

Beiträge zur Biologie der Gefäßpflanzen des herzynischen Raumes. 5. *Quercus rubra* L. (Roteiche) : Lebensgeschichte und agriophytische Ausbreitung im Nationalpark Sächsische Schweiz

Robert DREBEL und Eckehart J. JÄGER

10 Abbildungen und 1 Tabelle

ABSTRACT

DREBEL, R.; JÄGER, E. J.: Contributions to the biology of Hercynian vascular plants. 5. *Quercus rubra* (northern red oak): Life history and agriophytic invasion in the national park "Sächsische Schweiz". – Hercynia N. F. 35: 37-64.

During the last 2 – 3 decades, *Quercus rubra* (northern red oak) has established itself in the cliff forests of the national park "Sächsische Schweiz" (eastern Saxonia). The tree behaves there as an agriophyte (a plant that may persist also in the natural vegetation), and dominates over all native woody plants, e. g. *Quercus petraea*.

As a base of nature conservancy management, the distribution and the life history of *Quercus rubra* has been investigated (seed ecology, structure and development of vegetative and generative organs, root system, production of acorns and their dispersal by jays, damage by deer and insects). The limits of ecological tolerance in the national park are defined in relation to soil acidity, nutrients, and moisture.

The age structure and development of the young trees established in the national park indicates a serious change of the cliff vegetation by the invader. Therefore, control measurements are recommended.

Keywords: *Quercus rubra*, life history, dispersal, synflorescence structure, distribution in Europe, agriophyte in E Saxonia, ecological tolerance.

1 ZIELSTELLUNG

Im Gebiet der Sächsisch-Böhmischen Schweiz fällt in den letzten Jahrzehnten die Naturverjüngung fremdländischer Baumarten, vor allem von *Pinus strobus* L. und *Quercus rubra* L. auf. Wiederholt wurden Bedenken geäußert, daß die Ausbreitung dieser beiden Arten schädliche Auswirkungen auf das künftige Waldbild des Nationalparks Sächsische Schweiz haben könnte (z. B. SCHMIDT et al. 1993). Das Thema der Diplomarbeit des Erstautors (DREBEL 1998) war deshalb die Lebensgeschichte und die Ausbreitung von *Quercus rubra* im Nationalpark, besonders ihr Eindringen in naturnahe Felswälder, d. h. ihre Rolle als Agriophyt.

1.2 Methodik

Der Erkundung der Lebensgeschichte des Baumes dienten Aussaatversuche, Messungen des Höhenzuwachses, Altersbestimmungen und Zuwachsmessungen an Stammscheiben und Bohrspänen, Strukturanalysen von 20 Jungbäumen und mehreren alten Exemplaren, Wurzelprofilgrabungen in verschiedenen Entwicklungsstadien, Auszählung der Eichelproduktion, Ermittlung von biotischen und abiotischen Schäden, phänologische Beobachtungen und mehrfache Knospenpräparation zur Feststellung der Organentwicklung. Die Verteilung der Naturverjüngung erlaubte Aussagen über die Distanz der Ausbreitung der Eicheln durch den Eichelhäher.

Vegetationsaufnahmen in 22 Pflanzungen und in 19 Flächen mit Naturverjüngung, die Bestimmung der Wuchshöhe, Altersstruktur und Kronenprojektion der Gehölze in den Beständen und vor allem die Kartierung aller gepflanzten und naturverjüngten Roteichen-Vorkommen im Gebiet der Hinteren Sächsi-

schen Schweiz im Maßstab 1:10.000 waren die Grundlage für Aussagen über die künftige Vegetationsentwicklung.

Auf Grund von Standortsangaben (Profiltiefe, Bodenfeuchte, Exposition und Hangneigung, Beschattung) sowie von Experimenten, Messungen und Beobachtungen zur Lichtabhängigkeit der Jungpflanzenentwicklung und zur Konkurrenz mit anderen Gehölzen (besonders Buche und Traubeneiche) wurde die ökologische Nische der Roteiche als Agriophyt eingegrenzt und in einem Ökogramm dargestellt.

Zur Ergänzung der eigenen Daten und zum besseren Verständnis des Verhaltens von *Quercus rubra* im Untersuchungsgebiet wurden Literaturdaten zur Standortsbindung im Heimatareal, zur ursprünglichen Verbreitung, synanthropen Ausbreitung und zur Lebensgeschichte zusammengestellt.

1.3 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich etwa 30 km südöstlich von Dresden. Es erstreckt sich von der Grenze zu Tschechien im Süden bis zum Tal der Kirnitzsch im Norden und zur oberen Felskante des Elbtalgrabens im Westen. Es umfaßt etwa 4.000 ha, nach der forstlichen Revieraufteilung im wesentlichen die Reviere Schmilka, Ostrau, Zeughaus und den Südtteil des Reviers Hirschewald und damit den größten Teil des Nationalparks. Die Höhen liegen meist bei 220–380 m (unteres Kirnitzschtal 130 m, Schrammsteine 417 m, Raumberg 458 m, Gr. Winterberg 556 m).

Geologisch wird das Gebiet durch den Oberkreide-Quadersandstein charakterisiert, der zu 98 % aus Quarz besteht und sehr wasserdurchlässig ist. Zeugen des tertiären Vulkanismus sind die Basaltkegel des Großen Winterberges, Hausberges und Heulenberges (WAGENBRETH et STEINER 1989, SCHMIDT et MEIER 1994). Während des Spätquartärs wurde Löß aufgeweht, der heute verlehmt, meist verlagert und dem Sandsteinverwitterungsmaterial beigemischt ist.

Die Böden sind vor allem nährstoffarme Podsole, bei reiner Sandsteinverwitterung der extrem nährstoffarme Ostrauer Sandstein-Podsol, auf staunassem Untergrund Pseudogleyböden, auf Basalt meso- bis eutrophe Braunerden. An Unter- und Mittelhängen treten durch Lößlehm-Einfluß Braunerden und Braunpodsole auf (HUNGER 1961, Erläuterungen zur Standortskarte 1973).

Das Großklima wird durch Jahres-Niederschlagssummen von 800–900 mm (davon 55–60 % im April bis September; am Gr. Winterberg bis 1.000 mm) und Januar- bzw. Juli-Mittel von –2 bzw. 16 °C charakterisiert (Station Hinterhermsdorf, 1951–1980: Januar-Mittel +0,2 bis –9,4 °C, Juli-Mittel 13,8 bis 18,6 °C, 1980–2000 ca. 2 K wärmer; Jahres-Niederschlagssumme in Sebnitz-Hertigswald 609–1.097 mm). Die starke Reliefgliederung führt zur Temperaturinversion. Die engen Schluchten sind kühler und luftfeuchter, die exponierten Felsriffe weisen besonders hohe Sommer-Maxima und tiefe Winter-Minima auf (FLEMMING 1985, HEMPEL et SCHIEMENZ 1986).

Die Rekonstruktion der ursprünglichen und der heutigen potentiellen natürlichen Vegetation ist nicht unumstritten (HEMPEL et SCHIEMENZ 1986, SCHMIDT et al. 1993, WÄCHTER et BÖHNERT 1998). Nach namenskundlichen Untersuchungen von REINHOLD (1944, zit. in HUNGER 1961) wurden Tanne, Buche, Eiche und Kiefer mit 26, 24, 21 und 16 % besonders oft genannt, selten auch Birke, Fichte, Linde und Erle. Für den Zeitraum um 1000 n. Chr. rekonstruieren SCHMIDT et al. (1993) folgendes Waldbild:

1. Waldfreie Felsgipfel
2. Felsriff-Kiefernheide (trocken mit Birke und Eiche, feucht mit *Ledum* und *Empetrum*)
3. Tannenwald mit Buche, Eiche und Kiefer auf Ebenheiten und in flachen Gründen
4. Erlen-Eschenwald an größeren Fließgewässern
5. Ahorn-Eschenwald in Schluchten
6. Buchenwald mit Tannen, Kiefern und Eichen auf Basaltverwitterungsböden.

Waldweide, Streunutzung und Rodungen bis hinauf zu den schwer zugänglichen Felsriffen reduzierten seit dem 16. Jh. vor allem den Anteil der Traubeneiche, Tanne und Buche. Seit Beginn des 19. Jh.

erfolgte mit planmäßiger Forstwirtschaft die Anlage von Fichten- und Kiefern-Monokulturen mit dem Ziel nachhaltiger Holznutzung. Im Jahre 1934 dominierten Fichte und Kiefer mit 65 bzw. 26 %.

Die Bewirtschaftung der Riffwälder war nicht rentabel (SCHMIDT et al. 1963: 110). Sie konnten sich daher weitgehend unbeeinflusst entwickeln. Auf den Felsgipfeln ist die Gehölzvegetation aus edaphisch-orphographischen Gründen und zusätzlich anthropogen aufgelockert. Zwergstrauchheiden können dort wohl als Bodenvegetation potentieller Birken-Kiefern-Traubeneichen-Riffwälder angesehen werden. Diese werden von SCHMIDT et MEIER (1994) zum *Vaccinio vitis-idaeae-Quercetum*, auf feuchten Schattseiten mit *Bazzania trilobata* und *Ledum palustre* zum feuchteren *Leucobryo-Pinetum* gestellt. Die erstere Gesellschaft ist der bevorzugte Standort der Roteichen-Naturverjüngung im Gebiet.

2 TAXONOMIE UND VERBREITUNG VON *QUERCUS RUBRA* L.

2.1 Taxonomische Stellung und Variabilität

Quercus rubra L. gehört innerhalb der mit etwa 600 Arten sehr großen Gattung *Quercus* L. zum subgen. *Erythrobalanus* (SPACH) ÖRSTED sect. *Rubrae* LOUD. (ELIAS 1980, BARTELS 1993), deren 12–14 Arten auf Nord- und Mittelamerika beschränkt sind (11 Arten in Südkanada und den östlichen USA, je eine in N-Mexiko und Kalifornien-SW-Oregon). Die Arten dieser Sektion zeichnen sich durch sommergrüne, gelappte oder ungeteilte, aber stets in Grannenspitzen auslaufende Blattspreiten, Blatzzähne oder Blattlappen, durch dachziegelige, freie Schuppen des Fruchtblachers, durch zweijährige Fruchtentwicklung und eine innen filzige Fruchtschale aus.

Die Roteiche ändert in ihrem großen Areal etwas ab. Den nördlichen Arealteil von Südkanada bis Pennsylvania, North Carolina (Gebirge), Michigan, Wisconsin und Iowa nimmt die bis 25 m hohe, kleinfrüchtige var. *ambigua* (A. GRAY) FERN. (Syn.: *Qu. rubra* var. *borealis* [MICHX. f.] FARWELL, *Qu. borealis* MICHX. f.; Eichel 20–25 mm, zu 1/3 in den Fruchtblacher eingesenkt) ein, den südlichen die var. *rubra* (Syn.: var. *maxima* [MARSH.] ASHE; auf besseren Böden bis 50 m hoch, Eichel 3 cm lang, zu 1/4 in den flachen, 2–3 cm breiten Fruchtblacher eingesenkt), deren Areal sich in Neuengland, Michigan, Minnesota und Nebraska mit dem der var. *ambigua* überlappt (Abb. 1).

Qu. rubra bastardierte mit mehreren Arten des subgen. *Erythrobalanus*.

2.2 Heimatareal

Das ostamerikanische Heimatareal (Abb. 1) ist eines der größten innerhalb der Gattung *Quercus*. Im Norden reicht es in Südkanada bis in die boreale Zone, in der temperaten und submeridionalen Florenzone erstreckt es sich von der Ostküste bis ins Gebiet der Hochgrasprärien, in der meridionalen Zone bleibt es weitgehend auf die ostamerikanischen Gebirge (300–1.600 m) beschränkt. Die zonale Arealdiagnose lautet daher: m/mo-temp-(b).oz1-3 OAM.

Dieses weite Areal entspricht weiten klimaökologischen Toleranzgrenzen. *Qu. rubra* erträgt harte Winter (Januar-Mittel bis –14 °C, Minima jedoch nicht unter –43 bis –50 °C, da dann das Xylem intrazellulär durchfriert, so daß der Baum abstirbt, LARCHER 1981) und an der Südgrenze heiße Sommer (Juli-Mittel bis 26 °C). Sie meidet aber sommertrockene, sommerkühle und frostarme Gebiete, sie fehlt nämlich jenseits der 16 °C Juli-Isotherme, der Linie von 240 Tagen frostfreier Zeit/Jahr und der 600 mm-Jahres-Isohyete; bei < 900 mm muß der Niederschlag auf das Sommerhalbjahr konzentriert sein. Dem entspricht die Beschränkung auf die Ostseite des Kontinents.

2.3 Standorte im amerikanischen Heimatareal

Als Mischbaumart ist *Qu. rubra* am Aufbau der artenreichen Appalachen-Wälder mit *Fagus grandifolia*, *Liriodendron tulipifera*, *Tilia floridana*, *T. neglecta*, *Acer saccharum*, *Aesculus octandra*, *Betula lenta*, *Quercus alba* und *Tsuga canadensis* beteiligt (BARBOUR et BILLINGS 1988, MIYAWAKI et al. 1994). Im

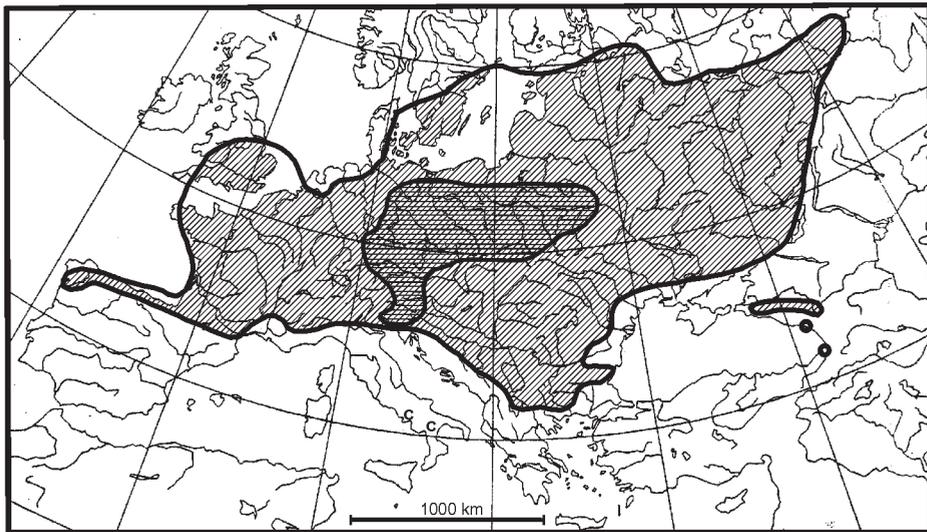


Abb. 1: Heimatareal von *Quercus rubra* L. (nach LITTLE 1980) und synanthropes Areal in Europa (Orig.). Im dicht schraffierten Teil des synanthropen Areals Tendenz zur Einbürgerung. Synanthrop außerdem in Pakistan, Japan und Neuseeland (vgl. Text). In Süditalien kultiviert?

stärker kontinentalen Gebiet bildet sie mit *Carya* und anderen *Quercus*-Arten lichte Wälder und zieht sich schließlich auf die Flußtalränder zurück. In den Küstenebenen Virginias (ORWIG et ABRAMS 1993) und im Nordwesten des Areals kommt sie in Kiefern-Mischwäldern, im Nordosten (Neuschottland) zusammen mit *Abies balsamea*, *Picea rubens*, *Pinus strobus*, *Fagus grandifolia*, *Acer rubrum* und *A. pennsylvanicum* vor.

