

ÜBER DEN ZUSAMMENHANG ZWISCHEN ENTWICK-  
LUNGSZUSTAND UND DÜRRERESISTENZ JUNGER  
ZIRBEN (PINUS CEMBRA L.) IM PFLANZGARTEN

On the Connection between Developmental Stage and  
Drought Resistance of Young Cembran Pine (Pinus  
cembra L.) in the Nursery

Sur le rapport entre l'état de développement et  
la résistance à la sécheresse de jeunes plants de  
pin cembro (Pinus cembra L.) en pépinière

О связи между состоянием развития и засухоустойчивостью  
молодых сибирских кедров (Pinus cembra L.) в питомнике

von

W. TRANQUILLINI



## EINLEITUNG

Großflächige Aufforstungen oberhalb der heutigen Waldgrenze zur Vorbeugung gegen Lawinen und Wildbäche sind in Tirol in vollem Gange (STAUDER 1963 a, 1963 b). Die hierzu benötigten Forstpflanzen werden meist in wesentlich tiefer gelegenen Pflanzgärten herangezogen. Selbst wenn man Hochlagenherkünfte verwendet, treiben die Pflanzen dort wegen des wärmeren Klimas früher aus als vergleichbare autochthone Pflanzen an der Waldgrenze (KRJUCKOV 1962). Ihr Zuwachs ist bedeutend größer (TRANQUILLINI 1959), ihre Widerstandskraft gegen Kälte hingegen geringer (TRANQUILLINI 1958).

Das frühzeitige Austreiben und die höhere Empfindlichkeit gegen Frost, die mit einer ebensolchen Empfindlichkeit gegen Austrocknung gekoppelt sein dürfte (PISEK und LARCHER 1954), bereiten dem Forstmann bei der Aufforstung über der Waldgrenze große Schwierigkeiten: Wenn das Gelände schneefrei wird, so daß mit der Arbeit begonnen werden könnte, haben die Pflanzen im Forstgarten meist schon ausgetrieben und können daher aller Erfahrung nach nicht mehr verpflanzt werden, will man große Ausfälle vermeiden. Andererseits sind sie gegen Kälte und Trockenheit noch relativ empfindlich, wenn in der Höhe der Winter mit Frost und Schnee zeitig einbricht. Die Zeit für erfolversprechende Pflanzung ist demnach sehr kurz. Daher interessiert den Forstmann die Frage, wann er frühestens mit dem Auspflanzen beginnen kann, ohne dabei ein allzu großes Risiko einzugehen.

Wir haben die Entwicklung junger Zirben in zwei verschiedenen hoch gelegenen Pflanzgärten vergleichend verfolgt und untersucht, ob und inwieweit sich im Laufe dieser Entwicklung die Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit verändert.

# I. DIE ENTWICKLUNG JUNGER ZIRBEN IN VERSCHIEDEN HOCH GELEGENEN PFLANZGÄRTEN

## A. Material und Methodik

Die Sämlinge (Herkunft Rittner Horn, Südtirol, aus einer Höhenlage von 1800–2000 m) wurden im Pflanzgarten Klausboden (1300 m) Pitztal, Tirol herangezogen. Ein Teil der Pflanzen blieb hier bis zum Beginn der Untersuchung (Serie Klausboden), der andere Teil wurde am 9. 10. 1962 in den Pflanzgarten Patscherkofel (2000 m) bei Innsbruck, Tirol übertragen (Serie Patscherkofel). Die Pflanzen waren zu Beginn der Versuche im Mai 1963 vierjährig.

Alle 2–4 Wochen wurden fünf möglichst dem Durchschnitt entsprechende Pflanzen aus dem Boden ausgegraben, die mittlere Länge der Nadeln und des Leittriebes sowie der Wurzelzuwachs bestimmt und mit einem Gefriermikrotom Sproßquerschnitte jeweils an der Basis der beiden letzten Jahrgänge angefertigt.

Vergleichsweise maßen wir auch das Wurzelwachstum von Zirbenkeimlingen, die in einem Glashaus in Nährlösung (Zusammensetzung nach INGESTAD 1960) kultiviert wurden.

## B. Ergebnisse

### 1. Sekundäres Dickenwachstum

#### a) Serie Patscherkofel (2000 m).

Die Pflanzen kamen am 15. Mai aus dem Schnee. Am 27. Mai hatten sie noch nicht ausgetrieben, das Kambium befand sich noch im Ruhezustand, der u. a. an den verdickten Radialwänden der Kambiumzellen leicht erkennbar ist.

Am 8. Juli hatte das Längen- und Dickenwachstum der Sprosse bereits eingesetzt. Das Leitsystem der sich streckenden heurigen Triebe bestand aus getrennten Bündeln, die im Querschnitt kreisförmig um das Mark angeordnet waren (Abb. 1). Das Kambium des vorjährigen Sproßabschnittes hatte seine Tätigkeit aufgenommen und einen schmalen Ring von Frühholz gebildet. Die in Teilung begriffene Kambialzone bestand nun aus sehr dünnwandigen Zellen, die beim Schneiden leicht zerrissen (Abb. 2).

Am 7. August war der Holzkörper des heurigen Sproßteiles bereits geschlossen. Das Kambium hatte in beiden Sproßjahrgängen nach innen weiter Frühholz, nach außen Siebzellen gebildet (Abb. 3).

Am 16. September war das sekundäre Dickenwachstum in beiden Sproßjahrgängen beendet: Das Kambium zeigte wieder die für den

Ruhezustand charakteristischen Wandverdickungen. Um das Frühholz hatte sich mit ziemlich scharfer Grenze ein Spätholzring angelagert (Abb. 4). Jetzt waren die Pflanzen richtig "verholzt"

Bei der Prüfung am 14. Oktober ergab sich erwartungsgemäß ganz dasselbe Bild.

#### b) Serie Klausboden (1300 m).

Hier hatten die Pflanzen bereits am 14. Juni ausgetrieben. Der Querschnitt des heurigen Sprosses zeigte zu dieser Zeit schön getrennte Leitbündel, d.h. genau dasselbe Entwicklungsstadium wie auf dem Patscherkofel am 8. Juli (Abb. 5). Die Entwicklung eilt also in Klausboden gegenüber der im höher gelegenen Pflanzgarten um etwa ein Monat voraus.

Bis zum 17. Juli wurde vom Kambium lediglich Frühholz gebildet. Am 7. August fanden wir hingegen schon mehrere Lagen stärker verdickter, englumiger Tracheiden (Spätholz), während zur selben Zeit auf dem Patscherkofel noch keine solchen festgestellt werden konnten (Abb. 5).

Schon am 26. August war das Kambium in den Ruhezustand eingetreten, hiermit das Dickenwachstum abgeschlossen.

### 2. Dauer des Sproßlängen- und des Nadelwachstums

Das Längenwachstum der Sprosse (und die Entfaltung der Nadeln) setzt im Pflanzgarten Klausboden rund ein Monat früher ein als auf dem Patscherkofel (Abb. 5) und läuft in Klausboden in zwei Schüben: Nach einer ersten Streckung während des Juni kommt es im Juli vorübergehend zum Stillstand und setzt sich erst wieder im August fort (Tab. 1). Am Patscherkofel hingegen strecken sich die Triebe nur einen Monat lang, und zwar während des Juli (Tab. 1, Abb. 5). Ebenso lang wachsen dort die Nadeln (Tab. 2). Anfang August ist sowohl das Sproß- wie das Nadellängenwachstum abgeschlossen. In Klausboden dauert das Nadelwachstum etwa  $1\frac{1}{2}$  Monate und ist im Juli abgeschlossen (Tab. 2, Abb. 5).

### 3. Vergleich des Längen- und Dickenzuwachses in den beiden Pflanzgärten

Der Höhen- und Dickenzuwachs der Pflanzen in Klausboden ist etwa doppelt so groß wie der am Patscherkofel (Tab. 3). Dies beruht auf der längeren Vegetationsperiode im tiefer liegenden Pflanzgarten und auf günstigeren klimatischen Bedingungen für die Stoffproduktion (PISEK und WINKLER 1958, TRANQUILLINI 1959). Es könnte sich allerdings auch die Übertragung der Pflanzen auf den Patscherkofel im Herbst 1962 auf den Zuwachs 1963 hemmend ausgewirkt haben, zumal man weiß, daß der Zuwachs ein Jahr nach der Verschulung häufig stockt.

Hingegen war der Anteil des Spätholzes an der Jahrringbreite in den beiden Pflanzgärten gleich groß (Tab. 3).

| MAI                                                                                                                                 | JUNI                                                                                                                                                                      | JULI                                                                                                                                                                        | AUGUST                                                                                                                                                                      | SEPTEMBER                                                                                                                                                                    | OKTOBER                                                                                                                                                                              |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 27<br>PATSCHERKOFEL<br>VORJÄHRIGER<br>SPROSS<br> |                                                                                                                                                                           | 8<br><br> | 7<br><br> | 16<br><br> | 14<br><br> WURZELN |
|                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                             | ? NADELN<br>? SPROSSLÄNGE                                                                                                                                                   |                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                      |
| MAI                                                                                                                                 | 14<br>JUNI                                                                                                                                                                | 10<br>17<br>JULI                                                                                                                                                            | 7<br>AUGUST                                                                                                                                                                 | SEPTEMBER                                                                                                                                                                    | OKTOBER                                                                                                                                                                              |
| KLAUSBODEN<br>VORJÄHRIGER SPROSS<br>             | <br> | <br>      | <br>      |                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                      |
|                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                             | 2<br>WURZELN<br>? SPROSSLÄNGE                                                                                                                                                |                                                                                                                                                                                      |
|                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                      |

Verlauf des sekundären Dickenwachstums im heurigen und im vorjährigen Sproßabschnitt von Jungzirben im Pflanzgarten Patscherkofel (oben) und im Pflanzgarten Kneuboden (unten). Die Zeit der Problemanalyse ist durch Pfeile mit beigefügtem Datum angegeben. Schematische Darstellung von Querschnitten des Holzrumpfs: Die kreisförmige Fläche bedeutet Frühholz, schraffierte Flächen Spätholz, dünne Kreise aktives Kambium, dicke Kreise Inaktives Kambium. Die Zeit, während der Wurzel-, Stängel- und Blattentwurf stattfand, ist durch gestrichelte Linien markiert. Im heurigen Jahr wurde die Wurzelbildung durch einen Frost im April unterbrochen. Der Wurzelentwurf erfolgte übergehend eingestellt oder ganz schwach. Wo der Beginn bzw. der Abschluß des Wachstums nicht genau festgestellt werden konnte, wurden Pflanzeichen gesetzt.

