

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 67 (1980)

Artikel: Die ökologische und pflanzensoziologische Stellung der Eibe (*Taxus baccata*) in der Schweiz = The ecological and phytosociological situation of the yew-tree (*Taxus baccata*) in Switzerland

Autor: Leuthold, Christoph

Kapitel: 2: Systematische und ökologische Charakterisierung der Eibe

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308589>

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: 01.02.2026

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

in Aussicht genommen, dieser Arbeit eine speziell waldbaulich orientierte folgen zu lassen, die neben der waldbaulich-ertragskundlichen Wissensvermehrung über die Eibe vor allem Schutz, Hege und Vermehrung dieser Art im Rahmen des praktischen Waldbaus und Naturschutzes zum Thema haben soll.

2. Systematische und ökologische Charakterisierung der Eibe

Die phylogenetische Entwicklungsgeschichte einer Pflanze und ihr ökologisches "Schicksal" in den vergangenen Jahrtausenden spielt meistens eine wesentliche Rolle für ihr heutiges Vorkommen, sowohl in geographischer wie ökologischer Hinsicht. Dies ist für die Eibe in besonders hohem Masse der Fall. Für das Verständnis ihrer Stellung innerhalb der heutigen Vegetation scheint mir daher ein kurzer Ueberblick über die wichtigsten stammesgeschichtlichen Zusammenhänge sowie ein Einblick in die arealkundlichen Gegebenheiten unerlässlich. Um diese Verhältnisse auch in vegetationskundlicher Hinsicht besser zu verstehen, wird in einem speziellen "Strategie-Kapitel" die öko-physiologische Konstitution der Eibe in nähere Beziehung zu den "Hauptstrategien" der Holzpflanzen gebracht.

2.1. Zur Stammesgeschichte und Systematik der Eibe

Unter unseren Nadelhölzern nimmt die Eibe in vielerlei Hinsicht eine ausgesprochene Sonderstellung ein - so auch in ihrer Stammesgeschichte. Zu dieser Feststellung sind verschiedene Autoren von unterschiedlichen Ansätzen her gelangt. Was FLORIN (aus GREGUSS 1955) aus der Blütenstruktur schloss, konnte GREGUSS (1955) aufgrund der xylotomischen Erkenntnisse unterstützen: die Ordnung der *Taxales*, welche die beiden Familien der *Taxaceae* und der *Cephalotaxaceae* einschliesst, weist deutlich eine phylogenetische Verwandtschaft mit den *Cycadaceae* und den *Podocarpaceae* auf. Eine ähnliche Verwandtschaft besteht auch zu den *Araucariaceae* und zu den *Ginkgoaceae*. Alle vier, beziehungsweise sechs Familien dürften nach GREGUSS auf einen gemeinsamen Urstamm etwa im Karbon (ev. Perm) zurückgehen, der seinerseits dem dichotomen Archetypus entstammt (Abb. 1).

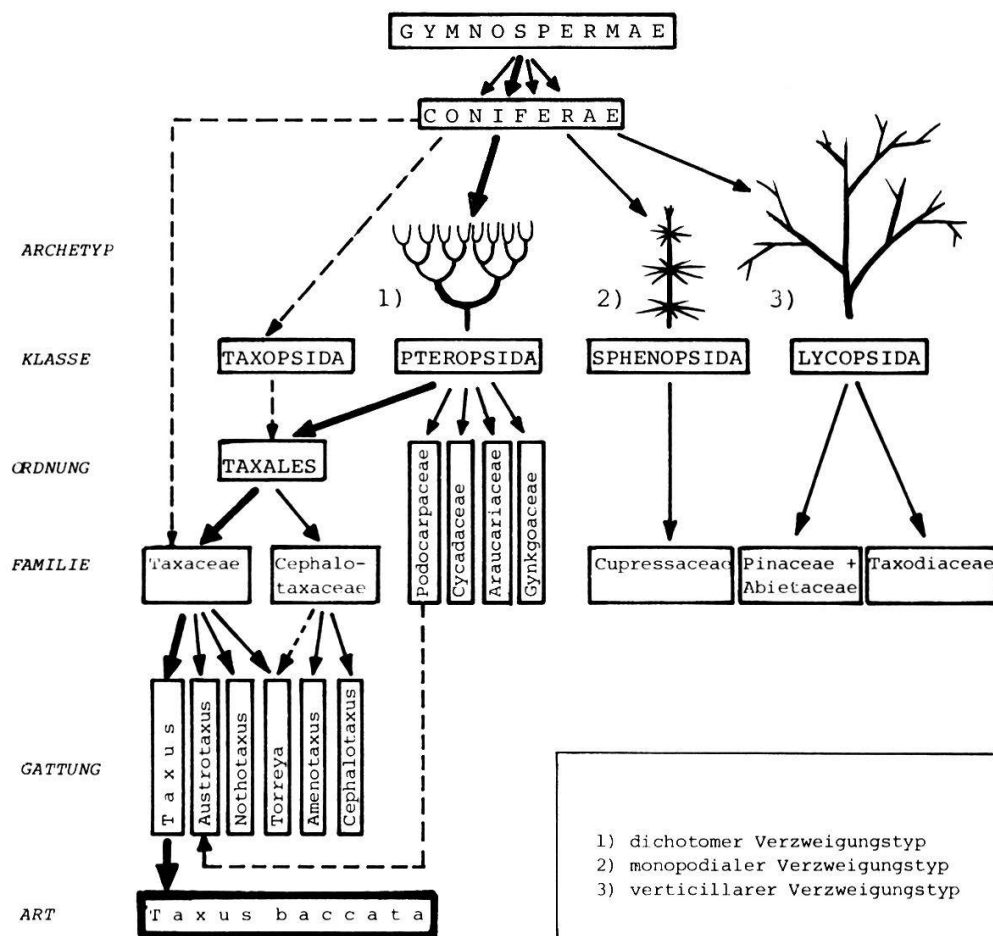


Abb. 1. Zur Stammesgeschichte der Eiche (*Taxus baccata*)



Abb. 2. Das Areal der Gattung *Taxus* (nach KRÜSSMANN 1970)

Alle diese Merkmale markieren nach GREGUSS eine vollkommen abgetrennte Stammesentwicklung der genannten Familien von den übrigen Coniferen (*Pinaceae* ((+ *Abietaceae*)), *Cupressaceae*, *Taxodiaceae*) und weisen gleichzeitig auf eine primitivere Entwicklungsstufe hin.

Diese Tatsachen haben einige Autoren dazu bewogen, die Familie der *Taxaceae* systematisch als eigenständige Linie aufzufassen und nicht mehr der Klasse der *Coniferae* zu unterstellen. ENGLER (1954) stellt so beispielsweise neben die *Coniferae* die Klasse der *Taxopsida*, die sich direkt von der Abteilung der Gymnospermen ableitet.

HESS et al. (1967-72), BINZ/BECHERER (1968) und andere fassen jedoch die *Taxaceae* weiterhin als Familie innerhalb der Klasse der *Coniferae* auf.

Die Ordnung der *Taxales* umfasst nach GREGUSS (1955) die beiden Familien der *Cephalotaxaceae* mit den Gattungen *Cephalotaxus* und *Amenotaxus* und der *Taxaceae* mit den vier Gattungen *Taxus*, *Nothotaxus*, *Torreya* und *Austrotaxus*.

2.2. Die Verbreitung der Gattung *Taxus*

2.2.1. Das weltweite *Taxus*-Areal (Abb. 2)

Die Gattung *Taxus* umfasst nach HESS et al. (1967) nur eine Art mit sieben geographisch abgetrennten Sippen. MEUSEL (1965) plädiert dafür, die Sippen als Unterarten einer einzigen, zirkumpolar verbreiteten Art aufzufassen. Eine davon besiedelt Europa (*T. baccata*), zwei finden sich in Ostasien und im Himalayagebiet (*T. cuspidata*, *T. wallichiana*) und vier sind in Nordamerika zuhause (*T. brevifolia*, *T. canadensis*, *T. floridiana*, *T. globosa*). Jede dieser Sippen weist zahlreiche morphologische Spielarten auf, die vor allem in Gärten gezüchtet werden (vgl. KRÜSSMANN 1970).

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass *Taxus* ausschliesslich auf der nördlichen Hemisphäre vorkommt. Dies gilt auch für die ganze Familie der *Taxaceae*. GREGUSS (1955) hat dieses Phänomen eingehend untersucht und festgestellt, dass sich aufgrund xylotomischer Merkmale zusammengehörige Familien oder Gattungen der Gymnospermen gruppieren lassen, die bis auf eine Ausnahme im südostasiatischen Raum (malajischer Archipel) konsequent geographisch geschlossene Räume besiedeln, was auch von MEUSEL (1965) betont wird. In Ver-

bindung mit der erdgeschichtlichen Hypothese über frühere Ausbildungen der Kontinente, wonach es im Oberkarbon auf der Nord-Hemisphäre einen "Arktischen Kontinent" (~ heutiges N-Amerika + Grönland) und eine Landmasse "Angara" (~ heutiges Asien), auf der Süd-Hemisphäre das "Gondwanaland" (~ heutiges Südamerika, Afrika, Arabien, Indien und Australien) gegeben haben soll, gelingt es GREGUSS zu zeigen, dass die verschiedenen stammesgeschichtlichen Ursprünge der Gymnospermen in jene Epoche zurückreichen müssen: Typen mit gleichartigen Merkmalen kommen einheitlich immer nur auf der Süd- oder der Nord-Hemisphäre vor. Die Besonderheit des südostasiatischen Raumes, wo wir heute als einzigem Ort der Erde sämtliche Familien der Gymnospermen durch mindestens eine Art vertreten finden, bildet die Grundlage um anzunehmen, dass dort damals die einzige Kontaktzone zwischen dem Nord- und dem Südkontinent war. Dieses Gebiet könnte demzufolge vielleicht die "Wiege der Nadelhölzer" gewesen sein (GREGUSS 1955). GREGUSS zweifelt jedoch auch selbst an dieser Theorie und neigt letztlich eher zur Annahme, diesem Raum die Rolle eines Ur-Refugiums einiger übriggebliebener Arten einer längst untergegangenen, noch viel früheren Vegetation zuzuschreiben. Von hier aus müsste dann die schrittweise (Rück-)Besiedlung der heutigen Vegetationsareale erfolgt sein. Diese Annahme würde sich auch mit der Ansicht von TAKHTAJAN (1959, aus HÜBL 1969) vertragen, wonach die Coniferen eher ein polnahes Entstehungsgebiet haben.

Nirgends sonst als in Südostasien konnte seither offenbar eine derartige geographische Durchmischung von nord- und süd-"bürtigen" Familien stattfinden. Wüstengürtel, Gebirgszüge und Meere scheinen zu grosse Barrieren gewesen zu sein. Immerhin ist es doch erstaunlich, dass etwa im Fall von *Taxus* nirgends, auch nicht beispielsweise über die mittelamerikanischen Gebirgszüge von Mexiko her ein Durchbruch der Gattung in Richtung Süden erfolgen konnte. Die in Frage kommenden ökologischen Areale scheinen bereits über sehr grosse Zeiträume derart dicht mit andern Arten belegt worden zu sein, dass das Eindringen neuer Baumarten aus Konkurrenzgründen nicht mehr möglich war.

Das weltweite Verbreitungsgebiet von *Taxus* ist somit von der erdgeschichtlichen Entwicklung her bereits wesentlich eingeschränkt gegenüber dem aufgrund der ökologischen Konstitution theoretisch möglichen Areal. *Taxus* ist heute vielleicht in gut der Hälfte der für die Gattung klimatisch gün-

stigen Gebiete der Erde überhaupt vertreten.

Kartographisch sind die weltweiten heutigen Eibenvorkommen bei KRÜSS-MANN (1970) und MEUSEL (1965) sehr übersichtlich dargestellt (Abb. 2.). Auch andere Autoren befassen sich, z.T. schon sehr früh, mit dem Areal der Gattung *Taxus*, so etwa PILGER (1903), STUDDT (1926), SCHMUCKER (1942), MEUSEL (1943 und 1965, mit Verbreitungskarten), WALTER und STRAKA (1970, mit Karten) u.a.

2.2.2. Das europäische *Taxus*-Areal

Das europäische Areal von *Taxus* umfasst im Nordwesten die gesamten Britischen Inseln und reicht im Norden bis nach Süd-Norwegen, wo Eiben bis zu $62\frac{1}{2}^{\circ}$ nördlicher Breite vorkommen. Die Eibe hält sich mit ihrer Verbreitungsgrenze jenseits der Baltischen See an deren Ostufer und verläuft vom südlichsten Zipfel Finnlands ziemlich genau in Richtung Süden. Die östliche Verbreitungsgrenze liegt dann etwa auf der polnisch-russischen und weiter südlich auf der rumänisch-russischen Grenzlinie (Karpaten) bis zum Schwarzen Meer. Hier bildet *Taxus* praktisch ein geschlossenes, europäisch-vorderasiatisches Teilareal: Krim, pontisches Gebirge, Kaukasus, Nordpersien. Im Mittelmeerraum ist der östlichste Wuchsort im vegetationskundlich sehr bemerkenswerten Amanusgebirge zu finden (Süd-Türkei, Golf von Iskendrun). *Taxus baccata* ist sodann an der türkischen Aegäisküste, im südlichen Balkan, in den dalmatinischen Küstengebirgen, auf dem Apennin, in den Pyrenäen, aber auch noch in der Sierra Nevada (subalpin) zuhause. Ferner auf vielen Mittelmeerinseln und - als südlichste Exklave - in Algerien (vgl. Abb. 3).

2.2.3. Die Eibe, ein "ozeanisches" Florenelement

Generell kann man sagen, dass das horizontale Verbreitungsgebiet der Eibe ozeanischen Klimacharakter aufweist. Die Eibe wird denn auch von vielen Autoren als typisch "ozeanisches" Florenelement angeführt (z.B. von WALTER 1927 und 1970, ROSENKRANZ 1934, MEUSEL 1943).