Für das Verständnis des Verhaltens im Untersuchungsgebiet sind besonders 4 Eigenschaften interessant:

1. die Bindung an kalkarme Böden (VAN BREMEN et al. 1997: *Qu. rubra* fehlt auf Böden mit $> 1,5\%$ CaO, dominant ist sie nur bei $< 0,8\%$; sie verursacht auch Versauerung der Böden durch organische Säuren: FINZI et al. 1998),
2. die Bevorzugung von südexponierten Rippen und Oberhangkanten (STEPHENSON et MILLS 1999 für SW-Virginia, ARNOLD et al. 1996 für S-Tennessee, NOWACKI et ABRAMS 1992 für S-Pennsylvania; Moränenhänge in Michigan: HOST et PREGITZER 1992),
3. das Auftreten in mittleren bis späten Sukzessionsstadien nach Kahlschlag, Brand oder Windwurf auf Standorten schattiger Wälder (FOSTER 1992, ELLIOTT et al. 1998, kein Jungwuchs in alten Wäldern der Appalachen: MC CARTHY et BAILEY 1996 und in SW-Illinois: SHOTOLA et al. 1992; Zunahme durch anthropogene Störung in Zentral-Pennsylvania: ABRAMS et RUFFNER 1995b),
4. das ausgeprägte Vermögen zu Ausschlag und Regeneration nach Brand, das auf unterirdische Knospen und besonders auf hohe Reservestoff-Akkumulation in den Wurzeln zurückgeführt wird (WALTERS et al. 1993, HUDDLE et PALARDY 1999, KRUGER et REICH 1993, 1997). Auch ein Sukzessionsmodell von PACALA et al. (1996) ergibt für ostamerikanische Laubmischwälder ein mittleres Sukzessionsstadium mit *Qu. rubra* und *Prunus serotina* auf Standorten, auf denen später *Fagus grandifolia* und *Tsuga canadensis* dominieren.

2.4 Synanthrope Ausbreitung

Aus Europa wird *Qu. rubra* zuerst 1691 angegeben (WEIN 1932: Schweiz; GÖHRE et WAGENKNECHT 1955), 1724 kam sie nach Deutschland, 1799 nach der Tschechoslowakei (KOWARIK 1995, HEJNY et SLAVIK 1990). Zunächst wurde sie wegen ihrer auffälligen Herbstfärbung und breiten Krone als Park- und Alleebaum verwendet. Seit 1850 und besonders nach 1880 wurden forstliche Anbauversuche durchgeführt (BAUER 1953a). Aus dieser Zeit stammen auch die ältesten Anpflanzungen in der Sächsischen Schweiz. In neuerer Zeit wird sie in Industrielandschaften, zur Bodenbefestigung auf Abraumhalden und besonders auf nährstoffarmen, sauren Böden gepflanzt (Květena ČR 1990). Das Wachstum der Roteiche ist in der Jugend zwar schneller, aber das Holz weniger wertvoll als das der europäischen Eichen.

Als frostharte, trockenheitsresistente Kulturpflanze wächst die Roteiche heute in Nord-Portugal, Asturien, Frankreich (bis 800 m), Südengland, Wales, Zentraleuropa (Tschechien bis 610 m, Slowakei bis 600 (–995) m), den drei Baltenstaaten, Weißrußland, Mittelrußland, in der Ukraine, auf der Krim, im Gebiet des unteren Don, im Vorkaukasus, im westlichen Transkaukasien, Bulgarien, Griechenland (Flora Europaea 1993, nicht aber nach STRID et KIT TAN 1997) sowie Nord- (und Süd-?) Italien (Flora Europaea 1993, SOKOLOV 1951 und Floren der Länder).

Im extrem ozeanischen Gebiet tritt sie zurück, sie fehlt z. B. in Nord-Holland, Irland, Nord-England, Schottland und Norwegen, andererseits aber im extrem winterkalten Uralgebiet und Sibirien und im sommertrockenen Mittelmeergebiet (Abb. 1). Isolierte Vorkommen werden aus der gemäßigten Bergstufe von Pakistan (MUGHAL 1994) und aus Japan angegeben (HAYASI 1969), von der Süd-Hemisphäre aus Neuseeland (Nordinsel, Südinsel: Canterbury; WEBB et al. 1988), dagegen nicht aus den sommertrockenen westlichen USA. Dieses Verhalten ist für Neophyten aus Ostamerika charakteristisch (JÄGER 1988). Das Heimatareal und die Verbreitung in Kultur ähneln denen der Spätkirsche (*Prunus serotina* L.), mit der *Qu. rubra* in Ostamerika oft zusammen auftritt (STARFINGER 1990).

Zahlreiche Verbreitungskarten, auch aus dem synanthropen Areal, listen LUNDQUIST et JÄGER (im Druck) auf, z. B. für die Niederlande, Ostdeutschland, Bayern, Sachsen, Kärnten, SO-Polen, NO-Italien und Japan.

Beispielsweise seien noch folgende Einzelheiten erwähnt: In S-England bis 34 m hoch, in der Schweiz bis 36 m. – Västmanland (östl. Mittelschweden): nur 2 gepflanzte Exemplare, davon eines strauchförmig. – Slowakei: 1982 größter Baum 120 Jahre, 22 m hoch, BHD 22 cm, keine Einbürgerung (BENČAT 1982). – Weißrußland: verbreitet, mit 30 Jahren 18 m hoch, auch Verjüngung. – St. Petersburg: 20 m

hoch, fruchtet jährlich. – Moskau: völlig frostresistent, mit 30–40 Jahren 14–17 m hoch, BHD 35 cm. – Ukraine und Bulgarien: auch forstliche Kulturen. – Suchumi (Schwarzmeerküste): 29 m hoch. – Sverdlovsk (=Jekaterinburg, östlich des Ural): starke Frostschäden (SOKOLOV 1951).

Das Zurücktreten im ozeanischen Gebiet, das bei vielen Neophyten aus dem östlichen Nordamerika in Europa beobachtet wird, ist wohl vor allem auf die Empfindlichkeit gegen Sommerdürre (Niederschlagsrhythmus!) und die Bindung an niedrige Wintertemperaturen und hohe Temperaturen in der Vegetationsperiode zurückzuführen (Mittel-England: < 16 °C Juli-Mittel). Es erklärt auch die Tatsache, daß *Qu. rubra* gerade im subozeanischen Gebiet als Agriophyt auftritt.

Verwilderungen, besonders Keimlinge und Jungwuchs, werden aus vielen Gebieten angegeben: von Nordwestfrankreich über Süd-Holland, die Schweiz, Baden-Württemberg, Bayern, Ostdeutschland, Kärnten (keine dauerhafte Einbürgerung nachgewiesen, HARTL et al. 1992), Nordost-Italien (POLDINI 1991: „Avventizio coltiv. naturalizzato“) und Südost-Polen bis Weißrußland, auch aus Neuseeland. Für Deutschland bemerken HAEUPLER et SCHÖNFELDER (1989): „Die forstlich vielerorts gepflanzte *Qu. rubra* verjüngt sich oft, ist aber bisher an keiner Stelle ... als eingebürgert zu bezeichnen.“ Auch FUKAREK et HENKER (1983) stufen sie für Mecklenburg als nicht eingebürgert ein. Von echter Einbürgerung in Brandenburg spricht jedoch KOWARIK (1992), dort nimmt *Qu. rubra* den 5. Platz im Einbürgerungs-Erfolg unter den neophytischen Gehölzen ein. Nach WITTMAMM et PILSL (1997) ist sie im Land Salzburg in Einbürgerung begriffen. Nirgends wurde sie aber bisher als Agriophyt bezeichnet (z. B. LOHMEYER et SUKOPP 1992), weil die lichtliebende Art an den meisten Standorten von heimischen Gehölzen verdrängt werden kann. Die agriophytische Ausbreitung im Gebiet der Sächsischen Schweiz wird in Kapitel 4.3 belegt.

3 ZUR WUCHSFORM UND BIOLOGIE VON *QUERCUS RUBRA*

3.1 Morphologie

Die Laubblätter sind (incl. Stiel) 10–25 cm lang, sie haben 3–8 Blattnervepaare, die in mehrzählige Lappen oder in grobe Zähne auslaufen. Die ovalen oder spitzwinkligen, schräg vorwärts gerichteten Blattbuchten erreichen 25–50 % der zugehörigen Seitennerven 1. Ordnung (SCHENCK 1939, GÖHRE et WAGENKNECHT 1955, AAS et RIEDMILLER 1993). An Stockausschlag wurden bis 33 cm lange und 19 cm breite Blätter gefunden. Mit breit keilförmiger Basis geht die Spreite in den 2–5 cm langen Blattstiel über. Bei weniger xeromorphen Schattenblättern erreicht der Stiel höchstens 3 cm. Auch der Grad der Einbuchtung der Spreite ist Ausdruck der Xeromorphie. Bei stark xeromorphen Blättern ist die Spreitenhälfte zu etwa 60 % eingebuchtet, bei Schattenblättern kaum gelappt, zuweilen nur grob gezähnt. Bis auf vereinzelte Sternhaare, besonders an Sämlingen im Austrieb, und die unterseitigen Nervenachsel-Bärtchen ist das Blatt kahl. Die allseitige Ausrichtung und die Struktur der Blätter ist nach BARKMAN (1988) Ausdruck der geringeren Xerotoleranz im Vergleich mit den heimischen Eichen.

Roteichenlaub wird wegen des ungünstigen C/N-Verhältnisses schwerer zersetzt als das der heimischen Eichen und ist darin vergleichbar mit dem der Rotbuche (ELLENBERG 1996). Wegen der größeren Blattfläche bildet es geschlossene Decken und unterdrückt Pflanzen der Moos- und Krautschicht, z. B. *Polytrichum formosum*-Polster oder Horste von *Avenella flexuosa* (vgl. auch BARKMAN 1988). In einem Stieleichenbestand im Untersuchungsgebiet war die Deckung der Krautschicht mit 60 % doppelt so hoch wie in einem benachbarten Roteichenbestand.

Die Hülle der zugespitzten, 4–8 mm langen Knospen wird von 15–16 dachziegelig in 5 Doppelreihen angeordneten Stipular-Schuppenpaaren gebildet.

Die männlichen Blüten sitzen zu 20–35 in schlanken, hängenden, 10–13 cm langen, traubigen Kätzchen an temporären Kurztrieben an der Basis der vorjährigen Zuwachseinheit oder in den Achseln von Schuppenblättern (seltener Laubblättern, Abb. 2) an der Basis schwächerer Langtriebe. Die weiblichen Blütenstände sind nach Beobachtungen im Untersuchungsgebiet 1–3(–6)blütig. Sie stehen einzeln in der Achsel von 1–9 Laubblättern im mittleren Bereich der diesjährigen Langtriebe adulter Bäume (Abb. 2,

vgl. auch Kap. 3.3.4). Die männlichen Blüten haben 6 Staubgefäße und eine häutige Hülle mit zerschlitztem Rand, die weiblichen bestehen aus dem unterständigen Fruchtknoten (3 Fächer mit je 2 Samenanlagen, 3 Narben) und einem undeutlich sechszähligen Perigon.

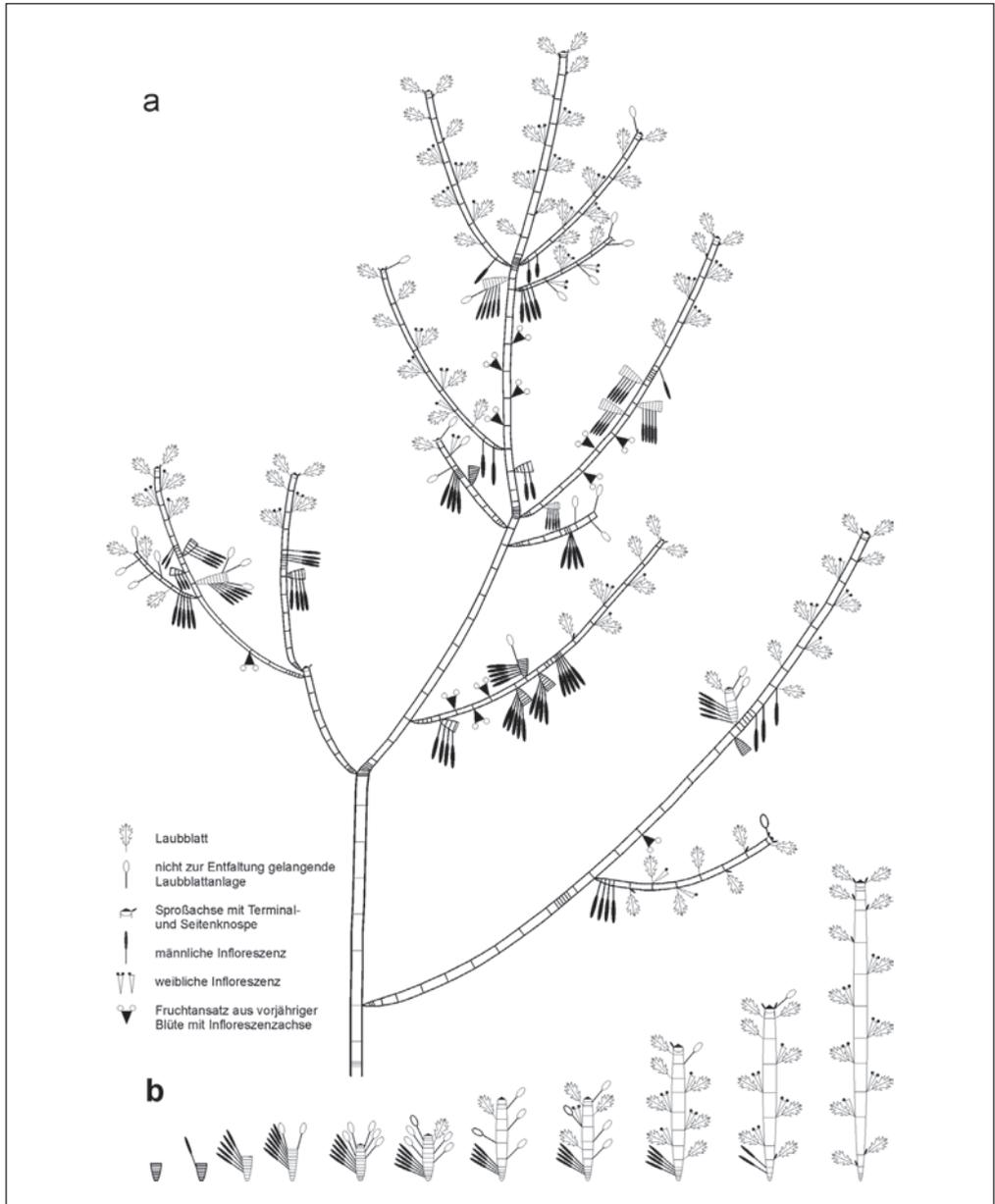


Abb. 2a: Zweigsystem aus der Kronenperipherie einer adulten Roteiche, schematisch, b: Variabilität der Zuwachseinheit der adulten Roteiche in Abhängigkeit vom Assimilat-Zustrom (männliche Infloreszenzen nur auf einer Seite dargestellt)

3.2 Individualentwicklung

3.2.1 Keimung und 1. Juvenil-Phase

Die Eicheln von *Qu. rubra* keimen nach kühler, feuchter Überwinterung im Frühjahr nach der Fruchtreife (vgl. RIEDEL 1960). Die Lebensdauer der Samen ist kürzer als ein Jahr, der Keimprozentsatz sehr hoch (86 % in 3 eigenen Ansätzen von je 50 Eicheln). Die Keimung beginnt, unter günstigen Bedingungen schon Ende Januar, mit dem Austritt der Primärwurzel (GUARD 1954: Anatomie und Morphologie). Wenn diese eine Länge von 5–10 cm erreicht hat, entwickelt sich der Keimspöß. Er trägt zunächst etwa 4 Niederblätter (Blattgrund mit Stipeln), die zu 2–3 genähert sind. Die nun folgenden Laubblätter sind nicht gelappt, sondern ganzrandig oder entfernt gezähnt. Die beiden ersten setzen die distiche Stellung der Niederblätter fort. Es folgen noch 2–4 etwas größere Laubblätter in 2/5-Stellung (Abb. 3).

