© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Ber. nat.-med. Verein Innsbruck	Band 77	S. 31 – 56	Innsbruck, Okt. 1990

Symphänologie der Pflanzen eines kalkalpinen Rasens mit besonderer Berücksichtigung der Wachstumsdynamik und Reservestoffspeicherung charakteristischer Arten

von

Silvia PROCK *)

Symphenology of species in a calcareous sedge mat community with particular emphasis on developmental dynamics and storage reserves of characteristic species

Synopsis: During the growth period 1987, plant phenological studies were carried out in a calcareous sedge mat community in the vicinity of Mt. Hafelekar (2334 m a.s.l.) near Innsbruck. One of the objectives centred on the characterization of the community – level phenology under differing site conditions. Furthermore, the specific developmental strategies of four characteristic species (*Carex firma* HOST, *Ranunculus alpestris* L., *Potentilla brauniana* HOPPE and *Primula auricula* L.) were investigated. These autecological studies centred on vegetative (leaf production, shoot development and clonal growth) and generative (flowering, seed production and seedling establishment) growth attributes. In addition, growth was related to the abundance of storage reserves of starch and lipids.

Vegetative growth present in 81.6 % of the species is the predominant means of maintaining a population within the closed mat. This conclusion is supported by the fact, that seedlings of merely 10.3 % of the species were observed, although 99 % of the species flowered.

The vegetative and generative development exhibited a dependence upon microclimatic conditions. Thus average rates of seasonal leaf initiation (4 - 10 leaves per shoot) of a south-facing site are reduced by 30 % at a north-facing slope. Indivuduals transplanted to low – elevation sites (600 m a.s.l.) respond with a two- to threefold increase in leaf production. The initiation and duration of leaf formation are species – specific: The summer-deciduous *Ranunculus alpestris* expands the majority of leaves immediately following snowmelt, despite low temperatures. The remaining species with winter-green leaves initiate new growth later in the season. The pronounced delay in leaf formation and the rapid leaf production of *Carex firma* appear the present adaptations to the wind – swept and frost – threatened habitat.

A relationship between phenological state of the individuals and their storage reserves was documented.

Einleitung:

Die Pflanzenphänologie beschäftigt sich mit dem Entwicklungsrhythmus von Pflanzengesellschaften und Einzelpopulationen (DIERSCHKE, 1972). Durch periodische Untersuchungen des Entwicklungszustandes der Pflanzen kann man ihre vegetative und generative Veränderung im Jahresrhythmus erfassen und Aussagen über entwicklungsspezifische Anpassungen treffen, die besonders bei alpinen Pflanzen von Relevanz sein könnten.

In der vorliegenden Arbeit wurde durch phänologische Methoden einerseits die Entwicklungsdynamik einer alpinen Rasengesellschaft auf Kalk in ihrer Gesamtheit und in Zusammenhang mit den standörtlichen Gegebenheiten untersucht. Andererseits wurden an vier charakteristischen

*) Anschrift der Verfasserin: Mag. S. Prock, Oppolzerstraße 8, A-6020 Innsbruck, Österreich.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Arten dieser Rasen (*Carex firma* HOST, *Ranunculus alpestris* L., *Potentilla brauniana* HOPPE, *Primula auricula* L.) individuelle Entwicklungsstrategien anhand von Blattbildung, klonalem Wachstum, Blüten- und Samenentwicklung und Keimlingsvorkommen aufgezeigt. Außerdem wurde geprüft, ob ein Zusammenhang zwischen dem phänologischen Zustand der Pflanzen und der Reservestoffspeicherung besteht. Um die Bandbreite des Entwicklungsvermögens der vier Arten zu erfassen, wurden Individuen an zwei mikroklimatisch verschiedenen Standorten untersucht (Hafelekar: Südhang, Nordhang). Zusätzlich wurde die Blattbildung der vier Arten im Tal (Botanischer Garten Innsbruck) beobachtet. Diese Arbeit versteht sich auch als Ergänzung zu der von HOFER (1979) durchgeführten phänologischen Studie in alpinen Rasengesellschaften auf Silikat.

Untersuchungsgebiet, Vegetation, Boden, Klima:

Das Hauptuntersuchungsgebiet befindet sich im Bereich der Hafelekarspitze (2334 m MH, 47° 18'N 11° 23'E), einer Erhebung der Innsbrucker Nordkette (Nordtiroler Kalkalpen). Der südseitige Untersuchungshang liegt ungefähr 40 m südöstlich unterhalb der Hafelekarspitze, der nördliche Untersuchungshang nordöstlich unterhalb des Gipfels (Abb. 1). Die Hänge sind wegen der Steilheit (durchschnittlich 37°) und der Lawinengefahr im Winter nur in geringem Maße anthropogener Beeinflussung ausgesetzt. Sie werden im Sommer aber gelegentlich von Schafen beweidet. Auf denselben Hängen wurden schon von GEILER (1979) Untersuchungen der Coleopterenfauna durchgeführt.

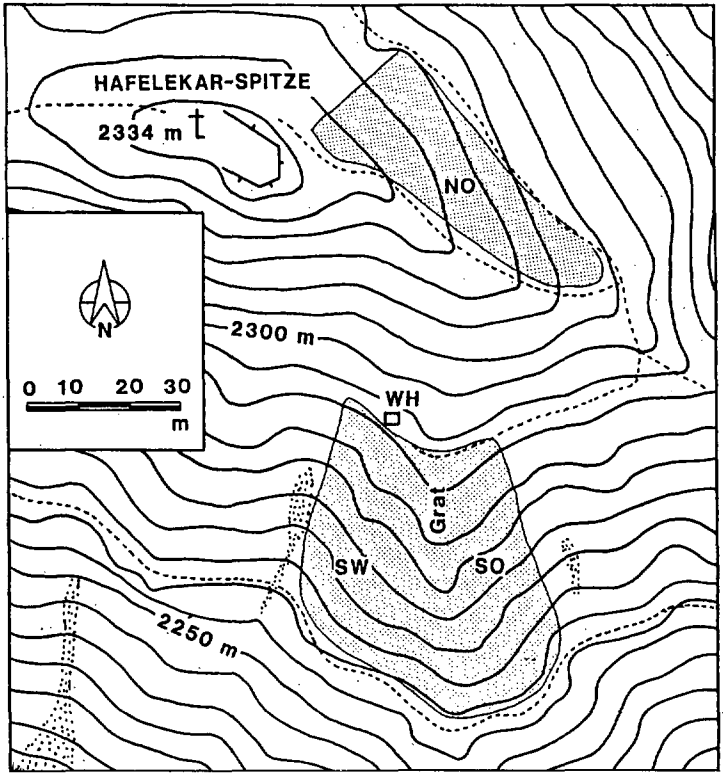

Abb. 1: Geographische Karte und Abgrenzung des Untersuchungsgebietes (punktiertes Feld). NO = Nordosthang; SO = Südosthang; SW = Südwesthang; WH = Wetterhütte

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Die Hänge um die Hafelekarspitze weisen die für kalkalpine Rasen typische stufenförmige Strukturierung (Trepprasen) auf. Die wichtigste Assoziation stellt das *Caricetum firmae* BR.-BL. et JENNY 26 (Polsterseggenrasen) dar. Man findet alle Übergänge von offener Vegetation über Kalkschutt bis zu geschlossenen, dichtwüchsigen Rasen, die im Untersuchungsgebiet dominieren.

Auf dem Südhang weisen die geschlossenen Rasen Übergänge zum *Seslerio-Caricetum sempervirentis* BEG. 22 em BR.-BL. in BR.-BL. et JENNY 26 auf.

Auf der weniger stark geneigten, aber weitaus steinig-felsigeren Nordseite zeigt sich in den nur teilweise geschlossenen Rasen neben *Carex firma* eine Vorherrschaft von *Dryas octopetala* (*Dryadeto-Firmetum* THIMM 53). Das Vorkommen der Säurezeiger *Loiseleuria procumbens* und *Vaccinium vitis-idaea* weist auf feuchtere und saurere Bodenbedingungen der Nordseite hin.

In Senken mit längerer Schneebedeckung und auf feuchten Absätzen der Trepprasen findet man Vertreter der Schneebodengesellschaft *Arabidetum caeruleae* BR.-BL. 18.

Einen Überblick über die sehr reichhaltige Flora – insgesamt wurden 96 Arten von Blütenpflanzen gefunden – gibt Tabelle 1.

Tab. 1: Liste der im Bereich der Hafelekarspitze vorkommenden Arten.

Nr.	Art	Fam.	L	B	Morph.	A
1	Achillea atrata L.	Ast	H, K	W	R, Rh, g	m
2	Acinos alpinus (L.) MOENCH.	Lam	H, Z	S	Rh	m, sk
3	Agrostis alpina SCOP.	Poa	H, G	S	H, Rh, g	m
4	Alchemilla conjuncta BAB.	Ros	H, K	S	HR	m
5	Alchemilla glaucescens WALLR.	Ros	H, K	S	HR, Rh	m
6	Androsace obtusifolia ALL.	Pri	C, K	I	R, g, P	m, sk
7	Antennaria carpatica (WAHLENB.) BLUFF & FINGERH.	Ast	H, K	W	Rh	sk
8	Anthyllis vulneraria L. ssp. alpestris ASCHERSON & GRAEBNER	Fab	H, K	S	HR, Pf, Rh, g	m
9	Arabis alpina L.	Bra	C, K	I	R, g	m
10	Arabis pumila JACQ.	Bra	H, K	I	R	
11	Aster alpinus L.	Ast	H, K	W	Rh	m
12	Aster bellidiastrum (L.) SCOP.	Ast	H, K	W	Rh, R	m
13	Avenula versicolor (VILL.) LAINZ	Poa	H, G	S	H, A	m, sk
14	Bartsia alpina L.	Scr	G, K	S	Rh, g, HP	m
15	Bellis perennis L.	Ast	H, K	W	R, Rh, g	m, hg
16	Campanula cochlearifolia LAM.	Cam	H, K	W	R, Pf, g	m
17	Campanula scheuchzeri VILL.	Cam	H, K	W	Rh	m
18	Carex firma HOST	Cyp	H, G	W	R, P. H, Rh, g	sk
19	Carex mucronata ALL.	Cyp	H, G	W	H, g	sk
20	Carex parviflora HOST	Cyp	H, G	W	H, A	
21	Carex sempervirens VILL.	Cyp	H, G	W	H	m, sk
22	Cerastium fontanum BAUMG.	Car	C, H, K	W	g, A	m
23	Chamorchis alpina (L.) L.C.M. RICHARD	Orc	G, K	S	WK	m
24	Cirsium acaule (L.) SCOP.	Ast	H, K	S	HR, P	m, sk
25	Crepis aurea (L.) CASS.	Ast	H, K	W	R, Rh, g	m
26	Crepis jacquinii TAUSCH	Ast	H, K	W	R, Rh	
27	Crepis terglouensis (HACQ.) A. KERNER	Ast	H, K		R, Rh	
28	Daphne striata TRATT.	Thy	Z	I	g	sk
29	Draba aizoides L.	Bra	C, K	W	R, Rh	m
30	Dryas octopetala L.	Ros	SS	S	Pf, g	sk
31	Erica herbacea L.	Eri	Z	I		sk
32	Erigeron uniflorus L.	Ast	H, K	W	Rh	m, sk