Wohl die klarste diesbezügliche Umschreibung des Eiben-Areals findet sich bei MEUSEL (1965): "Die Gattung *Taxus* besiedelt mit nah verwandten Arten ein zirkumpolares meridional-temperates, vorwiegend montan-kollines Areal, das sowohl in Ostasien als auch in Amerika in die subtropischen Gebirge über-



Abb. 3. Die europäische Verbreitung der Eibe (*Taxus baccata*) (nach MEUSEL, ergänzt; aus WALTER und STRAKA 1970).

greift und eine charakteristische ozeanische (oz_{1-2} , vgl. Abb. 4) Disjunktion erkennen lässt (Abb. 4.). Die flächenmässige Verbreitung in der temperaten Zone ist gegen das Innere des Kontinents aber infolge des ausgesprochen ozeanischen Charakters der Gattung stark begrenzt. Nur in Kanada dringt *Taxus* aus den gemässigten Breiten etwas in die subboreale Zone ein. All die aufgeführten Typisierungen der Eibe und ihres Areals bedürfen jedoch einer genaueren inhaltlichen Klärung, um ökologisch sinnvolle Aussagen daraus ableiten zu können. Das gilt insbesondere für das Begriffspaar Ozeanität-Kontinentalität. Es soll daher kurz auf einige diesbezügliche Ansätze hingewiesen werden sowie auf die Problematik solcher Begriffe, die einen ganzen Fächer variabler ökologischer Faktoren einschliessen können: Eine mathematische Definition der Ozeanität gibt beispielsweise ROSENKRANZ (1934): er bildet den sogenannten "Ozeanitätskoeffizienten" - einen Wert, der sich an Koeppens "reduzierte Regenmenge" anlehnt und die Niederschlagsmenge durch die Temperatur teilt. Dabei wird nur die Summe aus den Monatsmitteln der Hauptvegetationszeit (März-Oktober) gebildet. ROSENKRANZ geht von der Annahme aus, dass steigende Temperatur bei

gleichbleibenden Regenmengen eine Zunahme an Kontinentalität bedeutet.

Es versteht sich, dass gerade für die Verbreitung ozeanischer Arten, welche meistens viel mehr von den absoluten Wintertemperaturen oder vom Spätfrost abhängen, ein Ozeanitätsbegriff, der auf Regenmengen aufbaut, nur sehr bedingt brauchbar ist.

BÖCHER (1943) verwendet für seine Vegetationsgliederung eine gemischte Faktorenanalyse, die auf der einen Seite auf der Abstufung in vier Wärmeregionen (hocharktische, niederarktische, boreale und mitteleuropäische Region) beruht, auf der anderen Seite einen Ozeanitätsgradienten verwendet, der je drei Ozeanitäts- bzw. Kontinentalitätsstufen umfasst. Für die jeweils zu charakterisierenden Faktoren verwendet er typische Indikator-Arten, deren Verbreitungsgrenzen möglichst stark von einem der zu charakterisierenden Faktoren abhängen. Es ist klar, dass bei diesem Ansatz die Gefahr besteht, im Kreis herum zu argumentieren, doch gibt er uns umgekehrt die Chance, die realen Verhältnisse relativ fein zu erfassen, anstatt recht grob mit ziemlich abstrakten Größen operieren zu müssen.

Für die Definition solcher Wärmeregionen müssen z.B. vor allem Arten gefunden werden, die bestimmte Wärmeforderungen stellen und daneben auf Ozeanität beziehungsweise Kontinentalität kaum reagieren (= "indifferente Arten", z.B. *Evonymus europaeus*, *Quercus*). Umgekehrt werden Arten, deren Areal ganz oder teilweise durch bestimmte Faktoren der Kontinentalität begrenzt ist, zur Charakterisierung der Ozeanitätsstufen verwendet (z.B. *Erica*, *Ledum*, *Fagus*, *Hedera*). BÖCHER trägt dabei auch der Tatsache Rechnung, dass sich gewisse Arten im Norden anders (z.B. "kontinentaler") verhalten als im Süden ("mediterran-atlantische" bzw. "boreal-kontinentale" Verbreitungstendenz).

Damit wird deutlich, wie komplex die Begriffe "kontinental" und "ozeanisch" in Wirklichkeit sind und wie trügerisch es wäre, zu glauben, das ökologisch-physiologische Verhalten einer Pflanze mit solchen Begriffen hinreichend umschreiben zu können.

SCHMID (1945) warnt denn auch seinerseits ausdrücklich vor dieser Illusion, wenn er schreibt: "Das atlantische Florenelement ist keine Einheit, weder chorologisch, noch ökologisch, noch biocoenologisch, noch genetisch." Und er fordert: "Das Frageschema, mit dem diese Situation erfasst werden kann, muss enthalten in Bezug auf die Arten: Areal (vertikal und horizontal: konti-

nuierlich oder disjunkt), Migrationsfähigkeit, systematische Stellung, phylogenetische Verhältnisse, Verwandtschaften, Phytopalaeontologie, Epiontologie, biocoenologisches Verhalten; in Bezug auf das Milieu: Angaben über die Klimazonierungen und Landverteilung in den verschiedenen Erdperioden, über Gebirgsbildung und damit verbundene Klimaänderungen, über die absoluten Wärmeschwankungen."

Für die vorliegende Arbeit sind diese Einsichten insofern von Bedeutung, als wir für das Verständnis des ökologischen Verhaltens der Eibe in der Schweiz zwar vieles aus den weltweiten und besonders aus den europäischen Gegebenheiten herausinterpretieren können, uns jedoch hüten müssen, einzelne Phänomene zu hoch zu bewerten, isoliert zu betrachten oder zu leichtfertig zu verallgemeinern. Umgekehrt zeigt sich immerhin, dass Definitionen, wie jene von BÖCHER, zu Recht wirklichkeitsnahen und sinnvollen Aussagen führen, wie z.B. das kartographische Anwendungsbeispiel von MEUSEL und JÄGER (MEUSEL 1965) beweist. Hier deckt sich das Areal von *Taxus* mit wenigen Ausnahmen recht genau mit Flächen, die durch die Ozeanitätsstufen oz_1 und oz_2 umschrieben werden (Abb. 4).

Die vertikale Gliederung des Eibenareals ist vor allem durch die Tatsache gekennzeichnet, dass die Eibe nach übereinstimmenden Angaben verschiedenster Autoren in klimatisch ausgeglichenen humiden Gebirgslagen durchaus gut gedeiht (MEUSEL 1965 und 1943, ROSENKRANZ 1934, u.a.). In Mitteleuropa hat die Eibe ihren Verbreitungsschwerpunkt in der montanen Stufe, gelangt im nördlichen Alpenraum oft bis in die subalpine Stufe und hat schliesslich in Südeuropa sogar ihre Hauptverbreitung in dieser Stufe (Pyrenäen: bis 2000 m ü.M.). Der Anstieg der oberen Verbreitungsgrenze von *Taxus* gegen Süden hin geht auch bereits aus dem spärlichen Zahlenmaterial von KIRCHNER et al. (1905) hervor. Weltweit sind als höchste Lagen folgende Eibenvorkommen bekannt: WALTER (1968) nennt im Himalaya Eiben auf 2200 m und HESKE (1932) beschreibt aus demselben Gebiet feuchte Eibenstandorte gar noch auf über 3000 m Höhe. Der Sachverhalt des Anstiegs der *Taxus*-Vorkommen gegen Süden entspricht grundsätzlich der von GAMS (1931) vertretenen Auffassung, wonach zunehmender Anstieg im Gebirge klimatisch gleichbedeutend ist mit zunehmender Ozeanität.

Unter Ozeanität muss in diesem Falle vor allem die hygrische Komponente verstanden werden, denn nicht die Temperatur, sondern die zunehmende

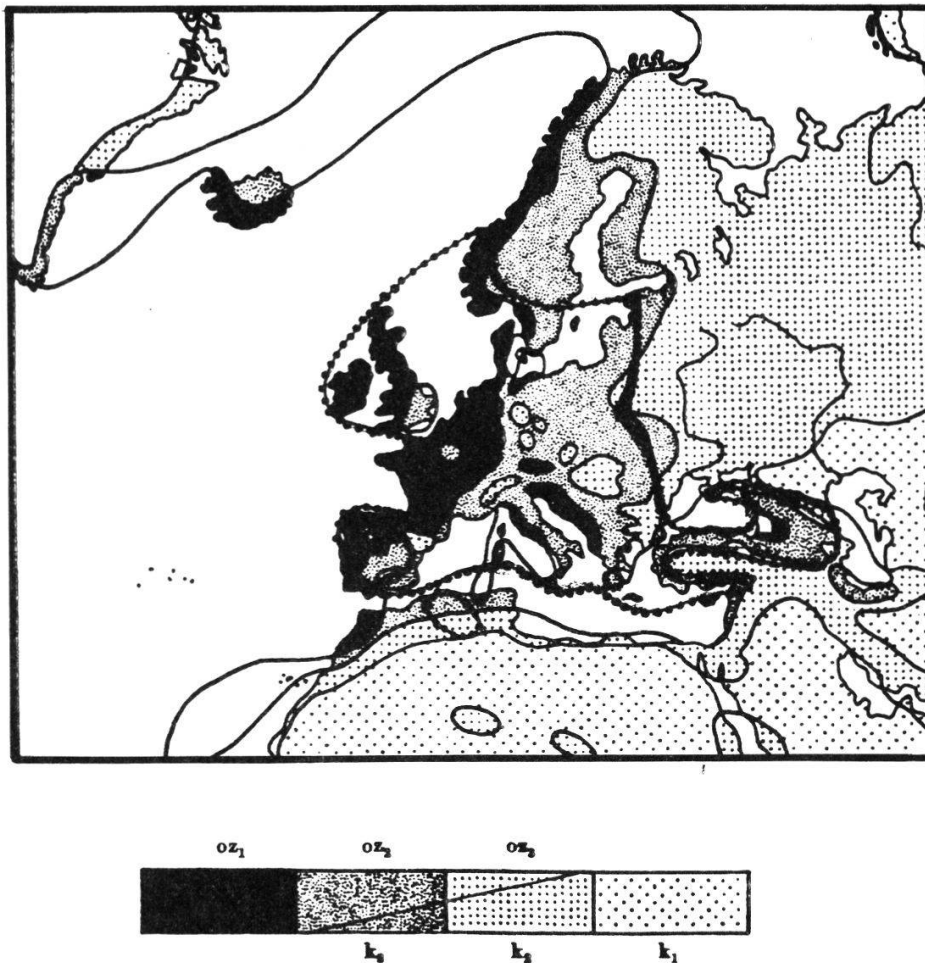


Abb. 4. Ozeanitätsstufen in Europa zum Vergleich mit dem Eibenareal (nach MEUSEL 1965).

oz₁₋₃ = Ozeanitätsstufen

k₁₋₃ = Kontinentalitätsstufen

— = *Taxus baccata*-Areal

Sommertrockenheit zwingt vermutlich die Eibe im mediterranen Raum zum Ausweichen in Gebirgslagen; (bezüglich der thermischen Dimension der Ozeanität ist die allgemeine Aussage von GAMS nicht haltbar; denn für Temperaturextreme und Strahlungsklima liegen die Verhältnisse ja genau umgekehrt). Bei genauerem Hinsehen dürfte jedoch eine weitere Ursache für das vermehrte Vorkommen der Eibe in höheren Lagen gegen Süden hin mitverantwortlich, wenn nicht sogar Hauptursache sein: die Wirkung der hohen Nachttemperaturen. Sie bewirken, dass viele Pflanzen mit Herkunft aus kühleren Klimaten nachts zu aktiv bleiben und

(zu) grosse Teile der Tagesproduktion wieder veratmen (geöffnete Spaltöffnungen). Durch diesen Produktivitätsverlust sind sie dann mit den an das Mittelmeerklima besser angepassten, eigentlich mediterranen Arten nicht mehr konkurrenzfähig.

Die bisherigen Hinweise genügen, um auch zu veranschaulichen, wie leicht mit den Begriffen "Ozeanität" und "Kontinentalität" mehr Verwirrung als Klärung bewirkt werden kann. WALTER und STRAKA (1970) warnen daher auch vor vergleichenden Aussagen z.B. über Kontinentalität in verschiedenen Höhenlagen unterschiedlicher Grossklimare. Zumindest ist jeweils genau anzugeben, ob man die thermische oder die hygrische Dimension anspricht.

Für die Definition des europäischen Eibenareals ergibt sich aus dieser Erkenntnis die Notwendigkeit, die Arealgrenzen näher zu umschreiben: danach dürfte der osteuropäische Grenzverlauf vor allem auf einer thermischen Begrenzung (tiefe Wintertemperaturen) beruhen, während es im Süden nicht so eindeutig zu sein scheint, ob nun ebenfalls eine thermische Komponente (zu hohe Nachttemperaturen) oder die Sommertrockenheit ausschlaggebend ist. Limitierender Faktor an der Nordgrenze, die praktisch mit jener von Edellaubwäldern zusammenfällt, dürfte die Wärmesumme in der Vegetationszeit sein (vgl. KLÖTZLI 1975).

Das Phänomen subtropisch-tropischer Vorposten im Bereich humider Gebirge kann nach MEUSEL (1965) übrigens bei sämtlichen mitteleuropäischen Nadelhölzern, besonders aber bei *Abies* und *Taxus* beobachtet werden. Auch bei der Buche kennen wir ja die selbe Erscheinung. Im Fall von *Taxus* spricht MEUSEL (1943) bei den regenfeuchten Gebirgsvorkommen von "Verbindungsstandorten" zwischen den verschiedenen Sippen und misst ihnen deshalb pflanzengeographisch und verbreitungsgeschichtlich eine wesentliche Rolle bei der Areal- und Sippenbildung zu. Diese Standorte finden sich im wesentlichen im pontischen Gebirgszug, im Kaukasus, in Nordpersien, im Himalaya und in Südwestchina (vgl. Abb. 2).