Tabelle 1: Mittlere Länge des neugebildeten Leittriebes in mm

| Datum  | Patscherkofel | Klausboden |
|--------|---------------|------------|
| 27. 5. | 0             |            |
| 14. 6. |               | 33         |
| 24. 6. |               | 50         |
| 8. 7.  | 19            |            |
| 10. 7. |               | 47         |
| 17. 7. |               | 55         |
| 7. 8.  | 35            | 60         |
| 26. 8. |               | 82         |
| 16. 9. | 33            |            |
| 14.10. | 36            |            |

Tabelle 2: Mittlere Länge der neugebildeten Nadeln des Leittriebes in mm

| Datum  | Patscherkofel | Klausboden |
|--------|---------------|------------|
| 27. 5. | 0             |            |
| 14. 6. |               | 24         |
| 24. 6. |               | 50         |
| 8. 7.  | 11            |            |
| 10. 7. |               | 63         |
| 17. 7. |               | 77         |
| 7. 8.  | 50            | 69         |
| 26. 8. |               | 76         |
| 16. 9. | 48            |            |
| 14.10. | 52            |            |

Tabelle 3: Vergleich des Längen- und Dickenzuwachses in den beiden Pflanzgärten

|                                           | Patscherkofel | Klausboden |
|-------------------------------------------|---------------|------------|
| Länge des neugebildeten Leittriebes in mm | 36            | 82         |
| Breite des neugebildeten Holzringes in mm |               |            |
| im heurigen Sproßteil                     | 0.37          | 0.68       |
| im vorjährigen Sproßteil                  | 0.37          | 0.71       |
| Spätholzanteil in % der Jahrringbreite    | 27            | 25         |

## 4. Wurzelwachstum

### a) Im Pflanzgarten.

Die Wurzeln begannen am Patscherkofel schon zu wachsen, als sich die oberirdischen Teile der Pflanzen noch in Ruhe befanden (Abb. 5). Am 27. Mai stellten wir vereinzelt weiße Wurzelspitzen fest; ihre mittlere Länge betrug jedoch erst 4 mm (Tab. 4). Dies bestätigt die Erfahrung, daß das Wurzelwachstum sofort dann einsetzt, wenn der Frost im Boden weicht (BANNAN 1962), bzw. die Bodentemperatur eine bestimmte Höhe erreicht (BODE 1959).

Am 8. Juli hatte die Zahl der wachsenden Wurzelnenden und ihre mittlere Länge stark zugenommen. Während des Juli steht das Wurzelwachstum vorübergehend still. Am 7. August hatte sich weder die Zahl noch die Länge der neuangelegten Wurzeln gegenüber dem letzten Termin vergrößert. Wahrscheinlich beruht diese Stockung auf einem Baustoffmangel, der durch den großen Materialverbrauch für die Ausbildung des Sprosses und der Nadeln im Juli entsteht.

Am 16. September hatte sich zwar die Zahl der wachsenden Wurzelspitzen nicht vergrößert, ihre Länge jedoch wieder bedeutend zugenommen (Tab. 4).

Erst am 14. Oktober kam das Wurzelwachstum endgültig zum Stillstand. Die jungen Wurzeln wurden braun und ihre Enden stumpf. Wahrscheinlich setzt nun die abnehmende Bodentemperatur dem Wachstum eine Grenze.

Bei den Pflanzen in Klausboden war der Zuwachs vom älteren Wurzelteil nicht so deutlich abgesetzt wie am Patscherkofel, weil die Wurzeln in Klausboden wahrscheinlich früher zu wachsen beginnen und der Unterschied im Aussehen von heurigen und vorjährigen Wurzeln mit der Zeit immer undeutlicher wird. Daher können den genauen Angaben über das Wurzelwachstum der Pflanzen vom Patscherkofel in Tabelle 4 keine Vergleichszahlen von Klausboden gegenübergestellt werden. Es liegen jedoch Anhaltspunkte dafür vor, daß das Wurzelwachstum in Klausboden während der gesamten Untersuchungszeit angedauert hat (Abb. 5).

Tabelle 4: Wurzelwachstum im Pflanzgarten Patscherkofel

| Datum   | Mittlere Zahl der neuangelegten Wurzelspitzen an der Hauptwurzel und an den Seitenwurzeln l. O. je Pflanze | Mittlere Länge des Wurzelzuwachses in mm |
|---------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
| 27. 5.  | 4                                                                                                          | 4                                        |
| 8. 7.   | 13                                                                                                         | 59                                       |
| 7. 8.   | 11                                                                                                         | 61                                       |
| 16. 9.  | 10                                                                                                         | 112                                      |
| 14. 10. | 12                                                                                                         | 139                                      |

## b) In der Nährlösung.

Der Längenzuwachs der meist unverzweigt bleibenden Hauptwurzeln von Zirbenkeimlingen (Abb. 6), die im März sofort nach dem Erscheinen der Keimwurzeln in Gefäße mit Nährlösung übertragen wurden, war in den ersten Tagen besonders groß. Bereits 6 Tage nach der Keimung hatten die Wurzeln eine Länge von 7 cm. Später wuchsen sie sehr gleichmäßig (Abb. 7) etwa 7 cm pro Monat. Erst am 15. September stockte das Wachstum. Da gleichzeitig die Pflanzen abzusterben begannen, dürfte diese Stockung darauf zurückzuführen sein, daß die Umweltsbedingungen den Pflanzen plötzlich nicht mehr zusagten.

Aus dem Experiment geht hervor, daß die Wurzeln von Zirbenkeimlingen bei weitgehend konstanter Temperatur ( $20^{\circ}\text{C}$ ) und optimaler Nährstoffzufuhr über die ganze Vegetationsperiode kontinuierlich und sehr gleichmäßig wachsen. Unter solchen Bedingungen gibt es während des Austreibens der Pflanzen, das am 1. 5. begann und im Juli abgeschlossen war, keine Stockung.

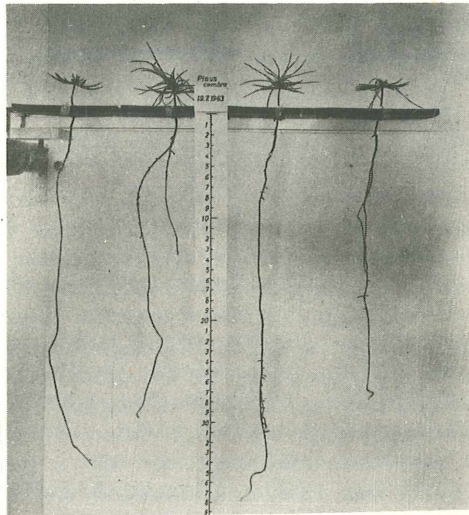


Abb. 6: Zirbenkeimlinge, 4 Monate alt, die in Nährlösung kultiviert werden.

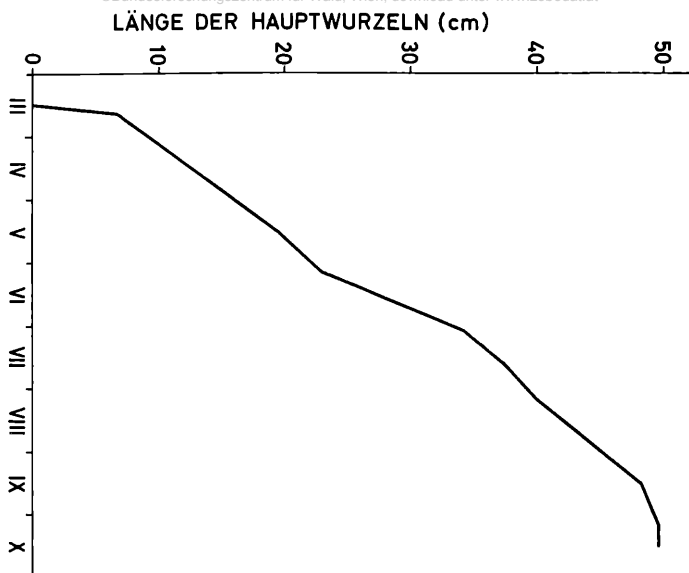


Abb. 7: Zeitlicher Verlauf des Längenwachstums der Hauptwurzel von Zirbenkeimlingen in Nährlösung in einem Glashaus (Temperatur etwa 20°C). Keimung Mitte März, Trieb Anfang Mai bis Ende Juli. Anfang Oktober starben die Pflanzen aus unbekannten Gründen ab.

