

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 127 (1976)
Heft: 9

Artikel: Beitrag zur Erscheinung der Allelopathie
Autor: Leibundgut, H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-765272>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 02.02.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Beitrag zur Erscheinung der Allelopathie

Von *H. Leibundgut*

Oxf.: 232.318 : 161

(Aus dem Institut für Waldbau der ETH Zürich)

1. Allgemeines über die Allelopathie

Molisch (1) hat 1937 die Erscheinung, wonach Stoffausscheidungen bestimmter Pflanzenarten auf andere Arten einen Einfluss ausüben, als Allelopathie bezeichnet. Der Begriff wurde nach dem griechischen *allélos* (wechselseitig) und *páthos* (Leiden; Krankheit) gebildet. Die Veröffentlichung *Molischs* hat eine grosse Zahl von Untersuchungen ausgelöst, welche sich hauptsächlich mit der Wirkung von Unkräutern auf landwirtschaftliche Kulturgewächse befassen. Aber auch von forstlicher Seite wurde dem Problem Beachtung geschenkt, wovon namentlich das ausgezeichnete Sammelreferat *Röhrigs* (2) vom Jahre 1964 zeugt. In der von ihm und *Bonnemann* vollständig neu bearbeiteten Auflage vom Jahre 1971 des *Denglerschen* Waldbaulehrbuches (3) wird zwar die Erscheinung der Allelopathie im Vergleich zum Konkurrenzfaktor als weniger wichtig dargestellt und darauf hingewiesen, dass der überwiegende Teil der von Pflanzen ausgeschiedenen Hemmstoffe rasch im Boden abgebaut oder in nicht pflanzenverfügbarer Form gebunden werde. *Schütt, Schuck, von Sydow* und *Hatzelmann* (4) haben aber 1975 das Problem in seiner forstlichen Bedeutung neu aufgegriffen, auf die verwickelten Zusammenhänge hingewiesen und vor allem dargelegt, dass über die allelopathischen Einflüsse auf Holzpflanzen noch allzu wenig bekannt sei, um deren Bedeutung richtig einschätzen zu können.

Wenn über die Bedeutung der Allelopathie für den Waldbau noch ungenügende wissenschaftliche Unterlagen bestehen, ist dies vor allem auf die folgenden Umstände zurückzuführen:

Wissenschaftliche Untersuchungen sind weitgehend auf Keimlinge und Jungpflanzen unter Laboratoriumsbedingungen beschränkt, weil sich im Wald die stark verwickelten wirksamen Faktoren nicht auseinanderhalten lassen. Der Wettbewerb um den Genuss von Wachstumsfaktoren, namentlich Licht, Wasser und Nährstoffe, die mittelbare gegenseitige Hilfe, mechanische Wirkungen, indirekte Einflüsse verschiedener Art wie die Berberbergung oder Begünstigung von Schädlingen, die Übertragung von

Krankheiten, die Förderung oder Hemmung von Mikroorganismen und mykorrhizabildender Pilze, die durch bestimmte Pflanzen ausgelösten Standortveränderungen und die unmittelbar biochemisch wirksamen Stoffausscheidungen lebender und abgestorbener Pflanzenteile treten im Wald stets nur als Gesamtkomplex in Erscheinung. Im weiteren wird die ursächliche Erfassung allelopathischer Wirkungen dadurch erschwert, dass es sich zum Teil um gasförmige oder flüssige Ausscheidungen der Früchte, oberirdischen Teile oder Wurzeln der Pflanzen selbst handelt, zum Teil aber auch um Stoffe, welche beim Abbau absterbender oder abgestorbener Pflanzenteile entstehen oder welche von parasitischen oder nichtparasitischen, die Pflanzen besiedelnden Mikroben gebildet werden. So haben *Last* und *Warren* (5) 1972 beschrieben, wie gesunde Blätter oberflächlich von Saprophyten besiedelt sind, welche atmosphärischen Stickstoff binden, pflanzliche Wachstumsregulatoren bilden, Pflanzenparasiten konkurrenzieren und die Pflanzen zur Bildung von Phytoalexinen anregen. Dabei handelt es sich hauptsächlich um Bakterien und hefeartige Pilze. *Brown* (6) hat schon 1922 nachgewiesen, dass solche Phytoalexine zum Teil pathogene Mikroben hemmen, zum Teil aber auch fördern können. Wie *Strain* und *Billings* (7) 1974 beschrieben haben, ist die allelopathische Wirkung oft sehr selektiv, was die Erklärung der Erscheinung weiter erschwert. Schliesslich ist auch darauf hinzuweisen, dass die Konzentration der Stoffausscheidungen für deren Wirkung eine grosse Rolle spielen kann. Schon *Molisch* zeigte, dass gewisse Stoffausscheidungen in geringer Konzentration eine fördernde, in hoher dagegen eine hemmende Wirkung ausüben vermögen. Ausserdem ist die Wirkung sehr verschiedener Art. Während beispielsweise das von Äpfeln ausströmende Gas Erbsen- und Wickenkeimlinge in ihrer Entwicklung hemmt, soll es die Kallusbildung bei Pappelstecklingen fördern.

Über die chemische Zusammensetzung der Wirkstoffe ist nur wenig bekannt. *Gäumann* (8) macht für die jedem Bauern bekannte hemmende Wirkung der Nussbäume auf empfindliche Organismen das Juglon der Wurzeln und Rinde, ein Naphtochinon von der Bruttoformel $C_{10}H_6O_3$, verantwortlich. *Grümmer* (9) führt allelopathische Wirkungen unter anderem auch auf das von vielen Pflanzen, namentlich ihren Früchten, ausgeschiedene Äthylen zurück, welches eine keimungsbeschleunigende, das Streckungswachstum dagegen hemmende Wirkung ausüben soll.

Heute wird der Begriff «Allelopathie» nahezu ausschliesslich nur noch für chemische Wirkungen von Stoffausscheidungen höherer Pflanzen auf solche verwendet. Die chemischen Beziehungen zwischen Mikroorganismen (Antibiose) wie die Wirkungen der von diesen ausgeschiedenen Stoffe auf höhere Pflanzen und umgekehrt fallen somit nicht mehr unter diesen Begriff.

