

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 147 (1996)

Heft: 10

Artikel: Genetische Untersuchungen zu phänotypischen Merkmalen an Buche (Fagus sylvatica L.)

Autor: Hussendörfer, Erwin / Schütz, Jean-Philippe / Scholz, Florian

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-767064>

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: 06.02.2026

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

Genetische Untersuchungen zu phänotypischen Merkmalen an Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Von Erwin Hussendörfer, Jean-Philippe Schütz und Florian Scholz

Keywords: *Fagus sylvatica*; genetic variation; isoenzymes; phenotypic variation; selection; silviculture.

FDK. 176.1 Fagus: 165: 181.6: 24

1. Einleitung

Die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) ist als der bedeutendste Laubbaum in Mitteleuropa auf vielen Standorten als Hauptbaumart anzutreffen. In der Schweiz beträgt ihr Anteil noch rund 16% des Gesamtvorrates (LFI, 1988). Neben den vielfältigen ökologischen Funktionen kann davon ausgegangen werden, dass die Tendenz ihrer zunehmenden Bedeutung als Lieferant von Buchenstammholz guter Qualität anhält, da auf dem Weltholzmarkt mit einer Verknappung und Verteuerung wertvoller Hölzer zu rechnen ist (Fleder, 1987).

Unter Qualitätsholz versteht man Stämme oder Stammteile, die entsprechenden (Markt-) Anforderungen genügen, z. B. eine bestimmte Güte (insbesondere ruhiges Holz ohne Spannungen), Länge, Durchmesser und Farbe aufweisen. Aus wirtschaftlicher Sicht ist es erstrebenswert, dass in Beständen ein hoher Anteil an Individuen vorhanden ist, der diese Kriterien erfüllt. Wie bei den meisten Laubbaumarten kommt es aber auch bei der Buche häufig zu einer Ausbildung mehrerer Sprossachsen, der sogenannten Verzwieselung. Bäume mit derartigen Wuchsformen können beispielsweise in einer Dichtung durch ihren sparrigen und ausladenden Habitus zu starken Konkurrenten gegenüber den Nachbarindividuen werden, ohne jedoch jemals Qualitätsholz zu liefern. Eine Verzwieselung älterer Individuen lässt deren Anteil an Qualitätsholz sinken und birgt zudem die Gefahr, dass bei starken Winden oder Schneelasten Zwieseläste abbrechen, so dass eine Pilzinfektion bzw. eine Bildung von Farbkernen durch Oxidationsprozesse mit anschliessender Entwertung des Holzkörpers möglich wird. Nicht zuletzt kommt es bei der Fällung solcher Zwieselbäume häufig zu Brüchen, Splitterungen und Stauchungen, die

allesamt zu einer Verringerung des Qualitätsholzanteiles führen oder sogar den gesamten Holzkörper entwerten können.

Ursachen der Verzwieselung

Als Ursachen bzw. Auslöser von Verzwieselungen werden sowohl eine genetische Determination, Einflüsse von Umweltfaktoren, traumatische Ereignisse (mechanischer oder biotischer Knospenverlust) sowie physiologische Reaktionen (Veränderungen der Apikaldominanz) angenommen (vgl. Schütz und Barnola, 1996). Entsprechend den vorhandenen Literaturhinweisen lassen sich in diesem Zusammenhang folgende Hypothesen unterscheiden:

- (1) Die Verzweigungsform ist überwiegend genetisch bedingt und kann bereits am Habitus der Jungbuchen, d.h. als phänotypisches Merkmal erkannt werden.

Insbesondere *Krahl-Urban* (1953, 1962) weist auf die phänotypische Ähnlichkeit zwischen Mutterbäumen und der davon abstammenden Verjüngung in Nachkommenschaftsprüfungen hin. Von *Bolvanský* (1980) wird ein Zusammenhang zwischen der Internodienlänge der Terminal- und obersten Seitenknospe und der Typenbildung gesehen. Eine kurze Internodienlänge führt demnach zu einer zwieseligen Verzweigungsform, während ein langes Internodium ein Hinweis auf einen wipfelschäftigen Wuchs ist (siehe *Abbildung 1*). Diese Beobachtung wird auch von *Dupré et al.* (1985) gemacht und konnte durch neuere Untersuchungen von *Sagheb-Talebi* (1995) bestätigt werden. *Champagnat* (1954) deutet insbesondere den spitzen Abgangswinkel der obersten Seitenknospen ($< 30^\circ$) als eine Neigung zur Steilastbildung und zu anschließender Verzwieselung.

- (2) Umwelteinflüsse – insbesondere Licht und Frost – sind in erster Linie für die Entwicklung junger Buchen von Bedeutung und bestimmen deren Verzweigungsform.

Kurth (1946) beschreibt die Wirkung des Schirmes auf die Qualität junger Buchen in der Dickungsphase durch die günstigen Lichtverhältnisse bei mässiger Überschirmung. Dadurch erklärt er den höheren Anteil wipfelschäftiger Bäume in überschilderten Dickungen im Gegensatz zu Dickungen auf der Freifläche, in denen der zwieselige Typ häufiger vorkommt. *Le Tacon* (1985) sieht den Schirm eher als Konkurrent der Jungpflanzen an, so dass es zur Ausbildung nur eines einzigen Triebes kommt. Auf der Freifläche dagegen beobachtet er zwei oder drei Jahrestriebe, die nicht verholzen und deren Endmeristem während des Winters zerstört wird.

Roloff (1985) beschreibt zahlreiche Möglichkeiten, wie ein junger Baum auf «Störungen» des «genetisch determinierten Wachstums» mittels Reiterationen zu reagieren vermag. Neben traumatischen Reiterationen, die z.B. durch Verlust der Gipfelknospe entstehen, gibt es adaptive Reiterationen, die vor allem durch Änderung des Lichtgenusses nach Freistellung hervorgerufen werden (sogenannte Prolepsis oder Johannistriebbildung). Derartige Reaktionen können anschliessend ebenfalls zu einer Verzwieselung führen.

Wie zahlreiche andere Merkmale kann die Verzweigungsform zugleich von genetischen und von Umweltfaktoren abhängen. Untersuchungen, die eine quantitative Abschätzung des Einflusses dieser Faktoren ermöglichen fehlen bisher.

Waldbauliche Massnahmen zur Verringerung des Anteils zwieseliger Individuen

Um einen möglichst hohen Anteil an Qualitätsholz erreichen zu können, sehen alle waldbaulichen Behandlungsmethoden von Buchenbeständen die Notwendigkeit einer qualitativen Verbesserung bereits in der Jungwaldphase vor. Je nach Ursache, die für die Verzwieselung verantwortlich gemacht wird, werden allerdings unterschiedliche waldbauliche Strategien empfohlen.

