Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 140 (1989)

Heft: 9

Rubrik: Mitteilungen = Communications

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone: III. Die Fichte (Picea abies [L.] Karst)[1]

Von *Dieter Lüscher* Oxf.: 164.6:181.521:174.7 Picea abies
(Institut für Wald- und Holzforschung der ETH Zürich, Fachbereich Dendrologie, CH-8092 Zürich)

Die Fichte ist unsere wichtigste Baumart. Sie hat ein breites ökologisches Spektrum und zeichnet sich durch eine grosse Formenvielfalt (Polymorphismus) aus. Im Zusammenhang mit den «neuartigen Waldschäden» haben die Erfassung dieser Formenvielfalt und die Morphologie allgemein eine besondere Bedeutung erhalten.

Untersuchungen am Fachbereich Dendrologie haben ergeben, dass bei der Beurteilung des Gesundheitszustandes von Fichten gewisse morphologische Kriterien nicht berücksichtigt werden, welche die Struktur einer Krone nachhaltig beeinflussen. Eines davon ist die Blütenbildung. In dieser Arbeit, die auf der Untersuchung von Fichten verschiedener Standorte basiert, wird die Auswirkung der Blütenbildung auf die Struktur der Krone beschrieben.

1. Allgemeines zur Blüte

Die Fichte erreicht die Geschlechtsreife im Freistand mit etwa 30 bis 50 Jahren, im Bestand mit etwa 60 bis 70 Jahren. Ungünstige Umwelteinflüsse können die Geschlechtsreife beschleunigen oder verzögern (*Lyr et al.* 1967). Die Fichte ist einhäusig und hat getrennt geschlechtliche Blüten. Die weiblichen Blüten werden im oberen Bereich der Lichtkrone gebildet, wobei die untere Grenze dieses Bereiches bei einem Bestandesbaum von der Lichtmenge bestimmt wird. Die männlichen Blüten werden im mittleren bis unteren Bereich der Lichtkrone gebildet. Die Bereiche mit den männlichen und weiblichen Blüten können überlappen. In solchen «Überlappungszonen» findet man Äste, die in der Region der Astbasis Triebe mit männlichen Blüten haben, in der Region der Astspitze Triebe mit weiblichen Blüten. Freistehende oder randständige Fichten können bis zur Kronenbasis Blüten bilden.

[1] Teil 1: Allgemeines über die Blütenbildung. Schweiz. Z. Forstwes., *139* (1988) 12: 1055–1061. Teil 2: Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Schweiz. Z. Forstwes., *140* (1989) 3: 239–245.

Die Fichte gehört zu den windbestäubten Baumarten. Dies bedingt eine grosse Pollenproduktion. Die Fichte bildet dementsprechend viel mehr männliche Blüten als weibliche. Die Pollenfreigabe und der Pollenflug werden sehr stark von der Witterung beeinflusst *(Leibundgut* und *Marcet* 1953). Die Fichte blüht auf kollinen Standorten der nordalpinen Schweiz Ende April bis Mitte Mai, an höheren Standorten entsprechend später. Die Befruchtung erfolgt etwa einen Monat nach der Bestäubung *(Schmidt-Vogt* 1986). Die Samen sind im September/Oktober des gleichen Jahres reif. Der Samenflug erfolgt im Verlauf des Winters. Starke Samenjahre (Vollmastjahre) treten nur periodisch auf; auf kollinen Standorten alle drei bis vier Jahre, auf subalpinen Standorten alle sieben bis acht Jahre. Zwischen den Vollmastjahren können jährlich Teilernten von 10 bis 70% einer Vollernte anfallen *(Rohmeder* 1967).

Sowohl die Bildung der Blüten als auch ihre Weiterentwicklung werden sehr stark von der Witterung beeinflusst. Bei schlechten Bedingungen wie Spätfrösten, Schnee, Nässe, Kälte, Hagel usw. kann trotz starker Blüte ein geringes Samenjahr resultieren.

