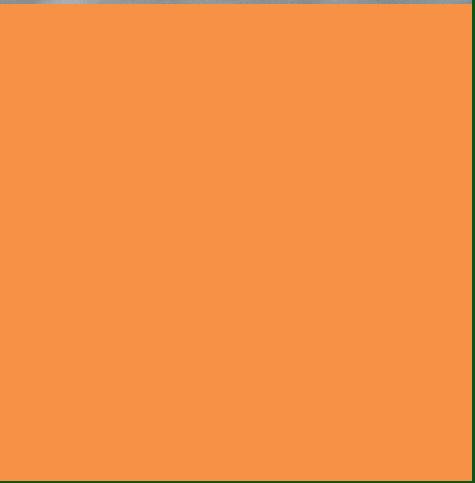
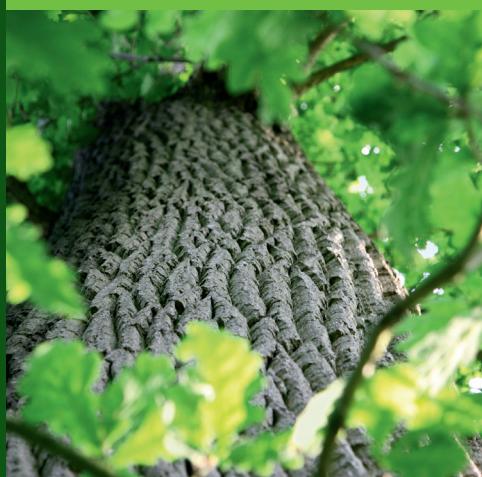


Landbauforschung

Applied Agricultural and Forestry Research

Vol. 62
No. 4 · 12.2012



Landbauforschung

Landbauforschung *Applied Agricultural and Forestry Research* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift, in der Forschungsergebnisse zu gesellschaftlich relevanten Themen veröffentlicht werden, die einen Bezug zur Landwirtschaft, zur Forstwirtschaft und zur ländlichen Entwicklung aufweisen. Die Zeitschrift ist damit explizit disziplinenübergreifend ausgerichtet.

Erwünscht sind insbesondere anwendungsorientierte wissenschaftliche Beiträge, die interdisziplinär angelegt sind oder die ausgeprägte Bezugspunkte zu anderen Fachdisziplinen aufweisen.

Der geographische Fokus der Zeitschrift liegt auf Deutschland und Europa.

Landbauforschung *Applied Agricultural and Forestry Research* wird vom Thünen-Institut herausgegeben und erscheint vierteljährlich. Die Beiträge unterliegen einer doppelt-anonymen Begutachtung (double blind peer review). Sie können in Englisch oder Deutsch verfasst sein.

Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren/Autorinnen verantwortlich. Eine Haftungsübernahme durch die Redaktion erfolgt nicht.

Mit der Einsendung von Manuskripten geben die Verfasser/Verfasserinnen ihre Einwilligung zur Veröffentlichung. Die von den Autoren/Autorinnen zu beachtenden Richtlinien zur Einreichung der Beiträge sind unter www.ti.bund.de/landbauforschung oder bei der Geschäftsführung erhältlich.

Indexiert in: CAB International, Science Citation Index Expanded, Current Contents – Agriculture, Biology & Environmental Sciences, Scopus, Web of Science.

Herausgeber
Johann Heinrich von Thünen-Institut

Gutachtergremium
siehe 3. Umschlagseite

Schriftleitung
Prof. Dr. Andreas Bolte,
Prof. Dr. Peter Weingarten

Geschäftsführung
Dr. Matthias Rütze
Tel. +49 (0) 40 - 73962 247
Leuschnerstraße 91
21031 Hamburg, Germany
landbauforschung@ti.bund.de
www.ti.bund.de

Fotos Umschlagseite
Katja Seifert, Thünen-Institut (2),
Michael Welling, Thünen-Institut (1)

ISSN 0458-6859

Gedruckt auf FSC-zertifiziertem Papier

Alle Rechte vorbehalten.

Applied Agricultural and Forestry Research

Landbauforschung *Applied Agricultural and Forestry Research* is a scientific journal, concerning about the latest research results of socially relevant issues related to agriculture, forestry and rural development. The journal is targeted explicitly to interdisciplinary topics.

Particularly welcome are application-oriented scientific contributions with an interdisciplinary approach or have a close connection with other research areas.

The geographical focus of the journal is Germany and Europe.

Landbauforschung *Applied Agricultural and Forestry Research* is published by the Thünen Institute and appears quarterly. Contributions are subject to a double blind peer review. Articles may be written in English or German.

Authors are responsible for the content of their articles. The publishers are not liable for the content.

With the submission of a manuscript, the authors grant permission for publication. The guidelines for the submission of manuscripts can be found under www.ti.bund.de/landbauforschung or obtained from the publishers.

Indexed in: CAB International, Science Citation Index Expanded, Current Contents – Agriculture, Biology & Environmental Sciences, Scopus, Web of Science.

Publisher
Johann Heinrich von Thünen Institute

Editorial Board
see inside back cover

Editor in Chief
Prof. Dr. Andreas Bolte,
Prof. Dr. Peter Weingarten

Managing Editor
Dr. Matthias Rütze
Phone +49 40 - 73962 247
Leuschnerstraße 91
21031 Hamburg, Germany
landbauforschung@ti.bund.de
www.ti.bund.de

Photos cover pages
Katja Seifert, Thünen Institute (2),
Michael Welling, Thünen Institute (1)

ISSN 0458-6859

Printed on FSC-certified paper

All rights reserved.

Inhalt

Content

- Mirko Liesebach
Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen
The International Beech Provenance Experiment 1993/95 – Description of the six chosen provenances and the two trial sites
159
- Jürgen Müller
Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des Wachstumsverhaltens
Soil physiological, -chemical and -hydrological sampling was carried out for site specific characterisation on the individual tracts of the provenance trial Schädtbek
169
- Mirko Liesebach
Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein
Phenotypical traits and variability of six European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances on a test site in Schleswig-Holstein
179
- Wolf-Ulrich Kriebitzsch und Maik Veste
Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.)
Importance of dry summer for photo-synthesis and transpiration of different provenances of beech (*Fagus sylvatica* L.)
193
- Silvio Schüler, Mirko Liesebach und Georg von Wühlisch
Genetische Variation und Plastizität des Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche
Variation in flushing time of European beech: effects of provenance, year and environment
211
- Heike Liesebach
Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch
Genetic characterisation of beech populations (*Fagus sylvatica* L.) from a provenance trial with nuclear microsatellite markers
221
- Uwe Schmitt, Jeong-Wook Seo, Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Silvio Schüler und Tanja Potsch
Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte
Wood formation dynamics for different provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.)
237
- Matthias Dieter, Hermann Englert und Holger Weimar
Wood from Illegal Harvesting in EU Markets: Estimations and Open Issues
Holz aus illegalem Einschlag auf dem EU-Markt: Abschätzungen und offene Fragen
247
- Jan T. Benthien, Heiko Georg, Sebastian Maikowski und Martin Ohlmeyer
Infill Planks for Horse Stable Constructions: Thoughts about Kick Resistance Determination and Alternative Material Development
Zur Bestimmung der Trittfestigkeit von Holzbohlen und der Entwicklung alternativer Materialien zur Ausfachung von Stahlrahmen-Konstruktionen für den Pferdestallbau
255

Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen

Mirko Liesebach*

Zusammenfassung

Zur Erfassung der phänotypischen Variation der Buche wurde ein Verbundvorhaben zur Etablierung einer Serie von Buchenherkunftsversuchen durchgeführt, zu dem die meisten EU-Staaten mit Buchenvorkommen durch Bereitstellung von Saatgutproben oder der Anlage und Betreuung von Feldversuchen beigetragen haben. Im Rahmen der Serie 1993/95 wurden 24 Prüfflächen angelegt, darunter die Flächen Schädtbek (Schleswig-Holstein) und Gablitz (Niederösterreich). Für eine Pilotstudie, die Aufschluss hinsichtlich der Bandbreite der Angepasstheit und Anpassungsfähigkeit einer der wichtigsten Wirtschaftsbaumarten an sich ändernde Klimabedingungen geben soll, wurden sechs Herkünfte aus ganz Europa, die von klimatisch sehr unterschiedlichen Standorten stammen, ausgewählt. Im vorliegenden Beitrag werden für die sechs Herkünfte der Einsammlungsbestand beschrieben, das Klima charakterisiert und Informationen zur Beerntung gegeben. Außerdem werden die beiden Versuchsorte Schädtbek (DE) und Gablitz (AT) beschrieben.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica, Rot-Buche, Herkunftsversuch, Feldversuch*

Abstract

The International Beech Provenance Experiment 1993/95 – Description of the six chosen provenances and the two trial sites

A network to establish a series of provenance trials with European beech was created to evaluate the genetic variation of beech. Most of the EU member states in which beech occurs provided seed lots or established and managed test sites. Within the 1993/95 series, 24 test sites were established, including the sites Schädtbek (Schleswig-Holstein) and Gablitz (Lower Austria). Six provenances were chosen in different climatic areas of Europe for a pilot study to evaluate the adaptedness and adaptability of one of the most important broad-leaved species to climate change. In the following article, conditions at the six collection sites are described, the climate characterised and information on the seed harvest is given. Furthermore the two test sites Schädtbek (DE) and Gablitz (AT) are specified.

Keywords: *Fagus sylvatica, European beech, provenance experiment, field trial*

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Forstgenetik,
Sieker Landstr. 2, 22927 Großhansdorf

Kontakt: mirko.liesebach@vti.bund.de

Einleitung

In den gemäßigten bis warm gemäßigten Klimaten Europas liegt das natürliche Verbreitungsgebiet der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). Aufgrund ihrer Schattentoleranz ist sie die häufigste und konkurrenzstärkste Laubbaumart im Tiefland des nördlichen Teils des Verbreitungsgebiets sowie im Bergland des südlichen Teils ihres natürlichen Vorkommens. Mit 1,56 Mio. ha und einem Flächenanteil von 15 % ist die Rot-Buche die wichtigste Laubbaumart in Deutschland. Sie liefert wertvolles Holz und ist als bodenpflegliche Baumart zur ökologischen und bestandesstrukturellen Stabilisierung unentbehrlich.

Aufgrund ihrer großen geografischen Verbreitung sind deutliche Herkunftsunterschiede bei anpassungsrelevanten Merkmalen zu erwarten. Die Beobachtung phänotypischer Unterschiede zwischen Buchenbeständen veranlasste Krahl-Urban, 1951, 1954 und 1959 Buchenherkunftsversuche anzulegen (z. B. Krahl-Urban, 1953; 1958). Durch die Wahl der Herkünfte, ausschließlich aus West-Deutschland, und dem Versuchsdesign ohne Wiederholungen sind der Aussagekraft der Versuche Grenzen gesetzt. In den 1980er Jahren wurden vom Thünen-Institut für Forstgenetik (vorm. BFH) drei weitere Serien mit Rot-Buche angelegt. Die darin geprüften Herkünfte stammen überwiegend aus dem mitteleuropäischen Raum und aus dem südöstlichen Verbreitungsgebiet. Die Prüfflächen liegen alle im westlichen Mitteleuropa (Muhs, 1988; Wühlisch et al., 1998).

Durch die Änderung der politischen Strukturen Anfang der 1990er Jahre und dem steigenden Stellenwert der Buche im Waldbau wurden in den 1990er Jahren zwei weitere Versuchsserien (1993/95 und 1996/98) vom Thünen-Institut für Forstgenetik initiiert. Zur Erfassung der genetischen Variation der Buche wurde unter Förderung der EU ein Verbundvorhaben (AIR3 CT94-2091) durchgeführt, zu dem die meisten Staaten mit Buchenvorkommen durch Bereitstellung von Saatgutproben oder der Anlage und Betreuung von Feldversuchen beigetragen haben.