## C. Besprechung der Ergebnisse

Das Ruhekambium wird im Frühjahr durch Wachstumsstoffe (wahrscheinlich IES) aktiviert, welche in den treibenden Knospen entstehen und von dort zum Kambium gelangen<sup>1)</sup> (SÖDING 1937, WILCOX 1962). Daher setzt das sekundäre Dickenwachstum unmittelbar nach dem Austreiben der Pflanzen ein. Im Pflanzgarten Klausboden (1300 m) treiben sie ein Monat früher aus als auf dem Patscherkofel (2000 m). Dies beruht darauf, daß es in tieferen Lagen früher warm wird und die Fröste eher ausbleiben als in größerer Seehöhe. Im wärmeren südlichen Teil Finnlands (Helsingfors, 60° n. Br.) setzt nach HUSTICH (1947, 1956) das Längen-, Dicken- und Nadelwachstum von Kiefern gegenüber dem kühleren, nördlichen Teil des Landes (Utsjoki, 70° n. Br.) ebenfalls ein Monat früher ein. Die 700 Meter Unterschied der Höhenlage in unserer Gegend entsprechen also in Skandinavien etwa 10 Breitengraden. Fichten auf dem Feldberg (Schwarzwald, 1350 m) begannen nach KERN (1960) mit der Jahrringbildung 4 Wochen später als in der Rheinebene (230 m).

<sup>1)</sup> Nach DÖRFLING (1963) produziert auch das Kambium selbst Wachstumsstoffe.

Solange der Wuchsstoffgehalt in den Knospen und heurigen Trieben hoch ist, wird vom Kambium Frühholz gebildet. Im Laufe der Entwicklung sinkt der Wuchsstoffgehalt. Unterschreitet er eine bestimmte Schwelle, bildet das Kambium nur mehr Herbstholz (WORT 1962). Je früher die Pflanzen austreiben, desto geringer ist im Spätsommer der Wuchsstoffgehalt der Triebe. Daher wird in Klausboden früher Herbstholz angelegt als am Patscherkofel. Nach ERMICH (1960) setzt die Bildung von Spätholz bei der Tanne in 520 m Höhe schon ein Monat früher ein als in 1000 m Höhe (Tatra). Die Erfahrung, daß sich Herbstholz erst dann zu bilden beginnt, wenn das Höhenwachstum abgeschlossen ist (LARSON 1962), konnte hingegen bei unseren Untersuchungen nicht bestätigt werden (Abb. 5).

Aus unseren Beobachtungen geht nicht eindeutig hervor, ob das Dickenwachstum in Klausboden früher eingestellt wird als auf dem Patscherkofel. Nach MIKOLA (1962) endet es bei Kiefern in Finnland in verschiedenen Jahren stets um dieselbe Zeit, unabhängig von der unterschiedlichen Witterung der einzelnen Jahre (vgl. ERMICH 1963 bezüglich Fichte). WILCOX (1962) ist ebenfalls der Ansicht, daß der Abschluß der Kambialtätigkeit nicht vom Wetter abhängt. Nach KERN (1960) hat die Höhenlage keinen Einfluß auf das Ende der Jahrringbildung. Demgegenüber fand DAUBENMIRE (1945), daß das Kambium von Bäumen in größerer Seehöhe früher zur Ruhe kam als in tieferen Lagen. Zum selben Ergebnis kam auch ERMICH (1960), wonach die Kambialaktivität von Tannen in 500 m Höhe rund ein halbes Monat später eingestellt wurde als in 1000 m Höhe.

Wie die Untersuchungen am Patscherkofel zeigten, beginnen die Wurzeln der Jungzirben schon zu wachsen, bevor die Sprosse austreiben. Dieses frühzeitig aktive Wurzelsystem setzt die Pflanzen in die Lage, den Wasserverlust, den sie vor allem durch die starke Transpiration der neugebildeten, wasserreichen Nadeln an warmen und trockenen Tagen erleiden, rasch zu ersetzen. Die heurigen Nadeln bekommen jedoch nur so viel Wasser ersetzt, als durch den kleinen Leitungsquerschnitt des heurigen Sprosses (getrennte Bündel, Abb. 1) hindurchtreten kann. Diesem Engpaß der Wassernachleitung ist es wohl hauptsächlich zuzuschreiben, daß vor allem die jungen Nadeln in warmer und trockener Luft große Wassersättigungsdefizite erleiden und daher Transpiration und Photosynthese energisch einschränken müssen (TRANQUILLINI 1963).

Während der Bildung des Jahrestriebes werden offenbar die Stoffreserven der Pflanzen am Patscherkofel weitgehend verbraucht, so daß während dieser Zeit das Wurzelwachstum stockt (vgl. STONE und SCHUBERT 1959). Dort wo es an Baustoffen weniger mangelt, sei es infolge intensiver Photosynthese (Klausboden) oder optimaler Nährstoffversorgung (Nährlosungskultur) wachsen die Wurzeln während der ganzen frostfreien Jahreszeit.

Hingegen dürfte die Zuwachsstockung des Leittriebes in Klausboden während des Juli auf sommerliche Bodentrockenheit zurückzuführen sein. In der Höhe trocknet der Boden weniger stark aus (TRANQUILLINI 1964), daher gibt es hier auch keine Unterbrechung des Höhenwachstums.

Nachdem vorliegende Untersuchung erstmals genauere Angaben über die Entwicklung von Jungzirben in verschiedenen hoch gelegenen Pflanzgärten erbrachte und der Zeitpunkt des Verholzens (besser gesagt: der Einstellung des Dickenwachstums) festgestellt werden konnte, schien es lohnend der Frage nachzugehen, ob sich die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen speziell gegenüber Trockenheit die Dürresistenz während der Entwicklung ändert und ob sie sich nach dem Verholzen, wie man aus Erfahrungen der Praxis vermuten könnte, sprunghaft erhöht.

## II. DIE DÜRRERESISTENZ JUNGER ZIRBEN IM PFLANZGARTEN PATSCHER-KOFEL (2000 m) ZU VERSCHIEDENEN ZEITEN DER VEGETATIONSPERIODE

### A. Methodik

#### 1 Vorversuch

Im November 1960 pflanzten wir 60 Zirben in Töpfe und brachten sie im Winter in ein kühles Glashaus. Ende Mai stellten wir die Töpfe zwei Tage lang in einer feuchten Kammer ins Wasser, so daß sich der Boden und die Pflanzen sättigen konnten. Nachdem das überschüssige Wasser abgetropft war, bestimmten wir an 3 Pflanzen den Sättigungswassergehalt des Bodens und den der Nadeln, letzteren getrennt nach heurigem und älterem Anteil. Die übrigen Pflanzen wurden vorsichtig mit der Erde in 250 ccm Bechergläser übertragen und in ein klimatisiertes Glashaus gestellt (Temperatur um 20° C; Evaporation, gemessen mit weißen Piche-Scheiben von 3 cm Durchmesser im Mittel 0.183 ccm/h). Dort blieben sie ohne jede Wasserzufuhr. In gewissen Zeitabständen (anfangs täglich, später alle 3 - 5 Tage) wurden je 3 Gefäße mit einem Paraffin - Vaseline - Gemisch wasserdicht verschlossen und die Transpiration der Pflanzen durch Wägung der Töpfe gemessen. Hernach bestimmten wir den Wassergehalt des Bodens und der Nadeln. Gleichzeitig wurden 2 - 3 Vergleichspflanzen wieder wassergesättigt und festgestellt, ob im Laufe der Zeit Trockenschäden eintraten und ob die Pflanzen im folgenden Jahr (1962) aus- trieben.

Dieser Versuch brachte folgendes Ergebnis (Abb. 8): Die heurigen, noch nicht ganz ausgereiften Nadeln verlieren schon in den ersten Tagen mehr Wasser als sie zugeführt bekommen; ihr Wassergehalt sinkt rasch<sup>1)</sup>. Nachdem sich im Boden noch reichlich Wasser be-

1) Z. T. allerdings nur scheinbar, weil sie lebhaft Trockensubstanz einbauen.

findet, begrenzt offenbar der Leitungswiderstand im Sproß die Wasserzufuhr. Wie wir gesehen haben, verfügt der heurige Sproß während der Streckung nur über eine sehr kleine Leitfläche (getrennte Bündel, Abb.1) und zufolge des winzigen Lumens der Tracheiden über sehr geringe spezifische Leitfähigkeit. (Nach dem HAGEN-POISEUILLESchen Gesetz steigt die Wasserleitfähigkeit mit der 4. Potenz des Röhrendurchmessers, HUBER 1956).

Nach 8 Tagen beginnen die Pflanzen ihre Wasserabgabe energisch einzuschränken. Am 10. Tag sind die Spaltöffnungen geschlossen, wie man aus dem Knick der Transpirationskurve erkennen kann (PISEK und WINKLER 1953).

Zwei Tage später blieb der Bodenwassergehalt trotz Wasserabgabe der Pflanzen mehrere Tage hindurch konstant. Dies läßt darauf schließen, daß die Pflanzen nun kein Wasser mehr aus dem Boden entnehmen können, somit der permanente Welkepunkt erreicht ist.

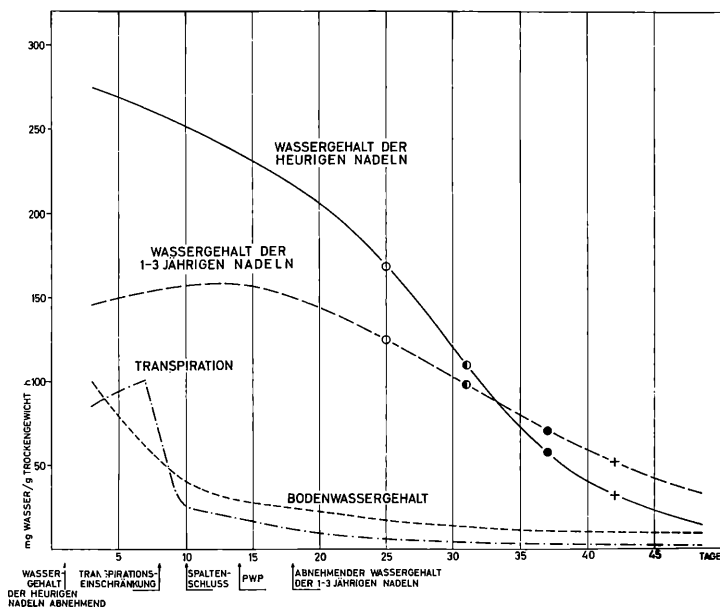


Abb. 8: Austrocknungsversuch im Glashaus bei einer Evaporation von 0.183 cm/h (Standard - Piche) im Juni. Änderung des Wassergehalts der heurigen und der 1 - 3-jährigen Nadeln (in % des Trockengewichtes) und der Transpiration (mg H<sub>2</sub>O je g Trockengewicht und Stunde) von eingetopften Jungzirben; Dazu Änderung des Bodenwassergehalts (in % des Trockengewichtes). Pflanzen und Böden waren am Beginn des Versuches wassergesättigt.