Nebst dieser Besonderheit fällt am europäischen Areal von *Taxus* noch eine grosse Fehlstelle im atlantischen Frankreich (Westküste) auf, für die sich nach MEUSEL (1965) nur schwer eine Erklärung finden lässt. Die Vermutung, die er 1943 formuliert hat, wonach diese Lücke mit der starken Bindung der Art an das Kalkhügelland zusammenhängt, das in den westeuropäischen Tief-

lagen fehlt, steht auf wackeligen Beinen, da sich die Theorie der Bindung von *Taxus* an Kalk nicht aufrechterhalten lässt (vgl. folgende Kapitel).

Für dieses grosse, ebene Gebiet, das sich nirgends über 500 m ü.M. erhebt, scheint viel eher eine Erklärung auf der Hand zu liegen, wie sie für die warmen Gebiete des Mittelmeerraumes zu geben versucht wurde (zu hohe Atmungsverluste in den warmen Sommernächten). Die Frage bleibt offen, wieweit es sich hier auch um ein vorwiegend anthropogenes Phänomen handeln könnte, indem nämlich die Eibe in jenen Gebieten unter Umständen während Jahrhunderten mit System ausgerottet wurde, ähnlich etwa wie in England während des 15. Jahrhunderts (Bogenholz), wo im Anschluss an die Eibenvernichtung im 16. Jahrhundert grosse Eibenimporte aus den Alpenländern nachgewiesen sind (ROSENKRANZ 1934, HOOPS 1905). Zudem lag die französische Westküste, vor allem bei den damaligen Transportverhältnissen, um einiges näher als der schwer zugängliche Alpenraum. Weiter wäre auch die Frage genauer abzuklären, ob die Eibe in jenen Gebieten heute tatsächlich vollkommen fehlt, oder ob vielleicht einfach keine Angaben über vereinzelte Vorkommen vorliegen, ähnlich, wie ich das trotz intensiver Umfrage für einige Gebiete der Schweiz feststellen konnte (vgl. hiezu auch Kapitel 4.2.4.).

2.2.4. Arealverwandtschaften

Von verschiedenen Autoren wird die nahe Arealverwandtschaft der Eibe mit andern "ozeanischen" Elementen hervorgehoben. So betont MEUSEL (1943) die wesentlichen Beziehungen zwischen den Arealen von *Taxus*, *Fagus*, *Hedera* und *Ilex*, wobei er dem historischen Geschehen, d.h. der dynamischen Betrachtungsweise der Vegetationsgliederung einen mindestens so wichtigen Stellenwert zumisst, wie dem ökophysiologischen Verhalten der Arten im Einzelfall. Durch diesen Rahmen des vegetationsgeschichtlichen Ablaufs werden die Begriffe Ozeanität und Kontinentalität als Charaktergrössen einer Art auch in der zeitlichen Dimension relativiert. Mit den Aehnlichkeiten und Unterschieden der Eibenverbreitung zu den Arealen anderer ozeanischer Elemente haben sich viele Autoren genau auseinandergesetzt. Wir erhalten durch ihre Aussagen im einzelnen oft wertvolle Hinweise auf Verwandtschaften, die auch im soziologischen Teil dieser Arbeit deutlich hervortreten. Nach HOOPS (1905) ist bei-

spielsweise die östliche Arealgrenze der Eibe, also die Begrenzung durch kontinentale Temperaturextreme, fast identisch mit jener der Buche. Dasselbe hat auch ROSENKRANZ (1934) in Oesterreich weitgehend bestätigt gefunden. Neuere Betrachtungen zeigen jedoch zusätzlich, dass die Eibe, vor allem gegen Norden hin (z.B. an der polnisch-russischen Grenze), unter Umständen doch merklich weiter in den kontinentalen Klimabereich vorzudringen vermag (MEUSEL 1965, KRÜSSMANN 1970). Dasselbe Phänomen kann auch durch meine eigenen Beobachtungen relativ kontinentaler Standorte im Wallis bestätigt werden. Seine möglichen Ursachen werden in den Kapiteln 4.2.5. und 5.2 näher besprochen.

Auch MAYER (1951) fand am Königssee Eiben auf Standorten, über deren Kontinentalität er sich eher erstaunt äussert. Zu der Gruppe ozeanischer, beziehungsweise "atlantisch-mediterran-montaner" Elemente (SCHMID 1945), deren Verhalten verschiedentlich zusammen mit der Eibe untersucht und in ihre Nähe gestellt wurde, gehören vor allem *Ilex aquifolium*, *Hedera helix*, sowie die besonders wärmeliebenden Arten *Daphne laureola*, *Evonymus latifolius*, *Primula vulgaris*, *Tamus communis*, *Heleborus foetidus*, *Carex strigosa* (ROSENKRANZ 1933) und *Castanea sativa* (RAINER 1926).

2.3. Zur ökophysiologischen Konstitution der Eibe im Rahmen der ökologischen "Hauptstrategien" der Bäume

Die bisherigen Betrachtungen haben gezeigt, dass die Eibe unter unseren Nadelbäumen eine ausgesprochene Sonderstellung inne hat. Diese Tatsache kommt auch durch ihre ökophysiologischen Eigenschaften deutlich zum Ausdruck. Diese Eigenschaften, in der Literatur in ihrer Ganzheit oft als "Konstitution" benannt, werden in der Folge unter dem Begriff "Strategie" ¹

¹ Der Begriff "Strategie" erzeugt teilweise nicht sachgemässe Vorstellungen, indem er dem militärischen Wortschatz entliehen, Vorstellungen wie "geplanter Angriff" oder "Rückzug", "feindseliges Kampfgeschehen" und dergleichen assoziiert. Der Grund, weshalb er hier trotzdem verwendet wurde, liegt erstens darin, dass er die Wirklichkeit ein dynamisches Geschehen unter aktiver Mitbeteiligung des beschriebenen Organismus, besser wiedergibt als der statische Begriff "Konstitution". Ausserdem geschah die Reflexion über diesen Begriff erst, als er bei mir und meinen näheren Fachkollegen schon voll "eingebürgert" und teilweise in verwandten Arbeiten publiziert worden war.

umschrieben (in Analogie zu den Arbeiten von KLÖTZLI (1975), BURNAND (1976), ROTH (1979), Mitglieder unseres wald-ökologischen Teams am Geobotanischen Institut der ETH).

2.3.1. Die beiden ökologischen Hauptstrategien der Bäume

Für unsere Betrachtung können wir von zwei grundsätzlichen Hauptstrategien ausgehen:

Der erste Haupttyp umfasst laubwerfende Baumarten, welche eine physiologische Schädigung ihrer Assimilationsorgane durch ungünstige Umwelteinflüsse umgehen, indem sie in der gefährlichen Jahreszeit den gesamten Assimilationsapparat abstossen und dafür keine besonderen Schutzvorrichtungen gegen Kälte und Trockenheit brauchen. Die Assimilationsorgane bestehen also gewissermassen aus "billigem" Material, das in jeder Vegetationsperiode neu aufgebaut werden muss. Die Beschränkung auf die "gute" Jahreszeit ermöglicht dafür die Ausbildung stark exponierter Blattformen, die bezüglich Raum- und Lichtausnutzung optimale Assimilationsbedingungen besitzen (WALTER 1968, u.a.).

Oekologisch bedeutet dieses Prinzip einen relativ schnellen äusseren Stoffkreislauf, der vor allem an windexponierten und steilen Standorten eine erhöhte Gefahr von Nährstoffverlust in sich birgt. Dieses Prinzip sei in Übereinstimmung mit KLÖTZLI (1975), BURNAND (1976) und ROTH (1979) "Wegwerfstrategie" genannt. Sie schränkt die Areale der betreffenden Arten auf Standorte mit relativ frostsicherer Vegetationsperiode und guter Wasserversorgung ein.

Demgegenüber steht der zweite Haupttyp, die immergrünen, skleromorphen Nadelhölzer, welche sehr dauerhafte Assimilationsorgane ausbilden, die sich auf extreme Klimaeinwirkungen einstellen können und diese in der Regel schadlos überdauern. Sie setzen für die Ausbildung aufwendiger Schutzvorrichtungen (v.a. gegen Kälte und Trockenheit) und einen verstärkten Blattbau einen wesentlichen Teil ihrer Nettoassimilation ein (verdickte Kutikula, mehr Sklerenchym, Wachsschichten, Anpassung der physiologischen Prozesse usw.) (WALTER 1956). Dafür müssen sie nicht alljährlich den gesamten Assimilationsapparat neu aufbauen. Auch die nadelförmige Blattgestalt selbst ist nach WALTER (1970), LARCHER (1973) und anderen ebenfalls eine Anpassung an extreme Verhältnisse, v.a. an Fröste, die aber, wie erwähnt, mit dem Verzicht auf

optimale Assimilationsbedingungen erkaufte wird (vgl. "Eibenstrategie", Tab.2). Die immergrünen Pflanzen sind grundsätzlich in der Lage, die jeweils "guten Momente" ungünstiger Klimaperioden, vor allem in den Uebergangsjahreszeiten, produktiv auszunützen (TRANQUILLINI 1960). Dazu ist die Nadelform auch insofern geeignet, als der Transportweg zwischen Assimilationsort (Peripherie) und Blattnerve klein ist.

Diese rasche Assimilationsbereitschaft kann vor allem im Frühling ein grosser Vorteil sein, indem die während des Winters in pflanzenverfügbarer Form akkumulierten Nährstoffe im Boden den übrigen Pflanzen sozusagen weggeschnappt werden können, bevor diese selbst aktiv sind.

Im Herbst konnte ich weiter beobachten, dass die Früchte noch an den Eiben hängen, wenn das Laubdach schon stark gelichtet ist. Ob dadurch die Fruchtreife in einem entscheidenden Moment auch an relativ ungünstigen Standorten noch ermöglicht wird, wäre genauer abzuklären (vgl. Bedeutung der Herbstsonne für Trauben).

Ich bezeichne diese Strategie, wiederum gemeinsam mit BURNAND, KLÖTZLI und ROTH, als "Allzeit-Bereit-Strategie".

Bei der ökologischen Ausdifferenzierung der Vegetationszonen haben diese zwei Hauptstrategien eine zentrale Rolle gespielt, wobei die verschiedensten Zwischenlösungen und Kombinationen erkennbar werden.

Für den Wettbewerb zwischen sklerophyllen Immergrünen (v.a. Nadelbäumen) und laubwerfenden Arten gibt WALTER (1956) zwei ausschlaggebende Faktoren an (vgl. auch HÜBL 1969 und PISEK 1960):

1. Die erwähnte Tatsache, dass die Sklerophyllen im Mittel drei mal mehr Material pro Blattfläche in den Aufbau des Assimilationsapparates investieren als die sommergrünen Laubbäume.
2. Den Nachteil, dass der Blattanteil (Assimilationsorgane) an der Gesamtmasse (Trockengewicht) bei den sklerophyllen Bäumen mehrfach kleiner ist als bei sommergrünen. Das bedeutet eine relativ geringere Assimilationsfläche, folglich auch geringere Stoffproduktion.

Im weiteren kommt hinzu, dass auf Standorten mit genügender Wasserversorgung die Bruttphotosynthese der Sklerophyllen sowohl pro Gramm Trockensubstanz wie pro Flächeneinheit wesentlich geringer ist als bei den sommergrünen Arten (vgl. Tab. 1 sowie KREEB 1974, LARCHER 1973, PISEK 1960, WALTER 1956).

Für die Beurteilung der tatsächlichen Leistungsfähigkeit einer Art muss jedoch zusätzlich die Atmungsintensität in Rechnung gestellt werden. Wir müssen wissen, wieviel von der Bruttphotosynthese für die verschiedenen Auf- und Umbauprozesse (Stützgewebe, Holzkörper, Schutzstoffe usw.) zwecks Energiegewinnung wieder veratmet wird. Erst so erhalten wir ein Bild vom tatsächlichen Wirkungsgrad der Photosynthese. Als Mass für diese Effizienz gibt LARCHER (1973) den sogenannten ökonomischen Koeffizienten an:

$$OeK_P = \frac{\text{Bruttphotosynthese } (P_b)}{\text{Atmung } (R)} \approx \frac{\text{Nettphotosynthese } (P_n) + R}{R}$$

Tab. 1. Nettoassimilation (P), Dunkelatmung (R), ökonomischer Koeffizient (OeK) und Lichtkompensationspunkte (LKP) verschiedener Strategietypen (nach LARCHER 1973 und ELLENBERG 1978). KREEB (1974) gibt zur Assimilation etwas abweichende Werte an, v.a.bezüglich der oberen Grenze.

Typus	P Netto- assimilation		R At- mung	OeK	LKP in °C		Art
	mg CO ₂	mg CO ₂	mg CO ₂	P _{max} + R _{max}	unterer	ober- rer	
	dm ² ·h	g·TG·h	g·TG·h	R _{max}	(W)	(S)	
Sonnenkräuter	20-50	30-80	5-8	11			
Schattenkräuter	4-20	10-30	2-5	7			
Sommergrüne Laubhölzer:							
Lichtblätter	10-20	15-25	3-4	7,3			
Schattenblätter	5-10	-	1-2	-	-	-5	43 <i>Fagus</i>
Immergrüne Laubhölzer:							
Lichtblätter	5-15	3-10	0,7	15,3	-6	-4	42 <i>Prunus laur.</i>
Schattenblätter	-	-	0,3	-	-8	-	48 <i>Olea europ.</i>
					-4	-	42 <i>Quercus ilex</i>
Immergrüne Nadelhölzer:		(12?)	0,7*		-8	-5	41 <i>Taxus baccata</i>
Lichtblätter			1,0	19	-6	-4	37 <i>Pinus silv.</i>
Schattenblätter	4-15	3-18	0,2	91	-7	-3	38 <i>Abies alba</i>
					(W) = Werte im Winter (S) = Werte im Sommer		

* Atmung von *Taxus baccata*: $0.68 \frac{\text{mg CO}_2}{\text{g TG} \cdot \text{h}}$ (nach PISEK 1960)

Für die Assimilation macht PISEK keine Angaben, doch kann grob angenommen werden, dass die Stellung zu den andern Arten etwa gleich ist, wie für die Atmung. Der Wert gehört somit etwa zwischen jenen der Licht- und Schattenblätter von immergrünen Laubhölzern.

