

Wuchsformen der Arve (*Pinus cembra* L.) in Abhängigkeit von der ornithochoren Ausbreitung – im Vergleich mit Weidbuchen (*Fagus sylvatica* L.)

Anselm Kratochwil und Angelika Schwabe

Osnabrück und Freiburg i. Br. – Deutschland

Manuskript eingegangen am 28. Oktober 1991

Abstract

The "forgotten" depots of the European Nutcracker (*Nucifraga c. caryocatactes*) often "lead" to the development of tufts of *Pinus cembra*. In many cases the other individuals of such tufts are not suppressed by the fittest one, rather there is an intraspecific coexistence up to the senescent stage of the trees. There are fusions of separate trunks, and so frequently the individual history of older trees can only be reconstructed by studying sutures, crown structures or trunk cross sections. Different types of trunk fusions are worked out. By means of transect counting the occurrence of these "multiple-trunk trees" is documented quantitatively in different landscape ecological zones of the Engadin region (the Grisons). The data base is 3024 counted microsites of *Pinus cembra* individuals arising from seeds, including 5272 living individuals. These "multiple-trunk trees" significantly play an important role in the areas of recent glacier recession and at the alpine timberline. Their growth forms have a higher biomechanical stability. The growth forms are compared with those of solitary beeches (*Fagus sylvatica*).

1. Vorbemerkung

Wir haben in den vergangenen Jahren an mehreren der meisterhaft geführten und begeisternden Exkursionen von HEINRICH ZOLLER teilnehmen können und mit ihm die Grenzen des pflanzlichen Lebens z. B. im Oberengadin oder am Mont Ventoux (Provence) studieren dürfen. ZOLLER hat hier immer wieder auf die Bedeutung der Koexistenz von Organismen in extremen Lebensräumen hingewiesen und wollte gern den Begriff der „Strategie“ („Lehre der Kriegsführung“) durch den des „Lebensmusters“ ersetzt wissen.

Am Beispiel der Wuchsformen von *Pinus cembra* möchten wir ein Beispiel für „intraspezifische Koexistenz“ in der Pflanzenwelt aufzeigen, bei der positive Interaktionen zwischen Einzelindividuen ein Existieren an Extremstandorten fördern. Daß diese Koexistenz möglich wird, läßt sich auf das Beziehungsgefüge zwischen Arve (*Pinus cembra*) und Tannenhäher (*Nucifraga c. caryocatactes*) zurückführen.

Die ersten Beobachtungen zu dieser Studie haben wir auf 2 Exkursionen der Basler Botanischen Gesellschaft (1986 Oberengadin mit HEINRICH ZOLLER und 1987 Zermatt mit J.-L. RICHARD) machen können, weitere Untersuchungen folgten dann bei Aufenthalten im Engadin und Puschlav in den Jahren 1988, 1989, 1990 und 1991.

Festschrift Zoller. Dissertationes Botanicae 196: 107–134.

J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlg., Berlin-Stuttgart 1993

2. Einführung

Seit dem Jahre 1984 studieren wir Wuchsformen freistehender Buchen in extensiv genutzten Weiden, sogenannte Weidbuchen. Besonderes Augenmerk schenken wir hierbei den Verwachsungsprozessen der Buchenstämme (SCHWABE & KRATOCHWIL 1986, 1987; KRATOCHWIL & SCHWABE 1987). Aufgrund der gesammelten Erfahrungen fielen uns ähnliche Gesetzmäßigkeiten auch bei der Arve auf, obwohl die voneinander abweichende Holzanatomie (u. a. Bildung von Reaktionsholz bei den Gymnospermen als Druckholz, bei den Angiospermen als Zugholz) dies nicht vermuten ließ. Vielfach konnten wir Mehrstamm-Arven finden, die sehr unterschiedliche Ausprägungen der Verwachsung zeigen; so bot es sich an, die vielfältigen Erscheinungsformen zu typisieren, um einen besseren Zugang für eine Kausalanalyse zu haben.

Die Wuchsformen bei Arven wurden bisher unseres Wissens nach noch nicht synoptisch unter Einbeziehung der „Pflanzung“ durch den Tannenhäher und der Verwachsungsintensität der Stämme behandelt; auch dem Werk über *Pinus cembra* in den Ostalpen (SCHIECHTL & STERN 1975–1984) fehlt dieser Gesichtspunkt. SCHROETER (1908) erwähnt 7 verschiedene physiognomische Arven-Typen (Kandelaberarve, Wipfelbrucharve, Blitzarve, Windarve, Wurfarve, Verbißarve und Legarve), und auch KLEIN (1908) beschäftigte sich mit der „Physiognomie“ der Arve und charakterisierte besonders die bizarren Gestalten nahe der Waldgrenze. Eine Zusammenstellung verschiedener Wuchsformen gibt RIKLI (1909). Genauso wie bei den Weidbuchen erkannte KLEIN (l. c.) bereits einige Gesetzmäßigkeiten der Wuchsform, ohne aber Beziehungen zur „Pflanzung“ durch den Tannenhäher zu sehen. An der aktuellen Waldgrenze sind die Wuchsformen junger Arven von HOLTMEIER (z. B. 1985) analysiert und als Häher-„Pflanzungen“ klassifiziert worden, u. a. unter Berücksichtigung von Schäden durch Pilzbefall bei längerer Schneebedeckung oder durch Eisgebläse.

Wir stellten uns u. a. folgende Fragen:

- Hängt das häufige Vorkommen von Mehrstamm-Arven mit der ornithochoren Ausbreitung der Arvensamen durch den Tannenhäher zusammen?
- Lassen sich unterschiedliche Typen von Verwachsungen herauschälen?
- Spielt der Verbiß durch Wild oder Vieh eine Rolle, so wie es bei Weidbuchen zu beobachten ist?
- Sind Verwachsungen mehrerer Einzelstämme auch bei der Analyse von Stammquerschnitten feststellbar?
- Sind bestimmte Wuchsformen auf landschaftsökologische Zonen beschränkt?

3. Rekapitulation der Wuchsformen von Weidbuchen

Im folgenden möchten wir komprimiert einige Ergebnisse, die wir an den Weidbuchen und an Grenzstandorten von *Fagus sylvatica* gewonnen haben, darstellen, da sie für das Verständnis der nachfolgenden Ausführungen über *Pinus cembra* wichtig sind. Wir verzichten hierbei aus Platzgründen auf Abbildungen und verweisen auf die oben zitierten Arbeiten.

A. Der verwachsene Polykorm (1 Individuum)

Durch Rinder verbissene junge Buchen werden durch den Wegfall der Apikaldominanz zu basitonem Wachstum und zur Anlage von Teilstämmen angeregt („Kuhbüsche“). Da das Rind mit zunehmender Größe des „Kuhbusches“ dessen Zentrum nicht mehr erreichen kann, wachsen im Schutz eines verbissenen Randbereiches in der Mitte mehrere Teilstämme aus („auswachsender Kuhbusch“). Die Teilstämme verwachsen in einem späteren Stadium miteinander und bilden Einzelkronen aus; dennoch entsteht der physiognomische Eindruck eines monokormen Baumes. Die Verwachsung der Teilstän-

me ist oft so weit fortgeschritten, daß nur noch Suturen an den Nahtstellen übrig bleiben und an ihre Herkunft erinnern.

Analog bildet auch *Nothofagus* auf der Südhalbkugel nach Rinderverbiß entsprechende Wuchsformen aus, so z. B. *Nothofagus solandri* (Neuseeland/Lake Havea). Dies teilte uns freundlicherweise Frau Prof. Dr. I. ULLMANN (Würzburg) mit und stellte uns Bildmaterial zur Verfügung.

B. Der nicht verwachsene Polykorm (1 Individuum)

Nahe der aktuellen Waldgrenze und auf Sonderstandorten, z. B. in den Vogesen am Hohneck (1200 – 1280 m ü. M.), wird bei der Buche bedingt durch Schneedruck und verstärkt durch Windeinfluß ein basitones Wachstum von Teilstämmen gefördert. Es bilden sich niedrige – 4 m hohe, säbelwüchsige Teilstämme. Diese berühren sich nicht und haben – verstärkt durch den geringen Zuwachs in den höheren Lagen – auch keine Möglichkeit, miteinander zu verwachsen. Viehverbiß spielt nach einigen Stammanalysen, die wir an Bäumen am Hohneck machten, keine oder nur eine geringe modifizierende Rolle.

Ähnliche säbelwüchsige Buchen kommen auch in Lawinenzügen des Gentesales (Berner Oberland) vor, die sogenannten „Studbuchen“. Diese Wuchsformen wurden in einer Studienarbeit bei H. ZOLLER näher untersucht (N. FELICE, Mskr.). Auch im Schwarzwald gibt es um 1200 m ü. M. Krüppelbuchen mit mehreren Teilstämmen, die – infolge von Schneedruck – bogenförmig an der Basis auseinanderweichen und aufgrund des geringen Zuwachses sich selbst im Seneszenzstadium nicht berühren.

C. Die verwachsene Doppel-/Tripel-Weidbuche (2–3 Individuen)

Entwickeln sich 2 oder 3 *Fagus sylvatica*-Jungpflanzen auf einer Extensivweide in einer Gruppe (zumeist in geringer Entfernung von einem Weidbuchen-Mastbaum und damit genetisch verwandt) und werden sie wie bei Typ A verbissen, so entstehen Doppel-/Tripel-Kuhbüsche und später Doppel-/Tripel-Weidbuchen, die sich an den Kontaktstellen der Individuen berühren, aber nicht vollständig verwachsen. Dies konnten wir besonders eindrucksvoll im Jahre 1989 beobachten, als eine Doppel-Weidbuche durch Blitzschlag genau an der Berührungsstelle der beiden Individuen auseinanderbrach und das z. T. noch erhaltene Periderm an der einstigen Kontaktstelle der Individuen deutlich sichtbar wurde.

D. Mehrstamm-Buchen (mehrere Individuen)

Mehrere zumeist genetisch verschiedene Heister bilden – als Büschel gepflanzt – Mehrstamm-Buchen mit oft nur geringen Verwachsungstendenzen. Sie entwickeln sich in vielen Fällen trichterförmig auseinanderstrebend, seltener stehen sie im unteren Stammbereich dicht nebeneinander und zeigen Verwachsungen. Die Mehrstamm-Buchen sind vor allem aus den westfälischen Mittelgebirgen (Sauerland, Teutoburger Wald) bekannt geworden (POTT 1985, POTT & HÜPPE 1991, SCHWABE & KRATOCHWIL 1986) und wurden dort systematisch gepflanzt, um die Wiederbestockung ehemaliger Weidegebiete zu fördern.

4. Untersuchungen an *Pinus cembra*: topographische Lage der Gebiete und Methoden

Unsere Untersuchungen wurden vor allem im Unter- und Oberengadin und im Puschlav durchgeführt. Ein Schwerpunkt lag im ausgedehnten *Larici-Pinetum cembrae* des Stazer Waldes und des Taiswaldes bei Celerina und Pontresina im Oberengadin. Zusätzliche Einzelbeobachtungen stammen aus der Umgebung von Zermatt und Davos sowie aus dem Grimselgebiet (Abb. 1).

Die Charakterisierung und Typisierung der Wuchsformen erfolgt nach Art und Intensität der Verwachsung einzelner Teilstämme und nach deren Anzahl. Darüberhinaus führten wir einen aktualistischen Vergleich durch mit dem Ziel, die Ontogenese der Mehrstamm-Arven von den Jugendstadien bis zu den Seneszenzstadien zu rekonstruieren.

