

Ber. nat.-med. Verein Innsbruck	Band 91	S. 251 - 291	Innsbruck, Nov. 2004
---------------------------------	---------	--------------	----------------------

Lebensweise der Alpenrosen in ihrer Umwelt: 70 Jahre ökophysiologische Forschung in Innsbruck

von

Walter LARCHER & Johanna WAGNER^{*)}

Plant Live of Alpine Rhododendrons in their Environment: Seventy Years of Ecological Research in Innsbruck

Synopsis: This survey is a short compilation of findings about the life history of Alpine roses (*Rhododendron ferrugineum* and *R. hirsutum*, with additional information about its hybrid *R. x intermedium*) gathered over the period of 70 years and includes results by various authors and own unpublished data. From then until now members of the Institute of Botany at the University of Innsbruck have repeatedly been dealing with alpine rhododendrons. Within this period wide-ranging studies on bioclimate and climatic stress, on ecophysiological traits, development and reproduction have been carried out.

The sections deal with altitudinal macroclimate and topoclimate of shrubs and stands of rhododendrons at the tree line and in higher altitudes, the mineral contents in soils and leaves of shrubs of the research areas, the phenology and reproductive biology, the carbon dioxide exchange, dry matter production and water relations as well as climatic disturbances and the survival of unfavourable climatic conditions in summer and in winter. The conclusion addresses relevant aspects for further studies in the future.

1. Einleitung:

Anfangs der Dreißigerjahre des vorigen Jahrhunderts begannen erstmals A. Pisek und E. Cartellieri auf den Bergen um Innsbruck verschiedene funktionelle Pflanzengruppen und Pflanzengesellschaften zu erforschen und begründeten die "experimentelle Ökologie" als Fachrichtung an unserer Universität (PISEK 1971). Schon damals waren die Alpenrosen ein bedeutendes Forschungsobjekt, besonders dann, als der neue Alpengarten Patscherkofel im Juli 1935 eröffnet werden konnte (PISEK 1964). Damals wurden instrumentelle Untersuchungen an *Rhododendron ferrugineum* L. (Rostblättrige Alpenrose) und *Rhododendron hirsutum* L. (Bewimperte Alpenrose) durchgeführt: Zunächst wurde der Wasserhaushalt am Standort bearbeitet (PISEK & CARTELLIERI 1933), dann erste Messungen des CO₂-Gaswechsels unternommen (CARTELLIERI 1935). Von da an bis jetzt sind Mitglie-

^{*)} Anschrift der Verfasser: em. Univ. Prof. Dr. Walter Larcher und A. Univ. Prof. Dr. Johanna Wagner, Institut für Botanik der Universität, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck.

der des Innsbrucker Instituts für Botanik immer wieder mit Alpenrosen befasst. In dieser Zeit wurden umfassende Studien über Bioklima und Klimastress, über Wasserhaushalt, Photosynthese und Kohlenstoffproduktion, sowie Wachstum und Reproduktion durchgeführt.

Dieser Überblick soll die Erkenntnisse über die Lebensweise der Alpenrosen verschiedener Autoren und eigene, teilweise unveröffentlichte Arbeiten, aus allen langen Jahren zusammenfassen.

2. Die alpinen *Rhododendron*-Arten und ihr Lebensraum:

Die alpinen *Rhododendron*-Arten unterscheiden sich durch folgende morphologischen Merkmale (Abb.1): Die immergrünen, ledrigen Blätter von *R. ferrugineum* auf kräftigen, biegsamen Zweigen sind lanzettlich und ganzrandig gerollt und die reifen Blätter sind unterseitig mit dichten rostbraunen Drüsen schuppen bedeckt. Die meist zweijährigen, alten Blätter werden im August und September gelb und fallen im Herbst ab. Die wintergrünen, weichen Blätter von *R. hirsutum* auf kurzästigen, niedrigen Sträuchern sind rundlich-eiförmig mit bewimpertem, gekerbten Rand, die Blattunterseite bleibt im Alter grün und ist mit spärlichen, bräunlichen Drüsen schuppen besetzt; jedes Jahr erneuert sich im Sommer das Laub und die vorjährigen Blätter verfärben sich nach dem Austrieb nach und

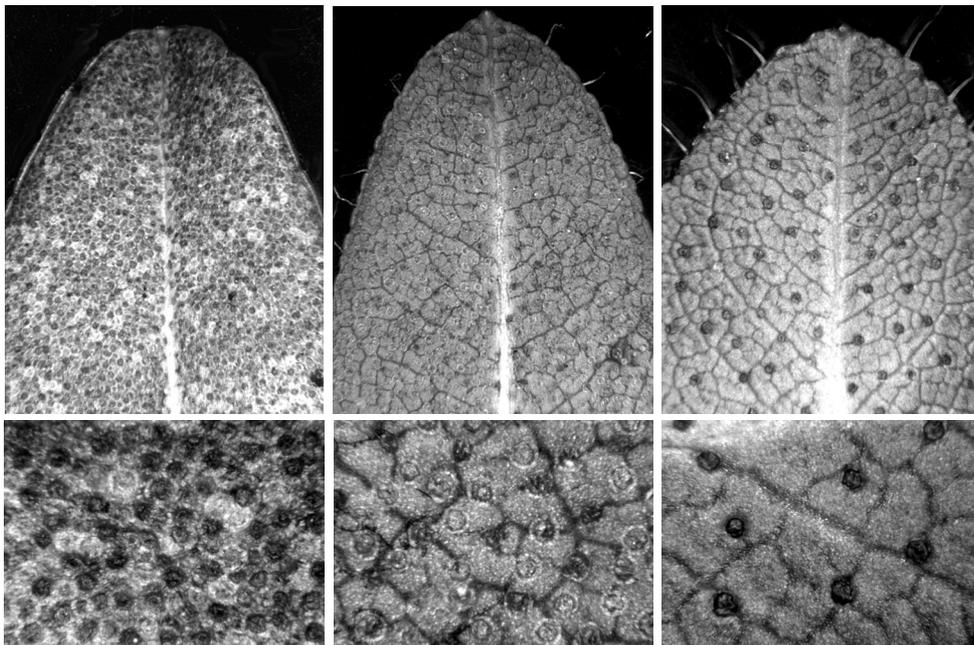


Abb. 1: Blattmerkmale von *Rhododendron ferrugineum* (links), *R. x intermedium* (Mitte) und *R. hirsutum* (rechts). Obere Reihe: Blattunterseite (5fache Vergrößerung). Untere Reihe: Dichte der Drüsen schuppen und das Leitbündelnetz (12fache Vergrößerung).

nach rot um dann abzufallen. Die Infloreszenzen von *R. ferrugineum* sind dicht, die Blüten leuchtend rot bis purpurrot, selten rosa, die Blütenglocken der lockeren Doldentrauben von *R. hirsutum* sind karminrot bis hellrosa. Die Knospenhüllen der Infloreszenzen sind beim Austrieb von *R. ferrugineum* großteils braun, von *R. hirsutum* erscheinen die Deckschuppen an der Basis grün und ab der Mitte distal rötlichbraun. Die Rostblättrige Alpenrose blüht früher als die Bewimperte Alpenrose, die Laubsprosse treiben bei beiden Arten ungefähr zur gleicher Zeit aus.

Wo *R. ferrugineum* und *R. hirsutum* eng benachbart siedeln, treten Hybriden (*R. x intermedium* Tausch.) auf, die als primäre, mittlere Kreuzungen und Rückkreuzungen unterschiedliche Merkmale zeigen (SCHROETER 1905). An Sträuchern im Gebiet zwischen den Kalkkögeln und den Silikatbergen fanden wir verschiedene Sträucher mit Blättern, die einerseits einen bewimperten Blattrand (Merkmal von *R. hirsutum*), andererseits auf der Unterseite rotbraune Drüsenschuppen in lockerer Anordnung (Merkmale von *R. ferrugineum*) aufwiesen. Die Knospenschuppen der Infloreszenzen erschienen während des Streckungswachstums genau wie jene von *R. hirsutum*. Die schlanke, trichterförmig-glockige Blütenform entsprach wiederum eher der von *R. ferrugineum*.

Die alpinen Rhododendren kommen als Unterwuchs in lichten Bergwäldern, über der Waldgrenze in Krummholzgebüsch, in Zwergstrauchheiden, auf Viehweiden, in alpinen Rasen und Gesteinsfluren auf Standorten mit langer winterlicher Schneebedeckung vor. *R. ferrugineum* bevorzugt schattige Berghänge, Blockhalden, Geländerinnen und Mulden über sauren bis neutralen, tiefgründigen humosen Böden, aber auch Lehm- und Tonböden und ausgelaugte Böden auf Karbonatgestein. *R. hirsutum* tritt häufig in lockerem Legföhrengebüsch, Lawinenzügen, mäßig trockenen Steinböden, Felsbändern und als Pionier auf Schutt auf. Diese Art ist kalkstet und wächst auf basischen bis neutralen Verwitterungsböden über Karbonat- und kalkhaltigen Schiefergesteinen. *R. ferrugineum* zeigt sich eher standortsindifferent, daher besiedelt diese Art ein größeres Areal als *R. hirsutum*, das auf Karbonatgebirge und die Schieferalpen beschränkt ist. Wo Silikat- und Karbonatgestein aneinandergrenzen und die beiden Rhododendron-Arten in engen Kontakt kommen, sind Kreuzungen von *R. x intermedium* zu erwarten, so in Nordtirol am Fernpaß, in der Seefelder Senke, im Halltal, in den Bergen rund um das Achental und im Kaisergebirge; in den Zentralalpen im Wipptal mit den Nebentälern (hauptsächlich Stubaital und Gschnitztal) und in den Schieferalpen (POLATSCHEK 1999).

Die Spanne der Höhenverbreitung der beiden *Rhododendron*-Arten reicht von der montanen Bergwaldstufe bis zur alpinen Rasenstufe, ausnahmsweise auch höher gelegenen, windgeschützten Stellen. *R. ferrugineum* kommt in den Zentralalpen im Talbereich in 700-800m MH (z.B. Roppen im Oberinntal) vor, Herbarbelege des höchsten Fundorts stammen aus 2800-3000m MH (z.B. Hochwilde im Ötztal). *R. hirsutum* wurde in den Nordalpen auf 480m MH (um Kufstein und in der Kundler Klamm) und in den Schieferalpen auf 2500-2700m MH (z.B. Hintertux) gefunden. Insgesamt wurde die Hälfte der Fundorte von *R. ferrugineum* zwischen 1600m und 2000m MH, die Hälfte der Fundorte von *R. hirsutum* zwischen 1250m bis 1850m MH dokumentiert (POLATSCHEK 1999; Abb.2).

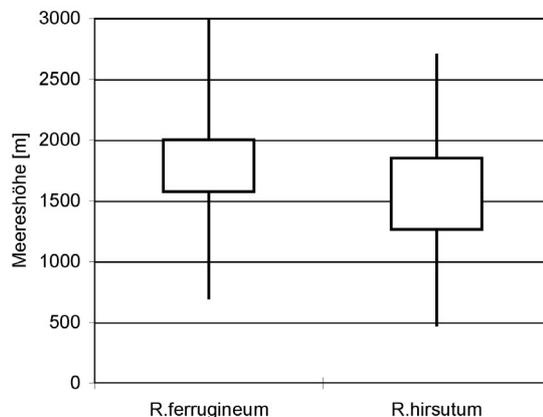


Abb. 2: Höhenverbreitung der Alpenrosen in Tirol. Box plot: Innerhalb der Boxen befinden sich 50% der Fundorte des Areals von *R. ferrugineum* und *R. hirsutum*, die Endmarken zeigen jeweils die untersten und obersten Grenzen an. Nach Angaben von POLATSCHEK (1999).

3. Untersuchungen im Bergraum um Innsbruck:

3.1. Forschungsgelände:

Die hier vorliegenden Ergebnisse beziehen sich auf Forschungsunternehmungen im Bergraum um Innsbruck: Vorwiegend wurde *R. ferrugineum* untersucht, vor allem an der Waldgrenze des Patscherkofels im Versuchsgelände des Instituts für Botanik der Universität Innsbruck (mit dem Alpengarten und Laboratorium auf 1950m MH) und des Klimahauses der Forstlichen Bundesversuchsanstalt (auf 1960m MH). Leider sind wesentlich weniger Ergebnisse von *R. hirsutum* vorhanden, sie stammen von der Seegrube (1910m MH) an der Südabdachung der Nordkette.

Auf dem Patscherkofel wird die Waldgrenze von Zirbe und Lärche mit eingesprengten Fichtengruppen gebildet, sie verläuft am Nordhang zwischen 1920m bis 1950m MH, auf der Südflanke reicht der geschlossene Wald bis 2050m MH. Der Zwergstrauchgürtel der alpinen Stufe erstreckt sich in 150 bis 200 Höhenmeter vom *Rhododendro-Vaccinietum* bis zu offenen *Loiseleurio-Cetrarieten* knapp unter der Gipfelkuppe. Dichte Alpenrosenbestände kommen im Auflösungsbereich des subalpinen Bergwaldes hauptsächlich auf west- und nordorientierten Hängen zwischen 1800m bis 2000m MH vor. In höheren Lagen (ab ca. 2100m MH) findet man Gruppen oder vereinzelte niedrigere Sträucher nur bei günstigen mikroklimatischen Bedingungen in windgeschützten Mulden, Rinnen und zwischen Felsblöcken vor.

An der Nordkette folgt über der Obergrenze des subalpinen Fichtenwaldes zwischen 1600m bis 1800m MH ein schmaler Gürtel der unteren alpinen Stufe, das Almrausch-Legföhrengbüsch (*Rhododendron hirsuti* - *Pinetum mugii*), das mit kaum ausgebildetem Zwergstrauchgebüsch (*R. hirsutum* und *Erica carnea*) verzahnt ist. Die Obergrenze von *R. hirsutum* liegt bei ca. 2050m MH. Die Sträucher wachsen teils beschattet zwischen *Pinus mugo*, teils verstreut im offenen Gelände, aber immer abgeschirmt von starkem Wind und schneeengeschützt. Nur in Muldenlagen bilden sich schüttere Bestände aus.

Die untersuchten Hybriden (*R. x intermedium*) waren im Gebirgskessel der Axamer Lizum zwischen angrenzenden Populationen von *R. ferrugineum* in Zwergstrauchgesellschaften auf sauren Substraten und *R. hirsutum* zwischen Legföhren auf Karbonatuntergrund und Schuttströmen der Kalkkögel zu finden.

3.2. Methoden:

Die ersten Freilandmessungen an Alpenrosen wurden mit ganz einfachen Geräten durchgeführt. Damals wurde die Transpiration der Pflanzen und die atmosphärische Evaporation (mittels befeuchteten Filterscheiben) mit einer gedämpften, aber präzisen Feldwaage gemessen (STOCKER 1929). Der CO₂-Gaswechsel, der als brauchbares Kriterium der Kohlenstoffproduktion der Pflanze betrachtet wird, konnte umständlich bestimmt werden. Die Außenluft wurde über Blattkammern und Absorptionsröhren mit Barytlauge angesaugt, im Laboratorium wurde die gebundene Kohlensäure titrimetriert (BOYSEN-JENSEN 1928, CARTELLIERI 1935). Zu dieser Zeit entwickelten und bastelten die Experimentalbotaniker mit großem handwerklichen Geschick ihre apparative Ausrüstung selbst. Aber auch später wurden in Innsbruck neue Instrumente für die Gebirgsforschung erfunden und erprobt, etwa ein Prototyp eines Diffusionsporometers für transpirative Blattleitfähigkeit (KÖRNER & CERNUSCA 1976), ein mikrocomputergesteuertes Fluorimeter zum Nachweis von Photosynthesestörungen (LARCHER & CERNUSCA 1985), oder eine felddaugliche, automatische Frost- und Hitzekammer für die Prüfung von Temperaturstress in situ (NEUNER & BUCHNER 1999, BUCHNER & NEUNER 2001).

Erst ab der Mitte des vorigen Jahrhunderts, nach der Erfindung des Gaschromatographen, kamen kommerzielle Analysengeräte für Kohlendioxid und Wasserdampf in der ökophysiologischen Forschung zum Einsatz (TRANQUILLINI 1952, 1982; LÖSCH & LARCHER 1998). Zunächst wurden sie in Laboratorien eingeführt, dann tragbare, digitale Instrumente wie z.B. CO₂/H₂O-Porometer und Chlorophyll-Fluorimeter im Freiland eingesetzt. Neben Freilandmessungen und Laboranalytik gab und gibt es häufig auch "Tandem"-Methoden, wobei nacheinander mikroklimatische, edaphische und manipulative (z.B. Transferexperimente) Eingriffe am Standort durchgeführt werden; anschließend werden die Proben weiteren Prüfungen (z.B. mikroskopische oder chemische Untersuchungen) oder physiologischen Experimenten sowie Resistenztests zugeführt (LARCHER 1969). Alle diese Varianten wurden ab 1970 mit höchst modernen Instrumenten für die Untersuchungen im Gebirge angewendet (LARCHER 1977).

Die Messungen des standörtlichen Mikroklimas erfolgte früher händisch mit Schleuderthermometern, Assmann-Psychrometern und Thermoelementen, teilweise schon Thermohygrographen. Lichtmessungen wurden mit Luxmeter getätigt. In der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wurden Mikroklimamessungen durch neue, robuste Sensoren und automatische Speicherung der Daten wesentlich verbessert (CERNUSCA 1973, 1976, 1982). Eine neuere Errungenschaft sind sehr kleine Temperaturlogger, die an beschatteten Zweigen der Alpenrosen aufgehängt oder im Boden vergraben werden. Die gespeicherten Temperaturdaten erlauben auch die Berechnung der Schneebedeckungsdauer von Pflanzenbeständen und Sträuchern.

