

ÜBER DIE PHYSIOLOGISCHEN URSACHEN DER
WALD- UND BAUMGRENZE

On the physiological causes of timberline
and treeline

Causes physiologiques de la limite sylvestre

О физиологических причинах границы леса и деревьев

von
W. TRANQUILLINI

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. W. TRANQUILLINI

Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien

Außenstelle für subalpine Waldforschung in Innsbruck

Rennweg 1, Hofburg

A-6020 Innsbruck

HISTORISCHES

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts beschränkte sich die Erforschung der Waldgrenze und ihrer Ursachen im wesentlichen auf Bemühungen, den wechselvollen Verlauf dieser Höhengrenze des Waldes mit verschiedenen Klimalinien (z.B. Isothermen) zu vergleichen und jene Linien herauszufinden, welche mit den Isohylen (Linien gleicher Waldgrenzenhöhe) am besten übereinstimmen. Daraus versuchte man abzuleiten, welche Klimafaktoren für die Waldgrenze entscheidende Bedeutung haben. Diese "Kollationierungsmethoden", wie sie LUNDEGÅRDH (1954, S. 188) genannt hat - mochten sie auch noch so raffiniert ausgedacht sein - führten jedoch schon wegen ihres deduktiven Charakters zu keinem befriedigenden kausalen Verständnis des Waldgrenzenphänomens. An statt die begrenzenden Bedingungen an Ort und Stelle zu erheben und ihren Einfluß auf die Bäume zu studieren, wurden a priori bestimmte Faktoren als ausschlaggebend angenommen (SCHMIDT 1936). Diesen grundsätzlichen Mangel dieser Methoden hat meines Wissens DÄNIKER (1923) als erster klar erkannt. Er betont die Wichtigkeit von ökologischen und physiologischen Experimenten an der Waldgrenze, um zu erfahren, wie sich die Bäume dort oben in der Natur verhalten, wann und welche Schäden sie erleiden und welche Außenfaktoren hierfür maßgebend sind.

Zum Durchschlag kam diese experimentell - ökologische Forschungsrichtung jedoch erst dann, als allmählich geeignete Meßmethoden und Feldinstrumente entwickelt wurden, mit denen es nun möglich war, die Lebensbedingungen in unmittelbarer Nähe der Bäume und die Lebensfunktionen an der Freilandpflanze einwandfrei zu erfassen.

Wohl zu den ersten, welche in der Waldgrenzenregion solche Untersuchungen anstellten, gehörten PISEK und seine Mitarbeiter. Die Alpenuniversität Innsbruck war ja für solche Untersuchungen hervorragend geeignet. Mit der Seilbahn ist die Waldgrenze sowohl am Patscherkofel als auch auf der Nordkette mühelos erreichbar. Im Zeitraum von 1930 bis heute entstand so im Botanischen Institut eine Reihe von wichtigen Arbeiten über Physiologie und Ökologie der Waldgrenzenbäume Zirbe, Fichte und Latsche (zusammenfassende Darstellung bei PISEK 1942, 1960, 1963).

Zur selben Zeit als PISEK mit seinen Arbeiten begann, bezog MICHAELIS zwei Winter hindurch die Schwarzwasserhütte im kleinen Walsertal an der Baumgrenze in den Allgäuer Alpen und führte dort seine grundlegenden Untersuchungen über das Bioklima und den Wasserhaushalt vor allem der Fichte durch. Er konnte nachweisen, daß die winterliche Frosttrocknis wenigstens für diese Holzart eine der wichtigsten Ursachen für die Baumgrenze darstellt (MICHAELIS 1932, 1934 a, b, c, d).

Zu ähnlichen Ergebnissen kamen kurze Zeit darauf andere Forscher wie STEINER (1935), der an der Baumgrenze am Dürrenstein, im Bereich der Biologischen Station in Lunz arbeitete, SCHMIDT (1936) bei seinen Baumgrenzenstudien am Feldberg im Schwarzwald und GOLDSMITH und SMITH (1926) an der Waldgrenze am Pikes Peak in den Rocky Mountains, die dort von *Picea Engelmannii* gebildet wird.

Als die Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung im Jahre 1953 an der Waldgrenze bei Obergurgl eine Dauerstation errichtete, diese Station mit den modernsten Meßgeräten ausstattete und ein Team von Wissenschaftlern bereitstand, waren einmalige Voraussetzungen geschaffen, die Waldgrenze erneut umfassend und gründlich zu erforschen. In diesem Team fiel mir die Aufgabe zu, die Lebensfunktionen der Bäume an der Waldgrenze und in der Kampfzone zu untersuchen und daraus die Ansprüche abzuleiten, welche sie an ihre Umwelt stellen. Dabei kam mir später auch das Klimahaus sehr gelegen, in dem die Wirkungen einzelner, künstlich erzeugter Klimafaktoren auf junge Bäumchen exakt analysiert und die Anpassungen der Bäume an die Eigenheiten der alpinen Umwelt studiert werden können.

All diesen Untersuchungen ist es zu danken, daß wir heute über das Leben der Bäume an der Waldgrenze verhältnismäßig gut unterrichtet sind. Ich möchte daher in diesem Vortrag zwei Themen herausgreifen, die, wie mir scheint, für das Verständnis der Waldgrenze von besonderer Wichtigkeit sind:

1. Die physiologischen Grundlagen der Abnahme der Stoffproduktion mit steigender Höhe.
2. Die physiologische Analyse der Schäden in der Kampfzone.

DIE PHYSIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN DER ABNAHME DER STOFFPRODUKTION DER BÄUME MIT STEIGENDER HÖHE

Es ist schon lange bekannt, daß die Verlangsamung von Wachstum und Entwicklung und die Abnahme der Produktion der Bäume mit Annäherung an die Wald-, vor allem aber an die Baumgrenze mit der immer kürzer werdenden Vegetationsperiode zusammenhängt. Ein grober Maßstab für die Länge dieser Vegetationsperiode ist die Aperaturzeit, die mit steigender Höhe immer kürzer wird (SCHRÖTER 1926). Dieser Maßstab ist schon deshalb sehr grob, weil der Schnee an verschiedenen Stellen des Geländes sehr ungleich lange liegen bleibt, vor allem in der Kampfzone, wo der Ausaperungszeitpunkt in gleicher Seehöhe bis um 4 Monate differieren kann (FRIEDEL 1965).

