

Vergleichend-anatomische Studien an Pflanzen der Eppaner „Eislöcher“

Helmuth SIEGHARDT, Wolfgang PUNZ und Regina REIMITZ

Acht Pflanzenarten eines dauernd unterkühlten Standorts wurden hinsichtlich ihrer Blatt- und Stammanatomie mit Pflanzen der Umgebung verglichen. Bei den Sproßachsen der Eislochpflanzen zeigte sich eine Tendenz zur relativen Vermehrung des sekundären Rindengewebes sowie zu schmäleren Jahresringen. Nur geringe signifikante Unterschiede konnten bei den untersuchten Blättern festgestellt werden.

SIEGHARDT H., PUNZ W. & REIMITZ R., 2000: Anatomical studies on plants from the "Eislöcher" in Eppan (South Tyrol/Italy).

The leaf and stem anatomy of eight plant species from a hypothermic locality were compared with the same species from the surroundings. In stems, a thicker secondary cortex and narrower annual rings were recorded. Only slight differences could be observed in leaves.

Keywords: plant anatomy, hypothermia, South Tyrol (Italy).

Einleitung

„Unterkühlte“ Standorte, also Lokalitäten, welche gegenüber ihrer Umgebung verminderte Temperaturen aufweisen, finden sich in mehr oder weniger auffälliger Ausprägung an zahlreichen Stellen im Ostalpenraum. Der Volksmund bezeichnet diese seit langem (CYSAT 1661, cit. in FURRER 1961) bekannten Phänomene als „Eiskeller“, „Eislöcher“, „Kantinen“, „Ventarolen“ und „Wetterlöcher“; im wissenschaftlichen Sprachgebrauch stößt man auf Begriffe wie „Permafrostböden“, „Windlöcher“, „Frostlöcher“ und ähnliches. Ältere Angaben sind bei SCHAEFTLEIN (1962, 1963) angeführt, einen Überblick über ostalpine Standorte geben PUNZ et al. (1989) und WAKONIGG (1996, 1998), letzterer mit einer aktuellen Diskussion zur Entstehung und Funktionsweise „unterkühlter Schutthalden“. Einschlägige zoologische Arbeiten referiert CHRISTIAN (1999), neuere deutsche Arbeiten zum „Lebensraum Blockhalde“ (unter Einschluß von Kältestandorten) finden sich bei HEMP (1997) sowie MÖSELER & MOLENDA (1999).

Die Pflanzen an Eisstandorten sind von verschiedenen Autoren dargestellt und diskutiert worden; es seien hier vor allem PFAFF (1933), FURRER (1961), SCHAEFTLEIN (1962), SCHINDLER et al. (1976) und PUNZ et al. (1989) hervorgehoben (weitere Literatur bei den genannten Autoren). Doch während es zahlreiche Daten zu Mikroklimatologie, Vegetationsökologie und Ökophysiologie von Eisstandorten gibt, müssen die Befunde zur Anatomie der „Eislochpflanzen“, insbesondere im Vergleich zu derjenigen von Pflanzen aus der näheren Umgebung, als dürftig bezeichnet werden. Neben SCHINDLER et al. (1976), welche Vergleiche von Nadel- und Stammquerschnitten der Fichten am Eisstandort „Matzen“ in den Karawanken

(Kärnten/Österreich) referiert haben, findet sich nur noch bei PUNZ et al. (1989) ein Hinweis auf deutliche Unterschiede in Größe und Zellform bei Stammquerschnitten von *Lonicera* (Geißblatt) in den Eislöchern bei Eppan (Südtirol/Italien).

Eine Besonderheit des letztgenannten Standorts ist seine Lage im wärmeliebenden submediterranen Buschwald, sodaß der – auf wenige Meter beschränkte – Gegensatz zur „alpinen“ Pflanzenwelt am Grund des Kessels der Eislöcher besonders stark hervortritt. Diese unmittelbare Nachbarschaft erleichterte auch das Aufsuchen vergleichbarer Versuchspflanzen für die nachfolgend beschriebenen vergleichenden Studien zur Anatomie von „Eislochpflanzen“.

