

D I C K E N W A C H S T U M V O N Z I R B E F I C H T E
U N D L Ä R C H E A N D E R A L P I N E N W A L D -
G R E N Z E / P A T S C H E R K O F E L E R G E B N I S S E
D E R D E N D R O M E T E R M E S S U N G E N 1 9 7 6 / 7 9

D r K u r t L o r i s

I n s t i t u t f ü r B o t a n i k

U n i v e r s i t ä t S t u t t g a r t H o h e n h e i m

S U M M A R Y

Since the summer of 1976 the changing of radial thickness of *Pinus cembra*, *Picea abies* and *Larix decidua* are being measured at the alpine timberline of the Patscherkofel mountain. Simultaneously anatomical investigations are being performed and climatological parameters registered.

The research purpose has been to analyse the causal connection between individual climatic factors and wood increment and to describe its effect on the ring structure. So far the data has only been evaluated in part. Available results mostly refer to the pine.

The annual curves of the radial thickness can be subdivided in four phases, depending on the specific course of the radial thickness and the state of the cambium activity. The four phases are: Pre-growth-phase, growth-phase, post-growth-phase and the dormant-phase.

In spring the restitution of the water relation within the tree was a precondition for the initiation of the cambium activity, the height of the temperature and the temperature sum had only been of secondary importance. However after growth initiation there was a close correlation between the increment of earlywood and the temperature sum. From one year to the next, the quantity of earlywood scarcely differed. The space of time required for its growth differed greatly, depending on the temperature conditions. The quantity of earlywood seems to be programmed.

The quantities of latewood differed, but were always less than the quantities of earlywood. The correlation between latewood growth and temperature sum was less stable as in the case of earlywood.

This however hardly influenced the close correlation between temperature sum and the entire ring.

EINLEITUNG

Seit dem Sommer 1976 werden am Patscherkofel/Innsbruck an der alpinen Waldgrenze die radialen Dickenänderungen an Zirbe, Fichte und Lärche gemessen. Gleichzeitig werden anatomische Untersuchungen durchgeführt und eine Reihe von Klimaparametern registriert. Die Untersuchungen sind Teil eines Programmes des Institutes für Botanik in Hohenheim, das darauf abzielt, die kausalen Zusammenhänge zwischen Holzzuwachs und Klimageschehen an ausgewählten Baumarten in unterschiedlichen Klimaprovinzen zu analysieren. Die Untersuchungen werden zusammen mit der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Innsbruck durchgeführt. Dabei soll besonders versucht werden, den Einfluss einzelner Faktoren auf den zeitlichen Verlauf der Jahrringausbildung zu analysieren und ihre Wirkung im Holzgefüge darzustellen. Abgesehen von der ökologischen und forstwirtschaftlichen Bedeutung der zu erwartenden Erkenntnisse, haben sie für die Dendroklimatologie einen sehr hohen Wert. Realistische Rekonstruktionen des Paläoklimas aus Jahrringchronologien sind nur auf der Grundlage des Verständnisses der genannten Zusammenhänge zugänglich (Fritts 1976).

Die bisherigen, hauptsächlich von forstwissenschaftlicher Seite durchgeführten dendrologischen Untersuchungen haben wertvolle Erkenntnisse über den Zusammenhang von Witterung und Holzzuwachs gebracht (Trendelenburg et al. 1955, Mitscherlich 1975, Fritts 1976 u.a.) Dennoch blieben eine Reihe von Problemen offen, denen in den laufenden Untersuchungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden soll.

So ist es nach wie vor schwierig, ein Maß für den Wärmefaktor zu finden, bei dem die Kambiumaktivität im Frühjahr ausgelöst wird (Mitscherlich et al. 1966). Weder die ermittelten Temperaturschwellen noch die Temperatursummen führten zu befriedigenden Ergebnissen. Nach demselben Autor haben diese Schwierigkeiten verschiedene Ursachen. Zum Teil sind sie auf den wechselhaften Ablauf der Erwärmung im Frühjahr zurückzuführen, zum anderen aber auch auf die zum Frühjahr hin zunehmende Wachstumsbereitschaft des Kambiums. Obwohl dem Wärmefaktor sicherlich eine zentrale Bedeutung zukommt, wäre zu prüfen, ob und inwiefern andere Faktoren den Zeitpunkt der Aktivitätsaufnahme ebenfalls beeinflussen. Es kann keineswegs ausgeschlossen werden, daß die Hydraturverhältnisse beim Übergang Winter zu Frühjahr eine Rolle spielen. Eine Klärung dieser Problematik wäre besonders an der Waldgrenze wichtig, da hier die Dauer der Vegetationsperiode von dem Wachstumsbeginn wesentlich beeinflusst wird. Damit im Zusammenhang sind auch die Witterungsverhältnisse des vorangegangenen Winters mit in die Betrachtung einzubeziehen, da davon der Wasserhaushalt der Bäume unter Umständen sehr stark beeinträchtigt werden kann (Tranquillini 1979).

Ein weiterer Problemkreis, zu dessen Klärung es zusätzlicher Untersuchungen bedarf, ist die differenzierte Analyse des radialen Zuwachses selbst. Diesbezüglich erscheint es notwendig, die einzelnen, am radialen Zuwachs beteiligten Prozesse wie Zellteilung, Zellstreckung, Wandbildung und Rindenwachstum, den entsprechenden Analysen getrennt zu unterwerfen, da sie offensichtlich unterschiedliche Abhängigkeiten dem Klima gegenüber aufweisen (Larson 1964). Zudem sind weiterführende Erkenntnisse nur dann zu erwarten, wenn es gelingt, die gegebenen Zusammenhänge für möglichst kurze Zeiträume darzustellen (Mitscherlich 1975).

Derartigen Vorhaben stellen sich allerdings einige Schwierigkeiten entgegen, die sowohl prinzipieller wie auch methodischer Natur sind. Die ersteren beruhen darauf, daß sowohl die Wirkung eines Faktors, wie auch der Ablauf eines Prozesses nicht unabhängig sind, sondern nur innerhalb eines

Netzes von Wirkungen bzw. Vorgängen zur Geltung kommen. Dies bedeutet, daß die meisten Faktoren nicht unmittelbar auf den Holzzuwachs einwirken, sondern "gefiltert" werden (Fritts 1976).

Ohne auf weitere Einzelheiten einzugehen wird deutlich, daß vielseitige und auf längere Zeitspannen angelegte Untersuchungen notwendig sind. Diese haben sich nicht nur auf die Messung des radialen Zuwachses und des Klimas zu beschränken, sondern müssen durch gezielte und gleichzeitig durchgeführte öko-physiologische Untersuchungen am Baum selbst ergänzt bzw. untermauert werden. In Anbetracht dessen werden die von der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Innsbruck, vertreten durch Dr. Havranek, seit 1978 durchgeführten Messungen (CO₂-Bilanz, Transpiration etc.) an einer Zirbe und nachfolgend an einer Lärche für die Interpretation der an diesen Bäumen gemessenen radialen Dickenänderungen von außerordentlicher Bedeutung.

MATERIAL UND METHODEN

Der Standort am Patscherkofel befindet sich an dem nach Südwesten orientierten Hang unmittelbar unterhalb des Klimahauses in ca. 1950 m ü M. Die Bäume stehen im Bereich der dortigen Waldgrenze. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Anzahl der Bäume, Stellung im Bestand, Anzahl und Ort der Meßfühler sowie die Zeiträume der durchgeführten Messungen.

Tabelle 1 Erklärung siehe Text

Baumart und Nr.	Zeitraum der Messung	Standort	Ort des Dendom.	Anzahl
Zirbe 9	1976-fortlaufend	Best.in BGr.	BH	1
Zirbe GWK	1978-fortlaufend	Best. frei	BHN	1
	1979-fortlaufend		BHS	1
	1979-fortlaufend		BKr	1
Zirbe exp.	1979-fortlaufend	Licht. frei	BH	1
Fichte 14	1976-fortlaufend	Best.in BGr.	BHF1	1
	1979-fortlaufend		BKr	1
Fichte exp.	1979-fortlaufend	Licht. frei	BHN	1
	1979-fortlaufend		BHS	1
Fichte B.	1979-fortlaufend	Best. frei	BHF1	1
Lärche 1	1976-1978	Best. frei	BHF1	1
Lärche V	1978-fortlaufend	Best.in BGr.	BH	1

Legende: Best.in BGr. der Baum steht innerhalb einer Baumgruppe
 Best.frei der Baum steht einzeln innerhalb des Bestandes
 Licht.frei der Baum steht frei in einer Lichtung
 BHN Brusthöhe auf der Nordseite
 BHS Brusthöhe auf der Südseite
 BH1 = Brusthöhe an der Flanke
 BKr = In der Baumkrone am Hauptstamm

D e n d r o m e t r i e

Der radiale Zuwachs kann auf verschiedenen Wegen gemessen werden. Die Auswahl der Methode wird sich nach den Anforderungen richten. Die vorliegenden Anforderungen erforderten eine kontinuierliche und empfindliche Registrierung der radialen Dicke. Die Messeinheit sollte während des gesamten Jahres funktionsfähig sein. Um diesen Anforderungen gerecht zu werden, wurde eine elektrische Messeinheit ausgewählt (Klemmer 1969, Bormann et.al. 1962). Sie besteht aus einem induktiven Weggeber (GLC), einem 6-Punkt-Drucker (H & B) und einer Stromquelle mit dem entsprechenden Speisespannungsgerät. Die Weggeber benötigen eine stabilisierte Eingangsspannung von 6 Volt, haben einen Nennweg von ca. 1,27 mm bei einem Empfindlichkeitsfaktor von 1,38 Volt/mm. Das Gehäuse des Gebers (Ø 2mm, L 1,9mm) wird mit Hilfe einer Halterung fest in das Holz verschraubt, so daß dieses die Bezugsbasis darstellt. Die Halterung ist so konstruiert, daß der Messort außerhalb der Wundkallusbildung zu liegen kommt. Der Taststift des Gebers, der in dem Gehäuse frei beweglich ist, wird mit einer leichten Spiralfeder, die zwischen der Spitze des Stiftes und dem Gehäuse eingeklemmt ist, auf die Rinde aufgesetzt. Am Messort selbst wird ein großer Teil der Borke entfernt, jedoch ohne das lebende Gewebe zu verletzen. Auf diese Weise wird erreicht, daß die Bewegungen der Rinde auf den Stift übertragen und als elektrische Signale auf dem Schreiber registriert werden. Da der elektrische Ausgang nicht über den gesamten Bereich linear ist, muß jeder Geber einzeln geeicht werden. Die Eichung wird mit Hilfe einer dafür konstruierten Vorrichtung (Messuhr) im Gelände durchgeführt. Wiederholte Eichungen sind wichtig, um den Eichfehler möglichst gering zu halten. Nach einem Jahr betragen die Abweichungen zwischen zwei Eichungen ca. 1% des Endwertes, dies entspricht der Größe einer Spätholz zelle.