Hinweise zur Terminologie:

- Verzweigungsordnung: Die Hauptachse (Stamm) eines Baumes wird als 0. Ordnung bezeichnet; davon zweigen die Achsen I. Ordnung ab. Von den Achsen I. Ordnung zweigen die Achsen II. Ordnung ab *(Abbildung 2)* usw.
- Einjährig retardierte Triebe: sind aus Knospen entstanden, die eine Vegetationsperiode nach deren Bildung ausgetrieben haben. Dies ist in unseren geographischen Breiten der Normalfall. Derartige Triebe werden aus diesem Grund etwa als reguläre Triebe bezeichnet (Marcet 1975). Zur Vereinfachung wird dieser Begriff im folgenden ebenfalls verwendet.
- Mehrjährig retardierte Triebe: sind aus Knospen entstanden, die zwei oder mehr Jahre nach deren Anlage ausgetrieben haben. Derartige Triebe werden als Ersatztriebe oder Proventivtriebe bezeichnet. Entwickeln sie sich weiter, bilden sie Proventivzweige.
- Achse: fortlaufende Kette von Trieben gleicher Ordnung (Achse, Achsenalter: siehe *Abbildung 2).*

2. Blütenbildung

Die Blütenbildung der Fichte entspricht nach der Blühtypologie von *Lüscher* und *Sieber* (1988) dem Blühtyp *A:*

Die Blüten/Blütenstände entstehen aus terminalen/lateralen Blütenknospen an vorjährigen Trieben, die weiblichen terminal (Blühtyp *A1),* die männlichen terminal und lateral (Blühtyp *A1/2).*

Zur Lokalisierung der Knospen und der daraus entstehenden Triebe wird ein Jahrestrieb in folgende Bereiche unterteilt *(Abbildung 1):*

- apikaler Bereich (oder) terminaler Bereich
- subapikaler Bereich
- intermediärer Bereich } lateraler Bereich
- basaler Bereich

Bei der Fichte werden pro Jahrestrieb eine *apikale Knospe* (Terminalknospe) und bis zu sechs *subapikale Knospen* gebildet. Die Anzahl der *intermediären* und *basalen Knospen* variiert, nimmt mit zunehmender Achsenordnung jedoch ab (gilt auch für subapikale Knospen). An Trieben gleicher Ordnung kann man gegen die Astbasis hin eine Abnahme der Knospengrösse und der Anzahl der Lateralknospen feststellen. Am jüngsten Trieb der Achse 0. Ordnung (Stamm) werden nur vegetative Knospen gebildet. An den jüng-

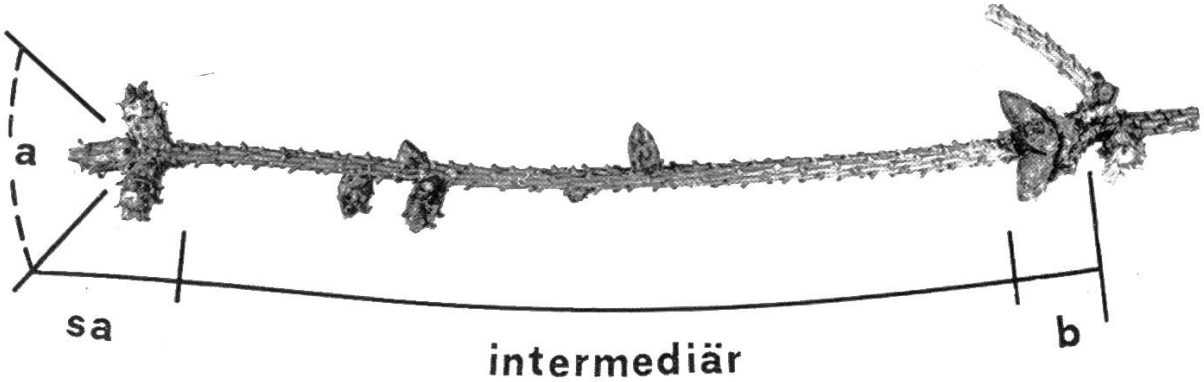

Abbildung 1. Unterteilung eines Jahrestriebes einer Fichte. a = apikal; b = basal; sa = subapikal.

sten Trieben I. Ordnung werden meist vegetative Knospen gebildet; in guten Jahren können endständig weibliche Blütenknospen angelegt werden. An den jüngsten Trieben II. und höherer Ordnung können in allen Bereichen vegetative und/oder generative Knospen gebildet werden.

Der Austrieb der verschiedenen Knospen von geschlechtsreifen Fichten wird in *Tabelle 1* dargestellt.

Tabelle 1. Knospenaustrieb bei geschlechtsreifen Fichten. h = häufig; n = normal; s = selten; term. = terminal; subap. = subapikal; interm. = intermediär; gen. = generativ.

Austrieb	*vegetative Knospen*				*gen. Knospen*	
	term.	*subap.*	*interm.*	*basal*	♀	♂
einjährig-retardiert	n	n	h	s	n	n
mehrjährig-retardiert	s	s	h	n	/	/

2.1 Weibliche Blütenknospen und Blüten

Die weiblichen Blütenknospen werden endständig an den jügsten Trieben II. und III. Ordnung gebildet, unter optimalen Bedingungen sogar an Trieben I. Ordnung. Die Hauptmenge ist an Trieben II. Ordnung zu finden. Die Blütenknospen werden meist an Trieben von regulären Zweigen gebildet, selten an Trieben von Proventivzweigen.

