

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 126 (1975)
Heft: 3

Artikel: Bemerkungen und Beobachtungen über den Augusttrieb
Autor: Marcet, E.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-765213>

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: 10.12.2025

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

Bemerkungen und Beobachtungen über den Augusttrieb

(mit besonderer Berücksichtigung der *Douglasie*)

Von E. Marcet

Oxf.: 181.8: 174.752

(Aus dem Institut für Waldbau, ETH Zürich)

Vorwort

Die Erscheinung, dass gewisse Baumarten nach Abschluss ihres jährlichen Längenwachstums eine zweite Triebbildungsphase durchlaufen können, beschäftigt den forstlichen Praktiker vorab wegen der potentiellen Gefährdung der unter Umständen nicht völlig ausgereiften Spättriebe durch Frühfröste. Wie in den Abschnitten 4 bis 6 am Beispiel der *Douglasie* gezeigt werden soll, können Augusttriebe aber darüber hinaus auch eine Verminderung der Formqualität verursachen, ohne zuvor von Frost geschädigt worden zu sein.

Das unregelmässige Auftreten und die geringe Voraussagbarkeit, das komplexe Zusammenwirken von Provenienz, individueller Veranlagung, aktueller Witterung, Belichtung und Bodenverhältnissen sowie nicht zuletzt auch die uneinheitlich gehandhabte Terminologie zur Kennzeichnung dieser sogenannten Sekundärtriebbildungen erschweren eine befriedigende «Erklärung» des Phänomens immer noch beträchtlich. Die folgenden Ausführungen möchten daher etwas zum besseren Verständnis dieser interessanten Erscheinung beitragen und auch zu weiteren Beobachtungen anregen.

1. Das Phänomen

Die verschiedenen Baumarten unserer Breiten leisten ihr jährliches Höhenwachstum bekanntlich nicht einheitlich und synchron. Das Wachstumsverhalten ist dabei wohl genetisch fixiert, aber hinsichtlich Ausmass und zeitlichem Ablauf stark von verschiedenen Umweltfaktoren abhängig. Namentlich der Abschluss des Längenwachstums erweist sich als bald mehr photo- und thermoperiodisch gesteuert, bald stärker endogen bedingt.

Trotz der Vielfalt der Verhaltensweisen sind bei unseren Baumarten im wesentlichen zwei Typen des Wachstumsverlaufes deutlich zu erkennen, für welche einerseits die Eichen und anderseits die Pappeln besonders repräsentativ sind. Die Baumarten vom Pappeltyp wachsen mehr oder weniger kontinuierlich während der ganzen Vegetationsperiode, bis im Herbst ein spezifi-

scher Schwellenwert der Tageslänge oder der Temperatur erreicht wird, der den Wachstumsabschluss auslöst. In den Ruheknospen dieser Baumarten ist nur eine erste Sequenz der insgesamt pro Jahr entstehenden Blätter und Achselknospen angelegt. Nach erfolgter Ausdifferenzierung des in den Knospen vorgebildeten Triebes entstehen jedoch laufend neue Blätter, welche sich morphologisch von den zuerst gebildeten unterscheiden können. Ein besonders ausgeprägter Blattdimorphismus liegt zum Beispiel bei Aspe und Weisspappel in Form der (frühen) Kurztrieb- und (späten) Langtriebbblätter vor.

Demgegenüber bilden Baumarten vom Eichentyp ihren Jahrestrieb in der Regel im Verlaufe eines frühen, stürmischen und oft nur zwei bis drei Wochen dauernden Wachstumsschubes («Maitrieb»), wobei aber lediglich die in den vollständig ausdifferenzierten Knospen vorgebildeten Organe entfaltet werden. Der Wachstumsabschluss erfolgt früh im Jahr, also bei mindestens klimatisch noch durchaus optimalen Wuchsbedingungen. Bei manchen Baumarten vom Eichentyp besteht nun nach einer sommerlichen Ruhephase spezifischer Dauer eine ausgeprägte Neigung zur Reaktivierung des Streckungswachstums im Spätsommer und damit zur Bildung von Spättrieben. Den «Maitrieben» werden diese gewöhnlich als «Augusttriebe» oder «Johannistriebe» gegenübergestellt. Verschiedene Baumarten verhalten sich allerdings intermediär zu diesen beiden Extremtypen des Wachstumsverlaufes.

2. Reguläre, proleptische und sylleptische Triebe

Das vorliegende Beobachtungsmaterial zur Augusttriebbildung und verwandter Phänomene ergibt vorläufig immer noch ein recht komplexes und keineswegs widerspruchsfreies Bild. Die unterschiedlichen Ansichten hierüber sind aber letztlich auf die Komplexität des Wuchsverhaltens überhaupt zurückzuführen, das zur weiteren Klärung noch gründlicher Bearbeitung bedarf. Manche Unstimmigkeiten sind indessen auch bloss das Ergebnis einer uneinheitlichen oder unkonsequenten Handhabung der entsprechenden Terminologie. Es scheint daher zweckmässig, zunächst die für unseren Zusammenhang wichtigen Triebtypen kurz zu charakterisieren.

Die normalen, *regulären* Haupt- und Seitentriebe unserer Gehölze bilden sich an einjährigen Achsen aus sogenannten Ruheknospen, welche bereits im Vorjahr angelegt wurden, aber erst im nächsten Frühjahr, nach Beendigung der Winterruhe, austreiben.

Eine Anzahl (zum Teil auf einer embryonalen Entwicklungsstufe verharrender) axillärer Ruheknospen bleibt indessen auf unbestimmte Zeit «ruhend», vermag aber nach allfälligen Störungen durch Verbiss, Schnitt, Brand, Sturm, Schädlinge usw. auszutreiben und so gewissermassen als Organreserve Ersatztriebe zu bilden. Diese sogenannten Proventiv-Knospen werden übrigens nicht ganz zutreffend als «schlafende Knospen» bezeichnet. Vielmehr werden sie durch die apikale Dominanz unterdrückt, das heisst durch korrelative Hemmwirkung der ihnen übergeordneten Knospen bzw. im Wachstum begriffenen Triebspitzen.

Wie erwähnt, wird das bereits abgeschlossene Streckungswachstum bei manchen Arten vom Eichentyp in der zweiten Hälfte der Vegetationszeit nochmals in Form von Augusttrieben aktiviert. Diese Spättriebe entstehen also aus im laufenden Jahr angelegten, meist vollständig ausgebildeten und bereits in ein sommerliches Ruhestadium eingetretenen Knospen, in welchem sie eigentlich den Winter überdauern sollten, um erst im nächsten Frühjahr auszutreiben. Sie sind also *proleptisch*, das heisst (dem nächsten Jahr) vorweggenommen. Die Länge der vorgängigen, obligatorischen Ruhezeit ist dabei meist weitgehend spezifisch und beträgt zum Beispiel bei der Eiche mindestens 30 Tage und bei der Buche mindestens 14 Tage. Spättriebe können sich sowohl an der Hauptachse als auch an Seitenachsen beliebiger Verzweigungsordnungen bilden, und zwar endständig aus Endknospen oder axillär aus Seitenknospen.

Auf *Späths* (1912) klassische Untersuchung zurückgehend, haben nun verschiedene Autoren wie *Alden* (1971), *Burger* (1926), *Kozłowski* (1971), *Rudolph* (1964), *Szczerbinski* und *Szymanski* (1961) und andere dessen komplizierte Gliederung der Spättriebe insofern übernommen, als sie nur die Endknospenprodukte als «echte Johannistriebe» anerkennen. (Späth selber erachtet diese Bezeichnung sogar nur für Eiche und Buche als zulässig!) Demgegenüber bezeichnen *Zimmermann* und *Brown* (1971) überhaupt jeden zusätzlichen Wachstumsschub als «Johannistrieb» (englisch: lammas shoot [lammas = 1. August]), während zum Beispiel für *Ehrenberg* (1958, 1963) oder *Tomlinson* und *Gill* (1973) alle auf eine sommerliche Ruhezeit folgenden Spättriebe als proleptisch gelten, was übrigens auch der ursprünglichen Bedeutung von Prolepsis (*Berdan*, 1890) entspricht. Im Hinblick auf eine zweckmässige Vereinheitlichung der Begriffe und um auch den allgemeinen Charakter dieses Verhaltens hervorzuheben (siehe unten), wird im folgenden ebenfalls jede sekundäre Triebbildung des laufenden Jahres aus Knospen mit vorgängiger Sommerruhe als Prolepsis bezeichnet, und zwar das Produkt der Endknospe als *terminale* und dasjenige von Seitenknospen als *axilläre Prolepsis*.

Unter vergleichbaren Klima- und Bodenverhältnissen variiert die Neigung zur Prolepsis nach Baumarten beträchtlich. Während zum Beispiel die Eichen regelmässig und oft bis ins hohe Alter alljährlich 1 bis 4 sukzessive Augusttriebe bilden, treten diese bei Buche, Fichte, Föhre, Douglasie und andern eher unregelmässig und vorwiegend in der Jugend auf. Selbst Baumarten wie die Lärchen, welche nicht dem Eichentyp zuzurechnen sind, erzeugen in milden Lagen reichlich Spättriebe. Unter hierfür besonders förderlichen Bedingungen ist wohl überhaupt jede Baumart zur Prolepsis befähigt. Innerhalb der Arten übt die Herkunft einen deutlichen Einfluss auf die Stärke und Frequenz der Augusttriebbildung aus, wie verschiedentlich nachgewiesen wurde. So zeigt diese zum Beispiel bei der Fichte einen deutlichen Rückgang mit zunehmender Meereshöhe der Herkunft (*Holzer*, 1967). Auch

bei der Douglasie neigen die Küstenpopulationen häufiger und stärker zur Prolepsis als solche aus dem höhergelegenen Inland (Göhre, 1958; Driscoll, 1973). Schliesslich besteht innerhalb von natürlichen Populationen eine beträchtliche individuelle Variation in bezug auf unser Merkmal, wie bereits jeder beliebige Douglasien-Aufwuchs in der Pflanzschule zu demonstrieren vermag, handle es sich um Sämlinge von Populationssaatgut oder um Absaaten von Einzelbäumen. Dabei ist jedoch nie mit Sicherheit vorauszusagen, ob eine Pflanze mit Prolepsis auch in kommenden Jahren wieder Augusttriebe bilden wird oder nur in unregelmässigen Intervallen oder künftig überhaupt nur noch Maitriebe. Und ebenso ungewiss ist, ob eine bisher ohne Prolepsis aufgewachsene Pflanze auch künftig nur Maitriebe bilden oder aber plötzlich doch noch zur Augusttriebbildung übergehen wird. Als wesentliche Ursache für diese Unregelmässigkeiten wurden schon von Späth (1912) bestimmte Standortsfaktoren erkannt. So fördern besonders guter Boden, Grundwasseranschluss sowie feuchte und warme Wetterlagen nach vorangegangener kühler Witterung die Prolepsis. Speziell bei der Föhre soll ferner hohe Frühjahrswärme und eine lange Vegetationsperiode die Prolepsis stimulieren (Schmidt, 1940), ebenso gute Belichtung, wie sie besonders an Wegen und Bestandesrändern und vor allem bei Solitärbäumen vorliegt (Schlüter, 1956). Auch bei der Buche soll das Licht besonders förderlich für die Augusttriebbildung sein (Péter-Contesse, 1958). Der Zusammenhang von Wachsförderung und Augusttriebhäufigkeit ist für die Föhre auch von Kunz (1953) und für die Lärche von Burger (1944) sowie *Leibundgut* und Kunz (1952) aufgezeigt worden. Im übrigen erinnern das kaum voraussagbare Verhalten im Einzelfall und die hohe Umweltabhängigkeit der durchschnittlichen Merkmalsprägung an die eigenartige genetische Situation der sogenannten «umschlagenden Variation» bei Blattaufspaltungen, Verbänderungen, Zwieselbildungen und anderen Wachstumsunregelmässigkeiten (Marcet, 1969).