Das Saatgut für die Anlage dieser Versuche stammt von Buchenherkünften von verschiedenen Orten des Verbreitungsgebiets aus ganz Europa und wurde unter einheitlichen Bedingungen in der Baumschule des Instituts ausgesät

und Pflanzen angezogen. Mit zweijährigen Pflanzen wurden Versuchsflächen angelegt. Vom Thünen-Institut für Forstgenetik in Großhansdorf wurde 1995 eine Fläche dieses Versuchs bei Schädtbek in der Nähe von Kiel angelegt, auf der 100 Herkünften geprüft werden. Eine weitere Fläche mit 49 Herkünften wurde vom BFW Institut für Genetik (Wien) bei Gablitz in Österreich angelegt. Beide Flächen wurden für eine institutsübergreifende Pilotstudie, koordiniert vom Thünen-Institut für Weltforstwirtschaft, ausgewählt (Kriebitzsch et al., 2009).

Für die Pilotstudie wurden sechs Herkünfte aus ganz Europa, die von klimatisch sehr unterschiedlichen Standorten stammen, ausgewählt. Untersuchungen zu den Bodenbedingungen (Müller, 2012), zur genetischen Charakterisierung (Liesebach H, 2012), zur Phänologie (Liesebach M, 2012; Schüler et al., 2012), zur Holzbildungsdynamik (Schmitt et al., 2012) und zur phänotypischen Variation (Liesebach M, 2012) sowie zu chemischen und ökophysiologischen Parametern (Kriebitzsch & Veste, 2012) sollen Aufschluss hinsichtlich der Bandbreite der Angepasstheit und Anpassungsfähigkeit einer der wichtigsten Wirtschaftsbaumarten an sich ändernde Klimabedingungen geben. Im Folgenden werden die sechs Herkünfte und die zwei Versuchsflächen vorgestellt.

Die sechs ausgewählten Herkünfte

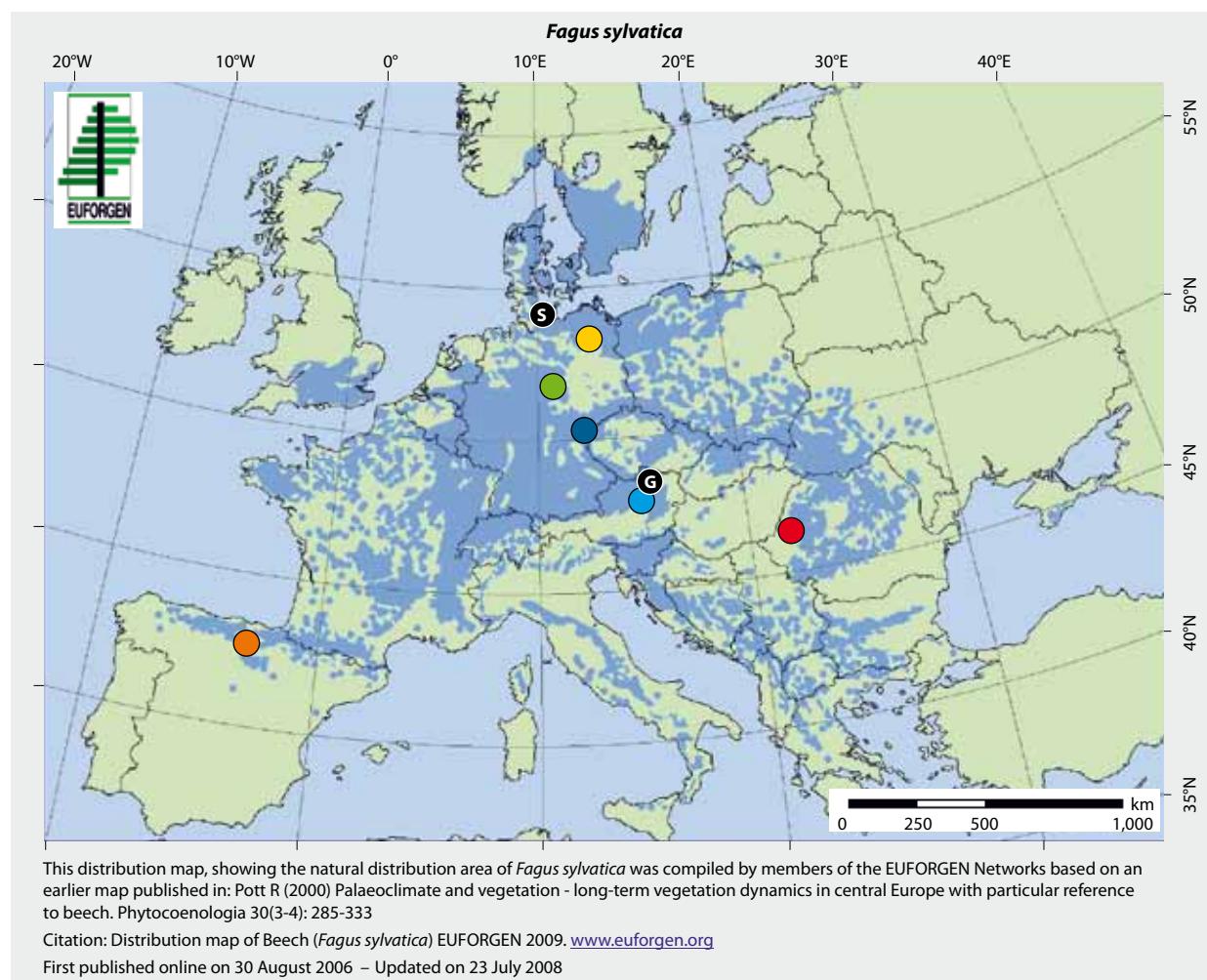
Für die vorliegende Untersuchung wurden sechs Herkünfte ausgewählt (Kriebitzsch et al., 2008), die von klimatisch sehr unterschiedlichen Standorten stammen (Tabelle 1, Abbildung 1). Drei Herkünfte (Nr. 44, 109, 110) kommen aus relativ kühlen Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 4,9 °C und 5,9 °C, die übrigen drei (Nr. 5, 46, 146) aus Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 8,1 °C und 11,7 °C. Die jährlichen Niederschlagssummen liegen an den Herkunftsstädten zwischen 537 mm und 1.428 mm.

Zu jeder im Versuch vertretenen Herkunft wurde Angaben zum Bestand und zur Saatguteinsammlung von den zuständigen Stellen erbeten. Die zu den Einsammlungsorten erhaltenen Angaben waren sehr heterogen. Für die sechs für die Pilotstudie ausgewählten Herkünfte sind diese Informationen im

Tabelle 1

Geografische Angaben und mittlerer Jahresdurchschnittstemperatur sowie mittlerer Jahresniederschlag zu den Einsammlungsorten der 6 Herkünfte

Nr.	SbNr.	Herkunft	Land	geogr. Breite	geogr. Länge	Höhe ü.NN	Jahresdurchschnittstemperatur	Mittl. jährlicher Niederschlag
5	8984	Anguiano	ES	42° 15' N	02° 45' W	950 m	11,7 °C	537 mm
44	8942	Oderhaus	DE	51° 40' N	10° 50' O	710 m	5,1 °C	1.107 mm
46	8861	Gransee	DE	53° 00' N	13° 10' O	70 m	8,1 °C	571 mm
109	9012	Neuberg-Mürzsteg	AT	47° 45' N	15° 28' O	1.050 m	4,9 °C	1.428 mm
110	9007	Kladská	CZ	50° 02' N	12° 37' O	690 m	5,9 °C	814 mm
146	8928	Beișu-Bihor	RO	46° 41' N	22° 16' O	265 m	9,6 °C	720 mm

**Abbildung 1**

Lage der Einsammlungsorte der sechs Herkünfte sowie der Versuchsflächen Schädtbek /DE (S) und Gablitz /AT (G) (Quelle der Verbreitungskarte: EUFORGEN, 2009)

Folgenden zusammengestellt. Die in Klimadiagrammen zusammengefassten Angaben basieren auf für den Einsammlungs- bzw. Prüfort interpolierten 30jährigen Mitteln (1960 bis 1990) des Deutschen Wetterdienstes. Dargestellt sind jeweils der mittlere Monatsniederschlag in Säulen und der Temperaturverlauf als Kurve. Weiterhin sind oben links die mittlere Jahress durchschnittstemperatur und der mittlere Jahresniederschlag sowie oben rechts Durchschnittstemperatur und Niederschlag in der Vegetationsperiode (Mai bis September) eingetragen.

Anguiano (5, SbNr. 8984)

Die Saatgutprobe aus Spanien ging am 11.02.1993 im Thünen-Institut für Forstgenetik ein und erhielt die Saatbuchnummer 8984. Auf dem Begleitzettel sind der Ort mit Anguiano la Rioja angegeben und der Forstbezirk mit Gobierno de la Rioja. Der Bestand wird als gemischter Hochwald mit Stockausschlägen beschrieben. Die Qualität des Erntebe standes wird als sehr gering angegeben.

Der Hang, an dem der Bestand wächst, ist nach Osten geneigt. Der Bodentyp wird als eine humusreiche Braunerde (Cambisol) eingestuft. Die Klimadaten für den Einsammlungsort sind in Abbildung 2 zusammengestellt. Die Jahresmitteltemperatur liegt bei 11,7 °C und in der Vegetationszeit (Mai bis September) bei 18,0 °C. Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (August) beträgt 17,6 Kelvin. Im Mittel fallen im Jahr 537 mm Niederschläge, davon in der Vegetationszeit 195 mm (36 %).

Der Ausgangsbestand ist nicht zur Erzeugung von Saatgut zugelassen. Aus Sicht der spanischen Kollegen ist auch künftig eine Zulassung als Ernte bestand auf Grund der gerin gen Qualität ausgeschlossen. Das Saatgut wurde im Reifejahr 1992 speziell für die Anlage des Herkunftsversuchs gesammelt. Die Mast wurde als durchschnittlich bezeichnet. Das Saatgut stammt von etwa 10 Bäumen und die gesamte Liefermenge betrug 5,4 kg.

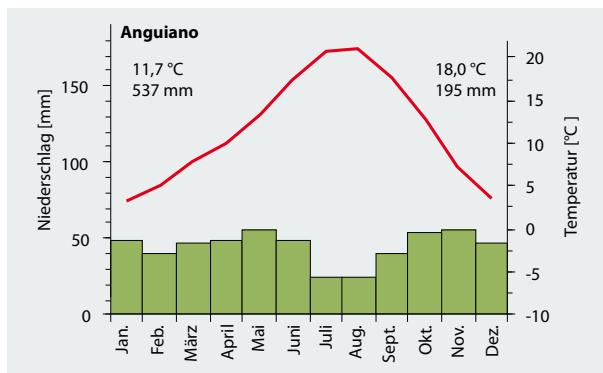


Abbildung 2
Klimadiagramm für den Bestand Anguiano /ES (5)

tungswerk ist die Fläche mit 8,7 ha ausgewiesen. Die Population ist autochthon. Es handelt sich um einen zugelassenen Ertebestand zur Gewinnung von ausgewähltem Ausgangsmaterial (Registernummer zum Zeitpunkt der Einsammlung: 03 4 810 06 75 11, Herkunftsgebiet Harz, Höhenlage über 300 m). Heute gehört der Bestand zur Naturwaldforschungsfläche „Hahnenkleeklippen“ und ist nicht mehr im Ertezzulassungsregister geführt.

Das Saatgut stammt aus dem Reifejahr 1992, in dem der Bestand eine Vollmast trug. Die Einsammlung erfolgte speziell für den Versuch und ist somit keine Teilmenge aus einer Handelseinsammlung. Die Samenmenge von 5,0 kg stammt von mehr als 20 Bäumen. Das Saatgut wurde über die Forstsaatgutberatungsstelle (fsb) beim Staatlichen Forstamt Oerrel bezogen und wurde dort nicht im Kühlraum zwischengelagert.

Oderhaus (44, SbNr. 8942)

Die Saatgutprobe aus dem Forstamt Oderhaus, Revier Königskrug, Abt. 64 b (Niedersachsen) ging am 13.11.1992 ein. Der Bestand liegt überwiegend an einem nach Südwesten geneigten Oberhang und auf einem Plateau. Es handelt sich um einen Buchenreinbestand mit einer geringen Beimischung von Fichte (Abbildung 3). Der Wuchsstand zählt zu den höchstgelegenen geschlossenen Buchenvorkommen im Westharz.