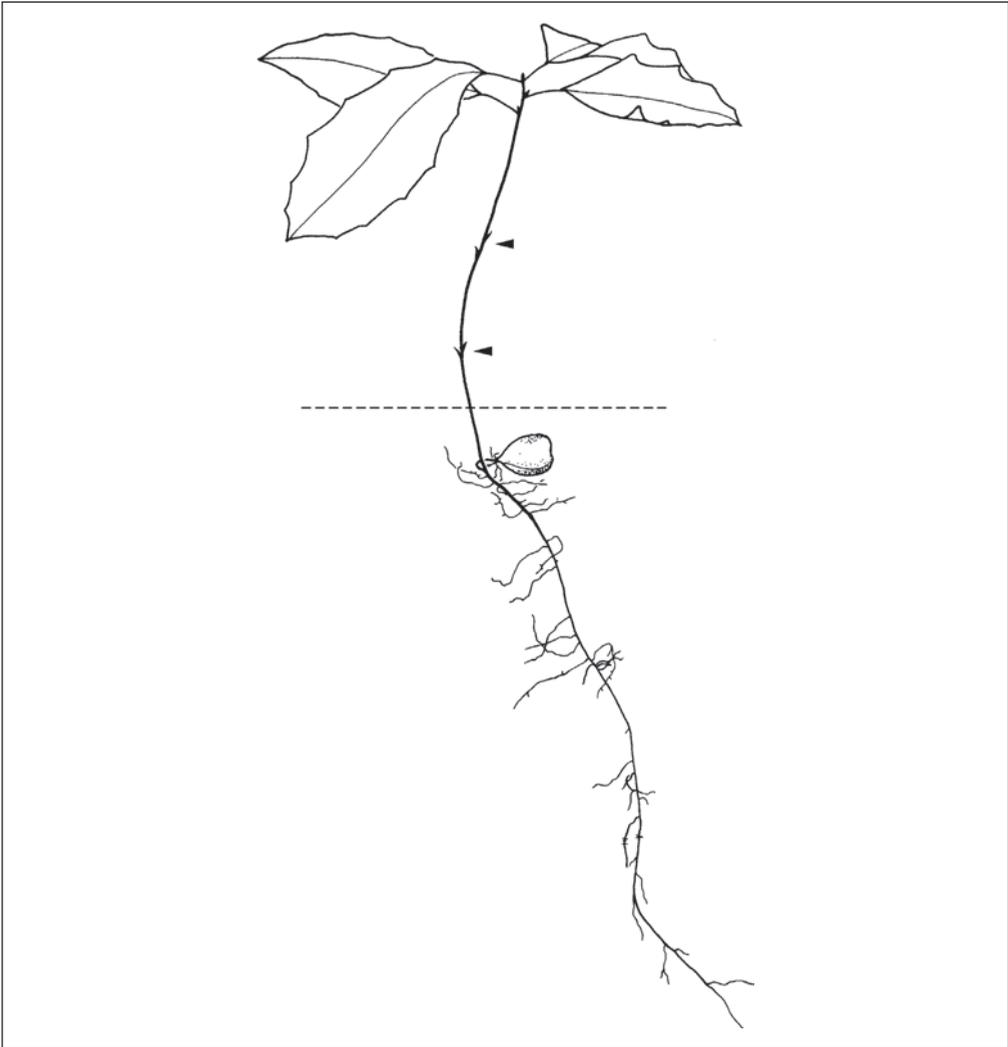


Abb. 3: Drei Monate alter Roteichen-Keimling. Pfeile weisen auf die Primärblätter.

Die Terminalknospe kann schon im ersten Jahr proleptisch austreiben. Schon im 2. Jahr können Seitenzweige ausgebildet werden, so daß dann die durch eintriebigen Wuchs gekennzeichnete 1. Juvenilphase beendet ist, diese kann aber auch unter Ausbildung sehr kurzer Zuwachsabschnitte 10 Jahre dauern.

3.2.2 2. Juvenilphase (Auxophase)

Die 2. Juvenilphase beginnt mit der ersten Verzweigung und endet mit der Ausbildung der Krone und mit der ersten Blütenbildung. Die Jahres-Zuwachsabschnitte nehmen bis auf 50 cm, bei sehr günstigen Bedingungen im Untersuchungsgebiet auf etwa 1 m zu. Das Wachstum erfolgt nach eigenen Beobachtungen unter günstigen Bedingungen monaxial mit monopodiale Wuchs, großem Jahreszuwachs und ausgeprägter Akrotonie, bei stark beschatteten oder verbissenen Pflanzen polyaxial mit mehreren konkurrierenden orthotropen Achsen, von denen eine nach 1–4 Jahren die anderen übergipfelt und sich durch Ausbildung von Druckholz streckt. Beide Wuchstypen können aufeinander folgen, so daß die Plastizität der Jugendentwicklung groß ist.

In der zweiten Juvenilphase (außerdem an Stockausschlägen) kann bei der Roteiche Prolepsis (vorzeitiger Austrieb der Winterknospen, Johannistrieb) und Syllepsis (gleichzeitiger Austrieb von Seitentrieben am Jahreszuwachs) auftreten. Der proleptische Trieb erfolgt bei der Roteiche an besonders wüchsigen Pflanzen und nach relativ konstanter Ruhephase von 38 Tagen (SPÄTH 1912). Die Prolepsis kann sich bis zu dreimal wiederholen (TOMLINSON et ANDERSON 1998), wobei die Zahl der Knospenschuppen jedes Mal geringer wird. Syllepsis wurde nur an mehrphasig wachsenden Jungpflanzen beobachtet (Abb. 4). Die Seitentriebe bilden dabei keine Knospenschuppen, sondern an der Basis niederblattartige Vorblätter mit kräftigen Achselknospen und ein (im Unterschied zur Regel bei Syllepsis, GRUBER 1998) gestauchtes Hypo- und Mesopodium (1. und 2. Internodium) aus. Die Seitenzweige sind in der 2. Juvenilphase kurzlebig.

3.2.3 Frühe Adultphase

Am Ende der Auxophase nimmt der Jahreszuwachs etwas ab (vgl. NAGEL 1991, 1994; Abb. 8 und 9). Bleibende Äste führen nun zur Ausbildung der Krone, und die ersten Blüten werden ausgebildet. Der Fruchtansatz ist zunächst noch schwach. Als Mindestalter für die Blütenbildung werden von GÖHRE et WAGENKNECHT (1955) 20–25 Jahre angegeben (weitere 20 Jahre bis zum reichlichen Fruchten), von anderen Autoren 30 Jahre, nach SCHENCK (1939) bei Alleebäumen 20 Jahre. In einer Dresdner Parkanlage fand der Erstautor eine 22jährige Roteiche, die schon 35 reife Eicheln trug. Im Felswald der Sächsischen Schweiz wurden aber erst an einer 27jährigen Roteiche die ersten Eicheln gefunden.

Die ersten weiblichen Blüten erscheinen an der Peripherie der mittleren und oberen Krone im mesotopen Bereich der terminalen Zuwachseinheiten (Abb. 2), die männlichen Infloreszenzen stehen im basalen Bereich von schwächeren, subterminalen (seltener basalen) Wiederholungstrieben (Abb. 2b). Prolepsis wurde in der Adultphase nicht beobachtet, könnte aber evtl. bei starker Schädigung des Austriebs erfolgen.

3.3.4 Späte Adultphase, Organisation der adulten Zuwachseinheit

Diese Phase ist durch reichliches und mehr oder weniger regelmäßiges Fruchten ausgezeichnet. Der Höhenzuwachs nimmt auf etwa 10 cm/Jahr ab, setzt sich aber sehr lange fort. Auch bei einer 200jährigen, 22 m hohen Eiche wurde noch ein Höhengewinn festgestellt. Ob allerdings eine Höhe von 50 m wie in der Heimat erreicht wird, erscheint fraglich.

Die Zuwachseinheit variiert von der deutlich austreibenden Knospe, die weder Infloreszenzen noch ein Laubblatt entwickelt, über temporäre Kurztriebe, die keine Terminalknospe, oft auch keine (oder reduzierte) Laubblätter und nur männliche Infloreszenzen tragen und schon nach 2 Wochen abgeworfen werden, bis zu kräftigen Langtrieben mit basalen männlichen und mesotopen weiblichen Infloreszenzen.

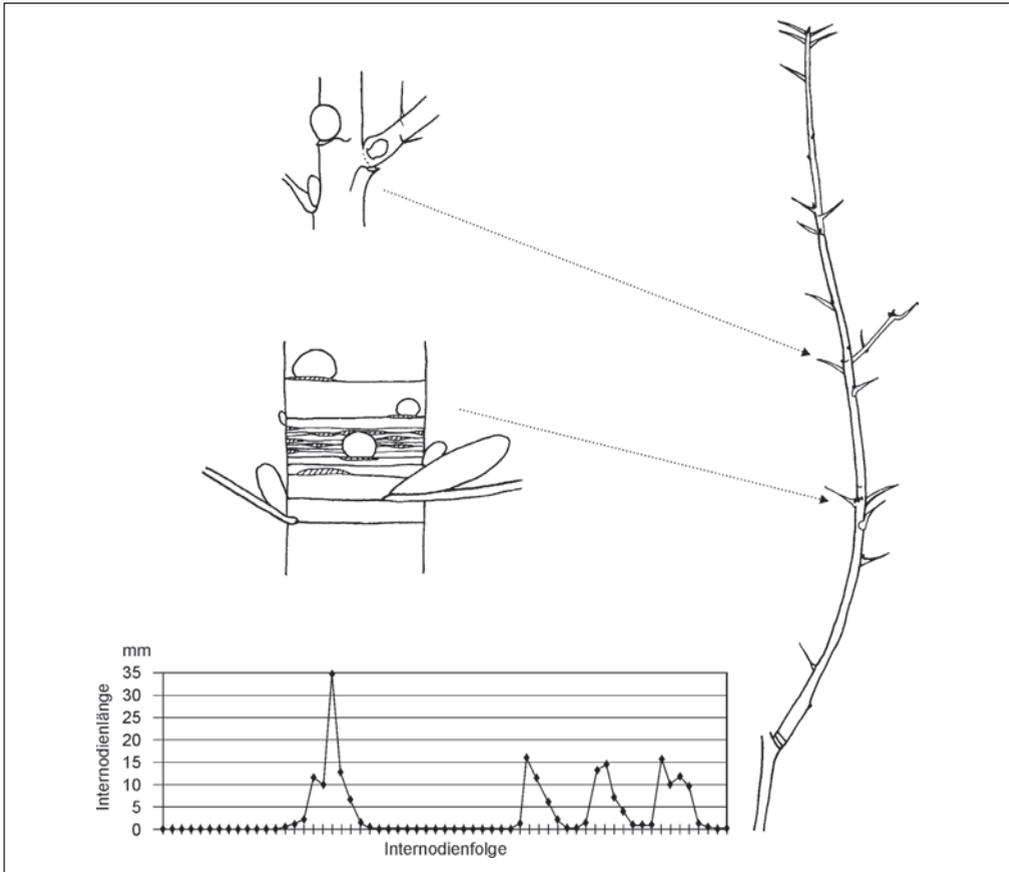


Abb. 4: Vierphasiges Wachstum eines Gipfeltriebes einer etwa achtjährigen, 60 cm hohen Jungpflanze von *Quercus rubra* mit sylleptischer Verzweigung (Lorenzswand, FA 515). Sylleptischer Seitentrieb mit gestauchtem Hypo- und Mesopodium.

zen. Bei den kräftigsten Trieben werden die männlichen Blütenstände an der Basis der Zuwachseinheit zwar angelegt, aber nicht mehr entfaltet (Abb. 2b). Geschlecht und Anordnung der Infloreszenzen hängen also gesetzmäßig vom Ausmaß der Jahreszuwachseinheit und damit vom Assimilat-Zustrom ab.

Außer der Terminalknospe finden sich an den kräftigen Zuwachseinheiten Achselknospen im akrotopen Bereich und zwischen den weiblichen und männlichen Infloreszenzen. Diese können sich zu annuellen oder biannualen Seitenachsen entwickeln, aber auch zu persistierenden Seitenzweigen, die evtl. den Terminaltrieb sogar übergipfeln. Die Kombination dieser Möglichkeiten in einem Astkomplex zeigt Abb. 2a.

3.3.5 Kronenstruktur

Der Aufbau der Roteichen-Krone folgt dem „Architekturmodell Rau“, das durch monopodial wachsende, zunächst orthotrope Langtriebe charakterisiert ist (HALLÉ et al. 1978). Später kommt es zur Absenkung der Äste, so daß eine breit ausladende Krone entsteht. Der aktuelle Jahreszuwachs bleibt auch dabei orthotrop, ältere Äste stehen aber nicht (im Gegensatz zur Angabe bei BARKMAN 1988) stets schräg aufrecht (vgl. Abb. 9).

Durch innere und äußere Faktoren kann der Sproßaufbau abgewandelt werden. Normalerweise entwickelt sich die Terminalknospe zu einem Langtrieb, der die zunächst orthotrope Wuchsrichtung geradlinig fortsetzt. Die subapikalen Achselknospen werden, wenn sie sich überhaupt weiterentwickeln, zu Wiederholungstrieben oder zu Kurztrieben mit männlichen Infloreszenzen.

Nicht ganz selten unterbleibt aber der Austrieb der Terminalknospe, auch ohne sichtbare Schädigung. Statt einer kräftigen Terminalknospe können aber auch dicht hintereinander in den Achseln unentwickelter Blattanlagen mehrere Seitenknospen gebildet werden, die nach der Zuwachsspitze hin kleiner werden. In beiden Fällen treiben mehrere subapikale Knospen zu Seitentrieben aus, von denen der am besten belichtete schließlich dominiert. Wenn in der forstlichen Literatur (z. B. LÜDEMANN 1987) die Förderung besser belichteter Triebe als „Phototropie“ bezeichnet wird, so entspricht das nicht der Begriffsfassung in der Pflanzenphysiologie, wo darunter die Lichtreiz-induzierte Wuchsausrichtung verstanden wird.

Wenn subapikale Knospen einer Sproßseite ansitzen, kann die Terminalknospe zur Seite gedrängt werden, wodurch eine winkelige Sproßfortsetzung entsteht. Wenn kräftige subapikale Seitenknospen den terminalen Austrieb übergipfeln, kann dieser seitlich abgedrängt werden und sogar später absterben. Das Ergebnis ist sympodiale Sproßverkettung. Wenn sich basitope Knospen der Zuwachseinheit in der Kronenperipherie entwickeln, werden sie gewöhnlich zu schwachen, kurzlebigen Seitentrieben. Diese Triebe können aber auch kräftig werden und sogar nach 1–2 Jahren dominieren.