Angaben über Zuwachs und Verwachsungsprozesse einzelner Mehrstamm-Arven erhielten wir über die Analyse von Stammquerschnitten gefällter Bäume. Wir haben solche Untersuchungen bereits an Stammscheiben gefällter Weidbuchen durchgeführt

senen Bestand und den Zählungen an der Waldgrenze analysierten wir Streifenprofile von ca. 10–50 m Breite (je nach Dichte des Gehölzaufwuchses).

Nach unseren Erfahrungen ist es möglich, bei Berücksichtigung von Suturen im Stammbereich und vor allem von „Garbenstrukturen“ der Arvenkronen (s. dazu Kap. 5.4, 5.5) die Zahl der beteiligten Einzelstämme in den meisten Fällen einzuschätzen. Heterogene Arven-Gruppen, bei denen nicht zweifelsfrei entschieden werden konnte, ob sie aus einem oder mehreren „Nestern“ hervorgegangen waren, und Bäume, bei denen die Mehr- oder Einstämmigkeit nicht eindeutig erschlossen werden konnte, wurden nicht berücksichtigt. Die Quote der auf diese Weise nicht erfaßten Bäume liegt unter 5 % (lokal unter 10 %). Obwohl wir „kritische Fälle“ nicht erfaßt haben, ist eine sehr geringe Quote von Fehleinschätzungen in Altholz-Beständen nicht auszuschließen.

5. Ergebnisse und Diskussion

5.1 Keimung und Jugendstadien von *Pinus cembra*

Vor allem aufgrund der Untersuchungen von MATTES (1978, 1982) im Oberengadin (Schwerpunkt: Stazer Wald) sind wir sehr gut über die Anlage von Arvensamen-Verstecken durch den Tannenhäher informiert; es sei hier auf die Fülle der dort wiedergegebenen Ergebnisse verwiesen (s. auch HOLTMEIER 1965, 1966). Bereits in der älteren Schweizer Literatur finden sich Hinweise auf die große Leistung des Hähers bei der Ausbreitung der Samen (s. z. B. CAMPPELL 1950, FURRER 1955).

Für das Aufkommen von Arven-Jungwuchs sind die nicht wiedergefundenen (nach MATTES l. c. nur 20 % der Gesamtverstecke) bzw. „vergessenen“ oder in guten Samenjahren nicht genutzten Verstecke von entscheidender Bedeutung. Jedes Vogelindividuum kann über 10 000 Verstecke besitzen; MATTES (l. c.) ermittelte eine mittlere Samenzahl von 3,5 pro Versteck.

Häufig fanden wir „Arvennester“ mit besonders vielen Jungpflanzen pro „Nest“ (> 10) in den Hochmooren, die eingebettet im Stazer Wald liegen, z. B. an den jeweils höchsten Punkten von *Sphagnum nemoreum*- und *Sphagnum fuscum*-Bulten. Hierbei handelt es sich oft um vorläufige, sog. Zwischenverstecke des Tannenhähers (MATTES 1978). Auch oberhalb des Taiswaldes (Pontresina), im Bereich der NO-exponierten Trogschulter von Muottas da Puntraschigna, kamen in einem Hoch-/Niedermoor-komplex (2200 m ü. M.) „Arvennester“ im Hochmoorbereich mit bis zu 12 Sämlingen vor (Abb. 2). Diese „Nester“ haben zwar auf den Hochmoorbulten keine Chance, sich längerfristig zu etablieren, vermitteln aber ein Bild über die Keimfähigkeit bei ausreichender Feuchte, Belichtung und bei fehlendem Einfluß von Steinwild und Weidevieh an großflächigen Moorstandorten in Muldenlage. Maximal wurden bisher 23 Arvensämlinge pro Nest beobachtet (SUTTER 1981).

Im Bereich der aktuellen Waldgrenze am SW-Hang ob Pontresina (unterhalb Piz Languard und Schafberg) sind an den Steilhängen in einem der Haupt-Steinwildgebiete sehr starke Rindenschäden bei mehrjährigen Arven-Jungpflanzen festzustellen, so daß auch aus diesem Grunde oft nur 1 Individuum eines „Nestes“ oder keines überlebt. Bei einem frühen Schnee-Einbruch Ende Oktober/Anfang November 1990 beobachteten wir am Schafberg bei Pontresina vielfach frischen Rindenverbiß bei –20-jährigen Jungarven in den Wintereinständen des Steinwildes im Bereich der aktuellen Waldgrenze (s. auch HOLTMEIER 1968, 1969). BISAZ (1968a) gibt an, daß die Schäden heute wahrscheinlich noch ein größeres Maß erreichen als bei der ehemaligen Nutzung durch Bergamasker Schafe.

Aufgrund dieser Beobachtungen ist anzunehmen, daß unter natürlichen Bedingungen (geringerer Steinwild- und Hirscheinfluß, kein oder nur sehr geringer Weidedruck) im Bereich der aktuellen Waldgrenze „Arvennester“ mit mehr als 10 Jungpflanzen pro „Nest“ weitaus häufiger auftreten würden, als heute beobachtbar ist.

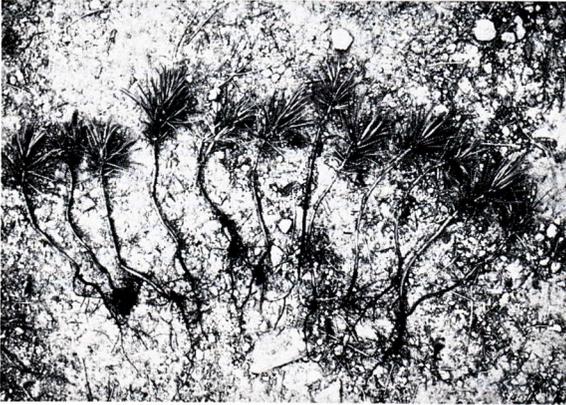


Abb. 2: Arvennest mit 12 Sämlingen, die in einem Tannenhäher-Versteck auf einem Hochmoorbult keimten (Trogschulter oberhalb Taiswald/Pontresina, 2200 m ü. M., 29.7.1989).

Nach Verbiß ist die Arve als gymnosperme Art nicht in der Lage, in jungem Alter nach Absterben des Haupttriebes basiton aus dem Stock nachzutreiben. So führt der Verbiß nicht – wie bei den Weidbuchen – zur Bildung von Polykormen mit Verwachsungsprozessen. KIRCHNER et al. (1909) und RIKLI (1909) erwähnen, daß die Arve stark unter Ziegenverbiß leidet, und im Gegensatz zur Fichte nur wenige Zweige ersetzt werden. Ein völliges Ausbleiben von Arven-Jungwuchs durch Bergamasker Schafe und Ziegen beschreibt FURRER (1955) für das Averser Tal (Graubünden); auch nennt er als Grund für den Mißerfolg von Arvenaufforstungen im Bündnerschiefer-Gebiet u. a. besonders den Verbiß durch Hirsche.

5.2 „Büschel-Kernwüchse“ der Arve

Bei den „Arvennestern“ (Abb. 3) handelt es sich um ornithogene „Einsaat in Pflanzlöcher“ analog den anthropogenen Büschelpflanzungen der Buche (s. o.). Dabei können in einem Versteck Arvensamen liegen, die oftmals von verschiedenen Bäumen oder sogar aus verschiedenen Naturräumen (z. B. Bergell/Oberengadin) stammen und sich im Kehlsack des Vogels vermischen; dies bestätigte H. MATTES (mdl. Mitt.) aufgrund seiner langjährigen Beobachtungen. Der Kehlsack des Tannenhähers faßt mehr als 100 Arvensamen (maximal wurden bisher 134 nachgewiesen, s. GLUTZ VON BLOTZHEIM 1964). Die Entfernungen liegen bei den Transporten der Samen zu den Verstecken bei bis zu 15 km einschließlich der Überwindung von bis zu 700 Höhenmetern (MATTES 1978). Wir konnten mehrfach im November 1990 den Überflug des Bernina-Tales bei Pontresina (Val S-chüra – Schafberg) beobachten.

Daraus ergibt sich, daß sich die „Arvenbüschel“ oftmals aus genetisch verschiedenartigen Individuen zusammensetzen, ganz entsprechend den Büschelpflanzungen der Buche (s. o.). Der Überbegriff „Sippschaft“ für diese Büschel, wie er z. B. von KUOCH & AMIET (1970) verwendet wird, erscheint uns daher nicht ganz treffend, und wir möchten korrespondierend zu den Verhältnissen bei der Buche von „Büschel-Kernwüchsen“ sprechen.

Man sollte vermuten, daß sich durch harte Auslese, bedingt vor allem durch Wurzelkonkurrenz (HOLTMEIER 1989), der konkurrenzkräftigste Sämling in jedem Falle durchsetzt, und jeweils aus den Kernwüchsen nur ein einziger Baum hervorgeht. Dies trifft sicher in vielen Fällen zu. Von KUOCH & AMIET (1970) wird angegeben, die über-



Abb. 3: Charakteristisches „Arvenbüschel“, aus einem Häherversteck hervorgegangen, an der aktuellen Waldgrenze von Muottas Muragl bei Pontresina (2200 m ü. M., 28.10.1990). Im Hintergrund das Oberengadiner Haupttal mit ehemaligen Ackerterrassen ob Celerina.



Abb. 4: 4-Stamm-Arve im Vorfeld des Morteratsch-Gletschers; bisher sind keine Verwachsungen feststellbar (1900 m ü. M., 30.10.1990).

lebende Jungarve könne ab etwa einem Alter von 8 Jahren die Wurzelsysteme der abgestorbenen Jungarven „übernehmen“ (s. dazu auch Kap. 6). Die Autoren führen aus (p. 273):

„Während der ... Aufwuchsperiode erlangen, je nach Kollektivgröße, einzelne oder einige wenige Pflanzen einen entscheidenden Vorsprung vor den restlichen, die mehr und minder im Konkurrenzkampfe benachteiligt werden und allmählich eingehen.“

Viele der Büschel-Kernwüchse weichen von dem hier geschilderten Typ ab und dies, wie wir zeigen werden, abhängig von der jeweiligen landschaftsökologischen Zone, in der sie anzutreffen sind. Selbst im Seneszenzstadium der Bäume finden sich noch ehemalige Büschel-Kernwüchse, die im Stammbereich mit unterschiedlichen Intensitätsgraden verwachsen sind.

In sehr vielen Fällen wachsen mehrere Jungarven eines Arvennestes aus. Zunächst haben die Stämmchen an der Basis noch keinen Kontakt (Abb. 3, 4); später entwickeln sie sich zu Mehrstamm-Arven, deren Stammbasen sich mit zunehmendem sekundären Dickenwachstum berühren und miteinander verwachsen (Abb. 5).

Im Laufe der Zeit kommt es auch in oberen Stammbereichen zu weiteren Verwachsungen, so daß, obwohl es sich um mehrere Individuen handelt, analog zu den Verwachsungstypen der Buche (Typ A, Polykorm, 1 Individuum) Mehrstamm-Arven mit dem physiognomischen Eindruck eines Monokorms entstehen (Abb. 6). Die Suturen zwischen den einzelnen Stämmen sind häufig noch gut erkennbar (Abb. 7). An der Verwachsung können über 10 Einzelstämme beteiligt sein, in der Regel sind es jedoch weniger. Bei den Mehrstamm-Buchen konnten wir ähnliche Verwachsungsintensität-



Abb. 5: 3-Stamm-Arve mit starken Verwachsungen im unteren und bei 2 Stämmen im gesamten Stammbereich und gut sichtbaren Suturen (oberhalb Findelbach/Zermatt, 2020 m ü. M., 30.7.1987).