Normalerweise findet man weibliche Blütenknospen an den jüngsten Trieben von ein- bis dreijährigen Achsen. In starken Blühjahren konnten weibliche Blütenknospen sogar an bis zu achtjährigen Achsen II. und III. Ordnung gefunden werden. Die Achsen, deren jüngste Triebe weibliche Blütenknospen tragen, entspringen im subapikalen oder intermediären Bereich der Mutterachse *(Abbildung 2),* selten im basalen. Die weiblichen Blütenknospen treiben einjährig retardiert aus *(Tabelle 1).* Aus den weiblichen Blütenknospen entstehen zapfenartige Blütenstände. Ist die Terminalknospe eines Triebes eine

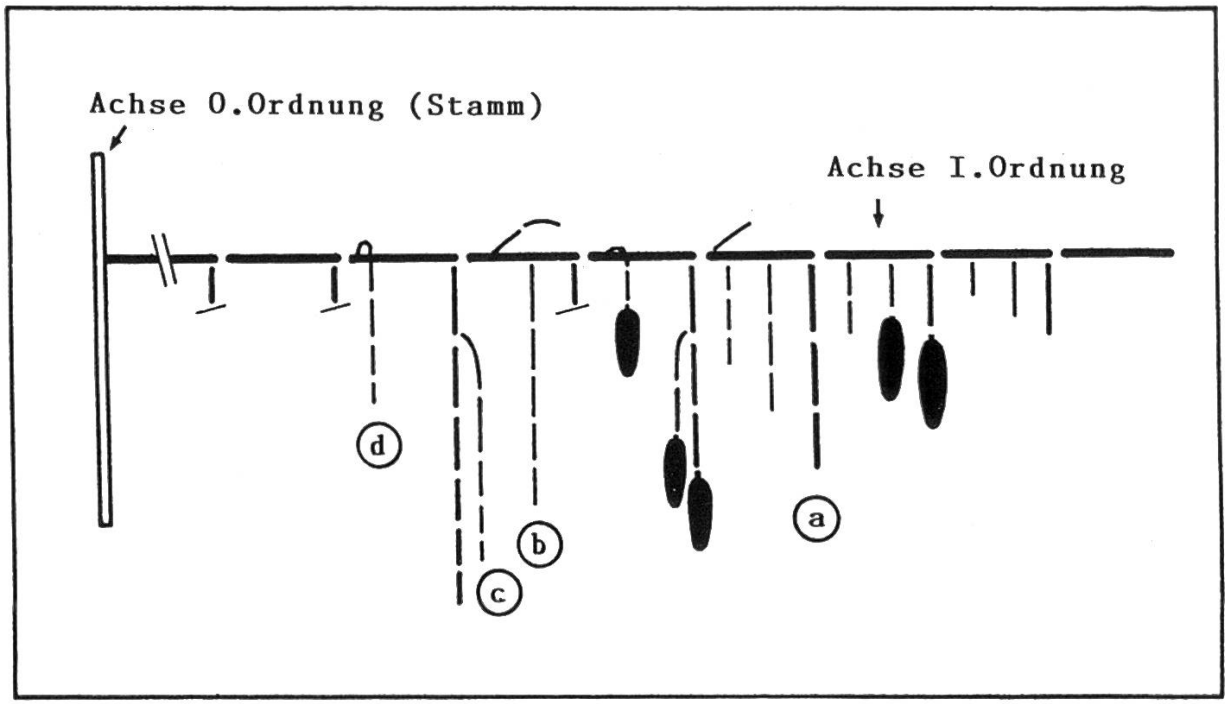

Abbildung 2. Bildungsorte der weiblichen Zapfen (●), dargestellt an einem vereinfachten Modell-Fichtenast. Die Unterbrüche der Striche kennzeichnen die Grenzen der Jahrestriebe. Beispiele zu Achsenalter, Achsenordnung und Orte der Abzweigungen:

ⓐ = Achse II. Ordnung, dreijährig, zweigt subapikal ab (zweigt im subapikalen Bereich des «Tragtriebes» I. Ordnung ab (siehe auch *Abbildung 1).*

ⓑ = Achse II. Ordnung, fünfjährig, zweigt intermediär ab.

