

## **Empfehlungen zur genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung – Beispiele aus dem Gebirgswald**

Gerhard Müller-Starck<sup>1)</sup>, Monika Konnert<sup>2)</sup> und Erwin Hussendörfer<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Lehrbereich Forstgenetik, Forstwissenschaftliche Fakultät, Technische Universität München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, mueller-starck@forst.uni-muenchen.de

<sup>2)</sup> Bayerische Landesanstalt für Forstliche Saat- und Pflanzenzucht, Abteilung IV, Forstamtplatz 1, D-83317 Teisendorf, monika.konnert@folsp-bgl.bayern.de

<sup>3)</sup> Forstl. Versuchsanstalt Baden-Württemberg, Abt. Botanik und Standortkunde, Postfach 708, D-79007 Freiburg, hussendoer@fva.lfv.bwl.de

### **A bstract**

#### **Recommendations for genetically sustainable forest management – examples from mountain forests**

This study addresses the concept of genetically sustainable forest management. Principles of this concept and of genetic aspects of adaptation are described. Genetically relevant fields of forest management are surveyed with main emphasis on regeneration of forests.

The experimental section refers to results of recent genetic inventories in mountain forests of the Alps. These inventories deal with adult stands and natural regeneration of Norway spruce, silver fir, European larch and dwarf pine. For each of these species, intra- and interpopulational variation is quantified and compared among species. Species specific differences are evident such as smaller amounts of genetic variation in the case of silver fir and European larch as compared to Norway spruce and dwarf pine. Differences between the genetic structures of the adult stands and the corresponding natural regeneration are relatively small. Based on these results, preliminary conclusions are drawn with respect to silvicultural management.

Keywords: genetic sustainability, adaptation, variation, diversity, heterozygosity, differentiation, Norway spruce (*Picea abies*), silver fir (*Abies alba*), European larch (*Larix decidua*), dwarf pine (*Pinus mugo*), mountain forests

#### **Empfehlungen zur genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung – Beispiele aus dem Gebirgswald**

Diese Arbeit liefert einen Beitrag zu dem neuen Konzept der genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung. Das Prinzip wird erläutert und durch eine Beschreibung genetischer Aspekte der Anpassung ergänzt. Zusammenfassend werden genetisch relevante Bereiche der Waldbewirtschaftung beschrieben, wobei die Waldverjüngung einen wichtigen Schwerpunkt bildet.

Im experimentellen Teil werden Ergebnisse neuer genetischer Erhebungen im Gebirgswald der Alpen zusammengestellt. Es handelt sich um Inventuren in Altbeständen und der Naturverjüngung der Baumarten Fichte, Tanne, Lärche und Latsche. Für jede dieser Arten wird die genetische Variation innerhalb und zwischen Populationen quantifiziert und einem Vergleich unterzogen. Es werden Unterschiede zwischen den Baumarten deutlich, wobei Tanne und Lärche deutlich geringere genetische Variationen zeigen als Fichte und Latsche. Die Unterschiede zwischen den genetischen Strukturen der Altbestände und ihren Naturverjüngungen sind relativ gering. Aus den experimentellen Befunden werden vorläufige Schlussfolgerungen für die waldbauliche Praxis gezogen.

Keywords: Genetische Nachhaltigkeit, Anpassung, Variation, Diversität, Heterozygotie, Differenzierung, Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Lärche (*Larix decidua*), Latsche (*Pinus mugo*), Gebirgswald

## 1 Einführung

Die langfristige Sicherung von Erträgen nach Masse und Wert hat in der Forstwirtschaft bereits eine mehr als 200jährige Tradition. Der Begriff «Nachhaltigkeit» wird sehr vielfältig definiert (siehe z.B. SCHANZ 1996). Aus der Sicht der Forstgenetik weist diese traditionsreiche forstliche Nachhaltigkeit einige Defizite auf (siehe MÜLLER-STARCK 1996). Das bisherige Konzept orientiert sich an der dauerhaften Sicherung der Leistungen des Waldes für den Menschen und schliesst dabei die vielfältigen Schutz- und Sozialfunktionen des Waldes ein. Defizite beziehen sich auf die Nachhaltigkeit hinsichtlich der Erhaltung der natürlichen Ressourcen forstlicher Ökosysteme. Ziel ist die dauerhafte Bewahrung der ökologischen Funktionsfähigkeit von Waldökosystemen unter variablen Umweltbedingungen.

Diese ökologische Komponente der forstlichen Nachhaltigkeit orientiert sich nicht primär an der Leistungsfähigkeit des Waldes für den Menschen, ist aber – gerade unter dem Aspekt der Nachhaltigkeit – eine unabdingbare Voraussetzung für die Realisierung der Nutzungsansprüche der Gesellschaft. Auf diese ökologische Komponente der Nachhaltigkeit wurde bereits mehrfach hingewiesen (z.B. KREMSER 1977), jedoch fehlt immer noch die Akzeptanz. So werden Rationalisierungsmassnahmen ungeachtet ökologischer Prinzipien durchgeführt. Dies betrifft beispielsweise die Kulturbegründung mit Grosspflanzen im Weitverband, wobei die naheliegende Einsparung zählt, aber nicht die langfristigen (nachhaltigen) Konsequenzen für die Anpassungs- und Überlebensfähigkeit der daraus erwachsenen Waldbestände. Auch gibt es vielfältige Bestrebungen, durch angeblich naturnahe Bewirtschaftung primär Kosteneinsparungen zu erzielen und sich weniger an den ökologischen Notwendigkeiten zu orientieren (siehe HUSSENDÖRFER und MÜLLER-STARCK 1997).

Genetische Ressourcen sind ein elementarer Bestandteil der natürlichen Ressourcen von Waldökosystemen (z.B. HATTEMER 1990; FINKELDEY 1993). Genressourcen beschreiben die Erbanlagen innerhalb von Arten, von Populationen bzw. Individuen. Elemente dieser Informationen sind die Gene (Allele) bzw. die Genotypen an einzelnen oder einer beliebigen Zusammenstellung von Genorten sowie deren Häufigkeitsverteilung in Populationen. Genetische Variation (genetische Variabilität) ist die Voraussetzung für Anpassungsprozesse und damit für das langfristige Überleben (siehe Kap. 2). Die Forderung nach «genetischer Nachhaltigkeit» trägt diesem Rechnung und impliziert eine Waldbewirtschaftung unter Wahrung des Anpassungspotentials sowie der Erhaltung genetischer Ressourcen und unter Erhöhung der genetischen Variabilität im Falle genetischer Destabilisierung (MÜLLER-STARCK 1993).

Die Nichtbeachtung ökologischer Komponenten der forstlichen Nachhaltigkeit – vor allem der genetischen Nachhaltigkeit – hat zwei Gründe:

- Mangel an Information über die hohe natürliche genetische Variation in Waldbeständen und deren Bedeutung für Anpassung und Überleben unter heterogenen Umweltbedingungen: Der Nachweis der Variation genetischer Merkmale wurde in den 70er Jahren auf der Basis der Isoenzymanalyse entwickelt und hat erst in den 80er Jahren eine Intensivierung erfahren. Mit der Übernahme genetischer Inventurverfahren in die Tätigkeit der Landesforstverwaltungen wurde erst in den vergangenen Jahren begonnen (derzeit verfügen in Deutschland bereits sieben Forstliche Versuchsanstalten über Möglichkeiten zur Durchführung genetischer Inventuren mit Hilfe von Isoenzymanalysen).
- Die traditionsreiche forstliche Nachhaltigkeit ist nutzungsorientiert. Im Zentrum steht die Leistung des Waldes für die wachsenden Bedürfnisse der Gesellschaft. Ohne Berücksichtigung der genetischen Ressourcen entsteht jedoch ein Widerspruch, weil Nachhaltigkeit erst dann gewährleistet ist, wenn die genetische Anpassungsfähigkeit nicht beeinträchtigt wird und ihre Funktion für das dauerhafte Überleben erfüllen kann.

## 2 Genetische Anpassung

Die Bedeutung der genetischen Variation für Anpassung und Überleben ist in den vergangenen Jahren intensiv untersucht worden (siehe z.B. HATTEMER 1994; MÜLLER-STARCK 1994; HATTEMER und GREGORIUS 1996). Die Fähigkeit zur Erzeugung und Erhaltung genetischer Variation (d.h. genetische Variabilität) ist eine grundlegende Voraussetzung für flexible Reaktionen von Waldbaumpopulationen auf Änderungen der Umweltverhältnisse. Die Wirkungsweise der genetischen Anpassungsprozesse im Rahmen der Viabilitätsauslese beruht auf folgenden Gesetzmässigkeiten:

- Genetische Variation ermöglicht unterschiedliche ökophysiologische Reaktionsmuster. Die genotypische Verschiedenartigkeit von Individuen in Populationen ruft individuell unterschiedliche Reaktionen gegenüber Stress hervor.
- Viabilitätsselektion verursacht genotypabhängiges Absterben von Individuen und bewirkt dadurch Änderungen der genetischen Häufigkeiten in Populationen.
- Die auf diesem Wege geänderte genetische Struktur einer Population ermöglicht deren Anpassung an veränderte Umweltbedingungen, solange noch genügend anpassungsfähige Individuen in der Population verbleiben.
- Die Anpassungsfähigkeit einzelner Arten eines Systems – vor allem der Baumarten als Träger vieler Waldökosysteme – an variable Umweltbedingungen ist die grundlegende Voraussetzung für den dauerhaften Bestand des Gesamtsystems.

