

## Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze

Von Walter Larcher

Den Pionieren unter den Holzpflanzen an der Waldgrenze, die ohne ausreichenden Schneeschutz überwintern müssen, drohen mannigfache Gefahren: Frost, peitschende Stürme, jähe Temperaturänderungen, starke Strahlung, Wassermangel (Übersicht der Winterschäden an der Waldgrenze bei HOLZER 1959).

Unter allen diesen ist Wassermangel diejenige Belastung, deren Zustandekommen und ökologische Bedeutung am wenigsten klar ist. Dürreschäden im Winter haben schon ELIAS FRIES (1840) an Wacholderbüschen<sup>1</sup>, EBERMAYER (1873) an Coniferensämlingen und SACHS (1892) an Krautpflanzen gesehen und als solche erkannt. Später bürgerte sich für alle Austrocknungseffekte, die zustandekommen, wenn eine transpirierende Pflanze ihren Wasserbedarf aus dem gefrorenen Boden nicht mehr decken kann, das Wort „*Frostrocknis*“ ein. Ganz in diesem Sinne verwenden auch wir den Ausdruck<sup>2</sup> für winterliche Störung des Wasserhaushalts, und zwar auch dann, wenn es noch nicht zu irreversibler Schädigung gekommen ist.

Frostrockenschäden sind als solche nur nachweisbar, wenn während des ganzen Winters Wassergehalt und Vitalitätszustand der Pflanzen *fortlaufend* kontrolliert werden. Im späteren Frühjahr lassen sich Schäden durch Winterdürre nicht mehr sicher von Erfrierungen unterscheiden. Hauptsächlich deshalb ist das Frostrocknisproblem so umstritten (z. B. NEGER 1915 contra EBERMAYER 1873 und 1901; vgl. JAHNEL 1959) und deshalb ist auch so wenig Sicheres über winterliche Dürreschäden an Holzpflanzen bekannt (ref. WALTER 1960). Am ehesten erleiden Kräuter und breitblättrige immergrüne Sträucher auf aperen Stellen solche Schäden (WALTER 1929, THREN 1934, KOTILAINEN 1950, CHANDLER 1954, PARKER 1961), dann auch Baumjungwuchs (MICHAEL 1963); größere Bäume und Sträucher wohl nur unter extremen Standortverhältnissen (MICHAELIS 1934 c, d, SCHMIDT 1936, VOIGT 1951, CURRY und CHURCH 1952, HOLZER 1959). Besonders an

<sup>1</sup> KOTILAINEN (1950) zitiert E. FRIES aus Botaniska Notiser 1840: ... „unter den Wacholdersträuchern breitete sich ein großes Sterben aus ... Obwohl sie nicht infolge der Kälte eingingen, sondern eher zufolge der Wärme, die eintrat, als der Boden noch gefroren war — denn sie sind gegen Kälte nicht empfindlich —, so scheint dies überall im mittleren Teil des Landes eingetreten zu sein und soweit nach Norden hin, wie ich das verfolgen konnte.“

<sup>2</sup> Nicht wie HOLZER (1959, S. 238) meint, als Schäden, die durch die „Einwirkung von sehr kalten Winden“ entstehen.

der Waldgrenze ist Frosttrocknis — sowohl letale als gerade noch unschädliche Austrocknung der aus dem Schnee herausragenden Äste und Zweige — gegen Ende des Winters wahrscheinlich stärker verbreitet als gemeinhin angenommen wird.

