

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 139 (1988)
Heft: 3

Artikel: Die Anpassung der Fichtenkrone (Picea abies [L.] Karst.) über die Treibbildungsarten
Autor: Gruber, Franz
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-766698>

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: 17.01.2026

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

Die Anpassung der Fichtenkrone (*Picea abies* [L.] Karst.) über die Triebbildungsarten

Von *Franz Gruber*

Oxf.:181.62:181.23:174.7 *Picea abies*

(Aus dem Forstbotanischen Institut der Universität Göttingen, D-3400 Göttingen)

1. Einleitung

Unsere einheimischen Baumarten verfügen meist über mehrere Triebbildungsmöglichkeiten, die sie in verschiedenen Altern und unter verschiedensten Umweltbedingungen unterschiedlich häufig und ausgeprägt einsetzen. Damit sind die Bäume in der Lage, auf Umweltveränderungen und Beschädigungen zu reagieren und sich der jeweiligen Standortsdynamik anzupassen. Das Wissen um diese Reaktionsweise und um die Reaktionskapazität der Bäume ist daher biologisch und ökologisch bedeutungsvoll.

2. Untersuchungen

Im Zeitraum von 1983 bis 1986 wurden morphologische und anatomische Untersuchungen an jungen und alten Fichten auf unterschiedlichen Standorten im Hils und Göttinger Raum in Zusammenarbeit mit dem Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben-Göttingen durchgeführt. Dabei konnten an den jungen Fichten grundlegende Erkenntnisse über die Entwicklung und Anatomie der Terminalknospe und das Apikalmeristem sowie die vorzeitigen irregulären Austriebsphänomene gewonnen werden. An den alten Fichten wurden die Kronenarchitektur, die reguläre und die proventive Verzweigung untersucht und dargestellt. Daraus liessen sich Anpassungsmechanismen und Reaktionsvermögen (Plastizität) der Fichtenkrone aufzeigen.

3. Ergebnisse

3.1 Die Triebbildungsmodi

Bei der Fichte sind drei aus Knospen erfolgende Triebbildungsarten zu beobachten. Dies ist die Triebbildung aus der Regulärknospe (= Winterknospe), aus der Embryonalknospe und aus der Proventivknospe.

Die *reguläre* Triebbildung ist dadurch charakterisiert, dass eine in der Vegetationsperiode (x) gebildete Knospe ihren Embryonaltrieb in der Vegetationsperiode (x+1) zur Streckung bringt.

Bei der *proleptischen* Triebbildung wird die in der Vegetationsperiode (x) sich bildende Knospe (= Embryonalknospe) in derselben Vegetationsperiode (x) zur Streckung gebracht.

Die *proventive* Triebbildung entsteht, wenn der Embryonaltrieb der in der Vegetationsperiode (x) regulär gebildeten Knospe frühestens in der Vegetationsperiode (x+2) zur Streckung gebracht wird. Diese Triebbildungen erfolgen also aus Knospen, deren Streckung zeitlich unterschiedlich induziert ist (Abbildung 1).

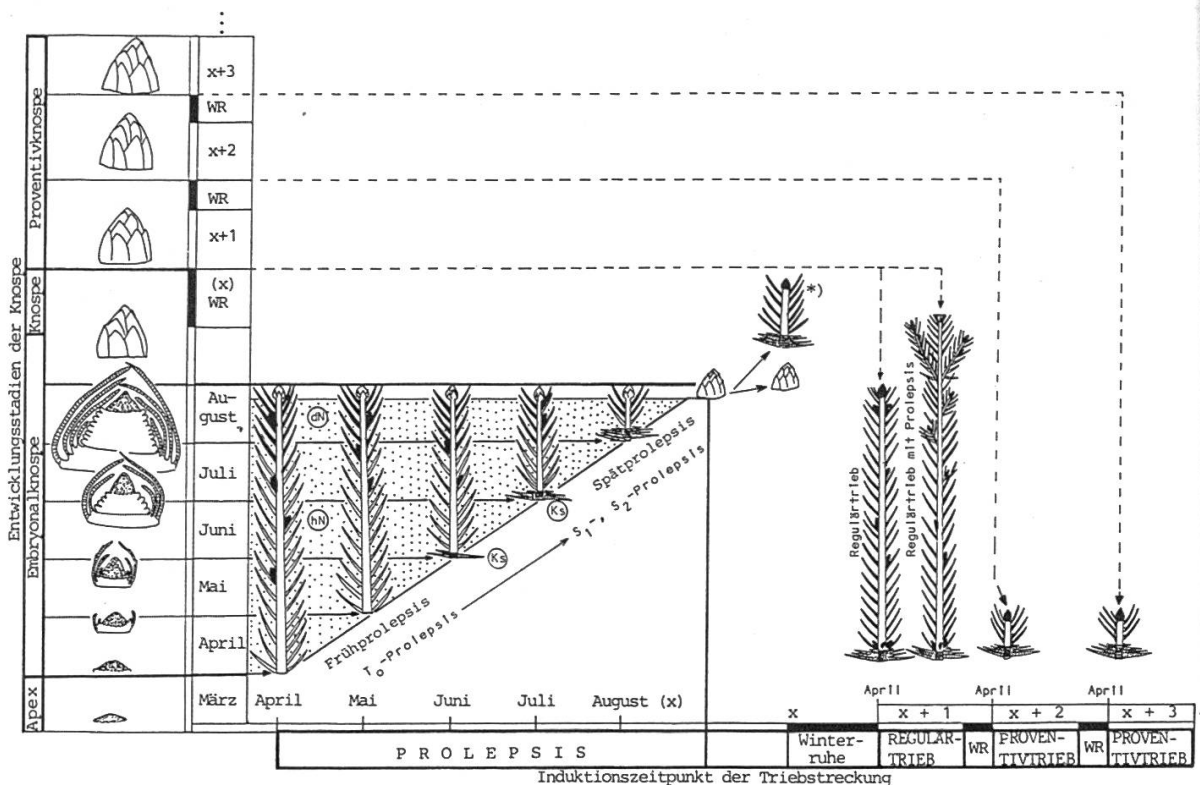


Abbildung 1. Zeitreihenmodell der verschiedenen Triebbildungen bei Fichte: Triebbildungsfolge in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Knospe und deren Induktion zur Triebstreckung (Ks = Knospenschuppen, hN = hyperplastische Nadel, dN = doppelinduzierte Nadel, WR = Winterruhe).

*) aussergewöhnliche Prolepsis: Aufbrechen der Ruheknospe vor dem Frühjahrsaustrieb, zum Beispiel unter künstlichen Bedingungen oder extremen Witterungsbedingungen.

3.2 Die reguläre Triebbildung (siehe Abbildung 2)

Die reguläre Triebbildung erstreckt sich über zwei Vegetationsperioden. In der ersten werden die neoformierten Knospenschuppen und die präformierten Nadelanlagen gebildet. Die Primordienanzahl am Embryonaltrieb ist mit der Nadelanzahl des sich in der zweiten Vegetationsperiode streckenden Triebes identisch (prädeterminiertes Wachstum; Tomlinson und Gill, 1973; Hallé *et al.*, 1978; Gruber, 1986).

Jeder Jahrestrieb gliedert sich in einen gestauchten Knospenschuppen- und einen gestreckten Nadel-Insertionstriebabschnitt (Goebel, 1933). Nachdem die immer an der Triebbasis entstehenden Knospenschuppen abgefallen sind, verbleiben auf der Rindenoberfläche ringförmig eingravierte Rillen. Diese Triebbasisrillen (Knospenspur, Berthold, 1904) markieren die Grenze zwischen zwei Triebperioden. Damit kann das jährliche Triebängenwachstum sicher bestimmt und viele Jahre lang zurückverfolgt werden.

An alten Fichten gestaltet die reguläre Verzweigung das Wachstum an der Peripherie der Krone. Dieses besteht bei der Fichte nur aus Langtrieben und erfolgt sehr starr. Die alljährliche monopodiale Verlängerung der Achsen wird hier als distal gerichtete Triebinnovation (Gruber, 1987) bezeichnet. Damit erobert und verteidigt die Fichte ihren Kronenraum.

Die Fichte wurde auf der Basis des Architekturkonzeptes von Hallé *et al.* (1978) untersucht, wobei ihr *Architekturmodell* (stabiles genetisches Wachstum) und ihre *opportunistische Architektur* (labiles adaptives Wachstum) aufgezeigt wurde (siehe Abbildungen 3, 13).

Das Architekturmodell der Fichte trägt vorwiegend die Merkmale des Modells Rauh (Edelin, 1977, 1981; Gruber, 1987). Aber auch Merkmale der Modelle Massart und Scarrone können auftreten. Die Fichte bildet somit ein intermediäres Architekturmodell (Abbildung 3).

Das jährliche Längenwachstum von T_0 - und S_1 -Achsen aus Fichtenkronen unterschiedlicher Standorte und Bestandeszusammensetzung wurde viele Jahre zurück chronologisch erfasst. Auf Stressjahre (Trockenheit und Sturm) kann die Fichte je nach Standort unterschiedlich reagieren. Extreme Stressjahre werden an dem im Folgejahr verkürzten Längenwachstum angezeigt. Sie sind auch die Auslöser, die das durchschnittliche periodische Höhenwachstum auf ein niedrigeres Niveau bringen (Abbildung 4). Auf exponierten Standorten können Sturm- und Trockenheit sehr nachhaltige Depressionen des Höhenwachstums auslösen, vor allem dann, wenn Bestände vorher aufgelockert oder aufgerissen worden sind. Als Folgeerscheinungen können die Wipfeldürre (top dying) und der Fenstereffekt (sub-top dying) auftreten. Als bedeutsamste Stressjahre, die sich sehr nachteilig und nachhaltig auf das Wachstum auf exponierten Standorten auswirkten, sind die Trockenjahre 1973 und 1976 und das Sturmjahr 1972 festgestellt worden (Tabelle 1).

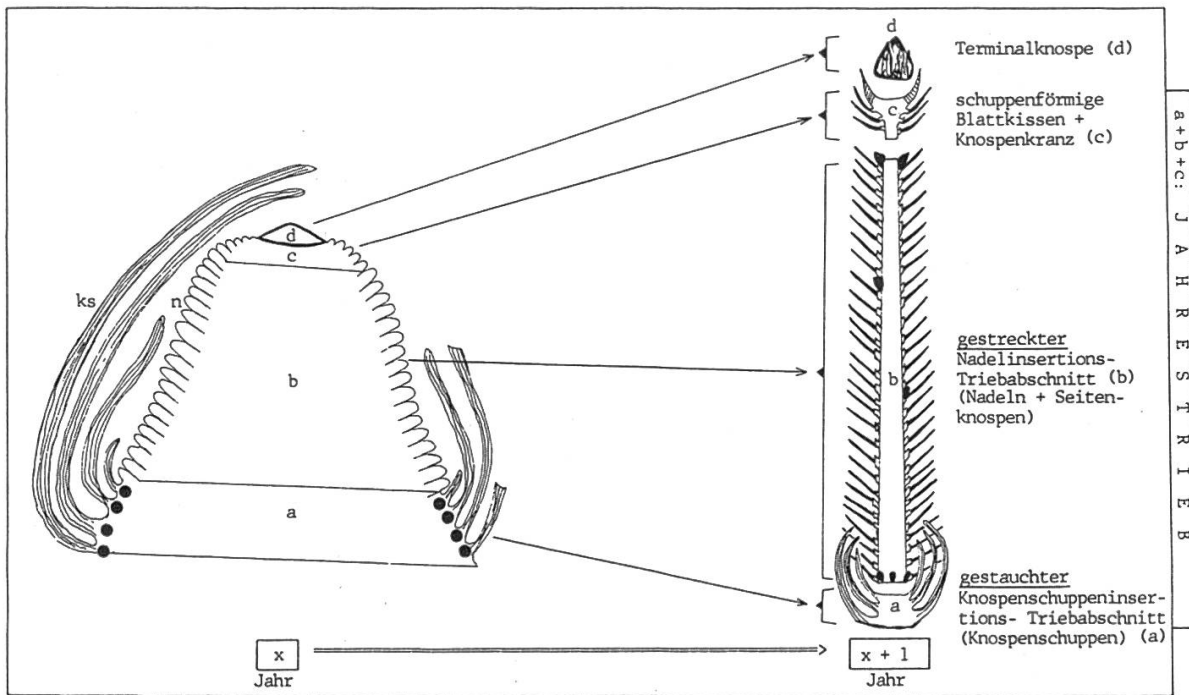


Abbildung 2. Die Ausdifferenzierung (sich entsprechende Bereiche bei der Ausdifferenzierung) der Knospe zum Jahrestrieb (reguläres Wachstum)

- = Knospenschuppeninduktionspunkte
- n = Nadelprimordien
- ks = Knospenschuppen

Anmerkung: Bei der Prolepsis, vor allem der Frühprolepsis, wird der Bereich a der Knospe bzw. Embryonalknospe völlig oder teilweise zur Streckung gebracht, weil die noch nicht definitiven Knospenschuppen zu hyperplastischen Nadeln induziert (Doppelinduktion der hyperplastischen Nadeln) werden.

3.3 Die proleptische Triebbildung

Das Triebwachstum der Fichte kann vom Keimling bis zum jungen Baum durch vorzeitige Triebbildungen gekennzeichnet sein (plumulare Prolepsis und Jungpflanzenprolepsis). Die Prolepsis ist nach *Cannell et al.* (1976) eine zyklophysische, das heisst, eine an das Jugendstadium gebundene Erscheinung. Im Gegensatz dazu ist ihr allmähliches Verschwinden mit zunehmendem Baumalter als Anpassung an die zunehmend ungünstig werdenden Wachstumsbedingungen zu betrachten. Denn etwa 20- bis 30jährige Pflöpflinge von Samenplantagen, die aus Reisern von 200- bis 300jährigen Fichten gezogen wurden, können sich wie junge Sämlinge proleptisch verzweigen und ebensolange Triebe bilden. Es ist offensichtlich, dass die Abnahme der Trieb länge mit zunehmendem Baumalter keine Alterserscheinung, also nicht zyklophysisch bedingt ist, sondern primär eine Funktion der Baumhöhe und der Ernährung und damit abhängig von der Transportweglänge zwischen Wurzel- und Triebspitze ist.

