

An den Grenzen des Pflanzenlebens im Hochgebirge*)

Von *Arthur Pisek*, Innsbruck

1. Künstliche und natürliche Waldgrenze

Wer in unseren Alpen herumsteigt, kann sich freuen, große Teile des zerfurchten Geländes noch immer von Wald bedeckt zu sehen. In den von steilen Hängen begleiteten Tälern reihen sich die Dörfer wie zur Zeit der Urbesiedlung mit Vorliebe dort, wo über der Talsohle Verflachungen (meist Reste ehemaliger Talböden) die Steilflanken unterbrechen. Von ihren Dörfern und Höfen aus rodete die Bevölkerung immer weiter eben aus, hinunter und hinauf in den Wald hinein, um Acker- und Grünland zu gewinnen. Zur Vergrößerung der Alpflächen drängte sie den Wald besonders auch von oben herab zurück. Mahd und Beweidung sorgten dafür, daß auf den gewonnenen Flächen kein Baumwuchs mehr hochkam. Überall, wo sich der Wald scharfschnittig-zackig gegen die zusammenhängenden Matten absetzt, ist er vom Menschen zurückgedrängt worden (künstliche Grenze). Dabei geschah es mancherorts, daß der Wald im Laufe der Jahrhunderte unbedacht und wild vernichtet wurde (Fromme). Bis in die letzte Zeit hat der Bauer nicht immer begriffen oder auch vergessen, daß der Wald oben am Hang sein Haus und seinen Grundbesitz vor Lawinen, Muren und Wildbächen, den Berg vor der Verkarstung schützt. Es reifte die Zeit, sich Gedanken zu machen, wie man solchen Elementarkatastrophen wirksam begegnen und den Wald — wo nötig — von oben her mit Erfolg wieder auf die Beine bringen, d. h. aufforsten könnte. Damit gewann die alte Frage, wie weit hinauf Baumwuchs heute überhaupt möglich ist, große praktische Bedeutung.

Wohl ist der Wald im Alpbereich hin und hin künstlich herabgedrängt worden, aber schließlich hört er weiter oben doch einmal auf, auch dort, wo ihn Mensch und Vieh in Ruhe lassen. Was ist die Ursache dieser „natürlichen“ Waldgrenze, oberhalb der hier und dort bloß noch Krummholz, Weiden- und Grünerlengebüsch, endlich nur mehr Zwergstrauchheide, neben Matte, Fels- und Schuttflur vorkommen?

Sehen wir uns diese Waldgrenze etwas näher an. Am Nord- wie am Südrand der Alpen wird sie in der Regel von der Fichte, mitunter auch von Krüppelbuchen besetzt, wogegen im Alpeninnern Zirbe und Lärche vorherrschen. Am Nordrand liegt die Waldgrenze bei etwa 1600—1700 m; einwärts steigt sie und ist — wie die Obergrenze aller

*) Prof. H. Gams zu seinem 70. Geburtstag gewidmet.

Pflanzen, auch die des Pflanzenbaues und der Siedlungen — am höchsten (2100 bis 2300 m) in den zentralen Massenerhebungen z. B. des hinteren Ötztales, der Berninagruppe, der Zermatter Gegend, die durch kontinental gefärbtes Klima, d. h. verhältnismäßig wenig Niederschlag, strengere Winter, aber warme Sommer gekennzeichnet sind. Zum Südfuß der Alpen sinkt die Grenze wieder ab. Sie läuft am nordseitigen Hang eines Bergzuges tiefer als am südseitigen und sinkt im vergletscherten Talhintergrund. Das alles weist darauf hin, daß die natürliche Waldgrenze klimatisch bedingt ist: Mit zunehmender Höhe wird es bei Abwesenheit von Sonnenschein, also mindestens im Schatten und nachts immer kühler, die Bilanz des Wärmehaushalts verschlechtert sich, weshalb die Berge, je höher sie sind, desto früher eingeschneit und desto später im Frühjahr schneefrei (aper) werden. Fritz von Kerner hat dies fürs mittlere Inntal schon Ende des vorigen Jahrhunderts zahlenmäßig zu fassen und darzustellen versucht (Textbild 1).

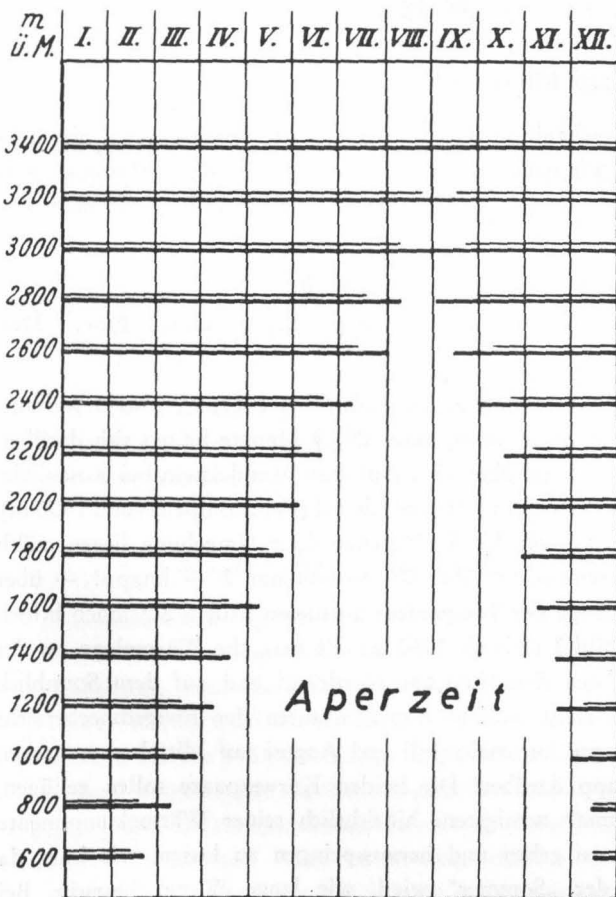


Abb. 1 Dauer der Schneebedeckung im mittleren Inntal (Nordalpen) von der Talsohle bis zur Grenze des ewigen Schnees (Nivalstufe); sonnseitig = dünne Horizontalstriche; schattseitig = dicke Striche. Nach F. von Kerner aus Schröter 1926 (Tab. 9); vereinfacht.

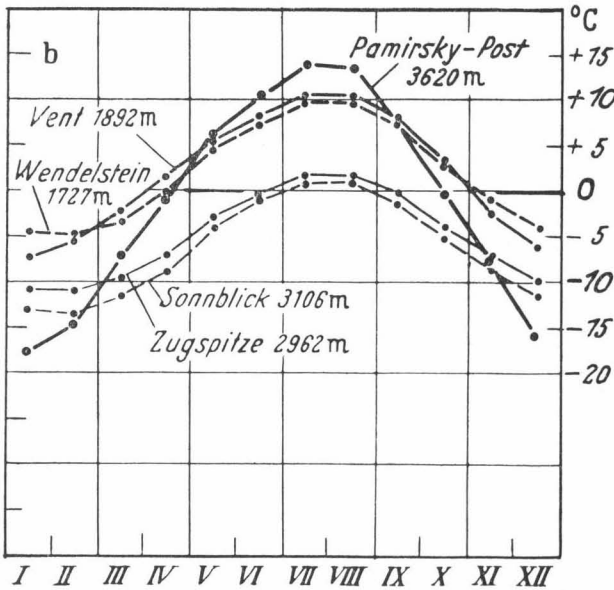


Abb. 2 Jahresgang der Temperatur (Monatsmittel) nahe der Waldgrenze (Wendelstein und Vent) und auf Gipfeln um 3000 m (Zugspitze und Sonnblick); dazu eine Station im Pamirgebirge. Aus Pisek 1960 a.

2. Das Klima im Hochgebirge

Wir können uns rasch eine anschauliche Vorstellung von den Wärmeverhältnissen im Hochgebirge verschaffen, wenn wir nach den Aufzeichnungen der Wetterstationen z. B. die Temperatur von Innsbruck mit der einiger charakteristischer Bergstationen vergleichen.

Monatsmittel der Temperatur von Innsbruck 1906/1930:

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
-2,2	-0,6	4,7	8,5	13,6	16,2	17,4	16,9	13,8	9,0	2,9	-1,1

In Innsbruck haben nur die Wintermonate Dezember bis Februar, also 3 Monate, Mitteltemperaturen unter 0° , und zwar wenig unter 0° ; 9 Monate halten sich darüber, davon 5 erheblich über 10° , 3 kommen über 15° . Auf dem Wendelstein bei Rosenheim (Alpennordrand, 1787 m) und in Vent im hintersten Ötztal (Zentralalpen, rund 1900 m), zwei Punkten, die jeder nicht weit von der Waldgrenze ihrer Umgebung liegen, zählt man bloß 7 Monate mit Mitteltemperatur über 0° , wovon nur 2 — knapp! — über 10° hinauskommen. Die Jahresgänge der Temperatur an diesen beiden Stationen bilden das obere Kurvenpaar in Textbild 2 (Pisek 1960 a). Es mag die Wärmelage an der Waldgrenze kennzeichnen. Auf der Zugspitze am Nordrand und auf dem Sonnblick inmitten der Alpen, beide mit rund 3000 m Repräsentanten des Ewigschneebereichs (unteres Kurvenpaar), bringt es gar nur mehr Juli und August auf Mitteltemperaturen über 0° — und zwar nur knapp darüber! Die beiden Kurvenpaare sollen genügen, um dem Wort „Hochgebirgsklima“ wenigstens hinsichtlich seiner Wärmekomponente einigermaßen greifbaren Inhalt zu geben und herauspringen zu lassen, wie kurz da oben mit zunehmender Höhe der „Sommer“ wird, wie lange Winter herrscht. Bei

ausgiebigen Niederschlägen vergletschern \pm große Teile der Talhintergründe (Tafelbild 1). Doch sei nicht vergessen zu betonen, daß die bodennahe Luftschicht und die Pflanzendecke ihr eigenes Klima haben, das mit dem Relief des Geländes kleinräumig wechselt und vom Großklima, dessen Grundlage Messungen in der Wetterhütte 2 m über dem Boden sind, erheblich abweichen kann.

