

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS WURZEL-
UND SPROSSWACHSTUM EINIGER GEHÖLZE

H. LYR UND G. HOFFMANN

*BEREICH FORSTSCHUTZ DES INSTITUTES FÜR FORSTWISSENSCHAFTEN EBERS-
WALDE DER DEUTSCHEN AKADEMIE DER LANDWIRTSCHAFTS-
WISSENSCHAFTEN ZU BERLIN*

*Vorgetragen an der Fakultät für Land- und Forstwirtschaft Helsinki am 16. September
1964*

HELSINKI 1965

1. EINLEITUNG

Das Problem des Wachstums der Pflanzen und die Steuerung durch endogene und exogene Faktoren hat Wissenschaftler seit vielen Jahrzehnten beschäftigt. Dennoch müssen wir feststellen, dass unsere Kenntnisse über diesen wichtigen Vorgang noch höchst unbefriedigend sind und wir heute noch weit davon entfernt sind, die Kausalzusammenhänge zu verstehen. Da jedoch das Verständnis des Wachstums der Bäume die Grundlage für eine sinnvolle forstliche Tätigkeit ist, dürfen die Bemühungen nicht nachlassen, diesen komplizierten Prozess zu durchdringen und zu analysieren.

Bei den gegenwärtigen unvollkommenen Wissensstand ist es leider noch nicht möglich, einen theoretischen Überblick über das gesamte Gebiet zu geben, vielmehr müssen wir uns damit begnügen, durch Detailanalysen Mosaiksteine zu sammeln, die sich später einmal in ein Gesamtbild werden einfügen lassen. Die vorliegenden Ausführungen sollen sich daher auf eine Darlegung einiger in Eberswalde in den letzten Jahren erzielten Ergebnisse beschränken.

1. WACHSTUMSTYPEN — WACHSTUMSVERLAUF

Nach Wiederaufbau des von Prof. J. LIESE projektierten Wurzelkellers (Abb. 1 und 2) haben wir in Eberswalde seit 1956 — gemeinsam mit einigen

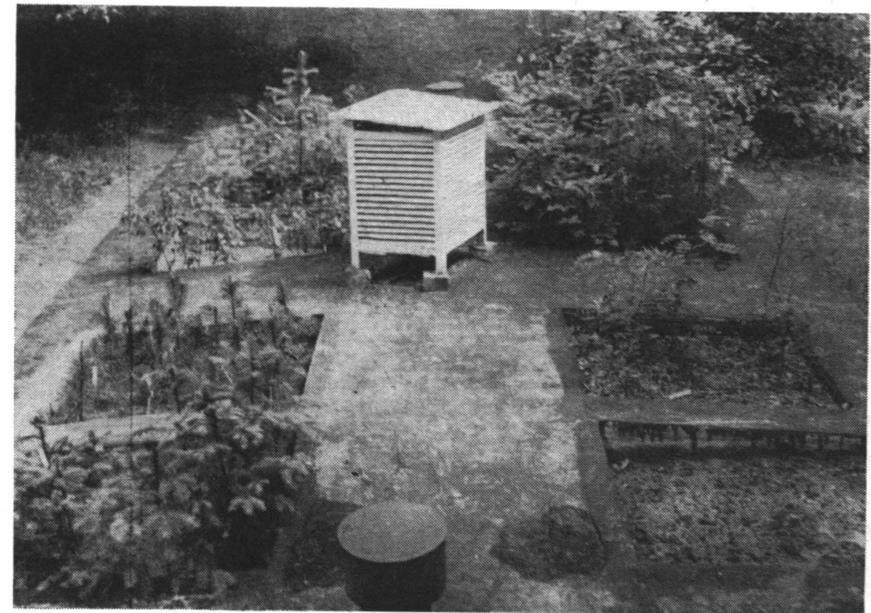


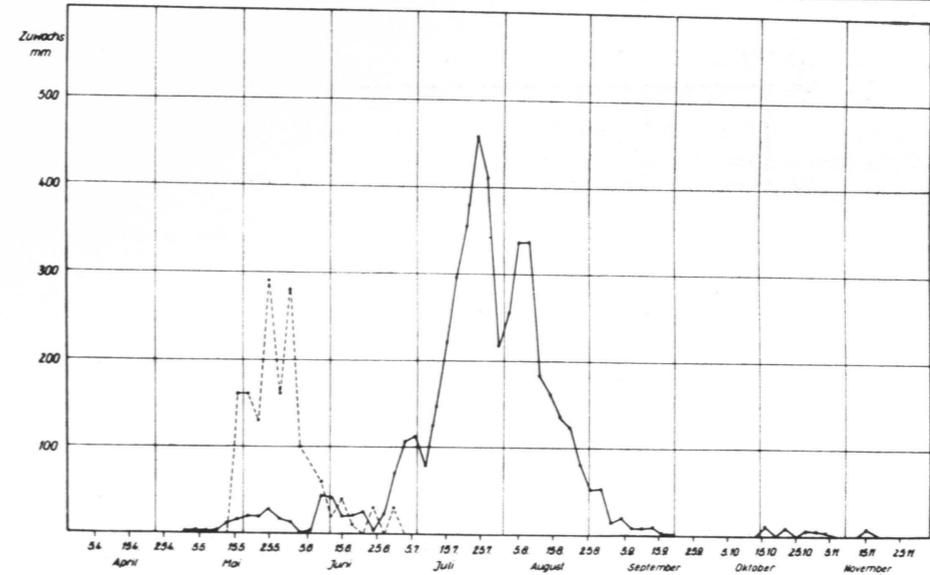
Abb. 1 Wurzelkeller Eberswalde (Aussenansicht).



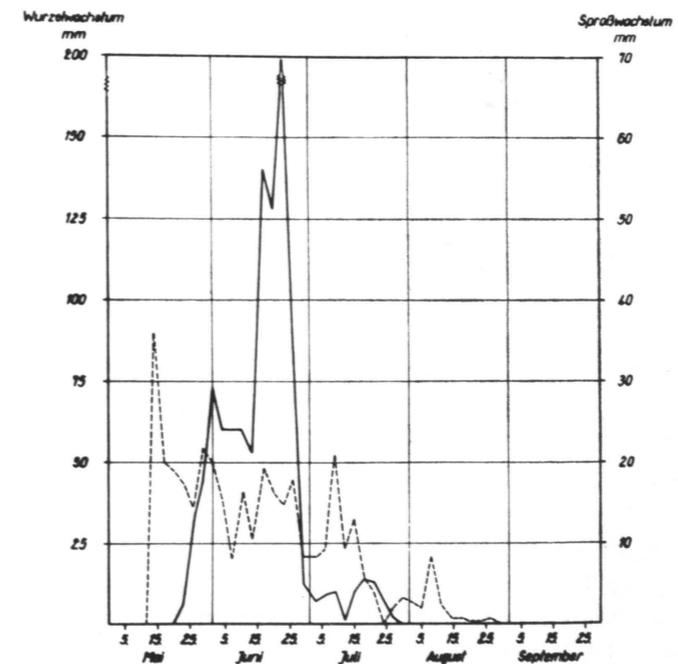
Abb. 2 Wurzelkeller Eberswalde (Innenansicht).

