Versuche zur Dürreresistenz inneralpiner "Trockentannen" (Abies alba Mill.)

Autor(en): **Marcet, E.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse**

Band (Jahr): **122 (1971)**

Heft 3

PDF erstellt am: **05.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-767274

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Versuche zur Dürreresistenz inneralpiner «Trockentannen» (*Abies alba* Mill.)

Von *E. Marcet*, Zürich

Oxf. 174.751:181.311

(Aus dem Institut für Waldbau der ETH-Zürich)

Einleitung

Im Bereich des mitteleuropäischen Gebirgswaldes fallen der Weisstanne als typischer klimabedingter Schlusswaldbaumart verschiedene bedeutende waldbauliche Aufgaben zu: Sie ist als ausgesprochene Schattenbaumart gleicherweise unentbehrlich zum Aufbau ungleichförmiger, stufiger Bestände wie zur Erhaltung des natürlichen Standortspotentials. Zudem zeichnet sie sich durch eine hohe Massen- und Nutzholzproduktion aus. Lange Zeit galt die Tanne als «sichere» Baumart, was ihre Wertschätzung durch Gayer, Engler und andere Waldbauer wesentlich mitbestimmte. Seit gut einem halben Jahrhundert mehren sich indessen die Anzeichen eines lokalen bis regionalen Tannenrückganges, und zwar oft ohne direkt ersichtliche Einzelursachen und unter wenig spezifischen Symptomen. Namentlich an den besonders anfälligen Arealgrenzen kann dieses «Tannensterben» katastrophale Ausmasse annehmen, doch scheinen neuerdings selbst Optimumgebiete nicht verschont zu bleiben (Mitt. von Prof. Mlinsek, Ljubljana; s. H. Mayer, 1969). Die eigentliche Ursache muss in einer komplexen Wirkung verschiedener vitalitätsmindernder Faktoren gesucht werden, von denen die folgenden im Vordergrund stehen: Serien von Trockenjahren, Frost (insbesondere Spätfrost), Luftverunreinigung, Befall durch Trieblaus, Borkenkäfer, Triebwickler Mistel, Hallimasch und Melampsorella-Krebs sowie übersetzte Rehwildbestände. Dazu kommt ferner eine den spezifischen Eigenschaften der Tanne ungenügend Rechnung tragende waldbauliche Behandlung, welche etwa ein zu rasches Jugendwachstum zur Folge hat oder zu gleichaltrigen Reinbeständen führt, was sich erwiesenermassen selbst im Tannenoptimum negativ auswirken kann.

Der bedrohliche Tannenrückgang hat nun offensichtlich wesentlich dazu beigetragen, das gegenwärtig in verschiedenen Tannenländern feststellbare rege wissenschaftliche Interesse für diese Baumart auszulösen. Tatsächlich ist unser heutiges Wissen etwa über die genetisch bedingte Variabilität und insbesondere die Ausbildung von Resistenzeigenschaften bei der Tanne noch

immer sehr lückenhaft. Die interessierten Fachkreise begrüssten es daher lebhaft, als Prof. H. Mayer (Wien) im Frühjahr 1969 im Rahmen der Arbeitsgruppe «Gebirgswaldbau» der Sektion 23 des Internationalen Verbandes forstlicher Forschungsanstalten (IUFRO) eine erste informative Aussprache über aktuelle Tannenprobleme organisierte (H. Mayer, 1969). Die Durchführung eines internationalen Tannensymposiums war schon deshalb angezeigt, weil gegenwärtig unabhängig voneinander eine ganze Reihe von Tannenanbauversuchen im Anlaufen sind, für welche eine gewisse Koordination wünschbar wäre. Übereinstimmend ergab sich aus dieser Aussprache für den gegenwärtigen Zeitpunkt die Vordringlichkeit waldbaulicher Fragestellungen, insbesondere von Problemen der Schädlings- und Klimaresistenz, gegenüber solchen der Wuchsleistung.

Im Unterschied etwa zur Fichte oder Föhre zeichnet sich die Tanne in Mitteleuropa trotz ihrem disjunkten Areal und der damit verbundenen Standortsunterschiede durch eine auffallende morphologische und habituelle Gleichförmigkeit aus. Aber auch hinsichtlich physiologischer Eigenschaften, wie etwa der Wuchsleistung, liess sich eine genetisch bedingte Variabilität bisher nur bei Verbringung und Vergleichen über beträchtliche Distanzen erweisen (Pavari, 1951), während zum Beispiel allein für das Gebiet der Schweiz zunächst überhaupt kein Herkunftseinfluss feststellbar war, weder im Hinblick auf die Wuchsleistung, noch auf die Periodizität oder Frostresistenz (Engler, 1905). Erst durch Kurztests unter Laborbedingungen konnten auch für diesen engeren Raum Hinweise auf herkunftsbedingte Variation zum Beispiel der photoperiodischen Reaktion, des Lichtbedarfes und des Austreibens aufgezeigt werden (Leibundgut und Heller, 1960). Eine bessere Kenntnis der genetischen Variabilität von speziell resistenzbegünstigenden Eigenschaften wäre indessen dringend nötig.

Problemstellung

Für die Verbreitung der durch hohe Feuchtigkeitsansprüche gekennzeichneten Tanne stellt Trockenheit einen besonders gut erkennbaren Begrenzungsfaktor dar. Aus neueren Untersuchungen ergeben sich dabei auch bereits einige Hinweise auf eine herkunftsbedingte Variabilität des Feuchtigkeitsbedarfes bzw. der Fähigkeit, temporäre Trockenheit ertragen zu können. So schreibt Pavari (1951) auf Grund seiner Anbauversuche den Tannen aus dem Südapennin grössere Trockenresistenz zu als Alpenherkünften. Ebenso schliesst Løfting (1954, 1959) bei süd- und südosteuropäischen Gebirgsherkünften aus relativ sommertrockener Lage auf grössere Resistenz gegenüber dem trockenen Spätfrühjahr Dänemarks als bei mitteleuropäischen Tannen und Absaaten dänischer Kulturbestände.

