

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

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 145 (1994)

**Heft:** 5

**Artikel:** Genetische Untersuchungen an Fichtenrotten der subalpinen Waldstufe mit Hilfe von Isoenzym polymorphismen

**Autor:** Stimm, Bernd / Bergmann, Fritz

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-766598>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 03.05.2026

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

# Genetische Untersuchungen an Fichtenrotten der subalpinen Waldstufe mit Hilfe von Isoenzym polymorphismen

Von Bernd Stimm<sup>1</sup> und Fritz Bergmann<sup>2</sup>

FDK 165: 174.7 Picea: 231: (23): (430)

## 1. Einleitung

Mit fortschreitender Annäherung an die Wald- und Baumgrenze ist, verbunden mit einer Auflockerung der Bestände, vielfach eine zunehmende Tendenz zu einer truppweisen Bestockungsstruktur zu beobachten. Dieses Phänomen findet sich auch in Fichtenwäldern der oberen Gebirgswaldstufe und deren Übergängen zur Baum-Kampfzone. Dabei bilden mehrere gedrängt stehende, zu einer Kampfgemeinschaft assoziierte, Einzelglieder Kleinkollektive, die sogenannten Rotten (*H. Mayer* und *E. Ott*, 1991).

Eine Rottenausformung ist häufig bereits im Jungwuchsstadium des subalpinen Fichtenwaldes, besonders in Nähe der Waldgrenze, gegeben (*R. Kuoch* und *R. Amiet*, 1970) und ist oft bis ins Baumholzstadium älterer Gebirgsfichtenbestände erkennbar.

Die Kollektivbildung in Form von Rotten ist aus mehreren Gründen von Vorteil, zum einen beim Überlebenskampf der Biogruppen gegen Schnee, Frost, Erosion, Überhitzung und Austrocknung, zum anderen als stabilisierende Strukturelemente des Waldgefüges (*R. Kuoch* und *R. Amiet*, 1970; *W. Schönenberger*, 1978; *F. K. Holtmeier*, 1989; *H. Mayer* und *E. Ott*, 1991).

Diese Verjüngungskollektive lassen sich nach ihrer Entstehungsart gliedern. Bestehen sie aus generativ entstandenen Einzelpflanzen, spricht man von Sippschaft, setzen sie sich dagegen aus vegetativ entstandenen Abkömmlingen einer Initialpflanze zusammen, bezeichnet man das Kollektiv als Kolonie (*R. Kuoch* und *R. Amiet*, 1970).

In mehreren Untersuchungen wurde die Befähigung der Fichte zur Bildung von Ablegerkolonien dargelegt und die Ausformung von Kolonien in detail aufgezeigt (vgl. *R. Kuoch* und *R. Amiet*, 1970; *B. Stimm*, 1985; *S. Arquillière*, 1986; *H. Tiefenbacher*, 1989).

Während die Untersuchungen von *Kuoch* und *Amiet* (1970), *Arquillière* (1986) und von *Tiefenbacher* (1989) im wesentlichen den Bereich der oberen

Waldgrenze im Übergang zur Kampfzone umfassen, erstreckt sich die Arbeit von Stimm (1985) neben der Untersuchung der vegetativen Fichtenvermehrung in Mooregebieten auf den Bereich mehr oder weniger dicht geschlossener subalpiner Fichtenwälder und ihren Übergängen zu grösseren Bestandeslücken und Freiflächen im Bereich von Almen.

Nachdem die oben erwähnte Bedeutung von vegetativ entstandenen Ablegerkolonien für die Verjüngung und Stabilität des Waldes an der oberen Waldgrenze wohl kaum angezweifelt wird, stellt sich die Frage, ob und in welcher Grössenordnung die Ablegervermehrung auch einen Beitrag zum natürlichen Verjüngungsgeschehen im Bereich des subalpinen Fichtenwaldes leisten kann.

Eine relativ gute und sichere Zuordnung von vegetativ entstandenen Einzelgliedern zu einem Initialstamm wird in der Regel durch einige morphologische Charakteristika ermöglicht, die im folgenden kurz genannt sind. Ableger entstehen durch den ständigen Kontakt basaler Äste mit dem Substrat oder der Vegetationsdecke, wonach sich die Äste bewurzeln und im Zuge ihrer weiteren Entwicklung allmählich verselbständigen. Zwischen dem Initialbaum oder Klonbildner und dem Ableger besteht somit über mehrere Jahre bis Jahrzehnte eine deutliche Verbindung, deren Vorhandensein als Nachweis für die vegetative Entstehungsart gewertet wird.