Von dieser «genetischen Anpassung» zu unterscheiden ist die «physiologische Anpassung». Diese beschreibt die Reaktionsfähigkeit von Individuen auf Stressbelastungen als Folge unterschiedlich effizienter Prozesse der Genregulation, d.h. der Freigabe genetischer Information unter den gegebenen Umweltbedingungen. Im Zentrum der physiologischen Anpassung steht die Reaktion des Individuums und damit seine Überlebensfähigkeit. Im Falle der genetischen Anpassung geht es um das Überleben von Populationen, welches in den meisten Fällen ohne Absterben von Individuen oder deren differentielle Beteiligung an der Reproduktion nicht möglich ist.

## 3 Genetisch relevante Bereiche der Waldbewirtschaftung

Über genetische Aspekte der Waldbewirtschaftung wurde bereits mehrfach berichtet (z.B. HATTEMER und MÜLLER-STARCK 1988; MÜLLER 1990; HOSIUS 1993; GEBUREK und THURNER 1993; GEBUREK 1994; ROTACH 1994; KONNERT und SPIEKER 1996; MÜLLER-STARCK 1996; HUSSENDÖRFER und MÜLLER-STARCK 1997; BEHM und KONNERT 1999).

### 3.1 Naturverjüngung

Diese Verjüngungsform hat den Vorteil, dass die Elternpopulationen bekannt sind und in der Regel von einer guten Angepasstheit ausgegangen werden kann. Die Frage der Anpassungsfähigkeit ist jedoch nicht ohne weiteres zu beantworten, vor allem dann nicht, wenn mit gravierenden Änderungen der Umweltsituationen zu rechnen ist. Angaben über die Anpassungsfähigkeit einzelner Nachkommenschaften können nicht verallgemeinert werden, weil deren genetische Zusammensetzung über die Jahre hinweg ausserordentlich variieren kann (siehe z.B. MÜLLER-STARCK 1985; MÜLLER-STARCK (STARKE) 1996; ZIEHE *et al.* 1998). Aus

diesen und den eingangs zitierten Arbeiten kann gefolgert werden, dass die genetische Zusammensetzung der Naturverjüngung vor allem von folgenden Gegebenheiten abhängt:

- Die genetische Zusammensetzung des Altbestandes bestimmt die Rahmenbedingungen für die in der Naturverjüngung realisierbare genetische Variation. Starke Auflichtung vor Einleitung der Verjüngung birgt die Gefahr einer Reduktion der genetischen Variation in sich. Dies betrifft vor allem seltene Gene.
- Selektive Verjüngungshiebe bewirken die gerichtete Entnahme bestimmter genetischer Typen. Wird die Reproduktion auf vergleichsweise wenige Individuen verlagert, so entstehen durch verstärkte Verwandtschaftsverhältnisse unvermeidbar Inzuchtbelastungen in den Nachkommenschaften.
- Die Beteiligung möglichst vieler Blühperioden an der Naturverjüngung führt in der Regel zu einer besseren Repräsentanz der Bäume der Parentalpopulation in der Nachkommenschaft, weil nicht immer die selben Bäume an der Reproduktion beteiligt sind. Femelartige Verjüngungsverfahren erfüllen diese Voraussetzung im allgemeinen besser als grossflächige Verfahren wie etwa der Grossschirmschlag.
- Das Anpassungspotential einer Population kann durch Genfluss erheblich erweitert werden. Dies gilt besonders im Falle einer schwachen männlichen Blüte im zu verjüngenden Bestand. Durch Filtereffekte und hohe Eigenproduktion an Pollen können die genetischen Auswirkungen von Genfluss sehr zurückgedrängt werden.
- Die Erhaltung vielgestaltiger Umweltbedingungen fördert heterogene Selektionsverhältnisse und kann dadurch dem Trend zur Verringerung der genetischen Variation wirksam begegnen. Dazu gehört die Förderung von Altersklassenvielfalt und kleinflächigen Bewirtschaftungsformen. Diese Massnahmen tragen auch zur Erhaltung seltener Arten bei.
- In Sonderfällen einer lückigen und/oder genetisch verarmten Naturverjüngungen kann das Anpassungspotential durch Ergänzung mit standortgemäßem Vermehrungsgut wirksam erhöht werden. Genetisch zertifiziertes Vermehrungsgut verbessert die Chancen für die Anpassung an variable und nicht exakt vorhersehbare Umweltbedingungen.
- Hohe Populationsdichte während der Jugendphase hat eine wichtige Pufferfunktion in der Reaktion auf Umweltstress, weil sie Raum für umweltbedingte genetische Selektion lässt und damit Anpassungsprozesse ermöglicht.

### 3.2 Künstliche Verjüngung

Durch die Vermischung von forstlichem Vermehrungsgut aus verschiedenen Erntebeständen (oder auch durch nicht-zufallsmässige Beerntung auf Bestandesteilflächen) und den Transfer über Baumschulen zum Anbauort werden Aussagen über die Angepasstheit der Erntebestände zur Fiktion. Es entstehen neue Konstellationen hinsichtlich des Anpassungspotentials des zur Begründung verwendeten forstlichen Vermehrungsgutes. Daraus können gravierende Beeinträchtigungen der Stabilität der aufwachsenden Populationen resultieren oder auch ein deutlich verbessertes Anpassungspotential gegenüber einzelnen Bestandesnachkommenschaften. Genetisch relevant sind vor allem folgende Aspekte:

- Auswahl geeigneter forstlicher Provenienzen: Forstsaatgutgesetze und Herkunftsgebietsverordnungen dienen dem Verbraucherschutz indem sie den Vertrieb von forstlichem Vermehrungsgut reglementieren. Sie genügen jedoch nicht den Forderungen nach Bereitstellung von genetisch hochwertigem Vermehrungsgut, d.h. solchem Material, welches ein grosses Anpassungspotential erwarten lässt. In Deutschland gibt es keine Vorschriften zur Nutzung genetischer Inventurverfahren für Zwecke der genetischen Zertifizierung. Die bisherigen Regelungen können nicht verhindern, dass innerhalb der meist grossräumigen

und sehr heterogenen Herkunftsgebiete nicht-angepasstes Material verwendet wird oder dass einzelne Bestände oder Sonderherkünfte bei der Beerntung stark überrepräsentiert sind. Dies gilt verstärkt für Vermehrungsgut aus Samenplantagen oder im Falle der Verwendung einzelner Klöngemische.

- Bei der Beschaffung von Vermehrungsgut spielt der Erntemodus eine zentrale Rolle: Material, welches von wenigen benachbarten Bäumen beerntet wird, repräsentiert nur ein eng begrenztes Kollektiv potentieller Paarungspartner und ist mit grosser Wahrscheinlichkeit in der genetischen Variation eingeengt und ggf. Inzuchtbelastet. Nur die über den gesamten Bestand und an einer Vielzahl von Bäumen vorgenommene Beerntung bietet das grösste Ausmass an Repräsentativität. Bei vorgegebener Anzahl beerntbarer Bäume sollten diese somit über den ganzen Bestand verteilt sein (bessere Repräsentativität hinsichtlich der männlichen Elternschaft).
- Pflanzenanzucht mit dem Ziel der Minimierung von Ausfällen verstärkt die genetische Bürde einer Population, weil natürliche Selektion (z.B. gegen Inzuchtbelastungen) nicht mehr ausreichend effektiv ist. Diese findet erst nach der Kulturbegründung statt, und wird sich ökologisch und ökonomisch um so nachteiliger auswirken, je geringer die Populationsdichte ist. Sortierungen von Pflanzen können diesen Trend noch verstärken.
- Pflanzenzahl pro Hektar: Ökonomische Überlegungen haben in den letzten Jahren vor allem bei Laubbaumarten zu extremen Reduzierungen der Pflanzenzahlen bei Kulturbegründungen geführt. Dieser Trend ist mit einer genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung unvereinbar, weil Genverluste begünstigt werden und die Effizienz der natürlichen Auslese von Anfang an eingeschränkt wird. Diese Form der genetischen «Erosion» im Vergleich zu den natürlichen Reproduktions- und Selektionsbedingungen lässt substantielle Einschränkungen des Anpassungspotentials und damit auch ökonomische Nachteile für derart begründete Bestände erwarten.
- Analog zu der Naturverjüngung (siehe oben) fördert die Erhaltung vielgestaltiger Umweltbedingungen diversifizierende Selektionsverhältnisse und trägt dadurch zur Erhaltung genetischer Variation bei. Im Falle der künstlichen Verjüngung geschieht dies z.B. durch kleinflächige Anbauformen mit dem Ziel der Schaffung möglichst vieler innerer und äusserer Randzonen.

### 3.3 Pflegemassnahmen

Durchforstungsmassnahmen stellen Eingriffe in die genetischen Strukturen von Beständen dar. Die bisherigen Befunde ermöglichen Rückschlüsse auf die unterschiedlichen Konsequenzen verschiedener Durchforstungsverfahren. So konnten KONNERT und SPIEKER (1996) nachweisen, dass im Falle von Buchenbeständen das Verfahren der Zielstärkennutzung einen stärkeren Eingriff in die genetischen Strukturen des Bestandes darstellt als die konventionelle Auslesedurchforstung. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich Pflegemassnahmen einschliesslich der Durchforstung auf diverse Variationsparameter auf der Ebene der Population und auf die individuelle Variation (indiv. Heterozygotie) auswirken (z.B. ROTACH 1994). Im Vergleich zu den Eingriffen im Zusammenhang mit der Verjüngung von Beständen erscheinen allerdings die Effekte von Pflegemassnahmen auf die genetischen Strukturen zweitrangig.