Abbildung 3
Buchenbestand im Forstamt Oderhaus, Revier Königskrug, Abt. 64 b (Aufnahme 23.04.2012)

Der Buchenbestand stockt auf einem der ärmsten Grundgesteine (Kieselschiefer) im Harz, auf dem sich eine mäßig frische bis frische, mäßig podsolierte Braunerde ausgebildet hat. Der Standort ist flachgründig, die sonst verbreitete Lößlehmdecke fehlt weitgehend. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 5,1 °C und während der Vegetationsperiode 11,5 °C (Abbildung 4). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 16,8 Kelvin. Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 1.107 mm und von Mai bis September bei 450 mm (41 %).

Der Bestand stammt im Mittel aus dem Jahr 1889 und war somit bei der Beerntung 104 Jahre alt. Im Forsteinrich-

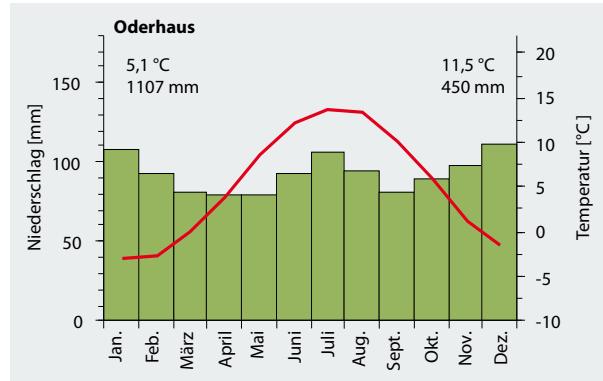


Abbildung 4
Klimadiagramm für den Bestand Oderhaus /DE (44)

Gransee (46, SbNr. 8861)

Das Prüfglied repräsentiert einen Bestand im Staatlichen Forstbetrieb Gransee, Oberförsterei Steinförde, Revier Schönhorn, Abt. 3082 a1 (Brandenburg). Das Alter des 11,7 ha großen Bestandes wird mit 197 Jahren angegeben. Die Bonität des Bestandes beträgt 2,8 bei einer Bestandesmittelhöhe von 30,2 m. Der Bestockungsgrad wurde mit 0,8 gemeldet und der Gesamtvorrat ist mit 3.615 m³ (308 m³/ha) angegeben.

Die Standortbeschreibung weist den Standort der Groß Menower Mittelplatte zu, mit der Standortsformgruppe M2 (mäßig nährstoffversorgt, mittelfrisch) in der Klimastufe m.

Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 8,1 °C und während der Vegetationsperiode 15,2 °C (Abbildung 5). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 18,6 Kelvin. Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 571 mm und von Mai bis September bei 291 mm (51 %).

Zum Zeitpunkt der Beerntung war der Bestand zur Gewinnung von Saatgut in der Klasse III unter der Herkunftsnummer 31902 anerkannt. Das Saatgut wurde 1990 speziell für die Anlage des Herkunftsversuchs gesammelt, stratifiziert und lagerte am Standort Waldsieversdorf des Thünen-Instituts für Forstgenetik. 1993 wurden 3 kg mit einer Feuchte von 10,5 % dem Standort Großhansdorf des Institutes zur Aussaat übergeben.

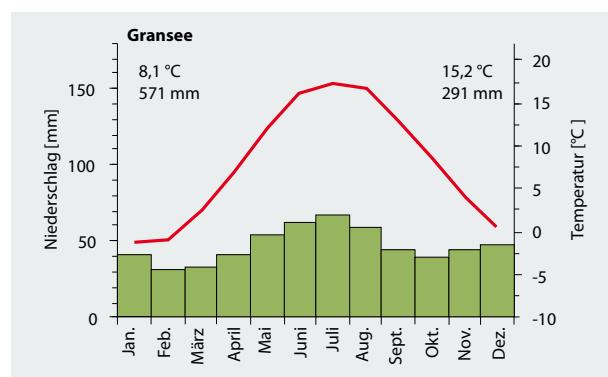


Abbildung 5

Klimadiagramm für den Bestand Gransee /DE (46)

Als Grundgestein ist Kalk angegeben, auf dem sich eine tiefgründige Rendzina entwickelt hat. Der Standort ist mäßig frisch bis frisch. Als Vegetationstyp hat sich ein Sauerklee-Waldschaumkraut-Typ eingestellt. Die mittlere Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 4,9 °C und in der Vegetationszeit 12,3 °C (Abbildung 7). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 20,6 Kelvin. Es fallen etwa 1.428 mm Niederschlag im Jahr, davon 739 mm in der Vegetationszeit (52 %).

Es handelt sich um einen zur Saatguternte zugelassenen Bestand mit der Registernummer: R.Bu 13 (Ila/4/9-13). Das Reifejahr des in den Versuch eingegangenen Prüfgliedes war 1991. In dem Jahr gab es eine Vollmast, bei der unter mehr als 20 Bäumen gesammelt wurde. Es wurden 2,5 kg vom Waldbauhof der ÖBF in Wieselburg/Erlauf nach Großhansdorf geliefert, wo das Saatgut im Kühlhaus eingelagert war.

Neuberg-Mürzsteg (109, SbNr. 9012)

Die aus Österreich stammende Probe ist im Thünen-Institut für Forstgenetik am 02.04.1993 eingetroffen. Der Erntebestand liegt im Forstamt Neuberg-Mürzsteg, Abt. 107 d1. Der vermutlich autochthone Bestand befindet sich an einem 30 ° geneigten Südhang in einer Höhe zwischen 1.000 und 1.100 m ü.NN. Das Alter des 18,4 ha großen Bestandes war zum Zeitpunkt der Einsammlung 140 Jahre (Abbildung 6). Bei dem Bestand handelt es sich um einen Fichten-Buchen-Mischbestand, in dem der Anteil der Rot-Buche 30 % und der Fichte 70 % beträgt. Bei einer mittleren Höhe von 26 m hat die Buche die absolute Bonität fünf und die Fichte eine acht.



Abbildung 6

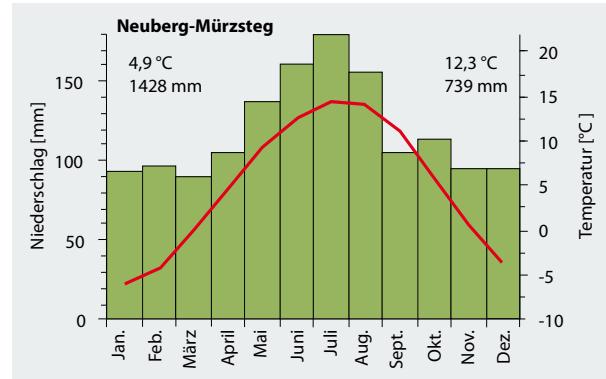
Buchenbestand im Forstamt Neuberg-Mürzsteg, Abt. 107 d1
(Foto: W. Beck, 2008)

Abbildung 7

Klimadiagramm für den Bestand Neuberg-Mürzsteg /AT (109)

Kladská (110, SbNr. 9007)

Die aus der Tschechischen Republik stammende Saatgutprobe ist am 26.03.1993 im Institut eingetroffen. Das Saatgut stammt aus dem Forstamt Kladská, Försterei Lězně Kynžvart, Forstort Západní Čechy in West-Böhmen. Der Bestand liegt in einer Höhe zwischen 650 und 730 m ü.NN leicht geneigten Nordhang. Er ist etwa 150 Jahre alt und hat eine Größe von 5 ha. Es handelt sich um einen Buchenmischbestand (Buche 70 %) mit einer Beimischung von Europäischer Lärche (10 %) und Fichte (20 %).

Das geologische Ausgangsmaterial, aus dem sich eine Braunerde gebildet hat, ist Granit. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 5,9 °C und in der Vegetationszeit 12,9 °C (Abbildung 8). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 18,7 Kelvin. Es fallen etwa 814 mm Niederschlag im Jahr davon 420 mm in der Vegetationszeit (52 %).

Der Bestand war zum Zeitpunkt der Einsammlung für die Anlage des Herkunftsversuches nicht zur Gewinnung von forstlichem Vermehrungsgut zugelassen, obwohl er nach Einschätzung der tschechischen Kollegen geeignet wäre. Das Saatgut (5 kg) stammt aus dem Reifejahr 1992. Es handelte sich um eine Vollmast, bei der die Buchenkerne unter 25 Bäumen eingesammelt wurden.

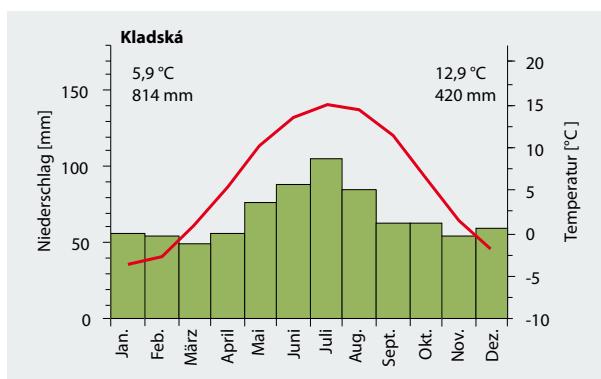


Abbildung 8

Klimadiagramm für den Bestand Kladská /CZ (110)

Beius-Bihor (146, SbNr. 8928)

Die sechste ausgewählte Herkunft stammt aus dem Forstamt Bihor, Försterei Beius, Forstort Prisacă in Rumänien. Das Buchenvorkommen befindet sich in einem Tal in einer Höhenlage von 230 bis 300 m ü.NN (im Mittel 265 m) außerhalb des eigentlichen Verbreitungsgebiets. Auf Grund der geringen Höhenlage und der damit verbundenen geringen Niederschläge ist das Vorkommen etwas Außergewöhnliches (persönl. Mitt. W. Beck). Beck vom Thünen-Institut für Waldökologie und Waldinventuren bereiste 2008 die Gegend und fand nur entlang eines Bachlaufes etwa 60 bis 80 Rot-Buchen in einem sonst von Linden und Hainbuchen dominierten Bestand, der zur Gewinnung von Brennholz genutzt wird. Das kleine Buchenvorkommen ist nach Beck's Eichschätzung höchstens 100 Jahre alt und konnte sich nur durch das zusätzliche Bodenwasser gegenüber den anderen Baumarten durchsetzen.

In dem Tal herrscht Mergelgestein vor. Als Bodentypen finden sich podsolierte Braunerden und Pseudogleye. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 9,6 °C und in der Vegetationszeit 18,0 °C (Abbildung 9). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 23,5 Kelvin. An Niederschlag fallen 720 mm im Mittel je Jahr davon 381 mm in der Vegetationszeit (53 %).

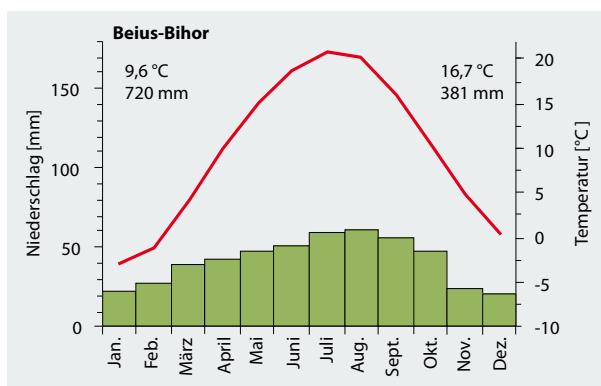


Abbildung 9

Klimadiagramm für den Bestand Beius-Bihor /RO (146)

Das Buchenvorkommen ist nicht zur Saatgutgewinnung zugelassen. Von der als gut eingestuften Mast wurde im Jahr 1991 das Saatgut unter mehr als 20 Bäumen eingesammelt. Dem Institut in Großhansdorf wurden 6,4 kg geschickt, die am 22.01.1992 eingetroffen sind und dort für ein Jahr bis zur Stratifizierung und Aussaat im Kühhaus eingelagert wurden.

