

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 150 (1999)

**Heft:** 4

**Artikel:** Verzweigte Laubhölzer : anatomische und morphologische Besonderheiten sowie ökologische Bedeutung

**Autor:** Schöne, Bernd R. / Schweingruber, Fritz H.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1098415>

### **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:** 18.04.2026

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

# Verzweigte Laubhölzer; anatomische und morphologische Besonderheiten sowie ökologische Bedeutung

BERND R. SCHÖNE UND FRITZ H. SCHWEINGRUBER

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

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

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

## 1. Einleitung

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

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

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

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

## 2. Zwerg-Problematik

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

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

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

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

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

## 3. Material und Methoden

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

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

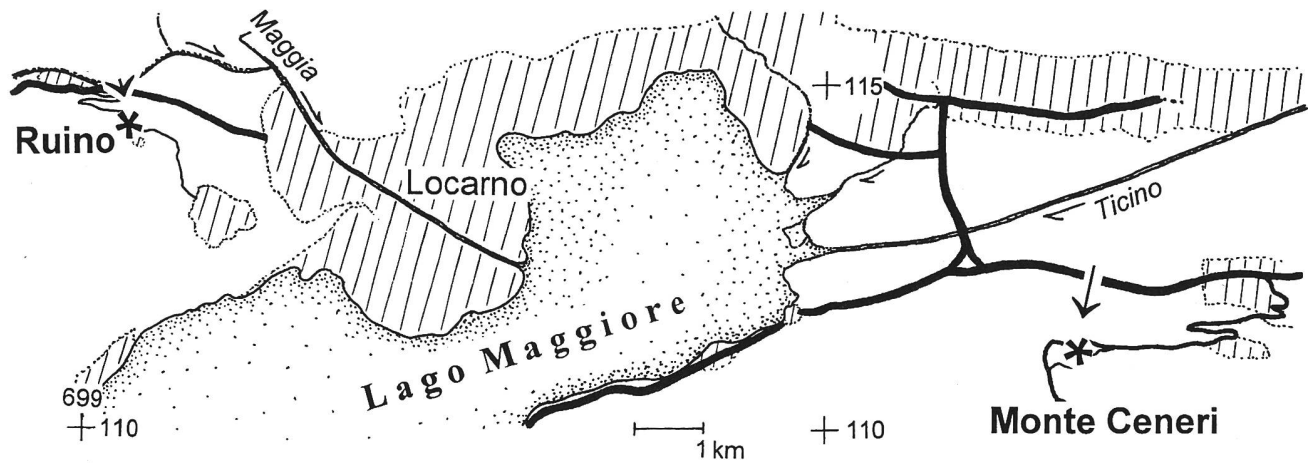


Abbildung 1: Lage der Untersuchungsgebiete (\*) im Kanton Tessin, Schweiz. Skizze nach den Landeskarten LK 25 Locarno 1312 und LK 25 Bellinzona 1313.

Archivmaterial der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL) in Birmensdorf/Zürich (Schweiz) verglichen worden.

Im Stammbereich der Gehölze wurden histologische Querschnitte (12–15µm) mit einem Mikrotom angefertigt, mit Eau de Javelle gebleicht, mit Safranin-Lösung gefärbt und in Alkoholbädern kontinuierlich steigender Konzentration und anschliessend in Xylol dehydriert, am Ende schliesslich in Kanadabalsam konserviert (vgl. SCHWEINGRUBER, 1978). Die Zählung der Jahrringe erfolgte unter dem Mikroskop, ebenso die Messungen des radialen Porendurchmessers (Durchmesser der Poren parallel zum Stammradius) im Frühholz der jeweils ersten (innersten) drei Jahrringe und des jeweiligen Stammdurchmessers bei der Frühholzbildung; daraus konnte der Stamm-Umfang errechnet werden. Ausserdem ist die Anzahl der Frühholzporen ermittelt worden. Zellwanddicke und sonstige Auffälligkeiten wurden lediglich deskriptiv erfasst.

## 4. Ergebnisse

### 4.1 Altersbestimmung verzweigter Bäume und morphologische Besonderheiten (Abbildung 2)

Die Altersbestimmung stark unterdrückter Gehölze gestaltet sich schwierig. Bei Nadelhölzern kann das Baumalter durch Zählung der Astquirle (Astwirtel) ermittelt werden (z. B. STAHL, 1780; BAUR, 1861). Bei Laubhölzern, deren Knospen im Winter durch Tegmente geschützt sind, lässt sich das Baumalter aus der Zahl der Knospenschuppennarben ableiten (z. B. DENGLER, 1937; DÖBNER, 1858; NÖRDLINGER, 1874, 1876; WILLKOMM, 1875). Bei ESCHRICH (1981) heissen die Knospenschuppennarben «Narben der Knospenschuppen», bei ROLOFF (1989a, b) «Triebbasisnarben». Die Knospenbildung ist ein annueller Prozess. Verschiedene Laubholz-Individuen von gedrungenem Wuchs wurden hier erstmals gezielt daraufhin untersucht, ob das Knospenschuppennarben-Alter tatsächlich dem Alter nach Jahrringen entspricht. Bei Nadelhölzern sind entsprechende Untersuchungen bereits durch SIRÉN (1951) und GRUBER (1991) erfolgt. Die Jahrringzählung in Gewebeschnitten (interne Zählung) oberhalb der Knospenschuppennarben entspricht bei jungen Bäumen tatsächlich dem Alter gemäss der externen Zählung (= Zählung der Knospenschuppennarben). Mit steigendem Baumalter weichen die Ergebnisse beider Methoden zunehmend voneinander ab. Teilweise ergibt das Zählen der Knospenschuppennarben ein geringeres, teilweise ein höheres Alter als die Jahrringzählung. In den unteren Stammabschnitten erschwert die mit dem Alter zunehmende Verborkung der Rinde das Erkennen der Knospenschuppennarben. Bei schlech-

ten Nahrungsbedingungen wächst der oberirdische Teil der Pflanze kaum; die Pflanze erhält einen verkrüppelten Habitus. Die Knospenschuppennarben stehen sehr eng beieinander und lassen sich kaum verschiedenen Jahren zuordnen. Der Terminaltrieb ist bei vielen verzweigten Gehölzen durch das Wild verbissen; manche Jahre gehen dadurch der externen Zählung «verloren». In all diesen Fällen wären theoretisch histologische Schnitte oberhalb der vermuteten Sprossbasis geeignet, um das wahre Alter durch Zählung der Jahrringe

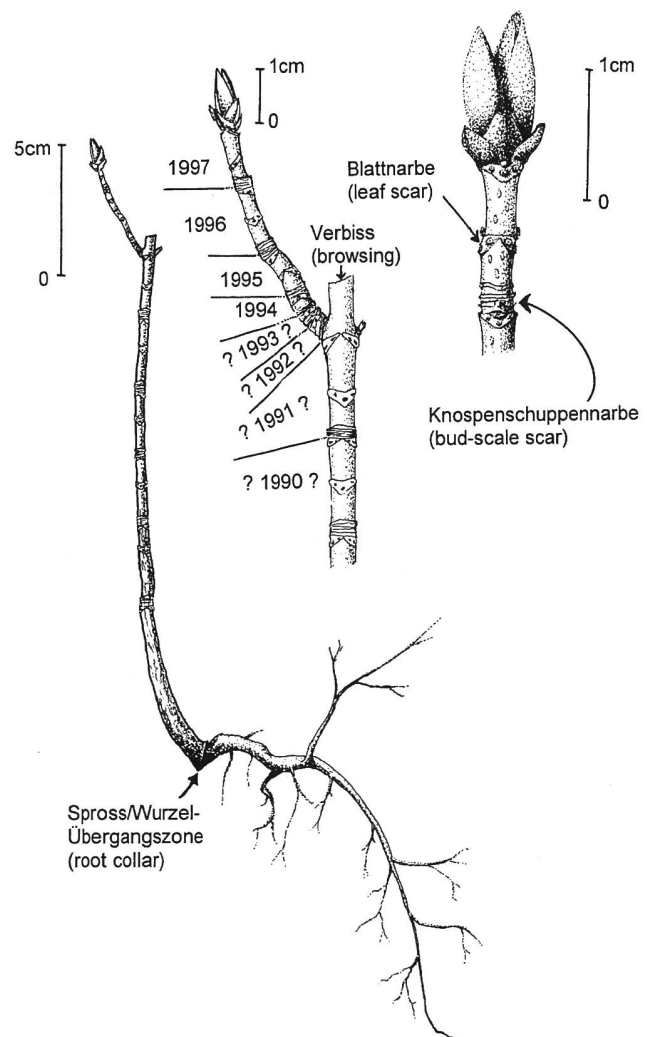


Abbildung 2: Morphologie der verzweigten Bäume und Methode zur externen Altersbestimmung durch Zählung der Knospenschuppennarben.