Wird insbesondere eine genetische Determination der Qualitätsentwicklung der Buche angenommen, wird eine rasche Lichtstellung nach erfolgreicher Verjüngung mit anschliessender «qualitativer Homogenisierung», das heisst unter anderem eine Entfernung der zur Verzwieselung neigenden Individuen, empfohlen (Junod, 1988). Diesem raschen Vorgehen liegt die Annahme zugrunde, dass die genetisch bedingte Architektur-Entwicklung nur bei vollem Licht ungehindert möglich ist. Im vollen Licht soll es zur Ausbildung eines langen Internodiums zwischen Gipfelknospe und oberster Seitenknospe kommen. Individuen mit einem langen Internodium bzw. einer starken apikalen Dominanz der Gipfelknospe neigen weniger zur Verzwieselung (vgl. Sagheb-Talebi, 1995).

Nimmt man jedoch an, dass insbesondere Umwelteinflüsse – vor allem die Lichtverhältnisse unter Schirm – für die Ausbildung von guten Qualitäten einen Einfluss haben, wird ein langsames Vorgehen bei der Verjüngung und Erziehung der Buche im Sinne des verfeinerten, modernen Femelschlages oder sogar der Plenterung (Kurth, 1946) bzw. eine lange Schirmstellung zur Risikoverringerung (Le Tacon, 1985) vorgeschlagen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung sind Erziehungseingriffe erforderlich, deren Bedeutung bereits Schädelin (1937) zur Erzeugung von Qualitätsholz bei Buchen hervorgehoben hat.

Problemstellung

Aus den vorangegangenen Ausführungen geht hervor, dass Untersuchungen über die vermutete genetische Determination der Typenbildung für die forstliche Praxis bedeutungsvoll sind. In einer Diplomarbeit (*Hussendörfer*, 1992), die an der ETH Zürich (Professur für Waldbau, J.-Ph. Schütz), an der Bundesforschungsanstalt für Holzwirtschaft in Hamburg (Institut für Forstgenetik, F. Scholz) sowie der Universität Göttingen (Abteilung für Forstgenetik, G. Müller-Starck) bearbeitet wurde, stand daher die Frage im Vordergrund, ob zwischen genetischer Struktur und sowohl der Verzwieselung einerseits als auch der Johannistriebbildung andererseits Zusammenhänge erkennbar sind, die Aussagen hinsichtlich der genetischen Determination dieser Merkmale ermöglichen.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchsbäume

Die Untersuchung erfolgte an etwa 12jährigen Buchen aus einer Buchendickung im Stadtwald der Bürgergemeinde Solothurn/Schweiz im Betriebsteil Schitterwald, Abteilung 8 (Horizontalweg). Die Buchen wurden 1978 (schirm-) femelschlagartig verjüngt und 1985 vollständig abgedeckt (Egloff und Lüscher, pers. Mitteilungen). Für die Dickung war daher bereits längere Zeit ein einheitliches Lichtregime vorhanden.

In diesem Bestand wurde eine Klassifizierung der Kronentypen entsprechend den Hinweisen von v. *Arnswaldt* (1951), *Krahl-Urban* (1962) und *Hengst* (1964) vorgenommen (siehe *Abbildung 1* aus *Roloff* 1985).

Als wipfelschäftige Typen (Kollektiv «Nicht-Zwiesel») wurden Individuen mit den folgenden Merkmalen klassiert:

- Hauptstammachse durchgehend, keine Tendenz zur Auflösung erkennbar,
- alle übrigen Achsen sind Seitenachsen und der Hauptachse untergeordnet,
- nur ein einziger Wipfeltrieb vorhanden, der nicht konkurrenziert wird.

Als zwieselige Typen (Kollektiv «Zwiesel») wurden Individuen mit folgenden Merkmalen klassiert:

- Hauptstammachse nicht durchgehend, sondern durch zwei oder mehr Verzwieselungen in unterschiedlichen Jahren aufgelöst,
- zwei oder mehrere Wipfeltriebe, die in Konkurrenz miteinander stehen, d.h. sie sind gleichermassen an der Eroberung des Luftraumes beteiligt,
- die Verzwieselung ist nicht durch Verletzungen, z.B. bei Fällungsarbeiten oder durch Wildverbiss entstanden,
- die Seitenäste sollten ebenfalls Verzwieselung aufweisen.