Die Empfindlichkeit der Messanlage könnte auf Grund des hohen Auflösungsvermögens der Geber sehr hoch gewählt werden, wird aber von der Genauigkeit der gesamten Messanlage begrenzt. So beträgt die Temperaturabweichung (Halterung, Geber, Kabel, Schreiber) ca. 1 Mikrometer/1°C. Dazu kommt, daß besonders während der Wachstumsperiode der Messbereich des Schreibers sehr oft überschritten werden kann und der Geber entsprechend nachgestellt werden muß. Die Empfindlichkeit wurde deswegen so gewählt (3 bzw 12 MM), daß der Messbereich des Schreibers nicht allzu oft überschritten wurde, die Tagesschwankungen und der tägliche Zuwachs aber optimal abgelesen werden konnten.

K l i m a m e s s u n g e n

Die Parameter werden von der Forstlichen Bundesversuchsanstalt mit der dort vorhandenen Ausstattung gemessen und registriert, so daß an dieser Stelle nicht näher darauf eingegangen werden muß. Herrn Professor W. Tranquillini sei für die Überlassung der Daten und für seine jederzeit gewährte Unterstützung und Herrn Dr. Havranek für seine tatkräftige Hilfe sehr herzlich gedankt.

A n a t o m i s c h e U n t e r s u c h u n g e n

Auf Grund der Tatsache, daß mit den Dendrometern nicht nur der Holz-

zuwachs gemessen wird, dieser aber vor allem interessiert, müssen anatomische Untersuchungen durchgeführt werden. Da mit dem schwedischen Zuwachsbohrer die Verwundung sehr stark ist, und dadurch die Anzahl der Proben, die entnommen werden können, begrenzt wird, zudem die Bohrkerne an unterschiedlichen Stellen entnommen werden müssen, wurde ein neues Verfahren entwickelt. Die Bohrkerne werden mit einer an der Spitze geschärften medizinischen Kanüle (\emptyset 1,6 mm) entnommen. Sofort nach der Entnahme werden sie in einer 2%-Glutaraldehydlösung fixiert. Nach 24 Stunden werden sie gründlich in Wasser gewaschen und in einer einfachen Vorrichtung mit einer Rasierklinge so geschnitten, daß die Schnittfläche den Querschnitt des Holzes darstellt. Nach dem Schneiden werden sie nach den Methoden der Elektronenmikroskopie präpariert und in einem Raster-elektronenmikroskop analysiert bzw. fotografiert (Beispiel siehe Abb. 9).

Das Verfahren hat zwei Vorteile. Zum einen können mehrere Proben entnommen werden, zum anderen können die Entnahmestellen näher an der Dendrometermesstelle liegen. Der Nachteil besteht darin, daß die dünnen Kerne auf der Höhe des Kambiums reißen können, besonders im Frühjahr. Die Erfahrungen am Patscherkofel und im Nordschwarzwald zeigen jedoch, daß die Methode sich bewährt hat. Es konnte folgendes erreicht werden: Festlegung des Wachstumsbeginnes und -endes mit einer Genauigkeit von einigen Tagen, Verfolgung des Holzzuwachses und dessen Korrelation mit der Dendrometerkurve, Festlegung des Zeitpunktes der Spätholzbildung, Beurteilung der Zeitspanne zwischen dem Abschluss der Zellstreckung und der Sekundärwandauflagerung, Bestimmung der Maße von Zellumen und Zellwand.

ERGEBNISSE

Die Auswertung des gesamten Datenmaterials ist bisher nur teilweise erfolgt, vor allem wurde noch keine statistische Faktorenanalyse vorgenommen. Allerdings sind von derartigen Analysen (vergl. Fritts 1960 und Braekke et.al. 1978) erst dann untermauerte Ergebnisse zu erwarten, wenn alle Teilbereiche der Kurven aus öko-physiologischer Sicht interpretiert werden können. Dies ist bisher jedoch nur teilweise möglich, vor allem für die Kurven im Herbst, Winter und Frühjahr.

Die vorliegenden Ergebnisse sind auf Grund einfacher Korrelationsrechnungen und optischer Vergleiche einzelner Kurven gewonnen worden.

Die erhaltenen Jahreskurven der radialen Dicke können in vier charakteristische Bereiche untergliedert werden: Die Präwachstumsphase, die Wachstumsphase, die Postwachstumsphase und die Ruhephase. Die Kriterien, die dieser Untergliederung zugrunde gelegt wurden, sind der Aktivitätszustand des Kambiums und das jeweilige charakteristische Verhalten der radialen Dicke. Im folgenden werden die einzelnen Bereiche getrennt voneinander behandelt.

P r ä w a c h s t u m s p h a s e

Die Präwachstumsphase wurde auf Grund des spezifischen Verlaufes der radialen Dicke und der Tatsache, daß das Kambium unmittelbar nach dem

Abschluß der Phase die Aktivität aufnahm, von den restlichen Kurven abgegliedert. Ihre Bedeutung ist darin zu sehen, daß die Witterungsverhältnisse während der Phase spezifische Änderungen der radialen Dicke hervorrufen, die ihrerseits den Zeitpunkt der Kambiumaktivierung entscheidend beeinflussen.

Die Phase beginnt im Frühjahr mit dem Ende der letzten Frostperiode und dem Beginn einer Schönwetterlage, wenn die Lufttemperaturen vor allem aber die Rindentemperatur 0°C überschritten haben. Am Beispiel der Zirbe 9 im Mai 1979 soll dies näher erläutert werden. Wie aus der Abbildung 1 zu ersehen ist, erreichte der Radius am 8.5., nach der Frostperiode (siehe Kapitel Ruhephase) einen maximalen Wert. Danach begann er wieder zu schwinden. Die Schwindung setzte am 9.5. morgens ein und hielt bis ca. 22 Uhr an. Anschließend nahm er wieder etwas zu, um am nächsten Morgen wieder zu schwinden. Dieser Ablauf hielt bis zum 12.5. an. Es fällt auf, daß am 12.5. eine Schlechtwetterperiode einsetzte, mit hoher Luftfeuchte, niedrigen Temperaturen und Regenfällen (die Regenfälle sind in der Abb. nicht eingezeichnet). Der Tagesverlauf unterscheidet sich von dem im Sommer vorhandenen Tagesschwankungen durch die überwiegende Abnahme und die Dauer derselben. In den folgenden Tagen (bis zum 15.5.) verblieb der Radius auf einem mehr oder weniger konstanten Niveau, wobei nach wie vor Tagesschwankungen vorhanden waren. Darauf folgte dann sehr unmittelbar der umgekehrte Vorgang. Der Radius begann sehr rasch zuzunehmen, wobei diesmal die Zunahme überwog. Sie hielt solange an, bis der Radius eine Dicke erreicht hatte, die der im vorausgegangenen Herbst entsprach. Auffallend ist, daß das Kambium zu diesem Zeitpunkt (20.5.) die Aktivität aufnahm.

Der geschilderte Verlauf ist mit geringen Abweichungen in jedem Jahr bei allen Fichten und Zirben beobachtet worden. Bei der Lärche war die Phase nur andeutungsweise zu beobachten.

Wie die bisherige Auswertung erbrachte, können die geschilderten Vorgänge auf Entquellungen und reversible Quellungen zurückgeführt werden, die von einer spezifischen Konstellation von Faktoren hervorgerufen wurden. Prinzipiell können sie mit Hilfe der Erkenntnisse der Frostrocknistheorie erklärt werden.

Als auslösender Faktor wird eine unterschiedliche Temperaturverteilung zwischen einzelnen Organen des Baumes, vor allem aber ein vertikaler Gradient von den Nadeln bis zu den Wurzeln betrachtet. Derartig unterschiedliche Temperierungen können sich im Hochgebirge sehr leicht beim Übergang von strengen Frostperioden zu Schönwetterlagen einstellen (Michaelis 1934b, Franz 1979). Hinsichtlich der vertikalen, sicherlich auch der horizontalen Wasser Verschiebung innerhalb des Baumes haben sie weitreichende Folgen (Michaelis 1934c, Tranquillini 1976 und 1979).

Ähnlich wie im Extremfalle der Frostrocknis kann die gemessene Schwindung der Rinde auf einen mangelhaften, den Wasserbedarf der Transpiration nicht kompensierenden Wassernachschub zurückgeführt werden, der seinerseits durch hohe Leitungswiderstände wahrscheinlich noch eingefrorener Teile des Baumes hervorgerufen werden kann. Im Einzelnen gestaltet sich die Erklärung allerdings schwierig. Wie die Messdaten zeigen, folgte die Rindentemperatur in Brusthöhe der Lufttemperatur in 2 m Höhe, die durchwegs über 0°C lag. Es kann mit Sicherheit angenommen werden, daß die oberen Stammbereiche und die Nadeln tagsüber durchaus höhere Temperaturen annahmen. Dies wiederum hatte zur Folge, daß sowohl die Transpiration in Gang gesetzt wurde, wie auch der Wassertransport von den aufgetauten Stammbereichen in die Nadeln. Die Untersuchungen von Dr. Havranek im Jahre 1979 and der GWK Zirbe machen es sehr wahrscheinlich, daß nicht nur kutikulär sondern auch schon stomatät transpiriert wurde. Dies würde, zusammen mit der Annahme, daß in dieser Zeitspanne zusätzlich das aus dem Winter stammende Sättigungsdefizit der Nadeln auf Kosten des Rinden-