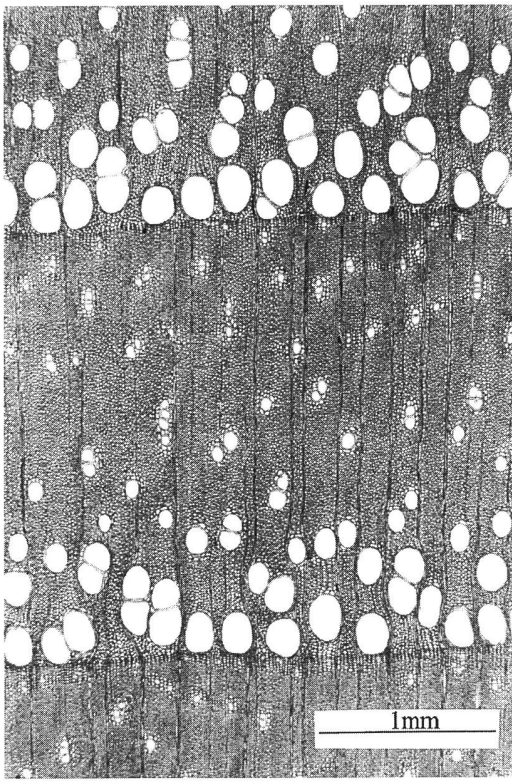


Abbildung 3a

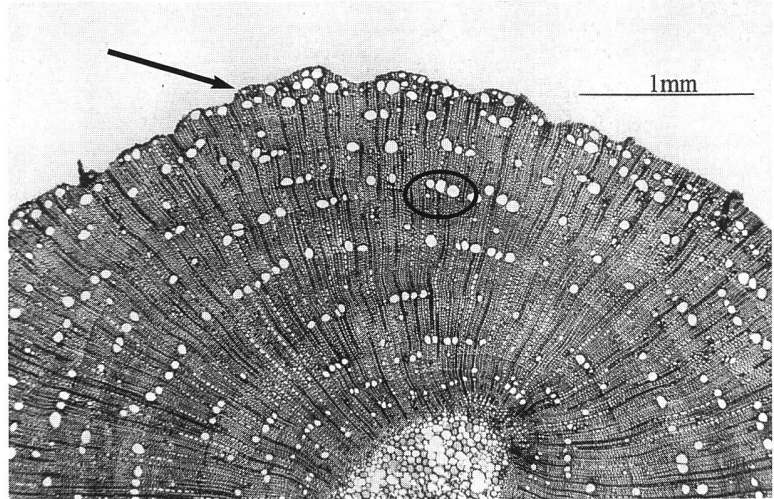


Abbildung 3b

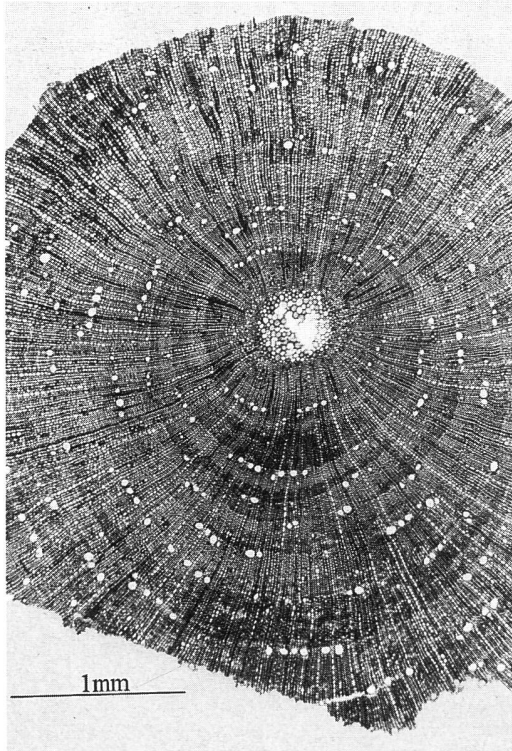


Abbildung 3d

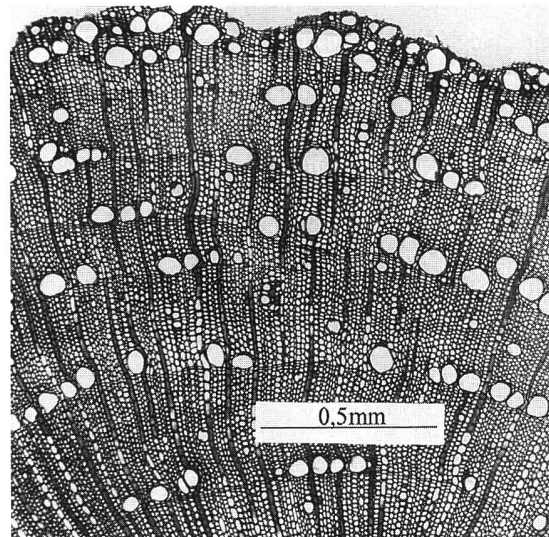


Abbildung 3c

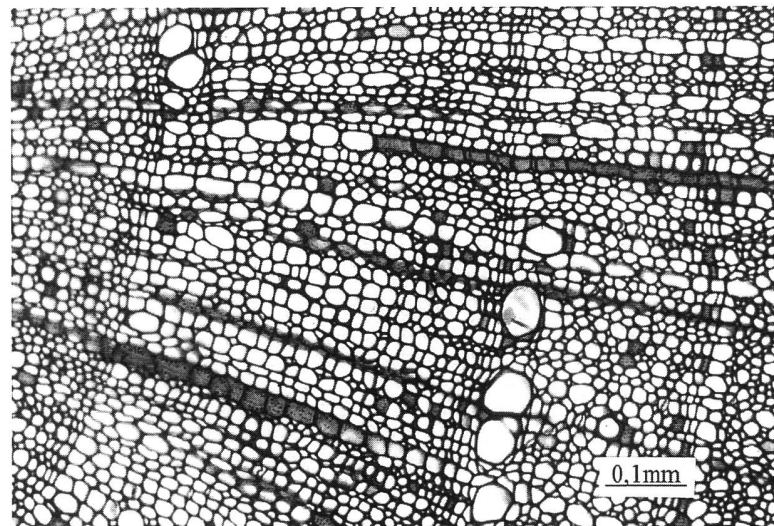


Abbildung 3e

festzustellen. Wegen auskeilender oder gar fehlender Jahrringe und der oftmals sehr undeutlich entwickelten Jahrringgrenzen ist es jedoch praktisch kaum möglich, das genaue Baumalter mit dendrochronologischen Methoden zu ermitteln. Erschwerend kommt hinzu, dass die internen Altersbestimmungen an Gewebeschnitten, die nur wenige Millimeter auseinander liegen, z.T. ein um mehrere Jahre abweichendes Alter ergeben.