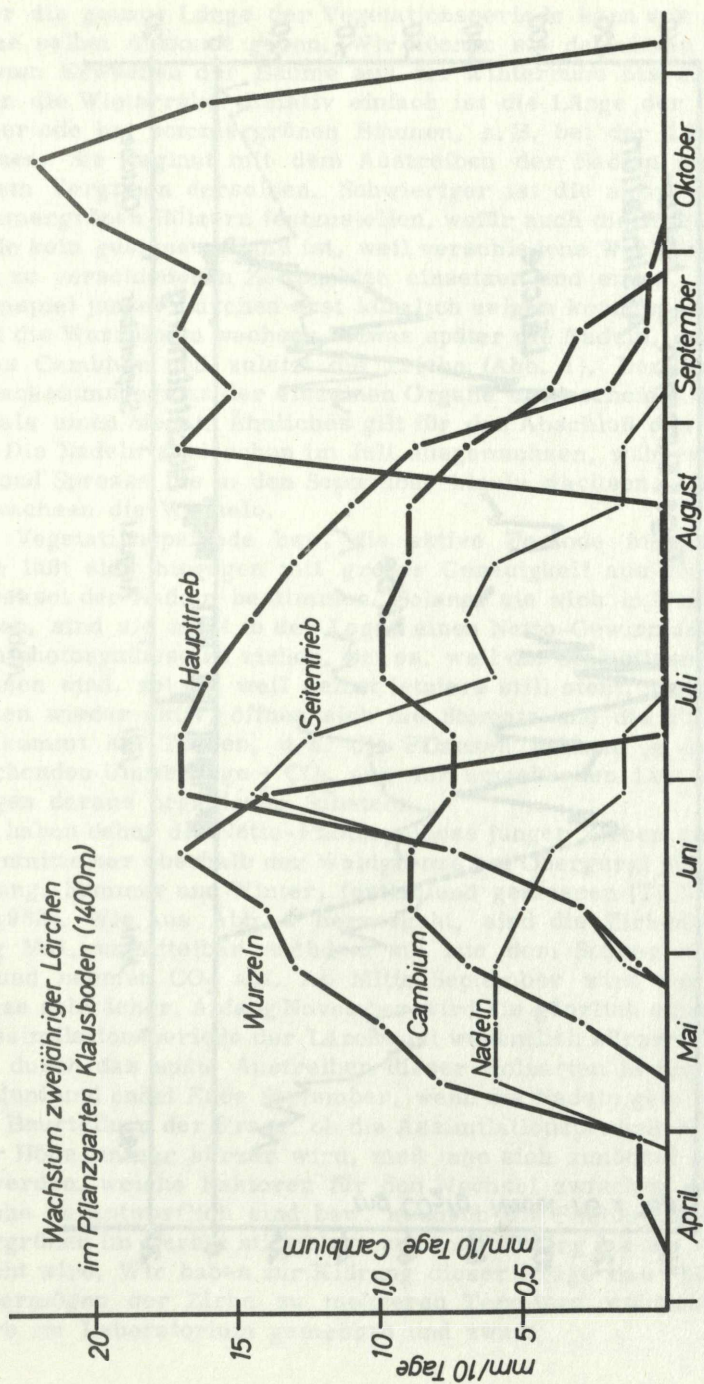


Abb. 1

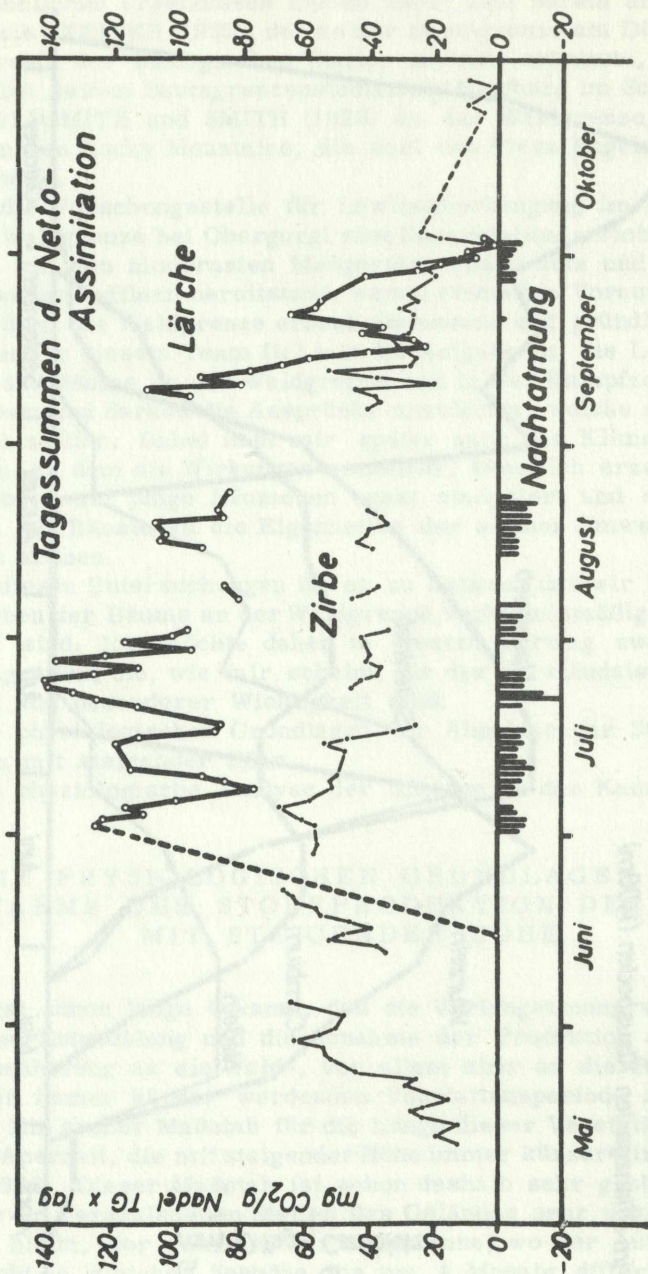


Abb. 2

Über die genaue Länge der Vegetationsperiode kann uns nur die Pflanze selbst Auskunft geben. Wir können sie definieren als die Zeit vom Erwachen der Bäume aus der Winterruhe bis zum Eintritt in die Winterruhe. Relativ einfach ist die Länge der Vegetationsperiode bei sommergrünen Bäumen, z.B. bei der Lärche zu erkennen. Sie beginnt mit dem Austreiben der Nadeln und endet mit dem Vergilben derselben. Schwieriger ist die aktive Periode bei immergrünen Hölzern festzustellen, wofür auch die Wachstumsperiode kein geeignetes Maß ist, weil verschiedene Wachstumsprozesse zu verschiedenen Zeitpunkten einsetzen und enden. Wie wir am Beispiel junger Lärchen erst kürzlich zeigen konnten, beginnen zuerst die Wurzeln zu wachsen, etwas später die Nadeln, noch später das Cambium und zuletzt die Triebe (Abb. 1). Der Zeitpunkt des Wachstumsbeginns der einzelnen Organe unterscheidet sich um mehr als einen Monat. Ähnliches gilt für den Abschluß des Wachstums: Die Nadeln sind schon im Juli ausgewachsen, während Cambium und Sprosse bis in den September hinein wachsen. Am längsten wachsen die Wurzeln.

Die Vegetationsperiode bzw. die aktive Periode immergrüner Bäume läßt sich hingegen mit großer Genauigkeit aus dem CO_2 -Gaswechsel der Nadeln bestimmen. Solange sie sich in Winterruhe befinden, sind sie nicht in der Lage, einen Netto-Gewinn aus ihrer Gesamtphotosynthese zu ziehen, sei es, weil die Spaltöffnungen geschlossen sind, sei es, weil selbst letztere still steht. Werden die Pflanzen wieder aktiv, öffnen sich die Stomata und die Photosynthese kommt auf Touren, d.h. die Pflanzen nehmen je nach der herrschenden Umweltlage + CO_2 aus der umgebenden Luft auf und erzeugen daraus organische Substanz.

Wir haben daher die Netto-Photosynthese junger Zirben und Lärchen unmittelbar oberhalb der Waldgrenze bei Obergurgl ein ganzes Jahr lang, Sommer und Winter, fortlaufend gemessen (TRANQUILINI 1962). Wie aus Abb. 2 hervorgeht, sind die Zirben bereits Anfang Mai, unmittelbar nachdem sie aus dem Schnee kommen, aktiv und nehmen CO_2 auf. Ab Mitte September wird die Photosynthese schwächer, Anfang November wird sie gänzlich eingestellt. Die Assimilationsperiode der Lärche ist wesentlich kürzer; sie beginnt, durch das späte Austreiben dieser Holzarten bedingt, erst Mitte Juni und endet Ende September, wenn die Nadeln gelb werden.

Zur Beurteilung der Frage, ob die Assimilationsperiode mit steigender Höhe immer kürzer wird, muß man sich zunächst darüber klar werden, welche Faktoren für den Wechsel zwischen Aktivität und Ruhe verantwortlich sind bzw. wodurch die Photosynthese der Immergrünen im Herbst stillgelegt und im Frühling wieder in Gang gebracht wird. Wir haben zur Klärung dieser Frage das Photosynthesevermögen der Zirbe zu mehreren Terminen während eines Winters im Laboratorium gemessen und zwar:

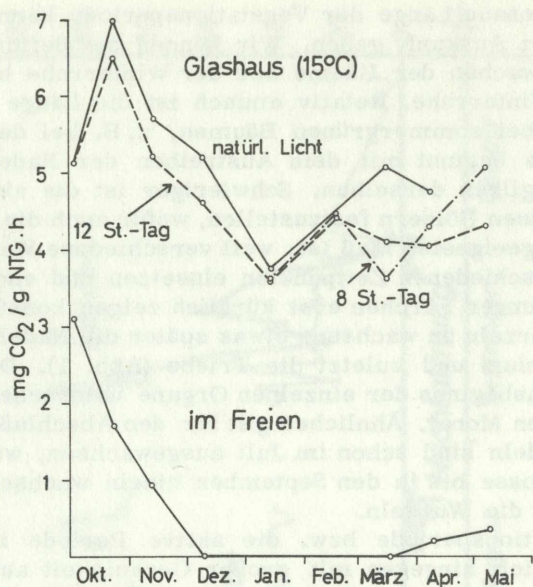


Abb. 3

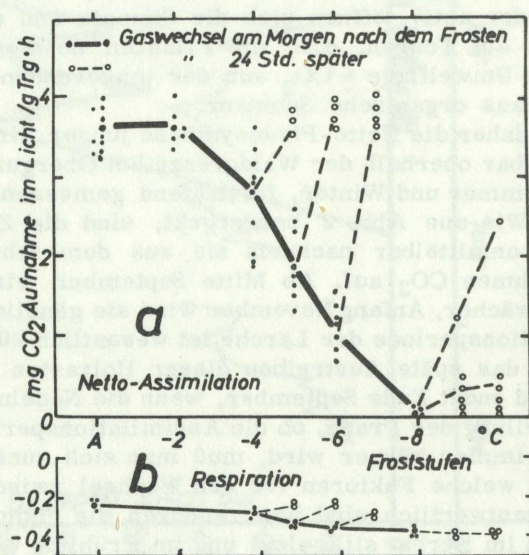


Abb. 4

1. von Zweigen eines Baumes im Freien
2. von Jungpflanzen, die wir im Gewächshaus bei konstanter Temperatur und natürlichem Licht hielten
3. von Jungzirben, die ebenfalls im Gewächshaus konstanter Temperatur, jedoch verschieden langen Photoperioden ausgesetzt waren.

Die Versuche brachten folgendes Ergebnis (Abb. 3):

Das Photosynthesevermögen der Zirbe im Freien an der Waldgrenze am Patscherkofel nimmt schon im Oktober rasch ab. Vom Dezember bis März sind die Zweige nicht in der Lage CO_2 aufzunehmen, d.h. sie befinden sich in Winterruhe. Erst im April erwacht der Baum aus der Ruhe und beginnt langsam wieder CO_2 aufzunehmen. Die Gewächshauspflanzen bleiben hingegen den ganzen Winter über aktiv. Die Aktivität nimmt jedoch im Hochwinter deutlich ab, erreicht im Jänner ein Minimum und steigt dann wieder langsam an. Dieser Rhythmus ist selbst dann vorhanden, wenn die Tageslänge konstant gehalten wird (BAMBERG, SCHWARZ und TRANQUILLINI 1966).

Wir können daraus schließen, daß den Zirben zwar ein innerer Jahresrhythmus innewohnt, daß aber für die strenge Winterruhe der Bäume im Freien Außenfaktoren maßgebend sein müssen. Um welche Faktoren handelt es sich hierbei?