ⓒ = Achse III. Ordnung, fünfjährig, zweigt subapikal ab.

ⓓ = Achse II. Ordnung, vierjährig, proventiv, zweigt basal ab.

weibliche Blütenknospe, so wird im Blühjahr der Austrieb der vegetativen Lateralknospen dieses Triebes meist unterdrückt *(Abbildung 5).*

Die weiblichen Blütenknospen entstehen anstelle von vegetativen Knospen.

Die Blütenknospenbildung wird unter anderem von der sozialen Stellung eines Baumes beeinflusst *(Aichmüller* 1962), was eine Folge der Lichtmenge sein dürfte. Herrschende und vorherrschende Fichten bilden im allgemeinen mehr Zapfen als sozial niedere. Freistehende Bäume produzieren mehr Zapfen als Bäume eines geschlossenen Bestandes *(Matthews* 1962).

2.2 Männliche Blütenknospen und Blüten

Die männlichen Blütenknospen werden an den jüngsten Trieben II. und höherer Ordnung gebildet. Diese Triebe können sowohl von regulären als auch von proventiven Zweigen/Achsen sein. Die Blütenknospen können in allen Bereichen eines Triebes gebildet werden. Im subapikalen und intermediären Bereich entstehen sie in den Achseln von Nadeln, im basalen Bereich meist in den Achseln von Knospenschuppen. Endständige männliche Blütenknospen findet man meist nur an Trieben III. und höherer Ordnung und an Trieben II. Ordnung, deren Achsen im intermediären und basalen Bereich der

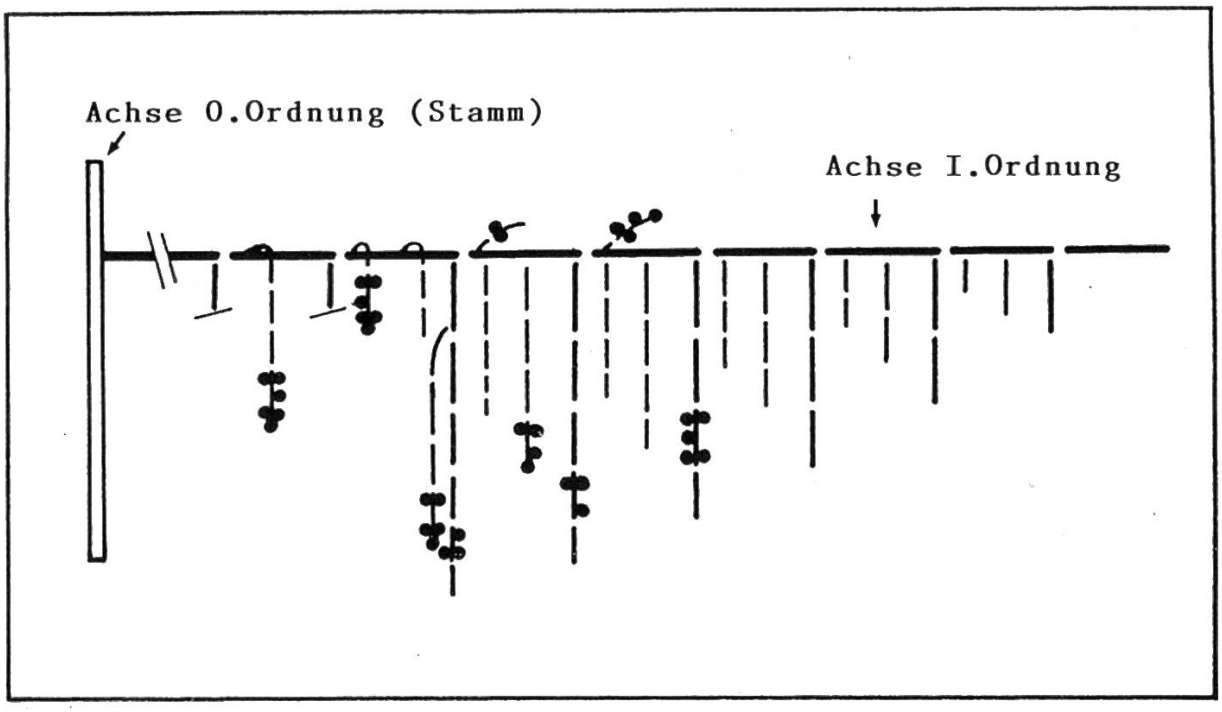

Abbildung 3. Bildungsorte der männlichen Blüten (●), dargestellt an einem vereinfachten Modell-Fichtenast.

