

# Bestimmung der genetischen Konstitution von Buchen-Beständen (*Fagus sylvatica* L.) entlang eines Höhentransektes von Freiburg auf den Schauinsland

Von S. LÖCHELT und A. FRANKE

Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Abteilung Botanik und Standortkunde, Arbeitsbereich Forstpflanzenzüchtung, Wonnhaldestraße 4, D-79100 Freiburg, Germany

(Eingegangen 18. August 1995)

## Zusammenfassung

Entlang eines Höhentransektes von Freiburg (240 m ü.NN) auf den dortigen Hausberg „Schauinsland“ (1284 m ü.NN) wurden 7 verschiedene autochthone Buchen-Bestände (*Fagus sylvatica* L.) in unterschiedlichen Höhenlagen ausgewählt, um ihre genetischen Strukturen miteinander zu vergleichen und Rückschlüsse auf eine mögliche genetische Anpassung an die jeweilige Standorthöhenlage zu ziehen. Ergänzt wurde das Untersuchungsmaterial durch Proben von 40 „Wetterbuchen“ (phänotypisch bizarren, wettergeprägten Buchen-Solitären der Schauinsland-Gipfelregion) und aus einem Bestand aus der Schwarzwald-Vorbergzone. Mit Hilfe von Isoenzymanalysen an Knospengewebe wurden verschiedene genetische Parameter und Variationsmaße ermittelt. Zwar konnten an den untersuchten Genloci keine Alleltypenunterschiede festgestellt werden, es gab aber Hinweise auf Höhenlagenabhängigkeiten bei den Allelhäufigkeiten. Bei den berechneten Variationsmaßen konnte kein gerichteter Höhentrend nachgewiesen werden. Einige Ergebnisse deuteten jedoch auf spezifische Anpassungsprozesse innerhalb der untersuchten Buchen-Populationen hin. Die höchsten Werte für Anzahl gefundener Allele, Allele pro Locus und seltene Allele wurden für einen nicht bzw. nur sehr unregelmäßig bewirtschafteten Hochlagenbestand auf blocküberlagertem Steilhang sowie für die „Wetterbuchen“ ermittelt. Die Möglichkeiten natürlicher und anthropogener Selektion werden diskutiert. Obwohl die Ergebnisse nach der Bestätigung durch Analysen an weiteren Höhentransekten in anderen Wuchsgebieten bedürfen, wird der Forstpraxis dennoch bereits empfohlen, eine höhenzonale Untergliederung von Buchen-Vorkommen zu beachten und ein Verbringen von Vermehrungsgut aus Tief- in Hochlagen bzw. umgekehrt zu vermeiden. Generhaltungsmaßnahmen für Buche müssen sich gleichfalls an der Höhenlage orientieren.

**Schlagwörter:** Buche, *Fagus sylvatica* L., Höhentransekt, genetische Konstitution, Isoenzymanalyse, genetische Variation, Selektion, Höhenlagenanpassung, Generhaltung.

**FDC:** 165.3; 165.5; 176.1 *Fagus sylvatica*, (430); (234.5).

## Summary

*Title of the paper: Genetic constitution of Beech stands (Fagus sylvatica L.) along an altitudinal transect from Freiburg to the top of "Mount Schauinsland".*

Along an altitudinal transect from Freiburg (240 m above sea level) to the top of "Mount Schauinsland" (1284 m above sea level) in the Black Forest (Germany) the genetic constitution of 7 autochthonous Beech stands (*Fagus sylvatica* L.) was studied by using isozyme analysis in order to get information about possible genetic adaptation of Beech populations to sites at different altitudes. The results were compared to the genetic structures of a group of 40 wind and ice shaped solitary Beeches (relicts or former closed woodland) from the top region and a wide ridge of "Mount Schauinsland" (about 1250 m above

sea level), and of one Beech stand from a Black Forest foothill ("Mount Schönberg"; 500 m above sea level), which is already located in a different growth area with a milder climate. It is shown that there are genetic structure differences among the Beech populations from different altitudes. So i.e. the frequencies of certain alleles change significant from the lower to the higher elevations. The highest amounts of different alleles, alleles per genelocus and rare alleles were found within an untreated or at least unregularly treated Beech stand on a steep and rocky slope at a high altitude and within the group of the solitary Beeches from the top region. Other genetic variation parameters also show that high and low elevation Beech stands are different. The effects of natural and man made selection are discussed. Although the results have to be proved by further genetics studies it is already suggested not to transfer reproductive material from Beech stands of lower altitudes up to higher elevations and vice versa. Considering a possible genetic elevation adaptation Beech stands have to be selected very carefully for gene conservation purposes.

**Key words:** Beech, *Fagus sylvatica* L., altitudinal transect, genetic constitution, isozyme analysis, genetic variation, selection, altitudinal adaptation, gene conservation.

## Einleitung

In Anpassung an unterschiedliche Höhenlagen lassen viele Baumarten phänotypische Unterschiede erkennen, die zumindest teilweise genetisch und nicht umweltbedingt sind. Bekannt sind beispielsweise die schmal- und breitkronigen Standortrassen der Gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.), die als standortangepasste natürliche Selektionen an Hoch- bzw. Tieflagen aufzufassen sind (ROHMEDER und SCHÖNBACH, 1959). SCHMIDT-VOGT (1964) stellte für 1- und 2jährige Sämlinge verschiedener Herkünfte der Fichte (*Picea abies* (L.) KARST.) anhand unterschiedlicher Johannistriebbildung statistisch gesicherte Korrelationen zur jeweiligen Höhenlage des Ursprungsortes fest. Auch HOLZER (1966, 1988) wies für alpine Fichtenvorkommen mittels verschiedener morphologischer und physiologischer Sämlingsparameter entsprechende genetische Höhenlagenanpassungen nach. BERGMANN (1988) berichtet über eine klinale Variation mit der Höhenlage, die er bei Fichten entlang eines Höhentransektes in den Seetaler Alpen an einigen Enzym-Genloci beobachtete und die als Selektionsfolgen durch graduell sich ändernde Klimafaktoren des Gebirges entstanden sein könnten. GRANT und MITTON (1977; zit. nach NEALE und ADAMS, 1985) beschreiben derartige klinale Trends auch für *Picea engelmannii* PARRY ex ENGELM. und *Abies lasiocarpa* (HOOK.) NUTT. Bei Untersuchungen entlang eines steilen Höhentransektes stellten sie nahe der Waldgrenze eine starke Änderung der Allelhäufigkeiten am Peroxidase-Locus fest. Leider sind derartige Höhenlagenanpassungen vielfach verwischt oder ganz verschwunden, seit der Mensch nicht stand-

ortangepaßtes Vermehrungsgut (das sind Saatgut, Pflanzen und Pflanzenteile) künstlich in autochthone Waldbaumpopulationen eingebracht hat.

