

Thomas Peer

Zur Entstehung und ökologischen Bedeutung von biogenen Bodenkrusten im alpinen Raum

Einleitung

Bodenkrusten sind Verhärtungen an der Bodenoberfläche, die auf unterschiedliche Weise gebildet werden können: Entweder chemisch-physikalisch durch Lösung bestimmter Anteile des Ausgangsmaterials und azendenten Kapillarwasserstrom (Salz-, Gips- und Kalkkrusten), oder biogen unter Mitwirkung von Algen, Cyanobakterien, Mikropilzen, Flechten und Moosen (Biogene Krusten). Während z. B. Kalkkrusten das Pflanzenwachstum hemmen und großflächig zur Erosion beitragen da kein Wasser in die Tiefe eindringen kann, besitzen biogene Krusten bodenstabilisierende Eigenschaften, die das Pflanzenwachstum vor allem in extremen, schwer besiedelbaren Lebensräumen fördern. Die Bedeutung der biogenen Bodenkrusten wurde bisher vor allem für Wüstengebiete beschrieben [1], hingegen ist über biogene Bodenkrusten im alpinen Raum mit einigen wenigen Ausnahmen kaum etwas bekannt [2]. Es war und ist daher das Ziel eines Forschungsprojektes an der Universität Salzburg, Daten über Verbreitung, floristische Zusammensetzung und ökologische Funktion alpiner biogenen Bodenkrusten zu sammeln und diese vor dem Hintergrund der alpinen Pedogenese und Vegetationsentwicklung zu diskutieren. Mitwirkende an diesem Forschungsprojekt sind Univ. Prof. Dr. Roman Türk (Flechtenspezialist), Dr. Johann Peter Gruber (Moospezialist) und Dr. Angelika Tschalkner (Mikrobiologin an der Universität Innsbruck). Die Untersuchungen wurden durch den Glockner-Öko-Fonds finanziell unterstützt.

Abb. 1 zeigt nicht maßstabgetreu den Aufbau einer biogenen Kruste, bestehend aus Moosen, Flechten und Cyanobakterien an der Oberfläche sowie Rhizoiden, Rhizinen, Pilzhyphen und Bakterienkolonien im Inneren der Kruste. Durch das enge „Wurzelgeflecht“ und die klebrigen Stoffwechselprodukte der Bakterien und Algen werden Bodenpartikel zusammenhalten und vor Erosion geschützt [3].

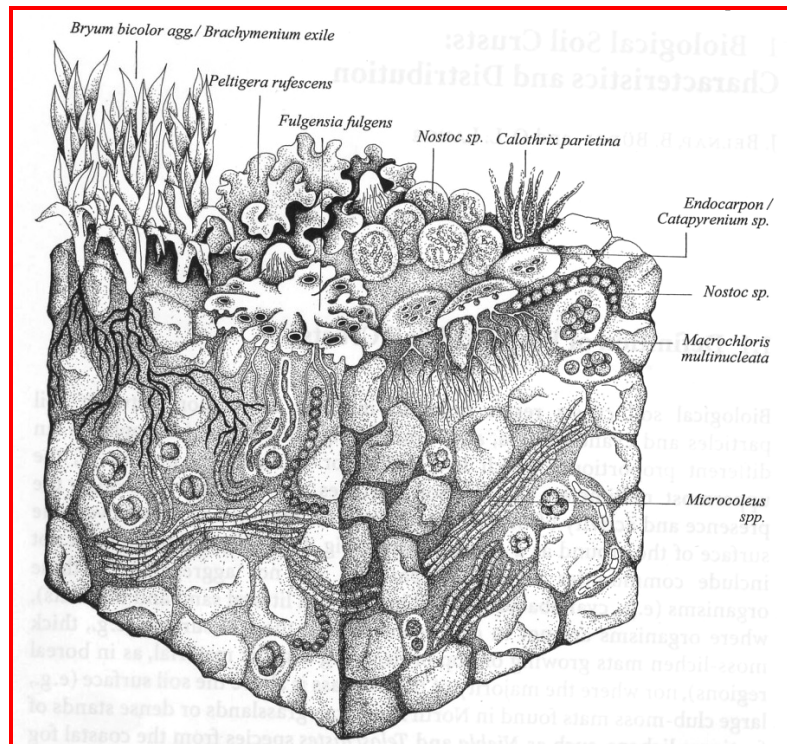


Abb. 1: Schematische Darstellung einer biogenen Kruste (Organismen nicht maßstabgetreu). Illustration von Renate Klein-Rödter [3].