Studenten — Untersuchungen über den jahreszeitlichen Verlauf des Wurzel- und Sprosswachstums bei einigen Gehölzen durchgeführt. Ziemlich eingehend und meistens in mehreren Jahren wurden untersucht: *Larix leptolepis*, *Pinus silvestris*, *Betula pendula*, *Robinia pseudoacacia*, *Populus euramericana*, *Pseudotsuga taxifolia*, *Quercus borealis* sowie einige andere Arten. Hier sollen nur drei Beispiele für einen Wachstumsverlauf nämlich von Kiefer, Birke, Lärche dargestellt werden (Abb. 3—5).

Zunächst fällt auf, dass anstatt der zu erwartenden typischen glockenförmigen Wachstumskurve ein sehr unruhiger Verlauf vorhanden ist, der durch die Einwirkung von Umweltfaktoren zustande kommt. Zu gleicher Zeit waren die Werte für Temperatur- und Feuchte-Verlauf sowie Globalstrahlung registriert worden und es lag nahe, nach Korrelationen zwischen diesen Faktoren und dem Wachstum zu suchen. Diese Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Jedoch zeigte es sich schon, dass die Erwartungen auf rasche Erfolge nicht zu hoch gespannt werden sollten, da offenbar einfache Korrelationen mit Maximum-, Minimum- oder Durchschnittstemperaturen nur in wenigen Fällen eindeutig nachweisbar sind. In den meisten Fällen sind die Beziehungen komplexer und bedürfen noch einer eingehenderen Analyse. Wir verfügen nun über Wachstumskurven von 6 Jahren für mehrere Baumarten. Anfangs wurden für

Abb. 3 Verlauf des Längenwachstums von Wurzeln und Haupttrieben dreijähriger Kiefern (*Pinus silvestris* L.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1963). Die Einzelwerte sind zu »Dreitagessummen« zusammengefasst worden.

— = Wurzelwachstum
 - - - = Sprosswachstum

Abb. 4 Verlauf des Längenwachstums von Wurzeln und Haupttrieben zweijähriger Sandbirken (*Betula pendula* Roth.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1960). Die Einzelwerte sind zu »Dreitagessummen« zusammengefasst worden.

— = Wurzelwachstum
 - - - = Sprosswachstum

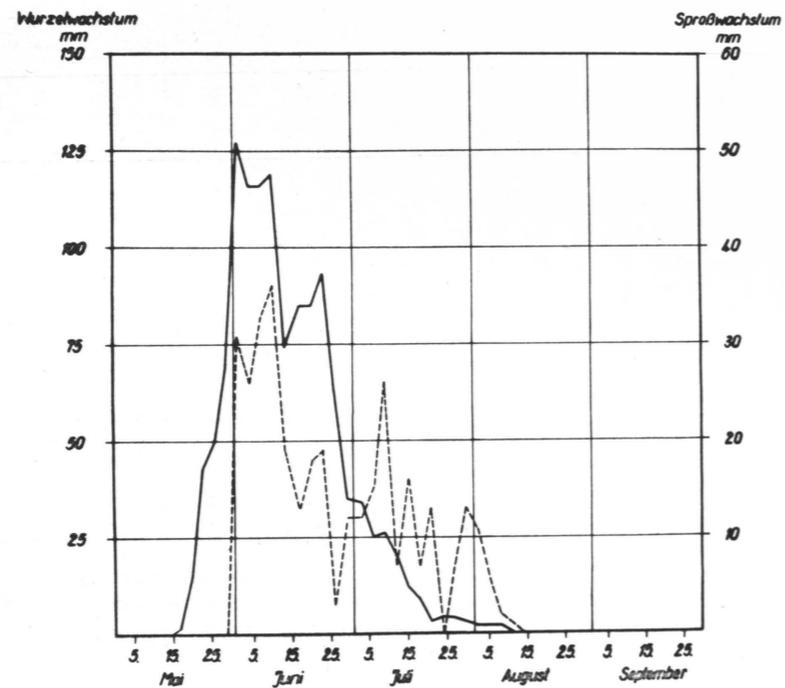


Abb. 5 Verlauf des Längenwachstums von Wurzeln und Mitteltrieben zweijähriger japanischer Lärchen (*Larix leptolepis* GORD.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1960). Die Einzelwerte sind zu »Dreitagessummen« zusammengefasst worden.
 — = Wurzelwachstum
 - - - = Sprosswachstum

Wurzel- und Spross 3-Tage-Werte, später 4-Tage-Werte ermittelt, was für Freilandmessungen etwa die durch die Messgenauigkeit gesetzte Grenze darstellt. Es muss noch geprüft werden, ob diese partielle Integration die Zusammenhänge evtl. undeutlich macht.

Sprosswachstum:

Abgesehen von einer eingehenden Faktorenanalyse haben die Messungen aber eine Reihe von Erkenntnissen gebracht, die zu einem tieferen Verständnis des Wachstumsverhaltens der Waldbäume beitragen. Die bisher untersuchten Baumarten lassen sich in zwei Typen gruppieren, die mit einigen der von NITSCH (1957) aufgestellten Gruppen im photoperiodischen Verhalten Beziehungen haben.

Typ I, repräsentiert durch die Roteiche (*Quercus* — Typ), weist ein stossartiges, fröhsummerliches Sprosswachstum auf mit einem frühen, endogen bedingten Triebabschluss. Hierzu gehören ausser *Quercus*, uch *Fagus*, *Pinus*, *Abies* u.a., die bei NITSCH in der Klasse B zusammengestellt sind.