Tabelle 1 zeigt deutlich, dass die Verhältnisse mit zunehmender Skleromorphie immer ungünstiger werden, da ein immer grösserer Anteil der Gewebe nur atmet und nicht assimiliert. Obschon jene Holzpflanzen, die am intensivsten assimilieren, absolut auch die grössten Atmungswerte zeigen, fällt die Bilanz der verbleibenden Nettoproduktion doch deutlich zu ihren Gunsten aus.

Die skleromorphen Laubgehölze, und analog dazu auch die Eibe, bauen zudem einen sehr dichten Holzkörper und eine grosse Wurzelmasse auf, wozu es bedeutender Energieinvestitionen bedarf. Es ist daher möglich, dass diesen Arten allein schon aus den bisher erwähnten Zusammenhängen heraus in ihrer räumlichen Gestalt relativ enge Grenzen gesetzt sind: sie erreichen vermutlich bald eine Art "Grenzertragsgrösse" an jenem Punkt, an dem ein weiteres Wachstum im Sinne räumlicher Ausbreitung den Atmungsbedarf beziehungsweise den Transpirationsverlust mehr vergrössert, als die zusätzliche Nettoproduktion wettmacht (Verhältnis Wurzel- und Stammasse zu Blattmasse). Dies gilt vor allem in Klimaten mit grösseren Trockenperioden. Die hohen Investitionen zahlen sich somit nur in klimatischen Regionen und auf Standorten aus, wo sie tatsächlich nötig sind. Ueberall, wo entweder die Wasserversorgung über den Boden oder das Klima gesichert ist, setzt sich folgerichtig auch die produktivere Strategie der sommergrünen Arten durch (vgl. z.B. WALTER 1968, HÜBL 1969). Verschiedene konkrete Beispiele untermauern diese Aussage: z.B. fand PISEK (1960), dass sich im mediterranen Raum bei genügender Wasserversorgung konsequent die sommergrünen Arten (v.a. *Quercus pubescens*) auf Kosten der sklerophyllen Immergrünen (z.B. *Quercus ilex*) durchsetzen (vgl. hierzu auch WALTER 1970 und 1956).

Es gibt nun aber Verhältnisse, die zeigen, dass neben der Produktivität ein zweiter Hauptfaktor für das Wettbewerbsgeschehen wesentlich mitentscheidet: die Schattenfestigkeit der Arten.

Auf optimalen Buchenstandorten ist beispielsweise die Fichte insgesamt produktiver als die Buche, vermutlich aufgrund ihrer positiven Stoffbilanz in den Uebergangsjahreszeiten. (Ein Beispiel übrigens auch dafür, dass die Ausnahme die Regel bestätigt, nach der die sommergrünen Arten grundsätzlich produktiver sind als die Immergrünen.) Trotzdem verdrängt nun aber die Buche die Fichte aufgrund ihrer grösseren Schattenfestigkeit (HÜBL 1969, ELLENBERG 1978). Bezüglich der hohen Schattenfestigkeit ist hier nun die Buche ihrer-

seits eine Ausnahme, indem diese Eigenschaft sonst eher immergrüne Arten auszeichnet (TRANQUILLINI 1969, aus HÜBL 1969). Sie verleiht ihnen den Vorteil, schlechtes Licht- und Wärmeklima (Einstrahlungsbilanz), z.B. in der Unterschicht oder in den Uebergangsjahreszeiten produktiv auszunützen und so im Wettbewerb langfristig zu bestehen (Energiebedarf für Verjüngung, Fruchtung usw.).

Die grosse Schattenfestigkeit unserer beiden Hauptvertreter ozeanischer Nadelhölzer, *Abies* und *Taxus*, dürfte denn auch der Hauptgrund dafür sein, dass sie sich auf eigentlichen Laubholzstandorten der kollinen und montanen Stufe Mitteleuropas neben den Laubhölzern von Natur aus halten können (vgl. HÜBL 1969). Eindrückliche Beispiele dazu liefern die Plenterwälder etwa im Emmental, wo ein naturnahes Gleichgewicht zwischen Buche, Fichte und Tanne herrscht. Die Fichte (*Picea excelsa*) liefert sogar innerhalb der Nadelholzstrategie ein weiteres Beispiel für die Bedeutung der Schattenfestigkeit: im Laufe der Sukzession des subalpinen Fichtenwaldes verdrängt sie die viel produktivere, sommergrüne Lärche auf gemeinsamen Standorten. Licht- und Halbschattenbaumarten können sich unter dem einmal vorhandenen Dach der Schattenbaumarten kaum mehr verjüngen, beziehungsweise sterben sogar ab.

Die Begrenzung der sommergrünen Wälder findet sich in der Zonierung wie in der Stufung der Vegetation dort, wo entweder die Vegetationszeit beziehungsweise die Wärmebilanz unter eine gewisse Schwelle absinkt oder aber wo einzelne Klimaerscheinungen wie extrem tiefe Wintertemperaturen, Spätfröste oder Sommerdürre direkt in das Selektionsgeschehen eingreifen (BURNAND 1976, KLÖTZLI 1976).

Bei den Grenzen der gemässigten Laubwaldzone geht es also vor allem um zunehmende physiologische Schwierigkeiten der laubwerfenden Bäume, welche ihre Konkurrenzkraft derart verringern, dass im Süden vorwiegend die sklerophyllen, relativ dürreresistenten Hartlaubgehölze, im Norden dagegen vermehrt die frostharten und relativ schattenfesten skleromorphen Nadelbäume der borealen Zone zum Zuge kommen. Es handelt sich dabei also nicht, wie oft fälschlicherweise angenommen, vorwiegend um eine besondere Vorliebe der Nadelhölzer für diese rauheren, beziehungsweise der Hartlaubgehölze für die trockeneren Verhältnisse, sondern um deren relative Konkurrenzschwäche in den gemässigten

Klimaregionen. Immerhin geraten natürlich auch die Hartlaubgehölze ihrerseits nördlich ihres Hauptverbreitungsgebietes zunehmend in physiologische Schwierigkeiten, vorwiegend in bezug auf den Frost. Umgekehrt wird, wie erwähnt, die Nachtatmung in warmen Gegenden für nicht angepasste Arten vermutlich zu gross.

2.3.2. Kompromiss-Strategien

Die Hartlaubvegetation des Mittelmeerraumes ist Ausdruck einer kombinierten Strategie: der skleromorphe Blattbau ermöglicht einen guten kutikulären Transpirationsschutz und macht das Blatt besser trockenheitsresistent. Die breite Blattform erlaubt eine günstigere Energieausnützung als die Nadelform, ist dafür aber gegen Frost besonders exponiert. Auch innerhalb der mediterranen Zone wird der breitblättrige Typus in der Regel vom nadeligen Typus abgelöst, sobald die Standortbedingungen schlechter werden (KLÖTZLI 1965). Letzterer Typus ist zwar gegen Austrocknung noch resistenter, wird jedoch auf besseren Standorten aufgrund der Lichtkonkurrenz verdrängt, da es sich meistens um mediterrane *Pinus*arten mit hohen Lichtansprüchen handelt.

2.3.2.1. Die Eibenstrategie

a) allgemeine Ueberlegungen:

In diesem Gefüge von sich ablösenden Strategien repräsentiert die Eibe eine weitere Kompromiss-Strategie: Mit ihrem immergrünen Nadelkleid gehört sie dem Typus der "Allzeit-Bereit-Strategie" an, kann also grundsätzlich jede klimatisch günstige Periode ausnützen. Gemeinsam mit allen Immergrünen hat sie auch den sparsamen Umgang mit der Energie: ihre Nadeln leben durchschnittlich 8 (6-10) Jahre (MARCET 1973, LUBBOCK, aus KIRCHNER et al. 1906), was einen sehr langsamen Energiefluss im äusseren ökologischen Stoffkreislauf bedeutet (vgl. Tanne: 6-12, Fichte: 8-10, Föhre: 3-5 Jahre).

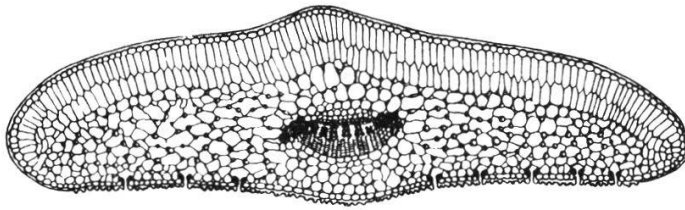
Die Eibennadeln besitzen, verglichen mit dem Saisonblatt, auch einen relativ guten Transpirationsschutz und - wie erwähnt - aufgrund ihrer Nadelgestalt vermutlich eine gewisse erhöhte Frostresistenz (PISEK 1960, HÜBL 1969). Beide Eigenschaften beruhen wahrscheinlich auf dem Vorteil der Nadelform, das Verhältnis Oberfläche zu Inhalt zu verkleinern und somit einen geringeren Teil des Gewebes direktem Oberflächenkontakt zur umgebenden Luft auszusetzen. Eben-

falls durch die Nadelgestalt bedingt ist der bereits genannte kurze Transportweg zwischen den Assimilationsorganen und dem Mittelnerv, welcher die Bereitschaft zu sofortiger Reaktion auf günstige Verhältnisse erhöhen dürfte (Tab.2). Ganz allgemein entspricht die grössere Resistenz der Nadelbäume gegen ungünstige Umwelteinflüsse der Regel, wonach Organismen umso genügsamer sind, je tiefer die Entwicklungsstufe ist, auf der sie stehen. In vielen solchen Vorteilen, die mit Sicherheit nur teilweise bekannt sind, spiegeln die Koniferen auch ihre ältere Anpassung an kalte Klimate im Vergleich zu den Angiospermen (HÜBL 1969).

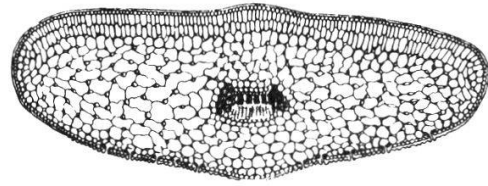
Tab. 2. Nadelquerschnitte im Verhältnis zum Querschnitt des Buchenblattes

Blattquerschnitte (umgezeichnet nach KIRCHNER et al. 1906) $\left[\begin{array}{l} \bar{d} = \text{mittlere Blattdicke} \\ \bar{b} = \text{mittlere Blattbreite} \end{array} \right]$	Baumarten (geordnet nach zunehmender Frosthärte der Blätter)	Verhältnis $\frac{\text{Umfang}}{\text{Querschnitt}}$ (mittlerer Querschnitt über ganze Blattlänge in % der Buche)					
		Sonnenblätter			Schattenblätter		
		%	\bar{d} mm	\bar{b} mm	%	\bar{d} mm	\bar{b} mm
	<i>Fagus silvatica</i>	100	0,15	35	100	0,05	35
	<i>Taxus baccata</i>	35	0,71	2,14	11	0,71	2,98
	<i>Abies alba</i>	31	0,84	2,17	17	0,48	1,62
	<i>Pinus silvestris</i>	72	0,64	1,44	24*		
	<i>Pinus montana</i>	55	0,75	1,55	18*		
	<i>Picea excelsa</i>	29	1,4	1,5	15	1,5	1,75
	<i>Pinus cembra</i>	36	1,14	1,57	12*		

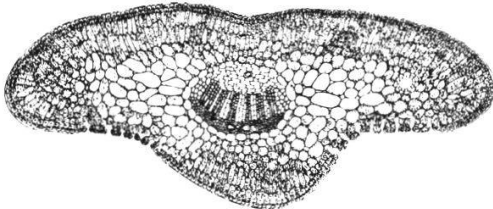
*) Zu diesen Daten existieren keine Angaben, ob es sich um Schatten- oder um Lichtblätter handelt. Die berechnete Verhältniszahl wurde daher einmal in Beziehung zum Schattenblatt und einmal zum Sonnenblatt der Buche gesetzt.



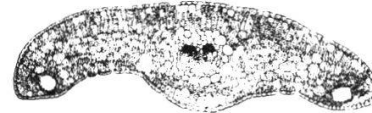
a. Nadel eines Seitentriebes von *Taxus baccata*



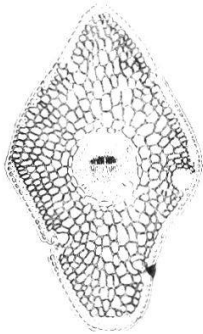
b. Nadel eines Wipfeltriebes von *Taxus baccata*



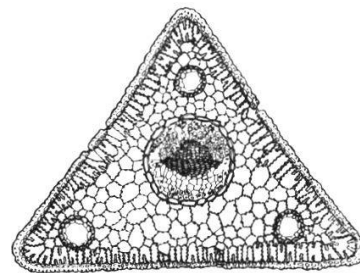
c. Aufgerichtete Nadel eines Wipfelzweiges von *Abies alba*



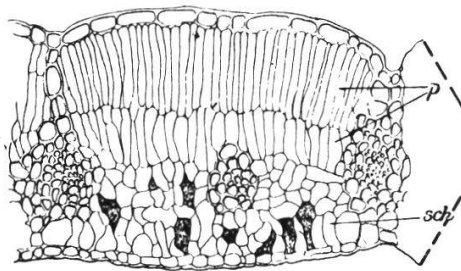
d. Schattenblatt eines gescheitelten Seitenzweiges von *Abies alba*



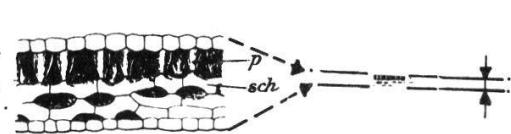
e. Nadel eines Seitentriebs von *Picea excelsa*



f. Nadel von *Pinus cembra*



g. Sonnenblatt von *Fagus silvatica*



h. Schattenblatt von *Fagus silvatica*

Abb. 5a-h. Morphologischer Vergleich der Blattquerschnitte von Vertretern verschiedener ökophysiologischer Strategien bei unterschiedlichem Lichteinfluss. Die Größenrelationen entsprechen den realen Verhältnissen (beim Buchenblatt ist die den Nadelquerschnitten jeweils entsprechende Blattdicke rechts vom Querschnitt angegeben; p = Pallisadengewebe, sch = Schwammparenchym) (nach KIRCHNER et al. 1906).