In älteren Rotten, vor allem in Rotten des subalpinen Fichtenwaldes, ist diese Verbindung meist nicht mehr vorhanden, so dass über deren Genese zumindest anhand äusserlich erkennbarer Kriterien nur spekuliert werden kann. Eine sichere Einstufung als Ableger anhand des Vorhandenseins eines posthornartig gekrümmten Schwellungsstücks und eventuellen Resten eines Verbindungsstücks ist kaum möglich, zumal wenn es sich um ältere Rotten in relativ geschlossenen Fichtenbeständen handelt, deren Zentralbäume zudem noch ein hohes Alter und grosse Scheitelhöhe aufweisen.

Ziel dieser Untersuchung war daher der zweifelsfreie Nachweis einer vegetativen oder generativen Abstammung der Stämmchen bzw. Individuen einiger Rotten anhand von Vergleichen ihrer Genotypen an acht im Untersuchungsmaterial polymorphen Enzym-Genloci. Diese älteren Rotten gehören zu zwei Beständen im Bereich der subalpinen Fichtenwaldstufe der Bayerischen Alpen und waren bereits Gegenstand morphologischer, und zum Teil anatomischer Untersuchungen (B. Stimm, 1985, 1987), welche jedoch ihre Entstehungsweise nicht in allen Fällen eindeutig klären konnten.

Auch bei zwei amerikanischen Koniferenarten war es möglich, mit Hilfe von Isoenzym-Gen-Systemen zwischen generativen und vegetativen Abkömmlingen innerhalb von Rotten zu unterscheiden (K. L. Shea und M. C. Grant, 1986).

Derartige Ansätze bei Fichtenkolonien wurden zwar bereits besprochen, genauere Aussagen waren aber aufgrund der Verwendung nur weniger und genetisch nicht analysierter Isoenzym-polymorphismen kaum möglich (H. Tiefenbacher, 1989).

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Material

Als Ausgangsmaterial dienten tiefbeastete Fichten und Fichtentrupps und ihre vermeintlichen Ableger im Gebiet der Moosenalm und Oberen Schleglalm im Bereich des Bayerischen Forstamtes Bad Reichenhall.

Die Moosenalm ist auf einer Seehöhe von 1410 m gelegen. Die jährlichen Niederschläge betragen etwa 1700 mm, die Niederschläge in der Vegetationsperiode rund 1000 mm. Die mittlere Temperatur in der Vegetationsperiode liegt bei 8,6 °C. Das Untersuchungsgebiet ist südostexponiert. Das Grundgestein besteht aus Dachsteinkalken. Der Boden ist flachgründig, humos und frisch. Der Bodentyp entspricht einer Tangelrendzina. Der an die noch bestossene Alm angrenzende Bergmischwald ist geprägt durch überwiegend Fichte, Lärche und Bergahorn. Im Gegensatz zur Moosenalm ist das Untersuchungsgebiet der Oberen Schleglalm südwest-exponiert. Höhenlage, Klimawerte, Grundgestein, Boden und Bodentyp sind ähnlich denen der Moosenalm. Bestimmende Baumarten sind Fichte und Bergkiefer. Die Alm ist seit vielen Jahren nicht mehr bestossen (B. Stimm, 1985).

Aufgrund von Jahrringzählungen an gefälltten Bäumen eines Nachbarbestandes mit vergleichbaren Einzelbaumdimensionen wird das Alter der Ablegerbildner im Gebiet der Moosenalm mit 250 bis 270 Jahren angegeben. Der BHD schwankt zwischen 60 und 80 cm bei einer Baumhöhe von 18 bis 26 m. Das Alter der Ableger wird auf etwa 30 bis 50 Jahre geschätzt, bei einem Stammfussdurchmesser von < 10 cm und einer maximalen Höhe von 2,5 m. Beim Ablegerbildner der Schleglalmkolonie handelt es sich um eine dreigipfelige Kandelaberfichte mit einem BHD von 45 cm und einer Baumhöhe von 14 m. Angaben zum Alter können nicht gegeben werden. Das Alter der Ableger wird auf etwa 20 Jahre geschätzt, bei einem Stammfussdurchmesser < 6 cm und einer maximalen Höhe von 1,5 m.

Von einer Fichtenverjüngungsfläche im Bereich der Moosenalm wurden die Rotten A, B, O, 4, 5, und 61 auf ihren Isoenzym-Genotyp hin untersucht. Ebenfalls untersucht wurde die Rotte S1 von der Schleglalm. Als Material für die Isoenzymuntersuchungen wurden Ende April 1991 je Initialbaum und je vermeintlich dazugehörigen Ableger 15 bis 20 Zweigknospen gewonnen. Diese Knospen wurden bis zu ihrer Verarbeitung bei -80 °C gelagert.