Typ II (*Populus*-Typ) fasst die Gehölze zusammen, die sich durch ein lange anhaltendes spätsommerliches Sprosswachstum auszeichnen und deren Triebabschluss wahrscheinlich photo- oder thermoperiodisch bedingt ist (*Populus*, *Betula*, *Robinia*, *Larix* u.a. Klasse A nach NITSCH).

In Abb. 6 sind einige Wachstumsabläufe in halbschematischer Form dargestellt, woraus die einzelnen Typen gut erkennbar sind. Wachstumsbeginn und -ende sowie der Zeitpunkt des maximalen Wurzel- und Sprosswachstums sind natürlich — entsprechend den Witterungsbedingungen — von Jahr zu Jahr

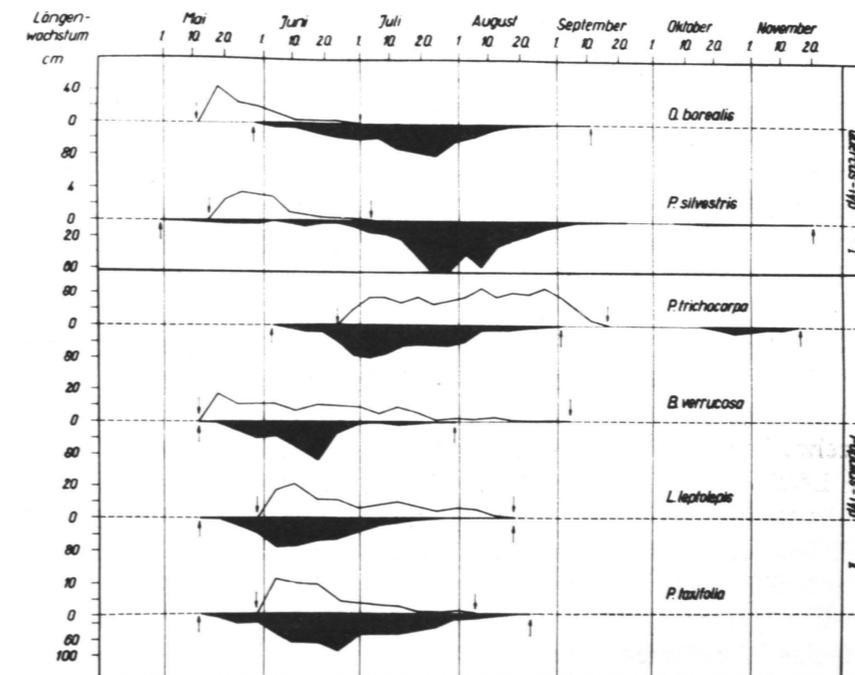


Abb. 6 Schematische Darstellung des Wurzel- und Sprosswachstums verschiedener Baumarten im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperioden 1960 (Birke, Roteiche, Douglasie, Lärche) und 1963 (Kiefer, Pappel). Zuwachs als 5-Tage-Summen angegeben.

□ = Wurzelwachstum
 ■ = Sprosswachstum

verschieden, dennoch wird dadurch diese Einteilung nicht verwischt. Nur Typ I bildet sogenannte »Johannistriebe« unter bestimmten Witterungsbedingungen aus. Trotz des frühzeitigen Abschlusses des Triebwachstums tritt keine eigentliche »Sommerruhe« des Wachstums ein, da sowohl das Dickenwachstum des Sprosses wie das Wurzelwachstum intensiv weiterlaufen. Bei Typ I (*Quercus*-Typ) ist die Blatt- und Nadelzahl am Vegetationskegel bereits festgelegt und durch die Ernährung im Vorjahr bestimmt (vgl. MIKOLA 1962), während das Ausmass des Wachstums beim *Populus*-Typ vor allem durch die Witterung des gleichen Jahres begrenzt wird.

Wurzelwachstum:

Wie aus den schematisierten Darstellungen der Wachstumsabläufe zu erkennen ist, besteht weder eine positive noch eine negative Beziehung zwischen Intensität des Wurzel- und Sprosswachstums (Höhenwachstum). Das zeigen auch rechnerische Analysen. Das Wurzelwachstum hält im allgemeinen länger an als das Sprosswachstum, kommt aber im mitteleuropäischen Klima stets zum Stillstand. Ein Winterwachstum konnte bisher nie beobachtet werden, wie es LADEFOGED (1939) bei Buchen in Dänemark fand.

Hinsichtlich des *Wachstumsbeginns* bestehen zwei Möglichkeiten:

4. Das Wurzelwachstum läuft dem Sprosswachstum voraus, was am häufigsten vorkommt (Pappel, Lärche, Douglasie, Fichte, Kiefer).
2. Das Sprosswachstum beginnt vor dem Wurzelwachstum. Das wurde bisher vor allem bei *Quercus borealis* beobachtet. Eine gewisse Tendenz hierfür hat auch *Pinus silvestris*, die anfangs nur ein sehr schwaches Wurzelwachstum hat, bis der Mai-Trieb ausgebildet ist.

Die Lärche beginnt mit dem Wurzelwachstum nach Entfaltung der Kurztriebe, die offenbar die notwendigen Assimilate für das weitere Wachstum liefern müssen. Das scheint eine allgemeine Funktion der Kurztriebe zu sein.

In jedem Fall ist für ein Wurzelwachstum ein Anstoss durch den Spross (Auxinstoss) notwendig, der von den schwellenden Knospen ausgeht. Danach verläuft das Wurzelwachstum ziemlich autonom und scheint vor allem durch den Assimilatüberschuss, der die Wurzel erreicht, gesteuert zu sein.

Darüber hinaus führen vermutlich hormonale Wechselbeziehungen durch eine kybernetische Regulation zur Einstellung eines spezifischen Wurzel/Spross-Verhältnisses.

Die *Wachstumsgeschwindigkeit* von Wurzeln kann teilweise beträchtlich sein. Eine Übersicht über einige gemessene Werte gibt Tab. 1. Die Fähigkeit zu einer raschen Bodendurchwurzelung ist für die Wasser- und Nährstoffversorgung der Gehölze — und damit für ihre Konkurrenzkraft — von grosser Bedeutung.

Tab. 1 Maximaler täglicher Zuwachs von Einzelwurzeln von Jungpflanzen verschiedener Baumarten (gemessen im Wurzelkeller Eberswalde).