Über die **Seneszenzphase** können keine Angaben gemacht werden, da das maximale Alter (etwa 400 Jahre) in Europa noch nicht erreicht wird.

3.3 Jahreszeitliche (saisonale) Entwicklung

Die Roteiche treibt Mitte April bis Mitte Mai aus, in der oberrheinischen Tiefebene einen Monat eher als in kühlen Mittelgebirgslagen (BAUER 1953a). Die Entfaltung der Zuwachseinheit erfolgt in einem 2–3 Wochen dauernden Wachstumsschub. Bis Ende Mai haben die Laubblätter ihre volle Größe erreicht.

In die Zeit des Austriebs fällt auch die Blüte. Die Früchte sind im Herbst des ersten Jahres nur erbsengroß, noch im Winter sind unentwickelte Samenanlagen zu finden (BAUER 1953b). Erst im folgenden Frühjahr gewinnt eine der 6 Samenanlagen die Oberhand. Nun wächst zunächst die Cupula stark und umhüllt die junge Frucht. In diesem Stadium werden viele junge Früchte Anfang Juni abgeworfen. Die übrigen Früchte erreichen bis Anfang September die endgültige Größe, die Cupula wird zu einer flachen Schale erweitert. Ab Mitte September fallen die Eicheln aus der Cupula, manche können bis Ende November am Baum bleiben.

Die Laubfärbung beginnt im Oktober (an extremen Standorten im Untersuchungsgebiet schon am 23. 9. 1997), der Laubfall zieht sich von Ende Oktober bis Mitte November hin, Keimlinge und Jungpflanzen behalten bis weit in den Winter hinein ihr Laub.

Mehrfache Präparation der Knospen ergab folgendes Bild der Knospentwicklung: Die basalen Knospenschuppen der nächstjährigen Zuwachseinheit beginnen sich Anfang März zu differenzieren. Mitte Juni sind alle Knospenschuppen bereits vorhanden und die ersten Laubblattanlagen zu erkennen. Die Anlagen der männlichen Infloreszenzen im Bereich der Knospenschuppen sind dann nur als undifferenzierte Meristeme vorhanden. Bis Anfang September sind alle Laubblattanlagen ausdifferenziert. Die Anlagen der männlichen Infloreszenzen sind noch relativ klein, von den weiblichen Blütenständen sind zu diesem Zeitpunkt nur undifferenzierte Meristeme vorhanden.

Bis zur winterlichen Ruheperiode werden die männlichen Infloreszenzen noch vollständig präformiert. Die männlichen Blüten sind bereits fertig ausgebildet, Perianth und Staubblätter sind deutlich zu erkennen. Die weiblichen Infloreszenzen dagegen verbleiben im Winter im meristematischen Zustand. Anlagen der Knospenschuppen für die künftige Terminalknospe sind noch nicht zu erkennen. Erst kurz vor dem Austrieb differenzieren sich von März bis Ende April die weiblichen Blüten. Ganz entsprechende Angaben macht NOVIKOVA (1976).

3.4 Bewurzelung

Über die Bewurzelung der Roteiche liegen zahlreiche Untersuchungen vor (z. B. LYR et HOFFMANN 1967, KÖSTLER et al. 1968, LARSON 1975, LYFORD 1980). Im Untersuchungsgebiet fällt besonders die effektive Nutzung von Felsspalten auf.

Die Keimwurzel wächst im ersten Jahr positiv geotrop 60(–80) cm tief in den Boden (GÖHRE et WAGENKNECHT 1955). Das Wachstum hängt im ersten Jahr von den Reserven in den Kotyledonen und von den Bodenverhältnissen ab (LEMKE 1956). Vom 2. Jahr an ist das Wurzelwachstum mit der Sproßentwicklung korreliert (LYFORD 1980). Wird die Keimwurzel beschädigt oder ihr Wachstum verhindert, werden Seitenwurzeln schon sehr früh gefördert (Abb. 5).

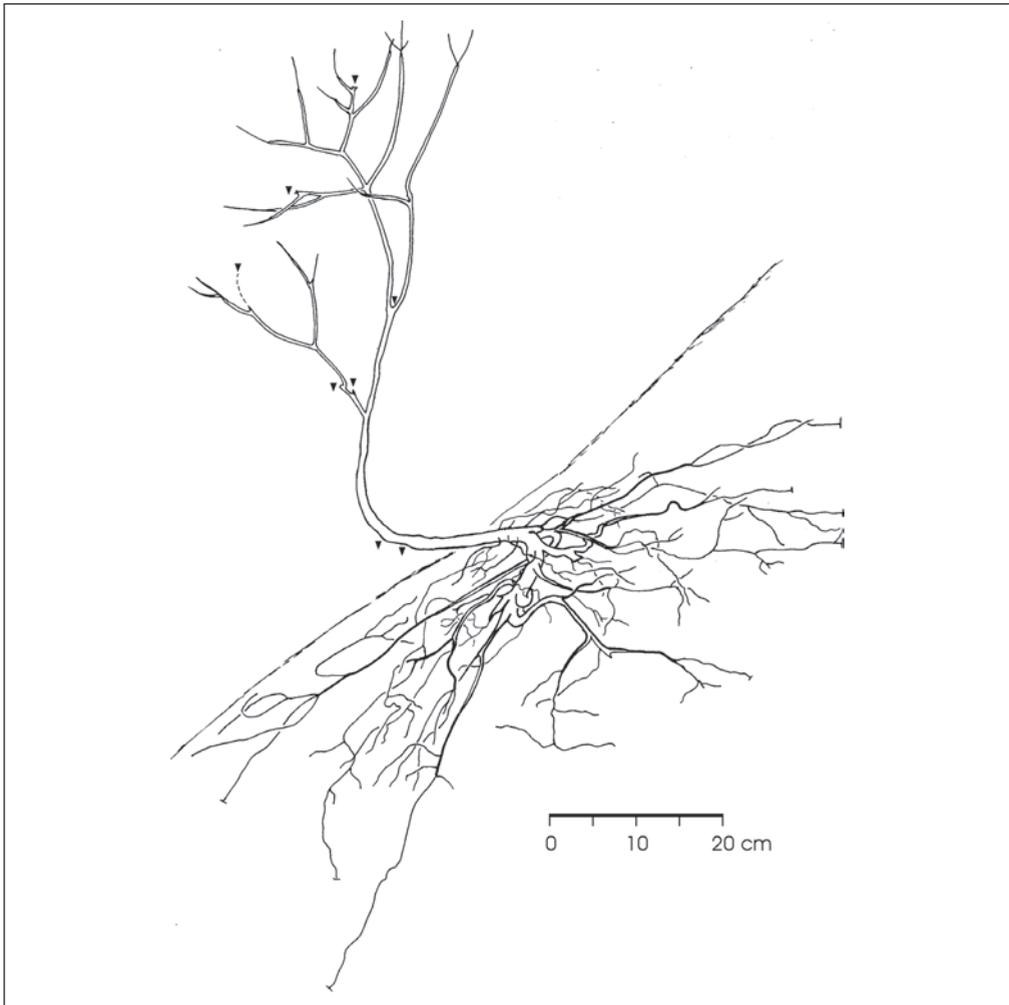


Abb. 5: Bewurzelung einer etwa 30jährigen juvenilen Roteiche, die durch Verbiß niedergehalten wurde. Die Entwicklung der Pfahlwurzel wurde schon nach wenigen cm aufgegeben. Querstriche markieren Abrißstellen, Pfeile weisen auf Wildverbiß. Tieferes Graben war in der mit Rohhumus und Sand gefüllten Felsspalte nicht möglich.

Im Alter von 10 bis 70 Jahren entwickelt sich durch Erstarren von Horizontal- und Diagonalwurzeln aus dem Pfahlwurzelsystem ein Herzwurzelsystem. Die Pfahlwurzel dominiert nicht mehr. Die Wurzeln können untereinander, auch mit denen benachbarter Roteichen verwachsen (LYFORD 1980). Sie verzweigen sich bis zur 5. Ordnung. *Qu. rubra* bildet im amerikanischen Heimatareal mit 26 Arten von Pilzen Ektomykorrhiza (BAXTER et al. 1999). Auch im Untersuchungsgebiet wurde an den Wurzeln ein dichter Rhizoidenfilz gefunden. Nach NEBEL (1990) wurden aber in Baden-Württemberg in Roteichenbeständen keine Pilze gefunden. Das ist für diesen Autor ein Grund, vom Einbringen der Roteiche in die Waldvegetation abzuraten.

3.5 Diasporenproduktion

In der jungen Adultphase steigt die Zahl der ausgebildeten reifen Eicheln erst sehr allmählich an. Unter besonders günstigen Verhältnissen (Anpflanzung in Parks) können schon 30jährige Bäume reich fruktifizieren. An einem 30jährigen Parkbaum wurden etwa 1.000 Eicheln gezählt. Bei adulten Eichen schwankt die Produktion zwischen Halb- und Sprengmast (SCHELLER 1978). Weder eine Vollmast (sehr guter Fruchtansatz aller Bäume im Bestand) noch der fast völlige Ausfall der Fruktifikation (Fehlmast) wurden beobachtet. Eine deutliche Rhythmik ist auch nach den amerikanischen Autoren nicht zu erkennen. Nach ELIAS (1980) ist in Amerika alle 2–5 Jahre die Eichelerte gut. GREENBERG (2000) fand keine zyklische Diasporenproduktion. In Amerika schwankte nach HEALY et al. (1999) die Eichelerte in einem aufgelichteten Bestand in verschiedenen Jahren wie 1:11.

Im Untersuchungsgebiet zeigten Einzelexemplare eine undeutliche zwei- bis dreijährige Rhythmik der Fruktifikation. Genauer untersuchte Paare von 80- bzw. 200jährigen Bäumen zeigten eine zweijährige Rhythmik, dabei wechselten sich aber benachbarte Bäume ab.

An 20 adulten Roteichen wurde im September 1997 die Eichelproduktion im Untersuchungsgebiet durch Auszählen an mehreren Ästen und Hochrechnung auf die ganze Krone ermittelt. Zusätzlich wurde an 12 Bäumen unterschiedlichen Alters im November der Eichelniederschlag ausgezählt. Die Bäume mußten möglichst voneinander entfernt und auf ebenem Standort stehen, um das Wegrollen der Eicheln auszuschließen. Auf nährstoffarmen Böden trugen die 30jährigen Bäume < 100 Eicheln, auf tiefgründigen, nährstoffreichen Böden bis 1.000, die etwa 80jährigen Bäume 100–3.300, an guten Standorten bis 5.000, die 200jährigen 4.000 – 6.000 Früchte.

3.6 Diasporen-Ausbreitung

Für den Diasporentransport ist vor allem der Eichelhäher (*Garrulus glandularius*, in Amerika der Blauhäher, *Cyanocitta cristata*), daneben das Eichhörnchen verantwortlich. Eichelhäher verstecken die Eicheln einzeln, Mäuse und Eichhörnchen vergraben mehrere Eicheln zusammen (STIMM et BÖSWALD 1994). Im Untersuchungsgebiet wurden nur zweimal Verstecke mit mehreren Roteicheln gefunden, die Nager spielen also hier keine bedeutende Rolle für die Ausbreitung.

Der Anteil der Eicheln an der Nahrung des Hähers kann bis 96 % betragen, obwohl vom Frühjahr bis Herbst vorwiegend Invertebraten gefressen werden, und zwar ausschließlich eichengebundene (BOSSEMA 1979 zit. in OTTO 1996). Von August bis Ende November, besonders aber Ende September, sucht der Eichelhäher in seinem Revier die Eichen ab und versteckt die Eicheln am Boden. Dabei werden Vegetationsgrenzen, Bestandeslücken und vertikale Landschaftsstrukturen gezielt aufgesucht, im Untersuchungsgebiet Felsspalten, Felsterrassen, Ränder offener Wege mit lückiger Bodenvegetation. Die Eicheln werden mit mehreren Schnabelhieben im Boden versenkt, das Bohrloch wird mit Laub oder Moos bedeckt.

Wenn der Eichelhäher die Auswahl hat, bevorzugt er die Früchte der Stiel- und Traubeneiche. Das zeigte ein eigener Test, in dem 3 Kästen mit je 120 Eicheln an für Eichhörnchen unzugänglichen Stellen angebracht und nach 3 und 11 Tagen kontrolliert wurden:

	Roteicheln	Stieleicheln	Traubeneicheln	weggetragen wurden
1	60	60		33 Stieleicheln, 0 Roteicheln
2	60	60		3 Stieleicheln, 0 Roteicheln
3	60		60	21 Traubeneicheln, 0 Roteicheln.

Die Siedlungsdichte des Eichelhäher schwankt stark. Sie wird mit durchschnittlich 1 Brutpaar/10 ha (bis 2 Brutpaare /ha) angegeben. Ein Vogel sammelt in einer Sammelperiode 3.000–5.000 Eicheln (ca. 15 kg; OTTO 1996).

Die Transportstrecke hängt vom Eichel-Angebot, von der Gelände- und Vegetationsstruktur und von der Revieraufteilung ab. Sie beträgt nach Literaturangaben (0,4–)1–4(–10) km (SCHUSTER 1950, CHETTLEBURGH 1952, WADEWITZ 1976, alle zitiert in BLOTZHEIM 1993; OTTO 1996).

Das Ausgraben der versteckten Eicheln beginnt etwa eine Woche nach den letzten Bergeflügen. Selbst unter einer dicken Schneedecke findet der Vogel die Verstecke. Die meisten Eicheln werden jedoch vergessen (BOSSEMA 1979 zit. in OTTO 1996: 16% Wiederfunde), viele wohl auch von Mäusen gefressen (VULLMER et HANSTEIN 1995), etwa die Hälfte kommt zur Keimung (OTTO 1996).

Aus der Kartierung im Untersuchungsgebiet kann nicht auf die maximale Ausbreitungsdistanz geschlossen werden, dazu ist der Abstand der gepflanzten Bestände zu gering. Die maximale beobachtete Distanz von 2 isolierten Altbeständen betrug 1.400 m (Abb. 6). Die größte beobachtete Dichte der Verjüngung betrug 1.900 Stück/ha in 100 m Entfernung vom nächsten Altbestand. Von da an sinkt sie mit zunehmender Entfernung ziemlich regelmäßig und läßt sich mit der folgenden polynomischen Normalverteilungs-Funktion gut beschreiben:

$$y = -1934,9x^4 + 7729,7 x^3 - 9283,7x^2 + 1891,5x + 1763,9$$

y = am Riff-Standort angetroffene maximale Dichte der Roteichen-Naturverjüngung (Stück/m²),
x = Entfernung zum nächsten, seit 30 Jahren fruchtenden Altbestand

Die Bestandsstruktur, das Relief, das kleinräumige Standortsmosaik und weitere, unbekannte Größen modifizieren die Ergebnisse, ebenso die Zeit (nach weiteren 30 Jahren Verdoppelung) und schließlich die infraspezifische Konkurrenz. Die potentielle Dichte von 200 Stück Naturverjüngung oder 20 80jährigen Exemplaren/ha ist heute schon bis in eine Entfernung von 900 m vom Altbestand Realität. Sobald ein samenspendender Bestand in < 600 m Entfernung und < 100 m Höhenunterschied steht, ist Naturverjüngung zwangsläufig anzutreffen.