Wenngleich phänotypische Unterschiede mitunter nur schwer zu erkennen sind, so ist auch bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.) die Ausbildung von Standortrasen oder Ökotypen in Abhängigkeit von der Höhenlage zu vermuten. VON WUEHLISCH et al. (1993) untersuchten im Rahmen eines internationalen Buchen-Provenienzversuchs phänologische Unterschiede von 73 Buchen-Herkünften auf einer Versuchsfläche in Belgien. Sie berichten u. a. über zwei Buchen-Herkünfte, die aus Lagen oberhalb und unterhalb 300 m ü. NN im Harz (Forstamt Seesen) stammten und die im Versuch zu unterschiedlichen Zeitpunkten austrieben, was für eine genetische Höhenlagenanpassung spricht.

Für die Frage der Generhaltung standortangepaßter Populationen, wie auch für die amtliche Ausweisung von Herkunftsgebieten zur Gewinnung von ausgewähltem Vermehrungsgut ist die Kenntnis derartiger genetischer Unterschiede von besonderer Bedeutung. Im Rahmen von Untersuchungen zur genetischen Konstitution baden-württembergischer Buchen-Populationen stellte sich daher die Frage, inwieweit sich autochthone Buchen-Bestände in einem relativ kleinen Gebiet, das jedoch eine sehr große Differenzierung in der Höhenlage und damit klimatisch bedingte, unterschiedliche Standortbedingungen besitzt, genetisch unterscheiden lassen. Zur Klärung dieser Frage wurden sieben Buchen-Bestände entlang eines Höhentransektes von Freiburg (240 m ü. NN) auf den Schauinsland, eine 1284 m hohe Randerhebung des Schwarzwaldes, ausgewählt und mit Hilfe von Isoenzymen als Genmarkern analysiert.

## Material und Methoden

### Untersuchungsbestände

Alle untersuchten Buchen-Bestände liegen im Bergwald des Stadtwaldes Freiburg und besitzen einen durchschnittlichen Buchenanteil von ca. 90 %. Nach der forstlichen Standortkartierung stocken sie im Teilbezirk West und Süd des Einzelwuchsbezirks 3/10, Südschwarzwald. Die Buche gehört hier in allen Höhenstufen und auf allen Standorteinheiten zur Naturwaldgesellschaft (kolline bis hochmontane Zonalwaldgesellschaften unter Beteiligung der Buche; vgl. SCHLENKER und MÜLLER, 1978).

Zu Vergleichszwecken wurden 40 sogenannte „Wetterbuchen“ des Schauinsland-Gipfelbereichs sowie ein Buchen-Bestand vom Schönberg, einem Schauinsland vorgelagerten 645 m hohen jurassischen Zeugenberg, in die Analysen miteinbezogen. Bei den „Wetterbuchen“ handelt es sich um alte, phänotypisch sehr bizarre Buchen-Solitäre, die in extremer Exposition (Kamm-/Gipfellage; > 1000 m ü. NN) durch Windschliff, Eisenhang und Verbiß durch Weidevieh geformt wurden. Sie stellen Reste von ehemals geschlossenen Weidbuchen-Hainen dar, die in früheren Zeiten dem Weidevieh Schutz und Mast boten (FEUCHT, 1939; SCHWABE und KRATOCHWIL, 1987). Bei den Auswertungen wurden die verschiedenen „Wetterbuchen“ zusammengefaßt und als ein Kollektiv (Bestand Nr. 8) betrachtet.

Der Buchen-Bestand vom Schönberg (Bestand Nr. 9) stockt in einer Höhenlage von 500 m ü. NN und liegt im Wuchsbezirk 1/08, Markgräflerland. Er gehört damit zum Wuchsgebiet Oberrheinisches Tiefland, das sich klimatisch und standörtlich stark vom Wuchsgebiet Schwarzwald unterscheidet. Die Regionalwaldgesellschaft ist hier ein meist buchenreicher Laubmischwald (Arbeitskreis Standortkartierung, 1985).

Tabelle 1 enthält einige wichtige Angaben zu Alter und Standort der ausgewählten Bestände: So stellt der Standort des Bestandes Nr. 1 einen Hochleistungsstandort für alle Hauptbaumarten dar. Die Buche ist hier besonders vital und konkurrenzstark. Die Bestände 2 bis 5 stocken auf durchschnittlichen Buchen-Standorten mit mittlerem Wasserhaushalt. Bei den Standorten der Bestände 6 bis 9 handelt es sich um eher trockene Standorte. Die Buche ist zwar noch vital, zeigt aber bereits eine geringere Wuchsleistung. Für die „Wetterbuchen“ liegt keine Standortkartierung vor, da sie außerhalb Waldes auf Wiesenfreiflächen stehen. Es handelt sich z. T. um exponierte Lagen, wobei in der Mehrzahl der Fälle gleichfalls mit lehmig-grusigen Bodensubstraten gerechnet werden kann. Der Wasserhaushalt wird als mäßig frisch (bis frisch) eingeschätzt, wobei es im Sommerhalbjahr zu Trockenstreß kommen kann.

### Genetische Analyse

Für die Isoenzymanalysen wurden pro Bestand Knospen von 40 Bäumen gewonnen und bis zur Aufarbeitung bei -70 °C gelagert. Zur Herstellung der Enzymrohextrakte wurden die Knospen mit einem 0,1 M Tris-HCL-Puffer homogenisiert, der

Tab. 1. – Kurzbeschreibung der ausgewählten Buchenbestände.  
Characterization of the investigated Beech stands.