An proleptischen Trieben können die Blattformen unter Umständen etwas von denjenigen der Maitriebe abweichen, was beispielsweise für die auffällige Heterophyllie bei manchen Eichen verantwortlich ist: Proleptische Eichenblätter sind häufig tiefer gebuchtet und schmaler. Bei der Buche wiederum sind die Triebe stärker behaart und tragen oft besonders viele Knospen. Die morphologischen Unterschiede zwischen regulären und proleptischen Trieben haben also in der Regel bloss quantitativen Charakter. Kürzlich konnten wir jedoch ein interessantes Beispiel eines ausgeprägten Unterschiedes in der strukturellen Organisation der beiden Triebarten an Sämlingen von *Pinus silvestris* beobachten, worauf hier kurz eingegangen werden soll.

Föhrensämlinge bilden bekanntlich im ersten Jahr ausschliesslich Primarnadeln aus, das heisst flache und breite, spiralig angeordnete Einzelnadeln, von denen die distalen auch bereits kleine Achselknospen anlegen. Ausnahmsweise können diese noch im selben Jahr — also proleptisch —

austreiben und Kurztriebe mit zwei Nadeln bilden, wie sie dann für die restliche Lebenszeit der Föhre typisch bleiben. In unserem Fall verlief die Entwicklung der Sämlinge bis zum Abschluss des ausschliesslich mit Kurztrieb-Nadeln besetzten Maitriebes Mitte Juni des zweiten Jahres zunächst völlig normal. Nach einer mehrwöchigen Ruhezeit bildeten jedoch je nach Herkunft 10 bis 60 Prozent der Sämlinge einen zweiten terminalen Trieb mit ausschliesslich primären Einzelnadeln. Diese unterschieden sich nur durch ihre Grösse von Primärnadeln des ersten Jahres und schienen völlig funktionstüchtig, legten jedoch keine Achselknospen an (Abbildung 1). In der uns bekannten Literatur finden sich nur wenige Hinweise auf eine derartige Strukturinversion der Hauptachse. *Doak* (1935) berichtet von verschiedenen Föhrenarten in südlichen Klimaten, welche auf starke Düngung, Bewässerung oder andere ungewöhnlich günstige Einflüsse analog reagieren. *Jacobs* (1938) beobachtete diese Erscheinung bei *Pinus radiata* und *Lloyd* (1898) bei *Pinus ponderosa*. Im März 1974 haben wir sie im Regenwaldklima Ceylons in einer vorjährigen *Pinus-caribaea*-Aufforstung an dreijährigen Pflanzen massenhaft beobachtet. Dabei blieb die Endknospe häufig «sitzen», während eine Quirlknospe einen Ersatzgipfel in Form eines orthotrop wachsenden, proleptischen Triebes mit Primärnadeln bildete. Ähnlich bilden auch eingetopfte, mehrjährige Bäumchen von *Pinus canariensis* im Kalthaus unseres Institutes alljährlich proleptische Triebe mit sehr grossen Primärnadeln, deren auffallender bläulich-weisser Wachsbelag den Unterschied zu den regulären Trieben mit den zu dritt stehenden Kurztriebnadeln noch besonders augenfällig macht (Tafel 1 Nummer 4). Speziell von *Pinus silvestris* aber ist uns in diesem Zusammenhang nur ein Hinweis von *Alden* (1971) bekannt, dessen Versuchspflanzen vereinzelt axilläre Prolepsis mit Primärnadeln aufwiesen. Der Rückfall in ein früheres Stadium der Sprossentwicklung bei den hier angeführten Beispielen ist wohl am ehesten als Verwöhnungseffekt zu deuten, ausgelöst durch besonders günstige Wuchsbedingungen, unter denen die Pflanzen aufwuchsen, bzw. in welche sie verbracht wurden. Bezeichnenderweise kann nämlich auch die entgegengesetzte Reaktion eintreten, indem geschwächte und geschädigte Föhrensämlinge als Regenerationseffekt bereits im ersten Jahr Kurztriebe mit zwei, drei und mehr Nadeln anstelle von primären Einzelnadeln bilden (*Szymanski*, 1960).

Lediglich erwähnt sei noch in diesem Zusammenhang, dass bei zahlreichen Gehölzen die Prolepsis als normale, regelmässige und oft auch als alleinige Bildungsweise bestimmter Organe funktioniert. Das ist etwa der Fall bei den Kurztrieben der Föhren als den allein Nadeln tragenden Achsen dieser Gattung. Auch bei der Berberitze stehen die Blätter einzig an Kurztrieben, welche sich proleptisch in den Achseln von Blattdornen am Langtrieb bilden. Die charakteristischen Dorne verschiedener Gehölze wie *Crataegus*, *Pyrus*, *Malus*, *Pyracantha* und *Gleditsia* sind durchweg «vorweggenommene» und zu Zweigdornen umgewandelte Kurztriebe.

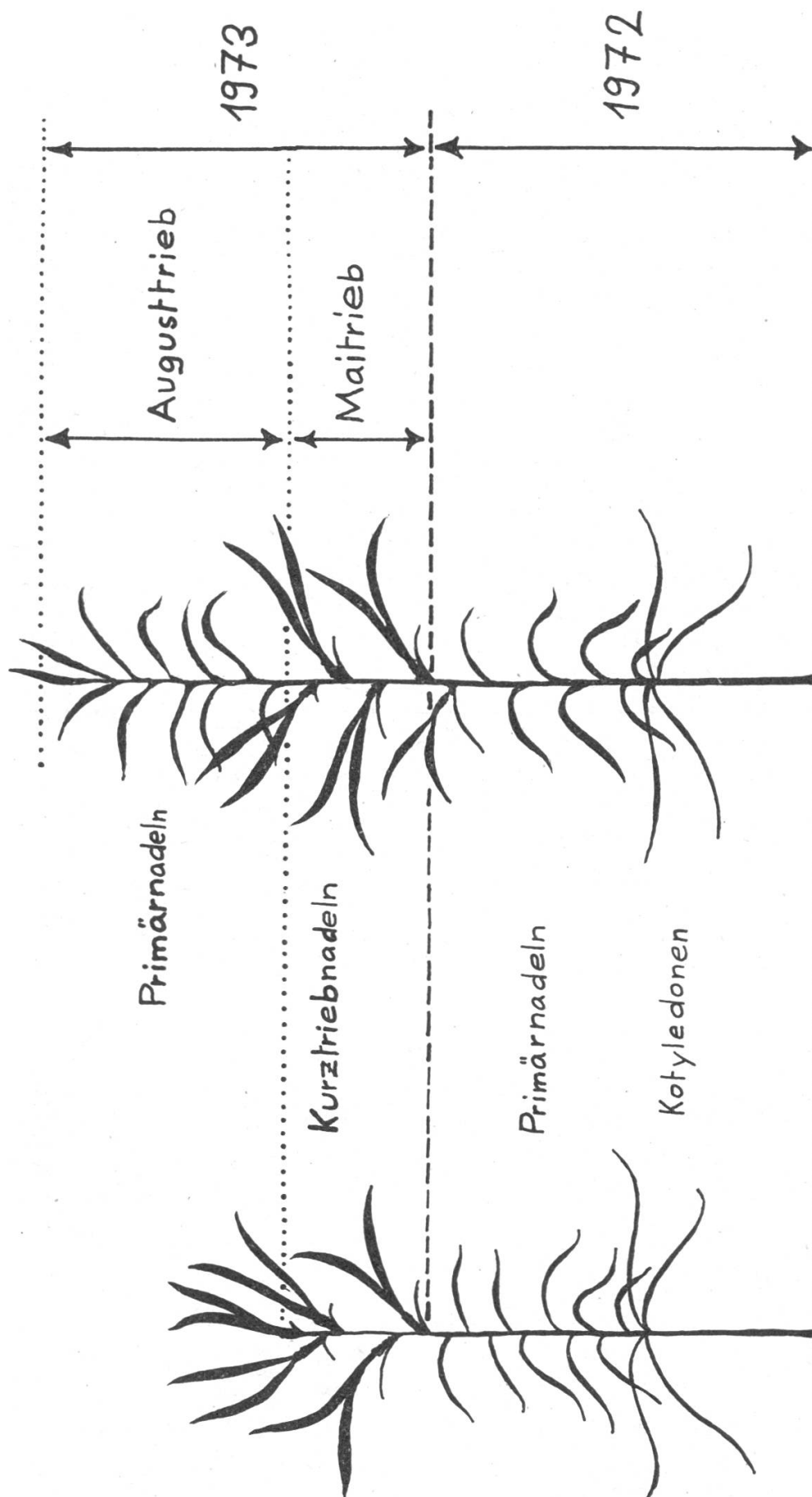


Abbildung 1. Rückschlag des terminalen Augusttriebes ins Primärstadium mit Einzelnadeln bei einem zweijährigen Föhrensämling (rechts). Links: Gleichaltriger Sämling ohne Augusttrieb.

Nur mehr erwähnt seien auch die durch äussere, tiefgreifende Störungen erzwungenen proleptischen Ersatztriebbildungen. Wichtig in unserem Zusammenhang ist dagegen noch der von der Prolepsis oft nicht klar unterschiedene Triebbildungsmechanismus der *Syllepsis*:

Bei verschiedenen Baumarten treiben ziemlich regelmässig mehrere axillär angelegte Primordien an dem noch in Bildung begriffenen Jahrestrieb sofort aus, das heisst ohne vorangehende Sommerruhe wie bei der Prolepsis. Die Verzweigung des Jahrestriebes erfolgt hier also ebenfalls im Jahr vor der regulären Triebbildung. Diese sogenannten *syллеptischen* Triebe (*syллеptos* = [mit dem Maitrieb] zusammengefasst) sind bei verschiedenen Bäumen und Sträuchern, welche zumeist dem Pappeltyp angehören, eine recht häufige Erscheinung, insbesondere in der Jugend und bei besonders starkem Wachstum, wie etwa an Stockausschlägen (Erlen, Hagebuchen) oder am Stecklingsaufwuchs von Pappeln und Weiden unter Kulturbedingungen. In ihrer Entstehungszeit sind sie indessen nicht auf die erste Hälfte der Vegetationszeit beschränkt, sondern können, wie zum Beispiel bei der Japanlärche, noch bis in den Oktober hinein gebildet werden. Bei zahlreichen tropischen Baumarten ist diese Erscheinung übrigens sehr häufig und oft sogar die einzige Art der Verzweigung. Bei jüngeren, vitalen Exemplaren der Hagebuche, Weisslerle, Feldulme, Lärche, den Weiden, dem Tulpenbaum usw. kann Syllepsis so regelmässig auftreten, dass sie fast als Bestandteil des arttypischen Verzweigungssystems angesehen werden muss. Bei Schwarzpappelhybriden (Kulturpappeln) kann die Stärke der sylleptischen Seitentriebbildung am einjährigen Stecklingsaufwuchs auch sortentypisch sein. So bildeten zum Beispiel $1/2$ -Rückschnittpflanzen der 'Robusta' im Jahr 1974 in unserem Pappel-Versuchsgarten im Mittel 11,5 sylleptische Äste pro 1 m Jahrestrieb, die 'I 214' dagegen nur 6,7. Bei ersterer trat dabei die Syllepsis an 45 Prozent der Knoten des Jahrestriebes auf, bei letzterer nur an 34 Prozent (siehe nachstehende Tabelle):

Sorte Alter	'Robusta'		'I 214'		Mittel aus vier Sorten	
	1/1	1/2	1/1	1/2	1/1	1/2
Knoten pro Pflanze	51,4	77,2	43,4	67,1	52,3	78,8
Knoten pro lm	28,1	25,8	26,6	19,6	29,1	23,8
Knoten mit Syllepsis (‰)	5,3	44,6	14,4	34,2	10,5	37,9
syллеptische Äste pro lm	1,5	11,5	3,8	6,7	3,1	9,1
Pflanzenhöhe (cm)	183	299	163	342	180	331
	(Mittelwerte aus n = 25)				(Mittelwerte aus n = 100)	

Aus den Mittelwerten von vier Sorten (rechts in Tabelle) geht aber auch sehr deutlich hervor, dass die Zahl der sylleptischen Äste mit der Wuchskraft der Pflanzen zunimmt: Dank ihrem leistungsfähigeren, um ein Jahr älteren Wurzelsystem bildeten die $1/2$ -Pflanzen einen um 84 Prozent längeren Jahrestrieb mit grösseren Internodien (22 Prozent weniger Knoten pro Jahrestrieb) als die $1/1$ -Pflanzen. Die Zahl der Knoten mit sylleptischen Seiten-

zweigen erhöhte sich dabei um 27 Prozent, das heisst, die Längeneinheit Jahrestrieb der $1/2$ -Pflanzen wies dreimal mehr sylleptische Zweige auf als bei den $1/1$ -Pflanzen.