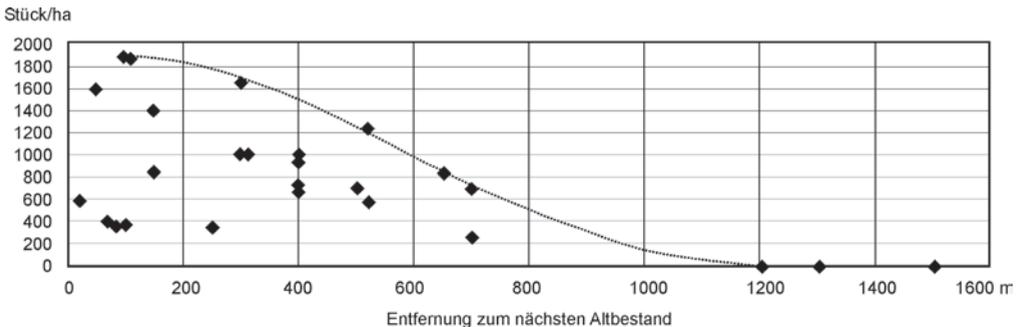


Abb. 6: Dichte der naturverjüngten Roteichen in Abhängigkeit von der Entfernung zum nächsten Altbestand. Die eingezeichnete Kurve entspricht der polynomischen Formel (s. oben) und umgrenzt den Bereich der Ausbreitungsmöglichkeiten der Roteiche.

3.7 Biotische und abiotische Schädigung von Roteichen

3.7.1 Biotische Schäden

Schädigungen beeinflussen die Konkurrenzkraft des Baumes, biotische Schäden sind andererseits als Ausgangspunkt von Nahrungsketten im Ökosystem interessant. Die heimischen Eichen beherbergen eine besonders hohe Artenzahl von Prädatoren. Neophyten werden durchschnittlich weniger befallen als heimische Pflanzen. Mit der Zeit und Häufigkeit der Pflanzen nimmt aber auch an Neophyten die Zahl der Prädatoren zu (KOWARIK 1995).

An den Roteichen im Untersuchungsgebiet war die durch Insekten vernichtete Blattfläche selten größer als 30 %. Bei einem eingehenden Vergleich in einem gemischten Bestand waren nur 10 % der Blätter zu 50–80 % geschädigt, dagegen bei der Traubeneiche 31 % der Blätter. Ein Spreitenverlust von 80–100 % wurde überhaupt nur bei der Traubeneiche beobachtet.

Nach Literaturangaben sind die Schäden durch Schwammspinner (*Lymantria dispar*) in Zentraleuropa unbedeutend (SCHIMITSCHEK 1955), während diese in Amerika eingeschleppte Art dort erheblichen Schaden anrichtet (RODEN 1992, BYINGTON et al. 1994). Der Eichenwickler (*Tortrix viridana*) greift bei Massenvermehrung an heimischen Eichen auch auf die Roteiche über, die Fraßschäden bleiben aber hier gering (BAUER 1953a). Herr KOST (TU Dresden-Tharandt, mündl. Mitt.) beobachtete den Wickler *Archips xylosteana* an Roteiche. Goldafter (*Euproctis chrysorrhoea*), Eichen-Prozessionsspinner (*Thaumtopoea processionea*) und Ringelspinner (*Malacosoma neustria*) können in Gradationsgebieten Kahlfraß, Zuwachsverluste und Mastausfall bewirken (SCHIMITSCHEK 1955). Über Befall durch Laubholz-Spanner und -Eulen berichten GÖHRE et WAGENKNECHT (1955). Im Untersuchungsgebiet wurde aber nur einmal eine zweigminierende Eulenraupe gefunden. Ob die Nonne (*Lymantria monacha*) auf Roteichen übergreift, ist nicht bekannt, bei Kalamitäten aber wegen ihres großen Nahrungsspektrums nicht unwahrscheinlich. Die heute seltenen phytophagen Scarabaeiden richteten Anfang des vorigen Jahrhunderts noch erhebliche Schäden an Roteichen an, wenn auch weniger als an heimischen Eichen (GÖHRE et WAGENKNECHT 1955). In forstlichen Anzuchten von Roteichen schädigt der Kurzmaulrüssler (*Otiorrhynchus singularis*) die jungen Triebe im Austrieb. GÖHRE et WAGENKNECHT (1955) erwähnen das Vorkommen der Eichenpockenschildlaus in Anzuchten. In Italien wurde vor einigen Jahren die an Roteichen lebende Blattlaus *Myzocallis (Lineomyzocallis) walskii* aus Amerika eingeschleppt (PATTI et LOZZIA 1994). Gallbildungen wurden im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet. An den Eicheln von *Qu. rubra* sind Schäden durch minierende Insekten selten (KELBEL 1969). Die einheimischen Minierer sind wahrscheinlich nicht an die zweijährige Entwicklungszeit der Eicheln angepaßt.

In Mitteleuropa wurden also bisher höchstens sehr selten durch Insekten ernste Schäden an Roteichen verursacht. Gradationen beschränkten sich auf Anzuchten und andere exponierte Monokulturen wie z. B. Roteichen-Alleen. Solange sie auf heimische Arten zurückgreifen können, meiden die Insekten die Roteiche bzw. kommen auf ihr nicht zur Massenvermehrung.

Im subkontinentalen Nordamerika werden Roteichen von dem Ascomyceten *Ceratocystis fagacearum* befallen, der von Borkenkäfern übertragen wird und Rinde und Splintholz besiedelt (ZAJONC 1998). Die befallenen Bäume sterben nach einem Jahr, oft aber schon nach wenigen Wochen ab. Wegen der Gefahr der Einschleppung werden Quarantänemaßnahmen durchgeführt. An einigen älteren Roteichen-Pflanzungen, vorwiegend feuchter Standorte, trat im Untersuchungsgebiet Rindenkrebs auf, der bis zum Absterben der Bäume führen kann. Über Rindenschäden durch Pilze wurde in Deutschland wiederholt berichtet (KEHR 1988 und BRINKMANN 1994: Krebs durch *Pezicula cinnamomea*; KUBE 1989: Rindenkrankheit der Roteiche in Duisburg). In Nordfrankreich verursacht der Rübbling *Collybia fusipes* manchmal ernsthaftige Wurzelschäden an Roteiche, die gegen diesen Pilz empfindlicher ist als *Qu. petraea* (MARCAIS et CAEL 2000, MARCAIS et al. 2000). Befall von Hallimasch (*Armillariella mellea*) als ausgesprochenem Schwächeparasiten und andere, sporadisch auftretende Pilzinfektionen nennen GÖHRE et WAGENKNECHT (1955). Gegen echten Mehltau (*Microsphaera alphitoides*) ist die Roteiche erstaunlich resistent, auch wenn benachbarte Traubeneichen stark befallen werden (BAUER 1953a, BUTIN 1996).

Wichtig sind – auch im Untersuchungsgebiet – Verbißschäden durch Schalenwild. SCHENCK (1939) meint sogar: „wo das Rotwild steht, ist die Roteiche verloren“. Auch nach wiederholtem Verbiß schlagen die Roteichen aber alljährlich wieder aus (GÖHRE et WAGENKNECHT 1955). Wenn die übrigen Standortsfaktoren günstig sind, können die Sämlinge im Untersuchungsgebiet auch bei starkem Verbiß überleben. Bei einer wahrscheinlich 32jährigen Roteiche, die nicht über die Verbißhöhe hatte hinauswachsen können und nur eine Höhe von 60 cm erreichte, starb zwar die immer wieder verbissene Krone schließlich ab, aber von der Basis erfolgte kräftiger Neuaustrieb. Wildverbiß hat eine Verzögerung des Aufwachsens, nicht aber eine Verhinderung der Naturverjüngung zur Folge. Fegeschäden an den jungen Stämmen sind selten. In forstlichen Anzuchten kann Mäusefraß Schäden verursachen. Schäden durch Spechte schildert ZYCHA (1970).

3.7.2 Abiotische Schäden

Auch nach Brand kann die Roteiche wegen besonders großer Reserven in den Wurzeln aus unterirdischen Knospen leicht wieder austreiben. Aus Amerika berichten darüber WALTERS et al. (1993) und KRUGER et REICH (1993, 1997). Die Brandresistenz der Bäume wird verschieden beurteilt (BATEK et al. 1999: fire sensitive, BRUGAM et PATTERSON 1996: moderately fire tolerant). Eindeutig ist die relative geringe Trockenheitstoleranz (POPOV et HINKOV 1998: Absterben im Extremsommer 1993 in Bulgarien; DEMCHIK et SHARPE 2000: Erhöhte Mortalität nach 2 Trockenjahren in Pennsylvania; ASHTON et BERLYN 1994: xerointoleranteste Art der sect. *Erythrobalanus*). Gegen Industrie-Immissionen ist die Roteiche resistent (HEJNY et SLAVIK 1990, MERAKCHIISSKA-NIKOLOVA et al. 1998, SAKOWSKI 1973). Im Untersuchungsgebiet wurden offenbar von Spätfrösten verursachte fleckige Nekrosen beobachtet. Oft waren die Hauptnerven und die angrenzenden Spreitenbereiche noch lebend, der Rest der Spreite abgestorben.

Die Eicheln sind nicht überflutungstolerant. Schon nach 10 Tagen Frühjahrsüberschwemmung waren sie stark geschädigt (Guo et al. 1998).

4 DIE ROTEICHEN-BESTÄNDE IN DER SÄCHSISCHEN SCHWEIZ

4.1 Soziologische Stellung

Die Vorkommen der Roteiche im Untersuchungsgebiet lassen sich in 2 Gruppen gliedern (vgl. die Vegetationstabelle S. 63–64):

1. Pflanzungen auf Lößlehmplateaus und kleineren Talsohlen,
2. Verjüngungsflächen oder Pflanzungen auf flachgründigen, exponierten Standorten.

Die Artenkombination der Krautschicht der **1. Gruppe** entspricht der des typischen Luzulo-Fagetums. Die meisten Arten zeigen frische, mäßig saure und nährstoffarme Standorte an, so z. B. *Luzula luzuloides*, *L. pilosa*, *Digitalis purpurea*, *Carex pilulifera*, *Oxalis acetosella* und *Maianthemum bifolium*. *Tritentalis europaea* und *Calamagrostis villosa* sind für die submontane Lage charakteristisch. Typische Buchenwaldmoose sind *Atrichum undulatum* und *Mnium hornum*. An schattigen Felsen wächst *Diplophyllum albicans*. Die Höhe der oberen Baumschicht, in der neben der dominierenden Roteiche Rotbuche und Fichte vorkommen, erreicht 18–30 m, die Deckung der Bäume schwankt zwischen 60 und 90 %. Die Standorte sind eben oder bis 40 ° geneigt, im letzteren Fall mit Ost- oder Nordost-Exposition.

Die **2. Gruppe** der Bestände hat mit der ersten einige Arten gemeinsam: *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa* sowie verbreitete Moose wie *Dicranella heteromalla*, *Pohlia nutans* und *Tetraphis pellucida*. *Vaccinium myrtillus* und *Avenella* sind auf den exponierten Standorten häufiger und hochstet. Kennzeichnend für die Riffwälder sind *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* und die auf feuchte Felsen hinweisenden Moose *Dicranella cerviculata* und *Cephaloziella divaricata*. Unter den Gehölzen treten hier auch *Sorbus aucuparia*, *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies* und als Agrio-Neophyt *Pinus strobus* auf. Die Aufnahmen sind artenärmer als die der ersten Gruppe (etwa 20 Arten, davon die Hälfte Moose), die Deckung der Baumschicht erreicht nur 5–30(–50) %, ihre Höhe (6–)10–20(–25) m. Die Standorte sind meist südexponiert bei einer Hangneigung von (10–)20–80 %.

Die synsystematische Einordnung der zweiten Gruppe zu Assoziationen ist wegen des Fehlens von Kennarten unsicher. Diese bodensauren, lichten Wälder gehören am ehesten zum Quercion *robori-petraeae* (SCHMIDT 1995). Ähnlichkeiten bestehen mit dem Hieracio-Quercetum *petraeae fagetosum* LOHM. (DENZ 1994, aber ohne *Hieracium glaucinum*). Von den ost- und mitteleuropäischen Birken-Traubeneichenwäldern weicht das Genisto tinctoriae-Quercetum *petraeae* KLIKA durch anspruchsvolle Arten ab, das Vaccinio vitis-idaeae-Quercetum OBERD. durch das Fehlen der Stieleiche und durch das Auftreten stärker nährstoff- und feuchteliebender Arten.

Übergänge zwischen den Riffwäldern und den Buchenwäldern der Sandsteinverwitterungsböden sind wahrscheinlich potentielle Standorte von Buchen(-Tannen)wäldern.

4.2 Struktur und Dynamik der Bestände

4.2.1 Die Pflanzungen im Gebiet

Aus der Zeit von 1910 bis 1930 wurden im Untersuchungsgebiet 46 Pflanzungen mit 10–800 Stämmen kartiert. Der Bestand dieser älteren Bäume wurde auf insgesamt 5.100 geschätzt. Sie stocken meist auf tiefgründigeren Staublehmböden der Ebenheiten, haben eine Höhe von 24–30 m erreicht, einen Brusthöhen-Durchmesser von 7–70 cm, und sie fruchten reichlich. Pflanzungen auf nassen Talsohlen bilden nur schwache Stämme und sind z. T. von Rindenkrebs befallen. Nur bei einer dieser älteren Pflanzungen konnte sich in der unmittelbaren Umgebung Naturverjüngung etablieren. In den übrigen Beständen verhindert der Lichtmangel das Aufkommen. In Mischbeständen wird erkennbar, daß die Roteiche sich bis zum Alter von 80 Jahren gegen die Konkurrenz der Buche behaupten kann, danach aber ist ihr die Buche im Höhenwachstum überlegen. Die Roteiche kann aber noch lange als Samenspender die Waldentwicklung beeinflussen, bevor sie von der Buche verdrängt wird.

Aus der Zeit von 1950–1970 stammen 34 Pflanzungen, meist auf ärmeren und trockneren Standorten. Sie haben eine Höhe von 10–18 m erreicht und beginnen zu fruchten. Die Krautschicht ist durch Lichtmangel und Laubbedeckung extrem verarmt. Auf diesen schlechteren Standorten der jüngeren Pflanzungen kann sich die Buche nicht durchsetzen.

4.2.2 Einfluß von Beleuchtungsstärke und Wildverbiß auf die Naturverjüngung

Erfolgreiche Naturverjüngung findet sich hauptsächlich an exponierten Standorten auf Felsriffen, Felsterrassen, Felskanten und am Fuß südexponierter Felshänge. Die bevorzugte Besiedelung der südexponierten Standorte ist nicht etwa auf einen größeren Sameneintrag zurückzuführen, sondern auf die größere Überlebensrate der Jungpflanzen. Auf einem Transekt durch ein west-östlich verlaufendes Tal war der Anteil der einjährigen Roteichen auf der Nordseite sogar deutlich größer. Die Zahl 4jähriger Jungpflanzen war in Nord- und Süd-Exposition etwa gleichgroß. Vom 8. Lebensjahr an war aber auf der Nordseite fast kein Exemplar mehr zu finden, obwohl auch die jährliche Verbißhäufigkeit auf der Südseite größer war als auf der Nordseite (durchschnittlich 0,69 gegenüber 0,56 Schädigungen).

Eigene Untersuchungen der Jungpflanzenzahl in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke in der Umgebung von 2 adulten Roteichen am Dresdner Elbhänge ergaben eindeutige Beziehungen: Von 3,5 % der Offenland-Beleuchtungsstärke mit 30 Jungpflanzen/m² stieg die Zahl bis 6,3 % Beleuchtung mit 53 Pflanzen/m² linear an. (Zur Lichtabhängigkeit der Jungpflanzen vgl. auch FARMER 1975, GOTTSCHALK 1993 und WALTERS et al 1993.)