Wie bereits früher erwähnt wurde, befassen sich die zahlreichen durchgeführten Untersuchungen hauptsächlich mit landwirtschaftlichen Gewäch-

sen. *Rice* (10) behandelt immerhin in einem kurzen Abschnitt auch die Rolle der Allelopathie für die Forstwirtschaft. Er vermutet dabei, dass ihre Bedeutung wesentlich grösser sein dürfte, als heute oft angenommen wird. Auch von *Müller* (11) wird der Allelopathie bei allen ökologischen Prozessen wie Wettbewerb, Vegetationsentwicklung und Stoffherzeugung eine erhebliche Rolle zugeschrieben. Bemerkenswert ist auch, dass von *Bublitz* (12) und anderen Autoren keimhemmende Wirkungen von Ausscheidungen einiger Waldpflanzen, namentlich solcher der Schlagflora, nachgewiesen wurde, so von Pfeifengras (*Molinia coerulea*), weichem Honiggras (*Holcus mollis*), kriechender Quecke (*Agropyron repens*), Goldrute (*Solidago Virga-aurea*), Acker-Kratzdistel (*Cirsium arvense*) und mehreren anderen Arten. Ebenso wurde eine solche Wirkung von Fichten- und Buchenstreu festgestellt (12, 16). Weitgehend unangeklärt ist die Frage, ob die Allelopathie bei der Erscheinung des Baumartenwechsels und der Bodenmüdigkeit eine Rolle spielt. Ebenso wenig wissen wir über die positiven gegenseitigen Wirkungen von Waldbäumen durch Stoffausscheidungen. Wo solche Wirkungen festgestellt wurden, wie von *Trümper* (13), der über einen wachstumsfördernden Einfluss der Winterlinde auf Strobensämlinge und der Salweide auf junge Buchen und Eichen berichtet, lässt sich zumeist nicht entscheiden, was tatsächlich auf Stoffausscheidungen und was auf andere Ursachen zurückzuführen ist. Dass die Allelopathie für den Waldbau und insbesondere die Waldverjüngung und den Forstgartenbetrieb eine Rolle spielen dürfte, ist aber jedenfalls heute unbestritten. Zur Abklärung der Bedeutung solcher Erscheinungen wäre jedoch noch eine ausgedehnte, systematische Forschungsarbeit erforderlich, wobei man sich nicht bloss auf die Erfassung der Wirkungen pflanzlicher Ausscheidungen beschränken dürfte, sondern in Zusammenarbeit mit Biochemikern und Pflanzenphysiologen auch die ursächlichen Zusammenhänge abklären müsste.

2. Eigene Untersuchungen

Aus reinem Wissensdrang und vorerst ohne Frage nach der möglichen Nutzenanwendung wurden an unserem Institut seit 20 Jahren immer wieder Tastversuche durchgeführt, um einen Einblick in die Rolle der Allelopathie im Lebenshaushalt des Waldes zu erlangen. Die Untersuchungen wurden zum grossen Teil von der Technischen Assistentin Frau *M. Mezger* betreut, die auch alle chemischen Analysen ausgeführt hat. Obwohl unsere Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, erscheinen doch einige Ergebnisse bereits geeignet, neue Impulse für eine Forschungstätigkeit auf diesem Gebiet auszulösen. Die gewählten Versuchsanlagen werden im folgenden nicht in allen Einzelheiten beschrieben. Wir geben aber gerne Auskunft darüber. Ebenso werden die Ergebnisse nur kurz zusammengefasst.

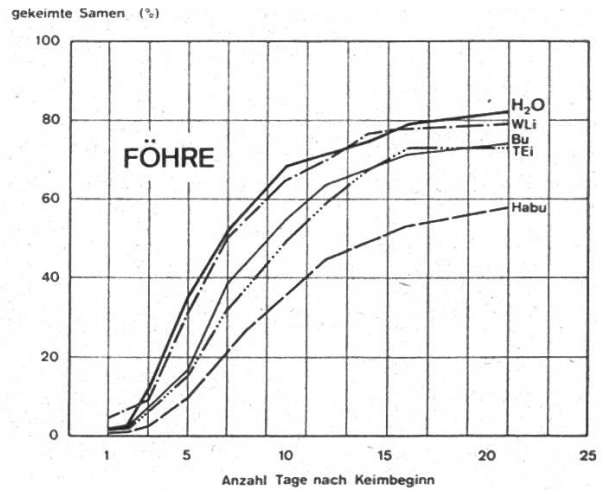
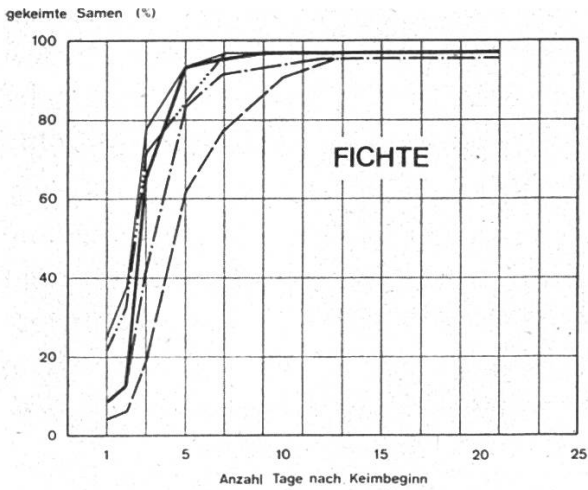
2.1 Die Wirkung von Laub- und Nadelstreu auf die Samenkeimung (Versuch 53/75)

Nachdem schon *Bode* (14), *Winter* (15, 16), *Bublitz* (12) und andere die keimhemmende Wirkung von Fichten- und Buchenstreu nachgewiesen hatten, legten wir im Herbst 1956 den folgenden, auch auf die Streu anderer Baumarten ausgedehnten Versuch an:

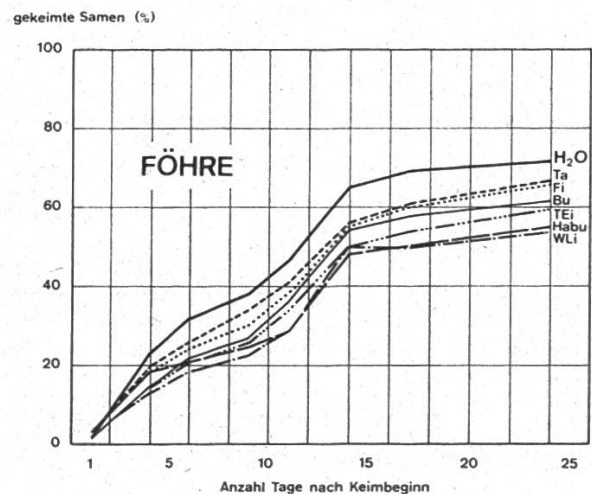
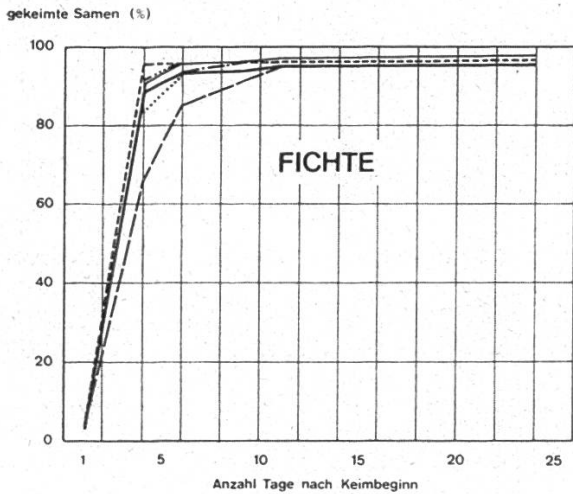
Im Lehrwald Albisriederberg bei Zürich wurde im Spätherbst 1956 an Buchen, Hagebuchen, Winterlinden und Traubeneichen unmittelbar vor dem Laubfall stark verfärbtes Laub gesammelt, sorgfältig gewaschen und bei 40 °C während 24 Stunden getrocknet. Ebenso wurde unmittelbar nach dem Laubfall frisches Fallaub dieser Baumarten gewonnen. Bei Fichten und Tannen wurden die frisch abgestorbenen Nadeln von den Zweigen auf Tücher abgeschüttelt. Ein Teil des Laubes und der Nadeln wurde in der oben beschriebenen Weise behandelt, der Rest in einem natürlichen frischen Buchen-Mischwald auf feinem, dem Boden dicht aufliegenden Siebgeflecht in dünner Schicht dem Wetter ausgesetzt. Zum Schutz gegen Verwehung und Vermischung mit Fallaub wurden die Laub- und Nadelproben mit Maschendraht abgedeckt. 2 und 3 Monate nach dem Laubfall wurden jeweils Teilproben entnommen, sorgfältig gewaschen und getrocknet. Von den getrockneten Laub- und Nadelproben wurden jeweils zur Extraktgewinnung je 50 g in 2 l destilliertem Wasser während 48 Stunden in der Schüttelmaschine bei Zimmertemperatur geschüttelt. Der filtrierte Extrakt wurde nachher im Kühlschrank bei 2 °C bis zur Verwendung aufbewahrt. Auf ständig mit diesen Extrakten feucht gehaltener, feiner Glaswolle wurden in Petrischalen je 3 Saatproben mit je 100 Fichten- bzw. Waldföhrensamensamen angelegt. Vergleichsproben wurden mit Leitungswasser feucht gehalten. Zur Keimung waren die Schalen bei 24 °C in Brutschränken aufgestellt. Die gekeimten Samen wurden regelmässig ausgezählt. Da sich innerhalb der gleichen Behandlung praktisch keine Unterschiede ergaben, wurde auf eine statistische Auswertung verzichtet.

Die wesentlichen *Ergebnisse* lassen sich wie folgt zusammenfassen (Darstellungen 1—3).

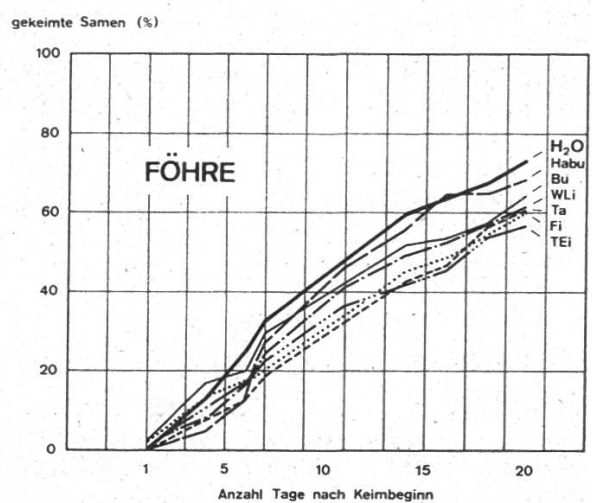
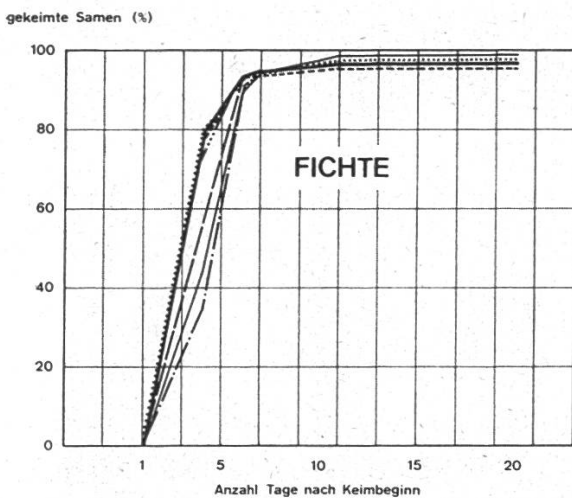
- Bei den Föhrensamensamen ist die Wirkung der Pflanzenextrakte allgemein viel stärker als bei den Fichtensamen.
- Beim frischen, an den Bäumen gesammelten, verfärbten Laub ist die Wirkung am stärksten. Beim frischen Fallaub ist sie bereits merklich geringer, und 2 Monate nach dem Laubfall sind die Wirkstoffe offenbar schon stark ausgewaschen. 3 Monate nach dem Laubfall ist sowohl bei den Fichtensamen wie bei den Föhrensamensamen nur noch eine sehr geringe Wirkung festzustellen.
- Bei der *Fichte* werden die Keimprozentage nicht gesenkt. Sie bewegen sich bei allen Proben zwischen 93 und 98 Prozent. Dagegen bewirken



Darstellung 1. Einfluss von Laub- und Nadelstreu auf die Keimung von Fichten- und Föhrensamen. Extrakt von gut verfärbtem Herbstlaub, unmittelbar vor dem Laubfall.