## 4 Fallstudie Gebirgswald

Gebirgswaldökosysteme sind wegen ihrer vielfachen Schutzfunktionen ein besonders wichtiger und schützenswerter Bestandteil der belebten Umwelt. Die Alpen nehmen hier eine Sonderstellung ein (siehe z.B. ANONYMUS 1994). Der Alpenbereich ist in besonderem Masse durch die zu erwartenden Klimaänderungen sowie durch zunehmende Schadstoffeinträge betroffen und zugleich einem hohen Bevölkerungsdruck ausgesetzt. Die Erwärmung des Klimas zeichnet sich im Alpenbereich bereits durch deutliche Rückgänge des Gletschereises ab und wird in Zukunft verstärkt durch vertikale Verschiebungen der Vegetationsgrenzen massgeblich in die Waldgesellschaften eingreifen. Dies betrifft vor allem Belastungen biotischer Art als Folge der grossen Mobilität von Parasitenpopulationen im Vergleich zu ihren Wirten. Die zu erwartende Vertikalverschiebung des Parasitenspektrums – vor allem in den montanen und subalpinen Vegetationsbereichen – ist eine schwer einzuschätzende und bisher auch nur sehr wenig beachtete Gefahrensituation.

Bisher gibt es nur vergleichsweise wenige und punktuelle Untersuchungen im Gebirgswald der Alpenregion (z.B. BERGMANN 1978; STUTZ 1990; BREITENBACH-DORFER *et al.* 1992; MÜLLER-STARCK 1995; HUSSENDÖRFER 1997). 1997 entstand ein von der EU gefördertes Gemeinschaftsprojekt mit 11 Arbeitsgruppen aus den Ländern Deutschland, Frankreich, Italien, Österreich und der Schweiz, welches vom Lehrbereich Forstgenetik der TU München koordiniert wird: «Biodiversity in Alpine Forest Ecosystems: Analysis, Protection and Management». Im Rahmen dieses Projektes werden genetische Erhebungen in 14 Transekten in den Alpen mit jeweils 3 verschiedenen Höhenstufen durchgeführt. Diese Inventuren betreffen die Baumarten Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Lärche (*Larix decidua*), Arve (*Pinus cembra*) und Latsche (*Pinus mugo*).

Ziel dieses Projektes ist die Erfassung der Biodiversität in der Form der genetischen Variation innerhalb und zwischen Populationen, die Quantifizierung von Genressourcen und der genetische Vergleich zwischen Arten. Ein weiteres Ziel ist die Charakterisierung der Reproduktion durch den genetischen Vergleich von Altbeständen und ihren Nachkommenschaften. Detailuntersuchungen werden auf 1–2 ha grossen Flächen durchgeführt, in denen alle Bäume inventarisiert sind. Aufforstungsversuche an 5 Standorten werden es ermöglichen, genetische Selektion gezielt zu untersuchen. Durch Modellierung sollen künftige Entwicklungen vor allem hinsichtlich der zu erwartenden Anpassungsfähigkeit prognostiziert werden. Daten aus diesem Projekt sollen Risikosituationen validieren, Empfehlungen für die Ausscheidung und das Management von Genreservaten geben und Möglichkeiten zur Wiederherstellung von Waldökosystemen aufzeigen. Weitere Ziele sind die Bereitstellung genetischer Kriterien für nachhaltiges forstliches Management, für die Auswahl von Provenienzen bzw. Arten und zur genetischen Zertifizierung von forstlichem Vermehrungsgut.

Nachfolgend werden vorläufige Ergebnisse für die Baumarten Fichte, Tanne, Lärche und Latsche zusammengefasst und durch frühere Erhebungen in Tannenbeständen ergänzt (HUSSENDÖRFER 1997). Alle Ergebnisse beziehen sich auf Isoenzym-Genmarker. Dabei wurde der Vergleichbarkeit halber angestrebt, bei allen Baumarten möglichst dieselben Genmarker einzusetzen aber auch möglichst viel an Information für die einzelnen Arten zu erhalten. In Tabelle 1 sind die untersuchten Enzymsysteme und Genloci für die vier Baumarten angegeben. Bei allen vier Baumarten wurden jeweils 100 Altbäume und 150 Nachkommen aus Naturverjüngung untersucht. Als Probematerial dienten Knospen in Winterruhe. Als Variationsparameter wurden Standardmasse verwendet, die in den o.a. Referenzen ausführlich beschrieben sind (Anzahl Allele pro Genlocus [ $A_L$ ], genetische Diversität [ $v$ ,  $v_{gam}$ ], genetische Differenzierung [ $\delta_i$ ], Heterozygotie [ $H_a$ ], genetischer Abstand [ $D_0$ ], Subpopulationsdifferenzierung [ $D_j$ ,  $\delta_j$ ]).

Tab. 1. Übersicht der untersuchten Enzym-Genloci für Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Lärche (*Larix decidua*) und Latsche (*Pinus mugo*).  
 Table 1. Survey of analyzed enzyme coding gene loci in Norway spruce, silver fir, European larch and dwarf pine.

Enzymsystem (Abk.) EC Nummer	Untersuchte Genloci			
	<i>Picea abies</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Pinus mugo</i>
Aconitase (ACO), EC 4.2.1.3	ACO-A	–	ACO-A, -B	ACO-A
Aspartataminotransferase (AAT syn. GOT), EC 2.6.1.1	AAT-A, -B, -C	AAT-A, -B, -C	AAT-A, -B, -C	AAT-A, -B, -C
Glutamatdehydrogenase (GDH) EC 1.4.1.2	GDH-A	GDH-A	GDH-A	GDH-A
Isocitratdehydrogenase (IDH) EC 1.1.1.42	IDH-A, -B	IDH-A, -B	IDH-B	IDH-B
Leucinaminopeptidase (LAP) EC 3.4.11.1	LAP-B	LAP-A, -B (syn. AP-A, -C)	LAP-B	LAP-A, -B
Malatdehydrogenase (MDH) EC 1.1.1.37	MDH-A, -B, -C	MDH-A	MDH-A, -B, -C	MDH-A, -B, -C
Menadionreductase (MNR) EC 1.6.99.2	MNR-A, -B, -C	MNR-B	MNR-A	MNR-A
NADH-Dehydrogenase (NDH) EC 1.6.99.3	NDH-A, -B	–	–	–
6-Phosphogluconatdehydrogenase (6-PGDH) EC 1.1.1.44	6-PGDH-A, -B, -C	6-PGDH-A, -B	6-PGDH-A, -B	6-PGDH-A, -B
Phosphoglucoseisomerase (PGI) EC 5.3.1.9	PGI-A, -B	PGI-A, -B	PGI-B	PGI-B
Phosphoglucomutase (PGM) EC 2.7.5.1	PGM-A	PGM-A, -B	PGM-A	PGM-A
Shikimatdehydrogenase (SKDH) EC 1.1.1.25	SKDH-A	SKDH-A	SKDH-B	SKDH-A, -B
Anzahl untersuchter Loci	23	17	17	18

## 4.1 Genetische Variation in Altbeständen

### 4.1.1 Fichte (*Picea abies*)

Im Rahmen des oben beschriebenen Projektes liegen für die Fichte bereits Ergebnisse aus zwei Transekten in den französischen Alpen und zwei Transekten aus den Bayerischen Alpen vor. Für die 12 entlang dieser Transekte untersuchten Populationen sind in Tabelle 2 verschiedene Parameter, welche die genetische Variation innerhalb der Bestände quantifizieren, als Mittelwerte des Genpools zusammengefasst. Berücksichtigt wurden bei der Mittelwertbildung alle in der Tabelle 1 angegebenen Enzymsysteme.

Es zeigt sich daraus, dass:

- die allelische Vielfalt in den höchstgelegenen Beständen der jeweiligen Transekte am geringsten ist. In diesen an der Waldgrenze gelegenen Beständen fehlen einige seltene Genvarianten, die in den tiefer gelegenen noch beobachtet wurden;
- die Bestände aus den mittleren Lagen in drei Transekten die höchste Diversität und Differenzierung haben. Bei D2a Berchtesgaden und F1 Boréon sind die höchstgelegenen Bestände diverser als die aus den tiefsten Lagen;
- die Unterschiede bezüglich des beobachteten Heterozyotiegrades zwischen den Beständen eines Transektes gering sind. Lediglich der Bestand aus den mittleren Lagen des Transektes F1 Boréon hat mit 22% einen vergleichsweise hohen Anteil Heterozygoter.

Die Unterschiede in den genetischen Strukturen zwischen den Beständen eines Transektes sind deutlich geringer als die Unterschiede zwischen den einzelnen Transekten. Etwas stärker unterscheiden sich lediglich die Bestände aus dem Transekt F1 Boréon, wo Abstandswerte zwischen 5 und 6% berechnet wurden. In den anderen drei Transekten liegt  $D_0$  zwischen 2 und 3,5%, wobei eine leichte Zunahme der Werte mit der Zunahme des Höhenunterschiedes beobachtet werden kann (Tab. 3).

Tab. 2. Genetische Variation innerhalb von 12 Fichtenpopulationen aus vier Höhentransekten in den bayerischen und französischen Alpen.  
Table 2. Genetic variation in 12 adult populations of Norway spruce from four alpine altitudinal transects in the Bavarian and French Alps.

Transekt	Höhe	Vielfalt $A_L$	Diversität		Differenzierung $\delta_t$	Heterozygotie $H_a$
			$v$	$v_{gam}$		
D1a Oberammergau	1200 m	2,35	1,23	242,1	0,186	0,179
	1400 m	2,35	1,24	280,4	0,193	0,189
	1700 m	2,26	1,22	202,3	0,181	0,167
D2a Berchtesgaden	1000 m	2,30	1,25	388,4	0,201	0,199
	1500 m	2,26	1,25	410,1	0,203	0,193
	1800 m	2,22	1,25	440,8	0,204	0,202
F1 Boréon	1100 m	2,00	1,26	477,9	0,206	0,190
	1500 m	2,18	1,31	1435,6	0,236	0,224
	1900 m	1,78	1,27	624,1	0,220	0,192
F3 Ste Foy	1000 m	2,13	1,25	395,3	0,198	0,200
	1500 m	2,44	1,25	492,3	0,204	0,199
	2000 m	2,04	1,22	241,2	0,183	0,184



Tab. 3. Genetische Abstände und Subpopulationsdifferenzierung zwischen den Fichtenpopulationen der einzelnen Transekte; T = tiefste Lage, M = mittlere Lage, H = höchste Lage.  
 Table 3. Genetic distances and subpopulation differentiation between populations of Norway spruce within transects; T = lowest population; M = middle population; H = upper population.