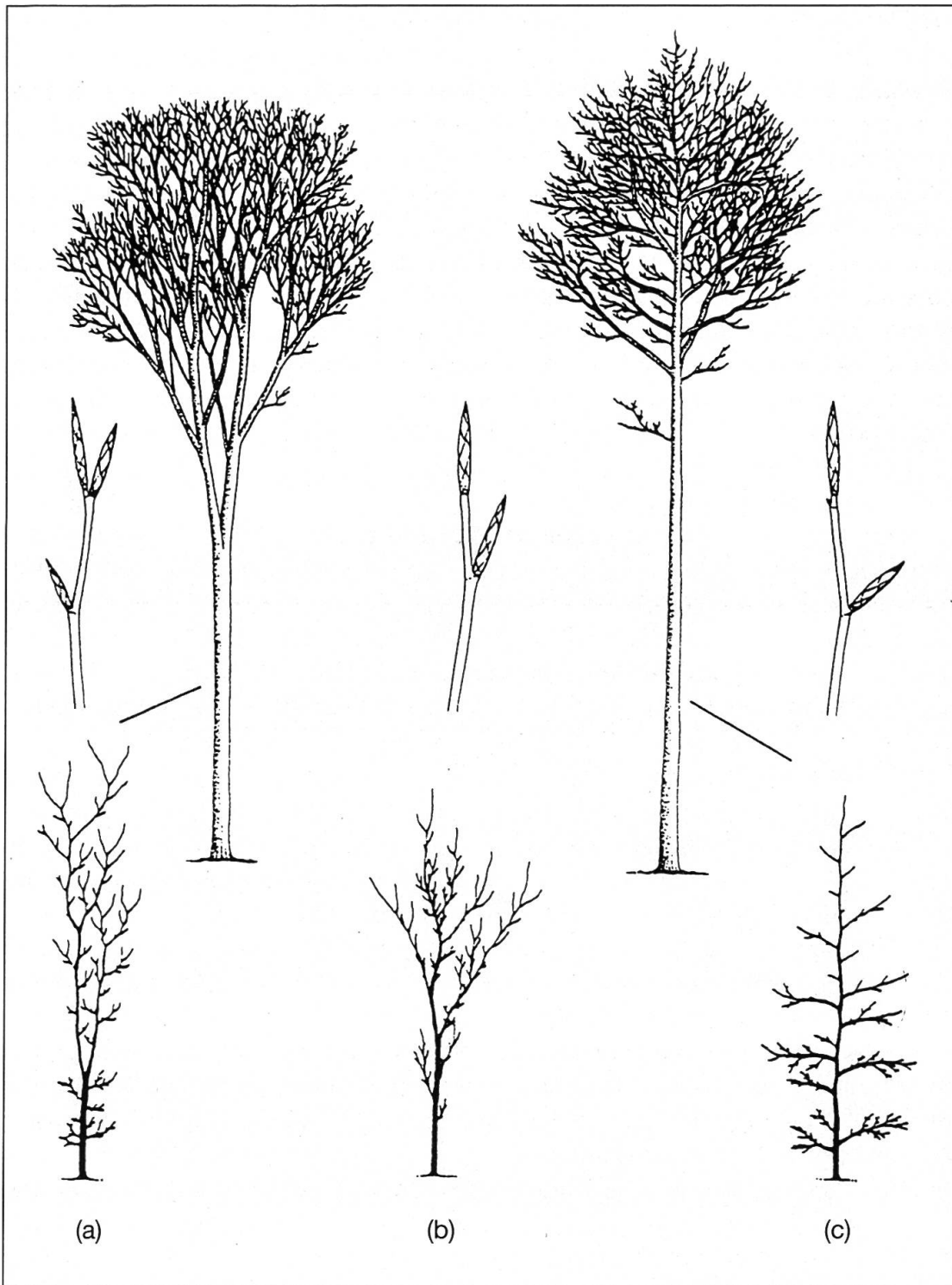


Abbildung 1. Die Kronenformen der Rotbuche (aus Roloff, 1985):

- a) Zwieselbuche
- b) Besenkronenbuche
- c) wipfelschäftige Buche

Altbuchen (oben, nur Typen a und c), Jungbuchen (unten) und Terminalknospen (Mitte).

Bei der Auswahl der Versuchsbäume entsprechend den genannten Klassen wurde als Stichprobenverfahren nach *Gregorius* (1989a) die Auswahl von 50 Paaren vorgenommen, die aus jeweils einem zwieseligen und einem hierzu eng benachbarten wipfelschäftigen Baum bestanden. Bei der Überprüfung von Zusammenhängen zwischen der Verzweigungsform und den gewählten Genmarkern können mit diesem Verfahren die Unterschiede der Umwelteinflüsse, z.B. des Lichtgenusses, minimiert werden.

Zusätzlich erfolgte eine Klassifizierung der ausgewählten Individuen nach dem proleptischen Verhalten. Als proleptisch wurden entsprechend der Definition nach *Roloff* (1985) Sprosse klassiert, die aus im laufenden Jahr angelegten, meist fast vollständig ausgebildeten Knospen entstehen, nachdem diese Knospen ein sommerliches Ruhestadium durchlaufen haben. Je nach Entwicklungsstadium können diese entweder an Narben auf der Trieboberfläche durch abgefallene Knospenschuppen oder durch ihre Behaarung erkannt werden (vgl. *Abbildung 2*).

Ein genetischer Vergleich erfolgte durch die Differenzierung der ursprünglichen Paare in zwei Kollektive aufgrund der proleptischen Triebbildungen, die 1990 erkennbar waren: Kollektiv «mit Prolepsis» und Kollektiv «ohne Prolepsis». In die Kategorie «mit Prolepsis» fielen demnach 56 Individuen, in die Kategorie «ohne Prolepsis» 44 Individuen.

2.2. Genetische Merkmale

Als Genmarker wurden Varianten von Isoenzymen erfasst, deren Ausprägung in eindeutiger Beziehung zur Anwesenheit bestimmter Allele am kontrollierenden Genlocus für das jeweilige Enzym steht.

Zur Durchführung der Isoenzymanalyse wurde von ruhenden Knospen der ausgewählten Individuen ein Enzymrohextrakt gewonnen und mit Hilfe der horizontalen Stärkegelelektrophorese mit Gelkonzentrationen zwischen 11 % und 12 %, einer Spannung von 15–30 V/cm und einer Laufstrecke von 12–15 cm getrennt. Anschliessend erfolgte die enzymspezifische Anfärbung und damit Visualisierung der jeweiligen Enzymsysteme. Detaillierte Angaben zur Methodik der Isoenzymanalyse sowie des Vererbungsmodus der genetischen Merkmale bei Buche finden sich z.B. bei *Müller-Starck* (1989a) und *Müller-Starck* und *Starke*, (1993). Die hier untersuchten Enzymsysteme, deren Struktur sowie die Anzahl und Typen untersuchter Genloci sind in *Tabelle 1* zusammengefasst.

Die Quantifizierung genetischer Variation erfolgte mit Hilfe genetischer Variationsparameter, die sowohl auf Ebene des Individuums (Heterozygotiegrad), auf Ebene eines Kollektives (aktueller bzw. bedingter Heterozygotiegrad, genetische Diversität) sowie zwischen Kollektiven (genetischer Abstand) berechnet wurden (siehe z.B. *Hattemer*, 1994).