Darstellung 2. Einfluss von Laub- und Nadelstreu auf die Keimung von Fichten- und Föhrensamen. Extrakt von frischem Fallaub.



Darstellung 3. Einfluss von Laub- und Nadelstreu auf die Keimung von Fichten- und Föhrensamen. Extrakt von vier Monate altem Fallaub.

alle Laubextrakte, namentlich die des an den Bäumen gesammelten Laubes, zum Teil eine merkliche Verzögerung des Keimverlaufes. Schon beim Fallaub verursachen nur noch vereinzelt Laubarten eine schwache Verzögerung des Keimverlaufes, und bereits nach 2 Monaten ist eine solche überhaupt nicht mehr festzustellen.

- Bei der *Föhre* dagegen wird das Keimprozent sowohl durch verschiedene Laubextrakte von dem an den Bäumen gesammelten Laub wie vom frischen Fallaub und dem während 2 Monaten der Witterung ausgesetzten Laub zum Teil noch stark herabgesetzt. Bei 3 Monate altem Fallaub war dagegen keine Wirkung mehr auf das Keimprozent festzustellen. Dasselbe gilt für die Verzögerung des Keimverlaufes.
- Die Wirkung der Keimhemmung der einzelnen Laubextrakte ist bei Fichten- und Föhrensamen zum Teil ungleich. Sie ändert offenbar ausserdem mit der Dauer der Auswitterung der Hemmstoffe. Während das Laub von Hagebuche und Winterlinde anfänglich eine verhältnismässig starke Wirkung ausübt, ist diese nach 3 Monaten praktisch erloschen. Umgekehrt wirken frische Buchen-, Fichten- und Tannennadelstreu anfänglich überhaupt nicht oder nur sehr schwach. Die Buchenstreu wirkte bei der *Föhre* nach 2 Monaten, bei der Fichte nach 3 Monaten am stärksten, und die Fichten- und Tannennadelstreu begann bei den Samen beider Baumarten überhaupt erst nach 3 Monaten erheblich zu wirken.

2.2 Die Wirkung der Stoffe von Pflanzenwurzeln auf die Samenkeimung (Versuch 53/242)

Zur Prüfung, ob Ausscheidungen von Wurzeln die Samenkeimung von Fichte und *Föhre* beeinflussen, wurden im Juli 1971 in den Lehrwäldern Albisriederberg und Reppischtal der ETH Zürich Wurzeln folgender Arten sorgfältig ausgegraben und sauber gewaschen:

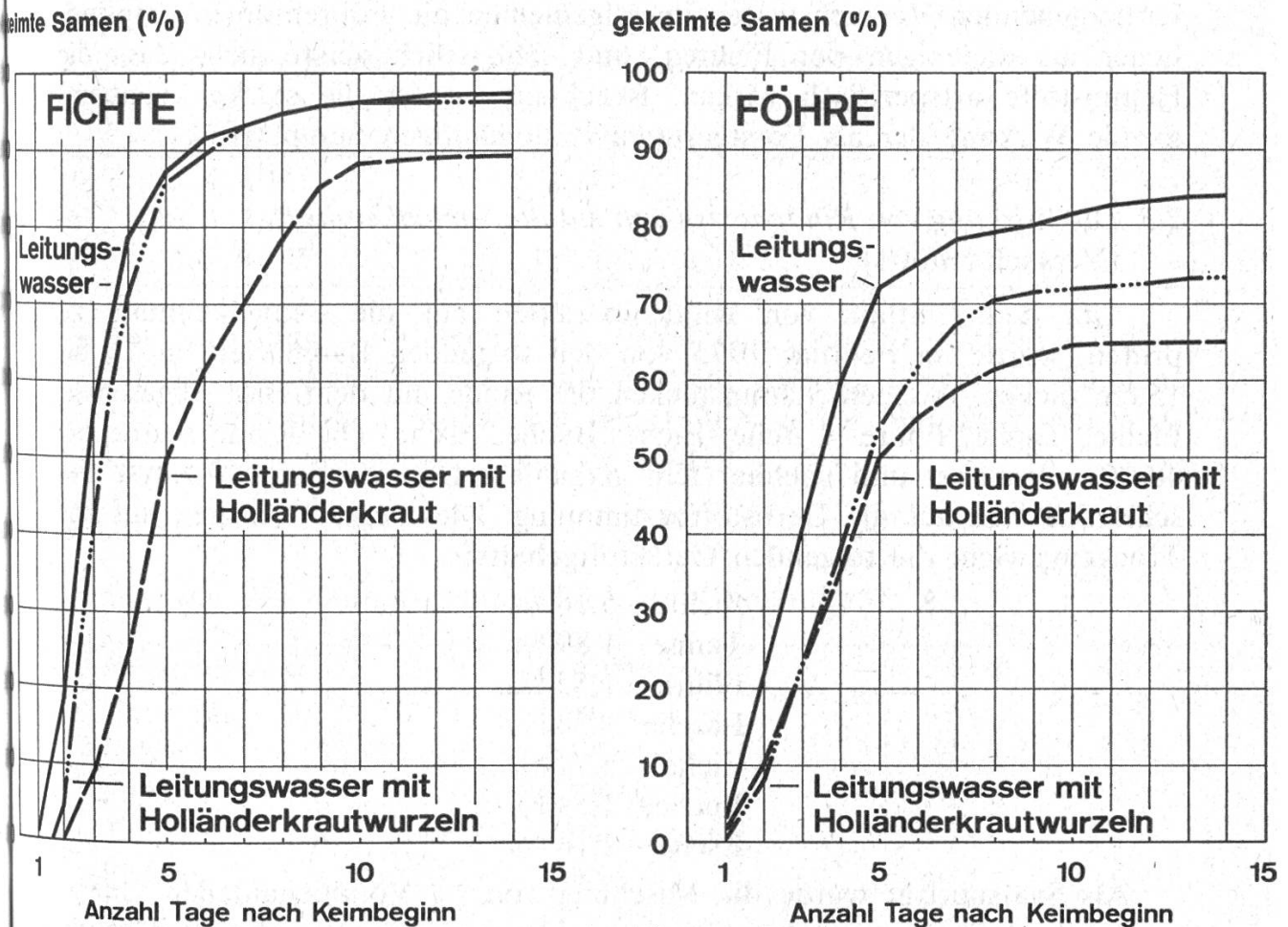
- wilde Sumpfkresse (*Roripa silvestris*) (Holländerkraut)
- kriechende Quecke (*Agropyron repens*)
- Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*)
- Reitgras (*Calamagrostis varia*)
- Pfeifengras (*Molinia coerulea*)
- Weisstanne (*Abies alba*)
- Fichte (*Picea abies*)