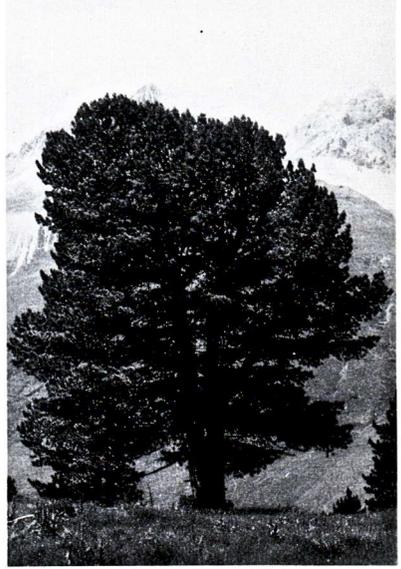


Abb. 6: Windgeformte 2-Stamm-Arve, an der Basis verwachsen, die die Physiognomie eines Monokorms hat (Tamangur bei S-charl/Unterengadin, 2340 m ü. M., 5.8.1991).

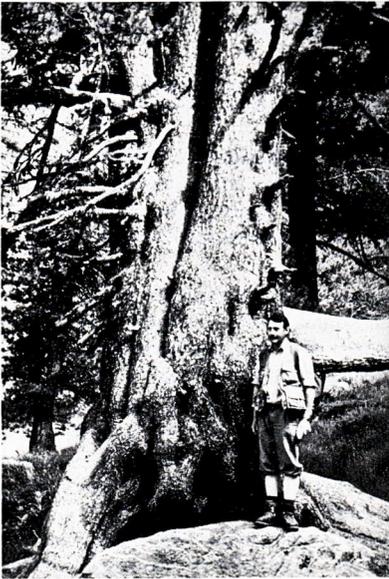


Abb. 7: Arve mit Suturen im Seneszenzstadium, die darauf hinweisen, daß es sich um eine Mehrstamm-Arve, hervorgegangen aus einem „Büschel-Kernwuchs“, handelt (Muottas da Schlarigna, 2150 m ü. M., 7.8.1989).

ten, wie sie bei diesem Mehrstamm-Typ der Arve feststellbar sind, nur sehr selten beobachten.

Besonders häufig sind Mehrstamm-Arven, wie wir zeigen werden, auf schütter bewachsenen ökologischen Grenzstandorten (Möglichkeit der seitlichen Wurzelexpansion), z. B. auf blockreichen Moränen oder Felsen; sie fehlen aber auch in extensiv genutzten Wirtschaftswäldern mit höherem Feinerdeanteil nicht. Ob es hier regelmäßig auch zu intraspezifischen Wurzelverwachsungen kommt, ist noch nicht geklärt, nach den Ergebnissen bei anderen *Pinus*-Arten aber zu vermuten (s. Kap. 6). Bei stärkerer „Auslese-Durchforstung“ wird in der Regel nur ein Individuum eines Büschels gefördert und die anderen zumeist im Stangenholzalter weggeschlagen; daher sind Mehrstamm-Arven in diesen Wäldern unterrepräsentiert.

Da das Vorkommen von Mehrstamm-Arven in verschiedenen landschaftsökologischen Zonen nicht einheitlich ist, sei – bevor wir eine Charakterisierung der verschiedenen Wuchsformen vornehmen – ihr Verteilungsmuster in der Landschaft am Beispiel des Ober- und Unterengadins vorgestellt.

5.3 Verteilungsmuster von Mehrstamm-Arven in der Landschaft des Ober- und Unterengadins

In 29 Teilgebieten (die unten nach den Bezeichnungen der „Landeskarte der Schweiz 1:25 000“ unter Punkt A–F aufgelistet sind) wurden im Ober- und Unterengadin sowie im Puschlav Stammzählungen von insgesamt 5272 lebenden Individuen und 3024 Kernwuchsstellen der Arve durchgeführt.

Die Ergebnisse werden in Abb. 8a–f und 9 komprimiert dargestellt und im folgenden erläutert. Die Gebiete sind 6 Typen zugeordnet worden, die **definierbare landschafts-ökologische Zonen charakterisieren** (Gletschervorfeld, aktuelle Waldgrenze, Parkzone unterhalb der aktuellen Waldgrenze) oder im Falle von geschlossenen Wäldern durch verschiedenartiges Alter und/oder Bewirtschaftung gekennzeichnet werden (Jungwuchs, reife Bestände extensiv oder nicht bewirtschaftet).

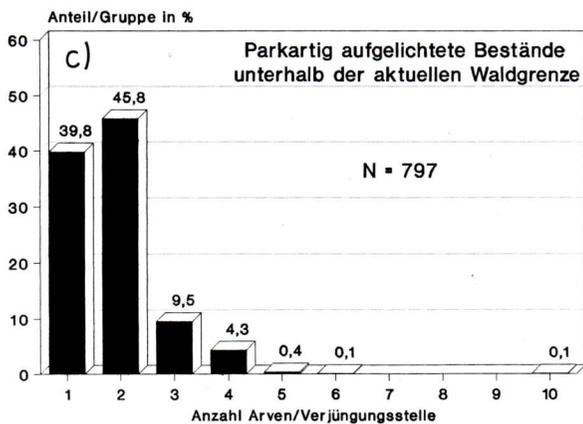
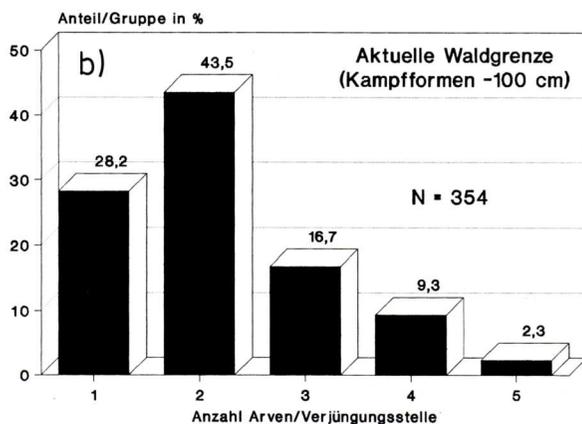
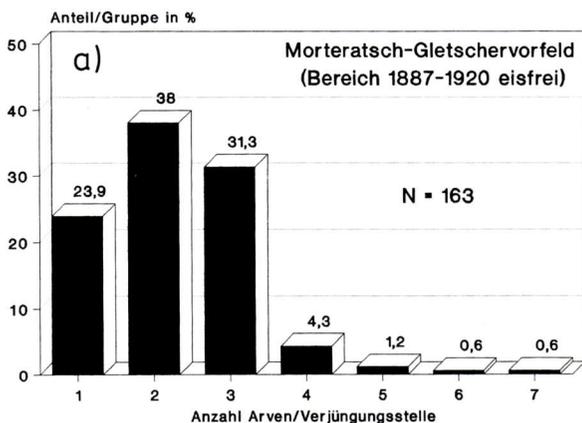
A. Bereiche im Gletschervorfeld des Morteratsch-Gletschers, 1900 m ü. M., Bäume und Bäumchen ab (1,5) 2 m Wuchshöhe; Abb. 4, 8a, 9

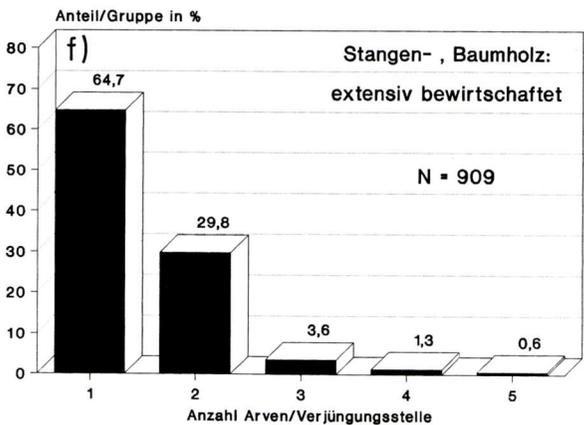
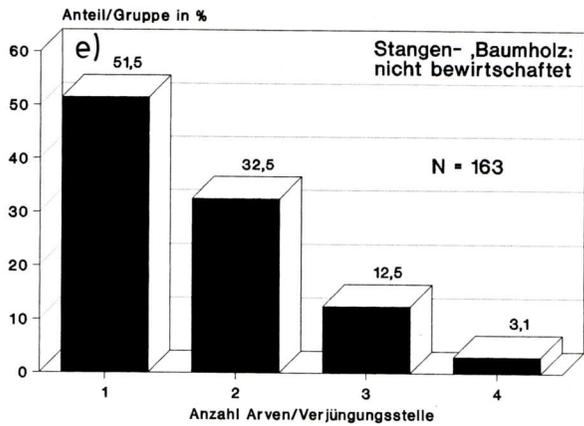
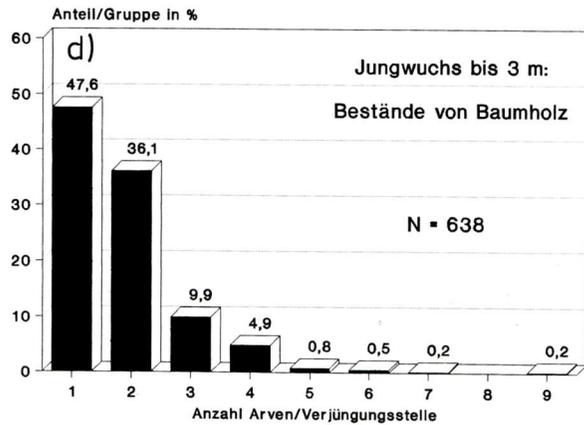
Im Bereich des Gletschervorfeldes, das von 1857–1920 eisfrei geworden ist, tritt die Arve – ebenso wie am benachbarten Roseggletscher – als Pionier auf und erreicht z. Zt. maximal 5 m Höhe. Dagegen fanden wir in der erst seit 70 Jahren eisfreien Zone in dem Transekt nur 2 Bäumchen.

Das Pionierverhalten der Arve und weitgehende Fehlen der Lärche wird von ZOLLER & BROMBACHER (1984) und BÄUMLER (1988, zit. ebd.) auf das trockene Grobschuttsubstrat und fehlendes feuchtes Feinmaterial, das die Lärche begünstigt, zurückgeführt. LÜDI (1958) erwähnt bereits Individuen von *Pinus cembra* im Vorfeld des Morteratschgletschers, die damals unter 1 m hoch waren. Der Anteil der 3-Stamm-Arven erreicht hier mit 31,3 % den höchsten Wert aller untersuchten Typen; auch die mittlere Zahl der Arven pro Kernwuchs-Stelle ist mit 2,5 hoch (Abb. 9). Niedriges Durchschnittsalter und schwächere Wildbelastung (insbesondere Steinwild), gepaart mit günstigem Lichtklima, sind hier wichtige ökologische Faktoren.