Material und Methodik

Pflanzenmaterial

Für die pflanzenanatomischen Untersuchungen wurden nur solche Pflanzen herangezogen, die sowohl im Kessel der Eislöcher als auch an Standorten im Übergangsbereich der Talmulde zur wärmeliebenden Vegetation des angrenzenden Flaumeichenbuschwaldes (Standortbeschreibung bei PUNZ et al. 1989) vorkommen. Von folgenden Arten wurden Blatt- und Sproßorgane vergleichend-anatomisch untersucht (Pflanzennamen nach ROTHMALER 1984):

- Gemeine Fichte (*Picea abies* (L.) KARST.), Pinaceae
- Europäische Lärche (*Larix decidua* MILL.), Pinaceae
- Gemeiner Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare* agg. L.), Polypodiaceae
- Schwarze Heckenkirsche (*Lonicera nigra* L.), Caprifoliaceae
- Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.), Ericaceae
- Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea* L.), Ericaceae
- Eberesche (*Sorbus aucuparia* L.), Rosaceae
- Wald-Sauerklee (*Oxalis acetosella* L.) Oxalidaceae

Das Pflanzenmaterial wurde vor Ort in einem Alkohol-Wasser-Gemisch (1 : 1) fixiert und konserviert. Im Labor wurden mit einem Schlittenmikrotom (OM 2, Fa. Reichert-Jung) Querschnitte der Sprossachsen und der Blätter angefertigt. Zur besseren Differenzierung verholzter (lignifizierter) und unverholzter Zellulosewände wurde ein Teil der Schnitte mit Safranin-Astrablau gefärbt und anschließend als Dauerpräparate aufbewahrt.

Erfassung und statistische Auswertung der Messdaten (vgl. Tab. 1 und 2)

Unter Verwendung eines Mikroskops (Leitz Laborlux D) mit Zeichentubus wurden von den Sprossquerschnitten die Umrisse von Mark, Holz (sekundärem Xylem), Kambium, (sekundärer) Rinde und Epidermis, von den Blattquerschnitten die entsprechenden Gewebeschichten des Mesophylls mit angrenzenden Epidermen gezeichnet. Die Zeichnungen wurden digitalisiert (Digitalisieretablett MM181, Fa.

Summagraphics) und diese Daten computerunterstützt weiterverarbeitet. Bei den Sproß- und Blattquerschnitten sind die Nettoflächen der einzelnen Gewebeschichten in Prozent der Gesamtquerschnittsfläche angegeben. Die Unterschiede in den Dimensionen der einzelnen Gewebeschichten von Stamm und Blatt zwischen Kalt- und Warmpflanzen wurden statistisch (t-Test; Wahrscheinlichkeit 95 %) ausgewertet.

Ergebnisse

Die numerische Darstellung der Ergebnisse ist aus den Tabellen 1 (Sproß) und 2 (Blatt) ersichtlich. Für die einzelnen Pflanzen ergibt sich dabei nachfolgendes Bild.

Polypodium vulgare – Gemeiner Tüpfelfarn

Blatt: Die Anatomie des Farnblattes zeigt keine auffälligen Unterschiede zwischen Individuen kalter bzw. warmer Standorte und entspricht dem Typus eines auf schattigen, luftfeuchten Standorten wachsenden Hygrophyten mit Chloroplasten in oberer und unterer Epidermis.

Stamm: Deutliche (signifikante) Unterschiede bestehen im Bereich des assimilierenden Rindenparenchyms und des zentralen Leitstranges. Bei den Eislochpflanzen ist die Nettofläche der Rinde größer als bei „Warmpflanzen“.

Picea abies – Gemeine Fichte

Blatt: Die Morphologie und Anatomie des Nadelblattes entspricht dem typischen Bau des xeromorphen Gymnospermenblattes, wobei in der Histologie des Nadelblattes zwischen den Pflanzen des Kälte- und des Vergleichsstandortes keine signifikanten Unterschiede festzustellen waren.

Stamm: Der anatomische Bau der „Kalt- und Warmpflanzen“ zeigt deutliche Unterschiede in der histologischen Ausstattung. Pflanzen in den Eislöchern bilden eine wesentlich dickere sekundäre Rinde als jene an Vergleichsstandorten. Mark, Holz (sekundäres Xylem) und Kambium beanspruchen bei den „Warmpflanzen“ prozentuell eine größere Fläche des gesamten Stammquerschnittes als bei „Kaltpflanzen“. Hervorzuheben ist vor allem das Bildungsmeristem (Kambium), das bei den „Warmpflanzen“ mit 11,6 % Gesamtquerschnittsfläche fast doppelt so dick wie bei den „Kaltpflanzen“ ausgebildet ist.