Transekt	Genetischer Abstand (%)			Subpopulationsdifferenzierung (%)			
	T-M	T-H	M-H	L	M	H	Gesamt
D 1a Oberammergau	2,18	2,25	2,99	1,9	2,3	2,6	2,2
D2a Berchtesgaden	2,10	3,60	3,45	2,3	1,9	3,5	2,5
F1 Boréon	5,70	5,19	6,33	5,0	5,3	4,6	4,9
F3 Névache	2,91	3,28	3,17	2,4	2,9	2,8	2,7

Zwischen den einzelnen Transekten wurden Abstandswerte von 4 bis 9% berechnet. Ein klarer Zusammenhang zwischen geographischer Entfernung und dem genetischen Abstand ergab sich nicht.

Die Subpopulationsdifferenzierung innerhalb der einzelnen Transekte ist mit 2,2–2,7% in drei Transekten als gering einzuschätzen, wobei lediglich in Berchtesgaden der am höchsten gelegene Bestand sich etwas stärker absetzt. Der Transekt F1 Boréon präsentiert sich bedeutend heterogener als die anderen drei: Die Differenzierung, zu der alle drei Populationen gleichermaßen beitragen, ist hier gleich 4,9% (Tab. 3).

Betrachtet man alle drei Transekte gemeinsam so ergibt sich ein Gesamt-Differenzierungswert von 5,0%. Zum Vergleich sei angeführt, dass für 35 Fichtenpopulationen aus verschiedenen Regionen Bayerns (darunter auch Alpenhochlagen) mit vergleichbaren Methoden eine Differenzierung von 3,5% ermittelt wurde (Konnert, unveröffentlicht).

#### 4.1.2 Tanne (*Abies alba* Mill.)

Für die Tanne sind im Rahmen des Projektes bislang nur die Untersuchungen in den zwei Transekten aus den Bayerischen Alpen abgeschlossen. Die vier Populationen dieser beiden Transekte (jeweils zwei Höhenlagen pro Transekt mit Tannenvorkommen) unterscheiden sich nur wenig in der durchschnittlichen Anzahl von Allelen pro Genort, in ihrer Diversität, Populationsdifferenzierung und Heterozygotie (Tab. 4). Ein Zusammenhang der innerpopulationalen Variation mit der Höhenlage ist auch nicht erkennbar. In den beiden Transekten ist die Tendenz nämlich gegenläufig: während bei D 1a Oberammergau die Population aus 1000 m Höhe etwas variabler ist, als die aus 1300 m, ist dies in D2b Berchtesgaden genau umgekehrt. Bei der Tanne wurden an mehreren Genorten, darunter IDH-B und AP-A, klinale Veränderungen der allelischen Strukturen mit der geographischen Länge beobachtet (z.B. SCHROEDER 1988; BERGMANN und KOWNATZKI 1988; BREITENBACH-DORFER *et al.* 1992; KONNERT 1993). Die genetischen Strukturen der Populationen aus den beiden Transekten passen in dieses Bild (vgl. Tab. 5 – IDH-B2 und AP-A4 treten in dem östlicher gelegenen Transekt D 1a Oberammergau häufiger auf). Innerhalb jeden Transektes bleibt aber das «lokale» Muster, unabhängig von der Höhenlage, erhalten.

Tab. 4. Genetische Variation in vier Tannenpopulationen entlang zweier Höhentransekte in den bayerischen Alpen.

Table 4. Genetic variation in four adult populations of silver fir from two alpine altitudinal transects in the Bavarian Alps.

Transekt	Höhe	Vielfalt A <sub>L</sub>	Diversität		Differenzierung $\delta_t$	Heterozygotie H <sub>a</sub>
			$\nu$	$\nu_{gam}$		
D1a	1050 m	2,00	1,30	112,1	0,234	0,232
Oberammergau	1350 m	1,81	1,29	88,3	0,226	0,224
D2b	900 m	1,87	1,29	104,2	0,228	0,226
Berchtesgaden	1250 m	1,94	1,30	126,1	0,237	0,230

Demersprechend sind auch bei der Tanne, ähnlich wie bei der Fichte, die genetischen Unterschiede zwischen den Transekten grösser (Abstandswerte  $D_0$  zwischen 4,1% und 6,7%) als innerhalb jeden Transektes ( $D_0$  gleich 3,1% für D1 Oberammergau und 3,2% für D2 Berchtesgaden).

Bereits 1997 wurden im Rahmen einer detaillierten Studie zur genetischen Variation der Weissstanne in der Schweiz auch 11 Populationen aus Alpenhochlagen (oberhalb 1000 m Höhe) der Schweiz (9 Populationen) und Italiens (2 Populationen) untersucht (HUSENDÖRFER 1997). Auch hier zeigten sich nur geringe Unterschiede zwischen den Beständen bezüglich der allelischen Vielfalt, Diversität und aktuellen Heterozygotie; die Kollektive unter heterogeneren Umweltbedingungen wiesen allerdings eine Tendenz zu höherer Heterozygotie auf.

Im Vergleich der Werte der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversität ( $\nu_{gam}$ ) unterscheiden sich die Populationen der Alpenhochlagen von Populationen ausserhalb des Alpenraumes (Abb. 1). Sie haben, bis auf wenige Ausnahmen, eine höhere Diversität als letztere (im Mittel um 60% höher). Dabei weisen Kollektive unter heterogenen bzw. extremen standörtlichen Verhältnissen eine höhere Diversität auf als Populationen auf vergleichsweise homogenen Standorten.

Die genetischen Unterschiede zwischen den Populationen sind vergleichsweise beachtlich. So beträgt die mittlere regionale Differenzierung in den Schweizer Alpen 5,4%, die der Bestände auf der Alpen-Südseite 6,2%.

Tab. 5. Genetische Strukturen an den Genorten IDH-B und AP-A in vier Tannenpopulationen aus zwei Höhentransekten der bayerischen Alpen.

Table 5. Genetic structures at gene loci IDH-B and AP-A in four populations of silver fir in the Bavarian Alps.

Genort	Allel	Transekt			
		D1a Oberammergau		D2b Berchtesgaden	
		1050 m	1350 m	900 m	1250 m
IDH-B	B2	0,500	0,455	0,379	0,361
	B3	0,500	0,545	0,621	0,639
AP-A	A1	–	–	0,005	–
	A2	0,564	0,579	0,667	0,658
	A4	0,427	0,421	0,328	0,337
	A5	0,009	–	–	0,005

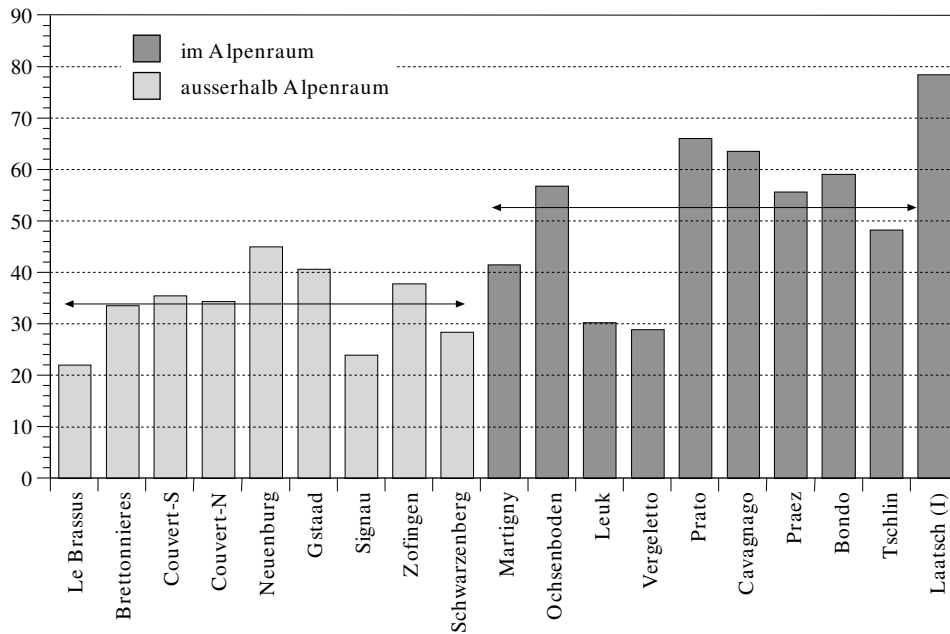


Abb. 1. Werte der hypothetisch-gametischen Multilocus-Diversität  $v_{gam}$  von 20 Weisstannenpopulationen aus der Schweiz und Italien differenziert nach den Grossräumen «ausserhalb Alpenraum» und «im Alpenraum». Die Pfeile kennzeichnen den jeweiligen Mittelwert.

Fig. 1. Hypothetical gametic multilocus diversity  $v_{gam}$  of 20 populations of silver fir in Switzerland and Italy which are differentiated according to the regional categories "ausserhalb Alpenraum" ("outside the Alps") and "im Alpenraum" ("within the Alps"). Mean values are indicated by arrows.