RADIALE DICKENÄNDERUNGEN
ZIRBE 9 MAI 1979

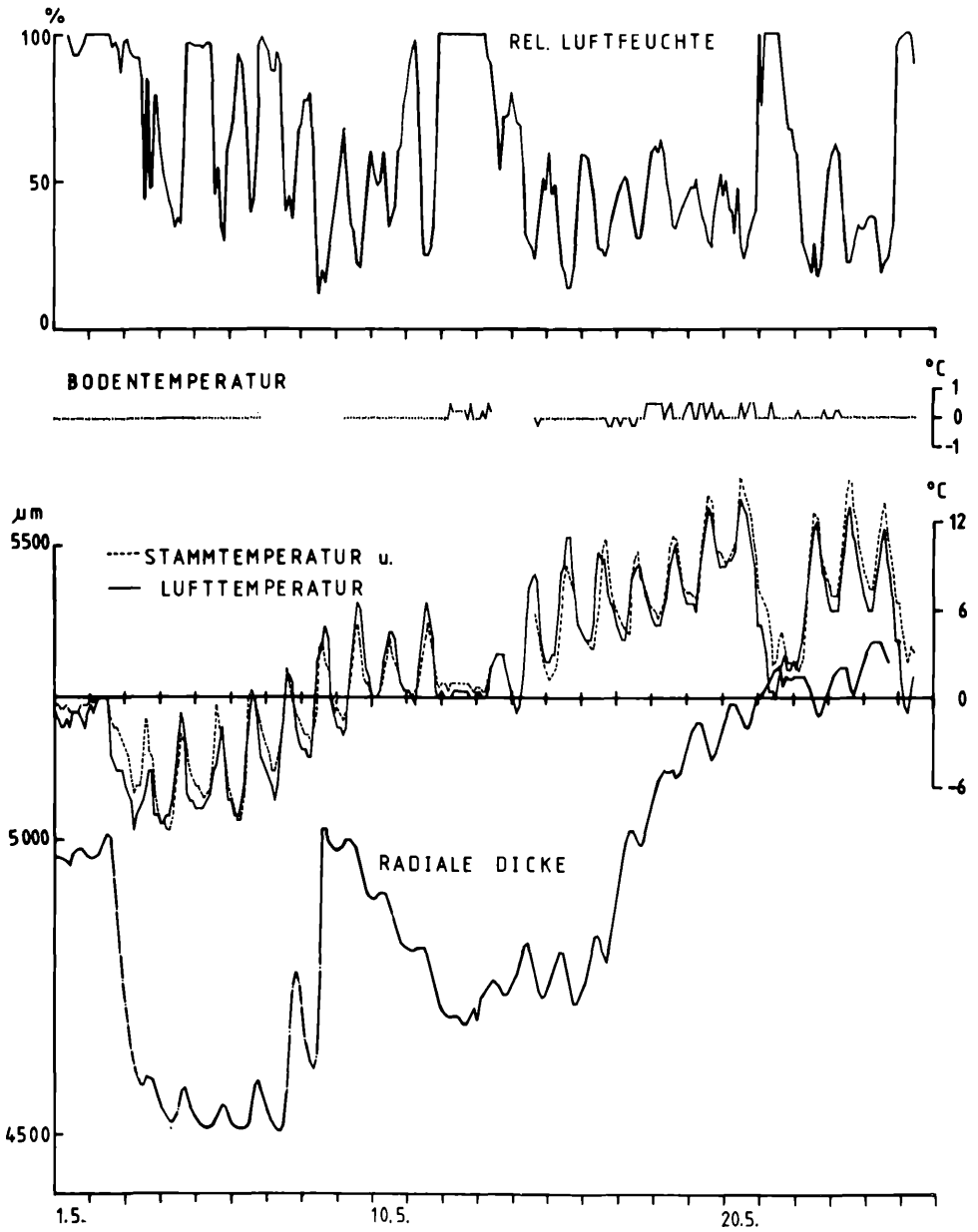


Abb. 1 Präwachstumsphase, Zirbe 9, 9.-20.Mai 1979

und Stammwassers ausgeglichen wurde, den hohen Wasserbedarf der Nadeln erklären. Hinweise, daß der Wassergehalt im Splintholz tatsächlich abnahm, liefern Bestimmungen von Dr. Havranek (mündliche Mitteilungen 1980) an Fichten und Zirben, die neben den Dendrometerbäumen stehen. Gegen Ende April, Anfang Mai nahm der Wassergehalt durchwegs ab, um gegen Ende Mai wieder zuzunehmen. Ein weiterer Hinweis, daß der Wasserbedarf der Nadeln die Entquellung auslöst, geht aus der Tatsache hervor, daß sie bei der Lärche kaum vorhanden ist.

Schwieriger gestaltet sich die Interpretation des mangelhaften Wasser- nachschubes. Obwohl die Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe bei 0°C lagen, und die Wurzelaktivität somit reduziert war (vergl. dazu Havranek 1972, Hinckley et.al. 1978), können die dadurch verursachten Leitungswiderstände nicht zu hoch gewesen sein, denn sie waren in der Folge während der Quellung auch nicht nennenswert über 0°C.

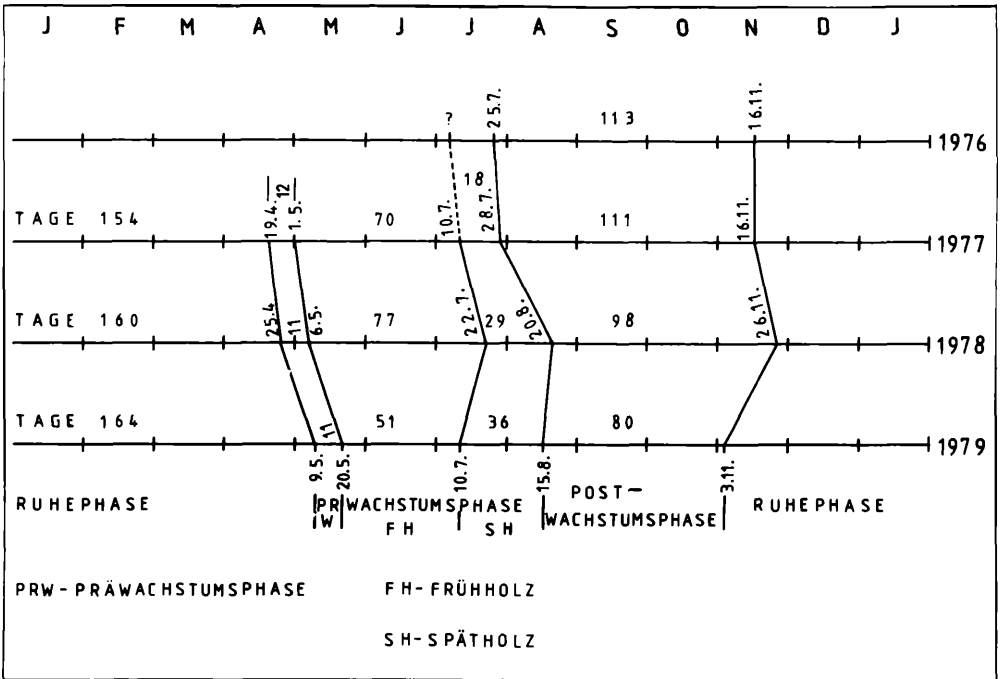
Das bedeutet aber, daß andere Mechanismen in die Betrachtung einbezogen werden müssen. In Frage kämen die Temperaturverhältnisse in den unteren Stammbereichen, die während der Entquellung offenbar noch von Schnee umgeben waren. Der Schneepegel am Klimahaus zeigte am 8.5. eine ca. 90 cm hohe Schneedecke an. Am 18. bzw. 19. war diese nach ausgiebigen Regenfällen am 12. und 13. abgeschmolzen. Denkbar wäre, daß auf Grund des extremen Mikroklimas oberhalb der Schneedecke (Michaelis 1934a, u.a.) Teile des Stammes noch eingefroren waren. Allerdings kann diese Annahme nur für 1979 in Betracht gezogen werden, da 1978 während der gesamten Präwachstumsphase eine relativ hohe Schneedecke vorhanden war (ca 1m Pegel Klimahaus). Dies weist darauf hin, daß die Ursachen offenbar in dem spezifischen Wärmehaushalt (z.B. radialer Temperaturgradient) der Baumstämme zu suchen sind, die besonders dann sehr ausgeprägt sein können, wenn die Stämme dick sind.

Zusammenfassend kann jedoch festgestellt werden, daß eine Klärung der gesamten Problematik nur durch gezielte Untersuchungen am Standort sowie unter Laborbedingungen möglich sein wird.

Klarer erscheinen die Folgen der Präwachstumsphase auf die Aktivitätsaufnahme des Kambiums. Die beschriebene Entquellung der Rinde hatte offenbar eine Verzögerung der Aktivitätsaufnahme zur Folge, die der Dauer der Präwachstumsphase entsprechen dürfte (ca. 10 Tage). Dafür sprechen zwei Befunde. Einerseits die anatomischen Untersuchungen, die zeigen, daß die Aktivierung erst nach der Restitution der Radiusdicke erfolgte. Am 18.5 lag noch das typische Ruhekambium vor, am 30.5. war nicht nur die Teilung aufgenommen sondern auch vier Tracheiden fertig gestreckt. Andererseits zeigt der Vergleich der Wärmeverhältnisse während der drei Jahre, daß die Aktivierung bei sehr unterschiedlichen Temperaturen bzw. Temperatursummen eingesetzt hat und daß sie schon bei sehr niedrigen Temperaturen erfolgen kann.

Die mittlere Temperatur der Präwachstumsphase 1977 betrug 4,3°C, 1978 1,3°C und 1979 4,6°C, die Temperatursummen entsprechend 600°C, 164°C und 577°C. Auch die Tagesmitteltemperaturen zum Zeitpunkt der Aktivierung waren sehr unterschiedlich: 1977 5,6°C, 1978 2,1°C und 1979 10,3°C. Aus dem Vergleich dieser Daten geht hervor, daß zumindest in den Jahren 1977 und 1979 die Temperaturschwelle bei der das Kambium aktiviert hätte werden können, überschritten war. Demnach erscheint die Restitution des Radius, die sicherlich Ausdruck der Turgorrestitution bzw. der Hydraturverhältnisse ist, als die primäre Voraussetzung für die Kambiumaktivierung. Die Wärmeverhältnisse spielten nur in sofern eine Rolle, als eine minimale Schwelle überschritten sein mußte. Auch den Bodentemperaturen und damit der Schneebedeckung fällt eine sekundäre Rolle zu, wie besonders die Verhältnisse von 1978 zeigen. Dies würde den Ergebnissen von Huikari, O. und Paarlahti, K. (1967) aus Finnland entsprechen, die fanden, daß die Auf-

nahme des Dickenwachstums auch bei eingefrorenen Böden erfolgen kann.



Tab. 2 Zeitliche Gliederung der Dendrometerkurve für die Zirbe 9, ab dem Sommer 1976. Waagerechte Linien und Zahlen: Monate des Jahres bzw. Dauer der Phasen. Senkrechte Linien und Zahlen: Abgrenzung der Phasen sowie das Datum für Beginn und Ende.

W a c h s t u m s p h a s e

Zur zeitlichen Abgrenzung der Phase wurde ausschließlich der Aktivitätszustand des Kambiums herangezogen, Beginn, Ende und Dauer der Wachstumsphasen ab Sommer 1976 sind in der Tabelle 2 für die Zirbe 9 zusammengefasst. Zudem ist die zeitliche Abfolge der Früh- und Spätholzbildung, sowie die Abgrenzung der restlichen Phasen eingetragen.

Der zeitliche Verlauf des Zuwachses soll am Beispiel der Kurven aus den Jahren 1978 und 1979 besprochen werden. Die Kurven sind in den Abbildungen 2 und 3 dargestellt. Auf der Abszisse ist das Datum aufgetragen, auf der Ordinate der fortlaufende Zuwachs in MM, wobei pro Tag 2 Werte (Maximum und Minimum) eingezeichnet sind. Daneben sind die Tagesmitteltemperaturen mit der durchgezogenen Linie und die Extremtemperaturen mit den senkrechten Linien dargestellt. Dabei entspricht die parallel zur Abszisse durchgezogene Linie 0°C. Die Kurven beginnen ca. 1 Monat vor dem Wachstumsbeginn und enthalten den letzten Abschnitt der Ruhephase sowie die gesamte Präwachstumsphase.

Beide Kurven besitzen die bekannte S-Form. Sie unterscheiden sich jedoch im Einzelnen. Nachdem im Jahre 1978 die Aktivierung des Kambiums erfolgt war (am 6.5.) stieg die Kurve relativ lange Zeit (bis zum 6.6.) nur langsam an. Im Jahre 1979 war diese Zeitspanne wesentlich kürzer, die Kambiumaktivierung erfolgte am 20.5., am 29.5. ging die Kurve deutlich in den steilen Bereich über. Der 1978 verzögerte Anstieg war sicherlich auf die Spätfrostperiode, die nach der Aktivitätsaufnahme einsetzte, zurückzuführen. Der steile Bereich der Kurve hielt 1978 bis in das letzte Drittel des Monats Juli an, 1979 bis in das erste Drittel desselben Monats. In diese Zeitspannen fiel die höchste Intensität des Zuwachses. Danach nahm sie wieder ab, die Steigung der Kurven ist entsprechend flacher. Die anatomischen Untersuchungen ergaben, daß dem Verlauf der Steigung dieser Übergang von der Früh- zur Spätholzbildung entsprach. Der Zuwachs wurde im Jahre 1978 Ende August, 1979 im ersten Drittel des August eingestellt (siehe Tabelle).

