme vom 12. September 2009 im Denali Nationalpark, Zentralalaska (Foto: Reiner Zimmermann).

auswirken: So führt in Flachlagen und Senken ein auftauender Permafrost zur Vernässung und Vermoorung der Tundra. Generell stellen Wasser- und Nährstoffversorgung für arktische Pflanzen am Standort die wesentlichen limitierenden Faktoren dar. Die thermischen Bedingungen für physiologische Prozesse sind hingegen während der sommerlichen Vegetationszeit kaum von Bedeutung. Somit ist für die künftige arktische Pflanzendecke entscheidend, wie sich der Klimawandel durch Änderung der meist kleinräumig wechselnden Standortbedingungen auswirkt.

### **Syn- und demökologische Faktoren beeinflussen den Wandel der Pflanzendecke der arktischen Gebiete**

Für die Zusammensetzung der Pflanzendecke spielen neben den abiotischen Faktoren auch die Konkurrenzverhältnisse, die genetische Plastizität, die Resilienz von Arten und ihre Fähigkeit zur Reproduktion bei der erfolgreichen Besiedlung neuer Standorte und ökologischer Nischen eine wichtige Rolle. Trotz der sich in den nächsten Jahrzehnten und Jahrhunderten voraussichtlich rasch wandelnden Standortbedingungen wird es für die Vegetation nicht nur ausschlaggebend sein, wie sich thermische und hygri sche Bedingungen ändern. Vielmehr wird für alle langlebigen sessilen Organismen, zu denen die arktischen Gefäßpflanzen zählen, entscheidend sein, wie erfolgreich sie sich am bisherigen Standort unter veränderten Lebensbedingungen behaupten und wie rasch und dauerhaft neue Lebensräume besiedelt werden können. Da genetisch-evolutive Prozesse innerhalb der wenigen Generationen hier nicht greifen, bleibt den Pflanzen nur deren vorhandene genetische Plastizität als Reaktionspielraum. Kompliziert wird die Situation durch sekundär wirksame Prozesse, die als Folge der Wechselwirkung zwischen Klima, edaphischen Standortbedingungen, Pflanzendecke und Fauna auftreten. Es ist bereits festzustellen, dass aus dem Arteninventar der

südlich angrenzenden borealen Zone verholzende Arten in die südlichen Tundragebiete einwandern und sich dort erfolgreich etablieren. So befinden sich Gebüsche und Nadelgehölze in den flachen Landschaften Nordalaskas und Sibiriens seit Jahrzehnten auf dem Vormarsch nach Norden. Auch in den arktischen Gebirgstundren wandelt sich das Bild: Bisher dominierende Strauchtundra mit Zwergbirke wird überwachsen von wenigen Jahrzehnte alten Fichten, die in absehbarer Zukunft die südliche Tundra in boreales Waldland verwandeln (Abb. 3.2-3). An der nördlichen Verbreitungsgrenze der Tundra hin zum ewigen Eis und Schnee wird durch freiwerdende Flächen eine Pioniervegetation deutlich weiter nach Norden vordringen. Doch benötigen eine minimale Bodenbildung und das Entstehen von konkurrenzstabilen arktischen Dauergesellschaften sehr lange Zeiträume.

### **Literatur**

- BRUGGER, K. (2008): Der Wald erobert die Tundra im polaren Ural. Medien-Information der Eidg. Forschungsanstalt WSL. <http://www.wsl.ch>, 19.11.2008.
- CHAPIN, F. S., III, R. L. JEFFERIES, J. F. REYNOLDS, G. R. SHAVER & J. SVOBODA (eds.) (1992): Arctic ecosystems in a changing climate. Academic Press. San Diego.
- HOLLING, C. S. (1973): Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-23.
- KÖRNER, C. (2003): *Alpine Plant Life - Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Heidelberg, ISBN 3-540-00347-9. 344 S.
- MCDONALD, K. C., NYOKU, E., KIMBALL, J. S., ZIMMERMANN, R. & M. ZHAO (2004): Variability in Springtime Thaw in the Terrestrial High Latitudes: Monitoring a Major Control on the Biospheric Assimilation of Atmospheric CO<sub>2</sub> with Spaceborne Microwave Remote Sensing, *Earth Interactions*, Paper 8-020.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (1999): *Ökologie der Erde*, 4 Bde., UTB für Wissenschaft, ISBN 3825280225, 726 S.

### **Kontakt:**

Dr. Reiner Zimmermann  
 Prof. Dr. Manfred Küppers  
 Dr. Kurt Loris  
 Universität Hohenheim  
 Institut für Botanik  
 Dr.Reiner.Zimmermann@uni-hohenheim.de