

Zur Dynamik und Anatomie der Zweigabtrennung bei *Taxus baccata* L.

Aus dem Forstbotanischen Garten Tharandt

(Mit 7 Abbildungen)

U. PIETZARKA¹⁾, V. HARNISCH²⁾ und A. ROLOFF³⁾

(Angenommen Januar 2010)

SCHLAGWORTER – KEY WORDS

Taxus; Zweigabtrennung; Separation.

Taxus; abscission; separation.

1. EINLEITUNG

Die Abgliederung von Zweigen und Ästen ist ein normaler Vorgang während des Baumwachstums, der dazu beiträgt, eine möglichst hohe Produktivität der gesamten Krone sicher zu stellen. Bei allen Baumarten sterben daher Zweige und Äste vor allem im unteren, beschatteten Kronenbereich ab, und ihre Verbindung zum Xylem und Phloem des Stammes wird mit Hilfe verschiedener Mechanismen abgeschottet (DUJESIEFKEN und LIESE, 2008). Diese adaptive Abgliederung von toten Ästen, die als Zweigreinerung bezeichnet wird, setzt je nach Baumart im Alter von 5 bis 30 Jahren ein. Der Zeitpunkt ist vor allem von der Höhe des Strahlungsbedarfs jeder Baumart abhängig (ROLOFF, 2001). Neben dieser adaptiven Abgliederung von toten Zweigen zeigen einige Gehölzgattungen auch eine Abgliederung von zu dem Zeitpunkt toten Trieben, die regulär nach gewissen Zeiträumen, vergleichbar dem Blattfall, erfolgen. Diese Abgliederung von toten Kurztrieben erfolgt zum Beispiel bei den Gattungen *Metasequoia*, *Taxodium* oder *Pinus* und sollte im Anhalt an den Blattfall als Triebfall bezeichnet werden.

Neben dieser Zweigreinerung ist auch die Abgliederung von bis zu dem Zeitpunkt noch lebenden Trieben und Zweigen bekannt und kann unter dem Begriff der Zweigabtrennung zusammengefasst werden. Sie umfasst für einige Gehölzgattungen aktive Mechanismen, die unter dem Begriff der Kladoptosis (Absprünge) beschrieben wurden (BÜSGEN und MÜNCH, 1929), sowie passive Mechanismen, also Verletzungen mit biotischer (Abrisse) und verschiedener abiotischer (Abbrüche, Grünastbruch) Ursache (STÖLTING und STIMM, 1991; WOHLERS et al., 2001).

Die Kladoptosis wurde anatomisch und ökologisch erklärt (BÖHLMANN, 1971; CHRISTENSEN, 1975; KLUGMANN und ROLOFF, 1999) und ist auf Verschiebungen im Hormonhaushalt der Gehölze zurückzuführen (BRESINSKY et al., 2008; CHANEY, 1979). Sie ist als eine wichtige Anpassung an Dürreperioden durch Optimierung der Wassernutzung zu sehen (KLUGMANN und ROLOFF, 1999).

Taxus baccata ist in sehr vielen ökologischen Belangen eine außergewöhnliche Baumart. Sie ist sehr standortsvag und ganz besonders schattenertragend. Ihre Photosyntheseleistung ist bereits bei sehr geringen Strahlungsintensitäten gesättigt (PIETZARKA, 2005; SZANIAWSKI, 1978), erfolgt jedoch auch bei im Vergleich zu anderen immergrünen Gehölzen ungewöhnlich niedrigen Tempera-

turen (PISEK et al., 1969) und kann so günstige Perioden außerhalb der eigentlichen Vegetationsperiode effektiv nutzen (PIETZARKA, 2005). Hinzu kommen eine hohe genetische Variabilität, Zweihäufigkeit, eine große Anzahl kleiner Pollen, die über große Entfernungen effektiv transportiert werden, Zoochorie, hohe Lebenserwartung und Regenerationsfähigkeit (ROHDE, 1987; HEINZE, 2004; THOMA, 1992, 1995; CAO et al., 2004; HAGENEDER, 2007; SCHEEDER, 1994). Dies führt dazu, dass sie in der Lage ist, sich fast in ihrer gesamten physiologischen Amplitude auch zu etablieren, und ihre ökologische Strategie wurde daher als Anpassungsstrategie bezeichnet (PIETZARKA, 2005).

Das Phänomen der Zweigabgliederung wurde bisher für *Taxus baccata* nicht beschrieben, kann jedoch relativ häufig beobachtet werden (Abb. 1). Die vorliegende Untersuchung (HARNISCH, 2009) sollte daher zunächst erfassen, wie verbreitet es bei dieser Baumart anzutreffen ist, seine jahreszeitliche Dynamik beschreiben und mit Witterungsdaten vergleichen sowie die anatomischen Ursachen klären.



Abb. 1

Abgegliederte Triebe unter einer männlichen Eibe im Forstbotanischen Garten Tharandt im Februar 2009.
Separated green shoots on the ground below a male yew in Tharandt Botanic Garden and Arboretum in February 2009.

2. METHODIK

2.1 Dynamik

Die Untersuchungen wurden im Forstbotanischen Garten Tharandt der TU Dresden durchgeführt. Dieser ist 35 ha groß und liegt an den Hängen verschiedener Exposition oberhalb der Stadt Tharandt in einer Höhenlage von 250 bis 350 m über NN. Die für die Untersuchung ausgewählten Eiben stocken auf podsoligen Braun-

¹⁾ Dr. ULRICH PIETZARKA, Kustos, Forstbotanischer Garten Tharandt, Piener Str. 8, D-01737 Tharandt.

²⁾ Dipl. Forstw. VERONIKA HARNISCH, Forstbotanischer Garten Tharandt, Piener Str. 8, D-01737 Tharandt

³⁾ Prof. Dr. ANDREAS ROLOFF, Institut für Forstbotanik und Forstzoologie und Forstbotanischer Garten Tharandt, Piener Str. 8, D-01737 Tharandt.

erden, die aus dem anstehenden Rhyolith hervorgegangen sind (MOUNLADOK, 1993).