Larix decidua – Europäische Lärche

Stamm: Sehr ausgeprägte anatomische Unterschiede bestehen insbesondere bei der sekundären Rinde der „Kaltpflanzen“, deren Nettofläche um den Faktor 0,8 kleiner ist als bei den Pflanzen wärmerer Standorte. Der Holzanteil ist bei den „Kaltpflanzen“ mit 23 % der Gesamtquerschnittsfläche etwas größer als bei den „Warmpflanzen“; möglicherweise das Resultat eines etwas höheren Spätholzanteiles innerhalb eines Jahreszuwachses.

Tab. 1: Stammquerschnitte von Eisloch- und Wärmepflanzen im Vergleich: Nettoflächen der Gewebsanteile in Prozent der Gesamtquerschnittsfläche. „warm“ – Warmstandort; „kalt“ – Kaltstandort. Ein „Stem“ * bezeichnet einen signifikanten Unterschied zwischen Kalt- und Wärmepflanzen ($p = 0,95$). – Stem sections of plants from "warm" versus "cold" sites. The tissue proportions in per cent of total cross section area are given. Periderm – periderm; Epidermis – epidermal layer; (sek) Rinde – (secondary) cortex; Kambium – cambium; Leitgewebe – vascular system; Holz – xylem; Mark – medullary layer; "warm" – warm site; "kalt" – cold site. The asterisk * represents a significant difference between plants from warm and cold sites ($p = 0.95$).

Art	w/k*	Periderm	Epidermis	(sek) Rinde	Kambium	Leitgewebe	Holz	Mark
<i>Polypodium vulgare</i>	warm		8.50	80.80		²³ 10,70		
	kalt		7.90	82.90		²³ 9,20		
				*		*		
<i>Picea abies</i>	warm			68.10	11.60		15.40	4.90
	kalt			79.80	6.00		11.40	2.80
				*	*		*	*
<i>Larix decidua</i>	warm			77.90	4.90		15.00	2.20
	kalt			65.90	7.50		23.00	3.60
				*	*		*	*
<i>Vaccinium myrtillus</i>	warm			67.70	5.30		14.40	12.60
	kalt			73.30	5.30		13.40	8.00
				*			*	*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	warm			47.30	8.90		36.80	7.00
	kalt			48.20	7.90		33.10	10.80
				*	*		*	*
<i>Sorbus aucuparia</i>	warm		6.00	70.20		23.80		
	kalt		5.10	75.60		19.30		
			*	*		*		
<i>Lonicera nigra</i>	warm	48.80				35.30		15.90
	kalt	31.70				45.40		22.90
		*				*		*
<i>Oxalis acetosella</i>	warm		18.20	73.40		8.40		
	kalt		14.80	76.80		8.40		
			*	*				

Tab. 2: Blattquerschnitte von Eisloch- und Wärmepflanzen im Vergleich: Nettoflächen der Gewebeanteile in Prozent der Gesamtquerschnittsfläche. Epid. – Epidermis; PalPar – Palisadenparenchym; SchwPar – Schwammparenchym; warm – Warmstandort; kalt – Kaltstandort. Ein „Stern“ * bezeichnet einen signifikanten Unterschied zwischen Kalt- und Wärmepflanzen ($p = 0,95$). – Leaf sections of plants from "warm" versus "cold" sites. The tissue proportions in per cent of total cross section area are given. Abbreviations: obere Epid – upper epidermal layer; PalPar – palisade parenchyme layer; SchwPar – spongy parenchyme layer; untere Epid. – lower epidermal layer; "warm" – warm site; "kalt" – cold site. The asterisk * represents a significant difference between plants from warm and cold sites ($p = 0,95$).