Versuchsflächen

Das Saatgut für die Anlage der Versuchsflächen wurde im Winter 1992/93 im Thünen-Institut für Forstgenetik in Großhansdorf stratifiziert und im Frühjahr in der Baumschule des Instituts ausgesät. Die einjährigen Sämlinge wurden im ersten Jahr unterschnitten, um die Bildung von Feinwurzeln anzuregen und ein kompaktes, gut pflanzbares Wurzelsystem zu erhalten. Im November wurden die Pflanzen gerodet und bei 2 °C im Kühhaus gelagert. Vor dem Einlagern wurden die Wurzeln in Verdunstungsschutz (Algilure Wurzel-Dip) getaucht. Mit zweijährigen Sämlingen (2+0#) wurde im Frühjahr 1995 die Versuchsfläche in Schädtbek (Schleswig-Holstein) sowie weitere 22 Flächen, die über ganz Europa verteilt sind, angelegt.

Die einzelnen Flächen sind als randomisierter Blockversuch mit drei Wiederholungen angelegt. In jeder Parzelle stehen 50 Bäume (fünf Reihen mit je zehn Pflanzen) im Verband 2 m x 1 m. Auf sieben Flächen (darunter die Fläche Schädtbek /DE) sind 100 Herkünfte zur Prüfung angepflanzt und auf weiteren elf Flächen (darunter Gablitz /AT) sind 49 Herkünfte gepflanzt. Auf den weiteren Flächen werden zwischen 26 und 48 Herkünfte geprüft.

Im Folgenden werden die Versuchsstandorte Schädtbek /DE und Gablitz /AT, die für die Pilotstudie ausgewählt wurden, kurz charakterisiert.

Schädtbek (Bu1901)

Die etwa 3 ha große Versuchsfläche Schädtbek liegt bei Kiel in Schleswig-Holstein (10° 18' O, 54° 18' N) in 40 m ü.NN. Es handelt sich um einen ebenen, zuvor ackerbaulich genutzten Standort, der im Forstlichen Wuchsgebiet Schleswig-Holstein Ost, Wuchsbezirk Mittleres Hügelland liegt.

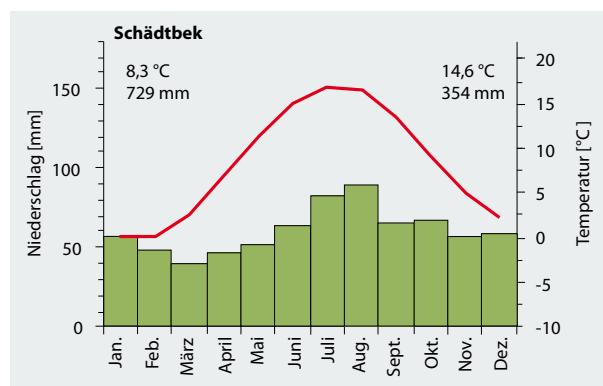


Abbildung 10

Klimadiagramm für die Versuchsfläche Schädtbek /DE (Bu1901)

Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 8,3 °C und in der Vegetationszeit 14,6 °C (Abbildung 10). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 16,7 Kelvin. An Niederschlag fallen etwa 729 mm im Mittel je Jahr, davon 354 mm in der Vegetationszeit (49%). Durch die Mee-

resnähe ist der Standort durch eine relativ hohe Luftfeuchte begünstigt.

Für den Versuchsflächenkomplex Schädtbek liegt eine forstliche Standortkartierung vor. Der Standort ist ziemlich gut bis gut mit Nährstoffen versorgt. Von der Bodenfeuchte

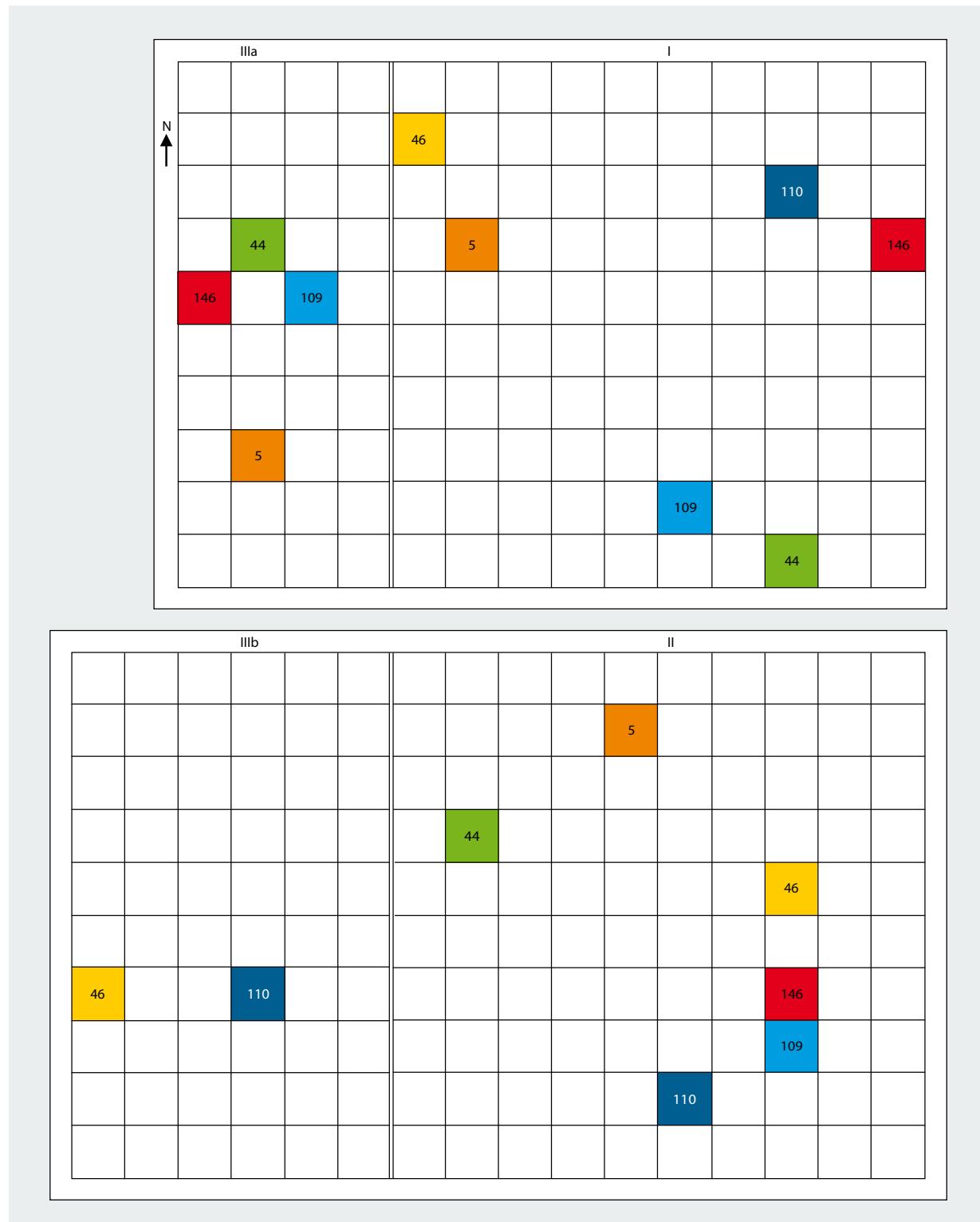


Abbildung 11

Lage der sechs Herkünfte in den drei Blöcken (I bis III) auf der Versuchsfläche Schädtbek

her handelt es sich um einen frisch bis vorratsfrischen Standort, der im tiefen Unterboden schwach pseudovergleyt ist. Eine detaillierte Beschreibung findet sich bei Müller (2012).

Die Pflanzung der 100 Prüfglieder auf der Versuchsfläche in Schädtbek erfolgte maschinell. Auf der Fläche wurde Begleitwuchsmischung nach Reinecke (1993) eingesät, um das Aufkommen verdämmender Ackerwildkräuter gering zu halten. Allerdings war das Frühjahr 1995 gekennzeichnet durch eine ausgeprägte Trockenphase, daher waren die ausgebrachten Begleitwuchsmischansaaten nicht wie gewünscht aufgelaufen. Dafür dominierten auf der Fläche die klassischen Ackerwildkräuter u. a. Melde (*Chenopodium album*) und Echte Kamille (*Matricaria chamomilla*), aber auch Acker-Kratzdistel (*Cirsium arvense*). Im Schutz dieser Begleitvegetation überstanden die jungen Buchen das trockene Frühjahr ohne Verluste (Liesebach M, 2012).

Die einzelnen Parzellen sind mit verzinkten Eisenpfählen dauerhaft gekennzeichnet, und die Fläche war wildsicher eingezäunt. In Abbildung 11 ist die Lage der sechs Herkünfte auf der Versuchsfläche wiedergegeben.

Gablitz (Bu1907)

Eine österreichische Versuchsfläche wurde in Niederösterreich im Wienerwald angelegt ($16^{\circ} 07' \text{ O}$, $48^{\circ} 15' \text{ N}$). Die in 350 m ü.NN liegende Fläche liegt im Tulbinger Forst des FD-Bezirks Gablitz der ÖBF FV Neuwaldegg, Abt. 72 C1. Es handelt sich bei diesem Versuchsglied um einen Waldstandort, auf dem zuvor Fichte stand. Die Fläche liegt an einem nach Süden geneigten Hang (Hangneigung 5 bis 10 °). Über Sandstein hat sich ein Pseudogley gebildet, der im oberen Bereich eine leichte Verhagerung aufweist. Nährstoff- und Wasserversorgung werden als durchschnittlich eingestuft.

Die mittlere Jahrestemperatur beträgt $8,8^{\circ}\text{C}$ und in der Vegetationszeit $16,6^{\circ}\text{C}$ (Abbildung 12). Die Spanne zwischen kältestem (Januar) und wärmstem Monat (Juli) beträgt 21,2 Kelvin. An Niederschlag fallen etwa 729 mm im Mittel je Jahr, davon 395 mm in der Vegetationszeit (54 %).

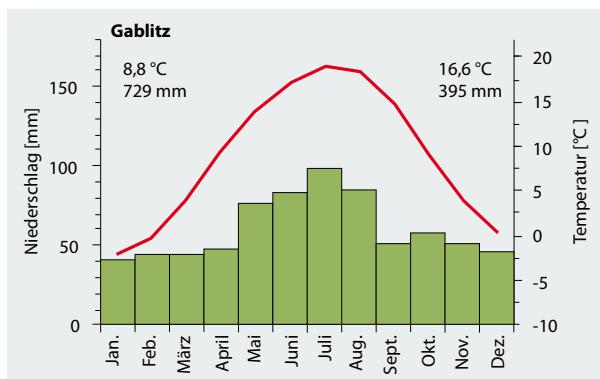


Abbildung 12
Klimadiagramm für die Versuchsfläche Gablitz /AT (Bu1907)

Die Fläche Gablitz wurde per Hand mit einer modifizierten Lochpflanzung bepflanzt. Zum Zeitpunkt der Pflanzung lagen in Bodensenken noch Schneereste. Die einzelnen Parzellen sind mit Aluminiumpfählen ausgezeichnet und die Fläche war gegen Wild eingezäunt. In Abbildung 13 ist die Lage der sechs Herkünfte auf der Versuchsfläche Gablitz dargestellt.

