

<b>Zeitschrift:</b>	Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerischer Forstverein
<b>Band:</b>	148 (1997)
<b>Heft:</b>	11
<b>Artikel:</b>	Auswirkungen waldbaulicher Eingriffe auf die genetische Struktur eines Buchen-Jungbestandes ( <i>Fagus sylvatica L.</i> )
<b>Autor:</b>	Lauber, Urs / Rotach, Peter / Hussendörfer, Erwin
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-765492">https://doi.org/10.5169/seals-765492</a>

### 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:** 05.12.2025

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

# Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen

## Journal forestier suisse

148. Jahrgang

November 1997

Nummer 11

### Auswirkungen waldbaulicher Eingriffe auf die genetische Struktur eines Buchen-Jungbestandes (*Fagus sylvatica L.*)

Von Urs Lauber, Peter Rotach und Erwin Hüssendörfer

**Keywords:** Forest genetics; isozymes; genetic structure; genetic diversity; heterozygosity; silviculture; thinning; management.

FDK 165: 176.1 Fagus: 24

#### 1. Einleitung

Das Prinzip der Nachhaltigkeit ist seit dem Erlass des ersten Eidgenössischen Forstpolizeigesetzes von 1876 ein fester Bestandteil der Schweizer Forstwirtschaft. Damals wurde jedoch ausschliesslich der Erhaltung und Wiederbestockung der Waldfläche sowie der Schutz- und Produktionsfunktion des Waldes Aufmerksamkeit geschenkt. Eine umfassendere Betrachtungsweise der Nachhaltigkeit, bezogen auf alle relevanten Wirkungen des Waldes (Mulfunktionalität), wurde erst durch Dieterich (1939 und 1950) und Leibundgut (1945 und 1949) eingeleitet. Mit dem Erdgipfel von Rio (1992) erfuhr der traditionelle forstliche Nachhaltigkeitsbegriff eine weitere, bedeutende Dimensionserweiterung. Die dort formulierten Zielsetzungen sind nicht mehr bloss auf nachhaltige Erträge (*sustained yield*), sondern auf eine zukunftsfähige Entwicklung (*sustainable development*) ausgerichtet, womit der Erhaltung der Lebensgrundlagen, insbesondere auch der Biodiversität, eine entscheidende Bedeutung zukommt (vgl. auch Umweltministerkonferenz Helsinki 1993). Mit der Ratifizierung der Beschlüsse von Rio im September 1994 hat sich die Schweiz zur Erhaltung und Förderung der biologischen Vielfalt verpflichtet.

Die biologische Vielfalt oder Biodiversität setzt sich im Sinne von «Rio 92», entsprechend den drei wesentlichen Stufen der biologischen Organisation, aus folgenden drei Komponenten zusammen (WCMC, 1992): 1) *Oekosystem-Vielfalt*, 2) *Artenvielfalt*, 3) *Genetische Vielfalt*. Spricht man also von biologischer Vielfalt, so ist darunter immer auch deren genetische Ebene zu verstehen. Anlässlich der Umweltministerkonferenz zum Schutze der Wälder in

Europa (Strassburg 1990) verpflichtete sich die Schweiz als Mitunterzeichnende, der Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald durch eine geeignete Politik Rechnung zu tragen.

Wie die Biodiversität lässt sich auch die genetische Variation in drei verschiedene Ebenen unterteilen (*Müller-Starck et al.*, 1995):

- I. Variation innerhalb von Individuen [Heterozygotiegrad]
- II. Variation innerhalb von Populationen  
[Durchschnittlicher Heterozygotiegrad, Genetische Vielfalt, Genetische Diversität]
- III. Variation zwischen Populationen [Genetische Differenzierung]

Die genetische Variation innerhalb von Populationen ist Voraussetzung dafür, dass sich Organismen an sich verändernde Umweltbedingungen anpassen können. Anpassungsfähigkeit ist für Bäume von besonderer Bedeutung, weil sie, bedingt durch ihre Langlebigkeit und durch ihre teils grossen Verbreitungsgebiete, räumlichen und zeitlichen Umweltheterogenitäten besonders stark ausgesetzt sind (*Müller-Starck*, 1994). Dass sich eine grosse genetische Vielfalt vorteilhaft auf die Widerstandskraft bzw. auf die Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen auswirkt, wurde in verschiedenen Studien ausführlich gezeigt (z.B. *Bergmann* und *Scholz*, 1987; *Müller-Starck*, 1989).

Für das Überleben von Baumpopulationen ist neben der Anpassungsfähigkeit an künftige Umweltbedingungen aber auch eine ausreichende Angepasstheit an die aktuellen Standortsverhältnisse unerlässlich. Denn nur wenn es einer genügenden Anzahl Individuen einer Population gelingt zu überleben und zu reproduzieren, also ihre Gene an die Folgegeneration weiterzugeben, ist das Fortbestehen einer Art gesichert. Die Fähigkeit eines Individuums, seine Gene an die Folgegeneration weiterzugeben, wird als individuelle Fitness bezeichnet. Diese wird zu einem wesentlichen Teil durch die Wuchskraft und die Widerstandsfähigkeit gegenüber biotischen und abiotischen Belastungen bestimmt. Die individuelle Fitness hängt aber auch von der genetischen Struktur des jeweiligen Individuums ab. So fanden beispielsweise *Strauss* (1986) bei *Pinus attenuata* Lemm, *Bush et al.* (1987) bei *Pinus rigida* Mill. und *Thiébaut et al.* (1992) bei *Fagus sylvatica* L. einen positiven Zusammenhang zwischen dem Heterozygotiegrad eines Individuums und seiner Wuchskraft. Dass hohe Vitalität und Viabilität ebenfalls mit hohen Heterozygotiegraden im Zusammenhang stehen, ergaben beispielsweise Untersuchungen von *Bergmann* und *Scholz* (1987) bei Fichte (*Picea abies* Karst.), *Konnert* (1992) bei Tanne (*Abies alba* Mill.) und *Müller-Starck* (1993) bei Buche (*Fagus sylvatica* L.). Die Feststellung, dass die Werte für den individuellen wie auch für den durchschnittlichen Heterozygotiegrad mit zunehmendem Bestandesalter kontinuierlich ansteigen, kann ebenfalls als indirekter Hinweis für einen allgemein positiven Zusammenhang zwischen Mischerbigkeit und Fitness interpretiert werden (z.B. *Bush* und *Smouse*, 1991), obwohl

auch andere Erklärungsmöglichkeiten denkbar sind (Entfernung von Individuen mit Inzuchterscheinungen durch die natürliche Selektion).

