

DAS WACHSTUM DES BAUMES IN SEINER ANPASSUNG AN
ZUNEHMENDE SEEHÖHE

Tree growth and its adaptation to increade
in altitude

La croissance de l'arbre dans son adaptation
à l'altitude progressive

Произрастание дерева и его приспособление
к возрастающей высоте над уровнем моря

von
K. HOLZER

Anschrift des Verfassers:

Dr. K. HOLZER

Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien

Institut für Forstpflanzenzüchtung und Genetik

Tirolergarten

A-1131 Wien

EINLEITUNG

Alexander von HUMBOLDT hatte auf seinen Tropenreisen die auffallende Veränderung der Vegetation vom Fuß eines Berges bis zu seinem Gipfel beobachtet: die tropischen Formen verschwinden allmählich und machen Pflanzenformen Platz, die den Eindruck hervorrufen, als ob man in nördliche Regionen reiste. Nur findet diese Änderung bei einer Erhebung im Gebirge viel rascher statt als beim Übergang von südlicher Breite in nördliche (KERNER-HANSEN).

PHÄNOLOGIE UND HOLZARTENVERTEILUNG IM GEBIRGE

Wenn wir diesen Änderungen näher auf den Grund gehen, finden wir, daß sie sowohl im Gebirge als auch in Bezug auf die nördlichen Regionen in erster Linie durch die geänderten Klimabedingungen hervorgerufen werden. Diese äußern sich vor allem durch die phänologischen Beobachtungen der einzelnen Jahreszeiten, die für die Alpen vortrefflich von GAMS (1927) zusammengestellt wurden. Finden wir in den Tal- und unteren Hanglagen bis etwa 1400 m noch die volle Entwicklung der Jahreszeiten einschließlich Hochsommer, so geht bereits in 1800 m der Vollfrühling in den Frühherbst über und über 2100 m gibt es nur mehr Vor- und Erstfrühling, die sofort in Herbst und Spätherbst übergehen. Diese Angaben decken sich mit den Aufzeichnungen von KERNER, der über die Andauer der Schneedecke für die einzelnen Höhenstufen im Inntal berichtet. Die davon verbleibende Aperzeit ergibt unter Abzug der Übergangszeit die Länge der Vegetationsperiode (Abb. 1). Mit Änderung der Dauer der warmen Periode von 240 Tagen über 10 °C auf 60 Tage bewegen wir uns in den Alpen vom tiefen Talboden in 200 m bis an die Waldgrenze. Wir durchschreiten dabei die warme Gebirgsregion bzw. Waldstufe (ECKMÜLLNER und SCHWARZ) mit ausgedehnten Edelkastanienwäldern am Südrand der Alpen bzw. mit Eichenwäldern; dann kommen wir in die gemäßigte Gebirgsregion mit vorherrschenden Buchenwäldern, die besonders im höheren Teil am Übergang in die kühle Gebirgsregion (bzw. Waldstufe) stärkere Tannen- und Fichtenanteile zeigen. In der kühlen Gebirgsregion herrschen Fichte und Lärche vor; im unteren Teil finden wir noch Beimischung von Tanne, im oberen Teil vor allem in den Zentralalpen Zirbe. Die Obergrenze der kühlen Gebirgsregion wird mit 60 Tagen über 10 °C angenommen (RUBNER-REINHOLD); sie bildet in den Alpen im Gegensatz zum Norden nur z. T. die Waldgrenze, da vor allem das Strahlungsklima noch positiven

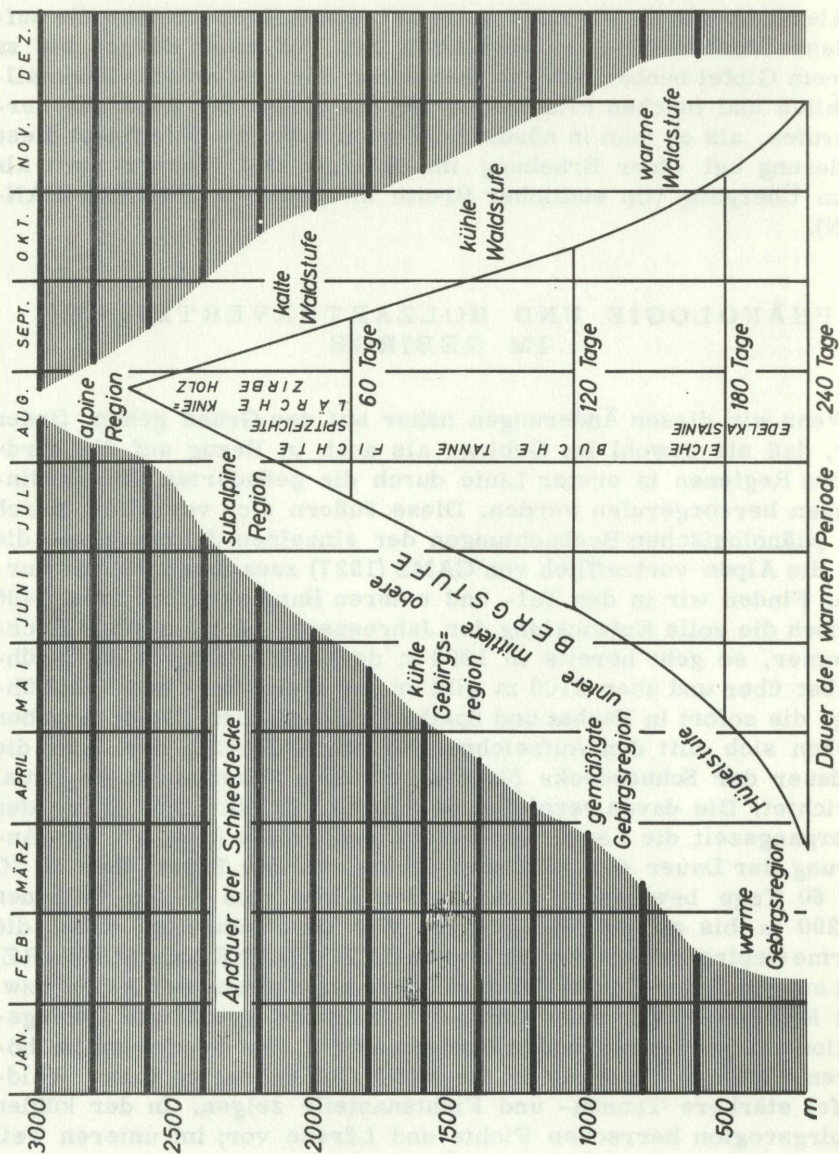


Abb. 1

Einfluß ausübt und besonders die Baumarten der Waldgrenze (Zirbe, Lärche und z. T. Fichte) noch erheblich höher ansteigen können. So berichtet z. B. KLEBELSBERG von einem Zirbenvorkommen in 2850 m in den Westalpen, das dort an der Grenze des ewigen Schnees liegt. Die Verhältnisse an der Grenze des Pflanzenlebens im Hochgebirge schildert PISEK besonders vortrefflich. Ähnliche Gliederungen der Gebirgsvegetation finden wir bei SCHRÖTER und bei PASCHINGER, die außerdem auch noch die Kulturstufe, bzw. die Getreide- und die Siedlungsgrenze berücksichtigen.

Betrachten wir nun die Änderungen der Vegetation in ihrer Gesamtheit, finden wir zweierlei Möglichkeiten. Eine ist derart, daß in den einzelnen Regionen verschiedene Arten innerhalb der einzelnen Gattungen den Hauptaufbau der Vegetation bilden (CLAUSEN 1963); die Anpassung an die geänderten klimatischen Bedingungen kann aber auch, wofür wir gerade in den Alpen gute Beispiele finden, innerhalb einer Art durch Ausbildung verschiedener Rassen, Ökotypen bzw. eines Klins erfolgen. In beiden Fällen müssen wir jedoch erkennen, daß das Baumwachstum in verschiedenen Klimaten auf erblichen Unterschieden im Keimplasma beruht (CLAUSEN 1963); für jede Baumart müssen wir eine individuelle Baumgrenze annehmen. Dies erkennen wir am besten an den Verbreitungsgrenzen unserer Hauptholzarten in den Alpen (Abb. 2, nach RUBNER und REINHOLD)! Das Wärmebedürfnis der einzelnen Holzarten ist ein anderes; so benötigen z. B. die Holzarten Fichte, Föhre und Birke keine Tage mit Maximaltemperaturen über 18 °C, wogegen die Rotbuche mehr als 200 Tage über 7 °C für ihr Gedeihen fordert (GAMS 1931/32). Die Baumgrenze der einzelnen Gebirgszüge selbst wird jedoch nicht immer von der gleichen Baumart gebildet; so wird sie in den Nordalpen hauptsächlich von der Fichte, in den Zentralalpen von Lärche und Zirbe, in den Südalpen dagegen häufig von der Rotbuche gebildet (WALTER). Ausschlaggebend für die Baumgrenze sind im allgemeinen klimatische Faktoren, besonders Wärme und Niederschlag; so finden wir an Südhängen meist eine höhere Baumgrenze als an Nordhängen, wogegen ein ozeanisch beeinflusstes Klima eine Depression, ein kontinentales hingegen eine höhere Baumgrenze bewirken (WALTER).