Die Oberfläche der von uns untersuchten alpinen Bodenkrusten ist meistens dunkel gefärbt, durch die Frostwirkung grob strukturiert und teilweise von polygonartigen Rissen durchzogen (Abb. 2 und 3). In ihnen sammelt sich mit dem Schmelzwasser transportiertes Feinmaterial, aber auch Pflanzensamen und Moossporen werden angespült. Unter günstigen Voraussetzungen entwickeln sich daraus Netze von Gefäßpflanzen und Moospolstern, die die Krusten mit der Zeit überziehen (Abb. 4 und 5).



Abb. 2 und 3: Typische biogene Krusten im Großglockner Gebiet (©T. Peer)



Abb. 4 und 5: Moos- und Gefäßpflanzennetze überziehen die Bodenkrusten (© T. Peer)

Verbreitung biogener Bodenkrusten im alpinen Raum

Nach den bisherigen Beobachtungen in den Alpen kommen biogene Bodenkrusten an vegetationsfreien, hochalpinen Standorten über feinsandig-lehmigem Untergrund, vornehmlich in Nord- und Nordwestlagen und an mäßig steilen Hängen vor. Besonders schöne und großflächige Ausbildungen finden sich über stark verwitterter Rauwacke bzw. über karbonatreichen Sedimenten östlich des Hochtors an der Großglockner Hochalpenstraße und im Bereich des Piffkars. In den Silikatgebieten konnten bisher keine typischen Krustenbildungen beobachtet werden. Vielfach kommt es hier zu Übergängen mit moosreichen Schneebodengesellschaften.

Organismische Zusammensetzung alpiner biogener Bodenkrusten

Alpine Bodenkrusten setzen sich im Wesentlichen aus Bakterien, Algen und Flechten zusammen. Moose und Gefäßpflanzen sind nicht direkt an der Krustenbildung beteiligt; sie bilden unter günstigen Bedingungen alpine Matten in deren Lücken nur noch vereinzelt biogene Krusten vorkommen (Tab. 1).

Tab. 1: Organismische Zusammensetzung alpiner biogener Bodenkrusten
(Auswahl, Taxa alphabetisch geordnet)

Bakterien und Algen	Flechten	Moose	Gefäßpflanzen
<i>Anabaena spec.</i>	<i>Agonimia tristicula</i>	<i>Anthelia juratzkana</i>	<i>Arabis coerulea</i> (cf. <i>pumila</i>)
<i>Botrydiopsis spec.</i> (cf. <i>constricta</i>)	<i>Arthrorhaphis alpina</i>	<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	<i>Arenaria ciliata</i>
<i>Eustigmatos (vischeri)</i>	<i>Buellia elegans</i>	<i>Blindia cespiticia</i>	<i>Carex atrata</i>
<i>Monodus cf. coccomyxa</i>	<i>Buellia papillata</i>	<i>Brachythecium velutinum</i>	<i>Cerastium uniflorum</i>
<i>Bracteacoccus engadinensis</i>	<i>Caloplaca stillicidiorum</i>	<i>Bryum argenteum</i>	<i>Comastoma nanum</i>
<i>Clamidocapsa lobata</i>	<i>Catapyrenium cinereum</i>	<i>Bryum imbricatum</i>	<i>Dianthus glacialis</i>