In dem Verlauf der Kurven kommt nicht nur die unterschiedliche Intensität des Zuwachses während der Früh- und Spätholzbildung zum Ausdruck, sondern auch deren Abhängigkeit von den Klimafaktoren. Von diesen ist bisher besonders der Einfluß der Temperatur untersucht worden. Er kommt besonders deutlich in dem Verlauf der Frühholzkurve zur Geltung. Ausgenommen ist dabei allerdings der erste flachere Bereich der Kurve. Hier hatten neben der Lufttemperatur sowohl die Bodentemperatur wie auch die Luftfeuchte einen entscheidenden Einfluß auf die Intensität des radialen Zuwachses, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Der dominierende Einfluß der Temperatur soll am Beispiel der Kurve 1978 erklärt werden. Abgesehen von dem anfänglichen Bereich (6.5. 24.5.) kann die Frühholzkurve in einzelne Abschnitte mit unterschiedlicher Steigung weiter untergliedert werden. Diesen können jeweils Perioden mit niedrigerem bzw. solche mit höheren Tagesmitteltemperaturen zugeordnet werden. Wird ein anfänglich flacher und ein nachfolgend steiler Bereich zusammengefasst, so ergibt sich je eine exponentielle Teilkurve. Jede der Teilkurven umfasst somit eine kühle und nachfolgend wärmere Witterungsperiode. Da den Steigungen unterschiedliche Zuwachsintensitäten entsprechen, erfolgte die Frühholzbildung mehr oder weniger schubweise. Die Abschnitte können wie folgt angegeben werden: Vom 24.5. bis 13.6., 14.6. 24.6., 25.6. - 5.7., sowie vom 6.7. - 19.7. Für die Dendroklimatologie dürfte diese Untergliederungsmöglichkeit von nicht geringem Interesse sein, zumal dann, wenn detaillierte Untersuchungen bestätigen sollten, daß sich dieser Verlauf in einer abwechselnden Größe der Frühholzzellen niederschlägt, wie erste präliminarische Messungen wahrscheinlich machen.

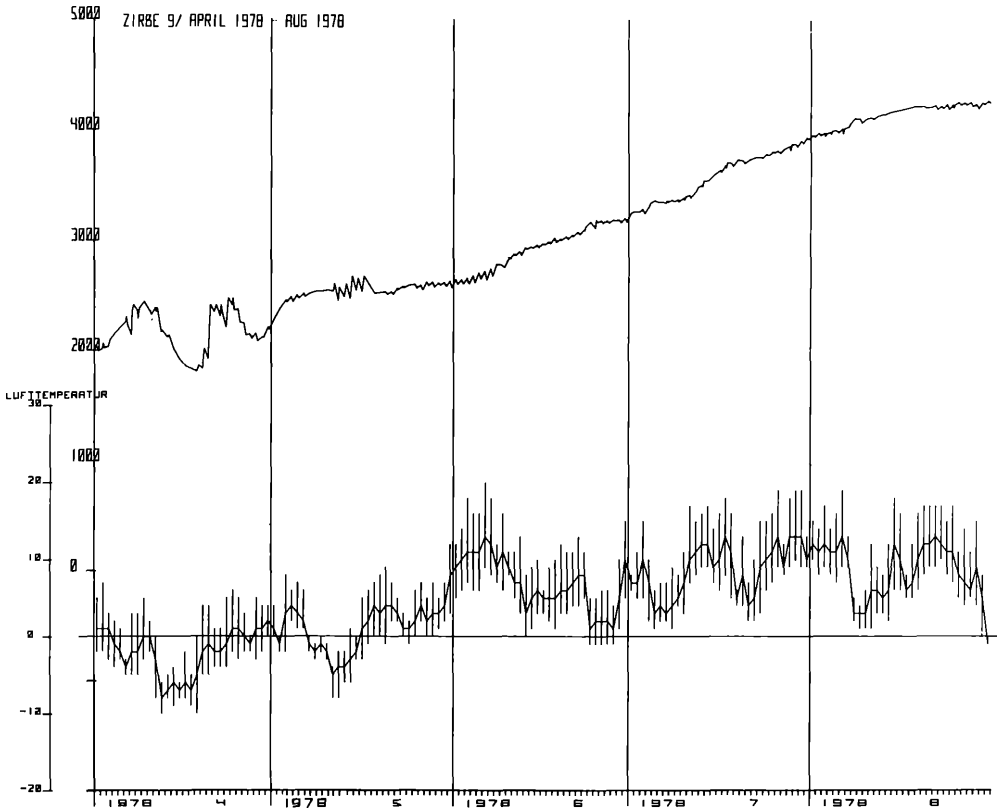


Abb.2 Wachstumsphase und Präwachstumsphase Zirbe 9, 1978.
Obere Kurve: Fortlaufender radialer Zuwachs in Mikrometer
Untere Kurve: Tagesmittel der Lufttemperatur
Senkrechte Linien: Extremwerte der Lufttemperatur

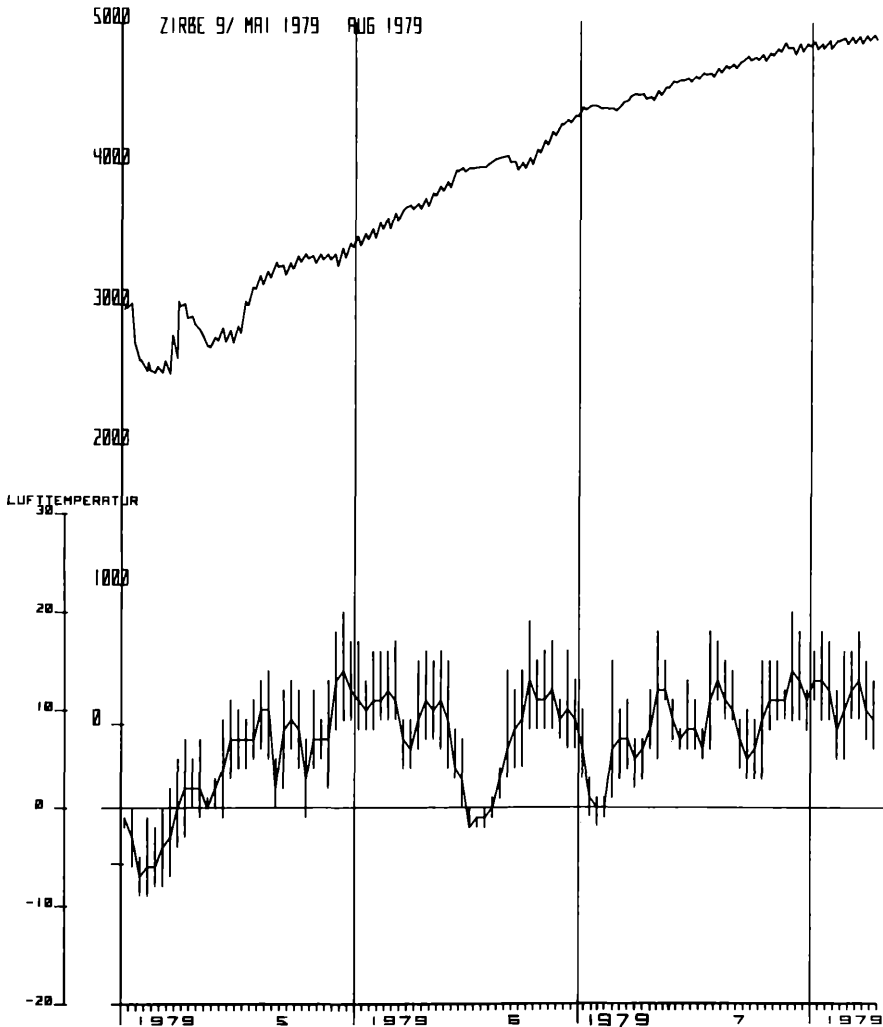


Abb. 3 Wachstumsphase und Präwachstumsphase, Zirbe 9, 1979-
 Obere Kurve: Fortlaufender radialer Zuwachs in Mikrometer
 Untere Kurve: Tagesmittel der Lufttemperatur
 Senkrechte Linien: Extremwerte der Lufttemperatur

Im Gegensatz zur Frühholzbildung ist die Spätholzkurve nicht unterteilbar. Die Bildung scheint gleichmäßiger zu verlaufen. Dies kann auf eine geänderte Reaktion des Baumes zurückgeführt werden.

Die Bedeutung der Wärmeverhältnisse wurde hinsichtlich der Abhängigkeit des Zuwachses von der Temperatur weiter untersucht. Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 4, 5, 6 und 7 dargestellt. Die Temperatursumme ist auf der Abszisse aufgetragen. Sie wurde durch Addition der einzelnen Tageswerte erhalten. Diese wurden ihrerseits durch Addition der zweistündigen Temperaturwerte errechnet, jedoch nicht zu festen Tageszeiten. Die Zeitgebung erfolgte an Hand der Dendrometerkurve. Zwei aufeinanderfolgende Maxima der Kurve (in der Regel morgens) dienten als Anfang bzw. Ende des jeweiligen Tages. Die Tages-

werte des radialen Zuwachses wurden nach der Methode von Braekke et.al. (1978) ermittelt. Er stellt die Differenz zwischen dem Mittel des Maximums und Minimums des ersten und denen des zweiten Tages dar. Auch diese Werte wurden fortlaufend addiert und die jeweilige Summe auf der Ordinate aufgetragen. Jeder Punkt auf der in den Abbildungen dick ausgezogenen Linien stellt somit den Zuwachs gegenüber der Temperatursumme dar, die an dem gegebenen Tag erreicht wurde. Die Niederschlagsmengen, die Zeitskala und die für die verschiedenen Zeitspannen errechneten Korrelationskoeffizienten sind ebenfalls auf der Abszisse aufgetragen. Die Tageswerte der Extremtemperaturen sowie die relative Feuchte wurde folgendermaßen aufgetragen: Die in der Abbildung dick ausgezogenen Linien der radialen Dicke dienten als 50°C Bezugslinien bzw. als 100% relative Feuchte. Das heißt, daß jeder Punkt dieser Linie den besagten Wert darstellt. Die tatsächlichen Temperaturen des entsprechenden Tages liegen dann oberhalb der Linie, wenn sie höher waren als 50°C oder darunter, wenn sie niedriger waren. Die relative Feuchte liegt durchgehend darunter.

Alle dargestellten Kurven weisen einen ähnlichen Verlauf auf und haben - wie die Zeitkurve - eine mehr oder weniger ausgeprägte S-Form.