Folgende Doppelseite:

Abb. 8a–f: Verteilungsmuster von 1- und Mehrstamm-Arven in verschiedenen landschaftsökologischen Zonen im Engadin und Puschlav. Die Daten wurden bei Transekt-Zählungen in den Jahren 1989–1991 erhoben; N bezeichnet die Zahl der ausgezählten Kernwuchs-Verjüngungsstellen. Weitere Angaben siehe Text.





B. Kampfzonen („Vorposten“ im Sinne von HOLTMEIER 1985) im Bereich der aktuellen Waldgrenze, 2200–2350 m ü. M., Bäumchen und Bäume ab 1–2 m Wuchshöhe; Abb. 2, 8b, 9, 10

Gebiete: oberhalb Alp Languard und Suot Paradis ob Pontresina; Munt da la Bës-cha ob Pontresina; ob Lej dals Chöds; Munt da la Bës-cha ob Celerina, Val da Camp/Puschlav, Tamangur bei S-charl; Tavrü bei S-charl.

In dieser landschaftsökologischen Zone überwiegen mit 43,5 % die 2-Stamm-Arven, aber auch 3-Stamm-Arven sind mit 16,7 % (oft an Felsstandorten wachsend) stark vertreten; die mittlere Zahl der Individuen pro Kernwuchs-Stelle liegt bei 2,2. Gletscher-vorfeld und aktuelle Waldgrenze unterscheiden sich in der Zahl der Arven/Verjüngungsstelle signifikant von den folgenden Typen (Abb. 9).

Die Büschel-Kernwüchse der Arve zeigen in der Kampfzone an der aktuellen Waldgrenze – obwohl es sich nicht um Klone handelt – in ihrer Wuchsform eine Analogie zu den Polykormonen z. B. von *Picea abies*, wie sie z. B. in den grundlegenden Arbeiten von KUOCH & AMIET (1970) und TRANQUILLINI (1979) beschrieben wurden; auch in Nordamerika gibt es korrespondierende klonbildende Sippen an der Waldgrenze (z. B. *Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*; s. HOLTMEIER 1989). Bereits CAMPPELL (1950) weist auf die andersartige Entstehung der Arvengruppen durch Häher-Samenversteck hin.

C. Parkartig aufgelichtete Baum-Bestände unterhalb der aktuellen Waldgrenze (z. T. schwer trennbar mit dieser verzahnt), 2000–2250 m ü. M.; Abb. 8c, 9

Gebiete: bei der Alp Languard, Muottas Muragl und Schafberg ob Pontresina (ohne Berücksichtigung von Arven-Aufforstungen am Schafberg); unterhalb Muottas da Schlarigna; Spuondas da Staz ob St. Moritz-Bad; Munt da la Bës-cha ob Celerina; Alp Clavadatsch ob Cristolais (Samedan), Val da Camp/Puschlav, Tamangur bei S-charl.

Bei diesem Typ sind 1er- und 2er-Gruppen fast gleich häufig vertreten; der ehemals starke Weideeinfluß in dieser Zone und das z.T. schon eingeschränkte Lichtklima spielen hier sicherlich eine Rolle. Auch eine geringe Bedeutung nicht-ornithochor ausgebreiteter Samen kann hinzutreten. Die mittlere Zahl der Arven pro Kernwuchs-Stelle liegt bei 1,8.

D. Jungwuchs bis 3 m Höhe innerhalb von geschlossenen Baumholz-Beständen, 1800–1980 m ü. M.; Abb. 8d, 9

Gebiete: Stazer Wald ob St. Moritz-Bad mit Ausnahme *Picea abies*-reicher Gebiete, randlich Alp da Staz und Plaun da Staz, randlich Val S-chüra ob Pontresina; Tamangur bei S-charl.

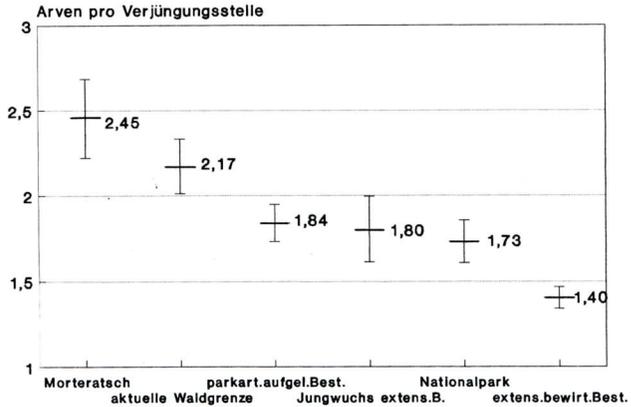
Zählungen des 1–3 m hohen Jungwuchses im Stazer Wald und Randgebieten sowie im nicht bewirtschafteten Arvenwald „Tamangur“ erbrachten Werte von im Mittel 1,8 Individuen pro Kernwuchs-Stelle. Die Werte von MATTES (1978), der im Stazer Wald 1–20jährige Jungpflanzen (allerdings unter Einbeziehung abgestorbener Individuen und von Gebieten mit stark schattender Fichte; Zahl seiner ausgezählten Kernwuchs-Stellen 218) liegen etwas niedriger (1,5). Auch hier muß man mit Jungwuchs aus nicht-ornithochorer Ausbreitung rechnen. Erstaunlich ist, daß sich bei einem Vergleich mit nicht bewirtschafteten Baumholz-Beständen an der Grundverteilung 1er-, 2er-, 3er-Stämmchen/Stämme im Prinzip wenig ändert.

E. Stangen- (p. min. parte), Baumholz, geschlossene Bestände, nicht bewirtschaftet; Abb. 8e, 9

Gebiete: Nationalpark, unterhalb Munt la Schera (God dal Fuorn, God la Drossa), geschlossener Bestand 1800–2100 m ü. M., reich an schwachen Arvenstämmen (Stangenholz), Mischung mit *Pinus mugo* var. *arbores*; Tamangur bei S-charl 2100–2200 m ü. M.

Das von CAMPPELL & TREPP (1968) unterhalb Munt la Schera als *Rhododendro-Vaccinium cembretosum* kartierte Steilhang-Gebiet weist neben dickstämmigen Arven im

Abb. 9: Gekeimte und sich entwickelnde, lebende Arven pro Verjüngungsstelle: verschiedene landschaftsökologische Zonen und Altersklassen. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen.



Baumholzalte, auch viele Stangenhölzer und Dürrlinge auf. Obwohl zum Nationalpark gehörend, sind die angestrebten Urwald-Verhältnisse durch den überhöhten Rotwildbesatz (jede junge Fichte ist verbissen) gestört.

Es können trotz des schlechteren Lichtklimas (im Vergleich zu Typ A–C) und der verstärkten Konkurrenz auch mit anderen Holzarten (s. o.) noch 32,5 % Kernwuchs-Stellen der Arve mit 2 Stämmen festgestellt werden; die mittlere Zahl der Individuen pro Kernwuchs-Stelle beträgt 1,7. Die nicht-ornithochore Ausbreitung spielt in geschlossenen Waldbeständen eine Rolle und hat sicherlich einen Anteil.

Parkzone, nicht bewirtschaftete Bestände und Jungwuchs verhalten sich in Bezug auf die mittlere Zahl der Arven/Verjüngungsstelle recht einheitlich (Abb. 9) und sind scharf von den anderen Typen abgesetzt. Auf eine geringe Unschärfe durch nicht erkannte Mehrstamm-Arven in Altholz-Beständen wurde bereits hingewiesen (s. Kap. 4); dies gilt vor allem für Typ E und F.

F. Stangen- (p.min.parte), Baumholz, geschlossene Bestände, extensiv bewirtschaftet, 1800–2000 m ü. M.; Abb. 8f, 9

Gebiete: Stazer Wald ob Pontresina, Celerina und St. Moritz-Bad; Sur Plaun ob Samedan; God Spundas-Rosatsch ob St. Moritz-Bad; Tais Giuven und Chalchagn zwischen Surovas und Morteratsch; Val da Camp/Puschlav.

Auch in diesen geschlossenen Altbeständen sind noch circa 30 % aller Bäume 2-Stamm-Arven. Diese Individuen koexistieren bereits über Jahrzehnte. Einige frisch ausgelichtete 2er-Stämme (Wegschlagen eines Individuums) wurden in die Zählung einbezogen. Auch hier spielt nach MATTES (1978) die nicht-ornithochore Ausbreitung eine Rolle. Die mittlere Zahl der Individuen pro Kernwuchs-Stelle liegt bei 1,4 und setzt sich scharf von den anderen Typen ab. Die Verteilung der Stammtypen gemäß Abb. 8f gilt auch für die Waldungen, die nach BISAZ (1968a) Arvenstämme mit „Idealformen“ (vollholzige und durchgehende Achse) enthalten: der nordexponierte Hangfuß von Stazer- und Taiswald bei Pontresina.



Abb.10: 4-8 m hohe Arven-Baumgruppe der Kampfzone an der aktuellen Waldgrenze, die ausschließlich von Mehrstamm-Arven aufgebaut wird (Tamangur bei S-charl/Unterengadin, 2350 m ü. M., 5.8.1991).

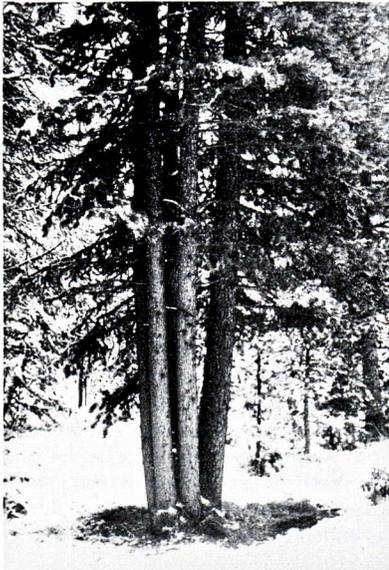


Abb. 11: 5-Stamm-Arve ohne Verwachsungstendenzen im Stazer Wald (1800 m ü. M., 1.11.1991).



Abb. 12: 2-Stamm-Arve mit Verwachsungen an der Basis und Ausbildung einer „gemeinsamen“ Krone (Stazer Wald: Plaun da Staz, 1920 m ü. M., 2.11.1990).

5.4 Wuchsformen der Büschel-Kernwüchse („Koexistenz-Typen“)

Es lassen sich bei *Pinus cembra* folgende Verwachsungs-Typen feststellen; in jedem Falle handelt es sich um mehrere Individuen:

A. Mehrstamm-Arven ohne oder mit sehr geringen Verwachsungsprozessen

Wie bei den Mehrstamm-Buchen gibt es auch aus Samennestern hervorgegangene Arven, die so gut wie keine Verwachsungstendenzen erkennen lassen. Sie zeigen bereits in Bodennähe die Tendenz, trichterförmig auseinanderzuwachsen (Abb. 11). Ob hier die mangelnde Berührung durch frühzeitiges Springbrunnen-artiges Auseinanderwachsen oder die Anlage von mehreren kleinräumig voneinander getrennten Höher-Verstecken an einer Stelle oder starke genetische Verschiedenartigkeit der Individuen eine Rolle spielen, kann nicht entschieden werden.

Im Bereich der aktuellen Waldgrenze beobachtet man – entsprechend den Befunden an der Buche – häufig den Fall, daß sich durch den geringen Zuwachs die Stämmchen nicht berühren, und die zum Teil durch Schneedruck bedingte „säbelwüchsige“ Basis zusätzlich einer Verwachsung entgegenwirkt. Nach HOLTMEIER (1965) neigt die Arve besonders in Nord-Expositionen unmittelbar über dem Boden zu Säbelwüchsigkeit.