Bei den Messungen der Photosynthese junger Zirben in Obergurgl stellte sich heraus, daß die photosynthetische Leistung im Herbst stets dann besonders niedrig war, wenn dem Tag eine kalte Nacht vorausging. Im einzelnen ergab sich, daß Nachtfrost, der eine gewisse Schwelle unterschreitet, im Herbst die Photosynthese nachhaltig hemmt und zwar umso mehr, je strenger der Frost war und je häufiger er auftrat (TRANQUILLINI 1957). Neuerdings haben PISEK und LINGL (1966) diese kritische Temperaturschwelle für Tannenzweige bestimmt und gefunden, daß bei -2° die Photosynthese noch nicht beeindruckt wird (Abb. 4). Tieferer Temperatur (-4 bis -6°) setzt jedoch das Photosynthesevermögen schon deutlich herab. Bis -6° ist die Hemmung jedoch reversibel, d.h. die Photosynthese erholt sich wieder, wenn man die Proben nach der Frostung 24 Stunden lang bei 15° hält. Erst bei -8° und darunter ist die Photosynthese völlig lahm gelegt und läuft auch in der Wärme nicht mehr oder nur sehr langsam an.

Die zunehmende Hemmung der Photosynthese zwischen -4 und -8° beruht darauf, daß in diesem Temperaturbereich das Wasser in den Nadeln friert (TRANQUILLINI und HOLZER 1958). Durch das Frieren wird den Chloroplasten rasch viel Wasser entzogen und damit die Photosynthese in Mitleidenschaft gezogen.

Damit sind die Ursachen des herbstlichen Abfalls der photosynthetischen Leistung grundsätzlich geklärt: In dieser Jahreszeit treten die ersten Fröste auf, die immer strenger und häufiger werden,

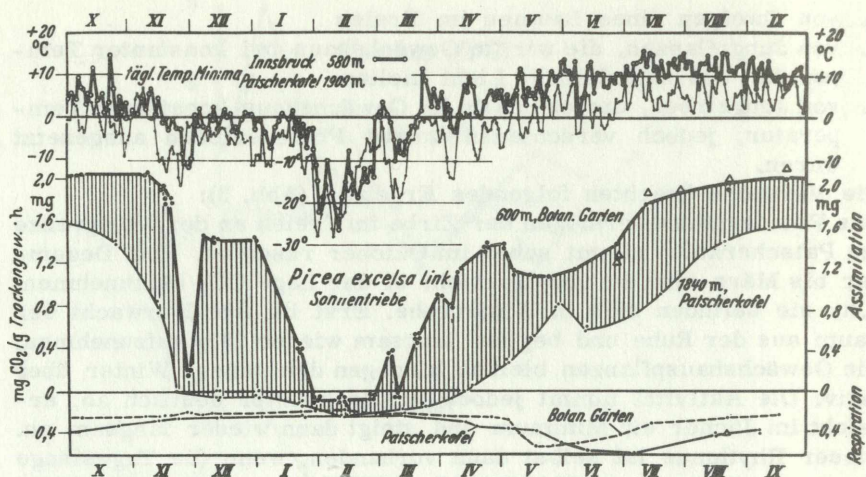


Abb. 5

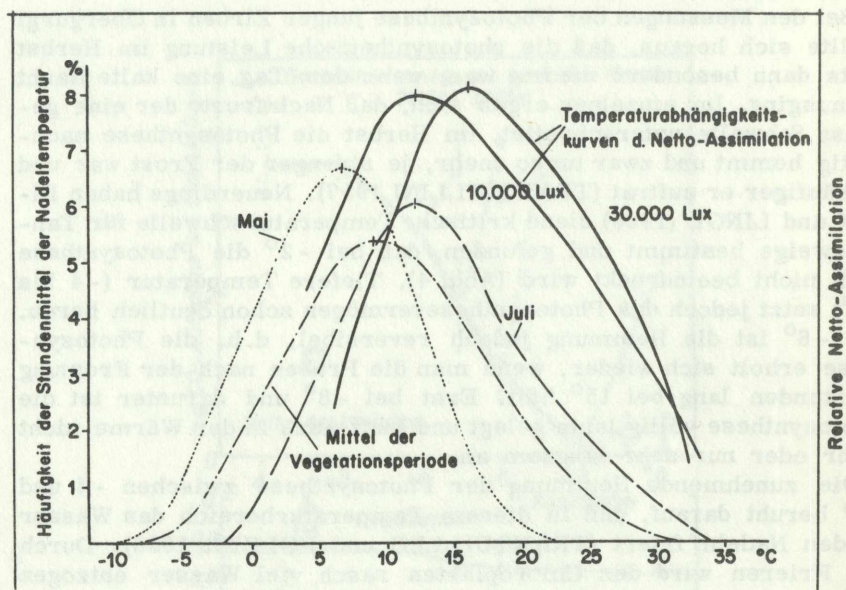


Abb. 6

so daß die Photosynthese stufenweise abnimmt und schließlich ganz aufhört.

Wesentlich schlechter sind wir darüber unterrichtet, wodurch die Photosynthese im Frühling wieder in Gang kommt. Sicherlich spielt hierfür die Wärme eine Hauptrolle. Vorübergehende Wärmeeinbrüche im Hochwinter, wie sie bei Föhnwetter auch in höheren Lagen häufig sind, genügen jedenfalls noch nicht, die Photosynthese anzukurbeln (TRANQUILLINI 1957). In dieser Jahreszeit sorgt die innere Rhythmik dafür, daß die Pflanzen nicht leicht aus der Winterruhe erwachen. Ist hingegen im Frühjahr die Bereitschaft zur Aktivität wieder gegeben, läuft nach stärkerer Erwärmung der Blätter die Photosynthese wieder an. Wir wissen jedoch noch nicht, ob hierfür das Überschreiten einer bestimmten Temperaturschwelle oder eine bestimmte Wärmesumme entscheidend ist.

Damit dürfte feststehen, daß die Temperatur für die Länge der Vegetationsperiode ausschlaggebende Bedeutung hat. Nachdem die Temperatur mit steigender Höhe im Gebirge in der Regel abnimmt, treten jene Fröste, welche die Photosynthese im Herbst herabsetzen immer früher ein. Andererseits kommt es immer später zu jener Erwärmung, welche die Photosynthese im Frühjahr wieder in Gang bringt. Das bedeutet, daß die Zeit, die den Pflanzen zum Kohlenstoffwerb und damit zur Produktion von Körpersubstanz zur Verfügung steht, immer kürzer wird. Dies geht aus einer Untersuchung von PISEK und WINKLER (1958) klar hervor (Abb. 5): Fichten im Tal befinden sich nur während des kältesten Monats in tiefer Winterruhe, bei Fichten an der Waldgrenze ruht die Photosynthese 5 Monate lang. Die schraffierte Fläche gibt an, um wieviel mehr die Talfichte leisten kann als die Bergfichte.

Die Verkürzung der Vegetationsperiode, verursacht durch die Temperaturabnahme mit der Höhe, ist wohl die Hauptursache für geringere Stoffproduktion der Bäume an der Waldgrenze gegenüber der vergleichbarer Bäume in tieferen Lagen. Wir müssen jedoch ferner die Frage prüfen, ob nicht das kühle Klima im Sommer an der Waldgrenze die Kohlenstoffaufnahme auch während der Vegetationsperiode hemmt, bzw. ob und inwieweit die Photosynthese der Bäume an das kühle Höhenklima angepaßt ist. PISEK und WINKLER (1959) fanden, daß das Temperaturoptimum der Netto-Photosynthese von Waldgrenzenfichten tatsächlich um etwa 3° tiefer liegt als bei Talfichten. Sie sind also zweifellos bis zu einem gewissen Grad an die Temperaturlage des Standorts angepaßt. Daß diese Anpassung jedoch nicht optimal ist, beweist Abb. 6: Die Nadeltemperaturverteilungskurve deckt sich nur während des wärmsten Monats mit der Temperaturabhängigkeitskurve der Photosynthese. In allen anderen Monaten und im Mittel der ganzen Vegetationsperiode sind hingegen die Temperaturen zu niedrig, um optimalen Stoffwerb zu ermöglichen (TRANQUILLINI und TURNER 1961).



Abb. 7

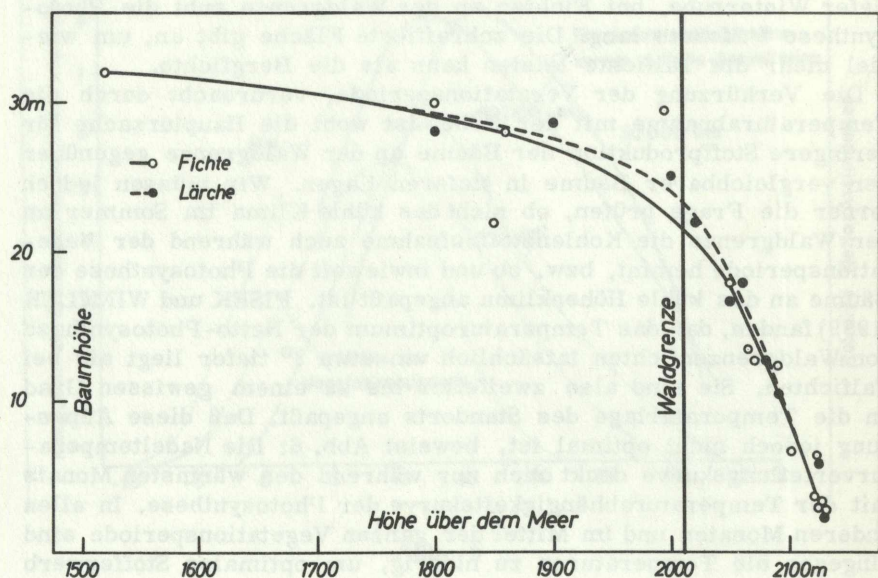


Abb. 8

Darauf beruht wahrscheinlich auch die Tatsache, daß sich nach WARDLE (1965) Jungpflanzen von *Picea engelmannii* in den Rocky Mountains in tieferen und wärmeren Lagen unterhalb der Waldgrenze selbst an Stellen wo der Schnee bis Anfang Juli liegen bleibt und daher die Vegetationsperiode stark verkürzt ist, noch entwickeln können, während sie oberhalb der Waldgrenze nur eine Schneebedeckung bis Mitte Mai ertragen.