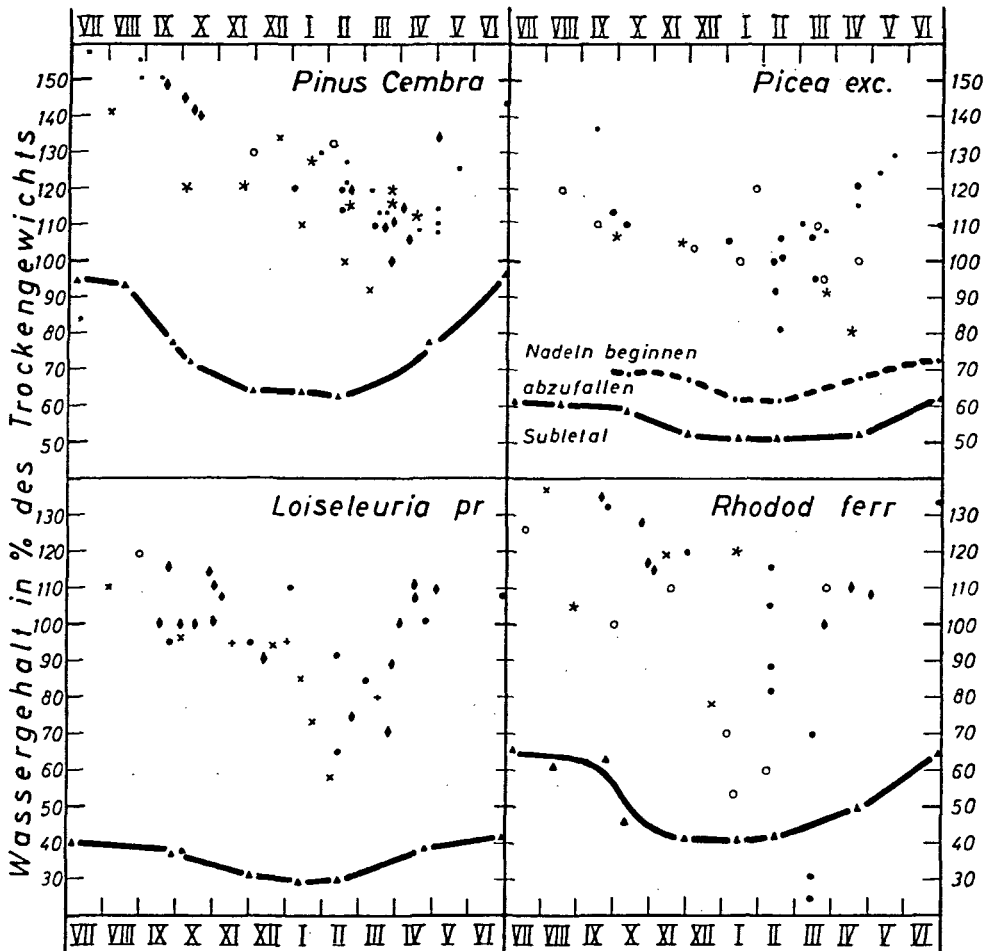


Abb. 1: Wassergehalt (in % des Trockengewichtes) von ein- und zweijährigen Nadeln der Zirbe (*Pinus cembra*) und Fichte (*Picea abies*) und von Blättern der Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) und der Gemsheide (*Loiseleuria procumbens*), alles von Zweigen ohne Schneeschutz an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel bei Innsbruck (1880 m ü. d. M.).

**Marken:** Am Standort beobachtete Wassergehalte nach Angaben von PISEK und CARTELLIERI 1933 (+), PISEK, SOHM und CARTELLIERI 1935 (X), CARTELLIERI 1935 (◆), ULMER 1937 (o), PISEK und SCHIESSL 1947 (\*), WINKLER unveröff. (■) und LARCHER 1957 (●). Unter den Zirbenwerten betreffen die Marken X und ◆ 2 m hohe, alle anderen Marken 7–10 m hohe Bäume.

**Linien und Dreiecke:** Wassergehalt der Nadeln oder Blätter bei rund 10% Dürreschaden als Maß für die Austrocknungsresistenz der einzelnen Arten. Durchbrochene Linie bei Fichte: Beginn des dürrebedingten Nadelabwurfs. Aus LARCHER 1957.

## Frosttrocknis im Gebirge

In einer früheren Arbeit (LARCHER 1957) habe ich die Ergebnisse von Wassergehaltsbestimmungen, die im Laufe von 25 Jahren an *Pinus cembra*, *Picea abies*, *Rhododendron ferrugineum* und *Loiseleuria procumbens* an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel bei Innsbruck erhoben worden sind (PISEK und CARTELLIERI 1933, PISEK, SOHM und CARTELLIERI 1935, CARTELLIERI 1935, ULMER 1937, PISEK und SCHIESSL 1947, PISEK und LARCHER 1954, PISEK und WINKLER 1958), erweitert durch eigene Bestimmungen, graphisch mit der Austrocknungsresistenz der Blätter und Nadeln dieser Pflanzen verglichen. Der fortschreitende Wasserverlust mit einem Höhepunkt kurz vor der Schneeschmelze anfangs bis Mitte April kommt in der Abbildung 1 deutlich zum Ausdruck. Zur Ergänzung: In der Kampfzone bei Obergurgl beobachtete TRANQUILLINI (1957) Krüppelzirben mit einem Nadelwassergehalt von 85% des Trockengewichts im März. MICHAEL (1963) erzeugte experimentell Winterdürreschäden an eingetopften sechsjährigen Fichten und stellte erheblichen Nadelverlust nach Unterschreiten eines Wassergehalts von 50% des Trockengewichts fest.

Eine Pflanze ist durch Winterdürre um so eher gefährdet, je höher ihre kutikuläre Transpiration, je schlechter ihr Wasseraufnahmevermögen und je geringer ihr Wasservorrat ist.

Transpiration und Wasservorrat werden in ihrem Zusammenspiel experimentell faßbar, wenn man künstlich die Wasseraufnahme verhindert, indem man die Bäume oder Zweige abschneidet und am Standort vertrocknen läßt. Die *Ausdauer*, das ist die Zeit, bis zum Aufscheinen von Dürreschäden, ist ein recht gutes Maß für die spezifische Fähigkeit der einzelnen Arten mit ihrem verfügbaren Wasser<sup>1</sup> sparsam umzugehen. Hier einige Richtzahlen (vgl. dazu Abb. 2): An 60 cm langen Zirbenästen, die abgeschnitten an der Waldgrenze aufgestellt sind, werden nach 29 sonnigen Februar- und Märztagen Trockenschäden sichtbar, 40 cm lange Fichtenäste beginnen nach einem halben Monat ihre Nadeln abzuwerfen und ebensolange Alpenrosenzweige erleiden Blattschäden schon nach 12 Tagen.

## Wasserverdunstung

An heiteren Spätwintertagen, an denen sich Fichten- und Zirbennadeln mittags um rund 10° C über die Lufttemperatur erwärmen können (MICHAELIS 1934 a, b, PISEK und SCHIESSL 1947, TRANQUILLINI 1957, TRANQUILLINI und TURNER 1961) betragen die Tagessummen der Evaporation trotz der Kürze des Tages ein Drittel der sommerlichen Tagesevaporation (PISEK und CARTELLIERI

<sup>1</sup> Verfügbares Wasser ist das Wasser, das die Blätter und Nadeln verlieren dürfen, ohne daß Dürreschäden auftreten. Es berechnet sich: Wassergehalt bei Sättigung minus Wassergehalt bei ersten (10%) Schäden.

1933, MICHAELIS 1934 a). Unter solchen Umständen vermögen immergrüne Nadeln und Blätter im groben Durchschnitt 8 mg (*Zirbe*) bis 23 mg (*Alpenrose*) Wasser pro Gramm Frischgewicht und Tag zu transpirieren. Mit anderen Worten: Die Nadeln und Blätter verlieren täglich 1 bis 2% ihres Gewichts — 2 bis 5% ihres Wassergehalts — durch Transpiration (LARCHER 1957). In derselben Dimension liegt, wenn man auf die gleiche Oberfläche bezieht, die Wasserverdunstung der kahlen Zweige von laubabwerfenden Sträuchern (WEAVER und MOGENSEN 1919, IWANOFF 1924, KOZLOWSKI 1943), ihrer Knospen (BURSTRÖM 1948) und der Rinde und Borke dicker Äste und Stämme im Winter (GEURTEN 1950, vgl. auch HUBER 1956).