<i>Chlorella ellipsoidea</i>	<i>Cetraria islandica</i>	<i>Bryum pallescens</i>	<i>Doronicum glaciale</i>
<i>Chlorella vulgaris</i> (var. <i>vulgaris</i>)	<i>Cladonia symphycarpa</i>	<i>Bryum spec.</i>	<i>Draba aizoides</i>
<i>Chlorococcum spec.</i>	<i>Collema fuscovirens</i>	<i>Campylium chrysophyllum</i>	<i>Erigeron uniflorum</i>
<i>Chlorotetraedron polymorphum</i>	<i>Decamoia hookeri</i>	<i>Distichium capillaceum</i>	<i>Euphrasia minima</i> agg.
<i>Choricystis (minor)</i>	<i>Fulgensia bracteata</i> subspec. <i>deformis</i>	<i>Distichium inclinatum</i>	<i>Gentiana orbicularis</i>
<i>Coccomyxa confluens</i> agg.	<i>Lecanora epibryon</i>	<i>Ditrichum heteromallum</i>	<i>Gentiana bavarica</i> subspec. <i>subacaulis</i>
<i>Coelastrella (aeroterrestrica)</i>	<i>Megaspora verrucosa</i>	<i>Ditrichum spec.</i>	<i>Kobresia myosuroides</i>
<i>Coelastrella spec.</i>	<i>Myxobilimbia lobulata</i>	<i>Drepanocladus uncinatus</i>	<i>Linaria alpina</i>
<i>Cylindrocystis (brebissonii)</i>	<i>Myxolimbium microcarpa</i>	<i>Encalypta cf. alpina</i>	<i>Minuartia sedoides</i>
<i>Eustigmatos (vischeri)</i>	<i>Peltigera rufescens</i>	<i>Hypnum bambergeri</i>	<i>Minuartia gerardii</i>
<i>Geminella spec.</i>	<i>Placidium spec.</i>	<i>Hypnum revolutum</i>	<i>Moehringia ciliata</i>
<i>Gloeocystis papuana</i>	<i>Polyblastia sendtneri</i>	<i>Leiocholea spec.</i>	<i>Myosotis alpestris</i>
<i>Klebsormidium (dissectum)</i>	<i>Protoblastenia terricola</i>	<i>Lophozia spec.</i>	<i>Oreochloa disticha</i>
<i>Klebsormidium (flaccidum)</i>	<i>Psora decipiens</i>	<i>Lophozia sudetica</i>	<i>Persicaria vivipara</i>
<i>Leptosira (errumpens)</i>	<i>Squamaria gypsacea</i>	<i>Meesia uliginosa</i>	<i>Pedicularis aspleniifolia</i>
<i>Lobosphaeropsis spec.</i>	<i>Solorina saccata</i>	<i>Polytrichum alpinum</i>	<i>Phyteuma orbiculare</i>
<i>Monoraphidum spec.</i>	<i>Toniniopsis obscura</i>	<i>Polytrichum norvegicum</i>	<i>Primula minima</i>
<i>Muriella spec.</i>	<i>Vulpicida tubulosus</i>	<i>Pottiaceae</i>	<i>Prizelago brevicaulis</i>
<i>Nostoc (punctiforme)</i>		<i>Racomitrium spec.</i>	<i>Ranunculus alpestris</i>
<i>Podohedra spec.</i> (oder <i>Keratococcus spec.</i>)		<i>Sanionia uncinata</i>	<i>Salix herbacea</i>
<i>Pseudoschzomeris spec.</i>		<i>Scapania cuspiduligera</i>	<i>Salix serpillifolia</i>
<i>Radiosphaera spec.</i>		<i>Scapania helvetica</i>	<i>Saxifraga androsacea</i>
<i>Scotiellopsis oocystiformis</i>		<i>Tortella tortuosa</i>	<i>Saxifraga oppositifolia</i>
<i>Stichococcus spec.</i>		<i>Tortula ruralis</i>	<i>Saxifraga rudolphiana</i>
<i>Xanthonema (debile)</i>		<i>Tayloria froelichiana</i>	<i>Saxifraga stellaris</i>
<i>Xanthonema (montanum)</i>			<i>Silene acaulis</i> subspec. <i>exscapa</i>
			<i>Silene acaulis</i> subspec. <i>ongiscapa</i>

Zu den Cyanobakterien (Cyanoprokariota, früher Blaualgen) zählen die Gattungen *Anabaena spec.* und *Nostoc spec.* Ihre Zellfäden sind von einer gallertartigen, klebrigen Hülle umgeben; außerdem vermögen sie in speziellen Zellen (Heterozysten) atmosphärischen Stickstoff zu binden (Abb. 6).