Für die Aufnahmen wurden 20 Eiben, 11 weibliche und 9 männliche, ausgewählt. Von diesen 20 Individuen stehen sechs auf einem nach Nordosten exponierten Hang, fünf in der oberen Plateaulage und weitere neun auf einem Südhang. Bei den Exemplaren am Nordosthang und am Südhang ist das Gelände durchweg steil, der Boden skelettreich und teilweise mit Geröll überlagert. Um die Ergebnisse der einzelnen Bäume besser vergleichen zu können, wurden ausschließlich Individuen in der Reifephase (PIETZARKA, 2005) ausgewählt.

Die Kronen der zu untersuchenden Bäume waren nicht mit anderen Eiben verzahnt, um die Aufnahme von abgetrennten Triebspitzen von Nachbarbäumen zu vermeiden. Alle Eiben sind vital und haben keine größeren äußerlich sichtbaren Verletzungen. Die Ansprache der Vitalität erfolgte durch Überprüfung des Verzweungsverhaltens in der Lichtkrone im Anhalt an ROLOFF (2001).

Um das Auffinden der abgetrennten Triebteile zu erleichtern, wurden pro Baum je vier Folien in den vier Haupthimmelsrichtungen ausgelegt und mit Zeltadeln fixiert. Bei der Auswahl der Probebäume wurde versucht, eine zu große Hangneigung zu vermeiden, um ein Abrutschen der abgetrennten Triebteile zu umgehen. Die Gewebefolien sind 60 cm breit und bedecken den Boden vom Stammfuß bis zum Außenrand der Krone, sind also dem jeweiligen Kronenradius angepasst und somit unterschiedlich lang. Die Dokumentation, das Einsammeln und Konservieren erfolgte einmal wöchentlich vom 21. 08. 2007 bis 12. 08. 2008. Dabei wurden die Himmelsrichtung und die Stelle der Abtrennung (an der Triebbasisnarbe oder zwischen zwei Triebbasisnarben) erfasst. Die Triebspitzen, die vom 04. 03. bis 13. 05. 2008 eingesammelt werden konnten, wurden nach BRAUNE et al. (2007) fixiert, um Veränderungen an der Abbruchstelle in Folge von Austrocknung zu verhindern. Die Altersbestimmung der Triebe erfolgte anhand der Knospenschuppen an der Triebbasis.

Die Klimadaten der Station Tharandt für den Untersuchungszeitraum wurden von der Professur für Meteorologie der TU Dresden in Tharandt zur Verfügung gestellt. Als Witterungsparameter zur Charakterisierung des Untersuchungszeitraumes wurden das wöchentliche Maximum der Windgeschwindigkeit, die wöchentliche Niederschlagssumme sowie das wöchentliche Mittel der Tageshöchsttemperaturen herangezogen. Der letztgenannte Wert bildet Temperaturextreme ab, integriert sie jedoch über den Zeitraum einer Woche. Diese Berechnung ist aussagekräftiger, da z.B. die Initialisierung von Absprüngen ebenfalls nicht schon nach einem einmaligen Witterungsereignis erfolgt (KLUGMANN und ROLOFF, 1999). Die Berechnung des Wasserdampfdruck sättigungsdefizits (vapour pressure deficit = VPD) als treibende Verdunstungskraft der Atmosphäre für die Wasserabgabe aus den Stomata erfolgte nach WILLERT et al. (1995). Der Regenfaktor nach LANG wurde als Maß für die Aridität eines Zeitraumes (KRAMER, 1988) berechnet. Die Regressionsanalysen und Signifikanztests erfolgten mit Hilfe von SPSS 11.5 für Windows. Die 95 %-Voraussagebereiche für eine zukünftige Beobachtung Y an der Stelle X=x der einzelnen Regressionen wurden nach der Formel von SACHS (1999) mit Hilfe von Excel 2003 berechnet.

2.2 Anatomie

Zur Klärung des anatomischen Aufbaus der Bruchstelle der abgetrennten Triebe wie auch des Aufbaus intakter Verzweigungsstellen wurden Dünnschnitte von insgesamt 60 Trieben angefertigt. Davon waren 41 bereits abgefallen und 19 nicht. Die Anfertigung der Schnitte erfolgte mit Hilfe eines Gefriermikrotoms Leica CM 1100 Kryostat im Labor. Die Proben werden dabei in dem Gerät bei -20°C eingefroren und geschnitten. Im Anhalt an BÖHLMANN

(1969) wurden Medianschnitte von 20 μm Dicke angefertigt, dann entlüftet und in Glycerin eingelegt. Es handelt sich dabei um den Längsschnitt, der genau durch das Mark der Triebteile, beziehungsweise der Hauptachse und der Seitenachse verläuft. Die Triebteile wurden mit Rinde geschnitten. Die Untersuchung der Dünnschnitte erfolgte unter dem Mikroskop bei 50-, 100- und 400-facher Vergrößerung. Beim Fotografieren kamen Vergrößerungen von 25- und 50-fach zur Anwendung. Einige Dünnschnitte von verschiedenen Trieben wurden zum Test auf die Einlagerung von Suberin gefärbt (Braune et al., 2007).

3. ERGEBNISSE

3.1 Dynamik

Unter allen untersuchten Eiben konnten insgesamt 674 abgegliederte Triebe festgestellt werden, davon 461 an den weiblichen und 213 an den männlichen Eiben. Die individuelle Anzahl je Baum schwankte stark zwischen 1 und 154, im Mittel 33,7. Die Altersbestimmung der abgegliederten Triebe im Frühjahr 2008 ergab, dass nur 18 % mehrjährig, meist 2-, selten 3-jährig waren. Die Trennung erfolgte bei den weiblichen Eiben in 51,7 % der Fälle exakt an der Triebbasis, bei den männlichen in 64,4 % der Fälle. Bei den mehrjährigen abgegliederten Trieben handelt es sich ausnahmslos um Lineartriebe (unverzweigte Langtriebe) (Abb. 2).