4. Standortsbedingungen der Alpenrosen:

4.1. Klima:

Höhenklima: Mit zunehmender Meereshöhe wird die Luft dünner, bei voller Besonnung ist die Intensität der Globalstrahlung stärker und die Ultraviolettstrahlung wirksamer, in klarer Nacht ist die langwellige Ausstrahlung höher; die Mitteltemperaturen der Luft und des Bodens sinken ab, die Luftfeuchtigkeit wird niedriger und die Verdunstungskapazität höher, der Wind weht heftiger und häufiger, die Niederschlagsmenge wird reichlicher und die Schneebedeckungsdauer länger (STEINHAUSER et al. 1960, TURNER 1970, LARCHER 1994, KUHN 1997, KÖRNER 2003).

Langzeitmessungen von zwei Wetterstationen auf dem Patscherkofel zwischen der Waldgrenze (WG) und am Gipfel (PK) lieferten Temperaturkenndaten für das Höhenklima (Tab.1 und 2):

Tab. 1: Langzeitmessungen der Wetterstation der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik auf dem Patscherkofelgipfel (2247m MH). Tm = Monatsmittel der Lufttemperatur; Tm max = mittleres Tagesmaximum, Tm min = mittleres Minimum, Max abs = absolutes Maximum, Min abs = absolutes Minimum der Lufttemperatur; LF = Relative Luftfeuchtigkeit um 7h und 14h; N = Monatssumme des Niederschlags; Frosttage: Minimum ≤ 0 °C, Eistage: Tagesmittel ≤ 0 °C; Schnee: mittlere Schneehöhe und Zahl der Tage >30 cm Schneebedeckung.

Patscherkofel Gipfel 1961-90	Tm	Tm max	Tm min	Max abs	Min abs	LF 7h	LF 14h	N	Frost- tage	Eis- tage	Schnee	Schnee >30cm Tage
	°C	°C	°C	°C	°C	%	%	mm			cm	Tag
Jänner	-6.7	-4.2	-9.1	9.5	-29.5	73	71	47.9	30.8	25.5	82	27
Februar	-7.0	-4.5	-9.4	9.5	-25.6	74	73	37.5	27.7	23.7	99	27
März	-5.2	-2.7	-7.7	8.2	-26.3	79	75	48.3	29.6	22.2	96	29
April	-2.6	-0.1	-5.0	12.8	-16.3	84	78	65.0	26.3	15.3	95	27
Mai	2.0	4.7	-0.7	17.2	-13.6	84	75	82.6	17.8	5.1	47	16
Juni	5.6	8.6	2.5	21.2	-6.7	85	73	103.6	8.2	1.7	4	1
Juli	8.1	11.3	4.9	23.4	-6.6	83	71	126.8	3.5	0.4	1	0
August	8.0	11.0	4.9	21.6	-3.6	84	72	128.1	3.3	0.3	1	0
September	6.0	8.9	3.0	21.3	-7.7	80	68	78.4	7.5	1.7	1	0
Oktober	2.8	5.5	0.1	16.3	-12.7	71	65	45.5	14.1	4.5	8	3
November	-2.7	-0.1	-5.2	12.2	-20.4	73	70	53.6	25.0	14.5	24	10
Dezember	-5.5	-2.9	-8.0	9.8	-22.7	70	69	49.7	29.5	21.8	49	20
Jahr	0.2	3.0	-2.5	23.4	-29.5	78	72	867.0	223.0	137.0		161

Tab. 2: Langzeitmessungen der Wetterstation der Forstlichen Bundesversuchsanstalt an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel (1950m MH). Lufttemperaturen in 2m über dem Boden (pers. Mitt. Dr. G. Wieser).

Patscherkofel Waldgrenze (1963 -1992)	Tm	Max abs	Min abs	Frosttage	Eistage
	°C	°C	°C		
Jänner	-4.6	11.0	-28.0	29.0	19.0
Februar	-4.9	14.4	-22.4	27.0	17.0
März	-2.7	16.0	-16.2	26.0	14.0
April	-0.7	15.9	-18.0	22.0	9.0
Mai	4.2	21.0	-11.9	11.0	1.0
Juni	7.3	22.0	-4.8	4.0	0.0
Juli	9.7	26.0	-5.2	1.0	0.0
August	9.5	25.1	-4.9	1.0	0.0
September	7.2	21.6	-4.8	3.0	0.0
Oktober	4.0	18.6	-14.8	10.0	3.0
November	-0.7	15.0	-18.2	20.0	9.0
Dezember	-3.1	13.5	-20.5	27.0	16.0
Jahr	2.1	26.0	-28.0	183.0	90.0

Jahresmittel der Lufttemperaturen: 0.2 °C (PK) und 2.1 °C (WG), mittlere Lufttemperaturen während des Sommerhalbjahrs (Mai bis September): 5.9 °C (PK) und 8.2 °C (WG); absolute Minima der Lufttemperatur im Winter über Schnee: -29 °C (PK) und -28 °C (WG), Frosttemperaturen während der Wachstumstätigkeit (Juni bis August) um -7 °C (PK) und -5 °C (WG). Die derzeitige Klimaerwärmung bescherte außergewöhnlich warme Jahre: Im Jahr 2002 betrug die Jahrestemperaturen 1.3 °C (PK) und 3.7 °C (WG); im Jahr 2003 mit langen, strahlungsreichen Warmperioden von Juni bis Ende August, betrug die Jahrestemperaturen 1.3 °C (PK) und 4.1 °C (WG). Am kältesten war es an der Waldgrenze in der Periode 1963-1992 im Jahr 1966 mit einem Jahresmittel von 0.7 °C und einer Julitemperatur von 6.5 °C (WIESER 2004).

In den Zentralalpen zwischen 1500m und 2000m MH (Hauptverbreitung der Alpenrosen) gibt es durchschnittlich 170-200 Frosttage (Tagesminimum ≤ 0 °C) und 60-100 Eistage (Tagesmittel ≤ 0 °C) im Jahr. Die Langzeitmessungen auf dem Patscherkofelgipfel ergaben 223 Frosttage und 137 Eistage, an der Waldgrenze 183 Frosttage und 90 Eistage im Jahr. Eine geeignete und dauernde Schneedecke schützt die Vegetation vor strengem Winterfrost. Die durchschnittliche Andauer der Winterschneedecke in den Alpen sind 127 Tage in 1000m MH, 167 Tage in 1500m MH und 214 Tage in 2000m MH (LAUSCHER & LAUSCHER 1980). In unserem Arbeitsgebiet zwischen Waldgrenze und alpinen Grenzstandorten liegt im Winter die Schneedecke ca. 150 bis 220 Tage. Im Winter benötigen die Alpenrosensträucher eine Schneedeckendauer von 150-180 Tagen (bis zu 200 Tagen; TURNER 1961). Daher gelten Alpenrosen als ausgesprochene Zeigerpflanzen für schneereiche Standorte in der subalpinen Stufe.

Der wachstumsgünstige Zeitraum der Pflanzen wird im Gebirge durch lange Winter verkürzt. Aufgrund der Messdaten von alpinen Wetterstationen beträgt die "*klimatische Vegetationszeit*" (üblicherweise: Tage mit Mitteltemperatur über 10 °C) etwa 100 Tage in 1500m MH und etwa 60 Tage an der Waldgrenze in 2000m MH. Eine tatsächliche Dauer des Zeitraums für Wachstum und Entwicklung der Vegetation darf jedoch oberhalb der Wald- und Baumgrenze nicht nur auf die Höhenlage bezogen werden, sie muss auch die topographischen Gegebenheiten des Geländes berücksichtigen (FRIEDEL 1961). Es empfiehlt sich daher als "*potentielle Vegetationsdauer*" für immergrüne Pflanzen, den Zeitraum von der Frühjahrsschmelze bis zum Spätherbst mit regelmäßigen Tagesmittelwerten von <0 °C bzw. bis zum Einschneien anzugeben (SVOBODA 1977; WAGNER et al. 1995). Im Alpenrosengürtel rund um Innsbruck dauert die potentielle Vegetationsdauer meistens 150-170 Tage (erste Dekade Mai bis Ende Oktober).

Bioklima: Über der Waldgrenze entsteht ein örtliches *Kleinklima*, das durch vektorielle Faktoren wie Strahlungseinfall und Wind entsprechend dem unterschiedlichen Geländere relief variiert. Sonnige Hänge und windgefeigte Rippen sind eher trocken und im Winter häufig schneearm, windgeschützte Mulden und Rinnen sind im Sommer eher feucht, im Winter dauernd schneebedeckt (AULITZKY 1963, KRONFUSS 1970, TURNER et al. 1975, LARCHER 1985a). Eine Pflanzendecke erzeugt sodann durch Strahlungsabsorption, Wärmehaushalt und Wasserhaushalt ein spezifisches *Phytoklima*. In Alpenrosenbeständen wird ein großer Teil der eintreffenden Strahlungsenergie in einer schmalen, oberflächennahen Zone absorbiert (Abb.3). Die Strahlungsenergie wird in fühlbare Konvektionswärme,

in Verdunstung (Evapotranspiration) und für Wärmespeicherung (in der Phytomasse und im Boden) umgesetzt. Bei klarem Himmel kann die Temperatur in der umsatzaktiven Laubschicht im Sommer zwischen frühen Nachmittag und vor Sonnenaufgang bis zu 30 K extrem schwanken (Abb.4).

In den Jahren 2000 bis 2003 wurden Temperaturlogger auf unterschiedlichen Standorten in Strauchkronen von Alpenrosen gehängt und in einer Bodentiefe von 10 cm vergraben. Als Beispiel sind Temperaturverläufe in der Blattschicht von *R. ferrugineum*-Sträucher und im Boden auf klimatisch günstiger Lage und einem Grenzstandort in der Abb.5 dargestellt. Die breite thermische Variabilität der Messplätze lässt Präferenzen und Grenzen für das Gedeihen der Alpenrosen erkennen (Tab. 3). Kontrastierende Unterschiede ergeben sich durch Meereshöhe sowie Geländegestaltung und Exposition zur Sonneneinstrahlung. Der Grenzstandort am Patscherkofelgipfel (2230m MH), auf dem nur kleinwüchsige Sträucher vorkommen, unterscheidet sich wesentlich vom üppigen *R. ferrugineum*-Bestand (2040m MH) am wärmeren Westhang des Berges. Allein schon die späte Ausaperung (nicht früher als Juni) der flachen Schneewächte am Gipfel bedingt einen verzögerten Beginn des Wachstums in einer ohnehin kurzen Vegetationszeit (potentielle Vegetationsdauer 80-110 Tage, gegenüber ca. 160 Tage am Westhang). Im Gegensatz dazu

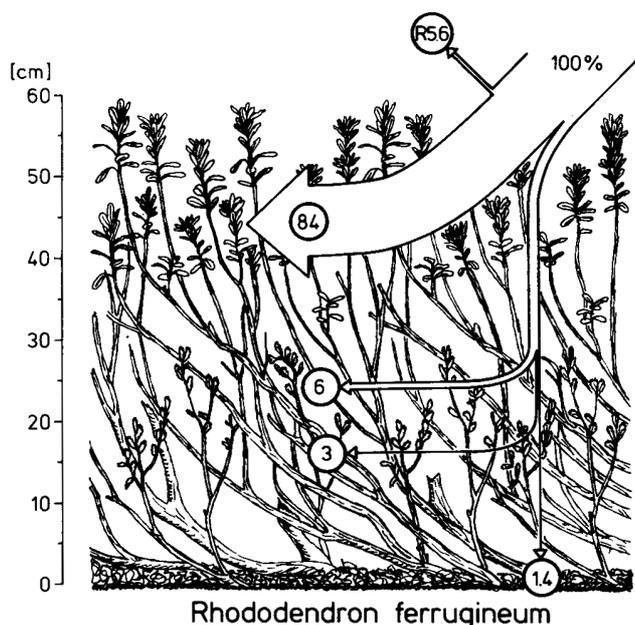


Abb. 3: Lichtabschwächung in einem Bestand von *R. ferrugineum* an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel bei heiterem Himmel. Nur im oberen Drittel des Bestandes empfangen die Blätter für eine leistungsfähige Photosynthese genügend Licht. Mehr als die Hälfte des Bestandes ist dysphotisch und photosynthetisch ineffizient. R = diffuse Reflexion. Aus CERNUSCA (1976).

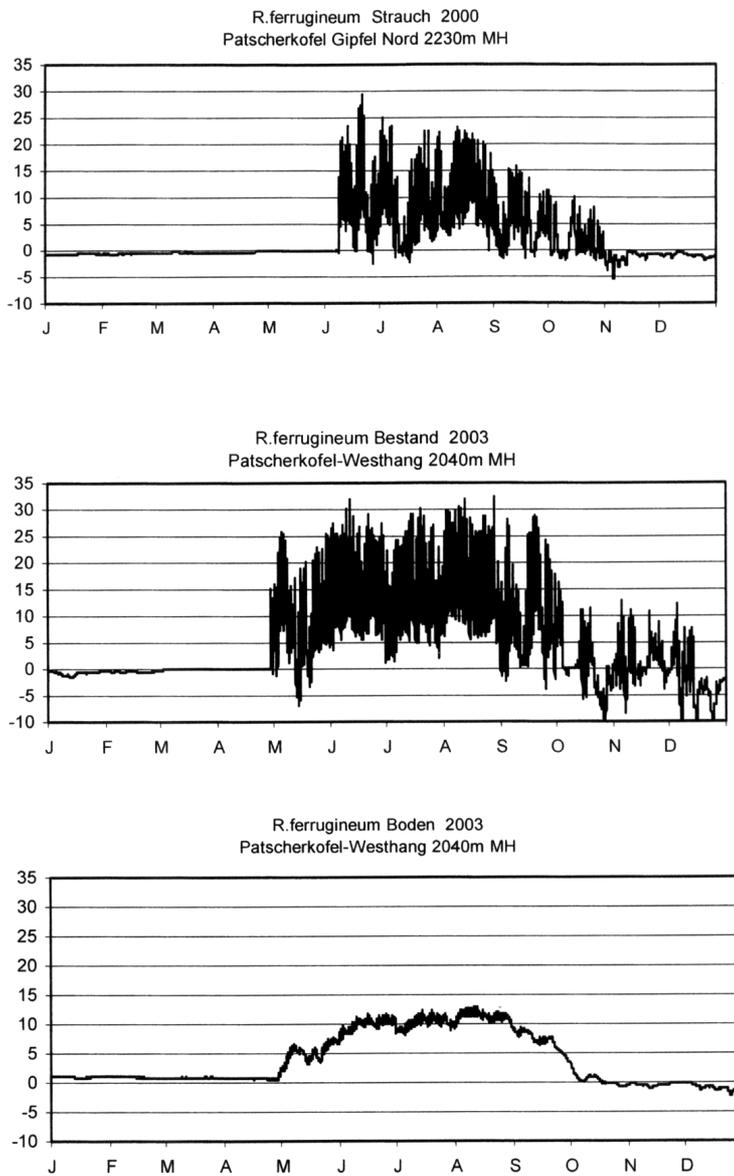


Abb. 5: Jahresverläufe der Temperaturen auf einem Grenzstandort und einem bioklimatisch günstigen Standort der Alpenrosen auf dem Patscherkofel. Oben: Strauchtemperaturen von *R. ferrugineum* an der Nordflanke des Gipfels im Jahr 2000 (Normaljahr). Bestandestemperaturen in Blattschichten von Alpenrosen (Mitte) und im Boden (unten) am Westhang im warmen und schneearmen Jahr 2003. Datenerfassung mit Temperaturloggern.

des Sommers lagen selten tiefer als -3°C , Fröste bis -6 und -7°C gab es im Mai und von September bis Oktober. Allerdings können im Vorwinter bei seichter Schneedecke (hauptsächlich infolge Windverfrachtung) auch tiefere Temperaturen vorkommen. Bei Schneebedeckung sind die Sträucher vor niedrigen Temperaturen geschützt (0°C bis -5°C), daher ist ein berechnetes Jahresmittel der 2m-Temperatur für eine niederwüchsige Vegetation nicht relevant. Im Sommer betrug die durchschnittliche Überwärmung der Bestände am Westhang des Patscherkofels, bezogen auf die Lufttemperaturen der Wetterstationen, bis 5-8 K, die Überwärmung der niedrigen Sträucher am Patscherkogelgipfel bis 7-10 K. Eine Wärmebegünstigung verlängert auch die Reifezeit bis weit in den Herbst hinein. Hingegen waren die mittleren *Tagesminima* im Bestand und jene der freien Atmosphäre während der Aperaturzeit ziemlich einheitlich; auch die absoluten Minimumtemperaturen und die Zahl der Frosttage waren kaum unterschiedlich.

Mitteltemperaturen im Boden (-10 cm) unter dichten Alpenrosenbeständen lagen während der potentiellen Vegetationsperiode bei $8-10^{\circ}\text{C}$, an wärmeren Sonnhängen waren sie um 2 K, an Grenzlagen um 7°C höher. Ähnliche Werte wurden in verschiedenen temperaten und mediterranen Gebirge ca. 250m oberhalb der Waldgrenze von KÖRNER et al. (2003) gemessen. Temperaturen über 5°C im Wurzelraum treten an günstigen Standorten durchschnittlich an 120-160 Tagen auf, in höheren Grenzlagen schmälert sich der Zeitraum auf rund 80 Tage. Im Winterhalbjahr ist die Bodentemperatur unter der Schneedecke um den Nullpunkt.

Tab. 3: Temperaturpräferenzen und -limitationen unterschiedlicher *Rhododendron*-Standorte während der potentiellen Vegetationsperiode in den Jahren 2002 und 2003 (Loggermessungen). Kronentemperaturen von Sträuchern: TmV = mittlere Temperatur während der Vegetationsdauer, wMo = wärmster Monat; Max = abs.Maximum und Min = abs.Minimum. Bodentemperaturen: TmV = Mitteltemperatur während der Vegetationsdauer; wMo = wärmster Monat; $>5^{\circ}\text{C}$ = Tage über 5°C .