Nebst diesen Gemeinsamkeiten mit der sklerophyllen Nadelstrategie muss jedoch hervorgehoben werden, dass sich der Nadeltypus der Eibe in mannigfacher Weise auch von jenem Typus abhebt. Er weist nämlich ebenfalls viele Strategiemerkmale auf, die sich eher an das Saisonblatt oder an das immergrüne Hartlaubblatt anlehnen.

b) morphologische Strategiemerkmale der Eibe:

Eibennadeln sind nach NOAK (1887, aus KIRCHNER et al. 1906) mechanisch die am schwächsten gebauten Nadeln unserer Koniferen. Die Eibe ist das einzige einheimische Nadelholz, dessen Nadeln ausser in den Gefässbündeln keinerlei Verholzung in den Zellen sowie kein sklerenchymatisches Hypoderm aufweisen (geringer kutikulärer Transpirationsschutz). Stereiden (= mechanische Elemente) fehlen vollständig (KIRCHNER 1906) (Abb. 5). Die Nadeln fühlen sich entsprechend weich an. Auch die relativ breitflächige Nadelgestalt, die schon physiognomisch ins Auge springt, gibt einen Hinweis auf die Verwandtschaft zum Saisonblatt. Dass der Schein nicht trügt, zeigen auch einige Vergleichszahlen von Skleromorphie-Indices, Ausdruck des Verhältnisses zwischen Trockensubstanz und Blattoberfläche:

Tab. 3. Skleromorphie-Indices von Blättern verschiedener Strategie-Typen (auf einfache Fläche bezogen)

Typus	Art/Gattung/Gruppe	Sonnenblätter	Schattenblätter	Quellen
Sommergrüne	<i>Fagus silvatica</i>	0,74	0,27	WALTER 1956 [*]
	<i>Fagus silvatica</i>	0,5	0,2	berechnet n. SCHULZE 1970
Ozeanische Immergrüne	<i>Taxus baccata</i>	1,85	0,79	eigene Untersuchungen
	<i>Ilex aquifolium</i> (pontischer Buchenwald)	1,61		WALTER 1956 [*]
Skleromorphe Immergrüne	Hartlaubsträucher aus Kalifornien und Chile	2,6 - 1,5		GIGON 1978
	<i>Laurus nobilis</i> (Macchie, Anatolien)	1,7		WALTER 1956 [*]

*) Da keine Angabe, ob sich die Werte auf einfache oder doppelte Oberfläche beziehen, sich jedoch durchwegs in der doppelten Grössenordnung der Zahlen bewegen, die andere Autoren auf einfache Fläche berechnet haben, wurden die Werte durch 2 dividiert.

Das erwähnte Verhältnis 3:1 zwischen skleromorphen immergrünen und sommergrünen Bäumen bezüglich der investierten Assimilationsprodukte in den Blattaufbau kommt hier deutlich zum Ausdruck. Die Eibennadeln stehen dazwischen. Ähnliches gilt für die Anordnung der Blätter am Zweig: die auffallende dorso-ventrale, meistens nur zweizeilige Auslegung der Nadeln erinnert in der Gesamtgestalt recht stark an das Laubblatt (runde "fichtenartige" Nadelanordnung findet sich bei der Eibe nur an stark lichtexponierten Zweigen). Auch im Hinblick auf die anschliessend diskutierten Strategiemerkmale sind die Zweiggestalten beachtenswert: Nadelanordnungen rings um den Zweig (wie bei der Fichte) ermöglichen zwar keine optimale Ausrichtung der einzelnen Nadeln gegen das Licht hin, dürften jedoch einen ähnlichen Effekt bewirken, wie jener einer Behaarung: eine Art Isolation (Temperaturgradient) und geringere Windzugänglichkeit der Ästchen. Ähnliches kann sogar für die Gesamtgestalt der Bäume festgestellt werden. Die Zwischenstellung der Eibe äussert sich auch im Hinblick auf den stomatären Austrocknungsschutz: die Eibe ist beispielsweise die einzige Nadelbaumart, deren Nadeln keinen schützenden Wachspfropfen in der Spaltöffnungsgrube aufweisen, sondern lediglich durch kleine Papillen bei den Spaltöffnungen vor allzu starken Transpirationsverlusten etwas geschützt werden. KIRCHNER erblickt in diesen Tatsachen ganz allgemein den Ausdruck einer geringen xerophytischen Anpassung, was uns erneut in die Nähe der Saisonblatt-Strategie verweist. Ebenfalls in dieser Richtung weist die einzelne Eibennadel durch ihren ausgeprägten dorsoventralen Bau, der sich sehr stark vom Typus der skleromorphen Nadel unterscheidet. Unter unseren Nadelhölzern steht die Eibennadel in dieser Hinsicht der Weisstannennadel am nächsten.

c) physiologische Strategiemerkmale der Eibe

- Dürresistenz

Die morphologischen Tatsachen stehen in einem gewissen Widerspruch zur Aussage ELLENBERGS (1978), wonach die Eibe zu den Arten mit geringer Dürreempfindlichkeit zu zählen ist. Die Ursache dieser in der ökologischen Realität mehrfach bestätigten Dürresistenz (z.B. auf extremen Felsstandorten im Jura) kann denn bei der Eibe auch kaum aufgrund ihrer Blattmorphologie verstanden werden. Ein Teil der Erklärung kann in dem fein verästelten Wurzelwerk gesehen werden, doch dürfte vor allem die physiologische Konstitution

den Schlüssel zum Verständnis dieses Phänomens liefern: PISEK und BERGER (1938) haben gezeigt, dass die Eibe ähnlich hohe relative Wasserverluste erträgt wie *Pinus silvestris*, *Rhododendron ferrugineum* und *Arctostaphylos uva-ursi* und mit diesen zusammen die Spitzengruppe einer ganzen Liste von verschieden austrocknungsempfindlichen Pflanzen bildet. Obschon die Wasserkapazität (= Wassergehalt bei Sättigung) dieser Arten relativ gering ist, verfügen sie, auf gleiches Gewicht bezogen, über ähnlich hohe absolute Wasserreserven, wie saftreiche Krautpflanzen. Das bedeutet im Verhältnis zum Trockengewicht viel höhere mögliche Wasserverluste (bis zu 45 Gewichts-%), was nur aufgrund der grossen Unempfindlichkeit gegenüber Wasserverlusten in den Geweben möglich ist. Quantitativ schlägt sich diese Tatsache in den sehr tiefen subletalen Wassergehalten dieser Arten nieder, wobei die Werte im Winter nochmals tiefer liegen, als jene während der Vegetationszeit (PISEK und LARCHER 1954, PISEK und LARCHER 1938). In diesem Zusammenhang vermutete ich, bereits aufgrund des unterschiedlichen Baues von Licht- und Schattennadeln eine Korrelation zwischen Skleromorphiegrad und momentanem Wassergehalt zu finden. Leider kam der Zusammenhang nicht schlüssig heraus (Tab. 4).

Tab. 4. Wassergehalt und Skleromorphie-Index von Eibennadeln mit unterschiedlichem Lichtgenuss (im selben Zeitpunkt untersucht)

Nadeltyp (Herkunft): (aus einem Park an der Zürich- bergstrasse)	Wassergehalt in % des Trocken- gewichtes	S_x Skleromorphie-Index <u>Trockensubstanz</u> einfache Blattfläche
1. Schattenbaum, total unterdrückt (Stockausschlag unter anderen Eiben)	204	0,79
2. Schattenzweig im Bestand	181	1,03
3. Halbschattenzweig im Bestand	188	1,07
4. Lichtzweig im Bestand	231	1,22
5. Vollichtzweig, freistehender Gipfeltrieb	172	1,85

Erstaunlich ist auf den ersten Blick auch der tiefe subletale Wassergehalt der recht dürreempfindlichen sommergrünen Laubhölzer (Tab. 5). Tatsächlich ertragen diese Blätter auch einen recht hohen Austrocknungsgrad, doch weisen sie im Unterschied zur genannten Gruppe noch viel geringere Wasserkapazi-

tät und damit sehr kleine absolute Wasserreserven auf, was jeden Unterbruch im Wassernachschub gefährlich macht.

ROTTENBURG und KOEPPNER (1972) ist es in einem Versuch mit Nadeln von Tanne und Eibe gelungen zu zeigen, dass die Eibe eine vergleichsweise sehr schnelle Reaktionsfähigkeit besitzt, welche die sofortige Schliessung der Stomata beim Eintreten eines Wassersättigungsdefizits bewirkt (rund viermal schneller als die Tanne). Ausserdem vermuten sie aufgrund der Ergebnisse, dass die Eibe im Vergleich zur Tanne bei trotzdem eintretenden Wasserverlusten ein höchst leistungsfähiges Wassernachschubsystem besitzt.

"Austrocknungsresistenz" ist nach HÖFLER (1943) die "Fähigkeit, starke Wasserverluste ohne Gefährdung des Lebens zu ertragen" und stellt die plasmatische Komponente der sogenannten "Dürresistenz" dar. Letztere ist definiert als die "komplexe Eigenschaft, die der Pflanze das Ausharren auf wasserarmem Standort und das Ueberdauern von Trockenperioden ermöglicht". ELLENBERG meint mit Dürresistenz offensichtlich ebenfalls dieses komplexe ökologische Konzept, welches über die rein plasmatische Resistenz hinausgeht. Tatsächlich ist ja letztere allein gegen Dürre nicht wirksam (wie die sommergrünen Laubhölzer zeigen), wenn die zwar relativ tiefen Grenzwerte des Wassergehalts aufgrund der übrigen Konstitution allzuschnell und oft erreicht werden. So ist beispielsweise ein leistungsfähiges Wurzelwerk wesentlich, welches sozusagen jedem Kubikzentimeter Boden alles verfügbare Wasser entreisst und so den Wassernachschub für die Assimilationsorgane auch noch gewährleistet, wenn Arten mit extensivem Wurzelsystem bereits unter Wasserstress leiden. Diese Eigenschaft hat die Eibe nach eigener Beobachtung und nach Mitteilung verschiedener Praktiker (u.a. GRÜNIG, P. †) in hohem Masse. Sie wäre somit in diesem Punkt ebenfalls konstitutionell mit den mediterranen Hartlaubgehölzen verwandt, wobei sich jene grundsätzlich mit einem äusserst wirksamen kutikulären Transpirationsschutz gegen Wasserverluste wehren.

Ebenso ist das Verhältnis der Wurzelmasse zu den oberirdischen Organen als massgebliches Kriterium zu erwähnen: je grösser der Wasserstress, desto kleiner muss die Transpirationsfläche im Verhältnis zum wassersaugenden Wurzelwerk sein, extrem z.B. bei Steppenpflanzen (bis 10:1) (vgl. hierzu auch WALTER 1968). Auf feinerdereichen Standorten sind dabei grasartige Pflanzen mit fein verästeltem Wurzelwerk im Vorteil, wogegen auf steinig-felsigen

Standorten vor allem Bäume und Sträucher ausharren, deren Wurzeln tiefe Spalten erschliessen können.

- Frosthärte

An die Frage der Austrocknungsresistenz schliesst unmittelbar die Problematik der Frosthärte an, handelt es sich doch bei beiden um physiologische Phänomene, die zwar nicht identisch, funktionell aber doch recht eng miteinander verknüpft sind. PISEK, LARCHER und andere konnten zeigen, dass sich bei frostharten Gewächsen Kälte- und Austrocknungsresistenz durch exogene und endogene Faktoren meist gleichsinnig verändern und auf einer gemeinsamen plasmatischen Komponente beruhen müssen (LARCHER 1963, PISEK und LARCHER 1954). Echte Frosthärte, welche sich vor allem die sklerophyllen Nadelhölzer auf die winterliche Jahreszeit hin zulegen ("Abhärtung"), beruht auf der Fähigkeit, Eisbildung in den Geweben schadlos zu überstehen. Mit dieser "Abhärtung" geht gleichzeitig der weitgehende Verlust des stomatären Transpirationsvermögens einher (Spaltenstarre). Diese "echte Winterruhe" ist ein Schutz vor Austrocknung bei mangelndem Wassernachschub (gefrorener Boden, LARCHER 1972). Eisbildung bedeutet physiologisch ein schubweises Ausscheiden von oft mehr als 50 % des für die Gewebe verfügbaren Wassers, also eine Art Austrocknungsschock. TRANQUILLINI und HOLZER (1958) haben jedoch nachgewiesen, dass auch bei sehr tiefen Temperaturen stets 40-50 % des Wassers in ungefrorenem Zustand erhalten bleiben ("gebundenes Wasser"). Nach LARCHER (1963) ist die Eisbeständigkeit Ausdruck eines plasmatischen Zustandes, der die Zelle allgemein gegen Entwässerung, also auch gegen solche durch Wasserverdunstung widerstandsfähig macht.