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Nr.	Art	Fam.	L	B	Morph.	A
33	Euphrasia sp.	Scr	T, K	S	HP	m
34	Festuca pumila CHAIX	Poa	H, G	S	H	m
35	Galium anisophyllon VILL.	Rub	H, K	?	Rh, g, A	
36	Gentiana bavarica L.	Gen	C, H, K	W	Rh, g	m
37	Gentiana clusii PERR. & SONG.	Gen	H, K	W	Rh, g	m
38	Gentiana nivalis L.	Gen	T, K	S		m, hg
39	Gentiana verna L.	Gen	C, H, K	W	R, Rh, g	m
40	Gentianella aspera (HEGETSCHW. & HEER) DOSTAL ex SKALICKY	Gen	T, H, K	W	R, g	
41	Gentianella germanica (WILLD.) E.F. WARBURG	Gen	T, H, K	S		m
42	Gentianella tenella (ROTTB.) BÖRNER	Gen	T, K	S	R, Pf, g	m
43	Globularia cordifolia L.	Glo	SS	I	R, A	m, sk
44	Gnaphalium hoppeanum KOCH	Ast	H, K	W	R, Rh	m
45	Helianthemum oelandicum (L.) DC. ssp. alpestre (JACQ.) BREISTR.	Cis	SS	I	g	m, sk
46	Helianthemum nummularium (L.) MILLER ssp. grandiflorum (SCOP.) SCHINZ & THELL.	Cis	Z	I		m, sk
47	Hieracium bifidum KIT.	Ast	H, K	W	R, Rh	m
48	Hippocrepis comosa L.	Fab	H, K	S	HR, Rh, Pf	m
49	Homogyne alpina (L.) CASS.	Ast	H, K	I	Rh, A	m
50	Hutchinsia alpina (L.) R. BR.	Bra	C, K	W	R, A	m
51	Kernera saxatilis (L.) REICHENB.	Bra	C, K	W	R, Rh	sk
52	Kobresia myosuroides (VILL.) FIORI	Cyp	H, G	S	H, A	m, sk
53	Leontodon hispidus L.	Ast	H, K	W	R, Rh	m
54	Linaria alpina (L.) MILLER	Scr	G, H, K	W	g	m
55	Loiseleuria procumbens (L.) DESV.	Eri	SS	I	g	sk
56	Lotus alpinus (DC.) SCHLEICHER ex RAMOND	Fab	H, K	S	Rh, Pf	m
57	Luzula multiflora (RETZ.) LEJ.	Jun	H, G	S	H	m
58	Minuartia sedoides (L.) HIERN	Car	C, K	W	P, g	m
59	Minuartia verna (L.) HIERN	Car	C, K	W	g	sk
60	Myosotis alpestris F.W. SCHMIDT	Bor	H, K	W	HR, Rh, g	m
61	Pedicularis rostrato-capitata CRANTZ	Scr	H, K	S	R, Rh, HP	m
62	Phyteuma orbiculare L.	Cam	H, K	S		m
63	Pinguicula alpina L.	Len	H, K	S	R, Rh, C	su
64	Poa alpina L. ssp. vivipara	Poa	H, G	W	v	m
65	Poa alpina L. s. str.	Poa	H, G	W	H	m
66	Polygala amarella CRANTZ	Pla	H, K	W	R, Rh, g	m, sk
67	Polygonum viviparum L.	Pol	H, K	S	HR, Rh, v	m, sk
68	Potentilla aurea L.	Ros	H, K	W	HR, Rh	m
69	Potentilla brauniana HOPPE	Ros	H, K	W	HR, Rh, g	m
70	Primula auricula L.	Pri	H, K	W	R, Rh	m, su
71	Primula farinosa L.	Pri	H, K	S	R, Rh	
72	Primula minima L.	Pri	H, K	W	R, Rh, g	m
73	Ranunculus alpestris L.	Ran	H, K	S	R, Rh	m
74	Ranunculus montanus WILLD.	Ran	H, K	S	HR, Rh	m, hg
75	Rhododendron hirsutum L.	Eri	Z	I		sk
76	Salix reticulata L.	Sal	SS	W		m, sk
77	Salix retusa L.	Sal	SS	W		m
78	Salix serpyllifolia SCOP.	Sal	SS	S		m
79	Saxifraga aizoides L.	Sax	C, K	W	Rh, A	su
80	Saxifraga androsacea L.	Sax	C, K	W	R, P, g	m

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Nr.	Art	Fam.	L	B	Morph.	A
81	Saxifraga caesia L.	Sax	C, K	W	R, P	sk
82	Saxifraga moschata WULFEN	Sax	C, K	W	R, P	sk
83	Saxifraga oppositifolia L.	Sax	C, K	I	P	m
84	Saxifraga paniculata MILLER	Sax	C, K	I	R, P	sk
85	Scabiosa lucida VILL.	Dip	H, K	S	HR	m, sk
86	Sedum atratum L.	Cra	T, H	W		su
87	Selaginella selaginoides (L.) LINK	Sel	C	I		hg
88	Sesleria caerulea (L.) ARD.	Poa	H, G	W	H, Rh, A, g	m, sk
89	Silene acaulis (L.) JACQ.	Car	C, K	I	P	sk
90	Soldanella alpina L.	Pri	H, K	W	Rh	m
91	Taraxacum alpinum HEG. & HEER	Ast	H, K	S	R, Pf	
92	Thymus praecox OPIZ ssp. polytrichus (A. KERNER ex BORBAS) JALAS	Lam	SS	I	A, g	sk
93	Trifolium pratense L.	Fab	H, K	W	R, Rh, Pf	m
94	Vaccinium vitis-idaea L.	Eri	Z	I		sk
95	Valeriana saxatilis L.	Val	H, K	S	R, Rh	m
96	Veronica alpina L.	Scr	G, H, K	W	Rh, A, g	m
97	Veronica aphylla L.	Scr	H, K	W	R, Rh, A	m

Legende:

Abkürzungen der Familiennamen (Fam.):

Ast = Asteraceae, Bor = Boraginaceae, Bra = Brassicaceae, Cam = Campanulaceae, Car = Caryophylaceae, Cis = Cistaceae, Cra = Crassulaceae, Cyp = Cyperaceae, Dip = Dipsacaceae, Eri = Ericaceae, Fab = Fabaceae, Gen = Gentianaceae, Glo = Globulariaceae, Jun = Juncaceae, Lam = Lamiaceae, Len = Lentibulariaceae, Orc = Orchidaceae, Poa = Poaceae, Pla = Polygalaceae, Pol = Polygonaceae, Pri = Primulaceae, Ran = Ranunculaceae, Ros = Rosaceae, Rub = Rubiaceae, Sal = Salicaceae, Sax = Saxifragaceae, Scr = Srophulariaceae, Thy = Thymelaeaceae, Val = Valerianaceae

Abkürzungen der Lebensformen (L):

C = krautiger Chamaephyt
G = Geophyt
H = Hemikryptophyt
SS = holziger Chamaephyt, Spalierstrauch
T = Therophyt
Z = holziger Chamaephyt, Zwergstrauch
,K = krautige Staude
,G = grasartige Staude

Abkürzungen der Blattausdauer (B):

I = Immergrün, S = Sommergrün, W = Wintergrün

Abkürzungen der morphologischen (Morph.) und Geselligkeitsmerkmale:

A = Ausläufer, C = Carnivor, g = in Gruppen, gesellig, H = Horstpflanzen, HP = Halbparasiten, HR = Halbrosette, P = Polsterpflanzen, Rh = Rhizom, R = Rosette, v = vivipar, WK = Wurzelknolle

Abkürzungen des anatomischen Baues (A):

m = mesomorpher Blattbau (zwischen skleromorph und hygromorph)
hg = Hygromorph
sk = Skleromorph
su = Sukkulent

Die Nomenklatur der Arten folgt der Flora Europaea (MOORE, 1982). Die Bestimmung der Lebensform, der Blattausdauer und morphologischer und anatomischer Kennzeichen wurde auf Grund eigener Beobachtungen und Angaben in der Flora der Schweiz (HESS et al., 1976), der illustrierten Flora Europas (HEGI, 1957, 1975-1987), ELLENBERG (1979) und LANDOLT (1977) durchgeführt.

Die Böden sind alpine Rendzinen, deren Hauptwurzelhorizont (A_h-Horizont) eine Mächtigkeit von 10-20 cm und einen Humusgehalt von durchschnittlich 20.2 % besitzt. Die mittlere Wasserspeicherkapazität beträgt 80 Vol. %. Auf der Nordseite herrscht die tiefschwarze, feuchte und mi-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

neralstoffärmere Pechrendzina vor, mit einem pH von 5.8 (Standort von *Loiseleuria procumbens*). Auf der Südseite liegt eine Polsterrendzina in verschiedener Ausprägung vor. Im Sommer können diese Böden je nach Exposition und Mächtigkeit durch starke Sonneneinstrahlung wesentlich stärker austrocknen als die nordseitigen. Im relativ niederschlagsreichen Meßjahr 1987 wurde jedoch nie der permanente Welkepunkt erreicht. Der pH der südseitigen Böden reicht von 6.2 (Schafläger) bis 7.5 (Grat).

Die Mineralstoffkonzentrationen der Böden weisen auf ausgewogene Ernährungsbedingungen für die Pflanzen hin (N – 1.54 - 2.57 %, H_2PO_3 3 - 17 mg/100 g, K 3 - 55 mg/100 g, Mg 13 - 23 mg/100 g, $CaCo_3$ 0.4 - 21.8 %; PROCK, 1989). Die Höchstwerte von Stickstoff und Phosphor sind auf den Eintrag durch Schafbeweidung zurückzuführen. Die Calciumkonzentration ist in den flachgründigen Böden mit Kontakt zum Kalkfels am größten.

Das Klima im Gebiet der Hafelekarspitze ist durch starke Schwankungen des Wärmeangebotes gekennzeichnet. So kann es im Sommer nach Spitzenwerten der Lufttemperatur von über 20°C innerhalb weniger Tage zu Abkühlungen bis unter den Gefrierpunkt und zu Schneefall kommen (vgl. Abb. 2). Im Hinblick auf die Entwicklung von Pflanzen muß jedoch berücksichtigt werden, daß die Lufttemperatur kein direktes Maß für die relevante Pflanzentemperatur ist. Letztere hängt wesentlich von der Lebensform (KÖRNER & COCHRANE, 1985) und der Bestandesstruktur (CERNUSCA, 1976) ab.

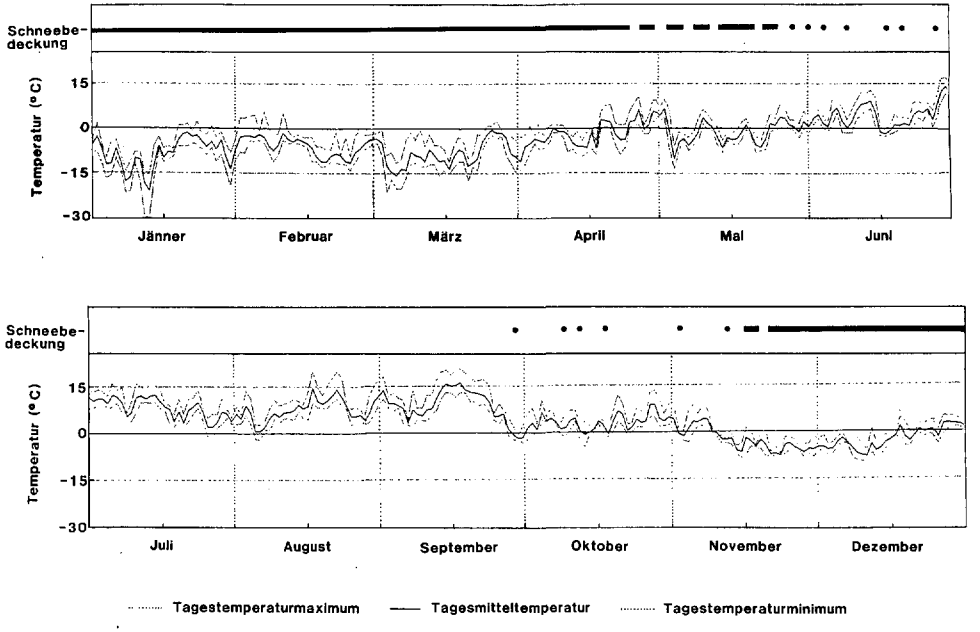

Abb. 2: Temperaturverlauf und Schneebedeckung am Südhang der Hafelekarspitze (2300 m MH) im Jahr 1987.

Nach FLIRI (1975) zählt das Gebiet mit einem Jahresniederschlag von 1322 mm zum mäßig feuchten Klimatypus mit kontinentalem Jahresgang (Tab. 2). Als allgemeine Information über das Strahlungsklima im alpinen Bereich wurde in Tab. 2 die Globalstrahlung vom 13 km südlich gelegenen Patscherkofel (2045 m MH) nach WINKLER & MOSER (1967) angegeben. Die horizontbedingte Abnahme der Sonnenscheindauer vom Südhang zum Nordhang wurde mit einem Horizontoskop (nach TONNE) ermittelt; sie beträgt 12.9 %.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Die Klimabedingungen für die im Botanischen Garten in Innsbruck kultivierten Pflanzen waren weitaus milder infolge höherer Temperaturen, Abnahme der Temperaturschwankungen, des Niederschlages und des Bewölkungsgrades. Genaue Daten dazu sind in Tab. 3 zusammengestellt.

Tab. 2: Klimadaten von der Hafelekar-Bergstation (2260 m MH) aus FLIRI (1975).

	Winter			Frühling			Sommer			Herbst			
Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Jahr
NS (mm)		298			242		**519**			263			1322
WG (m/sec)	4.6	**4.9**	4.5	4.1	4.7	3.6	2.7	3.1	3.7	4.4	4.5	4.8	4.1
heitere Tage (%)	16	13	16	7	4	4	5	9	14	15	16	**20**	42
trübe Tage (%)	39	47	40	47	**49**	47	45	39	38	35	41	34	153
LT (°C)													
++	3.4	4.0	5.8	7.0	12.1	15.8	**18.7**	17.9	15.7	11.3	6.3	3.5	19.6
+	−5.0	−4.9	−2.8	−0.3	4.0	7.9	10.5	**10.6**	8.6	3.9	−0.9	−3.8	4.6
m	−7.3	−7.5	−5.5	−2.7	1.3	5.0	7.3	**7.5**	5.6	1.4	−3.3	−6.0	0.8
−	−9.6	−10.0	−8.1	−5.0	−1.4	2.0	4.0	**4.3**	2.5	−1.2	−5.6	−8.2	−3.0
−−	−19.2	−20.0	−16.1	−13.1	−8.9	−4.4	−1.8	**−1.6**	−4.8	−9.9	−13.1	−17.5	−20.8
FT	**30.9**	27.4	30.3	25.7	19.7	9.7	4.7	3.9	7.8	15.8	27.1	30.4	233.4
GS*cal/ cm²/mon.	4251	6008	10217	11982	13820	**15338**	15302	13672	10598	8161	4691	3882	117922
SSD (h)	102	108	143	135	150	147	**172**	171	166	154	111	102	1661

Tab. 3: Klimadaten von Innsbruck (582 m MH) aus FLIRI (1975).