B. Mehrstamm-Arven mit Verwachsungen

Bei diesem Typ lassen sich eine Reihe von **Intensitätsstufen** der Verwachsung unterscheiden:

B.1 Individuen mit Verwachsungen an der Basis, häufig noch mit physiognomisch gut unterscheidbaren Wipfeln (Abb. 12).

Sehr häufig finden sich Beispiele dafür, daß zwei Arven-Individuen überleben und an der Basis miteinander verwachsen. Dies belegen auch die Zählungen in verschiedenen landschaftsökologischen Zonen (s. Abb. 8). Die Suturen der Verwachsungsstellen sind in der Regel noch gut erkennbar. Besonders deutlich wird diese unvollständige Verwachsung, wenn einer der Stämme z. B. durch Blitzschlag oder Sturm einwirkung seine Stabilität verliert und genau an der Suture eine Spalte entsteht, so wie wir es im Arvenwald „Tamangur“ (Abb. 13) beobachten konnten. Dieser Typ läßt sich mit den Doppel-Weidbuchen (Typ C) parallelisieren. In besonderen Fällen können über 10 Einzelstämme an der Basis verwachsen sein (Abb. 14).

Eine für polykorme Weidbuchen aber auch für Heisterpflanzungen typische Erscheinung ist das Ausladen der Kronen ab einer bestimmten Stammhöhe (Heisterknick). Bei Weidbuchen konnten wir häufig feststellen, daß bis zu einer Höhe von 3–5 m die Einzelstämme konvergieren und miteinander verwachsen, dann in größerer Höhe divergieren und die ausladende Gesamtkrone ausbilden. Ausladende Kronen gibt es bei Mehrstamm-Arven im Freistand vor allem bei den Kandelaber-Arven.

Auch finden sich Fälle, bei denen nur ein Teil der Arven-Stämme miteinander verwächst, und einzelne Stämme solitär bleiben. Hier handelt es sich wahrscheinlich um mehrere „Nester“, die zur selben Zeit in geringer Entfernung voneinander gesteckt wurden.

RIKLI (1909) stellte bereits eine Mehrstamm-Arve vor, die er als „eigentümlichen Fall“ betrachtete: „Zwei, in Folge gegenseitiger Beengung einseitig ausgebildete Arven, die aber zusammen einen Solitärbaum vortäuschen“ (Fotografie in RIKLI I. c.). Daß solche Formen außerordentlich häufig auftreten, belegen unsere Zählungen.

B.2 Individuen mit intensiven Verwachsungsprozessen z.T. in bis zu 10 – 20 m Höhe und der Ausbildung einer aus mehreren Einzelkronen bestehenden Gesamtkrone (Abb. 15).



Abb. 13: 2-Stamm-Arve, die an der Basis verwachsen war, und nach Sturm- oder Blitzeinwirkung genau an der Suture zwischen den Einzelstämmen auseinanderbrach (Größenvergleich: Kind in der klaffenden Spalte 1,30 m; Tamangur bei S-charl/Unterengadin, 1990 m ü. M., 5.8.1991).



Abb. 14: 10-Stamm-Arve mit Verwachsungen an der Basis und z.T. mit Säbelwuchs nahe der aktuellen Waldgrenze am Schafberg ob Pontresina (2230 m ü. M., 3.11.1990).

Besonders beeindruckend sind Mehrstamm-Arven mit vielfachen Verwachsungen im Stammbereich, bei denen die Einzelstämme mit ihren Einzelkronen eine Gesamtkrone der Mehrstamm-Arve ausbilden und die Einzelstämme in der Krone noch als „Garbe“ sichtbar sind (Abb. 15). Im Gegensatz zu den Weidbuchen (dort handelt es sich um 1 Individuum!) ist dieser Typ bei den Mehrstamm-Arven seltener verwirklicht, jedoch lokal vor allem in den parkartig aufgelichteten Zonen unterhalb der aktuellen Waldgrenze häufiger. Beim Absterben der Arven, z. B. infolge von Immissionsschäden, sind die Teilwipfel gut erkennbar. Schwere derartige Immissionsschäden sahen wir im Hochtal von Livigno im Jahre 1991 (Abb. 16).

B.3 Individuen, deren Mehrstämmigkeit durch intensive Verwachsungsprozesse vor allem bei Stammquerschnitten (s.u.) und nur noch undeutlich durch Suturen an der Stammoberfläche sichtbar ist. Im Kronenbereich sind die einzelnen Stämme zumeist an ihrer „Garbenstruktur“ erkennbar.

Unter besonderen Voraussetzungen (dichtes Aneinanderliegen der Einzelstämme, wahrscheinlich auch enge genetische Verwandtschaft) kommt es zu weitreichenden Verwachsungen. Die Genese ist vor allem durch eine Analyse von Stammquerschnitten nachvollziehbar (s.u.). Suturen und Verwachsungsnähte sind zwar vorhanden, an manchen Stellen ist die Verwachsung jedoch so weit fortgeschritten, daß die Einzelstämme nicht mehr getrennt werden können.

B.4 Sonder-Typen (Doppel-Mehrstamm-Arven, gleichaltrig; Doppel-Mehrstamm-Arven, nicht gleichaltrig; Kandelaber-Formen (Abb. 17a, b, c); „Gestelzte“ Individuen).



Abb. 15: Mehrstamm-Arve mit starken Verwachsungen im Stammbereich und Durchschimmern der Einzelstämme als „Garbe“ in der Krone (Riffelalp/Zermatt, 2220 m ü. M., 30.7.1987).



Abb.16: Immissionsgeschädigte Mehrstamm-Arve im Hochtal von Livigno mit gut sichtbaren Einzelstämmen in der Krone (2100 m ü. M., 27.7.1991).

– Doppel-Mehrstamm-Arven, gleichaltrig

Analog zu den Verhältnissen bei Weidbuchen konnten als Koexistenz-Typ auch Mehrstamm-Arven gefunden werden, die an andere Mehrstamm-Arven agglomeriert sind, ab einem bestimmten Zeitpunkt Kontakt bekamen und an der Basis miteinander verwuchsen. Die Bildung solcher Doppel-Mehrstamm-Arven dürften analog zu den „Doppel-Kuhbüschen“ aus einem „Doppel-Nest“ hervorgegangen sein, das an einer für den Tannenhäher „attraktiven“ Stelle angelegt wurde.

– Doppel-Mehrstamm-Arven, nicht gleichaltrig

Als besonderer Typ konnten auch Mehrstamm-Arven agglomeriert an Mehrstamm-Arven gefunden werden (2-er z. B. 50 Jahre und 2-er z. B. 20 Jahre). Eine Büschel-Pflanzung wächst so im Schutz einer anderen Büschel-Pflanzung; die zeitlich früher gesteckte dient als Orientierungspunkt für den Tannenhäher.

– Kandelaber-Formen (Abb. 17a, b, c)

Kandelaber-Formen entstehen vor allem dann, wenn der Haupttrieb einer Arve z. B. durch Blitzschlag oder Windeinwirkung zerstört wurde (Bruchkandelaber nach KLEIN 1913/14) und ehemalige Seitenäste um die „Führung“ konkurrieren (s. auch MATTHECK 1991). Besonders bizarr wirken diese Kandelaber, wenn es sich um verwachsene Mehrstamm-Arven handelt, bei denen mehrere Haupttriebe zerstört wurden (Abb. 17). Seltener kommen auch Kandelaber mit überlebender, aber schwach ausgebildeter Hauptachse vor.



Abb. 17 a, b, c; Kandelaber-Arve, die bereits von L. KLEIN im Jahre 1897 (KLEIN 1905, Tafel 8) fotografiert wurde (a). Der Umfang betrug im Jahre 1897 in Brusthöhe 4,10 m und 1989 5,05 m. Im Jahre 1989 konnte an den Stammsuturen deutlich festgestellt werden, daß es sich um eine Mehrstamm-Arve handelt (b: Weitwinkel-Aufnahme, da der Baum inzwischen im Waldbestand wächst; Muottas da Schlarigna/Celerina, 2120 m ü. M, b u. c: 7.8.1989).

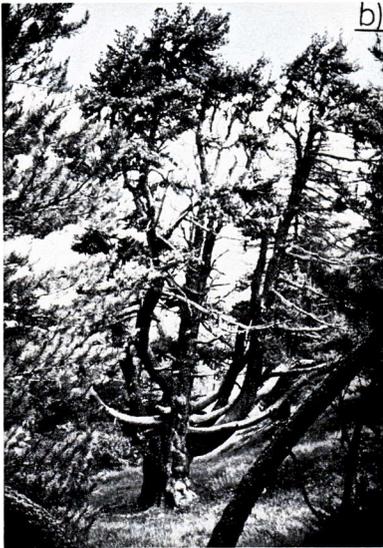
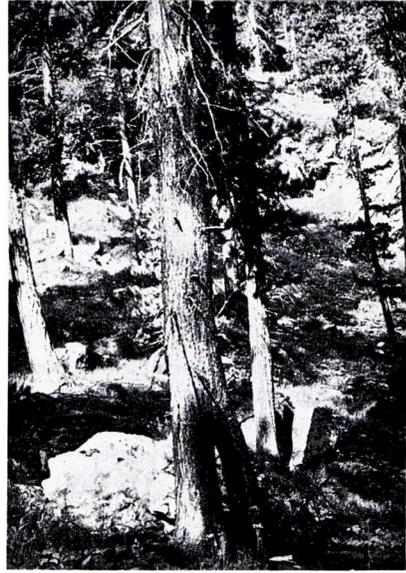


Abb. 18: „Gestelzte“ Arve, entstanden durch Verwachsungen von 2 in Entfernung voneinander gekeimten Individuen, die sich erst in einer Höhe von knapp 1 m berührten (Taiswald, Pontresina, 1860 m ü. M., 29.7.1991).



Die in Abb. 17a dargestellte Kandelaber-Arve wurde von L. KLEIN, dessen fotografische Dokumentationen bei der Analyse auch der Weidbuchen des Schwarzwaldes von hohem Interesse waren (SCHWABE & KRATOCHWIL 1987), am 20. August 1897 fotografiert (KLEIN 1905, Tafel 8B) und von uns im Jahre 1989 wiedergefunden (Abb. 17b, c). Er bezeichnet sie als „schönste Arve (Kandelaberbaum mit aushaltendem Hauptstamm) der Muottas da Celerina (2120 m) ... Höhe 15 – 16 m“. Eine Abbildung desselben Baumes findet sich bei RIKLI (1909). KLEIN (l. c.) gibt als Stammumfang in Brusthöhe 4,10 m an; nach unserer Messung im September 1989 beträgt er 5,05 m. Die Vergrößerung des Stammumfanges um 95 cm in 92 Jahren ist beträchtlich (dies entspricht ungefähr einen Zuwachs im Durchmesser um 30 cm), er erklärt sich nur durch das sich aufsummierende Dickenwachstum mehrerer Einzelstämme und die Anlagerung von Reaktionsholz.