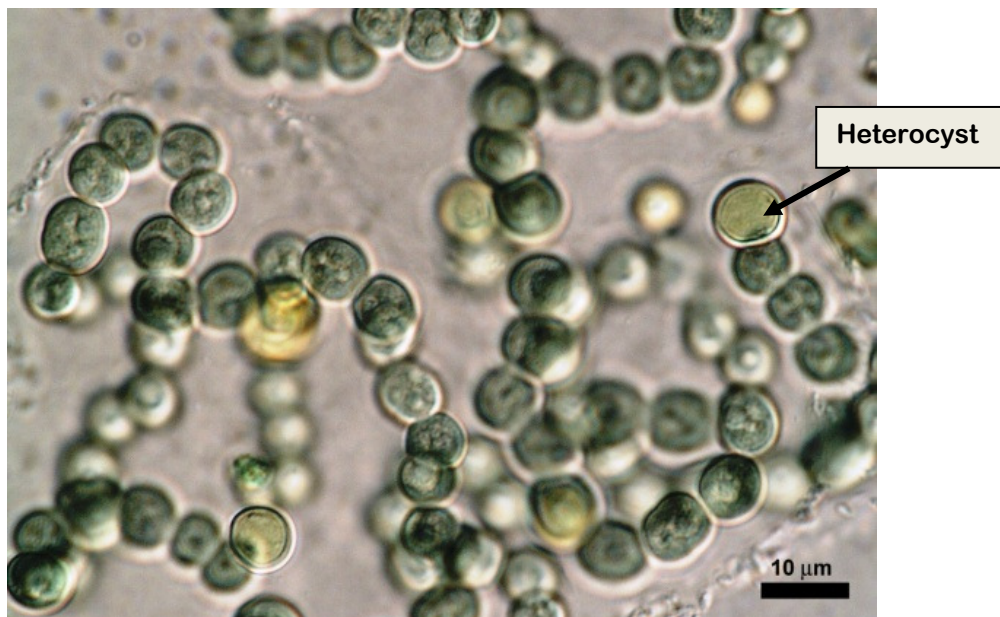


Abb. 6: Zellkette von *Nostoc. spec.* mit Heterocyst (© A. Tschakner)

Innerhalb der eukaryotischen Algen gehören die Grünalgen (Chlorophyta) zur größten Gruppe. Sie besitzen Chlorophyll a und b und sind photosynthetisch aktiv; teilweise können die Zellen verklumpen oder fadenförmige Kolonien bilden (Abb. 7). Seltener kommen Gelbgrünalgen (Heterokontophyta) vor, die außer Chlorophyll a noch Chlorophyll c und Xanthophylle enthalten. Die meisten Algengattungen sind Kosmopoliten und nur wenige sind typische Gebirgsalgen (z. B. *Xanthonema debile*, *X. montanum*, *Scotiellopsis oocystiformis*, *Coelastrella spec.*). Bakterien und Algen gehören zu den Primärbesiedlern von Gesteinen und Rohböden. Als Primärproduzenten organischer Substanz leiten sie die Bodenentwicklung ein.