Soweit die Wasserabgabe. Sind aber die Pflanzen im Gebirge wirklich nicht imstande, während der Wintermonate Wasser aufzusaugen?

### Wasseraufnahme

Über den winterlichen Wasserverbrauch einiger immergrüner Holzpflanzen im Gebirge kann man sich leidlich gut ein Bild machen, doch wissen wir nichts über die gleichzeitige Wasseraufnahme. Diese zu messen, ist nicht nur im Gebirge ungemein schwierig; so gibt es wohl etliche Laboratoriumsuntersuchungen über die Wasseraufnahme aus kalten Böden (z. B.: FIRBAS 1931, DÖRING 1935, KRAMER 1940, GREB 1957, MICHAEL 1963, siehe auch die Referate: KRAMER 1949, 1956), aber selbst auf apparativ leichter zugänglichen Versuchsplätzen kaum Freilandarbeiten.

Wasseraufnahme aus *total durchfrorenem* Boden ist wohl auszuschließen. Der aktive Wurzelfilz in der arktischen Tundra reicht nie bis in den Dauerfrosthorizont (BLISS 1956, 1960). Dagegen hat DADYKIN 1954 — ebenfalls in der arktischen Tundra — Wasseraufnahme aus *teilweise gefrorenem* Boden nachgewiesen. Offenbar ist nur Bodenwasser in flüssiger Form der Pflanze zugänglich. Die Wasseraufnahme aus ungefrorenen aber kalten Böden ist indessen durchaus möglich, wenn auch nicht sehr ergiebig (KRAMER 1940, 1942, KOZLOWSKI 1943, BLISS 1960, MICHAEL 1963).

An und knapp oberhalb der Waldgrenze greift, wie wir dank der umfangreichen Untersuchungen der Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung in Innsbruck wissen (AULITZKY 1961 a, b, 1962), auf schneearmen Standorten der Frost schon im Dezember metertief in den Boden und er weicht erst im Mai. Auf solchen Plätzen gedeihen aber keine Bäume und Sträucher mehr. Unter einer mächtigen Schneedecke bleibt der Boden unter 20 bis 30 cm Tiefe während des Winters praktisch eisfrei; nur in der Bodenschicht darüber halten sich Temperaturen zwischen 0 und — 5° C von Ende November bis Mitte April. Obzwar man die Beobachtungen auf einzelnen Stationen nicht verallgemeinern darf, zumal Eindringtiefe und Beständigkeit des Bodenfrostes im Gebirge mehr als anderswo je nach Schneehöhe und Dauer der Schneebedeckung auf engstem Raum wechseln, so ist doch ziemlich gewiß, daß kleinere Holzpflanzen, deren Wurzelwerk den obersten Viertelmeter Bodens nicht

verläßt, während des Winters kaum Aussicht auf regelmäßige Wasserversorgung haben. Für größere Bäume, deren Wurzeln tiefer streichen, trifft das aber sicherlich nicht zu. Auch die in kalten Böden herabgesetzte Wasserabsorption kann allein die Belastung des Wasserhaushalts erwachsener Bäume nicht erklären. Hier dürften Nachleitschwierigkeiten infolge Vereisens der Leitungsbahnen im Wurzelhals, Stamm und Ästen mitbeteiligt sein.

### Wasserleitung

Das Gefäßwasser gefriert bei rund  $-5$  bis  $-6^{\circ}$  C Gewebetemperatur (DIXON 1914, MAYER 1932, Bestätigung der älteren Befunde mit Hilfe radioaktiver Markierung des Transpirationsstromes: A. J. RIKER, mündl.).

Am schnellsten erstarrt das Wasser in dünnen Zweigen, langsamer in den mit isolierenden Korkschichten ummantelten dickeren Ästen und Stämmen. In beiden Fällen schmilzt das Eis in wenigen Sonnenscheinstunden. Gefrorene oberirdische Sproßachsen können den Wassernachschub zu den transpirierenden Teilen nur vorübergehend und nur für kurze Zeit hemmen, soweit die Stämme regelmäßig direkte oder vom Schnee reflektierte Strahlung genießen. Den dauernd beschatteten Nordseiten dicker Stämme wird bald nach dem Auftauen der Südseite des Stammes Wärme zugeleitet, die Holz und Rinde eisfrei macht (MICHAELIS 1934 b). Eine anhaltende Vereisung des Gefäßsystems kommt am ehesten bei ständig durch dichte Beastung beschatteten Stämmen vor. Dann mögen auch Bäume, die aus einer dicken Schneedecke ragen und die in ungefrorenem Boden wurzeln, in Wassernot geraten.

In diesem Zusammenhang gewinnt der Umstand Bedeutung, daß das Wasser gelöste Gase beim Gefrieren in Form kleiner Bläschen entläßt (SCHOLANDER FLAGG, HOCK und IRVING 1953). Auch das Gefäßwasser der Pflanzen entgast sich beim Gefrieren (PRESTON 1959, LYBECK 1960). Im Holzkörper gefrorener Fichten wies LYBECK überall verstreut kleine Luftbläschen nach, die im Winter nach dem Auftauen lange Zeit nicht resorbiert werden. Nur während der Vegetationsperiode, wenn der Wurzeldruck und vor allem starke Wasserdurchströmung mit-helfen, lösen sich Luftembolien in den Leitelementen innerhalb weniger Stunden auf (SCHOLANDER, LOVE und KANWISHER 1955).