Nr.	Distr./Abt.	Alter (Jahre)	Höhenlage	Höhenstufe *)	Niederschlag **)	Temperatur **)	Standorteinheit
1	1/20 a 10+13	120-160	350 m	ko	950 mm	10,0 °C	frischer lehmiger Steinschutt-Boden
2	1/20 a 10+13	120-160	550m	sm	-	-	mäßig frischer lehmiger Steinschutt-Winterhang
3	1/23 a 9	95-135	650 m	sm	1100 mm	-	mäßig frischer lehmiger Steinschutt-Winterhang
4	1/30 a 14	110-160	700 m	sm	-	-	mäßig frischer Steinschutt-Winterhang
5	8/1 a 10+15	85-155	900 m	mo	-	-	mäßig frischer lehmig-grusiger Winterhang
6	8/2 arB ***)	145-175	1100 m	hm	-	-	Hochlagen Block- und Felshang
7	8/4 a 16	130-250	1200 m	hm	1800 mm	-	lehmig grusiger Hochlagen-Sommerhang
8	Wetterbuchen	> 200	1250 m	hm	1600 mm	5,3 °C	Freifläche, nicht kartiert
9	2/2 a 14	110-140	500 m	ko	900 mm	9,0 °C	mäßig trockener Kalkschutthang

\*) ko: kollin (atlantisch kolliner Laubmischwald)

sm: submontan (atlantisch submontaner Buchen-Eichen-Tannen-Wald)

mo: montan (montaner Buchen-Tannen-Wald)

hm: hochmontan (hochmontaner Bergmischwald mit Buche, Bergahorn, Tanne)

\*\*\*) Jahresdurchschnittswerte, geschätzt im Anhalt an Werte der nächstgelegenen Wetterstation

\*\*\*\*) arB: Bestand in außerregelmäßiger Bewirtschaftung (d.h.: forstlicher Hiebssatz maximal 1 m<sup>3</sup> Holz/Jahr/ha)

Tab. 2. – Zusammensetzung der Puffer für die Stärkegel-Elektrophorese.  
Puffers used for starch gel electrophoresis.

Nr.	Elektrodenpuffer/pH	Gelpuffer/pH
1 *)	0.05 M LiOH - 0.19 M Borsäure/8.1	0.05 M Tris - 0.01 M Zitronensäure/8.1 **)
2	0.14 M Tris - 0.04 M Zitronensäure/7.5	verdünnter Elektrodenpuffer (2.5 : 1)
3	0.14 M Tris - 0.04 M Zitronensäure/7.0	verdünnter Elektrodenpuffer (2.5 : 1)

\*) vgl. LUNDKVIST (1979)

\*\*) enthält 10% Elektrodenpuffer

Tab. 3. – Enzymsysteme, Puffersysteme und untersuchte Genloci.  
Enzyme systems, puffer systems and investigated gene loci.

Enzymsystem	E.C.-Nr.	Puffersystem	untersuchte Loci
ACONITASEN	4.2.1.3	2	ACO-A, ACO-B
ISOCITRAT-DEHYDROGENASEN	1.1.1.42	3	IDH-A
MALAT-DEHYDROGENASEN	1.1.1.37	3	MDH-A, MDH-B, MDH-C
MENADION-REDUKTASEN	1.6.99.2	1	MR-A
NADH-DEHYDROGENASE	1.6.99.3	2	NADH-A
6-PHOSPHOGLUCONAT-DEHYDROGENASEN	1.1.1.44	2	6-PGDH-A, 6-PGDH-B, 6-PGDH-C
PHOSPHOGLUCO-ISOMERASEN	5.3.1.9	1	PGI-B
PHOSPHOGLUCO-MUTASEN	2.7.5.1	3	PGM-A
SHIKIMAT-DEHYDROGENASEN	1.1.1.25	3	SKDH-A

zur Inhibition von enzymabbauenden Substanzen, wie z. B. Phenolen und Tanninen, 2 % Polyvinylpyrrolidon und 1 % Mercaptoethanol enthielt. Die Trennung der Proteinrohextrakte erfolgte mittels horizontaler Stärkegelelektrophorese. Die Gelkonzentration betrug dabei 12 % bzw. 12,5 %. Die verwendeten Puffersysteme sind der Tabelle 2 zu entnehmen. Die enzyspezifischen Anfärbungen erfolgten in Anlehnung an SHAW und PRASAD (1970), CHELIAK und PITEL (1984) sowie LINHART et al. (1980). Die 9 analysierten Enzymsysteme und die ausgewerteten Genorte sind in Tabelle 3 wiedergegeben. Die Interpretation der angefärbten Zymogramme beruhte auf Angaben von MERZEAU et al. (1989), MÜLLER-STARCK (1985, 1989; pers. Mitteilung) und THIÉBAUT et al. (1982).

## Ergebnisse

### Beobachtete Allele

Von den 14 untersuchten Genloci waren 11 polymorph, d. h., sie zeigten, wenn auch nicht in allen Beständen, Variation. Keine Variation fand sich an den Genloci MDH-A, NADH-A und PGI-B, wobei die beiden Genloci MDH-A und NADH-A auch in einer anderen Untersuchung, die 25 Buchen-Populationen aus ganz Baden-Württemberg umfaßte, keine Variation zeigten (LÖCHELT, unveröffentlicht).

Die Anzahl der gefundenen Allele an den polymorphen Genloci variierte zwischen 2 (MDH-C, 6-PGDH-A) und 6 (MDH-B, 6-PGDH-C). In einigen Fällen (z. B. PGM-A) konnte dabei ein sogenannter Majorpolymorphismus (6 oder mehr Allele mit mittleren Häufigkeiten), zumeist aber ein Minorpolymorphismus (ein sehr häufiges und ein oder mehrere seltene Allele) beobachtet werden.

Da entlang des Höhentransektes an den genannten Genloci keine unterschiedlichen Alleltypen auftraten, werden nachfolgend primär die Verschiebungen der festgestellten Allelhäufigkeiten betrachtet. Weiterhin werden verschiedene genetische Parameter, die die Vielfalt und Diversität der Bestände beschreiben, miteinander verglichen.

### Allelhäufigkeiten

Die Allelhäufigkeiten (Tab. 4a bis c) differieren unabhängig von der Höhenlage der beprobten Bestände an allen Genloci. Allerdings ist an einigen Loci der Trend einer kontinuierlichen Verschiebung zu beobachten. So unterscheiden sich die Allelhäufigkeiten der hochmontanen Bestände (Bestand Nr. 6 bis 8) am IDH-A-Locus statistisch signifikant von denen des kollinen Bestandes Nr. 1 (G-Test,  $P = 0,05$ ). Grund hierfür ist die Zunahme der Häufigkeit des Allels IDH-A<sub>2</sub> von 16,2 % (Tiefelage) auf im Mittel 33,7 % (Nr. 6: 36,3 %; Nr. 7: 31,3 % und Nr. 8: 33,8 %) in den höheren Lagen. Das Allel IDH-A<sub>2</sub> tritt dabei in den Tieflagen fast immer in Form des heterozygoten Genotyps A<sub>2</sub>A<sub>3</sub> auf. In den höheren Lagen kommt jedoch häufig auch der homozygote Genotyp A<sub>2</sub>A<sub>2</sub> vor.