In einem anderen Experiment, in dem 240 2jährige Jungpflanzen in 12 Pflanzkästen an 6 verschiedenen belichteten Stellen eingegraben wurden, war die Häufigkeit des Johannistriebes streng mit der relativen Beleuchtungsstärke korreliert: Bei 64 % der Freiland-Beleuchtungsstärke bildeten 65 % der Jungpflanzen Johannistrieb aus, bei 6 % Beleuchtungsstärke waren es 10 %, bei 3 % Licht nur noch 2% der Jungpflanzen (Lichtmessung bei bedecktem Himmel, Anteil der photosynthetisch aktiven Strahlung nicht gemessen).

Aus Stammanalysen von 15 naturverjüngten Jungbäumen geht hervor, daß der Wildverbiß besonders Jungbäume unter 50 cm Höhe betrifft. Dementsprechend dauerte es im Durchschnitt 10 Jahre, bis eine Höhe von 25 cm erreicht war, weitere 6 Jahre bis zur Wuchshöhe von 50 cm und noch 4 Jahre (insgesamt also 20) bis zur Wuchshöhe von 75 cm, während dann die Wuchshöhe von 200 cm in nur 6 Jahren erreicht wurde. Oberhalb einer Wuchshöhe von 1 m ist der jährliche Höhengewinn eindeutig negativ mit dem Beschattungsgrad korreliert (Korrelations-Koeffizient $-0,826$), dagegen kaum noch mit der Verbiß-Disposition. Ein unbeschatteter, nicht verbissener Jungbaum erreichte 1 m Höhe in 10 Jahren, 2 m in 18 Jahren. Der lichte Schatten der Birken und Kiefern wirkt auf die Roteiche nur mäßig wachstumshemmend (vgl. auch GRAJEWSKI 1997).

Der Einfluß der edaphischen Faktoren ist im Gebiet schwer zu beurteilen, weil die Roteiche offenbar Felsspalten sehr effektiv nutzt. Ein 2 m hohes Exemplar in der Mitte einer nahezu senkrechten Felswand blühte und fruchtete bereits. Auch wo scheinbar nur Fels vorhanden ist, findet die Roteiche Spalten und kann überleben.

4.2.3 Einfluß der Witterung auf den Zuwachs

Um den Einfluß der Witterung auf den Zuwachs zu ermitteln, wurden die Durchmesser-Zuwachskurven zweier Stammanalysen mit langjährigen Diagrammen verschiedener Klimafaktoren verglichen. Die beste Beziehung besteht zur Kurve der Frühjahrsniederschläge (März–April). Hohe Frühjahrs- und Sommertemperaturen sind nur bei gleichzeitig hohen Niederschlägen günstig, bei geringen Niederschlägen sind sie ungünstig.

Die Einzelstammanalyse von 15 naturverjüngten Bäumen, die mit Zuwachsdigrammen belegt wurde, soll hier nur exemplarisch von 2 adulten Bäumen aus dem Felswald wiedergegeben werden (Abb. 7 und 8). Der erste Baum ist wegen seines hohen Alters offenbar gepflanzt, denn vor 80 Jahren gab es im Gebiet noch keine Samenträger. Der zweite Baum geht auf Naturverjüngung zurück. Er steht stärker exponiert auf einer südexponierten Felskante (Lorenzwand). Der Traufbereich des 80jährigen Baumes umfaßt 550 m², der des naturverjüngten 45jährigen 60 m². Bei beiden Bäumen ist im Höhenwachstum bei 7 m Höhe ein deutlicher Knick zu erkennen. Der Höhengewinn nimmt auf jährlich 9,7 bzw. 5,2 cm ab (Ende der Auxophase). Der Durchmesserzuwachs ist nun klimaabhängig.

4.3 Beziehung zu anderen Baumarten, die Roteiche als Agriophyt

Im Untersuchungsgebiet ist die **Rotbuche** der entscheidende Konkurrent der Roteiche. Im Höhenwachstum ist sie der Roteiche überlegen (für Nordwestdeutschland vgl. auch STRATMANN 1987) und verhindert durch ihr dichtes Kronendach die Verjüngung der Roteiche. (In der Schweiz übertrifft die Roteiche nach Messungen von DIEZ et BÜRGI [1991] die Rotbuche im Höhenwachstum.) Durch Holzeinschlag ist die Rotbuche an ihrer Trockengrenze zurückgedrängt worden. Soweit sie noch Baumgruppen bilden kann, wird sie auch in die Felswälder wieder vorrücken. Die Wiederbesiedelung der verlorenen Standorte wird sich über mehrere Baumgenerationen hinziehen. Die Roteiche aber kann wahrscheinlich schon im stärker xerothermen Toleranzbereich der Buchen-Vorkommen der Konkurrenz der Buche standhalten. Sichere Aussagen sind dazu nicht möglich, da adulte Bestände auf derartigen Standorten im Untersuchungsgebiet fehlen.

Die Riffwälder werden heute von den Pioniergehölzen **Waldkiefer** (*Pinus sylvestris*) und **Birke** (*Betula pendula* bzw. *B. pubescens*) beherrscht. Die Roteiche kann sich unter ihrem Schirm verjüngen, in die Baumschicht aufwachsen und Birke und Kiefer abdrängen (Abb. 9, vgl. auch GRAJEWSKI 1997).

Vor allem ist aber die **Traubeneiche** von der Ausbreitung der Roteiche betroffen, die ihr die beherrschende Stellung als Endglied der Riffwälder streitig machen kann. Beide Arten nehmen im Gebiet eine ähnliche ökologische Nische ein. Wegen ihres strukturgebenden Habitus, ihrer langen Lebensdauer und der großen Zahl der an ihr lebenden Insektenarten ist die Traubeneiche ökologisch höherwertig als die Roteiche. *Qu. rubra* ist aber der Traubeneiche im Untersuchungsgebiet deutlich überlegen, sie gedeiht

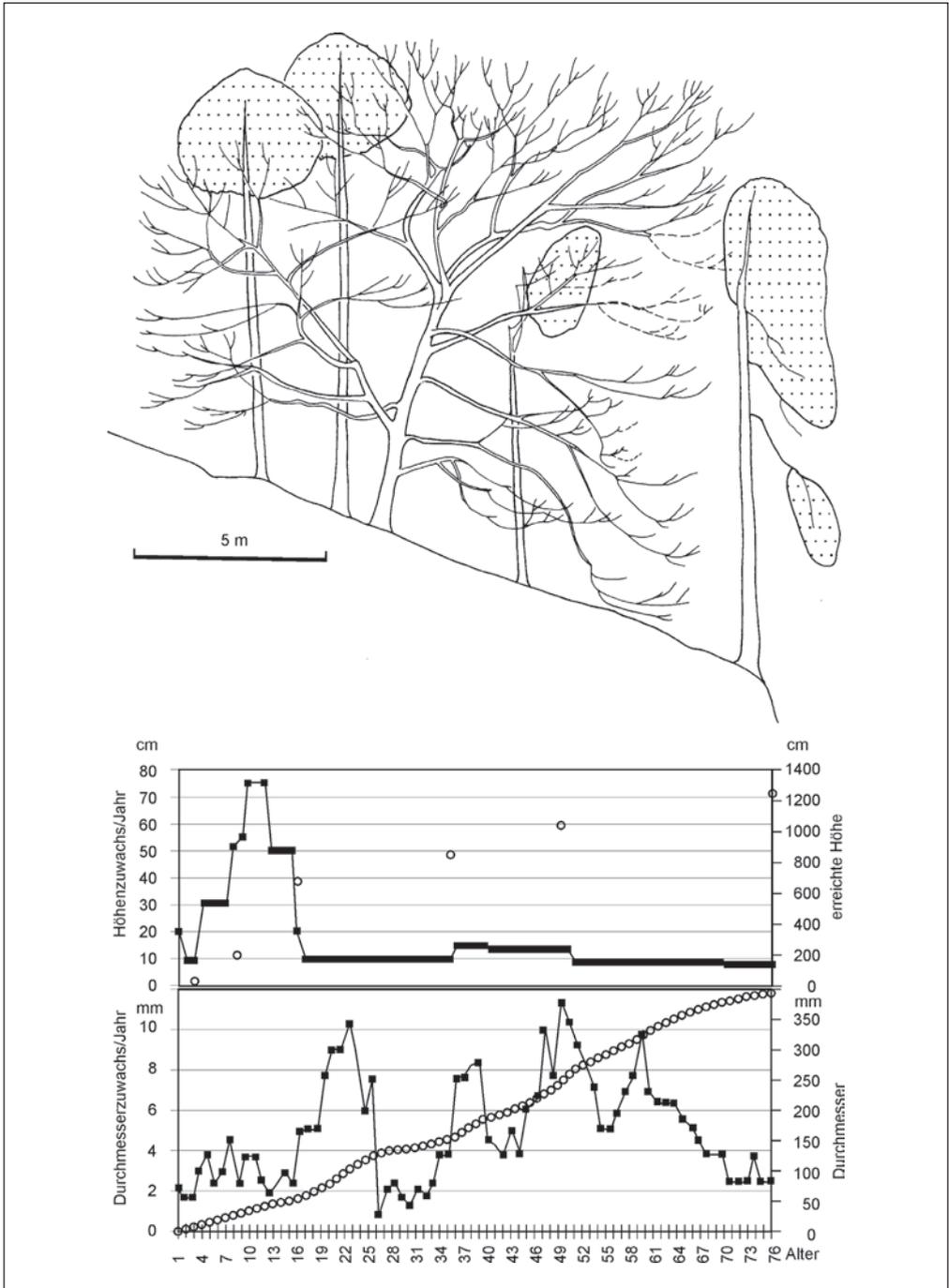


Abb. 7: Stammanalyse einer etwa 80jährigen, breitkronigen, gepflanzten Roteiche (Schrammsteinkette, Südseite, Mitte einer Felsterrasse) mit Höhen- und Durchmesser-Zuwachskurve. Deutliche Abnahme des Höhenzuwachses am Ende der Auxophase.

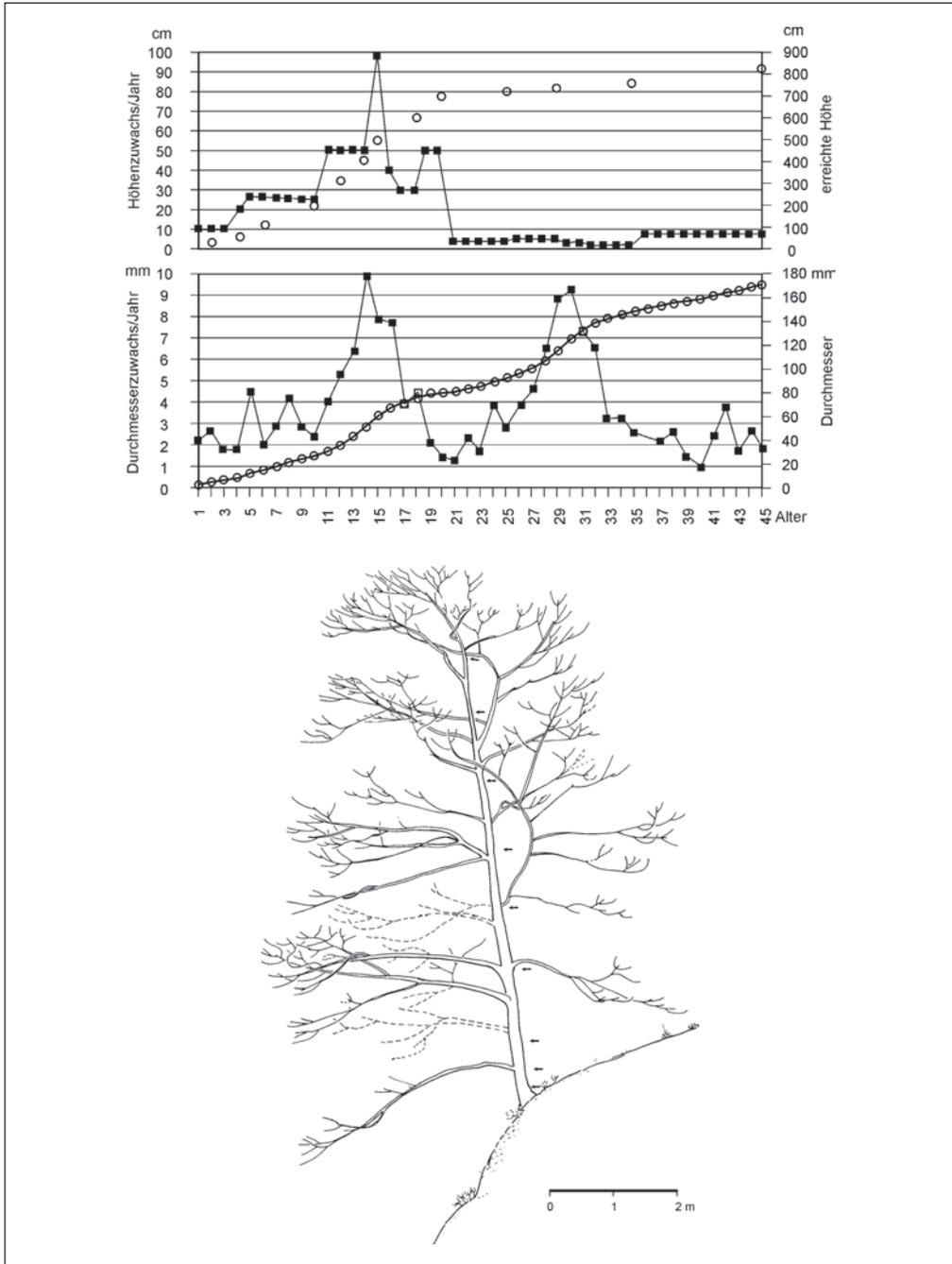


Abb. 8: Stammanalyse einer etwa 45jährigen, „wipfelschäftigen“, naturverjüngten Roteiche (Lorenzwand, Südseite, vorderer Rand einer Felsterrasse) mit Höhen- und Durchmesser-Zuwachskurve. Pfeile markieren die Orte der Bohrspantenentnahme. Abgestorbene Äste gestrichelt. Der ähnliche Kurvenverlauf des Durchmesserzuwachses in den letzten Jahrzehnten mit dem des Baumes Abb. 7 weist auf Klimaabhängigkeit hin.