- O Letzte Bestimmung, bei der die Nadeln noch völlig gesund waren.
- Erste Bestimmung, bei der die Nadeln leichte Schäden zeigten.
- Letzte Bestimmung, bei der die Nadeln stark geschädigt, jedoch noch nicht vollkommen abgestorben waren.
- + Erste Bestimmung, bei der die Nadeln gänzlich abgestorben waren.

Nun sinkt auch der Wassergehalt der alten Nadeln, die bisher ihren Wasserverlust noch voll decken konnten.

Nach 31 Tagen stellen sich sowohl bei den heurigen wie bei den älteren Nadeln erste Trockenschäden ein. Nach 37 Tagen sind die Nadeln schon schwer geschädigt. Trotzdem trieben die Pflanzen, die einer so langen Trockenheit ausgesetzt waren, im folgenden Jahr wieder völlig normal aus. Offenbar hatten weder Wurzeln noch die Knospen ernsthaft Schaden gelitten.

Erst nach 42 Tagen ohne jegliche Wasserzufuhr waren alle Pflanzen vollkommen abgestorben und konnten im folgenden Jahr nicht mehr austreiben.

Wie der Versuch zeigt, sind die Zirben selbst während der Triebperiode so dürreresistent, daß sie bei langsamem Austrocknen des Bodens, nachdem dessen Wassergehalt den PWP unterschritten hat noch Wochen am Leben bleiben, wenn die Evaporation schwach ist. Während dieser Zeit ändert sich jedoch der Entwicklungszustand der Pflanzen. Will man die Dürreresistenz mehrmals im Laufe der Vegetationsperiode untersuchen, muß man die Pflanzen wesentlich rascher austrocknen. Außerdem sollen die Verdunstungsbedingungen bei allen Versuchen möglichst gleich sein.

Beide Forderungen ließen sich im Windkanal des Klimahauses auf dem Patscherkofel erfüllen.

## 2. Hauptversuche im klimatisierten Windkanal

In diesem Windkanal (Abb. 9) kann die Lichtstärke, die Lufttemperatur und Feuchte innerhalb eines weiten Bereiches beliebig geregelt werden. Damit die Pflanzen rascher austrocknen, wählten wir eine Lufttemperatur von 25° C und eine relative Feuchtigkeit von 15 %. Die warme, trockene Luft wurde mit einer Geschwindigkeit von 10 m/sec im Kanal umgewälzt. In der geräumigen Versuchsstrecke aus Plexiglas (Grundfläche 60 x 120 cm, Höhe 40 cm) fanden 50 Topfpflanzen bequem Platz. Untertags wurden die Pflanzen mit Leuchtstoffröhren beleuchtet (5000 Lux) und während der Nacht verdunkelt. Die eingestellten Klimawerte wurden während der Versuche mittels Regler konstant gehalten. Die Evaporation (grüne Fließpapierscheiben 3 cm Ø) in der Versuchsstrecke des Windkanals betrug im Mittel aller Versuche 2.8 ccm/h. Sie war hiermit 16-mal so groß als beim Vorversuch im Glashaus und nahezu 10-mal so groß wie im Tagesdurchschnitt während einer sommerlichen Schönwetterperiode auf windexponiertem Standort 20 cm über dem Boden in einer Höhenlage von 2000 m (PRUTZER 1961, Abb. 78).

Vor jedem Versuch wurden 50 Topfpflanzen der Serie Patscherkofel wassergesättigt, der Sättigungswassergehalt vom Boden, der heurigen und älteren Nadeln bestimmt und dann die Pflanzen im Windkanal exponiert. Auf Transpirationsmessungen wurde bei diesen Versuchen verzichtet.

Alle 12 Stunden nahmen wir 6 Pflanzen aus dem Kanal; 3 davon verwendeten wir zur Bestimmung der Wassergehalte, die anderen 3 wurden wieder gesättigt und kamen zur Feststellung der Schäden ins Glashaus. Die Pflanzen wurden jeweils ein Monat nach Versuchsende und abschließend noch einmal im November bonitiert. Ihr Zustand hatte sich zwischen der ersten und zweiten Bonitierung nicht wesentlich verändert. Wir unterschieden zwischen leichten Schäden (weniger als die Hälfte der Nadeln geschädigt), schweren Schäden (mehr als die Hälfte der Nadeln geschädigt, jedoch noch nicht vollkommen abgestorben) und Totalschäden.

Nachdem einerseits Pflanzen und Böden am Versuchsbeginn wassergesättigt, andererseits die Außenfaktoren Licht, Temperatur, Luftfeuchte und Wind bei allen Versuchen gleich dosiert waren, ist die Zeitspanne, die verstrich bis ein bestimmter Schadensgrad eintrat (Ausdauer), ein Maß für die jeweilige Dürresistenz der Pflanzen.

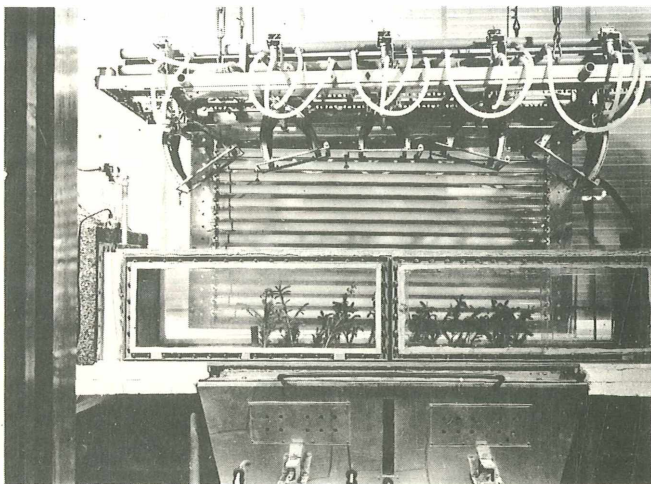


Abb. 9: Ansicht der Versuchsstrecke des Windkanals im Klimahaus auf dem Patscherkofel. Die Luft in der Versuchsstrecke wird durch einen Ventilator (im Bild nicht sichtbar) bewegt und beim Passieren einer Klimaanlage (im Keller des Hauses) auf die gewünschte Temperatur und Feuchtigkeit gebracht. Die Versuchspflanzen stehen auf einem Wagen und werden von unten in die Versuchsstrecke eingeführt. Darüber befindet sich die Beleuchtungsanlage, die aus Xenonlampen und Leuchtstoffröhren besteht.

## B. Ergebnisse

### 1. Austrocknungsverlauf und Ausdauer

#### a) Heurige Nadeln

Unter den extremen Verdunstungsverhältnissen im Windkanal trocknete der Boden sehr rasch aus (Abb. 10): Bereits nach 20 Stunden war er bei allen Versuchen so weit entwässert, daß die Pflanzen kein Wasser mehr entnehmen konnten (Umknicken der Kurven).

Während des Austreibens (15. 7., Abb. 5) wurden die noch jungen, unausgereiften, wasserreichen Nadeln sehr rasch entwässert (vgl. OKSBJERG 1961). Bereits nach 28 Stunden hatten sie die Hälfte ihres Ausgangswassergehaltes verloren. Nach 36 Stunden zeigten sich leichte Schäden, nach 60 Stunden waren sie völlig abgestorben.

Am 12. 8. (nach Abschluß des Nadellängenwachstums, Abb. 5) fiel der Wassergehalt der heurigen Nadeln bedeutend langsamer: nach 60 Stunden waren sie noch völlig gesund, erst nach 72 Stunden zeigten sich leichte Schäden. 12 Stunden später waren sie abgestorben.

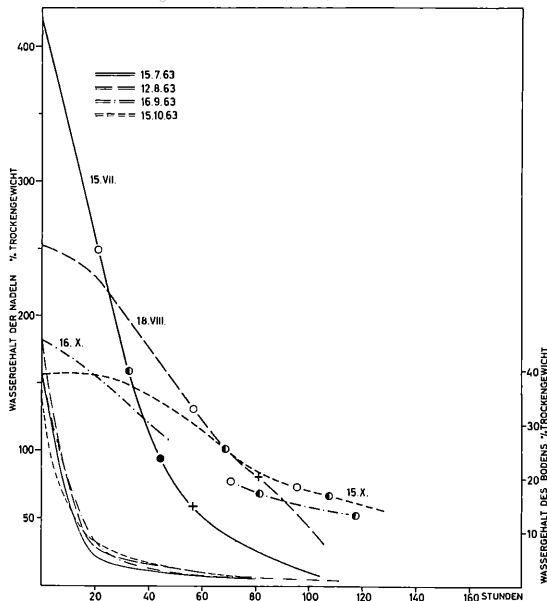
Am 16. 9. traten erste Schäden erst nach 84 Stunden auf. Selbst 120 Stunden Aufenthalt im Kanal führte noch nicht zum völligen Absterben der Nadeln. Der Versuch wurde also zu früh abgebrochen, um die Ausdauer in diesem Entwicklungsstadium der Nadeln angeben zu können.