Am Genlocus 6-PGDH-C kann zwar tendenziell eine Zunahme des Allels C<sub>1</sub> von der Tieflage zur Hochlage nachgewiesen werden, der Unterschied in den Allelhäufigkeiten des kollinen und der hochmontanen Bestände ist jedoch statistisch nicht signifikant. Am A-Locus des gleichen Enzymsystems nimmt das Allel 6-PGDH-A<sub>2</sub> dagegen in seiner Häufigkeit vom kollinen Bestand Nr. 1 (350 m) zum submontanen Bestand Nr. 4 (700 m) zunächst ab, danach aber wieder zu.

Statistisch signifikante Unterschiede in der Allelbesetzung finden sich am PGM-A-Locus (G-Test,  $P = 0,01$ ), einem Genort mit Majorpolymorphismus. Hier kommt es zu einer Umkehrung des häufigsten Allels in Abhängigkeit von der Höhenlage: Im kollinen Bestand Nr. 1 ist das Allel A<sub>3</sub> mit 30 %, das Allel A<sub>4</sub> mit 67,5 % vertreten. In dem hochmontanen Bestand Nr. 7 ist das Allel A<sub>3</sub> dagegen mit 61,3 % und das Allel A<sub>4</sub> mit nur 38,7 % vertreten. Interessanterweise tritt auch in dem hochmontanen Bestand Nr. 6 (Bestand in außerregelmäßiger Bewirtschaftung) und bei den „Wetterbuchen“ (Nr. 8) an diesem Genlocus das Allel A<sub>3</sub> am häufigsten auf.

Weitere statistisch signifikante Unterschiede (G-Test,  $P = 0,01$ ) in der Verteilung der Allelhäufigkeiten der Tief- und der Hochlagenbestände sind am ACO-B-Locus nachweisbar: Das

Tab. 4a. – Allelhäufigkeiten in den 9 untersuchten Buchen-Beständen  
Allele frequencies in 9 investigated Beech stands.

Gen locus	Bestand-Nr.								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
ACO-A <sub>1</sub>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,938	1,000
ACO-A <sub>3</sub>	-	-	-	-	-	-	-	0,062	-
ACO-B <sub>1</sub>	0,138	0,266	0,225	0,300	0,237	0,425	0,350	0,325	0,188
ACO-B <sub>3</sub>	0,863	0,696	0,775	0,688	0,750	0,575	0,650	0,650	0,788
ACO-B <sub>4</sub>	-	0,038	-	0,012	0,013	-	-	0,025	0,024
IDH-A <sub>2</sub>	0,162	0,287	0,350	0,350	0,200	0,363	0,313	0,338	0,162
IDH-A <sub>3</sub>	0,837	0,712	0,625	0,650	0,800	0,637	0,687	0,662	0,813
IDH-A <sub>4</sub>	-	-	0,025	-	-	-	-	-	0,025
MDH-B <sub>2</sub>	0,063	0,038	0,087	0,025	0,025	0,050	0,025	0,050	0,038
MDH-B <sub>3</sub>	0,063	0,025	-	0,050	0,025	0,013	0,025	-	0,050
MDH-B <sub>4</sub>	-	-	0,013	-	-	0,038	-	-	-
MDH-B <sub>5</sub>	-	-	0,013	-	-	-	-	-	0,013
MDH-B <sub>6</sub>	0,750	0,837	0,712	0,738	0,913	0,725	0,837	0,837	0,788
MDH-B <sub>7</sub>	0,125	0,100	0,175	0,188	0,038	0,175	0,122	0,112	0,112
MDH-C <sub>2</sub>	0,275	0,250	0,300	0,300	0,175	0,262	0,237	0,225	0,237
MDH-C <sub>4</sub>	0,275	0,750	0,700	0,700	0,825	0,738	0,762	0,775	0,763

Tab. 4b. – Allelhäufigkeiten in den 9 untersuchten Buchen-Beständen.  
Allele frequencies in 9 investigated Beech stands.

Gen locus	Bestand-Nr.								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
MR-A <sub>2</sub>	1,000	0,950	0,925	0,975	1,000	0,975	0,962	0,962	0,975
MR-A <sub>3</sub>	-	-	-	-	-	0,013	-	-	-
MR-A <sub>4</sub>	-	0,050	0,075	0,025	-	0,013	0,038	0,038	0,025
6-PGDH-A <sub>2</sub>	0,975	0,950	0,950	0,875	0,913	0,962	0,938	0,900	0,837
6-PGDH-A <sub>3</sub>	0,025	0,050	0,050	0,125	0,087	0,038	0,063	0,100	0,162
6-PGDH-B <sub>3</sub>	0,988	1,000	1,000	0,988	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
6-PGDH-B <sub>4</sub>	0,013	-	-	0,013	-	-	-	-	-
6-PGDH-C <sub>1</sub>	0,663	0,663	0,663	0,675	0,712	0,700	0,725	0,712	0,650
6-PGDH-C <sub>2</sub>	-	-	-	0,013	-	-	-	-	-
6-PGDH-C <sub>3</sub>	-	0,050	0,025	-	-	0,038	0,013	-	0,050
6-PGDH-C <sub>4</sub>	0,213	0,250	0,213	0,188	0,175	0,188	0,213	0,250	0,125
6-PGDH-C <sub>5</sub>	0,125	0,038	0,100	0,125	0,100	0,025	0,050	0,038	0,175
6-PGDH-C <sub>6</sub>	-	-	-	-	0,013	0,050	-	-	-

Tab. 4c. – Allelhäufigkeiten in den 9 untersuchten Buchen-Beständen.  
Allele frequencies in 9 investigated Beech stands.