Annähernd präzise Altersdaten sind nur dann zu erhalten, wenn interne und externe Zählung kombiniert werden.

Bemerkenswert ist die Verteilung der Jahrring-Anzahl im Übergangsbereich Spross/Wurzel, der bei *Acer pseudoplatanus* gezielt untersucht wurde. Unmittelbar in der Übergangszone ist die Anzahl erkennbarer Jahrringe geringer als in weiter distal gelegenen Wurzelabschnitten. Diese Beobachtung macht auch SIRÉN (1951) bei Fichten und führt das auf Neubildung von Wurzeln zurück. GRUBER (1991) findet in benadelten Lamettatrieben von Fichten an der Anwachsstelle des Zweiges am Ast weniger Jahrringe als im benachbarten Teil.

## 4.2 Anatomie

Die restriktiven Lebensbedingungen unterdrückter Bäume beeinflussen im Kambium die Zellteilung und -differenzierung, die Zellstreckung und das Zellwandwachstum unterdrückter Bäume. Die Querschnitte von Stammholz dominanter Bäume (Abbildungen 3a, 4a, 5a) unterscheiden sich in vielerlei Hinsicht von denjenigen unterdrückter, kleiner Individuen (Abbildungen 3b–e, 4b–f, 5b–d). *Auskeilende Jahrringe* werden bei unterdrückten Individuen von ringporigen Arten wie Esche (Abbildungen 3b, c, d) und Edelkastanie (Abbildungen 4c, e) beobachtet. Bei verzweigten Bergahorn-Individuen keilen Jahrringe besonders häufig aus (Abbildungen 5b, d). In einzelnen Jahren werden nur winzige Teiljahrringe gebildet (Abbildungen 3b, c, 4b, f). Möglicherweise erfolgt mitunter auch gar keine Jahrringbildung. Bei Ahorn sind die radial abgeflachten Spätholz-Grundgewebszellen oft entlang des Stammumfangs diskontinuierlich (Abbildung 5d). Es ist deshalb nicht zu unterscheiden, ob es sich um einen auskeilenden oder einen falschen Jahrring handelt. Die *Jahrringgrenzen* sind bei allen untersuchten unterdrückten Individuen wegen kaum verdickter Spätholzzellen und der nicht radial abgeplatteten marginalen Grundgewebszellen nur schwierig zu erkennen (Abbildungen 3e, 4f, 5c). Die Jahrringbreiten sind in Stämmen unterdrückter Gehölze durchschnittlich um ein Zehntel kleiner als bei nicht-verzweigten Formen am gleichen Standort (vgl. Abbildung 3a mit 3b–e, 4a mit 4b–f, 5a mit 5b–d; vgl. auch Abbildungen 6 bis 8).

Die *Porendichte im Frühholz* ist offenbar wesentlich von der Intensität der Unterdrückung, nicht vom jeweiligen Stammdurchmesser abhängig: Die Porendichte ist bei verzweigten Individuen im Durchschnitt etwa halb so gross wie bei wenig- oder nicht-unterdrückten Formen (Abbildung 6). Die Messwerte streuen stark, sowohl bei unterdrückten (5–60%) als auch bei

wenig- oder nicht-unterdrückten Typen (20–50%). Beachtlich ist dabei, dass diese Trends nicht bloss für das untersuchte zerstreutporige Gehölz (*Acer pseudoplatanus*) typisch sind, sondern selbst bei ringporigen Hölzern (*Fraxinus excelsior*, *Castanea sativa*) festgestellt werden können. Was für wenig- und nicht-unterdrückte ringporige Gehölze charakteristisch ist, nämlich die hohe Frühholzporendichte (Abbildung 3a, 4a, 6b,c), gilt bei verzweigten Individuen von *Fraxinus* und *Castanea* nicht mehr (Abbildungen 3d, e, 4b, c, e, f, 6b,c): Halb-Ringporigkeit oder gar Zerstreutporigkeit ist bei solchen Individuen typisch. Allerdings treten gelegentlich Ausnahmen auf: Extrem kleinwüchsige *Fraxinus*- und *Castanea*-Typen können ringporig sein (Abbildungen 3b, 4d; Pfeil in Abbildungen 6b und c).

Im ersten Lebensjahr des Baumes sind die *Porendurchmesser* des Frühholzes etwas grösser als in den darauffolgenden. Auch andere Parameter wie z. B. Porenzahl pro Umfang (siehe unten) deuten auf solche Alterstrends hin. Aus den hier zugrundeliegenden Messungen lassen sich diese aber nicht deutlich genug ableiten; die Messwerte für das Frühholz verschiedener Jahre sind deshalb in den Diagrammen (Abbildungen 6 bis 9) nicht separat dargestellt worden.

Ein deutlicher, von der Jahrringbreite abhängiger Trend zeichnet sich aber ab, wenn man die mittleren (Median) Durchmesser der Frühholzporen in Beziehung setzt zur Jahrringbreite. In Abbildung 7 ist dieser Trend beispielhaft für *Acer pseudoplatanus* dargestellt worden; prinzipiell ist er für *Fraxinus excelsior* und *Castanea sativa* in gleicher Weise kennzeichnend: Die radialen Porendurchmesser nehmen mit steigender Jahrringbreite bei verzweigten Formen zunächst stark, beinahe linear, zu. Später nimmt diese Entwicklung einen asymptotischen Verlauf an; deswegen sind die Porendurchmesser im Frühholz stark unterdrückter Gehölze, relativ gesehen, grösser als die nicht-unterdrückter (siehe auch BAAS et al., 1984; GROSSER, BURGER, 1985; WANG, LI, 1989).

Mit zunehmender Jahrringbreite und sinkendem Verzweigungsgrad steigt die Variationsbreite verschieden grosser Frühholzporen-Durchmesser immer mehr an. Stellvertretend ist das Abbildung 8 am Beispiel von *Acer pseudoplatanus* zu entnehmen: Bei nicht-unterdrückten Individuen kommen sehr grosse, aber auch sehr kleine Poren vor, bei verzweigten zumeist nur kleine.

Die *Frühholz-Porenanzahl* ist bei verzweigten Bäumen im Verhältnis zum Stammumfang meistens geringer als bei wenig- und nicht-unterdrückten Gehölzen derselben Art (Abbildung 9), absolut betrachtet immer geringer (vgl. auch BAAS et al., 1984: Abbildungen 23 bis 28). [Die «Ausreisser» (hohe Porenzahl bei schmaler Jahrringbreite) in Abbildung 9 sind auf die Frühholzporen-Anzahl der ersten Lebensjahre zurückzuführen. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob in den ersten Jahrringen tatsächlich mehr Poren entwickelt sind als in späteren.] Es deutet sich zumindest für die untersuchten ringporigen Gehölze ein negativ exponentieller Kurvenverlauf an (vgl. Abbildungen 9b, c). Besonders bei *Castanea*, aber auch bei *Fraxinus* und *Acer* fällt jedoch auf, dass verzweigte Individuen, relativ betrachtet (d. h. in Bezug zum Umfang), mitunter mehr Poren (kleinere, vgl. Abbildung 7) aufweisen als nicht- oder wenig-unterdrückte Pflanzen. Für ringporige Gehölze bedeutet das eine annähernde Ringporigkeit, d. h. eine enge Besetzung des Frühholzes durch Poren.