In der Darstellung der oberen Verbreitungsgrenze der einzelnen Holzarten in den Alpen (Abb. 2) sind außerdem noch die Breiten der Gürtel der Haupt-Holzarten angegeben (nach RUBNER-REINHOLD). Wir finden hier neben solchen mit einem nur schmalen Verbreitungsgürtel, wie z. B. die Zirbe, auch solche, die bekanntermaßen einen sehr breiten Gürtel der Alpen besiedeln. Zu diesen gehören vor allem die Holzarten Buche, Fichte, Lärche und Kiefer. Während bei der ersten Gruppe im allgemeinen wenig Differenzierungen bekannt sind, finden wir bei der letztgenannten Gruppe seit altersher bekannte Formen und Rassen, die im allgemeinen auch

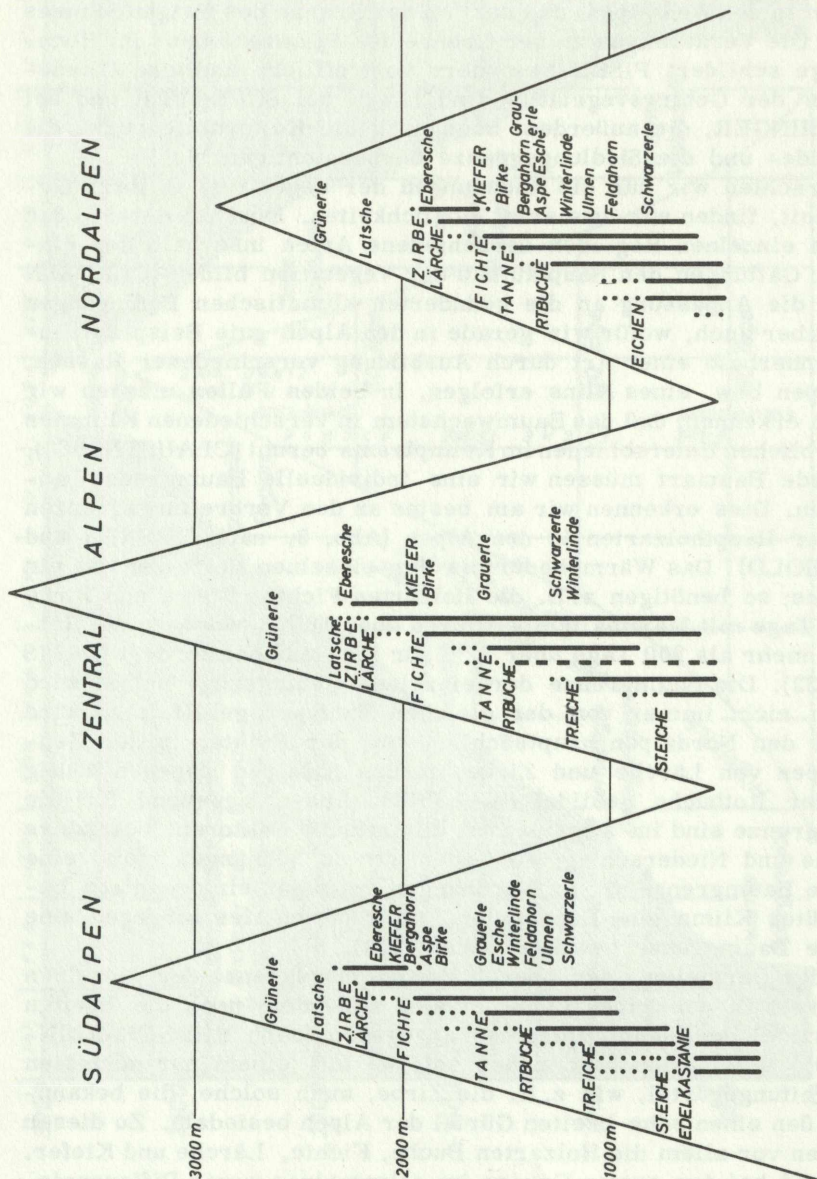


Abb. 2

an verschiedene Höhenstufen gebunden sind (APEL und HOFFMANN, BOUVAREI 1953, HOLZER 1964 a, MAYER, RUBNER 1957, 1959, 1964, WEISS und BOLLAND).

MORPHOLOGISCHE ÄNDERUNGEN MIT ZUNEHMENDER SEEHÖHE

Betrachten wir nun die Veränderungen des Baumwachstums mit zunehmender Seehöhe, finden wir z. B. bei der Buche in den Berchtesgadner Alpen in ihrem unteren Verbreitungsgebiet (550 - 750 m) kurzschäftige, kruppelige Formen vorherrschen; erst im eigentlichen Buchengürtel (750 - 1100 m) zeigt sie in der Jugend flottes Wachstum und bildet bestwüchsige Bestände; über 1100 m zeigt sie nur mehr mäßige Qualität, ihr Anteil geht mehr und mehr zurück (HARTMANN). Vor allem in den Südalpen, in denen die Buche oft die Baumgrenze bildet, aber auch in ähnlich gelagerten Fällen des nördlichen Alpenrandes, finden wir dann in der obersten Zone sehr kruppeligen bis z. T. buschigen Wuchs dieser Holzart. Die Veränderungen im Bereich der oberen Baumgrenze einer Holzart hat CLAUSEN (1962/63) vortrefflich beschrieben. Die von ihm beschriebenen Baumarten aus dem Yosemite-National-Park (*Pinus albicaulis*, *P. murrayana* und *Tsuga mertensiana*) bilden im unteren Teil ihrer Verbreitung noch Einzelstämme bis 25 m Höhe. Dann gehen sie in vielstämmige Formen über mit Höhen bis 15 m; weiters beschreibt er eine Zwischenform und schließlich eine kriechende Form (Elfinwood) mit Höhen bis zu 1 m. Diese gesamten Veränderungen erfolgen dort im Seehöhenbereich von 3000 auf 3900 m. Derart schöne Übergänge findet man im Alpenbereich kaum; die Kampfzone der Baumarten wird meist von jungen Exemplaren gebildet, die jedoch häufig, wahrscheinlich durch klimatische Schädigungen, bereits vielstämmig aufwachsen; besonders deutlich zeigt dies die Zirbe, die im untersten Teil ihrer Verbreitung oft einstämmig wächst und mit zunehmender Annäherung an die Baumgrenze zwieselig, mehrstämmig und kandelaberförmig wird. Wenn die Kampfzone nicht durch Jungpflanzen besiedelt wird, sind auch keine Krüppelformen zu finden, sondern die Baumgrenze wird durch einzelstehende Altbäume gebildet. Bei der Fichte liegen die Verhältnisse ähnlich, soweit wir zentralalpine Verhältnisse betrachten, in denen die Baumgrenze von Zirbe und Lärche gebildet wird. Relativ häufig finden wir bei dieser Holzart vielstämmige Formen, die jedoch deutlich durch klimatische Einflüsse bedingt sind; bildet die Fichte die Baumgrenze, finden wir auch niedrigere Formen, die deutlich die Schädigung durch Winterkälte und Wind erkennen lassen; sehr schöne Beispiele des geringer werdenden Höhenwachstums der Fichte mit

Zunahme der Windeinwirkung findet man auf Bergkuppen, vor allem, wenn deren Gesamthöhe unter der klimatischen Waldgrenze liegt, z. B. auf dem Ostabfall des Feldberges im Schwarzwald. Am Hang findet sich geschlossener Wald, dessen Oberhöhe immer geringer wird; auf dem Plateau sind nur in windgeschützten Mulden einzelne Gruppen von Fichten zu finden. In extremen Lagen der Alpen findet man nur mehr kleine Fichtenbüsche, die nicht mehr in der Lage sind, sich über die winterliche Schneedecke zu erheben, die frischen Triebe jeden Jahres werden im Winter wieder zerstört (wie bei der Latsche und anderen immergrünen Alpenpflanzen, wenn deren Zweige über die Schneedecke reichen, PISEK und LARCHER).

Besonders der breite Gürtel, den die Fichte in den Alpen einnimmt, gibt bei dieser Holzart Gelegenheit, die Zusammenhänge des Wachstums bei zunehmender Seehöhe näher zu klären. Als auffallendstes Merkmal muß hier die Verzweigungsform angeführt werden, die bereits an verschiedenen Stellen der europäischen Gebirge untersucht wurde und überall gleiche Ergebnisse brachte (APEL und HOFFMANN, BOUVAREL 1953, HOLZER 1964 a, RUBNER 1963, WEISS und BOLLAND). In allen Fällen findet sich in den Tallagen ein hoher Prozentsatz von Kammfichten mit wenig Bürsteneinschlag (Abb. 3). Mit zunehmender Seehöhe ändert sich die Verzweigungsform derart, daß der Anteil der Kammfichte zurückbleibt und die Bürstenfichte im Bereich der höheren Wirtschaftswälder den überwiegenden Anteil gibt. In diesem Bereich tritt auch die Plattenfichtenform hinzu, die mit Überschreiten der Waldgrenze sehr stark überhand nimmt, wogegen die Kammfichte bereits zur Gänze verschwunden ist (HOLZER 1964 a). Etwa im gleichen Sinn ändert sich auch die Kronenausbildung; in den unteren Lagen finden wir ziemlich breite Kegelformen vorherrschend, die bis in die Gegend der Waldgrenze reichen; an der Waldgrenze finden wir den Typ der Spitzfichten, der z. T. ganze Bestände aufbaut (RUBNER 1963), zum anderen Teil auch mit breitkronigen Typen gemischt sein kann. Die Plattenfichten nahe der Baumgrenze hingegen zeigen eine auffallende Säulenkronen. Die Spitzfichten und z. T. auch die säulenförmigen Plattenfichten mögen z. T. vor allem in exponierten Lagen, auf Klimaeinflüsse beruhen (Abbrechen der Astspitzen bzw. Absterben der Endknospen, RUBNER 1963); daneben gibt es aber auch erbbedingte Spitzkronenformen, was vor allem bei den zentralalpinen Spitzfichtenvorkommen zutreffen dürfte. Auch die säulenförmige Krone der Plattenfichte, die vereinzelt auch in tieferen, geschützten Lagen auftritt, ist sicher erblich fixiert. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei den Kronen der Kiefer (RUBNER 1964) und der Lärche (MAYER).