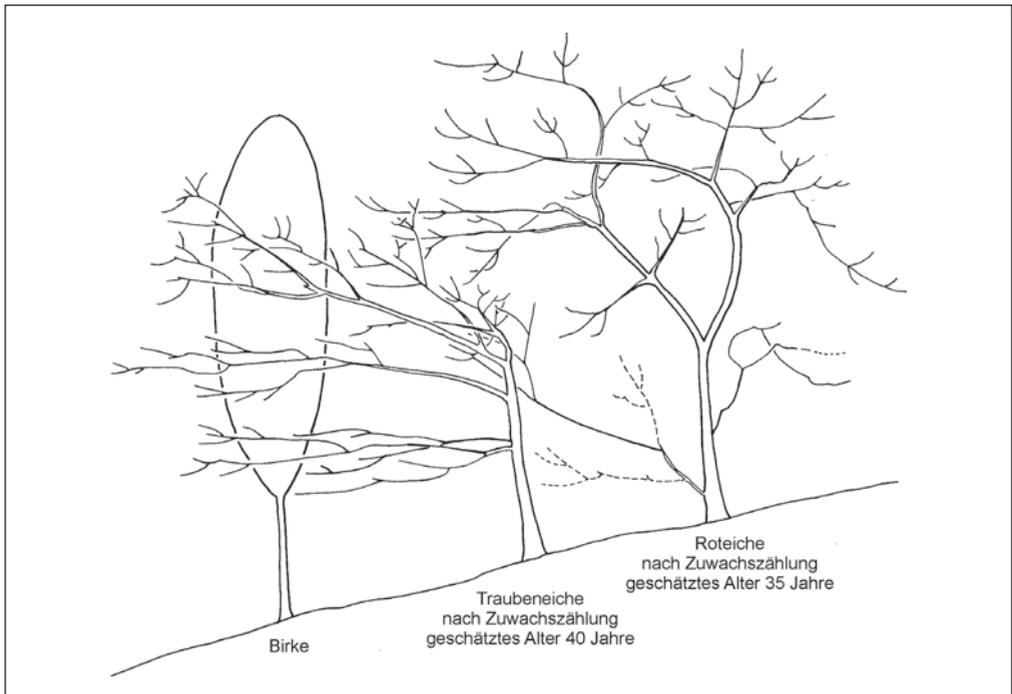


Abb. 9: Konkurrenz zwischen Traubeneiche und Roteiche bei ungefähr gleichem Alter. Die Roteiche hat die Traubeneiche weit abgedrängt.

auf genauso extremen Felsstandorten, wahrscheinlich sogar auf noch ungünstigeren, wächst aber schneller und schattet die Traubeneiche aus.

Die **Fichte** ist zwar im Gebiet in Monokulturen stark gefördert worden, kann sich aber an den Riffstandorten in der Baumschicht nirgends behaupten.

Die **Lärche** ist im Gebiet als Neophyt nicht eingebürgert, sie verjüngt sich offenbar nur an künstlich offenen Buchenwald-Standorten.

Die **Weymouthskiefer** (*Pinus strobus*) breitet sich im Gebiet als Neophyt seit etwa derselben Zeit wie die Roteiche aus. Sie verjüngt sich natürlich, wächst sehr rasch, die Naturverjüngung fruchtet reichlich. *P. strobus* ist im Gebiet ebenfalls Agriophyt, sie wird mit *Qu. rubra* evtl. Mischwälder bilden können, wie das aus Minnesota bekannt ist.

Auf Grund der ökologischen Untersuchungen und der Beobachtungen zur Konkurrenz wurde für das Untersuchungsgebiet ein Ökogramm der Roteiche entworfen (Abb. 10). Es zeigt, daß die Art von der Rotbuche aus dem Optimum ihres Potenzbereiches verdrängt wird und nur im trocken-sauren Bereich einen Anteil am Herrschaftsbereich der Rotbuche erhält.

Da sich die Roteiche in den Felswäldern gegenüber allen anderen Gehölzarten künftig behaupten wird, kann man sie ohne Einschränkung als Agriophyt bezeichnen, obwohl dazu in der Regel 3 Generationen auszuwerten sind. In spätestens 150 Jahren wird die Roteiche alle potentiellen Standorte in der Sächsischen Schweiz besetzt haben und Birken, Kiefern und vor allem Traubeneichen stark bedrängen. Um ein naturnahes Waldbild im Nationalpark zu erhalten, wird deshalb in der Diplomarbeit des Erstautors eine Bekämpfung der Roteiche empfohlen. Der Aufwand ist vertretbar, solange die meisten naturverjüngten Pflanzen noch klein sind.

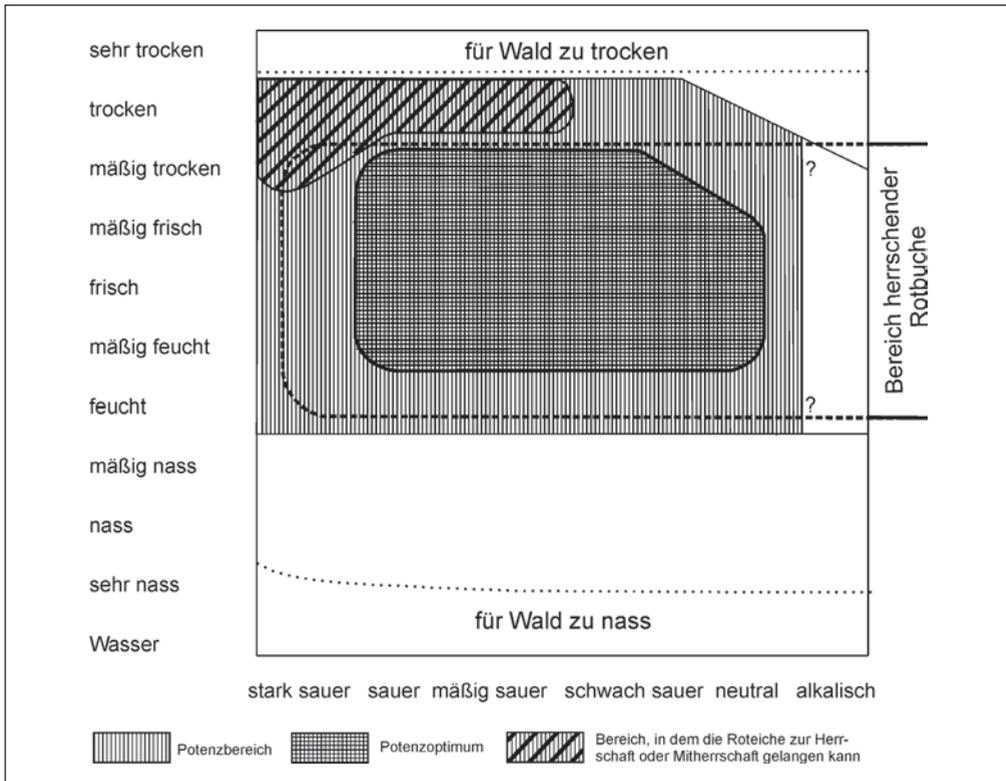


Abb. 10: Ökogramm der Roteiche im Bereich des Untersuchungsgebietes (südtemperater, subozeanisch-submontaner Bereich Zentraleuropas). Die Roteiche wird von der Rotbuche an den Rand ihres Potenzbereiches verdrängt, nur auf trocken-sauren Standorten können beide Arten nebeneinander vorkommen. Unsicher ist, wie weit die Roteiche im schwach sauren bis neutralen Bereich konkurrenzkräftig ist.

5 ZUSAMMENFASSUNG

DREBEL, R.; JÄGER, E. J.: Beiträge zur Biologie der Gefäßpflanzen des herzynischen Raumes. 5. *Quercus rubra* L. (Roteiche): Lebensgeschichte und agriophytische Ausbreitung im Nationalpark Sächsische Schweiz: - *Hercynia* **35**: 37-64.

Quercus rubra breitet sich als Agrio-Neophyt in Felswäldern des Nationalparks Sächsische Schweiz aus und kann dort die natürliche Vegetation, z. B. die langsamer wachsende *Quercus petraea*, zurückdrängen. Als Grundlage für das Naturschutz-Management wird ihre Lebensgeschichte (Keimung, Entwicklungsstadien, Struktur der vegetativen Organe, der Krone, der Zuwachseinheiten und der Infloreszenzen, Bewurzelung, Diasporenproduktion) im Gebiet untersucht, ebenso die Ausbreitung durch den Eichelhäher, die Reaktion auf Wildverbiß und andere Schädigungen sowie die ökologisch-pflanzensoziologische Einnischung. Alle Vorkommen im Gebiet der Hinteren Sächsischen Schweiz wurden im Maßstab 1:10.000 kartiert und die Entwicklung einiger Bestände in Strukturanalysen und Kronenprojektionen dokumentiert. Zum besseren Verständnis des Verhaltens im Gebiet werden Daten zur Verbreitung, Biologie und Verbreitung im Heimatareal zusammengestellt.

Zur Erhaltung eines naturnahen Waldbildes im Nationalpark wird die Beseitigung der Roteichen empfohlen, solange der Aufwand wegen des geringen Alters der Naturverjüngung noch gering ist.

6 DANKSAGUNG

Unser Dank gilt den Herren Prof. Dr. P. A. SCHMIDT (Dresden), Prof. Dr. I. KOWARIK (Hannover) für zahlreiche Hinweise, Herrn RIEBE (Nationalparkverwaltung), Herrn GRUNWALD (Forstamt Bad Schandau), Frau POHL (Tharandt) und Herrn FLEISCHER (Sächsisches Landesamt für Forsten Graupa) für technische Hilfe, Literaturhinweise und Genehmigungen. Die Herren Prof. Dr. W. HEMPEL und Prof. Dr. E.-G. MAHN gaben Hinweise zur Vegetationskunde.

7 LITERATUR

- AAS, G.; RIEDMILLER, A. (1993): GU Naturführer Bäume. 5. Aufl. – München.
- ABRAMS, M. D.; RUFFNER, C. M. (1995a): Dendrological analysis of successional dynamics for a presettlement origin white-pine-mixed-oak forest in the southern Appalachians, USA. – J. Ecol. **83**: 123-133.
- ABRAMS, M. D.; RUFFNER, C. M. (1995b): Physiographic analysis of witness-tree distribution (1765-1798) and present forest cover through north central Pennsylvania. – Canad. J. Forest Research **25**: 659-668.
- ARNOLD, D. H.; SMALLEY, G. W.; BUCKNER, E. R. (1996): Landtype-forest community relationships: A case study on the Mid-Cumberland plateau. – Environmental Monitoring and Assessment **39**: 339-352.
- ASHTON, P. M. S.; BERLYN, G. P. (1994): A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus* – Fagaceae) species in different light environments. – Amer. J. Botany **81**: 589-597.
- BARBOUR, M. G.; BILLINGS, W. D. (1988): North American terrestrial vegetation. – Cambridge
- BARKMAN, J. J. (1988): Some reflections on plant architecture and its ecological implications. – In: WERGER, M. J. A.; AART, P. J. M. VAN DER; DURING, H. J.; VERHOEVEN, J. T. A.: Plant form and vegetation structure. – The Hague. S. 1-7.
- BARTELS, H. (1993): Gehölkzunde. – Stuttgart.
- BATEK, M. J.; REBERTUS, A. J.; SCHROEDER, W. A.; HAITHCOAT, T. L.; COMPAS, E.; GUYETTE, R. P. (1999): Reconstruction of early nineteen-century vegetation and fire regimes in the Missouri ozarks. – J. Biogeogr. **26**: 397-412.
- BAUER, F. (1953a): Die Roteiche. – Frankfurt.
- BAUER, F. (1953b): Die Fruchtentwicklung bei der Roteiche. – Forst und Holz **8**. Jg. Nr. 22: 323-325.
- BAXTER, J. W.; PICKETT, S. T. A.; CARREIRO, M. M.; DIGHTON, J. (1999): Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. – Canad. J. Bot. **77**: 771-782.
- BENČAT, Z. (1982): Atlas of the distribution of exotic woody plants in Slovakia and zoning of their cultivation. – Bratislava.
- BLOTZHEIM, U. N. G. VON (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 13/3 Passeriformes, 1410-1435. – Wiesbaden.
- BRAUN, E. L. (1950): Deciduous forests of eastern North America. – Toronto.
- BRINKMANN, J.-D. (1994): *Pezicula*-Krebs an Roteiche (*Quercus rubra* L. = *Q. borealis* MICHX.): Untersuchungen im Verbandsforstamt Haard. – Dipl.-Arb. Univ. Göttingen Fachber. Forstwiss.
- BRUGAM, R. P.; PATTERSON, M. J. (1996): Application of a geographic information system to mapping presettlement vegetation in southwestern Illinois. – Transact. Illinois State Acad. Sci. **89**(3-4). 125-141.
- BUTIN, H. (1996): Krankheiten der Wald- und Parkbäume. 3. Aufl. – Stuttgart, New York.
- BYINGTON, T.-S.; GOTTSCHALK, K. W.; MCGRAW, J. B. (1994): Within-population variation in response of red oak seedlings to herbivory by gypsy moth larvae. – Amer. Midland Naturalist **132**: 328-339.
- DEMCHIK, M. C.; SHARPE, W. E. (2000): The effect of soil nutrition, soil acidity and drought on northern red oak (*Quercus rubra* L.) growth and nutrition on Pennsylvania sites with high and low red oak mortality. – Forest Ecol. Management **136**: 199-207.
- DENZ, O. (1994): Natürliche Habichtskraut-Traubeneichenwälder bodensaurer Felsstandorte und ihre Vegetationskomplexe im Rheinischen Schiefergebirge und weiteren silikatischen Mittelgebirgen. – Dissertationes Botanicae **229**. Berlin, Stuttgart.
- DIEZ, C.; BÜRGI, A. (1991): Wuchsleistung von Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [MIRBEL] FRANCO), Riesenlebensbaum (*Thuja plicata* DON) und Roteiche (*Quercus rubra* L.) in der Schweiz. – Ber. Eidgenöss. Forschungsanstalt Wald Schnee Landsch. 329. 46 S.
- DREBEL, R. (1998): Untersuchungen zur Biologie der Roteiche (*Quercus rubra* L.) und zu ihrer Rolle bei der Waldentwicklung in der Hinteren Sächsischen Schweiz (Südost-Sachsen). – Dipl.-Arbeit Univ. Halle, Biologie.
- ELIAS, T. S. (1980): The complete trees of North America. – New York.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Stuttgart.
- ELLIOTT, K. J.; BORING, L. R.; SWANK, W. T. (1998): Changes in vegetation structure and diversity after grass-to-forest succession in a southern Appalachian watershed. – American Midland Naturalist **140**: 219-232.
- Erläuterungen zur Standortskarte des staatlichen Forstwirtschaftsbetriebes Königstein (1973). – VEB Forstprojektivierung Potsdam BT Dresden.