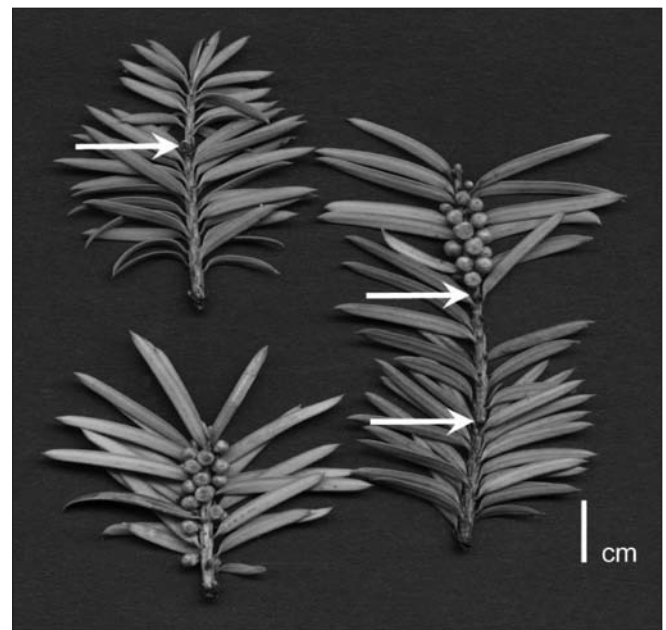


Abb. 2

An der Triebbasis abgegliederte Triebe einer männlichen Eibe. Links oben: zweijähriger Lineartrieb. Links unten: einjähriger Trieb mit Blüten. Rechts: dreijähriger Lineartrieb mit Blüten. Weiße Pfeile markieren die Triebbasis (Jahresgrenzen des Längenzuwachses).

Shoots of a male yew separated at a shoot-base. Upper left: two year old linear-shoot. Lower left: one year old shoot with flowers. Right: three year old linear-shoot with flowers. White arrows mark the shoot-base.

Der Jahresgang der Anzahl abgegliederter Triebe (Abb. 3) zeigt deutlich, dass die meisten Triebe während der Wintermonate Januar und März aufgesammelt wurden, aber insbesondere auch bei den weiblichen Eiben in den Monaten September bis Dezember. Der

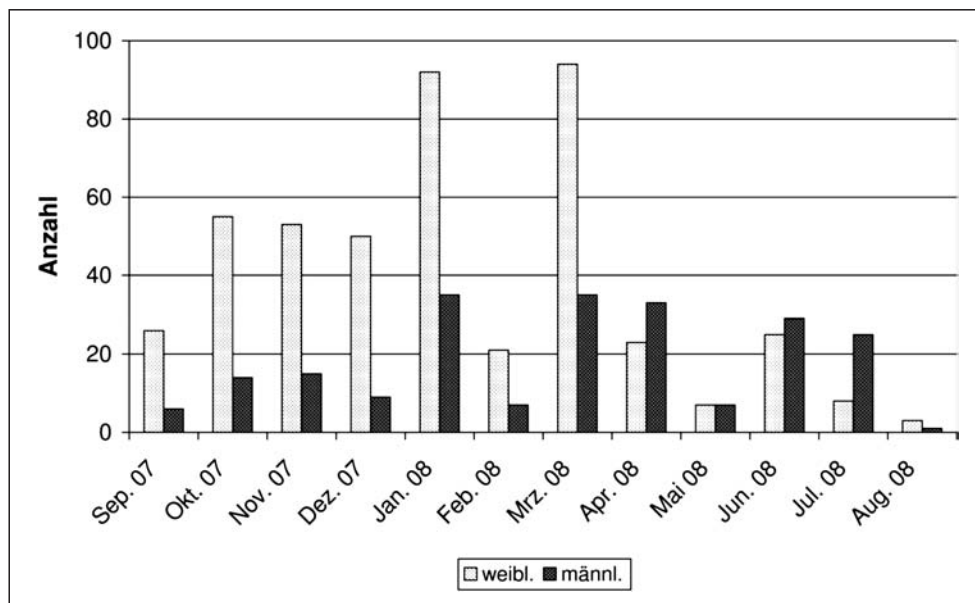


Abb. 3

Verteilung der abgegliederten Triebe der männlichen und weiblichen Eiben über den Untersuchungszeitraum September 2007 bis August 2008.

Numbers of separated shoots of male and female yew trees collected during the study from September 2007 to August 2008.

außergewöhnlich geringe Wert im August 2008 erklärt sich auch dadurch, dass die Untersuchung bereits am 12. dieses Monats abgeschlossen werden musste.

Zur Erklärung dieses Jahresganges wurden verschiedene Witterungsdaten der Station Tharandt hinzugezogen, deren Einfluss auf die Anzahl der abgegliederten Triebe in *Abbildung 4* zusammengestellt ist. Die Daten zur maximalen Windgeschwindigkeit und zu den wöchentlichen Niederschlägen wurden für den gesamten Untersuchungszeitraum berücksichtigt, die der Temperatur, des Regenfaktors und VPD nur für die Sommermonate, da eine Auswirkung von Trockenperioden nur in diesen erwartet werden kann. Zudem wurden Temperatur, Regenfaktor und VPD mit der Anzahl abgegliederter Triebe erst in der darauf folgenden Woche in Beziehung gesetzt (vergl. KLUGMANN und ROLOFF, 1999).

Die Anzahl der abgegliederten Triebe nimmt signifikant mit der Windgeschwindigkeit und der wöchentlichen Niederschlagssumme zu (*Abb. 4 A + B*). Berücksichtigt man bei der Regressionsanalyse nur die sommerlichen Niederschläge (*Abb. 4 D*), so steigt sowohl das Signifikanzniveau als auch das Bestimmtheitsmaß im Vergleich zu der Analyse mit Niederschlagsdaten aus dem gesamten Untersuchungszeitraum (*Abb. 4 B*). Die weiteren Regressionsanalysen mit Parametern, die Trockenperioden während der Sommermonate beschreiben (*Abb. 4 C, E, F*), ergaben keine signifikanten Zusammenhänge.

3.2 Anatomie

Die anatomischen Untersuchungen der Verzweigungsstelle zeigten neben der typischen, bereits von BÖHLMANN (1969) beschriebenen Störzone bei allen noch intakten Verzweigungen eine charakteristische Verschmälerung des Xylems des ersten Jahrringes (*Abb. 5 links*). Demgegenüber war das Mark erweitert. Diese Verschmälerung ist auch noch im ersten Jahrring von mehrjährigen Seitenzweigen zu erkennen. Insgesamt weist das Xylem dann jedoch keine Verschmälerung mehr auf, da diese durch das sekundäre

Dickenwachstum der folgenden Jahre inzwischen ausgeglichen wurde (*Abb. 5 rechts*).