Dem eisfesten Typus stehen viele immergrüne Arten gegenüber, welche durch Abhärtung im Herbst nur eine Scheinresistenz erwerben. Zu ihnen gehören vor allem die mediterranen Hartlaubgehölze (*Quercus ilex*, *Olea europaea*, usw.) sowie die Immergrünen mit ozeanischer Verbreitung (*Taxus*, *Abies*, *Ilex*, usw.). Ihre Winterstrategie ("unechte Winterruhe") beruht vor allem auf zwei Komponenten:

1. auf einem erhöhten Schutz vor Wasserverlust, indem die Transpiration auf einen Fünftel bis einen Zwanzigstel der Sommerwerte eingeschränkt wird (je kälter, desto mehr Einschränkung, LARCHER 1972).
2. auf einer erhöhten Kälteresistenz, die hauptsächlich durch die Erhöhung der

Zellsaftkonzentration (ohne Abnahme des Wassergehalts der Zellen) und der damit verbundenen Gefrierpunktserniedrigung erreicht wird (LARCHER 1972). Zusammen mit dem Gefrierpunkt sinkt auch das Temperaturminimum ab (von ca. -3° auf ca. -8° C), bei dem noch eine Nettoassimilation möglich ist, da Eisbildung und Stillstand der Assimilation etwa zusammenfallen. In strengen Wintern kann diese Abhärtung, d.h. die erreichte Gefrierpunktserniedrigung

Tab. 5. Charakteristische Werte zur Beurteilung der Austrocknungs- bzw. Dürresistenz und der Frosthärte

Strategietypus	Art	1	2	3	Temperatur $^{\circ}$ C			
					4	5	6	7
dürresistente mediterrane Hartlaubgehölze	<i>Olea europaea</i>			$\sim 60^*$	-8	-11	<-14	-10
	<i>Viscum album</i>	~ 72			-7	-18	<-22	-7
	<i>Quercus ilex</i>				-5	-12	<-16	-5
frostharte Koniferen mit kontinentaler Verbreitung	<i>Picea excelsa</i>	>29	170-160	~ 100	$\sim -6,5$	-26	<-28	-6,5
	<i>Pinus silvestris</i>		189-166	62-50	-7,2			-6
Immergrüne mit vorwiegend ozeanischer Verbreitung	<i>Abies alba</i>				-7,5	-18	-	-6,5
	<i>Taxus baccata</i>	~ 30	198-190	63	-8	-21	<-23	-6
	<i>Hedera helix</i>	22	274-225	110-95	-7,5	-12	<-17	5,5 (7,0)
sommergrüne Laubbäume	<i>Fagus silvatica</i>							
	- Schatten		150-143	~ 80	-5	-4	-7	
	- Sonne		130-107	~ 80	-6,5	-5	-7,5	

Kurz-Definitionen und Autoren der Zahlen:

- 1 osmotischer Maximalwert: Zellsaftkonzentration in atm, die ohne Schaden ertragen wird (nach WALTER 1929)
- 2 Wasserkapazität: Wassergehalt bei Sättigung in % des Trockengewichts (TG) (nach PISEK und BERGER 1938)
- 3 subletaler Wassergehalt: Wassergehalt, bei dem zwischen 5 und 10% der Blattfläche irreversibel geschädigt wird (PISEK und BERGER 1938) in %
- 4 Minimum-Temperatur: tiefste Temperatur, bei der noch eine Nettoassimilation stattfindet (PISEK et al. 1967)
- 5 Temperatur bei Schadenbeginn: Temperatur, bei der 5-15% der Blattfläche geschädigt werden nach 3-stündigem Frost (PISEK et al. 1967)
- 6 Temperatur bei Totalschaden: Temperatur, bei der mehr als 50% der Blattfläche abgetötet werden nach 3-stündigem Frost (PISEK et al. 1967)
- 7 Gefriertemperatur: Temperatur, Beginn Eisbildung in Geweben (PISEK et al. 1967), Pte. 5-7 nur Werte des harten Winters 1962/63, ausser *Fagus*

* nach OPPENHEIMER 1932

merklich grösser sein als in milden. Die jeweiligen Maximalwerte, die eine Pflanze schadlos erträgt, sind jahreszeitlich und artspezifisch stark verschieden. Der Wintermaximalwert des osmotischen Druckes der entsprechenden Zellsaftkonzentration von *Taxus* dürfte nach WALTER (1929) bei 30 atm, also vergleichsweise recht hoch liegen (vgl. Tabelle 5). Sobald jedoch Eisbildung eintritt, entstehen bei diesen Arten zugleich irreversible Schäden. Gefrieren und Erfrieren fallen hier im Prinzip ganzjährig zusammen (LARCHER 1963). Immerhin gibt es auch hier Differenzierungen, wie Messungen von PISEK et al. (1967) zeigten: danach erleiden vor allem die Arten mit ozeanisch-mitteleuropäischem Verbreitungsgebiet (*Abies*, *Taxus*) erst bei wesentlich tieferen Temperaturen (um -23°C) Totalschäden als die mediterranen Immergrünen (um -10 bis -17°C) (vgl. Tab. 5). Beim eisbeständigen Typus ist winterliche Eisbildung im Gewebe hingegen keineswegs mit Schädigung gleichzusetzen.

Mit der Gefrierpunktserniedrigung entsteht beim eisempfindlichen Typus nicht automatisch eine höhere Austrocknungsresistenz. Letztere beruht bei diesen Arten auf einer sommerlichen Abhärtung durch Dürreperioden, wobei immerhin umgekehrt die enge Verkopplung mit der Kälteresistenz erneut deutlich wird, indem diese aufgrund des Anstiegs des osmotischen Wertes unter Wasserstress gleichzeitig auch zunimmt. Als "unechte Winterruhe" bezeichnet man den Zustand dieser Arten, der sie dafür auch mitten im Winter in die Lage versetzt, bei erhöhten Licht- und (oder) Wärmereizen die Assimilation zu aktivieren (im Unterschied zu Arten mit "echter Winterruhe").

Für echte Widerstandsfähigkeit (Frost- und Austrocknungsresistenz) haben LEVITT (1956 und 1958, aus LARCHER 1963) und LARCHER (1970) den Begriff "tolerance" eingeführt, während sie die Fähigkeit des zweiten Typus, schädlichen Einwirkungen in einem gewissen Ausmass auszuweichen, mit "avoidance" umschrieben. Nach LARCHER (1970) wird das Ueberleben einer Pflanze bestimmt durch die Summe von Scheinresistenz (avoidance) plus Widerstandsfähigkeit (tolerance) plus zusätzlich die Fähigkeit, eingetretene Schäden wieder auszubessern (recovery).

Bei Kälteschäden müssen wir also grundsätzlich zweierlei Arten auseinanderhalten (vgl. WALTER 1970):

1. Direkte Kälteschäden (Erfrierungsschäden) aufgrund von Eisbildung beim empfindlichen Typus oder Zustand (v.a. beim "avoidance"-Typus).

2. Vertrocknungsschäden (Frosttrocknis) an Pflanzenorganen, die trotz völligem Unterbruch der stomatären Transpiration noch eine gewisse (unvermeidbare) kutikuläre Transpiration aufweisen, diesen Wasserverlust wegen des gefrorenen Bodens oder wegen Eisbildung in den Geweben (beim Tolerance-Typus) jedoch nicht ersetzen können.

Es fragt sich nun, wie sich die allgemein bekannte und auch oft belegte Frostempfindlichkeit der Eibe mit den doch erstaunlich tiefen Werten von -21°C für Schadenbeginn und -23°C für beginnenden Totalschaden vereinbaren und allenfalls erklären lässt (vgl. Tab. 5).

Einen Hinweis geben die von WALTER (1929) gemachten Beobachtungen, dass bei einer Eibe, die der Sonne ausgesetzt war, bis auf wenige Nadeln der schattseitigen Krone das ganze Nadelkleid erfror. Dagegen erlitt ein nur 20 m daneben stehender Baum, der im Schatten eines Hauses wuchs, kaum Frostschäden. Beim ersten wurde ein Anstieg des osmotischen Wertes des Zellsaftes bis auf über 50 atm gemessen, beim zweiten nur bis auf maximal 27.2 atm. Daraus lässt sich vermuten, dass der Anstieg der Zellsaftkonzentration zwar sehr weitgehend ein aktiver Schutz gegen Eisbildung im Gewebe ist, dass aber ein weiterer Anstieg (z.B. über 30 atm) durch erhöhte Transpiration (bei Sonneneinstrahlung) wohl "unfreiwillig" geschehen ist und einen Austrocknungsprozess der Gewebe anzeigen dürfte. Somit wären für die Frostempfindlichkeit der Eibe die folgenden Schlüsse zu ziehen:

- eigentliche Gefrierschäden im Sinne von Eisbildung im Gewebe treten im allgemeinen erst bei sehr tiefen Temperaturen (unter -23°C), also recht selten auf, sofern der Baum auf die Kälteeinwirkung genügend vorbereitet ist (Zeit zum Anstieg der Zellsaftkonzentration). Dann allerdings sind die Schäden oft fatal.
- Die häufiger beobachteten Frostschäden sind demnach vermutlich vorwiegend Vertrocknungsschäden (Frosttrocknis). Ein Teil ihrer Ursache liegt im vergleichsweise schlechten Transpirationsschutz der Eibennadeln (v.a. auch kutikulär). Diese Schadenart tritt bei exponierten, freistehenden Exemplaren (Sonneneinstrahlung, Wind) sicher wesentlich häufiger auf, als im Bestand (v.a. im Nadel- oder Mischbestand, der auch im Winter einen guten Schutz bietet). Es ist zu vermuten, dass die sprichwörtliche Frostempfindlichkeit der Eibe teilweise auch daher rührt, dass die meisten Frostschäden an Eiben in "normalen" Wintern vorwiegend eben an solchen auffälligen, freistehenden

Exemplaren (in Parks, Gärten, Friedhöfen) beobachtet wurden. Allein dadurch könnte ein etwas einseitiges Bild über die Frostempfindlichkeit entstanden sein, das zu sehr verallgemeinert wurde.

- Es kann nun aber durchaus geschehen, dass bei lange andauernden, mitteltiefen Wintertemperaturen (z.B. -10 bis -15° C) und wenig Schnee der Boden so tief gefriert, dass der Nachschub an Wasser durch die Wurzeln unterbunden wird. In dieser Situation können auch Eiben in geschützten Lagen mit mässiger Transpiration in Mitleidenschaft gezogen werden.
- Hinzukommt die Gefahr, dass all die Arten mit sogenannt "unechter Frostresistenz" wie die Eibe auch eine unechte Winterruhe durchmachen. Kurze, aber intensive Licht- und Wärmereize (z.B. eine Föhnlage) können die Eibe daher durchaus dazu verleiten, auch mitten im Winter vermehrt zu assimilieren. Sollte der Boden dann noch gefroren sein, so drohen in Kürze starke Vertrocknungsschäden (vgl. WALTER 1970, PISEK 1960).

- Spätfrostgefahr

Innerhalb des durch Frostgefahr stark eingeschränkten Areals ozeanischer Arten besteht auf vielen Standorten zusätzlich für früh austreibende Arten eine ausgesprochene Spätfrostgefahr. Das müsste eigentlich für all jene immergrünen Arten, welche bereits die Uebergangsjahreszeiten produktiv nützen, in besonderem Masse zutreffen. Die Eibe ist nun aber (z.B. nach ELLENBERG 1978) gerade eine spätfrostharte Art, obschon sie in vielen Gebieten bereits im Februar/März austreibt. Die Lösung dieses scheinbaren Widerspruchs liegt in ihrer offensichtlich sehr wirksamen, kombiniert physiologisch-morphologischen Abwehrstrategie: Zum einen behält die Eibe einen erhöhten osmotischen Wert ihres Zellsaftes, das heisst eine gewisse winterliche Abhärtung (avoidance), bis weit in die Vegetationszeit hinein: die Nadeln erreichen erst im Juni wieder die Normalwerte des Vorjahres (STEINER 1933). Zum andern finden wir morphologische Schutzeinrichtungen: die vordersten Nadeln liegen eng um die Knospe herum an. Zudem haben die Knospenschuppen - als einzige sämtlicher Koniferen übrigens - Spaltöffnungen. Sie wachsen aktiv mit der austreibenden Knospe als "weissliche, membranöse Blättchen" noch einige Zeit aus und schützen so den neuen Trieb, bis er genügend widerstandsfähig geworden ist (vgl. KIRCHNER 1906). Zur Milderung des Frostklimas trägt natürlich auch der mikroklimatische Dämpfungseffekt des Bestandes wesentlich

bei. Das Bestandesklima, vor allem von Mischbeständen mit Nadelholz, gereicht der Eibe als ausgesprochenem Nebenbestandesbaum offensichtlich auch in dieser Hinsicht zum Vorteil.

- Schattenfestigkeit

Zusammen mit der hohen Schattenfestigkeit, die der Eibe auch in recht dunklen Beständen (bei ca. 7 % und weniger des Lichteinfalls auf das obere Kronendach) ein Ueberleben gestattet (vgl. LARCHER 1973, WALTER 1970), fügt sich das Gesagte zu einer nahezu idealen Nebenbestandes-Strategie zusammen. Die Eibe verkörpert so innerhalb der bisher besprochenen ökologischen Strategietypen sozusagen eine mikroklimatisch angepasste Strategie, welche ihr den Bestand als eine sehr häufig vorhandene ökologische Nische potentiell erschliesst. Dass sie tatsächlich eine jener extrem schattenertragenden Arten ist, die schon bei minimalem Lichteinfall eine Nettoassimilation erzeugen können, zeigt eine Zusammenstellung der Lichtkompensationspunkte verschiedener Arten bei 20° C (nach ELLENBERG 1978):

<i>Taxus baccata</i>	300 Lux	<i>Fagus silvatica</i>	300-500 Lux
<i>Abies alba</i>	300-600 Lux	<i>Quercus petraea</i>	500 Lux
<i>Pinus silvestris</i>	1000-5000 Lux		

Auch in Bezug auf den Temperaturfaktor weist die Eibe (bei optimalem Licht) von allen aufgezählten immergrünen Arten (zusammen mit *Olea europaea*) bei der tiefsten registrierten Temperatur (-8° C) noch eine positive Assimilationsbilanz auf.