In den Verlauf kommt eine differenzierte Abhängigkeit des Zuwachses von der Temperatursumme zum Ausdruck. Nach einem anfänglich sehr steilen Bereich, der noch die Quellung der Präwachstumsphase darstellt, beginnen die Kurven mit einem relativ flachen Anstieg. Für die Zirbe 9 war er in den drei Jahren unterschiedlich lange, 1979 vom 20.5. bis 29.5., 1978 vom 6.5. 6.6. und 1977 vom 1.5. bis 24.5.. Für die GWK Zirbe gilt die Dauer wie für die Zirbe 9. Nach diesem Datum gehen die Kurven unmittelbar in einen steileren Bereich über, der zudem ausgeglichener ist. Die Steigung nimmt nach einer von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Dauer wieder ab. Wie bei den Zeitkurven schon angegeben, entspricht der Wechsel dem Übergang von Früh- zu Spätholz. Auch die Zeitpunkte der Wachstumsbeendigung wurden bei der Besprechung der Zeitkurven schon angegeben. Lediglich für das Jahr 1977 müssen sie nachgetragen werden. Das Wachstum wurde Ende Juli eingestellt, der Übergang von Früh- zu Spätholz fand in der ersten Hälfte des Juli statt.

Die oben erwähnte, differenzierte Abhängigkeit des Zuwachses von der Temperatursumme kommt auch in den berechneten, quadratischen Korrelationskoeffizienten zum Ausdruck. Sie sind für die Jahre 1978 und 1979 berechnet und im oberen Teil der Abbildung auf der Abszisse aufgetragen. Unmittelbar nach dem Beginn des Wachstums ist sie im Vergleich zu dem darauf folgenden Abschnitt nicht so eng. Dies trifft besonders für die GWK Zirbe zu. Darin kommt ein höherer Wärmebedarf zum Ausdruck, der allerdings von dem hemmenden Einfluß anderer Faktoren verursacht wurde. Es fällt nämlich auf, daß sowohl 1978 als auch 1979 die Umkehr der Kurven in den steileren und kontinuierlichen Bereich zeitgleich mit dem Anstieg der Bodentemperaturen erfolgte. Diese lagen 1978 bis zum 6.6. in 10 cm Tiefe bei 0°C, 1979 bis zum 29.5.. Zusammen mit den niedrigen Luftfeuchten während dieser Zeitspanne führten sie offensichtlich zu einer Anspannung des Wasserhaushaltes. Dies wird auch in der Parallelität zwischen Dendrometerkurve und relativer Luftfeuchte ersichtlich. Sehr deutlich war dieser Einfluß bei der exponiert stehenden GWK Zirbe im Gegensatz zu der innerhalb einer Baumgruppe stehenden Zirbe 9. Demnach hatten die Bäume nach wie vor Schwierigkeiten mit der Wasserversorgung, zumindest soweit es den Stamm in Brusthöhe betrifft. Im Gegensatz zu der Präwachstumsphase, während der die Bodentemperaturen für die Aktivierung des Kambiums von sekundärer Bedeutung waren, scheinen sie für die Erreichung hoher Wachstumsintensitäten von primärer Bedeutung zu sein. Die Bedeutung der Luftfeuchte erscheint sekundär, da gleich niedrigere Feuchten zu späteren Zeitpunkten diesen Einfluß nicht hatten.

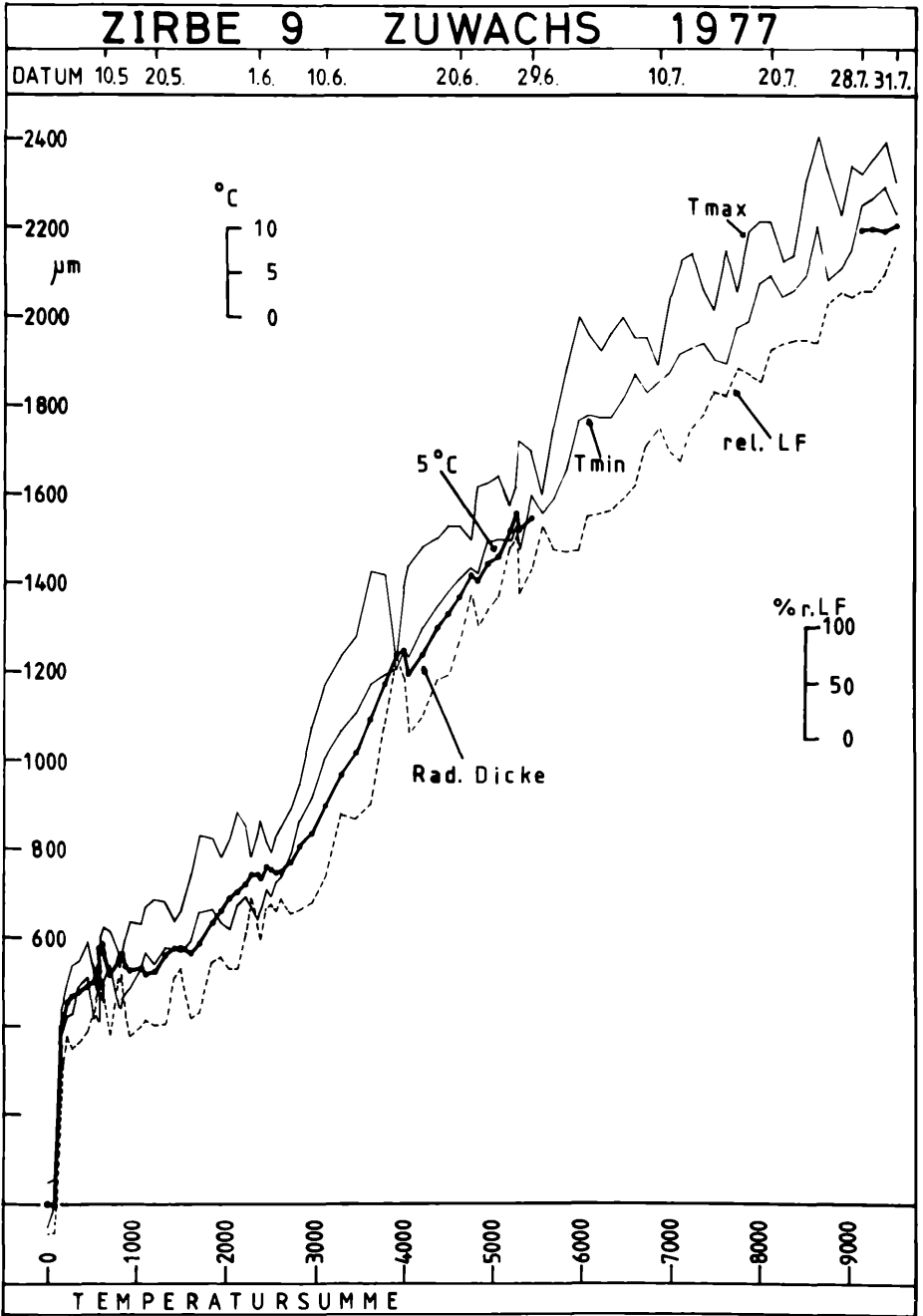


Abb. 4 Abhängigkeit des radialen Zuwachses von der Temperatursumme. Zirbe 9, 1977.

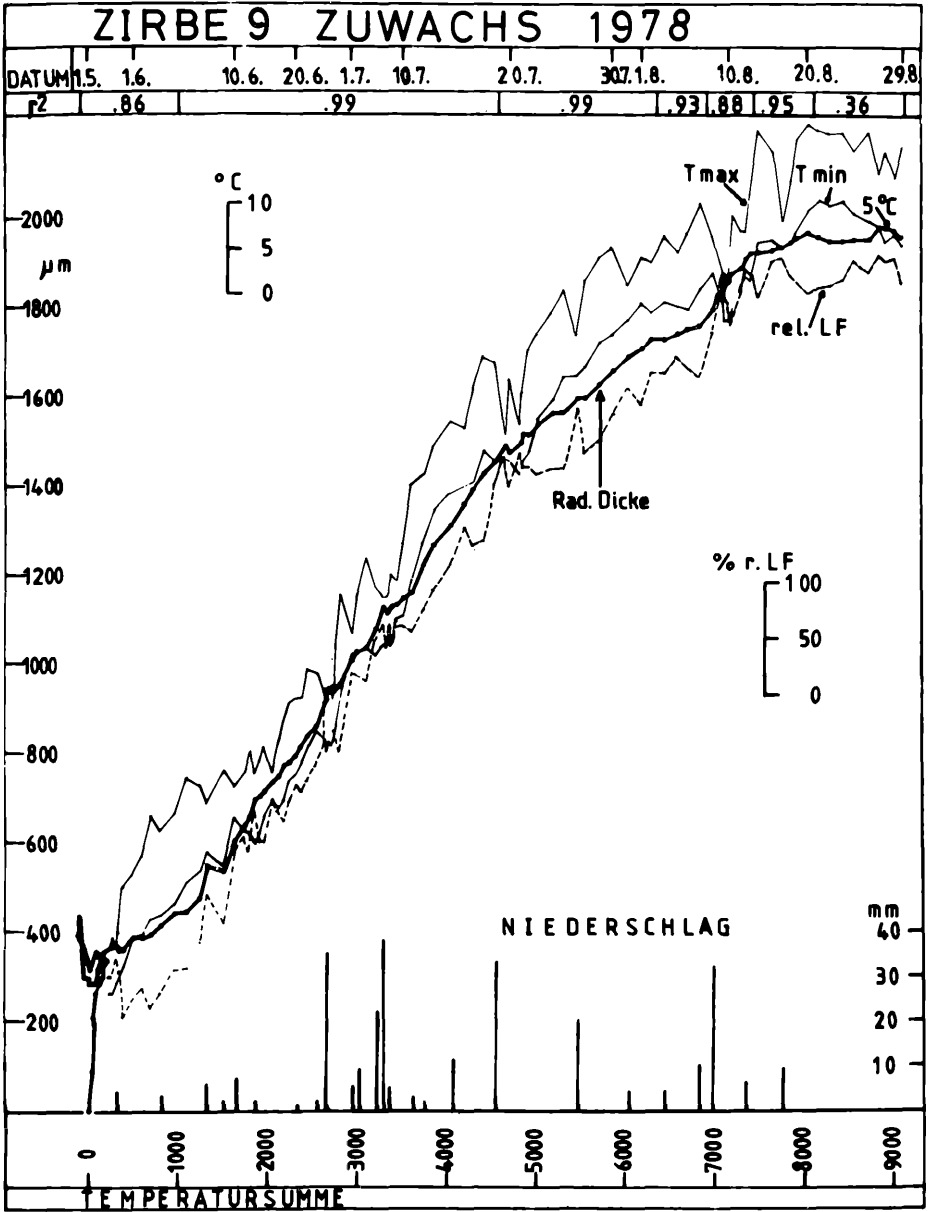


Abb. 5 Abhängigkeit des radialen Zuwachses von der Temperatursumme. Zirbe 9, 1978.