Die Ergebnisse dieses Pappelversuches, wie die Erscheinung der Syllepsis überhaupt, stehen übrigens im Widerspruch zu der sogenannten Wuchsstofftheorie der Apikaldominanz oder mindestens zu deren oft allzusehr verallgemeinerten Formulierung. Danach müssten nämlich besonders stark wachsende Triebspitzen auch eine besonders ausgeprägte Apikaldominanz besitzen, weil sie die grösste Menge der für die korrelativen Hemmwirkungen massgebenden Phytohormone erzeugten. Offenbar ist aber der ganze Hemmprozess sehr viel komplizierter und funktioniert nicht nur durch hohe Wuchsstoffkonzentrationen, sondern auch durch eigentliche Hemmstoffe. Schliesslich lässt sich der ganze Vorgang bei verholzten Achsen mit Ruhestadien auch nicht ohne weiteres mit annuellen Krautpflanzen vergleichen, mit denen bisher hauptsächlich experimentiert wurde.

Sylleptische und proleptische Triebe sind also beide gleicherweise «vorweggenommen», der Unterschied liegt einzig in der Ruhephase, welche der Prolepsis vorangeht. Allerdings kann mit der Verkürzung dieser Ruhephase der Unterschied immer undeutlicher werden, so dass eine Unterscheidung ohne regelmässige Beobachtung des Verzweigungsverlaufes kaum mehr möglich ist. Bei Prolepsis mit sehr kurzen Ruhestadien werden zudem oft kaum richtige Knospenschuppen mehr angelegt, so dass die beiden Verzweigungsarten schliesslich ineinander überzugehen scheinen. In der Literatur werden daher etwa die beiden Arten vorweggenommener Triebe kurzerhand als proleptisch bezeichnet.

3. Zur Deutung der Sekundärtriebe

Biologisch wäre die Augusttriebbildung nicht recht verständlich, wenn wir sie allein im Zusammenhang mit unseren speziellen Klimaverhältnissen zu deuten versuchten. Nun ist aber ein diskontinuierliches, periodisch erfolgreiches Längenwachstum bei den Bäumen eine allgemein verbreitete und von den herrschenden Klimabedingungen scheinbar weitgehend unabhängige Erscheinung. Selbst bei den immergrünen Arten im extrem ausgeglichenen Tageszeitenklima des immergrünen tropischen Regenwaldes stellen die kontinuierlich wachsenden Arten gegenüber den periodisch wachsenden eine verschwindende Minderheit dar (Koriba, 1958; Simon, 1914). Dazu gehören etwa Palmen, Farnbäume, die Papaya und Mangrovenarten (Hallé und Oldeman, 1970; Tomlinson und Gill, 1973). Manche der sogenannten dauernd wachsenden Baumarten, zum Beispiel der Indische Gummibaum (*Ficus elastica*), zeigen indessen nur in der Jugend ein unperiodisches Verhalten und beginnen mit zunehmendem Alter ebenfalls Ruhephasen einzuschalten. Die überwiegende Mehrheit jedoch weist ein ausgeprägt artikuliertes Längenwachstum auf, wobei häufig mehrere Wachstumsschübe pro Jahr erfolgen. Der neuweltliche Kautschukbaum (*Hevea brasiliensis*) etwa kann es bis auf



Abbildung 2. Föhre mit nestartiger Häufung proleptischer Austriebe. (Links: Gleichaltriger prolepsisfreier Baum.)

8 Aktivitätsperioden bringen und auch bei tropischen Föhrenarten können jährlich noch bis zu 7 Schübe auftreten. Durch kumulatives Längenwachstum von mehreren Jahren bei gleichzeitiger Unterdrückung jeglicher Seitenastbildung infolge extremer Apikaldominanz kommen bei letzteren nicht selten unverzweigte Gipfeltriebe von 6 m und ausnahmsweise sogar von 12 m, sogenannter «Foxtails», zustande (Tafel 1, Nummer 1).

Aus dem heutigen, umfangreichen Beobachtungsmaterial geht jedenfalls hervor, dass Periodizität ein allgemeines Charakteristikum des Längenwachstums darstellt, wobei jedoch dahingestellt sei, ob diese dem kontinuierlichen Verlauf einfach wachstums- und stoffwechselphysiologisch überlegen ist oder ob allfällige gemeinsame Vorfahren ursprünglich ein periodisches Verhalten durch natürliche Auslese an ein ebensolches Klima erworben haben. Allerdings darf diese Periodizität keineswegs als unabhängig von der Umwelt gesehen werden. Das Wachstumsverhalten ist wohl genetisch fixiert, aber Ausmass und zeitlicher Ablauf werden von verschiedenen Wachstumsfaktoren modifiziert, die oft nicht ohne weiteres erkennbar sind. Experimentell lässt sich die Bereitschaft der Vegetationspunkte zur Ruhe oder zum

Weiterwachsen fast zu jedem Zeitpunkt auslösen. So konnte schon Klebs (1914, 1915) zeigen, dass etwa ein temporärer Nährstoffmangel im Boden oder ein bestimmtes Verhältnis zwischen Assimilaten und Nährstoffen als Ursache für ein periodisches Verhalten in Frage kommen.

Aus dem allgemeinen Charakter der Erscheinung dürfen wir jedenfalls folgern, dass die Augusttriebbildung bei unseren Baumarten nicht als Anomalie etwa im Sinne einer krankhaften Trieb sucht zu deuten ist, sondern eher als Rest eines vererbten Wuchsverhaltens, das sich allerdings unter den gegenwärtigen Bedingungen für den Baum selbst nicht selten auch nachteilig auswirkt (siehe unten). Für eine atavistische Deutung des Phänomens spricht vor allem auch die Tatsache, dass die Augusttriebbildung hauptsächlich oder sogar ausschliesslich im Jugendstadium auftritt. Für eine Ableitung von einem ursprünglich an günstigere Klimaverhältnisse angepassten Wachstumsverhalten spricht ferner die bereits erwähnte geringe Neigung zur Prolepsis unter ungünstigeren Klimabedingungen wie zum Beispiel im Gebirge, was zweifellos ein Ergebnis der natürlichen Selektion darstellt, da starke Augusttriebbildung hier nur von Nachteil wäre. Einer radikalen Selektion entzieht sich das Merkmal allerdings wegen seiner relativ geringen Expressivität, welche aber ihrerseits wiederum vorteilhaft sein kann zur optimalen Ausnützung unterschiedlicher Standorte. So konnte zum Beispiel Burger (1926) zeigen, dass das Hauptwachstum der Buchen und Eichen auf dem Adlisberg (670 m ü. M.) bei Zürich auf dem Maitrieb beruht, im Gebiet des klimatisch günstiger gelegenen Noville (380 m ü. M.) am Genfersee dagegen auf dem Augusttrieb.

Schliesslich lässt sich auch die Syllepsis durch Ableitung von den allgemeineren Verhältnissen in warmen Klimaten besser verstehen. In den Tropen ist die sylleptische Bildung von Seitentrieben nicht nur bei den Baumarten mit kontinuierlichem Längenwachstum, sondern auch bei schubweise wachsenden Arten ausserordentlich verbreitet und vielfach überhaupt die einzige Art der Verzweigung. Ihre Häufigkeit nimmt indessen mit Entfernung vom tropisch-subtropischen Klima deutlich ab. In der warmtemperierten Region Nordamerikas zum Beispiel ist die Syllepsis neben der regulären Verzweigung noch durchaus typisch etwa für den Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*) und den Amberbaum (*Liquidambar styraciflua*). In unseren Breiten hingegen ist sie weitgehend beschränkt auf die Jugendstadien verschiedener Baumarten bzw. deren besonders wüchsige Triebe.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass eine vergleichende Betrachtung der Sekundärtriebbildung die Auffassung bestärkt, wonach Prolepsis und Syllepsis weniger spezifische Verhaltensweisen bestimmter Baumarten sind als vielmehr Wachstumsäusserungen allgemeinen Charakters. Welche Umweltbedingungen aber die eine oder andere Verhaltensweise begünstigen, ist eine Frage der spezifischen genetischen Konstitution.

4. Die Prolepsis-Typen der Douglasie

Unter unseren Klimabedingungen wird die biologische Zweckmässigkeit der Augusttrieb Bildung nicht selten in Frage gestellt. Es kann dadurch wohl ein zusätzlicher Längenzuwachs gewonnen werden, doch ist sie ebensooft mit eindeutigen Nachteilen für den Baum selbst und damit auch für die Waldwirtschaft verbunden. Bei sehr später Prolepsis können die noch nicht voll ausgereiften Spättriebe etwa durch Frühfröste geschädigt oder abgetötet werden, was indessen vor allem bei schlecht gewählter Anbaulage der Fall sein kann. Viel häufiger führt die Augusttrieb Bildung dagegen zu tiefgreifenden und lange nachwirkenden Störungen des architektonischen Aufbaus des jungen Baumes durch Zwiesel-, Kandelaber- oder Besenwuchs sowie Schaftkrümmungen infolge wiederholten Ersatzes des Leittriebes durch dominant werdende proleptische Seitenzweige. Mit Recht wird daher die Augusttrieb Bildung in forstlicher Sicht als recht fragwürdige Erscheinung und vorwiegend negativ beurteilt. Von praktischer Bedeutung ist sie in unserem Gebiet etwa bei der Fichte (Leibundgut, 1955), Föhre (Kunz, 1953; Schlüter, 1956; Schmidt, 1940), Lärche (Burger, 1944; Leibundgut und Kunz, 1952) und Buche (Péter-Contesse, 1958), insbesondere aber bei der Douglasie, über deren spezifisches Verhalten nachstehend einige Beobachtungen aus den Jahren 1973 und 1974 mitgeteilt werden.

Als erstes Objekt diene uns eine Baumschule bei Althäusern AG der Firma H. und K. Walder (Riehen bei Basel), wo einige hunderttausend verschulter Douglasien aus Absaaten der bekannten süddeutschen Anbauten bei Kandern (Württemberg) nachgezogen wurden. Die Auszählung im Spätherbst 1973 von 1300 dreijährigen Pflanzen auf dem etwas erhöhten bzw. schwach geneigten Teil der auf 460 m ü. M. gelegenen Fläche ergab einen mit 86 Prozent sehr hohen Anteil an proleptischen Individuen, was zweifellos auf die Güte des alten Kulturbodens und die volle Belichtung im offenen Gelände zurückzuführen ist. In der leicht muldenartig vertieften und fast ständig etwas vernässten Partie betrug die Augusttrieb Bildung der hier auch sehr viel kleineren Pflanzen dagegen nur 10 bis 15 Prozent, was den eminenten Einfluss des Bodens auf die Auslösung der Prolepsis sehr deutlich demonstriert.

Als proleptische Pflanzen wurden nur solche mit terminaler oder axillärer Prolepsis der Hauptachse taxiert. Nicht berücksichtigt wurden dagegen alle diejenigen Pflanzen, bei denen lediglich Seitenzweige proleptische Triebe bildeten. Je nachdem, ob nun die Endknospe der Hauptachse oder nur deren Quirlknospen oder beide gleichzeitig proleptische Triebe erzeugten, wurden die drei folgenden Prolepsis-Typen unterschieden und den nicht proleptischen Individuen gegenübergestellt:

Typ 0: *ohne Prolepsis*, das heisst nur mit Maitrieb (Tafel 2, Nummer 6).

- Typ 1: *terminale Prolepsis*, das heisst, nur die Endknospe des diesjährigen Maitriebes bildet einen (unverzweigten) Augusttrieb (Tafel 2, Nummer 4).
- Typ 2: *axilläre Prolepsis*, das heisst, nur Seitenknospen des diesjährigen Maitriebes bilden Augusttriebe. Meist treiben dabei nur die in 1 bis 3 Scheinquirlen angeordneten obersten Seitenknospen (= Quirlknospen) aus (Tafel 2, Nummer 1 bis 3).
- Typ 3: *terminale und axilläre Prolepsis*, das heisst Typen 1 und 2 kombiniert (Tafel 2, Nummer 5).