	Winter			Frühling			Sommer			Herbst			
Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Jahr
NS (mm)	59	55	44	55	78	119	**147**	119	83	68	54	51	933
		166			177			**384**			205		
WG (m/sec)	1.1	1.3	1.4	**1.6**	1.5	1.4	1.3	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.3
heitere Tage (%)	13	15	17	11	10	11	12	14	**19**	16	12	14	50
trübe Tage (%)	39	39	34	35	36	38	32	31	29	33	**43**	**43**	131
LT (°C)													
++	9.3	11.9	19.0	23.1	28.3	31.4	**32.4**	31.1	27.7	22.1	16.1	11.3	33.3
+	0.8	4.0	10.5	15.3	20.0	23.3	**24.6**	23.8	20.6	14.5	7.3	2.1	13.9
m	−3.0	−0.4	5.1	9.4	13.8	17.1	**18.6**	18.0	15.0	9.4	3.6	−1.2	8.8
−	−6.8	−4.8	−0.3	3.6	7.6	10.9	**12.6**	12.1	9.3	4.2	−0.2	−4.5	3.6
−−	−16.3	−13.9	−7.4	−2.0	1.4	5.7	**7.7**	7.0	3.0	−2.1	−6.4	−12.9	−18.2
FT	**28.0**	22.6	14.6	3.5	0.3	0.1			0.2	3.7	13.5	24.6	111.1
SD (Tage)	**23.7**	19.5	6.6	0.8	0.1					0.5	4.7	16.9	72.8
GS (cal/ cm²/mon.	3089	4942	9202	11657	14600	14225	**14471**	12731	9896	6595	3444	2397	107249
SSD (h)	73	105	158	166	188	190	**210**	199	178	145	86	68	1766

Legende zu den Tabellen 2 und 3:
NS = Niederschlag
WG = Windgeschwindigkeit
LT = Lufttemperatur
++ = Mittleres absolutes Maximum: Durchschnitt der höchsten in jedem Monat beobachteten Tagesmaxima

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

\+ = Mittleres Maximum: Durchschnitt der Tagesmaxima aller Monate
m = Mittlere Tagestemperatur der Monate
− = Mittleres Minimum: Durchschnitt aller Tagesminima aller Monate
−− = Mittleres absolutes Minimum: Durchschnitt der tiefsten in jedem Monat beobachteten Tagesminima
FT = Frosttage
SD = Schneedecke
SSD = Sonnenscheindauer
GS = Globalstrahlung
GS* = Globalstrahlung am Patscherkofel (2045 m) aus WINKLER & MOSER (1967).

Die Analyse des Wettergeschehens am Hafelekar im Meßjahr 1987 erfolgte nach Temperaturdaten des Lawinenwarndienstes Innsbruck (Jänner bis April) und nach Aufzeichnungen eines Thermographen (Thermoscript, Fa. Goerz Electra, Wien), der sich 90 cm über der Bodenoberfläche in einem Wetterhaus befand. Das Wetterhaus stand auf einer ebenen Fläche oberhalb des südseitigen Untersuchungsgebietes (Abb. 1). Die Daten für den Talstandort stammen von der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik und wurden bei der Universität Innsbruck in 582 m MH gemessen.

Der Winter 1986/87 war sehr schneereich und kalt. Im Jänner wurden am Hafelekar Extremwerte der Lufttemperatur von −30°C gemessen, im Tal von −20.0°C (Abb. 2, 3). Die kompakte Schneedecke begann im Tal Ende Februar zu schmelzen. Im Februar und März wies der südwestseitige Hang des Untersuchungsgebietes am Hafelekar eine durchschnittliche Schneehöhe von 20 bis 30 cm auf. Durch den Südwestwind kam es zu starken Schneeverfrachtungen auf den südostseitigen Hang, während der Grat stets schneefrei blieb. Auf der Nordseite wurde im März eine Schneehöhe von 170 cm gemessen.

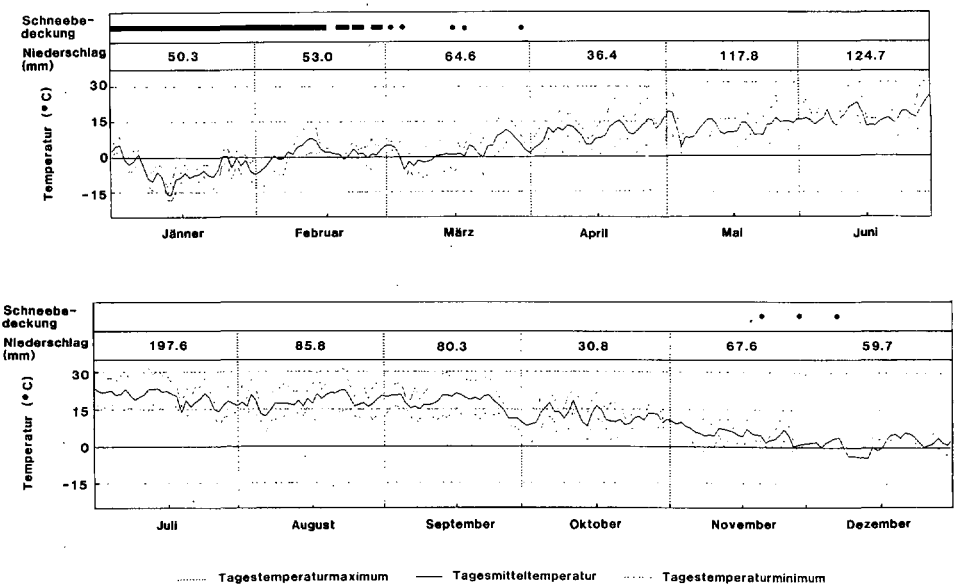

Abb. 3: Temperaturverlauf, Niederschlag und Schneebedeckung in Innsbruck − Universität (582 m MH) im Jahr 1987.

Die Witterung im Frühjahr war allgemein sehr unbeständig und niederschlagsreich. Im Gebirge aperte die Südseite in der zweiten Aprilhälfte aus, aber nach Schlechtwettereinbrüchen mit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt und Schneefällen kam es erst um den 20. Juni zu einem dauer-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

haften Anstieg der Luft- und Bodentemperatur über die 0°C-Grenze. Die Nordseite wurde erst zu diesem Zeitpunkt schneefrei.

Auch der Sommer war sehr wechselhaft. Im Gebirge wurden durch Schlechtwettereinbrüche Ende Juli Temperaturminima unter dem Gefrierpunkt erreicht. Der September war der wärmste Monat im Gebirge mit Spitzenwerten der Lufttemperatur von 20.5°C.

Am Südhang dauerte die Vegetationszeit, die nach WINKLER & MOSER (1967) als schneefreie Periode mit einzelnen, schwachen Frösten definiert wird, etwa 130 Tage, auf der Nordseite nur etwa 100 Tage. Am Talstandort ergab sich eine Verlängerung auf ungefähr 200 Tage.

Material und Methode:

Symphänologie

Am Hafelekar wurden für die Beobachtungen der Vegetationsentwicklung des Gesamtbestandes 16 Flächen am Südhang und 3 Flächen am Nordhang (je 1 x 1 m) ausgewählt. Ab März 1987 wurde in zweiwöchigen Abständen, in der Hauptvegetationsperiode im Juli und August wöchentlich, der phänologische Zustand von 76 Blütenpflanzen am Südhang und 33 am Nordhang erhoben, wobei auf die generative Entwicklung besonderes Augenmerk gelegt wurde. Für die Aufnahme der verschiedenen phänologischen Entwicklungszustände der Pflanzen wurde eine in Anlehnung an die Artmächtigkeitsskala von BRAUN-BLANQUET (1964) erstellte Mengen-Schätzskala nach DIERSCHKE (1972) verwendet. Es wurde der deckungsmäßige Anteil der Pflanzen in einem bestimmten phänologischen Zustand geschätzt.

Die phänologischen Phasen werden grundsätzlich in eine vegetative und eine reproduktive Phase eingeteilt. Die vegetative Phase umfaßt Austrieb, Wachstum und Seneszenz der vegetativen Organe. Die reproduktive Phase beginnt mit der sichtbaren Ausbildung der Blütenknospen und setzt mit der Blühphase (Aufblühen, Hochblüte, Abblühen) fort. Sie wird durch die Samenbildung und -ausstreuung beendet.

Die Darstellung der Phänophasen erfolgte in Anlehnung an HOFER (1979) in analytisch-qualitativen Gesamtdiagrammen. Die einzelnen Diagramme wurden nach der Abfolge der generativen Entwicklung zu phänologischen Spektren zusammengefaßt.

Phänologie ausgewählter Arten

Neben der Entwicklung der gesamten Vegetationsgemeinschaft erfolgte eine eingehende Untersuchung der Entwicklungsdynamik von vier charakteristischen Arten: *Carex firma, Ranunculus alpestris, Potentilla brauniana* und *Primula auricula. Carex firma* ist die Charakterart der obersten Höhenstufen der kalkalpinen Rasen. Im Untersuchungsgebiet ist sie die dominante Art an windexponierten Graten und im felsigen Gelände. Sie kommt aber auch in den geschlossenen Rasen vor, wo sie allerdings durch zunehmende interspezifische Konkurrenz zurückgedrängt wird. *Ranunculus alpestris* und *Potentilla brauniana* sind Charakterarten der Schneebodenvegetation auf Kalk. Sie wachsen bevorzugt auf gut durchfeuchteten Feinschuttböden, in Mulden und auf weniger dicht bewachsenen Treppenabsätzen mit verlängerter Schneebedeckung. *Potentilla brauniana* bleibt auch auf von Schafen als Lagerstelle benützten Standorten erhalten, solange sich der Nährstoffeintrag in Grenzen hält. *Primula auricula* ist eigentlich ein Chasmophyt kalkhaltiger Standorte (Charakterart des *Potentillion caulescentis* BR.-BL. in BR.-BL. et JENNY 26), kommt aber im Untersuchungsgebiet sehr häufig in den offenen und geschlossenen Trepprasen vor. Ihr bevorzugter Wuchsort ist die relativ dicht bewachsene Stirnseite der Treppen.

Diese ausgewählten Arten wurden zu Vergleichszwecken ab Herbst 1986 im Botanischen Garten in Innsbruck kultiviert. Jeweils 10 Exemplare wurden mit der sie umgebenden Vegetation am Südhang ausgestochen und mit der Erde vom Gebirgsstandort eingetopft.

Die vegetative Entwicklung der ausgewählten Pflanzen wurde anhand der Blattentwicklung vegetativer Sprosse untersucht. Dazu wurden die Blätter von zehn Pflanzen am Südhang, von fünf Pflanzen am Nordhang und von vier bis sechs Pflanzen im Botanischen Garten mit beschichteten Drahtringen markiert (nach Vorschlägen von DIEMER und KÖRNER). In zwei- bis dreiwöchigen Abständen, in der Hauptvegetationsperiode im Juli und August einmal pro Woche, wurden die Anzahl der Blätter und ihr Zustand (grün, chlorotisch, nekrotisch) notiert. Weiters wurde der Zuwachs der perennierenden Organe (Sproßachse) während einer Vegetationsperiode bei den Pflanzen des Südhanges berechnet. Mit einer Zehntelmillimeter-Lupe wurde die Internodienlänge der meist unterirdischen Sproßachse ermittelt und mit der Anzahl der pro Jahr gebildeten Blätter multipliziert.

Außerdem erfolgte eine Bestimmung der dominanten Vermehrungsform (vegetative oder sexuelle Vermehrung) durch Auszählung von vegetativen und generativen Trieben und durch Samen- und Keimlingszählung. Parallel zur äußerlich sichtbaren Entwicklung der Pflanzen wurde auch die endogene Veränderung der Reservestoffe

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

(Stärke und Fett) zu phänologisch wichtigen Zeitpunkten (Winter, Austrieb, Blüte, Samenreifung, Herbstzustand) mikroskopisch untersucht. Pro Sammeltermin wurden durchschnittlich fünf Exemplare vom Gebirgsstandort umgehend ins Labor gebracht, Handschnitte der einzelnen Organe angefertigt und eingefärbt. Der Stärkenachweis erfolgte mit einer JKJ-Lösung (GERLACH, 1969), der Fettnachweis mit Sudan IV, ein Sudan-Alkoholgemisch, das nach JENSEN (1962) Fette, Öle, Wachse und freie Fettsäuren färbt.

Das Ausmaß der Speicherung wurde in Anlehnung an ZACHHUBER (1975) und HOFER (1979) nach einer fünfteiligen Schätzskala bewertet.

Ergebnisse:

Symphänologie

Von den 96 im Gebiet vorkommenden Blütenpflanzen blühte nur *Vaccinium vitis-idaea* nicht, eine Pflanze mit Verbreitungsschwerpunkt in der alpinen Zwergstrauchheide auf Silikatgestein (OBERDORFER, 1983).

Die Blühsaison begann auf der Südseite kurz nach der Schneeschmelze Ende April mit den Frühblühern *Saxifraga oppositifolia* und *Soldanella alpina* (Abb. 4a, 5). Erst im Juni nahm mit Anstieg der Temperatur die Zahl der blühenden Arten rapid zu und erreichte mit 34 gleichzeitig blühenden Arten Mitte Juli ihren Höhepunkt. Mitte August kam es zu einem zweiten Höchststand mit 25 blühenden Arten, bedingt durch die Blüte der Poaceae, Saxifragaceae und Campanulaceae. Erwähnenswert ist die späte Blüte von *Gentianella germanica* und *Crepis jacquinii* Mitte September, zu einem Zeitpunkt, an dem der Entwicklungszyklus der meisten anderen Arten bereits abgeschlossen war. Im Herbst kamen 7 Frühblüher (*Ranunculus alpestris, Hutchinsia alpina, Potentilla brauniana, Silene acaulis, Gentiana verna, Veronica aphylla, Polygala amarella*) zu einer zweiten Blüte. Bis in den November konnten *Potentilla brauniana, Gentianella germanica* und *Bellis perennis* in blühendem Zustand vorgefunden werden.