HÖHENGLIEDERUNG der FICHTENFORMEN.

Seetaler Alpen und mittleres Murtal

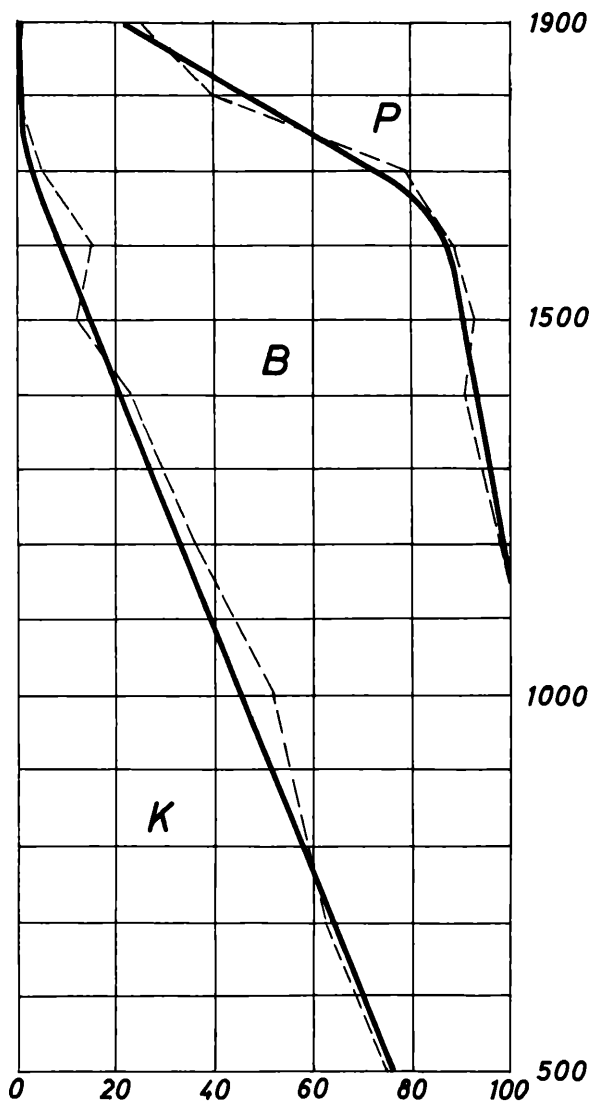


Abb. 3

AUSWIRKUNGEN DER UNTERSCHIEDLICHEN VEGETATIONSZEITEN

a) HÖHENWACHSTUM

Das Wachstum der Fichte in den einzelnen Höhenstufen zeigt nun eine starke Anpassung an die Dauer der Vegetationsperiode. Die Tallagen sind raschwüchsig, die Rassen des Verzahnungsgürtels mit den Hochlagen sind mittelwüchsig und die Hochlagen selbst langsamwüchsig (HARTMANN). Dies ist am besten an der Größe des Jahreszuwachses des Haupttriebes erkennbar (Abb. 4). Die Fichten der Baumgrenze weisen einen durchschnittlichen Jahreszuwachs von 5 - 6 cm auf; mit abnehmender Seehöhe nimmt der Höhenzuwachs stetig zu und erreicht in 1400 m etwa 22 cm; das weitere Ansteigen zeigt einen Wert von etwa 30 cm in 1000 m; für tiefere Lagen ist in unserem Versuchsmaterial (bis 700 m) kein Hinweis gegeben, daß er noch weiter ansteigt. Obwohl die Dauer und der Verlauf des Wachstums des Höhentriebes z. T. gut analysiert sind (HUSTICH, KOZLOWSKI 1964, ROHMEDEK 1952, RUBNER und REINHOLD, WEIHE), ist doch wenig über die Unterschiede in den einzelnen Höhenstufen bekannt. Da jedoch der Jahrestrieb bereits im vorhergehenden Jahr angelegt wird, ist seine Größe vor allem von der Länge der Vegetationszeit, aber auch von speziellen Klimafaktoren abhängig (z. B. Niederschlag während des Juli, WEIHE); die Länge der Vegetationszeit selbst ist besonders an Laubbäumen an der Dauer der Belaubung gut erkennbar (BRINAR, KUJALA). So bedeutet nach BRINAR ein Höhenunterschied von 53 m eine Änderung der Vegetationszeitlänge um 1 Tag (bei Buche); nach unseren Untersuchungen in den Seetaler Alpen bedeutet ein Seehöhenunterschied von 100 m eine Änderung des Baumhöhenzuwachses um etwa 5 cm (bei Fichte). Im allgemeinen dauert das Höhenwachstum der Nadelhölzer relativ kurze Zeit (50 - 60 Tage, HUSTICH, KOZLOWSKI 1964, ROHMEDEK 1952, RUBNER und REINHOLD, WEIHE), wogegen bei Laubholz meist eine wesentlich längere Periode des Wachstums zu finden ist, das z. T. stoßweise erfolgt, z. T. erst durch den einbrechenden Winter beendet wird (KOZLOWSKI 1964, RUBNER und REINHOLD).

b) DICKENWACHSTUM

Etwas anders verhält es sich mit dem Dickenwachstum, da dieses meist das ganze Jahr über anhält (DAUBENMIRE, LOBZHANIDZE, SIGMOND, WEIHE), wenngleich auch hier besonders aktive Zeiten mit Zeiten der Ruhe abwechseln (BANNAN, HUSTICH, JACCARD, KERN, PECHMANN, SÖDING). Vor allem sind fehlender Nieder-

schlag, z. T. auch die Temperatur ausschlaggebend für ein Nachlassen der Frühholzbildung (DAUBENMIRE, KERN, PECHMANN, WEIHE); besonders die Frühholzbildung erfordert reichliche Niederschlagsmengen, wogegen die Trockenheit im Sommer die Spätholzbildung auslöst. In Bezug auf die Seehöhe wäre anzuführen, daß der Beginn der Kambialtätigkeit, ausgelöst durch den mit dem beginnenden Saftstrom ansteigenden Auxingehalt (SÖDING), eng mit dem Austrieb zusammenhängt (TRANQUILLINI). Gleich diesem können wir daher eine Verschiebung des Beginnes des Dickenwachstums von Anfang April in Tallagen bis Mitte Mai in höchsten Lagen annehmen (LOBZHANIDZE für Laubhölzer, HUSTICH für nordische Kiefern, KERN für Fichte, TRANQUILLINI für Jungzirbe, DAUBENMIRE für verschiedene Coniferen). Auch die Bildung von Spätholz ist stark von der Höhenlage abhängig (ERMICH, SIGMOND).

Das Ausmaß des Dickenwachstums ist streng von der Höhenlage abhängig (Abb. 4) (KERN, LOKVENC, SCHRÖTER, VORREITER); während bis in 1500 m Seehöhe noch mit einem jährlichen Brusthöhenzuwachs von insgesamt 5 mm gerechnet werden kann, sinkt dieser rasch auf nur 2 mm in 1900 m ab; der Anstieg in tieferen Lagen ist nur gering und wird in erster Linie von der Bonität mit beeinflußt.

c) HOLZBILDUNG

Parallel mit der unterschiedlichen Früh- und Spätholzbildung ist auch eine Änderung des spezifischen Gewichtes des Holzes festzustellen; es nimmt von 1000 auf 1150 m um 0.02 - 0.03 ab (VORREITER), bei der Lärche ist vor allem in Höhen über 1200 m eine deutliche Abnahme festzustellen, unter 1100 m bis 500 m zeigt die Lärche annähernd gleiche Jahrringbreiten und demgemäß auch ein ähnliches spezifisches Gewicht (GÄUMANN 1948); RICHARDSON stellte für nordische Coniferen fest, daß bei diesen die Tracheiden kürzer sind als bei südlichen Wuchssorten; die Stärke der Zellwände ist abhängig von der Tageslänge.

d) ZWEIGWACHSTUM

Ähnlich dem Triebhöhenzuwachs verhält es sich mit dem Zuwachs der Seitenzweige bei der Fichte (Abb. 4) (MÜLLER-STOLL). Vor allem das Ausmaß des Spitzentriebes der Seitenzweige (I. Ordnung) hängt sehr stark mit dem Höhentriebwachstum zusammen; sein Gesamtausmaß bewegt sich zwischen $1/2$ und $1/3$ des letzteren. Erst in tieferen Lagen läßt die Längenzunahme nach; das Längenwachstum der Seitenzweige II. und III. Ordnung geht mit dem des Seitentriebes I. Ordnung parallel; auffallend ist jedoch, daß es in tieferen Lagen