3. Von der Frosthärte der Pflanzen

Die Länge des Winters ist das Entscheidende, weniger seine Strenge.

Pflanzen, die nicht regelrecht frosthart sind, können sich nur in Mulden und im Windschutz von Blöcken, Felsen und Geländerippen halten, wo der Wind den Schnee zusammenfegt; sie müssen sich dem Boden anschmiegen. Rechtzeitig, ausgiebig und andauernd vom Schnee bedeckt, leiden sie keine Kälte, worauf Seite 117 noch zurückzukommen sein wird. Im übrigen halten die nordischen und alpinen Immergrünen mehr aus, als man ihnen zutraut. Sogar Zweige der ausgesprochen schneeschutzbedürftigen rostfarbigen Alpenrose können — aus dem Schnee ausgegraben — im Hochwinter im Versuch ohne weiteres 3 Stunden Frost von -15° vertragen, wenn man sie langsam abkühlt und auftaut; weniger geschützte Büsche noch mehr. Die Nadeln der Zirbe lassen sich zur gleichen Jahreszeit selbst bei -40° nachträglich nichts anmerken (Pisek und Schießl). Die übrigen untersuchten Arten halten sich zwischen diesen beiden Grenzfällen eines empfindlichen und eines ausgesprochen frostresistenten Gewächses (*Ulmer*). Alle diese Pflanzen können im tiefen Winter schadlos steifgefrieren; im Sommer hingegen erfrieren sie gewöhnlich schon, sobald sich Eis im Gewebe zu bilden beginnt.

In unseren Breiten geht es im Gegensatz zum hohen Norden nach den ersten Herbstfrösten nicht schnurstracks in einem einzigen ununterbrochenen Zug in den Winter hinein. Vielmehr gibt es zwischendurch wiederholt späte, warme Herbsttage, wenn nicht -wochen. Föhnperioden können mitten im Winter mindestens tagsüber lebhaftes Tauwetter bringen. Es liegt nahe, anzunehmen, daß die Immergrünen, die ja ihr Laub während der kalten Jahreszeit behalten, jede warme Stunde für ihre Lebenstätigkeit zu nutzen vermöchten. Allein davon kann keine Rede sein.

4. Wie es den Zirbelkiefern an der Waldgrenze ergeht und was sie da machen

Im Zusammenhang mit den schon angedeuteten großräumigen Plänen, den Wald von obenher aufzuforsten, wurde es interessant nachzuforschen, was unsere Bäume an der Waldgrenze, z. B. die Zirbe und besonders deren Jungwuchs, an Ort und Stelle tun, wenn es Winter wird. Daher hatte die Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung in Innsbruck im Herbst 1954 bei Gurgl, im hintersten Ötztal auf 2000 m Höhe, eine mit allen Feinheiten ausgestattete Beobachtungsstation eingerichtet. Sie ermöglichte es nicht nur, Nadel- und Lufttemperaturen, Strahlung (Licht), Bodentemperaturen (in verschiedener Tiefe), Feuchte und Wind zu messen, sondern vor allem auch den CO_2 -Gaswechsel autochthon in natürlicher Verjüngung aufgegangener Jungzirben (*Pinus cembra*) laufend

zu registrieren*). Dies war besonders wichtig, weil man vor allem wissen möchte, wie weit sie Kohlendioxyd (CO₂) aus der Luft aufnehmen und unter Mitverwendung von Wasser mit Hilfe des Sonnenlichtes als Energiequelle daraus Zucker fabrizieren. Ein Vorgang, den man kurz CO₂-Assimilation oder Photosynthese nennt**).

Beim Durcharbeiten des einzigartigen Beobachtungsmaterials (Tranquillini 1957) stellte sich u. a. heraus, daß die Zirbenbäumchen jedesmal, wenn es nachts solchen Frost gegeben hatte, daß die Nadeln auf oder unter ihren Gefrierpunkt (— 3 bis — 5°, Tranquillini und Holzer 1958) abgekühlt wurden, am nachfolgenden Tag assimilatorisch um so weniger leisteten, je stärker der Frost war. Sofern dieser auch während der hellen Tagesstunden anhielt, leuchtet dies ohne weiteres ein. Man kann sich ja vorstellen, daß es nicht gleichgültig ist, wenn die Schließzellen der Spaltapparate, dieser winzigen regulierbaren Ventile des Gaswechsels, etwa gefrieren. Man kann sich auch vorstellen, daß die Feinststruktur der Chlorophyllkörper vorübergehend gestört wird durch den Wasserverlust, auf welchen das Gefrieren der Gewebe hinausläuft, gleichgültig ob der Saft in den Zellen gefriert oder diesen durch Eisbildung in den Zellzwischenräumen Wasser entzogen wird. Vermindertes Assimilationsvermögen nach frostiger Nacht wurde aber auch dann immer bemerkt, wenn die Nadeln untermittags mehrere Stunden

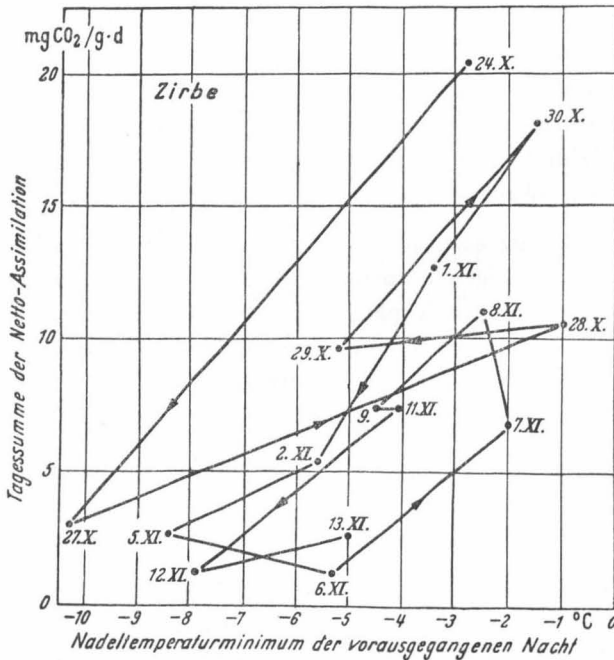


Abb. 3 Tagesummen der Nettoassimilation (mg CO₂ je Gramm Nadelrockengewicht) von schneefreien Jungzirben an der Waldgrenze bei Obergurgl (2100 m). Die Assimilation schwankt stark mit wechselnder Stärke des Frostes, geht aber im ganzen in der Zeit vom 24. Oktober bis 13. November stark zurück, weil Häufigkeit und Schärfe des Nachtfrostes zunehmen. Aus Tranquillini 1957.

*) Beschreibung und einzelne Ergebnisse der Gemeinschaftsarbeit in den Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn (Osterr. Agrarverlag, Wien) H. 59, 1961.

**) Zucker ist Angel- und Ausgangspunkt im Stoffwechsel aller Organismen, nicht nur der Pflanzen. Das Patent, Zucker auf die angedeutete Weise aus den genannten beiden, höchst einfachen Rohstoffen (CO₂ und Wasser) zu erzeugen, besitzt bekanntlich allein die grüne Pflanze.

Assimilation ist nur bei Licht möglich. Gleichzeitig mit ihr, aber in umgekehrter Richtung — und auch im Dunkeln! — läuft ständig die Atmung (Respiration): sie baut unter O₂-Aufnahme Zucker zu CO₂ und Wasser ab, wobei die im Zucker gespeicherte Energie verfügbar wird.

Wir können daher am Licht unmittelbar immer nur die Differenz aus der Brutto-Assimilation weniger der Atmung messen (= Netto-Assimilation). Sie gibt sich meist als CO₂-Aufnahme durch die Pflanze zu erkennen. Die Atmung kann man nur im Dunkeln (als CO₂-Abgabe) bestimmen. In Abbildungen und Text ist hier mit Assimilation immer der Nettogewinn gemeint.

hindurch einige Grad über Null temperiert waren. Frost entsprechender Stärke wirkt also nach. Im Textbild 3 sind über dem Minimum der nächtlichen Nadeltemperaturen die Assimilationsausbeuten des jeweils nächstfolgenden Tages (Strahlung alle Male annähernd gleich) in zeitlicher Reihenfolge (Pfeil!) eingetragen. Man sieht, wie sich von Ende Oktober bis Mitte November der Frost zwar mit mehreren Schwankungen, in der Hauptsache aber doch immer mehr verschärfte und häufiger wurde, so daß die Nadeln rein aus diesem Grund nach 3 Wochen schließlich nur sehr schwach assimilierten. Die CO_2 -Aufnahme sinkt schon binnen *weniger Tage* auf Null, sobald der Boden in Wurzeltiefe (10 cm) durchfriert. Dann schließen sich nämlich die Spalten infolge unmittelbaren Wassermangels („Frosttrocknis“; vergl. L a r c h e r 1957); sie schließen sich über kurz oder lang ja immer, wenn Gefahr droht, daß die Blätter vertrocknen, wodurch das Ausströmen von Wasserdampf aus dem Blatt, gleichzeitig aber auch die Versorgung seiner assimilierenden Zellen mit CO_2 wirksam gedrosselt wird. Wassermangel im Winter — das klingt zunächst recht merkwürdig —; er erklärt sich daraus, daß Blätter und Nadeln auch bei Frostwetter etwas Wasser an die meist sehr dampfhungrige Luft abgeben müssen, aber keines nachsaugen können, wenn es im Boden oder in der Pflanze gefroren ist.