#### 4.1.3 Lärche (*Larix decidua* Mill.)

Bisher liegen Ergebnisse aus 3 Transekten vor, von denen 2 in dem zentralen bzw. nördlichen Alpenbereich in Österreich liegen und einer im Nationalpark Berchtesgaden. In diesen Transekten war die Lärche in jeweils 2 Höhenbereichen vertreten (siehe Tab. 6). Die genetischen Inventuren wurden an 17 Enzym-Genloci durchgeführt (siehe Tab. 1). Aus den in Tabelle 6 zusammengefassten Ergebnissen sind folgende Tendenzen ersichtlich:

- Alle Variationsparameter zeigen auffallend geringe Werte (siehe auch Tab. 10). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchsflächen sind vergleichsweise gering.
- Die Anzahl Allele pro Genlocus variiert zwischen 2,13 und 2,33. Es gibt keine eindeutige Abhängigkeit von der Höhenlage.
- Auch die Diversitätswerte zeigen sehr geringe Schwankungen. Dies gilt auch für die hypothetisch-gametische Multilocus-Diversität, welche die Anzahl der bildbaren Gametotypen wiedergibt und somit ein wichtiges Mass für das Anpassungspotential von Populationen ist. Die Werte variieren zwischen 20,1 und 35,3. Die Populationen in der mittleren Höhenlage zeigen geringfügig höhere Werte als diejenigen in den Hochlagen. Die Differenzierung innerhalb der Bestände zeigt einen ähnlichen Trend.
- Auffallend sind die sehr niedrigen Werte für die Heterozygotie (beobachtete Heterozygotenanteile). Diese Werte variieren zwischen 15,5 und 17,2%. Der Mittelwert für die Hochlagen ist 15,8%, für die mittleren Lagen 16,1%.

Tab. 6. Genetische Variation innerhalb von sechs Lärchenpopulationen aus drei Höhen- transekten in den österreichischen und bayerischen Alpen.  
 Table 6. Genetic variation in six adult populations of European larch from three alpine altitudinal transects in the Austrian and Bavarian Alpes.

Transekt	Höhe	Vielfalt $A_L$	Diversität $v$ $v_{gam}$		Differenzierung $\delta_t$	Heterozygotie $H_a$
AT1	1900 m	2,20	1,19	20,5	0,141	0,169
Kötschachtal	1700 m	2,33	1,19	23,8	0,139	0,158
AT3	1850 m	2,27	1,18	20,1	0,129	0,133
Hasenkogel	1550 m	2,13	1,22	34,4	0,157	0,171
D2	1880 m	2,33	1,20	31,9	0,149	0,172
Berchtesgaden	1500 m	2,33	1,20	35,3	0,151	0,155

Aus Tabelle 7 geht hervor, dass die auf Allele bezogenen genetischen Abstände zwischen den Populationen in der Hochlage und der mittleren Lage jeweils sehr gering sind. Die Werte variieren zwischen den Transekten zwischen 2,6 und 5,6%. Die Werte für die Subpopulationsdifferenzierung sind ebenfalls sehr gering und schwanken lediglich zwischen 3,2% und 4,8%. Diese geringen Werte zeigen, dass jede der Populationen einen im Vergleich zu dem gesamten Restkollektiv sehr geringen Anteil an populationspezifischer Information hat. Dies drückt sich auch in den Gesamtwerten aus, die zwischen 4,0 und 4,4% variieren.

Tab. 7. Genetische Abstände und Subpopulationsdifferenzierung zwischen den Lärchenpop- ulationen der einzelnen Transekte; M = mittlere Lage, H = höchste Lage.  
 Table 7. Genetic distances and subpopulation differentiation between populations of European larch within transects; M = middle population; H = upper population.

Transekt	$D_0$ (%) M-H	$D_j$ (%) M	$D_j$ (%) H	$D_j$ (%) Gesamt
AT1 Kötschachtal	3,4	3,2	4,7	4,0
AT3 Hasenkogel	5,6	4,8	3,9	4,4
D2 Berchtesgaden	2,6	4,4	3,6	4,0

#### 4.1.4 Latsche (*Pinus mugo* Turra)

Für diese Baumart liegen Ergebnisse von insgesamt 15 Versuchsflächen vor, die 8 Transekten in Österreich, der Schweiz, Deutschland und Frankreich zugeordnet sind (siehe Tab. 8). In allen Transekten gab es *Pinus mugo*-Bestände in den Hochlagen, während in den mittleren Lagen Bestände nur in 6 Transekten verfügbar waren. Die Untersuchungen decken einen sehr grossen Bereich der Alpen ab und damit auch die verschiedenen Wuchstypen von *Pinus mugo*. Im Bereich der östlichen und nördlichen (nordöstlichen) Alpen treten überwiegend *Rotundata*-Typen auf (AT1, AT3, D1, A, B, D2), während im westlichen Teil der Alpen der aufrechte *Uncinata*-Wuchstyp vorherrscht (CH1, F1, F2). Bestände innerhalb des Transektes CH3 enthalten mehr als alle anderen Bestände beide Wuchstypen. Die in Tabelle 8 zusammengefassten Ergebnisse zeigen folgende Tendenzen:

- Im Vergleich zur Lärche sind die Werte der Variationsparameter sehr hoch und zeigen in vielen Fällen auch eine deutliche Differenzierung zwischen den Versuchsflächen.
- Die genetische Vielfalt ist höher als bei den drei anderen Baumarten (siehe Tab. 11). Die Anzahl Allele pro Locus variiert zwischen 3,56 und 3,11. Eine Abhängigkeit von der Höhenlage ist nicht offensichtlich. Dies gilt auch für die Wuchsformen. Die höchsten Werte weist der Transekt Berchtesgaden (D2) auf.

Tab. 8. Genetische Variation innerhalb von 15 Latschenpopulationen aus neun Höhen transekten in den österreichischen, bayerischen, schweizerischen und französischen Alpen.  
Table 8. Genetic variation in 15 adult populations of dwarf pine from nine alpine altitudinal transects in the Austrian, Swiss, Bavarian and French Alps.

Transekt	Höhe	Vielfalt	Diversität		Differenzierung	Heterozygotie
		$A_L$	$v$	$v_{gam}$	$\delta_t$	$H_a$
AT1	1950 m	3,11	1,46	3254,1	0,319	0,248
Kötschachtal	1700 m	3,11	1,39	982,8	0,284	0,227
AT3	1850 m	2,94	1,38	746,8	0,276	0,214
Hasenkogel	1550 m	3,33	1,47	1669,3	0,320	0,253
CH1	2100 m	3,33	1,39	978,8	0,281	0,236
Arpett						
CH3	2070 m	3,28	1,31	234,9	0,235	0,171
Stillberg	1720 m	3,22	1,31	230,4	0,237	0,191
D1a	1800 m	3,33	1,38	746,7	0,276	0,246
Oberammergau						
D1b	1700 m	3,11	1,34	319,5	0,253	0,215
Wank	1400 m	3,06	1,37	748,0	0,269	0,256
D2	1880 m	3,56	1,40	1305,0	0,288	0,224
Berchtesgaden	1500 m	3,56	1,37	783,4	0,273	0,231
F1	2200 m	2,83	1,34	610,4	0,255	0,194
Boréon						
F2	2200 m	3,44	1,45	3134,5	0,311	0,266
Névache	1660 m	3,33	1,40	814,3	0,284	0,243

- Die Werte für die genische (allelische) Diversität variieren zwischen 1,47 und 1,31. Die höchsten Werte werden in den beiden österreichischen Transekten AT1 und AT3 sowie in Névache (F2) erreicht. Dies ist primär eine Folge der etwas gleichmässigeren Häufigkeitsverteilung der Allele. Besonders auffallend sind die Unterschiede hinsichtlich der hypothetisch-gametischen Multilocus-Diversität. Die mit Abstand grössten Werte werden in den Hochlagen der Transekte Kötschachtal (AT1) und Névache (F2) (3254,1 bzw. 3134,5) erreicht. Die geringsten Werte wurden für den Versuchsbestand Stillberg/Davos innerhalb des Transektes CH3 nachgewiesen (230,4 bzw. 234,9). Für 3 Transekte gilt, dass der Wert der Hochlagen deutlich über dem Wert des mittleren Höhenbereiches liegt (AT1, D2, F2). Im Falle der Transekte AT3 und D1b ist der Trend umgekehrt, während es im Transekt CH3 keine nennenswerten Unterschiede gibt. Insgesamt zeigt sich ein Trend, dass die Multilocusdiversität mit zunehmender Höhenlage, d.h. dem Hauptverbreitungsgebiet von *Pinus mugo*, zunimmt. Es gibt keine eindeutigen Unterschiede zwischen den genannten Wuchstypen.
- Die Differenzierung innerhalb der Populationen zeigt den gleichen Trend wie die Mittelwerte für die Diversität  $v$ . Die Werte variieren zwischen 0,320 und 0,235. Insgesamt liegen diese Werte deutlich über den Werten der 3 anderen Baumarten (siehe Tab. 2, 4, 6).
- Die Werte für die beobachteten Heterozygotenanteile ( $H_a$ ) variieren zwischen 17,1% und 26,6%. Diese Werte liegen in dem für Waldbaumarten üblichen Bereich von Heterozygotenanteilen. Ebenso wie im Falle der allelischen Diversität weist die Fläche am Stillberg/Davos (CH3) erneut die geringsten Werte auf (17,1 bzw. 19,1%). Hinsichtlich der Höhenlage zeigt sich kein einheitlicher Trend. Dies gilt auch für die Wuchsformen.

Tab. 9. Genetische Abstände und Subpopulationsdifferenzierung zwischen den Latschenpopulationen der einzelnen Transekte; M = mittlere Lage, H = höchste Lage.