In seiner ausführlichen Untersuchung an zwei- bis vierjährigen Douglasien auf verschiedenen, über ganz Frankreich verteilten Kulturflächen ist übrigens *de Champs* (1971) zu einer ähnlichen Ausscheidung von Prolepsis-Typen gelangt, welche zudem eine vergleichbare relative Häufigkeit wie in unserem Fall aufweisen:

Typ 1: 5 Prozent (de Champs: 18 Prozent)

Typ 2: 13 Prozent (de Champs: 17 Prozent)

Typ 3: 82 Prozent (de Champs: 65 Prozent)

Nach Abschluss des Augusttriebes im September 1973 wurden unter den Prolepsis-Typen 2 und 3 und von Typ 0 je 50 gutentwickelte und gleichmässig beastete Pflanzen aus den optimal belichteten Randreihen der Versuchsbeete vermessen. (Vom schwächstvertretenen Typ 1 sind infolge eines Missgeschickes leider nur die Messergebnisse von 16 Pflanzen verfügbar.) Die *Gesamthöhe* der dreijährigen Pflanzen zeigt erwartungsgemäss, dass die Pflanzen mit terminaler Prolepsis (Typen 1 und 3) gegen 30 Prozent (de Champs: 20 bis 30 Prozent) höher sind als solche ohne Prolepsis (Typ 0):

Typ 0: $62,3 \pm 1,08$ cm

Typ 1: $81,2 \pm 2,61$ cm

Typ 3: $79,2 \pm 1,91$ cm

Dass dieser Vorsprung des Längenwachstums aber nicht etwa auf einer allgemein besseren Wüchsigkeit der proleptischen Pflanzen beruht, sondern allein auf dem zusätzlichen zweiten Höhentrieb, zeigen die nur axilläre Prolepsis bildenden Pflanzen vom Typ 2 mit der durchschnittlichen Höhe von $58,6 \pm 1,38$ cm. Dieser Typ lieferte also sogar um 3,7 cm signifikant kleinere Pflanzen als der Typ 0. Dieser Unterschied kommt dadurch zustande, dass nämlich die Pflanzen aller Prolepsis-Typen einen durchschnittlich kürzeren *Maitrieb* bilden als die prolepsisfreien Pflanzen:

Typ 0: $34,8 \pm 0,92$ cm

Typ 1: $31,5 \pm 1,78$ cm

Typ 2: $28,6 \pm 1,75$ cm

Typ 3: $30,2 \pm 0,99$ cm

Dabei sind die Unterschiede zwischen Typ 0 einerseits und den Typen 2 und 3 andererseits stark bzw. sehr stark gesichert (für Typ 1 nicht berechnet). Das Maitriebdefizit bei den proleptischen Typen kann also nur durch terminale Prolepsis ausgeglichen bzw. überkompensiert werden. Bei ausschliesslich axillärer Prolepsis ist das jedoch nur möglich, wenn es einem der Quirltriebe gelingt, eine dominante Position zu erlangen und einen Ersatzgipfel zu bilden.

Ob das schwächere Maitriebwachstum einfach als Ausdruck der Prolepsisveranlagung zu werten ist oder ob die Entscheidung zur Realisierung der Prolepsis dagegen erst aufgrund eines bestimmten Maitriebergebnisses gefällt wird, kann aus der vorliegenden Untersuchung nicht hervorgehen. Im übrigen darf dieser Sachverhalt bei der Douglasie nicht verallgemeinert werden, denn zum Beispiel bei Föhren hat Schmidt (1940) beobachtet, dass die Länge des Maitriebes mit der Neigung zur Augusttriebbildung zunimmt!

Die terminale Prolepsis erreichte bei den Typen 1 und 3 praktisch die gleiche Länge und betrug gut drei Viertel des Maitriebes:

Typ 1: $24,7 \pm 1,11$ cm (= 78 Prozent des Maitriebes)

Typ 3: $23,2 \pm 0,61$ cm (= 77 Prozent des Maitriebes)

Die Mehrleistung des gesamten jährlichen Längenwachstums 1973 gegenüber Typ 0 betrug daher in diesen beiden Fällen 38 bzw. 35 Prozent. Während hier also der Prolepsis-Typ kaum einen Einfluss auf die Grösse der terminalen Prolepsis ausübt, besteht ein beträchtlicher Unterschied zwischen den Typen 2 und 3 in der Grösse der axillären Prolepsis. Wo gleichzeitig terminale und axilläre Prolepsis auftrat (Typ 3), waren die proleptischen Quirltriebe durchschnittlich um 40 Prozent kürzer als beim Typ 2 mit ausschliesslich axillärer Prolepsis, wobei der Unterschied sehr stark gesichert ist:

Typ 2: $21,38 \pm 0,58$ cm (maximal 32 cm)

Typ 3: $12,91 \pm 0,41$ cm (maximal 20 cm)

Durch apikale Dominanz der terminalen Prolepsis beim Typ 3 wird also die axilläre in ihrem Längenwachstum stark gehemmt, wenn auch nicht vollständig unterdrückt wie beim Typ 1. Da sich bei Typ 2 in zahlreichen Fällen einer der proleptischen Quirltriebe durchzusetzen und aufzurichten vermag und einen Ersatzgipfel bildet, übertrifft der gesamte jährliche Längenzuwachs trotz dem Maitriebdefizit schliesslich doch denjenigen von Typ 0. Die axilläre Prolepsis von Typ 2 ist nämlich nur um durchschnittlich 1,8 cm (signifikant) kleiner als die terminale von Typ 3, und beide erreichen ähnliche maximale Längen (32 cm bzw. 31 cm). In einer Kultur von siebenjährigen Douglasien im Lehrwald der ETH (680 m ü. M.) ergaben weitere 24 Stichproben der Prolepsis-Typen 2 und 3 ebenfalls ähnliche Mittelwerte:

Typ 2: axilläre Prolepsis: 20,4 cm

Typ 3: terminale Prolepsis: 20,9 cm
axilläre Prolepsis: 15,6 cm

Zusätzlich zu den Untersuchungen in der Baumschule Althäusern wurden entsprechende Erhebungen auch in einer natürlichen, vier- bis zehnjährigen Douglasien-Verjüngung in einem Wald der Bürgergemeinde Bözingen (bei Biel), am Bözingerberg auf 600 m ü. M. durchgeführt. Der Mutterbestand unbekannter Provenienz wurde 1889 begründet. Der Anteil proleptisch ausgetriebener Individuen betrug hier zum Beispiel für die 1 bis 2 m hohen Pflanzen bloss 45 Prozent (Althäusern: 86 Prozent), was im wesentlichen auf die ganz anderen Bodenverhältnisse auf Kalkunterlage und den am Rand des Altbestandes verringerten Lichtgenuss zurückzuführen sein wird. Die relative Häufigkeit der drei unterschiedenen Prolepsis-Typen zeigt mindestens die gleiche Rangordnung, bei ebenfalls deutlichem Überwiegen des Typs 3 (Typ 1: 15 Prozent, Typ 2: 36 Prozent, Typ 3: 49 Prozent). Der in der Fläche Althäusern festgestellte bemerkenswerte Zusammenhang zwischen Maitrieblänge und Prolepsis trat hier noch ausgeprägter in Erscheinung, indem die Länge des Maitriebes der proleptischen Typen 1, 2 und 3 durchschnittlich nur 72 Prozent des Maitriebes der prolepsisfreien Pflanzen vom Typ 0 erreichte (Althäusern: 87 Prozent).

Durch die schubartige Ausbildung des Maitriebes, kombiniert mit einer ausgeprägten Tendenz zur Augusttriebbildung, stellt die Douglasie ein typisches Beispiel einer Baumart vom Eichentyp dar. Überraschenderweise fanden sich jedoch unter den zahlreichen Pflanzen in der Baumschule Althäusern auch einzelne Individuen mit einem völlig abweichenden Wachsverhalten. Diese Pflanzen begannen im Frühjahr wohl mit den übrigen auszutreiben, ihr Längenwachstum hielt jedoch in der Folge ununterbrochen bis in den Herbst hinein an, wie das sonst nur für Baumarten des extremen Pappeltyps charakteristisch ist. Diese als Sondertyp 4 ausgeschiedenen Pflanzen (insgesamt 26 Individuen) erreichten denn auch sowohl den höchsten durchschnittlichen Jahreszuwachs 1973 als auch die absolut grössten Einzelleistungen:

	<i>durchschnittlicher Längenzuwachs</i>	<i>grösste Einzelleistung</i>
Typ 0	35 cm	49 cm
Typ 1	56 cm	69 cm
Typ 2*	50 cm	64 cm
Typ 3	53 cm	74 cm
Typ 4	74 cm	92 cm

* Maitrieb + aufrechte axilläre Prolepsis.

Von den insgesamt 26 Pflanzen besaßen die drei mit dem grössten Längenwachstum völlig unverzweigte Jahrestriebe (= Typ 4 A; siehe Tafel 2, Nummer 8), während die restlichen 23 Pflanzen zwischen 14 und 34 sylleptische Seitenzweige bildeten (= Typ 4 B; siehe Tafel 2, Nummer 7). Dabei legten zwar beide Typen praktisch gleich viele Seitenknospen pro 10 cm

Trieblänge an (Typ 4 A: 4,8, Typ 4 B: 4,6), aber bei letzterem trieben 70 Prozent derselben sylleptisch aus, während bei ersterem wohl infolge extrem starker Apikaldominanz sämtliche Seitenknospen ruhend blieben. Die Länge dieser Trieblein nahm spitzenwärts ab, wobei die auffallend schlanke Triebspitze auf einer Länge von 8 bis 17 cm stets astfrei blieb, ebenso die erste Hälfte des untersten Triebdrittels. Wie eine Auszählung zweier besonders repräsentativer Pflanzen ergab, stehen dabei die Knospen am mittleren Triebdrittel am dichtesten:

	<i>Triebdrittel</i>	<i>Seitentriebe</i>	<i>Länge</i>
Pflanze Nummer 6	oberes	9	1— 6,5 cm
	mittleres	18	5— 9,5 cm
	unteres	6	6—10 cm
Pflanze Nummer 7	oberes	8	1— 6,5 cm
	mittleres	12	4—10,5 cm
	unteres	8	8—12 cm

Bei diesem Typ hielt das Längenwachstum bis in die zweite Septemberhälfte an, während Typ 4 A etwa 3 Wochen früher abschloss.

Das Vorkommen von Individuen mit dem charakteristischen Wuchsverhalten des Pappeltyps bei einer Baumart wie der Douglasie zeigt auch hier deutlich, dass biologische Typenbildungen und Zuordnungen eben nicht mehr als statistische Zusammenfassungen bestimmter Häufungsweisen sein können und stets «cum grano salis» zu bewerten sind. So hat schon Burger (1926) festgestellt, dass zum Beispiel der Bergahorn sein jährliches Längenwachstum bald schubweise und bald kontinuierlich vollzieht und dass ferner verschiedene Baumarten vom Pappeltyp, wie Birken, Erlen, Hagebuchen und selbst Pappeln, insofern auch Übergänge zum Eichentyp andeuten, als sie zur Zeit der Sommerruhepause von Eiche und Buche eine deutliche Senkung des Längenzuwachses aufweisen können.

Durch ihr weit überdurchschnittliches Wachstum erscheinen die Pflanzen vom Typ 4 natürlich besonders interessant für eine Auslesezüchtung auf Wüchsigkeit. Es wurden daher im Herbst 1973 12 Pflanzen in einen Versuchsgarten zur weiteren Beobachtung verpflanzt. Im folgenden Sommer ergab sich jedoch ein völlig normaler Wachstumsverlauf mit Abschluss des Maitriebes um Mitte Juni, wobei das Wachstum wohl infolge des «Pflanzschocks» nur mässig ausfiel. Anscheinend wird also auch dieses ungewöhnliche Wuchsverhalten in ähnlich starkem Ausmass von bestimmten Umweltfaktoren geprägt wie die Prolepsis.