Werden die kleinen Bäumchen *ingeschneit* und bleiben sie es, dann sind sie gut aufgehoben. Durch eine Schneedecke von etwa 60 cm und mehr erreichen selbst starke Temperaturschwankungen den Boden nur sehr gedämpft und verzögert, so daß die Temperatur an der Bodenoberfläche wie auch jene der Nadeln sehr konstant bleibt. Durch Zufuhr von Wärme aus tieferen Horizonten steigt sie allmählich gegen 0° herauf, auch wenn unmittelbar vor dem Einschneien strenger Frost herrschte. Gaswechselfmessungen unter Schnee scheiterten bisher an experimentellen Schwierigkeiten. Wir wissen daher nicht, was die Pflanzen unter seiner Decke machen, müssen aber annehmen, daß sie schon allein wegen der knapp unter Null sich haltenden Temperatur und infolge Lichtmangels bis kurz vor dem Ausapern nicht nennenswert assimilieren können. Fängt doch selbst nasser Firn, der verhältnismäßig gut lichtdurchlässig ist, in 8 cm dicker Schicht $\frac{3}{4}$, in 18 cm $\frac{9}{10}$ des auf seine Oberfläche auffallenden Lichtes ab.

Größere *Bäumchen*, die mit den oberen Zweigen *die Schneeoberfläche ständig überlagerten*, zeigten an diesen bis ins Frühjahr immer negative Bilanz (CO_2 -Abgabe). Die hochwinterlichen Temperaturen der Luft an der Waldgrenze, erst recht die der frei exponierten Nadeln, bleiben nachts sehr häufig unter deren Gefrierpunkt. Wegen der Nachwirkung solchen Frostes sind gelegentliche Wärmepausen viel zu kurz, als daß die Assimilation richtig anlaufen könnte. Der stoffzehrende Atmungsvorgang (Fußnote S. 116), der CO_2 freisetzt, ist viel weniger kälteempfindlich als die Assimilation, d. h. er läuft auch noch bei Frost, der diese bereits lahmlegt. Außerdem „erholt“ er sich bei Erwärmung rascher. Wird es im tiefen Winter zwischendurch das eine oder andere Mal warm, dann steigt die Atmung schnell auf die dem Wärmegrad entsprechende „Tourenzahl“, während die Assimilation nur sehr langsam vorankommt*). Das hat zur Folge, daß vorübergehende Wärme im tiefen Winter den Bäumen an der Waldgrenze keinen Gewinn

*) Wenn man Zweige der Zirbe inmitten einer Periode starken Frostes abschneidet und eingefrischt bei beständig 10° hält, kann es mehrere Tage dauern, bis die Photosynthese bloß die durch die gleichzeitige Atmung verursachte CO_2 -Entbindung wettmacht (P i s e k und W i n k l e r 1958).

bringt, sondern die C-Bilanz sogar verschlechtert. Erst gegen den *Frühling* wird dies grundsätzlich anders.

Die Sonne steigt höher und verweilt immer länger über dem Horizont; der Nacht und dem Nachtfrost wird die Zeit knapper bemessen. Es wird im Durchschnitt zunehmend wärmer, wenn schon in mittleren Breiten — wiederum im Gegensatz zur Arktis — auch jetzt wiederholte Rückschläge nicht fehlen. Wir wollen wieder beobachten, was die schneefreien Zirben in der Übergangszeit zum Sommer tun. In Abb. 4

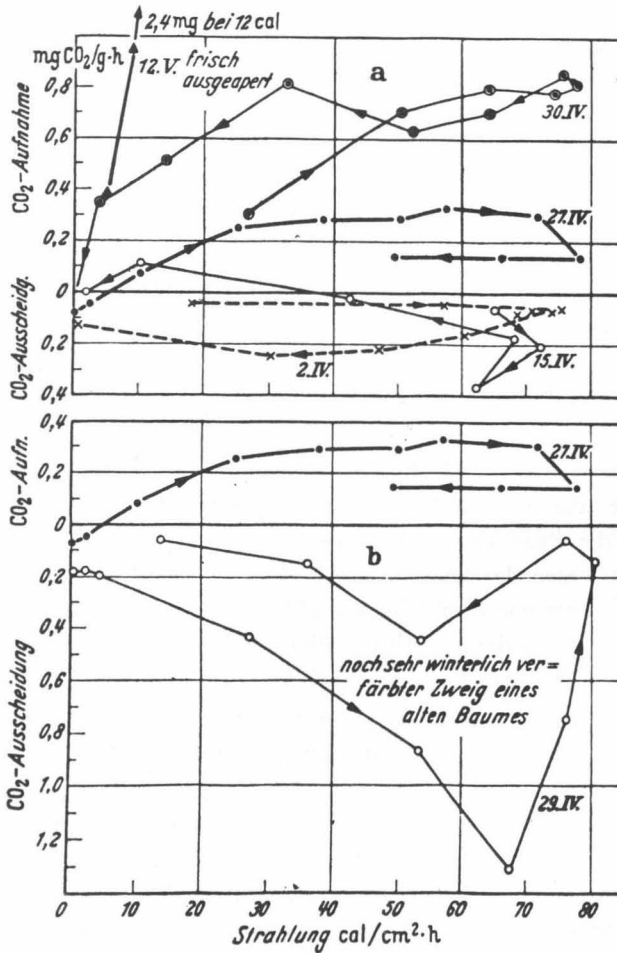


Abb. 4a (oben): Tagesgänge der Nettoassimilation im April in Abhängigkeit von der Einstrahlung. Jungzirben wie in Abb. 3. Am 2. April bleibt die Assimilation wie im tiefen Winter den ganzen Tag über ständig unter der Nulllinie, also negativ; später heben sich die Kurven zunächst nachmittags, dann vollständig darüber; erst am 30. April ist die Assimilation gut angelaufen. Aus Tranquillini 1957.

Abb. 4b (unten): Die CO₂-Bilanz eines noch winterlich verfärbten Zweiges (29. IV.) ist im Gegensatz zu der einer frischgrünen Jungpflanze (27. IV.) völlig negativ.

sind einige charakteristische Tagesabläufe des CO₂-Gaswechsels aus der Zeit von Anfang April bis Mitte Mai zusammengestellt (wie alles vorige aus Tranquillini 1957). Die Strahlung war an allen diesen Tagen ähnlich (Schönwetter). Am 2. April gibt die Pflanze tagsüber ständig CO₂ ab, wie mitten im Winter, keine Rede von Stoffgewinn (Kurve stets unter der Null-Linie). Am 15. wird zum ersten Mal, aber erst nachmittags und ganz schwach CO₂ gebunden; am 27. arbeitet die Pflanze von Sonnen-

aufgang bis -untergang mit merklichem Gewinn. Drei Tage später endlich ist die Zuckerfabrik einigermaßen flott. Es geht nicht rascher voran, weil es noch immer fast täglich mehrere Grad Frost gibt; um die Mitte des Monats pendelt er durch eine Woche um -10° ! Das verzögert zwar die Assimilation nicht so nachhaltig wie im Herbst, bremst aber doch sehr deutlich.

Jungzirben, die unter Schnee überwinterten, sind, sobald sie beim Ausapern volles Licht genießen, sehr rasch auf höchster Leistung. Sie haben schon unter Schnee auf Sommer umgeschaltet und stehen frisch grün da; ihr Blattgrüngehalt blieb unversehrt, wie der von Nadeln an der Nordseite und im Kroneninnern erwachsener Bäume. Zweige und Nadeln über der Schneeoberfläche hingegen werden sonnseitig wintersüber meistens noch mißfarbiger, als sie es mitunter schon vorher sind (schon im Sommer ist die Farbe der Sonnennadeln \pm olivstichig) und verlieren nachweislich zum Teil ihr Chlorophyll (Tranquillini 1957). In diesem Zustand assimilieren sie weniger als sattgrüne Nadeln. Nimmt man solch mißfarbige Zweige im März ins temperierte Zimmer, dann ergrünen sie bereits in 10 Tagen. Hand in Hand damit steigt auch ihre Assimilation (Pisek und Winkler 1958).

Voraussetzung für diese ganze Umstellung zum Sommer ist selbstverständlich, daß die Nadeln vorher nicht dauernd geschädigt wurden. Zwar setzen den Zirben die Winterstürme mit ihrem tollen Gebläse von Eiskriställchen kaum zu. Auch halten sie, wie schon erwähnt, im Hochwinter große Kälte aus. Aber im Spätwinter kann es gefährlich werden, wenn z. B. nach längerem Warmwetter, das die Pflanzen verweichte, jäh Kaltluft die Gegend überschwemmt. Auch plötzlicher Temperaturwechsel, wenn etwa nach kaltem Morgen die im Spätwinter schon ausgiebige Sonne erst gegen Mittag durchbricht, ist ungünstig; besonders für Zweige dicht über der Schneeoberfläche, die infolge der Rückstrahlung an dieser bei Windstille gleichzeitig von oben und unten geheizt werden.

Dank der Arbeit Tranquillinis (1957) in Obergurgl wissen wir sehr genau Bescheid darüber, wie es den Zirben im langen und kalten Bergwinter 1955/56 erging und wie sie sich damals verhielten. Zwischen diesem Verhalten und den Umweltfaktoren wurden bestimmte Beziehungen erkennbar, so daß man sich auf der Grundlage der 1955/56 gewonnenen Erkenntnisse auch ein Bild über das Verhalten der Pflanzen in einem anderen Winter ableiten kann, wenn man von diesem genügend Angaben über den Lauf der Temperatur und anderer Umweltfaktoren hat.