Die höchste Widerstandsfähigkeit gegen Dürre innerhalb des untersuchten Zeitraumes erreichten die heurigen Nadeln im Oktober. Am 15. 10. hatten 96 Stunden Exposition im Windkanal noch keinerlei schädlichen Einfluß. Erst nach 108 Stunden zeigten sich leichte Schäden, nach 168 Stunden, d. s. 7 Tage, starben sie ab.

Aus diesen Versuchen geht klar hervor, daß die heurigen Nadeln mit fortschreitender Jahreszeit extreme Boden- und Lufttrockenheit immer länger ertragen (Abb. 11 a): Während sie kurz nach dem Austreiben bereits nach einem Tag Schaden nehmen, bleiben sie im Oktober 4 Tage lang gesund. Unreife Nadeln im Juli sterben nach 2 Tagen, vollkommen ausgereifte im Oktober erst nach 7 Tagen ab.

Da der Boden bei allen Versuchen annähernd gleich schnell austrocknete, beruht die zunehmende Ausdauer der Nadeln in erster Linie wohl darauf, daß sie

1. immer weniger Wasser abgeben, d. h. ihre Transpiration immer wirksamer aktiv (Stomata) und passiv (Cuticula) einschränken (OKSBJERG 1961) und
2. stärkere Entwässerung ertragen, d. h. die plasmatische Austrocknungsresistenz zunimmt.



Austrocknungsversuch im Windkanal bei einer Evaporation von 2,8 cm/h (Standard Piche) zu verschiedenen Terminen. Änderungen des Wassergehalts heuriger Nadeln von eingetopften Jungzirben sowie des Bodenwassergehalts (in % des Trockengewichtes). Die Pflanzen und Böden waren am Beginn der Versuche wassergesättigt. Signaturen für den Lebenszustand der Nadeln wie in Abb. 8.

## b) Ältere Nadeln

Die Ausdauer älterer Nadeln konnte nicht so genau bestimmt werden wie die der heurigen, weil selbst bei den unbehandelten Kontrollen vor allem die überalterten Nadeljahrgänge im Laufe der Beobachtungszeit braun wurden und abstarben, so daß oft schwer zu entscheiden war, ob die Schädigung durch die Austrocknung während des Versuches verursacht wurde.

Die älteren Nadeln widerstehen im allgemeinen der Dürre etwas länger. Mit wenigen Ausnahmen wurden sie 12 Stunden später geschädigt als der heurige Jahrgang (Abb. 11 b). Am empfindlichsten waren sie während der Triebperiode der Pflanzen (15. 7.) in der sich leichte Schäden bereits nach 48 Stunden, Totalschäden nach 72 Stunden einstellten.

Kaum länger ertrugen sie die Dürre am 11. 6., also bevor die Pflanzen austrieben. Wir haben den Zustand der Versuchsobjekte bei diesem Versuch leider erst nach 72 Stunden festzustellen begonnen und fanden, daß die noch fest geschlossenen Knospen ausnahmslos abgestorben, die Nadeln bereits stark geschädigt waren. Es ist daher anzunehmen, daß Knospen und Nadeln schon früher geschädigt wurden. Nach 90 Stunden waren die alten Nadeln völlig abgestorben. Diese große Empfindlichkeit überrascht, zumal voll ausgereifte heurige Nadeln im Oktober unter den gleichen Versuchsbedingungen mindestens 132 Stunden am Leben blieben.

| DATUM  | K      | 12 | 24     | 36     | 48     | 60      | 72      | 84      | 96      | 108     | 120    | 132    | 144 | 156 | 168 | STUNDEN |
|--------|--------|----|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|-----|-----|-----|---------|
| 15.7.  | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ●<br>○ | ●<br>+ | ++<br>+ | ++<br>+ | ++<br>+ | ++<br>+ | ++<br>+ |        |        |     |     |     |         |
| 12.8.  | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  |        |        |     |     |     |         |
| 16.9.  | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  |        |        |     |     |     |         |
| 15.10. | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○  | ○<br>○ | ○<br>○ |     |     | +   |         |

Abb. 11a

| DATUM  | K      | 12 | 24     | 36     | 48     | 60     | 72     | 84     | 96     | 108    | 120    | 132    | 144 | 156 | 168         | STUNDEN |
|--------|--------|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-----|-----|-------------|---------|
| 11.6.  |        |    |        |        |        |        | +      | ○      | +      | +      |        |        |     |     |             |         |
| 15.7.  | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ |        |        |     |     |             |         |
| 12.8.  | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ |        |        |     |     |             |         |
| 16.9.  | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ |        |        |     |     |             |         |
| 15.10. | ○<br>○ |    | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ | ○<br>○ |     |     | ○<br>○<br>○ |         |

Abb. 11b

Dürresistenz a) der heurigen, b) der älteren Nadeln zu verschiedenen Zeiten während der Vegetationsperiode.

- K Kontrollpflanzen                      ● Nadeln schwer geschädigt  
 ○ Nadeln völlig gesund                + Nadeln vollkommen abgestorben  
 ● Nadeln leicht geschädigt

Die dünne Grenzlinie gibt an, nach welcher Zeit unter den gegebenen Verdunstungsbedingungen im Windkanal die Nadeln von mindestens 2 der 3 Testpflanzen leichte Schäden erlitten, die dicke Grenzlinie, nach welcher sie vollkommen abgestorben waren. Bonitierung der Nadeln jeweils 1 Monat nach Versuchsende.

Vom Juli bis Oktober werden die älteren Nadeln zunehmend dürreresistenter, verhalten sich also grundsätzlich wie der heurige Nadeljahrgang.

## 2. Der Wassergehalt der Nadeln, bei dem sich erste Trockenschäden zeigen (kritischer Wassergehalt).

Nachdem gleichzeitig mit der Schadensfeststellung der Wassergehalt der heurigen und älteren Nadeln bestimmt wurde, kann angegeben werden, wie weit er zu den verschiedenen Versuchsterminen sinken kann bis eine Schädigung sichtbar wird (kritischer Wassergehalt).

Wie Tabelle 5 zeigt, lag der kritische Wassergehalt der heurigen Nadeln im Juli bei 160 %, im August bei 101 % und im September und Oktober bei 69 bzw. 68 % des Nadelrockengewichtes. Er nimmt also im Laufe der Reifung der Nadeln ab und zwar annähernd im selben Verhältnis wie der Sättigungswassergehalt, d. h. er bleibt relativ zu diesem nahezu konstant (Mittel 39 %).

Der Sättigungswassergehalt der älteren Nadeln ändert sich während der Vegetationsperiode erfahrungsgemäß nur wenig. Er beträgt im Mittel 153 % des Trockengewichtes, entspricht also dem der ausgereiften heurigen Nadeln im Oktober. Der kritische Wassergehalt hingegen fällt vom Juni bis Oktober von mindestens 84 % auf 50 %, d. h. relativ zum Sättigungsgehalt von mindestens 58 % auf 37 %. Aus diesen Angaben geht hervor, daß die ausgereiften heurigen Nadeln im Oktober deutlich stärkere Entwässerung ertragen als nach der Überwinterung im Juni vor dem Austreiben der Pflanzen. Dies steht in Übereinstimmung mit der bereits erwähnten Abnahme der Dürreresistenz der Nadeln im Frühjahr.

## C. Besprechung der Ergebnisse

Die Dürreresistenz der Jungzirben ändert sich im Laufe des Untersuchungszeitraumes (Mai - Oktober): Sie ist während der Triebperiode im Juli am geringsten, erhöht sich mit fortschreitender Jahreszeit bis zum Oktober und fällt im Frühjahr, lange bevor die Pflanzen wieder austreiben.

Sie zeigt somit grundsätzlich denselben Jahresgang wie die Austrocknungsresistenz isolierter Nadeln bei PISEK und LARCHER (1954). Auch die Wassergehalte, bei denen die isolierten (PISEK und LARCHER 1954, Abb. 1) und die mit der Pflanze verbundenen Nadeln (Tab. 5) jeweils Schaden nehmen, stimmen überraschend gut überein. Man kann daraus schließen, daß bei unserer Holzart bei den gewählten Versuchsbedingungen zuerst die Nadeln geschädigt werden.

Tabelle 5: Sättigungswassergehalt (S) und Wassergehalt, bei dem leichte Dürreschäden auftraten (krit. WG. in % Trockengewicht und in % Sättigungswassergehalt) bei heurigen und älteren Nadeln zu verschiedenen Terminen.

| Datum:             | 11. 6. | 15. 7. | 12. 8. | 16. 9. | 15. 10. |
|--------------------|--------|--------|--------|--------|---------|
| a) heurige Nadeln: |        |        |        |        |         |
| S                  |        | 415    | 253    | 182    | 157     |
| krit. WG. (% TG)   |        | 160    | 101    | 69     | 68      |
| krit. WG. (% S)    |        | 39     | 40     | 38     | 43      |
| b) ältere Nadeln:  |        |        |        |        |         |
| S                  | 146    | 162    | 160    | 158    | 136     |
| krit. WG. (% TG)   | >84    | 80     | 68     | 66     | 50      |
| krit. WG. (% S)    | >58    | 49     | 43     | 42     | 37      |

Dies muß nicht immer der Fall sein. So fand BRIX (1960), daß beim Austrocknen von *Pinus taeda*-Keimlingen zuerst das Wurzelsystem geschädigt wurde. Keimlinge, bei denen der Wassergehalt der Nadeln unter 110 % sank erholten sich nach Wiederbewässerung nicht mehr sondern starben ab. Abgetrennte Nadeln hingegen erlangten ihre Turgeszenz noch bei Wassergehalten bis 76 % zurück (vgl. URSIC 1961).