Bei der Sumpfkresse wurde auch Kraut eingesammelt, um zu überprüfen, ob gegenüber den Wurzelextrakten ein Unterschied besteht. Das Material wurde während 24 Stunden bei 40 °C getrocknet, nachher fein gemahlen. 20 g des Pflanzenmehls wurden in 100 cm³ Leitungswasser bei Zimmer-

temperatur 24 Stunden stehen gelassen. Nach der Filtrierung wurde die Lösung bis zur Verwendung bei 2 °C kurze Zeit im Kühlschrank aufbewahrt. Die Fichten- und Föhrensamen wurden vor der Saat während 28 Stunden bei Zimmertemperatur in der Lösung vorgequellt. Die Saat erfolgte in 3 Wiederholungen mit je 100 Samen in Petrischalen auf Quarzsand, der mit der entsprechenden Lösung, bei den Vergleichsproben mit Leitungswasser, ständig feuchtgehalten wurde.

Zur Keimung wurden die Saatschalen bei 24 °C im Brutschrank aufgestellt.

Die statistische Auswertung der täglich zur gleichen Zeit ausgezählten gekeimten Samen brachte die folgenden *Ergebnisse* (Darstellung 4):



Darstellung 4. Einfluss von Kraut- und Wurzelextrakten auf die Keimung von Fichten- und Föhrensamen.

- Der Extrakt aus Kraut der Sumpfkresse bewirkte eine sehr stark gesicherte Verzögerung des Keimverlaufes und eine Verminderung des Keimprozentes bei Fichte und Föhre.
- Der Wurzelextrakt von Sumpfkresse übte dagegen nur bei den Föhrensamen einen stark gesicherten Einfluss aus. Der Unterschied in der Wir-

kung von Kraut- bzw. Wurzelextrakt ist auch bei der Föhre sehr stark gesichert.

- Der Extrakt von Fichtenwurzeln bewirkte eine stark gesicherte Verzögerung der Keimung und eine Senkung des Keimprozentages bei den Fichtensamen, jedoch nicht bei den Föhrensamen.
- Der Tannen-Wurzelextrakt übte ebenfalls nur einen Einfluss auf die Keimung der Fichtensamen aus. Dieser Einfluss ist zudem nur schwach gesichert.
- Alle übrigen Wurzelextrakte zeigten keine Wirkung auf die Keimung.

Aus diesen Ergebnissen ist zu folgern, dass Blattsubstanzen wahrscheinlich eine stärkere Wirkung ausüben als Substanzen der Wurzeln. Wie beim vorhergehenden Versuch waren im allgemeinen die Föhrensamen empfindlicher als diejenigen der Fichten, und schliesslich zeigte sich, dass die Hemmstoffe artspezifisch wirken. Beachtenswert ist die starke keimhemmende Wirkung der als Forstgartenunkraut häufigen Sumpfkresse.

2.3 Die Wirkung von Rindenextrakten auf die Samenkeimung (Versuch 53/301)

Um den Einfluss von Rindenextrakten auf die Samenkeimung zu prüfen, wurde im Februar 1975 von den folgenden Baumarten an 10 bis 15 cm dicken, frischen Stammstücken die Rinde mit dem Bast abgeschält: Fichte, Tanne, Föhre, Lärche, Eiche, Buche, Esche. Die Rinde wurde bei 40 °C getrocknet und nachher fein gemahlen. Die chemische Analyse beschränkte sich auf die Gerbstoffbestimmung. Diese ergab bezogen auf das Trockengewicht die folgenden Gerbstoffgehalte:

Fichte	5,18 ‰
Tanne	1,89 ‰
Föhre	1,55 ‰
Lärche	1,34 ‰
Eiche	3,74 ‰
Buche	1,39 ‰
Esche	2,16 ‰

Als Saatsubstrat wurde die Mischung von $\frac{3}{4}$ Volumenanteilen Quarzsand 1,0—1,5 mm ϕ und $\frac{1}{4}$ Rindenmehl verwendet. Vor der Saat wurde das Saatsubstrat während 2 Tagen gut angefeuchtet. Die Petrischalen mit je 100 Föhren- bzw. Fichtensamen wurden in 3 Wiederholungen bei 24 °C im Brutschrank aufgestellt, und täglich erfolgte die Auszählung der gekeimten Samen. Bei der 1. Versuchsreihe erfolgte die Saat am 28. 4. 1975, bei der 2. am 30. 4. 1975 und bei der 3. am 2. 5. 1975. Für alle Proben wurde das Substrat am 26. 4. 1975 hergestellt, so dass bei den zeitlich gestaffelten Saaten mit einer Zunahme der Konzentration der Rindenextrakte zu rechnen war.