Am Nordhang kam es nach Ausaperung in der zweiten Junihälfte innerhalb einer Woche zu einem sprunghaften Anstieg der blühenden Arten (Abb. 4b, 5). Der Höchststand blühender Arten lag im August, das Ende der Blühsaison fiel, wie auf der Südseite, in die zweite Septemberhälfte. Die Aspektfolge verlief gleich wie auf der Südseite (Abb. 4a, b).

Phänologie ausgewählter Arten

Carex firma

Generative Entwicklung:

Noch vor dem Hauptaustrieb neuer Blätter erschien am Südhang Ende Mai die Blütenknospe, die Blüte begann Mitte Juni. AmNordhang verzögerte sich die Blüte um einen Monat. Ein Halm besitzt meist 2 weibliche Ähren, wobei am Südhang durchschnittlich 9.6 ± 1.0 Samen pro Ähre gebildet wurden, auf der Nordseite 5.4 ± 0.4. Die Samen werden zum Teil erst im nächsten Frühjahr ausgestreut (Wintersteher).

Carex firma ist eine Polsterpflanze mit einem dichten, sympodialen Verzweigungssystem, das Ausmaße bis zu einem Meter erreichen kann (HARTMANN, 1955/56). Die Polster besitzen im Verhältnis zur Zahl der vegetativen Triebe sehr wenige Blütentriebe. Besonders an windexponierten Standorten und am Nordhang war eine noch geringere Blütentriebbildung zu beobachten.

Keimlinge konnten im Untersuchungsgebiet keine gefunden werden. Am Südhang wurden zwei Jungpflanzen mit 3 kurzen Blättern entdeckt, die in der Vegetationsperiode 2 Blätter bildeten.

Vegetative Entwicklung:

Carex firma überwintert mit durchschnittlich 4 - 6 grünen Blättern pro Trieb. Am Südhang begann das Wachstum der Pflanzen mit den beiden letzten, im Herbst gebildeten Blättern Ende April. Der Austrieb neuer Blätter setzte aber erst nach einer fünftägigen, frostfreien Schönwetterperiode Mitte Juni ein. Die Blattentfaltung währte ungefähr eineinhalb Monate bis Ende Juli (Abb. 6 – Südseite). In dieser Hauptwachstumsperiode wurde nahezu jede Woche ein neues Blatt gebildet.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

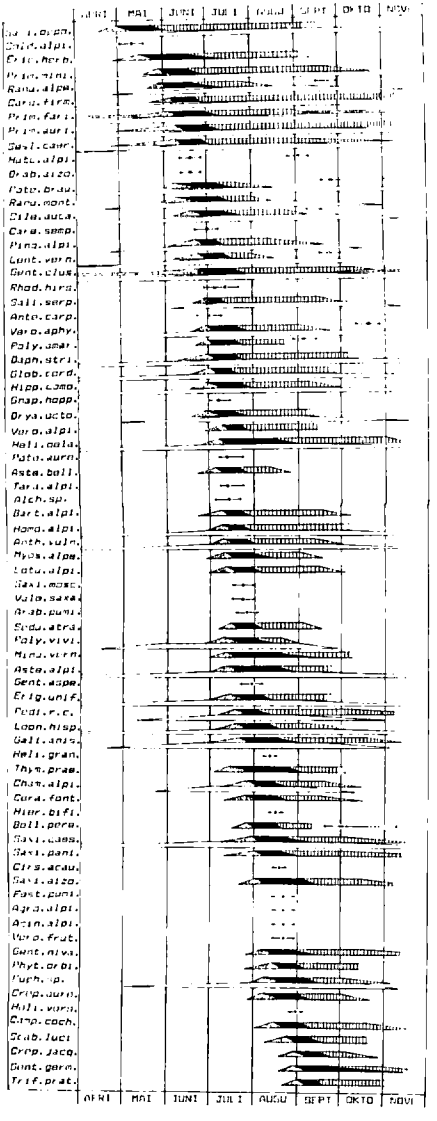

Abb. 4a: Phänologische Diagramme für Arten des Südhanges, Hafelekarspitze.

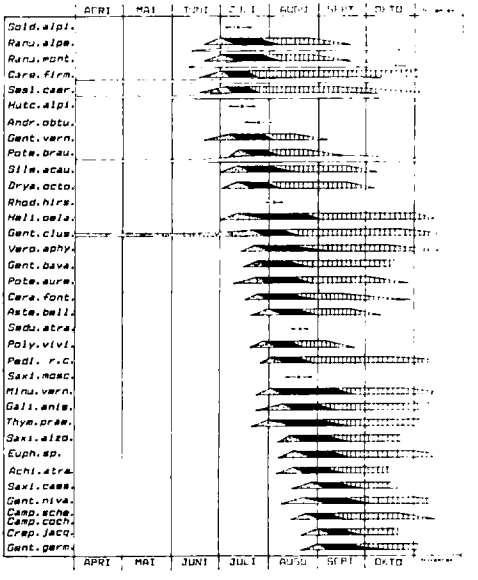

Abb. 4b: Phänologische Diagramme für Arten des Nordhanges, Hafelekarspitze.

Legende zu Abb. 4a und 4b:
Darstellungserklärung:

- Länge der Diagramme: Beobachtungszeitraum
- Unterer, heller Balken: Vegetative Entwicklung.
- Oberer Balken: Generative Entwicklung
  - Punktiertes Feld: Knospenphase
  - Schwarzes Feld: Blühphase
  - Horizontal schraffiertes Feld: Samenentwicklung

←O→ . . . Nur Einzelbeobachtungen zur Zeit der Hochblüte

——— . . . Weitere Entwicklung nicht beobachtet

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

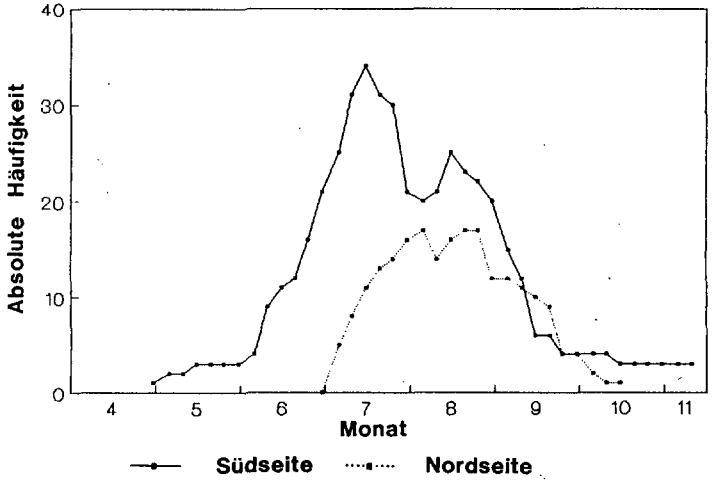

Abb. 5: Häufigkeit blühender Arten im Laufe der Vegetationsperiode 1987.

Anschließend stagnierte die Entwicklung bis in die zweite Augusthälfte. Dann erfolgte die Bildung der letzten diesjährigen 1 bis 2 Blätter, die nur eine Größe von einigen Millimetern erreichten. Im August besaß ein Trieb eine maximale Anzahl von 11 ± 1.0 grünen Blättern. Anfang September begannen die letztjährig ausgewachsenen Blätter von der Spitze her abzusterben. In der Vegetationsperiode 1987 wurden insgesamt 6.2 ± 0.4 Blätter gebildet. Das entspricht bei einer Internodienlänge der Sproßachse von 0.2-0.7 mm einem Jahreszuwachs von 0.8 bis 5.6 mm.

Auf der Nordseite begann die Blattbildung sofort nach der Schneeschmelze in der zweiten Junihälfte und dauerte bis Ende August. In dieser Periode wurden 4.3 ± 0.3 Blätter gebildet (Abb. 6 — Nordseite).

Am Talstandort im Botanischen Garten vollzog sich der Austrieb der ersten Blätter in der zweiten Aprilhälfte (Abb. 6 — Botanischer Garten). Im Mai wurden 4 Blätter gebildet, die Blattbildung setzte sich kontinuierlich bis in die zweite Oktoberhälfte fort. Der Höchststand grüner Blätter im Juni und im September lag bei 8.5 ± 0.7. In der sechsmonatigen Wachstumsperiode wurden 12.5 ± 0.4 Blätter gebildet.

Reservestoffspeicherung:

Carex firma besitzt sowohl Stärke- als auch Fettspeicherung. Stärke ist der Hauptreservestoff und konnte in allen Teilen gefunden werden. Fett konnte nur im Rhizom und in den Blättern in geringen Mengen nachgewiesen werden. Der Hauptstärkespeicher ist das Rhizom (Rindenparenchym), gefolgt von Blatt und Wurzeln.

Der Verlauf der Stärkespeicherung ist in Abb. 7 dargestellt, mit Minima im Spätwinter und Spätsommer und Maxima im Frühjahr und Herbst. Das Fettvorkommen blieb während der gesamten Vegetationsperiode niedrig.

Ranunculus alpestris

Generative Entwicklung:

Am Südhang erschien nach der Entfaltung der ersten Blätter Ende Mai die Blütenknospe. Zur Blütezeit Mitte Juni war der weißblühende Hahnenfuß im Rasen aspektbildend. Im Durchschnitt wurden 23 ± 2.4 Samen pro Blüte gebildet. Die generative Entwicklung von der Blüte bis zur Sa-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

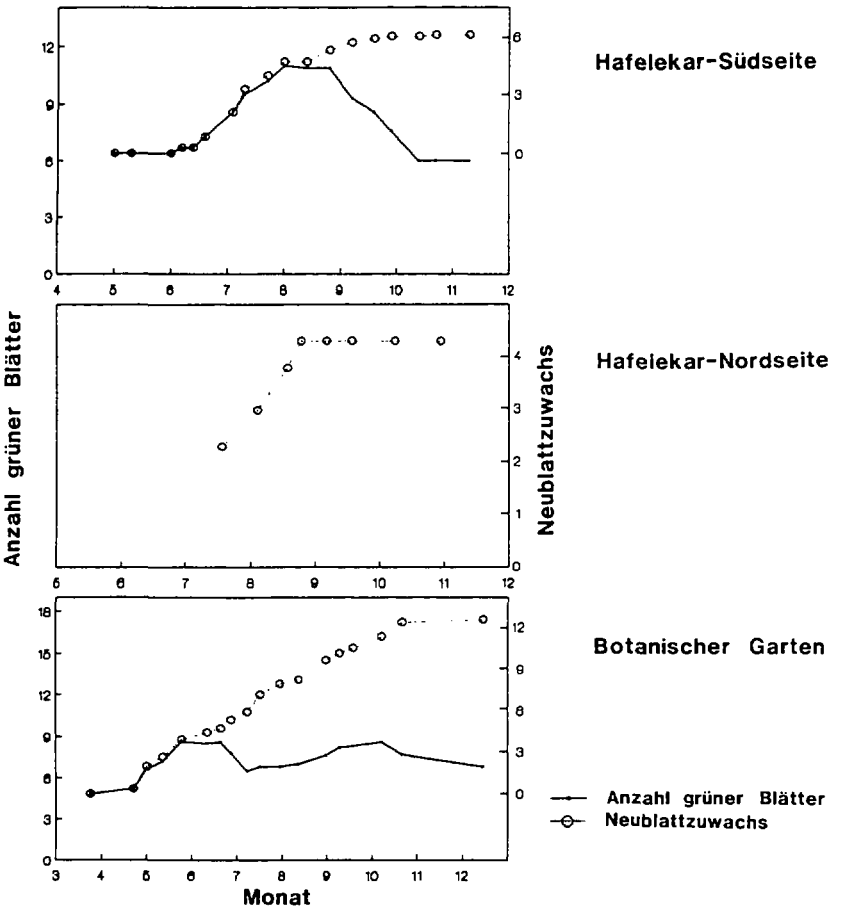

Abb. 6: Anzahl grüner Blätter und Neublattzuwachs pro Trieb bei *Carex firma* im Laufe der Vegetationsperiode 1987. Der Abbildungsmaßstab ist wegen der unterschiedlichen Blattentwicklung je nach Standort verschieden.

menausstreuung Ende Juli dauerte ungefähr 50-60 Tage. Durch die warme Herbstwitterung kamen Ende September einige Exemplare zu einer zweiten Blüte.

Keimlinge konnten relativ häufig auf vegetationslosen, feinerdereichen Absätzen gefunden werden. Ende August besaß ein Keimling neben den Kotyledonen ein bis zwei wenige Millimeter große Blättchen und eine leicht verzweigte, bis 4 cm lange Wurzel.

Vegetative Entwicklung:

Ranunculus alpestris besitzt nur ein eingeschränktes klonales Wachstum. Es kann zwar durch Austrieb einer Seitenknospe am unterirdischen Sproß zur Bildung eines Seitentriebes kommen. Dies wurde aber im Untersuchungsgebiet nur an zwei Exemplaren beobachtet.