Der Jahresgang der Austrocknungsresistenz der Nadeln und damit der Dürre-resistenz der Jungzirben wird einerseits durch Änderungen des inneren Zustandes der Pflanzen (Wechsel zwischen sommerlicher Aktivität und winterlicher Ruhe), andererseits durch jahreszeitliche Temperaturänderung hervorgerufen. Wie wir aus der Untersuchung von PISEK und LARCHER (1954), sowie aus Bestimmungen des Jahresgangs der Frosthärte der Zirbe wissen (ULMER 1937, PISEK und SCHIESSL 1946), vollzieht sich der Übergang zur Ruhebereitschaft an der Waldgrenze schon im August. Als Folge davon beginnt die Resistenz bereits leicht anzusteigen. Diese Umstellung erfolgt endonom gemäß dem der Pflanze innewohnenden Jahresrhythmus. Vielleicht spielt auch die abnehmende Tageslänge (Photoperiode) eine gewisse Rolle (VAARTAYA 1960, PARKER 1961). Erste Nachfröste im September beschleunigen den Vorgang, wiederholte und schärfere Fröste im Oktober zwingen die Pflanzen dann rasch in die Ruhe, wobei die Resistenz stark zunimmt. Schon im März ist eine gewisse Bereitschaft zur Aktivität festzustellen, die Resistenz gegen Austrocknung und Kälte nimmt ab. Wahrscheinlich liegt auch dieser Umstellung eine endonome Komponente zugrunde doch wird sie zeit-

lich durch die zunehmende Tageslänge und Wärme einreguliert. Die nun stärker werdende Erwärmung der Pflanzen führt dann rasch zur Lockerung des Ruhezustandes und damit zur Abnahme der Resistenz, die beim Austreiben das Jahresminimum erreicht.

Wie sich die vom Frühling zum Herbst zunehmende Dürresistenz der Jungpflanzen beim Aufforsten je nach der Jahreszeit, zu der es vorgenommen wird, vor allem auf die Ausfälle im Pflanzjahr auswirkt, zeigen die gründlichen Untersuchungen von CIESLAR (1892). Das Ausfallprozent bei Kiefern stieg vom März bis zum Juli stark an, nahm dann wieder ab und wurde im Oktober minimal. Im folgenden Jahr erhöhten sich allerdings die Ausfälle der Herbstpflanzungen, auch die Zuwachsleistung war schlechter als bei den im Frühjahr gesetzten Pflanzen. Dies dürfte damit zusammenhängen, daß die Wurzeln, die beim Pflanzen leicht beschädigt werden, im Herbst empfindlicher sind als im Frühjahr und schlechter regenerieren (STONE und SCHUBERT 1959, ACKERMAN und JOHNSON 1962).

Aus unseren Untersuchungen läßt sich jedoch kein Anhalt dafür finden, daß der Jahresgang der Dürresistenz mit dem Wachstumsrhythmus ursächlich zusammenhängt. Nach dem Abschluß des sekundären Dickenwachstums (also nach dem sogenannten "Verholzen" der Pflanzen) Ende August, nimmt die Dürresistenz noch weiter zu; lange vor dem Austreiben nimmt sie wieder rasch ab, obwohl das Wachstum der Pflanzen noch nicht begonnen hat.

Wir können daher lediglich jene Erfahrungen der forstlichen Praxis bestätigen, daß es äußerst riskant ist und daher möglichst unterlassen werden sollte, die Pflanzen während der Triebperiode zu versetzen, weil sie zu dieser Zeit sehr empfindlich sind (BELITZ 1958). Die allgemeine Regel, daß die Pflanzen erst nach dem Verholzen erfolgreich ausgepflanzt werden können, hat hingegen nur beschränkte Gültigkeit und kann auf Grund unserer Versuchsergebnisse präziser gefaßt und begründet werden: Das Verholzen bedeutet keine sprunghafte Erhöhung der Resistenz. Je später im Jahr verpflanzt wird, desto größer ist die Widerstandsfähigkeit der Setzlinge gegen Trockenheit. Im Frühjahr ist eine Pflanzung umso stärker gefährdet, je später sie durchgeführt wird. Die Empfindlichkeit von in 2000 m Höhe kultivierten Jungzirben gegen Trockenheit ist etwa Mitte August, also rund 1 Monat nach dem Austreiben und noch vor dem Verholzen jedenfalls bedeutend kleiner als etwa im Juni, also noch im Zustand der Verholzung. Frühjahrspflanzungen in Hochlagen, die spät ausapern, sind demnach stärker gefährdet als Herbst- ja sogar Sommerpflanzungen.

Bei der Übertragung dieser Resultate auf die Aufforstungspraxis muß natürlich noch berücksichtigt werden, daß der weitere Erfolg einer Pflanzung (Ausfälle in späteren Jahren und Zuwachs) nicht nur von der Resistenz zum Zeitpunkt der Verpflanzung, sondern auch von anderen Umständen abhängt.

## ZUSAMMENFASSUNG

Im Pflanzgarten Patscherkofel (2000 m) treiben 4-jährige Zirben (Hochlagenprovenienz) rund ein Monat später aus als Vergleichspflanzen derselben Provenienz im Pflanzgarten Klausboden (1300 m). Gleichzeitig mit dem Austreiben setzt das sekundäre Dickenwachstum ein. Der Holzkörper des jungen, in Streckung befindlichen Sproßabschnittes besteht zunächst aus getrennten, schwachen Holzsträngen (kleine Leitfläche!), die sich erst später zu einem geschlossenen Holzring vereinigen. Die sehr kleine Leitfläche des Neutriebs erschwert anfangs die Wasserversorgung der neuangelegten Nadeln.

In Klausboden wird schon anfangs August Spätholz, am Patscherkofel um dieselbe Zeit noch Frühholz gebildet. Das Dickenwachstum ist in Klausboden Ende August, in 2000 m Höhe spätestens Mitte September abgeschlossen.

Die Streckung des Leittriebes erfolgt in Klausboden in zwei Schüben (Juni und August). Während des Juli (Bodentrockenheit) ruht das Höhenwachstum. Am Patscherkofel verlängern sich die Sprosse nur während des Juli.

Kurz nach dem Ausapern (Mitte Mai) werden am Patscherkofel bereits neue Wurzeln angelegt; sie wachsen vorwiegend im Juni und August. Im Juli stockt ihr Wachstum. Die Stockung beruht wahrscheinlich auf einem Baustoffmangel während des Austreibens der Pflanzen. In Klausboden und in Nährlösung, wo es an Baustoffen weniger mangelt, wachsen die Wurzeln während der frostfreien Jahreszeit kontinuierlich.

Vom Juni bis Oktober wurde allmonatlich die Dürrreresistenz der Jungzirben im Pflanzgarten Patscherkofel in einem klimatisierten Windkanal bei konstanten, extremen Verdunstungsbedingungen (25°, 15 % rel. F., 10 m/sec, Evaporation 2.8 ccm/h) geprüft. Am schnellsten vertrocknen die Nadeln der Pflanzen im Juli, zur Zeit des Triebes. Da werden die heurigen Nadeln im Windkanal schon nach 24 Stunden geschädigt und sterben nach 2 Tagen gänzlich ab. Die älteren Nadeln widerstehen der Boden- und Lufttrockenheit nur 12 Stunden länger.

Mit fortschreitender Jahreszeit werden alle Nadeln zunehmend resistenter. Im Oktober bleiben sie unter denselben Außenbedingungen wie vorhin 4 Tage lang völlig gesund und sterben erst nach 7 Tagen völlig ab.

Querschnitte an der Basis des heurigen (Abb. 1, 3 und 4) bzw. vorjährigen Sprosses (Abb. 2) von Jungzirben:

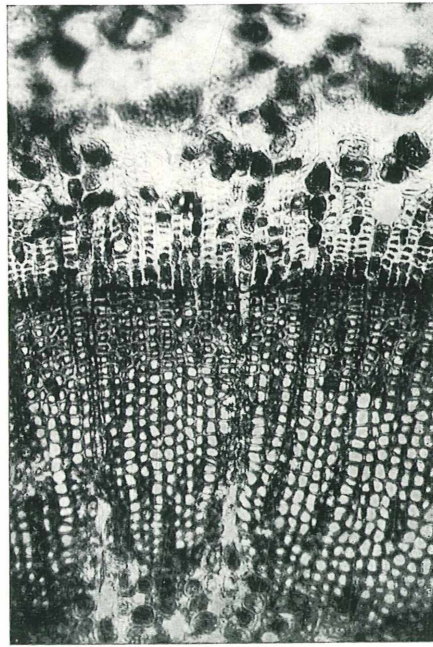
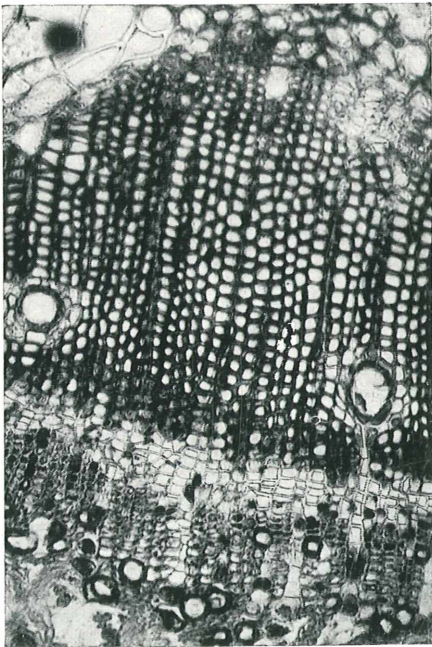
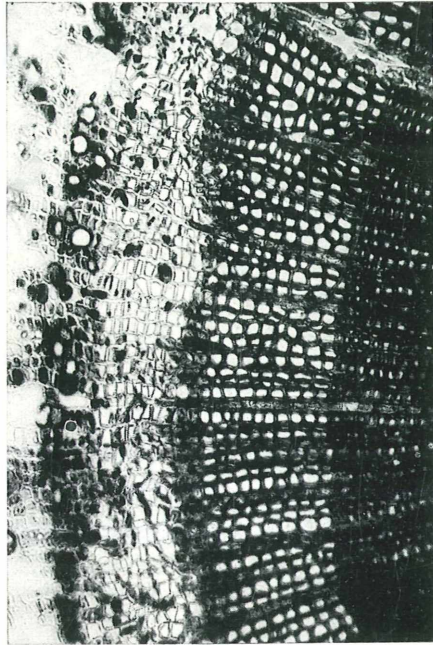
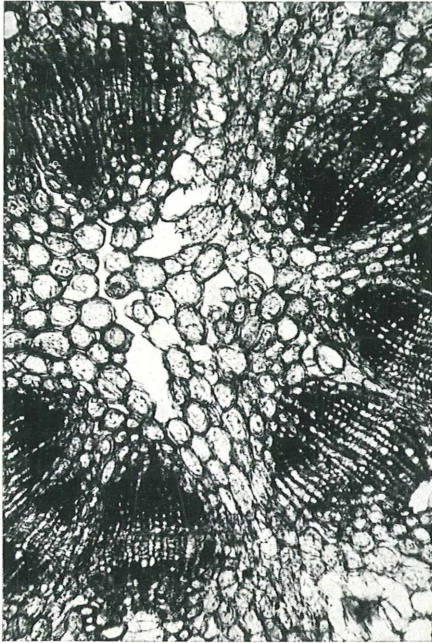