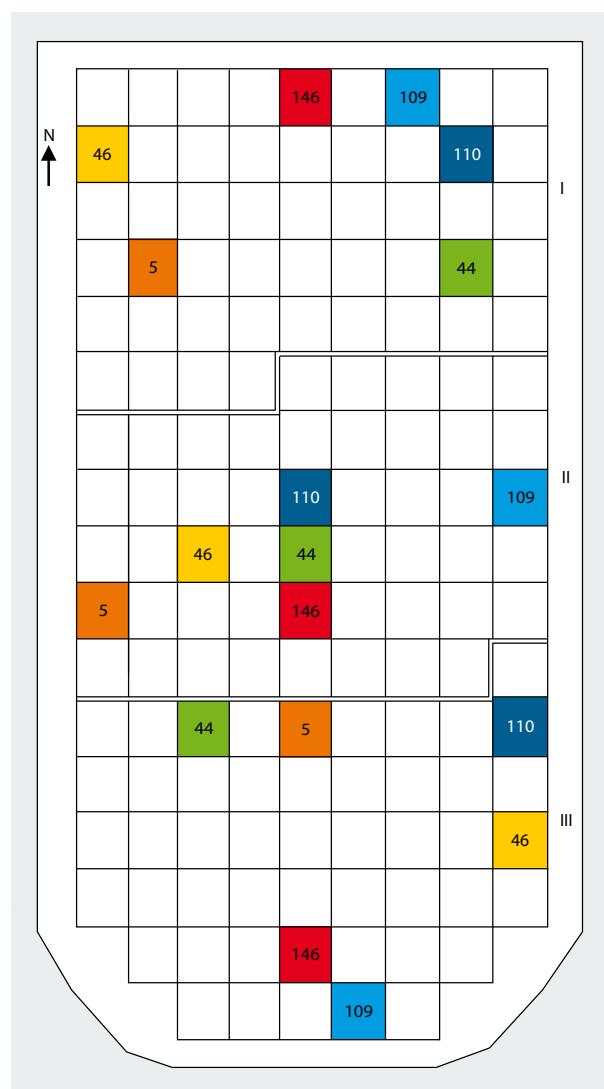


Abbildung 13
Lage der sechs Herkünfte in den drei Blöcken (I bis III) auf der Versuchsfläche Gablitz

Literatur

- Krah-Urban J (1953) Rassenfragen bei Eichen und Buchen. AFZ Wald 13:478-480
- Krah-Urban J (1958) Vorläufige Ergebnisse der Buchenprovenienzversuche. Allg Forst Jagdzeitg 129:242-251
- Kriebitzsch W-U, Beck W, Schmitt U, Veste M (2008) Bedeutung trockener Sommer für Wachstumsfaktoren von verschiedenen Herkünften der Buche. AFZ Wald (5):246-248
- Kriebitzsch W-U, Beck W, Liesebach M, Müller J, Schmitt U, Veste M (2009) An gepasstheit und Anpassungsfähigkeit von Provenienzen der Rot-Buche an Klimabedingungen. In: Freibauer A, Osterburg B (eds) Aktiver Klimaschutz und Anpassung an den Klimawandel : Beiträge der Agrar- und Forstwirtschaft ; 15.-16. Juni 2009, Braunschweig ; Tagungsband. Braunschweig : vfl, p 74
- Kriebitzsch W-U, Veste M (2012) Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). Landbauforsch 62(4):193-210
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern - Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationn (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. Landbauforsch 62(4):221-236
- Liesebach M (2012) Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. Landbauforsch 62(4):179-192
- Muhs H-J (1988) Die Anlage des Internationalen Buchenherkunftsversuchs 1983 - 1985. In: Korpel S, Paule, L (eds) 3. IUFRO-Buchensymposium. Zvolen, pp 77-83
- Müller J (2012) Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des Wachstumsverhaltens. Landbauforsch 62(4):169-178
- Reinecke H (1993) Begleitwuchsregulierung : aktuelle Hinweise zur Anlage und Pflege von Kulturen und Landschaft. Göttingen : Reinecke, 86 p
- Schmitt U, Seo J-W, Kriebitzsch W-U, Schüler, S, Potsch T (2012) Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte. Landbauforsch 62(4):237-246
- Schüler S, Liesebach M, Wühlisch G von (2012) Genetische Variation und Plastizität de Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche. Landbauforsch 62(4):211-220
- Wühlisch G von, Liesebach M, Muhs H-J, Stephan R (1998) A network of international beech provenance trials. In: Turok J, Kremer A, de Vries S (eds) First EUFORGEN Meeting on Social Broadleaves : Bordeaux, France, 23-25 October 1997. Rome : IPGRI, pp 164-172

Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des Wachstumsverhaltens

Jürgen Müller*

Zusammenfassung

Zur Erfassung der standortkundlichen Differenzierung wurden auf den Parzellen des Herkunftsversuchs Schädtbek bodenphysikalische, -chemische und –hydrologische Aufnahmen, Beprobungen und Analysen durchgeführt. Aus den Ergebnissen wurden die Bodenwasserspeicherkapazität und die Nährstoffversorgung des Bodens und der Pflanze abgeleitet. Die Messungen zu den Photosyntheseaktivitäten und Transpirationsraten wurden durch bodenhydrologische Messungen begleitet. Die Variation der nutzbaren Feldkapazität bis 1 m Bodentiefe als Kennwert für die Bodenwasserspeicherkapazität lässt in Trockenperioden innerhalb der Vegetationsperiode Auswirkungen auf den Bestandeswasserhaushalt erwarten. Problematisch für die Prozesse von Nährstoff- und Wasseraufnahme ist der unterschiedlich stark ausgeprägte Stauwassereinfluss mit möglichen Auswirkungen auf das Baumwachstum.

Die Nährstoffversorgung der untersuchten Parzellen ist gut bis sehr gut und stellt keinen wachstumsmindernden Faktor dar.

Schlüsselwörter: Klimatische Wasserbilanz, nutzbare Feldkapazität, pF-Kurve, Nährstoffversorgung

Abstract

Soil physiological, -chemical and -hydrological sampling was carried out for site specific characterisation on the individual tracts of the provenance trial Schädtbek

Samples were analysed and the water holding capacity as well as nutrient availability in the soil and plant available nutrients was estimated. Photosynthetic activity and transpiration measurements were accompanied by soil hydraulic measurements. Using the variation in usable field capacity up to 1m depth the characteristic value for the available water capacity during dry periods is provided; allowing an estimation of stand hydraulics during the vegetation period. The variable amount of stagnating waters is problematic for the uptake of nutrients and water and can have an impact on tree growth. The nutrient availability in the different tracts is excellent or well and does not limit tree growth.

Keywords: climatic water balance, usable field capacity, pF-curve, nutrient supply

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Waldökosysteme
Alfred-Möller-Str. 1, 16225 Eberswalde

Kontakt: juergen.mueller@vti.bund.de

Einleitung

Ein Ziel des 1993/95 angelegten Versuchs mit Rot-Buche besteht in dem Nachweis vegetationsökologischer Differenzierungen in Abhängigkeit von ihrer Herkunft. Für die Pilotstudie wurden 6 Herkünfte aus ganz Europa, die von klimatisch sehr unterschiedlichen Standorten stammen, ausgewählt (Kriebitzsch et al., 2009). Die geografischen Angaben und die klimatischen Verhältnisse zu den Herkünften sind von Liesebach M (2012a) in diesem Heft beschrieben.

Als vegetationsökologische Differenzierungen werden entsprechend den Beiträgen in diesem Heft die Unterschiede in der phänologischen Entwicklung, in der genetischen Variation, im Wachstumsverlauf und in den physiologischen Reaktionen des Baumes auf Trockenheit verstanden (Kriebitzsch & Veste, 2012; Liesebach M, 2012b; Liesebach H, 2012; Schüler et al., 2012; Schmidt et al., 2012).

Voraussetzung für die Bewertung der herkunftsspezifischen Differenzierungen sind vergleichbare Boden- und Witterungsbedingungen (Müller, 2005). Dazu wurden standortkundliche Untersuchungen durchgeführt. Sie dienen der Bewertung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen der ausgewählten Herkünfte, wobei jede Herkunft drei auf der Versuchsfläche unregelmäßig verteilte Wiederholungen besitzt. Darüber hinaus wird für die Jahre 2006 und 2007 der wachstumsrelevante Witterungsverlauf eingeschätzt.

Die Versuchsfläche Schädtbek

Die ca. 3 ha große Versuchsfläche Schädtbek liegt in der Nähe von Kiel in Schleswig-Holstein ($10^{\circ} 18' \text{O}$, $54^{\circ} 18' \text{N}$) in 40 m ü. NN. Es ist ein ebener, zuvor ackerbaulich genutzter Standort, der im forstlichen Wuchsgebiet Schleswig-Holstein Ost, Wuchsbezirk Mittleres Hügelland liegt (Wolff et al., 2003; Gauer & Aldinger, 2005). Weitere Beschreibungen zum Klima der Versuchsfläche sind bei Liesebach M (2012a) in diesem Heft zu entnehmen.

Für die Flächen im Umfeld von Schädtbek liegt eine forstliche Standortkartierung vor (Abbildung 1), die nach der niedersächsischen Kartieranleitung durchgeführt wurde (Niedersächsisches Forstplanungsamt, 2009). Der Bereich der Versuchsfläche gehört zu den Standorttypen 41.4+4.3sP und 41.4.3.7sP. Das bedeutet im Einzelnen:

Bezüglich der Wasserverhältnisse ist es ein frischer Standort, der im Unterboden schwach pseudovergleyt ist. Im östlichen Bereich ist der Standort schwächer wechselfeucht mit geringem bis mäßigem Wechsel zwischen Vernässung und abnehmender Feuchte mit Staunässe im Unterboden. Hier überwiegt die feuchte bis frische Phase. Der Unterboden ist ebenfalls pseudovergleyt. Der Standort ist gut mit Nährstoffen versorgt.

Beim Bodensubstrat überwiegen die lehmigen Sande und sandigen Lehme (Geschiebelehm). Hierbei wechseln sich anlehmige bis schwach lehmige Sandüberlagerungen mit verlehnten, geschiebeführenden Sanden über einer Lehmunterlage ab. Auf fast der gesamten Fläche ist der Stauwassereinfluss im Oberboden erkennbar.

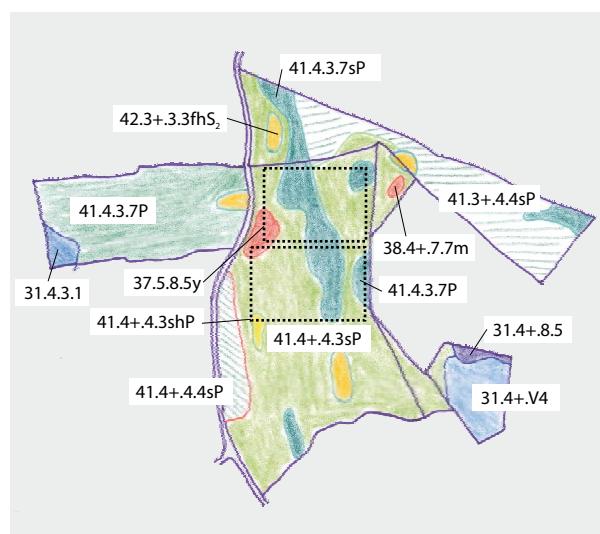


Abbildung 1
Ergebnis der forstlichen Standortkartierung der Versuchsfläche (gepunktete Rechtecke)

Die Lage der untersuchten Herkünfte mit den entsprechenden Wiederholungen auf der Versuchsfläche ist bei Liesebach M (2012a) in diesem Heft dargestellt.

Bodenuntersuchungen

Feldbeprobung

Die Entnahme der Bodenproben erfolgte mit einer motorgetriebenen Rammkernsonde in den Wiederholungen der sechs Herkünfte, wobei Herkunft Anguiano /ES (Nr. 5) in der III. Wiederholung nicht beprobt wurde, da auf dieser Wiederholung fast keine Bäume standen. Auf jeder Versuchsparzelle (10 m x 10 m) wurde auf den Diagonalen im regelmäßigen Abstand Bohrpunkte festgelegt (Abbildung 2).

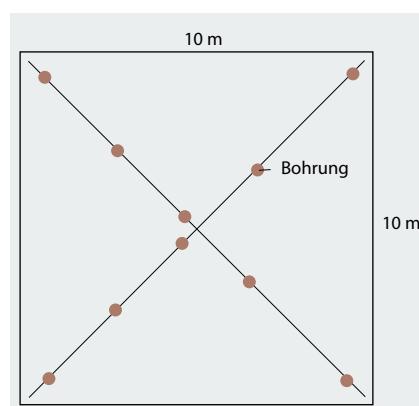


Abbildung 2
Design der Bodenkernentnahmen auf den Versuchsparzellen

Die Bohrkernentnahme erfolgte bis zu einer Tiefe von 1 m. Die Bodenproben wurden in den Tiefenbereichen 0 bis 10 cm, 10 bis 25 cm, 25 bis 50 cm und 50 bis 100 cm entnommen (Abbildung 3).