Nun gibt es aber im Alpengebiet selber — in der Schweiz zum Beispiel im Mittelwallis — vereinzelte Tannenvorkommen an sehr trockenen Standorten, welche eigentlich nur unter der Annahme speziell erworbener An-

passungseigenschaften verständlich sind. Ihr Vorteil gegenüber südlicheren «Trockenrassen» bestünde vor allem im geringeren Anbaurisiko infolge besserer Adaption an das hier herrschende Licht- und Temperaturklima. Ziel der vorliegenden Untersuchung war es daher zu prüfen, ob sich mit Hilfe einfacher Kurztests bereits an Sämlingen dieser Walliser «Trockentannen» hinreichende Anhaltspunkte ermitteln lassen, welche eine Interpretation im Sinne einer Anpassung ihrer Hydratur an Dürrebelastung erlauben. Es soll damit gleichzeitig auch ein Beitrag zur Vorauswahl besonders interessanter Herkünfte für eigentliche Anbauversuche geleistet werden. Eine Beschränkung der Zahl der Herkünfte hierfür ergibt sich nicht allein aus der allgemeinen Langfristigkeit genetisch ausgerichteter Anbauversuche, sondern ebenso aus der Notwendigkeit, die Tanne unter möglichst natürlichen Bedingungen, das heisst unter Schirm und in Mischung zu untersuchen.

Die Untersuchungen an Sämlingen sollen später, wenn die heranwachsenden Pflanzen ausreichend benadelt sein werden, durch Bestimmungen der osmotischen Werte des Nadelpresssaftes unter verschiedenen Hydraturbedingungen ergänzt werden.

Die Versuchspflanzen

Die Gebiete unserer natürlichen Tannenwälder sind durch reichliche Niederschläge, ausgeglichene Temperaturverhältnisse und mancherorts auch durch grosse Nebelhäufigkeit gekennzeichnet. Die ökologische Variationsbreite der Tanne ist dabei im allgemeinen nur gering, weshalb diese in grossen Teilen der kontinental getönten Inneralpen mit ihren grossen Temperaturextremen und starken Winter- und Spätfrösten sowie in Gebieten mit hoher Sommerwärme und Sommertrockenheit fehlt. Es muss daher überraschen, im sommerwarmen Mittelwallis, unmittelbar über dem Rand des «Bassin de Sierre», dem trockensten Gebiet der Schweiz, mit seiner steppenartigen Vegetation (Braun-Blanquet und Richard, 1949) noch Tannenbestände vorzufinden. Es handelt sich hier um die untersten Ausläufer ausgedehnter Tannenwälder, welche sich vom rechten Talausgang des Val d'Anniviers (Eifischtal) ob Chippis, längs den Höhen über dem Pfinwald bis zum Gorwetschgrat hinziehen. Bekannt sind namentlich die stattlichen Bestände im «Ochsenboden» und «Beauregard», welche Kuoch (1954) dem *Abietetum albae melampyretosum,* der meistverbreiteten Klimaxgesellschaft der oberen montanen Stufe der Zwischenalpen, zuweist. Da ferner nach Welten (1958) die Tanne im jungen Atlantikum (kurz nach 4000 v. Chr.) rhonetalaufwärts ins Wallis einwanderte, und zwar weit über ihr heutiges Areal hinaus, sind diese Vorkommen wohl als Relikte aus jener, für die Tanne günstigeren Zeit zu deuten.

Das grösste Interesse im Zusammenhang mit unserer speziellen Fragestellung bieten natürlich die Populationen der untersten (= trockensten)

Lagen in der Übergangszone zum Flaumeichenbusch und Föhrenwald, wo die Ausbildung einer gewissen Trockenresistenz am ehesten erwartet werden darf. Bei der Probeentnahme beschränkten wir uns daher auf die unterste Randzone des «Ochsenboden»-Waldes, welche über die Hangkante hinaus in den extrem trockenen, teils nur maquisartig bestockten und anscheinend öfters abgebrannten (K. A. Mayer, 1950) NW-Steilhang ob dem «Creux de Chippis» hineinreicht. Die tiefstgelegenen Tannenvorkommen finden sich hier um 750 m ü. M. und damit nur knapp 250 m über der meteorologischen Station von Chippis, wo die kleinsten Niederschlagsmengen der Schweiz registriert werden (s. Tabelle). Zwischen 950 und 1050 m ü. M. wurden hier im Oktober 1968 zehn grössere Tannen mit Durchmessern von 35 bis 50 cm beerntet, wovon fünf Einzelbaumnachkommenschaften für den vorliegenden Versuch verwendet wurden. Im folgenden werden diese Proben als Herkunft «VS» bezeichnet.

Als subatlantische Kontrastherkünfte zu diesen subkontinentalen VS-Tannen wurden gleichzeitig in den drei nachstehend aufgeführten niederschlagsreichen Tannengebieten der nördlichen Voralpen je fünf Versuchsbäume beerntet:

— «Italienera» bei Plasselb (Kanton Freiburg), 1150 bis 1200 m ü. M. (met. Station: La Valsainte), Herkunftsbezeichnung: «FR»;
— «Guberwald» bei Schwarzenberg (Kanton Luzern), 850 bis 900 m ü. M. (met. Station: Eigental/Buchsteg), Herkunftsbezeichnung: «LU»;
— «Schwendiwald» im Wägital (Kanton Schwyz), 1050 bis 1200 m ü. M. (met. Station: Rötstock), Herkunftsbezeichnung: «SZ».