### 2.2. Methoden

Zur Bestimmung des Genotyps aller zu untersuchenden Individuen (Initialstamm und Nebenstämme = mutmassliche Ableger) in den sieben Fichtenrotten wurden die Isoenzyme von sieben Enzymsystemen elektrophoretisch

analysiert. Hierzu wurden 2 bis 3 Knospen pro Individuum mit einigen Tropfen TRIS-HCl-Puffer pH 7,2, der 1 % PVP enthielt, homogenisiert, und diese Homogenate ohne weitere Aufarbeitung mit Hilfe der horizontalen Stärkegel-Elektrophorese aufgetrennt. Nach dem elektrophoretischen Trennvorgang wurden die Stärkegele horizontal in mehrere Gelscheiben aufgeschnitten und jeweils eine Scheibe auf eins der sieben Enzymsysteme hin angefärbt.

Folgende Enzymsysteme (mit den hier verwendeten Genloci) wurden an den Knospen analysiert: Leucinaminopeptidasen (LAP-B), Glutamat-oxalacetat-Transaminasen (GOT-B), Phosphoglucose-Isomerasen (PGI-B), 6Phosphogluconat-Dehydrogenasen (6PGDH-B, 6PGDH-C), NADH-Dehydrogenasen (NDH-A), Shikimat-Dehydrogenasen (SKDH-A) und Phosphoenolpyruvat-Carboxylasen (PEPCA-A).

Weitere methodische Details zur Stärkegel-Elektrophorese, zu den üblichen Trennpuffersystemen und zu den histochemischen Färbeverfahren finden sich bei *P. P. Feret* und *F. Bergmann* (1976), *W. M. Cheliak* und *J. A. Pitel* (1984) und *J. F. Wendel* und *N. F. Weeden* (1989)

### 3. Ergebnisse

#### a) Beobachtete Variation an den Enzym-Genloci

Die sieben analysierten Enzymsysteme werden von insgesamt 14 Genloci kontrolliert (*H. D. Poulsen et al.*, 1983, *O. Muona et al.*, 1987, *F. Bergmann* und *F. Scholz*, 1989), von denen jedoch nur acht in dem vorliegenden Fichtenmaterial polymorph waren, das heißt zwei oder mehr Allele besaßen. Diese acht Enzym-Genloci wurden daher zur Unterscheidung der einzelnen Stämme in den Rotten verwendet.

An sechs dieser Genloci (PGI-B, NDH-A, SKDH-A, 6PGDH-B, 6PGDH-C und PEPCA-A) konnten jeweils zwei Allele festgestellt werden, nur GOT-B besaß drei und LAP-B vier Alleltypen. Auf der Basis dieser Allel-Anzahlen lässt sich die potentielle genotypische Vielfalt (*H-R. Gregorius et al.*, 1979) berechnen, welche für die acht Genloci einen Wert von 43 740 erreicht, das heißt, es können alleine aus der Kombination der möglichen Genotypen an acht Genloci maximal 43 740 verschiedene Multilocus-Genotypen gebildet werden. Wenn auch diese immense Anzahl aufgrund der Seltenheit einiger Allele reduziert werden muss, so überwiegt sie noch bei weitem die Zahl der Fichtenpflanzen auf der Untersuchungsfläche der Moosenalm, so dass hypothetisch jede generativ entstandene Pflanze genotypisch einmalig sein sollte.

b) Vergleich der Genotypen der Individuen in den Rotten

Die Bestimmung des Multilocus-Genotyps aller Individuen (Initialstamm und Nebenzämme) in den Rotten erfolgte durch die Identifizierung der Genotypen an jedem der acht Enzym-Genloci und die Kombination dieser Genotypen für jedes Individuum.

Die resultierenden Daten erbrachten folgendes Ergebnis; in drei Rotten (A, 4, S1) waren alle Nebenzämme genotypisch völlig identisch mit dem Initialstamm, obwohl zwischen den Rotten unterschiedliche Genotypen an mehreren Genloci beobachtet wurden, bei zwei Rotten (B, 61) waren 92 % bzw. 50 % der Nebenzämme mit dem Initialstamm identisch, während nur bei den Rotten 0 und 5 kein Nebenzamm mit dem Initialstamm übereinstimmte. Allerdings sind die drei Nebenzämme in der Rotte 0 untereinander genotypisch identisch, weshalb sie wahrscheinlich zu einem anderen Initialstamm gehören sollten. Eine Zusammenstellung dieser Ergebnisse findet sich in *Tabelle 1*.