Abbildung 3
Bodenbeprobung mit der Rammkernsonde in Tiefenstufen bis 1 m Tiefe

Die Bohrkerne wurden für die Entnahme von Proben zur Bestimmung sowohl der bodenchemischen als auch der bodenphysikalischen Parameter genutzt. Die Proben sind tiefenstufenbezogene Mischproben aus neun Bohrungen bzw. Stechzylinerproben mit 6-facher Wiederholung pro Tiefenstufe und Fläche.

Bodenphysikalische und –chemische Untersuchungen

Die bodenphysikalischen Untersuchungen sind die Grundlage für die Ableitung bodenhydrologischer Parameter wie Feldkapazität, nutzbare Feldkapazität und Saugspannungs-Sättigungsbeziehung (pF-Kurve). Die pF-Kurve wurde unter Nutzung der „ku-pF Apparatur“ ermittelt. Die ku-pF-Apparatur dient der Bestimmung der hydraulischen Leitfähigkeit (ku) und der pF-Kurve von Bodenproben im ungesättigten Bereich (UGT Müncheberg, 2002). Die nutzbare Feldkapazität ergibt sich aus der Differenz von Feldkapazität (Feuchtegehalt bei pF 1,8) und dem Welkepunkt (Feuchtegehalt bei pF 4,2).

Dazu wurden aus den Bohrkernen Stechzylinerproben gewonnen und im Labor vollständig aufgesättigt sowie anschließend abgedichtet. Die freie Oberfläche wird der Verdunstung ausgesetzt und der Gradient der entstehenden Wasserbewegung messtechnisch erfasst. Der Gradient der Wasserspannung wird im Stechzyylinder durch zwei im Abstand von 3 cm eingebaute Tensiometer ermittelt. Der abnehmende Wassergehalt wird durch Wägung erfasst. Für die pF-Kurve wird der aktuelle Wassergehalt der Probe jeweils dem Mittelwert aus beiden Tensiometerwerten zugeordnet. Für die in der Abbildung 3 genannten Tiefenstufen wurden die Korngrößenverteilung, die Trockenraumdichte und der Humusgehalt analysiert.

Zur Charakterisierung der Nährstoffversorgung der Wiederholungen wurden die löslichen Vorräte der Makronährstoffe in den Tiefenstufen bestimmt. Zusätzlich wurden 2007 die Blattspiegelwerte ermittelt.

In der Tabelle 1 sind die dabei verwendeten Methoden zusammengestellt (Handbuch Forstliche Analytik, 2005).

Tabelle 1
Analysenmethoden zur Bestimmung bodenphysikalischer und –chemischer Parameter

Parameter	Methode	Vorschrift
Korngrößenverteilung		Handbuch der Forstlichen Analytik, Abschnitt 2.5 (HFA A 2.5)
Sand	Trockensiebung	
Ton, Schluff	Nach KÖHN	
Trockenraumdichte	Stechzyylinder	HFA A 2.2
pF-Kurve	ku-pF Apparatur	UGT Müncheberg
C	Elementaranalysator	HFA D 3.1.2.1.2
N	Elementaranalysator	HFA D 5.8.1.1.1
S	Elementaranalysator	HFA D 5.4.1.1.1
Carbonat	Gasvolumetrie n. Scheibler	HFA D 3.1.3.1.1
K, Ca, Mg, Al, Fe, Mn	Extraktion mit BaCl ₂ (0,1 m) ICP EU-Methode	HFA A 3.2.1.4
Blattspiegelwerte	C/N Analysier Druckaufschluss mit HNO ₃ und ICP	HFA A 3.2.1

Ermittlung der Bodenwassermengen mit Hilfe von bodenhydrologischen Messungen

Im Frühjahr (April), Sommer (Juli/August) und Herbst 2007 (Oktober) wurden auf ausgewählten Herkünften in einzelnen Tiefenstufen die aktuellen Bodenwasservorräte durch bodenhydrologische Messungen ermittelt. Die Messungen wurden auf folgenden Flächen durchgeführt: Herkunft 5 Wiederholung 1; Herkunft 44 Wiederholung 1 und 2; Herkunft 110 Wiederholung 1 und 2. Sie erfolgten temporär an Einzelbäumen durch die kombinierte Erfassung von Bodensaugspannung und Bodenfeuchte (Müller, 2002). Diese baumbezogenen Messungen begleiteten die von der Arbeitsgruppe Kriebitzsch/Veste an den gleichen Bäumen durchgeführten Photosynthesemessungen. Die Methode

der Messung macht die Abbildung 4 deutlich. Gemessen wurde in alle vier Himmelsrichtungen in Transekten kreisförmig um den Stamm in den Abständen 10, 30 und 50 cm und in den Bodentiefen 10 bis 15 cm, 25 bis 30 cm und 45 bis 50 cm (Abbildung 5).

Ergebnisse

Charakterisierung des Witterungsverlaufs in den Jahren 2006 und 2007

In den Jahren 2006 und 2007 wurden intensive Untersuchungen zur Photosynthese und zur Transpiration der einzelnen Herkünfte durchgeführt (s. Kriebitzsch & Veste, 2012). Der Witterungsverlauf dieser Jahre wird deshalb genauer analysiert. Die Witterungswerte stammen von der eigens eingerichteten Wetterstation in ca. 1,5 km Entfernung und wurden bei Datenlücken und -unplausibilitäten durch Werte der DWD-Station Kiel ergänzt. In der Abbildung 6 sind die monatlichen Niederschlagssummen und die Monatsmitteltemperatur dargestellt. Begleitet wird dies durch punktuelle Messungen der Bodenwassermengen auf einzelnen Parzellen zur Bewertung der aktuellen Bodenwasserverfügbarkeit.

Der Winter 2005/2006 war im Vergleich zum langjährigen Mittel zu kalt und zu trocken. Die niedrigen Lufttemperaturen hielten bis Mitte März an. Ende März setzte frühlinghafte Witterung ein. Die Niederschläge der Monate März und April füllten den Bodenwasserspeicher bis zur Feldkapazität auf. Der Mai war mäßig warm und in der ersten Hälfte zu trocken. Die Bodenwasservorräte bis 1 m Tiefe sanken auf 70 % nFk und füllten sich durch die nachfolgenden Niederschläge wieder auf 100 % nFk auf. Die Monate Juni und Juli waren warm und trocken, die Monatsniederschläge erreichten nur die Hälfte des langjährigen Mittels. Die Bodenwassermengen lagen unter 50 % nFk. Der August war kühl und überdurchschnittlich nass. Die nFk stieg wieder auf 100 % an. Der Herbst 2006 war mild und lag 4 °C über dem langjährigen Mittel. Die Niederschläge in Höhe von 50 mm lagen im normalen Bereich. Insgesamt waren sowohl das Kalenderjahr als

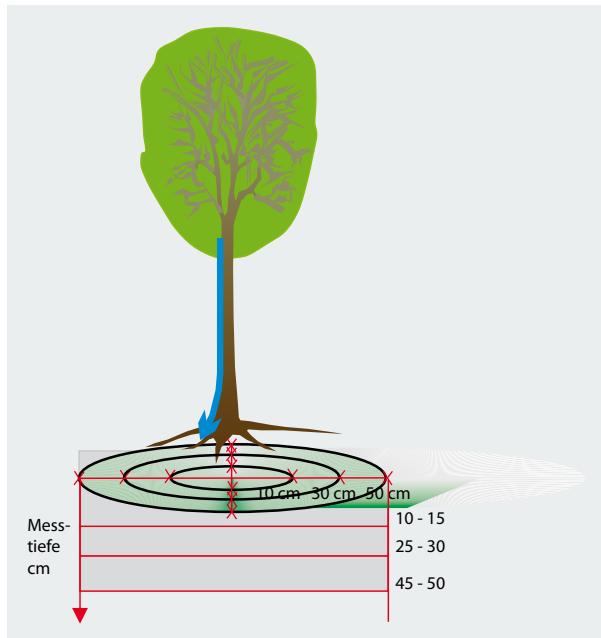


Abbildung 4
Methode der bodenhydrologischen Messungen an Einzelbäumen



Abbildung 5
Saugspannungs-Feuchtemessungen auf einer Parzelle, die Daten werden auf einen Logger gespeichert

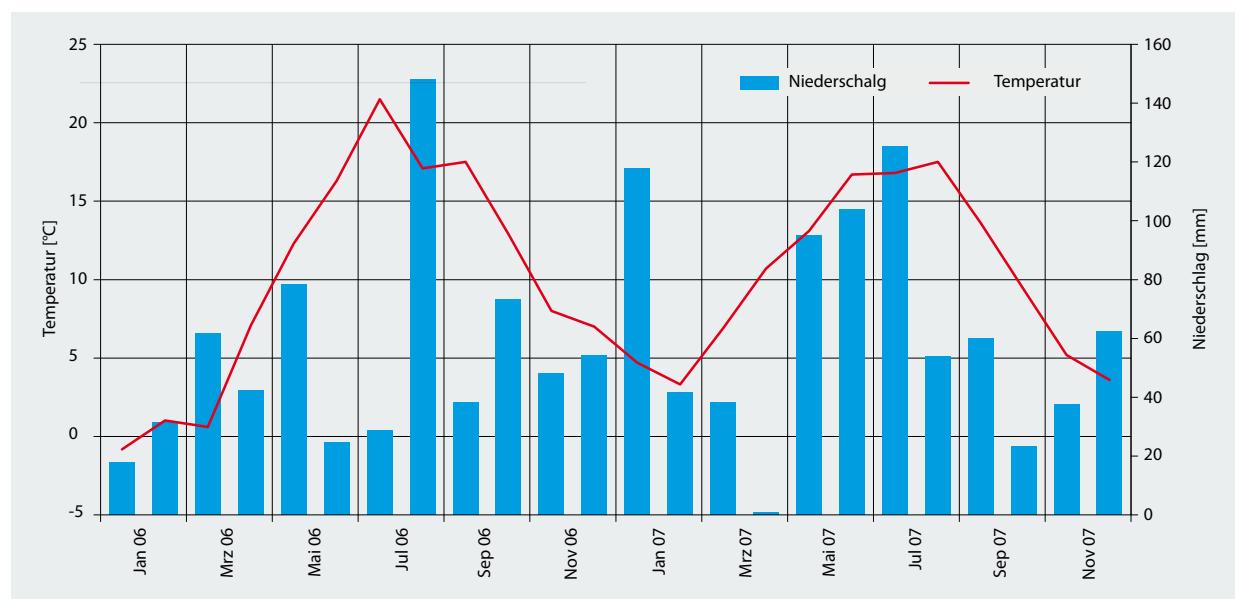


Abbildung 6

Verlauf der monatlichen Temperatursumme und der Monatsmitteltemperatur für die Jahre 2006 und 2007

auch das Vegetationsjahr im Vergleich zum langjährigen Mittel zu warm. Das Kalenderjahr war überdurchschnittlich trocken, das Vegetationsjahr lag durch den nassen August im Bereich des langjährigen Mittels.

Aus der Differenz des Niederschlages und der potentiellen Verdunstung wird die tägliche Klimatische Wasserbilanz (KWB) als Indikator für die meteorologische Trockenheit berechnet (Müller, 2007). Die Abbildung 7 zeigt im Juni/Juli das Absinken der KWB auf minus 170 mm, in Folge sank die nFK des Oberbodens unter 50 %. In diesem Zeitraum erfolgten auch die Messungen zur Photosyntheseaktivität und zu den Transpirationsraten an Einzelbäumen unterschiedlicher Herkunft.