Die *Ergebnisse* der drei Versuchsreihen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Mit Ausnahme der Proben mit Eschenrinde zeigen die drei Versuchsreihen bei den einzelnen Behandlungen praktisch keine Unterschiede (maximale Differenzen von 3 Keimprozenten). Bei den Proben mit Eschenrinde dagegen besteht sowohl bei den Fichten- wie bei den Föhrensamen von der Versuchsreihe 1—3 eine ständige Abnahme des Keimprozentes. Der Rindenextrakt hat demnach mit zunehmender Konzentration immer stärker gewirkt. Die Keimprozente betragen bei diesen Proben:

Senkung des Keimprozentes durch Eschenrindenextrakt

<i>Versuchsreihe</i>	<i>Fichte</i>	<i>Föhre</i>
1 (28. 4. 1975)	11 ‰	72 ‰
2 (30. 4. 1975)	8 ‰	58 ‰
3 (2. 5. 1975)	1 ‰	48 ‰

- Mit Ausnahme des Eschenrindenextraktes haben die übrigen Rindenextrakte das *Keimprozent* praktisch nicht gesenkt. Einzig die Fichten- und Tannenrinde bewirkte bei den Föhrensamen eine schwache Senkung. Das Keimprozent betrug im Mittel:

Senkung des Keimprozentes durch Rindenextrakte

<i>Rindenextrakt</i>	<i>Fichte</i>	<i>Föhre</i>
Nullprobe	96 ‰	97 ‰
Föhre	96 ‰	96 ‰
Fichte	97 ‰	94 ‰
Tanne	97 ‰	94 ‰
Lärche	98 ‰	96 ‰
Esche	7 ‰	59 ‰
Buche	98 ‰	98 ‰
Eiche	99 ‰	97 ‰

- Mit Ausnahme der Buchenrinde bei Fichten- und Föhrensamen, der Lärchenrinde bei Fichtensamen und der Eichenrinde bei den Föhrensamen haben alle Rindenextrakte den *Keimverlauf* verzögert, und zwar von der Versuchsreihe 1—3 zunehmend. Die mittlere Verzögerung bis zum Abschluss der Keimungen beträgt etwa:

Verzögerung der Keimung durch Rindenextrakte

Rindenextrakt	Fichte	Föhre
Föhre	5 Tage	10 Tage
Fichte	10 Tage	15 Tage
Tanne	5 Tage	5 Tage
Lärche	—	8 Tage
Esche	18 Tage	20 Tage
Buche	—	—
Eiche	5 Tage	—

- Die Wirkung der Rindenextrakte ist somit offensichtlich stark artspezifisch.
- Der Gerbstoffgehalt der Rinde scheint keine Rolle für die Samenkeimung zu spielen.

2.4 Wirkung pflanzlicher Stoffe auf die Phänologie, das Wachstum, die Wurzelmasse und die chemische Zusammensetzung der Knospen (Versuch 53/240)

Wir stellten uns die Frage, ob die im Abschnitt 2.2 erwähnten und in ihrer Wirkung auf die Samenkeimung untersuchten Stoffe der Baumrinde auch einen Einfluss auf junge Waldbäume auszuüben vermögen. Zu diesem Zweck wurden anfangs Mai 1970 je 40 4-jährige Föhren, Fichten und Tannen sowie 2-jährige Lärchen in Plastiktöpfe mit 10 l Inhalt gepflanzt. Die Topferde bestand zur Hälfte aus Forstgartenerde, zur Hälfte aus LaubstreuKompost. Im Frühjahr 1971 wurden die Töpfe vom Versuchsgarten Waldegg in den Dachgarten des Institutes gebracht. Vom 20. Juli 1971 an wurden bei 4 Serien zu je 8 zufällig ausgewählten Pflanzen jeder Baumart bis Ende September 1971 alle 2 Wochen 5 g von den im Abschnitt 2.2 beschriebenen Pflanzenmehlen oberflächlich leicht in die Topferde eingearbeitet. Die Gesamtzufuhr des Pflanzenmehls beträgt somit 30 g pro Pflanze. Eine Vergleichsserie jeder Baumart erhielt keinen solchen Zusatz.

Jedes der 8 Pflanzenmehle wurde bei 2 Baumarten verwendet, nämlich

Sumpfkresse-Kraut	bei Tanne und Föhre
Sumpfkresse-Wurzeln	bei Tanne und Föhre
Reitgras-Wurzeln	bei Fichte und Lärche
Wurzeln der kriechenden Quecke	bei Fichte und Lärche
Wurzeln der Drahtschmiele	bei Tanne und Lärche
Pfeifengras-Wurzeln	bei Fichte und Föhre
Fichten-Wurzeln	bei Tanne und Föhre
Tannen-Wurzeln	bei Fichte und Lärche

Im Frühjahr 1972 wurden die folgenden *phänologischen Erscheinungen* zeitlich festgehalten:

Stadium 1a	Gipfelknospe deutlich gedehnt
Stadium 1b	Seitenknospen deutlich gedehnt
Stadium 2c	Gipfelknospe geöffnet
Stadium 2d	Seitenknospen geöffnet
Stadium 3e	Nadeln der Gipfelknospe deutlich sichtbar
Stadium 3f	Nadeln der Seitenknospen deutlich sichtbar
Stadium 4g	Nadeln der Gipfelknospe entfaltet
Stadium 4h	Nadeln der Seitenknospen entfaltet

Bei den Lärchen wurden bei allen Stadien zudem bei den Seitentrieben der Zustand der Lang- und Kurztriebknospen unterschieden. Im weiteren wurden nach dem Abschluss des Höhenwachstums 1972 die Gipfeltrieblängen gemessen und bei den Endknospen der Seitentriebe Analysen zur Bestimmung des Wassergehaltes, des Aschengehaltes und des Gehaltes an Ca, Mg, K, N und P ausgeführt. Ausserdem wurde der Chlorophyllgehalt der Nadeln der obersten einjährigen Seitentriebe bestimmt. Die Wurzeln der Pflanzen wurden sorgfältig ausgeschlämmt, nach den Durchmesserklassen <1 mm, 1—3 mm, >3 mm sortiert, bei 105 °C getrocknet und gewogen. Von allen Messungen und Analysen wurden die Mittelwerte der 8 Pflanzen und die Streuungen berechnet.