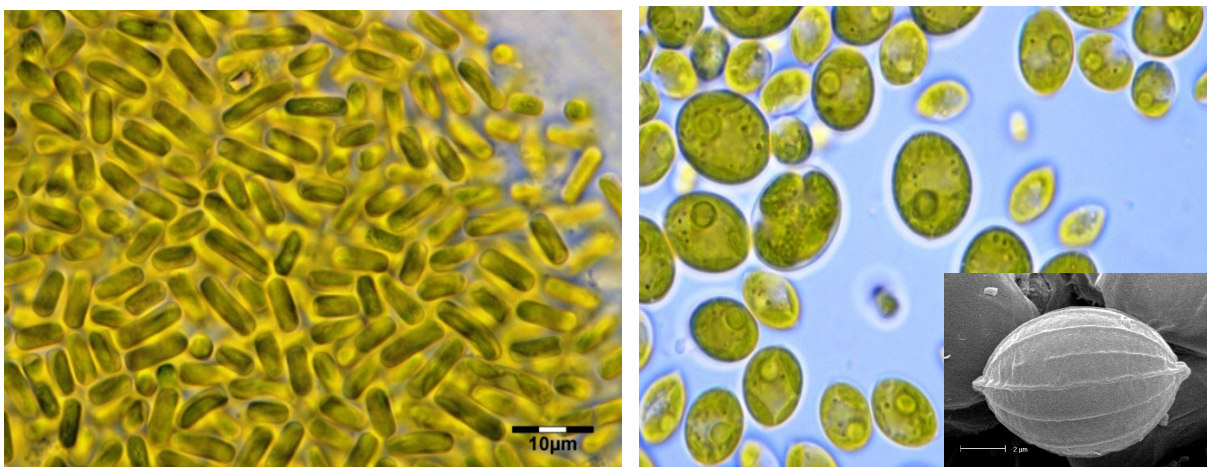


Abb. 7: Die Grünalge *Stichococcus spec.* (linkes Bild) kommt in Form von Einzelzellen aber auch als zusammenhängende Zellfäden vor. Verbreitung aerophytisch, Fortpflanzung durch vegetative Vermehrung oder Fadenfragmentation. Die Grünalge *Coelastrella spec.* (rechtes Bild) zeigt im Elektronenmikroskop

deutliche Zellrippen, die als Anpassung an das raue Gebirgsklima interpretiert werden können (© Angelika Tschakner)

Die auffälligsten Organismen innerhalb der alpinen Bodenkrusten sind die Flechten (Lichenes), von denen die dunkelgefärbte *Toniniopsis obscura* Deckungswerte bis zu 90% erreicht. Die rötlich gefärbte Flechte *Psora decipiens* und die gelb gefärbte Flechte *Fulgensia bracteata* subsp. *deformis* gehören zur sogenannten „Bunten Erdflechtengesellschaft“ (Abb. 8). *Collema fuscovirens* ist eine Cyanoflechte, die ähnlich den „Blualgen“ atmosphärischen Stickstoff binden kann. Durch ein fein verzweigtes System von Pilzfäden die den Bodenoberboden durchziehen, tragen Flechten wesentlich zur Bodenstabilisierung bei.



Abb. 8: Flechtengesellschaft mit *Toniniopsis obscura*, *Psora decipiens* (rot) und *Fulgensia bracteata* subsp. *deformis* (gelb) (© Roman Türk)

Die Moose (Bryophyta) beinhalten sowohl Laub- als auch Lebermoose. Sie sind in dieser Höhe oft nur unvollständig entwickelt und daher schwierig zu bestimmen. Zu den häufigsten Arten zählen *Bryum argenteum*, *B. imbricatum*, *B. pallescens*, *Meesia uliginosa* und *Polytrichum alpinum* (Abb. 9). Die meisten Moose sind Gebirgsmoose und typisch für Rohböden und Felsstandorte. Lediglich *Blepharostoma trichophyllum* ist ein ausgesprochenes Rohhumusmoos. In feuchten Silikatmulden können die Flechten den Vorteil der Trockenresistenz nicht mehr nützen, weshalb Moose wie *Anthelia juratzkana* und *Polytrichum norvegicum* dominieren. Im Gegensatz zu den Flechten können diese Moose eine ständige Durchfeuchtung gut ertragen.



Abb. 9: Das Alpen-Haarmützenmoos *Polytrichum alpinum* ist vom Nadelwald bis in die alpine Stufe verbreitet und bevorzugt eher saure Standorte (© T. Peer)

Unter den Gefäßpflanzen (Angiospermae) dominieren Flachpolster (*Minuartia sedoides*, *Silene acaulis* s.l., *Saxifraga rudolphiana*), Spalier- und Ausläuferpflanzen (*Salix serpillifolia*, *Cerastium uniflorum*) und grasartige Horstpflanzen (*Oreochloa disticha*, *Carex atrata*). Sie sind durch ihre Wuchsform am besten an die extremen Klimabedingungen im Hochgebirge und die schwierigen Bodenbedingungen angepasst. Interessant ist die enge Verzahnung von sogenannten typischen Kalkpflanzen und typischen Silikatpflanzen, was mit den Staubeinwehungen unterschiedlicher geologischer Herkunft zu erklären ist (Abb. 10).