Standorte	Seehöhe	Sträucher				Boden (-10cm)		
		TmV [$^{\circ}\text{C}$]	wMo [$^{\circ}\text{C}$]	Max [$^{\circ}\text{C}$]	Min [$^{\circ}\text{C}$]	TmV [$^{\circ}\text{C}$]	wMo [$^{\circ}\text{C}$]	$>5^{\circ}\text{C}$ Tage
Patscherkofel Gipfel-Nord	2230m	6-9	10-11	26-29	-2 bis -3	7	9	80-85
Patscherkofel Westhang	2040m	9-12	11-14	28-32	-6 bis -7	8-10	10-11	125
Seegrube Südhang	1770m	11-14	13-17	38-43	-4 bis -5	10-13	13-16	150
Axamer Lizum Schattige Rinne	1750m	12	11-15	30-33	-5 bis -7	11	10-12	125

4.2. Die Böden und die Mineralstoffversorgung der Pflanzen auf den Standorten:

Böden und Gesteinsunterlagen: Die Böden des Patscherkofels haben sich an der subalpinen Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf silikatischem Gesteinsuntergrund zu sauren Braunerden mit teilweise mächtigen Humushorizonten entwickelt. Der untere Teil des Patscherkofels ist aus Gesteinen der Tauernschieferhülle aufgebaut, die Gipfelkuppe (über 1900-2000m MH) besteht aus Biotitgneisen und Glimmerschiefern des mittelostalpinen Altkristallins (TOLLMANN 1977). Die Bestände von *R. ferrugineum* am Westhang des Patscherkofels wachsen auf alpinen Podsolböden mit typischen Ae- und Bh/s-Horizonten unter einer Rohhumusauflage. Die Tabelle 4 charakterisiert einen sauren tiefgründigen Eisenpodsol (Umbric Podzol). Alpine Podsolböden können aber auch zu oligotrophen Braunerden (Cambic Podzol) degenerieren, wie z.B. am Gipfelstandort.

Die Böden am Sonnhang der Nordkette sind karbonathaltige Braunerden, die gut durchlüftet, neutral oder schwach sauer sind. Kalkhumusböden bestehen aus humusreichem Mull auf darunterliegendem steinigem Ca-Mineralhorizont. Die Kammregion der Innsbrucker Nordkette besteht aus reinem Riffkalk (Wettersteinkalk), darunter treten in der Höhe der Seegrube alpine Muschelkalke mit eingelagerten Mergeln auf (TOLLMANN 1985). Ein günstiges Substrat für *R. hirsutum* ist Moder-Rendsina (Rendzic Leptosol), ein tief-schwarzer, meist feuchter, basenreicher Rendsinatyp. Typische Böden auf der Seegrube mit bezeichnender Schichtung sind Humushorizonte (bis 15cm mächtig) und eine Mittelschicht (Ah/C) über Kalkschutt (PROCK 1989).

Die Umgebung der Axamer Lizum ist geologisch sehr komplex (TOLLMANN 1977): Über kristallinen Metamorphiten und Paragneis des Altkristallins der Stubai Alpen sind Karbonatgesteine des Brennermesozoikum geschichtet. Im Gegensatz zu den Kalkalpen nördlich des Inns sind die Kalkkögel vorwiegend dolomitisch und stärker metamorph. Humuskarbonatböden auf Karbonatgesteinen und Braunerden auf Silikatuntergrund sind

Tab. 4: Bodenhorizonte eines Eisenpodsols unter *Rhododendron*-Beständen auf dem Patscherkofel. Analysen von Dr. I. Neuwinger (aus LARCHER 1977) und G. WIESER (1983). Bodenhorizonte: L = Streu; O_f = aufliegender Rohhumus; O_h = Humusschicht; A = Anreicherung von organischer Substanz; A_e = Eluvialhorizont (Bleichschicht aufgrund Auswaschung); B = Schichten zwischen A und C; B_h = humoser Übergangshorizont; B_s = Anreicherung von Fe/Al-Hydroxiden; C_v = Verwitterungsschicht; C = Grobschutt, Geröll und Muttergestein.

Horizont	Mächtigkeit [cm]	pH	Org.Substanz [Gewicht %]	C/N	Sand [%]	Schluff [%]	Ton [%]	Luftvolumen [Vol %]
L	(2)-3-(4)	2.8-4.0	--	--	--	--	--	--
O _f	(5)-7-(8)	2.8-2.9	93	24:1	--	--	--	18
O _h	(15)-18-(20)	2.8-3.1	81	34:1	--	--	--	11
A _e	(2)-5-(10)	3.1-3.3	9	32:1	48	46	6	14
B _h	(5) - (10)	3.8-4.0	11	16:1	58	36	6	12
B _s	(10)-15-(25)	4.4		15:1				
B _s /C _v	(30) - (40)	4.2-4.6	7	12:1	59	35	6	17

häufig vermengt. Auf diesen Böden können alle drei *Rhododendron*-Arten nebeneinander vorkommen, so dass die verschiedenen Sträucher mit ihrem Wurzelfilz im sauren Humus und mit tiefgründigen Senkwurzeln im Karbonatschutt aber auch in Braunerde wachsen.

Stichprobenweise Bestimmungen der Bodenreaktion auf den verschiedenen Standorten in unseren Arbeitsgebieten zeigen, dass im optimalen Lebensraum von *R. ferrugineum* eine beachtlich saure Bodenreaktion herrscht (aktuelle pH-Werte 4-5, potentielle pH-Werte 3-4). *R. ferrugineum* gedeiht aber auch auf nichtsilikatischem Untergrund in schwach saurem bis neutralem Milieu (aktueller pH-Wert 6-7, potentieller pH-Wert 4-6), vor allem wenn eine genügend mächtige Rohhumusdecke vorhanden ist. *R. hirsutum* ist überwiegend auf Böden mit aktuellen pH-Werten um 6,5-8 und potentiellen pH-Werten von 6-7,5 zu finden. *R. x intermedium* akzeptiert aktuelle pH-Werte von 5-7 und potentielle von pH 4-7. Die Bodenreaktion im Umfeld der Pflanze ist ein wichtiger verbreitungsbestimmender Faktor. Je nach Ausgangsgestein und Sättigung der Sorptionskomplexe mit Kationen puffert sich der Boden auf einen bestimmten pH-Bereich ein und wirkt sich auf die Nährstoffverfügbarkeit für die Pflanzen aus.

Für die *Silikatböden* des Patscherkofels sind sehr niedrige Konzentrationen von CaCO_3 bezeichnend. Reichlich vorhanden sind Phosphor, Kalium, Magnesium und Eisen (Tab. 5). Die Stickstoffkonzentration in der Bodenlösung ist dürftig, weil in stark sauren Böden der Großteil des Stickstoffvorrates im Humus gebunden ist. Die *Karbonatböden* der Nordkette sind charakteristisch für hohe Kalziumkarbonatgehalte. Auf Kalkböden wird Stickstoff rasch mineralisiert und daher ist genügend für die Vegetation vorhanden. Die *Mischböden* in der geologischen Kontaktzone der Axamer Lizum sind im Humusbereich ähnlich wie die Humushorizonte der anderen alpinen Böden; die auffallend höheren Magnesiumwerte beruhen auf einer Vermischung mit Dolomit. Die Feinerde der Mischböden weist auf mosaikartig kleinräumige Standorte mit wenig bis sehr hohen Magnesium- und Kalkgehalten im Unterboden.

Tab. 5: Mineralstoffgehalte in Böden unter Alpenrosenbeständen (mittlere Werte und Spannen von Stichproben). Konzentrationen = mg/kg, außer Nitrat + Ammonium (g N m^{-2}) und CaCO_3 (%). Analysen: Agentur für Gesundheit und Ernährungssicherheit in Wien (Dr. A. Baumgarten) und *Institut für Waldökologie der Universität für Bodenkunde in Wien (Dr. M. Sieghardt).

Herkünfte:	Patscherkofel	Patscherkofel	Seegrube	Axamer Lizum	Axamer Lizum
Böden:	Umbric Podzol	Cambic Podzol	Rendzic Leptosol	Kontaktzone Humus	* Kontaktzone Feinerde
$\text{NO}_3 + \text{NH}_4$	8.8±5	1,8	25±6	10±3	
P	83±37	15	20±6	37±27	
K	424±140	89	108±7	188±57	
Mg	420±92	83	165±13	940±260	47 bis 156
Fe	1488±605	688	941±112	1538±740	0.5 bis 504
CaCO_3	<1%	<1%	46%	<1%	18 bis 80%
Arten:	<i>R. ferrugineum</i>	<i>R. ferrugineum</i>	<i>R. hirsutum</i>	<i>R. x intermedium</i>	<i>R. x intermedium</i>

Ein Richtmaß für den Abbau der organischen Bodenschichten ist die Menge von Stickstoff und Phosphor, die nach der mikrobiellen Streuzersetzung in der Bodenlösung verbleibt. Diese Nettomineralisierungsrate von Böden unter alpinen Zwergstrauchheiden ist auf dem Patscherkofel nach Untersuchungen von REHDER & SCHÄFER (1978) extrem niedrig, nämlich nur 0.5 g N m^{-2} und 0.3 g P m^{-2} während des schneefreien Zeitraums. Im Gegensatz dazu wurde in Böden unter dem *Seslerio-Semperviretum* mit *R. hirsutum* in den Nördlichen Kalkalpen (Wettersteingebirge) ein Wert von 3.3 g N m^{-2} festgestellt (REHDER 1976).

Mineralstoffgehalte der Blätter auf den Standorten: Die Pflanzen holen sich ihre nötigen mineralischen Nährstoffe aus dem Wurzelraum, wobei die Wurzeln der Alpenrosen in besonders inhomogene Bodenschichten, nämlich in sauren Humus und jeweils saure oder basische Mineralböden eindringen. Um einen Einblick in das Mineralstoffangebot der gesamten Bodenschichten zu bekommen, werden die aufgenommenen Nährstoffmengen und ihre Zusammensetzung in den Pflanzengeweben chemisch analysiert. Speziell die Analyse der Blätter ist als Maßstab für die pflanzenverfügbaren Bodennährstoffe sehr wertvoll (MARSCHNER 1995). In der Tabelle 6 werden Aschen- und Mineralgehalte von Blättern der drei Arten der Alpenrosen auf ihren typischen Böden verglichen. Die Blattproben wurden in einer Mischung aus HNO_3 und HClO_4 aufgeschlossen und die Elementkonzentrationen wurden mittels Emissionsspektrometrie (ICP-OES) bestimmt (mdl. Mitt. Dr. M. Sieghardt).

Mit 2.5% bis 4% Aschengehalte sind die Alpenrosenblätter, wie Ericaceen (KINZEL 1982), arm an Mineralstoffen. Die Blätter von *R. ferrugineum* am Patscherkofel auf sauren Podsolböden (potentielle pH-Werte 3-4) enthalten am wenigsten Mineralstoffe. Die Aschenzusammensetzung spiegelt, zusätzlich zu den pflanzenspezifischen Besonderheiten, die chemische Eigenart des Bodens wider: Die Pflanzen können aus dem Mineralstoffan-

Tab. 6: Aschengehalte und Elementkonzentrationen (in mg g^{-1} Trockensubstanz) von Blättern der Alpenrosenarten auf ihren Standorten. Mittlere Werte und Spannen von Stichproben. Blattanalysen: Institut für Waldökologie der Universität für Bodenkunde in Wien (Dr. M. Sieghardt).

Herkünfte:	Patscherkofel	Seegrube	Axamer Lizum	Axamer Lizum
Böden:	Umbric Podzol	Rendzic Leptosol	Kontaktzone	Dolomit-Kontaktzone
Arten:	<i>R. ferrugineum</i>	<i>R. hirsutum</i>	<i>R. x intermedium</i>	<i>R. x intermedium</i>
Asche	2.46±0.25	3.63±0.35	2.93±0.23	3.94
P	1.46±0.16	0.90±0.01	0.87±0.22	0.51
S	3.39±0.76	4.75±0.32	4.75±0.42	3.78
K	5.07±0.60	7.51±0.09	5.32±0.47	3.99
Ca	7.04±1.03	11.45±0.88	8.66±0.01	10.29
Mg	1.66±0.15	1.33±0.19	2.04±0.37	3.61
Mn	0.239±0.06	0.024±0.01	0.053±0.03	0.009
Fe	0.121±0.08	0.084±0.02	0.109±0.04	0.022
Al	0.176±0.02	0.064±0.001	0.078±0.01	0.049

gebot im Boden verschiedene Elemente bevorzugt absorbieren, aber keines von der Aufnahme ausschließen. So inkorporiert *R. ferrugineum* auf silikatischem Gesteinsuntergrund viel Eisen und vor allem Mangan und Aluminium, wogegen *R. hirsutum* auf Karbonatböden mehr Kalium, Kalzium und Magnesium in den Blättern anreichert. Die Elementkonzentrationen der Blätter von *R. x intermedium* auf den Mischböden in der Kontaktzone in der Axamer Lizum sind teilweise ähnlich wie die von *R. ferrugineum* auf dem Patscherkofel (K und auch Fe) oder von *R. hirsutum* auf der Nordkette (S, Mn und Al), andererseits dazwischen (Ca und Mg). Ein Standort in der Axamer Lizum, in dem die Mischböden und Dolomitm Böden aneinander grenzen, macht sich als extrem nährstoffarm und calcicol bemerkbar (hoher Aschengehalt, hohe Konzentrationen von Ca und Mg, sehr niedrige Werte von Fe, Mn). Es zeigt sich, dass *R. x intermedium* eine beträchtliche edaphische Amplitude besitzt. Früher hatten KINZEL & HORAK (1969) in der Übergangszone der Axamer Lizum die Arten *R. ferrugineum* und *R. hirsutum* untersucht und gefunden, dass sich im Verhältnis K zu Ca und Mg kaum Unterschiede feststellen lassen; daher vermuteten die Autoren eher nicht bestimmte metabolische Eigenschaften, sondern überwiegend umweltabhängige Einflüsse als Ursache.

Auf sauren Böden wirkt ein Überschuss von freigesetzten Aluminiumionen auf Pflanzen toxisch, wenn sie diese nicht komplex abbinden. Daher schädigt übermäßige Aufnahme von Al^{3+} calcicole Pflanzenarten. In unserem Arbeitsgebiet sind jedoch diese Werte der Blätter aller drei Arten innerhalb der üblichen Spanne der Aluminiumgehalte von immergrünen Holzpflanzen (0.09 bis 0.200 mg g⁻¹ Trockensubstanz; LIETH & MARKERT 1988). In Kalkböden, in denen Ca^{2+} und HCO_3^- stark erhöht sind, werden Phosphat, Eisen, Mangan und einige Spurenelemente in schwerlöslichen Verbindungen gebunden, wodurch die Pflanzen unzureichend mit diesen Nährstoffen versorgt sind. Im Vergleich der Mineralgehalte der Blätter von *R. ferrugineum* zu den anderen Arten ergeben sich für P = 1 zu 0.6-0.4 und für Fe = 1 zu 0.7-0.2.

Das Mineralstoffangebot, vor allem bezüglich Stickstoff, Phosphor und Spurenelementen, verbessert sich mit der Infektion durch Mykorrhizapilze. Durch die Verpilzung der Wurzeln wird die resorbierende Oberfläche vergrößert, und dies wirkt sich besonders in nährstoffarmen Böden wachstumsfördernd aus. Die alpinen Ericaceen, auch *R. ferrugineum*, *R. hirsutum* und *Rhodothamnus chamaecistus* sind immer mit symbiotischen Pilzen vom Typus *Hymenoscyphus ericae* verbunden (HASELWANDTER 1987, HASELWANDTER & READ 1983). Im Falle der ericoiden Mykorrhiza werden durch symbiotische Pilze zusätzliche Stickstoffquellen erschlossen. Auch Eisen ist in einer aeroben Umgebung nicht in ausreichendem Maße verfügbar. Um den Eisenbedarf zu decken, scheiden viele Mikroorganismen Siderophore aus, welche das dreiwertige Eisen binden und damit verfügbar machen. Typische ericoide Mykorrhizapilze synthetisieren auf sauren Böden das cyclische Hexapeptid Ferricrocin als Hauptsiderophor, auf basischen Böden scheidet der pilzliche Endophyt den cyclischen Triester Fusigen aus (HASELWANDTER 1995).

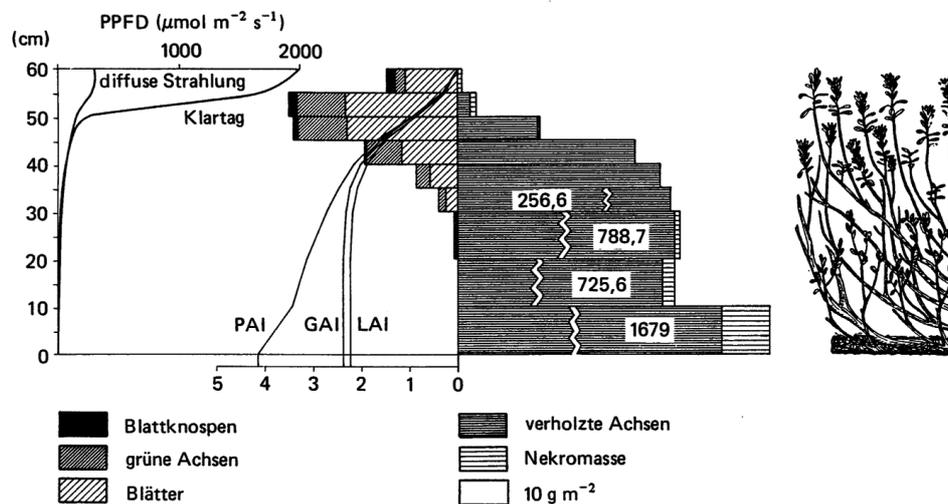


Abb. 6: Oberirdische Phytomassenschichtung eines Alpenrosenbestandes im Alpengarten Patscherkofel im Herbst. Balken: Trockenmasse pro Grundfläche [g m^{-2}], links: autotrophe Komponenten (Blätter und grüne Achsen), rechts: heterotrophe Komponenten (verholzte Achsen und tote Pflanzenteile). LAI = Blattflächenindex, GAI = Grün-Index (Blätter und grüne Achsen), PAI = Pflanzenindex (alle Pflanzenteile). Ganz links: Direkte und diffuse Strahlungsabschwächung; PPFD = photosynthetische Photonenflussdichte (Lichtintensität). Aus SIEGWOLF (1987).