*Tabelle 1.* Zusammenstellung der Anzahl Stämme in 7 Fichtenrotten und %-Anteile der Nebenzämme, welche denselben Multilocus-Genotyp wie der Initialstamm besaßen. Der Genotyp am 6PGDH-B Locus ist jeweils für den Initialstamm angegeben. Sechs Rotten stammen von der Moosenalm, Rotte S1 von der Schleglalm.

Rotten- Bezeichnung	Initialstamm + Anzahl der Nebenzämme	%-Anteil mit dem Initial- stamm genotypisch identischer Nebenzämme	Genotyp am Locus 6PGDH-B
A	1 + 4	100 % (4)	B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
B	1 + 12	92 % (11)	B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
O	1 + 3	0 % (0) <sup>*)</sup>	B <sub>1</sub> B <sub>1</sub>
61	1 + 2	50 % (1)	B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
5	1 + 3	0 % (0)	B <sub>2</sub> B <sub>2</sub>
4	1 + 1	100 % (1)	B <sub>2</sub> B <sub>2</sub>
S1	1 + 12	100 % (12)	B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>

\*) Bei der Rotte 0 besaßen die 3 Nebenzämme einen identischen Multilocus-Genotyp, der jedoch nicht mit dem Initialstamm übereinstimmte.

Es stellt sich nun die Frage, ob die genotypisch identischen Individuen einer Rotte auch vegetative Abkömmlinge des Initialstamms (Ablegerbildner) sind oder ob rein zufallsmässig ein mit dem Initialstamm identischer Genotyp als Samen dort hingeflogen und hochgewachsen ist. Die Wahrscheinlichkeit für das zufällige Auftreten eines Multilocus-Genotyps errechnet sich aus dem Produkt der Häufigkeiten, mit welchen der jeweilige Genotyp an den acht Enzym-Genloci in der ursprünglichen Samenpopulation aufgetreten ist, vorausgesetzt die Enzym-Genloci zeigen keine stochastischen Abhängigkeiten. Die Genotyphäufigkeiten in der Samenpopulation sollen hier den Hardy-Weinberg-Strukturen entsprechen, welche aus den auf der Moosenalm

beobachteten Allelhäufigkeiten berechnet wurden. Für die verschiedenen Rotten der Moosenalm wurden auf diese Weise Wahrscheinlichkeiten von  $2,05 \times 10^{-3}$  bis  $3,47 \times 10^{-5}$  für das zufällige Hinzukommen eines mit dem jeweiligen Initialstamm an acht Genloci genotypisch identischen Bäumchens errechnet. Da die identischen Multilocus-Genotypen darüber hinaus auch noch an einem Ort (innerhalb einer Rotte) gehäuft vorkommen, ist ihre Entstehung als vegetative Ableger von dem jeweiligen Mutterbaum als sehr wahrscheinlich anzunehmen. Denn auch aus Selbstbefruchtung des Initialstamms dürften diese Bäumchen in den Rotten nicht resultieren, da die Wahrscheinlichkeiten für wiederholtes Auftreten desselben Multilocus-Genotyps aus Selbstbefruchtung ebenfalls sehr gering sind, wenn mehrere Genloci des Initialstamms heterozygot vorliegen. Für die Rotten der Moosenalm ergaben entsprechende Berechnungen der Wahrscheinlichkeiten für wenigstens zwei mit dem Initialstamm identische Abkömmlinge Werte von  $3,9 \times 10^{-3}$  bis  $2,4 \times 10^{-4}$ .

Unter den oben genannten Prämissen gehen wir im folgenden davon aus, dass fünf der sieben untersuchten Rotten (71 %) aus grösstenteils vegetativen Ablegern bestehen, wobei der Anteil dieser Ableger unter allen Individuen einer Rotte zwischen 50 % und 100 % liegt (*Tabelle 1*). Eine sechste Rotte (0) besteht zwar auch aus drei identischen Nebenstämmen, doch ist die als Initialbaum vermutete Altfichte nicht ihr «Mutterbaum». Beim Vergleich der Genotypen aller hier untersuchten Fichten fiel auf, dass vier der fünf Initialstämme mit vegetativen Ablegern am Genlocus 6PGDH-B den heterozygoten Genotyp  $B_1B_2$  besitzen (*Tabelle 1*), alle anderen Fichten (Altbäume ohne Ableger, nicht zur Rotte gehörende junge Bäumchen) aber die Genotypen  $B_1B_1$  oder  $B_2B_2$  aufweisen.