Niederschläge in den Herkunftsgebieten

met. Station	*Meereshöhe*	*Periode*	*Jahresmittel*	*Sommerhalbjahr (1. 4. bis 30. 9.)*
Chippis VS	522 m	1901/40	548 mm	269 mm
La Valsainte FR	1015 m	1901/40	1651 mm	994 mm
Eigental LU (Buchsteg)	1006 m	1901/40	1765 mm	1132 mm
Wägital SZ (Rötstock)	1170 m	1925/69	1954 mm	1148 mm *

* Periode 1957/69

Das eingebrachte Saatgut aller vier Herkünfte wurde am 16. Mai 1969 im Halbschatten bei einheitlichen Bodenverhältnissen auf der Waldegg bei Zürich (625 m ü. M., 1170 mm Jahresniederschlag) nach Bäumen getrennt ausgesät.

Untersuchungsmethoden

Im Sommer 1970 wurden die im 2. Jahr stehenden Tannensämlinge den anschliessend beschriebenen Kurztestverfahren unterzogen, wobei jede Herkunft für jeden Versuch mit fünf Halbgeschwisterfamilien à zehn Halbgeschwister vertreten war. Die Auswahl der Sämlinge in den Saatbeeten erfolgte rein zufällig. Der Einfluss der Herkunft auf die Entwicklung der Pflanzen, ausgedrückt beispielsweise in mg Trockengewicht aus dem Teilversuch a), ist jedoch beträchtlich:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
SZ:	127,1	± 0,62
VS:	108,6	± 1,22
LU:	99,8	± 1,39
FR:	80,0	± 0,75

1. Transpirationstest

Zur Ermittlung des Transpirationsverhaltens bei erschwerter Wasseraufnahme wurde die natürliche Bodentrockenheit durch eine Kultur der Pflanzen in Rohrzuckerlösung simuliert, gegen deren osmotischen Druck die Wurzeln das Wasser aufnehmen müssen. Der Vorteil dieses Verfahrens besteht darin, dass sich die Trockenheit durch den osmotischen Wert der Zuckerlösung exakt definieren lässt und ferner an allen Wurzelteilen jeder einzelnen Pflanze völlig gleichartige Bedingungen herrschen, was bei Kultur in einem körnigen Substrat wie Sand oder Erde nicht der Fall ist. Es muss bei diesem Verfahren indessen in Betracht gezogen werden, dass die Pflanzen Zucker aufnehmen, wodurch sich ihr Trockensubstanzgehalt vergrössert (s. Teilversuch b). Die bereits von W. Schmid (1930, 1957) und Ackermann (1962) bei Föhren- und Fichtenkeimlingen erfolgreich angewendete Methode wurde für die Tannensämlinge wie folgt modifiziert:

Die am 3./4. Juni aus dem Boden ausgehobenen Sämlinge, welche zu dieser Zeit bereits zwei Drittel des Jahrestriebes gebildet hatten, wurden zunächst zwecks optimaler Versorgung mit Wasser für 48 Stunden in reines Leitungswasser eingestellt. Am 5./6. Juni wurden die Sämlinge dann einzeln in kleine, 6,5 g schwere PVC-Fläschchen umgesetzt, welche 30 ccm einer 0,4 volumenmolaren Rohrzuckerlösung (osmotischer Wert = 11,1 atm) enthielten. Zur Verhinderung der Verdunstung aus den Gefässen wurde die Flüssigkeitsoberfläche mit einer dünnen Paraffinölschicht abgedichtet. Zur Kontrolle wurde die gleiche Anzahl Proben mit Leitungswasser angesetzt. Das Gewicht der so präparierten Gefässe mitsamt den Sämlingen wurde anschliessend auf der Mettler-Mehrzweckwaage H5 mit optischem Mikrometer auf 0,1 mg genau bestimmt und für exakt 120 Stunden in eine Klimakammer bei 14-Stunden-Tag, 20 °C und 60 % relativer Luftfeuchtigkeit verbracht. Nach der fünftägigen Transpirationsdauer wurden durch weitere Wägungen der Transpirationsverlust, das Sämlingsgewicht (nach gründlichem Spülen der Wurzeln und Trocknen derselben von äusserlich anhaftendem Wasser während zwei Minuten in einem Luftstrom) und schliesslich das Trockengewicht als Bezugsbasis für die Transpirationsgrösse und den Wassergehalt bestimmt. Die Bearbeitung der insgesamt 400 Proben erfolgte nach einem minutiös eingehaltenen Zeitplan, um jeglichen systematischen Versuchsfehler auszuschalten.

Auf Grund der verschiedenen, im Verlaufe des Transpirationstests durchgeführten Wägungen sind schliesslich die folgenden vier Kriterien untersucht und ausgewertet worden:

— Transpirationsgrösse während fünf Tagen bei optimaler (a) und bei erschwerter (b) Wasserversorgung in mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz.

— Wassergehalt nach fünftägiger optimaler (c) und erschwerter (d) Wasserversorgung in mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz.