Tab. 7: Phänologische Beobachtungen der vegetativen Sprosse von *Rhododendron ferrugineum* an und über der Waldgrenze in verschiedenen Jahren. Nach SIEGWOLF (1987), GAZARINI (1988), AICHNER (1996), DE CARLI (2001) und eigene Beobachtungen in den Jahren 2002 und 2003.

Phänophase	Häufige Termine	Zeitspannen
Schneesmelze	Erste Dekade Mai	Ende April bis 2. Dekade Mai
Knospen schwellen	Letzte Maiwoche	
Beginn des Austriebs	Mitte Juni	1. Dekade Juni - Ende Juni
Streckungswachstum	4-5 Wochen	
Neue Blätter ausgereift	1. Dekade August	3. Dekade Juli - 2. Dekade August
Knospenanlagen für nächstes Jahr	Anfang August	
Schildhaare bräunend	Mitte bis Ende August	
Beginn Gelbfärbung von Blättern	1. Dekade September	
Partieller Blattabwurf	Ende September	Mitte September - Mitte Oktober
Knospenruhe	8 Monate	

5. Wachstum und Entwicklung:

5.1. Vegetative Entwicklung:

Die Bestandesstruktur eines dichten und hohen Gebüsches von *R. ferrugineum* im Alpengarten des Patscherkofels wurde von CERNUSCA 1976, SIEGWOLF 1987 und GAZARINI 1988 untersucht. Die Aufgliederung der oberirdischen Phytomasse verteilte sich in einen Blattanteil mit etwa 10%, in einen Achsenanteil mit 85% und einer Nekromasse (anhafende tote Teile) mit etwa 5% (Abb.6). Die Blattmasse war vor dem Frühjahrsaustrieb infolge des herbstlichen Blattverlusts und der winterlichen Schäden am geringsten (in diesem Bestand: 240g Trockensubstanz per m² Bodenfläche; Blattflächenindex LAI 2.0). Zum Sommer hin nahm der Blattanteil stark zu und nach Ausreifung des neuen Laubes war die Blattmasse am höchsten (440g m⁻²; LAI 3.5).

Der Neuaustrieb und die Sprossreifung der Alpenrosen beträgt durchschnittlich 12 bis 15 Wochen. Für *R. ferrugineum* an der Waldgrenze des Patscherkofels wurden innerhalb von 20 Jahren immer wieder phänologische Termine notiert (Tab. 7). Etwa 4 Wochen nach der Schneeschmelze beginnt der Neuaustrieb und das Längenwachstum der Sprosse, das bis in den August dauert (Hauptwachstumsphase). Dann sind auch die diesjährigen Blätter ausgebildet und die Knospen für das nächste Jahr angelegt. Anfang August ist der Wachstumszyklus abgeschlossen, jedoch wird die Assimilationstätigkeit und Speicherung fortgeführt. Ab September beginnt die Laubmauser: Die Vergilbung vorjähriger Blätter (Blattalter 12-16 Monate) zeigt die Seneszenz an, und mit teilweise Blattabwurf (durchschnittlich 30 bis 50%) schließt diese Phase ab.

5.2. Reproduktive Jahresdynamik:

Die Blühsprosse von *R. ferrugineum* treiben an der unteren alpinen Stufe des Patscherkofels etwa 5 Wochen nach der Schneeschmelze aus. Späte Ausaperung bewirkt also spätere Streckung der Infloreszenzen und verspäteten Blühbeginn. Nach dem Aufblühen der ersten Rispen benötigen die Alpenrosenbestände für die Vollblüte je nach Witterung 1 bis 2 Wochen (Tab. 8). Die Blühphase von Blühbeginn bis Ende des Blühens dauert 3 Wochen. Die Fruchtentwicklung von der Vollblüte bis zur Fruchtreife dauert 10 bis 11 Wochen. Die trockenen Kapseln öffnen sich ab September und streuen die Samen bis zum Einschneien aus. In den warmen und schneearmen Beobachtungsjahren 2002 und 2003 waren alle phänologischen Termine verfrüht: Der Blühbeginn (4.-9. Juni 2003, Datumszahl 155-160) trat gegenüber dem durchschnittlichen Termin der früheren Jahre (21.Juni, Datumszahl 172) um 2-3 Wochen früher ein. Der Beginn der Fruchtreife war 18 Tage früher als im Durchschnitt (Abb.7). Überdies trieben im Jahr 2003 stellenweise auf vereinzelt Sträuchern vorgezogene (proleptische) Blühsprosse anfangs September aus.

Im Gipfelbereich schmilzt der Schnee Mitte Juni, die niederliegenden Spaliersträucher beginnen normalerweise Mitte Juli (rund um die Datumszahl 195) zu blühen. In Jahren mit langer Schneebedeckungsdauer bis Anfang Juli (z.B. 1999 oder 2004) blühen die Sträucher erst Ende Juli bis Anfang August. In der Folge werden die Früchte erst in der

ersten Oktoberdekade reif. In diesen hochgelegenen Plätzen kommt es öfters vor, dass die Sträucher früher eingeschneit werden und die Kapseln nicht vollständig ausreifen.

Anhand von Daten des vormaligen Phänologischen Beobachtungsdienstes für Tirol hatten wir den Blühbeginn (10% offene Blüten) für die Alpenrosenbestände zwischen 600m und 2000m MH folgende Termine ermittelt: Im Zeitraum von 1961 bis 1967 begannen die Sträucher von *R. ferrugineum* im Durchschnitt um den 18. Juni zu blühen; zwei Jahre mit milderem und kürzeren Spätwintern blühten sie 5-7 Tage früher und zwei Jahre mit kalten bzw. schneereichen Spätwintern 4-6 Tage später. Bei der Bearbeitung der Daten kam auch

Tab. 8: Blütenphänologie von *Rhododendron ferrugineum* im Bereich zwischen 1700m bis 2000m MH in mehreren Jahren. Nach SIEGWOLF (1987), GAZARINI (1988), AICHNER (1996), DE CARLI (2001) und eigene Beobachtungen in den Jahren 2002 und 2003.

Phänophase	Mittlere Termine	Zeitspannen
Schneesmelze	Erste Dekade Mai	Ende April – 2. Dekade Mai
Infloreszenzschieben	2. Woche Juni	1. bis 2. Dekade Juni
Blühbeginn	3. Dekade Juni	Mitte Juni bis 1. Woche Juli
Vollblüte	1. Dekade Juli	Letzte Woche Juni – 2. Dekade Juli
Ende des Blühens	2. Dekade Juli	Anfang Juli – Ende Juli
Fruchtreife	1. Woche September	Letzte Woche August – Mitte September

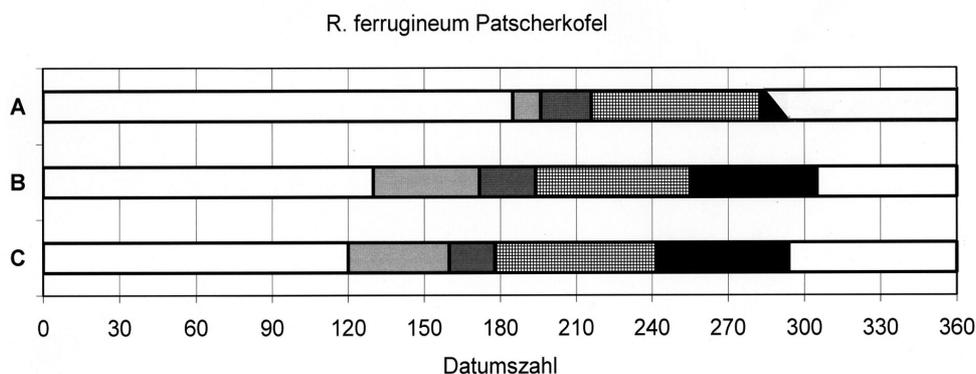


Abb. 7: Reproduktive Phänologie von *R. ferrugineum* an einem Grenzstandort am Gipfel des Patscherkofel und an der Waldgrenze. (A) Gipfel in einem schneereichen Jahr (1999): Der weiße Keil deutet ein frühes Einschneien im Spätherbst auf örtlich unterschiedlichen Standorten hin. (B) Durchschnittliche phänologische Termine an der Waldgrenze. (C) Waldgrenze im warmen Jahr 2003. Weiß: Sträucher unter Schnee; hellgrau: Präflorationsphase (Beginn des Infloreszenzschiebens bis Blühbeginn); dunkelgrau: Anthese (Beginn bis Ende der Blühphase); gerastert: Fruchtentwicklung; schwarz: Fruchtreife und Aussamen. Am Gipfelstandort können Sträucher im Spätherbst eingeschneit werden, so dass nicht alle Samen reif sind. Datenquelle: siehe Tabelle 8 und eigene Beobachtungen.

die Zeitverschiebung des Blühbeginns mit der Meereshöhe und der Hangrichtung zutage: Im Mittel war pro 500 Höhenmeter der Blühtermin 4 Tage nach rückwärts verschoben und, bei gleicher Höhenlage, war der Blühbeginn auf Schattenhängen 4 bis 6 Tage später als auf Sonnhängen. In einer Studie mit *R. ferrugineum* im Wallis wurde zwischen 1815m und 2050m MH eine Verspätung des Blühbeginns und der Vollblüte von 4 Tagen, bei Beginn der Fruchtreife eine Verzögerung von ca. 10 Tagen beobachtet (SCHLÜSSEL et al. 2000).

Für *R. hirsutum* stehen uns weniger Beobachtungen zu Verfügung: Ein Vergleich der zwei *Rhododendron*-Arten anhand der Daten des Phänologischen Beobachtungsdienstes für Tirol aus Höhenlagen von 1000m bis 2000m MH weist auf einen um 8 Tage späteren Blühbeginn bei *R. hirsutum* gegenüber *R. ferrugineum* hin (Abb.8). In der Axamer Lizum, also im selben Gebiet und in gleicher Meereshöhe, beginnen die Sträucher von *R. hirsutum* etwa zwei Wochen später als die von *R. ferrugineum* zu blühen, und die Vollblüte von *R. hirsutum* tritt erst ein, wenn *R. ferrugineum* schon weitgehend abgeblüht ist. Bei *R. hirsutum* ist die präflorale Phase etwas länger als bei *R. ferrugineum*, außerdem zieht sich die Blühphase am selben Standort länger hin. Frucht- und Samenentwicklung dürften bei *R. hirsutum* gleich lang dauern wie bei *R. ferrugineum*.

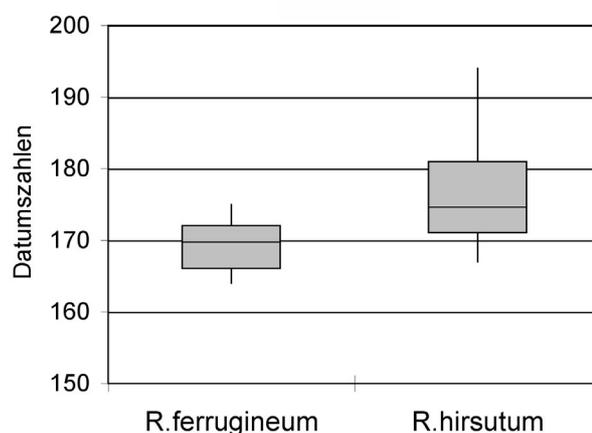


Abb. 8: Blühbeginn der Alpenrosen (10% offene Blüten) in Tirol von 1961 bis 1967. Die Boxen kennzeichnen die Zeitspanne (Datumszahlen), in der die Hälfte der Alpenrosensträucher aufblüht. Die Endmarken beziehen sich auf 80% beobachteten Blühbeginn, die Mittellinie ist der Median. *R. ferrugineum* blüht im Mittel um 5 Tage früher als *R. hirsutum*. Aus Daten des Phänologischen Beobachtungsdienstes für Tirol.

Die spärlichen Beobachtungen an *R. x intermedium* deuten darauf hin, dass die Hybriden nicht nur in ihrer Morphologie, sondern auch hinsichtlich der Entwicklungs-terminen eine Zwischenstellung zwischen *R. ferrugineum* und *R. hirsutum* einnehmen. *R. x intermedium* beginnt etwa eine Woche später als *R. ferrugineum* zu blühen, die Vollblüte dauert ähnlich wie bei *R. ferrugineum* nur zwei Wochen lang. Die Frucht- und Samenentwicklung nimmt wie bei den beiden Elternarten etwa 11 Wochen in Anspruch. Der Blühzeitpunkt und die Blühdauer haben wesentliche Auswirkungen auf die Hybridbildung; durch die überlappende Blühzeit steht für eine Kreuzbestäubung zwischen *R. ferrugineum* und *R. hirsutum* nur eine kleine Zeitlücke zur Verfügung.

5.3. Reproduktionsbiologie von *R. ferrugineum*:

Der reproduktive Zyklus von *R. ferrugineum* erstreckt sich über ein Jahr: Im ersten Jahr werden bereits zur Zeit der Blüte die Infloreszenzen für das Folgejahr an terminalen Trieben angelegt (Abb.9). Bis Anfang September sind die Blütenknospen mit allen Blattkreisen weitgehend ausdifferenziert. In den Antheren sind bereits die Pollentetraden angelegt, nur die Samenanlagen überwintern in einem Stadium vor der Reifeteilung. Im zweiten Jahr beginnen kurz nach der Schneeschmelze (je nach Standort und Höhenlage Mai bis Juni) die Infloreszenzknospen gemeinsam mit den vegetativen Knospen zu schie-

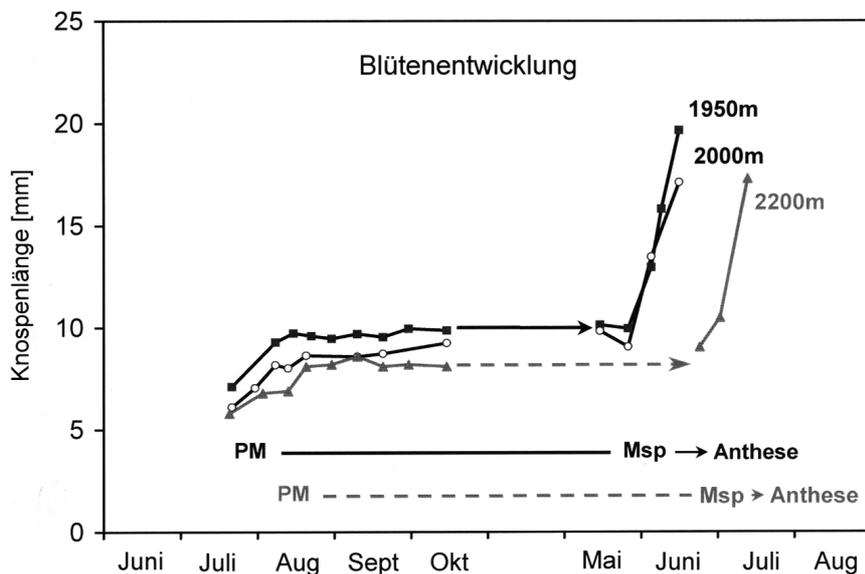


Abb. 9: Verlauf der Blütenentwicklung von *R. ferrugineum* an der Waldgrenze (1950m MH), der unteren alpinen Höhenstufe (2000m MH) und am Gipfelstandort des Patscherkofels (2200m MH; grau markiert und strichliert). PM = Pollenmeiose; Msp = Megasporengeese; Anthese = Blühbeginn. Messdaten von DE CARLI (2001) und von J. WAGNER.

ben. Während dieser Streckungsphase findet in den Samenanlagen die Reifeteilung mit anschließender Gametophytenentwicklung statt. Erst zum Zeitpunkt der Anthese sind die Samenanlagen befruchtungsreif.

Die Blüten einer Doldentraube blühen von unten nach oben auf. Eine einzelne Blüte kann bis zu fünf Tage lang geöffnet sein. Die Narben von *R. ferrugineum* sind bereits beim Öffnen der Blütenkrone für Pollen rezeptiv (ESCARAVAGE et al. 1997). Als Blütenbesucher können zwar verschiedene Insektenarten beobachtet werden (Hautflügler, Fliegen, Käfer, Schmetterlinge), jedoch sind nur Bienen und Hummeln effiziente Bestäuber. Bei einem einzigen Blütenbesuch überträgt eine Biene ca. 600, eine Hummel etwa 1000 Pollenkörner (ESCARAVAGE & WAGNER 2004). In einem Markierungsexperiment wurden die offenen Blüten eines *R. ferrugineum*-Strauchs mit fluoreszierendem Farbpulver belegt, das gemeinsam mit den Pollenkörnern von Bienen und Hummeln transportiert wurde. Die Ausbreitung der Farbpartikel im Gelände konnte später mit einer UV-Lampe beobachtet werden. Dabei stellte sich heraus, dass der meiste Pollen durch Bienen in einem Radius von wenigen Metern verteilt wurde. Hummeln weisen einen größeren Flugradius auf; vereinzelte Fluoreszenzsignale konnten noch in 50 m Entfernung von der Pollenquelle festgestellt werden. Die Distanz des Pollentransports hat einen wesentlichen Einfluss auf den Genfluss innerhalb einer Population, der, wie auch durch molekularbiologische Untersuchungen bestätigt wurde (ESCARAVAGE et al. 1998), in *R. ferrugineum* Beständen eher gering ist.