Unter der Fichtenprolepsis wird die extrareguläre Streckung der Embryonalknospe verstanden. Dabei ist zwischen einer Früh- und Spätprolepsis zu unter-

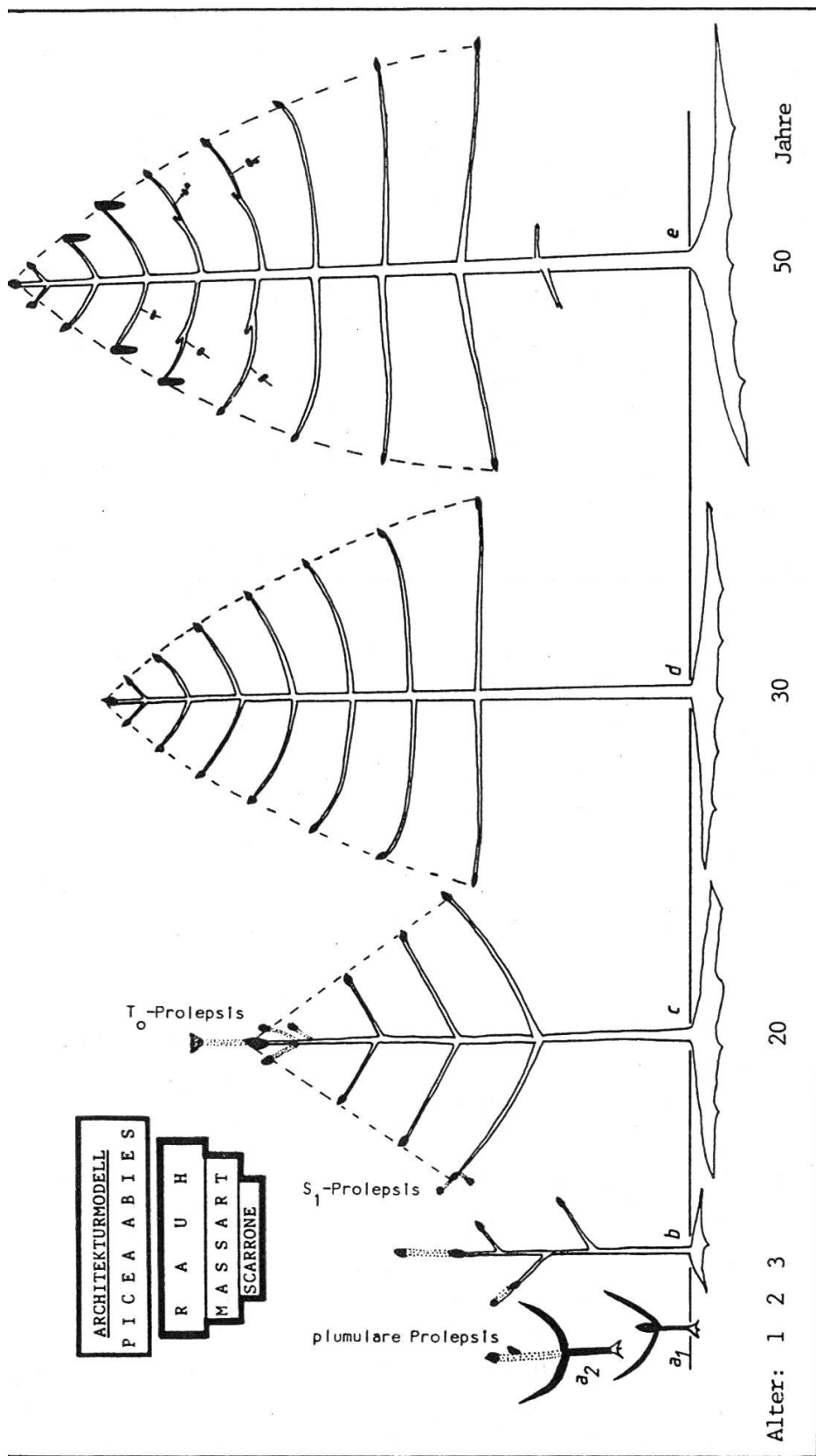


Abbildung 3. Architekturmodell der Fichte (Intermediäre Modellbildung): a_1 = Keimling, a_2 = plumulare Prolepsis, b = Sämling in den ersten Lebensjahren ohne Pseudoquirbildung, c = orthotropes monopodiales Wachstum der T_0 -Achse, plagiotropes monopodiales Wachstum der S_1 -Achse, fakultative proleptische Triebbildung (punktiert), d = plagiotrop wachsende S_1 -Achsen mit orthotroper Tendenz, e = fakultative substitutive, monochasiale Triebbildung der S_1 -Achse durch Zapfenbildung.

Anmerkung: Die Prolepsis bei der Fichte ist ein fakultatives Merkmal (labiles architektonisches Merkmal) und kann daher als Merkmal opportunistischer Architektur aufgefasst werden.

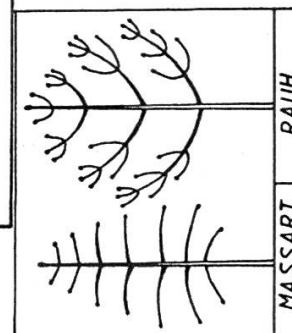


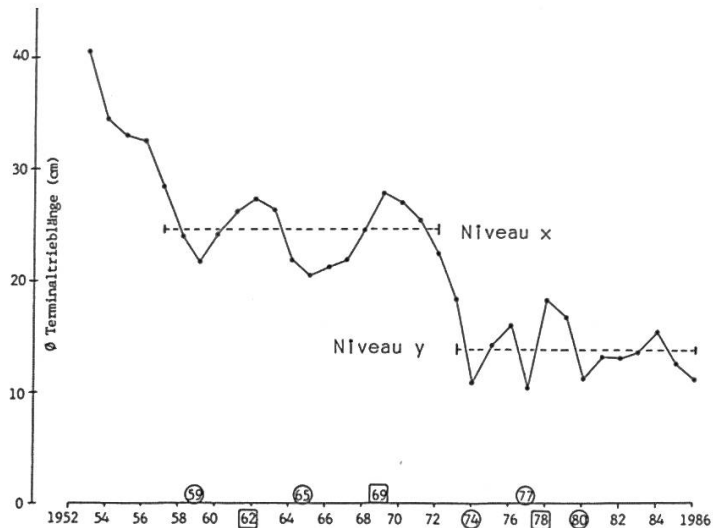
Tabelle 1. Jahrestrieblängenchronologie (Höhenwachstum) in verschiedenen Fichtenbeständen und im Gesamtdurchschnitt.

Besta. n	1	2	3	4	5	6	7	Ø
	7	21	10	6	7	5	7	
1986	11,0	5,1	--	7,6	20,5	--	--	11,1
1985	12,7	6,2	14,9	9,7	20,8	10,6	--	12,5
1984	12,0	13,6	19,0	15,2	28,7	14,4	4,7	15,4
1983	8,8	11,1	16,8	13,9	27,8	11,8	7,0	13,9
1982	11,1	11,9	15,2	12,3	21,6	11,4	8,2	13,1
1981	11,6	10,8	12,0	10,7	20,5	17,6	9,4	13,2
1980	8,0	11,3	10,3	12,3	15,9	11,4	9,4	11,2
1979	18,4	15,1	19,5	12,8	25,0	14,2	11,6	16,7
1978	19,4	17,2	20,8	12,7	29,1	18,6	9,9	18,2
1977	11,4	9,9	11,7	9,8	15,8	7,0	6,2	10,3
1976	21,4	13,7	14,1	12,4	21,4	15,2	12,9	15,9
1975	23,4	12,6	11,0	12,8	15,2	15,6	10,1	14,4
1974	19,0	11,8	8,5	8,3	16,6	13,0	13,3	11,0
1973	24,0	16,6	13,8	13,9	24,7	12,2	23,7	18,4
1972	29,3	19,4	19,6	20,0	27,6	20,2	21,1	22,5
1971	23,1	18,4	23,4	22,3	30,6	33,4	27,7	25,6
1970	28,1	20,4	23,0	23,9	35,4	27,6	31,2	27,1
1969	35,1	21,0	28,4	25,3	37,7	22,6	25,7	28,0
1968	25,3	18,7	21,8	22,8	34,7	25,6	23,7	24,7
1967	29,4	18,6	14,5	23,3	25,3	18,2	25,5	22,1
1966	29,4	17,1	13,6	20,9	26,4	19,4	23,0	21,4
1965	30,7	18,6	15,8	18,8	23,8	17,5	20,2	20,8
1964	36,3	18,4	17,4	16,2	21,6	23,3	21,7	22,1
1963	51,1	18,7	17,0	21,8	--	27,3	23,0	26,5
1962	38,8	26,5	22,3	30,6	--	23,8	22,6	27,4
1961	37,2	24,8	23,6	25,8	--	24,0	22,1	26,3
1960	40,7	20,9	19,4	20,4	--	19,3	23,6	24,1
1959	37,2	18,4	13,3	18,0	--	21,5	23,1	21,9
1958	30,2	24,8	17,5	21,3	--	--	26,7	24,1
1957	36,0	26,6	23,0	25,7	--	--	31,6	28,6
1956	36,5	27,8	27,5	40,0	--	--	32,3	32,8
1955	28,3	27,1	30,8	44,0	--	--	35,9	33,2
1954	26,7	33,0	37,3	40,0	--	--	36,9	34,8
1953	36,2	36,6	44,5	51,0	--	--	35,0	40,7

1 = F Hollfeld (Fi rein); 2 = F3 Hardeggen (Fi rein);
3 = F67 Hils/Einbeck (Bu-Fi); 4 = F30/31 Hils/Einbeck (Fi rein);
5 = F Hilskamm/Einbeck (Fi rein); 6 = Nörten-Hardenberg (Fi rein);
7 = F1 Hils/Grünenplan (Fi rein).

(Standorte mit 80- bis 100jährigen Fichten; Ø siehe Abbildung 4.)

Abbildung 4. Verlauf des Höhenwachstums im Gesamtdurchschnitt. Das Höhenwachstum fällt periodisch (nach extremen Stressjahren) auf verschiedene Niveaustufen. Vgl. Tabelle 1.



scheiden. Die Prolepsis ist aus einer Doppelinduktion heraus erklärbar, indem ein Teil oder die Gesamtheit der sich bildenden Knospenschuppen durch eine zweite Induktion in hyperplastische Nadeln umdifferenziert wird. Die Umdifferenzierung bewirkt die Triebstreckung (neoformiert-doppelinduzierte Organbildung) und verhindert die Ausbildung der Kollenchymplatte (Abbildung 5).

Bei der Frühprolepsis sind im Gegensatz zur Spätprolepsis keine Knospenschuppen an der Triebbasis ausgebildet. Ausgeprägte basale Knospen wie beim Regulärtrieb sind an proleptischen Trieben nicht vorhanden.

Die proleptische Verzweigung erfolgt bezogen auf das prädestinierte Wachstum ausgesprochen akroton.

Die verschiedenen Grundmuster der Prolepsis bei der Fichte sind (Abbildung 6):

- Trichterknospe (schwache terminale T_0 -Frühprolepsis),
- frühproleptische Terminaltriebverlängerung (terminale T_0 -Frühprolepsis),
- spätproleptische Terminaltriebverlängerung (terminale T_0 -Spätprolepsis),
- frühproleptische Seitenverzweigung des Terminaltriebes (axilläre T_0 -Fp, Foto 1),
- spätproleptische Seitenverzweigung des Terminaltriebes (axilläre T_0 -Sp),
- spätproleptische Verzweigung an S_1 - und S_2 -Trieben (S_1 - und S_2 -Prolepsis).

Zwischen der ausgesprochenen Früh- und Spätprolepsis gibt es alle Übergangsformen. Daraus wird ersichtlich, dass es sich bei den vorzeitigen Triebbildungen um zu unterschiedlichen Zeitpunkten der Triebstreckung induzierte Embryonalknospen handelt, also um Triebstreckungen von Embryonalknospen in unterschiedlichen Entwicklungsstadien.

Die Überlegenheit des Längenwachstums von proleptisch verzweigten gegenüber regulär gewachsenen Trieben konnte signifikant nachgewiesen werden (Gruber, 1986). Da die Trieb länge von der Anzahl der Nadelanlagen am

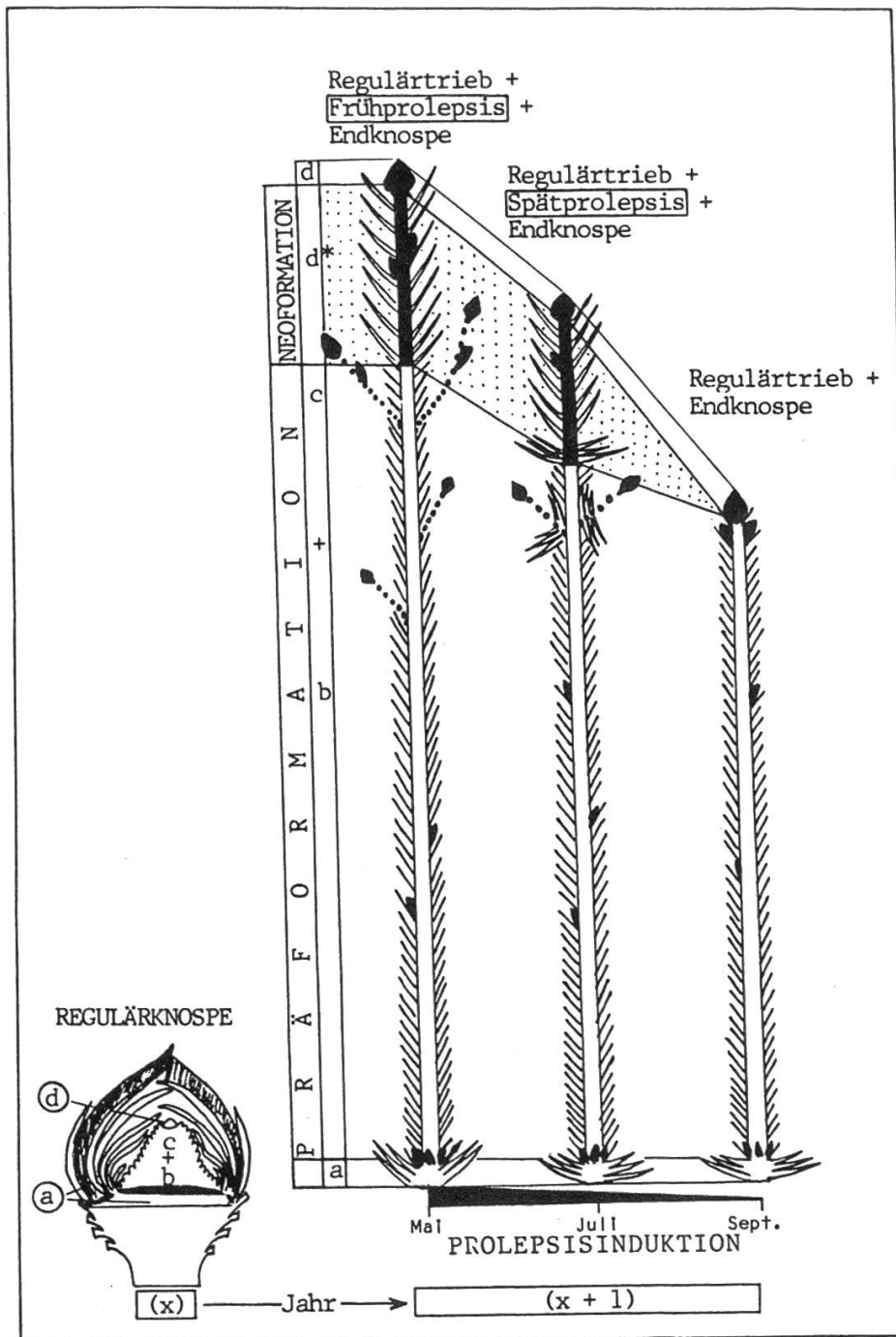


Abbildung 5. Entwicklung und Beziehung zwischen Prolepsis (Früh- und Spätprolepsis) und Regulärtrieb bei Fichte. Proleptische Seitenverzweigung (punktiert).