Tragachse I. Ordnung entspringen *(Abbildung 3)*. Unter optimalen Bedingungen können sämtliche Knospen eines Triebes männliche Blüten bilden.

Im mittleren Bereich der Lichtkrone findet man die Triebe mit den männlichen Blütenknospen eher an der Astbasis, im unteren Bereich am ganzen Ast.

Die männlichen Blütenknospen treiben einjährig retardiert aus *(Tabelle 1)*. Aus den männlichen Blütenknospen entwickeln sich zäpfchenförmige Einzelblüten.

Die männlichen Blütenknospen werden anstelle von vegetativen Knospen gebildet.

3. Auswirkungen der Blütenbildung

Wird ein Baum geschlechtsreif, hat dies weitreichende Konsequenzen für sein Wachstum. Die Konkurrenzkraft des Individuums wird dabei zugunsten der Arterhaltung vermindert. Im Zusammenhang mit den «neuartigen Waldschäden» erhält der Aspekt der Blüten- und Samenbildung eine zusätzliche Bedeutung, da nach *Schütt* (1984) ein häufigeres Auftreten von Samenjahren beobachtet wurde.

3.1 Auswirkung auf die Verzweigung und die Kronenstruktur

Die Blütenbildung hat eine sehr grosse Auswirkung auf die Verzweigung der Fichte, weil die weiblichen und die männlichen Blütenknospen anstelle von vegetativen Knospen gebildet werden, die für die typische Verzweigung wichtig sind. Ein generativer Trieb (Blüte/Blütenstand) bildet keine Knospen. Daher sind in der Vegetationsperiode nach

der Blüte weniger Knospen vorhanden, die zu vegetativen Trieben austreiben, als wenn eine Fichte nicht geblüht hätte. Diese Verminderung der Zahl der vegetativen Triebe durch Blütenbildung zeigt *Abbildung 4*. Dargestellt ist ein Trieb II. Ordnung *(V)* mit vegetativen Knospen und ein Trieb II. Ordnung *(G)* mit einer weiblichen Blütenknospe. In der Vegetationsperiode (X+1) (dem Blühjahr) bilden sich aus den vegetativen Knospen von *V* drei neue Triebe; bei *G* treibt nur die Blütenknospe aus. In der Vegetationsperiode (X+2) treiben am Zweig *V* neun Knospen aus, am Trieb *G* nur zwei. In der Vegetationsperiode (X+3) entstehen am Zweig *V* neunzehn neue Triebe, am Zweig *G* nur sechs. Diese Differenz erhöht sich in den folgenden Jahren. Neben der Menge der Triebe sind noch zwei andere Aspekte wichtig:

- Die Entwicklung von Zweig *G* endet früher als die von Zweig *V*, da sie von zwei Achsen III. Ordnung ausgeht, die von Zweig *V* dagegen von einer Achse II. Ordnung. Je niederer die Ordnung, desto höher ist die Lebenserwartung der Achse.
- Triebe höherer Ordnung werden im Wachstum weniger gefördert als Triebe niederer Ordnung, haben darum weniger Assimilationsfläche und produzieren dementsprechend weniger Assimilate.

Die Auswirkung der Blütenbildung auf die Kronenstruktur nimmt mit zunehmender Anzahl der Blütenknospen zu. Die Anzahl der weiblichen Blütenknospen/Blütenstände an einem Baum ist, im Gegensatz zur Anzahl Zapfen, sehr schwierig zu bestimmen. Die Menge der Zapfen lässt nicht unbedingt auf die Anzahl der weiblichen Blüten-