Herabgesetzte Wasseraufnahme aus kaltem Boden, zeitweise Vereisung der Leitungsbahnen und weitgehende Verstopfung des Holzkörpers durch Luftblasen, die während der Mittagsstunden nicht resorbiert werden können und von denen nachts immer wieder neue entstehen, dürften zusammenwirkend den Wasserstrom zu den transpirierenden Teilen der Holzpflanzen an der Waldgrenze im Winter wohl zum Erliegen bringen.

## Wasserverschiebung

Wo die Wasserdurchströmung ausfällt, gewinnt die Wasserverschiebung aus Depotgeweben an Bedeutung. Dabei handelt es sich um Verlagerung von Wasser aus Orten mit Wasserüberschuß in Orte mit Wasserbedarf. Meist sind Blätter, besonders die jungen Blätter, und Knospen die Orte des erhöhten Wasserbedarfs und zu ihren Gunsten werden bei ausbleibendem Wassernachschub ältere Blätter (ČATSKY 1962), Früchte (ROCKACH 1953) oder die Rinde und das Holz der Achsen (BURSTRÖM 1948, LARCHER 1957, KOZLOWSKI und PETERSEN 1960) ausgesaugt. Über weitere Beispiele für Wasserverschiebung referieren KRAMER 1949, GESSNER 1956 und KOZLOWSKI 1961.

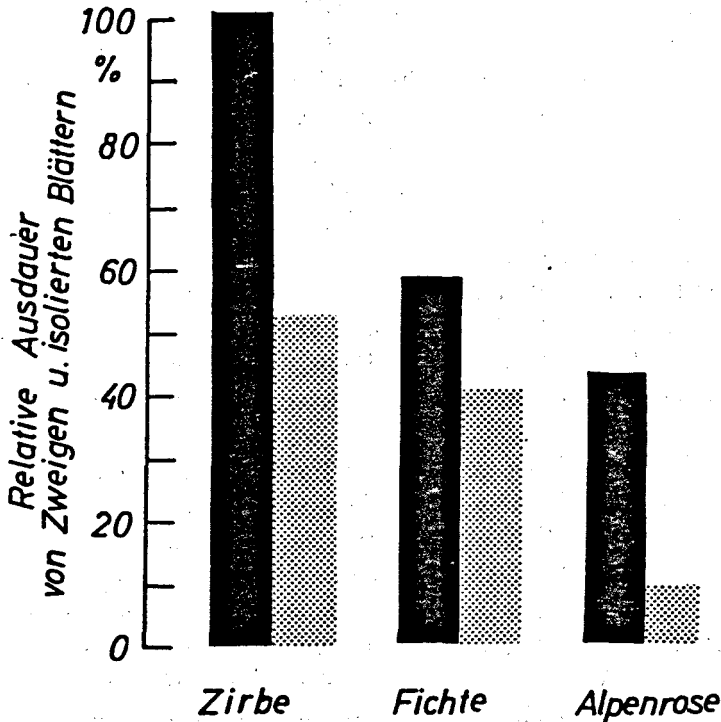


Abb. 2: Relative Ausdauer abgeschnittener, etwa halbmeterlanger beblätterter Zweige (schwarze Blöcke) und isolierter Nadeln und Blätter (Rasterblöcke) von *Pinus cembra*, *Picea abies* und *Rhododendron ferrugineum*. Die „Ausdauer“ (nach PISEK und BERGER 1938 und PISEK und WINKLER 1953 der Quotient verfügbares Wasser: cuticuläre Transpiration) gibt an, wie lange die Zweige bzw. Blätter von ihren Wasserreserven zehren, bevor die Austrocknungsschäden im Umfang von rund 10% erleiden. Nach Werten von LARCHER 1957, Tab. 5.

Rinde und Holz der Achsen sind ein wichtiger Wasserspeicher für die Holzpflanzen an der Waldgrenze. Der Zuschuß, den die Blätter und Nadeln von Rinde und Holz bekommen, läßt sich aus der Gegenüberstellung der Ausdauer isolierter Blätter und der Ausdauer der ganzen Zweige quantitativ erfassen (PARKER 1954, LARCHER

1957). Von den Zweigen abgelöste Zirbennadeln würden — trotz Versiegeln der Abbruchnarbe — doppelt so rasch Austrocknungsschäden erleiden wie Nadeln am Zweig, Alpenrosenblätter gar viermal so rasch (siehe Abb. 2). Für alle Tage, um die die auf den Zweigen sitzenden Blätter länger schadenfrei bleiben als die abgetrennt trocknenden, haben die Sproßachsen im Laufe der Austrocknung das Transpirationswasser geliefert.

Den größten Zuschuß, nämlich mehr als das Dreifache des eigenen verfügbaren Wassers, bekommen die Blätter der *Alpenrose*, von denen, da es sich um exponierte Pflanzen handelt, nur kleine Schöpfe zweier Jahrgänge den halbmeterlangen und derben Ästen aufsitzen. Den *Zirbennadeln* steht beinahe so viel Wasser aus den Zweigen bereit wie sie selbst verfügbar haben. Am schlechtesten sind *Fichtennadeln* gestellt (zirka 50% Zuschuß), denn die Rinde der Fichtentriebe ist weit weniger saftreich als die der Zirbenzweige.

Das alles betrifft vorerst nur Zweige. *Am Baum* kommt noch das Wasser aus den dicken Ästen und dem Stamm dazu, und die Ergiebigkeit der Wasserverlagerung hängt dann in erster Linie vom Verhältnis Achsenmasse: Laubmasse, mithin von der Größe des Baumes ab.