Gen locus	Bestand-Nr.								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
PGM-A <sub>2</sub>	0,025	-	-	-	0,013	0,050	-	-	-
PGM-A <sub>3</sub>	0,300	0,375	0,300	0,350	0,350	0,363	0,613	0,412	0,250
PGM-A <sub>4</sub>	0,675	0,625	0,700	0,650	0,637	0,587	0,387	0,575	0,750
PGM-A <sub>5</sub>	-	-	-	-	-	-	-	0,013	-
SKDH-A <sub>3</sub>	0,962	0,988	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,950	1,000
SKDH-A <sub>4</sub>	-	0,013	-	-	-	-	-	-	-
SKDH-A <sub>5</sub>	0,038	-	-	-	-	-	-	0,050	-

Allel B<sub>1</sub> nimmt dabei (mit den üblichen Stichprobenbedingten Schwankungen) mit zunehmender Höhenlage von 13,8 % im Bestand Nr. 1 auf 42,5 % im Bestand Nr. 6 bzw. 35 % im Bestand Nr. 7 und 32,5 % im Bestand Nr. 8 zu.

#### Variationsmaße

Unterstellt man, daß in den untersuchten Buchen-Populationen höhenlagen-, d. h. klimatisch bedingte Standortanpassung vorliegt, so sind entlang des Höhentransektes neben Veränderungen der Allelhäufigkeiten auch Verschiebungen im Ausmaß an genetischer Variation zu erwarten. *Tabelle 5* gibt verschiedene Variationsmaße für die 9 untersuchten Buchen-Bestände wieder. In die Berechnungen wurden allerdings nur die Genloci aufgenommen, die in mindestens einem Bestand Variation zeigten.

Es konnte bei keinem der hier berechneten Variationsmaße ein gerichteter Trend (stetige Zu- oder Abnahme mit der Höhenlage) beobachtet werden. Die Gesamtanzahl gefundener Allele (M) und die Anzahl der Allele/Locus (A/L) unterscheidet sich bis etwa 900 m ü.NN zwischen den Beständen des Schauinsland kaum. Jedoch treten bei diesen beiden Maßen überraschenderweise die höchsten Werte in dem hochmontanen Bestand Nr. 6 und die niedrigsten Werte im gleichfalls hochmontanen Bestand Nr. 7 auf. Die in gleicher Höhenlage wachsenden „Wetterbuchen“ (Bestand Nr. 8) sowie die Buchen des Vergleichsbestandes vom Schönberg (Bestand Nr. 9) zeichnen sich ebenfalls durch eine hohe Anzahl von Allelen aus.

Ähnliche Ergebnisse spiegeln sich in der Anzahl seltener Allele der Bestände wieder. Der Bestand Nr. 6 liegt mit 5 seltenen Allelen erneut an der Spitze, wohingegen der Bestand Nr. 7 nur ein seltenes Allel besitzt. Im Bestand Nr. 9 Schönberg, der nach der Standortbeschreibung auf einem hinsichtlich der Wuchsleistung eher schwächeren Buchen-Standort stockt, konnten nur 2 seltene Allele beobachtet werden.

Während bei den tatsächlich gefundenen Heterozygotiegraden (H<sub>a</sub>) kein Trend in Abhängigkeit von der Höhenlage der Buchen-Bestände zu beobachten ist, nehmen die erwarteten Heterozygotiegrade (H<sub>e</sub>) bei den Beständen vom Schauinsland bis 700 m ü.NN zunächst zu, um dann, zumindest in der Tendenz, wieder deutlich abzunehmen. Dabei fällt der Wert des

Bestandes Nr. 5 mit einem Minimum an erwarteter Heterozygotie besonders auf.

Den größten Wert der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversität (v<sub>p</sub>) weist der hochmontane Bestand Nr. 6 auf. Der Wert ist 3mal so hoch wie der niedrigste errechnete Wert des Bestandes Nr. 4.

Die Differenzierung zwischen den Beständen wird durch die Berechnung der Subpopulationsdifferenzierung (D<sub>j</sub>) nach GREGORIUS und ROBERDS (1986) erfaßt. Es zeigt sich, daß sich der Tieflagenbestand Nr. 1 von allen anderen Beständen am stärksten unterscheidet (D<sub>j</sub> = 7,3 %).

Berechnet man die genetischen Abstände nach GREGORIUS (1974) (nicht dargestellt), so ergeben sich die größten Unterschiede zu den beiden Hochlagenbeständen Nr. 5 und Nr. 6 (D = 8,1 % bzw. 9,1 %) sowie zu den Wetterbuchen (D = 8,5 %). Dies ist, wie schon weiter oben bei den Allelhäufigkeitsverteilungen angedeutet, auf die unterschiedlichen Allelbesetzungen am IDH-A-, aber auch am ACO-B- und PGM-A-Locus zurückzuführen. Generell hohe Abstandswerte ergeben sich zu dem kollinen Bestand vom Schönberg (Nr. 9). Auch hier fallen die hohen Abstandswerte der Hochlagenbestände Nr. 6 und Nr. 7 (D = 9,3 % bzw. 9,1 %) und der „Wetterbuchen“ (D = 8,6 %) auf.

#### Diskussion

Die Forstgeschichte des Stadtwaldes Freiburg läßt den Schluß zu, daß es sich bei den Buchen-Beständen des 1284 m hohen Schauinsland durchweg um autochthone Buchen-Restvorkommen handelt. Gegen Ende des 18. Jahrhunderts wurden im Freiburger Bergwald stark überhöhte Nutzungssätze durch Großkahlschlag realisiert, wobei man sich in erster Linie an den vorhandenen Floßanlagen orientierte. Auf den meist sich selbst überlassenen Kahlfelder entstanden überwiegend stockschlägige Buchen-Bestände mit geringem Tannenanteil (SCHMIDT, 1985). Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erfolgte dann die Umstellung des Stadtwaldes Freiburg vom reinen Versorgungswald zum Wirtschaftswald. Das hatte Einfluß auf die Zusammensetzung der Bestockung. Die Buche wurde als forstwirtschaftlich wenig interessant stark zurückgedrängt, ja geradezu verfolgt. So ging der Anteil von 27 % Buchen-Reinbestän-

Tab. 5. – Genetische Variationsmaße für die 9 untersuchten Buchen-Bestände.  
Genetic variation parameters for 9 investigated Beech stands.