Diese Pflanze überwintert ohne grüne Blätter (sommergrün). Auf der Südseite begann kurz nach der Schneeschmelze Ende April oder auch schon unter der Schneedecke die Entfaltung der ersten 2-3 Blätter (Abb. 8 – Südseite). Im Laufe des Sommers wurden noch 1 bis 2 Blätter ausgebildet. Im Sommer besaß eine Pflanze 4.1 ± 0.4 grüne Blätter. Ab Mitte September begannen die

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

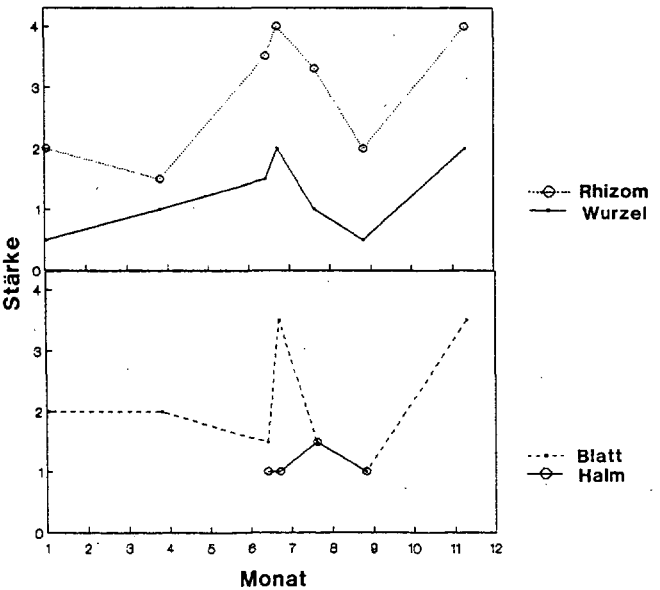

Abb. 7: Stärkespeicherung im Jahresverlauf bei *Carex firma*.

Blätter abzusterben. Die Blattbildung pro Saison betrug 5.5 ± 0.4 Blätter, der Jahreszuwachs der Sproßachse erreichte 0.4 bis 2.4 mm (Internodienlänge 0.1 - 0.3 mm).

Auf der Nordseite begann die Blattentwicklung ebenfalls nach der Schneeschmelze in der zweiten Junihälfte und dauerte bis Mitte August. Durchschnittlich wurden hier 4.3 ± 0.3 Blätter gebildet (Abb. 8 – Nordseite).

Im Botanischen Garten fing der Austrieb von *Ranunculus alpestris* Mitte April an, bis Mitte Juni erschien kontinuierlich alle 10 - 14 Tage ein neues Blatt (Abb. 8 – Botanischer Garten). Dann trat eine Entwicklungspause ein. Die weitere Blattbildung vollzog sich in Schüben, wobei meist 2 Blätter gebildet wurden. Ende September zog die Pflanze ein. Im Tal besaß eine Pflanze im August maximal 8.4 ± 1.6 grüne Blätter. Die Blattbildung pro Saison betrug 12.6 ± 1.7 Blätter.

Reservestoffspeicherung:

Stärke konnte in allen Organen nachgewiesen werden, Fett wurde nur in der Blütenachse nicht gefunden. Die Stärkespeicherung übertrifft mengenmäßig die Fettspeicherung. Als Hauptstärkespeicher dienen die unterirdischen Organe, die Fettspeicherung erreicht im Rhizom ein Maximum.

Der Verlauf der Stärkespeicherung (Abb. 9a) zeigte von Frühjahr bis Herbst einen Anstieg in Rhizom und Wurzel. In Blatt, Blattstiel und Blütenachse blieb der Stärkegehalt während der gesamten Vegetationsperiode gering. Der Fettgehalt war zu Beginn der Vegetationsperiode in allen Organen am höchsten und sank bis zum Herbst (Abb. 9b).

Potentilla brauniana

Generative Entwicklung:

Am Südhang blühten Ende Juni, am Nordhang Ende Juli, sehr viele Exemplare dieser Pflanze. Im Durchschnitt besaß ein Individuum 2 bis 3 Blüten mit 15.3 ± 0.7 Samen pro Blüte. Die generative Entwicklung dauerte ungefähr einen Monat. Im Herbst kam es bei vielen Pflanzen zu einer zweiten Blüte. Der Blütenstiel war jedoch im Vergleich zum Hauptblühzeitpunkt verkürzt. Teilwei-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

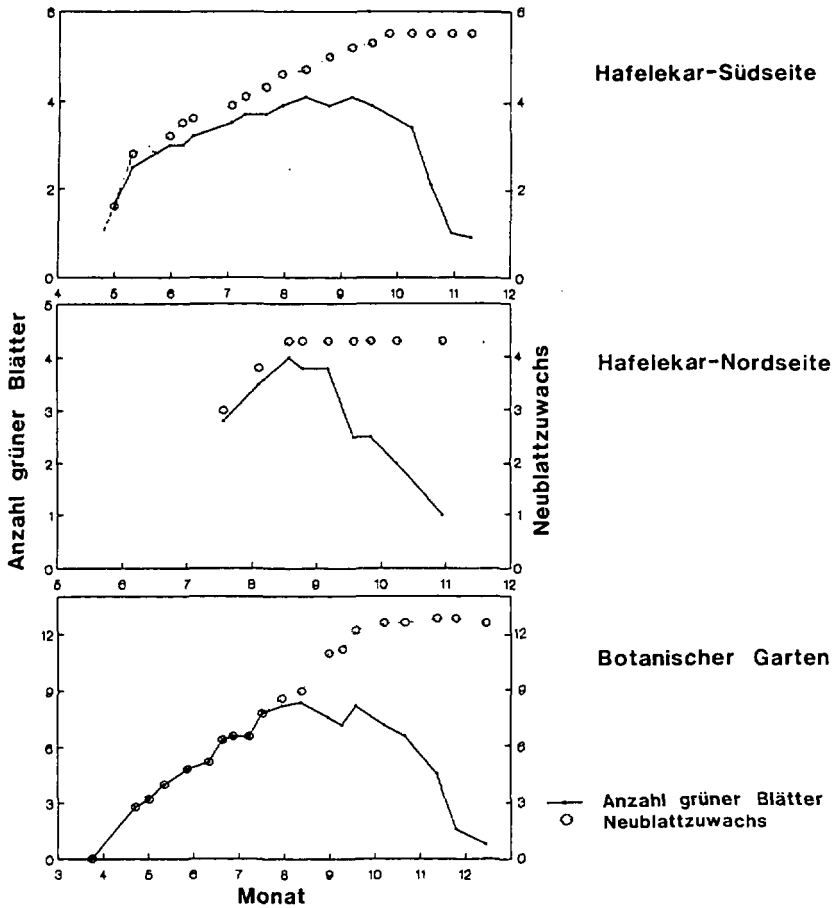

Abb. 8: Anzahl grüner Blätter und Neublattzuwachs pro Trieb bei *Ranunculus alpestris* im Laufe der Vegetationsperiode 1987.

se wurden auch noch Samen ausgebildet und ausgestreut. Keimlinge und Jungpflanzen konnten auf den dünn besiedelten Vegetationstreppen und in feuchteren Mulden gefunden werden.

Bei den im Botanischen Garten kultivierten Pflanzen lag die Blütezeit in der zweiten Aprilhälfte. Im Herbst kam es zur Bildung zahlreicher Blütenverzweigungen mit ausdifferenzierten Blütenanlagen. Dennoch blühten diese Pflanzen nicht mehr in diesem Jahr, wie es im Gebirge üblich war, sondern erst im folgenden Frühjahr.

Vegetative Entwicklung:

Potentilla brauniana besitzt ein drei- bis viergabelig verzweigtes, unterirdisches Sproßsystem, das durch Austrieb von Seitenknospen entstanden ist. Diese Pflanze überwintert mit 1 bis 2 ausgewachsenen, grünen Blättern und einem kleinen, noch gefalteten Blatt. Am Südhang begann dieses Blatt Mitte Mai zu wachsen. Auch die Entwicklung neuer Blätter setzte zu diesem Zeitpunkt ein (Abb. 10 – Südseite). Mitte Juni kam es wegen eines Schlechtwettereinbruches mit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt zu einer Entwicklungsverzögerung. Erst ab Ende Juni setzte dann die

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

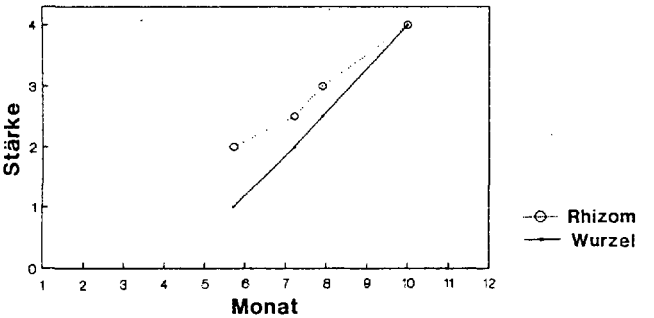

Abb. 9a: Stärkespeicherung im Jahresverlauf bei *Ranunculus alpestris.*

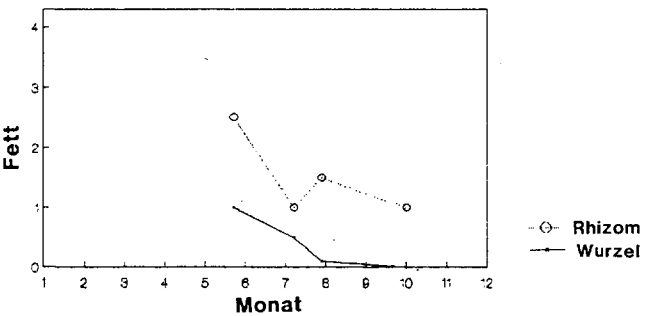

Abb. 9b: Fettspeicherung im Jahresverlauf bei *Ranunculus alpestris.*

Blattentwicklung wieder ein; dabei wurde jede zweite bis dritte Woche ein Blatt gebildet. Im Juli besaß ein Sproß maximal 5.4 ± 0.4 grüne Blätter. Ende Juli starben die überwinterten Blätter ab, in der Folge hielten sich Blattentwicklung und Blattseneszenz die Waage. Der Überwinterungszustand wurde Ende Oktober erreicht.

Die mittlere Blattproduktion pro Saison betrug 6.1 ± 0.3 Blätter, woraus sich ein Sproßachsenzuwachs von 1-4.9 mm ergab (Internodienlänge 0.2-0.7 mm).

Auf der Nordseite konnten durch Verlust der Markierungen nur zwei Pflanzen während der gesamten Saison beobachtet werden. Es sei nur erwähnt, daß diese zwei Pflanzen in der Vegetationsperiode 3 Blätter pro Trieb ausbildeten.

Am Talstandort war ein starker Anstieg der Blattbildung im Vergleich zu den Gebirgsstandorten festzustellen (Abb. 10 — Botanischer Garten). Von der zweiten Aprilhälfte bis Mitte Juni wurden 6 Blätter gebildet (ungefähr jede zweite Woche ein Blatt). Anschließend trat eine kurze Verzögerung in der Blattproduktion bis zum Ende des Monats ein, gefolgt von einem starken Anstieg, der bis November anhielt. In dieser Periode erschien jede Woche ein neues Blatt, die maximale Anzahl grüner Blätter lag im September bei 10.2 ± 0.6 Blättern. In der Vegetationsperiode bildete ein Trieb 22.5 ± 1.5 Blätter.

Reservestoffspeicherung:

Stärke und Fett fanden sich in allen Organen. Die Hauptstärkespeicher sind Rhizom und Wurzel, aber auch das Mesophyll junger Blätter und das Parenchym des Blattstieles enthalten besonders gegen Ende der Vegetationsperiode viel Stärke (Abb. 11a). Fett lag vor allem im Blatt vor (Abb. 11b).

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

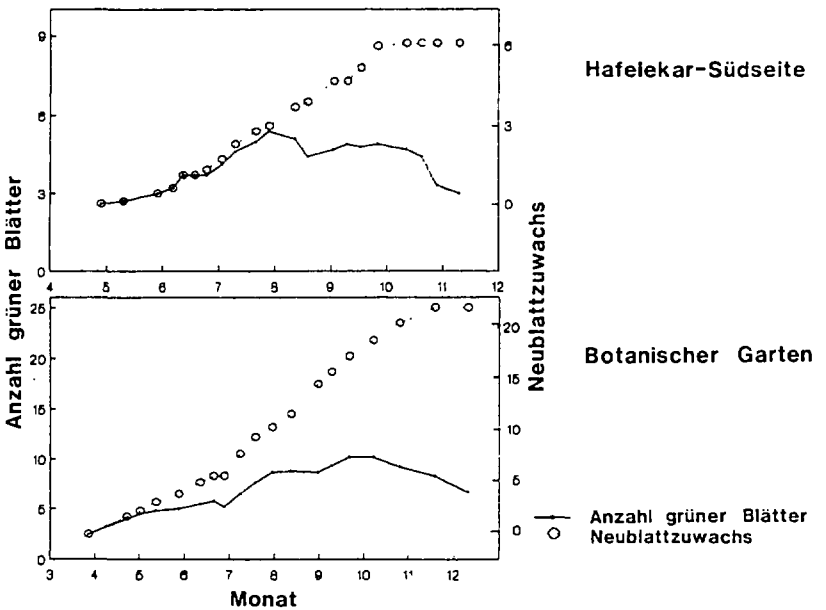

Abb. 10: Anzahl grüner Blätter und Neublattzuwachs pro Trieb bei *Potentilla brauniana* im Laufe der Vegetationsperiode 1987.