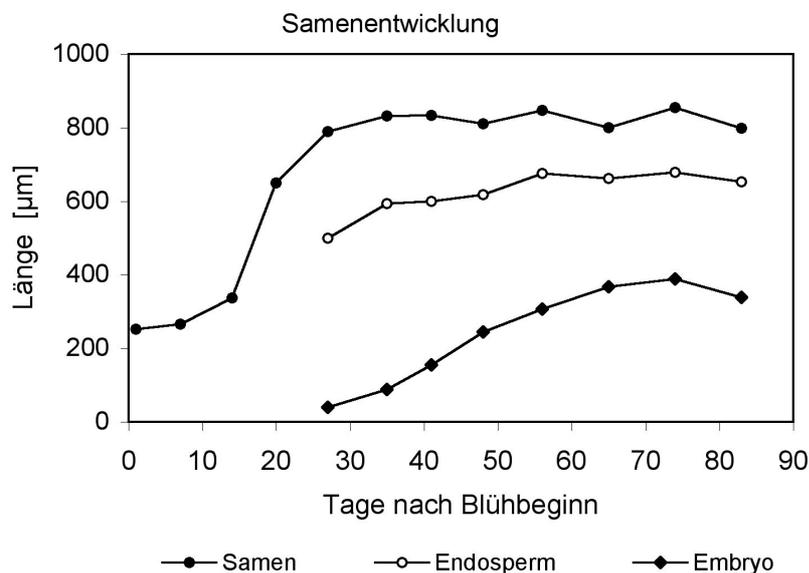


Abb. 10: Dynamik der Samenentwicklung von *R. ferrugineum* an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel. Mittelwerte der Längen der wachsenden Samen, des Nährgewebes (Endosperm) und des Embryos von jeweils 70 bis 150 Messungen pro Termin. Die Samen waren ca. 80 Tage nach Blühbeginn reif. Nach NIEDERWIESER (2002).

Sieben Tage nach Blühbeginn waren viele der Samenanlagen bereits befruchtet. Dann verblüht die Blütenkrone sehr rasch und fällt ab. Der anfänglich grüne Fruchtknoten beginnt zu schwellen und erreicht etwa ein Monat nach der Anthese seine endgültige Größe. Während der folgenden Wochen verfärben sich die Früchte zunehmend braunrot und verholzen gegen Ende der Fruchtentwicklung. Ab Mitte September beginnen die fünfteiligen Kapseln aufzuspringen um zahlreiche winzige Samen zu entlassen.

Das Samenwachstum verläuft parallel mit dem Fruchtwachstum (Abb.10). Vier Wochen nach der Befruchtung erreichen die Samen ihre endgültige Größe. Zu diesem Zeitpunkt füllt das zelluläre Endosperm (Nährgewebe) bereits den Großteil des Samens aus und beginnt Speicherstoffe einzulagern (Proteine, Lipide). Der Embryo befindet sich allerdings noch in einem frühen Entwicklungsstadium (Globulärstadium), erst in den folgenden Wochen bildet sich ein torpedoförmiger Embryo mit nur sehr kurzen Cotyledonen aus, der erst kurz vor Öffnen der Kapsel fertig ausdifferenziert ist.

An der Waldgrenze und in der unteren alpinen Höhenstufe (etwa 2000m MH) des Patscherkofels ergab sich bei besten Bedingungen ein Verhältnis von reifen Früchten und Blüten von 0.85. Etwa 5% der Früchte abortierten in einem frühen Entwicklungsstadium ohne erkennbare Ursache, weitere 10% wurden vom Pilz *Sclerotinia rhododendri* befallen und starben dadurch ab. Hingegen erlangen die Sträucher auf der Nordflanke des Gipfels in schneereichen Jahren bei außergewöhnlich kurzer Vegetationsperiode (z.B. 1999) einen Fruchtansatz von nur ca. 25%. Auch in intakten Früchten erreicht nur ein geringer Anteil der Samenanlagen die Samenreife. Pro Fruchtknoten werden 450 bis 650 Samenanlagen angelegt, aus denen aber nur 100 bis 150 reife, intakte Samen hervorgehen (Abb.11). Die restlichen Samenanlagen sterben entweder bald nach der Anthese ab, da sie offensichtlich nicht befruchtet worden sind, oder sie vergrößern sich, ohne ein Nährgewebe und einen Embryo auszubilden. Diese tauben Samen sind zum Zeitpunkt der Samenreife gleich groß wie intakte Samen, bestehen aber nur aus der Samenschale.

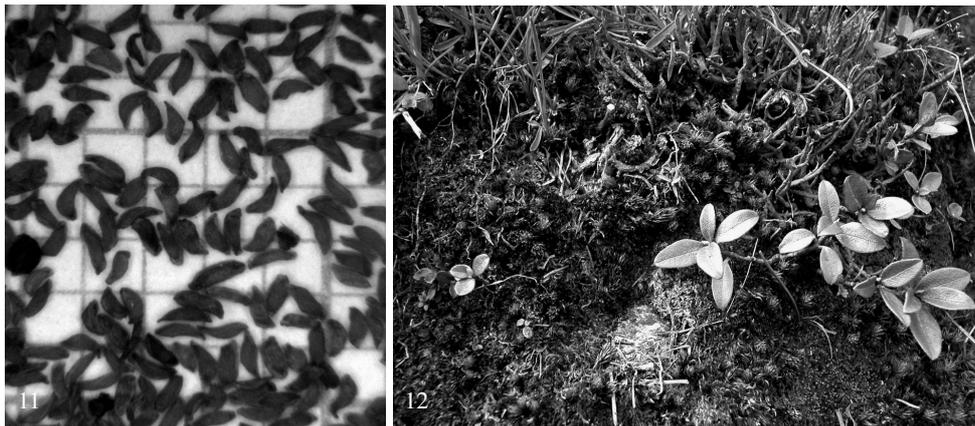


Abb. 11: Reife Samen von *R. ferrugineum* (Raster: Millimeterpapier).

Abb. 12: Sämlinge (links) und Jungpflanzen (rechts) von *R. ferrugineum* auf einem Bodenanschnitt.

R. ferrugineum vermehrt sich sowohl sexuell durch Samen als auch klonale Verjüngung durch Absenken der Triebe. Sexuelle Vermehrung findet vor allem bei Einzelbüschen und in jungen Populationen statt (PORNON et al. 1997), wenn durch Verletzung der Rohhumusdecke die Keimung begünstigt wird. Die meisten Sämlinge findet man auf schattigen und dauerfeuchten, feinerdigen Bodenauflässen (Abb.12).

5.4. Keimung

Die Keimfähigkeit der Samen von *R. ferrugineum* vom Patscherkofel und den Wipptaler Bergen aus 1900m bis 2100m MH wurde im Laboratorium auf feuchtem Filterpapier in Petrischalen bzw. unter Standardbedingungen in der Jacobsen-Apparatur geprüft (WILDNER-ECCHER 1988, NIEDERWIESER 2002). Die Samen keimen am besten bei Tageslicht (Lichtkeimer) und nach einer leichten Schneebedeckung im Winter (einen Monat Kaltstratifizierung). Die Keimdauer zwischen der Samenquellung und dem Austritt der Keimwurzel benötigt 7 bis 9 Tage bei 20-25°C. Der weitere Keimungsvorgang bis zu den entfalteten Keimblättern ist langsam (3-4 Wochen). Das Keimprozent war nach Kaltstratifizierung beträchtlich, nämlich 60-90% gekeimter Samen an der Gesamtzahl ausgelegter, vitaler Samen.

6. Lebensleistung in der alpinen Umwelt:

6.1. Kohlenstoffhaushalt:

Bereits in frühen Jahren wurde die quantitative Messung von Photosynthese und Atmung als brauchbares Kriterium für die Produktionsleistung und den Zustand der Pflanze benützt. Erste Freilandmessungen von Tages- und Jahresverläufen der Photosynthese und Atmung an Alpenrosen wurden im Alpengarten des Patscherkofel von CARTELLIERI (1935) durchgeführt. Schon damals wusste man, dass die Kohlenstoffassimilation von *R. ferrugineum* nach dem Ausapern im Mai bald anspringt, aber erst im Spätsommer die höchste Leistung erreicht, wenn der Jahresaustrieb ausgebildet ist (Abb.13). Nach schärferen Frösten im Oktober wird die Photosyntheseleistung schnell herabgesetzt. Im winterlichen Ruhezustand der Sträucher ist kaum messbare CO₂-Aufnahme zu erkennen. Eine spätere Studie mit vollklimatisierten Freilandkammern, ebenfalls im Alpengarten des Patscherkofel, zielte auf die Analyse der Faktorenabhängigkeit der Photosynthese und Atmung an Blättern und Sprossachsen und die Berechnung der CO₂-Bilanz von Bestandesausschnitten ab (SIEGWOLF & CERNUSCA 1984; SIEGWOLF 1987).

Charakteristische Merkmale der Photosyntheseleistung von *R. ferrugineum* sind Höchstwerte und Grenzwerte bei ungünstigen Bedingungen. Höchstwerte der Netto-photosynthese sind nur bei Lichtsättigung (etwa 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), im Temperatur-optimum (10-20°C), bei genügender Bodenfeuchtigkeit und nicht mehr als 0.5 m s⁻¹ Wind erreichbar. Die suboptimalen Schwellenwerte der photosynthetischen Aktivität ("Halbwertsaktivität") sind Lichtintensitäten bei 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Kälte um 2°C und Hitze um

33°C. Der CO₂-Gaswechsel erlischt in der Kälte bei -5 bis -6°C und bei Hitze um 38°C (CO₂-Kompensation). Die Temperaturbereiche der Photosyntheseleistung sind perfekt auf die Häufigkeitsverteilung der Bestandestemperaturen angepaßt (Abb.14 und 15), sie sind ein Spiegel des örtlichen Bioklimas und der jahreszeitlichen Witterung. Daher sind maximale Intensitäten der Nettophotosynthese (8-10 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ bzw. 5-6.5 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) nur im Hochsommer nach Abschluß der Austriebsphase möglich. Zum Vergleich: Durchschnittlich assimilieren immergrüne Blätter von Holzpflanzen der temperaten Zone maximal 6-12 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (4-7.5 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹), somit ist *R. ferrugineum* im Mittelbereich angesiedelt (LARCHER 2001). Im Spätherbst und vor dem Austrieb im Frühjahr bleibt hingegen das Photosynthesevermögen unter 5 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (3 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) niedrig.

Die Erhaltungatmung der reifen Blätter setzt im Dunkeln bei 20°C im Jahresmittel um 1.8 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (1.2 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) frei, bei 10°C um 1 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (0.7 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹), somit ein Zehntel der Stoffwechselaktivität der Photosynthese (PISEK & KNAPP 1959, SIEGWOLF 1987). Diese Atmungsaktivität ist innerhalb der Größenordnung der Sonnenblätter von immergrünen Holzpflanzen normal.

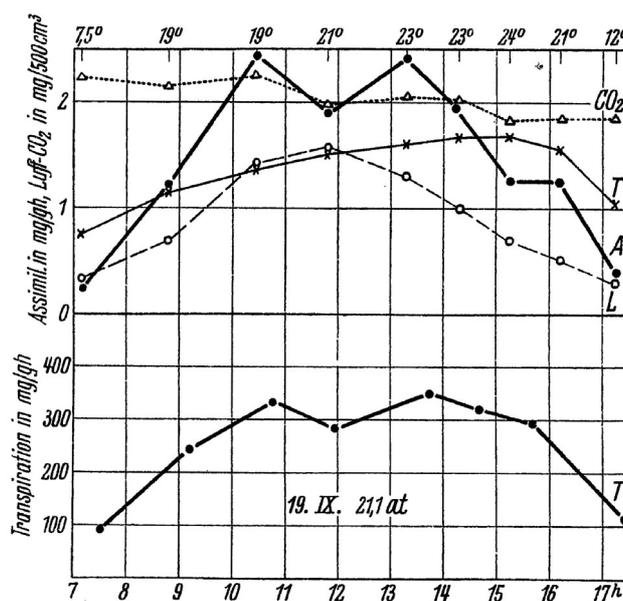


Abb. 13: Tagesverlauf des CO₂-Gaswechsels und der Transpiration, sowie Umweltfaktoren von *R. ferrugineum* im Alpengarten Patscherkofel. Obere Kurven: (A) Kohlenstoffassimilation [mg CO₂ g⁻¹ Blattmasse h⁻¹]; (CO₂) Kohlendioxidgehalt der Luft [mg/500 cm³]; (L) "relative Lichtmenge" mittels belichtetem Chromsilberpapier (Hecht'sches Dauerphotometer); (T) Lufttemperatur °C (Zahlen auf obere Skala). Untere Kurve: Transpiration [mg g⁻¹ Blattmasse h⁻¹]. Man sieht die sommerliche Mittagsdelle des Gaswechsels infolge Spaltenverengung. Faksimile aus CARTELLIERI (1935).

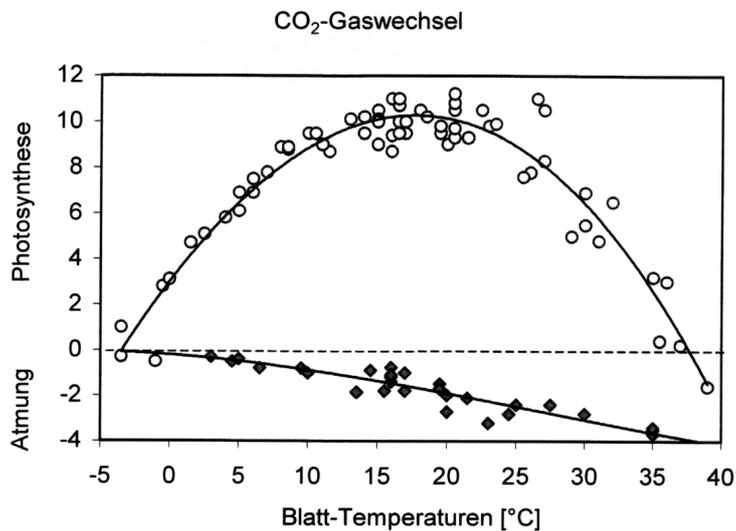


Abb. 14: Abhängigkeit der Nettophotosynthese (Kreise; CO_2 -Aufnahme [$\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$]) und der Dunkelatmung (Rauten; CO_2 -Freisetzung als negative Werte [$\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$]) von der Blatt-Temperatur von *R. ferrugineum* an der Waldgrenze während des Sommers bei PPFD $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und 50% Luftfeuchtigkeit. Messungen am Standort mit Infrarotgasanalyator in Freilandklimakammern. Nach Messdaten aus SIEGWOLF (1987).

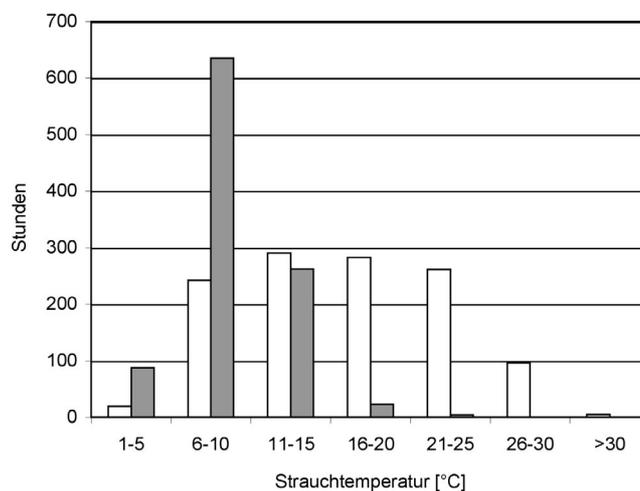


Abb. 15: Häufigkeitsverteilung der Tag- und Nachttemperaturen in Sträuchern von *R. ferrugineum* im Bereich der Waldgrenze während des Sommers (1.Juni bis 31.August 2003). Weiße Säulen: 6 h bis 18 h, graue Säulen: 19 h bis 5 h. Datenerfassung mit Temperaturloggern.

Kontinuierliche Freilandsmessungen der Photosyntheseaktivität mit gleichzeitiger Temperaturmessung an Blättern von *R. ferrugineum* sind besonders wichtig für den Übergang vom Herbst zum Winter. In der Abbildung 16 sind Tagesgänge einer Messserie im Spätherbst aufgezeichnet. Nach den ersten Nachtfrosten wird am nachfolgenden Tag die CO₂-Ausbeute zunächst vermindert, jedoch kann wärmeres Wetter die Einschränkung rückgängig machen. Nach häufigeren und strengeren Kälteeinbrüchen wird die Photosynthese auf kleinstes Niveau herabgesetzt. Die Ursache dieses Rückgangs ist die Inaktivierung des photochemischen Prozesses der Photosynthese in den Chloroplasten (NEUNER et al. 1999a). Im Mittwinter ruht die Photosyntheseaktivität, jedoch können die Sträucher unter dem Schnee respiratorisches CO₂ abgeben, nämlich durchschnittlich ein Zehntel der Dunkelatmung (0.05-0.1 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ bzw. 0.03-0.06 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) in der Vegetationszeit. Die Winterruhe der Alpenrosen ist ausgesprochen labil und nicht wie jene der Coniferen: Während des Winterhalbjahrs lassen sich Zweige in Klimakammern warmkonditionieren und nach zwei bis drei Tagen bei 20°C erlangen sie wieder ein höheres Photosynthesevermögen (TRANQUILLINI & MACHL-EBNER 1971; NAGELE 1989). Am Standort wird die Winterruhe wenige Tage nach der Schneeschmelze und der Erwärmung des Bodens im Mai endgültig aufgehoben.