5. Fichtenbäume tun sich im Tal bedeutend leichter als oben an der Waldgrenze bei den Zirben

Die Zirbe geht im allgemeinen nicht weit unter die Waldgrenze herab, wogegen die Fichte häufig von dieser bis zur Talsohle geschlossene Bestände bildet. Bei der Fichte ist es daher möglich, Artgenossen von Berg und Tal hinsichtlich ihres Verhaltens wie auch ihrer Umweltsbedingungen miteinander zu vergleichen und so die im vorigen Abschnitt berichteten Ergebnisse und Einsichten zu erweitern (Pisek und Winkler 1958). Um an diese anzuknüpfen, haben wir nicht nur Fichten im Tal (600 m) und an

der Waldgrenze auf dem Patscherkofel (1850 m) bei Innsbruck untersucht, sondern an letzterer auch Zirben. Von beiden Nadelhölzern haben wir nur erwachsene Bäume geprüft. Jeden Wintermonat wurden mehrmals Zweigproben am Standort abgeschnitten; binnen einer Stunde waren sie (unter Vermeidung von Wärme) ins Laboratorium gebracht, wo sofort bei stets gleicher Temperatur (12°) und gleicher Lichtstärke (10 000 Lux), also unter standardisierten Verhältnissen, ihr CO₂-Gaswechsel bestimmt wurde. Er kann als Maß des Assimilationsvermögens dienen.

Es sei gleich vorweggenommen, daß sich die Zweigproben der Zirben und Fichten an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel ganz so benahmen, wie man nach den zur gleichen Zeit an Jungzirben bei Gurgl gemachten Erfahrungen erwarten konnte. Tal-fichten benahmen sich teilweise anders.

Wir sahen, daß, abgesehen von der Schneebedeckung, die Stärke und Häufigkeit des Frostes im Winter über Tun und Lassen der Zirbe entscheidet. Daher sind in Abb. 5

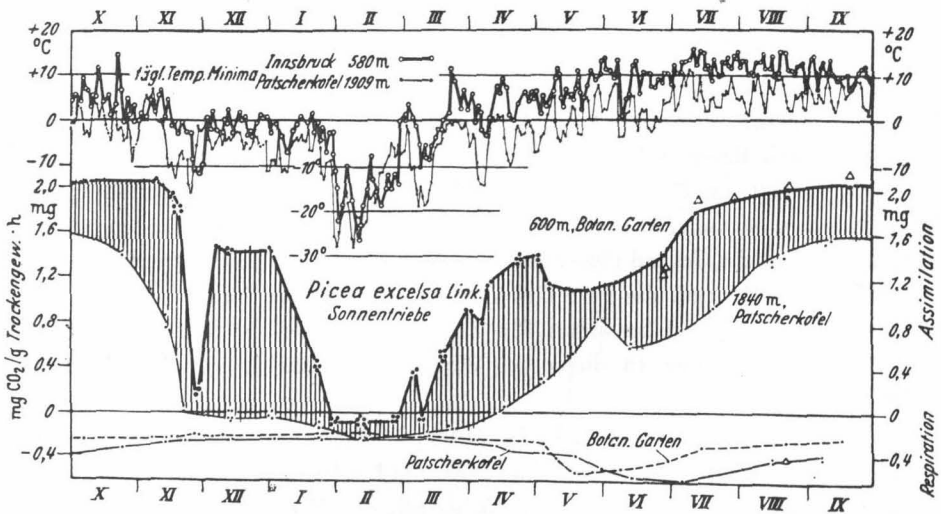


Abb. 5: Jahrgang des Assimilationsvermögens (mg CO₂ je Gramm Trockengewicht und Stunde, 12°, 10 000 Lux) von Fichten im Tal (600 m, dick gezeichnete Kurve) und an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel (1840 m, dünne Kurve) bei Innsbruck. Dazu oben: Tägliche Temperaturminima an den Wetterstationen nahe denselben Örtlichkeiten. Auf dem Patscherkofel sind die Temperaturminima in der Regel viel tiefer als in Innsbruck, im Winter gibt es in der Höhe ab Mitte November bis tief in den April fast ständig Frost, sehr häufig tiefer als der Gefrierbereich der Nadeln, daher ist das Assimilationsvermögen während dieser Zeitspanne dauernd negativ. Fichten im Tal können zu Beginn und Ende des Winters, aber auch mitten drin, bei mildem Wetter ausgiebig assimilieren. Aus Pisek und Winkler 1958.

oben zur Kennzeichnung des Temperaturganges bloß die täglichen Mindesttemperaturen nach den Aufzeichnungen der meteorologischen Stationen von Innsbruck und vom Patscherkofel eingetragen, was außerdem die Übersicht erleichtert. Diese täglichen Temperaturminima sind auf dem Patscherkofel in der Regel niedriger als in Innsbruck. In den Hochsommermonaten ist dies für das Assimilationsvermögen ziemlich belanglos,

weil es zu dieser Zeit im Tal nie, auf dem Patscherkofel selten durch Temperaturen unter 0° leidet. Aber im Spätherbst und zu Winterbeginn gibt es an der Waldgrenze zur selben Zeit, da im Tal die Temperatur meist noch über 0° bleibt (Oktober, November) oder um den Gefrierpunkt pendelt (Dezember, Januar), in der Höhe schon häufig, schließlich fast Tag für Tag Frost von mindestens einigen Grad. Solcher Frost herrscht in der Höhe wiederholt, sogar wochenweise noch im März und April, wenn er im Tal längst selten geworden ist. Hand in Hand damit erlischt das Assimilationsvermögen der Fichten an der Waldgrenze (dünn gezeichnete Kurve) — auch jenes der Zirben — früher im Herbst als bei den Talfichten (dick gezeichnete Kurve) und ruht von da ab durch 4½ Monate bis in den April hinein beständig. (Dünne Kurve immer an oder unter der Null-Linie.) Im Tal hingegen ist das Assimilationsvermögen nach dem Steilsturz, der sich während des ersten, kurzen Winterstoßes (Ende November) ereignete, in den folgenden beiden milden Monaten weitgehend erholt und gegen den Frühling mehr als einen Monat früher als an der Waldgrenze wieder erwacht. Die schraffierte Fläche zwischen den beiden Kurven des Assimilationsvermögens vermittelt eine anschauliche Vorstellung davon, um wieviel schlechter die Bergfichte hinsichtlich des C-Erwerbes im Winter im Vergleich zu ihren Artgenossen in der Niederung daran sind. Auch im Sommer fanden wir das Assimilationsvermögen der Bergbäume vergleichsweise etwas schwächer. Das hängt (wenigstens z. T.) sicher damit zusammen, daß sie — bei gleicher Temperatur! — lebhafter atmen. In der tatsächlichen C-Bilanz wird dieses Minus aber dadurch einigermaßen ausgeglichen, daß die Temperatur in der Höhe während mehr als der Hälfte des Tages, wenn nicht ständig, niedriger bleibt als herunteren. Womit zugleich angedeutet ist, daß man im Sommer vorsichtiger sein muß, wenn man vom laboratoriumsmäßig getesteten Assimilationsvermögen auf die Kohlenstoffbilanz am Standort schließen will, und nicht übersehen darf, daß solche Schlüsse weniger zuverlässig sind als im Winter. In der kalten Jahreszeit ändert sich beides, wie wir gesehen haben, weitgehend parallel.

Man versteht sonach, warum die immergrünen Hölzer an der Waldgrenze so elend langsam wachsen. In natürlicher Verjüngung bei Obergurgl in 2000 m Höhe aufgegangene Zirbensämlinge sind im Alter von 6—8 Jahren erst 12—15 cm hoch, und Bäumen von 150—180 cm können 25—50 Jahre zählen *)!

Der Dauerbesitz von Assimilationsorganen bedeutet für die Zirbe und die Fichte wie für alle Immergrünen zweifellos einen Vorteil. Sie können länger in den Herbst hinein assimilieren als laubabwerfende Pflanzen und haben im Frühling unbestreitbaren Vorsprung. Aber im engeren Winter, etwa in den Monaten November bis März, sind sie nur dort, wo, und dann, wann längere Zeit noch mildes Wetter herrscht, in der Lage, ihren Vorteil wirklich zu nutzen. Sehr groß kann der Gewinn zu dieser Jahreszeit schon deshalb nicht sein, weil die Zahl der hellen Tagesstunden gering ist. An der Waldgrenze wird wegen der Nachwirkung des fast täglichen und (mindestens nachts)

*) Wenn man aus der Differenz: gemessene Netto-Assimilation weniger (Respiration aller Pflanzenteile + sonstiger Stoffverlust) die Gesamtbilanz eines Jahres errechnet und dem ebenfalls meßbaren Zuwachs während derselben Zeit gegenüberstellt, dann sieht es so aus, als ob ein Teil des photosynthetischen Reingewinns gar nicht in Zuwachs niedergelegt, sondern von der Pflanze irgendwohin abgegeben würde. Es liegt nahe, dabei an jene Bodenpilze zu denken, mit welchen die Wurzel der Zirbe (wie das bei allen unsern Laub- und Nadelhölzern vorkommt) eine Art Stoffaustauschgemeinschaft eingehen (Tranquillini 1959 b).

häufig unter den Gefrierbereich der Nadeln herabgehenden Frostes bis in den April hinein kaum je von Gewinn die Rede sein. Dem Vorteil der Immergrünen, daß sie länger im Jahr zu assimilieren in der Lage sind, steht gegenüber, daß ihr Assimilationsvermögen im Sommer schwächer ist als das der laubabwerfenden Hölzer; das gilt nicht nur von den hier betrachteten Nadelbäumen, sondern allgemein, z. B. auch von den breitblättrigen mediterranen Immergrünen (Larcher 1961). Um eine bestimmte Trockensubstanzmasse zu erzeugen, müssen sich immergrüne sozusagen mehr anstrengen als sommergrüne Hölzer, geschweige denn sommergrüne Sonnenkräuter.