Im folgenden sind nur die eindeutigen *Ergebnisse* erwähnt, wobei die tatsächlichen allelopathischen Wirkungen und solche einer durch die Zufuhr von Pflanzenmehl bewirkten «Düngung» nicht auseinandergelassen werden können.

Ganz allgemein ist festzustellen, dass die ausgelösten Wirkungen eher schwach und oft undeutlich sind, was auf einen raschen Abbau oder eine rasche Bindung der Wirkstoffe im Boden schliessen lässt. Im übrigen zeigte sich auch bei diesem Versuch, dass die Wirkungen offenbar grossenteils artspezifisch sind.

Die *Länge des Höhentriebes 1972* wurde im allgemeinen durch die Stoffzufuhr nicht beeinflusst. Einzig bei der Föhre war ein deutlich negativer Einfluss durch die Pfeifengraswurzeln festzustellen, und ebenso bei der Lärche durch die Reitgraswurzeln. Einen schwachen negativen Einfluss hatten bei der Föhre ausserdem die Wurzeln und das Kraut der Sumpfkresse. Eine undeutliche positive Wirkung ergab sich einzig von den Tannenwurzeln auf die Lärche und von Fichtenwurzeln auf die Tanne. Dass es sich dabei zum Teil um Düngungswirkungen handeln könnte, geht aus den chemischen Analysen der Knospen hervor.

Der *Gesamt-Aschengehalt der Knospen* wurde in keinem Fall deutlich beeinflusst. Dagegen war der *Wassergehalt der Knospen* von Fichten, welche mit Wurzelmehl von Tannen gedüngt wurden, und ebenso den mit

Wurzelmehl von Fichten gedüngten Tannen deutlich kleiner als bei den unbehandelten. Beim *Phosphor- und Magnesiumgehalt* der Knospen ergaben sich keinerlei Unterschiede. Dagegen wurde der *Kaligehalt* in verschiedenen Fällen durch die Wurzelmehlzugabe erhöht, so bei der Fichte durch Wurzelmehl der kriechenden Quecke, des Reitgrases und der Tanne, bei der Tanne durch Wurzelmehl von Drahtschmiele und Fichte. Der *Calciumgehalt* zeigt bei den Fichtenknospen eine Erhöhung durch Wurzelmehl von kriechender Quecke, eine Verminderung durch solches von Reitgras. Bei der Tanne wurde der Calciumgehalt durch das Mehl von Sumpfkresse und Fichte erhöht. Der *Stickstoffgehalt* der Knospen dagegen wurde bei der Fichte durch alle vier Behandlungen (Wurzelmehl von kriechender Quecke, Reitgras, Pfeifengras und Tanne) vermindert, ebenso bei der Tanne durch Wurzelmehl von Fichte. Die Sumpfkresse (Kraut und Wurzeln) erhöhte dagegen bei der Tanne den Stickstoffgehalt der Knospen.

Der *Chlorophyllgehalt* der Nadeln wurde im allgemeinen nicht beeinflusst. Einen schwachen positiven Einfluss hatten einzig die Wurzelmehle von kriechender Quecke auf die Fichte, von Drahtschmiele auf die Tanne und von Sumpfkresse auf die Föhre.

Ebenso sind die *Einflüsse auf phänologische Erscheinungen* undeutlich. Die bei früheren Untersuchungen bewährten Unterscheidungsmerkmale von Stadien des Austreibens erwiesen sich im vorliegenden Fall mit Ausnahme der Stadien 3 und 4 (Nadeln sichtbar bzw. entfaltet) als zu wenig eindeutig. Im weiteren ergaben sich beim Austreiben der Gipfelknospen leichter erkennbare Unterschiede als bei den Seitenknospen. Bei der Fichte verzögerten die Wurzelmehle von kriechender Quecke, Reitgras und Pfeifengras die Entfaltung der neuen Nadeln der Gipfelknospe. Bei der Lärche dagegen bewirkten die verschiedenen Wurzelmehle allgemein sowohl bei den Langtrieb-, wie bei den Kurztriebknospen eine schwache Beschleunigung des Austreibens. Bei Tanne und Föhre liessen sich keine Einflüsse erkennen. Die zum Teil bei den einzelnen Baumarten entgegengesetzte Wirkung lässt sich möglicherweise darauf zurückführen, dass bei ihnen ungleiche Konzentrationen einen fördernden bzw. hemmenden Einfluss ausüben.

Ein *Einfluss auf die Wurzelmasse* zeigte sich nur bei der Fichte und Föhre. Die Masse der Feinwurzeln ($\phi < 1$ mm) und der mittleren Wurzeln ($\phi 1\text{—}3$ mm) wurde bei diesen Baumarten durch die zugefügten Wurzelmehle vermindert. Bei den groben Wurzeln ($\phi > 3$ mm) war bei der Fichte ebenfalls allgemein eine Verminderung festzustellen. Positive Wirkungen traten nur in vereinzelten Fällen auf, so bei der Lärche durch Tannenwurzelmehl und bei der Tanne durch solches von Fichtenwurzeln.

Wir möchten diesen Ergebnissen keine allzugrosse Bedeutung beimessen, denn zweifellos sind die Wirkungen, soweit überhaupt solche bestehen, gering. Sie vermögen jedoch anzudeuten, in welchen Richtungen

systematische Untersuchungen lohnend sein könnten. Dabei würden wohl zweckmässiger Wurzelextrakte in stärkeren Konzentrationen verwendet, als sie bei unseren schwachen Pflanzenmehlzugaben entstanden sind.

3. Schlussbemerkung

Die Untersuchungen haben erwartungsgemäss bestätigt, dass die allelopathischen Wirkungen pflanzlicher Stoffe auf die Samenkeimung deutlicher und stärker sind als auf bewurzelte Jungpflanzen. Es steht daher ausser Zweifel, dass die Bodenvegetation abgesehen von den bekannten Erscheinungen des Wettbewerbs, namentlich der Beschattung und Wurzelkonkurrenz, durch Stoffausscheidungen einen Einfluss auf die Ansamung auszuüben vermag. Ob dagegen solche Stoffausscheidungen auch eine Bedeutung für die Entwicklung des Jungwuchses haben, scheint eher fragwürdig. Es ist jedoch anzunehmen, dass bei den Erscheinungen der Bodenmüdigkeit und des Baumartenwechsels allelopathische Wirkungen mit im Spiele sind. Weitere und umfassendere Untersuchungen zu diesem Fragenkomplex wären daher auch von praktischem waldbaulichem Interesse.