Den Schnitt durch die Basis eines abgegliederten einjährigen Triebes zeigt *Abbildung 6*. Es ist zu erkennen, dass die Zellstruktur der Abgangsstelle von der Struktur des restlichen Triebes deutlich abweicht. Im Bereich des Marks ist an die rundlichen und großen Zellen (25 bis 30 µm lang und 10 bis 17,5 µm breit) ein Bereich angeschlossen, in dem die Zellen wesentlich kleiner und nicht verfärbt sind. Die Verfärbung ist bei allen eingesammelten Triebteilen eingetreten und ließ sich durch die Färbung mit Sudan III auf die Einlagerung von Suberin zurückführen. Die an der Bruchkante befindlichen Zellen sind dunkelbraun verfärbt, sehr dicht gepackt und erscheinen gefüllt. Verfärbte wie nicht verfärbte Zellen dieses äußeren Bereiches des Marks sind ähnlich breit wie die des zuvor beschriebenen Marks, allerdings nur 2,5 µm bis 3,75 µm lang.

Eine in dieser Art deutlich abweichende Zellstruktur des Marks wurde bei mehreren abgegliederten Trieben festgestellt, konnte jedoch an keinem noch intakten Verzweigungsknoten gefunden werden. Xylem wie Phloem wiesen in diesem Bereich keine veränderten Zellstrukturen auf.

4. DISKUSSION

4.1 Dynamik

Die Anzahl der Triebe, die im Verlauf der untersuchten 12 Monate abgegliedert wurden, ist relativ gering und spielt in der Biomassebilanz der Eiben, die alle eine Höhe von über 3 m erreicht hatten (HARNISCH, 2009), nur eine geringe Rolle (vergl. CHANEY, 1979). Es handelt sich um relativ kurze einjährige Triebe oder Lineartriebe, deren Ausbildung ein deutliches Zeichen nachlassender Vitalität ist (PIETZARKA, 2005) und die zumeist aus der Schattenkrone stammen (STÖLTING und STIMM, 1991). Dennoch zeigen viele dieser Triebe Blüten, da *Taxus baccata* diese auch dann noch ausbildet, wenn zum Beispiel bei starker Beschattung durch Kon-

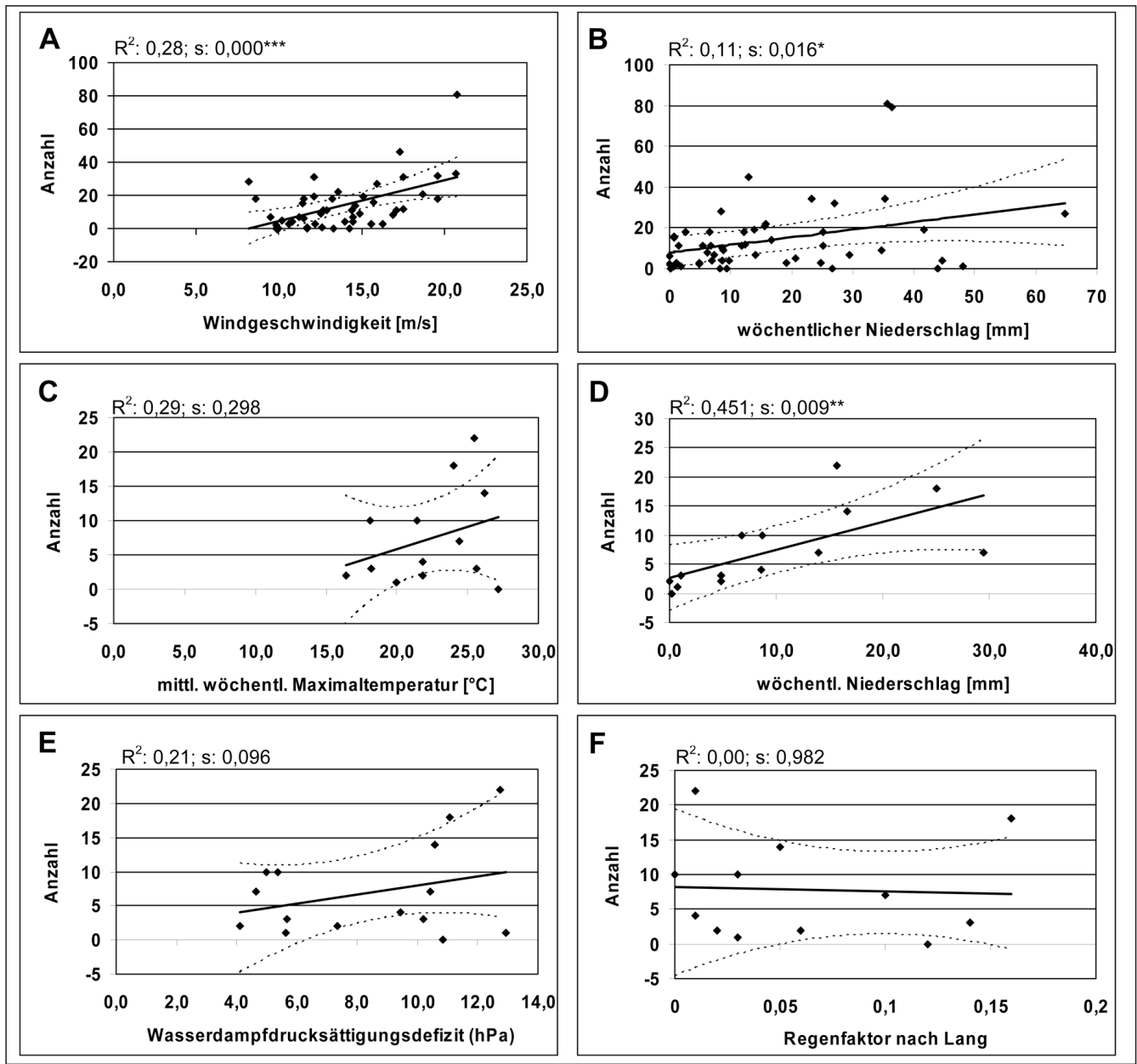


Abb. 4

Zusammenhang zwischen der Anzahl abgegliederter Triebe und verschiedenen Witterungsparametern. Regressionsgerade und 95 %-Vertrauensbereich. A+ B: gesamter Untersuchungszeitraum von September 2007 bis August 2008; C-F: Mai bis August 2008, jeweils um eine Woche versetzt. R²: Bestimmtheitsmaß; s: Signifikanz.