## 5. Diskussion

«Man kann also durch Zählung der Jahr-Ringe das Alter der Bäume sehr genau finden. Alles dieses lehrt die Erfahrung, und ist keinem Zweifel mehr unterworfen» (HARTIG, 1808: 63). Was zu Beginn des 19. Jahrhunderts von Grossvater HARTIG noch apodiktisch proklamiert wurde, ist spätestens durch seinen

**Abbildung 3:** Gewebequerschnitte durch das Xylem von *Fraxinus excelsior*. a = Stammholz eines nicht-unterdrückten Individuums: grosse Jahrringbreite, hohe Porenanzahl im Frühholz, grosser Frühholzporen-Durchmesser; b–e = umweltbedingt verzweigte Individuen: geringe Jahrringbreiten, geringer Frühholzporen-Durchmesser; b = auskeilender Jahrring (eingekreist), geringe Frühholzporen-Dichte (Verlust der Ringporigkeit), z. T. aber höhere Anzahl an Frühholzporen (Halb-Ringporigkeit), Teiljahrringe (Pfeil); c = auskeilender Jahrring und Teiljahrringe, Vergrösserung der Abbildung b; d = sehr wenig Frühholzporen; e = undeutliche Jahrringgrenzen wegen partiell fehlender Poren im Frühholz und gänzlich fehlender Poren im Spätholz. Die Zellwanddicke der Grundgewebszellen im Spätholz ist im Vergleich zu denjenigen im Stammholz gering.

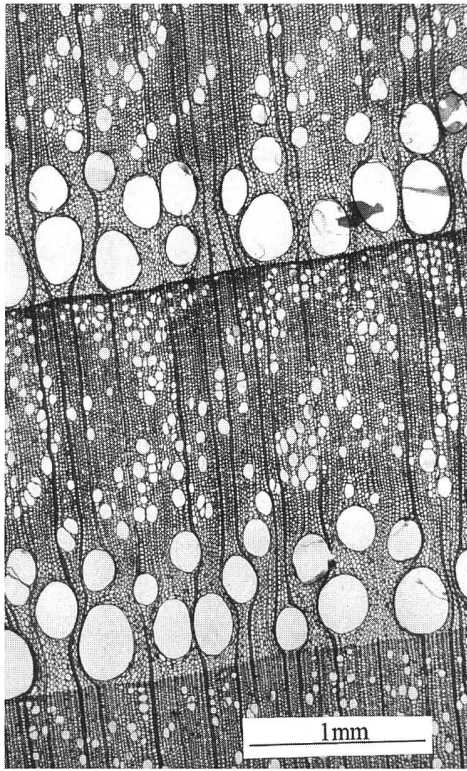


Abbildung 4a

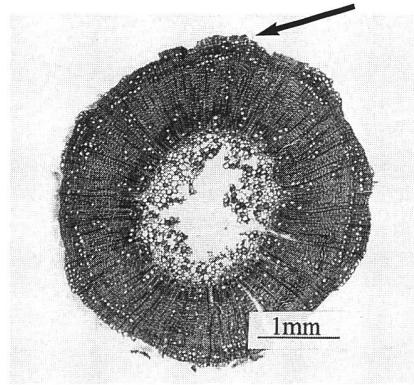


Abbildung 4b

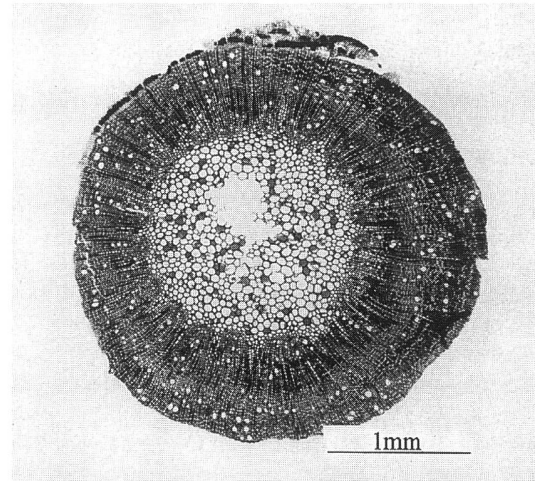
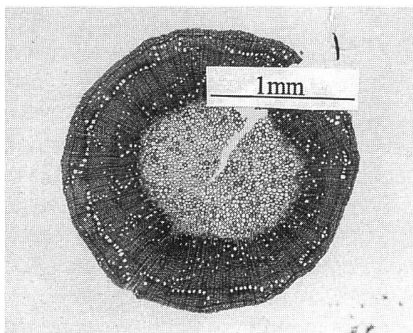


Abbildung 4c



Abbildung/Figure 4d

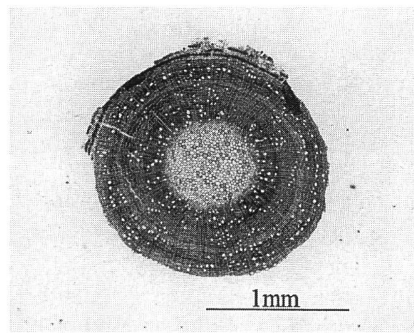


Abbildung 4e

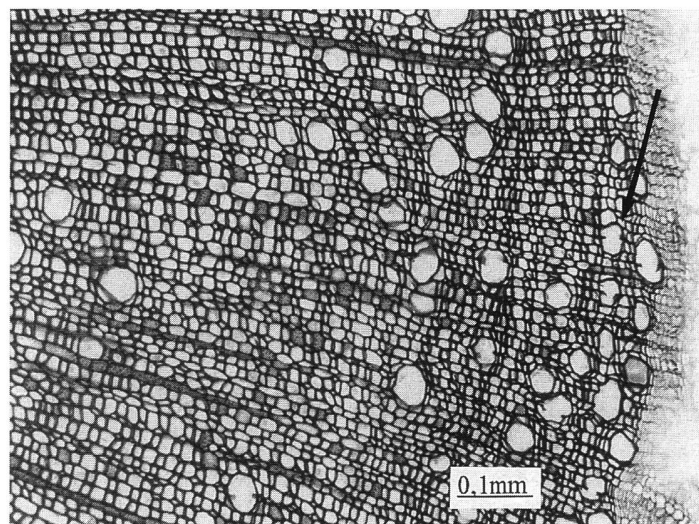


Abbildung 4f

Abbildung 4: Gewebequerschnitte durch das Xylem von *Castanea sativa*. a = Stammholz eines nicht-unterdrückten Individuums: grosse Jahrringbreite, hohe Frühholzporen-Anzahl, grosser Durchmesser der Frühholzporen; b–f = umweltbedingt verzweigte Individuen: geringe Jahrringbreiten und sehr kleine Frühholzporen; b = geringe Frühholzporen-Dichte, Teiljahrringe (Pfeil); c = nicht jahrringbezogene Verteilung der Poren (keine Ringporosität mehr erkennbar), kaum erkennbare Jahrringe, auskeilende Jahrringe; d = relativ eng mit Poren besetzter Frühholzring; e = auskeilende Jahrringe; f = undeutliche Jahrringgrenzen, Teiljahrringe (Pfeil).