5. Prolepsis und Pflanzenqualität

Von praktischer Bedeutung ist nun vor allem die Bewertung der verschiedenen Prolepsis-Typen im Hinblick auf eine Verminderung der Pflanzenqualität durch Störung der Baumstruktur und durch übermässige Astigkeit. Vor allem letzteres wird bekanntlich als häufigster Fehler der Douglasie angesehen, denn die Voraussetzung für ihre Eignung als Sagholz sind Äste in eindeutigen, einfachen Quirlen sowie lange Internodien zwischen denselben. Im natürlichen Areal der Douglasie tätige Spezialisten sind immer wieder überrascht über die Wüchsigkeit dieser Baumart in einzelnen schweizerischen Anbauten (zum Beispiel EAFV-Kontrollfläche «Schlittenried» mit einem Zuwachs von über 25 m³ pro Hektare und Jahr), welche Leistungsvergleiche mit guten amerikanischen und kanadischen Beständen durchaus aushalten würden. Beanstandet wird dagegen durchweg die Vielastigkeit in allen unseren Altbeständen unbekannter Herkunft. Nach Ansicht von Prof. Dr. O. Sziklai (Vancouver, Kanada) anlässlich verschiedener Besichtigungen in hiesigen Anbauflächen sollen dabei die häufigen, knapp übereinander stehenden «Doppeläste» sowie die wiederholten leichten Knickungen derselben besonders typische Kennzeichen einer zwar wüchsigen, aber qualitativ unerwünschten «Rasse» darstellen. Aufgrund unserer Beobachtungen stehen diese Merkmale indessen in direktem Zusammenhang mit einer starken Prolepsis-Veranlagung. Zwar liegt eine gewisse klinale Variation der Prolepsis-Neigung tatsächlich vor, wie neuerdings zum Beispiel Driscoll (1973) bei Sämlingen nachgewiesen hat, wobei die Prolepsis eine starke negative Korrelation mit der Meereshöhe und dem Breitengrad ergab. Auch zwischen Küsten- und Inlandherkünften sollen signifikante Unterschiede in der Prolepsis-Frequenz bestehen. Doch sind bisher unseres Wissens keine, auch unter optimalen Bedingungen völlig prolepsisfreie natürliche Populationen innerhalb der «grünen» Douglasie nachgewiesen worden. Bei den etwa als «caesia»- und «glauca»-Formen bezeichneten Populationen des gebirgigen Inlandes dagegen sollen Augusttriebe kaum vorkommen (Göhre, 1958). Ohne zwar dieser Frage im einzelnen nachgegangen zu sein, war übrigens auch in unseren drei Flächen ein überwiegender Prolepsis-Anteil bei den etwas gelblich-grün benadelten Pflanzen festzustellen, während die mehr bläulich-grün benadelten häufiger dem Typ 0 angehörten.

Wie an jüngeren Exemplaren leicht feststellbar ist, liegt die Ursache der erwähnten Knickungen und wellenförmigen Krümmungen der Äste, auf welche auch Göhre (1958) hinweist, in den kurzen, aber praktisch alljährlich auftretenden proleptischen Verlängerungen der Äste. Diese proleptischen Zwischenglieder wirken gewissermassen wie kleine Gelenke, durch welche jeweils das neue Aststück etwas von der Achsenrichtung des zuletztgebildeten abgelenkt wird. Die stärkeren, jedoch selteneren Knickungen dagegen entstehen dadurch, dass die Endknospe inaktiv wird und die Fortsetzung des Astes über proleptische oder reguläre Seitentriebe sympodial erfolgt. Termi-

nale (und auch axilläre) Prolepsis an Seitenästen braucht übrigens keineswegs gleichzeitig mit Prolepsis der Hauptachse aufzutreten, denn die Äste können in dieser Hinsicht eine Art «Eigenleben» führen. Die auf die Äste beschränkte proleptische Triebbildung weist aber stets auf eine grundsätzliche Neigung zur Prolepsis des betreffenden Individuums hin, welche sich zu gegebener Zeit auch als Prolepsis der Hauptachse manifestieren kann.

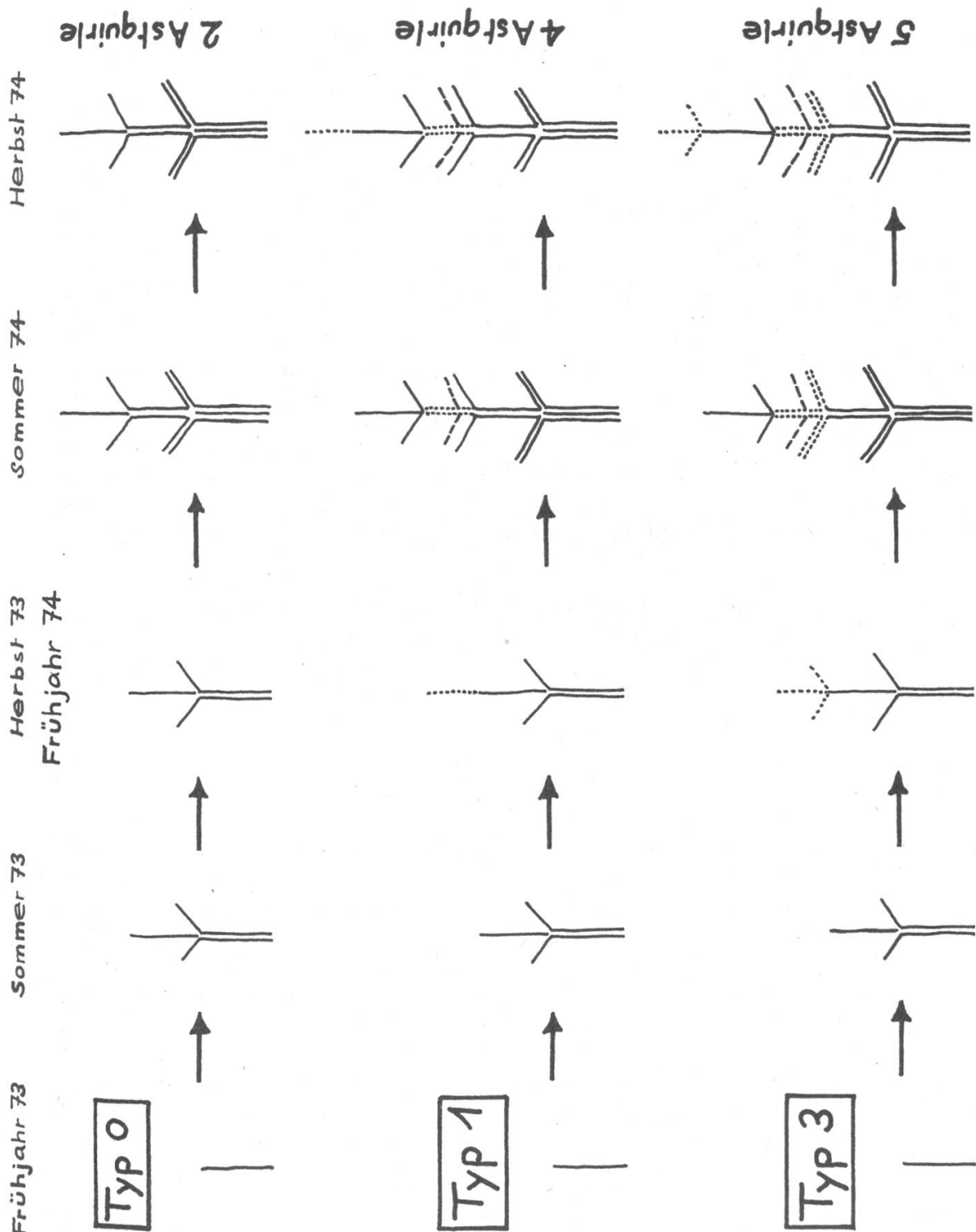
Schlechte natürliche Reinigung ist nun einmal eine spezifische Eigenschaft der Douglasie, die sich nur durch sehr dichten Stand einigermaßen verbessern lässt, wodurch aber nicht nur die Schütte begünstigt, sondern vor allem auch die potentielle Raschwüchsigkeit unausgenützt würde. Wegen ihrer Raschwüchsigkeit ist die Douglasie aber als Fremdländerin bei uns überhaupt interessant! Abgesehen von dieser spezifischen Neigung zur Astigkeit lässt sich aber ein übermässiger Astreichtum, wie er in unseren Anbauten als Hauptfehler in Erscheinung tritt, leicht sowohl auf die zusätzliche Einschaltung proleptischer Hauptachsenglieder als auch auf Besonderheiten des Knospenbesatzes zurückführen. Die Hauptäste entstehen in jedem Fall aus den am Ende des Gipfeltriebes in 1 bis 2 dicht übereinanderstehenden Kränzen angeordneten (unechten) Quirlknospen, wobei der oberste Kranz in der Regel 3 (bis 4)) Quirlknospen umfasst. Die zwei unteren enthalten meist weniger Knospen. Je nach Vitalität des Gipfeltriebes können hier also bis zu 9 Äste entstehen (im Mittel 5 bis 6), wobei diese sich später im Verlaufe des Dickenwachstums zu einem einzigen Quirl zusammenfügen.

Unser Typ 0 und die Prolepsis-Typen 2 und 3 im Versuchsfeld Althäusern unterschieden sich nicht signifikant in der Zahl dieser Quirlknospen, wohl aber hinsichtlich deren weiteren Entwicklung. Beim Typ 0 trieben die Quirlknospen zu 94 Prozent (regulär) aus, bei Typ 3 zu 86 Prozent (proleptisch) und bei Typ 2 nur zu 50 Prozent (proleptisch). Typ 1 aber verhielt sich insofern verschieden, als er signifikant weniger Quirlknospen (Q-Kn) aufwies, welche zu 90 Prozent (regulär) austrieben:

	<i>Typ 0</i>	<i>Typ 1</i>	<i>Typ 2</i>	<i>Typ 3</i>
Q-Kn				
am Maitrieb	3,02 ± 0,132	1,81 ± 0,310	2,90 ± 0,159	2,72 ± 0,166
Q-Kn				
am Augusttrieb	—	1,75 ± 0,296	—	2,33 ± 0,235

Daraus folgt, dass die Prolepsis jedenfalls die Astzahl je Astquirl nicht erhöht, sondern dieselbe im Vergleich zu prolepsisfreien Pflanzen sogar etwas reduziert.

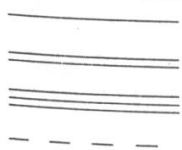
Anders liegen die Verhältnisse jedoch bei den übrigen, längs dem Trieb angeordneten Seitenknospen. Zunächst sind sie nie ganz gleichmässig verteilt, sondern etwas gruppiert und zudem auch stets kleiner als die Quirlknospen. Am Maitrieb ist ihre Entwicklung deutlich spitzenwärts gefördert



Darstellung 1: Astquirle-Vermehrung bei der Douglasie infolge Prolepsis.

Signaturen:

reguläre Achsen



einjährig

zweijährig

dreijährig

aus basalen SKn am Augusttrieb entstandene einjährige (reguläre) Seitentriebe.

proleptische Achsen



(Akrotonie). An der Triebbasis selbst finden sich entweder überhaupt keine Knospen mehr oder dann nur einige winzige, quirlartig angeordnete, dornenspitze «Kegelchen», welche nicht weiter entwicklungsfähig sind oder höchstens 2 bis 3 cm lange, kurzlebige Trieblein bilden. Grössere, langlebige Äste vermögen sich nur aus den Seitenknospen des obersten Triebdrittels zu bilden, wo sie dann gemeinsam mit den eigentlichen Quirlästen einen erweiterten Astquirl formieren. Ganz anders jedoch bei den endständigen Augusttrieben: Im untersten Triebdrittel finden sich hier regelmässig mehrere nahe beisammenstehende, besonders kräftig entwickelte (!) Seitenknospen (Tafel 3, Nummer 4), aus denen sich regulär ein Kranz ähnlich vitaler Äste zu bilden vermag wie aus den terminalen Quirlknospen. Die gestörte Akrotonie hat nun zur Folge, dass bei den Prolepsis-Typen 1 und 3 hier nochmals ein zusätzlicher Astquirl entsteht, nachdem diese beiden Typen durch die Aufgliederung ihres Jahrestriebes in Mai- und Augusttrieb ohnehin bereits einen Astquirl mehr aufweisen als Typ 0. (Übrigens können auch besonders kräftige proleptische Quirltriebe des Typs 2 einzelne stark entwickelte Basalknospen aufweisen, was zum selben Ergebnis führt, falls diese Triebe zu Ersatzgipfeln werden.) Ein Vergleich des theoretischen Astbildungsverlaufes an einem einjährigen Endtrieb der Typen 0, 1 und 3, zum Beispiel innerhalb

Tafel 1

Abbildung 1. Foxtailbildung bei *Pinus caribaea*.