- FARMER, R. E. (1975): Growth and assimilation rate of juvenile northern red oak: Effects of light and temperature. – *Forest Science* **21**: 373-381.
- FINZI, A. C.; CANHAM, C. D.; VAN BREMEN, N. (1998): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. – *Ecological Applications* **8**: 447-454.
- FLEMMING, G. (1985): Das Klima des Elbsandsteingebirges – Besonderheiten und Untersuchungsmethoden. – *Geographische Berichte* **117**(4): 253-263.
- Flora Europaea (1993): Vol. 2: Psilotaceae to Platanaceae. (Ed.: TUTIN, T. G. et al.). – Cambridge.
- FOSTER, D. R. (1992): Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. – *J. Ecol.* **80**: 753-771.
- FUKAREK, F.; HENKER, H. (1983): Neue kritische Flora von Mecklenburg, 1. Teil. – *Arch. Freunde Naturg. Mecklenburg* **23**: 28-133.
- GLEIBNER, P. (1990): Sproßverkettung und Architektur der Achsensysteme einheimischer Phanerophyten. – Diplomarbeit Rheinisch-westfälische Hochschule Aachen.
- GLEIBNER, P. (1994): Das Verzweigungsmuster ausgewählter Laubbaumarten und seine Veränderung durch nicht-pathogene Schädigungen. – *Palmarum Hortus Frankfurt. PHF* **6**: 3-132.
- GÖHRE, K.; WAGENKNECHT, E. (1955): Die Roteiche und ihr Holz. – Berlin.
- GOTTSCHALK, K. W. (1993): Shade, leaf growth and crown development of *Quercus rubra*, *Qu. velutina*, *Prunus serotina* and *Acer rubrum* seedlings. – *Tree Physiology* **14**: 735-749.
- GRAJEWSKI, F. (1997): Ökologische Untersuchungen zum Wachstum von Sandbirke (*Betula pendula* ROTH), Stieleiche (*Quercus robur* L.), Roteiche (*Quercus rubra* L.), Weißerle (*Alnus incana* [L.] MOENCH) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Kieferschirm auf einem armen Sandboden. – *Dipl.-Arb. Univ. Göttingen*.
- GREENBERG, C. H. (2000): Individual variation in acorn production by five species of southern Appalachian oaks. – *Forest Ecol. Management* **132**: 199-210.
- GRUBER, F. (1998): Präformierte und neoformierte Syllepsis sowie Prolepsis bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.). – *Flora* **193**: 369-385.
- GUARD, A. T. (1954): Anatomy and morphology of the seedling roots of four species of the genus *Quercus*. – *J. Forestry* **52**: 269-274.
- GUO YANFEI; SHELTON, M. G.; LOCKHART, B. A. (1998): Effects of flood duration and season on germination of black, cherrybark, northern red, and water oak acorns. – *New Forests* **15**: 69-76.
- HAEUPLER, H.; SCHÖNFELDER, P. (1989): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Stuttgart.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. (1978): Tropical trees and forests. An architectural analysis. – Heidelberg, New York.
- HARTL, H.; KNIELY, G.; LEUTE, G. H.; NIKLFELD, H.; PERKO, M. (1992): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Kärntens. – Klagenfurt.
- HAYASI, Y. (1969): Illustrated handbook of useful trees (forest trees). – Tokyo.
- HEALY, W. A.; LEWIS, A. M.; BOOSE, E. F. (1999): Variation of red oak acorn production. – *Forest Ecol. Management* **116**: 1-11.
- HEMPEL, W.; SCHIEMENZ, H. (1986): Die Naturschutzgebiete der Bezirke Leipzig, Karl-Marx-Stadt und Dresden. – Leipzig, Jena, Berlin.
- HOST, G. E.; PREGITZER, K. S. (1992): Geomorphic influences on ground flora and overstory composition in upland forests of northwestern lower Michigan. – *Canad. J. Forest Research* **22**: 1547-1555.
- HUDDLE, J. A.; PALLARDY, S. G. (1999): Effect of fire on survival of *Acer rubrum* and *Quercus* seedlings. – *Forest Ecol. Management* **118**: 49-56.
- HUNGER, W. (1961): Standörtliche und regionale Gliederung des Elbsandsteingebirges. – *Wiss. Zeitschr. TU Dresden* **10**(59): 1265-1290.
- JÄGER, E. J. (1988): Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen. – *Flora* **180**: 101-131.
- JUNG, E. (1960): Die Waldgesellschaften der Hinteren Sächsischen Schweiz am Beispiel des Großen Zschandes. – *Berichte Arbeitsgemeinschaft Sächs. Botaniker N. F.* **2**: 75-112.
- KELBEL, P. (1996): Damage to acorns by insects in Slovakia. – *Biologia (Bratislava)* **51** (5): 575-582.
- KEHR, R. D. (1988): Die Pathogenese des *Pezizula*-Krebsses der Amerikanischen Roteiche (*Quercus rubra* L.), verursacht durch *Pezizula cinnamomea* (DC.) SACC. im Vergleich mit anderen Rindenerkrankungen der Eiche. – *Dissertation Univ. Göttingen*.
- KÖSTLER, J.; BRÜCKNER, E.; BIBELRIETHER, H. (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. – Hamburg, Berlin.
- KOWARIK, I. (1992): Einführung und Ausbreitung nichteinheimischer Gehölzarten in Berlin und Brandenburg und ihre Folgen für Flora und Vegetation. – *Verhandlungen Botan. Verein Berlin-Brandenburg Beih.* **3**: 1-188.
- KOWARIK, I. (1995): Time lags in biological invasions with regard to success and failure of alien species. – In: *Plant invasions – general aspects and special problems.* - Amsterdam. S. 15-38.

- KRUGER, E. L.; REICH, P. B. (1993): Coppicing affects growth, root:shoot relations and ecophysiology of potted *Quercus rubra* seedlings. – *Physiologia Plantarum* **89**: 751-760.
- KRUGER, E. L.; REICH, P. B. (1997): Responses of hardwood regeneration to fire in mesic forest openings. III Whole plant growth, biomass distribution, and nitrogen and carbohydrate relations. – *Canad. J. Forest Research* **27**: 1841-1850.
- KUBE, St. (1989): Die Rindenkrankheit der Roteiche (*Quercus rubra* L.): Schadensumfang und –datierung im Stadtwald Duisburg. – Dipl.-Arbeit FHS Hildesheim/Holzminiden.
- Květena České Republiky Vol. 2 (1990). Ed.: HEJNÝ, S.; SLÁVIK, B. – Praha.
- LARCHER, W. (1981): Resistenzphysiologische Grundlagen der evolutiven Kälteakklimatisation von Sproßpflanzen. – *Plant Syst. Evol.* **137**: 145-180.
- LARSON, M. M. (1975): Pruning red oak nursery seedlings: effects on root regeneration and early growth. – *Canad. J. Forest Research* **5**: 381-386.
- LEMKE, K. (1956): Untersuchungen über das Wurzelsystem der Roteiche. – *Archiv Forstwesens* **5**: 8-45.
- LITTLE, E. L. J. (1971): Atlas of United States trees. – USDA Forest Serv. Misc. Publ. 1146, Washington DC.
- LOHMEYER, W.; SUKOPP, H. (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **25**: 1-185.
- LÜDEMANN, G. (1987): Roteichenanbau in Ostholstein. – *Allgemeine Forstzeitschr.* **42**: 35-52.
- LUNDQUIST, J.; JÄGER, E. J. (2002 in prep.): Index Holmiensis, Dicotyledoneae Q-S. – Stockholm.
- LYFORD, W. H. (1980): Development of the root system of *Quercus rubra*. – *Harvard Forest Paper* **21**, Harvard University Petersham.
- LYR, H.; HOFFMANN, G. (1967). Growth rates and growth periodicity of tree roots. – *Intern. Rev. Forest Research* **2**: 181-236.
- MARCAIS, B.; CAEL, O. (2000) : Comparison of the susceptibility of *Quercus petraea*, *Q. robur* and *Q. rubra* to *Collybia fusipes*. – *Europ. J. Plant Pathology* **106**: 227-232.
- MARCAIS, B.; CAEL, O.; DELATOUR, C. (2000) : Relationship between presence of basidiomes, above-ground symptoms and root infection by *Collybia fusipes* in oaks. – *Forest Pathology* **30**: 7-17.
- Mc CARTHY, B. C.; BAILEY, D. R. (1996) : Composition, structure, and disturbance history of Crabtree Woods: An old-growth forest of western Maryland. – *Bull. Torrey Bot. Club* **123**: 350-365.
- MERAKCHIJSKA-NIKOLOVA, M.; KURTEVA, M.; DIMITROV, N.; PAUNOVA, S.; DELCHEVA, M. (1998): Changes in the pigment content and photosynthetic activity of decorative tree species in the conditions of industrial and urban pollution. – *Nauka za Gorata* **35**: 93-102.
- MIYAWAKI, L.; IWATSUKI, K.; GRANDTNER, M. M. (Eds., 1994) : Vegetation in eastern North America. – Tokyo.
- MUGHAL, M. S. (1994): Oaks in Pakistan: A review. – *Pakistan J. Forestry* **44**(3): 125-129.
- NAGEL, J. (1991): Einheitshöhenkurvenmodell für Roteiche. – *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **162**: 16-18.
- NAGEL, J. (1994): Ein Einzelbaumwachstumsmodell für Roteichenbestände. – *Forst und Holz* **49**(3): 69-75.
- NEBEL, M. (1990): Fagaceae. – In: SEBALD, O.; SEYBOLD, S.; PHILIPPI, G.: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Bd. 1. – Stuttgart.
- NEUMANN, O. (1951): Die Roteiche. – *Forst und Holz* **6**(20): 292-295.
- NOWACKI, G. J.; ABRAMS, M. D. (1992): Community, edaphic and historical analysis of mixed oak forests in the Ridge and Valley province in central Pennsylvania. – *Canad. J. Forest Research* **22**: 790-800.
- NOVIKOVA, A. A. (1976): Rost i razvitie poček u nekotorych drevesnych rastenij. – Minsk.
- ORWIG, D. A.; ABRAMS, M. D. (1993): Land-use history (1720-1792), composition, and dynamics of oak-pine forests within the Piedmont and Coastal Plain of northern Virginia. – *Canad. J. Forest Research* **24**: 1216-1225.
- OSWALD, G. (1965): Ertragskundliche Studie über das Wachstum von Roteichen auf einem mäßig trockenen Plateaustandort im Revier Döhlen unter besonderer Berücksichtigung zeitweiliger Bewässerung. – Diplomarbeit Tharandt.
- OTTO, H.-J. (1996): Die Ausbreitung spontaner Verjüngung in den Wäldern des nordwestdeutschen Flachlandes während des letzten Vierteljahrhunderts. – *Forstarchiv* **67**: 236-246.
- PACALA, S. W.; CANHAM, C. D.; SAPONARA, J.; SILANDER, J. A.; KOBE, R. K.; RIBBENS, E. (1996): Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. – *Ecol. Monographs* **66**: 1-43.
- PATTI, I.; LOZZIA, G. C. (1994): *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (MON.) a new record for the Italian aphid fauna. – *Bollettino Zool. Agr. Bachicoltura.* **26**: 141-145.
- POLDINI, L. (1991): Atlante corologico delle piante vascolari nel Friuli-Venezia Giulia. – Udine.
- POPOV, E.; HINKOV, G. (1998): State of red oak (*Quercus rubra* L.) plantations with admixtures in Aghino Branishte experimental station. – *Nauka za Gorata* **35**: 38-47.
- RIEDEL, A. (1960): Untersuchung über die Auswirkung verschiedener Lagerungs- und Behandlungsmethoden auf die Keimkraft von Roteichen-Saatgut. – Diplomarbeit Tharandt.
- RODEN, D. B. (1992): Visual stimuli influencing orientation by larval gypsy moth (*Lymantria dispar* L.). – *Canad. Entomologist* **124**: 287-304.

- ROLOFF, A. (1989): Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten. – Schriften Forstl. Fakultät Univ. Göttingen Bd. **93**.
- SAKOWSKI, H. J. (1973?): Erfolgsaussichten beim Anbau der Roteiche im Rauchsadensgebiet der Dübener Heide. – Diplomarbeit Tharandt.
- SCHELLER, H. (1978): Bestimmungsschlüssel für die in Deutschland kultivierten Eichenarten – Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. **70**: 65-102.
- SCHENCK, W. (1939): Fremdländische Wald- und Parkbäume Band 3. – Berlin.
- SCHIMITSCHEK, E. (1955): Die Bestimmung von Insektenschäden im Walde. – Berlin.
- SCHMIDT, P. A. (1995): Übersicht über die natürlichen Waldgesellschaften Deutschlands. – Schriftenreihe Sächs. Landesamt Forsten Heft **4**.
- SCHMIDT, P. A.; GNÜCHTEL, A.; MORGENSTERN, K.; TSCHIEDEL, J.; WAGNER, F.; WAGNER, W. (1993): Erarbeitung von Grundlagen für einen Pflege- und Entwicklungsplan für die Wälder im Nationalpark Sächsische Schweiz. Teil 1 und 2. – Forschungsber. TU Dresden, Fachrichtung Forstwiss., Mskr.
- SCHMIDT, P. A.; MEIER, B. (1994): Vegetationskundliche Bearbeitung der Wälder im Nationalpark Sächsische Schweiz, Teil Hintere Sächsische Schweiz. – Forschungsber. TU Dresden, Fachrichtung Forstwiss., Mskr.
- SHOTOLA, S. J.; WEAVER, G. T.; ROBERTSON, P. A.; ASHBY, W. C. (1992): Sugar maple invasion of an old-growth oak-hickory forest in southwestern Illinois. – Amer. Midland Naturalist **127**: 125-138.
- SOKOLOV, S. JA. (1951): Derev'ja i kustarniki SSSR. Vol. 2. – Moskva, Leningrad.
- SONESSON, L. K. (1994): Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, growth in different natural soil types. – Oikos **69**: 65-70.
- SPÄTH, H. (1912): Der Johannistrieb. – Berlin.
- STARFINGER, U. (1990): Die Einbürgerung der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* EHRH.) in Mitteleuropa. – Landschaftsentwicklung und Umweltforschung Berlin Nr. **69**: 1-136.
- STEPHENSON, S. L.; MILLS, H. H. (1999): Contrasting vegetation of noses and hollows in the Valley and Ridge province, southwestern Virginia. – J. Torrey Bot. Soc. **126**: 197-212.
- STIMM, B.; BÖSWALD, K. (1994): Die Häher im Visier. – Forstwiss. Zentralblatt **113**: 204-223.
- STRATMANN, J. (1987): Die Roteiche als Alternative zu Eiche und Buche in Nordwestdeutschland. – Allgem. Forstzeitschr. **3**: 40-41
- STRID, A.; KIT TAN (Eds., 1997): Flora Hellenica, Vol. 1. - Königstein.
- TOMLINSON, P. A.; ANDERSON, P. D. (1998) : Ontogeny affects response of northern red oak seedlings to elevated CO₂ and water stress. II Recent photosynthate distribution and growth. – New Phytologist **140**: 493-504.
- VAN BREMEN, N.; FINZI, A. C.; CANHAM, C. D. (1997): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Effects of soil elemental composition and texture on species distributions. – Canad. J. Forest Research **27**: 1110-1116.
- VULLMER, H.; HANSTEIN, U. (1995): Der Beitrag des Eichelhäfers zur Eichenverjüngung in einem naturnah bewirtschafteten Wald in der Lüneburger Heide. – Forst und Holz **50** (20): 643-646.
- WÄCHTER, A.; BÖHNERT, W. (1998): Landeskundliche Abhandlung zur Sächsischen Schweiz. – Mskr. Nationalparkverwaltung Sächsische Schweiz, Königstein.
- WAGENBRETH, O.; STEINER, W. (1989): Geologische Streifzüge. 3. Aufl. – Leipzig.
- WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH, P. B. (1993): Growth, biomass distribution and carbon dioxide exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: Relationships with successional status and shade tolerance. – Oecologia (Heidelberg) **94**: 7-16.
- WEBB, C. J.; SYKES, W. R.; GARNOCK-JONES, P. J. (1988): Flora of New Zealand, vol. 4: Naturalised Pteridophytes, Gymnosperms, Dicotyledons. – Christchurch.
- WEIN, K. (1932): Beiträge zur Einführung nordamerikanischer Gehölze in Europa. – Mitteilungen Deutsch. Dendrol. Ges. **44**: 33-36.
- WITTMAN, H.; PILSL, P. (1997): Reports on the flora of the province Salzburg II. – Linzer Biologische Beiträge **29**: 385-506.
- ZAJONC, J. M. (1998) : Mykologische Untersuchungen an Eichenstammholz. – Diss. Univ. Göttingen.
- ZYCHA, H. (1970): Spechtschäden an Roteiche. – Forstwiss. Zentralblatt **89**: 349-355.

Manuskript angenommen: 7. Mai 2002

Adressen der Autoren:

Dipl.-Biol. Robert Dreßel, Bischofswerder Str. 12, 01099 Dresden

Prof. Dr. Eckehart J. Jäger, Institut für Geobotanik der Universität Halle, Neuwerk 21, 06108 Halle,

e-mail: jaeger@botanik.uni-halle.de