Baumart	Zuwachs in mm
<i>Robinia pseudoacacia</i> L. (Robinie)	56
<i>Populus euramericana</i> 'I 214' (Schwarzpappelhybride)	50
<i>Quercus borealis maxima</i> (Marsh Ashe. (Roteiche)	18
<i>Betula pendula</i> ROTH. (Sandbirke)	15
<i>Pseudotsuga taxifolia</i> (POIR.) BRITT. (Douglasie)	16
<i>Larix leptolepis</i> GORD. (Japanische Lärche)	10
<i>Picea abies</i> (L.) KARST. (Fichte)	8
<i>Pinus silvestris</i> L. (Kiefer)	7

Junge, wachsende Wurzeln sind infolge der Ausbildung von Wurzelhaaren im allgemeinen am intensivsten an der Nährstoffaufnahme beteiligt. Bei den Gehölzen liegen durch die Mykorrhiza-Bildung zwar Sonderbedingungen vor, jedoch ist kaum zu bezweifeln, dass ein intensives Wurzelwachstum mit einer intensiven Nährstoffaufnahme verbunden ist. Derartige Wechselbeziehungen sind bei den Gehölzen jedoch noch nicht untersucht. Auf jeden Fall dürfte eine enge Beziehung zwischen Wurzelwachstum und Wasseraufnahme bestehen, da die Wassernachleitfähigkeit in vielen Böden aus physikalischen Gründen nur gering ist, so dass die Wurzeln darauf angewiesen sind, den Boden nach Wasser »abzuweiden«. Neben der Transpirationsintensität des Sprosses und seiner Fähigkeit, in Dürreperioden den Wasserverbrauch einzuschränken, ist die Ausnutzung des Bodenwassers durch ein gut ausgebildetes Wurzelsystem ein wesentlicher Faktor der Dürresistenz. Die Intensität des Wurzelwachstums steht natürlich in gewisser Beziehung zur Intensität des Sprosswachstums sowie wahrscheinlich zum Wasserbedarf des Sprosses. Bei den einzelnen Gehölzen bestehen artspezifische Wurzel/Spross-Relationen, die allerdings durch Umweltfaktoren modifiziert werden können (LYR, HOFFMANN und DOHSE 1963; LYR, HOFFMANN und ENGEL 1964; LYR, HOFFMANN und RITTER 1965). Einige Beispiele hierfür gibt Tab. 2.

Tab. 2. Wurzelzuwachs (A) (in Prozent des Ausgangsgewichtes) und Verschiebung der Wurzel/Spross-Relation (B) absolut und prozentual bei einigen Baumarten mit zunehmender Beschattung (nach LYR, HOFFMANN und ENGEL 1964).

	Schattenstufe: Helligkeit:	0 100 %	I 68 %	II 35 %	III 12 %	IV 1 %
Kiefer <i>Pinus silvestris</i>	A	130 (0.47)	180 (0.46)	100 (0.41)	0 (0.28)	tot
	B	100 %	98 %	87 %	60 %	—
Lärche <i>Larix europaea</i>	A	157 (0.58)	—	122 (0.55)	13 (0.46)	tot
	B	100 %	—	95 %	79 %	—
Fichte <i>Picea abies</i>	A	182 (0.57)	159 (0.57)	145 (0.67)	59 (0.43)	—16 (0.33)
	B	100 %	100 %	118 %	75 %	58 %
Esche <i>Fraxinus excelsior</i>	A	150 (1.03)	127 (1.01)	124 (0.96)	55 (0.87)	—4 (0.64)
	B	100 %	98 %	93 %	85 %	62 %
Linde <i>Tilia parvifolia</i>	A	139 (0.98)	171 (1.18)	167 (1.08)	72 (0.93)	18 (0.84)
	B	100 %	120 %	110 %	95 %	86 %

Bei den Untersuchungen im Wurzelkeller war sehr gut die artspezifische Tendenz der Baumarten zur *Tiefendurchwurzelung* und *Durchwurzelungsintensität* zu erkennen. Als Boden fand ein gleichmassig durchmischter Sand Verwendung, der durch die Einfüllung relativ locker gelagert war und eine homogene Nährstoffverteilung aufwies. Dadurch kamen umweltbedingte Veränderungen des Wurzelsystems, wie sie durch ein natürlich entstandenes Bodenprofil mit unterschiedlicher Nährstoffverteilung gegeben sind, in Fortfall. Beispiele für die Beziehung zwischen Höhenentwicklung und Tiefendurchwurzelung der Gehölze zeigen die Abb. 7, 8 sowie 9 und 10. Die zu den verschiedenen Zeiten an Scheiben sichtbaren wachsenden Wurzeln sind jeweils durch einen Punkt markiert, so dass sowohl die Tiefendurchdringung als auch die Intensität des Wurzelwachstums gut zu erkennen sind. Im allgemeinen besteht eine Korrelation zwischen dem Höhenwachstum des Sprosses und der Tiefendurchwurzelung, was den zeitlichen Verlauf, aber auch die absolute Grösse anbetrifft. Während *Larix leptolepis* (Japanische Lärche) ein oberflächliches Wurzelsystem ausbildet, hat *Pinus silvestris* (Kiefer) ein mässig tiefes und mässig dichtes Wurzelsystem, was dem zunächst geringerem Höhenwachstum entspricht. Die Robinie (*Robinia pseudo-acacia*) durchwurzelt den Boden dagegen sehr tief und dicht, was auch für

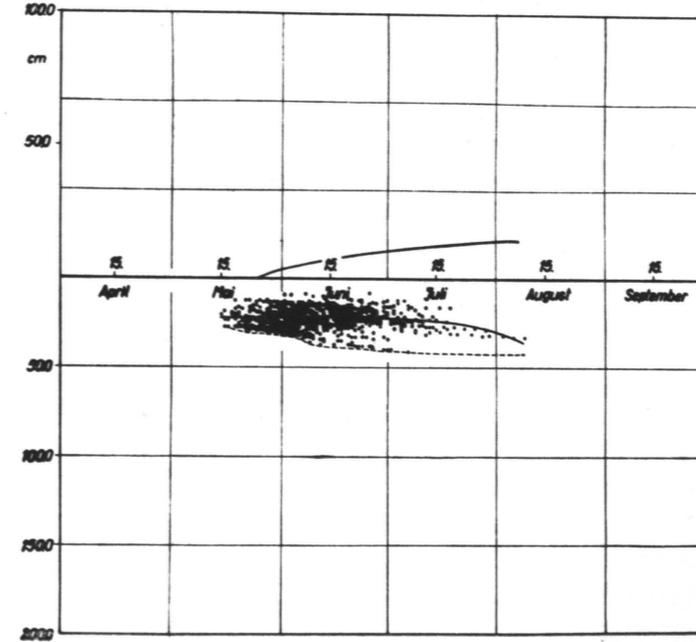


Abb. 7 Verlauf des Tiefenwachstums der Wurzeln und des Höhentriebwachstums zweijähriger japanischer Lärchen (*Larix leptolepis* GORD.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1960).