Abb. 10: Polster-Nelke (*Silene acaulis* s. l.) und Ausläufer vom Rudolphi-Steinbrech (*Saxifraga rudolphiana*) mit Gipsstaubablagerungen im Bereich des Plattenkars (© R. Türk)

Ökologische Funktion alpiner biogener Bodenkrusten

Die Bedeutung der Bodenkrusten für den Wasserhaushalt, Nährstoffhaushalt und die Bodenstabilisierung hängt mit einer Reihe von Merkmalen zusammen die in Tab. 2 aufgelistet sind.

Tab. 2: Vergleich zwischen biogener Kruste und Unterboden (Mann-Whitney U-Test, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, $n=25$)

	pH	Ton + Feinschluff %	Humus- gehalt %	Stick- stoff- gehalt %	Wasser- speicherung ml/cm ³	Aggregat- stabilität %	Erodierbar- keit K = Kt+Kh+Ka
Biog. Kruste	7,33	10,85*	1,78**	0,112**	0,581	83,27**	1,48**
Unterboden	7,68	8,35	0,29	0,009	0,452	31,12	1,95

Auffällig sind der höhere Feinerdeanteil, der höhere Humusgehalt und der höhere Stickstoffgehalt in den biogenen Krusten im Vergleich zum Unterboden bzw. den krustenfreien Rohböden. Dies ist

zum einen auf die raue Oberfläche der Kruste, die Staub und mit dem Wind verfrachtetes organisches Material zurückhält, zum anderen auf die organismischen Bestandteile innerhalb der Kruste zurückzuführen. Für den Stickstoffgehalt, der eng mit dem Humus korreliert ist, spielt die N-Fixierung durch Flechten (*Peltigera rufescens*, *Collema fuscovirens*) und Cyanobakterien eine wichtige Rolle. Für die ariden und semiariden Gebiete wird eine jährliche N-Fixierung von 7 - 12 kg N·ha⁻¹·a⁻¹ angegeben [4]. In den alpinen Ökosystemen dürfte der Wert etwas niedriger sein, da auf Grund der kurzen Vegetationszeit, der geringeren Photosyntheseleistung und Nitrogenaseaktivität die N-Bindung weniger effektiv ist. Die Quellfähigkeit der Ton- und Humuspartikel fördert die Wasserspeicherkapazität, wobei die dunkle und kühlere Oberfläche zu einer geringeren Evaporation und damit zu geringeren Wasserverlusten beiträgt. Während sich der nackte Boden an einem heißen Sommertag auf über 40 °C aufheizt, werden an der Krustenoberfläche lediglich Temperaturen zwischen 20 °C und 25 °C erreicht. Andererseits wird durch die dunkle Farbe der Krustenoberfläche am Tag mehr Sonnenenergie gespeichert, die die Krusten am Abend länger warm hält. Tauchversuche zur Aggregatstabilität bestätigen die positive Wirkung der Ton-Humuskomplexe einerseits und des wurzelähnlichen Fädengeflechts der Algen und Flechten andererseits. Im Vergleich zum krustenfremen Boden ist die Aggregatstabilität der Krusten etwa 2,5-mal höher. Dies wirkt sich in einer deutlich niedrigeren Erosionsneigung/Erodierbarkeit (berechnet aus Tongehalt, Humusgehalt und Aggregatstabilität) der Böden aus (Tab. 2).

Interessant ist, dass die an der rauen Oberfläche der biogenen Krusten zurückgehaltenen Staubpartikel auch hohe Mengen an Schwermetallen, vor allem Blei, enthalten. Messungen im Umfeld des Hochtors (2500 – 2600 m) ergaben Bleigehalte von 49 – 240 ppm, Zn-Gehalte von 50 – 110 ppm und Cd-Gehalte von 0,30 – 0,56 ppm, wobei die NW-exponierten Hänge generell stärker belastet sind als die SO-exponierten Hänge. Im Vergleich zum Unterboden bedeutet dies z.B. eine Pb-Anreicherung bis zum 3-fachen. Dadurch, dass die Hauptwindrichtung von Nordwest nach Südost verläuft, kommt für die Herkunft des Bleis vor allem Ferntransport in Frage. Aber auch der Straßenverkehr mit 270.000 Fahrzeugen pro Saison (2007) stellt eine erhebliche Emittentenquelle dar.