Résumé

Contribution à l'étude de l'allélopathie

Par allélopathie, il faut entendre l'effet exercé par certaines espèces végétales sur d'autres espèces au moyen de la sécrétion de substances actives. L'exposé débute par un aperçu général des principales recherches effectuées à ce jour sur cette question. L'accent est mis sur la difficile estimation de l'importance de ce phénomène dans le système forestier, car les sécrétions de substances par des organes végétaux vivants ou morts agissent toujours parmi beaucoup d'autres facteurs. Il est toutefois indéniable, les résultats des recherches le prouvent, que l'allélopathie joue un rôle en sylviculture, en particulier en ce qui concerne le rajeunissement des forêts et les pépinières.

Il est question ensuite des recherches poursuivies par l'auteur dans ce domaine.

Les recherches portant sur l'influence de la litière de feuillus et de résineux sur la germination de semences d'épicéa et de pin révélèrent que le pin réagissait bien plus fortement que l'épicéa. Chez ce dernier, les extraits de feuilles n'ont pas réduit le taux de germination, mais en ont retardé le processus. Les

diverses sortes de litière agissent de façon variable. La litière de tilleul et de bouleau est la plus active lorsqu'elle vient de tomber des arbres; cette influence cesse après deux mois déjà, conséquence probable du lessivage des substances. L'effet n'est important qu'après deux mois pour la litière du fayard, après trois mois pour celle d'épicéa.

L'étude de l'influence exercée par des substances radiculaires sur la germination de semences d'épicéa et de pin a mis en évidence la sensibilité généralement plus grande du pin. Cette influence est nettement spécifique. Des extraits de feuilles de cresson sauvage (*Rorippa silvestris*), appliqués à titre de comparaison, eurent un effet inhibiteur particulièrement fort.

L'influence d'extraits corticulaires sur la germination de semences d'épicéa et de pin s'est exprimée par le ralentissement du processus de germination surtout, particulièrement important sous l'effet d'extraits d'écorce d'épicéa et de frêne. Ici encore, les semences de pin réagissent en général plus fortement que les semences d'épicéa. Le taux de germination n'a beaucoup diminué que sous l'action d'extraits corticulaires de frêne sur les semences d'épicéa notamment.

L'adjonction de substances radiculaires de diverses plantes forestières à la terre de jeunes épicéas, sapins, pins et mélèzes en pots s'est soldée en général par un effet nul ou très faible sur la croissance, la phénologie et le chimisme des bourgeons et des aiguilles. Il semble que dans le sol, les agents sont rapidement décomposés ou rendus inactifs.

Ces recherches ont confirmé que l'action allélopathique de substances végétales s'exerce plus fortement et plus nettement sur la germination des semences que sur de jeunes plants ayant pris racine. Il ne fait dès lors aucun doute que par la sécrétion de substances, le tapis végétal est à même d'influencer le semis par-delà le phénomène de la concurrence (ombrage et concurrence au niveau des racines notamment). Il est par contre douteux que ces substances jouent un rôle dans le développement du recrû. On peut toutefois admettre que des effets allélopathiques interviennent lors des processus d'alternance des essences et d'épuisement du sol. A ce sujet, des recherches plus étendues et plus complètes auraient une importance pratique certaine en sylviculture.

Traduction: J.-P. Sorg

Literatur

- (1) *Molisch, H.*: Der Einfluss einer Pflanze auf die andere. Allelopathie. Jena, 1937
- (2) *Röhrig, E.*: Über die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Forstarchiv, 1964
- (3) *Bonnemann, A., und Röhrig, E.*: Waldbau auf ökologischer Grundlage. Ein Lehr- und Handbuch, begründet von Dr. Dr. h. c. Alfred Dengler, Hamburg und Berlin, 1971

- (4) *Schütt, P., Schuck, H. J., von Sydow, A., und Hatzelmann, H.:* Zur allelopathischen Wirkung von Forstunkräutern. *Forstw. Cbl.* 94, 1975
- (5) *Last, F. T., und Warren, R. C.:* Nichtparasitische Mikroben als Besiedler grüner Blätter: ihre Form und Funktion. *Endeavour* 114, 1972
- (6) *Brown, W.:* On germination and growth of fungi at various temperatures and in various concentrations of oxygen and of carbon dioxide. *Annals of botany* 36, 1922
- (7) *Strain, B. R., and Billings, W. D.:* Allelopathy in the environment complex. *Handbook of vegetation science.* The Hague 1974
- (8) *Gäumann, E.:* Pflanzliche Infektionslehre. Basel, 1951
- (9) *Grümmer, G.:* Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. *Allelopathie. Biol. Zblt.*, 1955
- (10) *Rice, E. L.:* Allelopathy. Academic Press, New York, 1974
- (11) *Müller, C. H.:* Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetatio*, 1969
- (12) *Bublitz, W.:* Über die keimhemmende Wirkung von Fichtenstreu. *Die Naturwissenschaften* 40, 1953
- (13) *Trümper:* Pflanzenfreundschaften — Pflanzenfeindschaften — Mischwald. *Allg. Forstztsch.*, 1952
- (14) *Bode, H. R.:* Über die Blattausscheidungen des Wermuts und ihre Wirkung auf andere Pflanzen. *Planta*, 1940
- (15) *Winter, A. G., und Willeke, L.:* Untersuchungen über Antibiotica aus höheren Pflanzen. *Naturwissenschaften*, 1952
- (16) *Winter, A. G., und Bublitz, W.:* Über die keim- und entwicklungshemmende Wirkung von Buchenstreu. *Die Naturwissenschaften* 40, 1953
- (17) *Linser, H.:* Über das Vorkommen von Hemmstoff in Pflanzenextrakten sowie über das Verhältnis von Wuchsstoffgehalt und Wuchsstoffabgabe bei Pflanzen oder Pflanzenteilen. *Planta*, 31, 1940/1941