2. *Welketest*

Auf Grund einer ähnlichen Versuchsanstellung wie beim Transpirationstest wurde das Welken der Sämlinge bei simulierter extremer Dürrebelastung wie folgt untersucht:

Am 11. August wurden die Sämlinge, welche zu diesem Zeitpunkt ihren Jahrestrieb bereits mit einer Endknospe abgeschlossen hatten, für 48 Stunden in Wasser eingestellt, dann in der geschilderten Weise abgetrocknet und auf 0,1 mg genau gewogen (= Frischgewicht). Anschliessend erfolgte die Umsetzung in die diesmal mit einer 0,6 mol Rohrzuckerlösung gefüllten PVC-Gefässe. Der osmotische Wert dieser Zuckerlösung beträgt 17,8 atm, was für die Tannensämlinge bereits einer extremen Trockenheit gleichkommen muss. Der Welketest dauerte 96 Stunden, während welcher Zeit die Sämlinge im Klimaraum bei 14-Stunden-Tag einer konstanten Temperatur von 25 °C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 60 % ausgesetzt waren. Anschliessend wurde das Wurzelwerk gut gespült, abgetrocknet (siehe Transpirationstest) und das «Welkegewicht» bestimmt. Um Auskunft über das Wiederaufnahmevermögen von Wasser nach der starken Dürrebelastung zu erhalten, wurden die Sämlinge schliesslich während 7 Tagen im Klimaraum bei 14-Stunden-Tag, 18 °C und 90 % relativer Luftfeuchtigkeit in Leitungswasser eingestellt und anschliessend wieder gewogen (Regenerationsgewicht). Endlich wurden bei jedem Sämling die Nadeln mit irreversiblen Welkeschäden gezählt. Dies betraf die welken und nach Berührung abfallenden sowie die partiell oder völlig vergilbten, jedoch noch fest am Stämmchen sitzenden Nadeln.

Auf Grund der im Welketest durchgeführten Erhebungen sind schliesslich die folgenden vier Kriterien untersucht und ausgewertet worden:

— Wassergehalt bei optimaler Wasserversorgung (e) und nach viertägiger Dürrebelastung (f) in mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz.

— Wasseraufnahmevermögen während einer siebentägigen Erholung bei optimaler Wasserversorgung nach der Dürrebelastung (g) in mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz.

— Anteil der durch die Welkebehandlung geschädigten Nadeln (h).

Da die Versuchspflanzen in Form zweier, nach dem Herkunftsklima kontrastierender Gruppen (VS und FR + LU + SZ) verglichen werden sollten, war eine statistische Auswertung auf Grund von *orthogonalen Vergleichen* angezeigt. Dazu wurden zunächst einfache, hierarchische Streuungszerlegungen bei Unterscheidung der folgenden Variabilitätsursachen durchgeführt:

	Bezeichnung in der Streuungszerlegung
— zwischen den vier Herkünften	Herkünfte
— zwischen den fünf Halbgeschwisterfamilien (= Einzelbaumnachkommenschaften) innerhalb der Herkünfte	Familien
— zwischen den zehn Halbgeschwistern (= Wiederholungen) innerhalb der Familien	Geschwister

Die Streuungszerlegung hat dabei lediglich das DQ (Familien) für die orthogonalen Vergleiche zu liefern und dient im übrigen als Rechnungskontrolle. Das SQ (Herkünfte) der Streuungszerlegung dagegen wird für die orthogonalen Vergleiche aufgeteilt, nämlich für die Kontraste zwischen den Voralpenherkünften (K_1 und K_2) und für die Kontraste zwischen diesen und der Herkunft VS (K_3):

$$SQ(\text{Herkünfte}) = SQ(K_1) + SQ(K_2) + SQ(K_3)$$

Die Berechnung der neuen SQ (= DQ, da nur 1 Freiheitsgrad) erfolgt dabei nach folgendem Rechnungsschema:

Kontrast 1 $(FR \longrightarrow LU) = [(+1)S_{FR} + (-1)S_{LU}]^2 / n[(+1)^2 + (-1)^2]$

Kontrast 2 $(FR + LU \longrightarrow SZ) = [(+1)S_{FR} + (+1)S_{LU} + (-2)S_{SZ}]^2 / n[(+1)^2 + (+1)^2 + (-2)^2]$

Kontrast 3 $(FR + LU + SZ \longrightarrow VS) = [(+1)S_{FR} + (+1)S_{LU} + (+1)S_{SZ} + (-3)S_{VS}]^2 / n[(+1)^2 + (+1)^2 + (+1)^2 + (-3)^2]$

Die F-Werte zur Prüfung der Kontraste auf Signifikanz werden durch die Varianz-Quotienten DQ (Kontraste) / DQ (Familien) erhalten. Die Vergleiche der Voralpenherkünfte für die Kontraste 1 und 2 werden dabei stets in der Reihenfolge FR→LU→SZ durchgeführt. Die zwei anderen möglichen Reihenfolgen wurden zwar auch durchgerechnet, doch ergaben sich in keinem einzigen Fall grundsätzlich andere Signifikanzverhältnisse. [1]

Ergebnisse

1. Transpirationstest

a) Transpiration bei optimaler Wasserversorgung

Bezogen auf 100 mg Pflanzen-Trockensubstanz gibt ein in Wasser kultivierter Tannensämling während fünf Tagen durchschnittlich (für n = 200) 2138,7 mg Transpirationswasser ab. Die Durchschnittswerte der einzelnen Herkünfte weichen dabei nur wenig voneinander ab:

[1] **Für die Beratung bei der statistischen Auswertung danken wir dem Laboratorium für Biometrie und Populationsgenetik an der ETH (Vorstand: Prof. Dr. H. Le Roy).**

	$\bar{x}$		$S_{\bar{x}}$
VS:	2058,2	±	67,29
FR:	2072,3	±	69,56
LU:	2183,4	±	88,30
SZ:	2241,0	±	66,76

Die orthogonalen Vergleiche ergeben in keinem Fall signifikante Kontraste, das heisst es liegen keine herkunftsbedingte Unterschiede im Transpirationsverhalten vor.