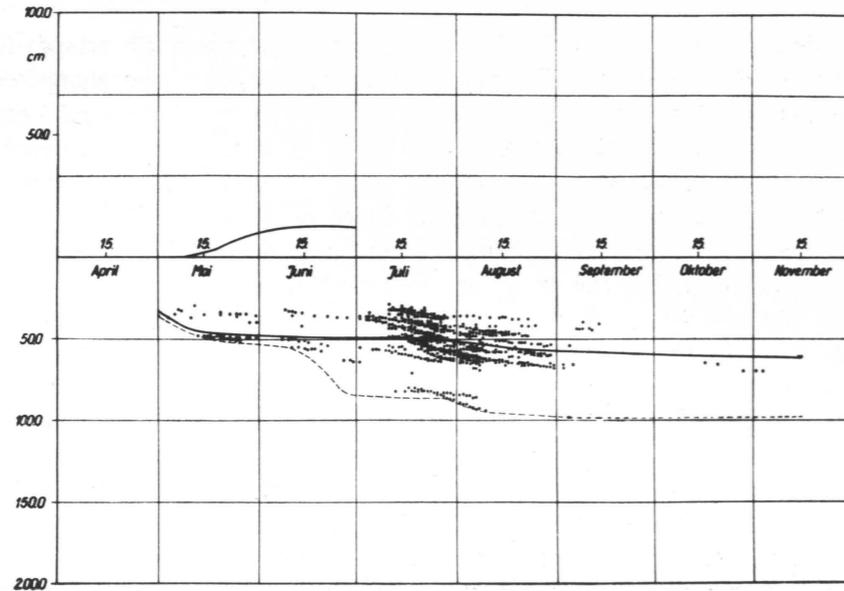


Abb. 8 Verlauf des Tiefenwachstums der Wurzeln und des Höhentriebwachstums dreijähriger Kiefern (*Pinus silvestris* L.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1963).

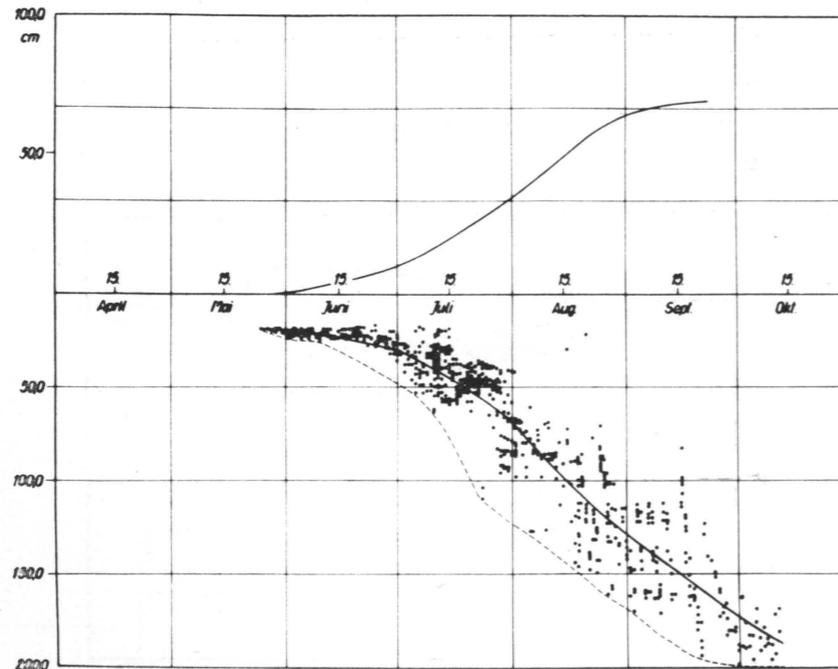


Abb. 9 Verlauf des Tiefenwachstums der Wurzeln und des Höhentriebwachstums zweijähriger unbeschatteter Robinien (*Robinia pseudoacacia* L.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1957).

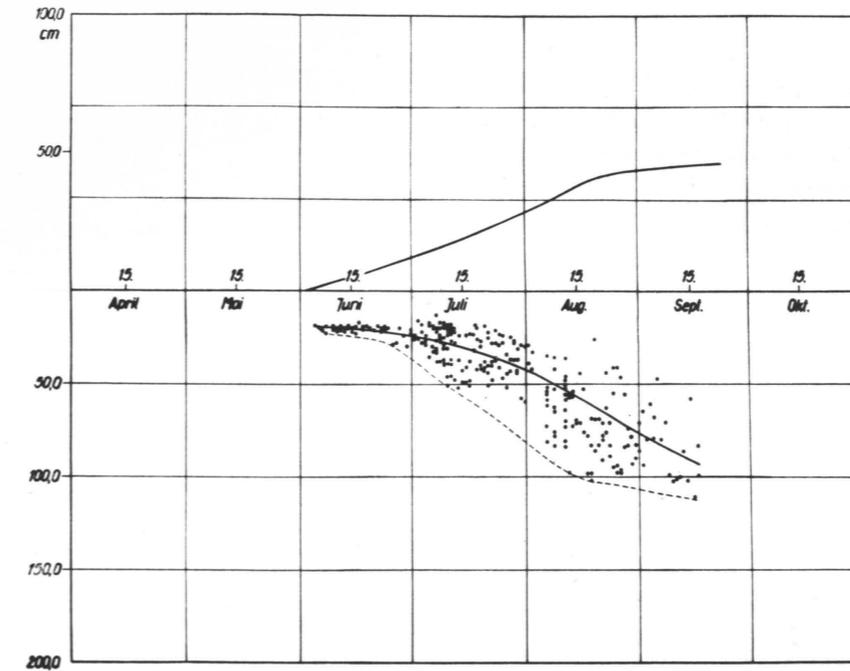


Abb. 10 Verlauf des Tiefenwachstums der Wurzeln und des Höhentriebwachstums beschatteter Robinien im Eberswalder Wurzelkeller; Lichtminderung gegenüber dem Freiland 60 % (Vegetationsperiode 1957).