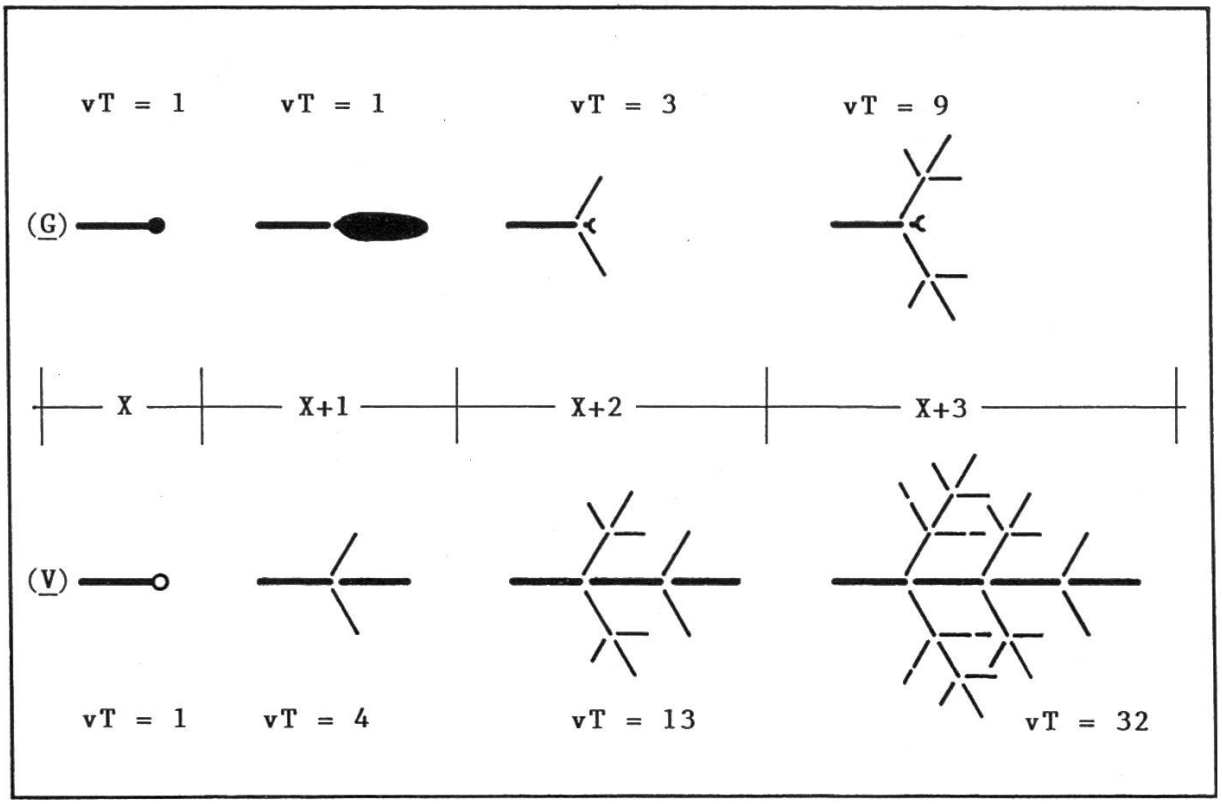

Abbildung 4. Gegenüberstellung der Entwicklung eines einjährigen Fichtentriebes II. Ordnung (oben, *G)* mit weiblicher Blütenknospe (—•) und eines Fichtentriebes II. Ordnung (unten, *V)* mit vegetativer Terminalknospe (—○) während vier Vegetationsperioden (X bis [X+3]).
vT = Gesamtzahl der vegetativen Triebe. -⬬= weiblicher Blüten-/Samenstand (Zapfen).

stände rückschliessen, da sich nicht alle Blütenstände zu Zapfen entwickeln. Untersuchungen aus Deutschland (Aichmüller 1962) haben ergeben, dass an einem Standort im Vollmastjahr 1935 durchschnittlich 170 Zapfen pro Baum geerntet wurden, 1942 waren dies 228 Zapfen und 1951 182 Zapfen. Bei unseren Untersuchungen konnten wir Fichten mit bis zu 500 Zapfen finden *(Abbildung 6)*! Setzt man diese Zapfenmenge in Beziehung mit der Aussage von *Abbildung 4,* so kann man abschätzen, welch grosses Manko an vegetativen Trieben die Blütenbildung verursacht. Dabei ist der Einfluss der männlichen Blütenknospen/Blüten, deren Anzahl ebenfalls schwer abzuschätzen ist, noch nicht berücksichtigt.

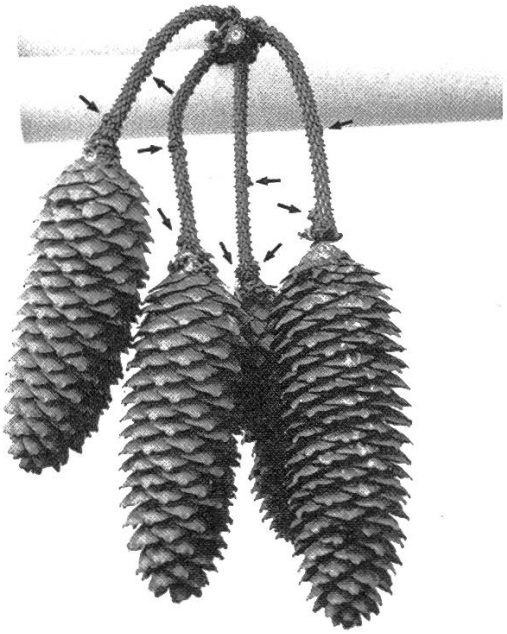

Abbildung 5. Zapfen an Trieben II. Ordnung, die im subapikalen Bereich des Tragtriebes I. Ordnung abzweigen. Die Lateralknospen (⟵) der zapfentragenden Triebe wurden am Austrieb gehemmt.