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	1 167 985	389 328
Familien	16	8 931 119	558 195
Geschwister	180	44 042 826	244 682
Insgesamt	199	54 141 930	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	308 580	0,55 [0]
K_2 (FR+LU⟶SZ)	427 050	0,76 [0]
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	432 355	0,77 [0]

[0] nicht signifikant

b) Transpiration bei erschwerter Wasserversorgung

Infolge der stark erschwerten Wasseraufnahme in der 0.4 mol Rohrzuckerlösung werden durchschnittlich nur noch 11 % der bei optimalen Wasseraufnahmebedingungen abgegebenen Wassermenge verdunstet, das heisst für die fünftägige Transpirationsperiode 230,4 mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz. Die Herkunftsmittelwerte weichen wiederum nur wenig voneinander ab:

	$\bar{x}$		$S_{\bar{x}}$
VS:	221,9	±	5,07
LU:	227,0	±	1,78
SZ:	231,0	±	5,49
FR:	241,6	±	7,66

Die orthogonalen Vergleiche ergeben keine signifikanten Herkunftsunterschiede:

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	10 501	3500
Familien	16	27 500	1719
Geschwister	180	260 951	1450
Insgesamt	199	298 952	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	5367	3,12 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	360	0,21 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	4774	2,78 ⁰

⁰ nicht signifikant

Verglichen mit der Transpiration bei optimaler Wasserversorgung (a) ist in der Rohrzuckerkultur bei allen vier Herkünften ein weitgehend übereinstimmender Transpirationsrückgang von 88,3 bis 89,6 % zu verzeichnen. Ein direkter Vergleich ist jedoch nicht ohne weiteres zulässig, weil das Trockengewicht (TG) der Pflanzen als Bezugsbasis der Transpirationsgrösse durch Kultur in der Rohrzuckerlösung zunimmt:

	TG in Wasser (mg)	*TG in RZ-Lsg. (mg)*	*TG-Zunahme*
FR:	80,0	102,1	28 %
VS:	108,6	130,6	20 %
LU:	99,8	118,2	18 %
SZ:	127,1	150,8	18 %

Angesichts der identischen Licht- und Temperaturbedingungen, denen die Wasser- und Zuckerkulturen ausgesetzt waren, kann der Gewichtsunterschied der Trockensubstanz nicht auf einer unterschiedlichen Assimilationsleistung beruhen. Es muss daher eine Aufnahme von Zucker durch die Wurzeln angenommen werden (s. a. Teilversuch d).

c) Der Wassergehalt der Sämlinge bei optimaler Wasserversorgung

Nach der fünftägigen Kulturdauer in Wasser beträgt der Wassergehalt (Frischgewicht — Trockengewicht) der Sämlinge gesamtdurchschnittlich (für n = 200) 258,3 mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz. Die Herkunft VS weist dabei den grössten Mittelwert auf:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
VS:	265,2	± 2,29
FR:	259,2	± 2,27
LU:	255,8	± 3,05
SZ:	253,1	± 1,50

Die orthogonalen Vergleiche ergeben einen stark gesicherten Kontrast zwischen VS und den Voralpenherkünften, wobei zwischen letzteren keine signifikante Abweichung auftritt:

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	4145	1382
Familien	16	5047	315
Geschwister	180	49936	277
Insgesamt	199	59128	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	300	0,95 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	657	2,08 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	3188	10,12 **

⁰ nicht signifikant
** sign. bei $P < 1{,}0\,\%$

d) Der Wassergehalt der Sämlinge bei erschwerter Wasserversorgung

Verglichen mit dem Verhalten bei optimalen Wasseraufnahmebedingungen erscheint der Wassergehalt der Sämlinge in der Zuckerlösung um rund 30 % reduziert und beträgt nach der fünftägigen Kulturdauer gesamtdurchschnittlich (für n = 200) 182,8 mg pro 100 mg Trockensubstanz. VS weist dabei wieder den grössten Mittelwert auf:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
VS:	191,6	± 4,21
LU:	183,1	± 3,18
FR:	179,9	± 4,23
SZ:	176,5	± 2,90

Die orthogonalen Vergleiche ergeben einen signifikanten Kontrast zwischen VS und den sich nicht unterscheidenden Voralpenherkünften:

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	6290	2097
Familien	16	9827	614
Geschwister	180	122434	680
Insgesamt	199	138551	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	266	0,43 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	823	1,34 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	5201	8,47 *

⁰ nicht signifikant
* sign. bei $P < 5{,}0\,\%$

Gegenüber der Kontrolle in Wasser wird der Wassergehalt der Sämlinge in der Zuckerlösung bei allen vier Herkünften sehr gleichmässig (28 bis 31 %) reduziert. Für diesen Vergleich gilt jedoch derselbe Vorbehalt wie bei Versuch b), da der Wassergehalt ebenfalls im Verhältnis zur Trockensubstanz ausgedrückt wird. Die durch Zuckeraufnahme schwerer gewordenen Sämlinge müssen daher einen etwas zu kleinen Wassergehalt ergeben.

2. *Welketest*

e) Der Wassergehalt der Sämlinge vor der Welkeprobe

Die optimal mit Wasser versorgten Sämlinge weisen vor dem Verbringen in die Rohrzuckerlösung einen durchschnittlichen Wassergehalt (für n = 200) von 166,5 mg pro 100 mg Trockensubstanz auf. Von den übrigen Herkünften zeichnet sich dabei VS durch einen deutlich grösseren Mittelwert aus:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
VS:	178,5	± 2,10
FR:	164,6	± 2,15
LU:	161,5	± 2,74
SZ:	161,2	± 1,73

Die orthogonalen Vergleiche ergeben einen signifikanten Kontrast zwischen VS und den Voralpenherkünften, wobei sich letztere sehr homogen verhalten.