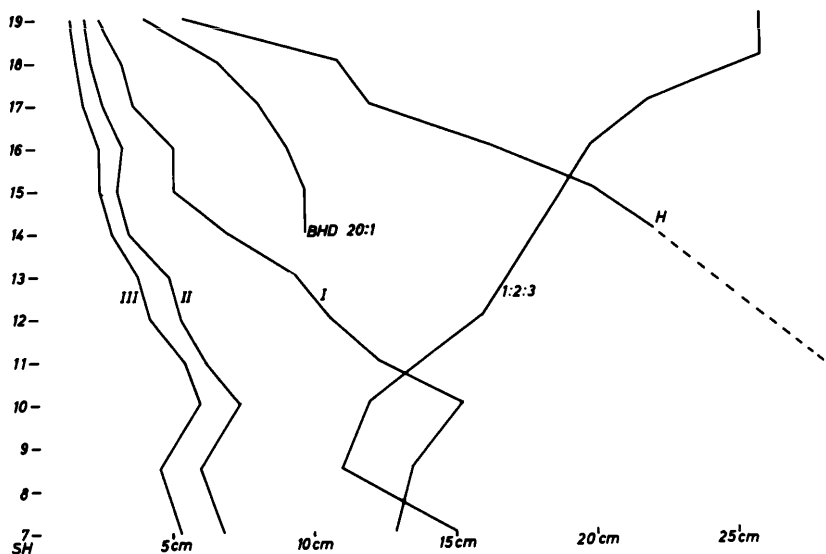


Abb. 4

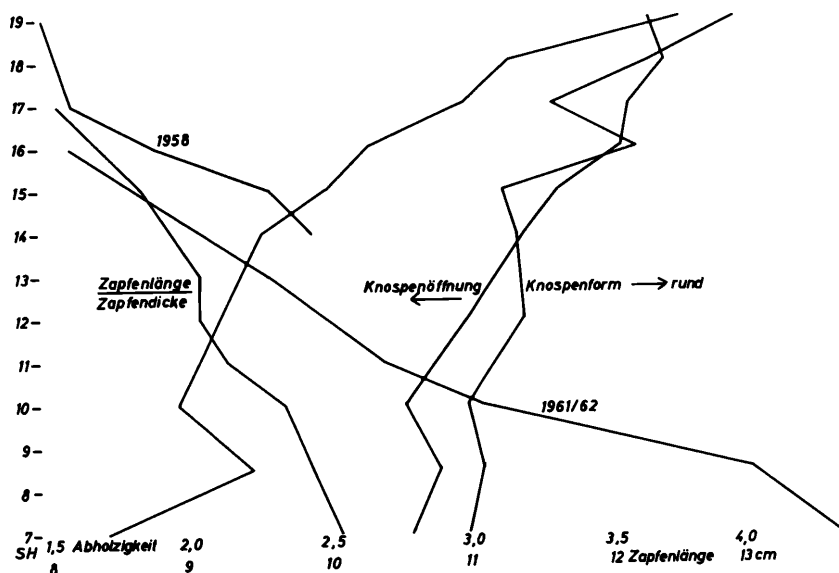


Abb. 5

bedeutend stärker zurückbleibt. Sind die einzelnen Ordnungen der Seitenzweige bei den Hochlagen noch annähernd gleich lang, was ja die Verzweigungsform der Plattenfichte bei waagrechter Anordnung begründet, so sind sie in 1500 m bereits nur mehr halb so lang; dieses Verhältnis bleibt im Durchschnitt dann bis in tiefste Lagen bestehen; einzelne Bäume zeigen noch eine weitere Verkürzung der Seitenzweige II. und III. Ordnung bis auf ein Drittel der I. Ordnung. Wird das Verhältnis der I. : II. III. Ordnung als Bezugsbasis gewählt, so kann man aus dem gegenseitigen Verhältnis der Länge der Seitenzweige eine Maßzahl nach Tabelle 1 herausarbeiten; es tritt eine deutliche Verschiebung dieses Verhältnisses auf.

Tabelle 1:

Verhältnis der Längen der Seitenzweige 1.:2.:3. Ordnung			Maßzahl für die Darstellung in Abbildung 4
3	1	1	1) Tallagen (1.8)
3	2	1	2) Mittellagen (2.5)
2	1	1	3) Hochlagen (3.3)
1	1	1	4) Hochlagen (3.3)

Auch bei der Lärche lassen sich ähnliche Hinweise derart finden, daß in Tallagen mehr Langtriebe gebildet werden, die durch ihr Herabhängen vielleicht der Kammfichte vergleichbar sind; die Hochlagen dagegen bilden hauptsächlich Kurztriebe (MAYER).

Eine allgemein bekannte Tatsache ist die Abnahme der Zapfenlänge mit der Seehöhe. Da die Zapfenlänge in den einzelnen Jahren starken Schwankungen unterworfen ist, kann man nur Zapfen des gleichen Jahres vergleichen (Abb. 5). Immerhin konnte in den Erntejahren 1961 und 1962 eine ähnliche Ausbildung gefunden werden; die Zapfenlänge nimmt von den Tallagen zu den Hochlagen von 14 auf 8 cm ab; ein ähnliches Verhältnis, wie wir es auch bei den Seitenzweigen fanden. Das Verhältnis der Zapfenlänge zur Zapfenbreite nimmt gleichfalls mit zunehmender Seehöhe ab (Abb. 5), was bedeutet, daß die Zapfen mit zunehmender Seehöhe relativ dicker werden.

Die Abholzigkeit, die das Ausmaß angibt, um welche Größe der Durchmesser je Meter Stammhöhe abnimmt, nimmt mit zunehmender Seehöhe sehr stark zu (Abb. 5, VORREITER); während diese Größe bei der Fichte in Tallagen etwa 1.5 - 2 mm beträgt, schwillt sie bis zur Baumgrenze auf 3.5 - 4 mm an. Daß dies bei anderen Holzarten ähnlich ist, zeigt vor allem das Beispiel der Lärche (MAYER).

Auch die Knospe am Ende der Seitenzweige ändert ihre Form; in Tallagen finden wir meist schlanke Knospen mit einer deutlichen Spitze; diese haben außerdem die Eigenschaft, im Laufe des Winters die Spitzen der Knospenschuppen zurückzuschlagen (Abb. 6). Mit zunehmender Seehöhe werden die Knospen dicker und rundlicher und verlieren auch immer mehr die Fähigkeit, die Knospenschuppen zurückzuschlagen. Die Hochlagen schließlich besitzen meist eine fast kugelige Knospe, die bis zum Aufbruch im Frühjahr vollkommen geschlossen bleibt. Die Knospenöffnung dürfte ein erblich fixiertes Merkmal sein, da auch die Knospen der Pfropfungen dieser Hochlagenfichten bei Wachstum im Tal ihr Verhalten nicht ändern. Die Knospen von Laubbäumen werden gleichfalls mit zunehmender Seehöhe dicker (MÜLLER - STOLL).

e) BLATTORGANE

Ein weiteres morphologisches Merkmal, das von der Seehöhe stark beeinflusst wird, ist die Ausbildung der Assimilationsorgane. Die Nadellänge der Fichte nimmt mit zunehmender Seehöhe deutlich ab; in unserem Versuchsmaterial tritt dieser Zusammenhang nicht so deutlich hervor, da die untersuchten Nadelproben aus drei verschiedenen Jahren stammen und deshalb nicht zur Gänze vergleichbar sind; nach Untersuchungen vom Feldberg im Schwarzwald (MÜLLER - STOLL) sind die Nadeln der Krüppelfichten in 1435 m kaum halb so lang (8.04 mm) wie die aus dem Hochwald in 1260 m Seehöhe (18.72 mm). Im gleichen Sinn nehmen Dicke und Breite der Nadeln ab (1.02 gegenüber 1.36 mm). Sinngemäß werden auch Volumen und Gewicht der Nadeln kleiner. Die Dichte der Nadeln nimmt dagegen mit zunehmender Seehöhe leicht zu, (Abb. 7, auch MÜLLER - STOLL) ändert sich aber gleichfalls von Jahr zu Jahr (MIKOLA).

Der anatomische Bau der Nadeln zeigt keine deutlichen Veränderungen; auffallend ist die stete Zunahme der Stomatadichte; die Zahl der Spaltöffnungen je mm einer Reihe steigt von 8.23 in 700 m auf 10.4 in 1900 m (Abb. 7). Ferner wäre noch zu erwähnen, daß das Gefäßbündel bei den Hochlagen einen größeren Raum in der Nadel einnimmt; es erfolgt dies auf Kosten des Parenchyms; in den dünneren Nadeln der Hochlagen sind weniger Schichten von Parenchymzellen als bei den dickeren Nadeln der Tallagen; das Gefäßbündel selbst ist bei allen Nadeln annähernd gleich dick.