Man gelangt zu einer Vorstellung über die Wasserreserven in den Achsen für den spätwinterlichen Wasserhaushalt der Bäume, wenn man zu Beginn des Winters repräsentative Exemplare am Wuchsort zerlegt und aus dem Verhältnis Achsenmasse: Nadelmasse und dem Gehalt der beiden Komponenten an verfügbarem Wasser den maximal möglichen Umfang der Wasserumschichtung berechnet.

Eine 2½ m hohe *Zirbe* an der Baumgrenze auf dem Patscherkofel mit einem Stammbasisdurchmesser von 12,5 cm (davon 1 cm Rinde und Periderm), die 48 Äste von 60 bis 70 cm Länge und einen ebenso langen Wipfel trägt, wiegt trocken 8,8 kg; ungefähr 30% davon sind Nadeln. Im November steht den Nadeln für ihre Verdunstung bereit: Das in den Nadeln selbst enthaltene verfügbare Wasser, dazu das aus den Achsen verschiebbare Wasser. Dieses berechnet sich aus den verfügbaren Achsenwasser abzüglich Eigenverbrauch für Transpiration an der Achsoberfläche, d. s. höchstens 10% des Nadelwasserverlustes (PARKER 1954, LARCHER 1957). Laut Berechnung in Tabelle 1 können die Nadeln einer 2½ m hohen Bergzirbe außer ihrem eigenen Wasservorrat noch 1,5mal so viel Wasser zusätzlich aus Stamm und Ästen beanspruchen. Vom Zuschußwasser entfallen fast zwei Drittel auf den Stamm.

Der Wipfel allein — oder eine entsprechend kleine, aus dem Schnee befreite *Zirbe* — verschiebt natürlich viel weniger Wasser aus den Achsen in die Nadeln, nicht ganz so viel, wie den Nadeln aus ihrem eigenen Vorrat greifbar ist. Trotzdem wären kleine *Zirben*, dank dieser Zubeße, bei vollständig unterbundener Wasserabsorption in der Lage, ihre Lebensspanne zu verdoppeln, größere, sie fast zu verdreifachen.

Die *Zirbe* verliert nun keineswegs vorerst alles verfügbare Nadelwasser um später erst aus Zweigen, Ästen und dem Stamm das dort überflüssige Wasser

abzuschieben; das Wasser in den Blattorganen schwindet viel langsamer als in Holz und Rinde! Wie Wassergehaltsbestimmungen im Spätwinter ergeben haben, entstehen Defizite in den Nadeln außerordentlich zögernd, obwohl eigentlich die Nadeln das meiste Transpirationswasser verbrauchen (vgl. Tab. 2). Analoges gilt für Fichte (Tab. 3).

Tabelle 1

Trockengewicht und Wassergehalt von Nadeln und Achsen einer 2,40 m hohen Zirbe (*Pinus cembra*) nahe der Baumgrenze auf dem Patscherkofel bei Innsbruck im November, und maximal möglicher Umfang der Wasserverschiebung aus den Achsen in die Nadeln.

<i>Pinus Cembra</i>	Trockengewicht in Kilogramm		Wassergehalt im November in Litern		davon verfügbar für Transpira- tion ca. 50%, d. s. Liter		Zuschuß von Achsenwasser in Prozent des in den Nadeln verfü- baren Wassers (abzügl. Eigenver- brauch d. Achsen)
	Nadeln	Achsen	Nadeln	Achsen	Nadeln	Achsen	
Ganzer Baum	2,560	6,245	3,375	5,385	1,688	2,692	150 %
Stamm allein	—	4,320	—	3,250	—	1,625	90 %
Äste und Zweigachsen allein	—	1,925	—	2,135	—	1,067	60 %

Tabelle 2

Wasserdefizit in Nadeln und Sproßachsen von Zweigen der Zirbe (*Pinus cembra*), die am 12. März 1957 von verschieden stark durch Frosttrocknis beanspruchten Bäumen auf dem Patscherkofel abgeschnitten wurden, und von Zweigen der Austrocknungsversuche bei Sichtbarwerden erster Schäden, jeweils in Prozent des Wassergehalts der schneebedeckten Zweige.

<i>Pinus cembra</i>	Äste 1 m über dem Boden am 12. März 1957		Zweige der Austrocknungs- versuche
	Zirbe A	Zirbe B	
<b>Nadeln:</b>			
einjährig	13,7 %	19,0 %	50 %
älter	16,5 %	19,5 %	50 %
<b>Achsen:</b>			
letzter Zuwachs älter, von benadelten	8,5 %	21,0 %	54 %
Seitentrieben	23,0 %	28,0 %	55 %
Hauptachse des Zweiges	34,0 %	35,0 %	55 %



Tabelle 3

Wasserdefizit in Nadeln und Sproßachsen von Zweigen der Fichte (*Picea abies*), die am 12. März 1957 von Bäumen im Auflösungsbereich der Waldkrone auf dem Patscherkofel abgeschnitten wurden, und von Zweigen der Austrocknungsversuche bei Sichtbarwerden der ersten Schäden, jeweils in Prozent des Wassergehalts der schneebedeckten Zweige. Alles Mittelwerte aus 4 bis 5 Bestimmungen.