Bedeutung der biogenen Bodenkrusten für die Bodenbildung und Vegetationsentwicklung

Durch die Hangstabilisierung, die bessere Humus- und Nährstoffversorgung und den ausgeglichenen Wasser- und Temperaturhaushalt werden sowohl die Bodenbildung selbst, die alle Übergänge vom Rohboden (Skeltic Regosol) bis zum humusreichen Rendzinaboden (Rendzic

Regosol) zeigt, als auch die Vegetationsentwicklung gefördert. Eine reifere Bodenbildung mit einem braunen B-Horizont (Cambisol) ist in den Silikatgebieten eher möglich als in den Karbonatgebieten, in denen sie mit dem silikatischen Staubeintrag gekoppelt ist. Nach einem Höhepunkt der Krustenentwicklung im Rendzic Leptosol (Cryptogamenkruste mit Flechtendominanz), nimmt mit zunehmender Vegetationsentwicklung die Krustenbildung deutlich ab und beschränkt sich im Cambisol auf Lücken innerhalb der von Moosen und Gefäßpflanzen dominierten alpinen Matten (Abb. 11). Wie aus zahlreichen Untersuchungen hervorgeht, fördern biogene Bodenkrusten das Pflanzenwachstum [5].

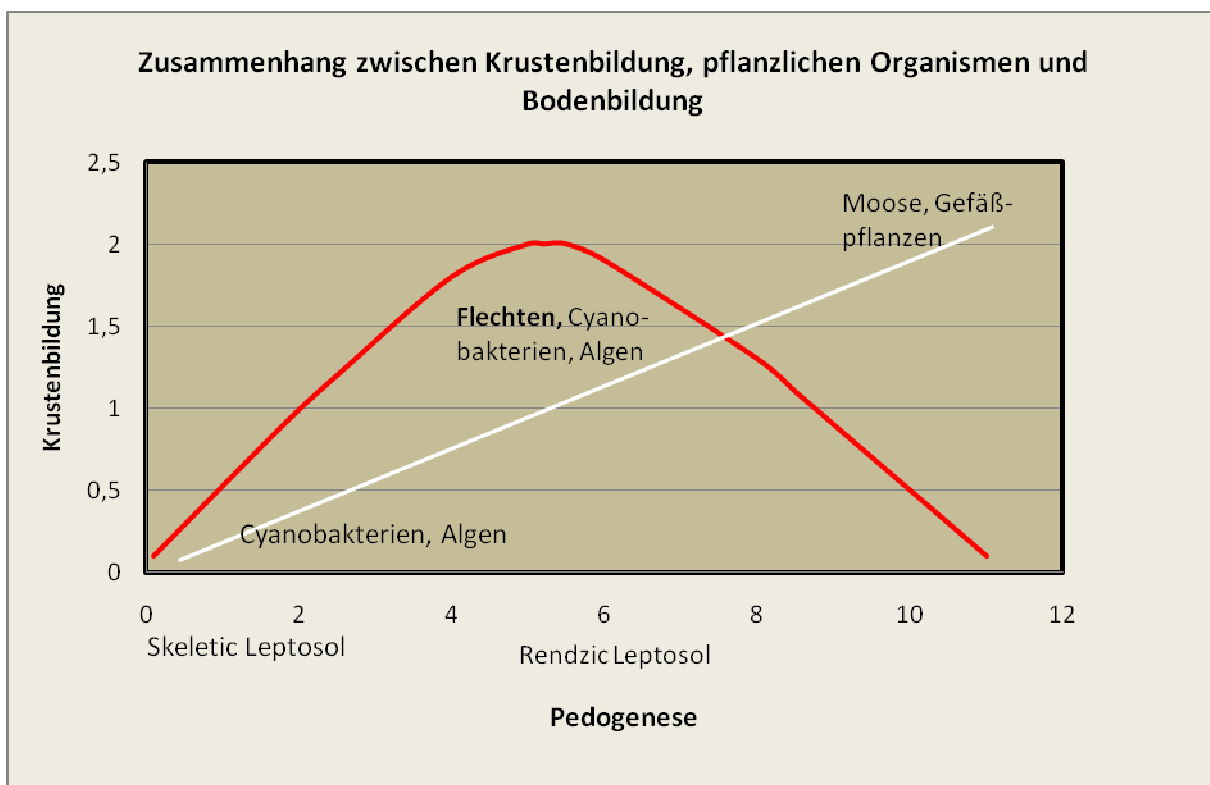


Abb. 11: Zusammenhang zwischen Krustenbildung, pflanzlichen Organismen und Bodenbildung (ordinal skaliert)
a: Skeletic Leptosol, b: Rendzic Leptosol, c: Cambisol

Gefährdungen, Management

So resistent die biogenen Krusten gegenüber Wind- und Wassererosion erscheinen, so empfindlich reagieren sie auf Betritt. Es handelt sich ja nur um eine wenige Zentimeter dicke Kruste, die äußerst langsam wächst und die bei mechanischer Belastung rasch aufbricht und zerbröseln. Ein entsprechend vorsichtiger Umgang ist notwendig, damit diese fragilen pflanzlichen Krustengebilde erhalten bleiben und ihre Funktion innerhalb des alpinen Ökosystems erfüllen können.

Zusammenfassung

- Alpine biogene Bodenkrusten werden hauptsächlich von Flechten, Bakterien und Algen zusammengesetzt; Moose spielen nur eine geringe Rolle
- Alpine biogene Bodenkrusten akkumulieren Feinmaterial, Humus, Nährstoffe und atmogene Schwermetalle