Abb. 2. Etwa 3 Wochen nach Wiederaufnahme des sekundären Dickenwachstums. Das Kambium ist in lebhafter Teilung. Nach innen haben sich bereits mehrere Lagen Frühholz differenziert, nach außen ein nahezu geschlossener Ring von Parenchymzellen und Siebzellen

Abb. 1. Während der Streckung des Sprosses. Das Leitungssystem besteht noch aus voneinander getrennten, offenen Bündeln. Holzteil noch sehr schwach entwickelt, besteht aus sehr englumigen Tracheiden

Abb. 4. Nach Abschluß des Dickenwachstums. Daß das Kambium nunmehr ruht, ist an den verdickten Wänden seiner Zellen (vor allem den Radialwänden) leicht erkennbar. Das Spätholz ist mit ziemlich scharfer Grenze vom Frühholz abgesetzt

Abb. 3. Kurz vor dem Übergang zur Spätholzbildung. Das Kambium ist noch dünnwandig. Auch die zuletzt differenzierten Tracheiden sind noch weitleumig (Frühholz). Nach außen werden fast nur mehr Siebzellen gebildet

Im Juni sind die Knospen und überwinterten Nadeln wieder auffallend empfindlich gegenüber Entwässerung.

Der Zunahme der Resistenz vom Frühjahr zum Herbst liegt der innere Rhythmus von Aktivitäts- und Ruhebereitschaft der Pflanzen zugrunde, der vom Temperaturwechsel Winter / Sommer einreguliert wird. Eine enge kausale Beziehung zwischen dem Jahresgang der Dürresistenz und den Wachstumsphasen konnte nicht nachgewiesen werden. Daher ist das "Verholzen" der Pflanzen (Abschluß des sekundären Dickenwachstums) kein geeignetes Merkmal, nach dem sich der Beginn von Anpflanzungen, speziell bei Aufforstungen in Hochlagen, richten muß. Bei vorsichtiger Behandlung der Wurzeln während des Transportes und beim Einbringen in den Boden kann schon im August gepflanzt werden. Die Pflanzen sind zu dieser Zeit jedenfalls bereits dürreresistenter als vor dem Austreiben anfangs Juni.

Herrn Dipl.-Ing. LEYS danke ich für die Überlassung der Zirbenpflanzen im Pflanzgarten Klausboden, Frau Dr. GÖBL für ihre Hilfe bei der Untersuchung des Wurzelwachstums und Herrn NIEDERMAIR für seine Unterstützung bei den Versuchen im Windkanal.

## SUMMARY

In the Patscherkofel nursery (2000 m.s.m. (-6560 ft.s.m.) ) 4 year-old Cembran pine (high altitude provenance) shoot roughly a month later than comparative plants of the same provenance in the Klausboden nursery (1300 m.s.m. (-4265 ft.s.m.) ). Simultaneously with shooting secondary diameter-growth starts. The xylem, or woody tissue, of the young elongating shoot-section consists at the beginning of separated thin lignified strands (small transverse section of the conducting element), which will later unite into a closed woody ring. This very small conducting transverse section of the young shoot complicates, the water supply of the new-formed needles in the beginning.

At Klausboden summer-wood is already being formed in early August, while at that time formation of spring-wood is still going on at the Patscherkofel. Diameter-growth is terminated at Klausboden in late August, at 2000 metres altitude by mid-September.

Elongation of the leader, at Klausboden, occurs by two impulses: in June and August. During July (soil-drought) height-growth is at a standstill. On the Patscherkofel shoots elongate only during July.

Soon after the snow-break (mid-May) new roots are already being formed on the Patscherkofel; they grow predominantly during June and August. In July growth is at a standstill, probably owing to a deficiency of constructive matters during the shooting period of the plants. At Klausboden and in nutrient solution, with less deficiency of constructive matters, roots grow continuously during the season without frost.

From June to October, drought resistance of young cembran pine was tested every month in the Patscherkofel nursery in an air-conditioned wind-channel under constant extreme conditions of evaporation (25°C 77°F, 15 % rel. humidity, 10 m./sec, evaporation 2.8 cu.cm./hr.). Needles dried out quickest in July at shooting-time. Then the needles of the same year are already injured after 24 hours in the wind-channel and die away completely after 2 days. Older needles resist soil and air drough only 12 hours longer.

With the passage of season all needles become increasingly more resistant. In October, under the same external conditions as above, they remain perfectly healthy for 4 days and do not die away completely until after 7 days.

During June, the buds and wintered needles are again strikingly more sensitive to water-deprivation.

The increase of resistance from spring to autumn is caused by the intrinsic rhythm of the plants preparedness to activity and dormancy, being controlled by the change of temperature between winter and summer. No close causal relationship between the annual course of drought resistance and the phases of growth could be established. Thus "lignification" of plants (at the close of secondary diameter-growth) is no adequate criterion for the beginning of planting, especially in the case of afforestations at high altitudes. With a careful treatment of roots during transport and planting, this can be started as soon as in August. At any rate, the plants will be more drought-resistant at that time than before shooting in early June.

## RÉSUMÉ

Dans la pépinière du Patscherkofel (2000 m) les aroles âgés de 4 ans (provenance des hautes montagnes) commencent à pousser environ un mois plus tard que les plants témoins de la même provenance dans la pépinière du Klausboden (1300 m). Le commencement de la pousse est accompagné de celui de la croissance secondaire en épaisseur. Le xylème (tissu ligneux) du jeune bout de pousse en allongement est constitué d'abord de cordons vasculaires séparés et faibles (petite coupe transversale conductrice) lesquels s'uniront plus tard en un anneau ligneux continu. La coupe transversale conductrice très petite de la jeune pousse est d'abord un certain obstacle à l'approvisionnement en eau des nouvelles aiguilles.

A Klausboden, le bois d'été est déjà formé au début d'août tandis que les plants du Patscherkofel, à cette même époque ne sont encore qu'au stade de bois de printemps. La croissance en épaisseur se termine, à Klausboden, à la fin d'août tandis qu'elle se prolonge jusqu'à la mi-septembre (au plus tard) à 2000 m d'altitude.

L'allongement de la pousse principale a lieu, à Klausboden, en deux poussées (juin et août). Pendant le mois de juillet (sécheresse du sol) la croissance en hauteur s'arrête. Au Patscherkofel, par contre, les pousses ne s'allongent que pendant le mois de juillet.

Peu après la fonte des neiges (mi-mai), les nouvelles racines commencent à se former au Patscherkofel; elles croissent surtout pendant les mois de juin et d'août. Au mois de juillet leur croissance s'arrête. Cet arrêt est probablement dû à une carence en matières constructives à l'époque de pousse. A Klausboden ainsi qu'en solution nutritive, où cette carence est moins forte, les racines croissent de façon continue pendant la saison sans gel.

De juin à octobre, nous avons chaque mois examiné la résistance à la sécheresse des jeunes plants de pin cembro dans la pépinière du Patscherkofel, dans un tunnel aérodynamique climatisé dans des conditions extrêmes et constantes d'évaporation (25°, humidité relative 15 %, 10 m/sec, évaporation 2,8 cm<sup>3</sup>/h). Les aiguilles des plants se dessèchent le plus vite au mois de juillet, à l'époque de pousse. Alors, les aiguilles de l'année ont déjà beaucoup souffert dans le tunnel au bout de 24 heures et dépérissent entièrement au bout de 2 jours. Les aiguilles des années précédentes ne résistent à la sécheresse du sol et de l'air que pendant 12 heures de plus.

Au fur et à mesure que la saison s'avance, toutes les aiguilles deviennent progressivement plus résistantes. Au mois d'octobre, dans les mêmes conditions externes que ci-dessus, elles restent

parfaitement intacts pendant 4 jours et ne dépérissent entièrement qu'au bout de 7 jours.

Au mois de juin les bourgeons et les aiguilles qui ont survécu à l'hiver sont à nouveau très sensibles au dessèchement.