Schwarzpappelhybriden zutrifft, die aber wesentlich mehr Haarwurzeln unter 1 mm Durchmesser ausbilden. Für mehrere andere Baumarten liegen ähnliche Wurzelbilder vor, so dass sich interessante Vergleiche ziehen lassen. Zahl und Verteilung der Wurzeln sagen zwar noch nicht sehr viel über die Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems aus, jedoch kann man annehmen, dass eine rasche Tiefendurchwurzelung wesentlich zum sicheren Anwachsen eines Sämlings beiträgt und eine rasche Durchdringung des Bodenraumes die Konkurrenzfähigkeit erhöht.

Die Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems des Waldbäume wird vor allem auch durch die Leistungsfähigkeit der Mykorrhizen bedingt, wobei einzelne Pilzarten eine unterschiedliche Aktivität in der Nährstoffaufnahme besitzen (RITTER und LYR 1965). Im Wurzelkeller konnte gut beobachtet werden, dass sich Mykorrhiza-Pilze sehr schnell am Wurzelsystem ausbreiten können, wobei Arten mit Rhizomorphen-Bildung den Boden besonders rasch durchziehen. Die Mykorrhiza-Bildung beschränkte sich aber ähnlich wie im Freiland auf die oberen Bodenschichten (LYR 1963). Über den Einfluss von Umweltfaktoren auf das Wurzel- und Sprosswachstum liegen noch sehr wenige exakte Angaben vor.

Hier soll jedoch nicht die komplizierte Problematik der physiologischen Wachstumsregulation erörtert werden, an der neben Licht, Temperatur und Feuchtigkeit auch Photo- und Thermoperiode beteiligt sind.

Um den Einfluss der *Bodentemperatur* zu studieren, wurde ein Wurzelkasten mit einer elektrischen Beheizung versehen, die im Frühjahr und Herbst die Bodentemperatur um durchschnittlich 5° C erhöhte. Im Sommer wurde die Heizung abgeschaltet, um eine zu starke Erwärmung zu verhindern, da bei diesen ersten Untersuchungen noch keine automatische Regulierung vorhanden war. Als Versuchsobjekt dienten Robinien, deren Sprosse im beheizten und unbeheizten Kasten den gleichen Aussentemperaturen ausgesetzt waren, so dass nur die Bodentemperatur verschieden war. Abb. 11 und 12 zeigen den Wachstumsverlauf der Wurzeln und Sprosse bei den beiden Varianten. Es lässt sich leicht erkennen, dass das Wurzelwachstum mit zusätzlicher Bodenbeheizung 41 Tage früher begann und 44 Tage später abschloss, während das Sprosswachstum nur um einen Tag früher einsetzte.

Der Wachstumsverlauf der Sprosse war nicht prinzipiell verschieden, jedoch liess sich am Ende der Vegetationsperiode ein gesicherter Unterschied im Höhenwachstum nachweisen. Die Robinien im beheizten Kasten hatten einen um 11 cm grösseren Jahres-Höhenzuwachs als die des nichtbeheizten Kastens (Mehrleistung 15 %). Daraus ist ersichtlich, dass eine höhere Bodentemperatur das Wurzelwachstum und indirekt auch das Sprosswachstum fördern kann. In-

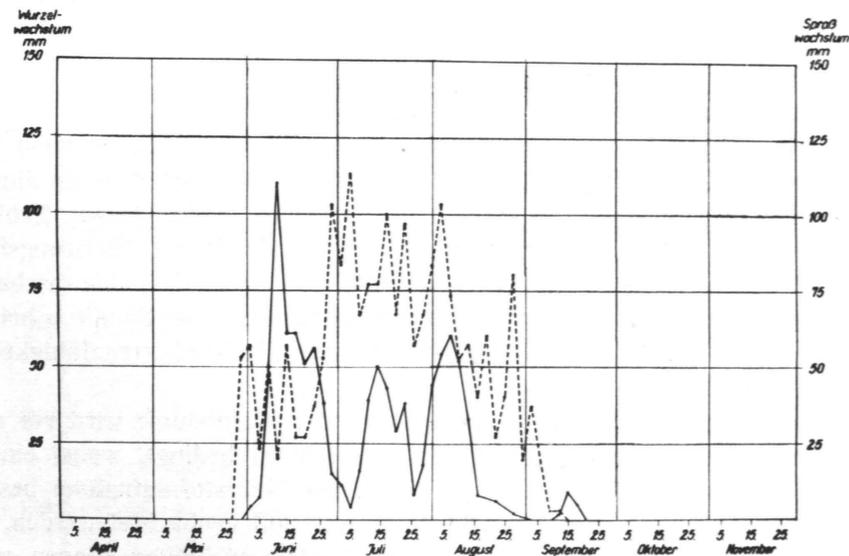


Abb. 11 Verlauf des Längenwachstums von Wurzeln und Haupttrieben dreijähriger Robinien (*Robinia pseudoacacia* L.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1963). Die Einzelwerte sind zu »Dreitagesummen» zusammengefasst worden.

— = Wurzelwachstum
- - - = Sprosswachstum

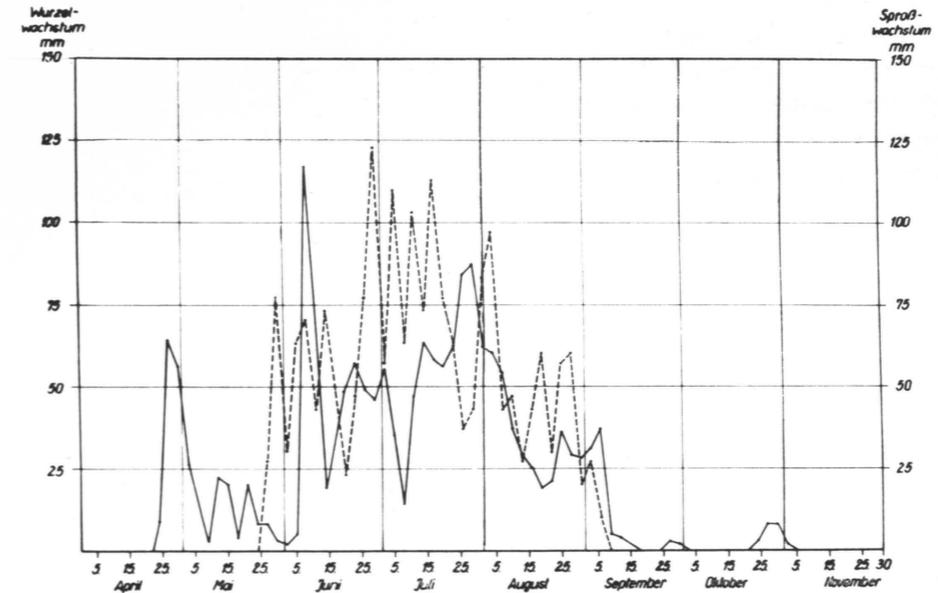


Abb. 12 Verlauf des Längenwachstums von Wurzeln (mit zusätzlicher Bodenbeheizung) und Haupttrieben dreijähriger Robinien (*Robinia pseudoacacia* L.) im Eberswalder Wurzelkeller (Vegetationsperiode 1963). Die Einzelwerte sind zu »Dreitagesummen» zusammengefasst worden.