Was das physiologische Verhalten der Nadeln betrifft, wäre vor allem zu erwähnen, daß die Lebensdauer der Nadeln sehr stark von der Seehöhe abhängt; bleiben die Fichtennadeln in 300 m Seehöhe 4 - 5 Jahre am Schaft bzw. 5 - 7 Jahre an den Seitenästen, so erhöht sich ihr Alter in den Hochlagen auf 9 - 10 Jahre am

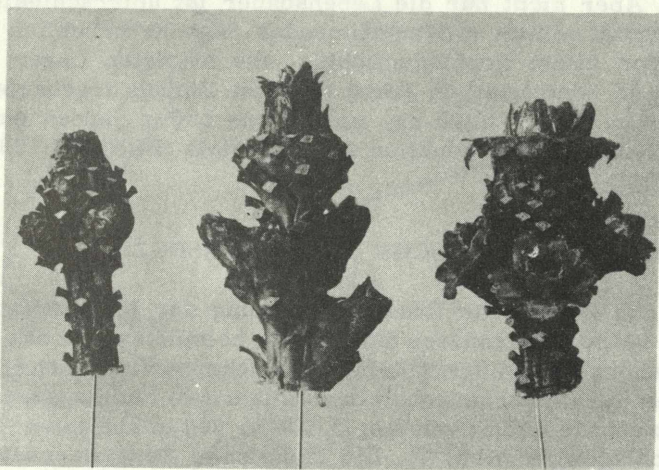


Abb. 6

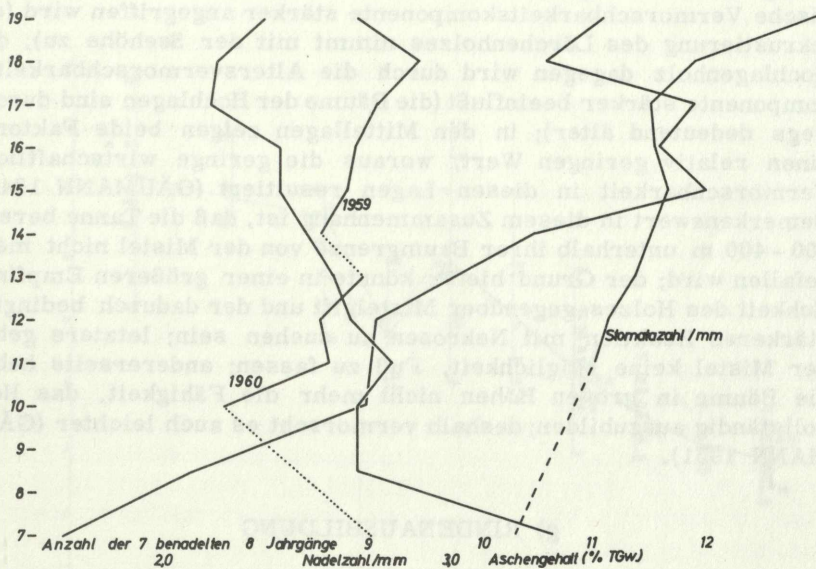


Abb. 7

Schaft bzw. 11 12 Jahre an den Seitenästen (BURGER 1927 und Abb. 7). Aber nicht nur die Lebensdauer ist unterschiedlich, ihre Produktivität nimmt mit zunehmender Seehöhe erheblich ab; dies zeigen vor allem Hochlagenfichten, die in tiefen Lagen angebaut wurden; so benötigten 25 Jahre alte bei Zürich angebaute Fichten aus 1890 m 4000 5000 kg, solche aus 550 m jedoch nur 2500 2700 kg Nadeln zur Produktion von 1 fm Holz (BURGER 1937, CIESLAR 1907).

f) CHEMISCHE ZUSAMMENSETZUNG

Auch die chemische Zusammensetzung der Nadeln ändert sich mit der Seehöhe; besonders deutlich ist beispielsweise die Abnahme des Siliziumgehaltes der Nadeln mit zunehmender Seehöhe (HÖHNE). Auch der Gesamtschengehalt der einjährigen Nadeln unseres Versuchsmaterials nimmt von fast 3.5 % in 700 m auf unter 2.5 % bei den Hochlagen ab (Abb. 7). Die chemische Zusammensetzung des Holzes ändert sich derart, daß neben der Abnahme des spezifischen Gewichtes auch der Ligningehalt absinkt (VORREITER), über die Dauerhaftigkeit des Holzes ist vor allem bemerkenswert, daß sowohl das Holz der Tallagen wie das der Hochlagen gegenüber der Vermorschung weniger widerstandsfähig ist wie das Holz der Mittellagen; dabei zeigt sich, daß das Tieflagenholz durch die biologische Vermorschbarkeitskomponente stärker angegriffen wird (die Inkrustierung des Lärchenholzes nimmt mit der Seehöhe zu), das Hochlagenholz dagegen wird durch die Altersvermorschbarkeitskomponente stärker beeinflusst (die Bäume der Hochlagen sind durchwegs dedeutend älter); in den Mittellagen zeigen beide Faktoren einen relativ geringen Wert, woraus die geringe wirtschaftliche Vermorschbarkeit in diesen Lagen resultiert (GÄUMANN 1948). Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist, daß die Tanne bereits 200 - 400 m unterhalb ihrer Baumgrenze von der Mistel nicht mehr befallen wird; der Grund hiefür könnte in einer größeren Empfindlichkeit des Holzes gegenüber Mistelgift und der dadurch bedingten stärkeren Reaktion mit Nekrosen zu suchen sein; letztere geben der Mistel keine Möglichkeit, Fuß zu fassen; andererseits haben die Bäume in großen Höhen nicht mehr die Fähigkeit, das Holz vollständig auszubilden; deshalb vermorscht es auch leichter (GÄUMANN 1951).

g) RINDENAUSBILDUNG

Von den sonstigen morphologischen Merkmalen wäre vor allem die Ausbildung und Farbe der Rinde anzuführen (Abb. 8). Bei den Bäumen der Tallagen ist die Rinde feiner, glatter, meist nur längs-

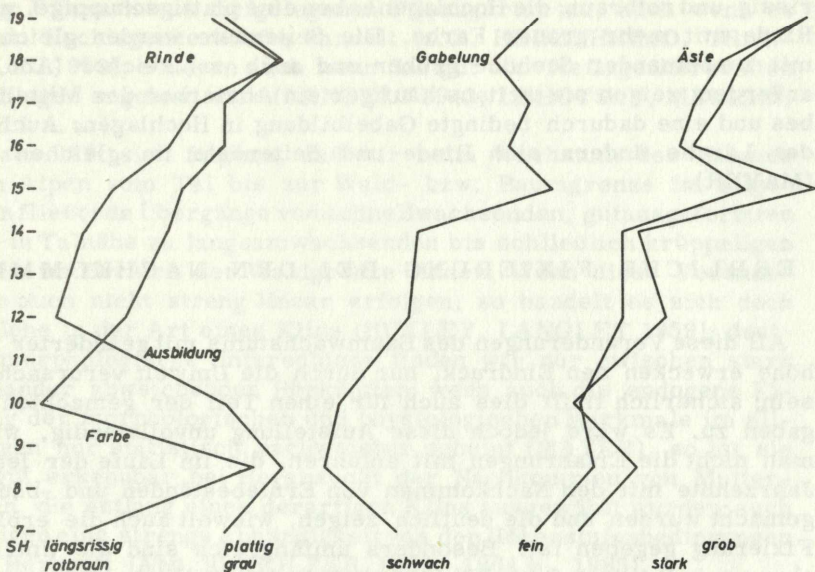


Abb. 8

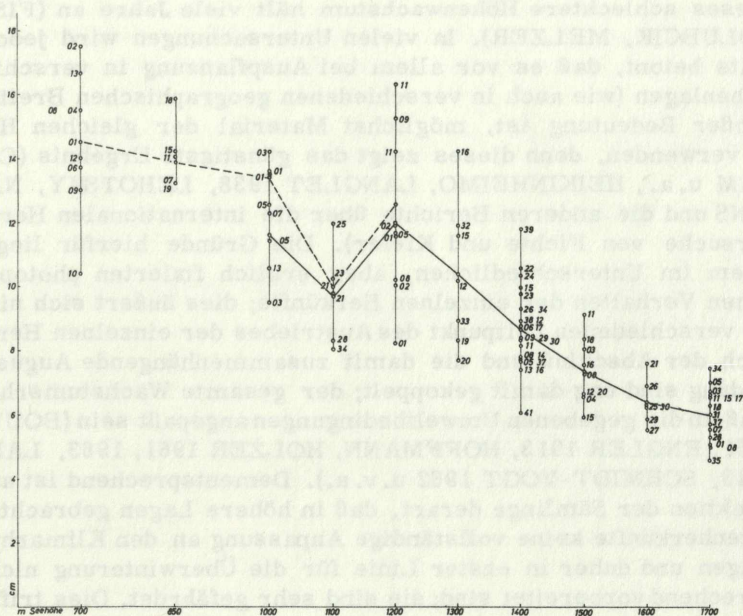


Abb. 9

rissig und rotbraun; die Hochlagen haben eine plattigschuppige, grobe Rinde mit mehr grauer Farbe. Die Seitenäste werden gleichfalls mit zunehmender Seehöhe gröber und auch zahlreicher (Abb. 8); außerdem zeigen sie weitaus häufiger ein Absterben des Mitteltriebes und eine dadurch bedingte Gabelbildung in Hochlagen. Auch bei der Lärche ändern sich Rinde und Seitenäste im gleichen Sinn (MAYER).