Art	w/k*	obere Epid	PalPar	SchwPar	untere Epid
<i>Polypodium vulgare</i>	warm	12,00		77,00	12,00
	kalt	11,00		77,00	11,00
<i>Vaccinium myrtillus</i>	warm	10,50	38,50	44,00	7,00
	kalt	9,50	36,50	48,00	6,00
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	warm	6,50	32,00	57,00	4,50
	kalt	4,50	40,50	51,00	4,00
<i>Sorbus aucuparia</i>	warm	13,00	29,00	44,50	13,50
	kalt	10,00	22,00	57,00	11,00
			*	*	

Lonicera nigra – Schwarze Heckenkirsche

Stamm: Auffallend ist bei den „Wärmepflanzen“ die Ausbildung eines mächtigeren exogenen Korkgewebes (Periderm). Offenbar spielt dieses Abschlußgewebe bei der Wärmeisolation hier eine größere Rolle als bei den „Kaltpflanzen“. Das Mark- und Leitgewebe ist bei den „Kaltpflanzen“ prozentuell größer als bei den „Wärmepflanzen“.

Vaccinium myrtillus – Heidelbeere

Blatt: Das bifaciale Laubblatt zeigt bei den „Kaltpflanzen“ deutlich die ökologische Charakteristik eines Schattenblattes mit geringerem Nettoflächenanteil des Palisadenparenchyms im Vergleich zum Schwammparenchym, gemessen am gesamten Querschnitt des Mesophylls. Die obere und untere Epidermis scheint im Vergleich mit „Wärmepflanzen“ etwas kleinere Zellen zu besitzen.

Stamm: Mark und sekundäres Xylem (Holz) sind bei den Eislochpflanzen prozentuell an der gesamten Querschnittsfläche geringer ausgebildet als bei Pflanzen

wärmerer Vergleichsstandorte. Die sekundäre Rinde ist mit über 73 % Nettofläche stärker bei den Eislochpflanzen ausgeprägt.

***Vaccinium vitis-idaea* – Preiselbeere**

Blatt: Die Blattanatomie zeigt bei „Kalt-“ und „Warmpflanzen“ einen signifikanten Unterschied im Bau des Mesophylls. Das mehrreihige Palisadenparenchym nimmt bei „Kaltpflanzen“ einen erheblich größeren Prozentsatz der Blattdicke ein als bei den „Warmpflanzen“. Genau umgekehrt ist dieser Prozentsatz beim Schwammparenchym, das bei den Pflanzen wärmerer Standorte mit 57 % mehr als die Hälfte der gesamten Querschnittsfläche des Blattes einnimmt (Kaltstandort: 51 %).

Stamm: Im Gegensatz zur Heidelbeere ist nur das Mark, nicht jedoch der Holzkörper bei den „Kaltpflanzen“ prozentuell größer als bei den „Warmpflanzen“. Eislochpflanzen scheinen eine mächtigere sekundäre Rinde zu besitzen, ähnlich der Heidelbeere, bei der allerdings die Unterschiede zwischen „kalt“ und „warm“ deutlicher ausgeprägt sind.

***Sorbus aucuparia* – Eberesche**

Blatt: Im Bereich des photosynthetisch aktiven Gewebes (Palisaden- und Schwammparenchym) ist ein signifikanter Unterschied festzustellen: Bei Pflanzen des Eisstandortes zeigt das bifacial gebaute Laubblatt typische Merkmale eines Schattenblattes mit deutlich dünnerem Palisadenparenchym (als Nettofläche in Prozent der Gesamtquerschnittsfläche) und prozentuell dickerem Schwammparenchym.

Stamm: Signifikante Unterschiede zeigen sich im Bereich der sekundären Rinde, wobei „Kaltpflanzen“ offenbar ein prozentuell dickeres Gewebe besitzen als „Warmpflanzen“, umgekehrt aber weniger in wasser- und nährstoffleitendes Gewebe investieren (aus meßtechnischen Gründen konnten hier Holz, Mark und Kambium nicht gesondert digitalisiert und verrechnet werden).

***Oxalis acetosella* – Wald-Sauerklee**

Stamm: Pflanzen des Eisloches und „Warmpflanzen“ zeigen einen ähnlichen anatomischen Bau ihrer Sproßachse. Ein zentraler Leitbündelstrang ist von einer primären Endodermis umgeben, die das Leitgewebe vom äußeren Rindengewebe deutlich trennt. Die Zellen der Rinde sind auffallend groß und zum Teil mit Chloroplasten bzw. stärkehaltigen Leukoplasten reichlich besetzt (Abb. 1 und 2). Auffallend ist bei den Pflanzen der Eisstandorte das im Querschnittsbild breitere Rindenparenchym, während die entsprechenden Leitgewebe keine signifikanten Unterschiede in ihrer Dimension aufweisen.