- (a = Knospenschuppeninsertions-Triebabschnitt,
- b+c = Primordienkörper bzw. Nadelinsertions-Triebabschnitt,
- d* = Prolepsis,
- d = Terminalknospe)

Embryonaltrieb abhängt, besitzen grosse Embryonaltriebe mit vielen Nadelprimordien eine grössere Wahrscheinlichkeit, auffällige Prolepsistriebe zu bilden.

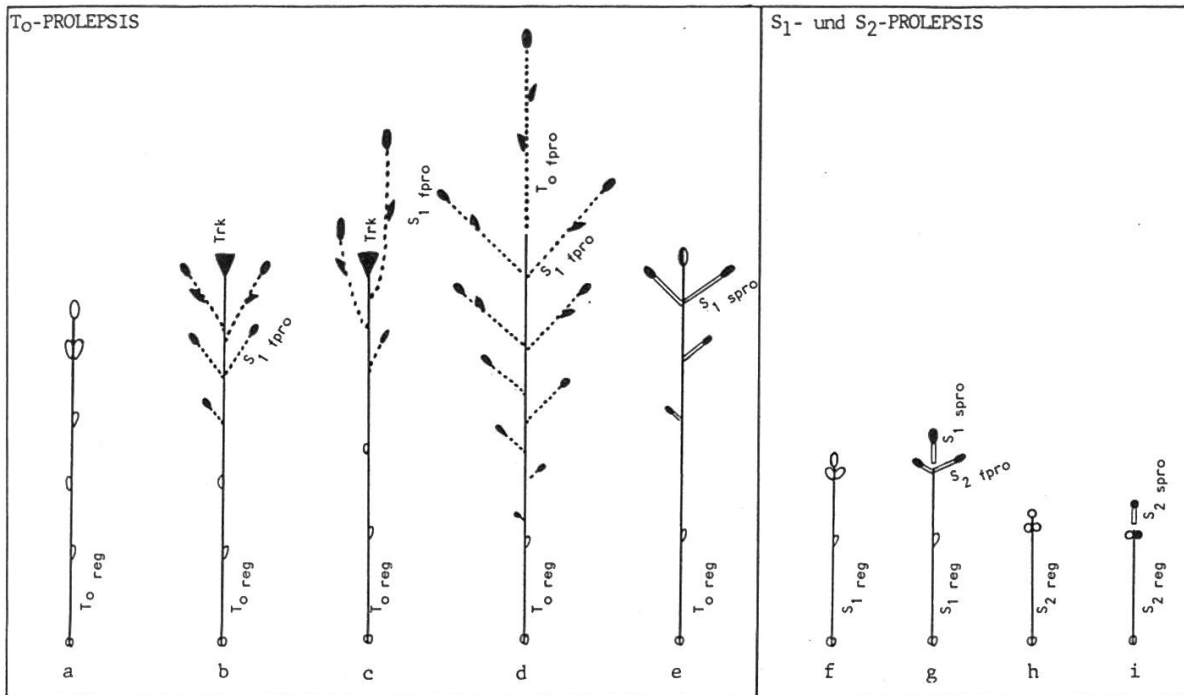


Abbildung 6. Proleptisch verzweigte Grundtypen der Fichte

- a = Regulärer Terminaltrieb (T_0)
 - b = Frühproleptische Seitenverzweigung des Terminaltriebes (mit Trichterknospe)
 - c = Frühproleptische Seitenverzweigung des Terminaltriebes mit Führungswechsel (führt häufig zur Zwieselbildung)
 - d = Frühproleptische Terminaltriebverlängerung (und starke Seitenverzweigung) des Terminaltriebes
 - e = Spätproleptische Seitenverzweigung des Terminaltriebes
 - f = Regulärer Seitentrieb erster Ordnung
 - g = Spätproleptische Verzweigung der Seitentriebe erster Ordnung
 - h = Regulärer Seitentrieb zweiter Ordnung
 - i = Spätproleptische Verzweigung der Seitentriebe zweiter Ordnung
- T_0 = Terminaltrieb nullter Ordnung, S_1 = Seitentrieb erster Ordnung, S_2 = Seitentrieb zweiter Ordnung, reg = regulär, fpro = frühproleptisch, spro = spätproleptisch.

Starke proleptische Verzweigungen führen in der Regel zu starken Verbuschungserscheinungen (Foto 2). Korkenzieherartige Terminaltriebverkrümmungen, wie sie an jüngeren Fichten manchmal zu beobachten sind, können auf ein übermässiges Streckungswachstum zurückgeführt und durch proleptische Triebbildungen begünstigt werden.

Die Prolepsis der Fichte stellt eine Reiteration dar, wobei die Frühprolepsis sowohl adaptiv als auch traumatisch, die Spätprolepsis meist traumatisch bedingt ist.

3.4 Die Proventivtriebbildung (proventive Reiterationen)

Die proventiv erzeugte Verzweigung gewinnt mit zunehmendem Baumalter an Bedeutung und kann die Fichtenkrone im Alter beherrschen (Abbildung 7).

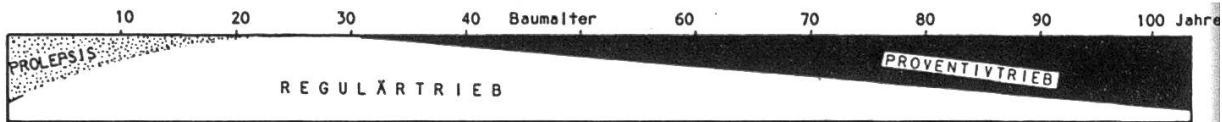


Abbildung 7. Die verschiedenen aus Knospen erfolgenden Triebbildungen (Prolepsis, Regulärtrieb, Proventivtrieb) bei der Fichte in Abhängigkeit vom Baumalter.

Die Masse der zuerst gebildeten Proventivtriebe geht aus basalen, regulär gebildeten Knospen der Triebe erster und zweiter Ordnung hervor (Abbildung 8; Foto 3). Diese bilden die ersten zwei sukzessiven proventiven Serien seitlicher Verzweigung (proventive Nebenserien), die sich wie die reguläre Hauptserie (reguläre Verzweigung) als mehr oder weniger gut ausgeprägte Seriendreiecke an den Ästen der Krone abzeichnen können (Abbildung 9; Fotos 8, 9, 10). Kronen mit grossen mechanischen Belastungen können Proventivtriebe bis über die achte Ordnung hinaus aufweisen. Solche Äste zeichnen sich durch Polykladien (Frank, 1895) aus (Abbildung 10; Fotos 4, 5, 6). Derartige büschelförmigen Zweiganhäufungen sind von den Hexenbesen (Foto 7) zu unterscheiden. An Kammfichten entstehen die Proventivzweige längs der S_1 -Achsen (Abbildung 8); an plattenförmig verzweigten Fichten können diese auch an den waagrecht abstehenden S_2 - und S_3 -Achsen häufig auftreten. Dabei entstehen die Proventivzweige bevorzugt aus den auf den Achsenoberseiten liegenden Proventivknospen, also epiton.

Einen wesentlichen Teil opportunistischer Architektur stellen die Reiterationen (= Wiederholungen des Architekturmodells; siehe Oldeman, 1974, Hallé *et al.*, 1978) dar. Von den verschiedenen Reiterationen, die in der Fichtenkrone auftreten können (Gruber, 1987), ist die Proventivtriebbildung die bedeutsamste. Damit kann sich die Fichtenkrone ihrer Umwelt sehr vielfältig anpassen. Wegen der Zurückverlegung der Innovationstriebe direkt an oder in die unmittelbare Nähe der Haupt- bzw. übergeordneten Achsen wird diese Verjüngungsweise im Gegensatz zur distal gerichteten als *proximal* erfolgende Triebinnovation bezeichnet.

Die Proventivtriebe entstehen meist traumatisch, das heisst durch Aktivierung von Proventivknospen nach Verlust oder Verletzung von Nadeln, Knospen oder Zweigen. Sie sind von Trieben aus adventiven Anlagen zu unterscheiden (Hartig, 1878, Fink, 1980). Proventivtriebe können aber auch adaptiv bedingt sein. Neben dieser periphysischen Entstehungsweise ist der Proventivtrieb eine ausgesprochene zyklophysische Erscheinung (siehe Abbildung 7). Denn die Proventivtriebe treten an den älteren Ästen von 20- bis 30jährigen Pflöpfingen, die aus Reisern von 200 bis 300 Jahre alten Fichten gezogen wurden, auch bei ungestörtem Wachstum ganz regelmässig auf.

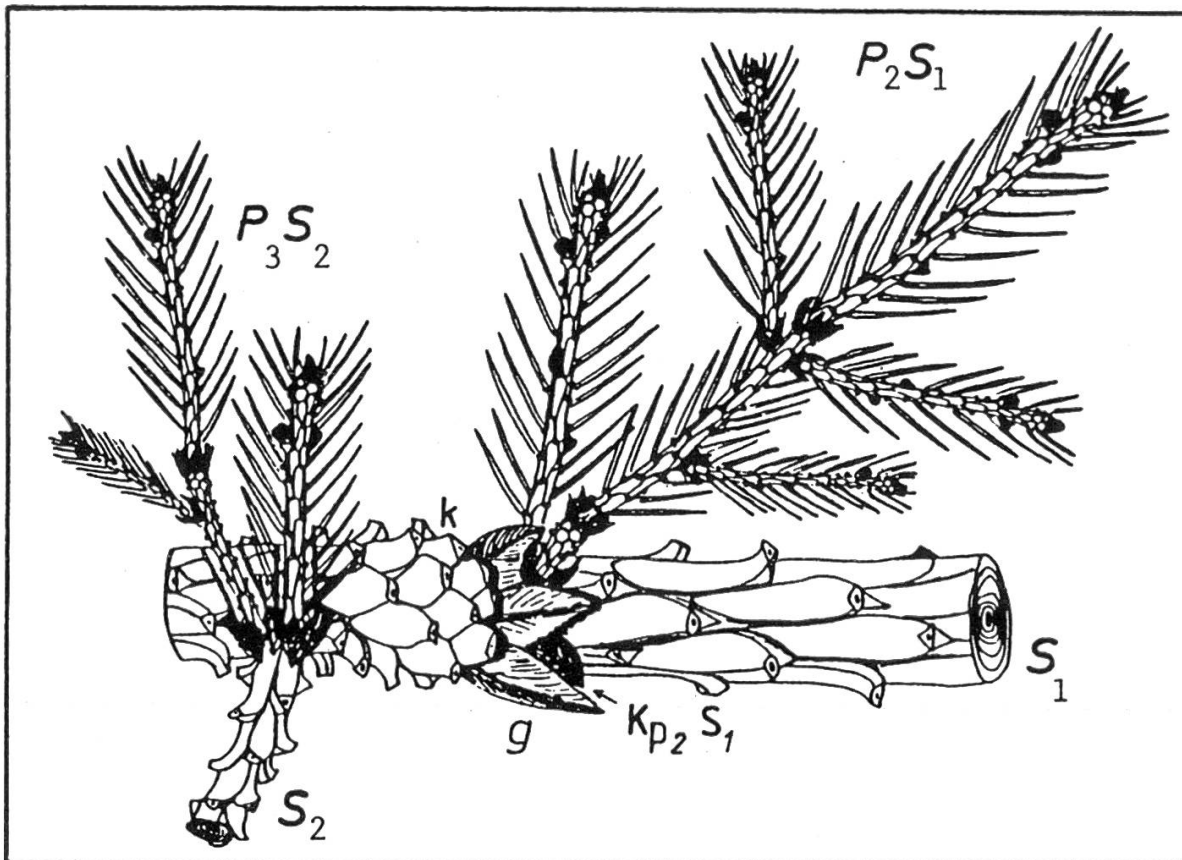


Abbildung 8. Proventivtriebbildung: Proventive Reiterationstriebe* aus basalen Jahrestriebknospen an Seitenzweigen erster und zweiter Ordnung

- S_1 = Seitentrieb erster Ordnung, S_2 = Seitentrieb zweiter Ordnung
- P_2S_1 = Reiterationstrieb zweiter Ordnung, gebildet direkt an S_1
- P_3S_2 = Reiterationstrieb dritter Ordnung, gebildet direkt an S_2
- g = Jahrestriebgrenze von S_1 (Knospenschuppen, die nach dem Abfallen die Knospenspur hinterlassen)
- Kp_2S_1 = Proventivknospe zweiter Ordnung an S_1
- k = Knospenkranz

*) Proventive Reiterationstriebe sind Triebe aus Proventivknospen

3.5 Der Kronenaufbau der Fichte

Neben dem Architekturkonzept wurde der Kronenaufbau der Altfichte durch ein ideales Normalmodell dargestellt. Das Normalmodell, das aus den in geschlossenen Beständen häufigst vorkommenden Phänotypen abgeleitet wurde, setzt sich vom Gipfel beginnend aus fünf vertikalen Kronenbereichen charakteristischer Verzweigung zusammen, nämlich Jugendform-, Kammform-, Bürstenform-, Plattenformverzweigung und abgestorbener Astbereich (Abbildung 11). Am Normalmodell, das heisst an den unterschiedlich hohen Anteilen der vertikalen Kronenbereiche von Altfichten, ist der Einfluss der Umweltbelastung (günstige Wachstumsfaktoren, mechanische Belastungen) ab-

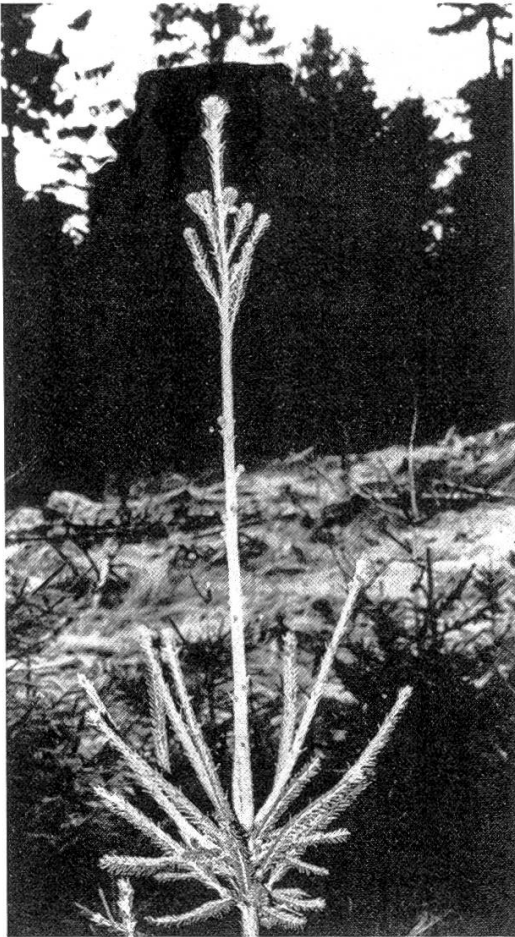


Foto 1



Foto 2

Foto 1. Frühproleptische Verzweigung einer etwa 12 Jahre alten, wuchskräftigen Sämlingsfichte.