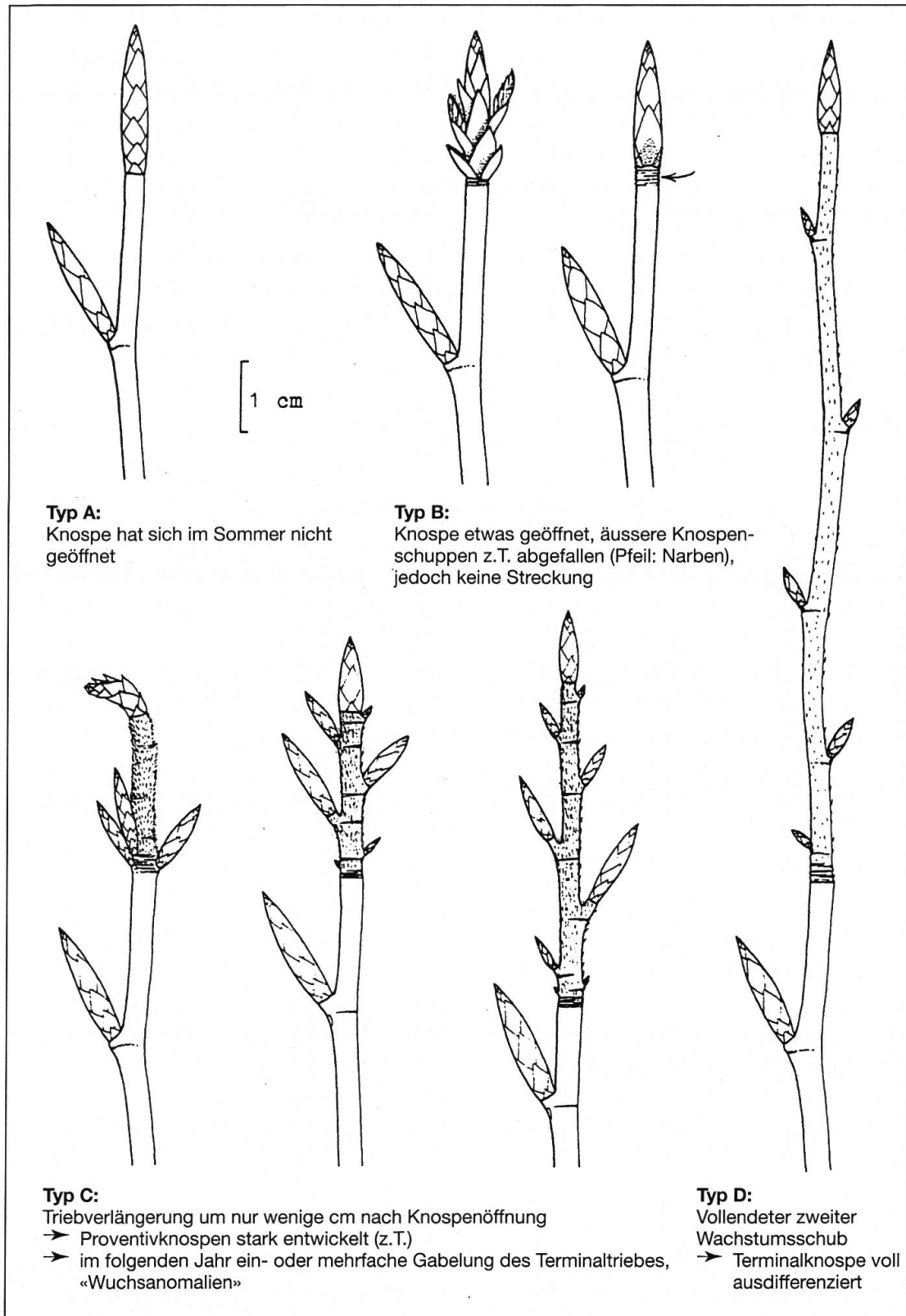


Abbildung 2. Unterschiedliche Typen der Sprossspitze des Terminaltriebes im Winterzustand (aus Roloff, 1985).

Tabelle 1. Untersuchte Enzymsysteme, deren E.C.-Nr., Struktur sowie ausgewählte, das jeweilige Enzym kodierende Genloci.

<i>Enzymsystem</i>	<i>E.C.-Nr.</i>	<i>Struktur</i>	<i>Genloci</i>
Aconitasen (ACO)	4.2.1.3	monomer	ACO-A, -B
Diaphorasen (DIA)	1.6.4.3	tetramer	DIA-A
Glutamat-Oxalacetat-Transaminasen (GOT)	2.6.1.1	dimer	GOT-B
Isocitrat-Dehydrogenasen (IDH)	1.1.1.42	dimer	IDH-A
Leucin-Aminopeptidasen (LAP)	3.4.11.1	monomer	LAP-A
Malat-Dehydrogenasen (MDH)	1.1.1.37	dimer	MDH-A, -B, -C
NADH-Dehydrogenasen (NDH)	1.6.99.3	dimer	NDH-A
Peroxidasen (PER)	1.11.1.7	monomer	PER-B
6-Phosphogluconat-Dehydrogenasen (6PGDH)	1.1.1.44	dimer	6PGDH-A, -B, -C
Phosphoglucose-Isomerasen (PGI)	5.3.1.9	dimer	PGI-B
Phosphoglucomutasen (PGM)	2.7.5.1	monomer	PGM-A
Shikimate-Dehydrogenasen (SKDH)	1.1.1.25	monomer	SKDH-A

3. Ergebnisse und Diskussion

Entsprechend der Darstellung in *Tabelle 1* konnten 12 Enzymsysteme mit insgesamt 17 kodierenden Genloci untersucht werden. An den Genloci MDH-A und SKDH-A war keine Variation beobachtbar, d.h. sie waren monomorph und daher für eine weitere Interpretation ohne Bedeutung. Bei der Auswertung der Zymogramme des Genlocus 6PGDH-C traten Schwierigkeiten auf, weswegen dieser Genlocus zunächst als putativ angenommen wurde. Neuere Untersuchungen (*Müller-Starck* und *Starke* 1993) zeigen, dass die Interpretation besonders kompliziert ist und Fehlinterpretationen nicht ausgeschlossen werden können. Dieser Genlocus wurde deshalb für die Auswertung nicht herangezogen.

Merkmal Verzweigungsform

Mit Hilfe der ausgewählten Genmarker wurde die genetische Struktur der ausgewählten Buchen in den genannten Kollektiven erfasst und daraus die Variationsparameter individuelle Heterozygotie, Heterozygotiegrad, Diversität sowie der genetische Abstand berechnet. Deren Vergleich liess bezogen auf einzelne Genloci sowie als Mittelwerte über alle Genloci in keinem Fall einen Zusammenhang mit den Verzweigungsform-Typen «Nicht-Zwiesel» und «Zwiesel» der untersuchten Buchen erkennen.

Diese Beobachtung lässt allerdings nicht den Schluss zu, dass das Merkmal «Verzweigungsform» nicht von genetischen Faktoren beeinflusst ist. Einerseits muss nämlich berücksichtigt werden, dass die Ausprägung des Merkmals auch durch Gene kontrolliert werden kann, die mit den verwendeten Genmarkern nicht erfasst wurden. Andererseits ist zu beachten, dass bei der Aus-

bildung phänotypischer Merkmale zusätzliche Variation durch nicht-genetische Ursachen (z.B. Lichtverhältnisse) entstehen kann und/oder Polygenie vorliegt, d.h. es ist mehr als ein Gen an der Ausbildung des Merkmals beteiligt (vgl. Falconer, 1984). Um dies zu klären, wären quantitativ-genetische Untersuchungen z.B. an Klonen bzw. an Einzelbaumabsaaten kontrollierter Kreuzungen notwendig.

Merkmal Prolepsis

Da proleptische Triebbildung nicht an allen Individuen des Versuchsbestandes auftrat, konnte durch die Bildung zweier Teilkollektive überprüft werden, ob zwischen den untersuchten Genmarkern und dem Merkmal «Prolepsis» ein Zusammenhang besteht, der eine genetische Determination des Merkmals erkennen lässt.

Bei der Überprüfung einzelner Genloci zeigte sich, dass zwischen den Kollektiven am Genlocus 6PGDH-A deutliche Unterschiede in den Allelhäufigkeiten der beiden beobachteten Varianten A2 und A3 bestanden (vgl. *Tabelle 2* und *Abbildung 3*). Beim Vergleich der genotypischen Struktur liess sich feststellen, dass im Kollektiv «mit Prolepsis» ein beinahe zweifacher, signifikant höherer Anteil an heterozygoten Individuen des Genotyps A2A3, an homozygoten Individuen der Genotypen A2A2 und A3A3 hingegen ein geringerer Anteil vorhanden war.

Am Genlocus PGM-A unterschieden sich die Häufigkeiten der beiden Allele A3 und A4 zwischen den beiden Kollektiven kaum, die Häufigkeit der heterozygoten Individuen (A3A4) war allerdings im Kollektiv «mit Prolepsis» ebenfalls beinahe doppelt so hoch und damit signifikant häufiger als im Vergleichs-Kollektiv.

Dieser Trend spiegelte sich ebenfalls bei der Kombination der Genloci 6PGDH-A und PGM-A wieder. Auffallend war, dass sowohl die Kombination homozygot/heterozygot ($h \times H$) als auch die Kombination doppelt heterozygot besetzter Genloci ($H \times H$) im Kollektiv «mit Prolepsis» in deutlich grösserer Häufigkeit zu beobachten war (letztere sogar signifikant) als im Kollektiv «ohne Prolepsis».

Thiebaut (1981) und *Thiebaut* und *Puech* (1983) interpretieren das orthotrop proleptische Austreiben als eine Möglichkeit des Baumes, volles Sonnenlicht optimal auszunutzen und dadurch rasch zusätzlichen Luftraum zu erobern. *Roloff* (1985) weist in diesem Zusammenhang darauf hin, dass proleptische Triebe nur bei jungen unbeschatteten Buchen infolge früher Freistellung und dem damit verbundenen Genuss vollen Sonnenlichtes auftreten. Danach würde die Verjüngung unter natürlichen Bedingungen erst viel später in den Genuss vollen Sonnenlichtes geraten und nicht mehr so häufig zur Prolepsis neigen, da das Höhenwachstum bis dahin vermindert ist. Auch *Thie-*

baut (1982) weist auf die proleptische Triebbildung als Folge hohen Lichtgenusses hin.

Tabelle 2. Allel- und Genotyphäufigkeiten an den Genloci 6PGDH-A und PGM-A der Teil-Kollektive «ohne» und «mit Prolepsis». Zusätzlich angegeben sind die Häufigkeiten homozygoter bzw. heterozygoter Kombinationen an beiden Genloci. Die Markierungen beziehen sich auf Signifikanzniveaus des χ^2 -Testes: (*): $\alpha = 5\%$, (**): $\alpha = 1\%$.

Allel/Genotyp	6PGDH-A	
	ohne Prolepsis	mit Prolepsis
A2	0,920	0,770
A3	0,080	0,223
A2A2	0,841	0,625
A2A3	0,159*	0,304*
A3A3	0	0,071

Allel/Genotyp	PGM-A	
	ohne Prolepsis	mit Prolepsis
A3	0,341	0,375
A4	0,659	0,625
A3A3	0,204	0,125
A3A4	0,273**	0,500**
A4A4	0,523	0,375

Kombination	6PGDH-A / PGM-A	
	ohne Prolepsis	mit Prolepsis
homozygot/homozygot (h x h)	0,614	0,366
homozygot/heterozygot (h x H)	0,340	0,456
heterozygot/heterozygot (H x H)	0,046*	0,178*

Im Zusammenhang mit den genetischen Befunden könnte der deutlich grössere Anteil an heterozygoten Individuen daher ein Hinweis darauf sein, dass diese unter variierenden Umweltbedingungen in der Lage sind, eine flexiblere Reaktion zu zeigen. Bei plötzlicher Freistellung der Dichtung nach erfolgreicher Verjüngung ist es für die einzelnen Individuen von grosser Bedeutung, rasch Kronenraum zu erobern, überleben zu können und an der zukünftigen Bestandesbildung und damit auch an der Weitergabe der genetischen Information beteiligt zu sein. Ein derartiger Vorteil heterozygoter Individuen in Form von Überdominanz wird beispielsweise auch von Ziehe *et al.* (1990) für das Überleben von Individuen unter dem Einfluss von Umweltstress angenommen.

Als weiterer genetischer Befund lässt sich festhalten, dass die Individuen, welche keine proleptischen Triebe bildeten, einen Wert der hypothetisch-gametischen Diversität von 156,42 aufwiesen, die Individuen mit proleptischer

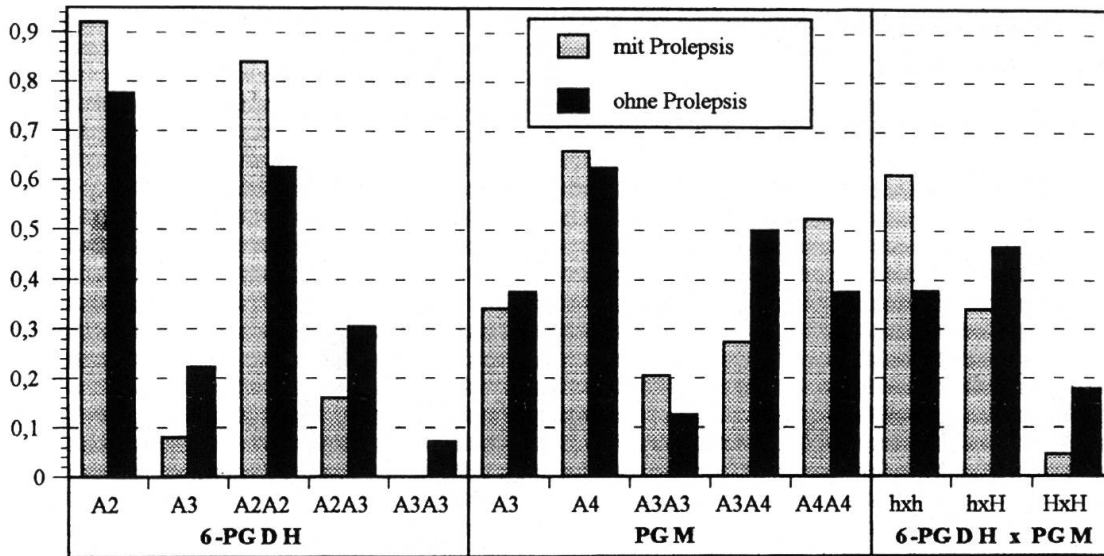


Abbildung 3. Graphische Darstellung der Allel- und Genotyphäufigkeiten an den Genloci 6PGDH-A und PGM-A (vgl. Tabelle 2) sowie der Heterozygotenanteile aus deren Multilocus-Kombination (h x h: doppelt homozygot, h x H: homozygot/heterozygot, H x H: doppelt heterozygot).

Triebbildung hingegen einen Wert von 221,10, der damit um den Faktor 1,4 deutlich höher ist. Dadurch besitzen letztere Individuen eine weitaus höhere Potenz zur Bildung verschiedenartiger Gameten und damit eine mögliche höhere Anpassungsfähigkeit in der nächsten Generation.

Genetische Konsequenzen der waldbaulichen Behandlung der Buche in der Dickungsphase

Die waldbauliche Behandlung einer Buchendickung sieht neben einer Homogenisierung die negative Auslese vor, d.h. Bäume mit unerwünschten Qualitätskriterien werden entfernt. Zu diesen zählen unter anderem verzweiselte Individuen und allenfalls Individuen mit proleptischer Triebbildung (Junod, 1988). Aus genetischer Sicht stellt sich bei einer derartig gerichteten Selektion die Frage nach möglichen Auswirkungen auf die genetische Struktur der Population.

Entsprechend den Beobachtungen, dass zwischen den beiden Kollektiven «Zwiesel» und «Nicht-Zwiesel» anhand der untersuchten Genmarker keine Unterschiede nachweisbar waren, hätte das Entfernen der zwieseligen Individuen keine offensichtlichen genetischen Konsequenzen zur Folge. Es gelten aber die oben formulierten Einschränkungen, dass möglicherweise nicht beobachtete Genorte betroffen sein können. Immerhin wurde mit den untersuchten Genorten nur eine kleine Stichprobe polymorpher Genorte untersucht.

Eine Entfernung der Individuen mit proleptischer Triebbildung hingegen würde in der untersuchten Buchendickung zu folgenden Veränderungen der genetischen Struktur im Vergleich zur ursprünglichen Gesamtpopulation führen:

- an einzelnen Genorten (insbesondere 6-PGDH-A und PGM-A) würde eine deutliche Verringerung des Heterozygotenanteils bewirkt werden und
- der Wert der hypothetisch-gametischen Diversität der verbleibenden Population würde bei den untersuchten Genorten deutlich geringer.

Bisherige genetische Untersuchungen bei Buche (vgl. *Müller-Starck*, 1989a, b, 1993a), aber auch bei anderen Baumarten (z.B. *Scholz et al.*, 1989) haben gezeigt, dass derartig gerichtete Veränderungen der genetischen Struktur langfristig für genetische Variation und Anpassungsfähigkeit abträglich sein können. Dies betrifft sowohl die derzeitige Generation entsprechend ihrer geringeren Heterozygotie und damit reduzierten Flexibilität beispielsweise auf Einwirkungen von Umweltstress. Aber auch in der folgenden Generation wären aufgrund der deutlich geringeren Potenz zur Schaffung genetisch verschiedenartiger Gameten, eine aus genetischer Sicht nachteilige Entwicklung zu befürchten. Je geringer diese Fähigkeit ist, desto kleiner kann eine mögliche Anpassungsfähigkeit in der nächsten Generation werden. Gerade bei langlebigen und ortsgebundenen Organismen wie Bäumen spielt die Anpassungsfähigkeit aber eine sehr grosse Rolle für das Überleben (vgl. *Gregorius*, 1989b, *Müller-Starck*, 1993b). Sofern sich die Befunde dieser Untersuchung in weiteren Beständen bestätigen, müssten die genetischen Implikationen einer Selektion gegen bestimmte Phänotypen sorgfältig abgewogen werden.

Umsetzung der Ergebnisse in die waldbauliche Praxis

Aufgrund der Befunde, dass insbesondere proleptische Triebbildungen zu Verzwieselungen bei jungen Buchen führen können (vgl. *Roloff*, 1985) und dass deren Entfernung bei Pflegeeingriffen eine gerichtete, nachteilige Veränderung der genetischen Struktur bedeuten kann, stellt sich die Frage nach anderen waldbaulichen Möglichkeiten, um proleptische Triebbildungen zu vermeiden.

Die im vorliegenden Beispiel untersuchte Buchendickung wurde nach dem Verfahren des (Schirm-)Femelschlages in 7 Jahren verjüngt und danach vollständig abgedeckt. Da die Buche eine extrem schattenertragende Baumart ist und unter natürlichen Bedingungen sehr spät in den Genuss vollen Sonnenlichtes kommen würde (*Roloff*, 1985), ist anzunehmen, dass das Auftreten proleptischer Triebbildungen im Zusammenhang mit einer frühen Freistellung der Verjüngung steht. Dementsprechend erscheint eine längere und kräftigere

Überschirmung zur Vermeidung von proleptischen Triebbildungen angebracht. Eine derartige Bewirtschaftung der Buche wurde beispielsweise bereits von *Kurth* (1946) in Form eines langsamen Vorgehens mit Hilfe des verfeinerten, modernen Femelschlages oder der Plenterung oder von *Le Tacon* (1985) in Form einer lang andauernden Schirmstellung bei der Verjüngung und Erziehung der Buche vorgeschlagen.

Als vorteilhaft an der Schattenstellung kann die Ausbildung von qualitativ besseren Formen junger Buchen durch die Unterdrückung der Prolepsis als auch von Langtrieben angesehen werden. Ein derartiges waldbauliches Vorgehen kann sich allerdings auch nachteilig auf die Qualität junger Buchen auswirken, insbesondere durch ein geringeres Höhenwachstum, ein plagiotropes Wachstum bis hin zur vollständigen Auflösung der Stammachse (vgl. *Schädelin*, 1942) sowie die Förderung der Entwicklung von Buchenkrebs (vgl. *Perrin*, 1985).

Neuere Untersuchungen von *Sagheb-Talebi* (1995) zeigten, dass auch im vollen Licht noch rund ein Drittel junger Buchen keine Prolepsis bilden, aber deutlich längere Internodien. Diese Bäume weisen eine bessere Apikaldominanz auf und sind daher in der Lage durchgehende Schaftformen zu bilden. Weiterhin muss berücksichtigt werden, dass die Ausbildung einer guten Schaftform auch dann möglich ist, wenn proleptische Triebbildungen vorliegen, und nicht zuletzt können selbst Zwiesel regeneriert werden (vgl. *Schütz* und *Barnola*, 1996). Die Buche weist damit hinsichtlich ihrer Verzweigungsform bzw. ihrer Fähigkeit qualitativ unterschiedliche Phänotypen auszubilden, eine grosse (individuelle) Plastizität auf, so dass selbst eine Erziehung bei einer stärkeren Lichtstellung möglich erscheint (*Schütz*, 1996a).

Eine Lichtstellung kann zwar infolge eines grösseren Anteils proleptischer Triebbildungen die Zwieselbildung fördern, aber grundsätzlich kommt es zur Ausbildung besserer Schaftformen (überwiegend monopodiales Wachstum), zu einem grösseren Höhenwachstum und zu einer weniger intensiven Entwicklung von Buchenkrebs. *Schütz* und *Barnola* (1996) und *Schütz* (1996a) empfehlen daher ein derartiges Vorgehen bei der Bewirtschaftung der Buche, wobei notwendige Erziehungseingriffe nicht mehr in Form einer qualitativen Homogenisierung, sondern in Form einer positiven Auslese durchgeführt werden, das heisst lediglich Förderung der qualitativ geeignetsten Individuen. Auf diese Weise könnte nicht nur ein breiteres Phänotypen-Spektrum in einer Population erhalten werden, sondern möglicherweise auch eine grössere Biodiversität auf verschiedenen Ebenen (*Schütz*, 1996b).

4. Ausblick

Die Untersuchungen in einer Buchendickung haben gezeigt, dass bezüglich der Verzweigungsform der Buche mit den Methoden der Isoenzym-Genmarker keine Erkenntnisse gewonnen werden konnten, die eine Aussage über

eine genetische Bedingtheit dieses Merkmals ermöglichen. Für weitere Untersuchungen empfiehlt es sich, Erhebungen z. B. an Klonen bzw. an Einzelbaumabsaaten kontrollierter Kreuzungen durchzuführen und diese mit physiologischen Untersuchungen zu begleiten.

Die Ergebnisse liefern aber einen ersten Hinweis darauf, dass eine Auslese nach phänotypischen Merkmalen zu gerichteten Veränderungen genetischer Strukturen in Waldökosystemen führen und diese eventuell nachteilig beeinflussen kann. Die Untersuchung möglicher genetischer Konsequenzen waldbaulicher Verfahren erscheint gerade in der heutigen Zeit zur Erhaltung genetischer Ressourcen sowie der Biodiversität und damit der Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen eine dringliche Aufgabe. Die Verwendung von Isoenzym-Genmarkern erscheint für derartige Untersuchungen geeignet.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde in einer 12jährigen Buchendickung im Stadtwald der Bürgergemeinde Solothurn/Schweiz untersucht, ob zwischen den Verzweigungsform-Typen «Nicht-Zwiesel» bzw. «Zwiesel» sowie Individuen «mit Prolepsis» bzw. «ohne Prolepsis» und ausgewählten genetischen Merkmalen Zusammenhänge bestehen, die eine Aussage über eine genetische Determination dieser Merkmale ermöglichen. Genetische Konsequenzen infolge waldbaulicher Eingriffe in der Dickungsphase wurden ebenfalls erörtert.

Anhand der ausgewählten genetischen Merkmale ergab sich kein Zusammenhang mit der Ausprägung des Merkmals «Verzweigungsform», so dass keine Aussage über die genetische Determination dieses Merkmals möglich wurde. Bezüglich der Ausprägung des Merkmals «Prolepsis» ergaben sich hingegen statistisch signifikante Unterschiede zwischen biologisch verschiedenen Individuen («mit» bzw. «ohne Prolepsis»). Möglicherweise stehen diese im Zusammenhang damit, dass heterozygote Individuen auf variierende Umwelteinflüsse bei plötzlicher Freistellung eher mit proleptischer Triebbildung zu reagieren vermögen (Überdominanz).

Die Entfernung von Bestandesmitgliedern mit Zwieselbildung liessen an den untersuchten Genorten keine Veränderungen der genetischen Struktur offensichtlich werden. Das Entfernen von Individuen mit proleptischer Triebbildung hätte hingegen eine deutliche Veränderung der genetischen Struktur zur Folge (gerichtete Selektion), die zu einer Verringerung des genetischen Anpassungspotentials führen würde.

Die Bedeutung derartiger gen-ökologischer Erkenntnisse im Zusammenhang mit der Verjüngung von Buchenbeständen bzw. der waldbaulichen Behandlung von Jungwüchsen wurde unter Berücksichtigung neuerer Forschungsergebnisse diskutiert.

Résumé

Etude génétique de caractères phénotypiques chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.)

Le travail présente les résultats de recherches effectuées à l'aide de marqueurs génétiques sur des hêtres de 12 ans à l'état de fourré, situés dans les forêts de la ville de Soleure. Il s'agissait de savoir s'il existe un lien entre les caractéristiques génétiques et les caractères de forme de tiges tels que présence ou absence de fourches et aussi la faculté ou non de former des pousses proleptiques. L'objectif consistait finalement à permettre de se prononcer sur la question de la détermination génétique de ces caractères. Les conséquences au plan génétique d'interventions sylvicoles au stade du fourré sont finalement discutées.

Les résultats obtenus, au moins sur les systèmes enzymatiques mis en évidence, n'ont pas permis de révéler un lien avec l'expression du caractère «forme d'embranchement». Aucune conclusion n'est donc possible sur la détermination génétique de ce caractère. Par contre, en ce qui concerne l'expression du caractère «pousse proleptique» on montre des différences statistiquement significatives entre les groupes de tiges présentant ou non ce caractère. Il est vraisemblable que ce résultat soit à mettre en relation avec le fait que les individus hétérozygotes réagissent aux modifications de l'environnement, notamment lumineux, en produisant des pousses proleptiques (phénomène de superdominance).

L'élimination de brins fourchus lors des soins culturaux ne semble donc pas conduire à une modification des structures génétiques. Par contre, l'élimination des individus formant des pousses proleptiques provoquerait une modification notable des structures génétiques (sélection orientée) ce qui conduirait à une diminution des facultés d'adaptation.

On discute finalement de l'importance de telles connaissances génécologiques en rapport avec le rajeunissement de peuplement de hêtre et aussi quant aux soins culturaux au stade de recrû et ceci à la lumière des plus récents résultats de recherches en la matière.

Summary

Genetic examination of phenotypical characteristics in beech (*Fagus sylvatica* L.)

In this work we report on a study carried out in a 12 year-old beech thicket in a forest area belonging to the town of Solothurn, Switzerland, where we looked into the question of whether there is a connection between types of ramification shapes «non-forked» or «forked», respectively, as well as individual trees «with» or «without» prolepsis and a variety of genetic parameters which would allow a statement on determination of these traits. We also discuss the genetic consequences arising from silvicultural interventions in the growing phase of thicket.

Using the chosen genetic parameters it was ascertained that there is no connection between them and the expression of the type of ramification traits, so that no conclusion was possible on the genetic determination of this characteristic. However, with

regard to the occurrence of the trait «prolepsis» there were significant statistical differences between individuals «with» or «without» prolepsis, respectively. It is possible that this is related to the fact that heterozygous individuals are more likely to react with proleptic shoots to changing environmental conditions especially when they are suddenly liberated from the cover (phenomenon of overdominance).

No change in the genetic structure was evident for the studied gene loci when forked individuals were removed by tending interventions. The removal of individuals with proleptic shoots, on the other hand, resulted in a marked change in the genetic structure (directional selection) that could lead to a reduced potential of genetic adaptability.

The meaning of such genetic-ecological results in connection with regeneration of beech stands and with the silvicultural management in the sapling stage is discussed, taking into account more recent research results.