Abbildung 6. Bürstenfichte eines subalpinen Standortes (Gadmen, BE, etwa 1400 m ü. Meer), mit starkem Zapfenbehang (1988).

Je höher die Verzweigungsordnung eines blütentragenden Triebes (Blüten endständig) ist, desto geringer ist die Auswirkung der Blütenbildung. Die meisten männlichen Blüten und weiblichen Blütenstände werden an Trieben II. Ordnung gebildet und beeinflussen die Kronenstruktur vor allem durch ihre grosse Anzahl. Werden weibliche Blütenstände an den jüngsten Trieben I. Ordnung gebildet, ist die Auswirkung auf die Kronenstruktur extrem. Dies passiert jedoch nur in starken Blühjahren. Die Bildung von Blüten an Trieben III. Ordnung hat nur einen geringen Einfluss auf die Kronenstruktur.

Obwohl viel mehr männliche Blütenknospen als weibliche gebildet werden, ist der Einfluss der Bildung der weiblichen Blütenknospen auf die Kronenstruktur grösser, weil diese immer endständig und vor allem an Trieben II. Ordnung gebildet werden.

Bei Kammfichten ist die Auswirkung der Blütenbildung geringer als bei den Bürstenfichten, da Kammfichten mehr intermediäre Triebe II. Ordnung bilden, die Blüten tragen können (Lüscher 1989).

3.2 Auswirkung auf den Zuwachs

Für die Blütenbildung und vor allem für die Samenbildung werden grosse Mengen von Reservestoffen verbraucht. Darum treten bei Baumarten mit schweren Samen Vollmastjahre nur periodisch auf. Allerdings ist bei der Fichte das Auftreten von Vollmasten in aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden gar nicht möglich, da für eine Vollmast zu viele Knospen «verbraucht» werden (Lüscher 1989, *Tirén,* 1935).

Der Einfluss der Blüten- und Samenbildung auf den Zuwachs wurde bei der Fichte eingehend untersucht. Rohmeder (1967) beziffert die Verminderung des Holzzuwachses eines Fichtenbestandes auf 70 bis 150 fm/ha (nach deutschen Ertragstafeln), auf eine Umtriebszeit von 100 Jahren, mit Geschlechtsreife der Bäume bei 50 Jahren. Die grosse Differenz ergibt sich durch zwei verschiedene Berechnungsarten: Man kann das Trockengewicht der Zapfen gleich dem Trockengewicht des Holzes setzen (70 fm/ha), oder man berücksichtigt den höheren Energiegehalt der Zapfen (150 fm/ha). *Danilov* (1953) fand während Zapfenjahren Zuwachsverminderungen von 35 bis 40%, im nachfolgenden Jahr von 20 bis 25%. Bezogen auf eine Umtriebszeit bedeutet dies einen Zuwachsverlust von 13% des stehenden Holzvorrates. Aichmüller (1962) fand bei Fichten in starken Zapfenjahren eine Zuwachsverminderung von 12 bis 21%. Er konnte im Vollmastjahr 1951, verglichen mit 1950, an Ästen aus dem oberen Kronenbereich zudem eine Verminderung der durchschnittlichen Trieblänge (Trieblänge II. Ordnung) um 34%, eine Verminderung der Anzahl Nadeln um 23% und eine Verminderung der durchschnittlichen Nadellänge um 22% feststellen. Die Zuwachsverminderung in den Folgejahren wird vermutlich durch ein Reservestoff-Defizit und das erwähnte Triebmanko verursacht. Die Fichte bildet im Holz nur wenig Speichergewebe aus. Sie erhält daher die für eine Vollmast nötigen Reservestoffe vermutlich direkt von der Assimilation. Dies könnte die starke Auswirkung einer Vollmast auf das Wachstum erklären.