Table 9. Genetic distances and subpopulation differentiation between populations of dwarf pine within transects; M = middle population; H = upper population.

Transekt	D <sub>0</sub> (%)	M	D <sub>j</sub> (%)	Gesamt
	M-H		H	
AT1 Kötschachtal	9,6	8,7	9,4	9,1
AT3 Hasenkogel	10,7	1,9	3,5	2,7
CH3 Stillberg	7,2	2,9	2,8	2,9
D1b Wank	7,5	8,8	10,0	9,4
D2 Berchtesgaden	11,2	8,2	9,1	8,7
F2 Névache	8,7	7,2	9,9	8,6

Ergebnisse der Überprüfung der genetischen Variation zwischen Populationen sind in Tabelle 9 zusammengefasst. Beim Vergleich der genetischen Abstände zwischen der Hochlage und der mittleren Lage innerhalb der Transekte zeigt die Latsche höhere Werte als die anderen Baumarten. Die Bestände Stillberg/Davos (CH3) und Wank (D1b) weisen mit 7,2 und 7,5% die geringsten Werte auf, während der höchste Wert für Berchtesgaden (D2) nachgewiesen wurde. Die Werte für die Subpopulationsdifferenzierung variieren zwischen 1,9 und 10,0%. Die für beide Höhenlagen für jedes Transekt zusammengefassten Gesamtwerte variieren zwischen 2,7% (Hasenkogl/AT3) und 9,4% (Wank/D1b). Damit unterscheiden sich die Versuchsbestände AT3 und CH3 am wenigsten von dem jeweiligen Gesamtpool genetischer Information, während D1b den grössten Anteil spezifischer Information zeigt.

## 4.2 Vergleich von Altbestand und Naturverjüngung

Ein Vergleich der genetischen Strukturen des Altbestandes mit seiner Verjüngung ermöglicht Aussagen über die natürliche Dynamik genetischer Variation in Waldökosystemen. Deshalb wurde in den beschriebenen Transekten neben den Altbäumen auch die Naturverjüngung, falls vorhanden, mit denselben Genmarkern untersucht.

Bei der Fichte liegen für die zwei Transekte aus den Bayerischen Alpen die Ergebnisse dieser Vergleichsuntersuchungen vor, bei der Tanne nur für den Transekt D2b Berchtesgaden. In dem Transekt D1a Oberammergau gibt es keine Tannen-Naturverjüngung. Ein ähnlicher Vergleich wurde auch in dem Weisstannenbestand «Ochsenboden» aus den Schweizer Alpen vorgenommen. Im Falle der Lärche konnten in Berchtesgaden/D2 in beiden Höhenlagen genetische Vergleiche zwischen Altbestand und Verjüngung durchgeführt werden.

Sowohl bei Fichte als auch bei Tanne sind die Unterschiede in den genetischen Strukturen zwischen Altbestand und Naturverjüngung gering. Die Werte der einzelnen Variationsparameter (Tab. 10) zeigen dies deutlich. Von Fall zu Fall sind die Werte im Altbestand oder in der Naturverjüngung etwas höher. Nur in dem Transekt D2a Berchtesgaden ist die Fichtennaturverjüngung in allen drei Populationen weniger divers als die entsprechenden Altbestände, wobei die Unterschiede mit steigender Höhenlage zunehmen.

Die nur geringen genetischen Unterschiede werden auch in den Werten des genetischen Abstands, ( $D_0$  in Tab. 10), die zwischen 1,8 und 3,0% liegen, erkenntlich. Bei der Fichte ist eine Tendenz zur Zunahme der genetischen Unterschiede zwischen Altbestand und Verjüngung mit zunehmender Höhenlage zu beobachten (leichte Zunahme von  $D_0$  in den höher gelegenen Beständen).

Bei der Tanne wurden die an den Genorten IDH-B und AP-A in den Altbeständen gefundenen «lokalen» Variationsmuster der genetischen Strukturen (entsprechend der klimalen Veränderung im gesamten Verbreitungsgebiet, vgl. 4.1.2) auch in der Naturverjüngung wiedergefunden.

Vergleicht man die Abstandswerte mit den zwischen den Altbeständen ermittelten (siehe Punkt 4.1.1 und 4.1.2) so zeigt sich, dass die genetischen Unterschiede zwischen Altbestand und Naturverjüngung etwas kleiner sind als die zwischen den Altbeständen eines Transektes und bedeutend kleiner als die zwischen den Altbeständen verschiedener Transekte.

Tab. 10. Genetische Variation in Altbeständen und Naturverjüngung von Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Lärche (*Larix decidua*) und Latsche (*Pinus mugo*) in den Alpen.  
 Table 10. Genetic variation in adult and juvenile populations of Norway spruce (*Picea abies*), silver fir (*Abies alba*), European larch (*Larix decidua*) and dwarf pine (*Pinus mugo*) of the Alps.

Transekt	Höhenlage	Stadium	Vielfalt	Diversität		Differenzierung	Heterozygotie	Genischer Abstand
			A <sub>L</sub>	<i>v</i>	<i>v</i> <sub>gam</sub>	δ <sub>t</sub>	H <sub>a</sub>	D <sub>0</sub> (%)
Fichte ( <i>Picea abies</i> )								
D1a Oberammergau	1200 m	Altbestand	2,35	1,23	242,1	0,186	0,197	1,8
		Verjüngung	2,22	1,23	285,1	0,189	0,185	
	1400 m	Altbestand	2,35	1,24	280,4	0,201	0,189	2,2
		Verjüngung	2,47	1,22	280,5	0,189	0,167	
D2a Berchtesgaden	1000 m	Altbestand	2,30	1,25	388,4	0,201	0,199	2,3
		Verjüngung	2,39	1,24	334,4	0,195	0,194	
	1500 m	Altbestand	2,26	1,25	410,1	0,203	0,192	2,4
		Verjüngung	2,39	1,24	343,6	0,194	0,193	
	1800 m	Altbestand	2,22	1,25	440,8	0,204	0,202	3,1
		Verjüngung	2,13	1,24	331,0	0,194	0,190	
Tanne ( <i>Abies alba</i> Mill.)								
D2b Berchtesgaden	900 m	Altbestand	1,87	1,29	104,2	0,228	0,229	2,7
		Verjüngung	1,87	1,31	139,1	0,236	0,234	
	1250 m	Altbestand	1,94	1,30	126,1	0,237	0,230	1,8
		Verjüngung	2,00	1,30	99,6	0,229	0,237	
Ochsenboden* (Schweiz)	1070–	Altbestand	2,28	1,29	56,8	0,224	0,214	2,1
	1220 m	Verjüngung	2,21	1,28	56,3	0,222	0,214	
Lärche ( <i>Larix decidua</i> )								
D2 Berchtesgaden	1500 m	Altbestand	2,33	1,20	35,3	0,151	0,155	3,6
		Verjüngung	2,60	1,21	41,3	0,176	0,156	
	1880 m	Altbestand	2,33	1,20	31,9	0,149	0,172	3,9
		Verjüngung	2,27	1,21	32,0	0,176	0,167	
Latsche ( <i>Pinus mugo</i> )								
CH1 Arpett	2100 m	Altbestand	3,33	1,39	978,8	0,281	0,236	6,1
		Verjüngung	3,11	1,42	1460,0	0,295	0,249	

\* Teilweise andere Genorte als in D2b Berchtesgaden



Bei der Lärche zeigten die Naturverjüngungen in beiden Fällen eine höhere allelische Vielfalt als die jeweiligen Altbestände. Hinsichtlich der Anzahl von Genotypen pro Locus sind unterschiedliche Tendenzen zu erkennen, wobei die Mittelwerte der Altbestände denen der Verjüngungen entsprechen. Die Werte der hypothetisch-gametischen Multilocus-Diversität zeigen zwischen Altbestand und Verjüngung in der Hochlage keine Unterschiede und sind in der mittleren Lage in der Verjüngung deutlich grösser (41,3 vs. 35,3). Analog zu der Anzahl Allele pro Locus liegen die Werte für die Differenzierung in den Verjüngungen deutlich höher. Diese Sachverhalte lassen sich als Indiz für einen effizienten Genfluss interpretieren. Die beobachteten Heterozygotenanteile ( $H_a$ ) zeigen nur sehr geringe Unterschiede zwischen den Generationen.

Bei der Latsche konnte bisher nur in einem Fall ein genetischer Vergleich zwischen Altbestand und Verjüngung durchgeführt werden. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass der Übergang zwischen Verjüngung und «Altbestand» fließend sein kann. Im Versuchsbestand Arpett (CH1) sorgt das häufige Auftreten der aufrechten *Uncinata*-Wuchsform jedoch für klare Verhältnisse. Die Verjüngung umfasst die Altersklasse bis ca. 10 Jahre. Analog zur Lärche weisen die Variationsparameter in der Verjüngung im allgemeinen höhere Werte auf als diejenigen im Altbestand. Eine Ausnahme bildet lediglich die Anzahl Allele/Locus (3,11 vs. 3,33). Besonders auffallend ist die höhere genetische Variation der Verjüngung bei der Anzahl Genotypen/Locus (4,94 vs. 4,58) und im Falle der hypothetisch-gametischen Multilocus-Diversität (1459,5 vs. 978,8). Trotz der etwas geringeren Anzahl von Allelen/Locus werden in der Verjüngung mehr Genotypen realisiert. Aufgrund der gleichmässigeren Verteilung der Allelhäufigkeiten entstehen die sehr hohen Werte für die hypothetisch-gametische Multilocus-Diversität. Im Gegensatz zur Lärche zeigt die etwas geringere Anzahl Allele pro Locus in der Verjüngung, dass Genfluss offensichtlich keinen substantiellen Einfluss hat.