### c) *Struktur einer Fichtenverjüngungsfläche auf der Moosenalm*

Sechs der hier untersuchten Rotten stammen von einer Verjüngungsfläche am Rande eines subalpinen Fichtenwaldes im Bereich der Moosenalm (siehe *Tabelle 1*). Sieben weitere Rotten wurden bereits früher morphologisch untersucht und die vegetative Entstehung der Abkömmlinge aufgrund einer relativ eindeutigen Zuordnung bestätigt (B. Stimm, 1985). Ausser diesen insgesamt 13 Ablegerrotten kommen noch 22 einzeln stehende junge Fichten (Solitär-bäumchen) auf dieser Fläche vor, die vermutlich aus Samen und damit aus generativer Reproduktion entstanden sind. Ein Grundriss dieser Fläche und die Silhouette sind in der *Abbildung 1* wiedergegeben.

Unter Zugrundelegung der Daten aus der genetischen Untersuchung von sechs Rotten (*Tabelle 1*) und der morphologischen Untersuchung der übrigen sieben Rotten lässt sich zeigen, dass die Fichtenverjüngung auf der Moosenalm (Stammfussdurchmesser < 10 cm) in generative und vegetative Nachkommenschaften strukturiert ist. Unter der Annahme, dass die Solitär-bäumchen

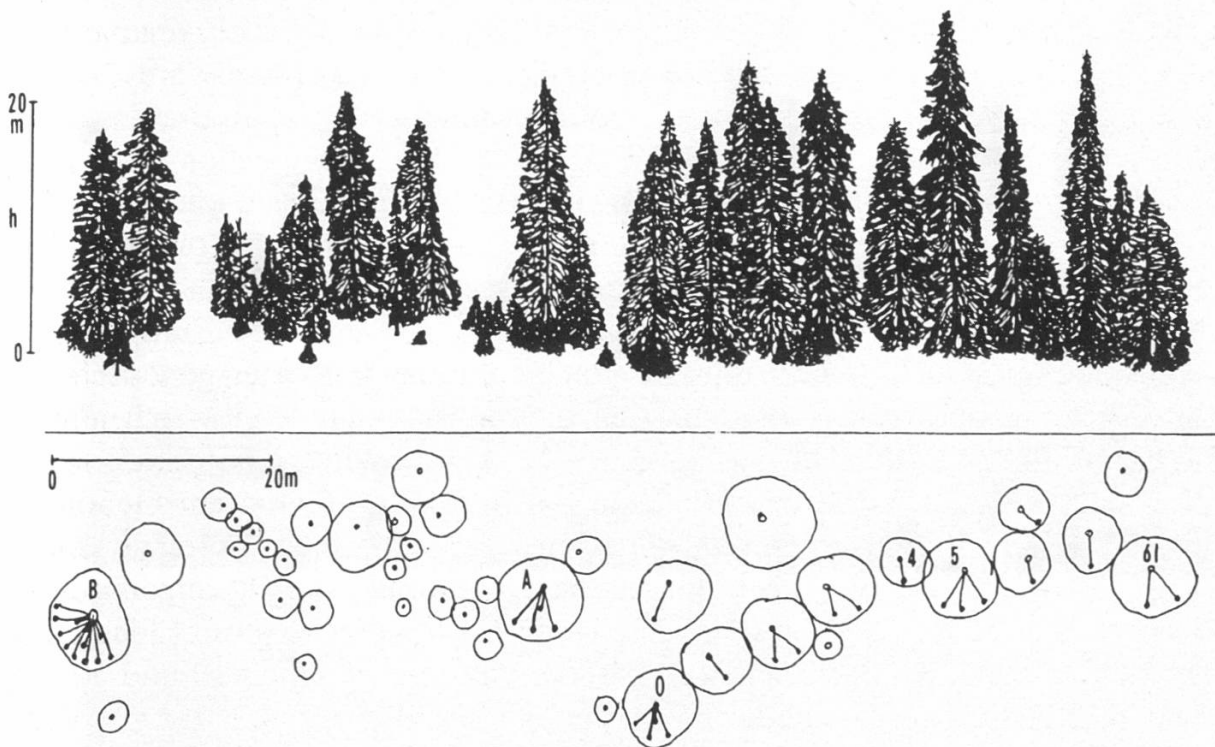
und die genotypisch nicht zu den Ablegerrotten gehörenden Nebenstämme aus Samen entstanden sind, setzt sich diese Verjüngung aus etwa gleichen Anteilen generativer (48 %) und vegetativer Nachkommen (52 %) zusammen, wie aus *Tabelle 2* ersichtlich wird.