4. Konsequenzen

Zur Erfassung der «neuartigen Waldschäden» wurden in einigen Staaten Europas landesweite Waldschadeninventuren durchgeführt. Die Auswirkung der Blütenbildung auf die Kronenstruktur der Fichte hat man jedoch nicht berücksichtigt, da sie nicht erkannt oder unterschätzt wurde. Die Ansprache des Gesundheitszustandes wird dadurch negativ beeinflusst. Dies wirkt sich vor allem auf höher gelegenen Standorten aus. Zum einen treten auf subalpinen Standorten vorwiegend Bürstenfichten auf, bei denen die Auswirkung der Blütenbildung auf die Struktur der Krone noch grösser ist als bei Kammfichten. Zum anderen ist bei Fichten der subalpinen Stufe der Kronenbereich, in dem die

weiblichen Blüten gebildet werden, grösser als bei Fichten der unteren Stufen; dies wegen der grösseren einfallenden Lichtmenge als Folge der teilweise offenen Bestandesstrukturen und als Folge der Meereshöhe. Die Fichten der subalpinen Standorte sind wegen der Bestandesstrukturen sehr gut ansprechbar und haben wegen der Auswirkungen der wiederholten Blütenbildung eine transparente Krone. Zudem verursachen die extremen Umweltbedingungen starke mechanische Belastungen der Baumkronen. Aus diesen Gründen weisen geschlechtsreife Fichten der subalpinen Stufe ein zerzaustes Aussehen auf.

5. Zusammenfassung

Die Blütenbildung hat eine sehr grosse Auswirkung auf die Kronenstruktur der Fichte, weil die weiblichen und die männlichen Blütenknospen anstelle von vegetativen Knospen gebildet werden, die für die typische Verzweigung wichtig sind. Dadurch werden im Blühjahr und in den folgenden Jahren weniger vegetative Triebe gebildet. Die Auswirkung der Blütenbildung nimmt mit zunehmender Anzahl der Blüten zu. Je höher die Verzweigungsordnung eines blütentragenden Triebes (mit Blüte/Blütenstand endständig) ist, desto geringer ist die Auswirkung der Blütenbildung. Die Bildung der weiblichen Blütenknospen beeinflusst die Kronenstruktur und den Zuwachs stärker als die Bildung der männlichen. Bei Kammfichten ist die Auswirkung der Blütenbildung geringer als bei den Bürstenfichten, da erstere mehr intermediäre Triebe II. Ordnung bilden.

Für die Blütenbildung und vor allem für die Samenbildung werden grosse Mengen von Reservestoffen verbraucht. Dies verursacht im Blühjahr/Samenjahr eine Verminderung des Zuwachses. Die in den Folgejahren festgestellte Verminderung des Zuwachses ist vermutlich eine Folge des Triebmankos.

Die Blütenbildung der Fichte beeinflusst die Kronenstruktur so stark, dass sie bei der Beurteilung des Gesundheitszustandes berücksichtigt werden muss.

Literatur

Aichmüller, R. (1962): Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf Stärkenwachstum, Verzweigung und Benadelung der Fichte. Forstw. Cbl. *81,* 5/6: 156–181.

Danilov, D. (1953): Einfluss der Samenerzeugung auf die Struktur der Jahrringe, Botanitscheskij-Journal. Ref. In: Allg. Forstz. *8,* 41: 454–455.

Leibundgut, H., Marcet, E. (1953): Pollenspektrum und Baumartenmischung. Schweiz. Z. Forstwes. *104,* 11/12: 594–611.

Lüscher, D., Sieber, M. (1988): Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone: I. Allgemeines über die Blütenbildung. Schweiz. Z. Forstwes. *139,* 12: 1055–1061.

Lüscher, D. (1989): Strukturmorphologische Auswirkungen der Vitalitätsverminderung bei geschädigten Waldbäumen. Forschungsbericht 1985–1988. Institut für Wald- und Holzforschung; Fachbereich Dendrologie, ETH Zürich. In Vorbereitung.

Lyr, H., Polster, H., Fiedler, H.-J. (1967): Gehölzphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Marcet, E. (1975): Bemerkungen und Beobachtungen über den Augusttrieb. Schweiz. Z. Forstwes. *126:* 214–237.

Matthews, J. D. (1962): The production of seed by forest trees. In : IUFRO, Berichte, 13. IUFRO-Kongress Wien, 1961. 22—9. IUFRO-Büro, Forstliche Versuchsanstalt, Wien, 1962.
Rohmeder, E. (1967): Beziehungen zwischen Frucht- bzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbäume. Allg. Forstz. *22,* 3: 33—39.
Schmidt-Vogt, H. (1986): Die Fichte, Band II/1.Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
Schütt, P. (1984): Der Wald stirbt an Stress. Verlag C. Bertelsmann, München.
Tirén, L. (1935): On the fruit setting of spruce, its periodicity and relation to temperature and precipitation. Meddel. fran Statens Skogsförsöksanstalt *28,* 2—8: 413—524.