Besprechung der Ergebnisse

Für die Vegetation in den Epaner Eislöchern sind vor allem mikroklimatische Faktoren (z. B. ganzjährig niedrige Luft- und Bodentemperaturen, permanente Bodenkälte in Verbindung mit ausströmender Kaltluft, hohe relative Luftfeuchte und

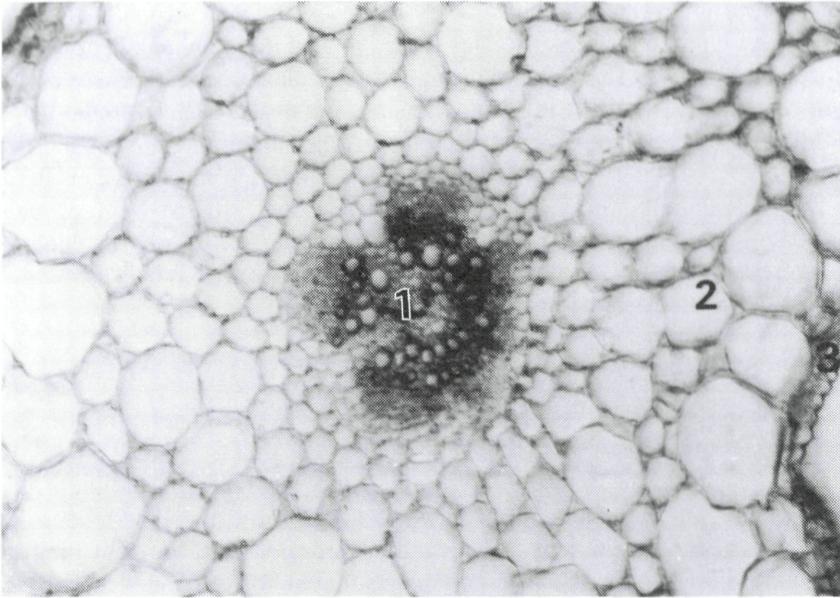


Abb. 1: *Oxalis acetosella*: Sproßachse quer, Kältestandort (Eisloch). 1 – zentraler Leitgewebestrang, 2 – Rindenparenchym, 3 – Epidermis. – Stem cross section, "cold" site (Eisloch). 1 – vascular system (phloem and xylem), 2 – (primary) cortex, 3 – epidermal layer.

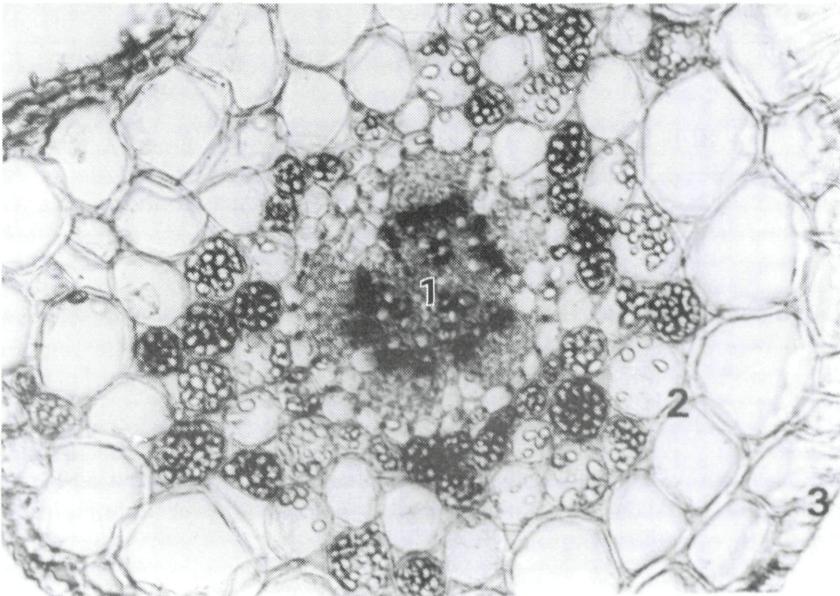


Abb. 2: *Oxalis acetosella*: Sproßachse quer, Vergleichsstandort („Warmstandort“). 1 – zentraler Leitgewebestrang, 2 – Rindenparenchym (mit zahlreichen Amyloplasten), 3 – Epidermis. – Stem cross section, "warm" site. 1 – vascular system (phloem and xylem), 2 – (primary) cortex with amyloplasts, 3 – epidermal layer.