Hohe Schattenfestigkeit bedeutet, wie erwähnt, bei Hauptbestandesarten eine grosse Konkurrenzfähigkeit, indem sich diese Arten in einem gegebenen Waldbestand ansiedeln können, den Bestand durchwachsen und später mit ihrem eigenen Schattenwurf alle lichtbedürftigen Arten ausmerzen. Die Eibe verbleibt nun mit ihrem genetisch fixierten Niederwuchs sozusagen dauernd in jenem ersten Kampfstadium der Unterschicht. Sie hat nach KIRCHNER (1906) das geringste Längenwachstum aller europäischen Nadelhölzer. Da sie von fast allen unseren Baumarten gleichzeitig am meisten Schatten erträgt, ist ihr grundsätzlich auf all jenen Standorten, die ihr klimatisch und edaphisch genügen, die Vorherrschaft im Nebenbestand gesichert. Hat sie einmal Fuss gefasst, so lässt sie unter sich kaum mehr eine Verjüngung aufkommen. Ihr dunkler Schatten-

wurf ist nahezu sprichwörtlich. Um jedoch auf Dauer erfolgreich zu sein, genügt das blosse vegetative Ueberleben (vegetieren) des Einzelbaumes nicht. Es muss mindestens soviel Assimilationsüberschuss erzielt werden, dass eine Fruchtbildung und -reifung möglich ist. Diese Voraussetzung ist in allzu dunklen Beständen, z.B. der Buche, auch für die Eibe nicht mehr gegeben (vgl. TRANQUILLINI 1960, WILLERDING 1968). Sie kann sich daher unter solchen Verhältnissen nicht halten und fehlt im Naturwald.

Einen weiteren Hinweis auf ihre physiologisch höchst angepasste "Sparstrategie" geben die Messergebnisse von ROTTENBURG und KOEPPNER (1972) bezüglich der Stomata-Oeffnung und -Schliessung bei Belichtung und bei Verdunkelung. Es zeigt sich, dass bei Belichtung die Spaltöffnungen der Eibe im Vergleich zur Tanne beispielsweise sich viel zögernder voll öffnen. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass der Gasaustausch erst voll zugelassen wird bei Lichtstärken, die deutlich über dem Lichtkompensationspunkt liegen, jenem Punkt also, oberhalb desselben erst eine Nettoassimilation (statt ein Atmungsverlust) zustandekommt.

Auch in umgekehrter Richtung haben die gleichen Autoren gezeigt, dass sich die Spaltöffnungen der Eibe bei Verdunkelung sehr schnell schliessen (analog wie bei Eintreten von Wasserdefizit, vgl. S. 32). Der Vorteil davon - wieder im Vergleich zur Tanne - deutet in derselben Richtung: sobald keine Nettoassimilation mehr stattfinden kann, werden Atmungsverluste durch rasches Schliessen der Stomata verhindert.

- Langsame Alterung, Vitalität

Zur Strategie einer im Prinzip dauernd unterdrückten Art gehört auch eine aussergewöhnliche Zähigkeit: die physiologische Alterung der Eibe geht sehr langsam vor sich. Wenngleich frühere Ansichten, wonach Eiben in Einzelfällen Jahrtausende überdauern, heute z.Z. widerlegt bzw. sehr unsicher scheinen, so werden die Bäume doch oft hunderte von Jahren alt und behalten in eindrucklicher Weise ihre Vitalität (vgl. z.B. ELLENBERG 1978). Immerhin werden auch in neueren Publikationen uralte Eiben erwähnt, z.B. im Iran oder in England, die man 1'000 bis 2'000 Jahre alt schätzt (teils mit über 100 cm Stammdurchmesser und 18 m Höhe) (MOSSADEGH 1971, EDLIN 1965).

Die Vitalität ist unter anderem gekennzeichnet durch die ausgeprägte Stockausschlag-Fähigkeit, welche die Eibe als einziges einheimisches Nadelholz

besitzt. Sie ist der Eibe sicher zur Zeit der Niederwaldbewirtschaftung zugute gekommen und hilft ihr z.B. in ihrem langen "Jugendstadium" Verbissschäden zu überleben. Sie kann allgemein als wirksamer Ueberlebensschutz bei Verstümmelung, Steinschlag, Brand und anderen Einwirkungen gewertet werden (schlafende Augen).

- Infektionsschutz, Abwehr

Ebenfalls als wichtiger Teil eines Ueberlebensschutzes (v.a. bei Verletzung) und im Hinblick auf ein hohes Lebensalter ist eine geringe Anfälligkeit auf Krankheiten sehr wesentlich. Diese für die Eibe erwiesene Resistenz (vgl. z.B. HEGI 1936) dürfte unter anderem durch den äusserst dichten, oft in Jahrtausenden nicht zersetzten Holzkörper (viele prähistorische Funde, vgl. Kap. 3.1.), vor allem aber auch durch das giftige Taxin erreicht werden. Das als "mässig giftig" bezeichnete Alkaloid Taxin ("amorphe" Nitrilbase: $C_{37}H_{52}O_{10}N$), das in seiner Zusammensetzung dem Veratrin (Germer-Gift) nahesteht, wirkt bei Mensch und Tier als Herzgift, doch sei eine Gewöhnung daran möglich (WIESNER 1927). Es nimmt bei *Taxus* als Schutzmittel die Stelle des Harzes anderer Baumarten ein und ist sonst von keiner Baumart bekannt. Taxin tritt in allen Pflanzenteilen der Eibe ausser im roten Samenmantel (Arillus) auf. Es ist z.B. zu 0,16 % in den Nadeln vorhanden (Näheres über Taxin bei BÖDEKKER 1958, GRAF 1956, WINTERSTEIN und JATRIDES 1921 ((aus HEGI 1936)) und anderen, weitere Literatur bei HEGI 1936 sowie bei KIRCHNER et al. 1906). Wieweit dem Taxin ausser dem wirksamen Infektionsschutz wirklich auch noch ein Schutz vor tierischen Schädlingen (Insekten, Nager, Wild usw.) zukommt, ist teilweise noch umstritten (vgl. auch Kap. 3.3.3.): zumindest für das Rehwild ist die Eibe doch eine der beliebtesten Aesungspflanzen (KLÖTZLI 1965).

Gegen eine besondere Art der Infektionsgefährdung, das sogenannte "Spechtringeln" (siehe 4.2.3.), reagiert die Eibe mit einer wirksamen Wundheilung durch Kallusbildungen im Holz. Dieser Heilungsprozess wurde von KUCERA (1972) im Detail untersucht. Wieweit das Taxin dabei allerdings als Infektionsschutz eine Rolle spielt, geht daraus nicht hervor.

Eine weitere Abwehr der Eibe ist die Gallenbildung als Reaktion auf den Einstich der Eiben-Gallmücke (*Taxomya taxi* syn. *Oligotrophus taxi*) in die Triebspitzen der männlichen Blütenknospen. Dabei entsteht eine rosenknospenartige Galle. Ein ähnliches Schadbild entsteht durch eine gallbildende Milbe

(*Eriophyes psilaspis*) (BRAUN 1970). Diese geringe Zahl an bekannten Schädlingen zeigt, wie wirksam die Eibe durch ihre Konstitution geschützt ist.

d) Verbreitungsbiologische Strategiemerkmale der Eibe

Ein weiteres Spektrum von Strategiemerkmale kann an der Verbreitungsbiologie abgelesen werden: Die Verbreitung der sehr auffällig roten und, ausser dem Kern, ungiftigen Eiben"beeren" (Scheinbeere) erfolgt nach STÄGER (1910) vor allem durch Vögel (in Exkrementen): Amseln, Drosseln, Raben und Bachstelzen. WILLE (1913) und HAGER (1916) betonen zusätzlich die Bedeutung der Spechtmeise, welche die Eibensamen in Rindenspalten, Mauer- und Felsritzen versteckt und oft "vergisst". Viele natürliche Standorte erscheinen WILLE auf diese Weise gut erklärbar, so etwa Vorkommen an Fels- und Schluchtwänden oder gar auf alten Pappeln. Beachtenswert wäre in diesem Zusammenhang auch die Feststellung von WILLE, wonach die Eibe eine endotrophe Mykorrhizza hätte, welche ihr - ähnlich etwa den Orchideen - ein Wachstum auf rein organischem Material erlauben würde. Dieser Hinweis ist auch interessant im Hinblick auf die Fundorte von Eiben auf vorwiegend organischen Böden wie etwa rezent im "Bois de chêne" bei Lausanne, auf Torf (BURNAND und ROTH 1976) oder auf deutschen Heideböden (Oberboden) (WALTER 1927, ELLENBERG, mündlich), in postglazialen Torfmooren Englands (HOOPS 1905) sowie an prähistorischen Fundorten in schweizerischen Moorlandschaften wie Robenhausen, Moosseedorf, Burgäschisee usw. (NEUWEILER 1905, SCHWEINGRUBER 1967) (vgl. hierzu auch Kap. 3.4). Speziell in konvexen Lagen schroffer Steilhänge dürfte die Haftung des Samens durch das Begleitexkrement einen günstigen Einfluss auf die Ansamung haben. Dies im Gegensatz zum Buchen- oder Eichenaufschlag, der leicht mit den Laubpaketen zusammen an flachere Stellen abrutscht. Nach KLÖTZLI (mündlich) kann aufgrund der Exkremente auch eine vermehrte Einarbeitung des Samens in die oberen Bodenschichten durch Bodenlebewesen vermutet werden. Meine Beobachtungen an vielen Eibenkeimlingen könnten hierzu ebenfalls einen entsprechenden Hinweis geben, fand ich doch die Samenkerne meist schon leicht in den Boden eingebettet. Genau untersucht wurde diese Frage meines Wissens bisher jedoch nicht.

Als verbreitungsbiologischen Nachteil muss die Zweihäusigkeit der Art gewertet werden, denn die Befruchtungschancen sinken damit stark. Sicher

spielen hier verschiedene Faktoren eine korrektive Rolle. So etwa die Tatsache, dass der Flugpollen der Eibe die geringste Sinkgeschwindigkeit aller unserer Baumpollen hat (1.6 cm/sec., WALTER und STRAKA 1970), was seine Verbreitung auf grosse Distanz und damit den Transport zu entlegenen weiblichen Bäumen stark erleichtert (vgl. Lärche: 12.6 cm/sec., ebenda). Der Erfolg bezüglich Befruchtung und Samenentwicklung dürfte in Wirklichkeit noch von vielen weiteren Faktoren des jeweiligen Standortes abhängen, sprechen doch die einen Autoren von Bäumen, die jährlich reich fruchten (z.B. KIRCHNER et al. 1906), während andere umgekehrt betonen, dass die wenigen Samen, die jährlich zur Entwicklung gelangen, einer guten Verbreitung entgegenstehen (z.B. HEGI 1939). Es ist gemäss eigenen und anderen Beobachtungen jedoch anzunehmen, dass die Fruktifizierung praktisch ausschliesslich vom Lichtgenuss des Baumes abhängt.

Die Samen überliegen je nach Standortverhältnissen ein bis vier Jahre. Nach MUHLE (1978) enthält der Samenmantel keimhemmende Stoffe: durch sofortiges Entfernen des Arillus bei Samenreife und 12-18 monatiger Stratifizierung der Samen kann die Keimung bereits im folgenden Jahr erzielt werden. Durch das Ueberliegen ist unter Umständen die Möglichkeit gegeben, optimale Startbedingungen abzuwarten, wodurch die Chance eines Verjüngungserfolges unter Umständen steigen kann (z.B. wenn der keimende Same bereits in Humus eingebettet ist). Es gibt jedoch auch Autoren, welche das Ueberliegen als strategischen Nachteil ansehen.

e) Zusammenfassung der Strategiemerkmale der Eibe (vgl. Tab.6 u.7)

Die Eibe besitzt eine ausgesprochene Kompromiss-Strategie: auf der einen Seite hat sie die besonders ausgeprägte "Allzeit-Bereit-Strategie" der ozeanischen Immergrünen mit dauernd relativ hoher Reaktionsbereitschaft, andererseits besitzt sie die Fähigkeit, ein Minimum an Energie (Licht und Wärme) sehr effizient auszunützen. Sie kann sich daher auch im eher kühlen ozeanischen Klima der nemoralen Zone in der Konkurrenz mit den wesentlich produktiveren Sommergrünen halten. Durch ihre Sonderstellung im Nebenbestand wird diese Tendenz noch verstärkt, indem die Eibe auch in der für die Vegetation günstigen Zeit mit vergleichsweise sehr wenig Energie auskommt. Umgekehrt werden aber durch das Bestandesklima gerade extreme Klimaeinwirkungen

Tab. 6. Zur ökophysiologischen Strategie der Eibe (*Taxus baccata*)

Strategiemerkmal	Selektionsvorteile	Selektionsnachteile
immergrün	<ul style="list-style-type: none"> - Assimilationsapparat muss nicht jährlich neu aufgebaut werden = <i>Energie-Einsparung</i>. - "Allzeit-Bereit"-Prinzip ermöglicht Ausnützung von Licht- und Wärmespitzen vor Laubausbruch und nach Laubfall = <i>Verlängerung der Assimilationsperiode</i>. - Möglichkeit, durch frühe Bereitschaft im Frühling die im Winter akkumulierten Nährstoffe "wegzuschnappen". 	<ul style="list-style-type: none"> - Die Assimilationsorgane müssen den <i>Winter schadlos überstehen</i> und daher (im Vergleich zum Saisonblatt) relativ grossen Aufwand für Kälte- und Transpirationsschutz leisten.
"geringer Lichtbedarf"	<ul style="list-style-type: none"> - Die Assimilation setzt schon bei relativ tiefen Temperaturen und bei geringem Lichteinfall ein = Möglichkeit, dank guter Lichtausnutzung auch in relativ <i>dunklen Beständen zu überdauern</i>. - Diese Eigenschaft ermöglicht der Eibe, das lokal <i>gemilderte Bestandesklima</i> als weitere ökologische Nische auszunützen. 	
weiche ("billige") Nadeln	<ul style="list-style-type: none"> - Im Vergleich zu skleromorphen Nadeln und Blättern ist der Energieaufwand für Transpirationsschutzeinrichtungen relativ gering = Möglichkeit, die wenige zur Verfügung stehende Energie <i>vermehrt für Wachstum und Fruchtbildung</i> einzusetzen. 	<ul style="list-style-type: none"> - Weiche Nadeln besitzen eine <i>geringe Kälteresistenz</i> (Beschränkung auf ozeanisches Klima).
geringe Wuchshöhe	<ul style="list-style-type: none"> - Ausnützung des Stammraumes der Oberschicht als <i>räumlich-vertikale ökologische Nische</i>. - Ausnützung der <i>Bodenerschliessung und des Nährstoffkreislaufes der Oberschichtbäume</i>. 	<ul style="list-style-type: none"> - Kommt nie ans Tageslicht, muss mit ca. 7% des vollen Energieeinfalls auskommen = <i>wesentlich geringere Produktion</i>.

besonders abgeschirmt (gepuffert), das heisst, die Eibe begibt sich innerhalb des ozeanischen Klimas gewissermassen zusätzlich in eine "lokal-ozeanische" Nische. Dieser doppelte Schutz ermöglicht der frostempfindlichen Art, auf energieaufwendige Schutzeinrichtungen gegen Kälte weitgehend zu verzichten.