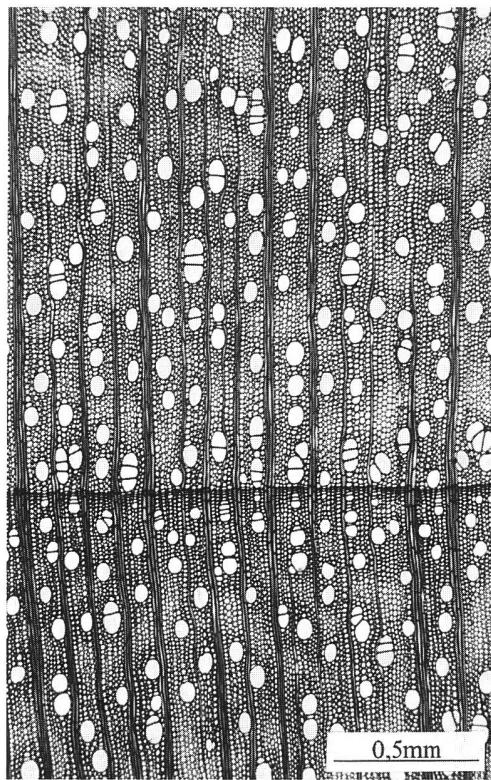


Abbildung 5a

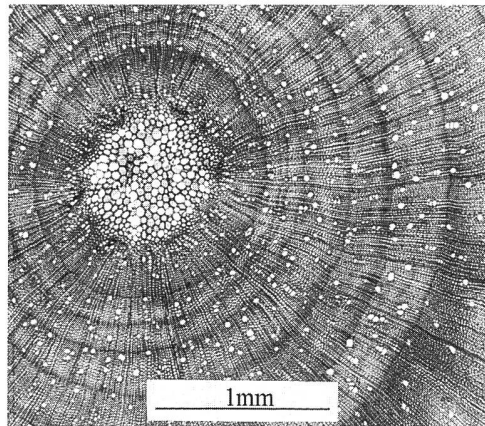


Abbildung 5b

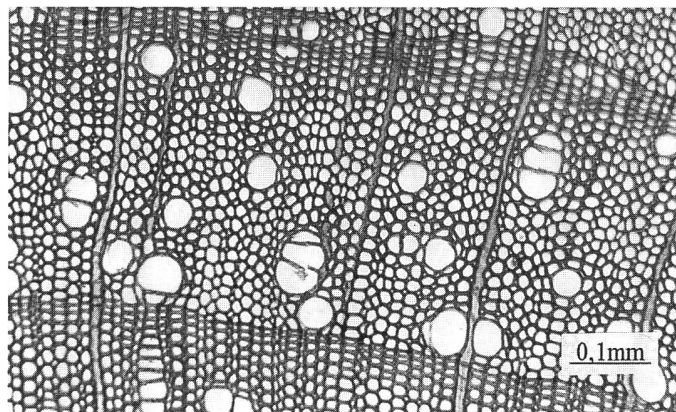


Abbildung 5c

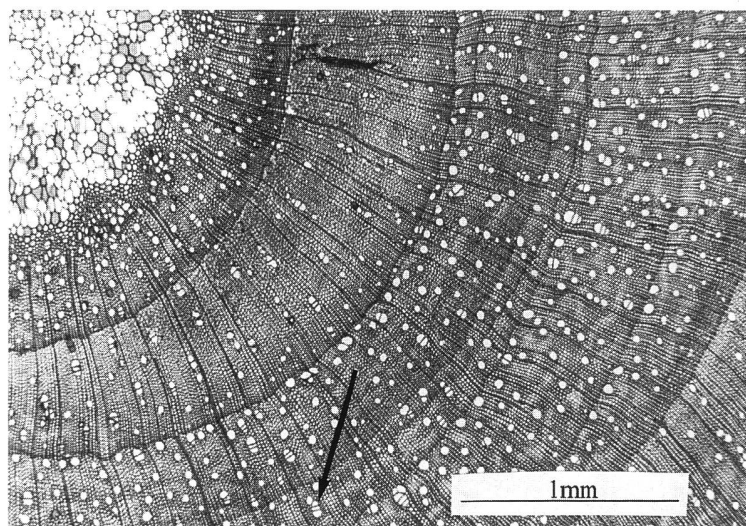


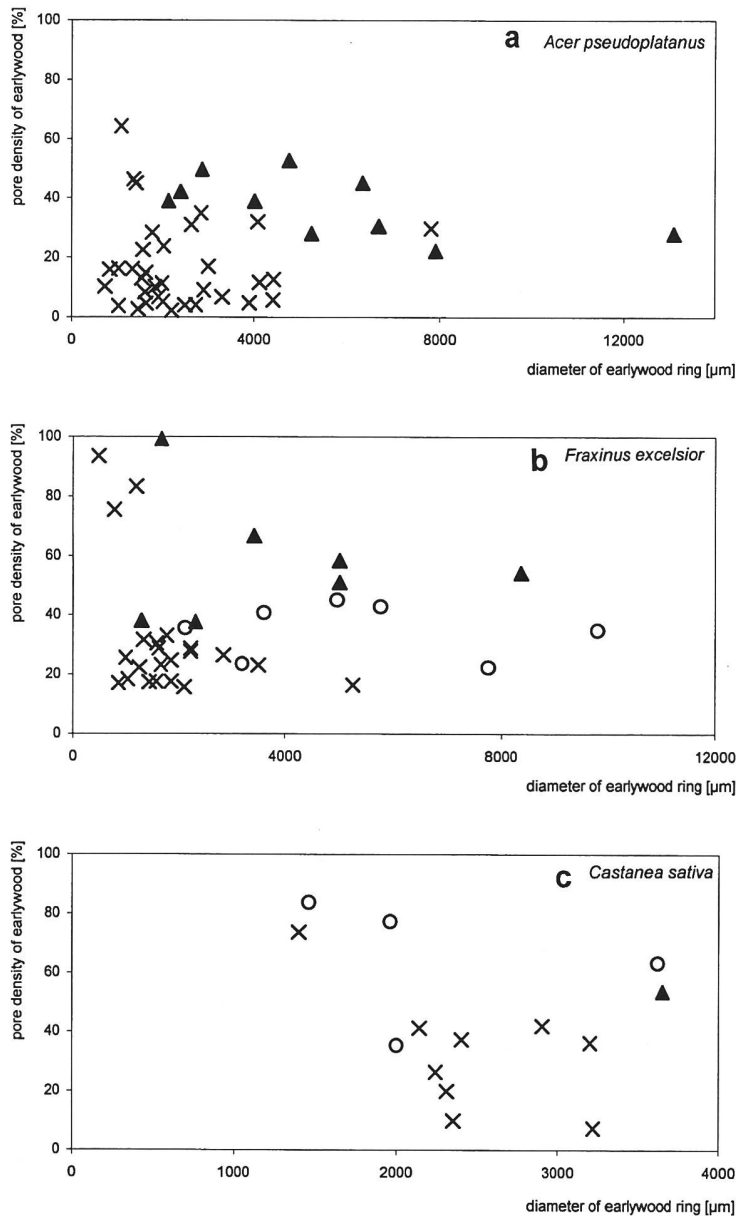
Abbildung 5d

Abbildung 5: Gewebequerschnitte durch das Xylem von *Acer pseudoplatanus*. a = Stammholz eines nicht-unterdrückten Individuums: grosse Jahrringbreite, viele Poren mit relativ grossem Porendurchmesser; b–d = umweltbedingt verzweigte Individuen mit sehr geringen Jahrringbreiten und wenigen kleinen Poren; b = auskeilende Jahrringe (Pfeile), z.T. undeutliche Jahrringgrenzen, innerhalb der Jahrringe weniger Poren auf der Seite geringeren Zuwachses; c = Teiljahrring von sehr geringer Breite; d = auskeilende Jahrringe, Spätholzzellen setzen in radialer Richtung plötzlich aus (Pfeil).

Enkel ROBERT HARTIG (1869) relativiert worden. Nach seinen Erhebungen an Weymouthskiefern empfiehlt er «bei Altersbestimmungen ... die unterdrückten Bäume ganz unberücksichtigt zu lassen» (ibid.: 476), weil das «Aussetzen der Jahresringe ... für die unterdrückten Stämme ein erheblich jüngeres Alter als für die Dominierenden» zur Folge hat (ibid.: 471). Nachfolgend häufen sich die Berichte über das Aussetzen von Jahrringen bei unterdrückten Bäumen; zunächst stehen die Nadelbäume weiterhin im Zentrum des Interesses (FLURY, 1924, 1926; RUBNER, 1910), später werden solche Beobachtungen auch bei unter-

drückten zerstreutporigen Laubhölzern gemacht (ELLING, 1966; ECKSTEIN *et al.*, 1974). Weitaus seltener sind bisher die Berichte über auskeilende Jahrringe bei unterdrückten ringporigen Gehölzen (PETERSEN, 1899; LÖHR, 1969); viele Autoren halten Auskeilungen bei Ringporigen für ausgeschlossen (z.B. HUBER, SIEBENLIST, 1963).