ERBLICHE FIXIERUNG BEI DEN NACHKOMMEN

All diese Veränderungen des Baumwachstums mitgeänderter Seehöhe erwecken den Eindruck, nur durch die Umwelt verursacht zu sein; sicherlich trifft dies auch für einen Teil der gemachten Angaben zu. Es wäre jedoch diese Aufstellung unvollständig, würde man nicht die Erfahrungen mit anführen, die im Laufe der letzten Jahrzehnte mit den Nachkommen von Erntebeständen und -bäumen gemacht wurden und die deutlich zeigen, wie weit auch die erbliche Fixierung gegeben ist. Besonders umfangreich sind die Untersuchungen in Bezug auf das Höhenwachstum der Sämlinge in den ersten Jahren, das bei gleichen Umweltbedingungen bei Hochlagen erheblich hinter den Tallagen zurückbleibt (BORCHERS, BOUVAREL 1961, CALLAHAM und HAZEL, CIESLAR 1887, ENGLER 1913, HOLZER 1965, KRAL, LEHOTSKY, NATHER, SCHREIBER u.a. Abb. 9). Dieses schlechtere Höhenwachstum hält viele Jahre an (FISCHER, HOLUBCIK, MELZER). In vielen Untersuchungen wird jedoch bereits betont, daß es vor allem bei Auspflanzung in verschiedenen Höhenlagen (wie auch in verschiedenen geographischen Breiten) von großer Bedeutung ist, möglichst Material der gleichen Herkunft zu verwenden, denn dieses zeigt das günstigste Ergebnis (CALLAHAM u.a., HEIKINHEIMO, LANGLET 1938, LEHOTSKY, NÄGELI, VINS und die anderen Berichte über die internationalen Herkunftsversuche von Fichte und Kiefer). Die Gründe hierfür liegen vor allem im Unterschiedlichen, aber erblich fixierten photoperiodischen Verhalten der einzelnen Herkünfte; dies äußert sich nicht nur im verschiedenen Zeitpunkt des Austriebes der einzelnen Herkünfte; auch der Abschluß und die damit zusammenhängende Augusttrieb-bildung sind eng damit gekoppelt; der gesamte Wachstumsrhythmus muß an die gegebenen Umweltbedingungen angepaßt sein (BOUVAREL 1961, ENGLER 1913, HOFFMANN, HOLZER 1961, 1963, LANGLET 1943, SCHMIDT-VOGT 1962 u.v.a.). Dementsprechend ist auch die Reaktion der Sämlinge derart, daß in höhere Lagen gebrachte Tief-lagenherkünfte keine vollständige Anpassung an den Klimarhythmus zeigen und daher in erster Linie für die Überwinterung nicht entsprechend vorbereitet sind; sie sind sehr gefährdet. Dies trifft nicht

nur für Pflanzen aus tiefegelegenen Pflanzgärten zu, auch wenn es sich um Hochlagenherkünfte handelt (z.B. HEIKINHEIMO, TRANQUILLINI 1958), sondern auch wenn Saatgut von Tieflagenherkünften in Hochlagen angebaut wird (LANGELT 1943, LEHOTSKY, MELZER, NÄGELI u. a.).

Daraus läßt sich folgern, daß wir beim Wachstum des Baumes in den Alpen vom Tal bis zur Wald- bzw. Baumgrenze im allgemeinen fließende Übergänge von schnellwachsenden, gutausgeformten Typen in Talnähe zu langsamwachsenden bis schließlich krüppeligen Formen im Bereich der Waldgrenze finden. Wenn diese Veränderungen auch nicht streng linear erfolgen, so handelt es sich doch um solche in der Art eines Klins (HUXLEY, LANGLET 1959); deutliche morphologische Unterschiede finden wir nur zwischen stark voneinander abweichenden Herkünften; wenn auch die endogene Fixierung der morphologischen und physiologischen Merkmale im allgemeinen nur statistisch nachweisbar scheint (MAYER), so ist sie doch gut erkennbar bei Heranzucht der Nachkommen von Mutterbäumen, die entlang eines derartigen Klins ausgewählt wurden; auch sie zeigen eine strenge Abhängigkeit von den Höhenstufenbedingungen ihrer Herkunft (Abb. 9) (HOLZER 1963, 1964 b, 1965).

LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN

Abb. 1:

Die Andauer der Schneedecke sowie der Aperzeit (nach GAMS, 1927, bzw. KERNER) in Zusammenhang mit der Dauer der warmen Periode (über 10 °C) sowie der entsprechenden Regionen (nach RUBNER und REINHOLD) und der Waldstufen (nach ECKMÜLLNER und SCHWARZ) mit den vorherrschenden Holzarten.

Abb. 2:

Die obere Verbreitungsgrenze verschiedener Holzarten in den Süd-, Zentral- und Nordalpen. Die Striche nach unten geben jeweils die Zone des Verbreitungsgürtels an für (von links) Eiche, Buche, Tanne, Fichte, Lärche, Zirbe (nach RUBNER und REINHOLD).

Abb. 3:

Der Anteil von Kamm-, Bürsten- und Plattenfichten in den verschiedenen Seehöhenstufen.

Abb. 4:

Der durchschnittliche Jahreszuwachs von Baumhöhe (H), Brusthöhendurchmesser (BHD) sowie der Längen der Seitenzweige erster (I), zweiter (II) und dritter (III) Ordnung bei der Fichte in Abhängigkeit von der Seehöhe; außerdem ändert sich auch das Verhältnis der Längen der Seitenzweige (1 : 2 : 3, siehe Tabelle 1).

Abb. 5:

Die Änderung von Zapfen- und Knospenmerkmalen sowie der "Abholzigkeit" in den verschiedenen Seehöhenstufen.

Abb. 6:

Verschiedene Stufen des Merkmales "Knospenöffnung".

Abb. 7:

Die Abhängigkeit verschiedener Nadelmerkmale von der Seehöhe.

Abb. 8:

Die Veränderung von Rindenmerkmalen sowie der Ausbildung der Äste in verschiedenen Seehöhenstufen.

Abb. 9:

Durchschnittliches Höhenwachstum von 3-jährigen Nachkommen der Fichteneinzelbäume in Abhängigkeit von der Seehöhe der Mutterbäume (im Versuchsgarten Mariabrunn); die Linien (strichliert Ernte 1961, ausgezogen Ernte 1962) verbinden die Standortsmittelwerte.

ZUSAMMENFASSUNG

Die durch die Gebirgsmorphologie bedingten phänologischen Unterschiede in verschiedenen Seehöhen zeigen eine eindeutige Wirkung auf das Baumwachstum. Schon die Verbreitung der einzelnen Holzarten läßt dies deutlich erkennen. Die Auswirkungen auf das Baumwachstum selbst sind besonders deutlich bei solchen Arten zu erkennen, die einen breiten Gürtel besiedeln, wie die Fichte und die Lärche. Bei diesen Holzarten finden wir mit zunehmender Seehöhe ein starkes Nachlassen von Höhen- und Dickenwachstum, ferner Änderungen von Zweigen und Blättern wie auch der Holzqualität und ähnlichem.

Bei der Anzucht der Nachkommenschaften dieser Holzarten aus verschiedenen Seehöhen tritt deutlich die erblich fixierte Anpassung an die geänderten photoperiodischen Verhältnisse hervor; diese läßt erkennen, daß bei den Aufforstungen unbedingt darauf Bedacht genommen werden soll, um günstigste Erfolge zu erzielen.

SUMMARY

Phenological differences conditioned by mountain morphology at different altitudes have a clearcut effect on tree growth. The natural occurrence of individual tree species shows this clearly. The effect on tree growth itself is best seen in those species which occupy a wide altitudinal belt, e.g. spruce and larch. In these species, increase in altitude leads to decrease in height and diameter growth, further changes in twigs and needles, wood quality and such like. Breeding descendants of these species from different altitudes brings out clearly the fixed, heritable adaptation to the changed photoperiod conditions. This indicates that for best results in afforestation special care should be taken on this score.

R É S U M É

Des différences phénologiques à différentes altitudes causées par la morphologie des montagnes agissent clairement sur la croissance des arbres. On le reconnaît déjà à l'extension des différentes sortes de bois. Les répercussions sur la croissance même se manifestent tout particulièrement chez les sortes peuplant une large ceinture, comme l'épicéa et le mélèze. Avec la progression de l'altitude on remarque chez ces bois une forte diminution de la croissance en hauteur et en épaisseur, de plus des changements des branches et des feuilles, ainsi que de la qualité du bois etc.

L'adaptation atavique aux situations photopériodiques changées se manifeste clairement lors de la culture de descendants de ces sortes de bois provenant de différentes altitudes. Il en résulte qu'il est absolument nécessaire d'en tenir compte dans le reboisement, afin d'obtenir des résultats favorables.

Р е з ю м е

Фенологические различия в разных высотах над уровнем моря, обусловленные морфологией горной страны, имеют однозначное влияние на произрастание дерева. Это ясно заметно уже по распространению отдельных древесных пород. Влияние на произрастание дерева выражено особенно ярко у таких пород, которые заселяют широкий пояс, как например сосна и лиственница. С возрастающей высотой над уровнем моря, у этих пород наблюдаются сильное уменьшение роста как в высоту так и в толщину, изменения в росте ветвей и хвои, изменение качества древесины, и т. д.

При выращивании потомств этих древесных пород, взятых с различных высот над уровнем моря, ясно выражено наследственное закрепление приспособленности к измененным фотопериодическим условиям. Из этого явствует, что при лесонасаждениях следует непременно учитывать этот факт, чтобы добиться наилучших успехов.