6. Auf Hochgipfeln fallen schließlich selbst von den kleinwüchsigen krautigen Blütenpflanzen immer mehr aus

Über eine gewisse Höhe hinaus kommt der Baum nicht mehr vorwärts, weil er im Jugendstadium, wenn er in geschützter Lage aufging, zu lange im Schnee begraben liegt, aus diesem Grunde die Vegetationszeit für ihn zu kurz wird und deren produktivster Teil, das Frühjahr (Tranquillini 1959a) verloren ist; ganz abgesehen davon, daß dann sekundäre Schäden sich zugesellen können. Die Nadeln der Zirbe z. B. werden dann von gewissen Pilzen umgebracht und fallen ab. Steht das Bäumchen aber an windexponierter Stelle, so bleibt es über kurz oder lang stecken, weil es dort immer wieder, des Schneeschutzes beraubt, dem Sturm und Schneegebläse, großen Temperaturschwankungen sowie ober- und unterirdisch der Kälte preisgegeben ist, was alles über die unmittelbare Mißgunst hinaus — nur von anderer Seite her — die für die Lebensfähigkeit verfügbare Zeit ebenfalls einengt.

Neben der Temperatur ist der *Wind* wohl der wichtigste Umweltfaktor, der den Baumwuchs und schließlich allem höheren Pflanzenleben die Grenze setzt. Seine Stärke und Geschwindigkeit nimmt mit der Höhe sehr zu. Eine Angabe muß hier genügen, dies in die Augen springen zu lassen: Auf dem Gipfel des bereits S. 114 genannten Sonnblicks (3106 m) wurde im Winterhalbjahr (Oktober bis März) im langjährigen Durchschnitt jeden dritten Tag (!), im Sommerhalbjahr jeden 6. Tag Sturm, d. h. Wind von mindestens 70 km Stundengeschwindigkeit, verzeichnet. Der Wind wirkt zunächst indirekt dadurch, daß er den Schnee im Relief des Geländes sehr ungleich verteilt. Von den Scheitelflächen entgegenstehender Rücken und Kämme fegt er ihn weg, häuft in dafür auf deren abgewendeter Seite an und schüttet Mulden damit zu. Auf den ersteren werden die Pflanzen immer \pm freigelegt und dann brutal mit Schneegebläse bearbeitet*) und jeder oben angedeuteten Unbill, einschließlich Frosttrocknis, ausgeliefert. Auf den Konkavitäten des Geländes schmilzt der Schnee zeitiger weg als von den Flachstellen und Vertiefungen, wodurch „Aperfiguren“ entstehen, die jede Örtlichkeit individuell kennzeichnen (Friedel). Im Grunde von Mulden hingegen bleibt der Schnee am nordseitigen Hang lang und länger, schließlich übers ganze Jahr liegen („Schneeböden“). Hier sind solche Pflanzen außer Konkurrenz, denen es nichts ausmacht oder gar behagt, lange Zeit begraben zu sein, wogegen auf Windecken nur jene sich behaupten und übrigbleiben, die allerhand Püffe aushalten. Daher ändert sich die Artenliste der pflanz-

*) Bilder in Braun-Blanquet 1951, S. 196.

lichen Besiedlung vom einen Extremstandort (über Zwischenstufen) zum andern gänzlich. Andererseits deckt sich die Verteilung der verschiedenen Pflanzengesellschaften auf gleicher Unterlage oft bis ins einzelne mit jener der Aperizeiten, wofür Friedels Karten über den Beginn des Ausaperns und die Verteilung der Zwergstrauchheiden im Beobachtungsgelände bei Obergurgel beste Beispiele liefern *).

Ausgesprochene *Schneeböden*, die aber doch wenigstens zwei Monate aper sind, halten ungemein bezeichnende Vereine von kleinstwüchsigen Blütenpflanzen besetzt. Ihre Mitglieder sind sicher nicht zufällig lauter Zwerge innerhalb ihrer Verwandtschaft. Üppiges Wachstum liegt ihnen grundsätzlich nicht. Wie könnten sie anders mit der kürzesten Vegetationszeit auskommen? Gleich vielen Vereinen sind auch diese auf kalkhaltigem Grunde anders zusammengesetzt als auf saurem Boden. Von bekannten Arten des letzteren führe ich vor allem die Krautweide (Tafelbild 2) vor, deren Spaliere bloß die Spitzen des reichverzweigten Astwerkes mit den kleinen Blättern und winzigen Kätzchen über den Boden ragen lassen und einen dichten, kurzgeschorenen Teppich bilden; dann den blauen Speik (*Primula glutinosa*) — beide von Cartellieri (1940) auf ihre Assimilation untersucht. Im übrigen erinnere ich noch an das einblütige Eisglöckchen (Tafelbild 5), die Sibbaldie (Tafelbild 3), das Zwergruhrkraut (Tafelbild 4) und Alpenschäumkraut (*Cardamine alpina*). Wird die Vegetationszeit kürzer als 1½ bis 2 Monate, dann verschwinden die Blütenpflanzen und machen auf dem schmelzwasserdurchfeuchteten Boden wenigen Moosen (z. B. *Polytrichum sexangulare* und *Anthelia juratzkana*) Platz. Schließlich bleibt der Boden nackt, wenn nicht ständig unter Schnee.

Auf dem anderen Extrem, nämlich stark ausgesetztem Schutt und Fels, siedeln, soweit noch Boden vorhanden ist, gruppenweise oder ganz vereinzelt Pioniere, die vielfach durch Spalier- oder Polsterwuchs ausgezeichnet sind. Auch hierfür bringen die Tafeln einige Beispiele vor allem wieder von Pflanzen, die auf ihre Assimilation hin untersucht sind (Tafelbilder 6 bis 13). Alles duckt sich an die Unterlage, drückt sich in die Winkel zwischen den Gesteinstrümmern und in die Spalten. Gunst und Ungunst des Klimas auf kleinstem Raum entscheiden über Sein oder Nichtsein.

Bei der Eroberung der Höhen wie der Polargegenden bleibt der Baum am frühesten stecken. Er ist die größte Lebensform der Landpflanzen, aber eben deshalb in mehrerlei Hinsicht empfindlich. Doch sieben die skizzierten Lebenserschwernisse auch die ganze übrige Pflanzenwelt um so mehr, je höher sie sich auf die Berge wagt. In Schröters Pflanzenleben der Alpen kann man lesen, daß von den 263 Arten von Blütenpflanzen, die in der Nivalstufe der Schweizer Alpen siedeln, nur 40 3 500 m erreichen oder überschreiten; bloß 9 — es sind inzwischen 12 geworden (Gams mündl.) — klettern bis auf 4 000 m und darüber hinauf.

In größten Höhen herrscht in sonnenlosen Stunden und Tagen immer Winter. Es gibt kaum mehr Regen, immer nur Feinschnee; im Zusammenhang mit Niederschlägen, aber auch ohne solche gibt es selbst mitten im Jahr häufigen und starken Frost. Um auch hierüber eine kleine Kostprobe zu bieten, habe ich in der Tabelle Angaben von tiefer gelegenen Stationen mit solchen vom Sonnblick zusammengestellt: Auf dem Sonnblick

*) Abgedruckt in diesem Jahrbuch, Jahrg. 22, 1957, S. 124/125 (Artikel G a m s). Vergl. dazu auch Friedel 1953.

	Frosttage Tagesminimum unter 0° C	Eistage selbst Tagesmaximum
Innsbruck 582 m 1906—30	114	26
1955—61	108	23
Patscherkofel 1909 m 1901—30	201	92
Sonnblick 3106 m 1955—61	330	267

sind nur wenige Tage im Jahr frostfrei, $\frac{2}{3}$ des Jahres bleibt selbst die Tageshöchsttemperatur unter 0° (267 Eistage!). Im Pamir maß Zalesky 1942 vom 1. bis 10. August bei schönem Wetter in 6 000 m Höhe, als er dort einmal festzustellen versuchte, ob und wieviel in Töpfen gezogene und hinaufgeschaffte Gerstenpflanzen assimilieren, Tag für Tag am Morgen — 8° bis — 12°. Es ist völlig klar, daß hier allein schon die ständige nächtliche Kälte keine höhere Pflanze aufkommen läßt.

Angesichts so harter Lebensbedingungen muß man fragen, *wie es einer erlesenen Schar dennoch gelingt, auf 3 000 bis 4 000 m und noch höher hinauf vorzudringen.*

Eine Pflanze wird dort um so eher bestehen können, je tieferen Frost sie verträgt ohne zu erfrieren und ohne daß ihr Assimilationsvermögen auch nur kurz vorübergehend beeinträchtigt wird; je intensiver sie günstige Tage zum C-Erwerb auszunützen in stande ist, je weniger Wärme sie dazu braucht und je rascher sie den Gewinn ohne Umwege in produktive Einrichtungen, d. h. in neue Blätter, Blüten und Früchte steckt. Wir wissen über all dies wie auch über die Temperaturgrenzen des Lebens und jene der CO₂-Assimilation, ja selbst über die optimalen Temperaturbereiche von den Blütenpflanzen im allgemeinen immer noch wenig, von den Hochalpinisten unter ihnen fast überhaupt nichts. Doch hat sich u. a. immerhin herausgestellt (Abb. 6), daß Zirben und

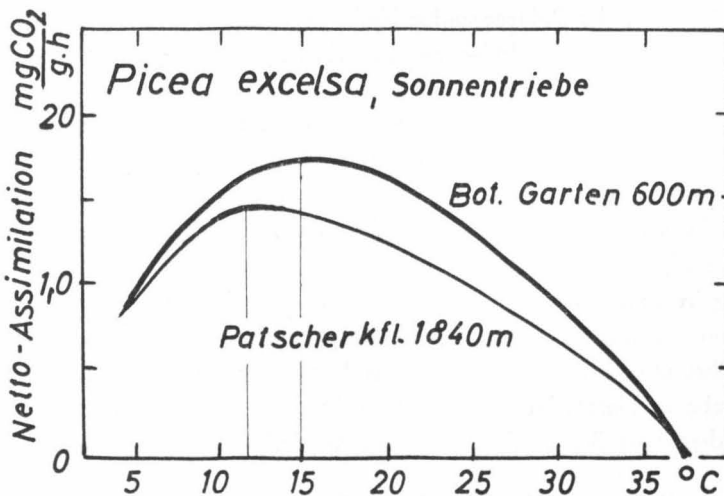


Abb. 6 Bergfichten assimilieren ebenso wie Zirben bei der verwendeten Lichtstärke (10 000 Lux) am meisten (Kurvenscheitel!) bei Temperaturen um 12°, Talfichten um 15°. Aus Pisek und Winkler 1959.

