

Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone : II. Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.)

Autor(en): **Lüscher, Dieter**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **140 (1989)**

Heft 3

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-764222>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone: II. Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.)¹

Von Dieter Lüscher

Oxf.: 164.6:174.7 Abies

(Institut für Wald- und Holzforschung der ETH Zürich, Fachbereich Dendrologie, CH-8092 Zürich)

Die Weisstanne wird seit längerer Zeit durch das sogenannte «Tannensterben» bedroht (erste Berichte 1830, in *Wachter* 1978). Die verschiedenen Provenienzen scheinen aber nicht gleich anfällig zu sein (*Kral* 1980; *Larsen* 1986). Die Weisstannen der mittel- und osteuropäischen Gebiete, die nur eine geringe morphologische und ökophysiologische Differenzierung aufweisen, sind besonders empfindlich (*Larsen* 1986).

Die Vitalität der Weisstanne wird auf Grund des Kronenzustandes beurteilt. Voraussetzung ist, dass jene morphologischen Merkmale erkannt werden, die durch natürliche Entwicklungsprozesse bedingt sind, um sie von Krankheitssymptomen unterscheiden zu können. Ein solcher Entwicklungsprozess ist die Blüte. In dieser Arbeit, die auf Untersuchungen von Trieben von Weisstannen verschiedener Standorte basiert, wird die Auswirkung der Blütenbildung auf die Struktur der Weisstannenkrone beschrieben.

1. Allgemeines zur Blüte

Die Weisstanne erreicht die Geschlechtsreife im Freiland mit etwa 30 Jahren, im Bestandesschluss mit etwa 60 bis 70 Jahren. Ungünstige Umwelteinflüsse können die Geschlechtsreife beschleunigen (*Lyr et al.* 1967), lange Jahre der Unterdrückung können sie verzögern. Die Weisstanne ist einhäusig und hat getrenntgeschlechtliche Blüten. Die weiblichen Blüten werden im oberen Bereich der Lichtkrone gebildet, wobei bei einem Bestandesbaum die untere Grenze von der Lichtmenge bestimmt wird.

Die männlichen Blüten werden im mittleren bis unteren Bereich der Lichtkrone gebildet. Die Bereiche mit den weiblichen und männlichen Blüten können überlappen. Es konnten aber keine Jahrestriebe gefunden werden, die gleichzeitig männliche und weibliche Blüten trugen.

Die Weisstanne gehört zu den windbestäubten Baumarten (Anemogamie). Pollenfreigabe und Pollenflug werden sehr stark von den Witterungsbedingungen beeinflusst. Feuchtes Wetter beeinträchtigt den Pollenflug (*Leibundgut* und *Marcet* 1953). Dann kann trotz starker Blüte ein geringes Samenjahr resultieren.

¹ Teil 1: Allgemeines über die Blütenbildung. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 139 (1988) 12: 1055–1061.

Die Weisstanne blüht auf kollinen Standorten der nordalpiner Schweiz im Mai, auf höheren Standorten entsprechend später. Die Befruchtung erfolgt etwa 4 bis 5 Wochen nach der Bestäubung (Sporne 1967). Die Samen sind im September/Oktobre des gleichen Jahres reif.

2. Blütenbildung

Die Blütenbildung der Weisstanne entspricht, auf Grund der Blühtypologie von Lüscher und Sieber (1988), dem Blühtyp A 2: Die Blüten/Blütenstände entstehen aus lateralen Blütenknospen an vorjährigen Trieben.

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

- apikaler Bereich
- subapikaler Bereich
- intermediärer Bereich
- basaler Bereich

Im apikalen Bereich wird nur eine Knospe gebildet, die sogenannte Terminalknospe. Die Knospen der anderen Bereiche, gesamthaft Lateralknospen genannt, werden entsprechend den Bildungsorten bezeichnet.