Abbildung 2. Augusttriebe bei *Picea omorica*.

Abbildung 3. Leittriebwechsel bei der Douglasie. Der ehemalige Gipfel (Pfeil) wächst als Steilast ein.

Abbildung 4. Proleptische Triebe bei *Pinus canariensis* mit primären (weissen) Einzelnadeln. (Die dunkleren Kurztrieb-Nadeln stehen zu dritt.)

Tafel 2

Prolepsis-Typen bei der Douglasie:

Abbildung 1—3. Typ 2 mit 2, 3 und 6 proleptischen Seitentrieben. (Endknospe ruhend.)

Abbildung 4. Typ 1 mit terminaler Prolepsis. (Pfeil: Grenze Maitrieb/Augusttrieb.)

Abbildung 5. Typ 3 mit terminaler und axillärer Prolepsis.

Abbildung 6. Typ 0 (ohne Prolepsis).

Abbildung 7. Sondertyp 4B mit sylleptischen Seitentrieben.

Abbildung 8. Sondertyp 4A mit vollständig unterdrückter Verzweigung.

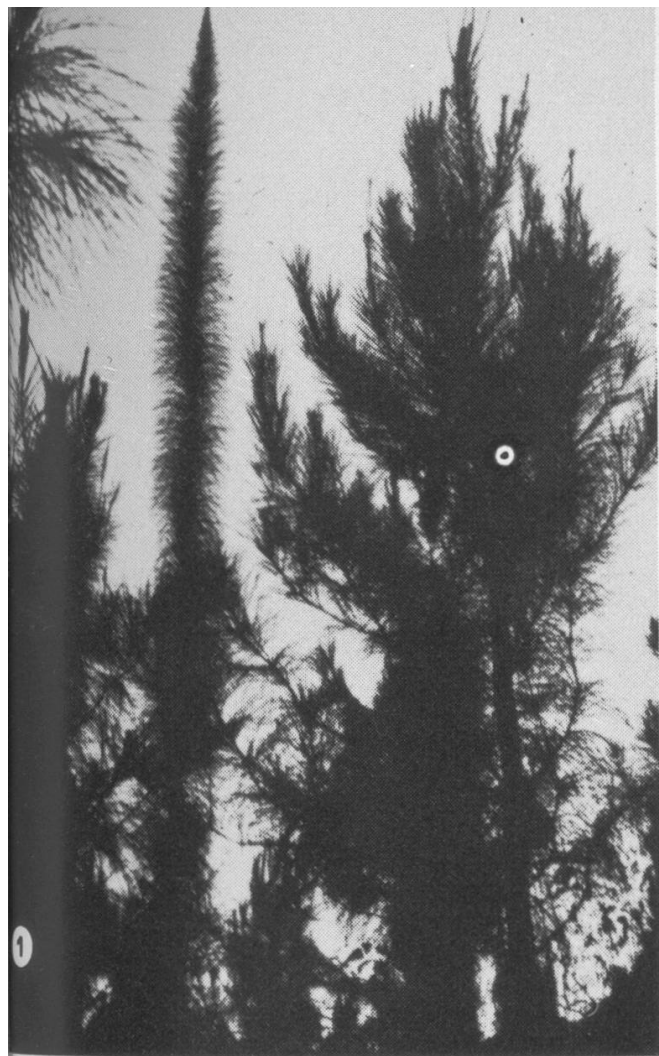
Tafel 3

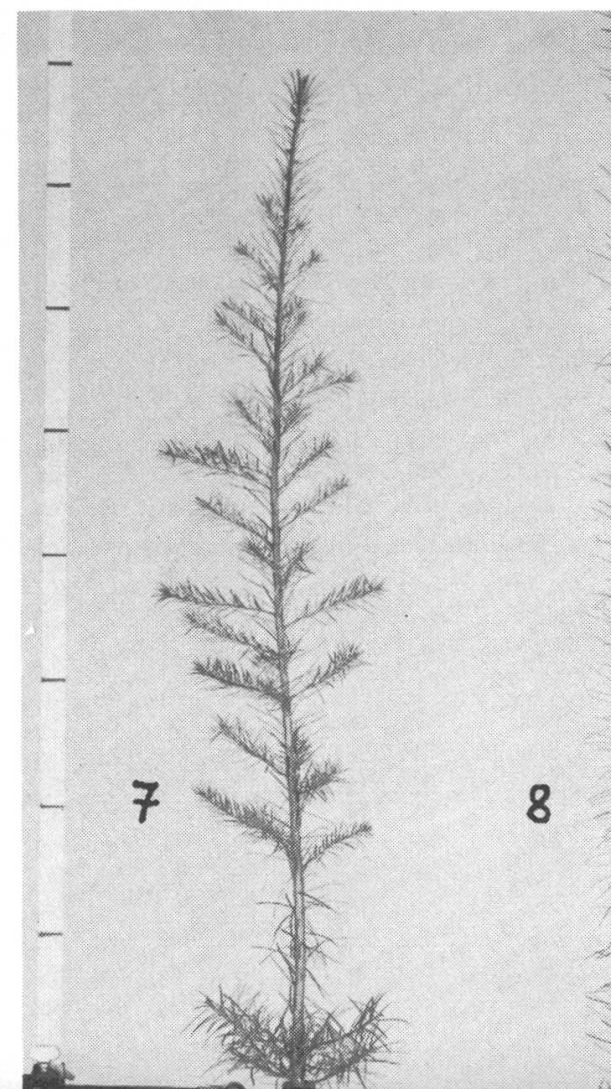
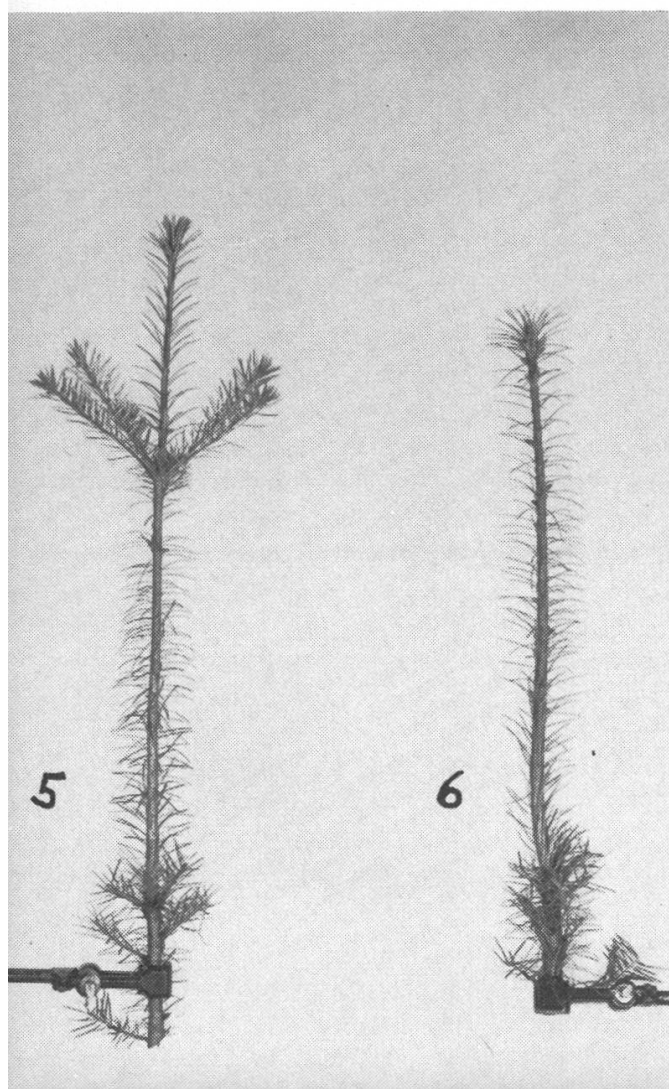
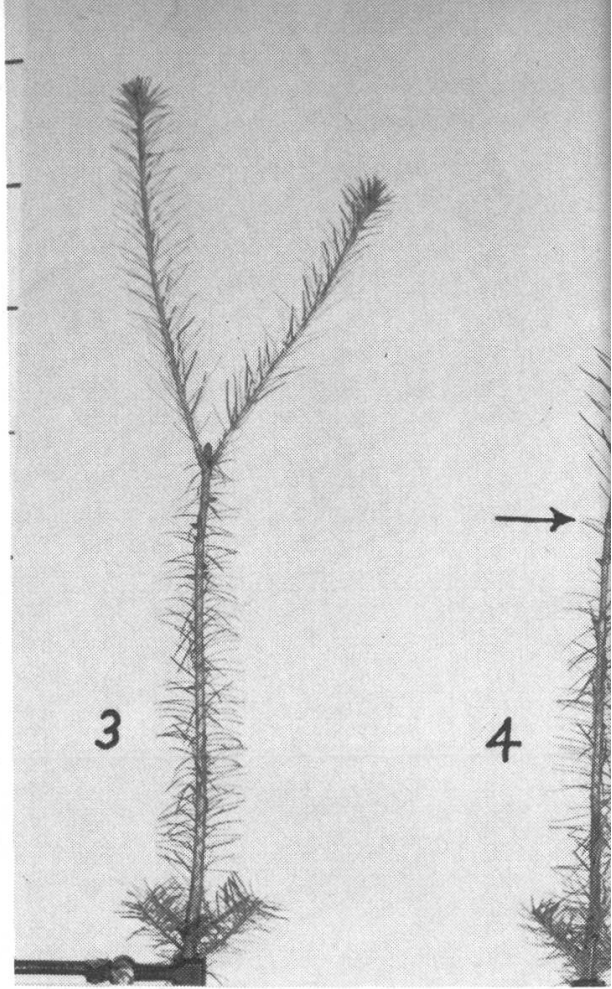
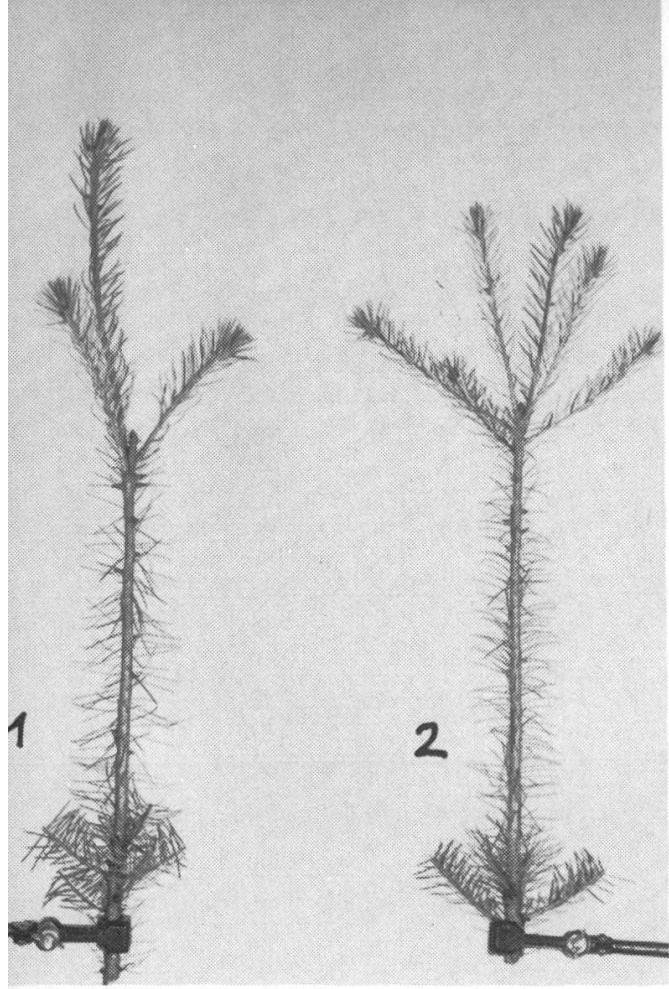
Abbildung 1. Douglasie (Typ 0) aus Naturverjüngung mit idealer Beastung.