Nr.	M	A/L	seltene Allele	H <sub>a</sub> (%)	H <sub>e</sub> (%)	v <sub>p</sub>	D <sub>j</sub> (%)	Höhenlage (m. ü. NN)
1	23	2,3	3	22,3	24,2	21,8	7,3	350
2	24	2,4	3	26,0	26,9	31,8	2,9	550
3	24	2,4	4	22,8	28,7	42,2	5,6	650
4	23	2,3	2	21,5	29,4	16,8	4,9	700
5	24	2,4	4	28,5	22,6	37,7	5,6	900
6	26	2,6	5	24,6	28,9	52,0	5,8	1100
7	22	2,2	1	20,3	26,2	28,6	5,3	1200
8	25	2,3	4	24,8	26,8	41,2	4,7	1250
9	26	2,6	2	24,5	23,7	25,8	6,1	500

M: Gesamtanzahl gefundener Allele

A/L: Anzahl gefundener Allele pro Genlocus

H<sub>a</sub>: Tatsächlich gefundener (aktueller) Heterozygotiegrad

H<sub>e</sub>: Nach HARDY-WEINBERG erwarteter Heterozygotiegrad

v<sub>p</sub>: Hypothetische gametische Multilocus-Diversität; Maß, das die Anzahl der von einer Population bildbaren verschiedenartigen Gametentypen wiedergibt

D<sub>j</sub>: Subpopulationsdifferenzierung nach GREGORIUS und ROBERDS (1986); genetischer Abstand zwischen einer Population und ihrem Komplement (alle übrigen Populationen)

den im Jahr 1842 auf 4 % im Jahr 1960 zurück. Gleichzeitig wurde der Anbau von Nadelbaumarten, insbesondere von Fichte (*Picea abies* (L.) KARST.) und Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) stark forciert (BRANDL, 1970). Insofern kann unterstellt werden, daß es zur Zeit der Begründung der heute 100jährigen und älteren Buchen-Bestände am Schauinsland keine aktive Aussaat oder Pflanzung von Buche und damit künstliche Einbringung standortfremden Vermehrungsgutes gegeben hat.

Auch die „Wetterbuchen“ sind als autochthon anzusehen. Es gibt jedenfalls keine Hinweise darauf, daß sie in die unwirtlichen Kamm- und Gipfellagen des Schauinslandes künstlich eingebracht wurden. Sie unterscheiden sich phänotypisch jedoch sehr stark von den benachbarten Buchen des Bergwaldes. FEUCHT (1939) geht davon aus, daß unter dem Einfluß des Menschen und seiner Viehwirtschaft der ursprüngliche Wald auf den flacheren Halden aufgelöst und mehr und mehr zurückgedrängt wurde. Als Ergebnis stehen heute auf den gütligedüngten, beweideten Höhenrücken nur noch gelichtete Baumgruppen und zerstreute Einzelbäume, die durch Wind und Wetter zu bizarren Erscheinungen geformt wurden. Auch der Viehverbiß hat zur Ausformung der heutigen Phänotypen beigetragen.

Betrachtet man die vorliegenden Ergebnisse der genetischen Analysen, so kommt man zu dem Schluß, daß die Arbeitshypothese (= autochthone Buchen-Populationen besitzen in Abhängigkeit von ihrer Höhenlage unterschiedliche genetische Strukturen), zumindest für den Bereich des Schauinsland-Massivs im Südschwarzwald bei Freiburg, anzunehmen ist.

Zwar können an den untersuchten Genloci keine Alleltypenunterschiede entlang des ausgewählten Höhentransektes festgestellt werden, wohl aber gibt es Hinweise auf Höhenlagenabhängigkeiten bei den Allelhäufigkeiten. So unterscheiden sich am IDH-A-Locus die Allelhäufigkeiten der hochmontanen (> 1000 m ü.NN) Bestände signifikant von denen des kollinen Bestandes auf 350 m über Meeresebene. Das häufigere Auftreten des homozygoten Genotyps  $A_2A_2$  in den klimatisch rauheren Hochlagen gegenüber der bevorzugten Ausprägung des heterozygoten Genotyps  $A_2A_3$  in den Tieflagen wird dabei als eine Selektion gegen das Allel  $A_3$  in höheren Lagen interpretiert.

Auch am Genlocus 6-PGDH-C kann tendenziell eine Zunahme des Allels  $C_1$  von tieferen zu höhergelegenen Populationen nachgewiesen werden, die jedoch statistisch nicht signifikant ist. Am A-Locus des gleichen Enzymsystems nimmt das Allel 6-PGDH- $A_2$  mit zunehmender Höhenlage der Buchen-Populationen zunächst in seiner Häufigkeit ab, um oberhalb 700 m bis 1100 m ü.NN wieder zuzunehmen und auf hohem Niveau zu bleiben.

Eine ähnliche Beobachtung machte BERGMANN (1988) bei Fichten aus unterschiedlichen Höhenlagen vom Osthang der Seetaler Alpen in Österreich: Das Allel 6-PGDH- $B_2$  nahm zunächst mehr oder weniger kontinuierlich von den tieferen Lagen (ab 700 m ü.NN) zu den höheren Lagen (bis 1700 m ü.NN) hin ab. Im höchstgelegenen Bestand (1800 m ü.NN) erschien dann aber wieder nahezu dieselbe hohe Allelhäufigkeit wie in der Tallage (BERGMANN, 1988). Eine Erklärung für dieses Phänomen kann z. Zt. noch nicht gegeben werden. Aufgrund der Waldgeschichte kann jedoch zumindest für die Buchen am Schauinsland ausgeschlossen werden, daß das Vermehrungsgut für die Begründung des Hochlagenbestandes aus der Tieflage stammte.

Die Tatsache, daß am Genlocus PGM-A das Allel  $A_3$  sowie am Genlocus ACO-B das Allel  $B_2$  in den hochmontanen Beständen Nr. 6 (1100 m ü.NN) und Nr. 7 (1200 m ü.NN) sowie bei

den Wetterbuchen (Nr. 8) im Vergleich zum Tieflagenbestand Nr. 1 am häufigsten auftritt, kann darin begründet sein, daß in den klimatisch rauhen Gipfellagen Träger dieser häufigeren Allele Vorteile haben. Eventuell liegt aber auch eine Selektion durch menschliche Eingriffe (unterschiedliche Pflege- und Durchforstungsmaßnahmen oder -intensitäten in Abhängigkeit von der Höhenlage) oder selektiver Verbiß durch Weidevieh und Wild (Rehe, Gamsen) gegen die Allele PGM- $A_4$  bzw. ACO- $B_3$  vor. Insofern könnten sowohl der PGM-A-Locus, als auch der ACO-B-Locus für den Phänotyp der Buche eine direkte oder auch indirekte Rolle spielen. Der entsprechende Phänotyp würde in klimatisch günstigeren Lagen ohne eine gerichtete Allelselektion auftreten, auf extremeren Standorten aber nur noch mit Allelselektion zu erreichen sein.