Bei der Weisstanne werden pro Jahrestrieb 1 *apikale Knospe* (Terminalknospe) und 2 bis 5 *subapikale Knospen*, auch Quirlknospen genannt, gebildet. Die Anzahl der *intermediären Knospen* ist vom Entwicklungsstadium des Baumes und von der Achsenordnung des Triebes abhängig. Auf Trieben I. Ordnung werden bei jungen Weisstannen bis zu 10 intermediäre Knospen seitlich angelegt, bei geschlechtsreifen Weisstannen meist 2 bis 3 auf der Triebobenseite. Mit zunehmender Achsenordnung nimmt die durchschnittliche Anzahl der intermediären Knospen pro Jahrestrieb ab. Zudem lässt sich bei Jahrestrieben gleicher Ordnung eine Abnahme der Knospengrösse und -anzahl gegen die Astbasis hin feststellen.

Basale Knospen konnten nur an den Hauptachsen (0. Ordnung) und vereinzelt an Trieben I. Ordnung gefunden werden.

Tabelle 1. Knospenaustrieb bei der Weisstanne.

h = häufig; n = normalerweise; s = selten.

term. = terminal; subap. = subapikal; interm. = intermediär; gen. = generativ; *daraus entstehen sogenannte Ersatztriebe (Proventivtriebe).

<i>Austrieb</i>	<i>vegetative Knospen</i>				<i>gen. Knospen</i>	
	<i>term.</i>	<i>subap.</i>	<i>interm.</i>	<i>basal</i>	♀	♂
1jährig-retardiert	n	n	h	s	n	n
mehrfährig-retardiert*	s	s	h	n	/	/

An den jüngsten Trieben der Hauptachse (0. Ordnung) werden nur vegetative Knospen gebildet. An Trieben I. und höherer Ordnung werden im apikalen und subapikalen Bereich normalerweise vegetative Knospen gebildet, im intermediären Bereich vegetative und/oder generative Knospen.

Der Austrieb der verschiedenen Knospen ist in *Tabelle 1* dargestellt. Der proleptische Austrieb von Knospen wird nicht aufgeführt, da er nur bei jungen Weisstannen auftritt, bei geschlechtsreifen normalerweise nicht.

Im intermediären Bereich ist der Ort der Knospenbildung vom Entwicklungszustand des Baumes abhängig. Bei jungen Weisstannen werden die (vegetativen) Knospen ungeordnet seitlich am Trieb angelegt. Bei geschlechtsreifen Weisstannen entstehen die weiblichen Blütenknospen und/oder die vegetativen Knospen an bestimmten Stellen auf der Triebobenseite (*Abbildung 1*: A, B und C). Aus den vegetativen Knospen entstehen Triebe, die in den ersten Jahren aufrecht wachsen (sogenannte «orthotrope Triebe»; nach *Marcet 1985*). Männliche Blütenknospen werden immer an der Triebunterseite angelegt. In den anderen Bereichen des Jahrestriebes sind die Bildungsorte der Knospen immer dieselben.

2.1 Weibliche Blütenknospen und Blüten (Zapfen)

Die weiblichen Blütenknospen werden auf der Triebobenseite der jüngsten Triebe I., II. und (seltener) III. Ordnung gebildet. Sie entstehen meist an bestimmten Stellen im intermediären Bereich eines Jahrestriebes (A, B, C; *Abbildung 1*). Bei mehrjährigen Ästen findet man die Blütenknospen nur noch in der Region der gut belichteten Astspitzen (*Abbildung 2*). Aus der weiblichen Blütenknospe entsteht ein zapfenartiger Blütenstand.