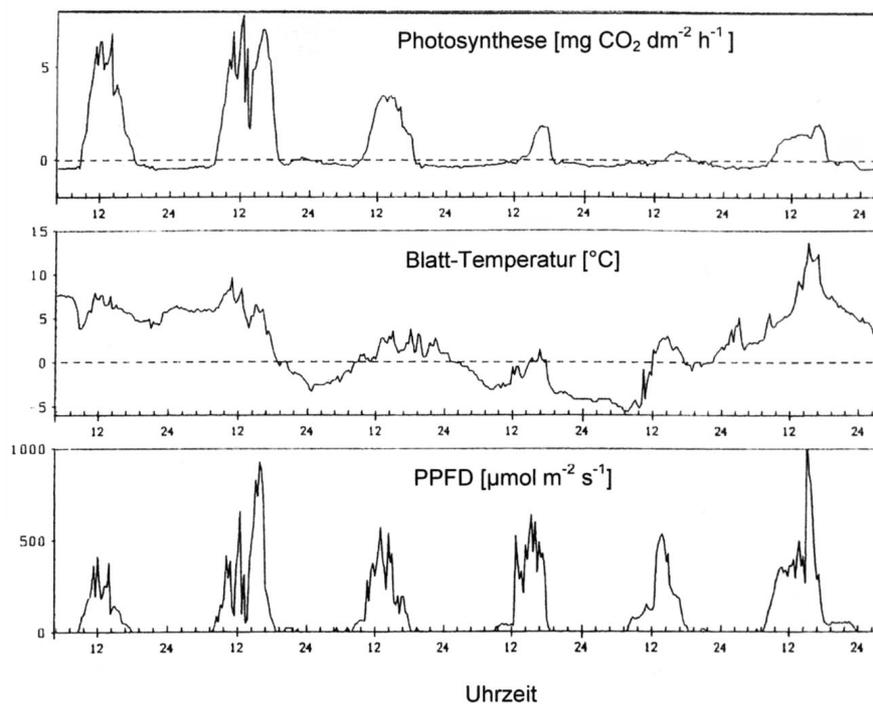


Abb. 16: Tagesverläufe des CO₂-Gaswechsels vom 10. bis 15. Oktober 1981 während der ersten Kälteeinbrüche. PPFD = photosynthetische Photonenflußdichte. Aus SIEGWOLF (1987).

Auf der Grundlage der gemessenen Parameter der Bestandesstruktur, des Mikroklimas, der Bodenatmung und des CO_2 -Gaswechsels der Pflanzen konnte ein Simulationsmodell der Kohlenstoffbilanz für einen Bestandesausschnitt bei Witterungsverhältnissen im September erstellt werden (SIEGWOLF 1987; Abb.17). Vom gesamten photosynthetisch aufgenommenen CO_2 während fünf Tagen (100%) verbleiben nur 10-20% des assimilierten CO_2 für die Stoffproduktion. Der Rest sind Atmungsverluste aus Blättern während der Nacht (10-15%) und ganztägig aus Sprossachsen (25-30%). Ein beträchtlicher Verlustposten sind die unterirdischen Pflanzenorgane und die Bodenatmung (35-40%). Die beste Kohlenstoffbilanz würde starkes diffuses Licht (meist bei leichtem Nebel) bei langen Tagen, Tagestemperaturen um $7-15^\circ\text{C}$ und Nachttemperaturen zwischen $5-8^\circ\text{C}$ abgeben. Höhere Gewinne sind nur während der sommerlichen Photosyntheseaktivität zu erwerben, niedrigere positive und teilweise auch negative Bilanzen sind im Frühjahr während der Wachstumsphase (erhöhte Aufbauatmung) und im Spätherbst und Winter zu erwarten.

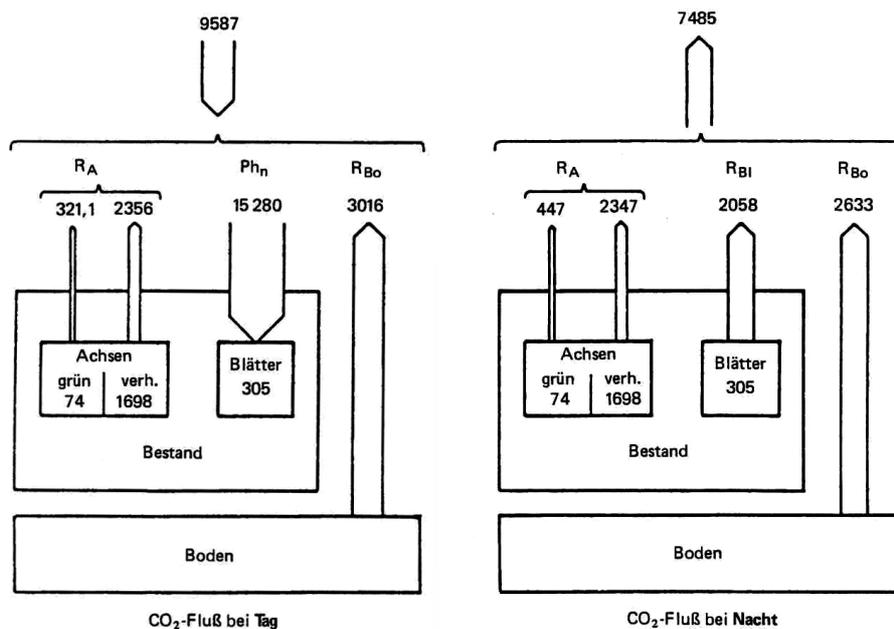


Abb. 17: Flussdiagramm für einen Alpenrosenbestand unter herbstlichen Witterungsbedingungen an der Waldgrenze im Alpengarten Patscherkofel. Blöcke: Biomasse pro Grundfläche [g m^{-2} Trockensubstanz]; Pfeile: CO_2 -Flüsse [mg dm^{-2} während der fünf Tage]. Ph_n = Nettophotosynthese der Blätter und grünen Achsen; R_A = Atmungsverluste der oberirdischen Sprosse; R_{Bo} = Bodenatmung inklusive Atmungsverluste der unterirdischen Pflanzenorgane. Aus SIEGWOLF (1987).

6.2. Wasserhaushalt:

Der Wasserhaushalt der Alpenrosen wurde von PISEK & CARTELLIERI (1933) als erstes von den ökophysiologischen Untersuchungen im Gebirge angegangen. Das Arbeitsgebiet war für *R. ferrugineum* auf dem Patscherkofel und für *R. hirsutum* auf der Seegrube. Zunächst wurden Tagesgänge der Transpiration der Pflanzen (siehe auch Abb.13) im Jahreslauf gemessen und dann zeitgleich auf das Verdunstungsvermögen der Luft (Evaporation) bezogen; so wurden die Schwankungen der Transpiration ein Indiz für den Funktionszustand der Spaltöffnungen. Ein niedriger Wassergehalt der Blätter wies indessen auf eine mögliche negative Wasserbilanz hin.

Die Alpenrosen verbrauchen von Mitte Mai bis Ende Juli am meisten Wasser (Abb.18); das Transpirationsvermögen der beiden Arten (*R. ferrugineum* ähnlich wie *R. hirsutum*) erreicht an sonnigen Tagen vormittags und mittags bis zu 1.6-1.8 g H₂O dm⁻² h⁻¹ (2.5-2.8 μmol m⁻² s⁻¹). Wenn im August oder September der Boden teilweise austrocknet (wie es immer wieder auf dem Südhang der Nordkette vorkommt) und die Stomata schließen, sinken die Werte auf ein Drittel des Transpirationsvermögens. Außerdem reagieren die *Rhododendron*-Blätter empfindlich auf trockene Luft und Wind ab 1 m s⁻¹ mit Spaltenverengung und Transpirationsabfall um bis zu 50% des Maximalwerts

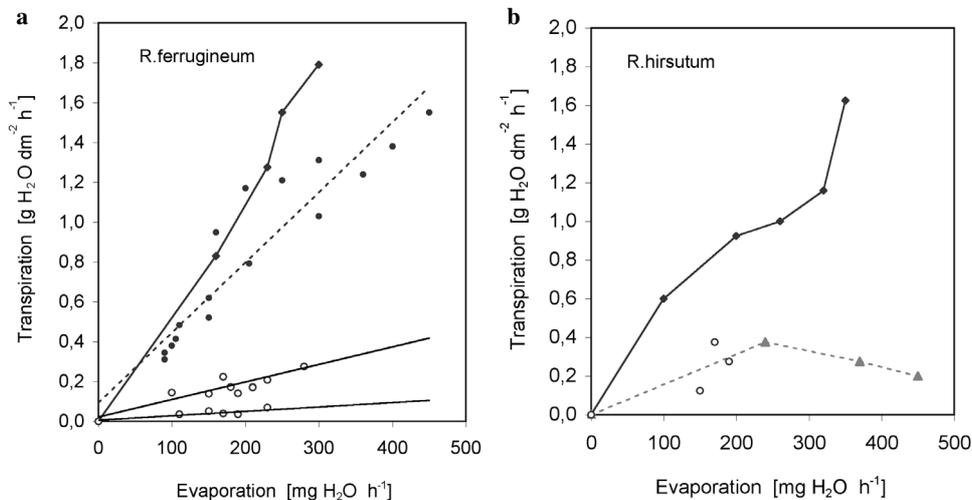


Abb. 18: Transpiration [g H₂O dm⁻² h⁻¹] ausgereifter Blätter von Alpenrosen bei zunehmender Verdunstung [mg H₂O h⁻¹ per 5cm Ø Filterscheibe] am alpinen Standort. **(a)** *R. ferrugineum* an der Waldgrenze auf dem Patscherkofel: Rauten und durchgehende Linie: Messungen im Juli-August; Punkte und gestrichelte Linie: Mai; Kreise und Linien: November und März. **(b)** *R. hirsutum* auf der Nordkette: Rauten und durchgehende Linie: Messungen im Sommer; Dreiecke und gestrichelte Linie: in einem trockenen August; Kreise: November und März. Originaldaten wurden auf einseitige Blattoberfläche umgerechnet. Aus PISEK & CARTELLIERI (1933) und CARTELLIERI (1935).

(TRANQUILLINI 1969; CALDWELL 1970). Bei geschlossenen Spaltapparaten beträgt die kutikuläre Transpiration bei ausgereiften Blättern von *R. ferrugineum* nur mehr 0.05-0.1 H₂O dm² h⁻¹ (0.08-0.15 μmol m⁻² s⁻¹). Mit Wintereinbruch wird der Wasserverbrauch der Sträucher drastisch herabgesetzt (*R. ferrugineum* mehr als *R. hirsutum*), hauptsächlich infolge geringerer Evaporation, aber auch einer ruhebedingten Öffnungshemmung der Schließzellen. Dann wird das maximale Transpirationsvermögen auf ca. 5% abgesenkt.

Aufgrund der Feldmessungen der Transpiration berechneten PISEK & CARTELLIERI (1941) über den Bedeckungsgrad der Pflanzendecke den Tages- und Jahreswasserverbrauch. Ein *R. ferrugineum*-Strauch mit 80 cm Durchmesser würde an einem sonnigen Sommertag 5-7 Liter Wasser verbrauchen, ein Alpenrosenbestand am Patscherkofel mit ca. 70% Deckung würde auf einen Wasserverbrauch von 946 g H₂O d⁻¹ pro m² Bodenfläche kommen. Eine Strauchgruppe von *R. hirsutum* mit ca. 25% Deckung in *Seslerio-Sempervireten* auf der Nordkette würde 486 g H₂O d⁻¹ pro m² Bodenfläche verdunsten. Extrapoliert ergäbe sich ein jährlicher Wasserverbrauch der *Rhododendron-Vaccinium*-Heide auf dem Patscherkofel von 105 kg m⁻² (Flächenverdunstung von 105 mm) und jener der offenen Strauchgesellschaft auf der Seegrube von 90 kg m⁻².

7. Klimabelastungen und Stressbewältigung:

Unter den vielfältigen Klimabelastungen im Gebirge sind starke Strahlung, extreme Lufttemperaturen, örtlicher Wassermangel, Bodenfrost, Wind und zu kurze oder zu lange Schneedauer für Alpenrosen gefährlich (AULITZKY 1963, TURNER et al. 1975, LARCHER 1985a, 1994a). Frühjahrs- und Sommerfröste schädigen den Austrieb, erhöhte Verdunstung bei starkem Wind oder aber Übertemperaturen bei flachgründigen Böden belastet den Wasserhaushalt. Im Spätherbst und Winter sind die Sträucher auf schneearmen Stellen durch Windverfrachtung tiefen Temperaturen ausgeliefert. Im Spätwinter erfahren Zweige, die nicht unter einer Schneedecke geschützt sind, vermehrte Wasserverluste bis zur Austrocknung, und bei starker Strahlung auch Photodestruktion der Blätter durch Komplexbelastung.

7.1. Sommertrockenheit und Hitze:

Dürrestress im Sommer: Während des Zeitraums für Wachstum und Stoffproduktion der alpinen Pflanzen, also Mitte Mai bis September, werden die Alpenrosen kaum von extremem Wassermangel betroffen. Messungen haben bewiesen, dass in normalen Sommern die Blätter von *R. ferrugineum* auf dem Patscherkofel und von *R. hirsutum* auf der Nordkette an Klartagen höchstens 10% bis 12% des Sättigungswassergehaltes verlieren (PISEK & CARTELLIERI 1933, PISEK et al. 1935). In reifen Blättern von *R. ferrugineum* ist bei 18% Wassersättigungsdefizit (vergleichbar von -2.5 MPa Wasserpotential) der Wasserverlust so groß, dass der Turgordruck im Gewebe erlischt und die Spaltöffnungen schließen. In der Folge wird die Transpiration stark gedrosselt, gleichzeitig aber wird die CO₂-Aufnahme gestoppt. Wasserverluste bis 15% Wassersättigungsdefizit sind für die

Sträucher nicht lebensbedrohlich, doch kann wochenlange Trockenheit ungünstig für das Wachstum sein. So hatten die Sträucher von *R. hirsutum* auf flachgründigem und steinigem Boden im heißen und trockenen Sommer 2003 sehr gelitten: Die Neutriebe blieben kümmerlich und die Blätter und Fruchtkapseln waren wesentlich kleiner als die jener Sträucher, die auf feuchteren Standorten wuchsen (Abb.19).

Kurzfristige Hitzegefährdung: Bei starker Strahlung können Alpenrosen hohe Blatt-Temperaturen erfahren, besonders über Rohböden, auf Schutthalden und rund um dunkle Felsblöcke. Allerdings dauern sehr hohe Übertemperaturen nur kurze Zeit zwischen Pausen von Windstößen. Ausgereifte Blätter ertragen im Hochsommer ohne Schaden bis 40°C Hitze, zwischen 44-48°C kommt es zu mittleren Blattschäden und um 50°C zu vollkommener Schädigung (SCHWARZ 1970; BRAUN et al. 2002). An heißen Sonnentagen und in Trockenzeiten können die Alpenrosen innerhalb weniger Stunden das Resistenzniveau um 3 bis 4 Grade erhöhen (BUCHNER & NEUNER 2003), vermutlich infolge der Anhäufung von Hitzeschockproteinen. Im Gegensatz zu reifen Zweigen sind junge Triebspitzen durchaus gefährdet: Diese wachsenden Sprosse sind äußerst hitzeempfindlich, sie zeigen Schädigungen ab 37°C und überleben 40°C kaum.

7.2. Frostgefährdung und Frostresistenz:

Im Jahreszeitenwechsel ändert sich die Widerstandsfähigkeit gegen Frost zwischen einem gefrierempfindlichen Zustand und einer gefrierbeständigen Frosttoleranz. Der



Abb. 19: Zweige mit Kapseln von *R. hirsutum* von einem feuchten (links) und einem trockenen (rechts) Standort im Jahr 2003. Repräsentative Blattflächen dieser Sträucher: 171 ± 0.13 cm² auf dem feuchten Standort, 0.68 ± 0.07 cm² auf dem trockenen Standort.

wesentliche Unterschied zwischen diesen Zuständen besteht bei Gefrierempfindlichkeit in einem plötzlichen Ausfrieren von Pflanzengewebe, die dann zugrunde gehen, und bei Gefrierbeständigkeit in einer langsamen Eisausbreitung im Pflanzengewebe, an der die Zellen zusehends austrocknen und absterben. Durch die Methoden der differentiellen Thermoanalyse mit gleichzeitigem Letaltest kann man diese Zustände erkennen (LARCHER 1994b; an *R. ferrugineum*: LARCHER & NAGELE 1985, RALSER 1988, TASCHLER et al. 2004). Die Frosttoleranz beruht auf artspezifischen Mechanismen, die im Protoplasma die Biomembranen und Strukturproteine stabilisieren. Ein hydrophiles Polypeptid (25-kDa Dehydrin) wurde kürzlich von MARIAN et al. (2003) bei vielen *Rhododendron*-Arten (auch *R. hirsutum*) als Frostschutzprotein erkannt.

Im Winter sind die Alpenrosen in einem labilen, witterungsabhängigen Ruhezustand, der rasch auf Temperaturänderungen reagiert. Im Vorwinter wird in wenigen Tagen bei Serienfrösten unter -6 bis -10°C die Gefrierbeständigkeit erreicht und bei tiefen Temperaturen die maximale Frosthärte bis Februar aufrechterhalten (Abb.20). Schon im Spätwinter wird bei positiven Temperaturen die Winterruhe beendet. Ab April schwindet in den Alpenrosen das Abhärtungsvermögen, und die Gefrierbeständigkeit läuft allmählich aus.

Frostempfindlichkeit in der wachstumsaktiven Periode: Nach der Schneeschmelze im Mai und dem Austreiben der Sträucher in Juni sind die Alpenrosen extrem frostempfindlich und durch häufige Spätfröste gefährdet. Zwar überleben die vorjährigen Blätter bis ca. $-5/-6^{\circ}\text{C}$ ungeschädigt, doch die jungen Triebe frieren unter -4°C teilweise ab (Abb.21). Freilich treiben später aus lateralen Ruheknospen Ersatztriebe aus. Erst wenn die diesjährigen Sprosse im Juli und August ausgereift sind, können sie Temperaturen zwischen -6 und -8°C ohne Schaden überstehen.