Wie stark die Seehöhe die Entwicklung und die Produktion junger Bäume beeinflußt, ergab sich erst kürzlich aus folgendem Experiment: Wir haben einjährige Lärchen einheitlicher Herkunft in Töpfe gesetzt und diese dann auf drei verschieden hoch gelegene Pflanzgärten verteilt. Trotzdem die Ausgangslage für alle Pflanzen dieselbe war, ergaben sich im folgenden Jahr deutliche Entwicklungsunterschiede: der mittlere Höhenzuwachs der Pflanzen in 700 m Höhe betrug am 26. VIII. 18 cm, in 1400 m Höhe 11 cm, in 2000 m Höhe jedoch nur 2,5 cm (Abb. 7).

Dies läßt darauf schließen, daß in einer bestimmten Höhe die Produktion der Bäume so klein wird, daß die gleichzeitig auftretenden unvermeidlichen Stoffverluste nicht mehr kompensiert werden können, d.h. ihre Jahresstoffbilanz negativ wird.

Diese aus der C-Bilanz der Bäume herzuleitende Höhengrenze der Holzgewächse wird aber in der Natur meines Erachtens nicht erreicht. Selbst an der ungestörten, also natürlichen Wald- und Baumgrenze vollzieht sich der Übergang vom stattlichen Baum bis zu den letzten, meist verkrüppelten und zwerghaften Vorposten viel rascher, als man es aus der Änderung des Klimas erwarten könnte, meist innerhalb einer Höhenzone von 100 - 200 m, der sogenannten Kampfzone (Abb. 8). Wir wissen zwar noch zu wenig über die Veränderungen des Mikroklimas zwischen Wald- und Baumgrenze, speziell über die Nadeltemperaturen - erst kürzlich konnte GATES und Mitarbeiter (1964) in der Sierra Nevada zeigen, daß die Blattemperaturen von *Mimulus* zwischen 400 und 3000 m beinahe gleich hoch liegen, während die Lufttemperatur um 20° abnahm - doch können wir annehmen, daß diese rapide Höhenabnahme der Bäume in der Kampfzone auf den immer häufiger und stärker werdenden Schaden beruht, welche vor allem die Gipfeltriebe der Holzpflanzen mit Annäherung an die Baumgrenze erleiden.

DIE PHYSIOLOGISCHE ANALYSE DER SCHÄDEN AN BÄUMEN IN DER KAMPFZONE

Eine genaue Untersuchung der Zirben in der Kampfzone bei Obergurgl ergab, daß die Bäume dort ausnahmslos im Winter und zwar vorwiegend im Spätwinter geschädigt werden. Wir wissen heute, daß es sich weder um direkte Forstschäden noch um mechanische

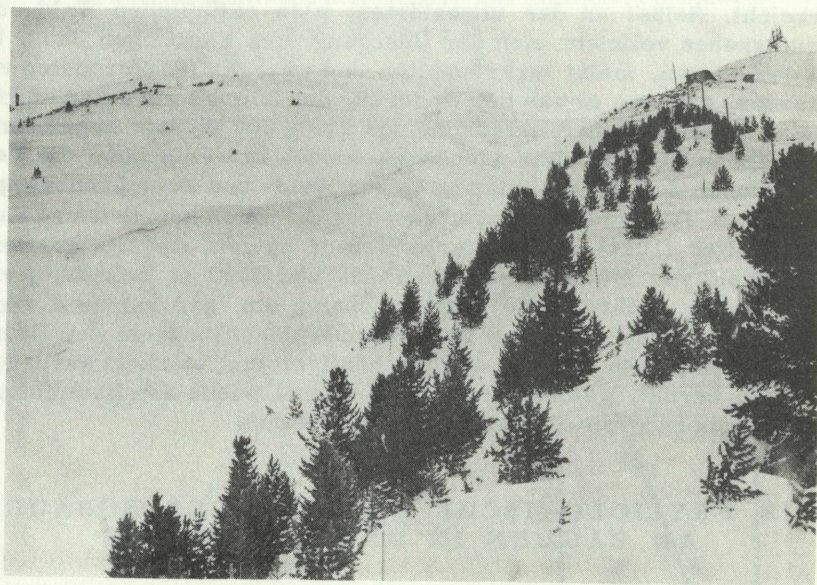


Abb. 9

Schäden durch Sturm oder Schneegebläse handelt. Mechanische Beschädigungen an Zweigen und Nadeln treten nach unseren Erfahrungen erst sekundär auf und betreffen bereits vertrocknete Zweige. Die Zirbe ist im Winter so resistent, daß sie selbst die tiefsten Temperaturen, die in 2000 m Seehöhe vorkommen, erträgt, auch wenn man die Unterkühlung der Nadeln in der bodennahen Luftschicht berücksichtigt (ULMER 1937, PISEK und SCHIESSL 1946, TRANQUILLINI 1958). Andererseits fanden wir auch niemals Nadeln, deren Oberfläche verletzt gewesen wäre. Es handelt sich vielmehr um Dürreschäden.

Um die Entstehung dieser Schäden zu verstehen, müssen wir die winterlichen Umweltverhältnisse etwas näher betrachten, denen unsere Kampfbäume ausgesetzt sind. Oberhalb der Waldgrenze greift der Wind mit großer Heftigkeit bis zur Boden- bzw. Schneeoberfläche durch und verfrachtet den Schnee. Das führt zu jener für diese Region so charakteristischen ungleichmäßigen Schneeverteilung. Während die im Winter stets und lange hoch mit Schnee bedeckten Flächen in der Regel nicht bestockt sind, kommt auf den schneearmen bis schneefreien Geländestellen reichlich Jungwuchs auf (Abb. 9). Diese Pflanzen verlieren, wenn sie die schützende, meist nur sehr niedrige Schneedecke überragen, im Winter durch Transpiration stets dann Wasser, wenn das Eis in den Nadeln auftaut. Dies ist überraschend oft der Fall: Wir haben gefunden, daß die Temperatur der Nadeln während eines Winters vom September bis Mai an 83 % aller Tage wenigstens um die Mittagszeit über 0° anstieg (TRANQUILLINI und TURNER 1961). Das ist eine Folge der starken winterlichen Strahlung im Hochgebirge. Die Wasserdampfdruckgefälle zwischen Blatt und Luft, d.h. sie ist bei gleicher absoluter Feuchtigkeit der Luft umso größer, je wärmer die Blätter sind. Die Nadeltemperatur der Zirbe erreicht im März um die Mittagszeit im Mittel 4,6°, im Maximum 18,4°, im April im Mittel 14,4°, im Maximum 29,7° (TRANQUILLINI und TURNER 1961). Die Nadeln erwärmen sich also im Spätwinter beinahe so stark wie im Sommer. Gleichzeitig ist die Luft im Spätwinter noch kühl, d.h. relativ trocken. Das ergibt ein steiles Dampfdruckgefälle und dementsprechend einen hohen Wasserverlust der Pflanzen.

Es ist daher für diese im Winter über die Schneeoberfläche ragenden Bäume lebensentscheidend, ob sie den Wasserverlust durch Wasseraufnahme aus dem Boden decken können. Hierüber geben uns Bodentemperaturmessungen Auskunft, die AULITZKY (1961) auf der Station Obergurgl durchgeführt hat. Wie Abb. 10 zeigt, sinkt die Temperatur im Winter im Boden unter einer hohen Schneedecke nur in den obersten 20 cm knapp unter 0°, während er an einer schneefreien Stelle schon im Dezember bis in 1 m Tiefe friert und erst wieder Ende April auftaut.