Die Stärkespeicherung zeigte folgenden Verlauf: Minima im Winter und zur Zeit der Blattbildung und Blüte, Maxima vor der Austriebsphase und vor dem Winter. Die Zellen des Mesophylls junger, überwinternder Blätter waren im Herbst im Gegensatz zu alten Blättern voll Stärke.

Die Fettspeicherung zeigte im Blatt eine abnehmende Tendenz von Frühjahr bis Herbst, der Fettgehalt in Rhizom und Wurzel war während des gesamten Jahres konstant niedrig.

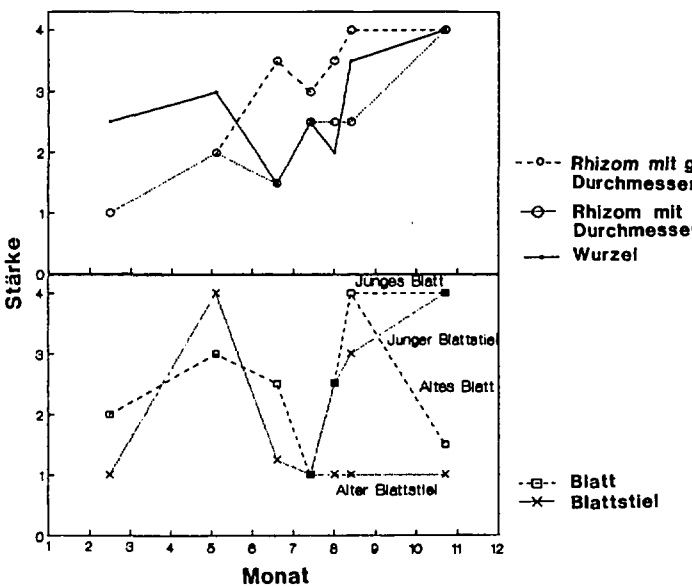

Abb. 11a: Stärkespeicherung im Jahresverlauf bei *Potentilla brauniana*.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

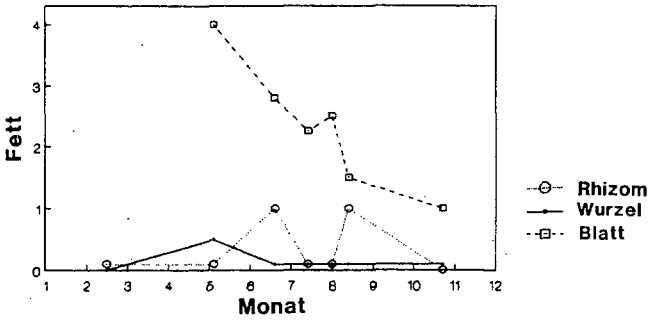

Abb. 11b: Fettspeicherung im Jahresverlauf bei *Potentilla brauniana.*

Primula auricula

Generative Vermehrung:

Am Südhang blühte *Primula auricula* Mitte Juni. Die Verluste an Blüten waren durch Tierfraß (Schafe) sehr hoch, nur wenige Pflanzen konnten bis zur Samenreife gelangen. Die generative Phase dauerte ungefähr 80 Tage. In einer Samenkapsel befanden sich rund 20 Samen. Im näheren Untersuchungsgebiet konnten keine Keimlinge gefunden werden.

Vegetative Entwicklung:

In den Blattachseln dieser sympodial wachsenden Pflanze sitzen zahlreiche Regenerationsknospen, die den Sproß bei Verletzung der Sproßspitze erneuern. Nach HARTMANN (1955/56) kann es zu einer Verzweigung des unterirdischen Sprosses kommen. Dies konnte bei den Pflanzen im Untersuchungsgebiet nicht festgestellt werden.

Bei *Primula auricula* spielen die im Vorjahr angelegten, eingerollt überwinterten Blätter eine wichtige Rolle. Diese 4 Blätter entwickelten sich nämlich zusammen mit dem ersten neu gebildeten Blatt zu Hauptblättern der Saison. Das Wachstum dieser überwinterten Blätter begann am Südhang Mitte April; sie waren zum Zeitpunkt der Bildung neuer Blätter schon größtenteils ausgewachsen. Die Bildung neuer Blätter verlief im Mai und Juni, bedingt durch die wechselhafte, kalte Witterung, sehr langsam (Abb. 12 – Südseite). Erst ab Ende Juni erfolgte eine kontinuierliche Blattbildung, die sich im August verstärkte und bis Anfang November andauerte. Die maximale Anzahl grüner Blätter beträgt 9.4 ± 0.7 (August). In einer Vegetationsperiode wurden 8.5 ± 0.6 Blätter gebildet, was einem Jahreszuwachs der Sproßachse von 1.2-7 mm entspricht (Internodienlänge 0.2-0.7 mm).

Am Nordhang dauerte die Wachstumsperiode von der zweiten Junihälfte bis Ende September (Abb. 12 – Nordseite). In diesem Zeitraum wurden 5 Blätter gebildet.

Im Tal war auch bei dieser Art nach der Bildung von 6 bis 7 Blättern von Anfang April bis Mitte Juni eine Entwicklungspause von 10 Tagen festzustellen (Abb. 12 – Botanischer Garten). Danach beschleunigte sich der Blattaustrieb (jeden 10. Tag wurde ein neues Blatt gebildet) und hielt bis Anfang Oktober an. Im Juli war eine maximale Anzahl von 9.7 ± 0.3 grünen Blättern festzustellen. Die Blattbildung pro Saison belief sich auf 15 ± 1.2 Blätter.

Reservestoffspeicherung:

Wichtigster Speicherstoff ist die Stärke, die vor allem im Rhizom, den Wurzeln und im Herbst in den Blättern gespeichert wird. Fett kommt in geringen Mengen in allen Teilen außer dem Blütenstiel vor. Der Stärkegehalt war im Rhizom und in der Wurzel während des Spätwinters und im August am niedrigsten, im Frühjahr und im Spätherbst am höchsten. Auffällig war der hohe Stärkegehalt im Herbst in den zur Überwinterung eingerollten Blättern. Der Fettgehalt blieb während des gesamten Jahres konstant niedrig.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

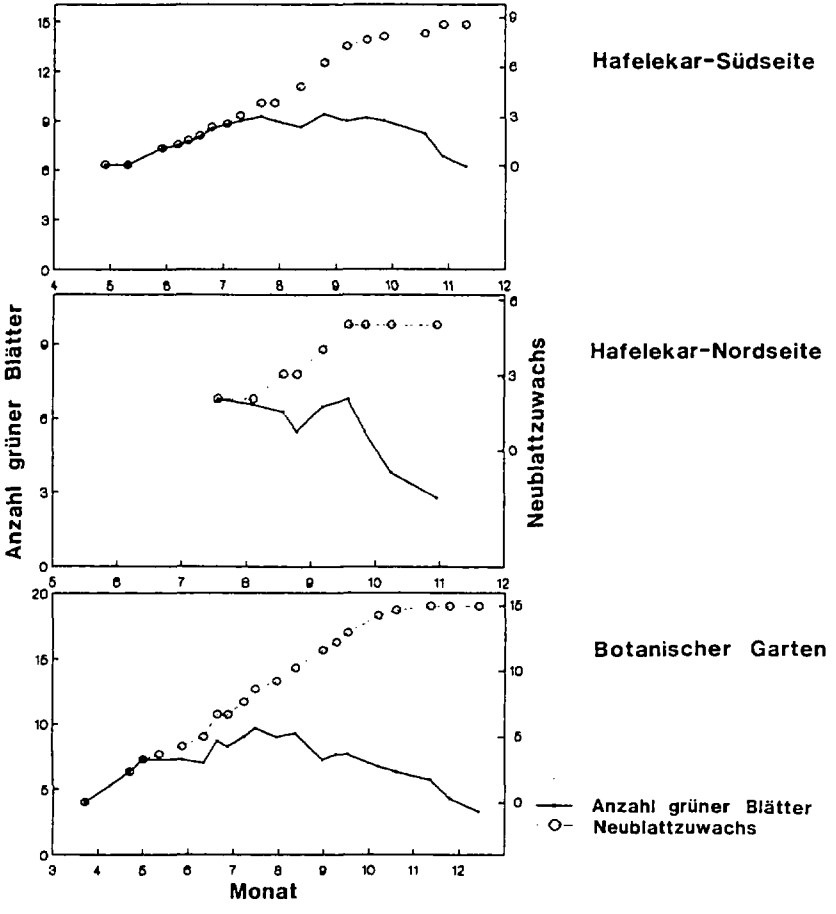

Abb. 12: Anzahl grüner Blätter und Neublattzuwachs pro Trieb bei *Primula auricula* im Laufe der Vegetationsperiode 1987.

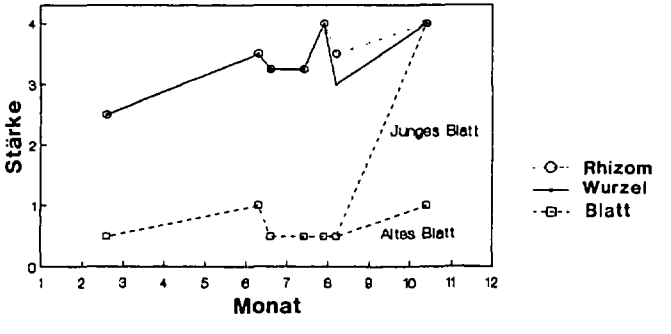

Abb. 13: Stärkespeicherung im Jahresverlauf bei *Primula auricula.*

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 4: Ergebnisse der phänologischen Untersuchungen der vier ausgewählten Arten.

Pflanze	*Carex firma*			*Ranunculus alpestris*		
Lage	Süd	Nord	Tal	Süd	Nord	Tal
Standort	trocken – mäßig feucht			feucht		
Beginn der Blattentwicklung	Mitte Juni	2. Junihälfte	2. Aprilhälfte	Ende April	2. Junihälfte	Mitte April
Blatthauptentwicklung	15.6.-30.7.		21.4.-20.10.	Ende April-Ende August	2. Junihälfte-Ende August	Ende April-Ende Sept.
Maximale Anzahl grüner Blätter	11 ± 1 (7)		8.5 ± 0.7 (4)	4.1 ± 0.4 (10)	4 ± 0.4 (4)	8.4 ± 1.6 (5)
Blätter pro Saison	6.2 ± 0.4 (9)	4.3 ± 0.3 (4)	12.5 ± 0.4 (6)	5.5 ± 0.4 (10)	4.3 ± 0.3 (4)	12.6 ± 1.7 (5)
Internodienl.(mm)	0.2-0.7			0.1-0.3		
Sproßzuwachs (mm)	0.8-5.6			0.4-2.4		
Vegetative Vermehrung	+ sympodialer Polsterwuchs			– Rhizomabbruch		
Blüte	Mitte Juni	Mitte Juli		Mitte Juni	Mitte Juli	Anfang Mai
Samen pro Blüte	9.6 ± 1 (21)	5.4 ± 0.4 (50)		23 ± 2.4 (13)		
Keimlinge	–			+		
Stärkespeicherung Maxima	Mitte Juni Herbst			Herbst		
Minima	Spätwinter Ende August			Frühjahr		
Fettspeicherung Maxima				Frühjahr		

Pflanze	*Potentilla brauniana*			*Primula auricula*		
Beginn der Blattentwicklung	Mitte Mai	2. Junihälfte	2. Aprilhälfte	Mitte Mai	2. Junihälfte	1. Aprilhälfte
Blatthauptentwicklung	2. Junihälfte-Ende Sept.		2. Aprilhälfte-Ende Oktober	Juni-Mitte September		1. Aprilhälfte-1. Okt.hälfte
Maximale Anzahl grüner Blätter	5.4 ± 0.4 (9)		10.2 ± 0.6 (6)	9.4 ± 0.7 (5)	6.8 ± 0.8 (4)	9.7 ± 0.3 (3)
Blätter pro Saison	6.1 ± 0.3 (9)	≈ 3	22.5 ± 1.5 (6)	8.5 ± 0.6 (6)	5 ± 0 (4)	15 ± 1.2 (3)
Internodienl.(mm)	0.2-0.7			0.2-0.7		
Sproßzuwachs (mm)	1-4.9			1.2-7		
Vegetative Vermehrung	mäßig Rhizomabbruch			– Rhizomabbruch		
Blüte	Ende Juni	2. Julihälfte	2. Aprilhälfte	Mitte Juni		
Samen pro Blüte	15.3 ± 0.7 (16)			≈ 20		
Keimlinge	+			–		
Stärkespeicherung Maxima	Frühjahr Herbst			Herbst		
Minima	Sommer Spätwinter			Spätwinter		
Fettspeicherung Maxima	Frühjahr					

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse:

Generative Entwicklung

Der Zeitpunkt der Schneeschmelze und das Überschreiten einer spezifischen Temperaturschwelle, die nach LARCHER (1984) für alpine Pflanzen zwischen 0-6°C liegt, bestimmen den Austrieb der Blüten. Ist die Temperaturschwelle überschritten, kommt es zu einem sprunghaften Anstieg von blühenden Exemplaren, wie ein Vergleich mit der Blühhäufigkeit der Arten in Abb. 5 zeigt. Ein ähnliches Verhalten fanden BAHN & KÖRNER (1987) für Pflanzen hochalpiner Gipfelfluren am Glungezer. Die schnelle Blütenentwicklung und Häufung von blühenden Arten im Frühsommer ist dadurch erklärbar, daß die Blütenknospen schon im Vorjahr angelegt werden und bis zum Blühzeitpunkt ausdifferenziert sind (ZACHHUBER, 1975; HOFER, 1979; LARCHER, 1983). Eine üppige, kurze Blüte ist charakteristisch für Gebirgspflanzen (LARCHER, 1983).

