

Verzweigte Laubhölzer; anatomische und morphologische Besonderheiten sowie ökologische Bedeutung

BERND R. SCHÖNE UND FRITZ H. SCHWEINGRUBER

Keywords: Environmentally dwarfed trees; wood anatomy; morphology; ecology. FDK 164 : 181.6

Abstract: Suppressed trees in the shrub layer significantly differ from non-dwarfed trees in anatomical and morphological features. Characteristics are discussed of environmentally dwarfed specimens which play an important role in the growth dynamics of a stand.

Abstract: Unterdrückte Gehölze in der Strauchschicht unterscheiden sich anatomisch und morphologisch deutlich von nicht-verzweigten Bäumen. Diskutiert werden die Charakteristiken umweltbedingt verzweigter Individuen, die bei der Wachstumsdynamik von Beständen eine grosse Rolle spielen.

1. Einleitung

Bei der Entwicklung von Waldbeständen, insbesondere in deren Frühstadien, spielen sich Differenzierungsprozesse ab. Diese äussern sich in der Morphologie und Anatomie der Gehölze. Wir wenden uns hier den durch Konkurrenz benachteiligten Formengruppen zu; denn sie sind bedeutend für die Wachstumsdynamik eines Standortes: Sie bilden eine vegetative «Regenerationsbank», aus der sich jederzeit und unmittelbar bei verbesserten Lebensbedingungen Bäume entwickeln können.

Obwohl bereits ANTONI VAN LEEUWENHOEK (1632–1723) Unterschiede in Jahrringbreite und Porenverteilung bei langsam- und schnellwüchsigen artgleichen Gehölzen aufgefallen sind (reproduziert in BAAS, 1982), beschäftigen sich wenige dendroökologische Studien gezielt mit verzweigten Bäumen und führen quantitative Analysen an Gewebeschnitten durch (z. B. BAAS *et al.*, 1984; GROSSER, BURGER, 1985; WANG, LI, 1989; siehe auch HALBWACHS, KISSER, 1967). Einige Arbeiten behandeln Bonsai-Bäume, also künstlich induzierte Verzweigung, und vergleichen sie mit genotypischen Zwergen (Sträucher, Zwergsträucher). In der Strauchschicht von Hochwäldern sind dagegen «natürlich» verzweigte Bäume (= ökotypische Zwerge) häufig anzutreffen: Umweltbedingte Verzweigung bezieht sich in vorliegender Untersuchung im wesentlichen auf lichtlimitierte Gehölze und ist zu unterscheiden von genetisch determiniertem Zwergwuchs (= genotypische Zwerge). Es handelt sich um stark unterdrückte Bäume von kümmerlichem Wuchs und geringer Grösse (<50–80 cm), aber mitunter zugleich beachtlich hohem Alter (vgl. auch RUBNER, 1910; MORRIS, 1948).

Unterdrückte (verzweigte) Bäume unterscheiden sich in auffälliger Weise von artgleichen nicht-unterdrückten Bäumen durch eine Reihe morphologischer und vor allem holzanatomischer Eigenheiten (BAUMBERGER, 1997; LISCHER, 1998). Holzbestimmungsbücher beschränken sich auf die Anatomie von Stammholz grösserer Bäume; dabei werden unterdrückte Individuen vernachlässigt, obwohl deren Anzahl diejenige der im Bestande dominierenden, grossen Bäume um mehr als das Tausendfache übersteigen dürfte (vgl. LEIBUNDGUT, 1966).

In der vorliegenden Abhandlung werden einige morphologische und anatomische Besonderheiten verzweigter Laubbäume aus der Strauchschicht dargestellt, physiologische Zusammenhänge diskutiert und die Bedeutung unterdrückter Bäume für die Ökologie und Holzanatomie herausgestellt.

2. Zwerg-Problematik

Was ist ein Zwerg? Wann ist ein Zwerg ein Zwerg? Innerhalb der Variationsbreite einer Art gibt es Grössenunterschiede. Sofern diese Grössenunterschiede nicht hauptsächlich durch Umwelteinflüsse hervorgerufen werden, liegen dieser Tatsache geni-

tsche Ursachen zugrunde. Umwelteinflüsse können extrem unterdrückte Individuen hervorrufen: Sie erreichen beim vorliegenden Untersuchungsmaterial kaum mehr als 1 m Höhe und sind je nach Art zwischen 15 und 30 Jahre alt. In der vorliegenden Arbeit werden solche Individuen als verzweigte Formen bezeichnet, als ökotypische Zwerge. Zwischen (mehr und weniger stark) unterdrückten Bäumen und nicht-unterdrückten («normalwüchsigen») Individuen gibt es einen fließenden Übergang (vgl. Kapitel 4).

Unterschiedliche Baumhöhen sind ebenfalls interspezifisch festzustellen. Die Grenzziehung zwischen Zwerg und Nicht-Zwerg erfolgt auch hier subjektiv: Es gibt Arten, die u. a. hinsichtlich ihrer Wuchshöhe von anderen Arten der gleichen Gattung abweichen (Beispiel *Betula nana* L. – *Betula pendula* L.). In diesem Falle ist die Kleinwüchsigkeit genetisch festgelegt, kann aber durch Umwelteinflüsse weiter modifiziert werden.

Wir differenzieren zwischen ökotypischen (verzweigten, «dwarfed trees») Formen und genotypischen (zwergwüchsigen, «dwarf trees») Bäumen. In der vorliegenden Untersuchung stehen die verzweigten Individuen im Vordergrund.

Schliesslich muss beachtet werden, dass genetische Faktoren und Umweltfaktoren, die sich auf das Wachstum auswirken können, in Wechselwirkung miteinander stehen und dadurch eine Entscheidung erschwert wird, ob das Wachstum mehr durch endogene oder exogene Faktoren bedingt ist.

3. Material und Methoden

Die Proben stammen von zwei Standorten im Kanton Tessin, Schweiz: von einer WNW-exponierten Fläche am Monte Ceneri SW' Bellinzona (r699850, h114300) und von einer N-exponierten Fläche bei Ruino (r713750, h111250) im Centovalli W' Locarno (siehe Abbildung 1). Während am sonnigeren Standort am Monte Ceneri die Artenvielfalt der Holzpflanzen höher ist (u. a. Schwarzerle – *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., gemeine Esche – *Fraxinus excelsior* L., Edelkastanie – *Castanea sativa* Mill., Bergahorn – *Acer pseudoplatanus* L., Vogelbeere – *Sorbus aucuparia* L., Hängebirke – *Betula pendula* Roth, Stechpalme – *Ilex aquifolium* L.), kommen am schattigeren Standort bei Ruino im Centovalli ausser Edelkastanie im wesentlichen nur wenige Exemplare von *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* und *Betula pendula* vor. Die Standortunterschiede haben auf die anatomischen und morphologischen Details der untersuchten Taxa aber offenbar keine Auswirkungen; deshalb war es nicht notwendig, die Proben nach Standorten getrennt aufzuführen.

An beiden Lokalitäten wurden Bäumchen von gedrungenem Wuchs in der Strauchschicht entnommen: *Acer pseudoplatanus*, *Castanea sativa* und *Fraxinus excelsior*. Verschiedene anatomische und morphologische Charakteristika sind mit ausgewachsenen Individuen dieser Taxa vom gleichen Standort und mit