Correlation between the number of separated shoots and different climatic parameters. Regression line and 95 %-confidence level. A: wind speed; B: weekly precipitation; C: weekly maximum temperature; D: weekly precipitation; E: water vapour pressure deficit; F: rainfactor after LANG. A+ B: whole study period considered; C-F: only May to August 2008 (vegetation period) considered. R²: coefficient of determination; s: significance.

kurrenten die Photosyntheseleistung sehr gering ist (PIETZARKA, 2005). Da die ältesten abgegliederten Triebe, die aufgefunden wurden, ein Alter von 3 Jahren hatten, kann davon ausgegangen werden, dass die Eingliederung bei der Eibe schneller erfolgt als bei Eiche, Weide oder Pappel, unter denen man auch deutlich ältere Absprünge findet (HÖSTER et al., 1968; KLUGMANN und ROLOFF, 1999).

Der Grund für die größere Anzahl abgegliederter Triebe und den höheren Anteil internodiale Abtrennungen von weiblichen Eiben ist in der Ausbildung und Reife der Samen mit dem auffälligen roten Arillus im Herbst zu sehen. Dies führt zu einem intensiven Besuch dieser Pflanzen durch Vögel und Säugetiere. Die internodiale abgetrennten Triebe können daher als Abrisse aufgefasst werden (STÖLTING und STIMM, 1991). Die Zoochorie führt also zu einer

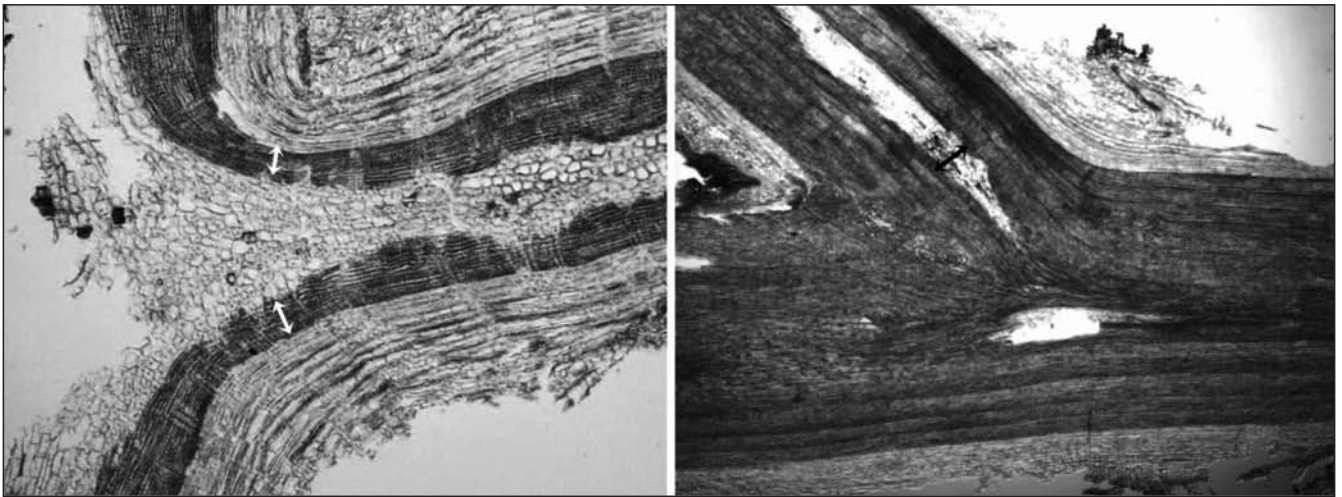


Abb. 5

Medianschnitt durch noch intakte Verzweigungsknoten von *Taxus baccata*.

Links: 1-jähriger Trieb; *rechts:* 4-jähriger Zweig. Pfeile zeigen eine Verschmälerung des Xylems an der Basis der Verzweigung.

Longitudinal cut through intact branching areas of shoots of *Taxus baccata*.

Left: one year old shoot; *right:* four year old shoot. Arrows show the thinner xylem in this special area.

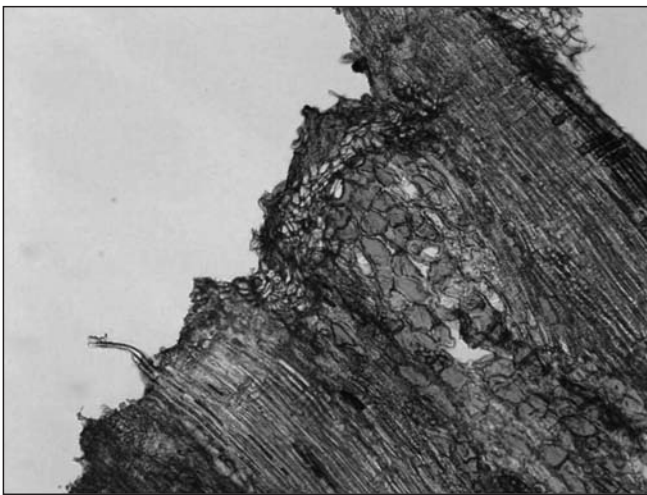


Abb. 6

Medianschnitt durch die Basis eines einjährigen abgegliederten Triebes.

Longitudinal cut through the basis of a one year old separated shoot.

gegenüber den männlichen Pflanzen zusätzlichen mechanischen Belastung der Triebe.

Gegen eine aktive Abgliederung wie bei den Absprüngen und damit eher für eine mechanische Ursache spricht auch der hohe Anteil zu Boden gefallener Triebe in den Wintermonaten, wenn sich die Meristeme in einer Ruhephase befinden. Demgegenüber findet sich die höchste Anzahl an Absprüngen gegen Ende der Vegetationsperiode in den Monaten September und Oktober oder in/nach sommerlichen Trockenperioden (HÖSTER et al., 1968; CHANEY, 1979; CHRISTENSEN, 1975).