Im Untersuchungsgebiet zeigt sich ein Unterschied im Beginn der Blütezeit je nach Exposition. So kommt es am Südhang erst einen Monat nach der Schneeschmelze Ende April zu einem Anstieg der blühenden Arten, während am Nordhang unmittelbar nach der Schneeschmelze (zweiten Junihälfte) die Hauptblüte einsetzt. Dieser verzögerte Blühbeginn auf der Südseite dürfte auf die noch niedrigen Bodentemperaturen verbunden mit Schlechtwettereinbrüchen im Mai (vgl. Abb. 2) zurückzuführen sein.

Der Höchststand blühender Arten verschiebt sich von der Südseite (Mitte Juli) zur Nordseite um ungefähr einen Monat (Mitte August). Die Blühsaison wird aber auf beiden Hängen etwa zum selben Zeitpunkt beendet (Ende September). Am Nordhang verläuft also die Aspektfolge der Arten schneller. Durch diese Verkürzung der Vegetationsperiode kommen daher keine Pflanzen am Nordhang zu einer zweiten Blüte.

Im Untersuchungsgebiet blühen 99 % aller Arten. Ähnliche Werte (97.5 %) gibt SÖYRINKI (1939) für Gebirgspflanzen in Petsamo – Lappland an. Die sexuelle Reproduktion ist also vorhanden, hat aber, wie aus dem geringen Keimlingsvorkommen zu schließen ist, für die bereits etablierten Arten innerhalb des Rasens keinen unmittelbaren Einfluß auf die Population (vgl. vegetative Vermehrung der Arten, Keimlingsvorkommen). Für Therophyten stellt die sexuelle Fortpflanzung jedoch die einzige Möglichkeit der Vermehrung dar. Im Untersuchungsgebiet sind aber nur 6.1 % der Arten Therophyten, von denen besonders *Euphrasia* sp. und *Gentianella germanica* durch hohe Individuenzahl auffallen.

Betrachtet man die generative Entwicklung der vier untersuchten Arten, so zeigt sich, daß die wintergrünen Arten ihre Blüte noch vor der Blattneubildung ansetzen, während der sommergrüne *Ranunculus alpestris* erst nach Anlage des Großteils der Blätter blüht. Weiters sind Unterschiede in der Blühhäufigkeit und der Samenproduktion festzustellen, wobei ein Zusammenhang mit der vegetativen Vermehrung angenommen werden kann: So blühen *Potentilla brauniana* und *Ranunculus alpestris,* Arten mit mäßiger vegetativer Vermehrung, auffallend häufig und bilden pro Blüte 20 Samen aus. *Carex firma* hingegen vermehrt sich primär vegetativ und besitzt eine geringe Anzahl von Blütentrieben und Samen pro Ähre (rund 10).

Die vegetative Vermehrung ist bei 81.6 % aller Arten im Untersuchungsgebiet vorhanden. Sie erfüllt in alpinen und arktischen Gebieten allgemein eine arterhaltende Funktion (BILLINGS & MOONEY, 1968; CALLAGHAN, 1976), und zwar aus folgenden Gründen: klonales Wachstum ist im Vergleich zur sexuellen Reproduktion eine sichere und schnelle Möglichkeit der Vermehrung. Außerdem ist die sexuelle Reproduktion im Hochgebirge "teuer": nach Berechnungen von KAWANO & MASUDA (in LARCHER, 1983) kostet die Blüten- und Samenbildung im alpinen Bereich (2600 m MH) trotz geringer Reproduktionsleistung 25 % des jährlichen Assimilatgewinnes. Vegetative Vermehrung bringt aber auch einen Konkurrenzvorteil im Wettbewerb um den Raum (MOONEY & BILLINGS, 1961). So dominieren gerade in den teilweise sehr dichtwüchsigen Rasen des Untersuchungsgebietes Arten mit ausgeprägter, vegetativer Vermehrung, wie beispielsweise *Carex firma* oder *Sesleria caerulea.* In offenen Beständen, wie beispielsweise Schnee-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

tälchen, besteht infolge der dünnen Besiedlung weniger Konkurrenzdruck, und schon SÖYRINKI (1938) betonte, daß Schneebodenarten geringe vegetative Vermehrungsmöglichkeiten besitzen, was hier bestätigt werden konnte.

Die Bestandesdichte spielt auch für das Vorkommen von Keimlingen eine wichtige Rolle. Insgesamt ist das Keimlingsvorkommen auf den Untersuchungshängen sehr gering. Nur von zehn Arten der insgesamt 97 Arten konnten Keimlinge gefunden werden (10.3 % aller Arten), beispielsweise von den untersuchten Schneebodenarten. Die Mehrzahl der Keimlinge wuchs auf feinerdereichen Standorten mit geringer Vegetationsbedeckung. Das geringe Keimlingsvorkommen ist also nicht auf fehlende sexuelle Fortpflanzung zurückzuführen, sondern hängt in geschlossenen Rasen bei hoher Bestandesdichte wahrscheinlich mit dem Konkurrenzdruck zusammen (vgl. BONDE, 1968). Auf bewuchslosen Stellen beeinträchtigen mikroklimatische Faktoren das Keimlingsaufkommen: so sind Keimlinge auf bewuchslosen Stellen großen Temperaturschwankungen ausgesetzt; im Winter der Frosthebung (BLISS, 1971), im Sommer besonders auf Kalkböden der Trokkenheit (GIGON, 1971). Keimlinge können sich also in der dichten Rasenvegetation nur auf bewuchslosen, aber doch mikroklimatisch geschützten Nischen etablieren und haben daher unmittelbar wenig Bedeutung für die Populationen dieser Rasen.

Vegetative Entwicklung

Beginn, Verlauf und Ende der vegetativen Entwicklung der vier untersuchten Arten zeigen eine starke Abhängigkeit von den mikroklimatischen Verhältnissen des jeweiligen Standortes. Der Wachstumsbeginn der Blätter hängt von der Schneeschmelze und der nachfolgenden Luft- und Bodentemperatur ab (vgl. BLISS, 1966; LARCHER, 1983). Die vier näher untersuchten Arten reagieren aber artspezifisch: betrachtet man den Beginn der Blattneubildung auf dem südseitigen Gebirgsstandort, so zeigt sich, daß von den Versuchspflanzen der sommergrüne *Ranunculus alpestris* am frühesten austreibt und trotz der niedrigen Temperaturen bereits zu Beginn der Vegetationsperiode den Großteil der Blätter ausbildet. Dieses frühe Austreiben der Blätter geht auf Kosten der unterirdischen Reserven (vgl. Abb. 8 und 9a). Vor allem Stärke wird für die Blattbildung verbraucht. Die neuen Blätter sorgen im weiteren für eine Nachlieferung von Reservestoffen, die dann für die Blüten- und Samenentwicklung verwendet werden können.

Im Gegensatz dazu besitzen die übrigen Arten bereits zu Beginn der Vegetationsperiode funktionsfähige, wintergrüne Blätter, die sofort nach der Schneeschmelze und entsprechendem Temperaturanstieg die Photosynthesetätigkeit aufnehmen können (vgl. JOHNSON & CALDWELL, 1974). Die Bildung neuer, noch frostempfindlicher Blätter beginnt erst zu einem Zeitpunkt, an dem wesentlich seltener Frostgefahr besteht. Diese Strategie der Überwinterung mit grünen Blättern findet sich bei 70 % aller Arten dieser alpinen Rasen.

Interessant ist die Blattbildung bei *Carex firma*. Auf der Südseite beginnt sie als letzte der untersuchten Arten erst Mitte Juni mit der Blattbildung. Anschließend kommt es aber innerhalb der nächsten sechs Wochen zur Ausbildung von 90 % der Blätter. Ende Juli ist die Hauptwachstumsphase beendet. Dieses Verhalten von *Carex firma* – später Beginn und schneller Ablauf der Blattbildung – ist auf den zum Teil extrem windgefegten und kalten Wuchsorten dieser Pflanze sicher von Vorteil, wenn man bedenkt, daß die Blätter von *Carex firma* zur Zeit großer Entwicklungsaktivität eine sehr geringe Kälteresistenz besitzen (KAINMÜLLER, 1974). Sie sind also ausgesprochen spätfrostgefährdet. Durch die späte Ausbildung neuer Blätter nimmt die Frostgefährdung stark ab, und damit ist eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit der Blätter gewährleistet. Die vegetative Entwicklung von *Carex firma* ist also optimal an die mikroklimatischen Bedingungen ihres Wuchsortes angepaßt.

Primula auricula zeigt eine andere Wachstumsrhythmik. Am Südhang setzt kurz nach der Schneeschmelze das Wachstum der letzten vier, teilweise noch eingerollt überwinterten Blätter ein. Diese vier Blätter entwickeln sich mit dem ersten neu gebildeten Blatt zu den Hauptblättern der Saison. Die Hauptbildungszeit neuer Blätter beginnt erst in der normalerweise wärmsten Periode des

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Jahres. Somit spielen die letztjährig angelegten überwinternden Blätter für die Entwicklung der Pflanze im nächsten Jahr eine entscheidende Rolle.

Auf der Nordseite beginnt die Blattbildung der untersuchten Arten unmittelbar nach der Schneeschmelze, die gegenüber dem Südhang um zwei Monate verspätet ist (zweite Junihälfte). Die Luft- und vor allem die Bodentemperatur besitzen zu diesem Zeitpunkt wahrscheinlich keine wachstumshemmende Wirkung. Im Gebirge wird der Großteil der Blätter im Juli und August, den normalerweise wärmsten Monaten des Jahres, gebildet.

Am Talstandort im Botanischen Garten beginnt die Blattentwicklung bereits Mitte April. Im Juni, mitten in der Vegetationsperiode, stellen die transplantierten Individuen ihre Blattbildung für 10 - 14 Tage ein. Diese Pause in der Blattbildung dürfte endogen bestimmt und nicht auf klimatische Einflüsse zurückzuführen sein. Zu diesem Zeitpunkt besitzen diese Individuen ebenso viele Blätter wie diejenigen am Gebirgsstandort gegen Ende der Vegetationsperiode. Das bedeutet, daß die für eine Gebirgssaison vorgesehenen Blattprimordien im Juni vermutlich bereits verwendet worden sind und für zusätzliche Blätter neue Primordien gebildet werden müssen. Die weitere Blattbildung läuft im Vergleich zum Gebirgsstandort beschleunigt ab (vgl. Abb. 6, 8, 10, 12).

Das Wachstumsende der Pflanzen hängt mit den Absinken der Luft- und Bodentemperatur, vor allem aber mit der Verkürzung der Photoperiode zusammen (BILLINGS & MOONEY, 1968). So finden im Gebirge in den warmen Septembertagen nur mehr geringfügige Blattbildungs- und Wachstumsvorgänge statt. Eine Ausnahme stellt *Primula auricula* dar. Diese Pflanze legt im September noch drei kleine Blätter an, die, wie schon erwähnt, im nächsten Jahr zu den Hauptblättern werden. Die warmen Tage werden also nicht mehr für aktive Wachstumsvorgänge genützt, sondern zur Anreicherung von Reservestoffen: Im Herbst ist bei allen untersuchten Arten ein Anstieg der Stärkespeicherung in allen überwinternden Teilen festzustellen (vgl. Abb. 7, 9a, 11a, 13). Im Botanischen Garten wird die Blattbildung der drei wintergrünen Arten erst nach ersten Frösten Anfang November beendet. *Ranunculus alpestris* schließt jedoch die Blattbildung schon Ende September ab.

Die Wachstumsperiode, definiert als Zeitraum mit aktiven Wachstumsvorgängen, dauert am Südhang der Hafelekarspitze 3.5 Monate. Am Nordhang verkürzt sich die Wachstumszeit wegen der späten Schneeschmelze auf nur 2.5 Monate. In dieser kurzen Wachstumsperiode besitzen die perennierenden Organe der Pflanzen nur eine geringe Zuwachsrate. Auf der Südseite liegt der Sproßachsenzuwachs zwischen 0.4 mm (*Ranunculus alpestris*) und 7 mm (*Primula auricula*). Ähnliche Zuwachsraten der Sproßachse stellte HOFER (1979) für 10 Arten eines alpinen Curvuletums in den Ötztaler Alpen fest (0.7 - 7.5 mm Sproßachsenzuwachs). GRABHERR et al. (1978) bestimmten für *Carex curvula* eine Wachstumsgeschwindigkeit der Sproßachse von 0.9 mm pro Jahr. Die Blattbildung reicht von nur vier Blättern bei *Ranunculus alpestris* bis zu zehn Blättern bei *Primula auricula*. Ein Vergleich der Blattbildungsraten derselben Arten an verschiedenen Standorten zeigt die Bandbreite des Entwicklungsvermögens dieser Gebirgspflanzen: So vermindert sich die Blattbildung vom Südhang zum Nordhang infolge verkürzter Vegetationsperiode, geringerer Strahlung und niedereren Temperaturen um 30 % (rund 1 - 3 Blätter). Bei den im Tal kultivierten Pflanzen mit einer Wachstumsperiode von 6.5 Monaten, erhöht sich die Blattbildung gegenüber dem südseitigen Gebirgsstandort um das Doppelte, bei *Potentilla brauniana* sogar um das Dreifache. Ähnliche Verpflanzungsergebnisse erzielte HOFER (1979): *Potentilla aurea*, aus alpinen Krummseggenrasen nach Innsbruck transplantiert, bildete viermal soviele Blätter wie am Gebirgsstandort, *Carex curvula* fünfmal soviele Blätter. Auch FOSSATI (1980) fand bei Keimlingen alpiner Pflanzen unter optimalen Laborbedingungen eine wesentlich höhere Wachstumsrate als am natürlichen Standort. Es zeigt sich also, daß das Wachstumspotential bei den untersuchten Gebirgspflanzen vorhanden wäre, aber im Gebirge durch die Umweltbedingungen, vor allem durch niedere Temperaturen, eingeschränkt wird. Langsames Wachstum scheint ganz allgemein für Pflanzen kalter Lebensräume charakteristisch zu sein (KÖRNER & LARCHER, 1988).