*Tabelle 2.* Zusammenstellung der aus generativer und vegetativer Reproduktion entstandenen jungen Fichten auf einer Verjüngungsfläche im Bereich der Moosenalm.

Verjüngungstyp	Anzahl	%-Anteil
Solitärbäumchen aus Samen	22	39,3 %
Bäumchen in Rotte aus Samen	5	8,9 %
Vegetative Ableger in Rotte	29	51,8 %
Gesamtanzahl (N)	56	

Ausgehend von dem Grundriss dieser Verjüngungsfläche (siehe *Abbildung 1*) ist zu beobachten, dass die Mehrzahl der generativen Nachkommen (Solitärebaumchen) gehäuft in dem linken (südlichen) Teil dieses Waldrandes auftreten, während die Ablegerrotten relativ gleichmässig über die Fläche verteilt sind. Wahrscheinlich stammen die betreffenden Samen aus der Reproduktion eines oder weniger dort stehender Altbäume.

Generell ist festzuhalten, dass die Verjüngungsflächen des subalpinen Fichtenwaldes ebenso wie die sogenannte Kampfzone an der alpinen Waldgrenze durch auch vegetativ entstandene Bäume besiedelt sind.



*Abbildung 1.* Grundriss und Aufriss eines Bestandandesrandes mit generativer und vegetativer Verjüngung (Ablegerrotten) auf der Moosenalm, Bad Reichenhall (1410 m ü. Sh.). Die genetisch untersuchten Rotten sind durch die Bezeichnungen B, A, 0, 4, 5 und 61 gekennzeichnet (näheres siehe Text).

#### 4. Diskussion

Viele Pflanzenarten können sich in der Regel generativ und vegetativ fortpflanzen (N. C. Ellstrand und M. L. Roose, 1987; K. M. Urbanska, 1992), und auch Waldbaumarten sind neben einer generativen zur vegetativen Fortpflanzung befähigt (S. H. Spurr und B. V. Barnes, 1980; H. Koop, 1987). Bei der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) gibt es viele Hinweise und einige direkte Nachweise vor Ort, dass die an der alpinen Waldgrenze, der sogenannten Kampfzone, vereinzelt auftretenden Rotten zum grossen Teil aus vegetativen Ablegern bestehen (R. Kuoch und R. Amiet, 1970; S. Arquillière, 1986; H. Tiefenbacher, 1989).

Weniger geklärt war die Entstehung der älteren Rotten auf Verjüngungsflächen des subalpinen Fichtenwaldes, wo die Bestandesstruktur etwas aufgelockerter ist, wie zum Beispiel am Rande einer Alm. Erste Hinweise auf eine zumindest teilweise Entstehung dieser Rotten aus vegetativer Regeneration ergaben sich anhand morphologischer Vergleiche (B. Stimm, 1985), doch erst die hier vorliegenden Ergebnisse aus Vergleichen der Multilocus-Genotypen an Enzym-Genloci zeigten klar auf, dass ein Grossteil der Individuen innerhalb von Rotten tatsächlich Ableger sind, die vegetativ (asexuell) aus einem Initialstamm (Mutterbaum) entstanden sind. Ähnliche Ergebnisse erhielten Shea und Grant (1986) auch bei der Engelmannfichte (*Picea engelmannii* [Parry] Engelm.) und der Felsengebirgstanne (*Abies lasiocarpa* [Hook.] Nutt.) in westamerikanischen Gebirgen, wo sowohl generative als auch vegetative Fortpflanzung in unterschiedlichen Anteilen beobachtet werden konnte.

Auf der hier näher untersuchten Fichtenverjüngungsfläche im Bereich der Moosenalm ist ein Anteil von mehr als 50 % der jungen Bäumchen (Stammfussdurchmesser < 10 cm) aus vegetativer Fortpflanzung entstanden. Dieser Anteil verteilt sich allerdings auf insgesamt 13 Rotten. Bei sieben dieser Rotten konnte aufgrund einer relativ eindeutigen Zuordnung anhand morphologischer Kriterien eine vegetative Entstehung der Abkömmlinge bestätigt werden, die weiteren sechs Rotten mussten von uns einer detaillierten genetischen Untersuchung unterzogen werden. Aus diesen Befunden ergibt sich, dass insgesamt 40 (27 Bäumchen aus Samen + 13 Ablegerrotten) potentiell verschiedene Genotypen (bezogen auf alle polymorphen Genloci im Genom) unter insgesamt 56 Individuen (Tabelle 2) auftreten, was einem Anteil von nur 71 % entspricht. Im Vergleich hierzu bestehen aus Saatgut angezogene Fichtenbestände zu 100 % aus verschiedenen Genotypen, während Fichtenbestände, die aus Klöngemischen begründet wurden, zwischen 10 und 50 % (zwei Ramets/Klon) verschiedene Genotypen aufweisen.