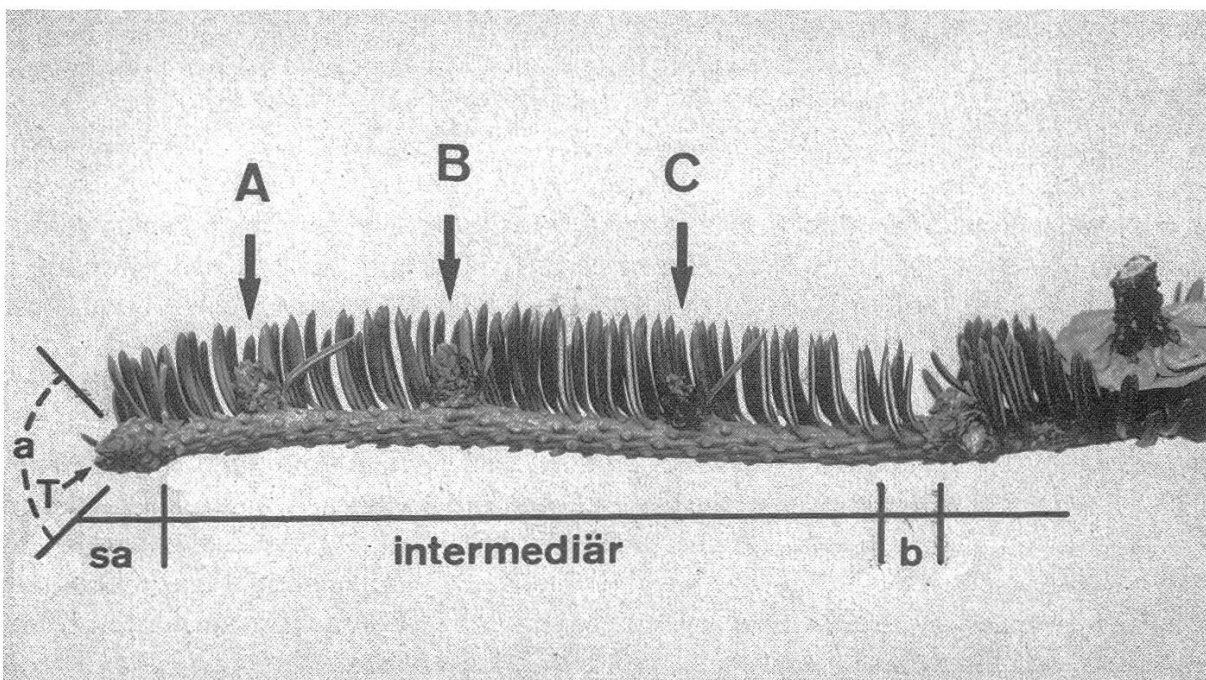


Abbildung 1. Jahrestrieb einer Weisstanne. Im intermediären Bereich drei weibliche Blütenknospen, an den Stellen A, B und C; im subapikalen Bereich zwei vegetative Knospen, im apikalen eine vegetative Knospe (Terminalknospe T). a = apikal; sa = subapikal; b = basal; T = Terminalknospe.