auf höchstmöglichen Reingewinn (Netto) zu kommen. Bergbäume erreichen ihn bei der gegebenen Lichtstärke schon bei Temperaturen um 12° , die anderen bei etwa 15° (Pisek und Winkler 1959). Vor allem aber geht aus den Arbeiten Cartellieris (1935, 1940) hervor, daß so typische Nivalpflanzen wie Gletscherhahnenfuß, Petersbart und Gamswurz, auch Schneebodenarten wie blauer Speik und Krautweide sehr intensiv assimilieren. Dank dieser Tüchtigkeit können sie mit der kurzen Vegetationszeit ihres Standortes fertig werden. Cartellieri hat auf dem Glungezer bei Innsbruck (2 600 m) viele vollständige Tagesgänge der CO_2 -Assimilation und gleichzeitig auch des Lichtes unmittelbar am Standort durchgemessen und daraus die Tagessummen berechnet. Abb.7 zeigt, daß an Tagen mit mittleren Lichtsummen (400) durchschnittlich Nivalpflanzen an der Waldgrenze in der Tat weniger Wärme brauchen als Fichten im Tal, um

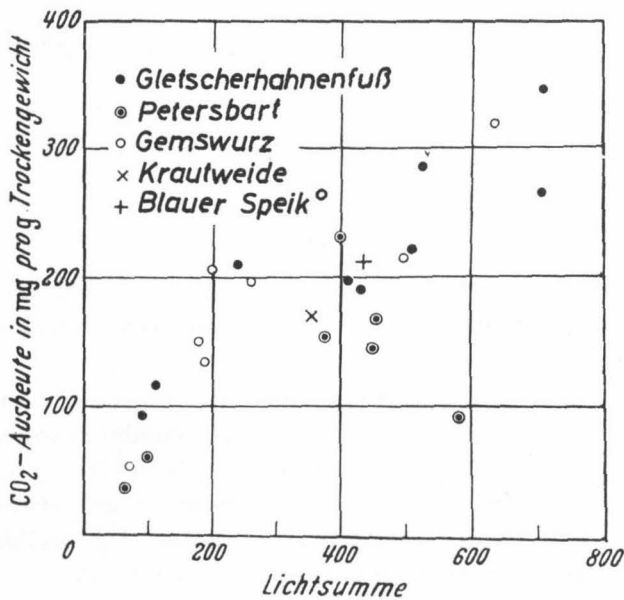


Abb. 7 Die Tagesausbeuten der angeführten hochalpinen Pflanzen auf dem Glungezer bei Innsbruck (2600 m) halten sich an Sommertagen mit mittleren Lichtsummen (400) um 150 bis 200 mg CO_2 . Nach Cartellieri 1940.

gesamt ungefähr 150 mg CO_2 aufgenommen werden. Das entspricht einem Gewinn von rund 40 mg Kohlenstoff; woraus man weiter errechnet, daß jedes Blatt binnen kaum einem halben Monat den Kohlenstoff für ein neues, gleich großes Blatt erarbeiten kann, wenn die Lichtverhältnisse andauernd mittelmäßig bleiben. Bei einigermaßen günstigem Wetter mögen zwei Monate reichen, den Stoff für den Zuwachs und die Früchte des laufenden Sommers sowie für die Blatt- und Blütenanlagen des nächsten Jahres zu erarbeiten. Dies obschon der Kohlendioxyd Gehalt der Luft je Volumseinheit mit der Höhe abnimmt: er ist auf dem Glungezer um rund $\frac{1}{5}$ kleiner als in 800 m nächst Innsbruck (Abb. 8).

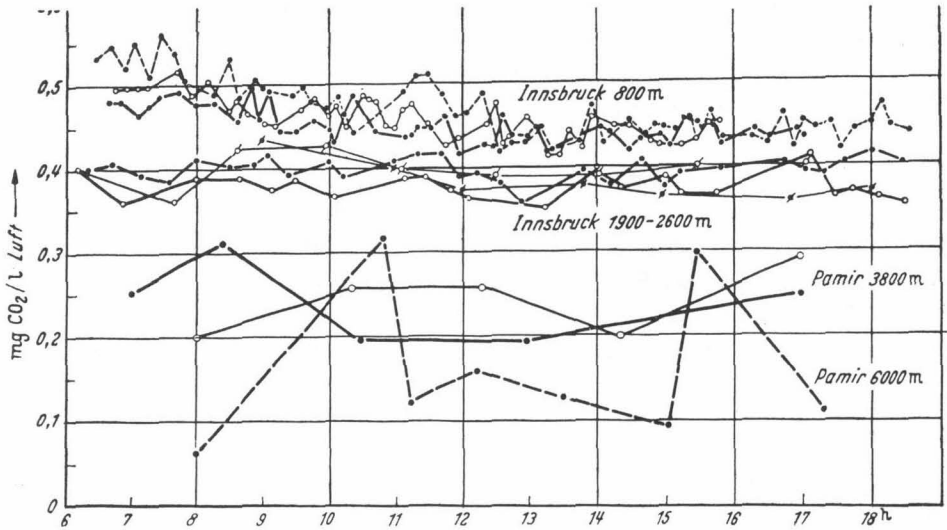


Abb. 8 CO₂-Gehalt der Luft je Liter in verschiedener Höhe. Das starke Auf- und Abspringen der Werte aus dem Pamir ist vermutlich durch die Schwierigkeit der Bestimmungen in diesen Höhen verursacht. Aus Pisek 1960 a.

7. Die Pioniere der obersten Bereiche

Über die Blütenpflanzen hinaus steigen nur wenige Moose und eine Anzahl von Flechten. In den zentralen Westalpen erreicht etwa ein Dutzend Moose und ein halbes Hundert Flechten 4 000 m (Gams 1960).

Jede Flechte ist bekanntlich die Lebensgemeinschaft eines bestimmten Pilzes und einer bestimmten Alge, wobei allerdings der Pilz gewöhnlich nicht bloß hinsichtlich seines Anteils an der Gesamtmasse des Flechtenkörpers dominiert. Das Merkwürdige, ja Einzigartige dieser Zwitterwesen liegt darin, daß aus der Lebensgemeinschaft etwas auch gestaltlich völlig Neues geworden ist, das äußerlich weder Pilz noch Alge ähnlich sieht, sondern eben eine Flechte vorstellt (etwas mehr darüber in Pisek 1941).

Mehr als diese immerhin auch schon etwas aufregenden Dinge kümmert uns hier, daß es unter den Flechten offenkundig höchst anspruchslose und gegen verschiedene Einflüsse unglaublich widerstandsfähige Formen gibt. Man hört mit Staunen, daß die bei uns von unten bis hoch hinauf mit Vorliebe auf Vogelrastplätzen im Kalk- und Dolomitgebiet siedelnde, schon an ihrer auffälligen Orangefärbung kenntliche Krustenflechte *Caloplaca elegans* (Tafelbild 14) im Himalaja noch in 7 000 m Höhe und daß Nabelflechten, die uns ebenfalls geläufig sind (Tafelbild 15), in der Antarktis auf 86° südlicher Breite entdeckt wurden. — Im Hochgebirge findet man Flechten vor allem als Krusten, dickliche oder auch ganz dünne, dem Gestein engst angepreßt; sogar auf ganz steriler Unterlage wie nacktem Quarz. Nächstliegendes Beispiel neben der eben erwähnten *Caloplaca* die allbekannte Landkartenflechte (Tafelbild 15, 16) und die Schildkrötenflechte (Tafelbild 16 und 17). In chemisch oder mechanisch leicht angreifbares Gestein

„fressen“ sich manche (Warzenflechten!) geradezu hinein und leben dann mehr darin als darauf. Andere stellen sich in Gestalt blättriger Gebilde (Nabelflechten), wieder andere als winzige Sträuchlein vor. Auf Stirn- und Scheitelflächen der Blöcke lassen sie südseitig den — im Hochgebirge sehr scharfen — Wechsel von Sonnenhitze und nächtlicher Kälte über sich ergehen, sind bald triefnaß, bald völlig lufttrocken (dann gegen Hitze gänzlich unempfindlich, Lange 1953). In großen Höhen sind sie wohl die meiste Zeit trocken oder gefroren, also in einem Zustand, in welchem sie für ihren Lebensunterhalt kaum was tun können. Sie müssen sich mit kleinzerhackter Vegetationszeit abfinden und wachsen dort, wo sie es hart haben, begreiflicherweise jämmerlich langsam. Sie können andererseits, wie sich an Landkarten- und Aschenflechten glaubhaft machen ließ (Beschel 1957), sehr, sehr alt werden.