DISKUSSION

- GAMS:** Aus der Geschichte der Vegetationsstufenforschung dürfte interessieren, daß die Erkenntnis von der klimatischen Bedingtheit der Höhenstufen schon sehr früh aufgetaucht ist. Der erste, der phänologische Beobachtungen über die Vegetationsstufen der Alpen gemacht hat, war LEONARDO DA VINCI. Auch CONRAD GESNER, der vor 400 Jahren gestorben ist, hat ebenfalls darüber schon ganz gute Beobachtungen gesammelt. Die Bezeichnungen, die wir heute gebrauchen, sind erst um 1800 aufgekommen. Schon 1799 hat FLOERKE die Höhenstufen der Salzburger Alpen beschrieben, aber dann haben sich Namen eingebürgert, die WAHLENBERG zuerst in Schweden, dann auch in den Karpathen und in den Alpen eingeführt hat, wobei ihm allerdings ein Irrtum passiert ist: Er hat einen sehr verregneten Sommer erwischt und hat daher in den Alpen nur wenige Berge besucht, auf denen die subalpinen Gehölze gerodet waren, wie das vielfach in den Nordalpen der Fall ist. Dadurch ist ein Mißverständnis aufgekommen, daß bis heute in der alpinen Literatur spukt, indem hier vielfach fälschlicher Weise die Fichtenstufe auch noch zur subalpinen Stufe gerechnet wird. Dann noch eine kleine Ergänzung zur Vielgestaltigkeit der Fichte, mit der sich besonders mein Lehrer SCHRÖTER sehr eingehend beschäftigt hat. Wir wissen heute, und das wird durch die Kulturversuche, wie wir gerade gehört haben, auf neue bestätigt, daß diese verschiedenen Wuchsformen keine reinen Ökomorphosen sind, sondern zu einem guten Teil auch genotypisch bestimmt sind - also erblich sind. Wir wissen aus Fossilfunden auch einiges mehr, als in der bisherigen Literatur angeführt wird, nämlich daß unsere Alpenfichten größtenteils aus Kreuzungen von mindestens 3 Fichtenarten entstanden sind, von denen zwei seit der letzten Eiszeit aus dem Alpengebiet verschwunden sind. Es handelt sich hier um zwei kleinzapfige Fichten mit runden Zapfenschuppen, die sich durch verschiedene Merkmale unterscheiden. Die eine ist die serbische Fichte - *Picea omorica* -, die sich heute nur mehr an einigen Balkanbergen erhalten hat, die aber nach Fossilfunden vor der letzten Eiszeit in Mitteleuropa weit verbreitet war; die andere ist die sibirische Fichte - *Picea obovata* -, ebenfalls eine kleinzapfige Fichte, die heute noch bis Schwedisch Lappland reicht und die ebenfalls mindestens im Spätglazial in Europa sehr viel weiter verbreitet war. Vieles, was wir heute in der subalpinen Stufe haben, sind wahrscheinlich Derivate solcher Kreuzungen mit der sibirischen Fichte.
- HOLZER:** Ich möchte erwähnen, daß gerade die Zapfenschuppen, die von den Systematikern gerne zur Darstellung der einzelnen Unterarten der Fichte genommen werden, in unserem Material fast überhaupt keine Variation aufweisen. Wir finden von den Tal-fichten bis zu den höchsten Fichten der Baumgrenze fast überall die annähernd gleiche Zapfenschuppenform entgegen den anderen Berichten aus der Literatur.
- SCHMUCKER:** Bei diesen Fichtenformen habe ich bestimmte Bedenken; man muß sich darüber im Klaren sein, daß das, was man bei uns Kammfichte nennt, die die Zweige hängen lassen, Altersformen sind, die in der Jugend mit Plattenfichtentypen beginnen. Ferner besteht durchaus die Möglichkeit, daß eine extreme Plattenfichte aus dem anderen Extrem - nämlich der Kammfichte entsteht. Wenn nämlich die Triebe, die sonst normalerweise auf der Oberfläche steckenbleiben, einmal ausschlagen, und das kann passieren, wenn durch Frosteinwirkung die hängenden Zweige geschädigt werden, dann treiben die epitroph sitzenden Knospen auf der Oberseite aus und es kommt zu ausgeprägten

- Platten. Das sollte man berücksichtigen, wenn man solche Untersuchungen durchführt.
- FLIRI: Aus dem Diagramm hat man mehrfach unterhalb von 1000 m so etwas wie eine Inversion gesehen.
- HOLZER: Es ist bis jetzt bei unserem Material noch nicht geklärt, wie sich das Material unter 1000 m in das gesamte Schema einfügt.
- FLIRI: Wird die Bewirtschaftung als Ursache vermutet?
- HOLZER: Nicht die Bewirtschaftung allein, sondern die ganze Art, wie die Bestände unter 1000 m entstanden sind.
- FLIRI: Wäre es möglich, daß es sich nicht unmittelbar um klimatische Gründe handeln könnte, sei es über die Temperaturinversion z. B. in der kälteren Jahreszeit.
- HOLZER: Es handelt sich fast durchwegs um Standorte am Talboden, wo ja die Temperaturinversion nicht diese Rolle spielt. Die Temperaturinversion äußert sich vor allem auf den Hängen.
- FLIRI: Ich möchte sagen, daß sie auch am Talboden auftreten könnten.
- HOLZER: Es handelt sich nicht nur um genetische, sondern auch um umweltsbedingte Faktoren, die damit erfaßt wurden. Bei der klimatischen Betrachtung der Alpen ist es wohl entscheidend, daß wir eine Temperaturinversion haben, die vor allem gegen den Talboden auch eine Abnahme der Dauer der Vegetationsperiode in ihrer Gesamtheit verursacht. Die Inversion kommt gerade bei den phänologischen Jahreszeiten wie sie ja Prof. GAMS schon 1927 veröffentlicht hat, sehr deutlich zum Ausdruck; im Inntal sind gerade in der Höhe der Mittelgebirge bedeutend günstigere Jahreszeitenverhältnisse wie am Talboden.
- FLIRI: Das würde hinauslaufen auf die Zone optimalen Wachstums.
- HOLZER: Allerdings hier im Inntal entlang des Hanges und nicht bei unseren Untersuchungen am Talboden entlang; wir sind immer neben dem Bach geblieben; möglicherweise spielt der Kältesee im Zeltweger Becken eine Rolle.
- ECKHART: In diesem Vortrag ist das Wort Frühtest gefallen. In der letzten Zeit ist für die praktische Verwendung (Anbauempfehlungen) der Frühtest in den Mittelpunkt des Interesses gerückt. Die erstmalig auf diesem Gebiet durchgeführten Untersuchungen von Dr. HOLZER beziehen sich zunächst auf Einzelbaumabsaaten und wir haben hier sehr schöne Ergebnisse erhalten. Der nächste Schritt für die praktische Forstwirtschaft wäre der, daß wir jetzt von Prüfungen der Einzelbaumabsaaten auf solche von Bestandesabsaaten übergehen. Von allen Beerntungen Österreichs werden in die Versuchsanstalt Probesendungen eingesandt, d.h. wir haben Proben vom gesamten Saatgut, das im Handel ist. Wir wollen jetzt beginnen, auf Initiative des Herrn Dr. HOLZER und in enger Zusammenarbeit mit ihm, einen Teil dieser Populationen zu testen. Dabei sollen folgende Punkte Beachtung finden:
- 1) Wie einheitlich ist bei Bestandesbeerntungen die Ausbildung der Sämlinge?
 - 2) Beurteilung, ob das Material heterogen oder homogen ist.
 - 3) Durch derartige Frühtests oder Kulturkammertests könnte eine grobe Fehlverwendung des Handelssaatgutes beim Anbau verhindert werden.

LITERATUR

- APEL J. und HOFFMANN J. 1965: Über Vorkommen und Zusammensetzung autochthoner Höhenfichtenbestände und die Bedeutung der Fichtentypen für die Bewirtschaftung der höheren Lagen des Thüringer Waldes. Die sozial. Forstwirtschaft, 5
- BANNAN M.W. 1962: The vascular Cambium and Tree Ring Development. Tree growth, Ron. Press Comp. N.Y.
- BORCHERS 1961: Wert und Bedeutung von Restvorkommen der alten Harzfichte (3 Folgen). Der Forst- und Holzwirt 16
- BOUVAREL P. 1953: L'épicéa dans le Jura français, repartition et caractères des divers types. II. Congrès Rome
- BOUVAREL P. 1961: Observations sur la date de l'asûtement de quelques provenances françaises d'épicéa. Ann. Ex. Eaux For. Nancy, 18
- BRINAR M. 1963: O Razvojnem ritmu različnih bukovih provenience oziroma ekotipov. Gozdarski vestnik 21
- BURGER H. 1927: Die Lebensdauer der Fichtennadel. Schweiz. Zft. f. Forstwesen
- BURGER H. 1937: Holz, Blattmenge und Zuwachs. III. Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft. Mitt. Schweiz. Anst. forst. Verw. 20
- CALLAHAM R.Z. 1962: Geographic Variability in Growth of Forest Trees. Tree growth, Ron. Pr. Comp. New York
- CALLAHAM R.Z. und HASEL A.A. 1961: Pinus ponderosa, Height Growth of Wind-Pollinated Progenies. Silv. Gen. 10
- CALLAHAM R.Z. and LILLICOET A.R. 1961: Altitudinal Variation at 20 Years in Ponderosa and Jeffrey Pine. J. For. 59
- CIESLAR A. 1887: Über den Einfluß des Fichtensamens auf die Entwicklung der Pflanzen nebst einigen Bemerkungen über schwedische Fichten- und Weißföhrensamens. Centrbl. f. d. ges. Forstwesen
- CIESLAR A. 1907: Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzarten für den Waldbau. Centrbl. f. d. ges. Forstwesen 33
- CLAUSEN J. 1962:63: Studies on the Distribution of Tree Species. Carnegie Institution Year book 62, Ann. Rep. Dir. Dep. Plt. Biol.
- CLAUSEN J. 1963: Tree Lines and Germ Plasm - a Study in Evolutionary Limitations. Proc. Nat. Acad. Science, 50
- DAUBENMIRE R.F. 1945: Radial Growth of Trees at Different Altitudes. Bot. Gaz. 107
- ECKMÜLLNER O. und SCHWARZ G. 1954: Die Waldstufen in der Steiermark. Angew. Pflzsoz., Festschrift E. Aichinger II
- ENGLER A. 1913: Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse (Fichte, Tanne, Lärche, Bergahorn), Mitt. Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchsw. X
- ERMICH K. 1963: The Inception and the End of the Annual Tree Ring Formation of Fagus silvatica L., Abies alba Mil. and Picea excelsa LINK in the Tatra Mountains. Ekols Polska, Ser. A. 11