<i>Picea abies</i>	Äste aus Brusthöhe am 12. März 1957	Zweige der Austrocknungsversuche
<b>Nadeln :</b>		
einjährig	11 %	46 %
älter	17 %	54 %
<b>Achsen :</b>		
letzter Zuwachs	14 %	46 %
älter, von benadelten Trieben	18 %	63 %
unbenadelte Hauptachsen	20 %	60 %

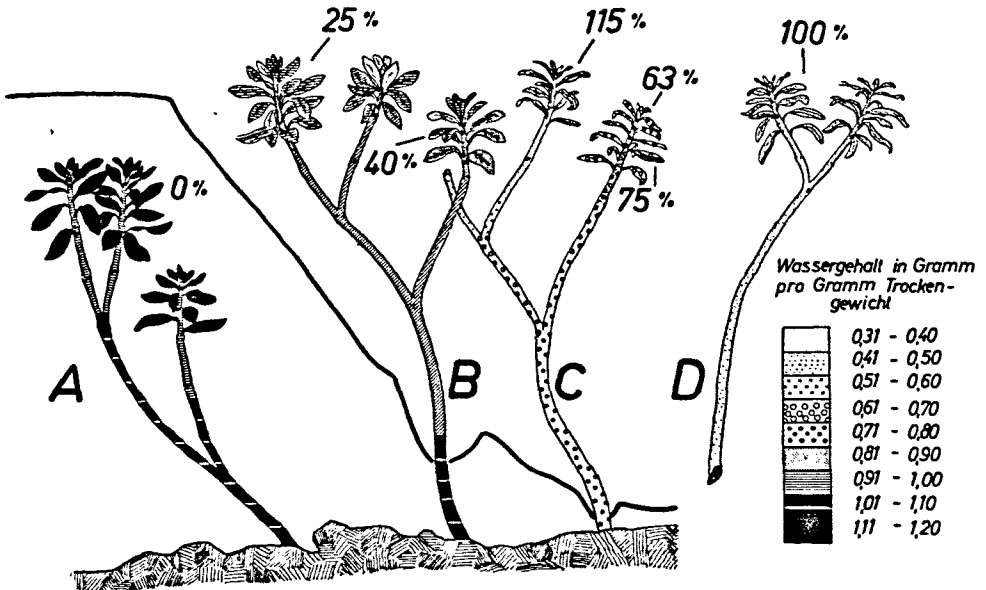


Abb. 3: Absinken des Wassergehaltes in Blättern und Achsen der Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) nach dem Ausapern der Blattschöpfe. Dem Modell liegen Bestimmungen an je 3 bis 4 repräsentativen Alpenrosenästen auf dem Patscherkofel zugrunde. A: Gänzlich schneebedeckter Zweig im Februar. B: Größtenteils aus dem Schnee befreite Zweige um Mitte Februar. C: Dasselbe, aber Mitte März. D: Im Versuch abgeschnitten austrocknender Zweig mit 10% dürregeschädigten Blättern. Die Prozentzahlen geben an, wieviel vom verfügbaren Wasser (berechnet aus Wassergehalt zu Beginn des Winters minus Wassergehalt bei Schadensbeginn) zum gegebenen Zeitpunkt bereits ausgegeben worden ist. 115% bedeutet, daß dieser Zweig einen Teil des lebenswichtigen Wassers abgegeben hat; die meisten Blätter des Zweiges waren vertrocknet.

Die größten Defizite findet man anfangs immer in den Sproßachsen, und zwar in den dickeren Ästen früher als in den dünneren Zweigen, zuletzt in den weichen letztjährigen Zuwächsen. Das Zweisystem ist somit der Wasserspeicher, den die Nadeln frühzeitig auszuschöpfen beginnen. Innerhalb der Nadeljahrgänge wachsen die Defizite schneller bei den älteren Nadeln mit dem kleineren Transpirationswiderstand, als bei den in dieser Beziehung besser gestellten Nadeln des letzten Zuwachses.

Anders verhält sich *Rhododendron ferrugineum* (Abb. 3). Wenn die Schneedecke, die die Alpenrosen auf ihren bevorzugten Standorten den Großteil des Winters einhüllt, ab Mitte Februar fortschreitend abgetragen wird, geraten als Erstes die Blattschöpfe ins Freie. Plötzlich sind die nahezu wassersatten Blätter intensiver Strahlung, schroffem Temperaturwechsel und starker Verdunstung ausgesetzt. Die Blätter transpirieren lebhaft und verlieren rasch Wasser<sup>1</sup>. Zwar wird Achsenwasser in sie verlagert, doch reicht das Speichervolumen der verhältnismäßig dünnen Äste weniger als bei den Nadelbäumen aus, um den hohen Wasserbedarf der Blätter zu decken. Bei den Bäumen ist ja der Stamm das Hauptwasserdepot! Überdies wandert das Wasser recht langsam. So beobachten wir den größeren Wassermangel immer in den Blättern, und nicht selten tragen Alpenrosenstämmchen, deren wasserreiche Basis im Schnee vergraben ist, an ihrer Spitze welke Blätter (vgl. Abb. 3, Zweig B).

Der Mechanismus, der die Wasserbewegung aus den Achsen in die Blattorgane in Gang bringt und steuert, ist für Zirbe, Fichte und Alpenrose im Einzelnen noch ungeklärt. In Anlehnung an Erfahrungen mit anderen Pflanzen wäre an Gefälle osmotischer Zustandsgrößen und an Unterschiede in der Wasserpermeabilität der einzelnen Gewebe zu denken (HOLZER 1958, BRAUN 1961; Literaturübersicht bei GESSNER 1956 und MOTHEs 1961).