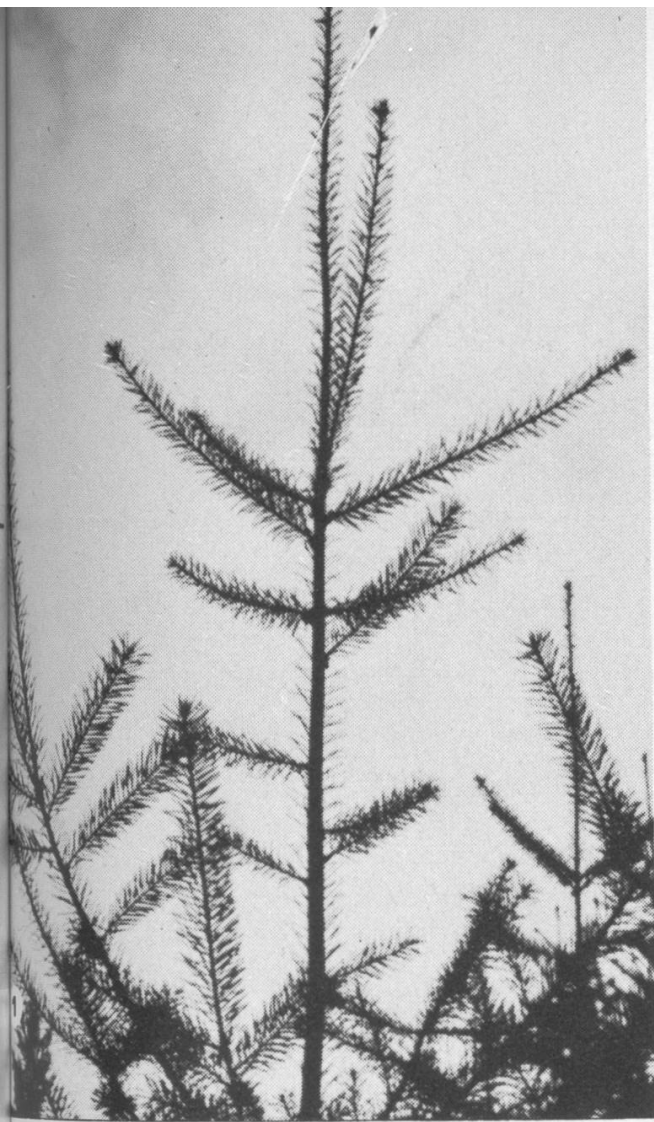
Abbildung 2. Nestartige Astquirlhäufung infolge Prolepsis bei einer Douglasie aus Naturverjüngung.

Abbildung 3. Ersatz des diesjährigen regulären Gipfeltriebes (Pfeil) durch einen proleptischen Seitentrieb vom Vorjahr (Douglasie).

Abbildung 4. Douglasie vom Typ 3 aus Naturverjüngung. (Pfeil: Grosse basale Seitenknospen des proleptischen Gipfeltriebes.)



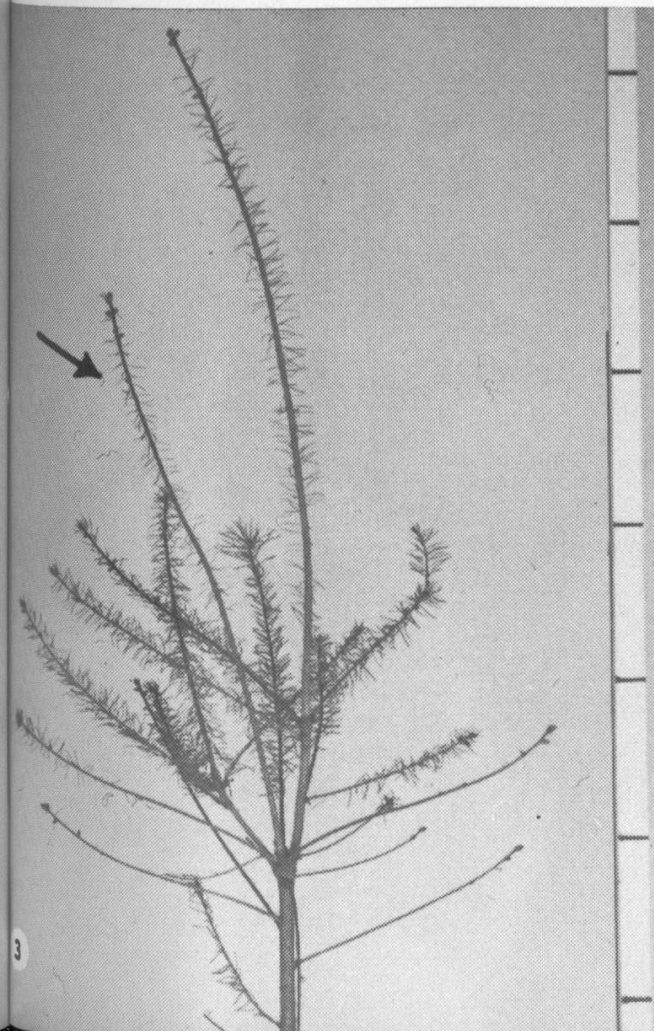




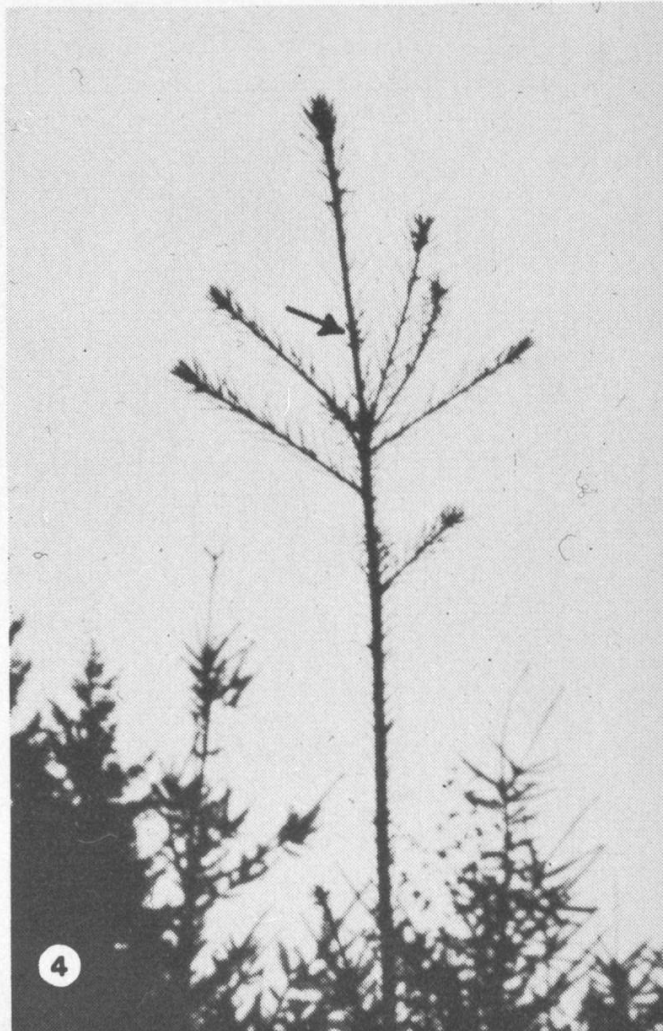
3



2



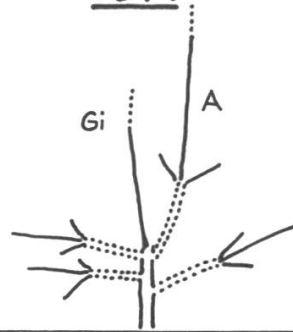
3



4

1973

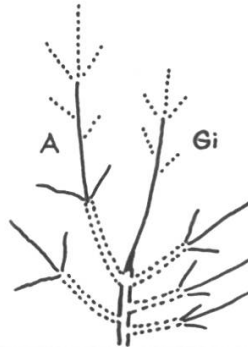
1974



H. 73: EKn ruhend; 4 laterale Augusttriebe.

H. 74: EKn-Trieb (Gi) noch aufrecht, aber überwachsen.
Länge: 32 (27+5) cm.

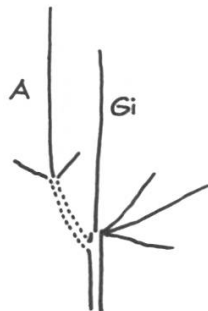
Seitentrieb (A) vollständig aufgerichtet und dominant.
Länge: 63 (17+44+2) cm.



H. 73: EKn ruhend; 5 laterale Augusttriebe.

H. 74: EKn-Trieb (Gi) etwas abgedrängt und überwachsen.
Länge: 50 (30+20) cm.

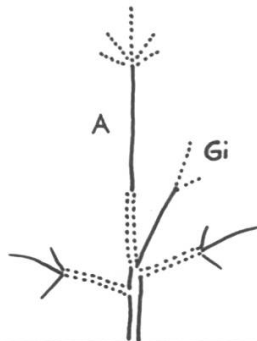
Seitentrieb (A) stark aufgerichtet.
Länge: 71 (15+31+25) cm.



H. 73: EKn ruhend; 1 lateraler Augusttrieb.

H. 74: EKn-Trieb (Gi) noch aufrecht, aber überwachsen.
Länge: 42 cm.

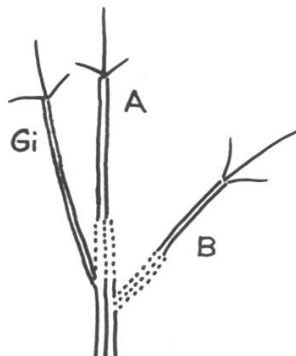
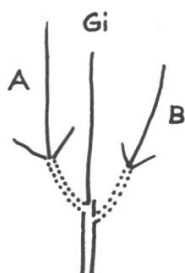
Seitentrieb (A) vollständig aufgerichtet.
Länge: 51 (14+37) cm.



H. 73: EKn ruhend; 3 laterale Augusttriebe, wovon einer (A) aufrecht.

H. 74: EKn-Trieb (Gi) abgedrängt und überwachsen.
Länge: 31 (26+5) cm.

Seitentrieb (A) vollständig aufrecht und dominant.
Länge: 67 (25+33+9) cm.



H. 73: EKn-Maitrieb (Gi) aufrecht, L: 54 cm

2 aufrechte Seitentriebe (A, B) aus vorjährigen lateralen Augusttrieben. L (A): 76 (17+59) cm.
L (B): 55 (18+37) cm.

H. 74: EKn-Trieb (Gi) abgedrängt, aber noch vital. Länge: 91 (54+37) cm.

Seitentrieb (A) vollst. aufger. u. dominant. L: 109 (17+59+33) cm.
Seitentrieb (B) abgedrängt.

zweier Vegetationsperioden, ergäbe demnach im Herbst des zweiten Jahres für Typ 0 zwei Astquirle, für Typ 1 vier und für Typ 3 fünf, falls derselbe Prolepsis-Typ auch im zweiten Jahr beibehalten wird (siehe Darstellung 1).