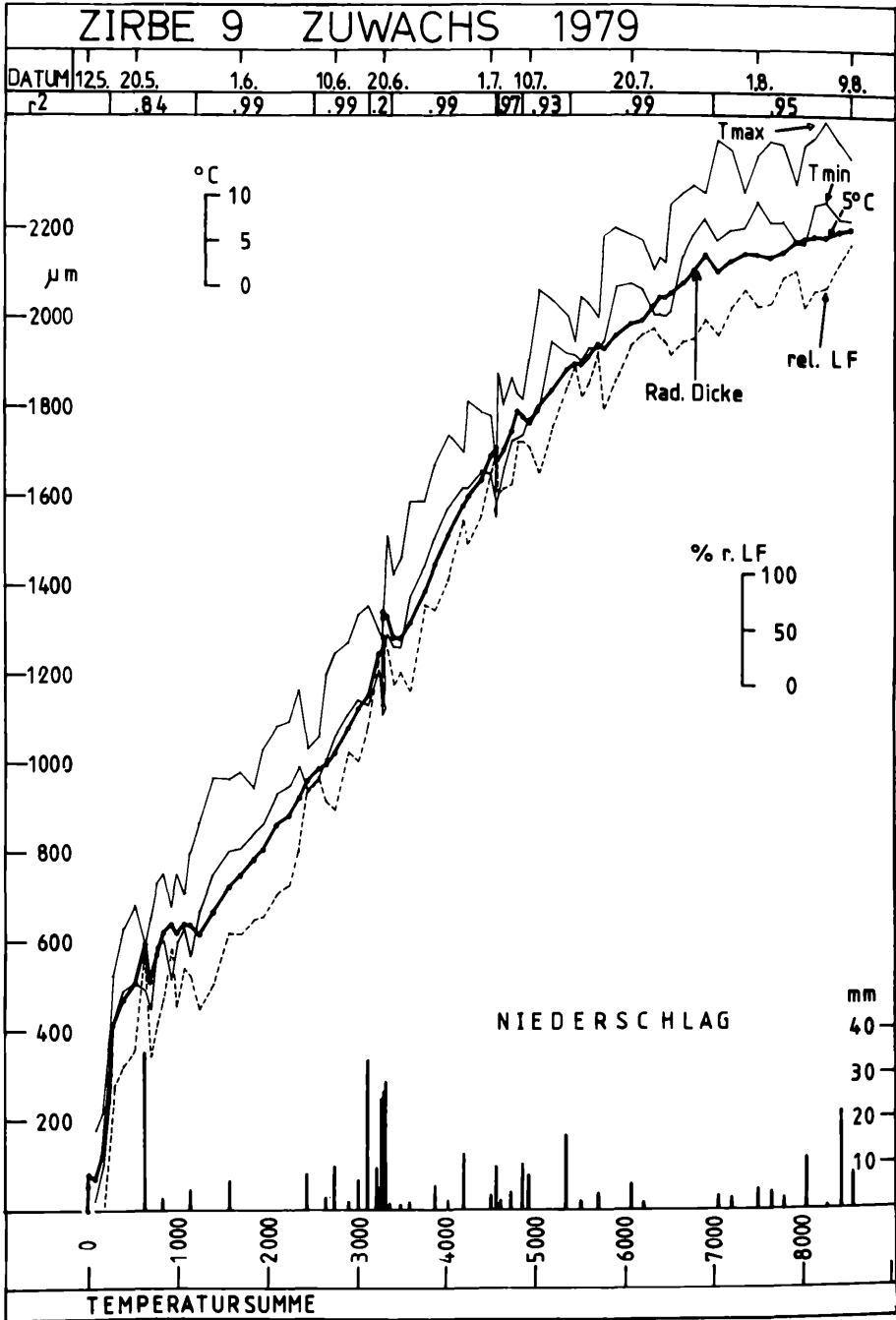


Abb. 6 Abhängigkeit des radialen Zuwachses von der Temperatursumme.
Zirbe 9, 1979

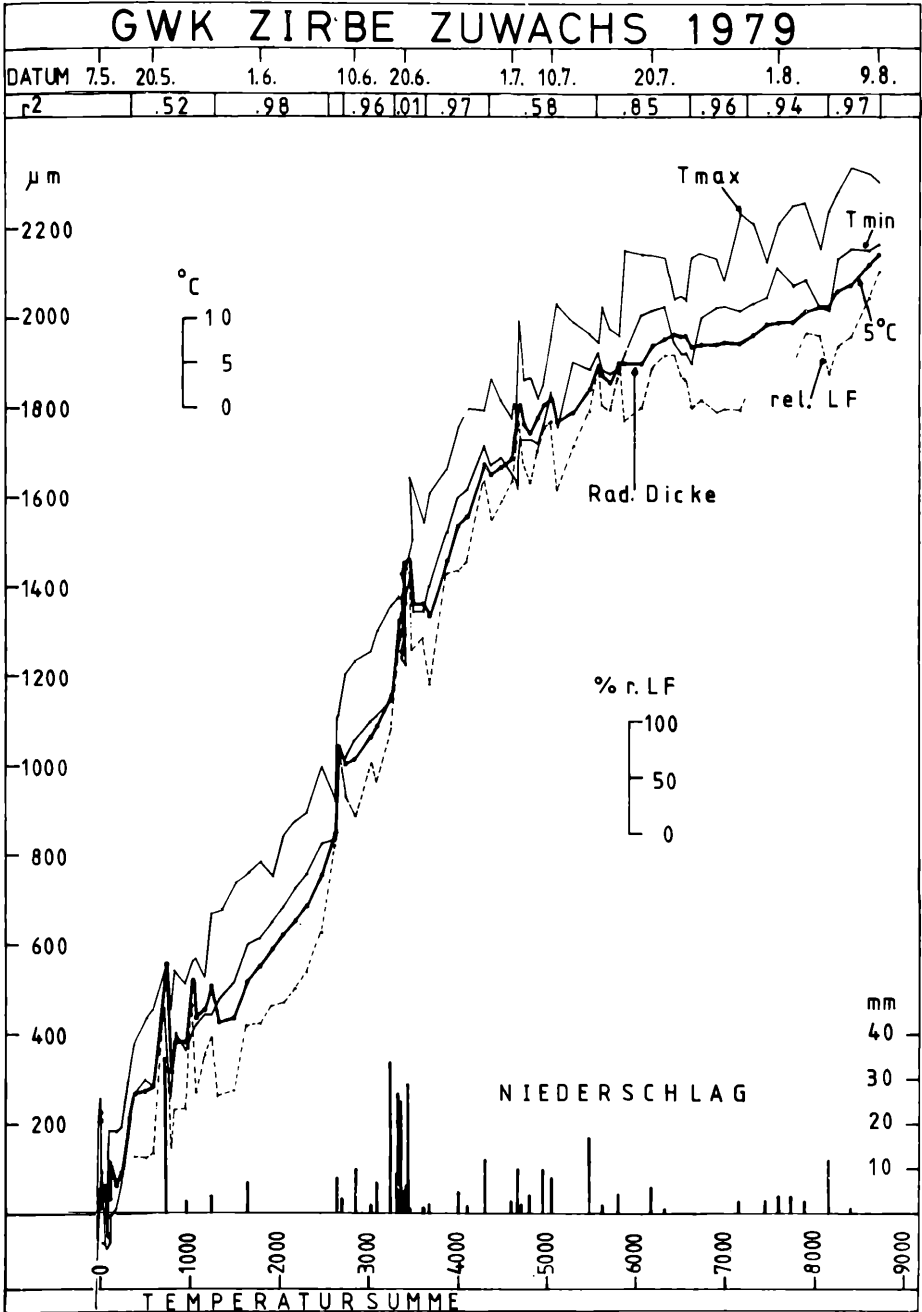


Abb. 7 Abhängigkeit des radialen Zuwachses von der Temperatursumme. Zirbe GWK, 1979

Nachdem die gegebene maximale Zuwachsintensität erreicht worden war, wurde der enge Zusammenhang zwischen Temperatursumme und Zuwachs nicht mehr wesentlich verändert. Dies gilt insbesondere für die Zirbe 9. Bei der GWK Zirbe war der Einfluß der Feuchte und der Niederschläge offenbar nach wie vor vorhanden, ohne aber die mittlere Steigung des Zuwachses über längere Zeitspannen hinweg wesentlich zu beeinflussen.

Niedrige Temperaturen, auch wenn sie unter 0°C lagen (1978 Ende Juni, 1979 Mitte Juni und Anfang Juli) hatten keinen nennenswerten Einfluß auf den Verlauf der Kurve. Es kam also offenbar zu keiner Hemmung des Wachstums in physiologischem Sinne sondern nur zu einer Verringerung der Intensität. Die niedrigen Temperaturen hatten jedoch zur Folge, daß für den gleichen Betrag an Zuwachs längere Zeiten benötigt wurden als bei höheren Temperaturen. Daraus kann jedoch nicht abgeleitet werden, daß in den Jahren mit niedrigen Tagesmitteltemperaturen wie 1978 weniger Frühholz gebildet wurde, wie der in der Tabelle 3 angegebene Vergleich der Frühholzmengen aus den drei Jahren zeigt. Sie unterscheiden sich kaum voneinander, während die Mitteltemperaturen der Zeitspannen deutlich voneinander abweichen. Allerdings weisen die zur Ausbildung benötigten Zeitspannen voneinander ab, insbesondere 1979. Auf Grund der geschilderten Zusammenhänge erscheint die Annahme nicht abwegig, daß die Frühholzmengen von Jahr zu Jahr vorgegeben waren. Ähnliche Sachverhalte wurden auch für *Pinus silvestris* aufgezeigt (vergl. Trendelenburg 1955).

Für die Spätholzmenge trifft dies offenbar nicht zu. Die in den drei Jahren gebildeten Mengen unterscheiden sich deutlich (vergl. Tabelle 3). Dazu kommt, daß kein so enger Zusammenhang zur Temperatursumme gegeben war, außerdem einem gleichen Betrag an Zuwachs eine höhere Summe zugeordnet war. Der Einfluß der Luftfeuchte und der Tagesmitteltemperatur konnte nur bedingt ermittelt werden. Einzelne Kurvenabschnitte weisen jedoch darauf hin, daß der Luftfeuchte und mit großer Wahrscheinlichkeit auch den Niederschlägen eine Bedeutung zukommt (Zirbe 9, 1978 ab dem 10.8., GWK Zirbe, 1979 ab dem 1.8.). Eine endgültige Klärung wird aber auch hier erst nach einer Faktorenanalyse möglich sein.

Tab.3 Zirbe 9

Jahr	MT		RF		TS		MM		DA	
	FH	SH	FH	SH	FH	SH	FH	SH	FH	SH
1977	7,3	10,7	59	56	5144	3718	1190	565?	71	18
1978	5,1	8,8	73	70	4509	3386	1189	478	74	32
1979	7,6	9,0	65	67	4030	4014	1183	504	44	37

Legende:

- MM Anteil von Frühholz (FH) bzw. von Spätholz (SH) am Jahresring in Mikrometer
- MT Mittlere Temperatur während der Frühholzbildung (FH), bzw. der Spätholzbildung (SH)
- RF Mittlere relative Feuchte während der Frühholzbildung (FH), bzw. der Spätholzbildung (SH), in Prozent
- DA Dauer der Frühholzbildung (FH), bzw. der Spätholzbildung (SH) in Tagen
- TS Temperatursumme in Grad Celsius während der Frühholzbildung (FH), bzw. der Spätholzbildung (SH).