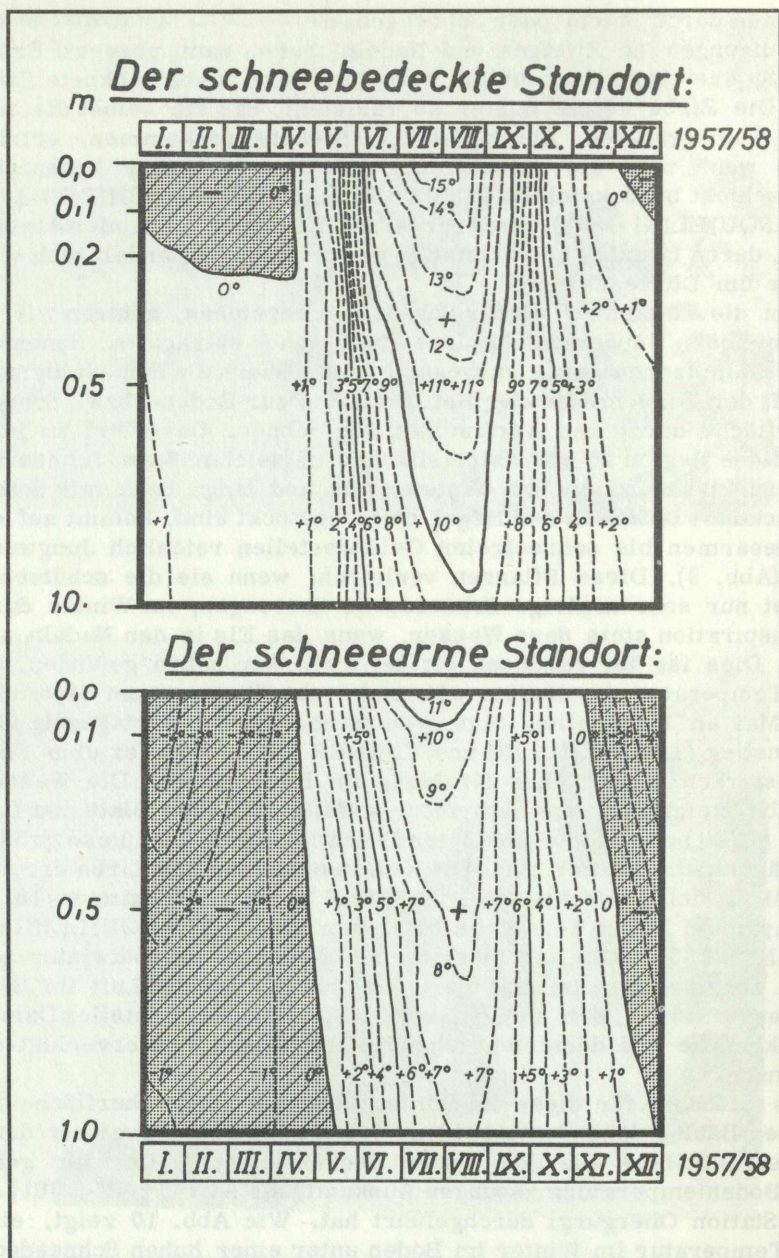


Abb. 10

Pflanzen auf solchen Standorten können also etwa 5 Monate lang kein Wasser aus dem Boden entnehmen. Sie geraten daher im Laufe des Winters in immer größere Unterbilanz: Der Wassergehalt sinkt, die Sättigungsdefizite steigen, die Konzentration des Zellsaftes (der osmotische Wert) nimmt zu. Wie lange die Bäume diese bedrohliche Situation schadlos ertragen hängt davon ab, wie stark die Bäume die Wasserabgabe drosseln können, wieviel Wasser sie in ihrem Körper speichern und welchen Grad der Entwässerung sie noch aushalten. Unsere Waldgrenzenbäume sind hinsichtlich der Dürresistenz allen anderen Pflanzen des gemäßigten Klimas überlegen. Sie schließen schon im Herbst ihre Stomata. Dadurch fällt die Transpiration auf einen Bruchteil ab, weil die dicke Kutikula der Nadeln nur wenig Wasserdampf durchläßt. Der frühzeitige Spaltenschluß bewirkt, daß die Nadeln und Sprosse relativ viel Wasser enthalten, aus dem die kutikuläre Transpiration lange Zeit gedeckt werden kann. Sie erhöhen überdies im Herbst ihre Austrocknungsresistenz und ertragen im Winter erstaunlich starke Entwässerung ohne Schaden (PISEK und LARCHER 1954).

Vergleicht man jedoch die Dürresistenz verschiedener Waldgrenzenbäume, so stellt sich heraus, daß die Fichte bedeutend dürrreempfindlicher ist als die Zirbe, weil sie die Transpiration weniger drosseln kann, über kleinere Wasserreserven verfügt und überdies nur geringere Austrocknung erträgt (LARCHER 1957). Sie kommt daher auf exponierten Stellen oberhalb der Waldgrenze rasch in gefährliche Unterbilanz und leidet dort im Spätwinter stark unter Frosttrocknis (MICHAELIS 1934, STEINER 1935, SCHMIDT 1936).

Erstaunlicherweise reicht auch die hohe Dürresistenz der Zirbe nicht aus, um der extremen Belastung, welche das winterliche Klima in der Kampfzone den Vorposten auferlegt, standzuhalten. Im unteren Teil der Kampfzone, wo der Boden in der Regel noch hoch mit Schnee bedeckt ist, bleiben die winterlichen Wasserdefizite der Bäume in erträglichen Grenzen. Sie können die Wasserverluste wenigstens teilweise durch Wasseraufnahme aus dem ungefrorenen Boden decken. Im oberen Teil der Kampfzone hingegen, der extrem schneearm ist, vertrocknen auch bei der Zirbe die meisten Zweige, die über die kleinen mit Schnee erfüllten Vertiefungen des Geländes hinauswachsen, rettungslos (Farbtafel, Abb. 3).

Die Tatsache, daß selbst die Zirbe in der Kampfzone so stark unter Frosttrocknis leidet, läßt die Frage aufwerfen, ob hierfür nur die Verschärfung der Verdunstungs- und Absorptionsbedingungen maßgebend ist oder ob hierfür auch mitspielt, daß die Nadeln nicht mehr voll ausreifen, weil die Vegetationsperiode zu kurz ist. Man könnte sich vorstellen, daß die Kutikularisierung und Kutinisierung der Epidermisaußenwände bei den Bäumchen der Kampfzone noch nicht abgeschlossen ist, so daß sie die Transpiration nicht so weitgehend herabsetzen können und daher bei gleichen

Außenbedingungen rascher austrocknen wie die Pflanzen der Waldregion. Diese erstmals von MICHAELIS aufgestellte, hochinteressante Hypothese, die zur Erklärung der Baumgrenze von größter Wichtigkeit ist, wurde bedauerlicherweise bis heute noch kaum überprüft. Im Forstbotanischen Institut in Hann. Münden ist gerade eine Untersuchung über die Dickenentwicklung der kutikularen Zellwandschichten von Fichtennadeln im Gange, die gezeigt hat, daß die Kutinisierung der Nadeln von Talfichten bereits Ende Juli abgeschlossen ist, doch stehen die entscheidenden Experimente mit Fichten von der alpinen Baumgrenze noch aus (LANGE und SCHULZE 1966).

Die wenigen Untersuchungen über die Höhe der kutikulären Transpiration von Nadeln aus verschiedener Seehöhe haben die Hypothese bisher nicht bestätigen können. So hat HÄRTEL (1943) im Gebiete des Alpenlabors am Schachen Zweigmaterial von Fichten und Bergkiefern aus verschiedener Höhenlage gesammelt und im Labor die Kutikulartranspiration bestimmt. Er fand folgende Relativwerte:

Höhe	1050	1600	1850	2000
<i>Pinus montana</i>	100		160	104
<i>Picea excelsa</i>	100	140	110	

Die Zweige aus größerer Seehöhe geben also unter gleichen Bedingungen mehr Wasser ab, d.h. die Kutikula ist wasserdurchlässiger. Im Bereich der Höhengrenze sinkt jedoch die Wasserabgabe wieder. Die Durchlässigkeit wäre demnach in der Höhenregion der maximalen Verbreitung am größten und nimmt nach beiden Seiten hin ab. Zum selben Ergebnis kamen auch wir, bei einer Untersuchung der kutikularen Transpiration von Lärchenzweigen, die sich in verschiedener Seehöhe entwickelt hatten:

Höhe (m)	kut. Transp. (mg./gTG min)
700	0.38
1400	0.58
2000	0.48

Wern also auch die Ursachen der raschen Zunahme der Frosttrocknisschäden noch nicht vollständig geklärt sind, dürfte doch feststehen, daß sie sowohl für die rasche Abnahme der Höhe der Bäume in der Kampfzone eine entscheidende Rolle spielen als auch am Zustandekommen der oberen Grenze des Baumlebens maßgebend beteiligt sind.

LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN

Abb. 1:

Zuwachsraten (mm/10 Tage) verschiedener Organe zweijähriger eingetopfter Lärchen im Pflanzgarten Klausboden (1400 m) im Laufe der Vegetationsperiode 1965.

Abb. 2:

Jahresgang der Tagessummen der Netto-Photosynthese (mg CO₂/g Nadelrockengewicht) junger Lärchen und Zirben an der Waldgrenze bei Obergurgl (aus TRANQUILLINI 1962).

Abb. 3:

Photosynthesevermögen (mg CO₂/g Nadelrockengewicht und Stunde, 15°, 35.000 lux) der Zirbe im Glashaus (Temperatur konstant 15°) bei natürlichem Licht, 12- und 8-Stundentag, sowie im Freien (aus BAMBERG, SCHWARZ und TRANQUILLINI 1966).

Abb. 4:

Einfluß verschieden starken Frostes auf die Netto-Photosynthese der Weißtanne und Photosynthesewerte nach anschließendem 24-stündigen Aufenthalt bei Zimmertemperatur (aus PISEK und LINGL 1966).

Abb. 5:

Unterschied des Photosynthesevermögens (mg CO₂/g Nadelrockengewicht und Stunde, 12°, 10.000 lux) von Fichten aus Tallagen bei Innsbruck (600 m) und von der Waldgrenze auf dem Patscherkofel (1840 m) im Laufe des Jahres (aus PISEK und WINKLER 1958).

Abb. 6:

Häufigkeit der Stundenmittel der Nadeltemperatur von Jungzirben aller hellen Tagesstunden während der Vegetationsperiode 1955 und in den Monaten Mai und Juli. Im Vergleich dazu die Temperaturabhängigkeitskurven der Netto-Photosynthese der Zirbe bei 10.000 lux und bei 30.000 lux (aus TRANQUILLINI und TURNER 1961).