- Alpine biogene Bodenkrusten weisen einen ausgeglichenen Temperatur- und Wasserhaushalt auf
- Alpine biogene Bodenkrusten schützen den darunterliegenden Boden vor Wind- und Wassererosion und verbessern die Wachstumsbedingungen für Höhere Pflanzen
- Alpine biogene Bodenkrusten bevorzugen feines Verwitterungsmaterial, ausreichend Feuchtigkeit während des gesamten Jahres und mäßig steil geneigte Hänge
- Mechanische Störungen wie z. B. Tritt zerstören die dünne Bodenkruste
- Es ist unbedingt notwendig die Forschungen über alpine Bodenkrusten zu intensivieren und die Ergebnisse in der Bevölkerung zu verankern

Literatur:

- [1] Belnap, J., Eldridge, D., Kaltenecker, J. H., Leonard, S., Rosentreter, R. and Williams, J.: 2001, Biological Soil Crusts: Ecology and Management. Technical Reference 1730-2. U.S. Department of the Interior. www.soilcrust.org/crust.pdf (date: 2006-10-03).
- [2] Huber, K., Peer, T., Tschakner, A., Türk, R. and Gruber, J. P.: 2007, Characteristics and function of soil crusts in different successional stages in alpine environments, outlined on an alpine lime scree in the Grossglockner region (Austria). *Mitt. Österr. Bodenkdl. Ges.* 74, 111-126.
- [3] Belnap, J. and Lange, O. L. (Eds.): 2003, Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management, Springer, Berlin-Heidelberg, 502 pp.
- [4] Evans, R. D. and Lange, O. L.: 2001, Biological soil crusts and ecosystem nitrogen and carbon dynamics. In: Belnap, J. and Lange, O. L. (Eds.), 'Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management', Springer, Berlin-Heidelberg, 263-279.

[5] Belnap, J., Prasse, R. and Harper, K. T.: 2003, Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In Belnap, J. and Lange, O. L. (Eds.), 'Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management', Springer, Berlin-Heidelberg, 281-300.

Autor:

Ao Univ. Prof. Dr. Thomas Peer
Universität Salzburg
FB Organismische Biologie
Hellbrunnerstraße 24
5020 Salzburg