Die Blattentfaltung der Buche setzte Ende April ein. Dem trockenen April folgte ein nasser Mai, der den Bodenwasserspeicher wieder auf 100 % ansteigen ließ. Im Juni/Juli waren die Niederschläge sehr hoch. Die Bodenfeuchtwerte lagen im Sättigungsbereich. Der August wies trockene Abschnitte auf und war im Vergleich zum langjährigen Mittel etwas zu trocken. Der Sommer war dagegen im Vergleich zum langjährigen Mittel deutlich zu nass und etwas zu warm. Die Herbstniederschläge und -temperaturen lagen leicht unter dem langjährigen Mittel. Ende September setzte teilweise die Blattverfärbung ein. Der Oktober war dabei überdurchschnittlich trocken und zu kühl. Der Dezember war etwas zu warm und zu nass.

Das Jahr 2007 gehört insgesamt zu den wärmsten und Jahren sowohl im Kalender- als auch im Vegetationsjahr. Allein Anfang Mai und Mitte Juni lag die KWB kurzfristig bei minus 90 mm (Abbildung 7).

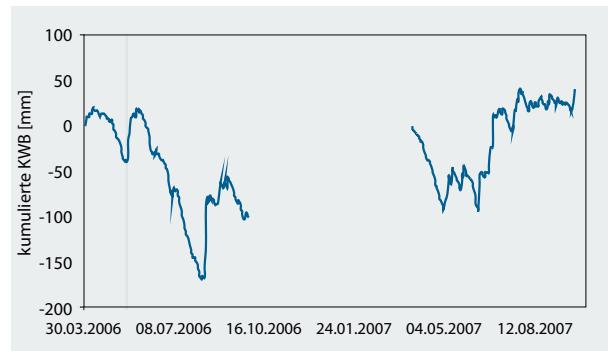


Abbildung 7

Verlauf der klimatischen Wasserbilanz in den Vegetationsperioden der Jahre 2006 und 2007

Der Winter 2006/2007 war im Vergleich zum langjährigen Mittel deutlich zu warm. Die Niederschläge waren überdurchschnittlich, so dass der Bodenwasserspeicher Ende März zu 100 % gefüllt war. Der sehr trockene und insgesamt zu warme April ließ die nFK im Oberboden auf 80 % absinken.

Bodenphysikalische Differenzierungen

Das den Pflanzen zur Verfügung stehende Feuchteangebot gehört zu den entscheidenden wachstumsrelevanten Merkmalen. Die von der Standortserkundung ausgewiesenen Wasserhaushaltsstufen kennzeichnen die Feuchteunterschiede nur grob und sind für unsere Betrachtung nicht ausreichend.

Der Wasserhaushalt der Bestände und die hydrologischen Prozesse werden sehr wesentlich vom Boden beeinflusst. Außer dem Niederschlag und der Kronendachinterzeption hängen alle anderen Komponenten von der Bodenstruktur ab. Das Bodenwasser und die Wasserversorgung der Pflanzen sind durch die Saugspannung-Sättigungs-Beziehung miteinander verbunden. Die die Bodenwasserspeicherung kennzeichnenden bodenphysikalischen Kennwerte Feldkapazität (FK), permanenter Welkepunkt (PWP)

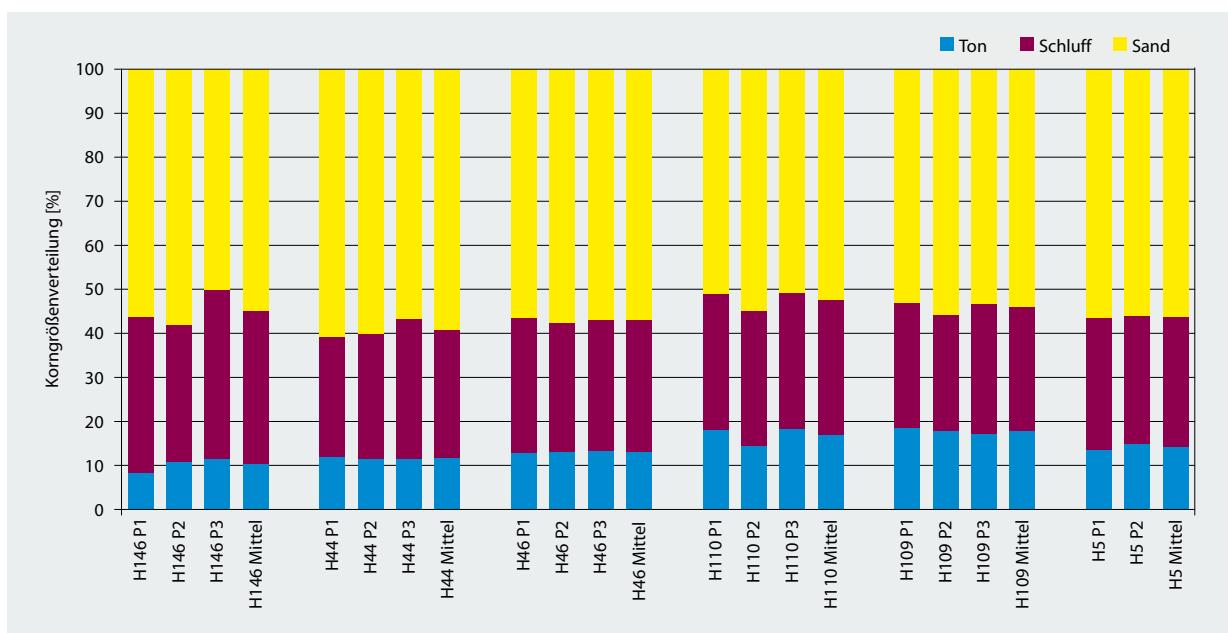


Abbildung 8

Korngrößenverteilung bis 1 m Bodentiefe auf den Parzellen der einzelnen Herkünfte

und die nutzbare Feldkapazität ($nFK = FK-PWP$) lassen sich aus den Wasserspannungs-/Wassergehaltsbeziehungen des Bodens (pF-Charakteristik) ableiten. Die Wasserretentionskurven (pF-Charakteristik) charakterisieren die hydrologischen Wechselwirkungen zwischen Vegetation und Boden. Interessant für unsere Betrachtung sind die Bereiche der Wasserretentionskurven, die die Wasserverfügbarkeit (nFK) beeinflussen.

Aus den tiefenstufenbezogenen Bodenproben auf den Versuchsparzellen wurden die FK, der PWP und somit die nFK mit Hilfe von Pedotransferfunktionen (Hagen & Scherzer, 2004) aus folgenden bodenstrukturellen Parametern abgeleitet:

- Bodenart (Anteile von Sand, Ton und Schluff),
- Humusgehalt,
- Trockenraumdichte.

Die Bestimmung dieser Bodenstrukturparameter ermöglichte bei gleichzeitiger Ermittlung der Wassergehalts-/Wasserdruckspannungskurven im Labor die Ermittlung der bodenphysikalischen Kennwerte Feldkapazität und permanenter Welkepunkt sowie die Berechnung der nutzbaren Feldkapazität.

Die Abbildung 8 zeigt die Differenzierung der Korngrößenfraktionen von Sand, Ton und Schluff auf den Flächen. Die Auswirkung dieser Differenzierung auf den Bodenwasserhaushalt wird durch die Ableitung und Berechnung der nutzbaren Feldkapazität aussagekräftiger.

In der Abbildung 9 sind die ermittelten pF-Kurven für die auf der Untersuchungsfläche vorkommende Bodenartendifferenzierung von mittel bis stark lehmigem Sand bis hin zum mittel bis stark sandigen Lehm dargestellt. Unter Einbeziehung der organischen Substanz und der Trockenraumdichte ergeben sich die in der Tabelle 2 dargestellten nutzbaren Feldkapazitäten.

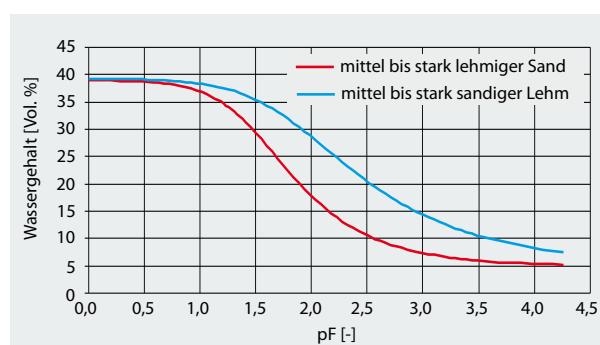


Abbildung 9

Differenzierung der pF-Charakteristik der auf den Versuchsparzellen vorkommenden Bodenarten bis zu einer Bodentiefe von 1 m

Tabelle 2

Differenzierung der nutzbaren Feldkapazität (nFK) bis 1 m Bodentiefe auf den Versuchsparzellen

Herkunft	Parzelle	nFK [mm]
Beihus-Bihor /RO	H146/ P1	194
	H146/ P2	166
	H146/ P2	162
	H146/ Mittel	174,0
Oderhaus /DE	H44/P1	173
	H44/P2	186
	H44/P3	182
	H44/ Mittel	180,3
Gransee /DE	H46/P1	166
	H46/P2	186
	H46/P3	174
	H46/ Mittel	174,3
Kladská /CZ	H110/P1	158
	H110/P2	170
	H110/P3	162
	H110/ Mittel	163,3
Neuberg-Mürzsteg /AT	H109/P1	159
	H109/P2	163
	H109/P3	166
	H109/ Mittel	162,7
Anguiano /ES	H5/P1	178
	H5/P2	165
	H5/ Mittel	171,5

Bodenhydrologisch ist die Differenzierung der nFK im Tiefenbereich bis 1 m zwischen den Herkünften mit 17 mm als gering zu bewerten. Innerhalb der einzelnen Herkunftsparzellen ist bei der Herkunft H146 mit einem Unterschied von 34 mm zwischen der Wiederholung 1 und 3 mit Einflüssen auf die Transpirationsaktivität in Trockenperioden innerhalb der Vegetationsperiode zu rechnen.

Die ermittelte Trockenrohdichte liegt im Bodenbereich bis 25 cm mit 1,51 bis 1,60 g/cm³ im mittleren Bereich und ist somit für alle Parzellen ähnlich hoch (Abbildung 10). Im Tiefenbereich zwischen 25 bis 50 cm wird durchgängig eine Pflugsohlenverdichtung sichtbar. Die Werte liegen hierbei zwischen 1,66 und 1,76 g/cm³. In der Tiefe 50 bis 100 cm sind die Trockenrohdichten mit Werten über 1,8 g/cm³ mehrheitlich sehr hoch und begünstigen die Stauwasserwirkung.

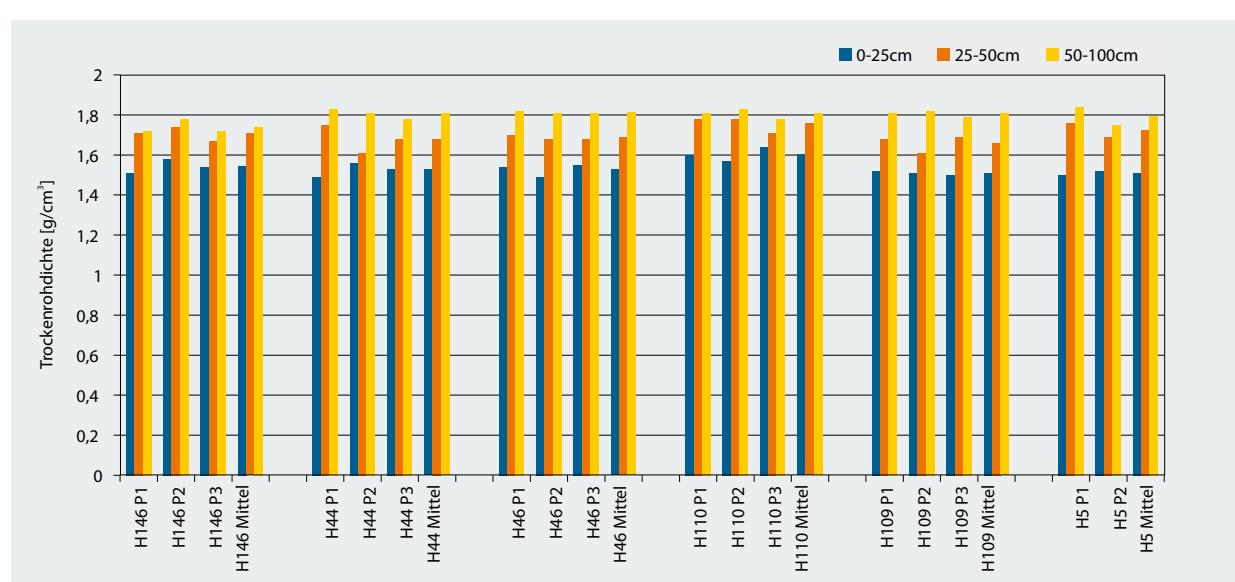
Durch Messwerte nicht belegbar, aber sowohl durch die standörtliche Begutachtung der Parzellen als auch durch die Kartierung der Wasserverhältnisse im Rahmen der Bohrkernentnahme wurde ein sich differenzierender Staunässeeinfluss nachweisbar und sichtbar. Besonders stark ist der Einfluss im westlichen Bereich des Herkunftsversuches (3. Wiederholung) ausgeprägt. Hier führen reliefbedingte Mulden besonders in feuchten Frühjahrsmonaten durch oberflächennahe Stauhorizonte teilweise zur Oberflächenvernässung. Das sich differenzierende Bestandesbild ist maßgeblich auf die unterschiedlichen Bodenwasserverhältnisse und damit Bodenluftverhältnisse zurückzuführen.