Abb. 7:

Entwicklungszustand von Lärchen, welche im Herbst 1964 als einjährige Pflanzen in drei verschieden hoch gelegene Pflanzgärten gebracht wurden, am 26. August 1965. Links: Pflanzgarten Patscherkofel (2000 m), Mitte: Pflanzgarten Klausboden (1400 m), Rechts: Pflanzgarten Flaurling (700 m).

Abb. 8:

Mittlere Baumhöhe von Fichten und Lärchen in verschiedener Seehöhe, vor allem oberhalb der Waldgrenze bis zu den letzten Vorposten der Kampfzone im Oberwallis (nach Angaben von DÄNIKER 1923).

Abb. 9:

Blick von der Waldgrenze bei Obergurgl auf die Kampfzone.

Unten: Der Baumwuchs beschränkt sich auf die Rippen und auf die Nordseite der großen Rinne; die Südseite und die Rinne selbst sind unbestockt. Im unteren Teil der Kampfzone bis knapp unterhalb der Hütte kommen noch aufrechte, große Zirben vor; der Boden ist im Winter relativ lange und hoch mit Schnee bedeckt.

Oben: Der obere Teil der Kampfzone ist im Bereich der Rippe im Winter extrem schneearm. Die Jungzirben, die bis zum Windmeßturm zahlreich aufkommen, erleiden im Winter schwere Frosttrocknisschäden, bleiben daher busch- und pultförmige Zwerge.

Abb. 10:

Monatsmittel der Bodentemperatur in verschiedener Tiefe an einem schneereichen und einem schneearmen Standort an der Waldgrenze bei Obergurgl in den Jahren 1957/58 (aus AULITZKY 1961).

Farbtafel:

(Abb. 3) Blick auf die oberste, im Winter schneearme Kampfzone bei Obergurgl. Beinahe alle Zirben sind durch Frosttrocknis schwer geschädigt, vor allem die Zweige, welche über die kleinen mit Schnee erfüllten Vertiefungen des Geländes hinauswachsen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Länge der Vegetationsperiode der Bäume, die sich aus Messungen des CO_2 -Gaswechsels der Blätter genau bestimmen läßt, wird mit steigender Seehöhe d.h. mit Annäherung an die Wald- und Baumgrenze immer kürzer. Hierbei spielt die abnehmende Temperatur eine entscheidende Rolle, weil Fröste, welche die Photosynthese hemmen und bald völlig lahmlegen, immer früher, stärkere Erwärmung, welche die Photosynthese wieder in Gang bringen, immer später eintreten. Dies dürfte die Hauptursache für die Verlangsamung von Wachstum und Entwicklung und für die Abnahme der Produktion der Bäume gegen die Waldgrenze sein. Darüber hinaus wird jedoch der C-Erwerb der Bäume auch durch die niedrigen Temperaturen während der Vegetationszeit gehemmt.

Für die überaus rasche Höhenabnahme der Bäume in der Kampfzone und für die oberste Existenzgrenze des Baumwuchses selbst sind jedoch auch die immer häufiger und stärker werdenden Frost-trocknisschäden verantwortlich, welche im Spätwinter eintreten. Sie beruhen auf starkem Wasserverlust der Pflanzen durch hohe Blatttemperaturen bei gleichzeitig blockierter Wasseraufnahme infolge tiefgreifendem und langanhaltendem Bodenfrost auf schneearmen Standorten. Die Fichte, die dürreempfindlicher ist als die Zirbe, leidet dementsprechend auch stärker unter der spätwinterlichen Austrocknung.

Die Tatsache, daß auch die Zirbe, welche zu den dürreresistentesten Pflanzen des gemäßigten Klimas gehört, vor allem im oberen Teil der Kampfzone, stark unter Frosttrocknis leidet und ebenso wie die Fichte eine verhältnismäßig scharfe Höhengrenze aufweist, läßt darauf schließen, daß die Nadeln in dieser Höhe wegen der Kürze der Vegetationsperiode nicht mehr voll ausreifen, damit die Transpiration nicht so stark herabsetzen können und daher dürreempfindlicher werden. Diese von MICHAELIS aufgestellte Hypothese konnte jedoch bisher experimentell nicht bestätigt werden.

SUMMARY

The length of growing season of trees used for measurements of CO₂ gas exchange of the leaves is increasingly shorter with increasing altitude or as the timberline is approached. In this way, decreasing temperature plays a deciding role, as frosts which inhibit photosynthesis and soon bring it to a standstill occur earlier, while the warming required to re-initiate photosynthesis always occurs later. This may be the reason for the slowing in growth and development, and for the drop in production at timberline. Lower temperatures during the growing season are also responsible for the inhibition of carbon build-up in trees.

The more frequent and heavier frost drought damage of late winter is responsible for the very sudden height decrease in trees in the Kampfzone⁺ as well as for the upper limit at which tree growth can occur. This is based on the fact that there is serious water loss in the plant through high leaf temperatures while water absorption is impeded by deep and long-lasting soil freezing on sites with only light snow cover. Spruce, which is more drought-sensitive than cembran pine, suffers more from this late winter drying out.

The fact that cambran pine, one of the most drought-resistant plants of temperate climates, at least in the upper part of the Kampfzone, suffers severe frost drought damage, and in the same way as spruce has a relatively sharply defined upper limit, seems to show that at this altitude, due to the short growing season, needles are not able to mature fully, so that they cannot control transpiration efficiently, with the result that the plants are more drought-sensitive. This hypothesis put forward by MICHAELIS has not however been proved experimentally up to now.

⁺Kampfzone which is not readily translated into English, refers to the zone between timberline (Waldgrenze), and treeline (Baumgrenze). Where krummholz is present it is synonymous with "krummholz zone". Where krummholz does not occur then there is no exact English equivalent.

RÉSUMÉ

La durée de la période de végétation des arbres, qu'on peut définir exactement en mesurant l'échange de CO_2 des feuilles, se raccourcit de plus en plus avec l'altitude, c'est-à-dire le rapprochement de la frontière sylvestre. La diminution de la température joue ici un rôle décisif, parce que les gels, qui entravent et paralysent bientôt la photosynthèse, surviennent toujours plus tôt, tandis que le réchauffement, qui réactive la photosynthèse, se retarde de plus en plus. Il semble que c'est là la raison principale du retardement de la croissance et du développement ainsi que de la réduction de production des arbres vers la frontière sylvestre. De plus l'acquisition de C des arbres est aussi entravée durant la période de végétation par les températures basses.

Les dommages de plus en plus grands et fréquents causés par le froid sec du gel, qui arrivent en fin d'hiver, sont aussi responsables de la rapide diminution de hauteur des arbres dans la zone de combat et de la limite d'existence supérieure de la croissance elle-même. Ils proviennent des fortes pertes d'eau des plantes causées par les températures élevées des feuilles et l'absorption d'eau bloquée en même temps par suite des longs et profonds gels du sol là où il n'y a que peu de neige. L'épicéa, plus sensible à la sécheresse que le pin cembre souffre par conséquent davantage de la sécheresse des fins d'hiver.

Du fait que le pin cembre, qui est la plante des climats modérés la plus résistante à la sécheresse, surtout à la partie supérieure de la zone de combat, souffre considérablement des gels secs et présente, ainsi que l'épicéa, une limite de croissance relativement prononcée, on peut conclure que les aiguilles ne murissent plus complètement à cete altitude à cause de la brève période de végétation; par conséquent elles ne peuvent plus suffisamment réduire la transpiration et deviennent ainsi plus sensibles à la sécheresse. Cette hypothèse avancée par MICHAELIS n'a pas encore pu être démontrée par les expériences.

Р е з ю м е

Продолжительность вегетационного периода деревьев, точно определяемая измерениями обмена газового CO_2 в листьях, все больше сокращается с увеличивающейся высотой над уровнем моря, т. е., с приближением к границе леса и деревьев. При этом решающую роль играет падающая температура, так как морозы, тормозящие и вскоре совсем останавливающие фотосинтез, наступают все раньше, а нагрев, снова активирующий фотосинтез, — все позже. Это, пожалуй, является главной причиной замедления роста и развития а также и уменьшения производительности деревьев вблизи границы леса. Кроме того, однако, производительность деревьев тормозится и низкой температурой во время вегетационного периода.

Причиной поразительно быстрого уменьшения высоты деревьев в критической зоне борьбы а также и существования верхней границы прорастания деревьев вообще являются однако и поражения деревьев сухим морозом, наступающим все чаще и сильнее к концу зимы. Эти поражения обусловлены сильной потерей влаги растениями при высокой температуре листьев и одновременно заблокированном водоприеме вследствие глубокой и длительной мерзлоты почвы на местах бедных снегом. Сосна, будучи более чувствительной к засухе чем сибирский кедр, поэтому и страдает соот-

ветственно больше от засухи к концу зимы.

Тот факт, что кедр, принадлежащий к самым устойчивым против засухи растениям умеренного климата, особенно сильно страдает от сухого мороза в критической зоне и, подобно сосне, образует сравнительно ясную верхнюю границу древостоя, приводит к заключению, что, ввиду укороченного вегетационного периода, хвоя не дозревает в этих высотах, не в состоянии соответственно сократить транспирацию и поэтому становится слишком чувствительной к засухе. Но этот гипотез, высказанный МИХАЭЛИСОМ, не удалось до сих пор доказать экспериментально.