Foto 2. Korkenzieherartige Terminaltriebverkrümmung und starke frühproleptische Verzweigung einer etwa 12 Jahre alten, sehr wuchskräftigen Sämlingsfichte.

Foto 3. Proventivtriebe aus basalen Knospen auf der Oberseite der S_1 -Jahrestriebe (Jg = Triebbasisrillen, Jahrestriebgrenzen).

Foto 4. Polykladie: Büschelförmige Anhäufung von Proventivzweigen unterschiedlicher Triebordnung und verschiedenen Alters (beginnende Polykladiebildung).

Foto 5. Sehr üppige Proventivtriebbildung auf der Oberseite eines exponierten Astes (Polykladien).

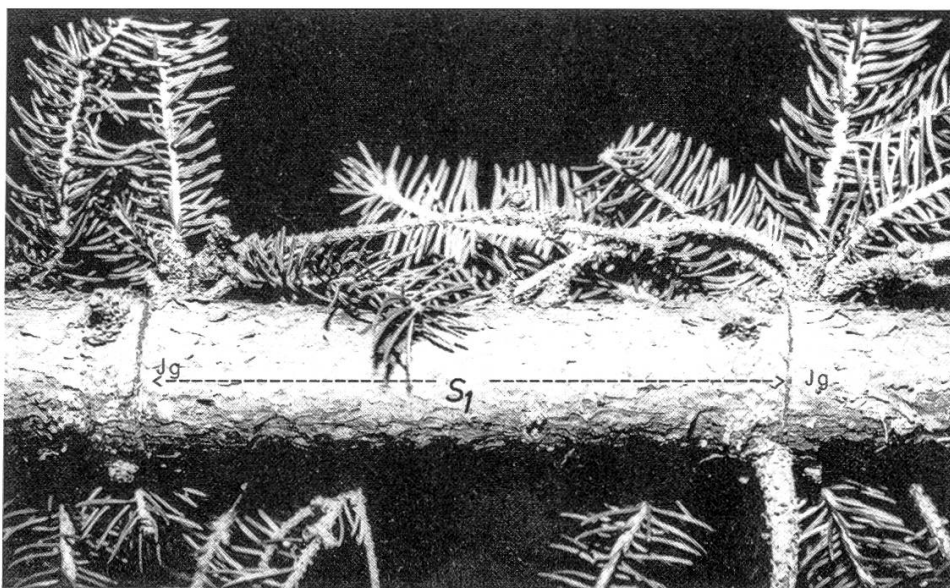


Foto 3

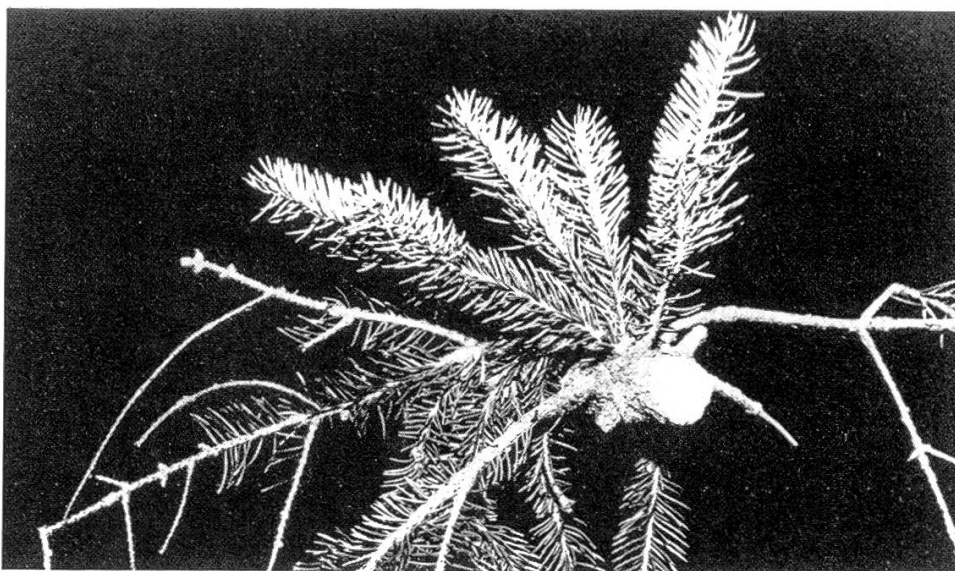


Foto 4

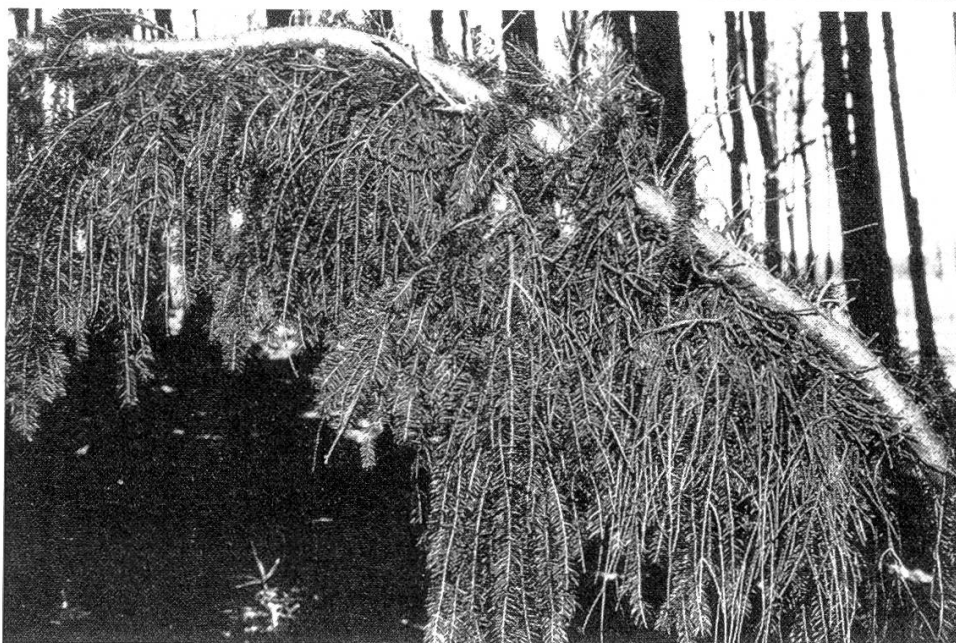


Foto 5

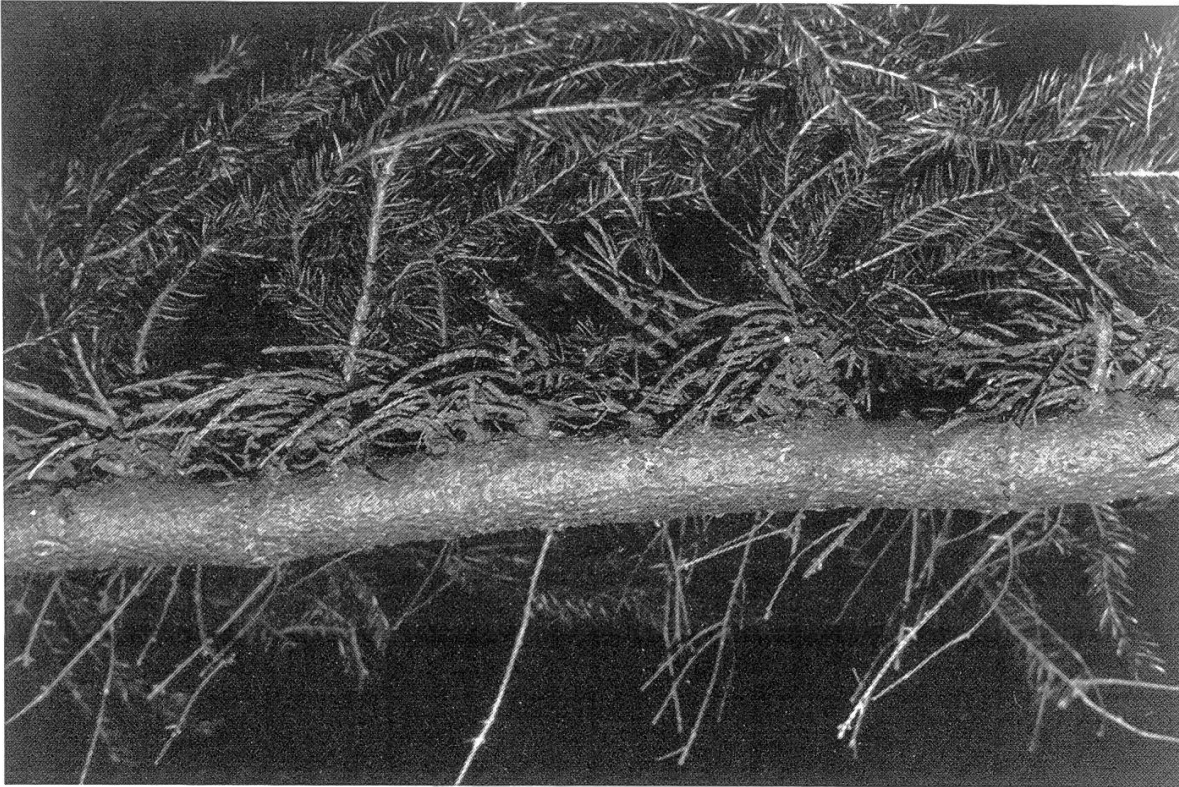


Foto 6. Extreme Polykladiebildung auf der Astoberseite einer randständigen Kammfichte. Durch das ständige Austreiben von Proventivknospen nach Nadel- und Zweigbeschädigungen oder -verlusten kann es zu derartigen Zweigbüscheln kommen.

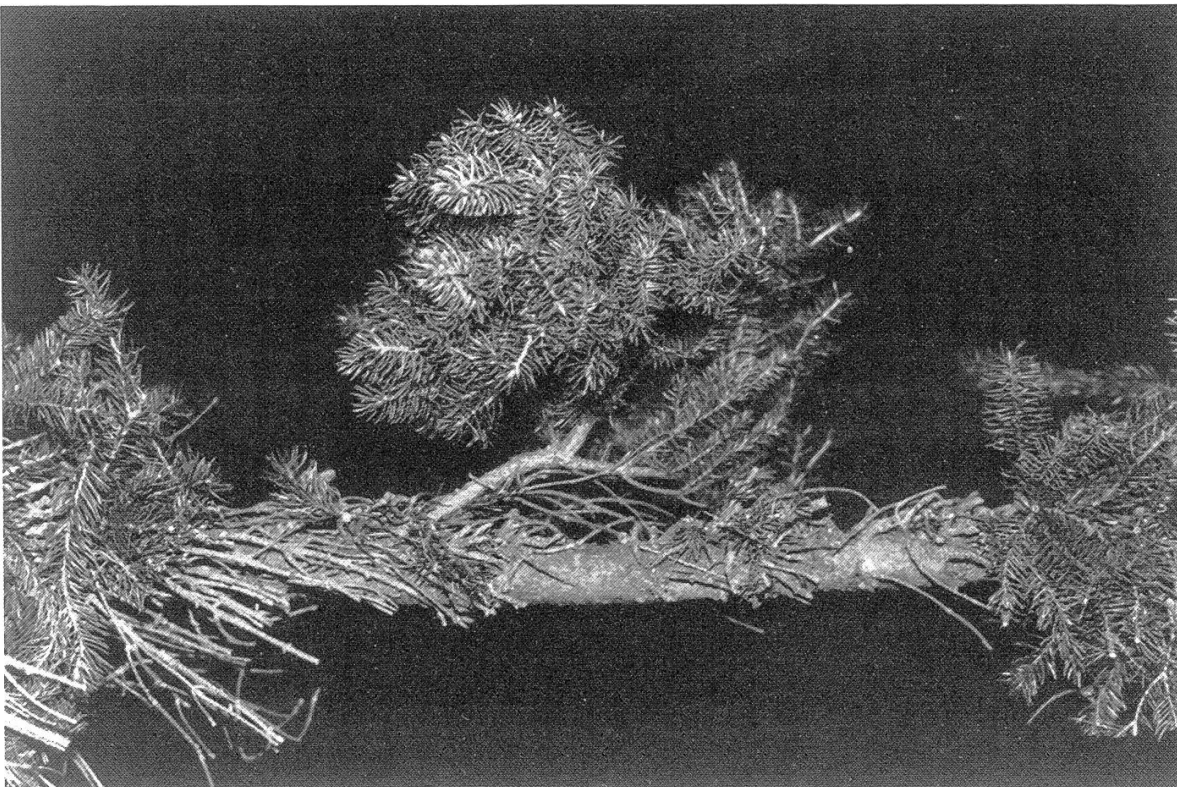


Foto 7. Hexenbesen sind dichte buschige Verzweigungskomplexe, die durch eine sehr intensive Verzweigung und eine kurze Triebbildung zustande kommen. Die Triebe unterscheiden sich von normalen Trieben durch kleine Nadeln, eine sehr grosse Knospendichte und die kegelförmigen Knospen. Die intensive Verzweigung wird durch den vermehrten Austrieb der Knospen innerhalb und zwischen den Triebordnungen bewerkstelligt.