Die große Bedeutung einer mechanischen Belastung der Triebe für deren Abgliederung wird ebenfalls aus der Analyse der Witte-

rungsdaten deutlich. Sowohl die Windgeschwindigkeit als auch die Niederschlagsmenge sind Maße für eine mechanische Belastung der Triebe. Beide Werte zeigen signifikante Zusammenhänge, wie dies bereits von STÖLTING und STIMM (1991) an Fichten festgestellt wurde. Insbesondere in den Sommermonaten handelt es sich bei den Niederschlägen auch um Starkregen im Zuge von Gewittern, was das höhere Signifikanzniveau erklärt. Dagegen zeigen weder Temperatur und Niederschläge der Sommermonate, noch der sich daraus errechnende Regenfaktor oder das VPD, die Trockenperioden widerspiegeln, signifikante Zusammenhänge, obwohl zur Regressionsanalyse im Anhalt an KLUGMANN UND ROLOFF (1999) ein zeitlicher Versatz um eine Woche berücksichtigt wurde. Dies belegt, dass die Abgliederung nicht durch Trockenperioden ausgelöst wird und daher nicht so sehr einer Optimierung des Wasserhaushaltes dient, wie bei der Eiche (KLUGMANN UND ROLOFF, 1999). Dennoch vermögen Trockenperioden mit bei erhöhtem VPD häufigerem Stomataschluss (LÖSCH, 2003) und damit verbundener geringerer Produktivität zu einer verzögerten Eingliederung der Triebe beizutragen, was die nicht signifikanten aber positiven Zusammenhänge erklärt. Die geringe Ausprägung dieser Zusammenhänge kann ebenfalls mit dem Witterungsverlauf des Jahres 2008 begründet werden. Dieser zeigte nur geringe Abweichungen zu den langjährigen Mitteln, also keine ausgeprägte Trockenperiode (HARNISCH, 2009). Die Aussage, dass die Abgliederung vor allem auf mechanische Einwirkungen durch Wind und Niederschläge zurück zu führen ist, wird durch weitere statistische Analysen gestützt (HARNISCH, 2009).

4.2 Anatomie

Da dem Holz der Gymnospermen die der Festigung dienenden Fasern fehlen (WAGENFÜHR, 2007), spielen vor allem die lang gestreckten Tracheiden mit spiralig verdickter Zellwand bei *Taxus baccata* auch eine wesentliche Rolle als Festigungsgewebe. Dadurch, dass dieses im Abzweigungsbereich deutlich verschmälert ist, ist hier nicht nur auch, wie bei Laubgehölzen, die Wasserleitungsfähigkeit vermindert (EWERS UND ZIMMERMAN, 1984; ZIMMERMAN, 1983; KOZLOWSKI UND PALLARDY, 1997; LÖSCH, 2003), sondern auch die Festigkeit. Dies ist mit dem verminderten Anteil an Holzfasern im Bereich der Trennzone bei Laubgehölzen

vergleichbar, die Absprünge abgliedern (HÖSTER et al., 1968). In dieser Struktur ist eine Art Sollbruchstelle zu sehen, die wie eine Trennzone auch erst durch normales Xylemwachstum eingegliedert werden muss, was bei *Taxus baccata* in der Regel innerhalb von 2 bis 3 Jahren erfolgt. Da eine derartige Struktur bisher von keinem anderen Gehölz beschrieben wurde, soll diese spezielle Form der Zweigabgliederung, die eine Mittelstellung zwischen der aktiven Kladoptosis und den passiven Mechanismen der Verletzungen darstellt, gesondert als „Separation“ bezeichnet werden.

Die gedrungene Zellstruktur, die im Mark an der Basis der abgegliederten Triebe festgestellt wurde, deutet auf aktive Vorgänge bei der Abgliederung hin, mit der Ausbildung einer Trennschicht aus englumigen Zellen vergleichbar (HÖSTER et al., 1968). Da dies jedoch nur an einigen Trieben festgestellt wurde, die Veränderungen nicht auch Xylem und Phloem betrafen und auch an intakten Verzweigungsknoten keine anatomisch zu unterscheidende Trennzone zu erkennen war, kann bei *Taxus baccata* nicht von Absprüngen gesprochen werden. Es ist eher anzunehmen, dass es sich dabei um eine ähnliche Struktur handelt, wie im Mark im Abzweigungsbereich der Pinaceen (BÖHLMANN, 1969). Dort ist das Mark der ursprünglichen Knospe stark aufgebläht und wird nur vom Spitzeneristemmantel überdeckt, der dann eine auffällige Markkappe aus 3–4 Zellschichten bildet. Die unmittelbar an die Knospen-Markkappe anschließenden Markparenchymzellen des austreibenden Seitensprosses sind auch bei der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) stark in axialer Richtung gestreckt (BÖHLMANN, 1969). Die festgestellte Einlagerung von Suberin, die ebenfalls an der Basis der Stecklinge bei der autovegetativen Gehölzvermehrung beobachtet werden kann (MACCARTHAIGH und SPETHMANN, 2000), deutet auf Lebensvorgänge im parenchymatischen Gewebe des Marks nach der Abtrennung hin.

5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Junge Seitentriebe von *Taxus baccata* weisen an ihrer Basis eine mechanische Schwachstelle auf, die holzanatomisch begründet ist. Dadurch brechen sie bei mechanischer Belastung leichter und häufiger nodial ab. Es handelt sich also sozusagen um „Triebe auf Pro-