Abgesehen von diesen basalen Seitenknospen an den terminalen Augusttrieben spielen die übrigen Seitenknospen im Hinblick auf Vielastigkeit eine eher untergeordnete Rolle, obwohl auch deutliche Unterschiede in der Knospenzahl bestehen. Zum Beispiel zeigt ein Vergleich der Seitenknospen von Typ 0 mit Typ 3 als häufigstem Prolepsistyp, dass zwar der Maitrieb vom Typ 3 absolut und auch pro 10 cm Trieblänge signifikant weniger Seitenknospen besitzt als derjenige von Typ 0. Sein Augusttrieb jedoch weist (signifikant) wesentlich mehr Knospen auf als sein Maitrieb und auch als der Maitrieb von Typ 0, so dass sein gesamter Jahrestrieb schliesslich auch knospenreicher ausfällt als beim Typ 0:

Anzahl Seitenknospen an den verschiedenen Trieben

	<i>Typ 0</i> (n = 50)	<i>Typ 3</i> (n = 50)
am Maitrieb	11,30 ± 0,389	8,46 ± 0,393
am Augusttrieb	—	8,98 ± 0,336
am ganzen Jahrestrieb	11,30 ± 0,389	17,43 ± 0,517
pro 10 cm Maitrieb	3,25 ± 0,147	2,86 ± 0,131
pro 10 cm Augusttrieb	—	3,91 ± 0,127
pro 10 cm Jahrestrieb	3,25 ± 0,147	3,27 ± 0,183

Auf 10 cm Jahrestrieb umgerechnet, würden allerdings beide Typen etwa gleich viele Seitenknospen besitzen. Nun kommt allein der Knospenzahl hinsichtlich Vielastigkeit aber eine geringere Bedeutung zu als etwa der Grösse und Qualität der Knospen, wie ja die Basalknospen am Augusttrieb deutlich gezeigt haben.

Im Hinblick auf Vielastigkeit in Form von mehrfachen Astquirlen oder «Doppelästen» müssen die Prolepsis-Typen 1 und vor allem 3 als besonders schädlich gelten. Dabei ist letzterer infolge seiner überwiegenden Häufigkeit (Althäusern: 82 Prozent, de Champs [1971]: 65 Prozent, Bözingerberg: 49 Prozent) und seines symmetrischen Verzweigungsmusters als Normalfall der Prolepsisbildung bei der Douglasie abzusehen. Die Typen 1 und vor allem 2 sind dagegen offensichtlich das Ergebnis einer inneren (korrelativen?) Störung, welche die vollständige und konsequente Realisierung der Prolepsis durch Hemmung der End- bzw. Quirlknospen verhindert. Darauf weist bei Typ 2 speziell die für proleptische Pflanzen charakteristische Ausbildung des Maitriebes, welcher sowohl kürzer als auch knospenärmer ist als bei nichtproleptischen Pflanzen. Demnach müsste die Prolepsis bereits im Frühjahr «geplant» gewesen sein, aber sie konnte im Herbst aus irgendwelchen Gründen nicht konsequent zu Ende geführt werden.

Angenommen, der jeweilige Prolepsis-Typ werde beibehalten und die proleptischen Triebe vermögen vor den ersten Frösten auszureifen, wären die Typen 1 und 3 also «nur» durch die Vermehrung der Äste als schädlich

Darstellung 2

Beispiele des Leittriebwechsels bei siebenjährigen Douglasien vom Prolepsis-Typ 2 (Signaturen siehe Darstellung 1).

zu erachten, nicht jedoch durch Achsendeformationen. In dieser Beziehung stellt nun Typ 2 (und gewisse Varianten von Typ 3 mit ungenügender Dominanz des proleptischen Gipfeltriebes) die grösste Gefährdung dar, weil er stets zu einem Leittriebwechsel führt, also mindestens eine Stammkrümmung mit eingewachsenem Steilast (= ehemaliger Gipfel) zur Folge hat. Komplikationen beim Leittriebwechsel jedoch führen mindestens vorübergehend fast unweigerlich zu Kandelaberbildung, Zwiesel- oder gar Besenwuchs. In der erwähnten Douglasienkultur «Libisegg» im Lehrwald der ETH wurden 1973 und 1974 an 30 proleptischen Pflanzen die Entstehung und Entwicklung solcher Achsendeformationen verfolgt. In Darstellung 2 sind fünf Varianten einer durch Typ 2 besonders häufig verursachten Situation skizziert. Dabei verfügen die proleptischen Seitentriebe des Vorjahres jeweils bei der nächsten Maitriebbildung von vornherein über einen Vorsprung gegenüber dem neuen Gipfeltrieb, welcher dadurch seine Apikaldominanz einbüsst und dem vitaleren Seitentrieb seine Position überlassen muss. Durch korrelative Wuchsbeeinflussung beginnt dieser nun seinerseits, den ehemaligen Gipfel zu epinastischem Wachstum zu veranlassen und dadurch aus seiner orthotropen Lage abzu drängen, so dass dieser schliesslich als langlebiger und die Schaftqualität beeinträchtigender Steilast einwächst (siehe auch Tafel 1, Nummer 3). Je länger dieser Wettbewerb um die Gipfelposition anhält und je öfter sich ein Leittriebwechsel wiederholt, um so nachhaltiger und schwerwiegender sind auch die dadurch verursachten Achsendeformationen.

6. Folgerungen

Die Beurteilung der verschiedenen Prolepsis-Typen hinsichtlich ihrer Schädlichkeit wird dadurch erheblich erschwert, dass bei ein und demselben Individuum nicht alljährlich der gleiche Typ aufzutreten braucht. Nach de Champs' (1971) Auszählungen bilden sogar nur knapp 13 Prozent der Pflanzen im nächsten Jahr wieder denselben Prolepsis-Typ aus. Eine Vererbung des Typs scheint daher höchst unwahrscheinlich, was übrigens auch unsere Auffassung bestärkt, dass die Typen 1 und 2 lediglich gestörte Varianten des Normaltyps 3 darstellen.

Die Prolepsis der Douglasie steht also in jedem Fall als Risiko dem Vorteil des stärkeren Wachstums gegenüber, indem die Typen 1 und 3 eine Vermehrung der Äste bzw. Astquirle zur Folge haben und der Typ 2 Achsendeformationen verursachen kann. Eine Selektion auf prolepsisfreie Pflanzen in der Baumschule wäre indessen aus oben erwähnten Gründen wenig wirkungsvoll: In klimatisch günstig gelegenen Baumschulen mit guten Böden müsste wohl mehr als die Hälfte der Pflanzen eliminiert werden, während unter ungünstigeren Bedingungen ein geringer Prolepsis-Prozentsatz vorgetäuscht würde. Eine einmalige Auslese aber böte schliesslich auch gar

keine Gewähr, dass der begünstigte Typ später nicht doch noch «umsetzt». Es bleibt also vorderhand nicht viel anderes übrig, als «mit dem Augusttrieb zu leben» und bestenfalls in der Kultur Pflanzen mit besonders hartnäckig auftretender Prolepsis vom Typ 2 zu eliminieren. Auch durch rechtzeitige Korrektionschnitte lassen sich manche Formfehler erfolgreich und mit guten Verheilungschancen beheben. Eine echte und dauernde Verbesserung jedoch wird erst dann zu erreichen sein, wenn es der Züchtung gelingt, prolepsisfreie Sorten der Küsten-Douglasie oder auch geeignete Inlandherkünfte von ebenbürtiger Wüchsigkeit bereitzustellen.

Résumé

Observations et remarques concernant la pousse d'août

— Dans la première partie, générale, l'auteur décrit et discute la formation, la distribution et la signification des pousses proleptiques (pousses d'août) chez nos essences, en établissant une comparaison avec le phénomène de la syllepsie. L'aoûttement semble bien être le vestige d'un rythme acquis sous d'autres climats.

— A l'exemple du Douglas, l'auteur étudie ensuite l'influence négative que les pousses d'août exercent sur la qualité des plantes. Outre certaines malformations de la tige (déformations de l'axe), la multiplication des branches et des verticilles en est l'effet le plus grave.

Traduction: *J.-P. Sorg*

Literatur

- Alden, T. (1971): Influence of CO₂, moisture and nutrients on the formation of Lammas growth and prolepsis in seedlings of *Pinus silvestris* L. *Studia Forestalia Suecica* No. 93
- Berdan, F. (1890): *Botanika leśna* (Forstbotanik). Warszawa
- Burger, H. (1926): Untersuchungen über das Höhenwachstum verschiedener Holzarten. Mitt. Schweiz. Centralanst. forstl. Versuchsw. Bd. XIV, Heft 1
- Burger, H. (1944): Johannistriebe der Lärche. *Ztschr. f. d. ges. Forstw.* 76/70
- de Champs, J. (1971): Pousses d'août du Douglas. Rapport annuel 1971 Assoc. Forêt-cellulose, Nangis (France)
- Doak, C. C. (1935): Evolution of foliar types, dwarf shoots and cone scales of Pines. *Illinois Biolog. Monographs*. Vol. XIII, No. 3
- Driscoll, J. O. (1973): IUFRO Douglas fir provenance experiment in Irland. I. Nursery results. IUFRO-Sect. 2.02-05. Göttingen
- Ehrenberg, K. (1958): Über Entwicklungsanomalien in Kreuzungsnachkommenschaften bei *Pinus silvestris* L.. *Medd. Statens Skogsforskningsinst.*, Bd. 48, Nr. 2
- Ehrenberg, K. (1963): Genetic Variation in Progeny Tests of Scots Pine (*Pinus silvestris* L.). *Studia Forestalia Suecica* No. 10
- Göhre, K. (1958): *Die Douglasie und ihr Holz*. Berlin
- Hallé, F., et Oldeman, R. A. A. (1970): Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie No 6, Collection de monographies de botanique et de biologie végétale. Paris
- Holzer, K. (1967): Die Augusttrieb- und Zwieselbildung als Höhentest bei der Fichte (*Picea abies* Karst). IUFRO-Sekt. 22, Beitr. zum XIV. Kongr., München
- Jacobs, M. R. (1938): Notes on pruning *Pinus radiata*. I. Observations on features which influence pruning. *Austral. Commonw. Forest Bur.*, Bull. 23
- Klebs, G. (1914): Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Abh. Nr. 3 d. Heidelberger Akad. d. Wiss.
- Klebs, G. (1915): Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 56
- Koriba, K. (1958): On the periodicity of tree growth in the tropics. *Singapore Garden Bull.* 17
- Kozłowski, T. T. (1971): Growth and development of trees. Vol. I: Seed germination, ontogeny and shoot growth. Academic Press New York and London
- Kunz, R. (1953): Morphologische Untersuchungen in natürlichen Föhrendickungen. Mitt. Schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchsw. Bd. 29, Heft 2
- Leibundgut, H., und Kunz, R. (1952): Untersuchungen über europäische Lärchen verschiedener Herkunft. 1. Mitt.: Ergebnisse von Anbauversuchen. Mitt. Schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchsw. Bd. 28
- Leibundgut, H. (1955): Untersuchungen über Augusttrieb- und Zwieselbildung bei der Fichte. *Schweiz. Ztschr. f. Forstw.* Nr. 5

- Lloyd, F. E. (1898): On hypertrophied scale leaves in *Pinus ponderosa*. Ann. N. Y. Acad. of Sci. 11
- Marcet, E. (1969): Untersuchungen an schizokotylen Nachkommenschaften eines Bergahorns (*Acer pseudoplatanus* L.). Beiheft z. d. Ztschr. d. Schweiz. Forstvereins, Nr. 46
- Péter-Contesse, J. (1958): Quelques remarques sur la pousse de la Saint-Jean chez le Fayard. Schweiz. Ztschr. f. Forstw. 109, Nr. 10
- Rudolph, Th. D. (1964): Lammas growth and prolepsis in Jack Pine in the Lake States. Forest Science — Monograph 6
- Schlüter, H. (1956): Einige abnorme Triebbildungen der Kiefer und ihre waldbauliche Bedeutung. Der Forst- u. Holzwirt 11
- Schmidt, W. (1940): Knospen- und Triebeschädigungen in Kiefernkulturen und ihr Einfluss auf die Wertholzerzeugung. Forstarchiv 16
- Simon, S. V. (1914): Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54
- Späth, H. L. (1912): Der Johannistrieb. Berlin
- Szczerbinski, W., und Szymanski, S. (1961): Researches on the irregularities in the morphological structure of young scotch pine (*Pinus silvestris* L.). Prace Komisji Nauk Roln. i Lesn. Vol. IV, No. 2
- Szymanski, S. (1957): Symptoms of regeneration in seedlings of Scots Pine (*Pinus silvestris* L.). Rocznik Sekc. Dendrolog. Polsk. Tow. Bot. Vol. 12
- Tomlinson, P. B., und Gill, A. M. (1973): Growth habits of tropical trees. Aus: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. Smithsonian Inst. Press, Washington
- Zimmermann, M. H., und Brown, L. (1971): Trees. Structure and Function. New York