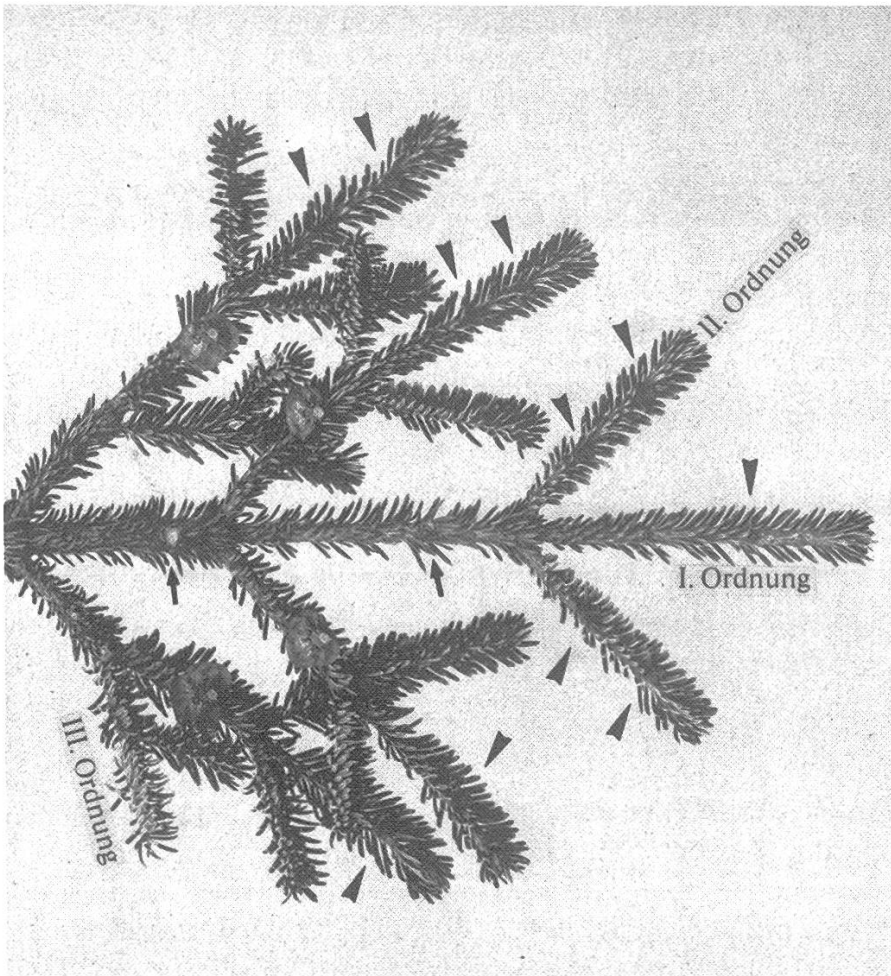


Abbildung 2. Spitze eines Weisstannenastes der oberen Lichtkrone. An den jüngsten Trieben befinden sich weibliche Blütenknospen (▶; 10 auf 6 Trieben II. Ordnung und 1 auf einem Trieb I. Ordnung), an den mehrjährigen Trieben die Überreste von Zapfen (● auf 4 Trieben II. Ordnung). Aufrechte Triebe (→; abgeschnitten!) wurden nur auf der Achse I. Ordnung gebildet.

In starken Samenjahren können pro Trieb I. Ordnung 3, seltener bis 5 Zapfen gefunden werden, pro Trieb II. Ordnung 2 bis maximal 3 Zapfen, pro Trieb III. Ordnung 1 Zapfen. Sind 2 Zapfen pro Trieb vorhanden stehen sie meist an den Stellen *A* und *B*, ist nur 1 Zapfen vorhanden, steht er meist an der Stelle *B* (Abbildung 1; Lüscher 1989).

Im Frühling 1988 wurden 1087 Triebe vor dem Knospenaustrieb analysiert, von denen 247 I. Ordnung und 840 II. Ordnung waren. Auf den einjährigen Trieben wurden die Menge und die Verteilung der Blütenknospen analysiert, auf den mehrjährigen Trieben die der Zapfen (Tabelle 2). Von 107 weiblichen Blütenknospen waren 8 auf Trieben I. Ordnung und 99 auf Trieben II. Ordnung zu finden. Von total 255 Zapfen wurden 28 auf Trieben I. Ordnung, 226 auf Trieben II. Ordnung und 1 auf einem Trieb III. Ordnung gebildet. Diese einseitige Verteilung wurde bereits bei früheren Untersuchungen beobachtet und hat zwei Gründe:

- An der Spitze eines Hauptastes sind *mehrere* Triebe II. Ordnung vorhanden, die weibliche Blütenknospen bilden können, dagegen nur *ein* Trieb I. Ordnung (Abbildung 2).
- Die Bildung von weiblichen Blütenknospen scheint auf Trieben II. Ordnung gefördert zu werden. Dies zeigt sich darin, dass an einem Ast oft Blütenknospen bzw.

Zapfen auf den Trieben II. Ordnung vorhanden sind, auf dem gleich alten Trieb I. Ordnung dagegen nicht (*Abbildung 2*).

Im allgemeinen werden jedoch mehr intermediäre (vegetative und generative) Knospen pro Trieb I. Ordnung angelegt als pro Trieb II. Ordnung (Lüscher 1989).

Die weiblichen Blütenknospen entstehen *anstelle* von vegetativen (intermediären) Knospen.

Tabelle 2. Untersuchung 1988. Verteilung der Zapfen, der weiblichen Blütenknospen und der orthotropen Triebe auf ein- und mehrjährigen Trieben I. (I. O.) und II. Ordnung (II. O.).