be“, bis es der Pflanze gelingt, sie durch sekundäres Dickenwachstum einzugliedern und die zunächst vorhandene Sollbruchstelle zu stabilisieren. Damit ist dieses Phänomen als weiteres Beispiel für die hohe Plastizität und Flexibilität der Verzweigung von *Taxus baccata* anzusehen. Es muss ebenfalls im Zusammenhang mit der ausgeprägten Reiterationsfähigkeit dieser Baumart (PIETZARKA, 2005) verstanden werden. *Taxus baccata* ist bis ins hohe Alter stets in der Lage, auf veränderte Außenbedingungen mit dem Austrieb von latenten Meristemen (GRUBER, 1992) zu reagieren. Daher ist es unter energetischen Gesichtspunkten sinnvoll, auch auf Teile der jungen und theoretisch sehr effektiven Nadel- und Triebmasse zu verzichten, wenn diese auf Grund einer ungünstigen Position in der Krone nur eine geringe Assimilationsleistung zeigt. Zeigt sie jedoch eine ausreichende Assimilationsleistung, erfolgt die Eingliederung schneller als zum Beispiel bei Baumarten mit Kladoptosis (KLUGMANN UND ROLOFF, 1999). Da somit bei *Taxus baccata* eine neue, spezielle Form der Zweigabgliederung festgestellt wurde, soll die *Abbildung 7* abschließend eine Übersicht über die verschiedenen Mechanismen geben.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Forstbotanischen Garten Tharandt wurden in der Zeit vom September 2007 bis August 2008 unter 20 ausgewählten Eiben die abgegliederten Triebe und Zweige erfasst. Die Anatomie der Abgliederung wurde mikroskopisch untersucht. Es konnte festgestellt werden, dass insbesondere wenig vitale, 1- bis 3-jährige Triebe aus der Schattenkrone abgegliedert wurden. Als Auslöser wurde vor allen Dingen eine mechanische Belastung durch Wind, Starkniederschläge oder den Besuch von Tieren festgestellt. Die anatomische Ursache ist in einer Verschmälerung des Xylems im Bereich der Triebbasis zu sehen. Diese Sollbruchstelle wird bei produktiven Seitentrieben nach 2 bis 3 Jahren durch sekundäres Dickenwachstum eingegliedert. Der Mechanismus der Zweigabgliederung bei *Taxus baccata* unterscheidet sich also von der aktiven Abtrennung von Absprüngen und der passiven Abtrennung von Abrissen und Abbrüchen. Daher sollte er als Separation bezeichnet werden und kann als weiteres Beispiel für die hohe Plastizität der Verzweigung von *Taxus baccata* L. gelten.

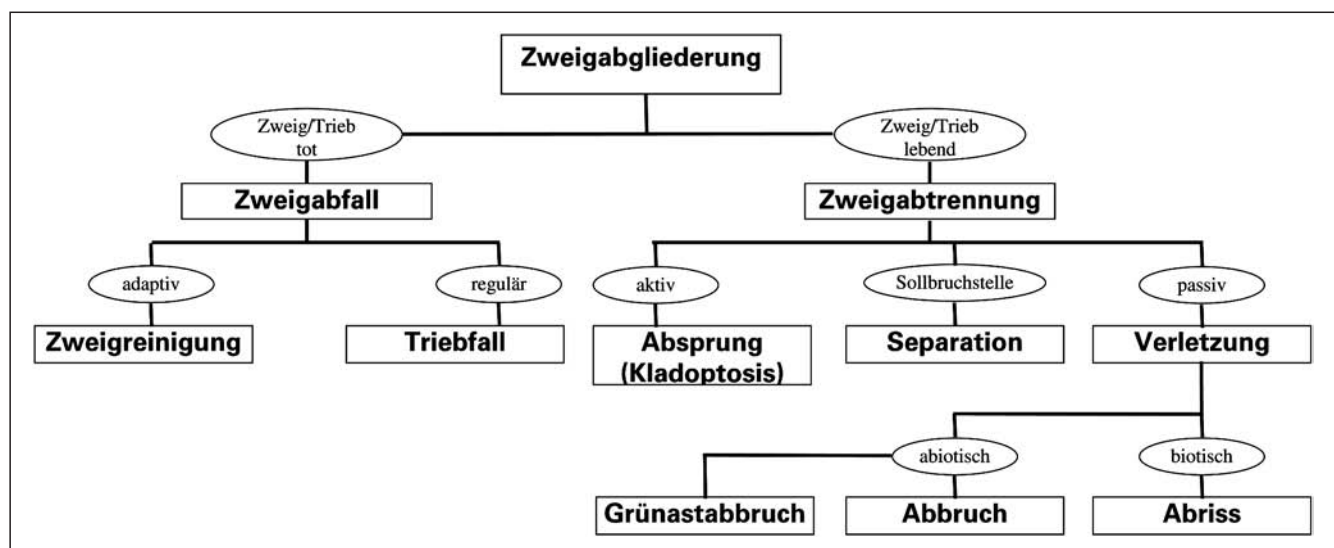


Abb. 7

Übersicht über die verschiedenen Mechanismen der Zweigabgliederung bei Gehölzen und die zugrunde liegenden Prozesse.

Schematic overview over the different mechanisms of shoot abscission and their relevant processes.

7. Abstract

Title of the paper: *On the dynamic and anatomy of shoot abscission of Taxus baccata L.*

Shoot abscission was studied on 20 selected individuals of Common yew (*Taxus baccata* L.). The study took place at Tharandt Botanic Garden and Arboretum (near Dresden, Saxonia, Germany) from September 2007 to August 2008. Fig. 7 gives an overview of different mechanisms of abscission including abscission of dead shoots, passive abscission caused by animals or wind, and active abscission of living branches with green leaves (cladogenesis). For *T. baccata* little is known about dynamics, ecology and anatomy of the abscission of vital living shoots, so this study will focus on these mechanisms.

On the ground below the studied trees could be found less vigorous, 1–3 year-old shoots without lateral branching (linear-shoots). Far more than 50 % of the shoots were abscised exactly at the shoot-base similar to the cladogenesis process (Fig. 1, 2). This shoot abscission mechanism could be observed during winter, yet also in September to November for female specimen (Fig. 3). An analysis of climate data showed significant correlations between the number of abscised shoots, wind speed, and weekly precipitation, respectively (Fig. 4). The high amount of shoots found below female yew trees in autumn might be caused by seed eating birds. This leads to the conclusion that a mechanic stress is the cause for shoot abscission in *T. baccata*.

In addition an anatomic study of the shoot-base area showed a considerable narrowing of the xylem of the first growth ring. This is evidence for the formation of a predetermined breaking zone because it has a negative effect on mechanic stability in this area (Fig. 5, 6). In vigorous shoots this area is to be integrated in the shoot's tissue by secondary growth within two years.

These findings are unique for *T. baccata* and show the plasticity and ability of this species to adapt to a changing environment. We suggest referring to this specialised and unique mechanism of abscission as „separation“.