Die ausgezeichnete «Aarringstudie» von PETERSEN (1899) wäre völlig in Vergessenheit geraten, wenn nicht LÖHR (1969) auf sie aufmerksam gemacht hätte. Petersens Abbildungen lassen holzanatomische Veränderungen bei unterdrückten



Abbildungen 6 bis 9: Beziehungen zwischen verschiedenen anatomischen Parametern. Symbole: Kreuz = ökotypische Zwerge, offene Kreise = wenig-unterdrückte Individuen; gefüllte Dreiecke = nicht-unterdrückte Individuen.

Abbildung 6: Porendichte (= Porenzahl/Umfang) im Frühholz. Beachte, dass einige verzweigte Exemplare von *Fraxinus* und *Castanea* stärker ringporig sind. Generell haben verzweigte Individuen eine geringere Porendichte als nicht-verzweigte. a = *Acer pseudoplatanus*, b = *Fraxinus excelsior*; c = *Castanea sativa*.

Eichen (ibid.: Abbildung 5) und Eschen (ibid.: Abbildung 7) erkennen. Bei *Fraxinus excelsior* hebt er Teiljahre besonders hervor (ibid.: Abbildung 7). Das Auskeilen von Jahringen beobachtet er bei zerstreutporigen Holzarten wie *Acer* und ringporigen Hölzern wie *Quercus* und *Fraxinus*. Auf die geringe Wuchshöhe alter, verzweigter Bäume und deren geringen Stammdurchmesser weist er an mehreren Stellen hin.

Vorliegende Untersuchungen bestätigen das teilweise Fehlen von Jahringen bei weiteren unterdrückten Laubholzarten, und zwar nicht nur bei zerstreutporigen, sondern auch bei ringporigen Hölzern (siehe LÖHR, 1969; siehe aber z. B. HUBER, SIEBENLIST, 1963). Offenbar ist der Baum in der Lage, nötigenfalls das Gewebe der Vorjahre für den Stofftransport zu nutzen (vgl. HARTIG, 1891: 272–273, Kambium bleibt am Leben, ohne dass sichtbare Incremente gebildet werden). HARTIG (ibid.: 272) beobachtet fehlende Jahringe vor allem im unteren Stammteil und vermutet, dass «die in den Blättern der Krone produzierten Bildungstoffe ... beim Abwärtswandern von den Zellen des Cambiummantels schon in den oberen Schafftheilen zum grössten Theile verbraucht [werden und] ... nur ein geringer Theil bis in die unteren Baumtheile» gelangt. Das erklärt allerdings nicht, warum die Anzahl an Jahringen in verschiedenen Sprossabschnitten schwankt. Plausibler erscheint die Annahme, dass der Baum in manchen Jahren nur dort neues Gewebe bildet, wo es

für die Stabilität des Bäumchens oder für die Stoffleitung, also zum Überleben unbedingt erforderlich ist.

Die über lange Zeiträume hinweg extrem unterdrückten Gehölze können bei unvermittelt günstigeren Nahrungsbedingungen zu dominanten oder subdominanten Bäumen in einem Bestand werden (SCHWEINGRUBER, 1996). Welche Taxa allerdings letzten Endes plötzlich verfügbare Nahrungsressourcen besser nutzen und ihre Krone vergrößern können, hängt möglicherweise aber entscheidend davon ab, wie schnell sie ihr Leitungssystem entsprechend neu zu gestalten vermögen.

## 6. Schlussfolgerungen und Ausblick

Verzweigung als Folge umweltbedingter Unterdrückung geht im vorliegenden Falle auf Lichtmangel im dichten Laubwald zurück. Das Wachstum ist hauptsächlich durch Umweltfaktoren limitiert, weniger oder kaum genetisch. Verzweigte Bäume leben am Rande ihrer ökologischen Amplitude, also im ökologischen Minimum. Ihr Wachstum ist unregelmässig; die Jahringe sind schmal; auskeilende oder fehlende Jahringe sind bei Zerstreutporigen wie bei Ringporigen charakteristisch. Oft sind die Jahringgrenzen infolge wenig verdickter Spätholzzellen und nicht radial abgeplatteter Zellen schwer erkennbar. Für extrem unterdrückte Laubhölzer ist der Verlust der

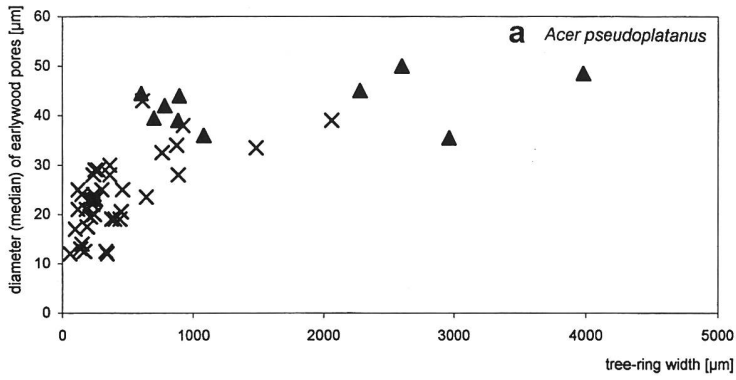


Abbildung 7: Radialer Durchmesser der Frühholzporen im Verhältnis zur Jahringbreite. Beispiel: *Acer pseudoplatanus*. Beachte den exponentiellen Verlauf, der sich in der Punktwolke andeutet; deswegen sind die Porendurchmesser verzweigter Individuen, relativ betrachtet, grösser als die nicht-unterdrückter Typen derselben Art, absolut betrachtet natürlich kleiner.

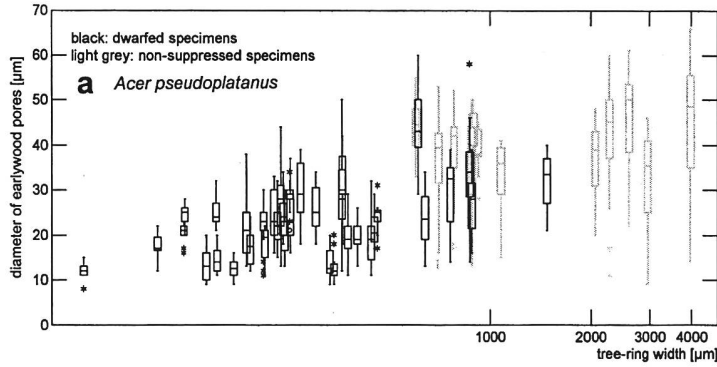


Abbildung 8: Median und Quartilsabstände der Frühholzporen-Durchmesser im Verhältnis zur Jahringbreite. Beispiel: *Acer pseudoplatanus*. Nicht-unterdrückte Individuen haben sowohl grosse als auch kleine Frühholzporen, verzweigte nur kleine Poren.