geringe Einstrahlung) bestimmend (PUNZ et al. 1989). Dementsprechend haben sich hier, mitten in der Höhenstufe des wärmeliebenden Flaumeichenbuschwaldes, Pflanzen etabliert, deren Verbreitungsgebiet normalerweise auf höhere (sub)alpine Lagen beschränkt ist; eine Situation, wie sie ebenfalls aus Karstdolinen im alpinen Dolomit mit ausgeprägter Temperatur- und Höhenstufenumkehr bekannt ist (vgl. PFAFF 1933, GÜLLER 1968). An derartigen Eisstandorten mit extremen Bedingungen für das aktuelle Stoffwechselfgeschehen in der Pflanze liegt es nahe, als Reaktionen qualitative und quantitative Veränderungen in der physiologischen Leistungsfähigkeit mit Auswirkungen auf Wuchsform, Wuchsleistung sowie Stamm- und Blattanatomie anzunehmen.

Modifikative Anpassungen der Blätter an Kältestandorte

Umweltabhängige Modifikationen der Blätter betreffen in erster Linie die ökologischen Anpassungen des Photosyntheseapparates als direkte, adaptive Reaktion auf Hitze- und Kältestreß, was eine kurzfristige und nachhaltige Akklimatisation mit Auswirkungen auf die ganze Pflanze gestattet (vgl. LARCHER 1994). Diese modifikative Anpassung ist ein sehr komplexer Prozeß, der eine Vielzahl funktioneller und struktureller Merkmale des Blattes erfaßt. Für die verschiedenen Blatttypen ergaben sich folgende anatomisch-morphologischen Unterschiede zwischen Kalt- und Warmpflanzen:

- **Farnblatt:** Das typische Farnblatt zeigt keine signifikanten Unterschiede im Bau des photosynthetisierenden Grundgewebes (Mesophyll), wenngleich bei „Kaltpflanzen“ die Tendenz zu kleineren, mechanisch kompakteren Epidermiszellen festzustellen ist.
- **Gymnospermenblatt:** Charakteristisch für die Nadelblätter ist die Xeromorphie mit reduzierter Blattspreite und zum Teil tief eingesenkten Spaltöffnungen (*Picea abies*). Hinsichtlich der histologischen Ausstattung dieser Organe konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen Vertretern „kalter“ und „warmer“ Standorte festgestellt werden.
- **Angiospermenblatt:** Bei den Vertretern der Ericaceen (Preiselbeere und Heidelbeere) zeigen sich aber ökologische Anpassungen der Blattanatomie an die jeweilige Umweltsituation (Temperatur, Einstrahlung) der Pflanze etwa in der Ausbildung von „Schattenblättern“ mit der Tendenz zu schmälere, einschichtigen Palisadenparenchymen und breiteren Schwammparenchymen, eine Strategie, die übrigens bei vielen Alpinpflanzen zu beobachten ist (vgl. KÖRNER et al. 1989). Dagegen sind die Unterschiede bei oberer und unterer Epidermis nicht statistisch abgesichert.

Anatomisch-morphologische Anpassungen der Sprossachse an Kälte-Habitate

Die extremen Standortfaktoren beeinflussen sehr nachhaltig Wachstum und Aussehen aller untersuchten, an diese Kältestandorte angepaßten Pflanzen. Viele

zeichnen sich schon makroskopisch durch ihre Wuchsform (Zwergwüchsigkeit) aus und unterscheiden sich in ihrer Wuchsleistung sehr deutlich von Pflanzen wärmerer Vergleichsstandorte (s. SCHINDLER et al. 1976). Merkmal dieser an tiefe Temperaturen angepaßten Holzpflanzen ist dabei die verminderte jährliche Zuwachsleistung von sekundärem Xylem (Holz), erkennbar an den am Stammquerschnitt gut sichtbaren schmalen Jahresringen, bzw. die prozentuelle Zunahme an sekundärem Rindengewebe. Die Strategie der Pflanzen an solchen Extremstandorten scheint (in Anlehnung an JONES 1985, LARCHER 1994) nicht zu einer maximalen Stoffproduktion zu tendieren, sondern vielmehr auf einen Kompromiß zwischen Ertragsbildung und Überlebensgarantie hinauszulaufen. Auch die Pflanzen der Eppaner Eislöcher scheinen diese Überlebensstrategie zu verfolgen, wenngleich mit unterschiedlichem Erfolg.