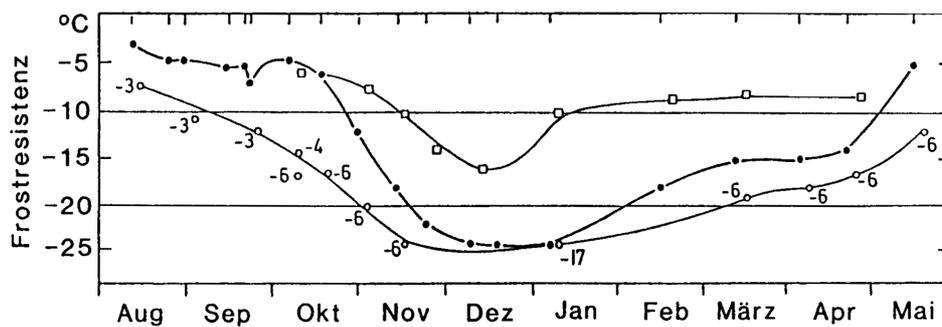


Abb. 20: Jahresgang der Frostresistenz der Blätter (10% Schädigung) von *R. ferrugineum* an der Waldgrenze. Aktuelle Frostresistenz (Punkte): Frostresistenz sofort nach der Probenentnahme. Höchste Frostabhärtung (Kreise): Blätter nach mehreren Tagen in Kühlkammern bei -3 bis -6°C . Minimale Resistenz (Quadrate): Nach Erwärmung auf 15°C . Nach PISEK & SCHIESSL (1947).

Blütenfrost: Besonders frostempfindlich sind austreibende Infloreszenzen und Blüten, die bereits ab -3°C erfrieren. Bei einem Spätfrostereignis Ende Juni 1999 fielen die Temperaturen in den Alpenrosenbeständen im Bereich der Waldgrenze auf bis zu -5°C . Dabei wurden über 90% der sich streckenden reproduktiven und vegetativen Triebe geschädigt. In der Folge kam es zu einem starken Zweitaustrieb aus Lateralknospen (Abb.22). Da junge Triebe frühestens im zweiten Jahr nach dem Austrieb wieder floral werden können, blieben die Sträucher im Folgejahr vegetativ. Eine normale Vollblüte war erst wieder im Sommer 2002 zu beobachten. Das bedeutet, dass Spätfröste nicht nur den

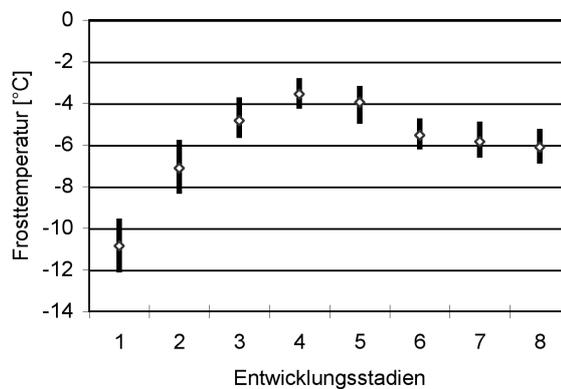


Abb. 21: Frostschäden an Blättern während der vegetativen Sprossentwicklung von *R. ferrugineum* an der Waldgrenze. Schädigungsspannen: Noch ungeschädigt (oberes Ende des Balkens), Halbschaden (\diamond) und Totalschaden (unteres Ende des Balkens). Entwicklungsstadien: 1 Knospen geschlossen, 2 Knospenschwellen; 3 Knospen brechen, 4 bis 6 Triebstreckung, 7 Differenzierung, 8 neue ausgereifte Blätter. Nach TASCHLER et al. (2004).



Abb. 22: Frostfolgen an einem Blühtrieb von *R. ferrugineum*: Vertrockneter Rest der erfrorenen Infloreszenz am Ende des Haupttriebs und Neuaustrieb aus Seitenknospen. Erklärung im Text.

Samenertrag im Schadensjahr stark herabsetzen, sondern sich auch auf die Blühhäufigkeit in den Folgejahren auswirken.

Frostresistenz und Frostschäden im Winter: An der Waldgrenze und in der Zwergstrauchstufe sind zwar absolute Minima der Lufttemperaturen nicht viel kälter als jene in den Alpentälern, jedoch sind im Gebirge tiefe Temperaturen um -20 bis -25°C häufiger und länger andauernd. Oft sind im November und Dezember die Alpenrosen nicht immer mit Schnee bedeckt. Dennoch sind die beiden *Rhododendron*-Arten bei maximaler Frostabhärtung im Hochwinter vor Frostschäden gefeit (Tab. 9). Sollten etliche Blätter erfrieren, so treiben neue Zweige aus den vegetativen Seitenknospen auf frostharten Sprossachsen aus. Nur wenn das unterirdische Achsensystem und die Wurzeln betroffen sind, ist eine Aussicht für Erholung gering. Wurzeln von verschiedenen *Rhododendron*-Arten erfrieren bei -18°C (HAVIS 1976), jedoch sind kaum solche niedrigen Bodentemperaturen zu erwarten. Eher würden die ruhenden Blütenknospen gefährdet sein, die in allen *Rhododendron*-Arten frostanfällig sind. Die Blütenprimordien in den Winterknospen bleiben lange Zeit unterkühlt (persistente Tiefunterkühlung), aber wenn die Temperaturen von -20 bis -25°C unterschreiten, werden bei plötzlicher Eisnukleation die Zellen zerstört (GEORGE et al. 1974, KAKU et al. 1980).

Das im Winter erreichte Resistenzniveau ist keine konstante Größe, es wird in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf innerhalb spezifischer Grenzen an die Außentemperaturen angepaßt (LARCHER 1985b). Hohe Kältebelastung fördert die Abhärtung bis zur maximalen Resistenz, Schneebedeckung oder Tauwetter schwächen die Widerstandskraft. Unter den klimatischen Gegebenheiten schwankt die aktuelle Resistenz von *R. ferrugineum* im Hochwinter zwischen -27°C (voll abgehärtet) und -15°C (enthärtet unter Schnee), im Vorwinter und Spätwinter zwischen -25°C und -10°C , also innerhalb einer Spannweite von ungefähr 10 Grad (PISEK & SCHIESSL 1947, NEUNER et al. 1999b).

Tab. 9: Maximal erreichbare Kälteresistenz im Winter von ausgewählten *Rhododendron*-Wildarten aus mittleren geographischen Breiten. Experimentelle Bestimmungen in Kühlkammern. Frostresistenzmaß = tiefste Grenztemperatur [$^{\circ}\text{C}$] bei ersten Schäden nach mehrstündiger Kälteeinwirkung. Aus SAKAI & LARCHER (1987) nach ULMER (1937) und SAKAI et al. (1986).

Spezies	Blätter	Blattknospen	Blütenknospen	Zweigrinde	Xylem
<i>R. ferrugineum</i> (Alpen)	-27/28		-25	-35	-30
<i>R. hirsutum</i> (Alpen)	-28/29				
<i>R. aureum</i> (Japan, bis 2500-3000m)	-60	-60	-27	-60	-50
<i>R. impeditum</i> (Yunnan, 3300-3900m)	-50	-50	-25	-50	
<i>R. yakushmanum</i> (Japan, bis 1800m)	-40	-50	-23	-50	-27
<i>R. smirnowii</i> (Kaukasus, bis 2000m)	-30	-40	-23	-40	-30
<i>R. wardii</i> (Yunnan, Tibet, bis 4000m)	-20	-27	-20	-27	-23

7.3. Spätwinterliche Komplexbelastung:

Nicht nur Winterfröste schaden den Sträuchern und Beständen, sondern gleichzeitige und gebündelte Stressoren sind für das Überleben der Alpenrosen an erster Stelle limitierend. Vorwiegend ist es Winterdürre ("Frosttrocknis"), speziell im Spätwinter, die zu Austrocknungsschädigungen führen kann. Außerdem werden die Blätter während der Winterruhe bei Starklicht durch Photoinaktivierung der Photosynthese und Photodestruktion der Chloroplasten beeinträchtigt (NAGELE 1989; NEUNER et al. 1999a).

Der Winter ist nicht nur eine kalte, sondern zugleich auch eine trockene Jahreszeit, wenn die Zweige der Sträucher über die Schneedecke hinausragen. Gefriert der Boden oder das Wasser in den Sproßachsen, so sind die Blätter nicht mehr in der Lage, ihren Wasserbedarf zu decken, selbst wenn die kutikuläre Transpiration minimal ist. Im Laufe der Wintermonate nähern sich die Wasserverluste von exponierten *Rhododendron*-Sträuchern an kritische Austrocknungsgrenzen (LARCHER 1957, 1963; Abb.23). Daher kommt es immer wieder zu ernsthaften Beeinträchtigungen von Blättern und Zweigspitzen, obwohl während der Winterruhe die Austrocknungsresistenz erhöht ist (PISEK & LARCHER 1954). Diese erhöhte Resistenz ist mit der Frosthärte gekoppelt, wobei die kürzlich entdeckten *Rhododendron*-Dehydrine (MARIAN et al. 2003) beteiligt sind.

Bei *R. ferrugineum* erkennt man Schädigungen an dunkelbraunen Nekrosen im Mesophyll. Schädigungsgrade werden herkömmlich bei ersten sichtbaren Verfärbungen als "kritischer Wasserverlust", bei 10% Schädigung der Blattfläche als "subletaler Wasserverlust" und bei schwereren Schäden als "50% Dürreletalität" definiert. Im Frühjahr sieht man dann vertrocknete Zweige, welche die örtliche Schneehöhe anzeigen. Die meisten Schäden beobachtet man im Spätwinter auf schneearmen, windexponierten Stellen, wenn der Boden noch nicht aufgetaut ist, aber die Sonne schon stärker die Zweige erwärmt. Ausapernde Blätter öffnen rasch ihre Spalten, die Wasserverdunstung der Blätter steigt schnell an, und ein akuter Zusammenbruch des Wasserhaushalts folgt (LARCHER & SIEGWOLF 1985). Das Holz der *Rhododendron*-Arten ist dicht zerstreutporig mit englumigen Tracheen (Abb.24). Der Transpirationssog begünstigt das Abreißen der Wasserfäden in den Leitbahnen, besonders bei Frost-Tau-Zyklen zwischen frostigen Nächten und wärmenden Spätwintertagen breiten sich Spannungsembolien (Cavitationen) aus. Nordamerikanische *Rhododendren* verringern durch Gasembolien bei einem Xylemwasserpotential von ca. -2.5 bis -3 MPa die hydraulische Leitfähigkeit auf die Hälfte (CORDERO & NILSEN 2002).

8. Schlussfolgerungen:

Über die Verbreitung der Alpenrosen und deren Lebensweise waren schon früh gute Kenntnisse vorhanden. Der bedeutende Alpenbotaniker Carl SCHROETER erkannte intuitiv die Standortbedingungen der beiden Alpenrosen als er schrieb (1905; Seite 121): "Die rostrote Art liebt feuchten, humosen, tiefgründigen Boden und schattige Nordlagen" und "die behaarte Alpenrose dagegen ist Felsenpflanze des Kalkes, zieht sonnigere, offene, trockene Standorte vor, ist überhaupt viel wählerischer, seltener und zerstreuter als die

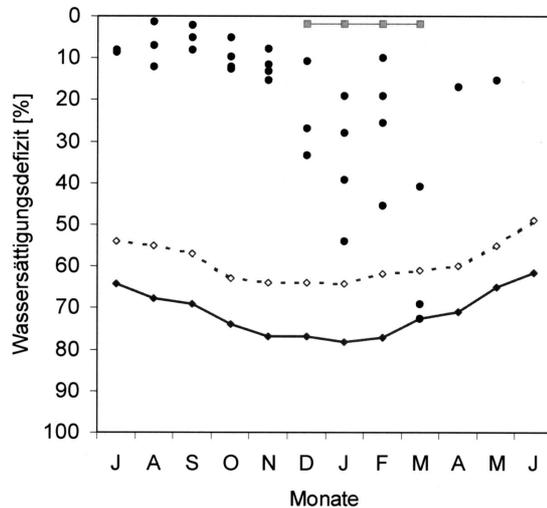


Abb. 23: Wassersättigungsdefizite ausgereifter Blätter von *R. ferrugineum* bei zunehmender Austrocknung der Zweige im Jahresverlauf. Punkte: Blätter über Schnee; graue Quadrate: Blätter unter Schnee. Austrocknungsexperiment mit Zweigen: Strichlierte Kurve: subletale Dürresistenz; dicke Kurve: 50% Blattschädigung. Daten aus PISEK & CARTELLIERI (1933), PISEK & LARCHER (1954), LARCHER (1957), AICHNER (1996), AMBACH (1997).

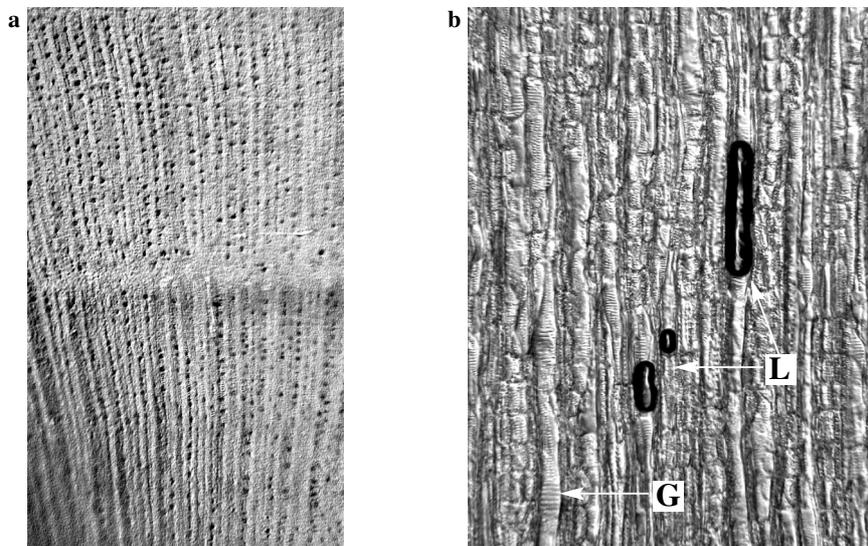


Abb. 24: (a) Querschnitt eines Stämmchens von *R. ferrugineum* im Auflichtmikroskop. Die englumigen Tracheen des zerstreutporigen Holzes sind radial zwischen den dichten Holzstrahlen angeordnet. In der Bildmitte sieht man eine Jahrringsgrenze. 10fache Vergrößerung. (b) Tangentialschnitt eines Stämmchens von *R. ferrugineum* im Interferenzkontrast. (G) größere Wasserleitungsgefäße. (L) Luftblasen; so wie hier könnten Embolien einen Wasserfluss blockieren. 18fache Vergrößerung.

andere." In den 70 Jahren der Innsbrucker Forschungstätigkeit an Alpenrosen wurden weiterführende und genauere Erkenntnisse beigesteuert, besonders über das Bioklima der Sträucher und Bestände, die Kohlenstoffproduktion und den Wasserhaushalt, über Wachstum und Reproduktion, und über klimatische Belastungen.

Dieser Einblick in das Leben und Überleben der Alpenrosen in ihrer Gebirgsumwelt konnte zwar verschiedene Facetten aufzeigen, doch bleiben viele Wissenslücken für eine Gesamtschau offen. Wichtige Aspekte kamen zu kurz, zum Beispiel: (1) Gründliche und umfassende Analysen der Mineralstoffgehalte und des Mineralstoffwechsels von *R. ferrugineum* und *R. hirsutum* wurden kaum durchgeführt. (2) Der Einfluss von Starklicht und ungenügendem Lichtgenuss auf Morphogenese, Funktionsleistung und standörtliche Verbreitung (inklusive begrenzend lange Schneedeckendauer) könnten neuere Ergebnisse bringen. Ebenfalls gibt es spärliche Befunde über Reaktionen auf hohe UV-Strahlung, besonders kombiniert mit anderen Stressoren während der Jahreszeiten; wenige Angaben weisen auf eine schnelle Biosynthese von Anthocyan und Flavonolen als Schutzfilter hin (RUHLAND & DAY 1996, FILLELLA & PEÑUELAS 1999). (3) Vergleiche zwischen *R. ferrugineum* und *R. hirsutum* sollten erweitert werden: Hauptsächlich wurden die Untersuchungen nur an *R. ferrugineum* ausgeführt. Stichproben an *R. hirsutum* deuten darauf hin, dass charakteristische Unterschiede in den Lebensfunktionen beider Arten und der Hybriden bestehen. So sind z.B. Spaltöffnungsaktivität und die kutikulären Barrieren oder das Überdauerungsverhalten bei spätwinterlicher Komplexbelastung verschieden. (4) Neuerdings wurde in einem Projekt der Höheren Bundeslehr- und Versuchsanstalt für Gartenbau Wien gemeinsam mit der ARC Seibersdorf Wien mittels molekularbiologischer Methoden begonnen, die genetische Vielfalt von *R. ferrugineum*, *R. hirsutum* und *R. x intermedium*, auch im Innsbrucker Gebirgsraum, aufzuklären (HRISTOFOROGLU et al. 2004); dieser Ansatz sollte weiter bearbeitet werden.

Dank: Für die Bereitstellung von Langzeitklimadaten danken wir Herrn Dr. K. Gabl (Regionalstelle für Tirol und Vorarlberg der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik) und Herrn Univ.Dozent Dr. G. Wieser (Bundesamt und Forschungszentrum für Wald, Institut für Lawinen- und Wildbachforschung). Herzlicher Dank gilt Herrn Univ.Prof. DI Dr. G. Glatzel (Institut für Waldökologie der Universität für Bodenkunde, Wien) für die Unterstützung der Ausführung von Boden- und Blattanalysen. Frau Dr. Katharina Hristoforoglu danken wir für die Kooperation und die Vermittlung von Bodenanalysen der Agentur für Gesundheit und Ernährungssicherheit in Wien.