Trotz der Abweichungen im Zusammenhang Spätholz mit Temperatursumme wird derselbe für den gesamten Jahresring nur unwesentlich beeinflusst. Dies geht aus der Aufstellung der Tabelle 4 hervor.

Tabelle 4 Zirbe 9

Jahr	MT	RF	DA	TS	MM
1977	8,8	56	88	8862	1755
1978	6,8	72	106	7894	1668
1979	8,3	66	81	8035	1686

Legende:

MM	Jahrringbreite in Mikrometer
MT	Mittlere Temperatur der Wachstumsphase
RF	Mittlere relative Feuchte während der Wachstumsphase
DA	Dauer der Wachstumsphase
TS	Temperatursumme der Wachstumsphase

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß auch dann, wenn eine statistische Faktorenanalyse durchgeführt wird, die Problematik des Dickenwachstums der Bäume am Patscherkofel nur durch weitere Untersuchungen einer Klärung näher gebracht werden kann. Die folgenden Untersuchungen können allerdings auf Grund der vorliegenden Daten gezielter und besonders in den noch unsicheren Bereichen durchgeführt werden.

P o s t w a c h s t u m s p h a s e

Die Phase beginnt im Spätsommer, wenn das Kambium seine Teilungsaktivität eingestellt hat und die Zellstreckung abgeschlossen ist. Sie endet im Spätherbst mit dem Auftreten der ersten strengen Frostperiode. Abbildung 8 zeigt ein Beispiel aus dem Jahre 1978 für die Zirbe 9.

Obwohl die anatomischen Untersuchungen belegen, daß die Zellteilung und Zellstreckung abgeschlossen waren, kommt dieser Phase bezüglich der Spätholzproblematik, insbesondere der Zellwandausbildung eine große Bedeutung zu. Die Auflagerung derselben kann nämlich noch sehr lange nach dem Abschluß der Streckung anhalten. Die zeitliche Verschiebung kann bei den Zirben besonders ausgeprägt sein. Wie die Abbildung 9 zeigt, war die Streckung der Spätholzzellen Ende August abgeschlossen, die Zellwand war jedoch noch sehr dünn. Sie hatte offensichtlich erst Ende September ihre endgültige Dicke erreicht.

R u h e p h a s e

Die zeitliche Abgrenzung der Phase ergibt sich aus dem charakteristischen Verlauf der radialen Dicke, der durch ausgeprägte Schwindungen und Dehnungen gekennzeichnet ist. Sie beginnt im Spätherbst mit dem Einsetzen der ersten strengen Frostperiode und endet im Frühjahr mit der letzten Frostperiode. Wenn anfangs die Rindentemperaturen eine bestimmte Schwelle unterhalb 0°C unterschreiten, beginnt der Radius unmittelbar zu schwinden. Die Schwelle scheint nicht konstant zu sein. Wie die bisherige Auswertung zeigt, kann sie um 1 bis 2 Grad variieren, allerdings liegt sie immer unterhalb 3°C. Dies gilt für alle drei Baumarten. Die Schwindung verläuft sehr rasch und kann innerhalb weniger Tage bis zu 500 Mikrometer erreichen, wie die Abb. 9 zeigt. Der gleichen Abbildung kann entnommen werden, daß die Schwindung um so größer war, je tiefer die Temperaturen sanken. Es besteht jedoch keine direkte Proportionalität. So lange der Frost anhielt, blieb der Radius auf dem erreichten Minimum, abgesehen von geringen Tagesschwankungen (vergl. Mitte Januar

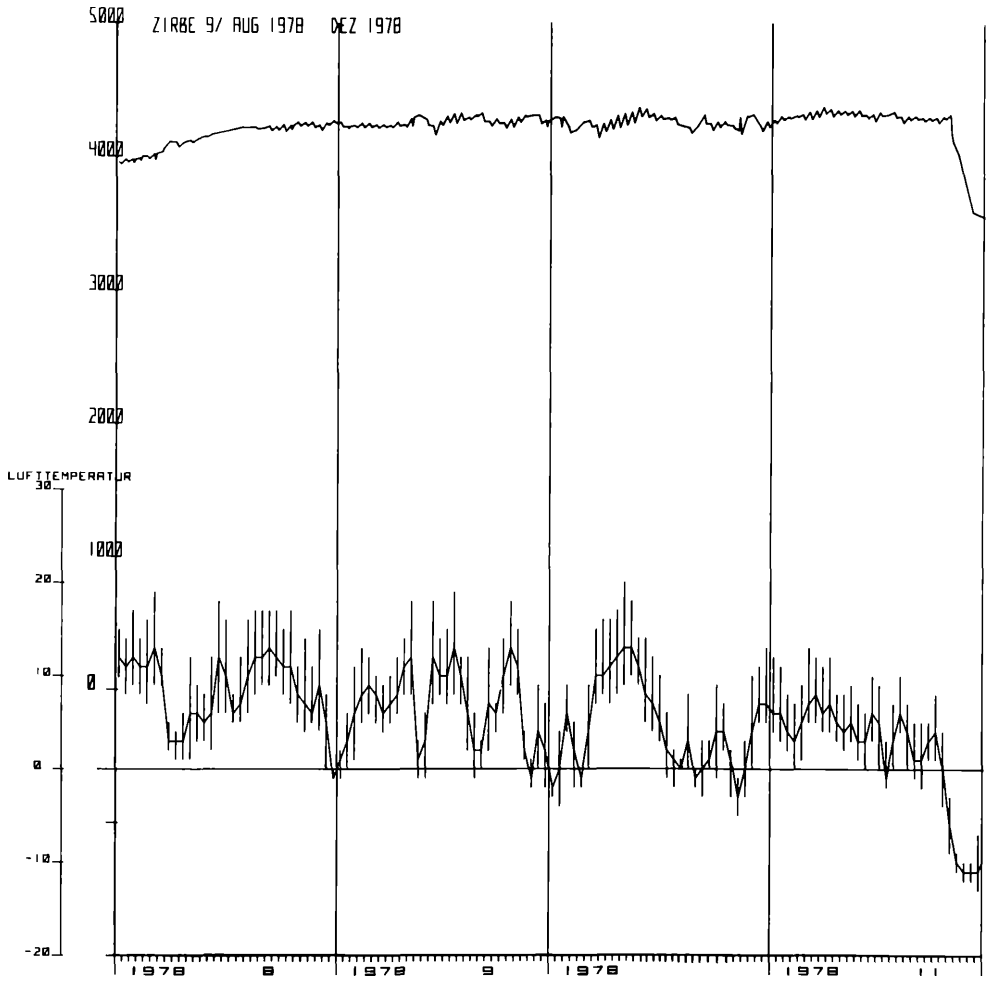


Abb. 8 Postwachstumsphase, Zirbe 9, 1978.
Obere Kurve: Fortlaufende radial Dickenänderungen.
Untere Kurve: Tagesmittel der Lufttemperatur.
Senkrechte Linien: Extremwerte der Lufttemperatur.

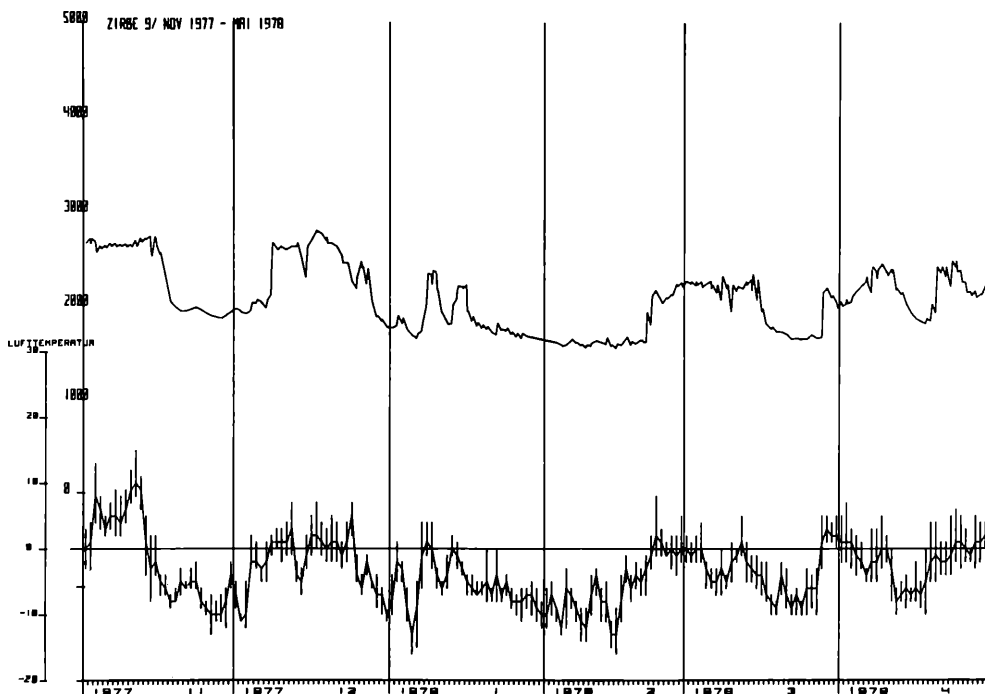


Abb. 9 Ruhephase, Zirbe 9, 1977/78.
Obere Kurve: Fortlaufende radiale Dickenänderungen.
Untere Kurve: Tagesmittel der Lufttemperatur
Senkrechte Linien: Extremwerte der Lufttemperatur.