	<i>Zapfen</i>		♀-Blütenknospen		Orth. Triebe	
	I. O.	II. O.	I. O.	II. O.	I. O.	II. O.
Anzahl	28	226	8	99	231	28
Triebe	17	192	6	88	155	28
Anzahl/Trieb	1,6	1,2	1,3	1,1	1,5	1

2.2 Männliche Blütenknospen und Blüten

Die männlichen Blütenknospen werden an den jüngsten Trieben II. und höherer Ordnung gebildet. Sie entstehen an der Triebunterseite, im intermediären Bereich, und können dort in allen Nadelachsen oder nur vereinzelt angelegt werden. In der Region der Astspitze werden an Trieben II. Ordnung oft keine männlichen Blütenknospen gebildet.

Die männlichen Blütenknospen entstehen, im Gegensatz zu den weiblichen, *nicht* anstelle von vegetativen Knospen. An Trieben mit männlichen Blütenknospen findet man jedoch keine oder nur sehr kleine intermediäre vegetative Knospen. Aus den männlichen Blütenknospen entstehen zäpfchenförmige Einzelblüten.

3. Auswirkungen der Blütenbildung

3.1 Auswirkung auf die Verzweigung

Die vegetativen Triebe, welche für die Verzweigung wichtig sind, entstehen aus Knospen des apikalen und subapikalen Bereiches eines Triebes. Die weiblichen Blütenstände und männlichen Blüten entstehen dagegen aus Knospen des intermediären Bereiches. Darum beeinflusst die Blütenbildung die Verzweigung eines Astes der Lichtkrone nur unwesentlich.

Die Auswirkung der Blütenbildung zeigt sich erst einige Jahre später, und zwar in der Schattenkrone: Bei Ästen dieses Kronenraumes sind die plagiotropen Triebe II. Ordnung und die Astspitzen bereits abgestorben (Lüscher 1989). Die noch vorhandene Assimili-

lationsfläche wird nur von den intermediären Trieben des Hauptastes (I. Ordnung) gestellt. Wurden sehr viele weibliche Blütenzapfen angelegt, so waren dementsprechend weniger vegetative Knospen vorhanden, aus denen (intermediäre) Triebe hätten entstehen können. Kurz aufeinanderfolgende Blühjahre, wie sie im Verlauf des «Waldsterbens» beobachtet wurden (Schütt 1984), verstärken diesen Effekt. Bäume mit derartigen Ästen wirken kahl und werden bei der Ansprache des Gesundheitszustandes schlechter beurteilt als junge Weisstannen oder geschlechtsreife, die nur schwach blühten.

Die Bildung der männlichen Blüten hat später keine Auswirkung auf die Verzweigung in der Schattenkrone, da dort die Triebe II. und höherer Ordnung bereits abgestorben sind.

3.2 Auswirkung auf den Zuwachs

Für die Blütenbildung und vor allem für die Samenbildung werden grosse Mengen von Reservestoffen verbraucht. Darum treten bei Baumarten mit schweren Samen Vollmastjahre nur periodisch auf, bei Weisstannen im Mittelland alle 2 bis 3 Jahre, im Gebirge alle 4 bis 6 Jahre.

Rohmeder (1967) berechnete die Verminderung des Holzzuwachses wegen Samen- bzw. Fruchtbildung bei Föhre, Fichte und Buche. Er beziffert die Zuwachseinbussen im Laufe einer Umtriebszeit auf 10 bis 25% der Endnutzung. Aichmüller (1962) und Danilov (1953) konnten bei Fichten in Samenjahren eine Verminderung der Jahrringbreite feststellen. Entsprechende Untersuchungen über die Weisstanne sind keine bekannt. Die Blüten- und Samenbildung hat vermutlich auch bei der Weisstanne einen Einfluss auf den Holzzuwachs und die Breite der Jahrringe. Im Gegensatz zur Fichte (Lüscher 1989) dürfte sich bei der Weisstanne die Auswirkung einer Vollmast in den Jahren danach weniger ausgeprägt zeigen, da nur aus einem Teil der intermediären Knospen auf Trieben I. Ordnung 1jährig-retardierte, vegetative Triebe ausgetrieben hätten. Zudem wird die Hauptmenge der Zapfen auf Trieben II. Ordnung gebildet, auf denen verhältnismässig wenige «aufrechte Triebe» gebildet werden (Tabelle 2; Lüscher 1989).