9. Literatur:

- AICHNER, K. (1996): Photosyntheseaktivität, Wasserhaushalt und Frostresistenz von Alpenrosen während eines Jahres. – Diplomarbeit, Innsbruck, 105 pp.
- AMBACH, D. (1997): Photosyntheseaktivität, Wasserhaushalt und Frostresistenz von Alpenrosen im Winter (und beim Ausapern). – Diplomarbeit, Innsbruck, 155 pp.
- AULITZKY, H. (1963): Grundlagen und Anwendung des vorläufigen Wind-Schnee-Ökogrammes. – Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt, Mariabrunn **60**: 765 - 834.
- BOYSEN-JENSEN, P. (1928): Über neue Apparate zur Messung der Kohlensäureassimilation, der Respiration, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. – *Planta* **6**: 456 - 472.

- BRAUN, V., O. BUCHNER & G. NEUNER (2002): Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. – *Photosynthetica* **40**: 587 - 595.
- BUCHNER, O. & G. NEUNER (2001): Determination of foliar heat tolerance: a new equipment for field measurements. – *Angew. Bot.* **75**: 130 - 137.
- (2003): Variability of heat tolerance in alpine plant species measured at different altitudes. – *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **35**: 411 - 420.
- CALDWELL, M.M. (1970): The effect of wind on stomatal aperture, photosynthesis, and transpiration of *Rhododendron ferrugineum* L. and *Pinus cembra* L. – *Centralbl. ges. Forstwesen* **87**: 193 - 201.
- CARTELLIERI, E. (1935): Jahrgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra*. – *Jb. wiss. Bot.* **82**: 460 - 506.
- CERNUSCA, A. (1973): Einsatz mobiler Meßeinrichtungen in der Ökosystemanalyse. In: H. ELLENBERG (Hrsg.): *Ökosystemforschung*. – Springer, Berlin: 195 - 201.
- (1976) Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. – *Oecol. Plant.* **11**: 71 - 102.
- (1982): Standardmeteorologie und Mikrometeorologie. In: H. Janetschek (Hrsg.): *Ökologische Feldmethoden*. – Ulmer, Stuttgart: 9 - 27.
- CORDERO, R.A. & E.T. NILSEN (2002): Effects of summer drought and winter freezing on stem hydraulic conductivity of *Rhododendron* species from contrasting climates. – *Tree Physiology* **22**: 919 - 928.
- DE CARLI, S.B. (2001): Blütenentwicklung und Austriebsdynamik von *Rhododendron ferrugineum* L. an der Waldgrenze. – Diplomarbeit, Innsbruck, 98 pp.
- ESCARAVAGE, N. & J. WAGNER (2004): Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population. – *Plant Biology* **6**: 606 - 615.
- ESCARAVAGE, N., A. PORNON, B. DOCHE & I. TILL-BOTRAUD (1997): Breeding system in an alpine species: *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) in the French northern Alps. – *Can. J. Bot.* **75**: 736 - 743.
- ESCARAVAGE, N., S. QUESTIAU, A. PORNON, B. DOCHE & P. TABERLET (1998): Clonal diversity in a *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) population inferred from AFLP markers. – *Molecular Ecology* **7**: 975 - 982.
- FILLELA, I. & J. PEÑUELAS (1999): Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. – *Plant Biology* **145**: 157 - 165.
- FRIEDEL, H. (1961): Schneedeckenandauer und Vegetationsverteilung im Gelände. – *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt, Mariabrunn*, **59**: 368.
- GAZARINI, L.C. (1988): Bestandesstruktur und Strahlungsextinktion von Zwergstrauchbeständen (*Vaccinium myrtillus* L. und *Rhododendron ferrugineum* L.) an der alpinen Waldgrenze. – Dissertation, Innsbruck, 140 pp.
- GEORGE, M.F., M.J. BURKE & C.J. WEISER (1974): Supercooling in overwintering Azalea flower buds. – *Plant Physiology* **54**: 29 - 35.
- GRABHERR, G. & L. MUCINA (1993): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II Natürliche waldfreie Vegetation. – G.Fischer, Jena, 523 pp.
- HASELWANDTER, K. (1987): Mycorrhizal infection and its possible ecological significance in climatically and nutritionally stressed alpine plant communities. – *Angew. Botanik* **61**: 107 - 114.
- (1995): Mycorrhizal fungi: Siderophore production. – *Crit. Rev. Biotechnology* **15**: 287 - 291.
- HASELWANDTER, K. & D.J. READ (1983). Die Mykorrhizainfektion von *Rhodothamnus chamaecistus* (L.) Rchb., einer ostalpinen, calcicolen Ericaceae. – *Sydowia* **36**: 75 - 77.
- HAVIS, J.R., (1976): Root hardiness of woody ornamentals. – *Hort. Sci.* **11**: 385 - 386.

- HRISTOFOROGLU, K. (2004): In vitro Etablierung und gezielte Selektion von *Rhododendron ferrugineum* und *R. hirsutum*. Erfassung der genetischen Vielfalt mittels Mikrosatelliten. – Projekt Nr. BGB 022955, BMLFUW. Wien, 172 pp.
- KAKU, S., M. IWAYA & M. KUNISHIGE (1980): Supercooling ability of *Rhododendron* flower buds in relation to cooling rate and cold hardiness. – *Plant Cell Physiol.* **21**: 1205 - 1216.
- KINZEL, H. (1982): Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. – Ulmer, Stuttgart, 534 pp.
- KINZEL, H. & O. HORAK (1969): Zur vergleichenden Physiologie der vikariierenden Ericaceen. *Österr. Bot. Z.* **116**: 112 - 118.
- KÖRNER, Ch. (2003): Alpine plant life, 2. Aufl. – Springer, Berlin, 344 pp.
- KÖRNER, Ch. & A. CERNUSCA (1976): A semi-automatic, recording diffusion porometer and its performance under alpine field conditions. – *Photosynthetica* **10**: 172 - 181.
- KÖRNER, Ch., J. PAULSEN & S. PELAEZ-RIEDL (2003): A bioclimatic characterisation of Europa's alpine areas. In: L. NAGY, G. GRABHERR, Ch. KÖRNER & D.B.A. THOMPSON (Hrsg.): Alpine biodiversity in Europa. – Springer, Berlin: 13 - 30.
- KRONFUSS, H. (1970): Räumliche Korrelation zwischen der Windstärke in Bodennähe und der Schneedeckendauer. – *Centralblatt f. d. ges. Forstwesen* **87**: 99 - 116.
- KUHN, M. (1997): Meteorologische und klimatische Bedingungen für die Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg. In: A. POLATSCHKE (Hrsg.): Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg. 1. Band. – Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck: 26 - 42.
- LARCHER, W. (1957): Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. – *Veröff. Ferdinandeum Innsbruck* **37**: 49 - 81.
- (1963): Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. – *Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck* **53**: 125 - 137.
- (1969): Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. – *Photosynthetica* **3**: 150 - 166.
- (1977): Ergebnisse des IBP-Projektes "Zwergstrauchheide Patscherkofel". – *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., I*, **186**: 301 - 371.
- (1985a): Winter stress in high mountains. In: H. TURNER & W. TRANQUILLINI (Hrsg.): Establishment and tending of subalpine forest: research and management. – *Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen Birmensdorf* **270**: 11 - 19.
- (1985b): Kälte und Frost. *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 1. Band, 5. Lieferung. 7. Aufl. – Parey, Berlin: 107 - 326.
- (1994a): Hochgebirge: An den Grenzen des Wachstums. In: W. MORAWETZ (Hrsg.): *Ökologische Grundwerte in Österreich*. – *Österr. Akad. Wiss., Wien*: 304 - 343.
- (1994b): Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. In: E.D. SCHULZE & M.M. CALDWELL (Hrsg.): *Ecophysiology of Photosynthesis*. – Springer, Berlin: 261 - 277.
- (2001): *Ökophysiologie der Pflanzen*, 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart, 408 pp.
- LARCHER, W. & A. CERNUSCA (1985): Mikrocomputergesteuerte mobile Anlage zum fluorometrischen Nachweis von Photosynthesestörungen. – *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I*, **194**: 45 - 64.
- LARCHER, W. & M. NAGELE (1985): Induktionskinetik der Chlorophyllfluoreszenz unterkühlter und gefrorener Blätter von *Rhododendron ferrugineum* beim Übergang vom gefrierempfindlichen zum gefriertoleranten Zustand. – *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., I*, **194**: 187 - 195.
- LARCHER, W. & R. SIEGWOLF (1985): Development of acute frost drought in *Rhododendron ferrugineum* at the alpine timberline. – *Oecologia* **67**: 298 - 300.
- LAUSCHER, A. & F. LAUSCHER, (1980): Vom Schneeklima der Ostalpen. – *Jahresbericht Sonnblick Verein 1978 bis 1980*: 15 - 23.

- LIETH, H. & B.A. MARKERT (1988): Aufstellung und Auswertung ökosystemarer Element-Konzentrations-Kataster. – Springer, Berlin, 193 pp.
- LÖSCH, R. & W. LARCHER (1998): Entwicklung und Trends der Ökophysiologie im 20. Jahrhundert. – Wetter und Leben **50**: 291 - 336.
- MARIAN, C.O., St.L. KREBS & R. ARORA (2003): Dehydrin variability among *rhododendron* species: a 25-kDa dehydrin is conserved and associated with cold acclimation across diverse species. – New Phytologist **161**: 773 - 780.
- MARSCHNER, H. (1995): Mineral nutrient of higher plants. 2.Aufl. – Academic Press, London: 674 pp.
- NAGELE, M. (1989): Winterliche Veränderungen der Photosyntheseaktivität ausgewählter Holzpflanzen. – Diplomarbeit, Innsbruck, 148 pp.
- NEUNER, G. & O. BUCHNER (1999): Assessment of foliar frost damage: a comparison of in vivo chlorophyll fluorescence with other viability tests. – Angew. Bot. **73**: 50 - 54.
- NEUNER, G., D. AMBACH & K. AICHNER (1999a): Impact of snow cover on photoinhibition and winter desiccation in evergreen *Rhododendron ferrugineum* leaves during subalpine winter. – Tree Physiology **19**: 725 - 732.
- NEUNER, G., D. AMBACH & O. BUCHNER (1999b): Readiness to harden during the dehardening period measured in situ in leaves of *Rhododendron ferrugineum* L. at the alpine timberline. – Flora **194**: 289 - 296.
- NIEDERWIESER, A. (2002): Samenentwicklung und Reproduktionserfolg von *Rhododendron ferrugineum* L. an der Waldgrenze. – Diplomarbeit, Innsbruck, 129 pp.
- PISEK, A. (1964): Der Alpengarten auf dem Patscherkofel. – In: K. WALDE (Hrsg.): Der Innsbrucker Hofgarten und andere Gartenanlagen in Tirol. – UV. Wagner, Innsbruck: 129 - 132.
- (1971): Zur Geschichte der experimentellen Ökologie (besonders des in Innsbruck hierzu geleiteten Beitrags). – Ber. dtsch. bot. Ges. **84**: 365 - 379.
- PISEK, A., & E. CARTELLIERI (1933): Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. – Jb. wiss. Bot. **79**: 131 - 190.
- (1941): Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. – Jb. wiss. Bot. **90**: 257 - 291.
- PISEK, A. & H. KNAPP (1959): Zur Kenntnis der Respirationsintensität von Blättern verschiedener Blütenpflanzen. – Ber. dtsch. bot. Ges. **72**: 287 - 294.
- PISEK, A. & W. LARCHER, (1954): Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. – Protoplasma **44**: 30 - 46.
- PISEK, A. & R. SCHIESSL (1947): Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. – Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck **47**: 33 - 52.
- PISEK, A., H. SOHM & E. CARTELLIERI (1935): Untersuchungen über osmotischen Wert und Wassergehalt von Pflanzen und Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe. – Beih. Bot. Centralblatt **52** B: 634 - 675.
- POLATSCHKE, A. (1999): Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg. Band 2. – Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck, 1077 pp.
- PORNON, A., N. ESCARAVAGE, I. TILL-BOTTRAUD & B. DOCHE (1997): Variation of reproductive traits in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) populations along a successional gradient. – Plant Ecol. **130**:1 - 11.
- PROCK, S. (1989): Phänologie, Wachstumsrhythmik und Reservestoffspeicherung von fünf Charakterpflanzen eines kalkalpinen Rasens in der Nordkette bei Innsbruck in Tirol. – Diplomarbeit, Innsbruck, 156 pp.
- RALSER, E. (1988): Gefrierverhalten, Schädigungsverlauf und Photosynthesehemmung von Blättern unterschiedlich resistenter Pflanzen. – Diplomarbeit, Innsbruck: 200 pp.
- REHDER, H. (1976): Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. I. Phytomass and nutrient relations in four mat communities of the Northern Calcareous Alps. – Oecologia **22**: 411 - 423.

- REHDER, H. & A. SCHÄFER (1978): Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. IV. Communities of the Central Alps and comparative survey. – *Oecologia* **34**: 309 - 327.
- RUHLAND, C.T. & T.A. DAY (1996): Changes in UV-B radiation screening effectiveness with leaf age in *Rhododendron maximum*. – *Plant, Cell and Environm.* **19**: 740 - 746.
- SAKAI, A. & W. LARCHER (1987): Frost survival of plants. – Springer, Berlin: 321 pp.
- SAKAI, A., L. FUCHIGAMI & C.J. WEISER (1986): Cold hardiness in the genus *Rhododendron*. – *J. Am. Soc. Hort.* **111**: 273 - 280.
- SCHLÜSSEL, A., J.P. THEURILLAT & L. WIGET (2000): The phenology of *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) in correlation to temperature, frost, insolation, and snow cover duration. – *Phytocoenologia* **30**: 457 - 468.
- SCHROETER, C. (1905): Das Pflanzenleben der Alpen, 2. Lieferung. – Raustein, Zürich, 344 pp.
- SCHWARZ, W. (1970): Der Einfluß der Photoperioden auf das Austreiben, die Frosthärte und die Hitzeresistenz von Zirben und Alpenrosen. *Flora* **159**: 258 - 285.
- SIEGWOLF, R. (1987): CO₂-Gaswechsel von *Rhododendron ferrugineum* L. im Jahresgang an der alpinen Waldgrenze. – Dissertation, Innsbruck, 283 pp.
- SIEGWOLF, R. & A. CERNUSCA (1984): CO₂-Gaswechsel von *Rhododendron ferrugineum* im Jahresgang an der alpinen Waldgrenze. – *Verh. Ges. Ökologie* **12**: 111 - 122.
- STEINHAUSER F, O. ECKEL & F. LAUSCHER (1960): Klimatographie von Österreich. Bd.3, Lieferung 2 – Springer, Wien: 137 - 380.
- STOCKER, O. (1929): Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße. – *Ber. dtsh. bot. Ges.* **47**: 126 - 136.
- SVOBODA, J. (1977): Ecology and primary production of raised beach communities, Truelove Lowland. In: L.C. BLISS (Hrsg.): Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a High Arctic Ecosystem. – University of Alberta Press, Edmonton: 185 - 216.
- TASCHLER, D., B. BEIKIRCHER & G. NEUNER (2004): Frost resistance and ice nucleation in leaves of five woody timberline species measured in situ during shoot expansion. – *Tree Physiology*, **24**: 331 - 337.
- TOLLMANN, A. (1977): Geologie von Österreich. Bd.I. Die Zentralalpen. – Deuticke, Wien, 766 pp.
- (1985): Geologie von Österreich. Bd.II. Außerzentralalpiner Anteil. – Deuticke, Wien, 710 pp.
- TRANQUILLINI, W. (1952): Der Ultrarot-Absorptionsschreiber im Dienste ökologischer Messungen des pflanzlichen CO₂-Umsatzes. – *Ber. dtsh. bot. Ges.* **65**: 102 - 112.
- (1969): Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei verschieden starkem Wind. – *Centralbl. ges. Forstwesen* **86**: 35 - 48.
- (1982): Kausalanalyse der Primärproduktion: Der Kohlendioxid- und Wasserumsatz der Pflanzen. In: H. JANETSCHKE (Hrsg.): Ökologische Feldmethoden. – Ulmer, Stuttgart: 73 - 81.
- TRANQUILLINI, W. & I. MACHL-EBNER (1971): Über den Einfluß von Wärme auf das Photosynthesevermögen der Zirbe (*Pinus cembra* L.) und der Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum* L.) im Winter. – *Rep. Kevo Subarctic Res. Station 1971* (8): 158 - 166.
- TURNER, H. (1961): Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe. 8. Die Niederschlags- und Schneeverhältnisse. – *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn* **59**: 265 - 315.
- (1970): Grundzüge der Hochgebirgsklimatologie. – In: J. LADURNER, F. PURTSCHELLER, H. REISIGL & E. TRATZ (Hrsg.): Die Welt der Alpen. – Pinguin-Verlag, Innsbruck: 170 - 182.
- TURNER, H., P. ROCHAT & A. STREULE (1975): Thermische Charakteristik von Hauptstandorten im Bereich der oberen Waldgrenze (Stillberg, Dischmatal bei Davos). – *Mitt. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen Birmensdorf* **51**: 95 - 119.
- ULMER, W. (1937): Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und Fichte. – *Jb. wiss. Bot.* **84**: 553 - 592.
- WAGNER, J., M. ACHALKAZI & S. MAYR (1995): Anwendung quantitativ embryologischer Methoden

- in Entwicklungsbiologie und Reproduktionsökologie der Pflanzen. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl. **131**: 7 - 18.
- WIESER, G. (1983): Bodenwasserhaushalt alpiner Ökosysteme. – Dissertation, Innsbruck: 248 pp.
- (2004): Seasonal variation of soil respiration in a *Pinus cembra* forest at the upper timberline in the Central Austrian Alps. – *Tree Physiology* **24**: 475 – 480.
- WILDNER-ECCHER, M.Th. (1988): Keimungsverhalten von Gebirgspflanzen und Temperaturreistenz von Samen und Keimpflanzen. – Dissertation, Innsbruck, 160 pp.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [91](#)

Autor(en)/Author(s): Larcher Walter, Wagner Johanna

Artikel/Article: [Lebensweise der Alpenrosen in ihrer Umwelt: 70 Jahre ökophysiologische Forschung in Innsbruck 251-291](#)