8. Literatur

- BÜSGEN, M. und E. MÜNCH (1929): The structure and life of forest trees. Chapman and Hall Ltd., London.
- BÖHLMANN, D. (1969): Anatomisch-histologische Untersuchungen im Bereich der Astabzweigung bei Nadel- und Laubbäumen. Diss. Natwiss.-math. Fak. Freiburg.
- BÖHLMANN, D. (1971): Zur Physiologie des Zweigabsprunghes bei *Quercus*, *Populus* und *Tilia*. Allg. Forst- u. J.-Ztg. **142**, 208–211.
- BRAUNE, W., A. LEMAN und H. TAUBERT (2007): Pflanzenanatomisches Praktikum. 8. Aufl. Elsevier, Spektrum Akademischer Verlag, München/Heidelberg.
- BRESINSKY, A., C. KÖRNER, J. W. KADEREIT, G. NEUHAUS und U. SONNEWALD (2008): Strasburger. Lehrbuch der Botanik. 35. Aufl. Spektrum Akd. Verlag, Heidelberg, Berlin.
- CAO, C., L. LEINEMANN, M. ZIEHE und R. FINKELDEY (2004): Untersuchungen zur genetischen Variation und Differenzierung von Eibenbeständen mit Hilfe von Isoenzym- und DNS-Markern. Allg. Forst- u. J.-Ztg. **175**, 21–28.
- CHANEY, W. R. (1979): Leaf and twig abscission relationship in a mature white oak. Can. J. For. Res. **9**, 345–348.
- CHRISTENSEN, O. (1975): Wood litter fall in relation to abscission, environmental factors and the decomposition cycle in a danish oak forest. oikos **26**, 187–195.
- DUJESIEFKEN, D. und W. LIESE (2008): Das CODIT-prinzip. Von den Bäumen lernen für eine fachgerechte Baumpflege. Haymarket Media, Braunschweig.
- EWERS, F. W. und M. H. ZIMMERMANN (1984): The hydraulic architecture of balsam fir (*Abies balsamea*). Physiol. Plant. **60**, 453–458.
- GRUBER, F. (1992): Dynamik und Regeneration der Gehölze. Baumarchitektur auf ökologisch-dynamischer Grundlage und zur Bioindikation am Beispiel der Europäischen Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.), Weißtanne (*Abies alba* Mill.), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* Franco) und Europäischer Lärche (*Larix decidua* Mill.). Ber. Forsch.Z. Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 86/Teill.
- HAGENEDER, F. (2007): Yew: A history. Sutton Publ. Phoenix Mill, Gloucestershire, UK.
- HARNISCH, V. (2009): Untersuchungen zur Dynamik und Anatomie der Zweigabtrennung bei Eibe – *Taxus baccata* L. Dipl. Arb. TU Dresden, Tharandt.
- HEINZE, B. (2004): Zur Populationsbiologie der Gemeinen Eibe (*Taxus baccata*) Centralbl. f. d. ges. Forstwes. **121**, 47–59.
- HÖSTER, H. R., W. LIESE und P. BÖTTCHER (1968): Untersuchungen zur Morphologie und Histologie der Zweigabwürfe von *Populus* „Robusta“. Forstw. Cbl. **87**, 356–368.
- KLUGMANN, K. und A. ROLOFF (1999): Ökophysiologische Bedeutung von Zeigabsprünghen (Kladogenesis) unter besonderer Berücksichtigung der Symptomatologie von *Quercus robur* L. Forstw. Cbl. **118**, 271–286.
- KOZŁOWSKI, T. T. und S. G. PALLARDY (1997): Physiology of woody plants. Academic Press, San Diego et al.
- KRAMER, H. (1988): Waldwachstumskunde: Ökologische und anthropogene Einflüsse auf das Wachstum des Waldes, seine Massen- und Wertleistung und die Bestandessicherheit. P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin.
- LÖSCH, R. (2003): Wasserhaushalt der Pflanzen. 2. Aufl. Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim.
- MACCARTHAIGH, D. und W. SPETHMANN (1999): Krüssmanns Gehölzvermehrung. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin/Wien.
- MOUNLADOK, K. (1993): Beitrag zur Charakterisierung der Standortverhältnisse im Forstbotanischen Garten Tharandt. Dipl. Arb. TU Dresden, Tharandt.
- PIETZARKA, U. (2005): Zur ökologischen Strategie der Eibe (*Taxus baccata* L.) – Wachstums- und Verjüngungsdynamik. Forstwiss. Btr. Tharandt/Contrib. For. Sci. **25**.
- PISEK, A., W. LARCHER, W. MOSER und I. PACK (1969): Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Netto-Photosynthese. Flora B **157**, 608–663.
- ROHDE, M. (1987): Untersuchungen über die Pollenverteilung in einem Eibenbestand. Dipl. Arb. Georg-August-Univers. Göttingen.
- ROLOFF, A. (2001): Baumkronen. Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. E. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- SACHS, L. (1999): Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden. 9. Aufl. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- SCHEEDER, T. (1994): Die Eibe (*Taxus baccata* L.). Hoffnung für ein fast verschwundenes Waldvolk. IHW-Verlag, Eching.
- STÖLTING, R. und B. STIMM (1991): Zweigabsprünghen bei Fichte. Allg. Forstztschr. **46**, 102–104.
- SZANIAWSKI, R. K. (1978): An Outline of Yew Physiology. 55–64. In: BARTKOWIAK, S., BIALOBOK, S., BUGALA, W., CZARTORYSKI, A., HEJNOWICZ, A., KROL, S., SRODON, A., SZANIAWSKI, K. (eds.): The Yew – *Taxus baccata* L. Department of the National Center for Science and Technical and Economic Information. Warsaw, Poland.
- THOMA, S. (1992): Genetische Variation an Enzymgenloci in Reliktbeständen der Eibe (*Taxus baccata* L.). Dipl. Arb. Georg-August-Univers. Göttingen.
- THOMA, S. (1995): Genetische Unterschiede zwischen vier Reliktbeständen der Eibe (*Taxus baccata* L.). Forst und Holz **49**, 147–150.
- WAGENFÜHR, R. (2007): Holzatlas. 6. Aufl. Fachbuchverlag, Leipzig.
- WILLERT, D. J. V., R. MATYSSEK und W. HERPPICH (1995): Experimentelle Pflanzenökologie. Grundlagen und Anwendungen. G. Thieme Verlag, Stuttgart/New York.
- WOHLERS, A., T. KOWOL und D. DUJESIEFKEN (2001): Baumkontrolle nach Baumarten differenziert – typische Schadenssymptome und Auffälligkeiten bei Ahorn, Pappel und Robinie. Jahrb. d. Baumpflege 2001, 145–163.
- ZIMMERMANN, M. H. (1983): Xylem structure and the Ascent of Sap. Springer Verlag, Berlin et al.