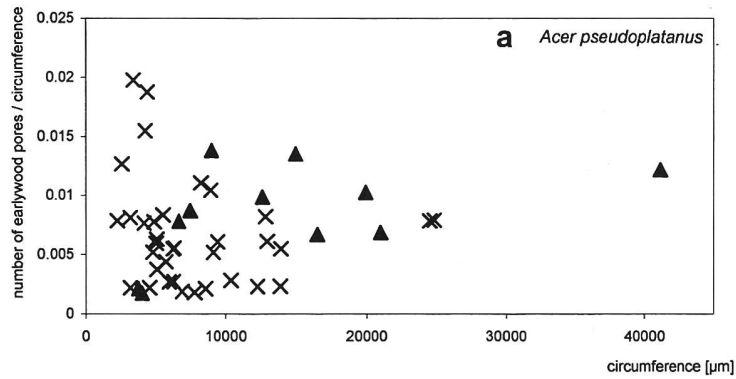
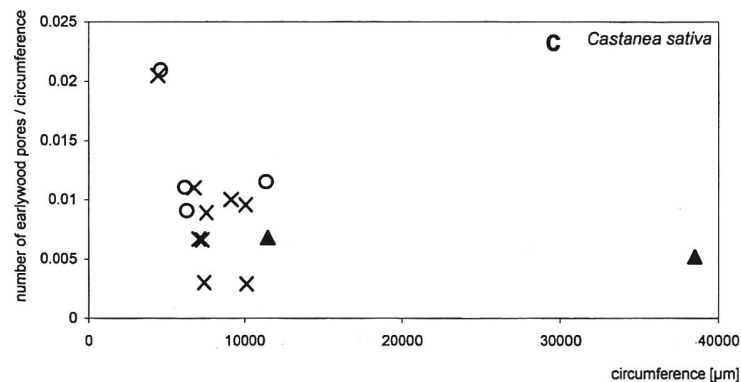
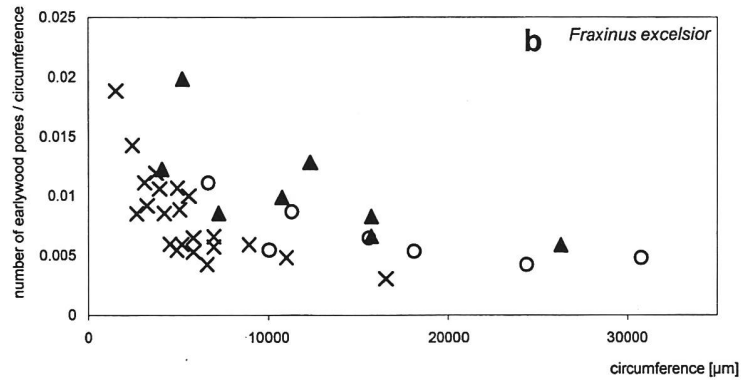


Abbildung 9: Frühholzporenanzahl in unterdrückten und nicht-unterdrückten Bäumen: Die Anzahl der Frühholzporen ist bei verzweigten Formen meistens geringer als bei nicht unterdrückten Individuen. Besonders deutlich ist das bei *Fraxinus* erkennbar. a = *Acer pseudoplatanus*, b = *Fraxinus excelsior*; c = *Castanea sativa*.



Ringporigkeit, absolut betrachtet kleinere Poren, weniger Poren und geringere Porendichte vor allem im Frühholz typisch. Anatomisch weichen sie damit deutlich von nicht-unterdrückten artgleichen Individuen ab.

Bei «natürlich» kleinwüchsigen Arten ist die Wuchsrösse genetisch festgelegt. Wenn sie in keinem Nahrungsfaktor limitiert sind, werden sie vermutlich ein regelmässiges Wachstumsmuster zeigen. Es ist denkbar, dass sich aufgrund verschiedener Wachstumsmuster ökotypische von genotypischen Zwergen (ggf. solchen völlig anderer taxonomischer Zugehörigkeit), die im gleichen *Environment* vorkommen, unterscheiden lassen. Dadurch wird es möglich werden, umweltbedingten Zwergwuchs bei genotypischen Zwergen festzustellen.

Bei stark unterdrückten Bäumen ist die Altersermittlung durch Zählung der Jahrringe in Gewebeschnitten durch die anatomischen Veränderungen schwierig und ungenau.

Es versteht sich von selbst, dass die Allgemeingültigkeit der hier erzielten Ergebnisse mit der Untersuchung ähnlicher Taxa in anderen standörtlichen Kontexten überprüft werden muss. Es zeigt sich jedoch schon jetzt, dass mit der Betrachtung umweltbedingt verzweigter Bäume mehreren etablierten Forschungsrichtungen neue Impulse vermittelt werden können.

Da sich die bisherige holzanatomisch-taxonomische Forschung fast ausnahmslos auf nicht unterdrückte Individuen beschränkte, wurde die Anatomie der verzweigten Formen bisher kaum systematisch charakterisiert. Gleiches gilt für die Dendrochronologie.

Von besonderem Interesse wäre es, physiologische Prozesse, z. B. die Transpiration und Photosynthese, in Beziehung zur Biomassenproduktion zu bringen und mit den bestehenden Untersuchungen an grossen, optimal gewachsenen Bäumen zu vergleichen.

Bereits mit der Erfassung der Altersstrukturen der bodennahen Baumvegetation – in der Pflanzensoziologie als Keimling, Sämling, Höckling usw. bezeichnet – wird den Vegetationserhebungen eine zeitliche Dimension vermittelt. Allgemein könnte mit der Einführung des Zeitfaktors in die Pflanzensoziologie die Entwicklungsdynamik nachvollzogen werden. Zur Untersuchung geeignet sind nebst den ökotypischen Zwergen auch Rhizome mit Nodien (z. B. *Polygonatum* sp.) oder verkürzten Achsen (z. B. Polsterpflanzen in alpinen und ariden Zonen) oder Lignotubers (z. B. *Erica arborea* L.).

Die bisherige holzanatomische und dendrochronologische Forschung hat sich fast ausschliesslich mit den aktuellen, wenigen «Gewinnern» (= Bäume) in Beständen befasst. Es drängt sich auf, die anzahlmässig weit überlegenen momentanen «Verlierer» (Baumarten in der Kraut- und Strauchschicht) zu berücksichtigen.

## Zusammenfassung

Unterdrückte Gehölze in der Strauchschicht weichen anatomisch und morphologisch deutlich von artgleichen nicht-verzweigten Bäumen ab. Charakteristisch für umweltbedingt verzweigte Individuen von *Acer pseudoplatanus* L., *Fraxinus excelsior* L. und *Castanea sativa* Mill. im Kanton Tessin (Schweiz) sind: auskeilende oder fehlende Jahrringe, undeutliche Jahrringgrenzen, geringe Grösse und geringe Zahl der Frühholzporen (Verlust der Ringporigkeit). Verzweigte Bäume spielen eine grosse Rolle bei der Wachstumsdynamik eines Bestandes; das gilt insbesondere im Hinblick auf die Wiederbewaldung alpiner Brachlandflächen. Unterdrückte Bäume leisten darüber hinaus einen wichtigen Beitrag zur Erweiterung der holzanatomischen Beschreibung von Taxa. Eine knappe Diskussion physiologischer Aspekte unterdrückter Gehölze schliesst sich an.

## Résumé

### Feuillus rabougris: caractéristiques de l'anatomie et de la morphologie ainsi que l'importance écologique

L'anatomie et la morphologie des espèces ligneuses comprimées dans la strate arbustive se distinguent nettement de celles des arbres non rabougris de la même espèce. Chez les espèces *Acer pseudoplatanus* L., *Fraxinus excelsior* L. et *Castanea sativa* Mill. du canton du Tessin, ces différences se traduisent par les caractéristiques suivantes: cernes discontinus ou manquants, limites des cernes indistinctes, pores du bois initial peu nombreux et de petites dimensions (désagrégation de la zone poreuse), difficulté à déterminer les âges à l'aide des cicatrices des écailles de bourgeons. Les arbres rabougris jouent un rôle majeur dans la dynamique de l'accroissement d'une station, ce qui est particulièrement important dans les reboisements actuels des friches de l'étage alpin. En outre, les arbres comprimés contribuent largement à élargir la description de l'anatomie du bois des diverses espèces. Cet article comporte également une brève discussion des aspects physiologiques des espèces ligneuses comprimées.