### Zusammenfassung

Holzpflanzen, die an der Waldgrenze im Gebirge ohne ausreichenden Schneeschutz überwintern, leiden besonders gegen Ende des Bergwinters häufig unter Wassermangel. Dieser kann in ungünstigen Fällen so weit führen, daß Nadelpinsel kleinerer Zirben vertrocknen, Fichtennadeln abfallen und Alpenrosenäste dürr werden. Die Voraussetzungen dafür, daß derartige Schäden, ebenso wie die milderen Frosttrockniseffekte zustande kommen, sind vor allem: Wasserverluste durch cuticuläre Transpiration, besonders während der im Alpenraum im Spätwinter häufigen Schönwetterperioden bei unzureichender Wasseraufnahme aus kaltem oder gar gefrorenem Boden und vorübergehend unterbundener Wasserdurchströmung infolge Vereisens

<sup>1</sup> Bei Bezug auf gleiche Oberfläche verlieren *Alpenrosenblätter* im Spätwinter unter Freilandbedingungen 2,8mal so schnell ihr Wasser wie *Zirbennadeln* und doppelt so rasch wie *Fichtennadeln*. Vgl. hierzu KOZŁOWSKI (1943): Blätter von *Prunus laurocerasus* transpirierten in North Carolina im Dezember und Januar 1,8- bis 3mal so intensiv wie Nadeln von *Pinus strobus* bzw. 1,3- bis 1,9mal so intensiv wie Nadeln von *Pinus taeda*.

und Luftfüllung von Leitungsbahnen. Unter diesen Umständen verschieben die Holzpflanzen — je nach Art und Größe der Pflanze in verschiedenem Ausmaß — ihre Wasserreserven aus den Sproßachsen in die Assimilationsorgane. In kritischen Situationen mag das Angebot an Zuschußwasser entscheiden, ob die Blätter heil über den Winter kommen oder nicht.

#### Literaturverzeichnis

- AULITZKY, H. (1961a): Die Bodentemperaturen in der Kampfzone oberhalb der Waldgrenze und im subalpinen Zirben-Lärchenwald. Mitt. d. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Mariabrunn, Heft 59, 153—208.
- (1961b): Die Bodentemperaturverhältnisse an einer zentralalpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze. I. Die Bodentemperatur oberhalb der zentralalpinen Waldgrenze. Archiv f. Met., Geophysik und Bioklim, Serie B; 10, 445—532.
- (1962): Die Bodentemperaturverhältnisse an einer zentralalpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze. II. Über die Bodentemperaturen im subalpinen Zirben-Lärchenwald. Archiv d. Met., Geophysik und Bioklim., Serie B; 11, 301—362.
- BLISS, L. C. (1956): A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. Monographs 26, 303—337.
- (1960): Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. Arctic 15, 117—144.
- BRAUN, H. J. (1961): Die frühjahrszeitliche Wasserverschiebung in Bäumen und Pflanzreisern. Ztschr. f. Bot. 49, 96—109.
- BURSTRÖM, H. (1948): Studies on the water balance of dormant buds. Physiol. Plant. 1, 359—378.
- CARTELLIERI, E. (1935): Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Kohlen-säureassimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus Cembra*. Jb. wiss. Bot. 82, 460—506.
- ČATSKY, J. (1962): Water saturation deficit in the wilting plant. The preference of young leaves and the translocation of water from old into young leaves. Biol. Plant. 4, 306—314.
- CHANDLER, W. H. (1954): Cold resistance in horticultural plants: A review. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 64, 552—572.
- CURRY, J. R. and T. W. CHURCH (1952): Observations on winter drying of conifers in the Adirondacks. Journ. Forestry 50, 114—116. (Zit. KOZŁOWSKI 1958.)
- DADYKIN, V. P. (1954): Besonderheiten des Verhaltens von Pflanzen auf kalten Böden (russ.). Voprosy bot. 2, 455—489. (Zit. BLISS 1960.)
- DIXON, H. (1914): Transpiration and ascent of sap in plants. (Zit. MICHAELIS 1934 a.)
- DÖRING, B. (1935): Die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme und ihre ökologische Bedeutung. Ztschr. f. Bot. 28, 305—383.
- EBERMAYER, E. (1873): Die physikalischen Einwirkungen des Waldes auf Luft und Boden und seine klimatologische und hygienische Bedeutung, begründet durch die Beobachtungen der forstlich-meteorologischen Stationen im Kgr. Bayern. Resultate der forstl. Vers.-Sta. im Kgr. Bayern, Bd. I. Aschaffenburg: Krebs.
- (1901): Die Schüttekrankheit der Kiefer. Allg. Forst- und Jagdztg., N.F. 77, 309—314.
- FIRBAS, F. (1931): Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jb. wiss. Bot. 74, 457—696.
- GESSNER, F. (1956): Wasserspeicherung und Wasserverschiebung. In W. RUHLAND: Handb. d. Pflanzenphysiol. Bd. III, S. 247—256. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.
- GEURTEN, I. (1950): Untersuchungen über den Gaswechsel von Baumrinden. Forstw. Cbl. 69, 704—743.
- GREB, H. (1957): Der Einfluß tiefer Temperatur auf die Wasser- und Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung für das „Xeromorphieproblem“. Planta 48, 523—563.