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	10 043	3348
Familien	16	12 439	777
Geschwister	180	35 386	196
Insgesamt	199	57 868	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	246	0,32 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	124	0,16 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	9673	12,45 **

⁰ nicht signifikant
** sign. bei $P < 1{,}0\,\%$

Im Vergleich zum Teilversuch c) vom Juni erscheint der Wassergehalt jetzt (August) durchschnittlich um 36 % kleiner, wobei die Abnahme für VS 32,7 % beträgt und für die Voralpenherkünfte 36,6 %. Dieser Rückgang ist unter anderem auf die Zunahme der Trockensubstanz der Sämlinge sowohl durch die Aufnahme von Zucker als auch infolge Spätholzbildung und Zunahme von Sklerenchymen zurückzuführen, was einen kleineren Wassergehalt zur Folge haben muss.

f) Der Wassergehalt der Sämlinge nach der Welkeprobe

Nach dem viertägigen Welkeversuch in 0,6 mol Rohrzuckerlösung enthalten die Sämlinge gesamtdurchschnittlich (für n = 200) noch 123,4 mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz oder 26 % weniger als bei optimaler Wasserversorgung. Den grössten Mittelwert weist dabei wieder die Herkunft VS auf:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
VS:	136,8	± 2,48
FR:	123,6	± 2,28
SZ:	120,7	± 1,74
LU:	112,6	± 2,92

Die orthogonalen Vergleiche ergeben einen signifikanten Kontrast zwischen VS und den Voralpenherkünften, wobei sich letztere nicht signifikant voneinander unterscheiden:

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	15 225	5075
Familien	16	14 823	926
Geschwister	180	41 326	230
Insgesamt	199	71 374	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	3 026	3,27 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	225	0,24 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	11 973	12,93 **

⁰ nicht signifikant
** sign. bei $P < 1{,}0\,\%$

Ein direkter Vergleich mit dem Wassergehalt bei optimaler Wasserversorgung (e) ist in diesem Fall möglich, da die beiden Werte an denselben Pflanzen bestimmt wurden. Die Reduktion des Wassergehaltes infolge der Welkebehandlung beträgt für VS 23,4 % und für die Voralpenherkünfte 26,8 %.

Im Vergleich zu Teilversuch d) vom Juni hat der Wassergehalt durchschnittlich um 32 % abgenommen, wobei die Abnahme für VS 28,6 % beträgt und für die Voralpenherkünfte 33,8 %. Diese Abnahme ist sowohl durch die grössere Rohrzuckerkonzentration (das heisst grössere Trockenheit) in Teilversuch f) erklärlich, als auch durch die Spätholz- und Sklerenchymenbildung während der verstrichenen zwei Monate.

g) Das Wasser-Aufnahmevermögen nach erfolgter Dürrebelastung

Im Verlaufe der siebentägigen Erholungsperiode bei optimaler Wasserversorgung sind von den Sämlingen durchschnittlich wieder 15,7 mg Wasser pro 100 mg Trockensubstanz aufgenommen worden. Die Herkunft VS zeigt dabei den grössten Erholungswert:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
VS:	19,4	± 1,61
LU:	16,5	± 1,59
SZ:	14,5	± 1,65
FR:	12,4	± 1,81

Die orthogonalen Vergleiche ergeben einen signifikanten Kontrast zwischen VS und den sich in diesem Merkmal nicht unterscheidenden Voralpenherkünften:

Streuungszerlegung (hierarch.)

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	1 322	441
Familien	16	2 783	174
Geschwister	180	24 442	136
Insgesamt	199	28 547	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	419	2,41 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	0,0	0,00 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	902	5,18 *

⁰ nicht signifikant
* sign. bei $P < 5{,}0\,\%$

h) Anteil der Nadeln mit Welkeschäden

Die Auszählung der durch die extremen Welkebedingungen irreversibel geschädigten Nadeln erfolgte im Anschluss an die siebentägige Erholungsperiode, indem nur die dies- und letztjährigen Folgenadeln, nicht jedoch die durchwegs rasch vertrocknenden Kotyledonen berücksichtigt wurden. Wegen der kleinen Nadelmengen von durchschnittlich 21,4 pro Sämling ist der prozentuale Anteil der geschädigten Nadeln auf der Basis der Halbgeschwisterfamilien mit jeweils 172 bis 258 Nadeln berechnet worden. Die so

erhaltenen Herkunfts-Mittelwerte ergeben für VS eine deutlich geringere Schädigung als für die Voralpenherkünfte:

	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$
VS:	54,2 %	± 3,30
FR:	72,0 %	± 3,33
LU:	75,2 %	± 8,28
SZ:	80,8 %	± 3,39

Die Prozentzahlen wurden untransformiert statistisch verarbeitet, wobei für dieses Merkmal nur eine gewöhnliche Streuungszerlegung durchgeführt werden konnte. Der F-Wert entspricht daher in diesem Fall dem Varianz-Quotienten DQ (Kontraste) / DQ (Rest). Die orthogonalen Vergleiche ergeben einen signifikanten Kontrast zwischen VS und den Voralpenherkünften:

Streuungszerlegung

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	1980	660
Rest	16	2022	126
Insgesamt	19	4002	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	25	0,20 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	173	1,37 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	1782	14,14 **

⁰ nicht signifikant
** sign. bei $P < 1{,}0\,\%$

Diskussion der Ergebnisse

Bei der Tanne kann angesichts ihrer allgemein geringen Variabilität, ihrem hohen Feuchtigkeitsbedarf und ihrem ausgesprochenen Schattenbaumcharakter nicht mit aussergewöhnlich spezialisierten Anpassungseigenschaften für Trockenstandorte gerechnet werden. Bei Versuchen mit beschränkter Stichprobenzahl ist daher ein deutliches Hervortreten allfälliger genetisch bedingter Anpassungseigenschaften erst im Kontrast mit Typen aus gegensätzlichen ökologischen Verhältnissen sowie unter extremen Versuchsbedingungen zu erwarten.