### 4.3 Genetischer Vergleich zwischen den Arten

Auf der Grundlage der Ergebnisse zu den Kapiteln 4.1.1 bis 4.1.4 sind in Tabelle 11 die Mittelwerte und der Variationsbereich einiger Parameter für Fichte, Tanne, Latsche und Lärche zusammengefasst. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden in dieser Tabelle auch die Werte für diejenigen 13 Genorte zusammengestellt, die den vier Baumarten gemeinsam sind (AAT(3 Genorte), GDH (1) IDH (1), LAP (1), MDH (1), MNR (1), 6-PGDH (2), PGI (1), PGM (1) und SKDH (1)). Der Wert für  $v_{gam}$  hängt aufgrund seiner Berechnungsformel (multiplikativer Effekt) sehr stark von der Anzahl untersuchter Genorte ab. Die Mittelwertbildung kann wegen der unterschiedlichen Häufigkeitsverteilungen an den einzelnen Genorten nur einen Trend aufzeigen.

Die Interpretation der Ergebnisse bezieht sich auf den unteren Teil von Tabelle 11 und damit auf die gleiche Grundgesamtheit von 13 Genorten. Die Tannenbestände weisen mit einem Mittelwert von 1,90 Allelen pro Genort die geringste genetische Vielfalt auf. Danach folgen die Lärchen- und Fichtenbestände mit Mittelwerten von 2,20 bzw. 2,35 Allelen pro Genort. Die weitaus höchste genetische Vielfalt weisen die Latschenbestände auf (3,48 Allele pro Genort).

Tab. 11. Vergleich genetischer Parameter für vier Baumarten in Waldökosystemen der Alpen. Angegeben ist der Mittelwert über alle Flächen und der kleinste und größte Wert in Klammern.

Table 11. Comparison of genetic parameters for four species of forest ecosystems of the Alps. Mean values of all populations are indicated as well as minima and maxima (in brackets).

Baumart	Vielfalt $A_L$	Diversität $v_{gam}$	Heterozygotie $H_a$
Mittelwerte aller untersuchter Genorte			
Fichte ( <i>Picea abies</i> )	2,19 (1,78–2,35)	469,2 (202,3–1435,6)	19,3 (16,7–22,4)
Tanne ( <i>Abies alba</i> )	1,91 (1,81–2,00)	107,7 (88,3–126,1)	22,8 (22,4–23,2)
Lärche ( <i>Larix decidua</i> )	2,27 (2,13–2,33)	27,7 (20,1–35,3)	16,0 (13,3–17,2)
Latsche ( <i>Pinus mugo</i> )	3,23 (2,83–3,56)	1103,9 (230,4–3254,1)	22,8 (17,1–26,6)
Mittelwerte aus 13 Genorten			
Fichte ( <i>Picea abies</i> )	2,35 (1,85–2,69)	43,0 (26,4–84,2)	21,3 (18,5–23,2)
Tanne ( <i>Abies alba</i> )	1,90 (1,84–2,00)	24,4 (19,6–30,7)	18,4 (17,9–19,3)
Lärche ( <i>Larix decidua</i> )	2,20 (2,20–2,20)	22,8 (16,1–29,2)	17,6 (14,4–19,1)
Latsche ( <i>Pinus mugo</i> )	3,48 (2,93–3,92)	429,5 (73,6–1461,3)	25,7 (19,9–32,4)

Dieser Trend zugunsten der Latsche zeigt sich analog bei der hypothetisch-gametischen Multilocusdiversität ( $v_{gam}$ ). Der für die Beschreibung des Anpassungspotentials wichtige Parameter zeigt annähernd gleiche Werte für die Baumarten Tanne und Lärche (22,4–24,4), während der Wert für die Fichte bereits deutlich darüber liegt (43,0). Herausragend ist der Wert für die Latschenpopulationen (429,5). Dies ist primär eine Folge der sehr hohen Anzahl Allele pro Genort, steht aber auch im Zusammenhang mit deren Häufigkeitsverteilungen in den Populationen. Die Variation der  $v_{gam}$ -Werte in den Latschenpopulationen ist ausserordentlich gross. Der geringste Wert (73,5) liegt unter dem höchsten Wert der Fichte (84,2).

Im Falle der beobachteten Heterozygotenanteile zeigen Lärchen- und Tannenbestände die geringsten Werte (17,6 bzw. 18,4%), während erneut die Latschenbestände die grössten Werte aufweisen (25,7%). Diese Werte sind identisch mit dem mittleren individuellen Anteil heterozygot besetzter Genorte und damit Ausdruck der individuellen genetischen Vielfalt. Auch hinsichtlich dieses Parameters zeigt sich eine ähnliche Abstufung zwischen den Baumarten wie im Falle der genetischen Diversität und Vielfalt.

#### 4.4 Diskussion und Folgerungen für die forstliche Praxis

Die Ergebnisse zeigen, dass zur Sicherung der genetischen Nachhaltigkeit als erster Schritt detaillierte Kenntnisse zur genetischen Variation möglichst vieler oder aller Baumarten des Waldökosystems erarbeitet werden müssen. Jede Baumart offenbart spezifische genetische Eigenheiten, die Verallgemeinerungen nicht zulassen oder sehr stark einschränken. So sind z.B. bei Fichte und Tanne die grossräumigen genetischen Unterschiede im Alpenbereich grösser als die kleinräumigen Unterschiede in den Alpenhochlagen. Ab 1000 m präsentieren sich Fichte und Tanne hier an den untersuchten Genloci als eine relativ homogene Population mit geringer Höhendifferenzierung. Bei diesen beiden Baumarten müssen regionale genetische Besonderheiten in den standörtlich sehr heterogenen Alpenhochlagen besonders berücksichtigt werden, um die Erhaltung genetischer Ressourcen umfassend realisieren zu können. Bei Lärche und Latsche sind die grossräumigen Unterschiede in der Alpenregion geringer, dafür zeigt die Latsche aber eine ausgeprägte Differenzierung in der Höhe (grosse Unterschiede zwischen mittleren und hohen Lagen).

Bei vergleichsweise geringen Unterschieden in der genetischen Struktur innerhalb eines Transektes zeigten die Fichtenpopulationen aus den mittleren Lagen in allen vier Transekten die höchste Diversität, die Bestände aus den höchsten Lagen aber die geringste allelische Vielfalt. In zwei Transekten war die Diversität in den am tiefsten gelegenen Beständen am kleinsten. Kann man bei den Beständen an der Waldgrenze davon ausgehen, dass selektive Prozesse im Zuge der Anpassung an die meist extremen Bedingungen dieser Regionen zu einer Reduzierung der innerpopulationalen Variation führen können, so muss für die Lagen um 1000 m wohl eher ein stärkerer menschlicher Einfluss im Zuge der Bewirtschaftung als ursächlich für die Reduzierung der Variation angenommen werden. In den Lagen um 1400–1500 m, wo die Fichte noch optimale Wuchsbedingungen findet und der anthropogene Einfluss zurückgeht, ist die Variation hingegen am grössten. Ein ähnliches Variationsmuster ist bei den anderen drei Baumarten nicht zu beobachten.

Die hohe Variation im Falle der Latsche bedarf noch einer genaueren Untersuchung. Diese Baumart verfügt sowohl über ein generatives als auch über ein vegetatives Vermehrungspotential, so dass in einem Latschenfeld Individuen aus generativer und vegetativer Vermehrung hervorgegangen sein können und eine teilweise Beprobung von Klonen nicht auszuschliessen ist. Möglicherweise ist auch dies eine Ursache für die vergleichsweise geringe Variation in einigen Populationen. Unabhängig davon lässt sich aber feststellen, dass die untersuchten Latschenbestände durchschnittlich über ein aussergewöhnlich grosses Potential zur Erzeugung genetisch heterogener Nachkommenschaften verfügen. Dies sind gute Voraussetzungen zur Anpassung der Nachfolgeneration an heterogene Umweltbedingungen.

In den Alpenhochlagen sollte der Naturverjüngung Vorrang gegeben werden. Bei dieser Art der Verjüngung wird auf jeden Fall die spezifische lokale Information weitergegeben. Die Tanne, mit der klinealen Veränderung der Strukturen an einigen Genorten, ist hierfür ein gutes Beispiel. Für Baumarten mit hoher genetischer Variation, wie Fichte und Latsche, ist dieses Verjüngungsverfahren mit Sicherheit der empfehlenswerteste Weg, solange Bestandesgrösse und -dichte nicht zu gering sind. Es gibt allerdings Hinweise dafür, dass bei einer zu geringen Bestandesdichte bzw. Bestandestextur und Bestäubungsintensität ein hoher Anteil an Genotypen aus Selbstbefruchtung oder Verwandtenpaarung hervorgegangen ist. In der Nachkommenschaft ist dann mit einer hohen Inzuchtbelastung zu rechnen (z.B. VINCENT und KANTOR 1971, BERGMANN 1993).

Die im Vergleich zu den anderen drei Baumarten äusserst niedrige genetische Variation der Tanne und Lärche in den Alpenhochlagen lässt Zweifel daran aufkommen, dass ihre Verjüngung ausschliesslich auf natürliche Weise der richtige Weg ist. Eine Erhöhung der genetischen Variation und damit der Anpassungsfähigkeit könnte z.B. durch Ergänzungspflanzungen erfolgen. Bei der Tanne muss dabei wegen ihres ausgeprägten geographischen Differenzierungsmusters der Herkunftswahl erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt werden. Neben den lokalen Herkünften sollen aber genetisch variabelere Herkünfte, die sich in Feldversuchen als an die regionalen Bedingungen angepasst erwiesen, eingebracht werden. Zu der genetischen Anreicherung der Tanne in den Bayerischen Alpen z.B. sind aufgrund genetischer Analysen und Feldversuchen Tannenherkünfte aus den rumänischen Karpaten zu empfehlen, die sich durch hohe genetische Variation und Angepasstheit an die Bedingungen dieser Region ausgezeichnet haben (KONNERT 1994, RUETZ *et al.* 1998).