Wie wir bereits am Beispiel der Weidbuchen zeigen konnten (SCHWABE & KRATOCHWIL 1987), werden Begutachter eher zur Schätzung eines zu hohen Alters verleitet. Nach Berechnungen des Jahreszuwachses von Einzelstamm-Arven gleichen Standortes schloß KLEIN (l. c.), daß das Alter der Arve ihrem fünffachen Durchmesser entspricht. Bei dem von ihm dargestellten Kandelaberbaum (Abb. 17 a) kam er im Jahr 1897 nach seiner Berechnungsmethode auf ein Alter von 650 Jahren. Heute, 92 Jahre danach, würde man nach Stammumfangmessung und gleicher Methode auf ein Alter von 800 Jahre schließen. Dies belegt, daß diese Rechenregel für verwachsene Mehrstamm-Arven keine Gültigkeit hat und auch andere Mehrstamm-Arven wohl ein geringeres Alter besitzen als angenommen. Solche Zusammenhänge wurden auch bei anderen Autoren (z. B. KIRCHNER et al. 1909, RIKLI 1909) nicht berücksichtigt.

Der Baum stand – wie die Fotografie von KLEIN (l. c.) belegt – früher weitgehend im Freiland und war dichter beastet und benadelt; heute befindet er sich in einem lichten Arvenbestand.

Sowohl KLEIN (l. c.) als auch RIKLI (l. c.) haben nicht berücksichtigt, daß es sich hierbei um eine Mehrstamm-Arve handelt, deren Suturen z.T. noch erkennbar sind und somit auch der „aushaltende Hauptstamm“ nur einem von mehreren beteiligten Individuen zuzuordnen ist.

- Individuen mit Verwachsungsprozessen ab einer geringen Höhe, die im unteren Teil „gestelzt“ wirken; im Wipfelbereich kommt es z. T. wieder zu „Entmischungen“ (Abb. 18)

Es deuten alle Beobachtungen darauf, daß es sich bei den selten vorkommenden gestelzten Formen um 2 Einzelstämme handelt, die Samen entstammen, die vom Tannenhäher so weit auseinandergesteckt oder auch nicht-ornithochor ausgebreitet wurden, daß die auswachsenden Stämme auch in höherem Alter an der Basis keinen Kontakt bekamen. Erst in einem höheren Bereich erhalten die Stämme Berührung und verwachsen miteinander. In der Krone sind dann die beiden Einzelwipfel gut voneinander zu unterscheiden und „entmischen“ sich.

5.5 Analyse von Stamm-Querschnitten der Mehrstamm-Arven

Mehrstamm-Arven haben mehrere Kerne, die jeweils Kerne von Einzelstämmen repräsentieren und nicht auf Astverzweigungen beruhen; dies zeigen Vergleiche von Stammquerschnitten in unterschiedlicher Höhe.

Die Abb. 19 stellt Stammquerschnitte von zwei Doppelarven dar, einer in unmittelbarer Nähe am Boden, der andere in etwa 3 m Höhe. An beiden sind deutlich die Kerne erkennbar.

In der Mehrzahl der Fälle haben wir verwachsene Zweistamm-Arven analysieren können, aber auch Beispiele mit 3 Kernen konnten dokumentiert werden.

- Doppelarve mit 2 Kernen, gleichaltrige Einzelstämme (Abb. 20)

Im Stazer Wald fanden wir einen Stammquerschnitt einer Doppelarve, bei dem deutlich 2 Kerne erkennbar sind. Eine Jahresringanalyse ergab, daß die beiden

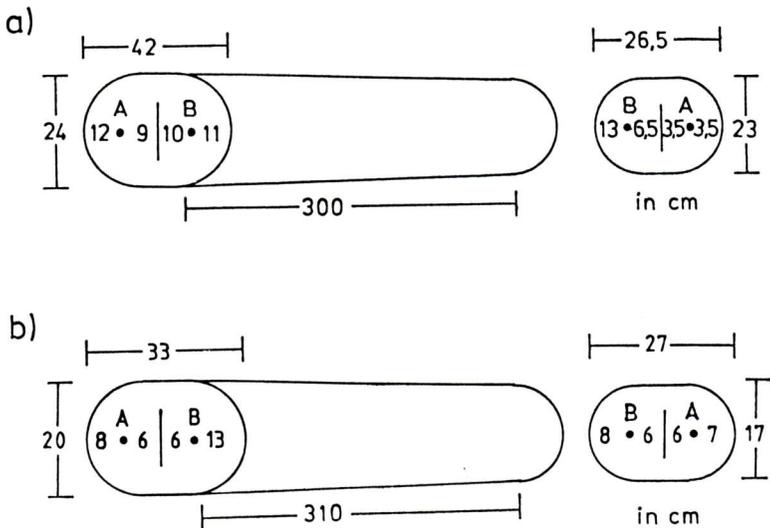


Abb. 19: Stammquerschnitte zweier Doppelarven (a, b): links in unmittelbarer Nähe am Boden, rechts in etwa 3 m Höhe; Abstände Stamm-Außenseite/Kern A/Verwachsungsnaht/Kern B, Außenseite in cm (Stazer Wald, Pontresina, 29.10.1990)

gleichaltrigen Einzelstämme mit 14 Jahren Kontakt miteinander bekamen und dann miteinander verwuchsen. Die Doppelarve, die einen Durchmesser von 19 cm erreichte, wurde in einem Alter von etwa 44 Jahren geschlagen.

Der Zuwachs betrug bis zum Zeitpunkt der Berührung der beiden Einzelstämme 1,5 mm/Jahr; danach bildete sich, um einen weitgehend homogenisierten Spannungszustand der Stammoberflächen (Entlastung des Schweremomentes) zu erreichen (MATTHECK 1988a, 1990a), zur Korrektur Reaktionsholz aus (Zuwachs 2,3 mm/Jahr). Dieses Reaktionsholz liefert die notwendige Ausgleichsspannung (MATTHECK 1988b, 1991). Da Nadelhölzer als Reaktionsholz nur Druckholz anlagern können, ist dieser Zuwachs auf die der Berührungsstelle gegenüberliegende Seite beschränkt (s. z. B. MÜNCH 1937, BOSSHARD 1974).

Reste der äußeren Rinde sind nur noch in einem sehr dünnen Streifen schwach erkennbar.

Der Stammquerschnitt zeigt ferner, daß 8 Jahre nach dem Kontakt die ersten gemeinsamen Jahresringe ausgebildet wurden. Eine solche Senkrechtstellung der Jahresringe auf die Kontaktflächen (s. Pfeile Abb. 20) zweier „verschweißender“ Stämme beschreibt MATTHECK (1988a). Die Senkrechtstellung ermöglicht einen knickfreien, stetigen Verlauf der allverbindenden Jahresringe. Der Autor belegt an Beispielen über eine Vielzahl von Finite-Elemente-Berechnungen eine gute Übereinstimmung der Lage und Orientierung der Jahresringe mit den Hauptspannungstrajektorien, die oft auch Kraftfluß genannt werden (MATTHECK 1990a, b).

Die Abb. 21 zeigt einen weiteren Stammquerschnitt durch eine Doppelarve, bei der jedoch die Einzelstämme einen nur unvollständigen Kontakt hatten. Dennoch reicht die Kontaktzone aus, um an der von der Berührungsstelle abgewandten Seite Druckholz zu bilden. Der rechte Einzelstamm hat nach Jahresringzählung ein Alter von 116 Jahren. Der Bereich auf der Druckholzseite weist einen um den Faktor 5 größeren Zuwachs auf als der zur Kontaktseite.

- Doppelarve mit 2 sichtbaren Kernen, ungleichaltrige Einzelstämme (Abb. 22)

1990 fanden wir oberhalb von Pontresina eine Doppelarve, bei deren Stammquerschnitt zwei Kerne deutlich sichtbar sind. Die Einzelstämme besitzen jedoch ein unterschiedliches Alter. Sie entstammen somit wahrscheinlich 2 Häherverstecken, bei denen sich jeweils nur 1 Individuum durchgesetzt hat. Jahresringanalysen ergaben für Stamm A ein Alter von etwa 90 Jahren, für Stamm B von 65 Jahren. Gut erkennbar ist auch hier die Bildung von Druckholz auf den beiden den Kontaktstellen gegenüberliegenden Seiten. Die beiden Einzelstämme sind durch einen dicken Rindenstreifen im Zentrum getrennt.

Die Fäulestellen a-e repräsentieren nach der Jahresringanalyse keine weiteren Kerne.

Bemerkenswert ist bei Kern B eine auf der linken Seite verlaufende Verschweißungsnaht (Pfeil). Sie beginnt an der Stelle, an der der Einzelstamm B ein Alter von 15 Jahren erreicht hat. Welche Ursache dieser Verwachsung zugrundeliegt, ist durch die vorangeschrittene Fäulnis nicht mehr zu entscheiden.

Wie im vorangehenden Beispiel zeigt die Verwachsungsnaht ab einer bestimmten Stelle wiederum eine Senkrechtstellung der Jahresringe.

- Mehrstamm-Arve mit 3 Kernen (Abb. 23, 24)

Die Abb. 23 charakterisiert einen Stammquerschnitt mit 3 miteinander verwachsenen gleichaltrigen Arvenstämmen (Stazer Wald 1988). Die drei Kernbereiche zeigen Fäule, so daß die Einzelkerne nicht mehr erkennbar sind.

Zwischen dem Stamm A, B und C sind deutlich noch alte Rindenbereiche eingeschlossen. Eine fast völlige Auflösung alter Rindenbereiche, wie sie bei dem Periderm der Weidbuchen häufig auftritt (SCHWABE & KRATOCHWIL 1987, KRATOCHWIL & SCHWABE 1987), wurde bei Arven nicht beobachtet.

In einem Falle fanden wir an einem Stammquerschnitt (Stazer Wald 1988) 3 Kerne von Einzelstämmen (A - C) und zudem Asteinschlüsse (a - e). Die stärkeren Asteinschlüsse sind in charakteristischer Weise dunkelrotbraun gefärbt (Abb. 24). Die Einzelstämme mit den Kernen A, B und C haben ein gleiches Alter (ungefähr 90 Jahre). Zwischen ihnen sind z.T. Rindenbereiche eingeschlossen.



Abb. 20: Stammquerschnitt einer Doppelarve; Stamm-Außenseite/Kern A/Verwachsungsnaht/Kern B, Außenseite in cm. Die Pfeile kennzeichnen die Senkrechtstellung der Jahresringe auf den Kontaktflächen nach Verwachsung der Einzelstämme (Stazer Wald, 3.8.1988). Äußere Suturen sind nicht erkennbar.

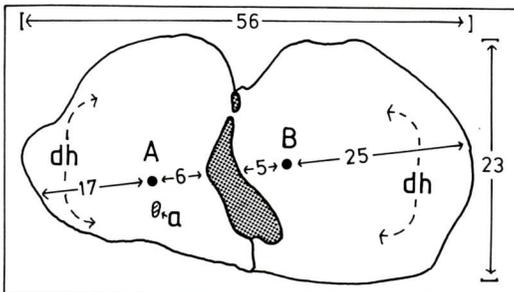
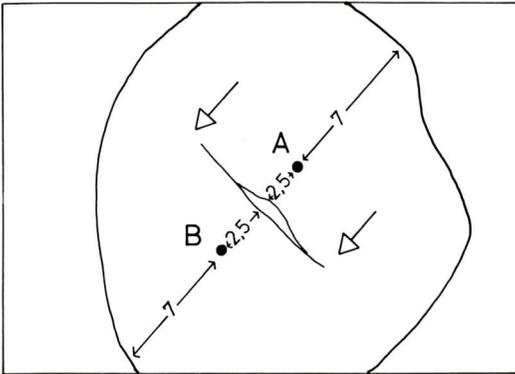


Abb. 21: Doppelarve mit nur unvollständiger Kontaktzone (gerastert) und deutlich ausgebildetem Druckholz-Bereich (dh); Abstände Stamm-Außenseite/Kern A/Verwachsungsnaht/Kern B, Außenseite in cm; a: eingeschlossener Ast (Stazer Wald, Pontresina, 2. 11. 1988).

Abb. 22: Doppelarve mit Teilstämmen unterschiedlichen Alters (A etwa 65 Jahre, B etwa 90 Jahre); A und B = Kerne der Teilstämme, Kontaktstelle zwischen den Teilstämmen gerastert; a-d (schraffiert) = Bereiche mit Fäule; Pfeil; Verschweissungsnaht, dort Senkrechtstellung der Jahresringe im Kontaktbereich; dh = Druckholzbereich; Abstände Stamm-Außen-seite/Kern A/Verwachsungsnaht/Kern B, Außenseite in cm (oberhalb Pontresina, 2.11.1990).

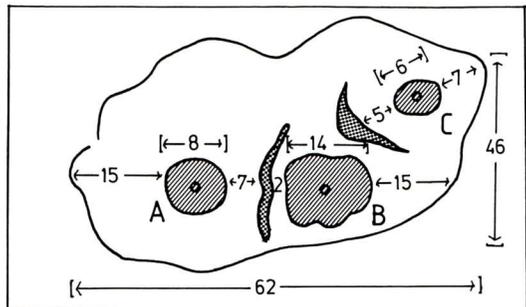
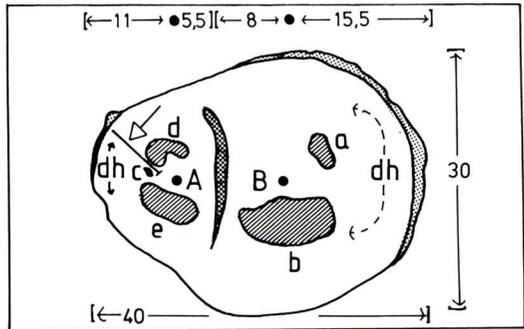


Abb. 23: Dreistamm-Arve, deren Kernbereiche Fäule zeigen (schraffiert). Die Kontaktstellen zwischen den verwachsenen Einzelstämmen sind deutlich ausgeprägt (gerastert). Abstände in cm (Stazer Wald/Pontresina, 2.8.1988).

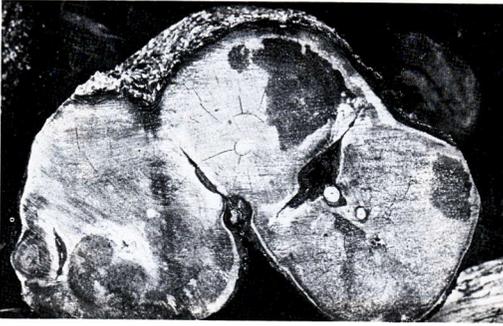
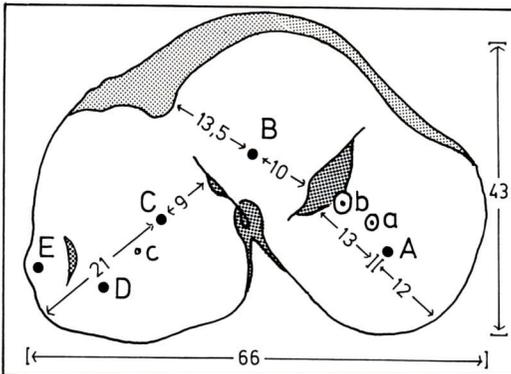


Abb. 24: Mehrstamm-Arve mit 3 Kernen (A-C) und Asteinschlüssen (a-c,D,E). Die Kontaktstellen zwischeneinzelnen verwachsenen Stämmen sind noch deutlich ausgeprägt (gerastert), die Suturen am Stamm gut sichtbar. Weitere Angaben s. Text. Abstände in cm (Stazer Wald/Pontresina, 2.8.1988).



5.6 Gesichtspunkte der Biomechanik

Die Analyse der Verteilung von Mehrstamm-Arven in verschiedenen Lebensräumen belegt deutlich ihr häufiges Vorkommen an wind-, eis- und schneegefügten Extremstandorten. Zwar existieren, wie KÜBLER (1959) angibt, Eigenspannungen im Stammbereich, die durch Windbiegung entstehende Druckspannungen entlasten; aber auch hier gibt es Grenzen der Belastbarkeit (MATTHECK 1988b).

Schon beim Büschel-Jungwuchs treten zwischen den Ästen, auch wenn sie sich noch nicht dauernd berühren, z. B. bei Windeinwirkung, Reibkontakte auf. Hierdurch wird eine sehr wirkungsvolle und vor allem schnelle Spannungskorrektur erreicht, die extreme Druck- und Spannungskräfte abbaut, denen Einzelstämme sonst ausgesetzt wären. Zwar existiert in einem frühen Ontogenesestadium noch ein hohes Maß an Elastizität, die jedoch mit zunehmendem sekundären Dickenwachstum nachläßt.

Schon diese ersten Reibkontakte entsprechen dem **Fachwerk-Prinzip**, bei dem eine Zug- und Druckverteilung unter minimalem Material-Aufwand möglich ist. Der nächste Schritt ist das „reibverbundene, permanente Fachwerk“, bei dem die einzelnen Individuen z. T. so eng miteinander verflochten sind, daß eine Zuordnung zu einzelnen Individuen nur schwierig durchführbar ist (Abb. 26). Dieses Fachwerk wird nach Verwachsung einzelner Stämme stabilisiert und die Spannung erheblich durch Gestaltoptimierung reduziert. Computermodelle zum Fachwerkprinzip bei Bäumen wurden von MATTHECK und Mitarbeitern bereits erarbeitet und belegen die geschilderten Zusammenhänge auch quantitativ (CAO-Methode = Computer Aided Optimization; Rechnergestützte Gestaltoptimierung auf der Basis biologischen Wachstums (MATTHECK & MOLDENHAUER 1990, MATTHECK 1990b).

Abb. 25: "Fachwerkprinzip" bei einer Arven-Gruppe mit Reibekontakten und Verflechtungen der Ästchen (oberhalb Lagh da Viola, Puschlav, 2170 m ü. M., 19.7.1991)



Der Büschelwuchs bewirkt unter biomechanischen Gesichtspunkten ein höheres Maß an „sozial“ bedingter Steifigkeit als der Solitärwuchs. Diese Gesichtspunkte bedürfen der intensiven weiteren biomechanischen Erforschung, so daß sie auch quantitativ erfaßt werden können.

Mit dem Büschelwuchs wird eine konvergente Wuchsform zu den basiton verzweigten *Pinus mugo* s. str. und der mit *Pinus cembra* verwandten *Pinus pumila* in Japan, die ebenfalls basiton verzweigt ist, erreicht. Die Biegefähigkeit der Stämmchen bei *Pinus pumila* und *Pinus mugo* s. str. wird von WILMANNs et al. (1985) analysiert.

6. Ausblick

Es zeigt sich, daß es insbesondere an der aktuellen Waldgrenze und im Gletschervorfeld ausgeprägte Büschel-Kernwüchse von *Pinus cembra* gibt, die als Beispiel für eine intraspezifische Koexistenz gelten können. Die oberirdischen Teile profitieren von dieser Koexistenz, die zu einem biomechanisch stabilisierten „Verbund“ führt. Auch unterirdisch könnte eine solche Wuchsform Vorteile bieten. Es stellt sich die Frage, ob sich die Wurzeln, um der Konkurrenz zu entgehen, „entmischen“ oder ob es auch hier Formen der intraspezifischen Koexistenz gibt. Die Wurzelverhältnisse konnten wir in dem blockreichen Gelände nicht überprüfen. Daß aber regelmäßig intraspezifische Wurzelverwachsungen vorkommen, wie es sie auch bei anderen Nadelbäumen gibt (z. B. bei *Pinus strobus*, s. BORMANN & GRAHAM 1959), vermuten FISCHER et al. (1960) aufgrund von Stichproben-Untersuchungen an Arvenbüscheln. Nach FISCHER et al. (l. c.) sind sie sogar regelmäßig zu erwarten, wenn die mittlere Büschelhöhe über 25 cm beträgt; ihr Zusammenschluß zu einem größeren miteinander verbundenen Wurzelsystem soll in besonderem Maße die Überlebenschance an Extremstandorten erhöhen.

JUNOVIVOV (1952, zit. bei GRAHAM & BORMANN 1966) belegte bei *Pinus cembra* var. *sibirica* das Vorkommen intraspezifischer Wurzelverwachsungen und sogar Bildung von weiteren Jahresringen bei Stümpfen, die durch Wurzelverwachsungen weiter ernährt werden. Auch nach der neueren Literatur (z. B. VOGT & BLOMFIELD 1991) sind die Kenntnisse über die Bedeutung von intraspezifischen Wurzelverwachsungen noch sehr gering. Es ist zu vermuten, daß die verwachsenen Mehrstamm-Arven z. T. auch verwachsene Wurzelsysteme haben.

Der Tannenhäher ist, wie die Arbeiten von CAMPELL (1950), FURRER (1955), HOLTMEIER (z. B. 1965) und MATTES (z. B. 1978) sehr schön belegt haben, der effektivste „Pflanzer“ von Arven gerade an der Waldgrenze. Die von ihm ausgewählten Pflanzstellen stellen „safe sites“ dar (nicht zu schneereich, nicht zu windexponiert, nicht zu starker Bodenfrost) und entsprechen den ökologischen Ansprüchen der Arve am besten (AULITZKY et al. 1982), zu den bevorzugten Versteckorten gehören felsige Kuppen und Abhänge mit stark strukturiertem Relief (MATTES 1978).

Seine Büschelpflanzungen können als „Modelle“ dienen, die unter biomechanischen Gesichtspunkten gegenüber Schnee- und Winddruck besonders gut angepaßt sind. Dieses „Vorbild“ wird auch in der neueren Fachliteratur aufgegriffen und die Anpflanzung von „rottenartigen Verbänden“ empfohlen (s. z. B. AULITZKY et al. 1982 und SCHÖNENBERGER et al. 1990); die Textur von Lawenschutzwäldern soll „kleinflächig, von Baumrotten, Baumtrupps und ähnlichen Elementen beherrscht“ werden (GAND 1983).

Wir wollten mit dieser Arbeit besonders darauf hinweisen, daß mancher wettergefegte scheinbar monokorme Arvenstamm in seiner Jugendphase ein Büschelstadium durchlaufen hat und sich aus mehreren koexistierenden Individuen aufbaut, deren Einzelstämme eigene Kronen bilden, die sich wiederum zu einer großen Gesamtkrone zusammenschließen. Dies trägt wesentlich zu der oft beschriebenen Individualität von Arven bei. Eine feinere Analyse der Stämme ermöglicht die Rekonstruktion der Individualgeschichte, die ihre spezifische Genese der Pflanzung durch den Tannenhäher verdankt: eine Koexistenz hat seine Wurzel in dem engen Konnex zwischen Pflanze und Tier.