Die Algen im Flechtenkörper sind sein Assimilationsapparat. Er ist bei resistenten Formen gegen Kälte viel weniger empfindlich als das Blattgewebe selbst unserer frostharten immergrünen Nadelhölzer im Winter. Manche dieser Algen überleben im gequollenen Flechtenkörper mehrtägige Unterkühlung bis -75° , ohne an Vitalität einzubüßen. Lange hat Flechten stufenweise gefroren und dabei ihren CO_2 -Gaswechsel gemessen. Die Wolfsflechte (*Letharia vulpina* [Tafelbild 19] — sie bildet auffällig grünlich-gelbe Bärte auf Zirbe und Lärche, auch auf Schindeln —) nimmt bis -12° noch meßbar CO_2 auf, die Korallenflechte (*Stereocaulon alpinum*, Tafelbild 18) und eine Cladonie sogar bis -24° . Höchster Reingewinn (Kurvenscheitel, Abb. 9) wurde bei denselben Flechten

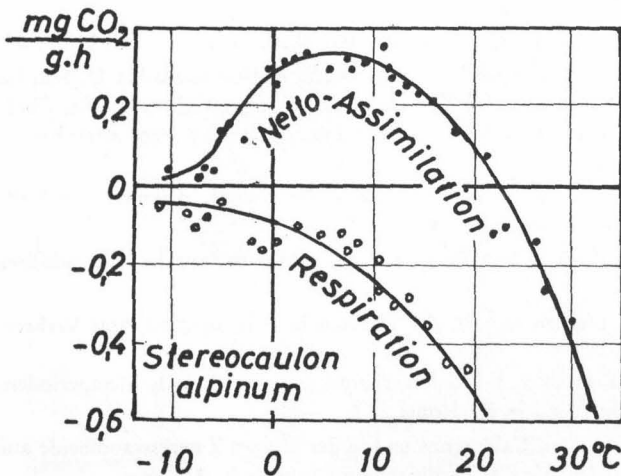


Abb. 9 Die Korallenflechte (*Stereocaulon alpinum*) arbeitet bei der verwendeten Lichtstärke (10 000 Lux) am besten bei $0-10^{\circ}$. Aus Lange 1963.

beobachtet, wenn sie zwischen 10 und 0° abgekühlt waren, bei *Parmelia encausta* zwischen 0° und -10° . Dieses niedrige Temperaturoptimum der CO_2 -Netto-Assimilation paßt ebenso ins Bild, das man sich rein gedanklich von alpinen Flechten ausmalen möchte, wie die Erfahrung, daß wiederum die Wolfsflechte und eine andere (*Cetraria nivalis*) in gequollenem Zustand bei -30° 15 Stunden lang gefroren, dann binnen 2 Stunden aufgetaut und ab Überschreiten des Nullpunktes belichtet, schon wenige Minuten nach Lichtbeginn mit Gewinn assimilieren; die zweite dieser beiden Flechten binnen weniger

Stunden soviel wie vor dem Frosten. Man darf sich nun aber nicht einbilden, daß nur alpine Flechten auf so imponierende Weise mit der Kälte fertig werden. So wenig vorläufig darüber in die Breite bekannt ist, hat sich immerhin herausgestellt, daß es auch unter mediterranen und sogar tropischen Flechten wenigstens vereinzelt solche gibt, die bei relativ großer Kälte noch mit meßbarem Gewinn assimilieren.

Es liegt wohl an der besonderen Organisation dieser Flechtenkörper und der Zellstruktur ihrer Komponenten, daß sie allerhand aushalten, was höhere Pflanzen im allgemeinen umbringt, und daher weit über diese hinaus in Räume mit barbarischen Lebensbedingungen einzudringen vorausbestimmt sind.

Schrifttum

- Beschel, R.: Individuum und Alter bei Flechten. *Phyton* 6, 60.
— 1957. Lichenometrie im Gletschervorfeld. *Dieses Jahrb.* 22, 164.
- Braun-Blanquet, J.: 1951. Pflanzensoziologie, 2. Aufl., Springer-Wien.
- Cartellieri, E.: 1935: Jahrgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra*. *Jahrb. wiss. Bot.* 82, 460.
— 1940. Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. *Sitz. Ber. Akad. Wien Math.naturwiss. Kl.* 149.
- Gams, H.: 1960. Die Herkunft der hochalpinen Moose und Flechten. *Dieses Jahrb.* 25, 85.
- Friedel, H.: 1953. Wirkungen der Schneeverteilung im Pasterzengebiet. *Carinthia* II. 142, 16.
— 1957. Karten des Aperzeitbeginns und der Verteilung der Zwergstrauchvereine im Obergurgler Versuchsgelände. Abgedruckt in Gams: „Über Fortschritte der Vegetationskartierung“ in diesem Jahrbuch 22, 121.
- Fromme, G.: 1953. Die Wald- und Wirtschaftsverhältnisse im Pitztal, Kauner- und Radurschtal. *Jahrb. Österr. Alp. Ver.* 78, 58
- Kerner, F. v.: 1887. Über die Schneegrenzen im Gebiet des mittleren Inntales. *Zit. Schröter* 1926.
- Lange, O. L.: 1953. Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* 140, 39.
— 1962. Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. Vortrag, Tagung d. Dtsch. Bot. Ges. in Karlsruhe.
- Larcher, W.: 1957. Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. *Veröff. Ferdinandeum Innsbruck*, 37, 49.
— 1961. Jahrgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. ssp. *sativa* Hoff et Link. *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. *Planta* 56, 575.
- Pisek, A.: 1941. Gipfelflechten. *Zeitschr. Deutsch. Alp. Ver.* 61.
— 1942. Aus dem Leben der Alpenpflanzen. *Ebenda*, 22.
— 1960 a. Photosynthese von Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges. *Ruhlands Handb. Pfl. Physiol.* Bd. V/2, S. 376.
— 1960 b. Photosynthese der immergrünen Pflanzen (einschließlich Coniferen). *Ebenda* V/2, S. 416.



Aufnahme A. Pisek, Innsbruck. 27. 8. 1933

Abb. 1 Blick über den Eisstrom des Gurglerferners gegen Süden und dessen westliche Umrahmung vom Weg zum Ramolhaus, etwa bei 2750 m. Ganz rechts oben der Schalfkogel (3536 m)



Abb. 2 Krautweide (*Salix herbacea* L.). Ausschnitt aus einem Spalier mit weiblichen Kätzchen; natürliche Größe



Abb. 3 Gelbling (*Sibbaldia procumbens* L., die kleinste Rosacee); natürliche Größe
Beide Aufnahmen von G. Eberle, Wetzlar



Abb. 4 Verhältnismäßig große Stücke des Zwergrohrkrautes (*Gnaphalium supinum* L., Körbchenblütler), häufig nur 1,5 cm hoch! Natürliche Größe



Abb. 5 Kleines Eisglöckchen (*Soldanella pusilla* Baumg., Primelfamilie); natürliche Größe
Linke Aufnahme von G. Eberle, Wetzlar
Rechte Aufnahme von H. Reisl, Innsbruck



Aufnahme G. Eberle, Wetzlar

Abb. 6 Polster der hochalpinen Form des stengellosen Leimkrautes (*Silene acaulis*, ssp. *excava* All., Nelkenfamilie). Eine arktisch-alpine Pflanze wie *Saxifraga oppositifolia* und *Ranunculus glacialis*; geht in Grönland bis zum 81° nördl. Breite; $\frac{1}{5}$ natürlicher Größe



Aufnahme G. Eberle, Wetzlar

Abb. 7 Gletscher-Petersbart (*Sieversia reptans* [L.] R. Brown, Fam. Rosengewächse i. w. S.). Leuchtend gelbe Blüten und rote Ausläufer; $\frac{1}{2}$ natürlicher Größe



Aufnahme A. Pisek, Innsbruck

Abb. 8 Vollblühender Polster des Moossteinbrechs (*Saxifraga bryoides* L.); natürliche Größe



Aufnahme A. Pisek, Innsbruck

Abb. 9 Rasen des einblütigen Hornkrautes (*Cerastium uniflorum* Clairv., Nelkenfamilie).
Typische Moränenpflanze; natürliche Größe



Abb. 10 Ausschnitt aus einem Spalier des leuchtend rotviolett blühenden Steinbrechs mit den winzigen gegenständigen Blättchen (*Saxifraga oppositifolia* L.). Geht in Grönland bis 83° nördlicher Breite; natürliche Größe



Abb. 11 Gletscherhahnenfuß (*Ranunculus glacialis* L.), die in den Alpen höchst steigende Blütenpflanze (Finsteraarhorn 4275 m); $\frac{1}{2}$ natürliche Größe

Alle Aufnahmen dieser Seite von G. Eberle, Wetzlar



Abb. 12 Moschussteinbrech (*Saxifraga moschata* Wulf.); $\frac{1}{3}$ natürlicher Größe



Abb. 13 Zwergmiere (*Minuartia sedoides* Hiern., Nelkenfamilie). Bildet besonders dichte harte Polster; $\frac{1}{2}$ natürlicher Größe



Abb. 14 Der runzelig-strahlige Rand des Lagers der leuchtend orangefarbenen Krustenflechte *Caloplaca elegans* Th. Fr. mit den Pilzfruchtkörpern (Apothecien +); 2mal natürliche Größe



Abb. 15 Ausschnitt aus einem grauen Nabelflechtenverein (*Umbilicarietum cylindricae*). Die blättrigen Gebilde in der unteren Mitte sind 2 Arten von Nabelflechten durcheinander. Das Feingesprenkelte ist die Landkartenflechte (*Rhizocarpon geographicum*). Die zarte dunkle Strauchflechte ist *Parmelia pubescens* (= *lanata* [L.] Wain, die derbere rechts oben ist *Cornicularia* (*Cetraria*) *tristis* (Webb) Fr. auf Phyllit.; natürliche Größe