— = Wurzelwachstum
- - - = Sprosswachstum

wieweit diese an der relativ wärmeliebenden Robinie gewonnenen Ergebnisse sich auch auf andere Baumarten übertragen lassen, müssen spätere Versuche zeigen. Es lässt sich aber schon erkennen, dass die Bodentemperatur als Produktionsfaktor nicht unterschätzt werden darf, wobei vorläufig noch nichts über optimale Bodentemperaturen für die einzelnen Baumarten gesagt werden kann.

Von starker Wirkung auf das Wachstum der Pflanzen ist die photosyntheseleistung, die im Freiland bei günstiger Nährstoffversorgung und ausreichender Feuchtigkeit vor allem von Licht und Temperatur abhängig ist. In einer Serie von Versuchen wurde der Einfluss einer *Beschattung* auf das Wachstum einiger Gehölze untersucht. Die Wirkung einer Lichtminderung um 60 % (40 % Licht der Freilandhelligkeit) auf das Wurzel- und Sprosswachstum von *Robinia* zeigen Abb. 9 und 10. Durch die Schattierung sind das Höhenwachstum und die Tiefendurchwurzelung stark reduziert und die Wurzeldichte geht stark zurück. Während in der voll belichteten Variante eine Feinwurzellänge von 266 m ausgebildet wurde, betrug diese bei den beschatteten Robinien nur 39 m (HOFFMANN 1965). Durch die Beschattung wurde auch die Vegetationsperiode beträchtlich

verkürzt, was allerdings auch ein Temperatureffekt sein kann. Bei den stickstoffbindenden Baumarten wie Robinie oder auch Erle wird von einer Beschattung die symbiotische N_2 -Fixierung besonders stark betroffen. Neben der Zahl und Länge der Feinwurzeln werden Zahl und Gewicht der Knöllchen besonders stark reduziert (HOFFMANN 1961, LYR 1963). Von den für eine Bodenmelioration in der Forstwirtschaft am häufigsten verwendeten Pflanzen (Lupine, Robinie, Erle) ist die Lupine gegen eine Beschattung am empfindlichsten, während *Alnus glutinosa* unter Schattenbedingungen die geringste Reduktion der Knöllchengewichte aufweist (LYR, HOFFMANN und DOHSE 1963).

Eine typische Reaktion aller Gehölze bei Beschattung ist die Verschiebung des Verhältnisses von Wurzel- zu Sprossmasse zugunsten eines höheren Gewichtsanteiles von Blättern und Sprossachsen. Mit anderen Worten, bei Beschattung wird das Wurzelgewicht relativ stärker reduziert als das Sprossgewicht (Abb. 13). Dadurch verringert sich die Feinwurzelmasse, was z.B. bei einem Vergleich der abbildungen 9 und 10 zu erkennen ist. Bei stärkerer Beschattung bleibt ausser-

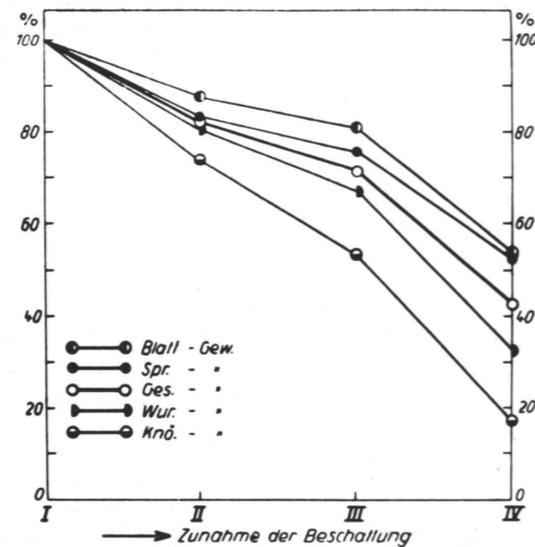


Abb. 13 Durchschnittliche relative Änderung des Gewichtes der Pflanzenorgane und des Gesamtgewichtes unter verschiedenen Lichtbedingungen aufgewachsener Junggehölze von Kiefer, Douglasie, Birke, Robinie, Roterle und Roteiche (Durchschnittswerte aller Arten bezogen auf Schattenstufe I.

Lichtgenuss Schattenstufe I = 100—85 %; II = 70—55 %; III = 45—30 %; IV = 15 %).

Spr. = Gewicht der Sprossachsen, Ges. = Gesamtgewicht, Wur. = Wurzelgewicht, Knö. = Knöllchengewicht.

dem die Mykorrhizabildung aus (BJÖRKMAN 1942). Dadurch wird die Konkurrenzfähigkeit des Wurzelsystems sehr stark eingeschränkt. Die Verschiebung der Wurzel/Spross-Relation mit zunehmender Beschattung ist auch aus Tab. 2 zu ersehen. Je nach der Schattenfestigkeit der Gehölze ist die Verschiebung mehr oder weniger stark. Im Freiland unter Konkurrenz eines Baumbestandes dürfte die Existenzgrenze einer Baumart bei Beschattung nicht zuletzt durch die reduzierte Konkurrenzfähigkeit des Wurzelsystems bestimmt sein. In mehrjährigen Versuchen wurde die Grenze der Schattenfestigkeit für Jungpflanzen einiger Bäume unter konkurrenzfreien Bedingungen bestimmt, wo nur das Licht als begrenzender Faktor wirksam war. Hierbei ergaben sich folgende Werte für das absolute Existenzminimum (Helligkeit ausgedrückt in Prozent der Freilandhelligkeit): *Betula pendula* 12—15 %, *Larix decidua* 10—12 %, *Pinus silvestris* 12 %, *Alnus glutinosa* 7—9 %, *Quercus borealis* 5 %, *Picea abies* 3—4 %, *Tilia parviflora* ca. 1 %. Bei gleichzeitiger Wurzelkonkurrenz im Freiland dürften die Werte für das Existenzminimum beträchtlich höher liegen, da bei diesen Lichtverhältnissen die Wurzeln teilweise kaum noch einen Zuwachs im Verlaufe der Vegetationsperiode zeigten.