Bei den berechneten Variationsmaßen konnte kein gerichteter Höhentrend nachgewiesen werden. Die Werte für A/L (Anzahl Allele pro Genlocus) und  $H_a$  (aktueller Heterozygotiegrad) bewegen sich vielmehr nahezu ohne Ausnahme innerhalb der Bandbreite (A/L: 2,2 bis 4,0;  $H_a$ : 22,2 bis 31,2), die von MÜLLER-STARCK et al. (1992) als Ergebnis der Auswertung internationaler Arbeiten zur genetischen Variation von *Fagus sylvatica* L. mitgeteilt werden. Einige Ergebnisse deuten jedoch auf spezifische Anpassungsprozesse innerhalb der untersuchten Buchen-Populationen hin. So fällt auf, daß in dem nicht oder nur unregelmäßig bewirtschafteten Buchenbestand Nr. 6 die höchsten Werte für M (Anzahl gefundener Allele) und A/L (Anzahl Allele pro Genlocus) sowie die höchste Anzahl seltener Allele ermittelt wurden. Ähnlich hohe Werte für M und A/L finden sich bei den forstlich nicht bewirtschafteten „Wetterbuchen“ (Nr. 8) sowie im naturräumlich anders einzuordnenden Vergleichsbestand Nr. 9 vom Schönberg. Dies deutet darauf hin, daß sich in den forstlich interessanteren Buchen-Beständen durch wie auch immer geartete, selektive Eingriffe des Menschen (und/oder durch Wildeinfluß) andere genetische Strukturen herausbilden konnten. Abteilungsnamen wie „Kohlerhau“ (Nr. 5), „Grubendobel“ (Nr. 7) oder „Rehag“ (Nr. 1 und Nr. 2) geben entsprechende Hinweise. Unter Generhaltungsgesichtspunkten stellen daher die Bestände Nr. 6 und Nr. 8 interessante Objekte dar.

Kein Höhenlagentrend ist bei der tatsächlich gefundenen Heterozygotie ( $H_a$ ) zu beobachten. Die erwartete Heterozygotie ( $H_e$ ) nimmt dagegen bei den Beständen bis 700 m ü.NN zunächst zu, um dann wieder abzunehmen, wobei der Bestand Nr. 5 (900 m ü.NN) mit einem Minimum an erwarteter Heterozygotie diese Maximumkurve unterbricht. Ähnlich wie die sich mit der Höhenlage ändernden Allelhäufigkeiten an den Loci ACO-B und PGM-A gibt auch dieses Ergebnis einen Hinweis darauf, daß sich die genetischen Strukturen von Hoch- und Tieflagenbeständen der Buche am Schauinsland unterscheiden.

Bezüglich der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversität (vp) fallen erneut der aufgrund seiner topographischen Lage (steiler Fels- und Blockhang) nicht oder zumindest nicht regelmäßig bewirtschaftete Bestand Nr. 6 und die „Wetterbuchen“ auf. Als Folge einer jeweils hohen Anzahl beobachteter Allele besitzen sie die höchste Potenz, verschiedenartige Gameten zu bilden. Somit ist ihre potentielle Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltbedingungen am größten, was sie als Generhaltungsbestände bzw. -objekte qualifiziert.

Allerdings wäre zu erwarten gewesen, daß gerade bei den Buchen-Populationen der Hochlagen eine natürliche Anpassung an den extremen Standort stattgefunden hat, die in selektionsbedingten Allelverlusten resultiert. Dies ist hier offensichtlich (noch) nicht der Fall. Die vergleichsweise niedrige Anzahl gefundener Allele und der niedere Wert der hypotheti-

schen gametischen Multilocus-Diversität des auf 1200 m ü.NN. gelegenen Bestandes Nr. 7 dürften daher andere Ursachen als natürliche Selektion haben. Sie sind evtl. behandlungsbedingt. Die relativ hohen Werte des jüngsten, im Mittel erst 115jährigen, noch nicht so häufig durchforsteten Bestandes Nr. 3 – die anderen Bestände sind > 130 Jahre alt und bereits stark durchforstet – deuten jedenfalls in diese Richtung.

Betrachtet man schließlich die genetischen Abstände, so differenzieren sich einmal mehr die höher gelegenen (> 700 m ü.NN) von den tiefer gelegenen Buchen-Beständen am Schauinsland. Aber auch die genetischen Distanzen zu dem im benachbarten Wuchsgebiet Oberrheinische Tiefebene stockenden Buchen-Bestand vom Schönberg sind groß. Dort herrschen andere ökologische Verhältnisse (u. a. milderes Klima, Kalkstandort), so daß von anderen natürlichen Selektionsprozessen auszugehen ist. Als Folge daraus ergibt sich, daß bei der Gewinnung und dem Vertrieb von Vermehrungsgut sowie bei der Ausweisung von Generhaltungsobjekten (Beständen, Zonen etc.) sowohl höhenzonale, als auch regionale genetische Unterschiede zwischen den Populationen einer Baumart zu berücksichtigen sind.

Abschließend wird nochmals herausgestellt, daß sich gerade in Hochlagenbeständen neben standörtlichen Faktoren, insbesondere anthropogene Einflüsse auf die genetische Ausstattung eines Bestandes auswirken. Nur so wird verständlich, warum sich hinsichtlich genetischer Vielfalt und Diversität z. T. gravierende Unterschiede zwischen nicht weit entfernten, jedoch unterschiedlich bewirtschafteten Buchen-Hochlagenbeständen ergaben. Zur Erzielung gleicher oder ähnlicher Phänotypen scheinen Durchforstungseingriffe in den höheren Lagen gravierendere Auswirkungen auf die genetische Konstitution der Buchen-Populationen gehabt zu haben als in den Tief- und Mittellagen.