Die Ergebnisse der vorliegenden Versuche, bei welchen diese Voraussetzungen weitgehend erfüllt waren, vermögen unsere anfangs gestellte Versuchsfrage positiv zu beantworten, indem sechs der acht speziell untersuchten Kriterien einen signifikanten Kontrast zwischen den Tannen aus dem subkontinentalen, sommerwarmen und trockenen Mittelwallis und denjenigen aus den subatlantischen, niederschlagsreichen Voralpen aufzeigen. Die drei Voralpenherkünfte verhalten sich dabei insofern ausgeglichen, als sie in keinem einzigen Fall signifikant voneinander abweichen.

Dass im *Transpirationsverhalten* kein herkunftsbedingter Einfluss zum Ausdruck kommt, kann verschiedene Gründe haben. Bei optimaler Wasserversorgung (a) zunächst war von vornherein nicht mit grösseren herkunftsbedingten Transpirationsunterschieden zu rechnen. Zudem sollte dieser Teilversuch auch nur als Bezugsbasis bei einer allfällig unterschiedlichen Transpirationsreduktion unter Dürrebelastung dienen. Dass jedoch bei stark erschwerter Wasserversorgung (b) keine Differenzierung erfolgte, muss mit dem Entwicklungszustand der Sämlinge im Juni zusammenhängen, denn bei entsprechenden Vorversuchen im April und Mai traten bei der gleichen Rohrzuckerkonzentration Unterschiede auf, wenn auch mit kleineren Absolutwerten. Während der Jahrestrieb- und Nadelbildung reagieren die Sämlinge offensichtlich empfindlicher auf eine gegebene Dürrebelastung als vor dem Austrieb. Die sehr starke und für alle Herkünfte gleichmässig erfolgte Einschränkung der Transpiration um 88 bis 90 % gegenüber der Kontrolle in Wasser weist darauf hin, dass ein osmotischer Wert von 11 atm mindestens während der eigentlichen Wachstumsphase für die Tanne bereits zu hoch ist.

Einen sehr deutlichen, statistisch stark gesicherten Kontrast zwischen den Walliser Tannen und den Voralpenherkünften ergibt dagegen zum Beispiel der *Anteil der welkegeschädigten Nadeln* nach der Welkeprobe im August. Ob dabei die geringere Dürreempfindlichkeit der VS-Nadeln auf dem grösseren Wasservorrat der ganzen Pflanzen (s. u.) oder auf einem höheren osmotischen Wert der Nadeln selber beruht, soll später an älteren und mit mehr Nadeln ausgestatteten Versuchspflanzen geprüft werden.

Als besonders interessantes Ergebnis der zwei Kurztests ist der signifikante Kontrast zwischen den beiden Gruppen im *Wassergehalt der Sämlinge* zu werten, wie er sowohl im Juni (Transpirationstest) als auch im August (Welketest), und zwar bei optimaler und erschwerter Wasserversorgung auftritt. Dass dabei der versuchstechnisch sehr einfache Teilversuch (e) des Welketests bei optimaler Wasserversorgung sogar das eindeutigste Resultat ergab [$F(K_3) = 12{,}45$ **, $F(K_1$ und $K_2) < 1$], ist nicht zuletzt auch im Hinblick auf die Ausarbeitung neuer und möglichst einfacher frühdiagnostischer Testverfahren für weitere auslesezüchterische Vorhaben bei der Tanne interessant.

Zur Aufrechterhaltung einer günstigen Hydratur stellt der erhöhte Wassergehalt der VS-Sämlinge zweifellos ein wirkungsvolles Anpassungsmerkmal auf dem trockenen Herkunftsstandort dar. Dank der besseren Wasserspeicherung gestaltet sich namentlich die Ausgangssituation bei optimaler Wasserversorgung günstiger als bei den Voralpenherkünften, so dass auch nach der Dürrebelastung noch ein grösserer Wasservorrat verbleibt, selbst wenn keine zusätzliche Einschränkung der stomatären Transpiration erfolgen sollte. Schliesslich weist auch das signifikant bessere *Regenerationsvermögen* durch Wiederaufnahme von Wasser nach der Dürreperiode auf eine geringere Schädigung der besser mit Wasser versorgten VS-Sämlinge hin.