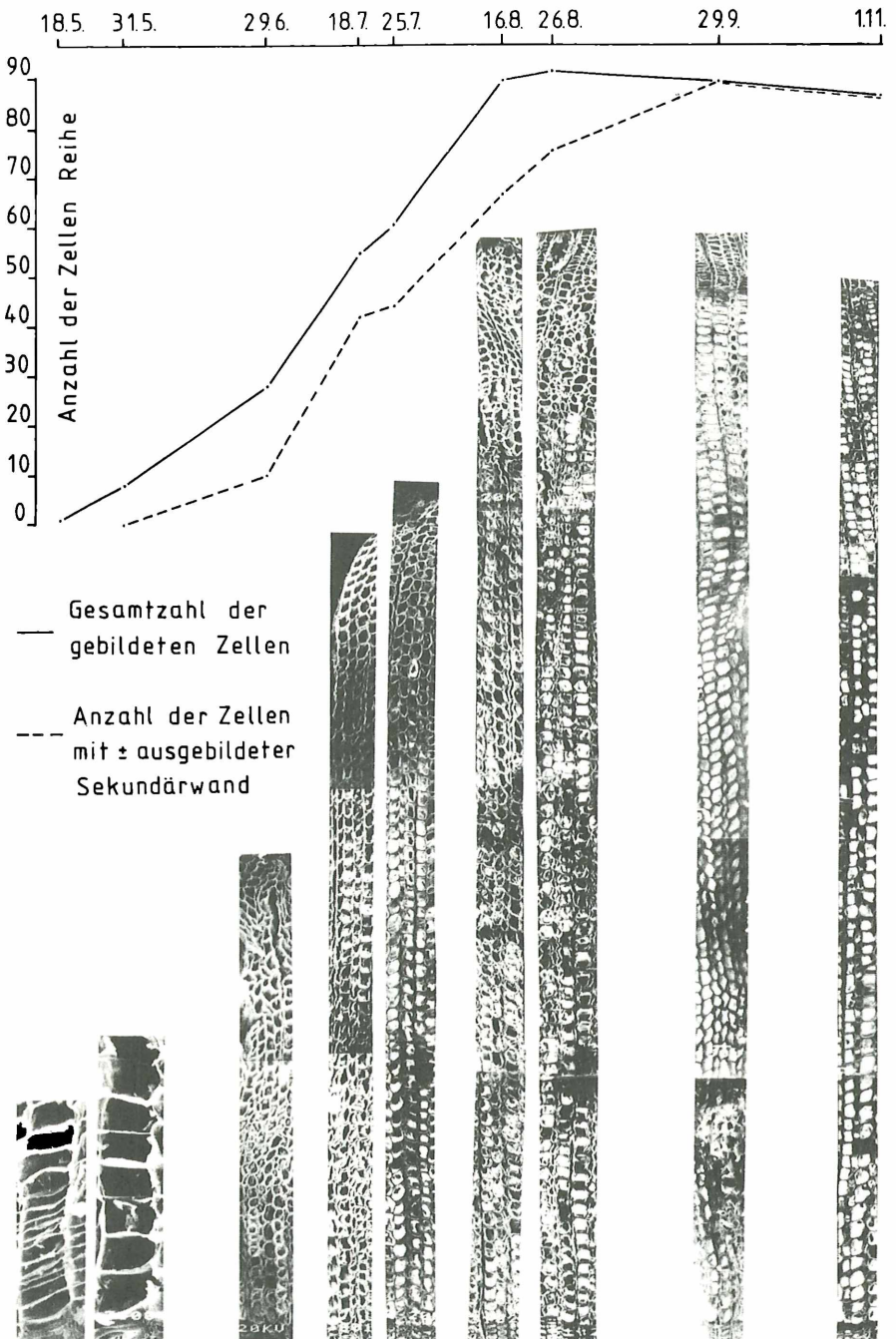


Abb. 9 Anatomische Untersuchung der Jahrringentwicklung, Zirbe exp. 1979. Jede Fotografie gibt den Zellzuwachs zu dem gegebenen Datum an. Linke obere Hälfte: Darstellung in Kurvenform.

bis Mitte Februar). Zur reversiblen Dehnung kam es erst dann, wenn während einer Erwärmungsphase die Rindentemperaturen 0°C überschritten hatten. Blieben die Temperaturen in der Folge längere Zeit über 0°C, dann kam es im Zusammenhang mit einer Schönwetterlage zu den in der Präwachstumsphase beschriebenen Trocknisschwankungen der radialen Dicke. Beispiele dafür sind Mitte Dezember, Ende Februar sowie März zu beobachten.

Die vom Frost hervorgerufenen Schwankungen können auf Schrumpfungen bzw. reversible Quellungen der Rindenzellen zurückgeführt werden. Diese werden ihrerseits durch extrazelluläres Ausfrieren von Wasser bzw. durch Rückresorption des Wassers nach dem Auftauen der Eiskristalle hervorgerufen (vergl. Kübler et.al. 1964, Pook et.al. 1977, Byram et.al. 1950, George et.al.1977).

Die drei Baumarten verhalten sich während der Ruhephase prinzipiell ähnlich. Im Einzelnen liegen jedoch Unterschiede vor. So nahm zum Beispiel der Radius der Lärche 1977/78 ab, im Unterschied zu Fichte und Zirbe. Hierüber liegen jedoch noch keine genaueren Analysen vor. Deswegen kann auch die Frage des Einflusses der Winterbedingungen (z.B. der Entquellungsperioden) auf die folgende Wachstumsperiode noch nicht beantwortet werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Seit dem Sommer 1976 werden am Patscherkofel/Innsbruck an der alpinen Waldgrenze die radialen Dickenänderungen von Zirbe, Fichte und Lärche gemessen. Gleichzeitig wurden anatomische Untersuchungen durchgeführt und eine Reihe von Klimaparametern registriert.

Die Untersuchungen haben zum Ziel, den kausalen Zusammenhang zwischen einzelnen Klimafaktoren und Holzzuwachs zu analysieren, sowie deren Wirkung im Holzgefüge darzustellen.

Die Auswertung des Datenmaterials ist bisher nur teilweise erfolgt. Die mitgeteilten Ergebnisse gelten vor allem für die Zirbe.

Die Jahreskurven der radialen Dicke können in vier Phasen untergliedert werden, in Abhängigkeit von dem spezifischen Verlauf der radialen Dicke und dem Aktivitätszustand des Kambiums. Die 4 Phasen sind: Die Präwachstumsphase, die Wachstumsphase, die Postwachstumsphase, die Ruhephase.

Primäre Voraussetzung für die Aktivierung des Kambiums im Frühjahr war die Restitution der Hydraturverhältnisse innerhalb der Rinde; die Temperaturverhältnisse spielten eine sekundäre Rolle. Nach der Aufnahme des Wachstums bestand zwischen dem Zuwachs des Frühholzes und der Temperatursumme ein enger Zusammenhang. Die in den drei Jahren gebildeten Frühholzmengen unterscheiden sich kaum voneinander. Die zur Ausbildung benötigte Zeit war jedoch sehr unterschiedlich und abhängig von den Temperaturverhältnissen. Die Frühholzmengen scheinen von einem Jahr zum anderen vorgegeben zu werden.

Die gebildeten Spätholzmengen waren sehr unterschiedlich und immer geringer als die Frühholzmengen. Auch war die Korrelation zur Temperatursumme nicht so eng wie beim Frühholz.

Dies beeinflusste den engen Zusammenhang zwischen Temperatursumme und Jahresring allerdings nur wenig.

LITERATUR:

- Byram, G.M. and Doolittle, W.T., 1950: A Year of Growth for a Shortleaf Pine. Ecology 31, S. 27-35.
- Borman, F.H. and Kozlowski, T.T., 1962: Measurements of Tree Growth with Dial Gage Dendrometers and Vernier Treering Bands. Ecology 43, S. 289-294.
- Baig, M.N., Tranquillini, W., Havranek, W.M., 1974: Cuticuläre Transpiration von Picea abies- und Pinus cembra-Zweigen aus verschiedener Seehöhe und ihre Bedeutung für die winterliche Austrocknung der Bäume an der alpinen Waldgrenze. Zentralbl. Ges. Forstwesen. 91, S. 195-211.
- Braekke, F.H., Kozlowski, T.T. and Skräppa, T., 1978: Effects of Environmental Factors on Estimated Daily Radial Growth of Pinus resinosa and Betula papyrifera. Plant and Soil 49, S. 491-504.
- Fritts, H.C., 1960: Multiple Regression Analysis of Radial Growth in Individual Trees. Forest Science 6, S. 334-349.
- Fritts, H.C., 1976: Tree Rings and Climate. Academic Press. London, New York, San Francisco.
- Franz, H., 1979: Ökologie der Hochgebirge. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- George, M.F., Sung Gal Hong and Burke, M.J., 1977: Cold Hardiness and Deep Supercooling of Hardwoods: Its Occurrence in Provenance Collections of Red Oak, Yellow Birch, Black Walnut and Black Cherry. Ecology 58, S. 674-680.
- Huikari, O. und Paarlahti, K., 1967: Results of Field Experiments on the Ecology of Pine, Spruce and Birch. Comm. Inst. For. Fenniae 64, S. 1.
- Havranek, W.M., 1972: Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze. Angew. Botanik 46, S. 101-116.
- Hinckley, T.M., Lassoie, J.P., Running, S.W., 1978: Temporal and Spatial Variations in the Water Status of Forest Trees. For. Science Monograph 20, S. 1-72.
- Havranek, W.M., 1980: Mündliche Mitteilungen.
- Kern, K.G., 1960: Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959. Allgem. Forst- und Jagdztg. 131, S. 97-116.
- Kübler, K. und Traber, H., 1964: Temperatur- und Dimensionsänderungen von Baumstämmen im Winter. Fw. Cbl. 83, S. 88-96.
- Klemmer, L., 1969: Die Periodik des Radialzuwachses in einem Fichtenwald und deren meteorologische Steuerung. Wiss. Mitteilung Nr. 17. Univ. München, Meteorolog. Institut.
- Larson, P.R., 1964: Some Indirect Effects of Environment on Wood Formation. In: Formation of Wood in Forest Trees. S. 345-365. Ed.: M.H. Zimmermann. Academic Press, New York.
- Leikola, M., 1969: The Influence of Environmental Factors on the Diameter Growth of Forest Trees. Auxonometric Study. Acta For. Fenn. 92, S. 1-144.
- Michaelis, P., 1934a: Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. II. Die Schichtung der Windgeschwindigkeit, Lufttemperatur und Evaporation über einer Schneefläche. Beih. Bot. Zentralblatt 52 B, S. 310-332.

- Michaelis, P., 1934b: Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. III. Über die winterlichen Temperaturen der pflanzlichen Organe insbesondere der Fichte. Beih. Bot. Zentralbl. 52 B, S. 333-377.
- Michaelis, P., 1934c: Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushalts. Jahrb. Wiss. Botanik 80, S. 169-298.
- Mitscherlich, G., Moll, W., Künstle, E., Maurer, P., 1966: Ertragskundlich-ökologische Untersuchungen im Rein- und Mischbestand. IV Zuwachsbeginn und -ende, Stärkeänderung und jährlicher Durchmesserzuwachs. Allg. Forst- und Jagdztg. 137, S. 72-91.
- Mitscherlich, G., 1975: Wald, Wachstum und Umwelt. III. Boden, Luft und Produktion. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Pook, E.W. and Hall, T., 1977: Studies of Volumetric Response of Snow Gum Bark to Freezing. Forest Science 23, S. 337-342.
- Trendelenburg, R. und Mayer-Wegelin, H., 1955: Das Holz als Rohstoff. Carl Hansen Verlag, München.
- Tranquillini, W., 1965: Das Klimahaus auf dem Patscherkofel im Rahmen der forstlichen Forschung. In: Industrieller Pflanzenbau, Bd. II, Vortragsreihe 2. Symposium Industrieller Pflanzenbau Wien. S. 147-154.
- Tranquillini, W., 1974: Der Einfluß von Seehöhe und Vegetationszeit auf das cuticuläre Transpirationsvermögen von Fichtensämlingen im Winter. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesell. 87, S. 175-184.
- Tranquillini, W., 1976: Water Relations and Alpine Timberline. In: Water and Plant Life. Ecol. Studies 19. Lange, O.L., Kappen, L., Schulze, E.D. (Eds.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag 1976, S. 473-491.
- Tranquillini, W., 1979: Physiological Ecology of the Alpine Timberline. Tree Existence at High Altitudes with Special Reference to the European Alps. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.

Vertiggestellt am 12. Dezember 1980

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [142_2_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Loris Kurt

Artikel/Article: [Dickenwachstum von Zirbe, Fichte und Lärche an der alpinen Waldrandgrenze/Patscherkofel Ergebnisse der Dendrometermessungen 1976/79 417-441](#)