Mit zunehmender Helligkeit geraten oft andere Faktoren ins Minimum — wie Feuchtigkeit oder Mineralversorgung —, so dass auf gleichem Standort bei guter Helligkeit ein Stickstoffmangel vorherrschen kann, während bei Beschattung eine optimale N-Versorgung vorhanden ist. Dadurch ergibt sich häufig ein scheinbares Optimum des Wachstums bei leichter Beschattung. Bei ausreichender Feuchtigkeit und Nährstoffversorgung wachsen jedoch alle Baumarten — auch die sogenannten Schattenholzarten — im vollen Licht am besten. Eine Stickstoffdüngung unter Schattenverhältnissen ist in den meisten Fällen nicht nur zwecklos, sondern kann auch die Überlebensfähigkeit bei starker Beschattung verringern (LYR, HOFFMANN und RITTER 1965).

Aus den bisherigen Untersuchungen lässt sich erkennen, dass eine Beschattung in vielfältiger Form die Reaktionsweise einer Pflanze beeinflusst, wodurch sich ihre ökologische Stellung im natürlichen Bestände verändert. Durch die besondere Anpassungsfähigkeit an geringeren Lichtgenuss unterscheiden sich Licht- und Schattenholzarten in quantitativer Hinsicht. In ihrer Reaktionsweise verhalten sie sich aber prinzipiell gleich.

Einige Untersuchungen galten dem diurnalen Wachstumsrhythmus der Gehölze. Durch kontinuierliche Registrierung des Sprosswachstums unter Gewächshausbedingungen bei natürlichem Tag-Nacht-Rhythmus ergab sich, dass Koniferen wie *Pinus silvestris*, *Pseudotsuga taxifolia* zwischen 9.00 und 10.00 vormittags mit dem Wachstum beginnen, das gegen 21.00 sein Maximum erreicht und auch während der Nacht andauert. Das Hauptwachstum liegt in den Abend- und Nachtstunden. Bei Laubgehölzen (Schwarzpappel-Hybride, *Robinia pseudoacacia*) und auch bei Lärche (*Larix europaea*) setzt das Wachs-

tum bereits gegen 6.00—9.00 früh ein und erreicht am frühen Nachmittag das Maximum und sinkt da nach mehr oder weniger rasch ab. Dadurch ist das Gesamtwachstum teils tagsüber, teils nachts am stärksten. Im Freiland konnte bei Laubgehölzen ein überwiegendes Tagwachstum gemessen werden. Im einzelnen scheint es keinen eng festgelegten Rhythmus zu geben, sondern dieser wird durch die Intensität der Photosynthese, durch Temperatur und das Alter der Pflanze stark modifiziert. Untersuchungen dieser Art sind noch nicht abgeschlossen. Im Wurzelkeller konnte durch periodische Messungen erstmalig die Rhythmik des Wurzelwachstums verfolgt werden. Dabei stellte sich heraus, dass das Wachstum der Wurzeln überwiegend in den Nachtstunden erfolgt; jedoch findet auch am Tage ein anhaltendes Streckungswachstum statt.

Trotz der Bemühungen vieler Forscher in der ganzen Welt sind wir gegenwärtig noch weit davon entfernt, die Besonderheiten des Wachstumsverhaltens der einzelnen Baumarten im einzelnen erfassen zu können. Die mannigfaltigen Konstellationen an Umweltfaktoren, rassenmässige Unterschiede und die methodischen Schwierigkeiten einer exakten Erfassung aller Wachstumsprozesse einer Pflanze lassen nur langsame Fortschritte bei einem verhältnismässig hohen experimentellen Aufwand zu. Es wird daher noch jahrzehntelanger Anstrengungen vieler Forschungsgruppen bedürfen, bis wir zu einem umfassenden Verständnis des Wachstums der Bäume gelangen.

Literatur

- BJÖRKMANN, E.: 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. *Symbolae Botanicae Upsalienses* VI, 2, 1—190.
- HOFFMANN, G. 1961. Die Stickstoffbindung der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.). *Archiv für Forstwesen* 10, 627—632.
- 1965. Untersuchungen über das Wurzelwachstum von Gehölzjungpflanzen. *Archiv f. Forstwesen* (im Druck).
- LADEFOGED, K. 1939. Untersuchungen über die Periodizität im Ausbruch und Längenwachstum der Wurzeln bei einigen unserer gewöhnlichsten Waldbäume. *Det forstlige forsogsvaesen i Danmark* 16, 1—214.
- LYR, H. 1963. Über die Abnahme der Mykorrhiza- und Knöllchenfrequenz mit zunehmender Bodentiefe in »Mykorrhiza;« Internationales Mykorrhiza-symposium (25.—30. April 1960 in Weimar) VEB Gustav-Fischer-Verlag. Jena.
- LYR, H., G. HOFFMANN u. K. DOHSE 1963. Über den Einfluss unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume. *Flora* 153, 291—311. I. Mitteilung.
- LYR, H., G. HOFFMANN und W. ENGEL 1964. Über den Einfluss unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume. *Flora* 155, 1—24. II. Mitteilung.
- LYR, H., G. HOFFMANN und G. RITTER 1945. Vergleichende Untersuchungen über die Schattenfestigkeit von *Pinus silvestris* L. und *Pinus nigra* Arnold bei unterschiedlicher Nährstoffversorgung. *Tag.-Ber. Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss.* Berlin (im Druck).
- MIKOLA, P. 1962. Temperature and tree growth near the northern timber line. in T. T. Kozlowski: »Tree growth«; The Ronald Press Company. New York, 265—274.
- NITSCH, J. P. 1957. Photoperiodism in woody plants. *Am. Soc. Hort. Sci. Proc.* 70, 526—544.
- RITTER, G. and H. LYR 1965. The significance of mycorrhizal fungi for the utilization of different sources of phosphate by *Pinus silvestris* L. in: *Plant microbes relationship s. Proceedings of a Symposium on Relationships between Soil Microorganisms and Plant Roots.* Prague, September 24—28, 1963, 277—282.