## Summary

### Dwarfed Hardwood Trees: Anatomical and Morphological Characteristics as well as Ecological Importance

Suppressed trees in the shrub layer significantly differ from non-dwarfed trees of the same species in anatomical and morphological features. Some characteristics of environmentally dwarfed specimens of *Acer pseudoplatanus* L., *Fraxinus excelsior* L. and *Castanea sativa* Mill. collected in the canton of Tessin (Switzerland) have been examined in detail and compared with those of non-suppressed trees: Incomplete or even missing tree rings, hardly visible ring boundaries, few small earlywood pores and the difficulty to determine the age of the tree by counting bud-scale scars are characteristic for both diffused-porous and ringporous dwarfed hardwoods. Dwarfed trees are of importance for the growth dynamics of a stand and they are also relevant for the understanding of the natural afforestation of the Alps. Dwarfed trees contribute to wood-anatomical descriptions of taxa. Finally, some physiological aspects are discussed.

## Literatur

- BAAS, P. (1982): Leeuwenhoek's contributions to wood anatomy and his ideas on sap transport in plants. 29 S. In: ANTONI VAN LEEUWENHOEK 1632–1723. Studies on the life and work of the Delft scientist commemorating the 350<sup>th</sup> anniversary of his birthday. Rodopi, Amsterdam, 79–107.
- BAAS, P.; LEE, C.; ZHANG, X.; CUI, K.; DENG, Y. (1984): Some effects of dwarf growth on wood structure. IAWA Bull. n.s., 5, 1: 45–63.
- BAUMBERGER, C. (1997): Minimale Lebensbedingungen und deren Ausdruck in holzanatomischen Strukturen. Dipl.-Arbeit Univ. Bern. Bern, 119 S.
- BAUR, F. (1861): Anleitung zur Aufnahme der Bäume und Bestände nach Masse, Alter und Zuwachs. Braumüller, Wien, 375 S.
- DENGLER, A. (1937): Über das Kronenwachstum märkischer Altkiefern. Z. Forst- Jagdwes., LXIX, 1: 1–23.
- DÖBNER, E.P. (1858): Lehrbuch der Botanik für Forstmänner. Auflage 2. Krebs, Aschaffenburg, 416 und 75 S.
- ECKSTEIN, D.; FRISSE, E.; LIESE, W. (1974): Holzanatomische Untersuchungen an umweltgeschädigten Straßenbäumen der Hamburger Innenstadt. Eur. J. For. Path., 4, 4: 232–244.

- ELLING, W. (1966): Untersuchungen über das Jahrringverhalten der Schwarzerle. *Flora*, Abt. B, 156, 2: 155–201.
- ESCHRICH, W. (1981): Gehölze im Winter. Zweige und Knospen. Fischer, Stuttgart und New York, 136 S.
- FLURY, P. (1924): Über Altersbestimmung mittels Jahrringzählung. *Allg. Forst- Jagdztg.*, 100, 8: 352–355.
- FLURY, P. (1926): Über gewisse Störungen in der Jahrringbildung. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 77, 6: 141–146.
- GROSSER, D.; BURGER, P. (1985): Holzanatomische Untersuchungen an japanischen Zwergbäumen (Bonsai) und kümmerwüchsigen Bäumen. *Holz Roh- Werkst.*, 43, 6: 246.
- GRUBER, F. (1991): Dynamik und Regeneration der Gehölze. *Ber. Forsch.zent. Waldökosyst.*, Reihe A, 86 Teil I und II: 420 und 176 S.
- HALBWACHS, G.; KISSER, J. (1967): Durch Rauchimmissionen bedingter Zwergwuchs bei Fichte und Birke. *Cbl. Ges. Forstwes.*, 84, 2–6: 156–173.
- HARTIG, G.L. (1808): Lehrbuch für Förster und die es werden wollen. Band 1. Cotta, Tübingen, 262 S.
- HARTIG, R. (1869): Das Aussetzen der Jahresringe bei unterdrückten Stämmen. *Z. Forst- Jagdwes.*, 1: 471–476.
- Hartig, R. (1891): Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Forstgewächse. Springer, Berlin, 308 S.
- HUBER, B.; SIEBENLIST, V. (1963): Das Watterbacher Haus im Odenwald, ein wichtiges Brückenstück unserer tausendjährigen Eichenchronologie. *Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N.F.*, 10: 256–259.
- LEIBUNDGUT, H. (1966): Die Waldpflege. Haupt, Bern, 192 S.
- LISCHER, C. (1998): Dynamik der Wiederbewaldung in nicht mehr bewirtschafteten Kastanienselven im Malcantone/Tessin. *Dipl.-Arbeit Univ. Basel*. Basel, 116 S.
- LÖHR, E. (1969): Jahresringverlust bei Laubbäumen mit ringporigem Holz. *Allg. Forst-Jagdztg.*, 140, 1: 18–20.
- MORRIS, R. F. (1948): How old is a balsam tree? *For. chron.*, 24, 2: 106–110.
- NÖRDLINGER, N. (1874 und 1876): Deutsche Forstbotanik oder forstlichbotanische Beschreibung aller deutschen Waldhölzer sowie der häufigeren oder interessanteren Bäume und Sträucher unserer Gärten und Parkanlagen. Band 1 und 2. Cotta, Stuttgart, 372 und 490 S.
- PETERSEN, O. G. (1899): Aarringsstudier. *Tidsskrift f. Skovvaesen*, Raekke B, 11: 190–220.
- ROLOFF, A. (1989a): Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten. *Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Nieders. forstl. Vers.anst.*, 93: 1–258.
- ROLOFF, A. (1989b): Entwicklung und Flexibilität der Baumkrone und ihre Bedeutung als Vitalitätsweiser. 1. Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung am Beispiel Buche. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 140, 9: 775–789.
- RUBNER, K. (1910): Das Hungern des Kambiums und das Aussetzen der Jahrringe. *Naturwiss Z. Forst-Landwirtsch.*, 8, 4/5: 212–262.
- SCHWEINGRUBER, F.H. (1978): Mikroskopische Holzanatomie. Flück-Wirth, Teufen, 226 S.
- SCHWEINGRUBER, F.H. (1996): Tree rings and environment. Paul Haupt, Bern, 609 S.
- SIRÉN, G. (1951): On the biology of undergrown spruce. *Acta for. fenn.*, 58: 1–90.
- STAHL, J. F. (1780): Onomatologiae forestalis- piscatorio- venatoriae supplementum. Beiträge und Verbesserungen des vollständigen Forst- Fisch- und Jagd-Lexikon. Band 4. Mezler, Stuttgart, 1119 S.
- WANG, YU-FEI; LI, ZHENG-LI (LEE, CHENG-LEE) (1989): Comparative studies on woods of three species of normal and dwarf trees. – *Acta bot. sin.*, 31, 1: 12–18.
- WILLKOMM, M. (1875): Forstliche Flora von Deutschland und Österreich oder forstbotanische und pflanzengeographische Beschreibung aller im Deutschen Reich und Österreichischem Kaiserstaat heimischen und im Freien angebauten Holzgewächse. Winter, Leipzig und Heidelberg, 871 S.

### Dank

Fabian Meyer und Christian Lischer (beide WSL) sei an dieser Stelle für anregende Diskussionen herzlich gedankt. Herr Dr. S. Egli (WSL) nahm die kritische Durchsicht des Manuskripts vor, Frau Monique Doussé (WSL) die französische Übersetzung. Beiden gilt unser herzlicher Dank. Die Arbeit wurde mit Unterstützung eines Stipendiums (für den Autor B.R. Schöne) im Rahmen eines Gemeinsamen Hochschulsonderprogramms III von Bund und Ländern über den Deutschen Akademischen Austauschdienst ermöglicht.

Abbildungen gedruckt mit Unterstützung der EIDGENÖSSISCHEN FORSCHUNGSANSTALT FÜR WALD, SCHNEE UND LANDSCHAFT (WSL), CH-8903 Birmensdorf.

### Verfasser

DR. BERND R. SCHÖNE und Prof. Dr. FRITZ H. SCHWEINGRUBER, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf.