

Ulrich Pietzarka

Zur ökologischen Strategie der Eibe  
(*Taxus baccata* L.) –  
Wachstums- und Verjüngungsdynamik

Heft **25**  
Dezember 2005

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /  
Contributions to Forest Sciences

Dieser Band entspricht der gleichnamigen Dissertation des Autors.  
Tag des Rigorosums: 5.9.2005

Herausgeber: Prof. Dr. Andreas Roloff c/o Fachrichtung Forstwissenschaften, Tharandt  
Redaktion: Dr. Stephan Bonn  
Wiss. Beirat: Prof. Dr. Andreas W. Bitter  
Prof. Dr. Franz Makeschin  
Dr. Michael Vogel

Bezug über:

Institut für Dendrochronologie, Baumpflege und Gehölzmanagement Tharandt  
an der Technischen Universität Dresden  
Pienner Str. 8  
01737 Tharandt  
Tel.: 035203-383 1262  
Fax: 035203-383 1272  
e-mail: dendro@forst.tu-dresden.de

und:

Verlag Eugen Ulmer  
Wollgrasweg 41  
70599 Stuttgart  
Tel.: 0711-4507-0  
Fax: 0711-4507-120  
e-mail: info@ulmer.de

Gefördert durch das Dendro-Institut Tharandt e.V. (DIT)

Manuskript-Eingang: 15.9.2005  
Manuskript-Annahme: 1.11.2005

### **Bibliografische Information der Deutschen Bibliothek**

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie;  
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

ISBN 3-8001-5178-2  
ISSN 1434-8233

© 2005 Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart  
Druck: addprint AG, Possendorf

# Inhalt

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
1.1	Die Eibe ( <i>Taxus baccata</i> L.).....	1
1.2	Motivation und Ziel der Arbeit.....	3
<b>2</b>	<b>Methodik</b>	<b>6</b>
2.1	Probeflächen .....	6
2.1.1	Bestandesgeschichte	7
2.1.2	Probefläche P1	10
2.1.3	Probefläche P2	11
2.1.4	Probefläche P3	13
2.1.5	Probefläche P4	15
2.1.6	Probefläche P5	16
2.1.7	Naturnähe der Probeflächen	18
2.2	Erstaufnahme der Eiben .....	20
2.3	Strahlungsschätzung .....	21
2.4	Nettoprimärproduktion .....	24
2.5	Höhenzuwachs.....	25
2.6	Blühintensität.....	26
2.7	Auswertung.....	26
<b>3</b>	<b>Ergebnisse und Diskussion</b>	<b>27</b>
3.1	Vorkommen von <i>Taxus baccata</i> L. auf den Probeflächen .....	27
3.1.1	Ergebnisse	27
3.1.1.1	Anzahl / Dichte	27
3.1.1.2	Mortalität / Keimlinge	34
3.1.1.3	Geschlechterverteilung	38
3.1.2	Diskussion	42
3.2	Strahlungsstärke auf den Probeflächen.....	47
3.2.1	Ergebnisse	47
3.2.2	Diskussion	49
3.3	Höhenzuwachs.....	51
3.3.1	Ergebnisse	51
3.3.1.1	Gesamtes Kollektiv	51
3.3.1.2	Separate Probeflächen	55
3.3.1.3	Lebensphasen	56
3.3.2	Diskussion	63
3.4	Verzweigungsveränderungen .....	67
3.4.1.	Ergebnisse	67
3.4.1.1	Konkurrierende Wipfeltriebe	67
3.4.1.2	Abgestorbene oder geschädigte Gipfelknospe	72
3.4.1.3	Lineartriebe	75
3.4.2.	Diskussion	77
3.5	Blüte von <i>Taxus baccata</i> L. ....	82
3.5.1	Intensität der Blüte und Samenbildung	84
3.5.1.1	Intensität der Blüte männlicher Pflanzen	84
3.5.1.2	Intensität der Blüte weiblicher Pflanzen	87
3.5.1.3	Reproduktionserfolg	88
3.5.2	Diskussion	90

3.6	Strahlungsgenuss und Höhenzuwachs.....	95
3.6.1	Ergebnisse	96
3.6.1.1	Diffuse-Site-Factor und Höhenzuwachs auf einzelnen Probestellen	96
3.6.1.2	Diffuse-Site-Factor und Höhenzuwachs in verschiedenen Lebensphasen	99
3.6.1.3	Diffuse-Site-Factor und Höhenzuwachs in getrennten Strahlungsstärkeklassen	101
3.6.1.4	Einfluss des Diffuse-Site-Factors außerhalb der Vegetationsperiode auf das Höhenwachstum	104
3.6.2	Diskussion	105
3.7	Strahlungsgenuss und generative Vermehrung .....	111
3.7.1	Ergebnisse	111
3.7.1.1	Intensität der Blüte männlicher Pflanzen	111
3.7.1.2	Intensität der Blüte weiblicher Pflanzen	113
3.7.1.3	Reproduktionserfolg	114
3.7.2	Diskussion	115
3.8	Kennwerte der Photosyntheseleistung.....	118
3.8.1	Ergebnisse	118
3.8.1.1	Nettoprimärproduktion	118
3.8.1.2	Dunkelatmung	120
3.8.1.3	Lichtkompensationspunkt	121
3.8.1.4	Photosyntheseeffektivität	121
3.8.1.5	Stomatäre Leitfähigkeit	122
3.8.2.	Diskussion	123
<b>4</b>	<b>Weiterführende Diskussion und Schlussfolgerungen</b>	<b>129</b>
4.1	Anpassungsfähigkeit und Angepasstheit von <i>Taxus baccata</i> L. ....	129
4.1.1	Verbreitung	130
4.1.2	Genetik	132
4.1.3	Wachstum	134
4.1.4	Wurzelsystem	135
4.1.5	Blüte	136
4.1.6	Regenerationsfähigkeit	138
4.1.7	Photosynthese	139
4.1.8	Standortansprüche	140
4.1.9	Schattentoleranz	141
4.1.10	Wasserhaushalt	142
4.1.11	Weitere Faktoren	143
4.2.	Die ökologische Strategie von <i>Taxus baccata</i> L. ....	144
4.2.1	Bisherige Darstellungen	144
4.2.2	Die Anpassungs-Strategie der Eibe	147
<b>5</b>	<b>Ausblick</b>	<b>152</b>
<b>6</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>154</b>
<b>7</b>	<b>Literatur</b>	<b>158</b>
<b>Anhang</b>		<b>173</b>

## 6 ZUSAMMENFASSUNG

Die Eibe ist eine in Deutschland seltene und gefährdete Baumart. Neben verschiedenen anthropogenen Gründen, wie Übernutzung, gezielte Beseitigung, falscher Waldbausysteme und überhöhte Wildbestände, wird diese Seltenheit häufig auf eine Unterlegenheit der Eibe gegenüber der Konkurrenzkraft der Rot-Buche zurück geführt. Vor allem wird hierbei die Konkurrenz um das Strahlungsangebot genannt. Wenn dies zutrifft ist die Eibe in der Tat nur noch als tertiäre Reliktbaumart anzusehen, da ihr wegen der außerordentlichen Dominanz der Rot-Buche in mitteleuropäischen Wäldern nur noch wenige Rückzugsstandorte zur Verfügung stehen würden.

Diesem Konkurrenzgeschehen wurde in dieser Arbeit nachgegangen, indem das Höhenwachstum der Eibe als wichtiger Konkurrenzfaktor durch Messungen der Wipfeltrieblänge anhand der Triebbasisnarben bestimmt wurde. Die Intensität der Blüte und der Samenbildung wurde durch stichprobenartige Auszählung der Blüten bzw. Blütenkurztriebe ermittelt. Die Ergebnisse wurden in Beziehung zum individuellen Strahlungsgenuss der Pflanze gestellt, der mit Hilfe der hemisphärischen Fotografie geschätzt wurde.

Für die Untersuchungen standen 5 Probeflächen in der Umgebung von Tharandt / Sachsen mit insgesamt 2336 Eiben von der Keimlings- bis zur Reifephase zur Verfügung. Zwei Probeflächen sind für das heimische Schalenwild frei zugänglich, drei dagegen liegen im wilddichten Zaun des Forstbotanischen Gartens Tharandt. Kalkulationen zur Stabilität dieser Bestände im Anhalt an Plenterwaldmodelle belegen, dass auf allen Probeflächen individuenreiche und stabile Teilpopulationen etabliert sind. Dies kann also auch unter Wildeinfluss erfolgen.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung belegten das im Vergleich zu allen anderen Baumarten äußerst geringe Höhenwachstum von *Taxus baccata*. Es kann jedoch kein negativer Einfluss des Wildverbisses auf das Höhenwachstum der Eiben auf den Probeflächen sowie andere morphologische Parameter, wie z.B. konkurrierende Wipfeltriebe oder abgestorbene und beschädigte Wipfelknospen nachgewiesen werden. Ein signifikanter Einfluss der Strahlungsintensität auf den Höhenzuwachs oder die Ausbildung von Lineartrieben konnte ebenfalls nicht nachgewiesen werden. Lineartriebe eignen sich dennoch als Merkmal für die Vitalitätsbeurteilung, da bei ihrem Vorkommen auch das Höhenwachstum signifikant verringert ist. Der Höhenzuwachs ist bereits bei einer Strahlungsintensität von 5 % der Freilandstrahlung gesättigt.

Ein positiver, jedoch nur in wenigen Fällen signifikanter Einfluss des Strahlungsgenusses auf die Intensität der Blüte und Samenbildung kann nachgewiesen werden. Einige Pflanzen blühen und bilden Samen auch bei einer Strahlungsintensität von unter 3 % der Freilandstrahlung. Beides ist Ausdruck der außerordentlichen Schattenerträgnis von *Taxus baccata*. Bei der Untersuchung wurden erstmals mehrjährige Blütenkurztriebe an weiblichen Eiben festgestellt und beschrieben.

Diese Ergebnisse können mit Hilfe von Messungen zur Photosyntheseleistung ausgewählter Eiben erklärt werden. Sie belegen, dass *Taxus baccata* auf den Probestellen nicht in der Lage ist, erhöhte Strahlungsintensitäten effektiv zu nutzen. Bei erhöhtem Strahlungsgenuss steigt die Dunkelatmung signifikant an und die Verluste können nicht durch eine Verbesserung der Effektivität der Photosynthese ausgeglichen werden. Mit zunehmendem Wasserdampfdruckdefizit sinkt die stomatäre Leitfähigkeit signifikant. Daher wird als Grund für diese mangelnde Effektivität ein Defizit in der Wasserversorgung der Nadelblätter angenommen, das sich aus der Xylemanatomie der Eibe ableiten lässt.

Holzaufbau, Photosyntheseleistung und Wachstumsdynamik müssen somit als Bestandteile einer ökologischen Strategie der Eibe verstanden werden, die sich ganz erheblich von nahezu allen anderen heimischen Baum- und auch Straucharten unterscheidet. Vor diesem Hintergrund der ökologischen Strategie der Art müssen auch andere Aspekte, wie zum Beispiel die heutige Verbreitung, die Populationsgenetik, das Wurzelsystem oder die Standortansprüche betrachtet und zum Teil neu bewertet werden.

Abschließend wird die ökologische Strategie von *Taxus baccata* in verschiedene Strategiemodelle und bisherige Darstellungen eingeordnet. Da die Eibe auch heute noch im gesamten Bereich ihrer physiologischen Amplitude vorkommt, sie als niedrigwüchsige Baumart also nicht durch andere Arten auf deren Randbereiche verdrängt wurde, muss ihr eine eigene, fast einzigartige Strategie zugeordnet werden.

Die Strategie der Eibe beruht auf einer optimalen Anpasstheit an den jeweiligen Standort bei gleichzeitiger Erhaltung einer größtmöglichen Anpassungsfähigkeit. Die gilt sowohl für das Individuum mit Hilfe von verschiedenen Investitionen in die Sicherung des eigenen Überlebens, als auch für die Population mit verschiedenen Mechanismen zur Erhaltung einer hohen genetischen Vielfalt. Wegen dieser herausragenden Bedeutung beider Phänomene wird die ökologische Strategie der Eibe als Anpassungs-Strategie bezeichnet.

## Summary

### On the ecological strategy of yew (*Taxus baccata* L.)

#### Growth- and flowering-ecology

*Taxus baccata* is a rare and endangered tree species in all of Germany. Besides different anthropogenic reasons such as harvesting, incorrect forest management and heavy browsing by deer its rareness is considered to be the result of an inferiority of yew under competition pressure of beech (*Fagus sylvatica* L.). Especially the competition for light is pointed out. If this is right *Taxus baccata* would be a Tertiary relict indeed, due to the extraordinary dominance of beech in Central European forests, were just a very few sites available for yew to colonize.

To analyse this competition situation was the main target of this examination. Height increment of yews as an important competition factor was reconstructed by quantifying the length of the treetop shoots for the last seven years by their shoot-base scars. The intensity of flowering and seed formation was examined by the random counting of flowers, flower-shoots and seeds. The results were related to the individual radiation consumption of single plants, measured by hemispherical photography.

Five examination plots were established in the vicinity of Tharandt, Saxony, Germany. Altogether 2336 yew specimen from seedling- to maturity-phase were available for the examination. Two examination plots were accessible for native deer but three were established within the Tharandt Botanic Garden and Arboretum which is protected by a fence. Calculations of the stability of the populations at the examination plots proved that they were numerous and stable, even under the influence of native deer.

The results of this examination show the very slow height increment of *Taxus baccata* in comparison to all other middle European tree species. But it was not possible to provide evidence for a negative influence of browsing on height increment or other morphological characters like competing treetop shoots, damaged or dead treetop bud. There was also no significant correlation between radiation intensity (here considered by the Diffuse Site Factor as a relative dimension for the fraction of diffuse radiation of total radiation) and height increment as well as the occurrence of linear shoots. Linear shoots are very well suited for vigour assessment because they are correlated with a significant reduced growth. Height increment was saturated at a radiation level of 5 % open land radiation.

A positive and in some cases even significant influence of radiation was found on flowering and seed formation although they can also be found at radiation levels less than

3 %. Both facts are an expression of the extraordinary shade tolerance of *Taxus baccata*. In this examination perennial flower short shoots of female *Taxus* were observed and described.

It was possible to explain these surprising results by taking into account other publications on *Taxus baccata* and by taking measurements of net photosynthesis of selected specimen at the examination plots. They prove that *Taxus baccata* is not able to use higher radiation intensities effectively. With a higher intensity of radiation, dark respiration is increased significantly and losses can not be compensated by a more effective photosynthesis. Stomatal conductance is significantly reduced with an increase of air-leaf water vapour pressure deficit. It is assumed that the major cause for this inefficiency is a deficit in water supply of the needles which may be derived from xylem anatomy.

Xylem anatomy, net photosynthesis and growth dynamic have to be understood as parts of the ecological strategy of *Taxus baccata*. They differ considerable from all other native tree and shrub species in Central Europe, perhaps except box (*Buxus sempervirens* L.) and holly (*Ilex aquifolium* L.) but more research has to be done in this field. Regarding these results and the ecological strategy of *Taxus baccata*, many other aspects, for example, the present distribution, population genetics, root system and also the vast range of site requirements, need to be analysed and in part be reevaluated.

Finally, the ecological strategy of *Taxus baccata* is classified concerning various strategy models and other present specifications. Even today *Taxus* is abundant within the whole range of its physiological amplitude. Although it is a low-growing tree species it has not been displaced by more competitive species to the border areas of its amplitude. Therefore, in regards to the classification of its strategy, a new, unique class has to be defined.

The ecological strategy of *Taxus baccata* is based on an ideal adaptation to site conditions while simultaneously keeping a maximum adaptability. This applies for single plants which secure their survival by various investments, as for example, a distinct ability to regenerate or a long-lasting, intense and flexible root growth, as well as for whole populations with different mechanisms to keep a maximum genetic variation. Because of this outstanding importance of both phenomena the ecological strategy of *Taxus baccata* should be referred to as 'adaptation strategy'.



Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /  
Contributions to Forest Sciences

- |           |  |            |
|-----------|--|------------|
| <b>1</b>  | (1997) A. Roloff/ K. Klugmann<br>Ursachen und Dynamik von Eichen-Zweigabsprüngen<br>97 S.  | 5,00 €     |
| <b>2</b>  | (1998) D. Krabel<br>Mikroanalytische Untersuchungen zur Physiologie des Baumkambiums<br>von <i>Thuja occidentalis</i> L. und <i>Fagus sylvatica</i> L.<br>96 S.                            | 5,00 €     |
| <b>3</b>  | (1998) S. Bonn<br>Dendroökologische Untersuchung der Konkurrenzdynamik in<br>Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen<br>durch Klimaänderungen<br>226 S.              | 12,50 €    |
| <b>4</b>  | (1998) W. Nebe/ A. Roloff/ M. Vogel (Hrsg.)<br>Untersuchung von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage<br>für einen ökologisch begründeten Waldumbau<br>255 S.                        | 15,00 €    |
| <b>5</b>  | (1999) R. Küßner<br>Ein auf Strahlungsmessungen basierendes Verfahren zur Bestimmung<br>des Blattflächenindex und zur Charakterisierung der Überschirmung<br>in Fichtenbeständen<br>192 S. | 11,40 €    |
| <b>6</b>  | (1999) D. Bartelt<br>Oberirdische Phyto- und Nährelementmassen auf meliorierten,<br>immissionsbelasteten Standorten des Erzgebirges<br>178 S.  | 11,40 €    |
| <b>7</b>  | (1999) A. Bolte<br>Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff und Nährelement-<br>vorräten der Waldbodenflora – Verfahren, Anwendung und Schätztafeln<br>285 S.                         | vergriffen |
| <b>8</b>  | (1999) E. D. Mungatana<br>The Welfare Economics of Protected Areas: The Case of<br>Kakamega Forest National Reserve, Kenya<br>265 S.   | 16,40 €    |
| <b>9</b>  | (2000) G. Mackenthun<br>Die Gattung <i>Ulmus</i> in Sachsen<br>294 S.  | 16,40 €    |
| <b>10</b> | (2000) H. Wolf/ J. Albrecht (eds.)<br>The Procurement of Forestry Seeds in Tropical and Subtropical<br>Countries – the Example Kenya –<br>233 S.   | 13,90 €    |

- 11** (2001) U. Neumann  
Zusammenhang von Witterungsgeschehen und Zuwachsverläufen in Fichtenbeständen des Osterzgebirges  
193 S. 11,40 €
- 12** (2001) H. Lemme  
Populationsdynamik der Frostspanner *Operophtera fagata* (SCH.) und *Operophtera brumata* (LINNÉ) während einer Retrogradation in Ebereschen-Bestockungen des Erzgebirges  
238 S. 13,90 €
- 13** (2001) T. Schreiter  
Auswirkungen von Landnutzungssystemen auf die Zusammensetzung von Coleopterenzönosen (Insecta – Coleoptera)  
186 S. 11,40 €
- 14** (2001) H. Weiß  
Informationsverwaltung in Botanischen Gärten am Beispiel des Forstbotanischen Gartens in Tharandt  
194 S. + CD-ROM 11,40 €
- 15** (2001) G. Slotosch  
Waldschulen. Beitrag zum Bewerten und Verstehen waldbezogener Bildungsprozesse  
394 S. + 65 S. Anhangsband 27,40 €
- 16** (2002) J. Schumacher  
Untersuchungen über den Gesundheitszustand der Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa* [L.] GAERTN.) im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft – Erhebung und Ursachenanalyse biotischer Schadfaktoren  
183 S. 11,40 €
- 17** (2002) A. Roloff / S. Bonn (Hrsg.)  
Ergebnisse ökologischer Forschung zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Auenwäldern an der Mittleren Elbe  
227 S. 13,90 €
- 18** (2004) K. H. Müller  
Lückendynamik in Fichtenreinbeständen des Erzgebirges – Bestandesreaktion, Ressourcenverfügbarkeit und Empfehlungen zum Waldumbau  
230 S. 13,90 €
- 19** (2004) J. Schröder  
Zur Modellierung von Wachstum und Konkurrenz in Kiefern/Buchen-Waldumbaubeständen Nordwestsachsens  
271 S. 16,40 €
- 20** (2004) C. Fürst / A. W. Bitter / D.-R. Eisenhauer / F. Makeschin / H. Röhle / A. Roloff / S. Wagner (eds.)  
Sustainable Methods and Ecological Processes of a Conversion of Pure Norway Spruce and Scots Pine Stands into Ecologically Adapted Mixed Stands  
244 S. 13,90 €

- 21** (2004) H.-P. Reike  
 Untersuchungen zum Raum-Zeit-Muster epigäischer Carabidae  
 an der Wald-Offenland-Grenze  
 373 S. 21,40 €
- 22** (2005) W. Nebe, K.-H. Feger (Hrsg.)  
 Atmosphärische Deposition, ökosystemare Stoffbilanzen und  
 Ernährung der Fichte bei differenzierter Immissionsbelastung  
 129 S. 8,90 €
- 23** (2005) M. Rothe  
 Reaktionen des Wasserhaushaltes der Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.)  
 auf extremen Trockenstress  
 175 S. 11,40 €
- 24** (2005) A. Muchin  
 Analytische Untersuchungen zum Einfluss des Standorts auf das  
 Wachstum von Stiel- und Traubeneiche im nordostdeutschen Tiefland  
 264 S. 16,40 €
- 25** (2005) U. Pietzarka  
 Zur ökologischen Strategie der Eibe (*Taxus baccata* L.) –  
 Wachstums- und Verjüngungsdynamik  
 195 S. 11,40 €

**Beihefte** (ohne Begutachtungsverfahren, teilweise mit finanzieller Förderung gedruckt)

– nur über Dendro-Institut Tharandt e.V. zu beziehen; [www.dendro-institut.de](http://www.dendro-institut.de) –

- 1** (2000) S. Wagner (Hrsg.)  
 Perspektiven in der Waldbau Wissenschaft  
 186 S. *vergriffen*
- 2** (2002) E. Schuster (2. erweiterte Auflage)  
 Chronik der Tharandter forstlichen Lehr- und Forschungsstätte 1811-2000  
 284 S. 10,00 €
- 3** (2002) S. Rajanov  
 Geschichte der Tharandter Immissionsforschung 1850 - 2002  
 172 S. *vergriffen*
- 4** (2003) H. Landmesser (Hrsg.)  
 Chemie und Forstwirtschaft – Gegensatz oder Symbiose  
 142 S. 8,00 €
- 5** (2004) S. Kätzel, H. Landmesser, S. Löffler, O. Wienhaus (Hrsg.)  
 Einsatz von Biomarkern für das forstliche Monitoring  
 176 S. 9,00 €