Die vegetative Fortpflanzung in Form von Ablegerrotten muss als eine physiologische Anpassung an die besonderen Stressbedingungen der subalpinen Standorte betrachtet werden (F. K. Holtmeier, 1986; H. Tiefenbacher, 1989). Zwar wird die genetische Rekombination und damit die Produktion

neuer Genotypen bei dieser Art der Fortpflanzung ausgeschlossen, doch ist es unter diesen Umständen eher von Vorteil, wenn die bewährten und physiologisch angepassten Genotypen erhalten bleiben, was nur durch vegetative Fortpflanzung erreicht wird. Bei dieser Art der Reproduktion muss darüber hinaus angenommen werden, dass die vorherrschenden Umweltbedingungen räumlich-zeitlich weitgehend homogen sind, damit stets dieselben Genotypen am besten angepasst sind. Diese Homogenität basiert auf den sich jährlich wiederholenden Witterungsereignissen, die zwar im Verhältnis zu tieferen Lagen extremer sind, aber bislang sich kaum deutlich verändert haben. Die vor allem relativ niedrigen Temperaturen erfordern einen erhöhten Energieaufwand für die Erhaltung des normalen Stoffwechsels, so dass eine Energieallokation zur Produktion von Blüten wahrscheinlich seltener erfolgt als bei tiefergelegenen Beständen. Somit ist die alternative Reproduktion via Ablegerbildung ein adaptives Merkmal der Fichte. Sollten sich die beiden Reproduktionstypen auch genetisch unterscheiden und der Typ mit vorwiegend vegetativer Reproduktion in dieser Umwelt eine grössere Nachkommenschaft produzieren (grössere Fitness besitzen), so muss man auch von genetischer (evolutionärer) Anpassung ausgehen.

Beim Vergleich der Multilocus-Genotypen aller Individuen fiel auf, dass vier der fünf Initialbäume mit vegetativen Ablegern (= 80 %) am Genlocus 6PGDH-B den Genotyp  $B_1B_2$  aufweisen (*Tabelle 1*) während alle anderen analysierten Fichten für die Allele  $B_1$  oder  $B_2$  homozygot sind. Der heterozygote Zustand an diesem Genlocus könnte eine Rolle bei der Energie- und Substanz-Allokation spielen, da für zusätzliches vegetatives Wachstum (Ablegerbildung) freie oder freiwerdende Energie (und Substanz) für den Nährstoff- und Hormontransfer benötigt wird. Man weiss nämlich aus physiologischen Untersuchungen, dass der «Mutterbaum» noch lange Zeit die Ableger versorgen muss. Die Bereitstellung von NADPH (für anabolische Reaktionen) und Ausgangssubstanzen für spezifische Biosynthesen durch den oxidativen Pentosephosphatweg könnte durch den heterozygoten Status der dort fungierenden Enzym-Genysteme gesteigert werden, wie aus Vergleichen zwischen «Plusbäumen» und zufallsmässig ausgewählten Fichten abgeleitet werden kann. In einer vergleichenden Untersuchung an zahlreichen Enzym-Genloci konnte nämlich festgestellt werden, dass Klone einer Samenplantage (im Bayerischen Wald aufgrund von Vitalität und Wachstum selektierte Plus-Typen) an allen Genloci des oxidativen Pentosephosphatwegs (damit auch am Locus 6PGDH-B) einen höheren Heterozygotiegrad aufweisen als zufallsmässig in denselben Bayerischen Wald-Forstbezirken ausgewählte Fichten (F. Bergmann und W. F. Ruetz, 1991).

## Résumé

### Recherches génétiques basées sur les polymorphismes isoenzymatiques, ayant pour objets des collectifs d'épicéas de l'étage subalpin

Pour expliquer la présence de vieux collectifs d'épicéas à l'étage subalpin, on a comparé entre elles, en fonction de leur génotype multilocus, les marcottes putatives et leur tige initiale respective; leur génotype multilocus a été déterminé à partir de huit isoenzymes loci polymorphes. La probabilité qu'il y ait plusieurs génotypes multilocus identiques provenant d'une reproduction sexuée (y compris l'autogamie) est estimée comme extrêmement faible. Six des sept collectifs examinés dans la zone de deux surfaces de rajeunissement d'épicéas dans les Alpes bavaroises sont donc composés en majeure partie de marcottes végétatives provenant d'une tige initiale (50 à 100 % des tiges secondaires).