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Reservestoffspeicherung

Der wichtigste Reservestoff der ausgewählten Arten ist Stärke, die vorwiegend in den unterirdischen Organen aber auch in den Blättern abgelagert wird. Fett findet sich nur in geringen Mengen in ober- und unterirdischen Organen. Diese geringe Fettspeicherung ist erstaunlich, da gerade der Reservestoff Fett nach ZACHHUBER & LARCHER (1978) für alpine Pflanzen eine wichtige Rolle zu spielen scheint. Fett steht nämlich auch bei tiefen Temperaturen als Energielieferant zur Verfügung, während Stärke in lösliche Kohlenhydrate umgewandelt wird, um die Frostbeständigkeit zu erhöhen (LARCHER, 1984). Die Bevorzugung eines Speicherstoffes könnte aber auch mit einem gattungs- und familienspezifischen Speicherverhalten und mit der Wuchsform zusammenhängen. So zeigen gewisse systematisch verwandte Pflanzengruppen Tendenzen zur Speicherung derselben Reservestoffe (HEGNAUER, 1963; LARCHER et al., 1973; ZACHHUBER, 1975); z.B. speichern Ericaceae und *Saxifraga*-Arten vermehrt Fette, während *Primula*-Arten mehr Stärke aufweisen. Die Fettspeicherung ist bei immergrünen Zwergsträuchern am stärksten verbreitet und nimmt bei perennierenden Kräutern ab wie HADLEY & BLISS (1964) an alpinen Kräutern am Mt. Washington feststellten. Sie bemerkten auch, daß perennierende Kräuter mehr Kohlenhydrate speichern.

Generell zeigt der Assimilathaushalt der Pflanzen eine Abhängigkeit vom phänologischen Zustand (LARCHER et al., 1973; TSCHAGER et al., 1982) und der Witterung (FONDA & BLISS, 1966; ZACHHUBER, 1975). Witterungsbedingte Schwankungen konnten in der vorliegenden Arbeit auf Grund der relativ großen Meßintervalle nicht erfaßt werden. Es konnte aber gezeigt werden, daß besonders die Stärkespeicherung mit dem phänologischen Zustand der Pflanze korreliert ist. Die Speichertendenzen stimmen im übrigen mit Angaben aus der Literatur überein (MOONEY & BILLINGS, 1960, 1961, 1965; LARCHER et al., 1973; ZACHHUBER, 1975; HOFER, 1979). Die wintergrünen Arten weisen im Spätwinter ein Minimum der Stärkespeicherung in allen Pflanzenteilen auf. Dieser Verbrauch von Stärke im Winter ist vor allem auf Atmungstätigkeit der überwinternden Organe zurückzuführen und auf die Umwandlung von Stärke in lösliche Kohlenhydrate als Frostschutz (JEREMIAS, 1964). Im Frühjahr nach der Schneeschmelze nimmt der Stärkegehalt bei den wintergrünen Arten zu, da die überwinterten Blätter ihre Assimilationstätigkeit aufnehmen (vgl. Abb. 6 und 7). Beim sommergrünen *Ranunculus alpestris* geht der Austrieb der Blätter auf Kosten der unterirdischen Reserven. Der weitere Verlauf der Stärkespeicherung zeigt besonders bei *Carex firma* einen Zusammenhang mit der Blattentwicklung (Abb. 6 und 7). Mit Beginn der Blattentwicklung sinkt der Stärkegehalt in allen Organen und beginnt erst wieder zu steigen, nachdem die Blattentwicklung abgeschlossen ist. Für diese Entwicklungsvorgänge könnte also ein Großteil der im Frühjahr aufgebauten Stärke verwendet worden sein. Neben dem Stärkeverbrauch für vegetative Wachstumsvorgänge werden vor allem für die Blütenbildung und Samenreifung Reservestoffe benötigt (ZACHHUBER, 1975; HOFER, 1979). Es kommt also zu einer Abnahme des Kohlenhydratvorrates während intensiver Wachstumsvorgänge. Im Herbst können durch die Assimilationstätigkeit der neuen Blätter die unterirdischen Speicher wieder mit Stärke gefüllt werden, da kein Verbrauch von Energie für aktive Wachstumsvorgänge besteht. Diese Reserven ermöglichen das Überleben der überwinternden Organe.

Die Fettspeicherung bleibt, wie schon erwähnt, niedriger als die Stärkespeicherung. Es ist aber festzustellen, daß Fett eher kurzfristig in größeren Mengen auftritt und nur in bestimmten Pflanzenteilen vermehrt vorkommt. Das Fett dürfte zu Beginn der Vegetationsperiode für die Blatt- und Blütenbildung verwendet werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Fett eher eine Energiereserve für Notlagen sein könnte (LARCHER, 1983), wie zum Beispiel für Wachstumsprozesse am Beginn der Vegetationsperiode, während Stärke im gesamten Jahreszyklus der Pflanze ein wichtiger und schnell verfügbarer Energielieferant ist.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

D a n k : Diese Studie entstand im Rahmen einer Diplomarbeit unter der Betreuung von Univ.-Prof. Dr. H. Reisigl. Für das Zustandekommen dieser Studie danke ich besonders Univ.-Ass. Dr. B. Erschbamer, die durch zahlreiche Anregungen und Hilfestellungen zum Fortgang beitrug. Weiters möchte ich mich bei Projektass. Mag. Dr. M. Diemer für seine kritische Begutachtung des Manuskripts bedanken.

Literatur:

BAHN, M., Ch. KÖRNER (1987): Vegetation und Phänologie der hochalpinen Gipfelflur des Glungezers in Tirol. – Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck, **74:** 61 - 80.

BILLINGS, W.D., H.A. MOONEY (1968): The ecology of arctic and alpine plants. – Biol. Rev., **43:** 481 - 529.

BLISS, L.C. (1966): Plant productivity in alpine microenvironments on Mt. Washington, New Hampshire. – Ecolog. Monographs, **36**(2): 125 - 155.

– (1971): Arctic and alpine life cycles. – Ann. Rew. Ecol. Syst., **2:** 405 - 438.

BONDE, E.K. (1968): Survival of seedlings of an alpine clover (*Trifolium nanum* TORR.). – Ecology, **49:** 119 - 195.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – 3. Aufl., Wien, New York, 865 pp.

CALLAGHAN, T.V. (1976): Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. – Oikos, **27:** 402 - 414.

CERNUSCA, A. (1976): Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. – Oecologia Plantarum, **11:** 71 - 102.

DIERSCHKE, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. – In: R. TÜXEN (ed.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie, Ber. int. Symp. Rinteln 1970: 291 - 311.

ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Scripta geobot., Göttingen, **IX.:** 1 - 122.

FLIRI, F. (1975): Das Klima der Alpen im Raume von Tirol. – Monographien zur Landeskunde Tirols I, Innsbruck, 454 pp.

FONDA, R.W., L.C. BLISS (1966): Annual carbohydrate cycle of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. – Bull. Torrey bot. Club, **93**(4): 268 - 277.

FOSSATI, A. (1980): Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. – Veröff. geob. Inst. Rübel, ETH Zürich, **73:** 1 - 193.

GEILER, H. (1979): Coleopterenfauna im kalkalpinen Hochgebirge (Hafelekarspitze 2334 m, Innsbruck, Tirol). – Dissertation, Univ. Innsbruck, 183 pp.

GERLACH, D. (1969): Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung. – Stuttgart, 298 pp.

GIGON, A. (1971): Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. – Veröff. geob. Inst. Rübel, ETH Zürich, **48:** 1 - 163.

GRABHERR, G., E. MÄHR, H. REISIGL (1978): Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curculae*) der Ötztaler Alpen, Tirol. – Oecologia Plantarum, **13:** 227 - 251.

HADLEY, E.G., L.C. BLISS (1964): Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. – Ecolog. Monographs., **34**(4): 331 - 357.

HARTMANN, H. (1955/56): Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. – Jahresber. naturf. Ges. Graubündens, n.F., **86:** 1 - 168.

HEGI, G. (1957): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – 2. Aufl., Berlin, Hamburg, Bd. **II:** 137 - 138, Bd. **IV/2:** 865 - 866.

– (1975-87): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – 3. Aufl., Berlin, Hamburg, Bd. **III/3:** 295 - 296, Bd. **V/3:** 1715 - 1789.

HEGNAUER, R. (1963): Chemotaxonomie der Pflanzen. – 2, Basel, Stuttgart, p. 124 - 133.

HESS. H.E., E. LANDOLT, R. HIRZEL (1976): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. – Basel, Bd. 1 - 3.

HOFER, H. (1979): Der Einfluß des Massenschilaufs auf alpine Sauerbodenrasen am Beispiel Gurgler Heide (Ötztal) und Beobachtungen zur Phänologie des Curvuletums. – Dissertation, Univ. Innsbruck, 175 pp.

JENSEN, W.A. (1962): Botanical Histochemistry. – San Francisco and London, 408 pp.

JEREMIAS, K. (1964): Über die jahresperiodisch bedingten Veränderungen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate in vegetativen Pflanzenteilen. – Bot. Studien, Jena, **15.**

JOHNSON, D.A., M.M. CALDWELL (1974): Field measurement of photosythesis and leaf growth rates of three alpine plant species. – Arctic and alpine Research, **6:** 245 - 251.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

KAINMÜLLER, Ch. (1974): Die Temperaturresistanz von Hochgebirgspflanzen. – Dissertation, Univ. Innsbruck, 113 pp.

KÖRNER, Ch., P. COCHRANE (1985): Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, southeastern Australia. – Acta oecol.-Oecol. Plant., **4:** 117 - 124.

KÖRNER, Ch., W. LARCHER (1988): Plant life in cold climates. – In: S.F. LONG, F.I. WOODWARD (eds.): Plants and Temperature, Symp. Boc. Exp. Biol., Cambridge, **42:** 25 - 57.

LANDOLT, E. (1977): Ökologische Zeigerwerte der Schweizer Flora. – Veröff. geob. Inst. Rübel, ETH Zürich, **64:** 1 - 208.

LARCHER, W. (1983): Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen. – Ber. dtsch. bot. Ges., **96:** 73 - 85.

– (1984): Ökologie der Pflanzen. – 4. Aufl., Stuttgart, 403 pp.

LARCHER, W., L. SCHMIDT, A. TSCHAGER (1973): Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. – Oecologia Plantarum, **8:** 377 - 383.

MOONEY, H.A. and W.D. BILLINGS (1960): The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. – Americ. Journal Bot., **47**(7): 594 - 598.

– (1961): Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. – Ecolog. Monographs, **31**(1): 1 - 29.

– (1965): Effects of altitude on carbohydrate content of mountainplants. – Ecology, **46**(5): 750 - 751.

MOORE, D.M. (1982): Flora Europaea check-list and chromosome index. – Cambridge, 423 pp.

OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursions Flora. – Stuttgart, 1051 pp.

PROCK, S. (1989): Phänologie, Wachstumsrhythmik und Reservestoffspeicherung von fünf Charakterpflanzen eines kalkalpinen Rasens in der Nordkette bei Innsbruck, Tirol. – Diplomarbeit, Univ. Innsbruck, 157 pp.

SÖYRINKI, N. (1938): Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo – Lapplands. – Ann. bot. Soc. zool.-bot. Fenn. Vanamo, **11**(1): 1 - 323.

TSCHAGER, A., H. HILSCHER, S. FRANZ (1982): Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von *Loiseleuria procumbene* und anderen Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide. – Oecologia Plantarum, **3**(2): 119 - 134.

WINKLER, E., W. MOSER (1967): Die Vegetationszeit in zentralalpinen Lagen Tirols in Abhängigkeit von den Temperatur- und Niederschlagsverhältnissen. – Veröff. Mus. Ferd. Innsbruck, **47:** 121 - 146.

ZACHHUBER, K. (1975): Blütenentwicklung, Vegetationsablauf, Speicherverhalten und Kaloriengehalt von *Primula*- und *Saxifraga*-Arten aus verschiedenen Höhenstufen. – Dissertation, Univ. Innsbruck, 98 pp.

ZACHHUBER, K., W. LARCHER (1978): Energy contens of different species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. – Photosynthetica, **12:** 436 - 439.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 77

Autor(en)/Author(s): Prock Silvia

Artikel/Article: Symphänologie der Pflanzen eines kalkalpinen Rasens mit besonderer Berücksichtigung der Wachstumsdynamik und Reservestoffspeicherung charakteristischer Pflanzen. 31-56