Der Verbrauch von Reservestoffen wirkt sich auch auf die Triebe und Nadeln aus. Aichmüller (1962) konnte bei Fichten im Vollmastjahr 1951, verglichen mit 1950, eine Verminderung der durchschnittlichen Trieb länge, der Anzahl Nadeln und der durchschnittlichen Nadellänge feststellen. Ähnliche Auswirkungen der Blütenbildung dürften sich vermutlich auch an Weisstannentrieben feststellen lassen.

4. Zusammenfassung

Die Blütenbildung der Weisstanne beeinflusst die typische Verzweigung in der Lichtkrone nicht sehr stark. Die Bildung der weiblichen Blüten wirkt sich erst Jahre danach aus, wenn ein Ast zum unteren Kronenteil (Schattenkrone) gehört. Bei diesen Ästen wird die noch vorhandene Assimilationsfläche nur durch aufrechte Triebe der Achsen I. Ordnung gestellt. Äste, die viele Zapfen trugen, haben nur wenige intermediäre Triebe. Bäume, die oft und stark blühten, haben darum einen durchsichtigen unteren Kronenraum. Dadurch werden sie bei der Ansprache des Gesundheitszustandes strenger bewer-

tet als junge Weisstannen oder geschlechtsreife, die nur schwach blühten. Die Bildung der männlichen Blüten hat später keine Auswirkung auf die Verzweigung in der Schattenkrone.

Für die Blüten- und Samenbildung werden grosse Mengen von Reservestoffen verbraucht. Dies verursacht vermutlich eine Verminderung des Holzzuwachses und der Jahrringbreite. Durch die weibliche Blütenbildung geht zudem potentielle Assimilationsfläche verloren, was sich negativ auf die Reservestoffbildung auswirken dürfte.

Literatur

- Aichmüller, R.* (1962): Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf Stärkenwachstum, Verzweigung und Benadelung der Fichte. *Forstw. Cbl.* 81, 5/6: 156–181.
- Danilov, D.* (1953): Einfluss der Samenerzeugung auf die Struktur der Jahrringe. *Botanitscheskij-Journal. Ref. In: Allg. Forstz.* 8, 41: 454–455.
- Kral, F.* (1980): Untersuchungen zur physiologischen Charakterisierung von Tannenprovenienzen. In: 3. Tannensymposium, Wien 1980; Hg.: H. Mayer.
- Larsen, J. B.* (1986): Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). *Forstw. Cbl.* 105: 381–396.
- Leibundgut, H., Marcet, E.* (1953): Pollenspektrum und Baumartenmischung. *Schweiz. Z. Forstwes.* 104, 11/12: 594–611.
- Lüscher, D., Sieber, M.* (1988): Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone: I. Allgemeines über die Blütenbildung. *Schweiz. Z. Forstwes.* 139, 12: 1055–1061.
- Lüscher, D.* (1989): Strukturmorphologische Auswirkungen der Vitalitätsverminderung bei geschädigten Waldbäumen. Forschungsbericht 1985–1988. Institut für Wald- und Holzfor- schung; Fachbereich Dendrologie, ETH Zürich. In Vorbereitung.
- Lyr, H., Polster, H., Fiedler H.-J.* (1967): *Gehölzphysiologie*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Marcet, E.* (1985): Anmerkungen und Richtigstellungen zum «Baumsterben». *Schweiz. Z. Forst- wes.* 136, 3: 217–223.
- Rohmeder, E.* (1967): Beziehungen zwischen Frucht- bzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbäume. *Allg. Forstz.* 22, 3: 33–39.
- Schütt, P.* (1984): *Der Wald stirbt an Stress*. Verlag C. Bertelsmann, München.
- Sporne, K. R.* (1967): *The morphology of gymnosperms*. Hutchinson University Library, London.
- Wachter, A.* (1978): Deutschsprachige Literatur zum Weisstannensterben (1830–1978). *Z. Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 85, 6: 361–381.