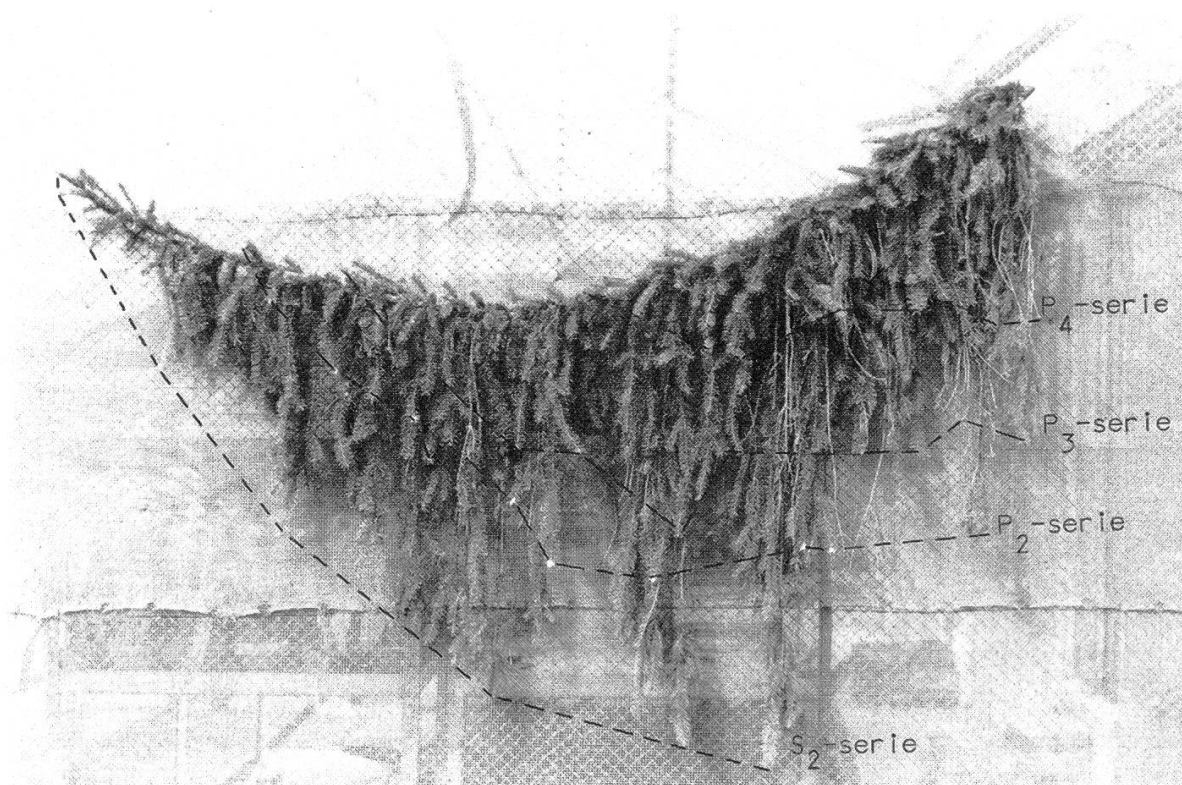


Foto 8. Altersseriendreiecke an einem kammförmig verzweigten Ast (sukzessive Verzweigungs-serien) S_2 = reguläre Hauptserie, P_2 = erste proventive Nebenserie, P_3 = zweite proventive Nebenserie, P_4 = dritte proventive Nebenserie.

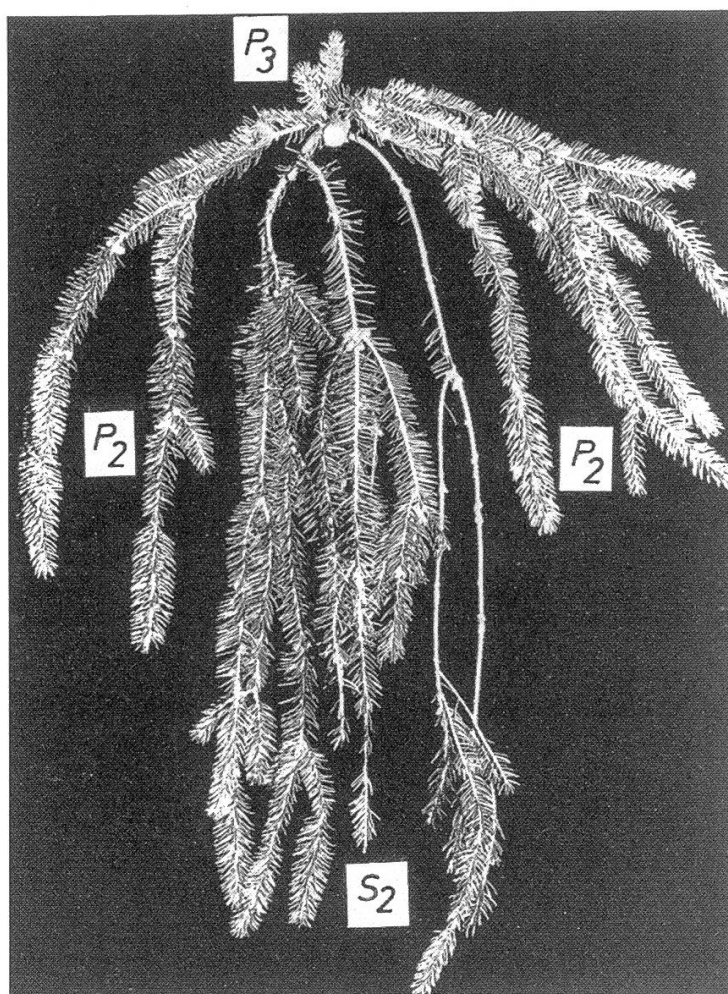


Foto 9. Seitentrieb erster Ordnung (S_1 -Jahrestrieb) mit regulären S_2 -Zweigen und proventiven P_2 - und P_3 -Zweigen. Die seitlich überhängenden P_2 -Zweige beschatten die regulären S_2 -Zweige, weshalb diese im Beschattungsbereich entnadelt sind.

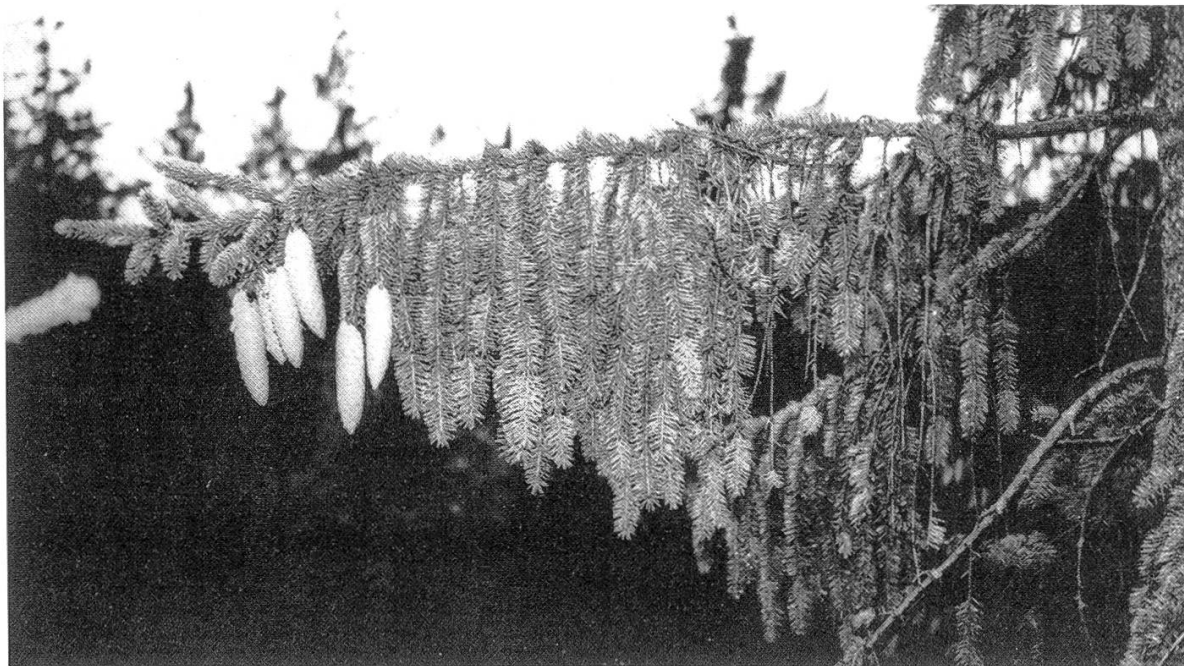


Foto 10

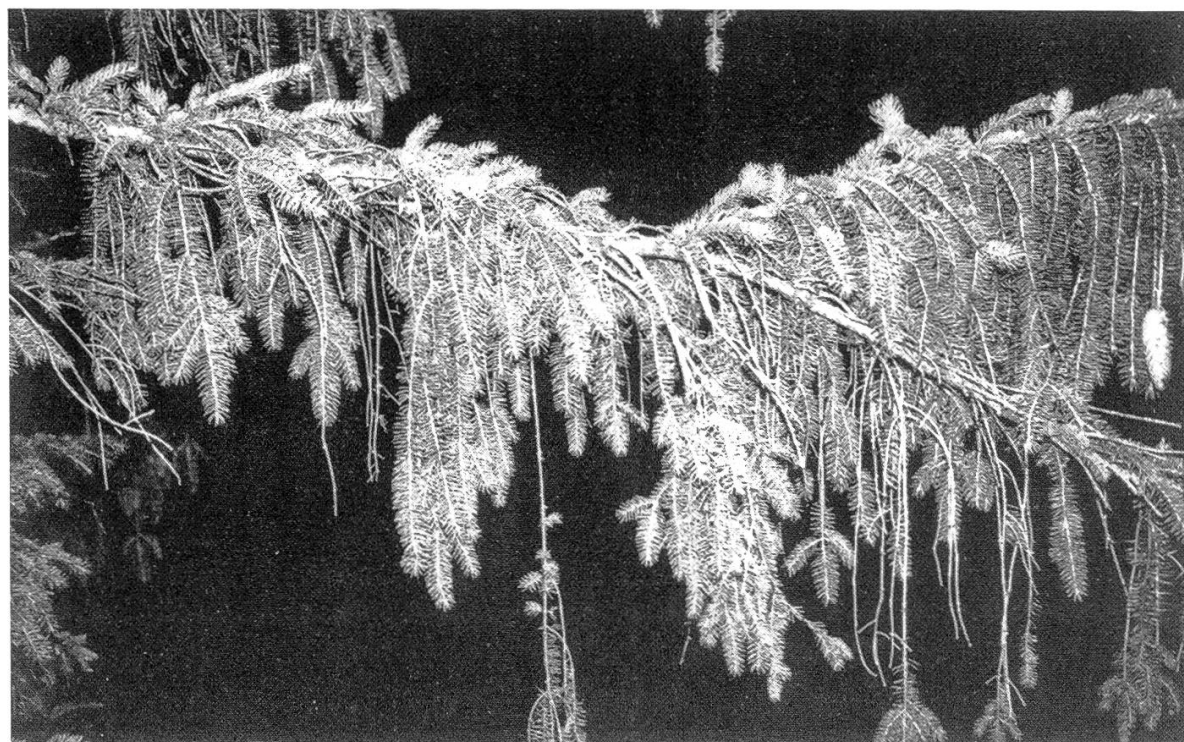


Foto 11

Foto 10. Kammförmig verzweigter Hauptast, der vorwiegend aus regulären S_2 -Zweigen aufgebaut ist. Diese bilden ein herabhängendes Altersseriendreieck, die reguläre Hauptserie.

Foto 11. Hauptast mit sich auflösender Kammform (Übergang zur büstenförmigen Verzweigung). Eine üppige Proventivtriebbildung löst die S_2 -Verzweigungsserie ab.

Foto 12. Röhrenförmig modifizierte Hauptäste einer randständig gewordenen Kammfichte. Die kurzen Proventivzweige begrünen die Äste bis nahe an den Stamm.

Foto 13. Genetisch bedingte Unterschiede in der Verzweigungsform (Verzweigungstyp): Kammfichte (K) neben einer Büstenfichte (B).



Foto 12

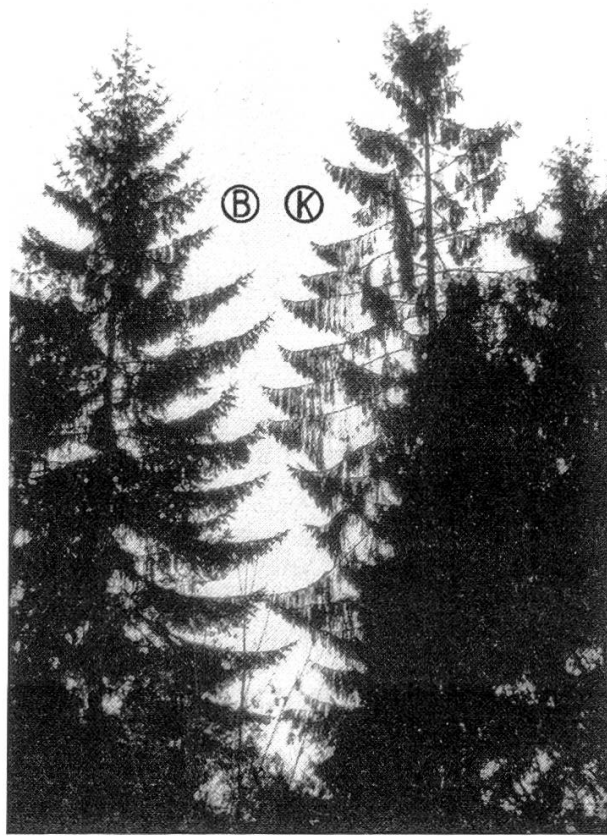


Foto 13



Foto 14. Genetisch bedingte Unterschiede in der Verzweigungsform:
 a) Kammförmig verzweigte Westerhof-Fichte,
 b) Plattenförmig verzweigte Oderhaus-Fichte,
 (22 Jahre alte Pflöplinge der Samenplantage Escherode, NFV Escherode).

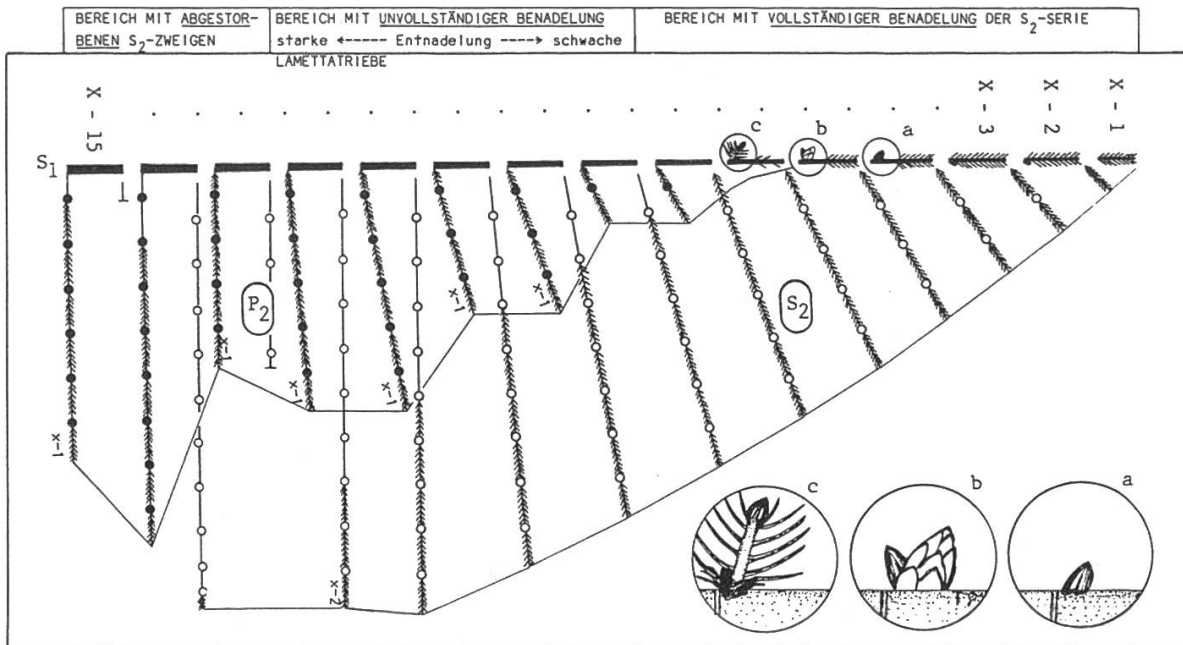


Abbildung 9. Seitenast erster Ordnung (S_1 -Ast) mit 15 Jahrgängen und zwei Serien seitlicher Verzweigung zweiter Ordnung und sechs vollständigen Nadeljahrgängen an den Zweigen zweiter Ordnung (schematisch).

Die erste Serie wird gebildet aus regulären Seitenzweigen zweiter Ordnung, die aus subapikalen und medialen Seitenknospen von S_1 -Jahrestrieben hervorgegangen sind (reguläre Haupt- oder S_2 -Serie). Die zweite Serie besteht aus proventiven Reiterationszweigen zweiter Ordnung, die sich vornehmlich aus den epitonen basalen Proventivknospen entwickelt haben (erste proventive Neben- oder P_2 -Serie).

○ = Jahrestriebgrenzen von den S_2 -Achsen. ● = Jahrestriebgrenzen von P_2 -Achsen

a = Proventivknospe, b = aktivierte Proventivknospe mit Scheinknospe, c = proventiver Starttrieb.

Anmerkung: Die strenge Chronologie der Altersstruktur wie bei der regulären Hauptserie ist bei der ersten proventiven Nebenserie nicht ausgebildet, da die Zeit zwischen Knospenbildung und Triebstreckung bei Proventivtrieben unbestimmt ist. Dies hängt weitgehend von exogenen Faktoren ab. Die S_2 -Achsen erreichen in diesem Beispiel ein Alter von 11 Jahren.

schätzbar. Überwiegt die Kammformverzweigung sowohl innerhalb der Krone als auch im Bestand, dann ist dadurch ein günstiger Standort mit geringer mechanischer Belastung angezeigt. Dominiert dagegen die Plattenformverzweigung, so kann entweder auf ein geringes Baumwachstum oder auf eine grosse mechanische Belastung, vornehmlich durch Wind, geschlossen werden. Dazwischen bilden sich die Bürstenform- und die unregelmässigen Kammformverzweigungen aus (Fotos 10 bis 12). Neben diesen vorwiegend modifikatorisch bedingten Verzweigungsformen sind aber auch solche mit genetisch bedingter Prägung zu unterscheiden (Fotos 13, 14).

Die Anteile und Verteilung regulärer und proventiver Triebe in der Fichtenkrone hängen vom Baumalter und vom Standort ab. Junge Fichten zeigen keinen oder nur einen geringen Anteil an Proventivtrieben an der Gesamtkrone. Alte Fichten können nahezu 100% aus Proventivtrieben zusammenge-

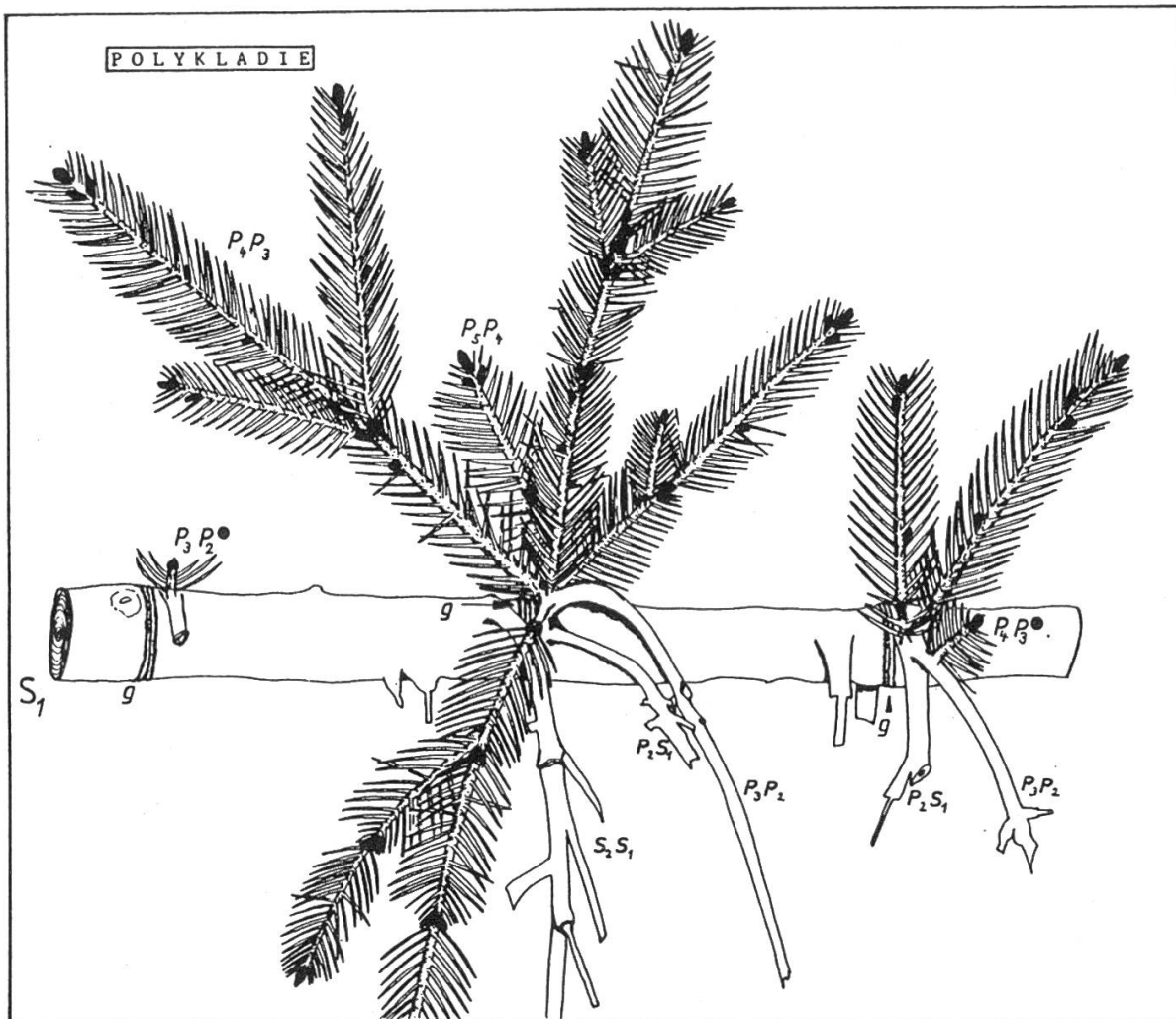


Abbildung 10. Polykladie: Doldenförmige Anhäufung von Trieben meist verschiedener Verzweigungsordnung und unterschiedlichen Alters, welche aus vielen und nahe beieinanderliegenden Proventivknospen hervorgehen.

- S_1 = Seitentrieb erster Ordnung
- S_2S_1 = Seitentrieb zweiter Ordnung, an S_1 sitzend (abgestorben)
- P_2S_1 = Reiterationstrieb zweiter Ordnung, an S_1 sitzend (abgestorben)
- P_3P_2 = Reiterationstrieb dritter Ordnung, an P_2 sitzend (abgestorben)
- P_4P_3 = Reiterationstrieb vierter Ordnung, an P_3 sitzend (lebend)

P_xP_{x-1} = Proventiver Reiterationstrieb x-ter Ordnung, an P_{x-1} sitzend

g = Jahrestriebgrenze (= Knospenspur oder Triebbasisrillen)

● = proventive Starttriebe (P_3P_2 und P_4P_3)

setzt sein. In geschlossenen exponierten Beständen ist der Anteil proventiver Zweige an der grünen Krone niedriger (in den Beispielen der Tabelle 2: 70% bis 90%) als in aufgelockerten oder aufgerissenen exponierten Beständen (Tabelle 2: 90% bis 100%). Das Verhältnis Proventiv-/Regulärtriebe nimmt mit der Exposition, der Belastung und dem Baumalter zu (Abbildung 12, Tabelle 2). Auch

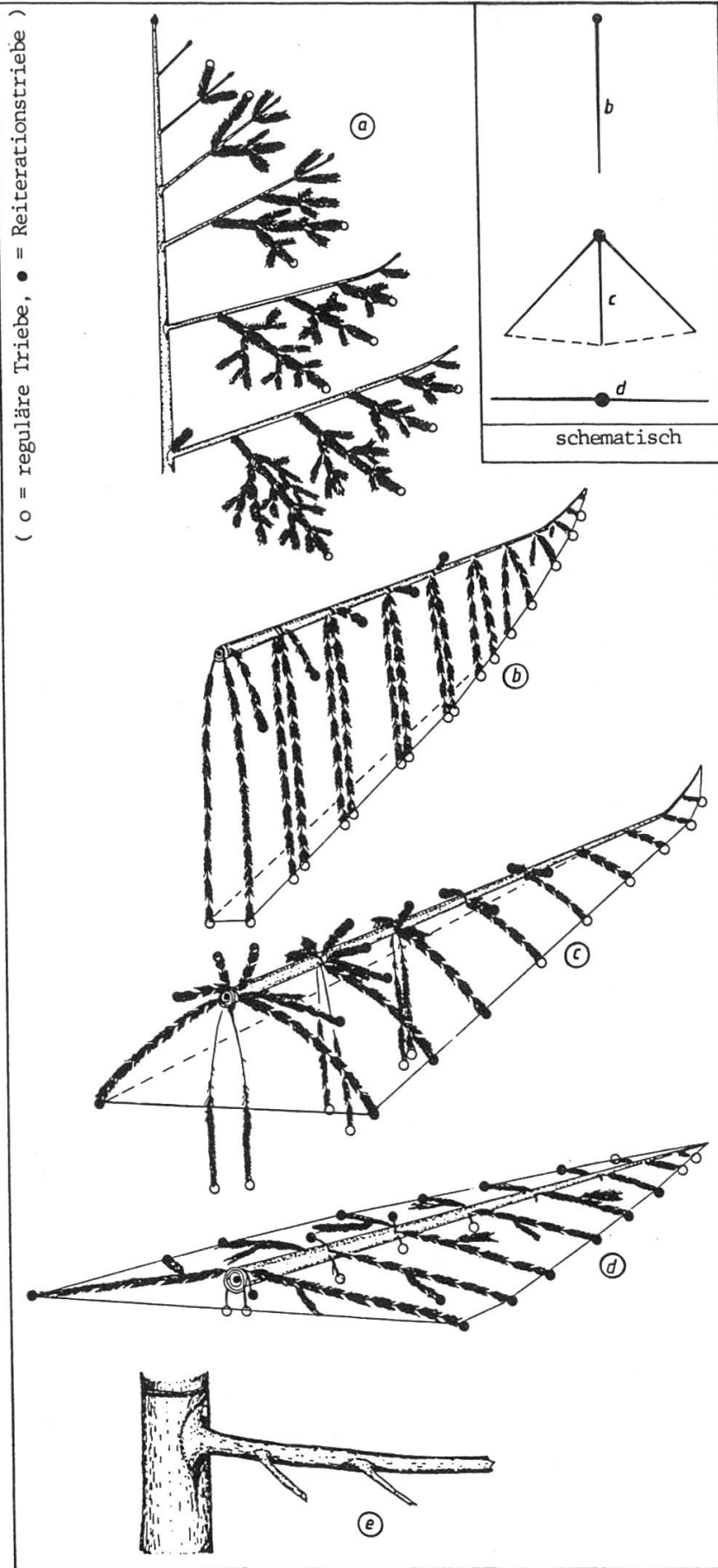


Abbildung 11.

Aufbau der Fichtenkronen nach Ast- und Zweighabitus (ideales Normalmodell):

- Ⓐ = *Jugendformverzweigung* (\pm plagiotrope, plattenförmige Ausrichtung der Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung, reguläre Triebbildung, Sonnennadelzweige).
- Ⓑ = *Kammformverzweigung* (negativ orthotrop gerichtete Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung, vorwiegend reguläre Triebbildung, wenig Reiterationstriebe, Vertikalebenestruktur)
- Ⓒ = *Bürstenformverzweigung* (allseitig gerichtete Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung, reguläre und Reiterationstriebbildung, Raumstruktur)
- Ⓓ = *Plattenformverzweigung* (plagiotrop gerichtete Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung, vorwiegend oder nur Reiterationstriebbildung, Horizontalebenestruktur, Schattennadelzweige)
- Ⓔ = Abgestorbene Äste

Tabelle 2. Reiterationstrieb-/Regulärtriebverhältnis (P/S) in den Kronenfünfteln

A: nach Anzahl der Jahrestriebe

B: nach Trockengewicht

P = proventive Reiterationszweige

Baum	A					B				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	2,7	4,4	5,2	0,9	0,3	1,4	3,1	2,3	0,4	0,1
2	15,3	10,4	8,6	2,1	2,9	10,4	7,8	3,9	0,8	1,2
3	37,1	17,9	10,2	8,2	4,0	15,9	18,7	4,3	1,7	2,8
4	51,6	17,8	14,0	16,0	5,4	21,2	21,1	6,8	5,0	5,1
5	0,0	17,4	18,3	25,3	0,0	0,0	26,7	7,6	7,7	0,0
Ø	23,6	11,9	10,0	8,2	3,6	11,6	10,7	4,6	2,3	2,1

genetische Unterschiede in der Bereitschaft, Proventivtriebe zu bilden, sind anzunehmen. Dabei wäre zwischen reiterationsfreudigen und reiterationsträgen Fichten zu unterscheiden.

4. Folgerungen

Die ökologische Bedeutung der proleptischen Triebbildung besteht darin, dass sich junge Fichten bei Beschädigungen sehr schnell regenerieren können (Reparaturbedeutung) und dass günstige Wachstumsbedingungen zu verbessertem Wachstum (exploitativ opportunistisch) ausgenutzt werden, um den Kronenraum sehr schnell zu erobern.

Die ökologische Bedeutung der Proventivtriebbildung bei der Fichte besteht darin, dass sie damit einen hochentwickelten proventiven Reiterationsapparat besitzt, der

- erstens bei Kronenbeschädigungen zu Reparatur eingesetzt wird (Reparaturfunktion, Hartig, 1900; Rehfuess, 1983, Gruber, 1987);
- zweitens können Proventivtriebe bei günstigen Wachstumsbedingungen zusätzlich zur Faktorenausbeutung eingesetzt werden (Exploitationsfunktion) und
- drittens vermag sich die Fichte damit verändernden Umweltverhältnissen durch leichte und rasche Verformbarkeit ihrer Krone und Verzweigung sehr vielfältig anzupassen (architektonische Adaptionfunktion). Damit kann der eroberte Kronenraum nachhaltig behauptet werden.

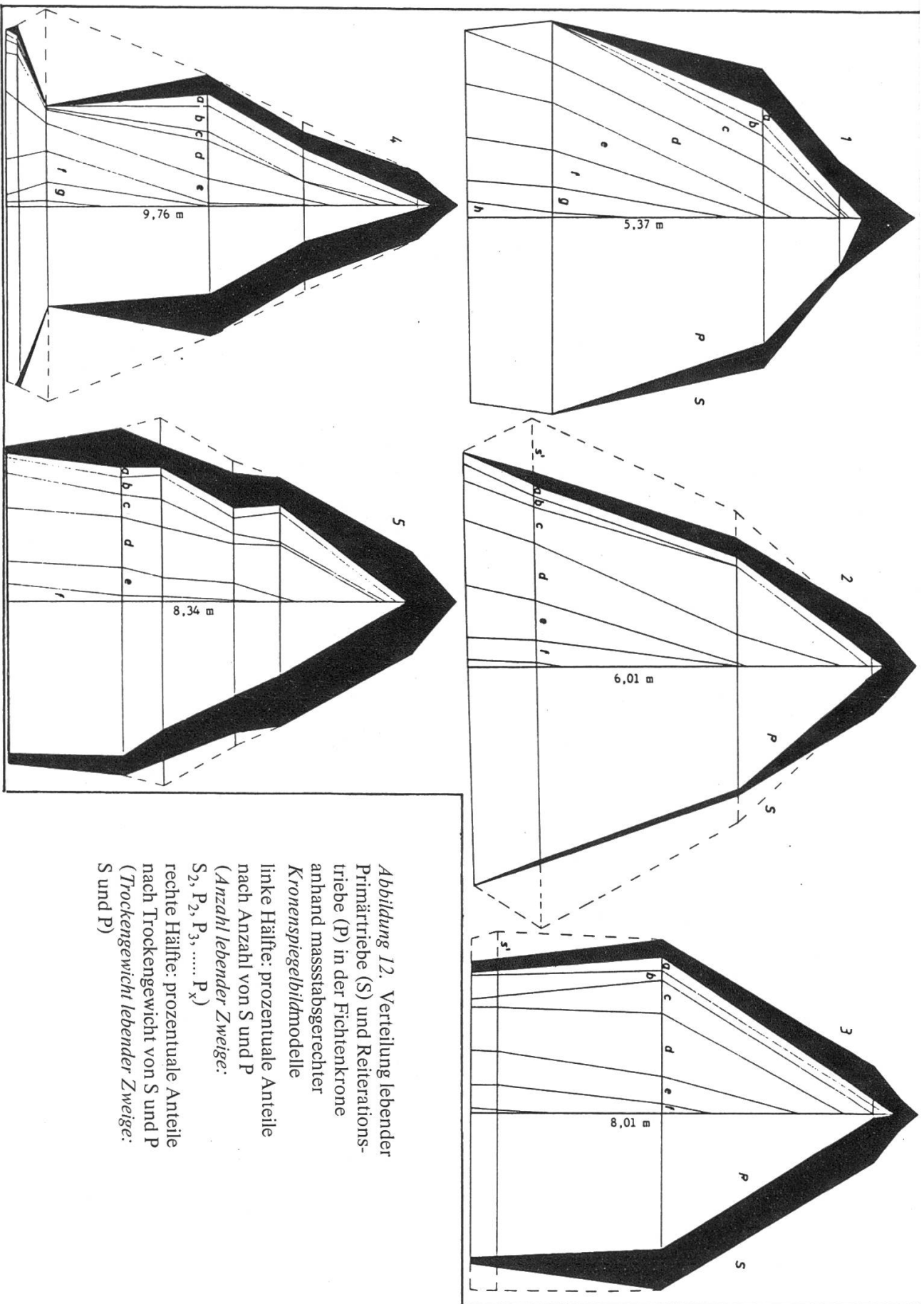


Abbildung 12. Verteilung lebender Primärtriebe (S) und Reiterationstriebe (P) in der Fichtenkrone anhand massstabsgerechter Kronenspiegelbildmodelle
linke Hälfte: prozentuale Anteile nach Anzahl von S und P (Anzahl lebender Zweige: $S_2, P_2, P_3, \dots, P_x$)
rechte Hälfte: prozentuale Anteile nach Trockengewicht von S und P (Trockengewicht lebender Zweige: S und P)

Fortsetzung Legende zu Abbildung 12

S_2 = Seitentriebe zweiter Ordnung (Primärtriebe)	a = Reiterationstriebe 2-ter Ordnung (P_2S_1)
P_2 = Reiterationstriebe zweiter Ordnung	b = Reiterationstriebe 3-ter Ordnung (P_3S_2)
.	c = Reiterationstriebe 3-ter Ordnung (P_3P_2)
.	d = Reiterationstriebe 4-ter Ordnung (P_4P_3)
.	e = Reiterationstriebe 5-ter Ordnung (P_5P_4)
.	f = Reiterationstriebe 6-ter Ordnung (P_6P_5)
P_x = Reiterationstriebe x-ter Ordnung	g = Reiterationstriebe 7-ter Ordnung (P_7P_6)
■ = Primärtriebe (= Regulärtriebe)	(«lebend» = mindestens 40 % grüne Nadeln trägt der Zweig)
□ = proventive Reiterationstriebe	s' = Kronenbild bei ungestörtem Astwachstum (ohne Ausfall von Jahrestrieben)

Die Verzweigungsstrategie der Fichte ist aus der Sicht der Länge des Transportweges sehr offensichtlich: Bei jungen Fichten, bei denen der Transportweg zwischen den verschiedenpoligen Apikalmeristemen (Wurzel- und Sprossspitzen) noch sehr klein ist, können neben den regulären auch proleptische Triebe gebildet werden. Mit zunehmendem Baumalter wächst durch die distal gerichtete Trieb- und Wurzelinnovation die Entfernung zwischen den Wurzel- und Sprossspitzen, weshalb die proleptische Triebbildung stetig abnimmt und die reguläre Triebbildung ansteigt. Wird die Transportweglänge zu gross, so setzt die proximal erfolgende Triebinnovation ein, weil dadurch die Entfernung zwischen den Polen verkleinert werden kann.

Die Fichte besitzt ein ziemlich starres peripheres Triebwachstum, aber durch den Proventivtrieb eine enorm hohe innere Formdynamik. Insgesamt verfügt die Fichte daher über eine enorme Kronenplastizität. Darin ist auch mit ihre grosse Polymorphie begründet. Auf Grund ihres hochspezialisierten proventiven Reiterationsapparates ist die Fichte befähigt, sich auf Standorten und in Regionen mit hohen mechanischen Belastungen zu behaupten. Besonders herauszustellen ist, dass der Windeinfluss bei der Formprägung der Fichtenkrone hinsichtlich der Verzweigungstypen einen grossen Einfluss ausüben kann (*Foto 12*).

Abbildung 14 zeigt im Vergleich das starre und plastische Triebwachstum von Fichten- und Buchenaltkronen.

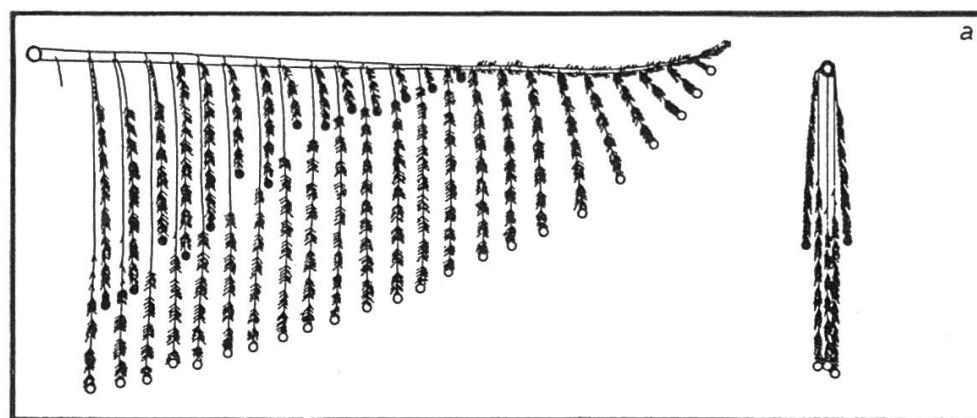
Bei den Verzweigungstypen der Fichte wurde bisher die Proventivtriebbildung nicht berücksichtigt. Diese ist jedoch wegen ihres grossen Anteils am Aufbau der grünen Krone und wegen ihrer äusserst leichten Bildungsbereitschaft und Adaptionfähigkeit für die Krone formbestimmend. Deshalb ist die Fichtenkrone sehr leicht modifizierbar, was besonders für kammförmig verzweigte Fichten gilt. Genetisch bedingte Unterschiede in der Verzweigungsform (Kamm-, Bürsten- und Plattentypen) sind zwar existent (*Foto 14*), jedoch viele Kronenphänotypen stellen Modifikationen dar. Globale Rückschlüsse vom Phänotyp auf den Genotyp können anhand der Verzweigungsform nicht mit absoluter Sicherheit gemacht werden (*Schmidt-Vogt, 1972, 1977, Gruber, 1987*). Dies gilt besonders für exponierte Fichten.

Anhand der Verzweigungsform ist es aber möglich, die Höhe der mechanischen Belastung auf die Krone abzuschätzen. Daher können die bisher als Verzweigungstypen betrachteten Kronenbilder als exogene mechanische Belastungsstufen dienen (*Abbildung 13*). Eine Vitalitätseinschätzung von Fichten muss innerhalb dieser natürlichen Belastungsstufen erfolgen, zum Beispiel nach Triebqualität, Triebquantität, Benadelung und proventiver Reiterationstätigkeit. Einen Rahmen für eine Vitalitätseinschätzung von Fichtenaltkronen bieten die in *Abbildung 15* dargestellten Kronenzustandsstufen. Dabei muss das repräsentative mittlere Kronendrittel angesprochen werden. Gleichzeitig sind die Benadelungsverhältnisse des oberen Kronendrittels zu berücksichtigen.

Fichtenkronen mit einer üppigen Proventivtriebabbildung (*Fotos 5, 6*) verraten einen grossen Stoffumsatz, wozu aber ein intakter Boden und ein physiologisch vitaler Baum Voraussetzung sind. Die Proventivtriebabbildung (Ersatztriebe, siehe *Schütt*, 1983, 1986; *Rehfuess*, 1983) ist auf keinen Fall als ein neuartiges Waldschadenssymptom zu bewerten, sondern sie ist ein evolutives Element der Fichtenkrone zur Anpassung an besondere natürliche Standorte und Standortsfaktoren.

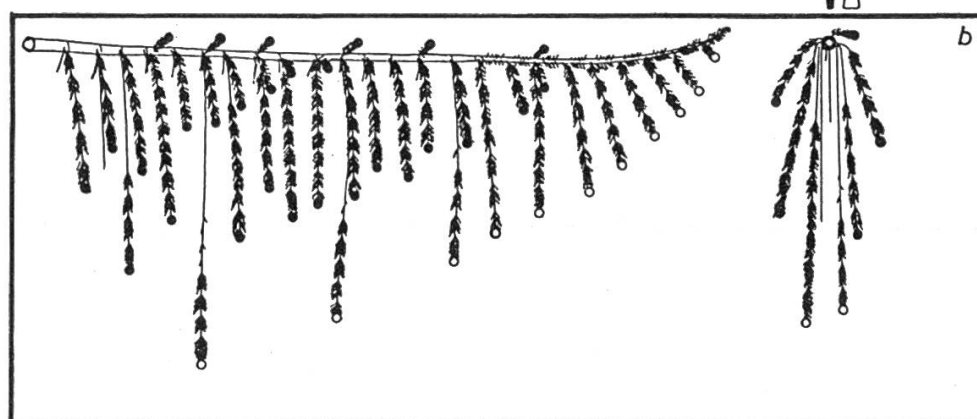
Es muss als äusserst bedrohlich angesehen werden, wenn eine Baumart mit einer derart hoch entwickelten Kronenregeneration trotzdem grossräumig abstirbt. Daraus kann wenigstens abgeleitet werden, dass daran Witterungsextreme nicht schuld sein können.

0



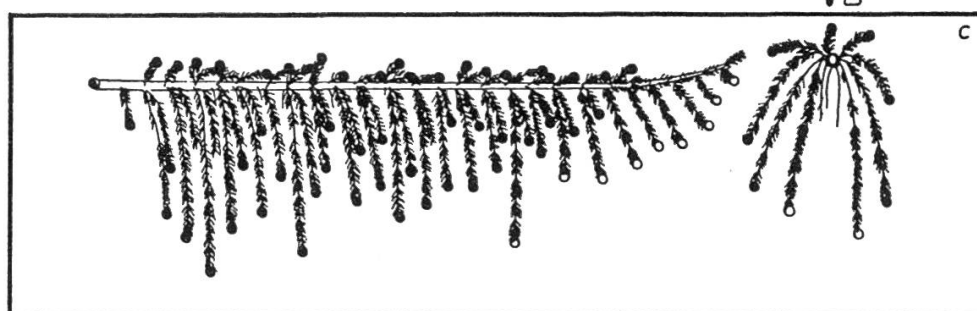
K A M M F O R M

1



U N R E G E L M Ä S S I G E K A M M F O R M

2



B Ü R S T E N F O R M

3

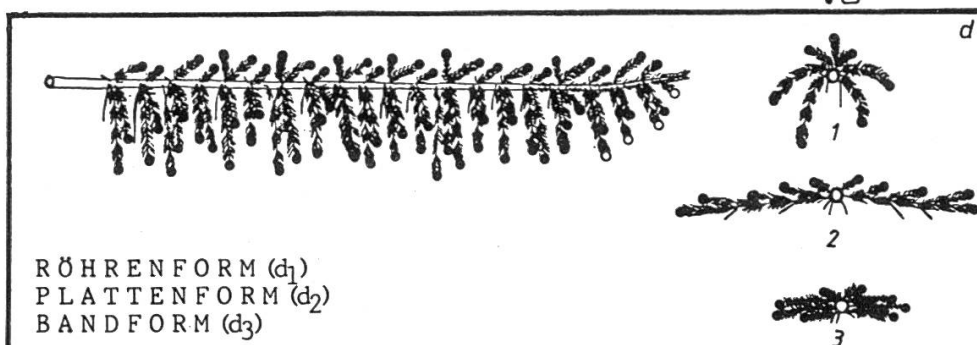
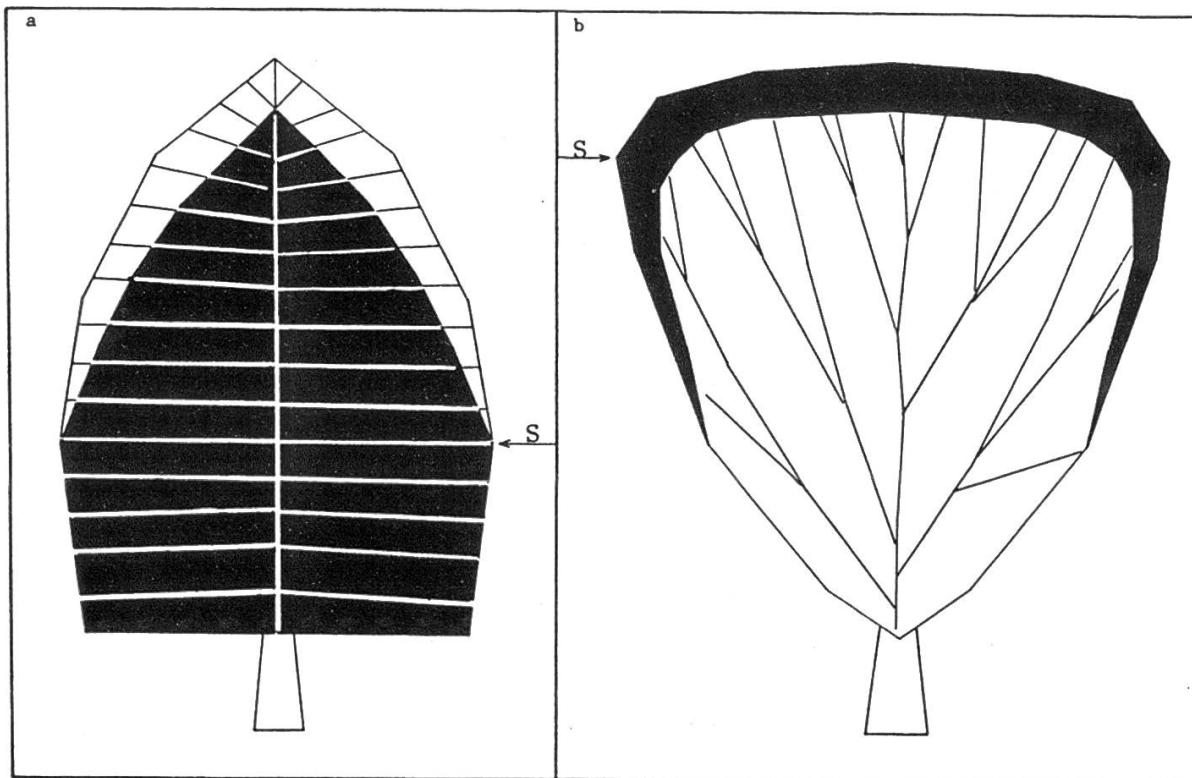

R Ö H R E N F O R M (d₁)
P L A T T E N F O R M (d₂)
B A N D F O R M (d₃)

Abbildung 13. Die Modifizierbarkeit der Verzweigungsformen bei der Fichte
(Von der distalen zur proximalen Innovationsstrategie)

Die verschiedenen Verzweigungsformen repräsentieren unterschiedliche mechanische Belastungen
○ = Regulärtrieb, ● = Proventivtrieb



FICHTE

BUCHE

- | | |
|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • hohe innere Formdynamik • starres peripheres Expansionswachstum (nur Langtriebe) • distale und proximale Triebinnovation (Regulär- und Proventivtrieb) • hochentwickelter proventiver Reiterationsapparat • verschwenderisches Wachstum durch Proventivtrieb • große kronenarchitektonische Adaption über Proventivtriebe • tief liegender Kronenschwerpunkt • excurrente Kronenform | <ul style="list-style-type: none"> • geringe innere Formdynamik • dynamisches peripheres Expansionswachstum (periphere Plastizität über Lang- und Kurztriebe) • distale Kurz-/Langtriebinnovation* (Regulärtrieb) • schwach ausgeprägter proventiver Reiterationsapparat • sparsames Wachstum durch Kurztrieb • große kronenarchitektonische Adaption über Kurztriebe • hoch liegender Kronenschwerpunkt • decurrente Kronenform |
|---|--|

Abbildung 14. Starres und plastisches Wachstum von Fichten- und Buchenaltkronen:

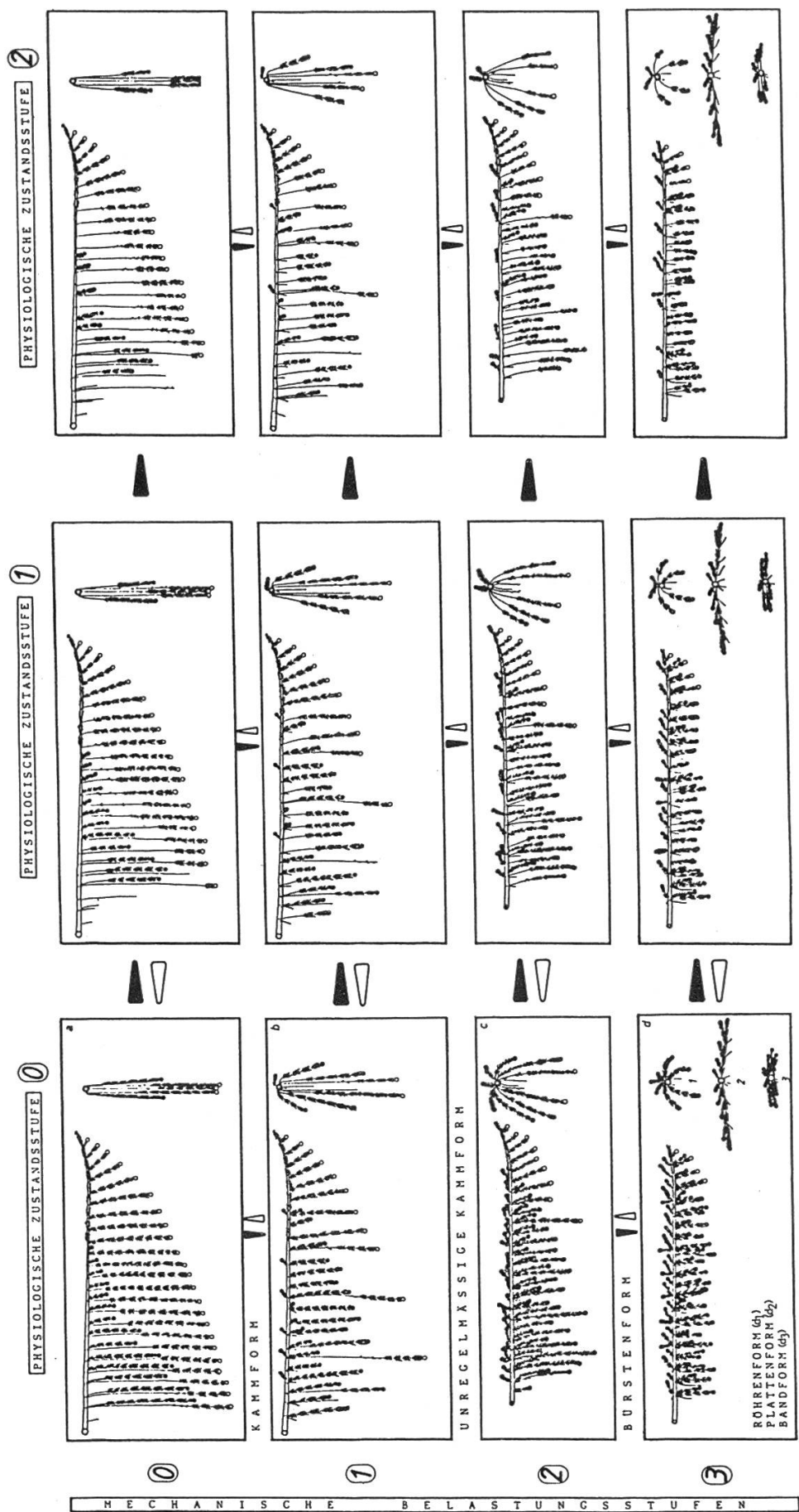
■ = Kronenraum mit plastischem Wachstum

□ = Kronenraum mit starrem Wachstum

* Anmerkung: Es gibt auch spezialisierte Buchen, die über die proximale Triebinnovation als proventive Kurztriebe einen Grossteil der Blattmasse tragen. Dies ist aber seltener der Fall.

S = Schwerpunkt der Krone bezüglich der Blattmasse

Abbildung 15. Kronenzustandsstufen der Fichte: Die Kronenzustandsstufen der Fichte resultieren aus der Kombination der mechanischen Belastung und dem physiologischen Zustand der Krone (Vitalität), 00 bis 33. Die mechanische Belastung ist an der Verzweigungsform, der physiologische Zustand des Baumes an der Benadelung und der Verzweigung, besonders der preventiven Reiterationstätigkeit, abschätzbar.



Résumé

L'adaptation du houppier de l'épicéa (*Picea abies* [L.] Karst.) de par les différentes manières de former ses pousses

Le présent travail décrit les différentes formations des pousses à partir des bourgeons chez l'épicéa (*Picea abies* L. Karst.) et les met en évidence en tant que souchets à différents stades de développement. L'épicéa agit et réagit différemment selon son âge et les conditions de station. En plus du modèle architectural et de la formation habituelle des pousses, l'architecture opportuniste du houppier de l'épicéa est considérée, la formation proventive et la prolepsie sont représentées de manière détaillée. Nous considérons que la signification écologique de ces formations de pousses est, d'une part, l'utilisation optimale de la croissance et, d'autre part, un moyen de régénération.

La formation du houppier de l'épicéa est décrite dans son modèle normal idéal. La faculté de modification des formes de ramification (types de ramification) est également montrée.

Du point de vue de la vitalité des épicéas, on a défini plusieurs stades de l'état du houppier. En plus de la densité des aiguilles, la forme de ramification et la faculté de réitération proventive sont prises en considération.

Traduction: *S. Croptier*

Literatur

- Berthold, C. 1904: Physiologie der pflanzlichen Organisation. Bd. II, Leipzig, Engelmann.
- Cannell, M.G.R., Thompson, S., R. Lines 1976: An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. Aus: Tree physiology and improvement, London Academic Press.
- Edelin, C. 1977: Images de l'architecture des conifères. Thèse, Montpellier.
- Edelin, C. 1981: Quelques aspects de l'architecture végétative des conifères. Bull. Soc. bot. Fr. 128: 177–188.
- Fink, S. 1980: Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen. I: Proventive Anlagen, Allg. Forst- und Jagdztg. 151. Jg., 9: 160–180; II: Adventive Anlagen, Allg. Forst- und Jagdztg. 151. Jg., 9: 181–197.
- Frank, A.B. 1895: Krankheiten der Pflanzen. 1. Band. Breslau, E. Trewendt.
- Goebel, K. 1933: Organographie der Pflanzen. 3. Band. Jena, G. Fischer.
- Gruber, F. 1986: Beiträge zum morphogenetischen Zyklus der Knospe, zur Phyllotaxis und zum Triebwachstum der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) auf unterschiedlichen Standorten. Diss. Forstw. Fachbereich, Universität Göttingen.
- Gruber, F. 1987: Das Verzweigungssystem und der Nadelfall der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) als Grundlage zur Beurteilung von Waldschäden. Ber. Forschungszentrum Waldökos./Waldst. R. A. Bd. 26: 1–264.
- Hallé, F., Oldeman, R.R.A., P.B. Tomlinson 1978: Tropical trees and forests. Berlin, Heidelberg, New York.
- Hartig, R. 1900: Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin, J. Springer.
- Hartig, Th. 1878: Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin.
- Oldeman, R.R.A. 1974: L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. O.r.s.t.o.m. 73.
- Rehfuess, K.E. 1983: Ersatztriebe an Fichten. Allg. Forstzeitschr. 41: 1111.
- Schmidt-Vogt, H. 1977: Die Fichte. Bd. 1. Berlin, Hamburg, P. Parey.
- Schmidt-Vogt, H. 1972: Studien zur morphologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). Allg. Forst- und Jagdztg. 143. Jg., 7, 9, 11. Sonderdruck 133–144, 177–186, 221–240.
- Schütt, P. 1983: Botanische Aspekte der Forschung zum Waldsterben — Ergebnisse und Perspektiven — Teilbericht Symp. Saurer Regen — Waldschäden PTU Jülich GmbH.
- Schütt, P. 1986: Zum Schadbild des Waldsterbens. Forstarchiv 57. Jg.; 8–11.
- Tomlinson, P.B. & A.M. Gill 1973: Growth habits of tropical trees. In: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America, ed. B.J. Meggers, E.S. Ayensu, W.D. Duckworth, Smith. Inst. Press.

Danksagung: Das dieser Arbeit zugrunde liegende Vorhaben wurde mit Mitteln des Bundesministers für Forschung und Technologie unter dem Förderkennzeichen 373074 gefördert. Dafür bedanke ich mich herzlich. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Arbeit liegt beim Autor.