Il résulte de l'étude de la structure d'une surface de rajeunissement que 52 % environ de tous les jeunes épicéas sont issus d'une reproduction végétative. On peut en déduire que la reproduction végétative représente, pour l'épicéa, une stratégie d'adaptation aux conditions ambiantes particulières de l'étage subalpin.

Traduction: *Diane Morattel*

## Literatur

- Arquillière, S. (1986): Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'épicéa (*Picea abies* [L.] Karsten.) dans une zone de combat subalpine: Massif du Taillefer. Thèse, Université de Grenoble, 287 S.
- Bergmann, F., Scholz, F. (1989): Selection effects of air pollution in Norway spruce (*Picea abies*) populations. In: F. Scholz, H.-R. Gregorius, D. Rudin (eds.) Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer, Berlin, Heidelberg usw., 143-160.
- Bergmann, F., Ruetz, W. F. (1991): Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. For. Ecol. Managem. 46: 39-47.
- Cheliak, W. M., Pitel, J. A. (1984): Techniques for starch gel electrophoresis on enzymes from forest tree species. Can. Forest Serv., Inf. Rep. PJ-X-42: 1-49.
- Ellstrand, N. C., Roose, M. L. (1987): Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. Amer. J. Bot. 74: 123-131.
- Feret, P. P., Bergmann, F. (1976): Gel electrophoresis of proteins and enzymes. In: J. P. Miksche (ed.) Modern Methods in Forest Genetics. Springer, Berlin, Heidelberg usw., 49-77.
- Gregorius, H.-R., Bergmann, F., Müller-Starck, G., Hattemer, H. H. (1979): Genetische Implikationen waldbaulicher und züchterischer Massnahmen. Allg. Forst- und Jagdztg. 150: 30-41.
- Holtmeier, F. K. (1986): Über Bauminseln (Kollektive) an der klimatischen Waldgrenze unter besonderer Berücksichtigung von Beobachtungen in verschiedenen Hochgebirgen Nordamerikas. Wetter und Leben 38: 121-139.
- Holtmeier, F. K. (1989): Ökologie und Geographie der oberen Waldgrenze. Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 1: 15-45.
- Koop, H. (1987): Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. Vegetatio 72: 103-110.
- Kuoch, R., Amiet, R. (1970): Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswes. 46, 4: 159-328.

- Mayer, H., Ott, E. (1991): Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. 2. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – New York, 587 S.
- Muona, O., Yazdani, R., Lindqvist, G. (1987): Analysis of linkage in *Picea abies*. *Hereditas* 106: 31–36.
- Poulsen, H. D., Simonsen, V., Wellendorf, H. (1983): The inheritance of six isoenzymes in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst). *Forest Tree Improv.* 16: 12–33.
- Schönenberger, W. (1978): Ökologie der natürlichen Verjüngung von Fichte und Bergföhre in Lawinenzügen der nördlichen Voralpen. *Mitt. Eidgen. Anst. forstl. Versuchswes.* 54, 3: 215–361.
- Shea, K. L., Grant, M. C. (1986): Clonal growth in spire-shaped Engelmann spruce and subalpine fir trees. *Can. J. Bot.* 64: 255–261.
- Spurr, S. H., Barnes, B. V. (1980): *Forest ecology*. 3rd ed., Wiley, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 687 S.
- Stimm, B. (1985): Untersuchungen über Ablegerbildung und sprossbürtige Bewurzelung der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.). Diss. Forstwiss. Fak., LMU München. München, 151 S.
- Stimm, B. (1987): Morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Ablegerbildung und sprossbürtigen Bewurzelung der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.). *Flora* 179: 421–443.
- Tiefenbacher, H. (1989): Natürliche und künstliche vegetative Vermehrung von Fichten der subalpinen Kampfzone (*Picea abies* Karst.). Diss. d. Univ. f. Bodenkultur in Wien; Nr. 32. Verlag Verb. d. wissenschaftl. Gesellsch. Österreichs (VWGÖ), Wien, 95 S.
- Urbanska, K. M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, 374 S.
- Wendel, J. F., Weeden, N. F. (1989): Visualization and interpretation of plant isozymes. In: D. E. Soltis, P. S. Soltis (eds.) *Isozymes in Plant Biology*. Chapman and Hall, London, 5–45.

*Verfasser:*

Dr. Bernd Stimm, Akad. Rat, Lehrstuhl für Waldbau und Forsteinrichtung der LMU München, D-85354 Freising.

Dr. Fritz Bergmann, Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, D-37077 Göttingen-Weende.