Bei der Lärche sind die regionalen Unterschiede im Alpenraum geringer als bei der Tanne. Ihre genetische Variation in anderen Teilen des natürlichen Verbreitungsgebietes (z.B. Sudetenlandlärche) muss erst detailliert untersucht werden, um festzustellen, ob die geringe Variation im Alpenbereich eine Folge von Anpassungsprozessen an die spezifischen lokalen Bedingungen ist (Provenienzversuche aus der Schweiz lassen dies vermuten – BÜRGI 1990/91, Rotach, pers. Mitt.) oder ein Spezifikum der Lärche als solche. Soweit sich genetisch variabelere Herkünfte finden, sollten diese zuerst in Feldversuchen auf ihre Angepasstheit an die Bedingungen der Alpenhochlagen hin überprüft werden, bevor Anbauempfehlungen erarbeitet werden können. Neben einer grossen genetischen Vielfalt als Grundlage der Anpassungsfähigkeit muss, ähnlich wie bei der Tanne, ihre Eignung an die lokalen Standortbedingungen sichergestellt sein.

Empfehlungen zu Pflege- und Durchforstungsmassnahmen sind aus diesen Untersuchungen nicht ableitbar. Einige der unter Punkt 3 zitierten Arbeiten enthalten zwar einige Hinweise zu den genetischen Effekten solcher Massnahmen, befassen sich allerdings mit Waldbeständen aus tieferen Lagen. Da im Gebirgswald andere waldbauliche Strategien angewendet werden, besteht hier erhöhter Forschungsbedarf, um gerade in diesen wichtigen Waldökosystemen auch die genetische Nachhaltigkeit zu sichern.

### **Dank**

Für die sehr sorgfältige Durchführung der Isoenzymanalysen danken wir Susanne Dawid und Susan Fuchs (Teisendorf) sowie Gerhard Maack (Freising). Eliane Röscher (Freising) verdanken wir die tabellarischen Zusammenstellungen der Ergebnisse für Lärche und Latsche und Gisela Krügel (Freising) die Fertigung der Reinschrift. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Anregungen danken wir Martin Ziehe (Göttingen). Die dieser Arbeit zugrunde liegenden experimentellen Untersuchungen wurden aus Mitteln der Europäischen Union gefördert (EU-FAIR3-CT96-1949).

## 5 Literatur

- ANONYMUS 1994: Klimafaktoren und natürliche Risiken im Alpenraum. Europäische Kommission, Generaldirektion Wissenschaft, Forschung und Entwicklung, Brüssel: 24 S.
- BEHM, A.; KONNERT, M., 1999: Erhaltung forstlicher Genressourcen durch naturnahe Forstwirtschaft – eine reale Chance? Mitteilungen der BFH 134: 215–239.
- BERGMANN, F., 1978: The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients. Theor. Appl. Genet. 52: 57–64.
- BERGMANN, F., 1993: Die genetische Struktur in Weisstannen-Populationen Mittel- und Südeuropas. In: WOLF, H. (Hrsg.) Weisstannen-Herkünfte. Neue Resultate zur Provenienzforschung bei *Abies alba* Mill. Landsberg, Ecomed. 97–104.
- BERGMANN, F.; KOWNATZKI, D., 1988: The genetic variation pattern of silver fir (*Abies alba*) in Europe monitored from enzyme gene loci. 5. IUFRO Tannensymposium, Zvolen: 21–26.
- BREITENBACH-DORFER, M.; PINSKER, W.; HACKER, R.; MÜLLER, F., 1992: Clone identification and clinical allozyme variation in populations of *Abies alba* from the eastern Alps (Austria). Plant Systematics and Evolution 181: 109–120.
- BÜRGI, A., 1990/91: Wahl geeigneter Provenienzen und Standorte für den Anbau der Lärche ausserhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes in der Schweiz. Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 66, 1: 153 S.
- FINKELDEY, R., 1993: Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. Göttinger Forstgenetische Berichte 14: 176 S.
- GEBUREK, T., 1994: Genetische Strategien für das forstwirtschaftliche Handeln angesichts klimatischer Änderungen. In: GEBUREK, T.; MÜLLER, F.; SCHULTZE, U. (Hrsg.) Klimaänderung in Österreich. Herausforderung an Forstgenetik und Waldbau. FBVA-Berichte 81: 19–37.
- GEBUREK, T.; THURNER, G., 1993: Verändert sich der Genpool von Waldbeständen durch forstwirtschaftliche Massnahmen? Cent.bl. gesamte Forstwes. 110: 49–62.
- HATTEMER, H.H. (Hrsg.) 1990: Erhaltung forstlicher Genressourcen. Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. forstl. Vers.anst. 98: 1–180.
- HATTEMER, H.H., 1994: Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume. Schweiz. Z. Forstwes. 145: 953–975.
- HATTEMER, H.H.; MÜLLER-STARCK, G., 1988: Genetische Aspekte der künstlichen Bestandesbegründung. Forstarchiv 59: 12–17.
- HATTEMER, H.H.; GREGORIUS, H.-R., 1996: Bedeutung der biologischen Vielfalt für die Stabilität von Waldökosystemen. In: MÜLLER-STARCK, G. (Hrsg.) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. Landsberg, Ecomed.
- HOSIUS, B., 1993: Wird die genetische Struktur eines Fichtenbestandes von Durchforstungseingriffen beeinflusst? Forst Holz 48: 306–308.
- HUSSENDÖRFER, E., 1997: Untersuchungen über die genetische Variation der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) unter dem Aspekt der *in situ*-Erhaltung genetischer Ressourcen in der Schweiz. Beih. Schweiz. Z. Forstwes. 83: 151 S.
- HUSSENDÖRFER, E.; MÜLLER-STARCK, G., 1997: Genetische Aspekte der dauerwaldartigen Waldwirtschaft. Der Dauerwald 16: 54–68.
- KONNERT, M., 1993: Untersuchungen zur genetischen Variation der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) in Bayern. Allg. Forst- Jagdztg. 164: 162–169.
- KONNERT, M., 1994: Ergebnisse isoenzymatischer Untersuchungen bei der Weisstanne als Entscheidungshilfen für forstliche Massnahmen. In: EDER, W. (Hrsg.) Ergebnisse des 7. IUFRO-Tannensymposiums der WP S.1.01.-08 «Ökologie und Waldbau der Weisstanne». 30–44.
- KONNERT, M.; SPIECKER, H., 1996: Beeinflussen Nutzungen einzelner Bäume die genetische Struktur von Beständen? AFZ/Wald 51, 23: 1284–1291.
- KREMSE, W., 1977: Die Idee der nachhaltigen Nutzung als Grundlage ökologischen Denkens in der Forstwirtschaft. Forst- Holzwirt 32: 117–121.
- MÜLLER, F., 1990: Naturverjüngung und genetische Vielfalt. ÖAFZ 12: 58–59.

- MÜLLER-STARCK, G., 1985: Reproductive success of genotypes of *Pinus sylvestris* L. in different environments. In: GREGORIUS H.-R. (ed): Population Genetics in Forestry. Lecture Notes in Biomathematics 60, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio, Springer. 118–133.
- MÜLLER-STARCK, G., 1993: Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. forstl. Vers.anst. 112: 163 S.
- MÜLLER-STARCK, G., 1994: Die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress. Schweiz. Z. Forstwes. 45: 977–997.
- MÜLLER-STARCK, G., 1995: Genetic variation in high elevated populations of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in Switzerland. Silvae Genet. 44, 5–6: 356–362.
- MÜLLER-STARCK, G., 1996: Beiträge der Genetik zur nachhaltigen Waldbewirtschaftung. In: MÜLLER-STARCK, G. (Hrsg.): Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. Landsberg, Ecomed. 259–283.
- MÜLLER-STARCK (STARKE), R., 1996: Genetische Aspekte der Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Gegebenheiten. Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. Reihe A, Bd. 135: 103 S.
- ROTACH, P., 1994: Genetische Vielfalt und praktische forstliche Tätigkeit: Probleme und Handlungsbedarf. Schweiz. Z. Forstwes. 145: 999–1020.
- RUETZ, W.F.; FRANKE, A.; STIMM, B., 1998: Der Süddeutsche Weisstannen- (*Abies alba* Mill.) Provenienzversuch. Jugendentwicklung auf den Versuchsflächen. Allg. Forst- Jagdztg. 169: 116–126.
- SCHANZ, H., 1996: Forstliche Nachhaltigkeit. Schriften, Institut für Forstökonomie, Univ. Freiburg 4: 1–131.
- SCHROEDER, S., 1988: Enzympolymorphismen bei Weisstanne (*Abies alba* Mill.) in Süddeutschland. In: PAULE, L.; KORPEL, S. (eds) 5. IUFRO-Tannensymposium. VSLD, Zvolen. 41–47.
- STUTZ, H.-P., 1990: Genetische Differenzierung und natürliche Selektionsfaktoren der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) in einem zentralalpiner Gebiet der Schweiz. 128 S.
- VINCENT, G.; KANTOR, J., 1971: Das frühzeitige Tannensterben, seine Ursachen und Vorbeugung. Cent.bl. gesamte Forstwes. 88: 101–115.
- ZIEHE, M.; STARKE (MÜLLER-STARCK), R.; HATTEMER, H.H.; TUROK, J., 1998: Genotypische Strukturen in Buchen-Altbeständen und ihren Samen. Allg. Forst- Jagdztg. 169, 5: 91–99.