Dasselbe gilt auch für die Austrocknungsgefahr, wobei die Eibe von ihrer gesamten Konstitution her auf Dürre viel weniger empfindlich ist als gegen Kälte (hohe Wasserreserven, tiefer subletaler Wassergehalt, intensives Wurzelwerk). Obschon die Eibenblätter sehr lange leben, sind sie aufgrund dieser Tatsache, recht wenig Aufwand für Schutzeinrichtungen zu treiben, auch der "Wegwerf-Strategie" der Sommergrünen verwandt (relativ billiges Material).

Wir haben es also in mancherlei Hinsicht mit einer "Sowohl-Als-auch"-Strategie zu tun, die zwar einerseits geschickt die Vorteile der Immergrünen (dauernde Reaktionsbereitschaft) und der Laubwerfenden (billiges Laubmaterial) vereinigt, auf der anderen Seite jedoch die gemeinsamen Nachteile (niedrige Produktion, Frostempfindlichkeit) ebenfalls teilweise in diesen Kompromiss einschliesst. Im Rahmen der Beschränkung auf den Nebenbestand und verschiedenste Spezialstandorte erweist sich dieser Kompromiss in der Natur immerhin als sehr tauglich, um eine weitverbreitete häufige ökologische Nische der ozeanisch bis mediterran getönten Vegetationsgebiete der nemoralen Zone auszunützen.

Tab. 7. Empfindlichkeit der wichtigsten eibenbegleitenden Baumarten
(vor allem nach ELLENBERG 1978)

Baumart	Dürre	Spätfrost	Winterfrost (tiefe Temperaturen)
<i>Fagus silvestris</i>	++	+++	++
<i>Taxus baccata</i>	-	-	+++
<i>Pinus silvestris</i>	--	--	-
(<i>Abies alba</i>)	+	+++	+

Empfindlichkeit: -- sehr gering
 - gering
 + mittelmässig
 ++ gross
 +++ sehr gross

Wieweit die Nebenbestandesstrategie auch eine gewisse Arealerweiterung ermöglicht, indem sich die Art gewissermassen unter dem Schirm der Oberschicht etwas weiter in kontinentale Gebiete vortasten kann, als eine entsprechende Art der Oberschicht, müsste durch genaue vergleichende Messungen von Mikro- und Makroklima erst untersucht werden.

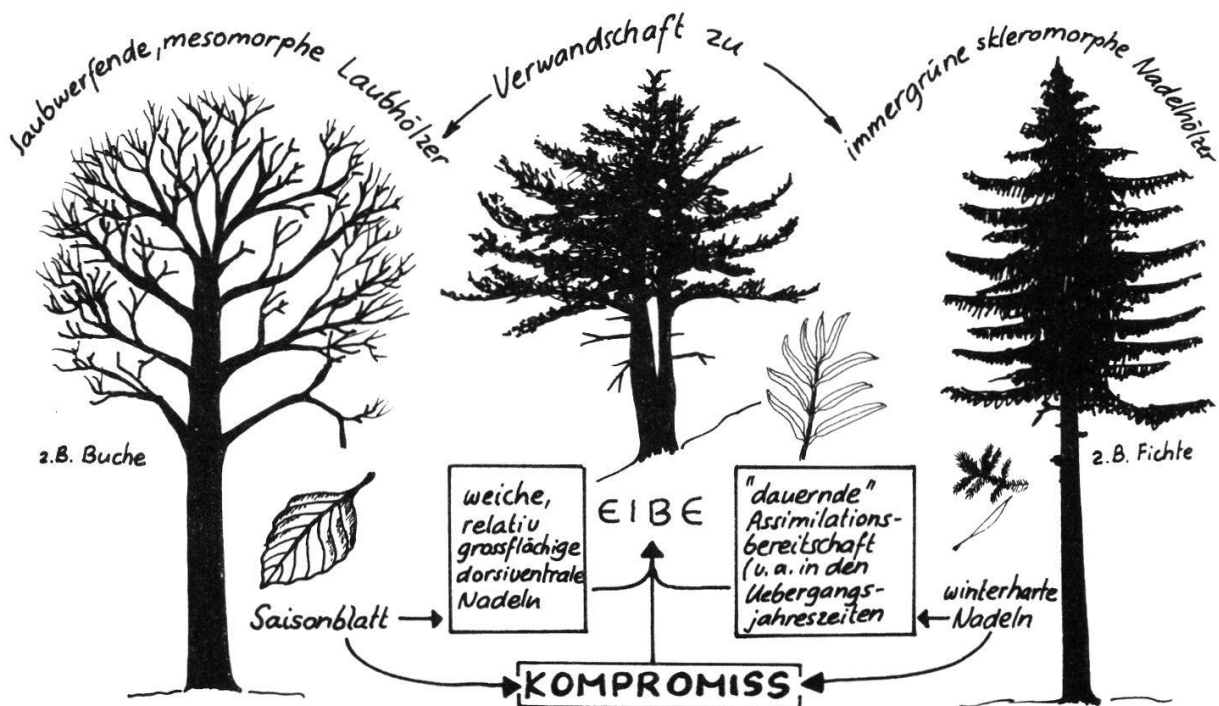


Abb. 6. Die ökophysiologisch-morphologische Zwischenstellung der Eibe

2.3.3. Strategie-Modell

Die folgenden Ausführungen stellen einen Versuch dar, die ökophysiologischen Merkmale der Eibenstrategie im Rahmen verschiedener Entwicklungsphasen von Wald-Oekosystemen einzuordnen. Da für die jeweiligen Sukzessionsstadien verschiedene Typen von Baumarten charakteristisch sind, lässt sich für die Eibe ungefähr testen, ob sie aufgrund ihrer ökophysiologischen Eigenschaften auch im Sinne des Sukzessionsablaufs eine ökologische Zwischenstel-

lung einnimmt. Abb. 7 zeigt am einfachsten Modell einer Oekosystem-Entwicklung, dem logistischen Wachstum, die wichtigsten Phasen auf (nach PIANCA 1970, aus KREBS 1972).

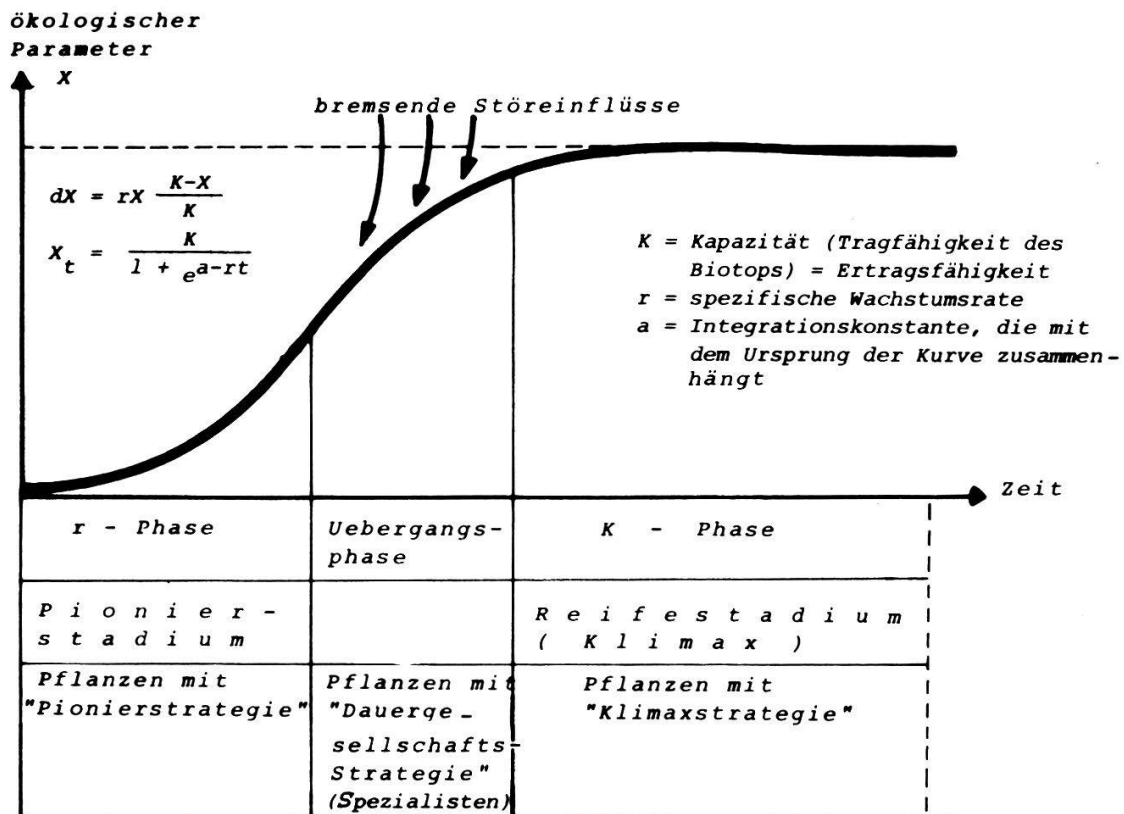


Abb. 7. Einfachstes Modell einer Oekosystem-Entwicklung: logistisches Wachstum (nach PIANCA 1970)

Überprüfen wir die Stellung der Eibe im Vergleich zu jener zweier typischer Vertreter der beiden polaren Sukzessionsstrategien (Pionier- und Klimaxstrategie) anhand verschiedener ökologischer Parameter, so bestätigt sich auch hier das Bild einer ausgeprägten Zwischenstellung. Dabei sind bereits Erkenntnisse über das Verhalten der Eibe bezüglich verschiedener ökologischer Faktoren mit einbezogen, die erst in den folgenden Abschnitten dieser Arbeit besprochen werden (Tab. 8).

Tab. 8. Vergleich des typischen Strategieverhaltens von Buche, Eibe und Föhre in ihren Verbreitungsschwerpunkten

Ökologischer Parameter (unabhängiger Standortsfaktor)	Pionierstrategie		Klimaxstrategie
Beziehung zum Klima			
- allgemeine Charakteristik	extrem/unsicher	△	■ ○
- Lichtbedarf	gross	△	○ ■
- Frostempfindlichkeit	gering	△	■ ○
- Spätfrostempfindlichkeit	gering	△ ■	○
- Trockenheitsempfindlichkeit	gering	△ ■	○
Beziehung zum Boden			
- Entwicklungsgrad	gering	△ ■	○
- Wasserhaushalt	extrem	△ ■	○
- Nährstoffangebot	schlecht	△ ■	○
Beziehung zum Relief	oft extrem z.B. Steilhang, Krete	△ ■	○
Beziehung zur Vegetation			
- inter- und intra-spezifische Konkurrenzkraft	gering	△ ■	○
- Wuchshöhe	(gering)	■ △	○
- Wachstums-geschwindigkeit	gross	△	○ ■
Beziehung zur Zeit			
- phylogenetisches Alter	alt	△ ■	○
- biologische Alterung	schnell	△	○ ■

○ Buche

■ Eibe

△ Föhre

Aus dieser Zwischenstellung lassen sich bereits hier entsprechende Aussagen über das mutmassliche ökologische Standorts-Spektrum machen:

Die Eibe müsste vorkommen

- in Uebergangsgesellschaften (Durchgangsstadien in der Sukzession zwischen Pionier- und Klimax-Oekosystemen),
- in Dauergesellschaften (auch "azonale Vegetation" genannt): Oekosysteme, deren Weiterentwicklung zu reiferen Sukzessionsstadien durch einen oder mehrere Faktoren dauernd verhindert wird und sich in dem Sinne nicht zur Klimaxvegetation dieser Zone entwickeln kann,
- auf Extremstandorten, auf denen sie physiologisch gerade noch gedeihen kann, andere Arten jedoch aus physiologischen oder physikalischen Gründen im Konkurrenzkampf geschwächt oder ausgeschaltet sind.

Diese Arbeitsthese werden in den folgenden Abschnitten im einzelnen zu bestätigen oder zu widerlegen sein.

3. Untersuchungsobjekte und Methoden

3.1. Die Untersuchungsobjekte

3.1.1. Objekte in grossräumiger Betrachtung

Um einen Ueberblick über die Standortsvielfalt der Eibe in der Schweiz zu erhalten, wurden über 80 eibenreiche Bestände in der Schweiz aufgesucht. Dabei musste ich mich auf das Gebiet nördlich der Alpen und einige Alpentäler beschränken. Die Auswahl erfolgte so, dass alle wichtigen Gebiete berücksichtigt wurden, sei es aufgrund der Häufigkeit oder wegen standörtlicher Besonderheiten (vgl. Verbreitungskarte 1970, Abb. 37, Seite 159). Trotz grosser Verlockung konnten die Vorkommen auf sauren Böden im Tessin sowie ausländische Objekte aus zeitlichen und arbeitstechnischen Gründen nicht miteinbezogen werden. Die meisten der genannten Objekte dienten vor allem einem vegetationskundlichen Ueberblick und bodenkundlichen Feldbetrachtungen. Für genauere ökologische Untersuchungen beschränkte ich mich auf drei nahe beieinander gelegene, ideale Untersuchungsobjekte.