DISKUSSION

- JELEM:** Sind für die Lärche, die ja die Nadeln im Winter abwirft, bezüglich Frostrocknis Untersuchungen bekannt?
- TRANQUILLINI:** Die Lärche wird kaum unter Frostrocknis leiden, weil sie im Winter keine Nadeln hat und infolgedessen der Wasserverlust nicht sehr hoch ist.
- KAFKA:** Das würde theoretisch bedeuten, daß die Lärche überall der Zirbe in der Höhe überlegen sein müßte. Das ist aber nicht der Fall. Es kann daher die Frostrocknis nicht der einzige entscheidende Grund für die Höhengrenze sein.
- TRANQUILLINI:** Bei der Lärche wird die Vegetationsperiode mit steigender Höhe besonders stark verkürzt, weil sie im Winter nicht benadelt ist. Sie treibt, wie ich gezeigt habe, außerordentlich spät aus und vergilbt sehr früh. Vielleicht liegt die obere Grenze der Lärche wirklich dort, wo sie nicht mehr in der Lage ist, eine positive C-Jahresbilanz zu erzielen.
- JELEM:** Wir haben beobachtet, daß die Höchstgrenze in manchen Fällen, besonders südseitig, nicht von der Zirbe, sondern von der Lärche erreicht wird, wenn die Zirbe keine Keimungsbedingungen vorfindet, also der erforderliche Rohhumus nicht vorhanden ist, wie auf Rohböden.
- STEINER:** Man sollte den Wasserverlust entlaubter Bäume nicht unterschätzen. Nach MICHAELIS transpirieren entlaubte Vogelbeerbäume im Winter relativ mehr als benadelte Fichtenzweige der selben Stufe. Der Transpirationsschutz der Achsengewebe ist also gar nicht so groß. Ich könnte mir vorstellen, daß selbst die Lärche an Frostrocknis zugrunde gehen kann, obwohl sie im Winter keine Nadeln hat.
- SCHMUCKER:** Es gibt eine russische Untersuchung, die nachweist, daß entlaubte Laubbäume eine ganze Menge Wasser verlieren und daß ihre Frosthärte weitgehend damit parallel läuft.
- DONAUBAUER:** Bei meinen Untersuchungen mit Pappeltrieben habe ich auch gefunden, daß die Austrocknung der Triebe über den Winter außerordentlich stark sein kann. Diese Austrocknung unterscheidet sich von Sorte zu Sorte sehr stark.
- HOLZER:** Ich möchte ergänzend zu den Untersuchungen von TRANQUILLINI feststellen, daß der Abschluß des Längenwachstums von Hochlagensämlingen photoperiodisch beeinflusst wird. Tiefenlagensämlinge hingegen reagieren auf Nachttemperaturen von +2 bis +4° sehr rasch mit einem Abschluß des aktiven Längenwachstums; natürlich wird das aktive Längenwachstum früher abgeschlossen als die Assimilationstätigkeit.
- RUTHNER:** Wurden schon Untersuchungen durchgeführt, ob der geringere Luftdruck in Höhenlagen für die Transpiration eine Rolle spielt? Es ist ja bekannt, daß sich die Verdunstung bzw. die Verdampfung bei verdünntem Atmosphärendruck weitgehend ändert.
- KOCH:** Die Transpiration ist vorallem eine Temperaturfunktion und ist vom Luftdruck praktisch unabhängig. Zwischen der verdunstenden Oberfläche und der darüber liegenden Luftschicht stellt sich der Partialdruck des Wasserdampfes allein auf Grund der Temperatur der verdampfenden Oberfläche ein.
- FRIEDEL:** TRANQUILLINI hat die niveaubedingte letzte Möglichkeit der Zirbe klar von den Temperaturverhältnissen und damit indirekt von den Wasserhaushaltsverhältnissen abgeleitet. Es gibt eine Höhen- bzw. Niveaugrenze, wo die Zirbe aus Frostrocknisgründen nicht mehr höher steigen kann. Nun gibt es natürlich aber außerordentlich intensive reliefbedingte Kleinklimaunterschiede innerhalb der Kampfzone und es widerspricht nicht dem was TRANQUILLINI herausgestellt hat, daß

es auch innerhalb der subalpinen Stufe Hitztrocknisschäden an Zirben geben kann.

GAMS: Zur Frostrocknis kommt noch ein weiterer schädigender Faktor dazu, der mindestens für die Zirbe aber auch für unsere härteste Ericacee, die Loiseleuria, von großer Bedeutung ist: das winterliche Schneegebläse, eine mechanische Schädigung, die gerade für die obersten Zirben, die die Schneedecke überragen, von außerordentlicher Bedeutung ist.

STEINER: Die physiologischen Verhältnisse der wichtigsten Holzpflanzen mit ansteigender Höhe sind nun außerordentlich sorgfältig analysiert. Wie wir gehört haben, gilt auch für die Zirbe im Grunde genommen genau das gleiche wie für die Fichte. Warum tritt aber nun die Baumgrenze als eine verhältnismäßig scharfe Linie auf? TRANQUILLINI hat schon den Gedanken geäußert, daß die Stoffbilanz im Verlauf des Jahres in einer gewissen Höhenlage negativ wird. Das dürfte aber ebenso wenig wie die Faktoren, die hier diskutiert wurden, eine scharfe Grenze ergeben, sondern es müßte langsam immer schlechter werden. In Wirklichkeit läßt sich jedoch die Grenze, wo die Fichte und die Zirbe aufhört ein Baum zu sein, wo sie ein Spalierstrauch wird, ziemlich genau festlegen. MICHAELIS hat seinerzeit den Gedanken eingeführt, es müßte noch ein gegenläufiger Faktor dazukommen, der die Frostrocknieresistenz mit zunehmender Seehöhe abnehmen läßt und er hat damals für die Fichte diskutiert, daß durch die immer kürzer werdende Vegetationsperiode das Abschlußgewebe der Blätter, das eine zu starke Transpiration verhindert, nicht mehr voll ausgebildet wird, so daß die Fichte und auch die Zirbe in größerer Höhe weniger austrocknungsresistent wird als in tieferen Lagen. Durch das gegenläufige der beiden Einflüsse würde dann ziemlich genau eine Grenze zustande kommen, wo die Fichte und die Zirbe nicht mehr als Baum sondern nur als Zwergstrauch wachsen kann. Wurden darüber neuere Untersuchungen angestellt?

TRANQUILLINI: Es gibt leider hierüber noch nicht viele Untersuchungen. Prof. LANGE in Hann. Münden untersucht wie erwähnt derzeit die Dickenentwicklung der Kutikula zunächst von Tieflagenfichten und will diese Untersuchungen auch mit Fichtenmaterial von der Baumgrenze fortsetzen. Diesen für das angeschnittene Problem außerordentlich wichtigen Versuchen ist mit Interesse entgegenzusehen.

FRIEDEL: Noch eine Bemerkung zur Frage, warum die Zirbe oder andere Bäume an der Baumgrenze mit einer scharfen Grenze aufhören: Es ist charakteristisch gegenüber den meisten anorganischen Prozessen, daß die lebendigen Funktionen mit Schwellenwerten enden. Dies beruht darauf, daß das Leben ein ganzheitlicher Selbststeuerungsprozeß ist, daß also viele Faktoren zusammenwirken und daß plötzlich von mehreren Seiten her irgendeine lebenswichtige Funktion unmöglich gemacht wird.

SCHMUCKER: Wenn man die durchschnittlichen Klimadaten zur Bestimmung der Baumgrenze heranzieht macht man einen großen Fehler. Es kommt nicht auf das Mittel sondern sehr stark auf die Extreme an.

FRIEDEL: Es gibt zweierlei Reaktionen des Lebens auf die Umwelt: einerseits stellt das Leben Ansprüche an die Umwelt, andererseits wird das Leben von der Umwelt beansprucht. Das eine ist mehr durch graduelle und Extremfälle zu erhellen, das andere - als Charakteristikum dieses Lebewesens - nur durch Statistik zu erfassen.

KOCH: Wir haben im Verlauf des Symposiums von sehr verschiedenen Methoden und Versuchen zur Bestimmung der oberen Waldgrenze gehört. Diese Versuche ergeben sich aus dem jeweiligen Gesichtsfeld der Beobachter. Da ist die Methode von Herrn FRIEDEL, die die letzten

Vorposten des Waldes zu einer oberen Waldgrenze verbindet, die pedologische von Frau NEUWINGER, welche die Grenze zwischen den "podsolierten Braunerden" und den Rasenböden bestimmt, eine ökophysiologische, die eben Herr TRANQUILLINI vortrug, der die Waldgrenze dort sieht, wo kein Stoffgewinn mehr erzielt werden kann. Herr SCHIECHTL ist uns die Erläuterung seiner vegetationskundlichen Methode noch schuldig geblieben. Alles dies sind sehr wichtige Beiträge, die uns aufmerksam machen auf viele Faktoren, die hier "begrenzend" wirksam werden können. Und doch glaube ich, fällt die wahre potentielle Waldgrenze nur ausnahmsweise mit einer der eben genannten zusammen. Ihnen allen gemeinsam ist, daß sie sozusagen nur virtuellen Charakter besitzen. Dem gegenüber könnte man nun einmal versuchen, die obere Waldgrenze nicht von den einzelnen begrenzenden Faktoren her zu verstehen und bestimmen zu wollen, sondern umgekehrt vom Wald selbst ausgehen und sagen, die Waldgrenze befindet sich dort, wo es dem geschlossenen Bestand nicht mehr gelingt, sein spezifisches Bestandesklima gegen das kleinreliefbedingte, außerordentlich unterschiedliche Mikroklima durchzusetzen. Daß dies so sein muß, geht aus der Tatsache hervor, daß die ungestörte natürliche Waldgrenze - wie wir gehört und in vielen Dias gesehen haben und wie sich jeder selbst immer wieder überzeugen kann überraschend ruhig verläuft und gegenüber dem baumlosen Gebiet oberhalb des Waldes scharf abgesetzt ist. Mit anderen Worten, der Wald schafft sich im gewissen Umfang sein eigenes Bestandesklima und die ihm gemäße Isotherme. Bis zu einem gewissen Grade schafft er sich auch seinen eigenen Boden. Herr FRIEDEL hat sehr eindrucksvoll herausgestellt, welche enormen Unterschiede in den meteorologischen Faktoren auf engstem Raum, bedingt durch das Kleinrelief, auftreten. Eine junge Pflanze ist dort also Bedingungen ausgesetzt, die die gleiche Pflanze im Bestand am selben Standort niemals antreffen würde. Ähnliches gilt beispielsweise auch für die Verjüngung der Sequoien in Kalifornien, die heute nur noch innerhalb der geschlossenen Bestände möglich ist, die sich sozusagen ein längst vergangenes Reliktklima bewahrt haben. Das Klima außerhalb dieser Bestände hingegen ist baumfeindlich, so daß dort ein Aufwuchs vollkommen unmöglich ist.