Zum jetzigen Zeitpunkt sind für Buchen-Populationen allerdings noch keine verallgemeinernde Aussagen über genetische Unterschiede in Abhängigkeit von der Höhenlage möglich. Die Ergebnisse müssen anhand anderer Höhentransekte in anderen Wuchsgebieten überprüft werden. Ohne daß kritische Höhenstufen bereits genannt werden können, sollte gleichwohl, dem Prinzip „Vorsicht“ folgend, schon heute im praktischen Forstbetrieb eine höhenzonale Untergliederung von Buchen-Vorkommen berücksichtigt und ein Verbringen von Vermehrungsgut aus Tieflagen in Hochlagen, wie auch umgekehrt, möglichst vermieden werden. Die Auswahl von Buchen und Buchen-Beständen im Rahmen von Maßnahmen zur Erhaltung forstlicher Genressourcen muß sich gleichfalls an der Höhenlage orientieren.

#### Danksagung

Die vorliegende Untersuchung wurde im Rahmen des Projektes „Genetische Untersuchungen an Waldbäumen als Grundlage zur Ausweisung von großräumigen forstlichen Generhaltungszonen in Baden-Württemberg“ (UFO 55-93.5) aus Mitteln des Umweltforschungsprogramms Baden-Württemberg gefördert. Wir danken dem Ministerium für Ländlichen Raum, Ernährung, Landwirtschaft und Forsten Baden-Württemberg für die gewährte finanzielle Unterstützung.

#### Literatur

- Arbeitskreis Standortkartierung in der Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung: Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland. Landwirtschaftsverlag, Münster Hiltrup. 170 S. (1985). — BERGMANN, F.: Untersuchungen der genetischen Differenzierung der Fichte in den Seetaler Alpen an Enzym-Genloci. In: Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bericht über die 5. Arbeitstagung vom 6. bis 8. Oktober 1987, Innsbruck. FBVA Berichte Nr. 28: 163–172 (1988). — BRANDL, H.: Der Stadtwald von Freiburg. Dissertation, Universität Freiburg, Forstfakultät. 258 S. (1970). — CHELIAK, W. M. and PITEL, J. A.: TECHNIQUES for starch gel electrophoresis on enzymes from forest tree species. Environ. Can. Forest Serv., Inf. Rep. PI-X-42, Petawawa. 49 pp (1984). — FEUCHT, O.: Bäume, von Wind und Wetter geformt. Aus der Heimat 52, 16–18 (1939). — GRANT, M. C. and MITTON, J. B.: Genetic differentiation among growth forms of ENGELMANN spruce and subalpine fir at tree line. Arct. Alp. Res. 9: 259–263 (1977). (Zit. n. NEALE, D. B. and ADAMS, W. T.: Allozyme and mating-system variation in balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect. Can. J. Bot. 63: 2448–2453 (1985)). — GREGORIUS, H.-R.: Genetischer Abstand zwischen Populationen. I: Zur Konzeption der genetischen Abstammungsmessung. Silvae Genet. 23: 22–27 (1974). — GREGORIUS, H.-R. and ROBERDS, J. H.: Measurement of genetical differentiation among populations. Theor. Appl. Genet. 71: 826–834 (1986). — HOLZER, K.: Die Vererbung von physiologischen und morphologischen Eigenschaften der Fichte. I. Sämlingsuntersuchungen. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt, Wien 71: 185 S. (1966). — HOLZER, K.: Die Vegetationszeitlänge bei Fichtensämlingen, ihre Bedeutung und ihre Beeinflussbarkeit durch Umweltfaktoren. In: Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bericht über die 5. Arbeitstagung vom 6. bis 8. Oktober 1987, Innsbruck. FBVA Berichte Nr. 28: 73–86 (1988). — LINHART, Y. B., DAVIS, M. L. and MITTON, J. B.: Genetic control of allozymes of shikimate dehydrogenase in Ponderosa Pine. Biochemical Genetics 19: 641–646 (1980). — LUNDKVIST, K.: Allozyme frequency distribution in four Swedish populations of Norway Spruce (*Picea abies* K.). I. Estimations of genetic variation within and among populations, genetic linkage and a mating system parameter. Hereditas 90: 127–143 (1979). — MERZEAU, D., DI GIUSTO, F., COMPS, B., THIÉBAUT, B., LETOUZEY, J. and CUGUEN, J.: Genetic control of isozyme systems and heterogeneity of pollen contribution in Beech (*Fagus sylvatica* L.). Silvae Genet. 38: 195–201 (1989). — MÜLLER-STARCK, G.: Genetic differences between "tolerant" and "sensitive" Beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. Silvae Genet. 34: 241–247 (1985). — MÜLLER-STARCK, G.: Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of *Fagus sylvatica* L. In: SCHOLZ, F., GREGORIUS, H.-R. and RUDIN, D. (eds.): Genetic effects of air pollution in forest tree populations. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 127–143 (1989). — MÜLLER-STARCK, G., BARADAT, PH. and BERGMANN, F.: Genetic variation within European tree species. New Forests 6: 23–47 (1992). — ROHMEDER, E. and SCHÖNBACH, H.: Genetik und Züchtung der Waldbäume. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin. 338 S. (1959). — SCHLENKER, G. und MÜLLER, S.: Erläuterungen zur Karte der Regionalen Gliederung von Baden-Württemberg. III. Teil (Wuchsgebiet Schwarzwald). Mitt. Ver. Forstl. Standortkunde Nr. 26: 3–52 (1978). — SCHMIDT, B.: Der Freiburger Stadtwald und seine waldbaulichen Verhältnisse. AFZ 37: 955–961 (1985). — SCHMIDT-VOGT, H.: Der Johannistriebtest als Hilfsmittel zur Feststellung der Bodenständigkeit von Fichtenbeständen in Hochlagen. In: SCHMIDT-VOGT, H. (Hrsg): Forstpflanzengewinnung und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge. BLV Verlag, München, Basel, Wien. 93–100 (1964). — SCHWABE, A., und KRATOCHWIL, A.: Weidbuchen im Schwarzwald und ihre Entstehung durch Verbiß des Wälderviehs. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 49: 120 S. (1987). — SHAW, C. R. and PRASAD, R.: Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. Biochem. Genet. 4: 297–320 (1970). — THIÉBAUT, B., LUMARET, R. and VERNET, PH.: The bud enzymes of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Genetic distinction and analysis of polymorphism in several french populations. Silvae Genet. 31: 51–60 (1982). — WUEHLISCH, G. VON, JAKUES, D. and MUHS, H.-J.: Phenological differences between Beech provenances. In: MUHS, H.-J. and WUEHLISCH, G. VON (eds.): The scientific basis for the evaluation of forest genetic resources of Beech. Proc. of a EC-workshop, Ahrensburg, 1993. Working document for the EC, DG VI, Brussels: 229–232 (1993).