Aufnahmen A. Pisek—H. Reisingl, Innsbruck

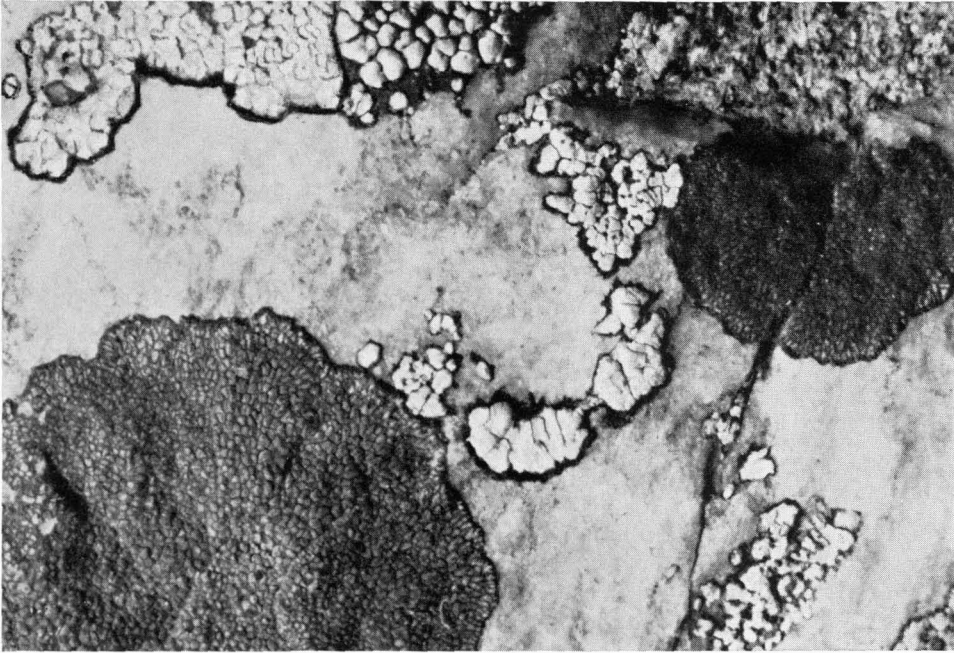


Abb. 16 Die beiden dunklen Partien im Bilde sind Lager der Schildkrötenflechte (*Biatorella* = *Sporastatia testudinea* M.). Sie schmiegen sich als ganz dünne Krusten dem Gestein (hier Quarz) dicht an. Daneben Landkartenflechten. Zweimal vergrößert

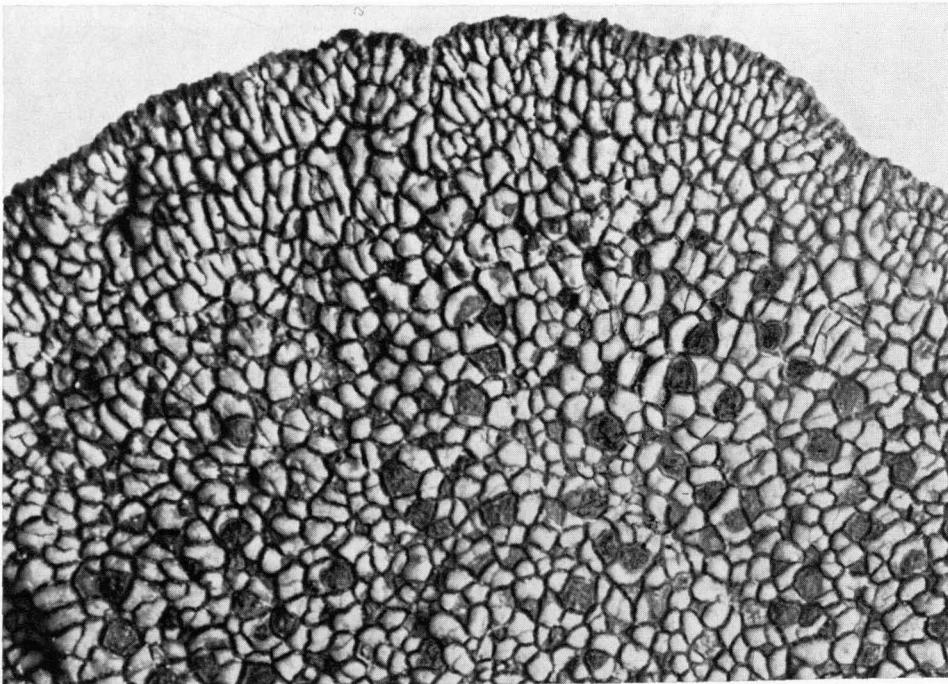
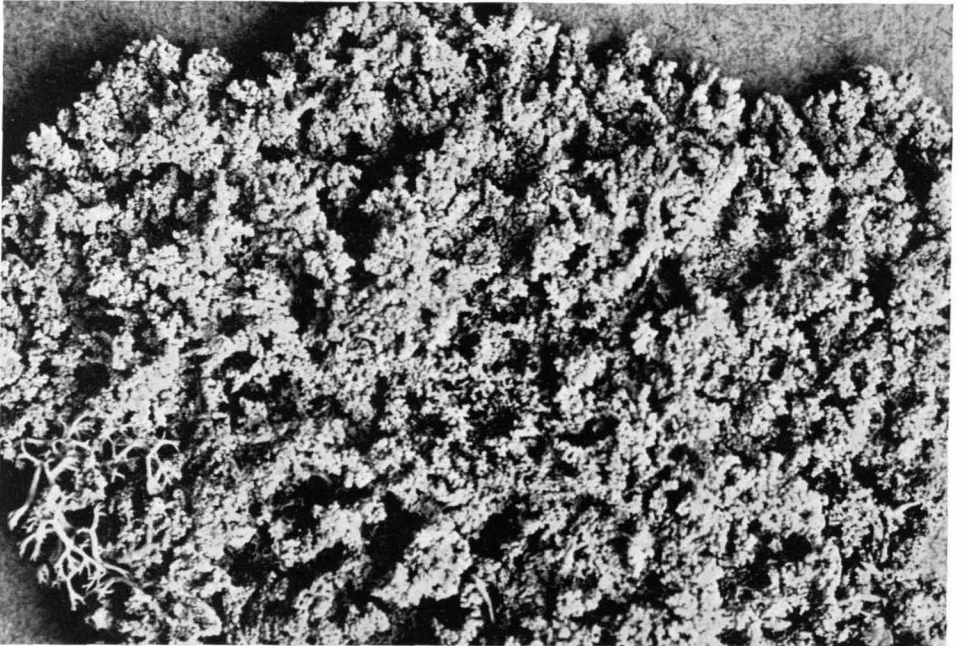
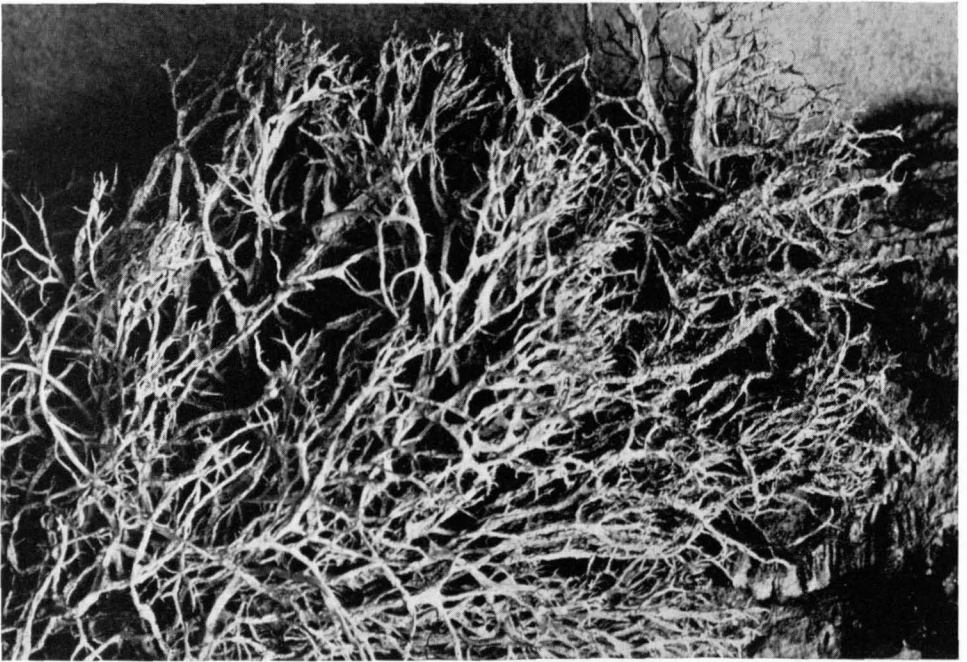


Abb. 17 Die dunklen Felderchen sind Pilzfrüchte (Apothecien). Ausschnitt aus dem Lagerrand der Schildkrötenflechte. Zehnmal vergrößert
Aufnahmen A. Pisek—H. Reisigl, Innsbruck



Aufnahme A. Pisek—H. Reisingl, Innsbruck

Abb. 18 Korallenflechte (*Stereocaulon denudatum* Flk.); natürliche Größe



Aufnahme A. Pisek—H. Reisingl, Innsbruck

Abb. 19 Wolfsflechte (*Letharia vulpina* [L.] Wain.); $1\frac{1}{2}$ natürlicher Größe

- 1952. Zur Kenntnis der Frosthärte alpiner Pflanzen. Die Naturwiss. 39, S. 73.
 - und R. Schießl: 1947. Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck 47, 33.
 - und E. Winkler: 1958. Assimilation und Respiration der Fichte in verschiedener Höhenlage und der Zirbe an der Waldgrenze. Planta 51, 518.
 - und E. Winkler: 1959. Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (*Pinus Cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Planta 53, 532.
- Schröter, C.: 1926. Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Raustein-Zürich.
- Steinhauser, F.: 1940. Sonnblick-Meteorologie. Zeitschr. Deutsch. Alp. Ver. 71, 158.
- Tranquillini, W.: 1957. Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 49, 612.
- 1956. Vom Existenzkampf des Baumes im Hochgebirge. Dieses Jahrb. 21, S. 105.
 - und K. Holzer: 1958. Über das Gefrieren und Auftauen von Coniferennadeln. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 71, 143.
 - 1959 a. Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Standortsklima und CO₂-Assimilation. Planta 54, 107.
 - 1959 b. II. Zuwachs und CO₂-Bilanz. Planta 54, 130.
- Ulmer, W.: 1937. Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. Jahrb. wiss. Bot. 94, 553.
- Zalensky, O. V.: 1961. Photosynthesis in plants at high altitudes. Compt. Rend. Acad. sciences de l'URSS 31, 61.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -
Tiere](#)

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: [28_1963](#)

Autor(en)/Author(s): Pisek Arthur

Artikel/Article: [An den Grenzen des Pflanzenlebens im Hochgebirge 112-129](#)