Aus diesen Überlegungen folgt, daß es möglich sein müßte, durch eine Art technischen Atrappenwald im Aufforstungsgebiet oberhalb der heutigen Baumgrenze das Klima soweit zu beeinflussen, daß es sich dem Bestandesklima nähert und in dem eine Verjüngung hochkommt. Es ergeben sich dann die Fragen, wie ein solcher Atrappenwald auf das einfachste reduziert, aussehen müßte und was er kostet. Selbst wenn man feststellen würde, daß er so teuer wird wie eine mechanische Verbauung des Gebietes, müßte man noch die Vorzüge eines lebenden Waldes bedenken, der sich selbst erhält und zudem - wie wir von Herrn MAIR hörten - später erstaunliche Erträge liefern kann.

SCHIECHTL: Ich möchte nun am Schluß des Symposiums auf die zum Beginn der Diskussion nach meinem Vortrag von PURRER gestellte Frage nach den Kriterien für die Festlegung der potentiellen Waldgrenze zurückkommen. FRIEDEL legt sie nach den vorhandenen obersten Baum- und Waldresten im Gelände fest und kartiert sie dann. NEUWINGER verwendet die Grenze des aktiven Podsol-Wachstums zu den alpinen Rasenböden (Ranker) für diesen Zweck. TRANQUILLINI nannte in seinem Vortrag die Grenze des Stoffgewinnes und die Schadensgrenze durch Frosttrocknis als entscheidende Lebensgrenze. Ich selbst wies in meinem Vortrag darauf hin, daß die Windgrenze im Gelände besonders deutlich sichtbar ist, sofern wenigstens Baumkrüppel vor-

handen sind. Ferner erwähnte ich die Spätfröste als manchmal waldwuchsbegrenzend.

Der Verlauf der Waldgrenze ist jedoch nicht allein von all diesen Einzelfaktoren her zu verstehen. Erst das Zusammenwirken aller Standortseigenschaften hat zur Folge, daß auf dem betreffenden Standort Waldwuchs möglich ist. Ist ein Hang bewaldet, so tritt als weiterer und zwar, wie in verschiedenen Vorträgen sehr eindrucksvoll bewiesen wurde, sehr bedeutender Standortsfaktor, das Eigenklima des Bestandes dazu. Dieses ausgleichend wirkende Bestandesklima ist wohl die Ursache für den überraschend geradlinigen Verlauf der alpinen Waldgrenze in ungestörten, natürlichen Beständen. Demnach wäre die potentielle Waldgrenze dort zu suchen, wo sich der Wald nicht mehr ein Eigenklima zu schaffen vermag.

Für die kartographische Festlegung der potentiellen Waldgrenze müssen wir jedoch trotzdem auf die im Gelände sichtbaren Erscheinungen zurückgreifen. Dabei habe ich alle im Laufe des Symposiums genannten Methoden - Erhebungen von Wind- und Frosttrocknissschäden, höchsten Baum- und Krüppelvorkommen und höchsten Waldresten sowie Baumgruppen, Boden- und ganz besonders Bodenvegetation - verwendet, je nachdem, welche der betreffenden Möglichkeiten zur Verfügung standen. Wir arbeiten also nicht nach einem Meß-, sondern Schätzungsverfahren, was ja auch auf anderen Gebieten der Naturwissenschaften üblich ist. Das Ergebnis wird umso genauer, je mehr man kartiert hat, je größer das kartierte Gebiet ist und je detaillierter die Kartengrundlage ist.

LITERATUR

- AULITZKY H. 1961: Die Bodentemperaturen in der Kampfzone oberhalb der Waldgrenze und im subalpinen Zirben-Lärchenwald. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 59, 153 208
- BAMBERG S.A., SCHWARZ W. und TRANQUILLINI W.: The influence of day-length on the photosynthetic capacity of Stone Pine (*Pinus cembra* L.). Ecology (im Druck)
- DÄNIKER A. 1923: Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze, insbesondere über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich 68, 1 102
- FRIEDEL H. 1965: Kleinklima-Kartographie. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 66, 13 32
- GATES D.M., HIESEY W.M., MILNER H.W. und NOBS M.A. 1964: Temperatures of *Mimulus* leaves in natural environments and in a controlled chamber. Carnegie Inst. of Wash. Year Book 63, 418 - 426
- GOLDSMITH G.W. und SMITH G.H.C. 1926: Some physico-chemical properties of spruce sap and their seasonal and altitudinal variation. Colorado Coll. Publ. Sci. Ser. 13, 13
- HÄRTEL O. 1943: Quellungsstudien an Pflanzen verschiedener Höhenstufen. Protopl. 37, 350 366
- LANGE O.L. und SCHULZE E.D. 1966: Untersuchungen über die Dickenentwicklung der kutikularen Zellwandschichten bei der Fichtennadel. Forstwiss. Cbl. 85, 27 38
- LARCHER W. 1957: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide. Veröff. Museum Ferdinandeum, Innsbruck 37, 49 - 81
- LUNDEGARDH H. 1954: Klima und Boden. 4. Aufl. Gustav Fischer, Jena
- MICHAELIS P. 1932/1934: Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze.
I. Das Klima und die Temperaturverhältnisse der Vegetationsorgane im Hochwinter. Ber. dtsch. bot. Ges. 50, 31 - 42
II. Die Schichtung der Windgeschwindigkeit, Lufttemperatur und Evaporation über einer Schneefläche. Beih. Bot. Cbl. 52, B, 310 332
III. Über die winterlichen Temperaturen der pflanzlichen Organe, insbesondere der Fichte. Beih. Bot. Cbl. 52, B, 333 - 377
IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes. Jahrb. wiss. Bot. 80, 169 - 247
V. Osmotischer Wert und Wassergehalt der Fichte während des Winters in den verschiedenen Höhenlagen. Jahrb. wiss. Bot. 80, 337 362
- PISEK A. 1942: Aus dem Leben der Alpenpflanzen. Ztschr. dtsch. Alpenverein 73, 22 - 30
- PISEK A. 1960: Die Photosynthese immergrüner Pflanzen (einschließlich Coniferen). In: Handbuch der Pflanzenphysiologie (Hg. W. Ruhland) 5/2, 415 - 459

- PISEK A. 1963: An den Grenzen des Pflanzenlebens im Hochgebirge. Jg. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere. 28, 112 - 129
- PISEK A. und LARCHER W. 1954: Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. Protopl. 44, 30 - 46
- PISEK A. und LINGL R.: Der Einfluß von Frost auf die Photosynthese der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). Planta (im Druck)
- PISEK A. und SCHIESSL R. 1946: Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwiss.-med. Verein Innsbruck 47, 33 - 52
- PISEK A. und WINKLER E. 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
- PISEK A. und WINKLER E. 1959: Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* LINK), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Planta 53, 532 - 550
- SCHMIDT E. 1936: Baumgrenzenstudien am Feldberg im Schwarzwald. Tharandter Forstl. Jahrb. 87, 1 - 43
- SCHRÖTER C. 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. Albert Raustein Zürich
- STEINER M. 1935: Winterliches Bioklima und Wasserhaushalt der Pflanzen an der alpinen Baumgrenze. Bioklimat. Beiblätter 2, 57 - 65
- TRANQUILLINI W. 1957: Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 49, 612 - 661
- TRANQUILLINI W. 1958: Die Frosthärte der Zirbe unter besonderer Berücksichtigung autochthoner und aus Forstgärten stammender Jungpflanzen. Forstwiss. Cbl. 77, 89 - 105
- TRANQUILLINI W. 1962: Beitrag zur Kausalanalyse des Wettbewerbs ökologisch verschiedener Holzarten. Ber. dtsch. bot. Ges. 75, 353 - 364
- TRANQUILLINI W. und HOLZER K. 1958: Über das Gefrieren und Auftauen von Coniferennadeln. Ber. dtsch. bot. Ges. 71, 143 - 156
- TRANQUILLINI W. und TURNER H. 1961: Untersuchungen über die Pflanzentemperaturen in der subalpinen Stufe mit besonderer Berücksichtigung der Nadeltemperaturen der Zirbe. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 59, 127 - 151
- ULMER W. 1937: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrünen Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und Fichte. Jahrb. wiss. Bot. 84, 553 - 592
- WARDLE P. 1965: A comparison of alpine timber lines in New Zealand and North America. New Zealand Journ. Bot. 3, 113 - 135