Der zur Wasserspeicherung besonders befähigte Pflanzenteil ist in unserem Fall offensichtlich die Wurzel, wie aus zusätzlichen Untersuchungen hervorgeht. Zur Überprüfung dieser Frage sind an je 30 Sämlingen pro Herkunft (= 6 je Halbgeschwisterfamilie) das Frischgewicht von Spross- und Wurzelmasse bestimmt worden, was folgende Gewichtsverhältnisse $\left(\frac{\text{Spross}}{\text{Wurzel}}\right)$ ergab:

VS:	2,124
LU+FR+SZ:	2,520

Die nachstehenden orthogonalen Vergleiche zeigen nun, dass für dieses Verhältnis ein signifikanter Kontrast zwischen VS und den Voralpenherkünften besteht, bei ungesicherten Kontrasten zwischen letzteren:

Streuungszerlegung

Variabilität	*FG*	*SQ*	*DQ*
Herkünfte	3	5,629	1,876
Familien	16	7,492	0,468
Geschwister	100	26,813	0,268
Insgesamt	119	39,934	—

Orthogonale Vergleiche

Kontraste	*SQ = DQ*	*F*
K_1 (FR⟶LU)	1,747	3,73 ⁰
K_2 (FR+LU⟶SZ)	0,172	0,37 ⁰
K_3 (FR+LU+SZ⟶VS)	3,710	7,93 *

⁰ nicht signifikant
* sign. bei $P < 5{,}0\,\%$

Da bei ungünstigen Hydraturverhältnissen bekanntlich das Gewichtsverhältnis von Sprosse und Wurzel zugunsten der letzteren verschoben wird (Walter, 1960), in unserem Fall jedoch alle Versuchspflanzen unter völlig gleichen Bedingungen keimten und heranwuchsen, muss der kleinere Spross/Wurzel-Quotient von VS ebenfalls als erworbenes Anpassungsmerkmal angesehen werden.

Ob abschliessend das für trockene Standortsbedingungen als zweckmässig erachtete Verhalten der Walliser Tannen bereits als ein Kriterium für Dürreresistenz interpretiert werden darf, ist eine Frage der Definition. Die Durchsicht der umfangreichen diesbezüglichen Literatur zeigt, dass hierüber verschiedene Auffassungen bestehen. Wohl begründet erscheint jedoch die Forderung, den Wasserhaushalt nicht getrennt von der photosynthetischen Leistung zu betrachten, so dass also nur solche Pflanzen als dürreresistent zu bezeichnen wären, deren assimilatorische Stoffproduktion trotz Dürrebelastung nicht wesentlich vermindert wird. Ohne Messung der Assimilation ist diese Frage in unserem Fall also nicht zu beantworten. Allerdings kann kein Zweifel bestehen, dass die ermittelten Eigenschaften den Walliser Sämlingen eine erhöhte Resistenz gegen die standörtliche Trockenheit verleihen und damit die Überlebenschance gerade dieses empfindlichen Entwicklungsstadiums verbessern. — Auf die Mittel und Ursachen des osmotischen Beharrungsvermögens älterer Tannen darf daraus jedoch nicht ohne weiteres geschlossen werden.

Résumé

Essais concernant la résistance à la sécheresse de populations alpines sèches du sapin blanc (Abies alba Mill.)

Est-il possible d'expliquer la présence du sapin blanc dans le Valais central, au climat subcontinental sec et chaud en été (précipitations 548 mm), par des facultés précises d'adaptation? Tentant de répondre à cette question, l'expérience a comparé des plantules de sapin de provenance valaisanne d'une part, de trois stations des Préalpes subatlantiques riches en précipitations (1651 à 1954 mm) de l'autre. Les sapins du Valais présentent par rapport aux provenances préalpines les différences significatives suivantes:

— Plus grande teneur en eau sous des conditions optimales ou difficiles d'absorption aqueuse.
— Meilleure régénération après soumission à la sécheresse.
— Plus grande résistance à la sécheresse des aiguilles.
— Quotient des poids pousse/racines plus réduit, donc plus favorable.

Ces caractères ont été considérés comme étant l'expression de facultés d'adaption appropriées, particulièrement en ce qui concerne les chances du survie des semis sur station sèche. *Traduction: J.-F. Matter*

Ackermann, M. (1962): Keimlingsversuche auf Dürreresistenz nach dem Transpirationsverhalten von *Picea omorica* gegenüber österreichischen und deutschen Fichtenherkünften. Seminararbeit bei Prof. Dr. W. Schmidt, Hamburg

Braun-Blanquet, J., et *Richard, F.* (1949): Groupements végétaux et sols du Bassin de Sierre. Bull. de la Murithienne, Fasc. LXVI

Engler, A. (1905): Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 8

Kuoch, R. (1954): Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 30

Leibundgut, H., und *Heller, H.* (1960): Photoperiodische Reaktion, Lichtbedarf und Austreiben von Jungpflanzen der Tanne *(Abies alba* Mill.). Festschrift Albert Frey-Wyssling, Beiheft Nr. 30 zu den Ztsch. des Schweiz. Forstvereins

Løfting, E. (1954): Danmarks Aedelgranproblem. 1. Del., Proveniensvalg. Det Forstlige Forsögswaesen i Danmark 21, 4

Løfting, E. (1959): Danmarks Aedelgranproblem. 2. Del., Proveniensvalg. Det Forstlige Forsögswaesen i Danmark 26, 1

Mayer, H. (1969): Bericht über ein «Tannen-Symposium» der Arbeitsgruppe Gebirgswaldbau, IUFRO-Sektion 23 (hektographiert)

Meyer, K. A. (1950): Frühere Verbreitung der Holzarten und einstige Waldgrenze im Kanton Wallis. I. Unterwallis. Linkes Rhoneufer. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 26, Heft 2

Pavari, A. (1951): Esperienze e indagini su le provenience e razze del Abiete bianco *(Abies alba* Mill.). Publ. della Stazione Sperimentale di Selvicoltura 8

Schmidt, W. (1930): Unsere Kenntnis vom Forstsaatgut. Berlin

Schmidt, W. (1957): Die Sicherung von Frühdiagnosen bei langlebigen Gewächsen. Der Züchter, 4

Walter, H. (1960): Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Teil: Standortslehre. Stuttgart

Welten, M. (1958): Die spätglaziale und postglaziale Vegetationsentwicklung der Berner Alpen und Voralpen und des Walliser Haupttales. Veröff. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, Heft 34