Zusammenfassung

Die „vergessenen“ Verstecke des Tannenhähers (*Nucifraga c. caryocatactes*) führen oftmals zur Entwicklung von *Pinus cembra*-„Büscheln“. Bei diesen „Büscheln“ setzt sich in vielen Fällen nicht das kräftigste Individuum durch, sondern es gibt oft eine intraspezifische Koexistenz bis in das Seneszenzstadium. Dies führt zu umfangreichen Verwachsungen der Mehrstamm-Arven, deren Individualgeschichte im Alter oft nur noch an feinen Suturen der Stämme und an der Kronenstruktur rekonstruierbar ist. Verschiedene Verwachsungstypen werden dargestellt und z.T. mit Stammquerschnitten belegt.

Mit Hilfe von Transektzählungen kann das Vorkommen von Mehrstamm-Arven in verschiedenen landschaftsökologischen Zonen des Engadins auch quantitativ belegt werden; die Datenbasis dafür bilden 3024 ausgezählte Kernwuchs-Stellen mit 5272 lebenden Individuen. Mehrstamm-Arven haben im Gletschervorfeld und an der aktuellen Waldgrenze signifikant eine besonders große Bedeutung. Ihre Wuchsformen zeichnen sich durch eine erhöhte biomechanische Stabilität aus.

Die Ergebnisse werden mit Befunden an der Buche (*Fagus sylvatica*) verglichen.

Danksagung

Wir danken sehr herzlich unserem Kollegen PD Dr. C. MATTHECK (Kernforschungsinstitut Karlsruhe), der uns auf die Verwirklichung des „Fachwerkprinzips“ aufmerksam machte und uns wichtige Hinweise zu Fragen der Biomechanik gab. Prof. Dr. H. MATTES (Münster) beantwortete freundlicherweise Fragen zur Samenernte durch den Tannenhäher. Herzlich sei auch unseren Freunden von der Basler Botanischen Gesellschaft gedankt, denen wir manche Anregung für diese Arbeit verdanken.

Literatur

- AULITZKY, H. & TURNER, H. (1982): Bioklimatische Grundlagen einer standortsgemäßen Bewirtschaftung des subalpinen Lärchen-Arvenwaldes. – Mitt. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen 58: 325–577. Birmensdorf.
- BAÜMLER, E. (1988): Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen im Morteratsch-Gletschervorfeld. – Diss., Basel, 283 S.
- BISAZ, O. (1968a): Die forstlichen Verhältnisse der Gemeinde Pontresina. – Bündnerwald 21: 188–200. Chur.
- BISAZ, O. (1968b): Das Lawinenverbauungs- und Aufforstungsprojekt „Munt da la Bès-cha“ (Schafberg) der Gemeinde Pontresina. – Bündnerwald 21: 200–207. Chur.
- BORMANN, F. H. & GRAHAM, B. F. (1959): The occurrence of natural root grafting in Eastern white pine, *Pinus strobus* L., and its ecological implications. – Ecology 40: 677–691. Durham, NC.
- BOSSHARD, H. H. (1974): Holzkunde. Bd. 2. – Basel, 312 S.
- BURRICHTER, E. (1984): Baumformen als Relikte ehemaliger Extensivwirtschaft in Nordwestdeutschland. – Drosera 84: 1–18. Oldenburg.
- CAMPPELL, E. (1950): Der Tannen- oder Nußhäher und die Arvenverbreitung. – Bündnerwald 4: 3–7. Chur.
- CAMPPELL, E. & TREPP, W. (1968): Vegetationskarte des Schweizerischen Nationalparks mit einer Beschreibung der Pflanzengesellschaften von W. TREPP. – Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark 11: 19–42. Liestal.
- FELICE, N. (1985): Das Gental (Berner Oberland). Buchenwälder, „Studbuchen“- und Bergahornbestände aus geschichtlicher, pflanzensoziologischer und ökologischer Sicht. – Diplomarbeit, unveröff., 142 S. m. Anhang.
- FISCHER, F. (1960): Künstlich hergestellte Wurzelverwachsungen. – Mitt. Schweiz. Inst. forstl. Versuchswesen 36: 15–32. Zürich.
- FURRER, E. (1955): Probleme und Rückgang der Arve (*Pinus cembra*) in den Schweizer Alpen. – Mitt. Schweiz. Inst. forstl. Versuchswesen 31: 667–705. Zürich.
- GAND, H. i. d. (1983): Schnee- und lawinenkundliche Grundlagen für Lawinenschutzwälder. – Bündnerwald 36: 99–113. Chur.
- GLUTZ V. BLOTZHEIM, U. (1964): Die Brutvögel der Schweiz. 3. Aufl. Aarau, 648 S.
- GRAHAM, B. F. & BORMANN, F. H. (1966): Natural root grafts. – Bot. Rev. 32: 255–292. New York, NY.
- HOLTMEIER, F. K. (1965): Die Waldgrenze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. – Diss. Bonn, 163 S.
- HOLTMEIER, F. K. (1966): Die ökologische Funktion des Tannenhähers im Zirben-Lärchenwald und an der Waldgrenze des Oberengadins. – J. Ornith. 107: 337–345. Berlin.
- HOLTMEIER, F. K. (1968): Ergänzende Beobachtungen in der Steinwildkolonie am Schafberg und Piz Albris bei Pontresina. – Bündnerwald 21: 244–249. Chur.
- HOLTMEIER, F. K. (1969): Die Landschaft von Pontresina (Oberengadin) im Luftbild. – Erdkunde 23: 133–142. Bonn.
- HOLTMEIER, F. K. (1985): Climatic stress influencing the physiognomy of trees at the polar and mountain timberline. – In: TURNER, H. & TRANQUILLINI, W. (Eds.): Establishment and tending of subalpine forest: research and management. – Proc. 3rd. INFRO workshop. Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen Ber. 270: 31–40. Birmensdorf.
- HOLTMEIER, F. K. (1989): Ökologie und Geographie der oberen Waldgrenze. – Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 1: 15–45. Göttingen.
- KIRCHNER, O. v., LOEW, E. & SCHRÖTER, C. (1909): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, Abt. 1: *Pinus cembra*: 241–272. Stuttgart.
- KLEIN, L. (1905): Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume I. – Vegetationsbilder 2 (1–3, 5–7), Jena.
- KLEIN, L. (1908): Bemerkenswerte Bäume im Großherzogtum Baden. – Heidelberg, 372 S. u. Abb.
- KLEIN, L. (1913/14): Ästhetik der Baumgestalt. (Festrede zur Feier der Großherzogl. Techn. Hochschule Friedericiana bei Übergabe des Rektorates). Karlsruhe, 59 S. u. Abb.
- KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (1987): Weidbuchen im Schwarzwald als Zeugen extensiver Wirtschaftsweisen: Rekonstruktion von Jugend- und Altersstadien durch aktualistischen Vergleich und Analysen von Stammquerschnitten. – Forstwissensch. Centralbl. 106: 300–311. Hamburg, Berlin.
- KÜBLER, H. (1959): Die Ursache der Wachstumsspannungen und die Spannungen quer zur Faserrichtung. – Holz als Roh- und Werkstoff 7: 1–9.
- KUOCH, R. & AMIET, R. (1970): Die Verjüngung im oberen Bereich der Waldgrenze der Alpen. – Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 46: 159–328. Birmensdorf.
- LÜDI, W. (1958): Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizeralpen. – Flora 146: 386–407. Jena.
- MATTES, H. (1978): Der Tannenhäher im Engadin. – Münstersche Geographische Arbeiten 2, Münster/Westf. 87 S.
- MATTES, H. (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. – Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen, Birmensdorf, 74 S.

- MATTHECK, C. (1988a): Warum sie wachsen, wie sie wachsen – die Mechanik der Bäume. – Ber. No. 4486 des Kernforschungszentrums Karlsruhe. Karlsruhe, 64 S.
- MATTHECK, C. (1988b): Wachstumsspannungen und Bruchmechanik von Bäumen. Primärbericht des Kernforschungszentrums Karlsruhe. – Karlsruhe, 14 S. u. Abb.
- MATTHECK, C. (1990a): Why they grow, how they grow – the mechanics of trees. – *Arboricultural Journal* 14: 1–17. Berkhamsted.
- MATTHECK, C. (1990b): Engineering components grow like trees. – *Materialwissenschaft und Werkstofftechnik* 21: 143–168.
- MATTHECK, C. (1991): Die Baumgestalt als Autobiographie. Einführung in die Mechanik der Bäume und ihre Körpersprache. – Kernforschungszentrum Karlsruhe. Karlsruhe, 137 S.
- MATTHECK, C. & MOLDENHAUER, H. (1990): Intelligent CAO-method based on biological growth. – *Fatigue & Fracture of Engineering Mat. & Struct.* 13: 41–51.
- MÜNCH, E. (1937): Entstehungsursachen und Wirkung des Zug- und Druckholzes der Bäume. – *Forstl. Wochenschrift Silva* 45: 345–352.
- POTT, R. (1985): Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. – *Abh. Westf. Mus. Naturkde* 47 (4) Münster/Westf., 75 S.
- POTT, R. & HÜPPE, J. (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – *Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkunde* 53 (1/2). Münster/Westf., 313 S.
- RIKLI, M. (1909): Die Arve in der Schweiz. Ein Beitrag zur Waldgeschichte und Waldwirtschaft der Schweizer Alpen. – *Neue Denkschrift der Schweizer Naturforschenden Gesellschaft* 44. Teil 1 u. 2.; Basel, 455 S., 28 Tafeln, 1 Karte.
- SCHIECHTL, H. M. & STERN, R. (1975 – 1984): Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen. Teil I–IV. – *Angewandte Pfl.soz.* 2, 24, 27, 28. Wien.
- SCHÖNENBERGER, W. et al. (1990): Ökologie und Technik der Aufforstung im Gebirge. – *Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen* 325, Birmensdorf, 58 S.
- SCHROETER, R. (1908): Das Pflanzenleben der Alpen. – Zürich, 806 S.
- SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (1986): Verbreitung und Individualgeschichte von Weidbuchen im Schwarzwald. – *Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkde* 48 (2/3): 21 – 54. Münster (Westf.). (Festband E. Burrichter).
- SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (1987): Weidbuchen im Schwarzwald und ihre Entstehung durch Verbiß des Wälderviehs: Verbreitung, Geschichte und Möglichkeiten der Verjüngung. – *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege* 49. Karlsruhe, 120 S.
- SUTTER, J. (1981): Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*/Cratschla). – *Bünderwald* 34: 566 – 571. Chur.
- TRANQUILLINI, W. (1979): Physiological ecology of the alpine timberline. – *Ecol. Studies* 31. Berlin u. a., 131 S.
- VOGT, K.A. & BLOMFIELD, J. (1991): Tree root turnover and senescence. – In: WASEL, Y. et al. *Plant roots. The hidden half*: 287–306. New York.
- WILMANN, O., BOGENRIEDER, A. & NAKAMURA, Y. (1985): Vergleichende Studien des *Pinus*-Krummholzes in den japanischen und europäischen Alpen. – *Tuexenia* 5: 335–358. Göttingen.
- ZOLLER, H. & BROMBACHER, CH. (1984): Das Pollenprofil „Chalavus“ bei St. Moritz – ein Beitrag zur Wald- und Landwirtschaftsgeschichte im Oberengadin. – *Diss. Bot.* 72 (Festschr. Welten): 377–398. Vaduz.

Adressen des Autors/der Autorin:

Anselm Kratochwil, Fachber. Biologie/Chemie d. Univ., Ökologie, Barbarastrasse 11, D-4500 Osnabrück

Angelika Schwabe, Biol. Inst. II d. Univ., Schänzlestr. 1, D-7800 Freiburg i. Br.