L'augmentation de la résistance entre le printemps et l'automne tient au rythme interne des dispositions à l'activité et à l'inertie, réglé par le changement des températures d'hiver / été. Nous n'avons pas réussi à constater un rapport causal étroit entre le cours annuel de la résistance à la sécheresse et les phases de croissance. Il s'ensuit que la "lignification" des plants (la fin de la croissance secondaire en épaisseur) n'est pas un critère approprié pour déterminer le commencement des plantations, surtout dans les reboisements des hautes montagnes. Un traitement soigneux des racines pendant le transport et la plantation permet déjà de planter au mois d'août. En tout cas, les plants seront déjà plus résistants à la sécheresse à cette époque qu'avant la pousse, au début de juin.

В питомнике Пачеркофель (2000 м) 4-летние сибирские кедры (нагорное происхождение) начинают выгонять побеги приблизительно на месяц позднее, чем сравниваемые растения того же самого происхождения в питомнике Клаусбоден (1300 м). Одновременно с распусканием побегов начинается вторичный прирост в толщину. Ксилема молодого сегмента побега, который как раз удлиняется, состоит сначала из разделённых, слабых, древесных прядей (маленькая ведущая плоскость), которые только позднее соединяются в одно плотное деревянное кольцо. Эта очень маленькая ведущая плоскость нового побега затрудняет сначала водоснабжение новой развивающейся хвои.

В Клаусбодене образуется уже в начале августа осенняя древесина, на Пачеркофеле образуется в то же самое время еще весенняя древесина. В Клаусбодене прирост в толщину закончивается в конце августа, на высоте 2000 м не позднее, чем в середине сентября.

Удлинение конечного побега происходит в Клаусбодене в два сдвига (июль и август). В июле (сухость почвы) прирост в высоту стоит. На Пачеркофеле побеги удлиняются только в июле месяце.

Как только снег растаял (в середине мая) образуются уже новые корни на Пачеркофеле; они растут преимущественно в июне и в августе. В июне рост прекращается. Прекращение роста обуславливается, вероятно, недостатком строительного материала во время распускания побегов растения. В Клаусбодене и в питательном растворе, где недостаток в строительном материале меньше, корни растут непрерывно в течение не морозного времени года.

С июня до октября ежемесячно контролировалась засухостойчивость молодых сибирских кедров в питомнике Пачеркофеле в кондиционированной аэродинамической трубе при постоянных, крайних условиях испарения ( $25^{\circ}$ , 15 % относительная влажность, 10 м/сек., эвапорация 2,8 см/часов). Хвоя растения высыхает быстрее всего в июле, во время распускания. В это время молодая хвоя повреждается в аэродинамической трубе уже через 24 часа и через два дня совсем засыхает. Более старая хвоя сопротивляется почвенной и воздушной сухости только на 12 часов дольше.

Чем дальше идет время года, тем устойчивее становится хвоя. В октябре хвоя остается 4 дня совсем здоровой при тех же самых внешних условиях и засыхает совсем только через 7 дней.

В июне почки и перезимовавшая хвоя опять поразительно чувствительна к обезвоживанию.

Увеличение сопротивляемости с весны до осени основывается на внутреннем ритме готовности растения к активности и покою, который регулируется изменением температуры зима/лето. Не было возможным найти тесное, каузальное отношение между годичным ходом засухоустойчивости и фазами роста. Поэтому "одревенение" растения (окончание вторичного прироста в толщину) не представляет собой подходящего признака, которым руководствуются в начале посадки, особенно при лесоразведениях в нагорных местах. Растения можно засаживать уже в августе, если корнями обращаются осторожно во время транспорта и посадки. Во всяком случае саженцы в это время уже более засухоустойчивы, чем до распускания побегов в начале июня.

# LITERATURVERZEICHNIS

- ACKERMAN R. F. und H. J. JOHNSON 1962: Continuous planting of White Spruce throughout the frostfree period. Tech. Note Dep. For. Can. No. 117, pp. 13
- BANNAN M. W. 1962: The vascular cambium and tree-ring development. In Tree Growth (T. T. Kozlowski, ed.), 3 21, Ronald Press, New York
- BELITZ G. 1958: Über die Anwendbarkeit der Sommer- und Herbstpflanzung bei der Kiefer. Arch. Forstwesen 7, 113 129
- BODE H. R. 1959: Über den Zusammenhang zwischen Blattentfaltung und Neubildung der Saugwurzeln bei Juglans. Ber. dtsh. bot. Ges. 72, 93 - 98
- BRIX H. 1960: Determination of viability of Loblolly Pine seedlings after wilting. Bot. Gaz. 121, 220 - 223
- CIESLAR A. 1892: Die Pflanzzeit in ihrem Einfluß auf die Entwicklung der Fichte und Weißföhre. Mitt. forstl. Vers. wes. Österreichs 14. Heft
- DAUBENMIRE R. F. 1945: Radial growth of trees at different altitudes. Bot. Gaz. 107, 463 - 467
- DÖFLING K. 1963: Über das Wuchsstoff Hemmstoffsystem von *Acer pseudoplatanus* L. Planta 60, 390 - 433
- ERMICH K. 1960: About the seasonal course of the activity of the cambium and the formation of the tree - ring of *Fagus silvatica* L. and *Abies alba* Mill. (Polnisch). Rocznik Dendrologiczny 14, 101 - 109
- ERMICH K. 1963: The inception and the end of the annual tree ring formation in *Fagus silvatica* L., *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Link in the Tatra Mountains. Ekol. Polska, Ser. A, 11, 311 - 336
- HUBER B. 1956: Die Gefäßleitung. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie (W. Ruhland, ed.) Band III, 541 - 582, Springer Verlag Berlin
- HUSTICH I. 1947: Anteckningar om tallen II. Några fenologiska observationer. Mem. Soc. F. Fenn. 23, 190 - 196
- HUSTICH I. 1956: Notes on the growth of Scots Pine in Utsjoki in northernmost Finland. Acta Bot. Fenn. 56, pp. 13
- INGESTAD T. 1960: Studies on the nutrition of forest tree seedlings. III. Mineral nutrition of pine. Physiol. Plant. 13, 513 533
- KERN K. G. 1960: Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959. Allg. Forst- u. Jagdztg. 131, 97 116

- KRJUCKOV V. V. 1962: The dependence of phenophases in Birch and Spruce on the temperature of the trees. (Russisch). Bot. Z. 47, 923 - 937
- LARSON P. R. 1962: Auxin gradients and the regulation of cambial activity. In: Tree Growth (T. T. Kozlowski, ed.), 97 - 117, Ronald Press, New York
- MIKOLA P. 1962: Temperature and tree growth near the northern timber line. In: Tree Growth (T. T. Kozlowski, ed.), 265 - 274, Ronald Press, New York
- OKSBJERG E. 1961: Transpiration of growing shoots in Norway Spruce (*Picea abies*) with some notes on drought phenomena. Svensk Bot. T. 55, 397 - 415
- PARKER J. 1961: Seasonal trends in carbon dioxide absorption, cold resistance and transpiration of some evergreens. Ecology 42, 372 - 380
- PISEK A. und W. LARCHER 1954: Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. Protopl. 44, 30 - 46
- PISEK A. und R. SCHIESSL 1946: Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwiss.-med. Verein, Innsbruck 47, 33 - 52
- PISEK A. und E. WINKLER 1953: Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta 42, 253 - 278
- PISEK A. und E. WINKLER 1958: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* LINK) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus Cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 51, 518 - 543
- PRUTZER E. 1961: Die Verdunstungsverhältnisse einiger subalpiner Standorte. Mitt. Forstl. Bundesvers. anst. Mariabrunn (Wien) 59, 231 - 256
- SÖDING H. 1937: Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit. Jahrb. wiss. Bot. 84, 639 - 670
- STAUDER S. 1963: Das Projekt "Wildbach- und Lawinenvorbeugung Vorderes Zillertal" und seine wirtschaftliche Bedeutung. Mitt. Forstl. Bundesvers. anst. Mariabrunn (Wien) 60, 721 - 741
- STAUDER S. 1963: Praktische Erfahrungen bei der Hochlagenaufforstung im vorderen Zillertal. Mitt. Forstl. Bundesvers. anst. Mariabrunn (Wien) 60, 743 - 762
- STONE E. C. und G. H. SCHUBERT 1959: Root regeneration of Ponderosa Pine seedlings lifted at different times of the year. For. Sci. 5, 322 - 332
- TRANQUILLINI W. 1958: Die Frosthärte der Zirbe unter besonderer Berücksichtigung autochthoner und aus Forstgärten stammender Jungpflanzen. Forstwiss. Cbl. 77, 89 - 105
- TRANQUILLINI W. 1959: Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus Cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. Planta 54, 107 - 151
- TRANQUILLINI W. 1963: Die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation junger Lärchen, Fichten und Zirben von der Luft- und Bodenfeuchte. Planta 60, 70 - 94

- TRANQUILLINI W. 1964: The physiology of plants at high altitudes. Ann. Rev. Plant Physiol. 15 (im Druck)
- 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
- URSIC S.J. 1961: Tolerance of Loblolly Pine seedlings to soil moisture stress. Ecology 42, 823 - 825
- VAARTAJA O. 1960: Effect of photoperiod on drought resistance of White Spruce seedlings. Can.J.Bot. 38, 597 - 599
- WILCOX H. 1962: Cambial growth characteristics. In: Tree Growth (T. T.Kozlowski, ed.), 57 - 88, Ronald Press, New York
- WORT D.J. 1962: Physiology of cambial activity. In: Tree Growth (T. T.Kozlowski, ed.), 89 - 95, Ronald Press, New York

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Doz.Dr. Walter Tranquillini  
Forstliche Bundesversuchsanstalt  
Außenstelle für subalpine Waldforschung  
Innsbruck, Rennweg 1