- HOLZER, K. (1958): Die winterlichen Veränderungen der Assimilationszellen von Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Fichte (*Picea excelsa* Link) an der alpinen Waldgrenze. Österr. Ztschr. 105, 323–346.
- (1959): Winterliche Schäden an Zirben nahe der alpinen Baumgrenze. Cbl. f. d. ges. Forstwesen 76, 232–244.
- HUBER, B. (1956): Die Transpiration von Sproßachsen und anderen nicht foliosen Organen. In W. RUHLAND: Handb. d. Pflanzenphysiol. Bd. III, S. 427–435. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.
- IWANOFF, L. (1924): Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter. II. Ber. d. dtsh. bot. Ges. 42, 210–218.
- JAHNEL, H. (1959): Über Frostresistenz bei Waldbäumen. Archiv f. Forstwesen 8, 697–725.
- KOTILAINEN, M. J. (1950): Über die Frostschäden an wilden Pflanzen. Sitzungsber. d. Finn. Akad. d. Wiss. Helsinki 1950, 135–157.
- KOZLOWSKI, T. T. (1943): Transpiration rates of some forest tree species during the dormant season. Plant Physiol. 18, 252–260.
- (1958): Water relations and growth of trees. Journ. of Forestry 56, 498–502.
- (1961): The movement of water in trees. Forest Sci. 7, 177–192.
- and A. E. PETERSEN (1960): Variations in moisture contents of dormant buds. Forest Sci. 6, 61–66.
- KRAMER, P. J. (1940): Root resistance as a cause of decreased water absorption by plants at low temperatures. Plant Physiol. 15, 63–79.
- (1942): Species differences with respect to water absorption at low soil temperatures. Amer. Journ. of Bot. 29, 828–832.
- (1949): Plant and soil water relationships. New York-Toronto-London: McGraw Hill.
- (1956): Physical and physiological aspects of water absorption. In W. RUHLAND: Handb. d. Pflanzenphysiol. Bd. III, S. 124–159. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.
- LARCHER, W. (1957): Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide. Veröff. Museum Ferdinandeum Innsbruck, 37, 49–81.
- LYBECK, B. R. (1960): Winter freezing in relation to the rise of sap in tall trees. (Unveröff., zit. KOZLOWSKI 1961.)
- MAYER, E. (1932): Beiträge zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes und der Winterknospen der Bäume. Jenaische Ztschr. f. Naturw. 66, (Zit. CARTELLIERI 1935.)
- MICHAEL, G. (1963): Ein Beitrag zum Frosttrocknisproblem. Die Naturwiss. 50, 382.
- MICHAELIS, P. (1934a): Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. II. Die Schichtung der Windgeschwindigkeit, Lufttemperatur und Evaporation über einer Schneefläche. Beih. Bot. Cbl. 52, 310–332.
- (1934b): III. Über die winterlichen Temperaturen der pflanzlichen Organe, insbesondere der Fichte. Beih. Bot. Cbl. 52, B 333–377.
- (1934c): IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes. Jb. wiss. Bot. 53, 169–247.
- (1934d): V. Osmotischer Wert und Wassergehalt der Fichte während des Winters in den verschiedenen Höhenlagen. Jb. wiss. Bot. 53, 337–362.
- MOLISCH, H. (1897): Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena: G. Fischer.
- MOTHES, K. (1961): Der Beitrag der Kinetinforschung zum Verständnis pflanzlicher Korrelationen. Ber. d. dtsh. bot. Ges. 74, (24)–(41).
- NEGER, F. W. (1915): Rauchwirkung, Spätfrost und Frosttrocknis und ihre Diagnostik. Thar. Forstl. Jb. 66, 195–212.
- PARKER, J. (1954): Available water in stems of some Rocky Mountain conifers. Bot. Gaz. 115, 380–385.
- (1961): Seasonal changes in cold resistance of some northeastern woody evergreens. J. Forestry 59, 108–111.
- PISEK, A. und E. BERGER (1938): Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta 28, 124–155.
- PISEK, A. und E. CARTELLIERI (1933): Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. Jb. wiss. Bot. 79, 131–190.
- PISEK, A. und W. LARCHER (1954): Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrün. Protopl. 44, 30–46.

- PISEK, A. und R. SCHIESSL (1947): Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. Naturw.-med. Ver. Innsbruck, 47, 33—52.
- PISEK, A., H. SOHM und E. CARTELLIERI (1935): Untersuchungen über osmotischen Wert und Wassergehalt von Pflanzen und Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe. Beih. Bot. Cbl. 52, B 634—675.
- PISEK, A. und E. WINKLER (1953): Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. *Planta* 42, 253—278.
- (1958): Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus Cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 53, 518—543.
- PRESTON, R. D. (1959): Theoretical and practical implications of the stresses in the water-conducting system. IX. Int. Bot. Congr. Montreal, Vol. II, 309—310.
- ROCKACH, A. (1953): Water transfer from fruits to leaves in the Shamouti orange tree and related topics. *Pal. Journ. Bot.* 8, 146—151.
- SACHS, J. (1892): Gesammelte Abhandlungen Bd. 1. (Zit. MOLISCH 1897.)
- SCHMIDT, E. (1936): Baumgrenzenstudien am Feldberg im Schwarzwald. *Tharandter forst. Jb.* 87, 1—43.
- SCHOLANDER, P. F., W. FLAGG, R. J. HOCK and L. IRVING (1953): Studies on the physiology of frozen plants and animals in the arctic. *J. Cellular Comp. Physiol.* 42, Suppl. 1.
- SCHOLANDER, P. F., W. E. LOVE and J. W. KANWISHER (1955): The rise of sap in tall grapevines. *Plant. Physiol.* 30, 93—104.
- THREN, R. (1934): Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Wertes verschiedener ökologischer Typen in der Umgebung von Heidelberg. *Ztschr. f. Bot.* 26, 449—526.
- TRANQUILLINI, W. (1957): Standortsklima, Wasserbilanz und CO<sub>2</sub>-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus Cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 49, 612—661.
- und H. TURNER (1961): Untersuchungen über die Pflanzentemperaturen in der sub-alpinen Stufe mit besonderer Berücksichtigung der Nadeltemperaturen der Zirbe. *Mitt. d. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Mariabrunn*, Heft 59, 127—152.
- ULMER, W. (1937): Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und der Fichte. *Jb. wiss. Bot.* 84, 553—592.
- VOIGT, G. K. (1951): Causes of injury to conifers during the winter of 1947—1948 in Wisconsin. *Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters* 40. (Zit. KOZLOWSKI 1958.)
- WALTER, H. (1929): Die osmotischen Werte und die Kälteschäden unserer wintergrünen Pflanzen in der Winterperiode 1929. *Ber. d. dtsh. bot. Ges.* 47, 338—348.
- (1960): Einführung in die Phytologie, Bd. III/1 (Standortslehre), 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer.
- WEAVER, J. E. and A. MOGENSEN (1919): Relative transpiration of coniferous and broadleaf trees in autumn and winter. *Bot. Gaz.* 68, 393—424.

---

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. Walter Larcher, Innsbruck, Sternwartestraße 12.