- FISCHER F. 1950: Ergebnisse von Anbauversuchen mit verschiedenen Fichtenherkünften (*Picea Abies* (L.) Karst), Mitt. Schweiz. Anst. f. d. Forstwesen, 26
- GAMS H. 1931/32: Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygriischen Kontinentalität in den Alpen. Zs. d. Ges. f. Erdkde, Berlin
- GAMS H. 1927: Von den Follateres zur Dent de Morcles. Beitr. z. geob. Landesaufn. d. Schweiz
- GÄUMANN E. 1948: Der Einfluß der Meereshöhe auf die Dauerhaftigkeit des Lärchenholzes. Mitt. schw. Anst. forstl. Versuchsw. 25
- GÄUMANN E. und PETER-CONTESSÉ J. 1951: Neuere Erfahrungen über die Mittel. Schw. Zft. Forstwesen
- HARTMANN F.K. 1963: Welche Bedeutung haben die natürlichen Waldgesellschaften für die Ausbildung von Baumartenrassen bzw. Ökotypen im Gebirge. *Silvae Gen.* 12
- HEIKINHEIMO O. 1954: Geographische Lage der Baumschule, Herkunft des Samens und Zeit der Pflanzung. *Acta Forest Fenn.* 61
- HOFFMANN K. 1965: Möglichkeiten der Beurteilung der Herkunft von Fichtensamen nach ihrer Höhenlage mit Hilfe eines Frühtestes. *Arch. Fowes.* 14
- HÖHNE H. 1963: Blattanalytische Untersuchungen an jüngeren Fichtenbeständen. *Arch. f. Forstwesen* 12
- HOLUBCIK H. 1964: Smreký (*Picea* sp.) v Lesnickom arboréte Vúh v Kysihybli pri Banskej Stiavnici. Vedecké práce vúh v Banskej Stiavnici 5
- HOLZER K. 1961: Beobachtungen über genetisch bedingte photoperiodische Reaktionen an Fichtensämlingen. 13. JUFRO Kongress Wien, 22/7
- HOLZER K. 1963: Physiological investigations on *Picea abies* (L.) KARST in view of genetics. *Proc. Wrld. Cons. For. Gen. Tree Improvement*, 5/3
- HOLZER K. 1964: Die Seehöhengliederung der Fichte in den österreichischen Alpen. *Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht f. d. Hochgebirge*, BLV München
- HOLZER K. 1964: Feststellung der Höhenstufen bei Fichtensaatgut durch Testung in der Kulturkammer. *Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht f. d. Hochgebirge* BLV München
- HOLZER K. 1965: Die Vererbung von physiologischen und morphologischen Eigenschaften der Fichte. I. Sämlingsuntersuchungen. Mitt. FBVA, 71
- HUSTICH I. 1956: Notes on the Growth of Scots Pine in Utsjöki in Northern most Finland. *Acta Bot. Fenn.* 56
- HUXLEY J.S. 1938: Clines: an Auxiliary Taxonomic Principle. *Nature* 142
- JACCARD P. 1913: Acroissement en épaisseur de quelques conifers en 1911 et 1912. *Journ. For. suisse*
- KERN K.G. 1960: Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959. *Allg. Forst- u. Jagdzeitung* 131

- KERNER A. v. 1887: Über die Schneegrenzen im Gebiet des mittleren Inntales (nach SCHRÖTER)
- KERNER A. v. und HANSEN A. 1921: Pflanzenleben. Bibliograph. Inst. Leipzig und Wien
- KLEBELSBERG R. v. 1961: Von den Höhengrenzen der Nadelbäume in den Ostalpen mit besonderer Berücksichtigung Südtirols. JB. Ver. Schutz Alppfl. u. T., 26
- KOZŁOWSKI Th. 1964: Shoot Growth in Woody Plants. Bot. Rev. 30
- KRAL F. 1965: Physiologische Frühstestversuche an Herkünften der grünen Douglasie. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen 82
- KUJALA V. 1924: Berechnungen über die Länge der Laubperiode der Laubbäume. Comm. Inst. Quaest. For. Finl. 7
- LANGLET O. 1938: Probeniensförsök med slika Trädslag. Svenska Skogsvårds för Tidsk.
- LANGLET O. 1941: Kulturversuche mit deutscher Fichte 1. u. 2. Generation. Medd. stat. skogsförsökanst. 32
- LANGLET O. 1943: Photoperiodismus und Provenienz bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.) Medd. Skogsförsökanst. 33
- LANGLET O. 1959: A Cline or not a Cline, - a Question on Scots Pine. Silv. Gen. 8
- LEHOTSKY L. 1965: Beziehungen zwischen der Höhenlage der Samenherkunft und dem Höhenwachstum der Nachkommenschaft der Ausleseebäume bei Kiefer und Fichte. Tagungsberichte Nr. 69, D. Ak. d. Ldw. Berlin
- LOBZHANIDZE E.D. 1962: The Effect of Altitudinal Zone on Cambial Activity in Woody Plants. Dokl. Akad. Nauk SSSR 147
- LOKVENC 1962: Einfluß der Seehöhe auf einige morphologische und physiologische Merkmale der Riesengebirgsfichte. Lesnikvi 35
- MAYER H. 1964: Die Herkunftsfrage bei der Ostalpenlärche. Forstsaamen-gew. u. Pflanzenanzucht f. d. Hochgeb. BLV München
- MELZER H. 1937: Der Fichtenherkunftsversuch in Loimannshagen. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen 63
- MIKOLA P. 1962: Temperature and Tree Growth near the Northern Timber Line. Tree growth, Ron. Pr. Comp. New York
- MÜLLER-STOLL R. 1954: Beiträge zur Ökologie der Waldgrenze am Feldberg im Schwarzwald. Angew. Pilzensoziol. Festschrift E. Aichinger II
- NÄGELI W. 1931: Einfluß der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse. IV. Die Fichte. Mitt. d. Schweiz. Centralanst. f. d. forstl. Versuchsw. 17
- NATHER H. 1964: Über die Qualitätsbeurteilung von Forstpflanzen. Informationsdienst 86, Allg. Forstzeitung
- PASCHINGER V. 1954: Zur Statik und Dynamik der Höhengrenzen in den Ostalpen. Angew. Pflzsoziol. Festschrift E. Aichinger II
- PECHMANN H. v. 1953: Betrachtungen über den Ablauf des jährlichen Holzwachses von Fichten auf Gebirgsstandorten. Forstw. Centralbl. 72

- PISEK A. 1963: An der Grenze des Pflanzenlebens im Hochgebirge. Jb. Ver. Schutz Alppfl. u. Tiere 28
- PISEK A. und LARCHER W. 1954: Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen, Protopl. 44
- RICHARDSON S.D. 1964: The External Environment and Tracheid Size in Conifers. The formation of wood in trees Acad. Pr. New York
- ROHMEDER E. 1952: Der jahreszeitliche Verlauf des Höhenwachstums früh- und spätreibender Fichten. Forstw. Centralbl. 71
- RUBNER K. 1943: Die praktisch Bedeutung unserer Fichtentypen. Forstwiss. Centralbl. 65
- RUBNER K. 1959: Kiefernmassenstudien in der Deutschen Bundesrepublik. Forstarchiv 30
- RUBNER K. 1963: Über Rassen und Formen der Fichte (*Picea abies* KARSTEN). Scientia 57
- RUBNER K. 1964: Die Kiefer der Bayrischen und angrenzenden Tiroler Alpen. Forstsamengew. u. Pflanzenanz. f. d. Hochgeb. BLV, München
- RUBNER K. und REINHOLD F. 1960: Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. J. Neumann, Radebeul.
- SCHMIDT-VOGT H. 1962: Der Frühtest als Hilfsmittel für die genetische Beurteilung von Waldbäumen. Forstw. Centralbl. 81
- SCHREIBER M. 1964: Über neuere Forschungsergebnisse auf dem Gebiete der Lärchenrassenbiologie. Schweiz. Zeitschr. Forstwesen 115
- SCHRÖTER C. 1926: Das Pflanzenleben der Alpen, Raustein, Zürich
- SIGMOND J. 1936: Kambium Aktivität und Spätholzentwicklung bei der Fichte an Standorten unterschiedlicher Höhenlage. Beih. Bot. Centralbl. Serie A, 54
- SÖDING H. 1937: Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit. Jb. wiss. Bot. 84
- TRANQUILLINI W. 1958: Die Frosthärte der Zirbe unter besonderer Berücksichtigung autochthoner und aus Forstgärten stammender Jungpflanzen. Forstw. Centralbl. 77
- TRANQUILLINI W. 1965: Über den Zusammenhang zwischen Entwicklungszustand und Dürresistenz junger Zirben im Pflanzgarten. Mitt. FBVA 66
- VINS B. 1963: Zpráva o starn a předběžném hodnocení československých prkumyeh provenienčních ploch se smrkem mezinárodní série Z roku 1938. Lesn. casopis 36
- VORREITER L. 1937: Bau- und Festigkeitseigenschaften des Holzes der Glatzer Schneebergfichten. Thar. Forstl. Jb 88
- WALTER H. 1960: Einführung in die Phytologie. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- WEIHE J. 1959: Zum Zusammenhang von Höhen- und Durchmesserzuwachs der Fichte und zu ihrer Abhängigkeit von Niederschlag und Wärme. Allg. Forst- und Jagdzeitung
- WEISS M. und BOLLAND G. 1963: Fichtenrassenstudien in der CSSR. Die sozial. Forstwirtschaft, Sonderheft, Forstl. Samenplantagen III