Literatur

- Arnswaldt, H.J. v., 1951: Kronenform und Zuwachs der Buche. Allg. Forstzeitschrift 15: 174/175.
- Bolvanský, M., 1980: [Einige Ursachen der Gabelung des Stammes bei jungen Buchenpflanzen in der Wachstumsphase von Gebüsch, tschech.] Acta Dendrobiologica 3/4: 197–245.
- Champagnat, P., 1954: Recherches sur les «rameaux anticipés» des végétaux ligneux. Rev. Cytol. Biol. vég. 15: 1–54.
- Dupré, S., Teissier-Du-Cros, E., Thiebaut, B., 1985: Morphologie et architecture des jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.) influencé du milieu et variabilité génétique. Mitt. der BFA für Forst- und Holzwirtschaft. Hamburg 150: 143–171.
- Falconer, D.S., 1984: Einführung in die quantitative Genetik. Ulmer, Stuttgart: 472 S.
- Fleder, W., 1987: Erziehungsgrundsätze für Buchenbestände. Der Forst- und Holzwirt 42: 107–111.
- Gregorius, H.-R., 1989a: The attribution of phenotypic variation to genetic or environmental variation in ecological studies. In: Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (Eds.): Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. Springer, Berlin: 3–15.
- Gregorius, H.-R., 1989b: The importance of genetic multiplicity for tolerance of atmospheric pollution. In: Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (Eds.): Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. Springer, Berlin: 163–172.
- Hattemer, H.H., 1994: Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume. Schweiz. Z. Forstwes. 145 (12): 953–975.
- Hengst, E., 1964: Der Kronenbau der Buche im Erzgebirge. Forstwiss. Centralblatt 83: 79–87.
- Hussendörfer, E., 1992: Untersuchungen zur Verzweigungsform und anderen phänotypischen Merkmalen der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Zusammenhänge mit ausgewählten genetischen Merkmalen. Forstwiss. Dipl. Arb. Univ. Freiburg i.B.
- Junod, P., 1988: Neuere Tendenzen bei der Pflege von Buchenjungbeständen in der Schweiz. 3. IUFRO-Buchen-Symposium. Zvolen (Tschechoslowakei): 255–275.
- Krahl-Urban, J., 1953: Rassenfragen bei Eichen und Buchen. Allg. Forstzeitschrift 45: 491–494.
- Krahl-Urban, J., 1962: Buchen-Nachkommenschaften. Allg. Forst- und Jagdzeitung 133: 29–38.
- Kurth, A., 1946: Untersuchungen über Aufbau und Qualität von Buchendickungen. Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswes. Heft 2: 581–658.
- Le Tacon, F., 1985: Die Pflanzung auf der Freifläche: Einer der Gründe für die schlechte Form der Buche im Nordosten von Frankreich. Forst- und Holzwirt 12: 339–342.
- LFI, 1988: Schweizerisches Landesforstinventar. Berichte Nr. 305 Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen. Birmensdorf (Schweiz): Flück-Wirth: 375 S.

- Müller-Starck, G., 1989a: Untersuchungen über Wirkungen von Immissionsbelastungen auf die genetischen Strukturen von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.). Abschlussbericht zum F+E-Vorhaben Nr. 106 07 046/23 des Umweltbundesamtes - Waldschäden / Luftverunreinigungen des Bundesministers für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit. 75 S.
- Müller-Starck, G., 1989b: Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of *Fagus sylvatica* L. In: Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (Eds.): Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. Berlin: Springer. 127–142.
- Müller-Starck, G., 1993a: Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen 112, 163 S.
- Müller-Starck, G., 1993b: Anpassungsfähigkeit der Waldbestände bewahren. Wald und Holz 14: 30–32.
- Müller-Starck, G., Starke, R., 1993: Genetic control and inheritance of isoenzymes in beech (*Fagus sylvatica* L.). Journ. Heredity 84: 291–296.
- Perrin, R., 1985: La variabilité de la sensibilité du hêtre au chancre dû à *Nectria ditissima* Tul. Ann. sci. For. 42, 2: 225–237.
- Roloff, A., 1985: Morphologie und Kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicherweise neuartiger Veränderungen. Dissertation am forstwissenschaftlichen Fachbereich der Georg-August-Universität Göttingen.
- Sagheb-Talebi, K., 1995: Quantitative und qualitative Merkmale von Buchenjungwüchsen (*Fagus sylvatica* L.) unter dem Einfluss des Lichtes und anderer Standortfaktoren. Dissertation ETH Zürich, Nr. 11257, 186 S.
- Schädelin, W., 1937: L'éclaircie, traitement des forêts par la selection qualitative. (Zit. n. Junod, P. 1988: Neuere Tendenzen bei der Pflege von Buchenjungbeständen in der Schweiz. 3. IUFRO-Buchensymposium. Zvolen (Tschechoslowakei): 255–275).
- Schädelin, W., 1942: Die Auslesedurchforstung als Erziehungsbetrieb höchster Wertleistung. (3. Auflage). Haupt, Bern: 147 S.
- Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (Eds.), 1989: Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. Springer, Berlin: 201 p.
- Schütz, J.-Ph., 1990: Sylviculture 1: Principes d'éducation des forêts. Lausanne: Presses polytech. et univ. romandes: 243 S.
- Schütz, J.-Ph., 1996a: New developments in silviculture of beech: A matter of interaction between expression of genetic potential and environmental effects on stem form (in press).
- Schütz, J.-Ph., 1996b: Möglichkeiten des Waldbaus zur Förderung der Biodiversität in Rücksicht auf die Vielfalt der Biotope sowie der Genressourcen. In: Müller-Starck (Ed.): Forum Genetik – Wald – Forstwirtschaft (Freising 1995): in press.
- Schütz, J.-Ph., Barnola P., 1996: Importance de la qualité et de sa détermination précoce dans un concept d'éducation du hêtre. Rev. For. Franç.: submitted.
- Thiebaut, B., 1981: Observations sur le polymorphisme des axes du Hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), orthotropie et plagiotropie. C. R. Acad. Sc. Paris 293 (Serie III): 483–488.
- Thiebaut, B., 1982: Observations sur le development de plantules de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie. Canadian Journal of Botany 60: 1292–1310.
- Thiebaut, B., Puech, S., 1983: Développement du Hêtre commun: Morphologie et architecture de l'arbre. Rev. For. Franç. 35: 443–451.
- Ziehe, M., Gregorius, H.-R., Müller-Starck, G., 1990: Zur Bedeutung der Heterozygotie für die dynamische Genkonservierung. Schrift. Forstl. Fakult. Univ. Göttingen 98: 46–57.

Dank

Die vorliegende Arbeit entstand unter besonderer Betreuung durch die Herren Prof. Dr. G. Müller-Starck, ehemals Mitarbeiter am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, jetzt Inhaber der Professur für Forstgenetik an der LMU-München, Dr. G. von Wühlisch und H. Venne, Mitarbeiter an der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft im Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Grosshansdorf. Ihnen gebührt ganz besonderer Dank für ihre ständige Unterstützung der Arbeit. Herr Prof. Dr. A. Roloff (TU Dresden) hat freundlicherweise die Verwendung der *Abbildungen 1* und *2* gestattet, ihm gebührt ebenfalls unser Dank.

Allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern an der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft im Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Grosshansdorf, an der Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen und an der Professur für Waldbau der ETH Zürich sei für die freundliche Aufnahme und die tatkräftige Unterstützung gedankt. Dies gilt besonders für Frau Doris Ebbinghaus, Frau Margit Jansing(-Günther) und Herrn Gerold Dinkel bei den Laboruntersuchungen.

Herrn Peter Rotach und den Mitarbeitern der kantonalen und städtischen Forstdienste sei gedankt für ihre fachliche Beratung und ihre Unterstützung bei der Auswahl der Versuchsfläche.

Verfasser:

Erwin Hussendörfer, Dipl.-Forstwirt, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Abteilung Botanik und Standortkunde, Postfach 708, D-79007 Freiburg.

Prof. Dr. Jean-Philippe Schütz, Professur für Waldbau, Departement Wald- und Holzforschung der ETHZ, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich.

Prof. Dr. Florian Scholz, Direktor, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Sieker Landstrasse 2, D-22927 Grosshansdorf.