Das Überleben unserer Wälder hängt also in entscheidendem Masse von den genetischen Strukturen ihrer Baumpopulationen und -individuen ab. In Anbetracht der prognostizierten Klimaveränderungen (*Houghton et al.*, 1992), deren Auswirkungen ungewiss sind, muss eine hohe Anpassungsfähigkeit unserer Baumpopulationen für die Zukunft als besonders wichtig erachtet werden. *Scholz* (1993) fordert darum, dass die Waldbehandlung auf eine unsichere Zukunft ausgerichtet werden soll. Dies bedeutet, dass sämtliche Mechanismen, welche die Erzeugung, Erhaltung und Weitergabe von genetischer Variation an kommende Generationen ermöglichen, bei waldbaulichen Eingriffen berücksichtigt werden müssen.

Die durch eine Klimaveränderung erwartete Verschiebung von ökologischen Nischen und die immer komplexer werdenden Umweltbelastungen dürften das Anpassungspotential und die Pufferkapazität der Bäume ohnehin zum Teil übersteigen. Beispielsweise steht der Wanderungsgeschwindigkeit von leichtsamigen Arten mit etwa 50 km in 100 Jahren eine prognostizierte Isothermenverschiebung von 400 bis 600 km in der gleichen Zeitspanne gegenüber (*Thomasius*, 1991). Ebenso sind die neuartigen Waldschäden ein sicheres Zeichen dafür, dass die immer komplexer werdenden Umweltbelastungen die Widerstandsfähigkeit der Wälder allmählich übersteigen. Um so mehr ist deshalb eine zusätzliche Beeinträchtigung der Anpassungsfähigkeit und der Angepasstheit von Baumpopulationen durch waldbauliche Eingriffe unbedingt zu vermeiden. Notwendig sind deshalb genaue Kenntnisse, ob, wie und in welcher Weise waldbauliche Massnahmen die genetische Vielfalt und damit die Anpassungsfähigkeit beeinflussen.

Waldbauliche Eingriffe können durch folgende Wirkungen die genetischen Strukturen von Baumpopulationen beeinflussen (*Rotach*, 1994):

- I. Auslese von Individuen (künstliche Selektion):
  - bei der Bestandespflege
  - bei der Bestandenserneuerung
- II. Fragmentierung von Populationen
- III. Vermischung von lokalem mit fremdem Erbgut

Eine allgemeine Übersicht mit Literaturangaben zum Einfluss forstlicher Tätigkeiten auf die genetischen Strukturen von Baumpopulationen findet sich bei *Savolainen* und *Kärkkäinen* (1991), *Geburek* und *Thurner* (1993), *Kohlstock* (1993) und *Rotach* (1994). Konkrete Untersuchungen zum Einfluss bestimmter waldbaulicher Massnahmen gibt es bisher allerdings nur wenige (*Hosius*, 1993; *Konnert* und *Spiecker*, 1996; *Hussendörfer*, 1996; *Gömöry*, 1992; *Hussendörfer* und *Müller-Starck*, 1997). Dementsprechend lückenhaft und widersprüchlich präsentiert sich auch der gegenwärtige Wissensstand.

In der vorliegenden Arbeit berichten wir über Ergebnisse einer isoenzy-matischen Untersuchung, welche versucht, die Auswirkungen der Bestandes-pflege auf die genetische Struktur eines jungen Buchenbestandes zu quantifi-zieren, und wir diskutieren mögliche Konsequenzen, die sich aufgrund der forstlichen Bewirtschaftung für die Anpassungsfähigkeit der Population erge-ben könnten.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsbestand

Die genetische Inventur wurde in zwei unmittelbar aneinandergrenzenden Teilen eines jüngeren Buchenbestandes im Bannwald «Rabensteig», Staats-wald Blaubeuren, Baden-Württemberg (D) durchgeführt (vgl. Dietrich *et al.* 1970). Als Bannwälder werden in Baden-Württemberg Waldreservate bezeichnet, die einem totalen Eingriffs- und damit auch Nutzungsverbot unterliegen. Der Bannwald Rabenstein wurde nach seiner Ausweisung im Jahre 1937 zweimal erweitert, zuletzt im Jahre 1990. Ein Teil eines rund 60jährigen, aus schirmschlagartiger Verjüngung hervorgegangenen Buchen-bestandes lag daher bis 1990 ausserhalb des Bannwaldgebietes und wurde regelmässig und intensiv gepflegt, während der angrenzende Teil seit Beginn zum Bannwaldgebiet gehörte und deshalb keinerlei Eingriffe erfuhr. Auf-grund der räumlichen Situation ist anzunehmen, dass die Buchen in beiden Bestandeteilen Nachkommen derselben genetischen Grundgesamtheit sind. Diese besonderen Verhältnisse ermöglichen es, die genetische Struktur ohne und mit forstlicher Einflussnahme zu untersuchen.

### 2.2 Genetische Untersuchung

In beiden Teilen des Buchenbestandes wurden im November 1996 Knos-pen von jeweils 150 regelmässig über die ganze Fläche verteilten Bäumen geerntet. Die Proben werden im folgenden je nach forstwirtschaftlichem Ein-fluss als «ungepflegtes» bzw. «gepflegtes» Kollektiv bezeichnet. Es wurden nur vorherrschende und herrschende Individuen mit überdurchschnittlich gut aus-gebildeten Kronen gewählt, von denen angenommen werden darf, dass sie auch im Endbestand noch vertreten sein werden. Die gewählte Stichproben-grösse erlaubt es, genetische Varianten (Allele, Genotypen) mit einer Wahr-scheinlichkeit von 95% zu entdecken, die mit einer Frequenz von mindestens 4% in den Untersuchungsbeständen vorkommen (*Gregorius*, 1980).

Für die Ermittlung der genetischen Strukturen der Probebäume wurden Varianten von Isoenzymen verwendet, deren Ausprägung in eindeutiger

*Tabelle 1.* Enzymsysteme, Enzymstruktur und ausgewertete, das jeweilige Enzym kodierende Genloci.

Enzymsystem	EC.-Nr.	Struktur	Ausgewertete Genloci
Aconitasen	4.2.1.3	monomer	ACO-A, ACO-B
Diaphorase	1.6.4.3	tetramer	DIA-A
Glutamat-Oxalacetat-Transaminasen	2.6.1.1	dimer	GOT-B
Isocitrat-Dehydrogenasen	1.1.1.42	dimer	IDH-A
Leucin-Aminopeptidasen	3.4.11.1	monomer	LAP-A
Malat-Dehydrogenasen	1.1.1.37	dimer	MDH-A, MDH-B, MDH-C
NADH-Dehydrogenasen	1.6.99.3	polymer	NDH-A
6-Phosphogluconat-Dehydrogenasen	1.1.1.44	dimer	6PGDH
Phosphoglucose-Isomerasen	5.3.1.9	dimer	PGI-B
Phosphoglucomutases	2.7.5.1	monomer	PGM-A
Shikimat-Dehydrogenasen	1.1.1.25	monomer	SKDH-A

Beziehung zur Anwesenheit bestimmter Allele am kontrollierenden Genort des jeweiligen Enzymes steht. Die aus den ruhenden Knospen gewonnen Enzymrohextrakte wurden mit Hilfe der horizontalen Stärkegelektrophorese aufgetrennt und durchenzymspezifische Anfärbung sichtbar gemacht. Detaillierte Angaben zur Methodik der Isoenzymeanalyse und zum Vererbungsmodus der genetischen Merkmale bei Buche finden sich z.B. bei Müller-Starck (1989) und Müller-Starck und Starke (1993). Eine Übersicht über die verwendeten Enzymsysteme, deren Struktur und die 14 ausgewerteten Genorte gibt *Tabelle 1*.

Die genetische Information wurde mittels verschiedener Variationsparameter quantifiziert. Die berechneten Variationsparameter charakterisieren dabei die genetische Information auf verschiedenen Ebenen; auf der Ebene des Individuums (Heterozygotiegrad), des Kollektives (genetische Diversität, effektiver und bedingter Heterozygotiegrad) sowie zwischen den Kollektiven (genetischer Abstand). Eine zusammenfassende Darstellung und Hinweise über die Verwendung von solchen Variationsmassen findet sich beispielsweise bei Hattemer (1994).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Genetische Variation innerhalb der Untersuchungsbestände

##### 3.1.1 Genetische Vielfalt

Bezüglich der genetischen Vielfalt unterscheiden sich die beiden Flächen an den 14 analysierten Genorten nur wenig (*Tabelle 2*). Im ungepflegten Kollektiv weisen die vier Genorte ACO-A, IDH-A, MDH-A und PGM-A je ein zusätzliches Allel auf, das im Vergleichs-Kollektiv nicht enthalten ist. Beim

Tabelle 2. Beobachtete Anzahl Allele und Genotypen in den beiden Kollektiven.

Genpool (14 Genloci)	Allele		Genotypen	
	ungepflegt	gepflegt	ungepflegt	gepflegt
Anzahl absolut	37	34	51	47
Anzahl absolut $\geq 5\%$	25	25	33	34
Mittelwert	2,64	2,43	3,64	3,36
Mittelwert $\geq 5\%$	1,79	1,79	2,36	2,43

gepflegten Kollektiv ist nur am Genort PGI-A ein privates Allel zu beobachten. Betrachtet man nur Allele mit einer Frequenz von mehr als 5%, die aufgrund der gewählten Stichprobengröße mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% entdeckt worden sind, so müssen die beiden Kollektive bezüglich der genischen (allelischen) Vielfalt als identisch beurteilt werden. Ein ähnliches Bild präsentiert sich auch bei den Genotypen. Betrachtet man wiederum nur Varianten mit einer Häufigkeit von mehr als 5%, so lässt sich im gepflegten Kollektiv nur gerade ein Genotyp nachweisen, der im ungepflegten nicht enthalten ist.

Dass sich die beiden Kollektive hinsichtlich der genetischen Vielfalt nur wenig unterscheiden, wird auch aus *Tabelle 3* ersichtlich. In dieser Zusammenstellung sind die relativen Anteile der Allele und Genotypen an der Gesamtzahl der vorhandenen Typen, die nur in einer der beiden Flächen vorkommen, wiedergegeben. Das ungepflegte Kollektiv ist zwar häufiger alleiniger Träger von genetischen Typen als das gepflegte. Berücksichtigt man hingegen nur Varianten (Allele/Genotypen) mit Häufigkeiten von mehr als 5%, dann unterscheiden sich die beiden Kollektive kaum voneinander.

Genetische Typen	ungepflegt [%]	gepflegt [%]
Allele	10,5	2,6
Allele $\geq 5\%$	2,6	0,0
Genotypen	16,1	8,9
Genotypen $\geq 5\%$	1,8	0,0

Tabelle 3. Relative Anteile der Allele und Genotypen an der Gesamtzahl der beobachteten Typen, die nur in einem der beiden Kollektive vorkommen.

### 3.12 Genetische Diversität

Die genetische Diversität, die neben der absoluten Anzahl der erfassten Allele und Genotypen auch deren Häufigkeit berücksichtigt, zeigt noch geringere Unterschiede zwischen den beiden Kollektiven (*Tabelle 4*). Dieselbe Feststellung gilt auch für die hypothetische gametische Multilocus-Diversität. Dieses Variationsmaß ist ein Ausdruck für die Anzahl der genetisch unter-

<i>Genpool (14 Genloci)</i>	<i>ungepflegt</i>	<i>gepflegt</i>
Diversität (Allele)	1,356	1,354
Hypo-Gam	117,141	118,985

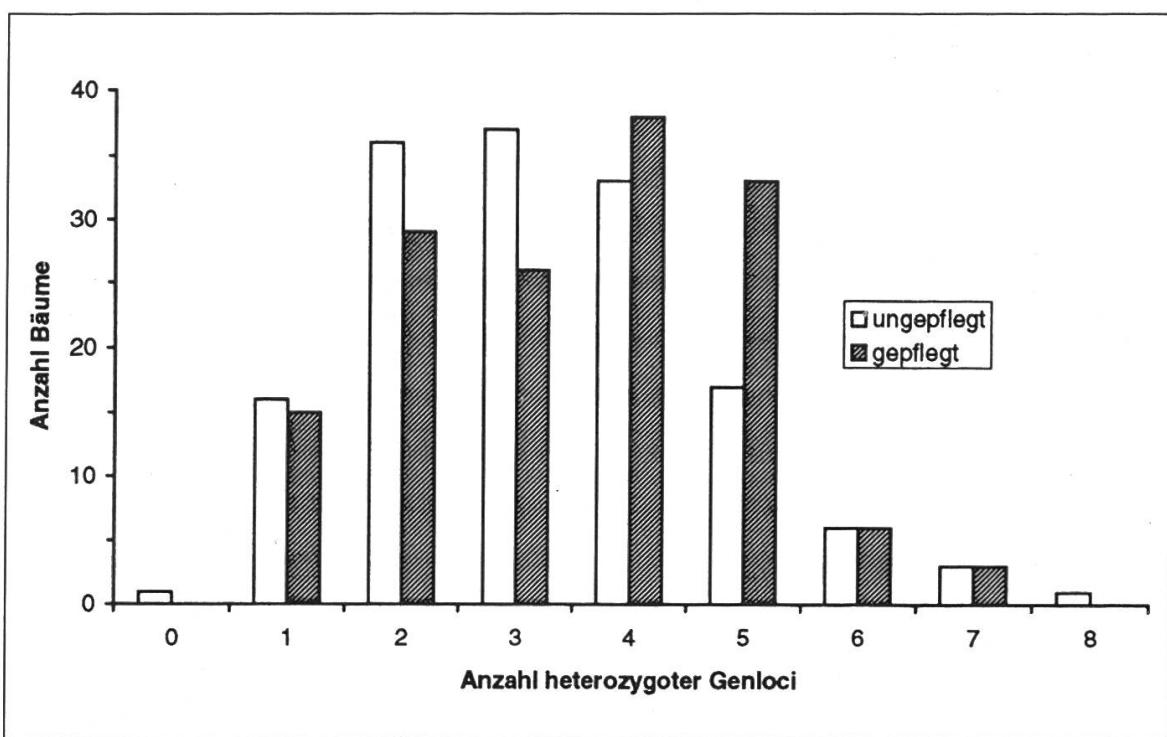
*Tabelle 4.* Genpool-Diversität und hypothetische gametische Multilocus-Diversität (Hypo-Gam) der beiden Kollektive.

schiedlichen Gameten, die auf der Grundlage des untersuchten Genpools von der Population gebildet werden kann.

### 3.13 Heterozygotie

Deutliche Unterschiede zwischen den beiden Kollektiven zeigen sich jedoch beim individuellen Heterozygotiegrad, der den Anteil heterozygoter Genloci an allen untersuchten Genloci eines Individuums misst. Aus *Abbildung 1* geht hervor, dass die Häufigkeitsverteilung der individuellen Heterozygotiegrade im gepflegten Kollektiv deutlich in Richtung höhere Heterozygotiegrade verschoben ist. Die Häufigkeitsunterschiede zwischen gepflegter und ungepflegter Fläche treten fast ausschliesslich bei den Bäumen mit zwei bis vier heterozygoten Genloci auf. In den Randbereichen unterscheiden sich die beiden Flächen hingegen kaum.

*Tabelle 5* gibt die Heterozygotiegrade an den einzelnen Genorten und die Mittelwerte für die beiden Flächen wieder. Der beobachtete Heterozygoten-



*Abbildung 1.* Häufigkeitsverteilung der individuellen Heterozygotiegrade an 14 Genloci für das gepflegte und das ungepflegte Kollektiv.

anteil ( $H_a$ ) ist ein Mass für den Anteil heterozygoter Individuen in einer Population, bezogen auf einen Genort; er ist somit abhängig von den Allelhäufigkeiten des jeweiligen Genortes. Im bedingten Heterozygotenanteil ( $H_c$ ) hingegen ist der beobachtete Heterozygotiegrad auf den maximal möglichen Wert normiert, so dass er unabhängig ist von den zugrundeliegenden Allelhäufigkeiten.

Mit Ausnahme der beiden Genorte LAP-A und MDH-A weisen alle anderen Genorte im gepflegten Kollektiv gleichmässig höhere oder wenigstens gleich grosse beobachtete Heterozygotiegrade auf. Der höhere Heterozygotiegrad am Genlocus MDH-A im ungepflegten Kollektiv ist darauf zurückzuführen, dass an diesem Genort nur im ungepflegten Kollektiv Variation beobachtet wurde, während das gepflegte Kollektiv monomorph erschien. Die mittleren Heterozygotiegrade der beiden Kollektive unterschieden sich deutlich. In der gepflegten Fläche liegt der Mittelwert für  $H_a$  um 9,2% höher als in der ungepflegten Fläche. Die bedingte Heterozygotie zeigt für die einzelnen Genorte eine weniger klare Tendenz zu höheren Werten in der gepflegten Fläche. Der gegenüber dem ungepflegten Kollektiv um 12,3% höhere Mittelwert resultiert hauptsächlich aus den deutlich höheren  $H_c$ -Werten an den drei Genorten IDH-A, 6PGDH-A und PGI-A. Beim letztgenannten Genort wird der Unterschied zwischen den beiden Flächen jedoch nur durch das seltene Allel  $A_3$  mit einer beobachteten Frequenz von 0,3% (!) verursacht, welches nur deshalb so stark ins Gewicht fällt, weil die Individuen aus der Stichprobe der ungepflegten Fläche am entsprechenden Genort vollständig monomorph sind.

Tabelle 5. Beobachtete und bedingte Heterozygotiegrade an den 14 Genloci.

Genlocus	Ungepflegtes Kollektiv		Gepflegtes Kollektiv	
	$H_a [\%]$	$H_c [\%]$	$H_a [\%]$	$H_c [\%]$
LAP-A	46,7	63,1	44,0	62,3
ACO-A	4,0	100,0	4,0	100,0
ACO-B	34,7	35,4	38,0	40,4
DIA-A	7,3	73,3	8,7	76,5
GOT-B	42,7	65,3	48,0	66,7
IDH-A	38,0	54,3	38,0	74,0
MDH-A	9,3	50,0	0,0	nicht definiert
MDH-B	29,3	75,9	40,0	77,9
MDH-C	40,7	81,3	47,3	74,7
NDH-A	0,0	nicht definiert	0,0	nicht definiert
6PGDH-A	11,3	68,0	15,3	100,0
PGI-A	0,0	nicht definiert	0,7	100,0
PGM-A	44,7	53,2	46,7	66,0
SKDH-A	12,0	100,0	19,3	90,6
Mittelwert	22,9	59,2	25,0	66,5

### 3.2 Genetische Unterschiede zwischen den beiden Kollektiven

Der genetische Unterschied zwischen den beiden Kollektiven wurde mit Hilfe des genetischen Abstandes  $d_0$  nach *Gregorius* (1974) quantifiziert. Dieses Mass ist auf einen Wertebereich zwischen «0» und «1» normiert, wobei «0» die vollständige genetische Identität, «1» hingegen die vollständige genetische Verschiedenartigkeit bedeutet. Die auf diese Weise berechneten genischen und genotypischen Abstände sind in *Tabelle 6* angegeben; zusätzlich markiert sind signifikante Ergebnisse nach Überprüfung auf Homogenität der Allel- bzw. Genotypenverteilung mit Hilfe des  $\chi^2$ - und G-Tests (*Lozán*, 1992).

Die genischen Abstände liegen zwischen 0% und 9,3 %. An den meisten Genorten liegen sie in Größenordnungen, die in erster Linie durch methodische Effekte hervorgerufen sein dürften, beispielsweise durch eine ungenügend genaue Erfassung, bedingt durch den beschränkten Stichprobenumfang. An drei Genorten (IDH-A, MDH-A, MDH-B) sind allerdings statistisch signifikante Unterschiede vorhanden, d.h. methodische Effekte allein sind sehr unwahrscheinlich.

Der signifikante Unterschied in den Häufigkeitsverteilungen der genetischen Typen am Genort MDH-A ist darauf zurückzuführen, dass im ungepflegten Kollektiv ein privates Allel mit einer Frequenz von 9,3% beobachtet wurde, welches im gepflegten Kollektiv nicht nachgewiesen werden konnte.

Der Unterschied am Genort IDH-A resultiert aus der unterschiedlichen Häufigkeit der beiden vorherrschenden Allele. Ein Vergleich der beobachte-

*Tabelle 6.* Genetische Abstände zwischen den beiden Kollektiven. Hervorgehoben sind Genorte mit signifikanten Unterschieden in der Häufigkeitsverteilung der genetischen Typen. Für die Homogenitätstests wurden die Allele mit Frequenzen < 5 % in eine Klasse zusammengefasst. Signifikanzniveaus: 0,05 (\*), 0,01 (\*\*), 0,001 (\*\*\*)

Genlocus	genischer Abstand	genotypischer Abstand
LAP-A	0,063	0,107
ACO-A	0,007	0,013
ACO-B	0,067	0,067
DIA-A	0,007	0,013
GOT-B	0,033	0,060
IDH-A	0,093 *	0,133 *
MDH-A	0,093 ***	0,140 ***
MDH-B	0,083 *	0,153
MDH-C	0,067	0,100
NDH-A	0,000	0,000
6PGDH-A	0,007	0,040
PGI-A	0,003	0,007
PGM-A	0,067	0,080
SKDH-A	0,047	0,080
Genpool	0,045	0,06

Tabelle 7. Vergleich der beobachteten genotypischen Struktur an den Genorten IDH-A und MDH-B mit der Hardy-Weinberg-Struktur.

<i>IDH-A</i>		<i>ungepflegt</i>		<i>gepflegt</i>	
<i>Genotyp</i>		<i>beobachtet</i>	<i>erwartet</i>	<i>beobachtet</i>	<i>erwartet</i>
A2A2		24	17,6	10	9,9
A3A3		69	63,8	83	82,8
A2A3		54	66,6	57	57,3
A3A4		3	2,0	0	0
Summe		150	150	150	150

<i>MDH-B</i>		<i>ungepflegt</i>		<i>gepflegt</i>	
<i>Genotyp</i>		<i>beobachtet</i>	<i>erwartet</i>	<i>beobachtet</i>	<i>erwartet</i>
B2B2		1	0,3	0	0,1
B3B3		101	97,9	83	83,1
B4B4		4	1,9	7	5,2
B1B3		9	8,1	10	9,7
B1B4		1	1,1	3	2,4
B2B3		9	11,5	8	6,1
B2B4		3	1,7	0	1,5
B3B4		22	27,5	39	41,9
Summe		150	150	150	150

ten Genotypenfrequenzen mit der aufgrund der Allelhäufigkeiten zu erwartenden Hardy-Weinberg-Strukturen ergibt allerdings weder im gepflegten noch im ungepflegten Kollektiv signifikante Abweichungen (*Tabelle 7*). Am Genlocus MDH-B traten zwar signifikante Häufigkeitsunterschiede auf, die genotypischen Strukturen hingegen zeigen weder gesicherte Unterschiede zwischen den Kollektiven noch Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Struktur (*Tabelle 7*). Obwohl diese Ergebnisse es nicht erlauben, eine gerichtete Selektion gegen bestimmte Genotypen mit absoluter Sicherheit auszuschliessen, lassen sie eine Selektionswirkung der waldbaulichen Eingriffe als eher unwahrscheinlich erscheinen, wenn man davon ausgeht, dass im Elternbestand panmiktische Reproduktionsverhältnisse geherrscht hatten.

#### 4. Diskussion

Bezüglich der genetischen Vielfalt konnten für Allele und Genotypen, die aufgrund der Stichprobengrösse mit einer ausreichenden Genauigkeit nachgewiesen werden konnten (Frequenz  $\geq 5\%$ ), keine Unterschiede festgestellt werden. Die genetische Diversität sowie die hypothetische gametische Multilocus-Diversität

sind in beiden Flächen ebenfalls beinahe identisch. Die waldbaulichen Eingriffe haben aufgrund dieser Ergebnisse demnach an den untersuchten Genorten zu keiner Einengung der genetischen Variation geführt. Unsere Befunde decken sich damit mit den Ergebnissen von *Hussendörfer et al.* (1996) und *Konnert und Spiecker* (1996) für jüngere (Dickung) und ältere (Baumholz) Buchenbestände.

Statistisch signifikante Abweichungen in der Häufigkeitsverteilung von genetischen Typen ergaben die Homogenitätstests an den drei Genloci MDH-A, MDH-B und IDH-A. Von diesen drei Genorten zeigt MDH-A als einziger auch Unterschiede qualitativer Natur, weil das Allel  $A_1$ , das in der ungepflegten Fläche mit einer Frequenz von 9,3% beobachtet werden konnte, in der Vergleichsfläche fehlt. Die anderen beiden Genorte unterscheiden sich in ihrer genetischen Zusammensetzung nur quantitativ. Da jedoch keine Informationen über die genetische Struktur des Elternbestandes vorliegen und die Genotypenverteilung keine eindeutigen Hinweise auf eine gerichtete Selektion gibt, können die an den Genorten MDH-B und IDH-A vorgefundenen Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung der genetischen Typen nicht mit ausreichender Sicherheit auf die waldbaulichen Pflegeeingriffe zurückgeführt werden. Der gleiche Vorbehalt gilt auch für die Unterschiede am Genlocus MDH-A. Allel  $A_1$  konnte im ungepflegten Kollektiv zwar mit einer Frequenz von 9,3% beobachtet werden, was bedeutet, dass seine Häufigkeit mindestens doppelt so gross ist wie im gepflegten Kollektiv, in welchem  $A_1$  mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% ebenfalls in der Stichprobe hätte vorkommen müssen, falls seine Frequenz grösser als 4% ist (*Gregorius*, 1980). Gleichwohl muss bezweifelt werden, dass dieser Unterschied durch die Pflegeeingriffe verursacht worden ist. Aufgrund der Tatsache, dass das Allel  $A_1$  nur in der westlichen, von der Vergleichsfläche abgewandten Hälfte der ungepflegten Fläche beobachtet werden konnte, muss viel eher angenommen werden, dass in diesem Fall ein sogenannter Mutterbaumeffekt vorliegt und die Individuen, welche am Genort MDH-A das Allel  $A_1$  besitzen, alle von einem oder eventuell auch von einigen wenigen Bäumen des Elternbestandes abstammen, die alleinige Träger dieser Variante waren.

Der Vergleich der genetischen Strukturen an 14 Isoenzym-Genloci der beiden Untersuchungsflächen ergab für den Genpool des gepflegten Bestandes einen um 9,2% höheren Heterozygotiegrad. In einer ganzen Reihe von Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass in vielen Fällen zwischen Heterozygotiegrad, Wuchskraft und Vitalität ein positiver Zusammenhang besteht (*El-Kassaby*, 1992; *Bergmann und Ruetz*, 1991; *Shea*, 1989; *Thiébaut et al.*, 1992; *Mitton und Grant*, 1980). Unser Befund steht zudem in Einklang mit Ergebnissen von *Konnert und Spiecker* (1996), die für das Kollektiv der Auslesebäume einen höheren mittleren Heterozygotiegrad fanden als im Rest der Buchen-Population. Es lässt sich daher berechtigterweise annehmen, dass der höhere Heterozygotiegrad des gepflegten Kollektives eine Folge der waldbaulichen Pflegeeingriffe ist. Weil sich die waldbauliche Auslese normalerweise auf die vitalen, sozial herrschenden Bäume konzentriert, die gleichzeitig höhere Heterozygotiegrade aufweisen, sind

diese Individuen in der gepflegten Fläche anteilmässig wahrscheinlich häufiger vertreten als in der ungepflegten Fläche, die noch sehr wenig ausdifferenziert ist.

Geht man davon aus, dass sich auch bei natürlicher Selektion die wuchskräftigeren Individuen durchsetzen werden, ist es sehr wahrscheinlich, dass die beobachteten Unterschiede im durchschnittlichen Heterozygotiegrad mit der Zeit verschwinden werden. Dass sich allfällige, von Durchforstungseingriffen verursachte Unterschiede in den genetischen Strukturen von gepflegten und ungepflegten Beständen mit zunehmendem Bestandesalter wieder ausgleichen dürften, lässt sich aufgrund von Ergebnissen von *Gömöry* (1992) annehmen; ein Vergleich von durchforsteten, natürlich verjüngten Beständen mit Urwaldbeständen bei Fichte ergab nämlich keine signifikanten Unterschiede in den genetischen Strukturen. Aus genetischer Sicht scheint die Auslesedurchforstung damit die natürliche Ausdifferenzierung nicht nur zu beschleunigen, sondern diese derart zu beeinflussen bzw. zu lenken, dass sie in ihrer Wirkung der natürlichen Selektion zeitlich lediglich vorzugreifen scheint.

Die Werte der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversitäten sind in beiden Flächen beinahe identisch. Die beiden Kollektive besitzen folglich ein gleich grosses Potential zur Bildung von genetisch verschiedenen Gameten. Solange keine genauen Kenntnisse über die unterschiedliche adaptive Bedeutung von verschiedenen Allelen vorliegen, darf gestützt auf dieses Ergebnis angenommen werden, dass die beiden Kollektive auch vergleichbare Anpassungsfähigkeiten besitzen.

Waldbauliche Pflegeeingriffe in jungen Beständen scheinen also keine nachteiligen Wirkungen auf die genetischen Strukturen zu haben. Im Gegenteil, sie dürften die Widerstandskraft der Bestände eher verbessern. Abgesehen von der waldbaulichen Wirkung, die zu einer höheren Vitalität und Widerstandskraft der Bäume gegenüber biotischen und abiotischen Einflüssen führt, scheinen sie auf genetischer Ebene auch zu einer leicht höheren individuellen Fitness der Bäume beizutragen, was eher für eine grössere Widerstandskraft von gepflegten Beständen sprechen würde.

In einer Untersuchung über den Einfluss von Nieder- bzw. Hochdurchforstung auf die genetischen Strukturen von Fichtenbeständen beobachtete *Hosius* (1993), dass Pflegeeingriffe selektiv gegen bestimmte Genotypen wirken können. Er sah darin vor allem eine Verlustgefahr für seltene Allele. Zu ähnlichen Vermutungen geben auch zwei Untersuchungen von *Wheeler* und *Jech* (1992) sowie *El-Kassaby* und *Ritland* (im Druck) bei Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) Anlass. Bezuglich der Auswirkungen auf seltene Allele müssen die Ergebnisse von *Hosius* (1993) allerdings mit Vorsicht betrachtet werden, weil sie auf Stichproben von maximal 100 Individuen basieren. Die genetische Struktur der beiden verbleibenden Endbestände wurde sogar nur anhand von je 50 Bäumen analysiert. Bei einer Stichprobengrösse von 50 Individuen können aber nur genetische Typen mit ausreichender Genauigkeit nachgewiesen werden, die mit einer Häufigkeit von mindestens 10% im Untersuchungsbestand vertreten sind.

Aussagen über seltene Allele können demzufolge anhand der erwähnten Untersuchung nur mit grossem Vorbehalt gemacht werden. In der vorliegenden Untersuchung konnte in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von *Bergmann* und *Ruetz* (1991) weder eine Verlustgefahr für seltene Allele noch eine gerichtete Selektion gegen bestimmte Genotypen beobachtet werden.

Alle diese Feststellungen bestätigen die von *Kohlstock* (1993) und *Rotach* (1994) geäusserte Vermutung, dass die waldbaulichen Auslesekriterien den natürlichen zum grossen Teil entsprechen und dass von der waldbaulichen Auslese höchstens relativ geringe Selektionswirkungen zu erwarten sind, da die verwendeten phänotypischen Merkmale wie Schaftform oder Verzweigungstyp relativ geringe Heritabilitäten aufweisen.

Aufgrund unserer Ergebnisse können wir allerdings nicht gänzlich ausschliessen, dass die genetische Vielfalt und damit auch die Anpassungsfähigkeit durch Pflegeeingriffe nicht beeinflusst wird. Die untersuchten 14 Genloci stellen ja nur einen sehr kleinen Teil des gesamten Genoms dar, und es ist möglich, dass die Auslese an anderen, nicht untersuchten Genorten eine gerichtete Selektion bewirkt hat. Ferner ist zu berücksichtigen, dass seltene Allele selbst bei einer Stichprobengrösse von 150 Individuen pro Untersuchungsfläche erst ab einer Häufigkeit von etwa 4% mit ausreichender Sicherheit nachgewiesen werden können.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass unsere Ergebnisse keine Hinweise dafür liefern, dass die genetische Variation durch die waldbauliche Pflege in den ersten 60 Jahren kleiner geworden ist als bei natürlicher Selektion. An einigen Genorten sind wohl Unterschiede in der genetischen Struktur der beiden Kollektive zu beobachten, diese Unterschiede sind aber eher auf räumlich unterschiedliche genetische Strukturen im Elternbestand zurückzuführen als auf eine Selektionswirkung der waldbaulichen Eingriffe. Unsere Resultate decken sich damit gänzlich mit Ergebnissen, die von *Knowles* (1985), *Cheliak et al.* (1988), *Bergmann* und *Ruetz* (1991) und *Konnert* und *Specker* (1996) berichtet worden sind.

## **Zusammenfassung**

Durch einen an 14 Isoenzym-Genloci durchgeföhrten Vergleich zwischen einem gepflegten und einem ungepflegten Kollektiv wurden mögliche Einflüsse von waldbaulichen Pflegeeingriffen auf die genetische Struktur eines jungen Buchenbestandes analysiert. Die Untersuchung ergab für beide Kollektive praktisch identische Werte für die genetische Vielfalt und die genetische Diversität. Der beobachtete Heterozygotiegrad zeigte im gepflegten Kollektiv allerdings einen um 9,2% höheren Mittelwert. Signifikante Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung von genetischen Typen konnten an drei Genorten beobachtet werden. Diese Unterschiede sind allerdings eher durch unterschiedliche genetische Strukturen im Elternbestand bedingt als durch eine selektive Wirkung der Durchforstungseingriffe. Aufgrund der Ergebnisse wird angenommen, dass die Durchforstung im untersuchten Beispiel keine negativen Auswirkungen auf die genetische Vielfalt ausgeübt hat und entsprechend keine nach-

teiligen Wirkungen für die Anpassungsfähigkeit des gepflegten Kollektives zu erwarten sind. Vielmehr lässt der höhere Heterozygotiegrad in der gepflegten Fläche eher darauf schliessen, dass dieses Kollektiv eine höhere Widerstandskraft aufweist, als der vergleichbare ungepflegte Bestandesteil im selben Alter.

## Résumé

### **L'influence d'interventions sylvicoles sur la structure génétique d'un jeune peuplement de hêtres (*Fagus sylvatica L.*)**

L'influence des interventions sylvicoles sur la structure génétique et la diversité de deux jeunes peuplements de hêtres âgés de 60 ans a été analysée sur la base de 14 systèmes enzymatiques et 150 arbres dans chaque peuplement. Un des peuplements a été normalement éclairci avec un tournus de 5 à 10 ans tandis que l'autre n'a jamais été traité. Les éclaircies n'ont montré aucune influence sur la multiplicité ainsi que sur la diversité génétique. L'hétérozygotie était toutefois en moyenne 9,2% plus haute dans le peuplement éclairci que dans le peuplement non traité. Des différences significatives dans la fréquence de répartition des types génétiques purent être observées sur 3 systèmes enzymatiques. Ces différences sont toutefois plutôt dues à des structures génétiques différentes du peuplement mère qu'à un effet sélectif des interventions sylvicoles. Sur la base des résultats, il est admis que l'éclaircie sélective dans l'exemple étudié n'a pas exercé une influence négative sur la diversité génétique et que, en conséquence n'a pas d'effet négatif sur la capacité d'adaptation du peuplement soigné. La sélection causée par l'éclaircie ne semble pas apparaître comme différente de la sélection naturelle. De plus, le plus haut degré d'hétérozygotie dans la parcelle soignée laisse plutôt conclure, que ce collectif montrera une plus grande capacité de résistance que le peuplement non traité à âge égal.

Traduction: Raphaël Guerdat

## Summary

### **The Influence of Silvicultural Interventions on the Genetic Structure of a Young Beech Stand (*Fagus sylvatica L.*)**

The influence of silvicultural management on genetic structure and diversity of two naturally regenerated, 60-year old beech stands was investigated, using 14 isozyme loci and 150 trees in each stand. One stand has been normally thinned every 5 to 10 years while the other stand remained untreated.

Thinning showed no influence on genetic multiplicity and diversity. Heterozygosity, however, was on average 9.2% higher in the thinned stand compared to the untreated stand. Significant heterogeneities in allele frequencies between the two stands were apparent at 3 loci. These differences, however, reflect a difference in the genetic structure of the parent population rather than an effect of directional selection caused by thinning. It is concluded that thinning produced no negative effect on genetic diversity and adaptability of the investigated population. Selection caused by thinning does not

appear to differ from natural selection. Effects of natural selection, however, appear to be anticipated by the thinning, leading to a faster increase in heterozygosity in the thinned stand compared to the untreated stand.

### Literatur

- Bergmann, F., Scholz, F. (1987): The impact of air pollution on the genetic structure of Norway spruce. *Silvae Genetica* 36: 80–83.
- Bergmann, F., Ruetz, W. (1991): Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. *Forest Ecology and Management* 46: 39–47.
- Bush, R.M., Smouse, P.E., Ledig, F.T. (1987): The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity: the relationship between heterozygosity and growth rate in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Evolution* 4: 787–798.
- Bush, R.M., Smouse, P.E. (1991): Evidence for the adaptive significance of allozymes in forest trees. *New Forests* 6: 179–196.
- Cheliak, W.M., Murray, G., Pittel, J.A. (1988): Genetic effects of phenotypic selection in white spruce. *Forest Ecology and Management* 24: 139–149.
- Dieterich, V. (1939): Forstliche Betriebswirtschaftslehre, 3 Bände. 1. Auflage, Berlin (1939); 2. Auflage, Berlin (1950).
- Dieterich, H., Müller, S., Schlenker, G. (1970): Urwald von morgen – Bannwaldgebiete der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. 126–136.
- El-Kassaby, Y.A. (1992): Domestication and genetic diversity – should we be concerned? *Forestry Chronicle* 68 (6):687–700.
- El-Kassaby, Y.A., Ritland, K.: Impact of Selection and Breeding on the Genetic Diversity in Douglas-fir. *Conservation Biology* (in press).
- Geburek, T., Thurner, G. (1993): Verändert sich der Genpool von Waldbeständen durch forstwirtschaftliche Massnahmen? *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 110: 49–62.
- Gömöry, D. (1992): Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations. *Forest Ecology and Management* 54: 215–223.
- Gregorius, H.-R. (1980): The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Biometrics* 36: 643–652.
- Hattemer, H.H. (1994): Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume. *Schweiz. Z. Forstwes.* 145: 953–975.
- Hosius, B. (1993): Wird die genetische Struktur eines Fichtenbestandes von Durchforstungseingriffen beeinflusst? *Forst und Holz* 48: 306–308.
- Houghton, J.T., Callander, B.A., Varney, S.K. (1992): Climate Change 1992, supplementary report. Cambridge University Press. 200 S.
- Hussendörfer, E. (1996): Wird «Biodiversität» durch eine künstliche Bestandesbegründung beeinflusst? In: Müller-Starck, G.: Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. Ecomed Verlag, Landsberg: 160–176.
- Hussendörfer, E., Schütz, J.Ph., Scholz, F. (1996): Genetische Untersuchungen zu phänotypischen Merkmalen an Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schweiz. Z. Forstwes.* 147: 785–802.
- Hussendörfer, E., Müller-Starck, G. (1997): Genetische Aspekte der dauerwaldartigen Waldwirtschaft. *Der Dauerwald* 16: 54–68.
- Knowles, P. (1985): Comparison of isozyme variation among stands and plantations: Jack pine and black spruce. *Can J. For. Res.* 15: 902–908.
- Kohlstock, N. (1993): Auswirkungen waldbaulicher Behandlungen auf die genetische Struktur der Bestände. *Forstarchiv* 64: 70–72.
- Konnert, M. (1992): Genetische Untersuchungen in geschädigten Weisstannenbeständen Süddeutschlands. Mitt. d. Forstl. Versuchsanst. Baden-Württemberg, Heft 167. Freiburg i. Br.
- Konnert, M., Specker, H. (1996): Beeinflussen Nutzungen einzelner Bäume die genetische Struktur von Beständen? AFZ/Der Wald 23: 1284–1291.
- Ledig, F.T. (1992): Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* 63: 87–108.

- Leibundgut, H.* (1945): Über Zukunftsaufgaben unserer Waldwirtschaft. In: Über die Bedeutung des Schweizer Waldes. Schweiz. Naturschutzbücherei, Band 1, Basel.
- Leibundgut, H.* (1949): Grundzüge der schweizerischen Waldbaulehre. Forstwissenschaftliches Centralblatt 68: 257–291.
- Lozán, J.L.* (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Parey, Berlin.
- Mitton, J.B., Grant, M.C.* (1980): Observation on the ecology and evolution of quaking aspen, *Populus tremuloides*, in the Colorado front range. Am. J. Bot. 67: 202–209.
- Müller-Starck, G.* (1989): 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. Springer, Berlin. S. 127–142.
- Müller-Starck, G.* (1993): Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Schriften aus der Forstl. Fak. d. Univ. Göttingen u. d. Niedersächs. Forstl. Versuchsanst., Band 112. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. Main. 163 S.
- Müller-Starck, G.* (1994): Die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress. Schweiz. Z. Forstwes. 145: 977–997.
- Müller-Starck, G., Hattemer, H.H.* (1989): Genetische Auswirkung von Umweltstress auf Altbestände und Jungwuchs der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Forstarchiv 60: 17–22.
- Müller-Starck, G., Starke, R.* (1993): Inheritance of Isoenzymes in European Beech (*Fagus sylvatica* L.). Journal of Heredity 84: 291–296.
- Müller-Starck, G., Hussendörfer, E., Sperisen, C.* (1995): Genetische Diversität bei Waldbäumen – eine Voraussetzung für das Überleben unserer Wälder. In: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (Hrsg.): Erhaltung der Biodiversität – eine Aufgabe für Wissenschaft, Praxis und Politik. Forum für Wissen 1995: 59 S.
- Rotach, P.* (1994): Genetische Vielfalt und praktische forstliche Tätigkeit: Probleme und Handlungsbedarf. Schweiz. Z. Forstwesen 145: 999–1020.
- Savolainen, O., Kärkkäinen, K.* (1991): Effect of forest management on gene pools. New Forests 6: 329–345.
- Scholz, F.* (1993): Anforderungen an die forstliche Forschung aufgrund der prognostizierten Klimaänderungen. Allgem. Forst- und Jagdzeitung 104: 592–595.
- Shea, K.L.* (1989): The relationship between heterozygosity and fitness in Engelmann spruce and subalpine fir. Am. J. Bot. 76: 153–154.
- Strauss, H.S.* (1986): Heterosis at allozyme loci under inbreeding and crossbreeding in *Pinus attenuata*. Genetics 113: 115–134.
- Thiébaut, B., Comps, B., Leroux, A.* (1992): Relation hauteur-génotype dans une régénération naturelle de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), équienne et âgée de 18 ans. Ann. Sci. For. 49: 321–335.
- Thomasius, H.* (1991): Mögliche Auswirkungen einer Klimaveränderung auf die Wälder Mittel-europas. Forstw. Cbl. 110: 305–330.
- WCMC (World Conservation Monitoring Center)* (1992): Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources. Chapman & Hall. 585 S.
- Wheeler, N.C., Jech, K.S.* (1992): The use of electrophoretic markers in seed orchard research. New Forests 6: 311–328.

#### Dank

Die Gewinnung des Versuchsmaterials erfolgte unter Mitwirkung von Herrn Diplom-Forstwirt S. Thumm und Herrn D. Dägele (FVA Freiburg); ihnen gebührt unser besonderer Dank. Die Untersuchung wurde durch finanzielle Mittel des Landes Baden-Württemberg ermöglicht (UFO 55-95-6).

#### Verfasser:

Urs Lauber, dipl. Forsting. ETH, Gruppe Forstgenetik, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), CH-8903 Birmensdorf.

Dr. Peter Rotach, dipl. Forsting. ETH, Departement Wald- und Holzforschung, Professur für Waldbau, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich.

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