Literatur

- CHRISTIAN E., 1999: Vom Sandlückensystem zur Riesenhöhle: Subterranbiologie in Österreich. Dechenia-Beihefte (Bonn) 37, 121-126.
- FURRER E., 1961: Über Windlöcher und Kälteflora am Lauerzersee (Schwyz). Ber. Geobot. Inst. Rübel 32, 83-96.
- GÜLLER A., 1968: Das Eisloch an der Lägern. Naturf. Ges. Zürich 113, 103-118.
- HEMP A. (Ed.), 1997: Das Blockschutthalden-Symposium am 6. und 7. September 1997 in Bayreuth. Hoppea (Denkschr. Regensb. Bot. Ges.) 58, 313-356.
- JONES H. G., 1985: Adaptive significance of leaf development and structural responses to environment. In: BAKER N. R., DAVIES W. J. & ONG C. K. (Eds.), Control of leaf growth. SEB Seminar 27, p. 155-173. Cambridge University Press.
- KÖRNER Ch., NEUMAYER M., PELAEZ MENENDEZ-RIEDL S. & SMEETS-SCHEEL A., 1989: Functional morphology of mountain plants. Flora 182, 353-383.
- LARCHER W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. Ulmer, Stuttgart.
- MÖSELER B. M. & MOLENDI R. (Ed.), 1999: Lebensraum Blockhalde. Dechenia-Beihefte (Bonn) 37.
- PFAFF W., 1933: Die Eislöcher in Überetsch. Schlern-Schriften (Innsbruck) 24.
- PUNZ W., MAIER R., SIEGHARDT H., ENGENHART M., NAGL A., DOMSCHITZ E., NEUMANN G. & KOVACS G., 1989: Mikrometeorologische und ökophysiologische Untersuchungen in den Eppaner „Eislöchern“. Der Schlern 63 (5), 261-278.
- ROTHMALER W., 1984: Exkursionsflora. VEB Volk und Wissen, Berlin.
- SCHAEFTLEIN H., 1962: Ein eigenartiges Hochmoor in den Schladminger Tauern. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 92, 104-119.
- SCHAEFTLEIN H., 1963: Windlöcher, Eislöcher und Frostböden in den Alpen. Natur und Land 49, 114-118.
- SCHINDLER H., KINZEL H., BURIAN K., ALBERT R., ALTGAYER M., BOLHÄR-NORDENKAMPF H., DRAXLER G., ENGENHART M., GSCHLIFNER Chr., JAKISCH H., JANAUER G., KARTUSCH B., KARTUSCH R., KINZEL R., MAIER R., PUNZ W., ROTHSCHEDL R., SAUKEL J., SIEGHARDT H., SLAD H., STEINER M. & WINTER Chr., 1976: Ökophysiologische Untersuchungen an Pflanzen der Matzen-Eisstandorte. Carinthia II 166/86, 269-307.

WAKONIGG H., 1996: Unterkühlte Schutthalden. *Arbeiten Inst. Geogr. Univ. Graz* 33, 209-233.

WAKONIGG H., 1998: Neue Beobachtungen an unterkühlten Schutthalden. *Mitt. Österr. Geograph. Ges.* 140, 115-130.

Manuskript eingelangt: 2000 06 01

Anschrift: ao. Univ.-Prof. Dr. Helmuth SIEGHARDT, Ass.-Prof. Mag. Dr. Wolfgang PUNZ und Mag. Regina REIMITZ, Institut für Ökologie und Naturschutz der Universität Wien, Althanstraße 14, A-1091 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [137](#)

Autor(en)/Author(s): Sieghardt Helmut, Punz Wolfgang, Reimnitz Regina

Artikel/Article: [Vergleichend-anatomische Studien an Pflanzen der Epaner "Eislöcher". 255-264](#)