Differenzierungen der Blattspiegelwerte

Als Kennwert für den Ernährungszustand der Bäume werden die analysierten Blattspiegelwerte als integrierende Größe herangezogen. Für die Bewertung werden die Elemente N, P, Ca, K, Mg und Na betrachtet. Nach Heinsdorf 1999 und Strohbach (mündl. Mitt.) wird der Ernährungszustand in fünf Stufen eingeteilt:

In Abbildung 11 sind die Ernährungsstufen der einzelnen Parzellen zusammengestellt.

Die Herkünfte Anguiano (5), Oderhaus (44) und Neuberg-Mürzsteg (109) haben teilweise deutlich erhöhte N-Blattspiegelwerte. Schadwirkungen in der Wiederholung 2 der Herkunft 44 sind möglich.

**Abbildung 10**

Verteilung der Trockenrohdichte in unterschiedlichen Bodentiefen auf den Versuchsparzellen

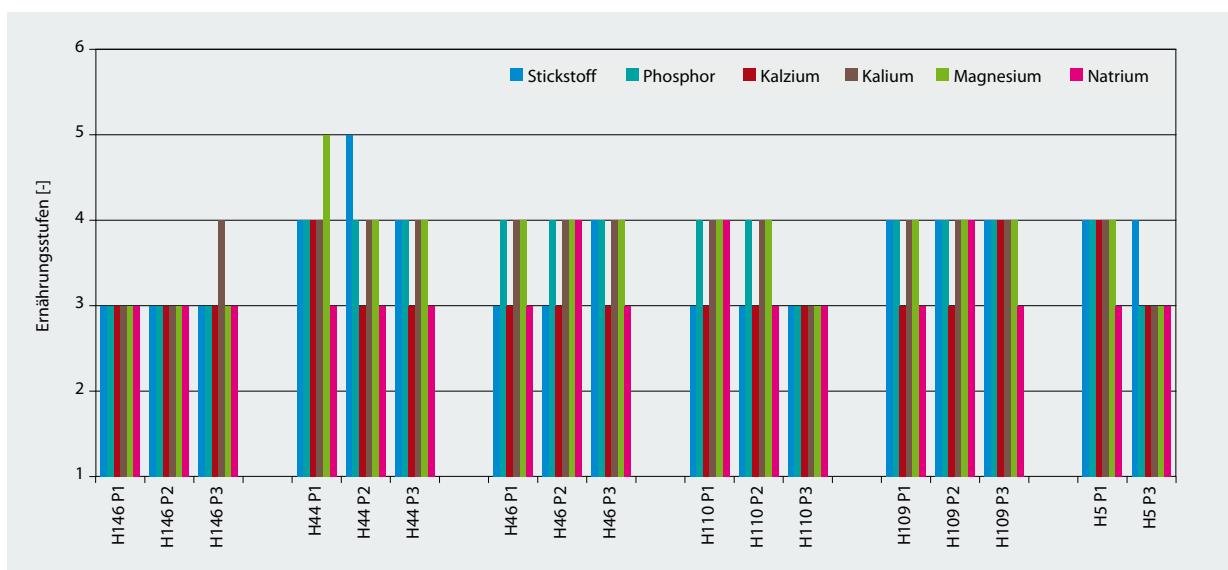


Abbildung 11

Ernährungsstufen der Hauptnährstoffe auf den Parzellen

Die P-Versorgung der Herkünfte (außer Herkunft 146) ist generell hoch und charakteristisch für ehemalige Ackerstandorte.

Die Ca-, K-, Mg- und Na-Versorgung ist optimal bis „Luxus“ und weist auf die ehemalige landwirtschaftliche Düngung hin.

Bodenhydrologische Messungen im Jahr 2007

Aus der Abbildung 12 wird deutlich, dass die Bodenfeuchten in den gemessenen Bodentiefen am Beispiel der Wiederholung 3 der Herkunft 110 zu den Messzeitpunkten im Bereich zwischen Wassersättigung und 75 % nFK lagen. Diese Parzelle hat bis 1 m Bodentiefe mit die geringste nFK. Zum Zeitpunkt der ersten Messung Anfang April war der Bodenraum auf Grund der hohen Winterfeuchte und der noch nicht entwickelten Vegetation im Bereich der Sättigung.

Im Juli/August lagen die Bodenfeuchten wegen der hohen Juliniederschläge noch bei 75 % nFK. Somit waren zu dieser Zeit keine baumphysiologischen Stresswirkungen zu erwarten.

Ende Oktober, während intensiver Blattverfärbung fand die letzte Messung statt. Die Bodenwasservorräte lagen bereits wieder bei 90 % nFK.

Nach dem im Kapitel 4.1 beschriebenen Witterungsverlauf war der Boden der ausgewählten Parzellen zum Zeitpunkt der Messungen im Tiefenbereich bis 50 cm ausreichend mit Wasser versorgt. Die ausgewählten Parzellen liegen im Bereich der ermittelten minimalen und maximalen Bodenwasserspeicherkapazität, so dass die erzielten Ergebnisse für die Gesamtheit der Versuchsparzellen, ausgenommen der Parzellen mit intensiver Stauwasserwirkung, verallgemeinert werden können.

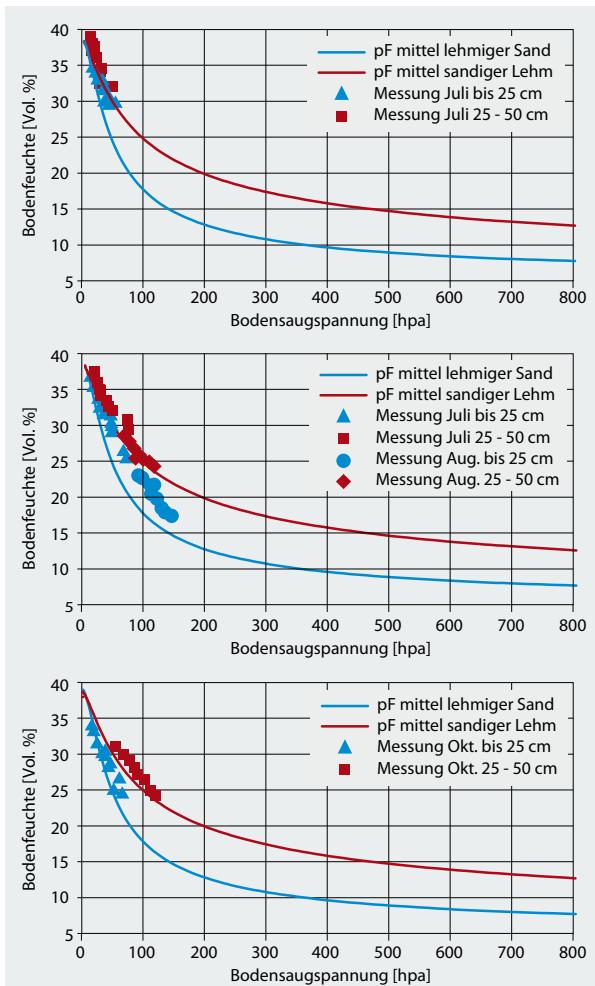


Abbildung 12

pF-Kurven (Linien) und gemessene Bodenfeuchte und -saugspannung (Punkte) im April, Juli/August und Oktober in den Bodentiefen 0 bis 25 cm und 25 bis 50 cm am Beispiel der Herkunft 110, Wiederholung 3

Schlussfolgerungen

Die Bodenart der untersuchten Parzellen variiert von mittel bis stark lehmigem Sand bis hin zum mittel bis stark sandigen Lehm. Die Trockenrohdichten des Oberbodens bis 25 cm liegen im normalen Bereich. Unterhalb dieser Tiefe ist, typisch für ehemals ackerbaulich genutzte Standorte, eine Pflugsohlenverdichtung sichtbar. Die nutzbare Feldkapazität bis 1 m Bodentiefe als Kennwert für die Bodenwasserspeicherkapazität hat mit Werten von 158 bis 194 mm in Trockenperioden innerhalb der Vegetationsperiode einen sich differenzierend auswirkenden Einfluss auf den Bodenwasserhaushalt und somit auf den Gesamtwasserhaushalt der Bestände. Problematischer als die Differenzierungen in der Bodenwasserspeicherkapazität sind die wechselfeuchten Bodenwasserverhältnisse, die in starkem Maße die Prozesse von Nährstoff- und Wasseraufnahme beeinflussen. Der temporär unterschiedlich stark ausgeprägte Stauwassereinfluss beeinflusst den Bodenwasserhaushalt und -lufthaushalt und somit die Wasseraufnahmefähigkeit aus dem Boden mit Auswirkungen auf das Baumwachstum. Die Nährstoffversorgung der untersuchten Parzellen ist gut bis sehr gut und stellt keinen wachstumsfördernden Faktor dar. Die Blattspiegelwerte als Maß für Nährstoffversorgung der Bäume zeugen von der guten bis sehr guten Nährstoffausstattung. Teilweise ist auch eine Übernährung sichtbar.

Literatur

- Gauer J, Aldinger E (2005) Waldökologische Naturräume Deutschlands : forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke. Freiburg : Verein Forstl Standorts-kunde Forstpflanzenzüchtung, 324 p, Mitt Verein Forstl Standorts-kunde Forstpflanzenzüchtung 43
- Handbuch Forstliche Analytik (2005) A 3: Chemische Untersuchungsmethoden und B 3: Chemische Untersuchungsmethoden [online]. Zu finden in <<http://www.bmelv.de/SharedDocs/Standardartikel/Landwirtschaft/Wald-Jagd/WaldBodenZustand/Handbuch-Forstliche-Analytik.html>> [zitiert am 24.10.2012]
- Hangen E, Scherzer J (2004) Ermittlung von Pedotransferfunktionen zur rechnerischen Ableitung von Kennwerten des Bodenwasserhaushalts (FK, PWP, nFK, kapillarer Aufstieg). Bonn : BMVEL, 68 p
- Heinsdorf D (1999) Düngung von Forstkulturen auf Lausitzer Kippen. Eberswalde : Laubag, 54 p
- Kriebitzsch W-U, Beck W, Liesebach M, Müller J, Schmitt U, Veste M (2009) Anpassungsfähigkeit von Provenienzen der Rot-Buche an Klimabedingungen. In: Freibauer A, Osterburg B (eds) Aktiver Klimaschutz und Anpassung an den Klimawandel : Beiträge der Agrar- und Forstwirtschaft ; 15.-16. Juni 2009 Braunschweig ; Tagungsband. Braunschweig : vTI, 74 p
- Kriebitzsch W-U, Veste M (2012) Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). Landbauforsch 62(4):193-210
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. Landbauforsch 62(4):221-236
- Liesebach M (2012a) Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 : Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. Landbauforsch 62(4):159-168
- Liesebach M (2012b) Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. Landbauforsch 62(4):179-192
- Niedersächsisches Forstplanungsamt (2009) Forstliche Standortsaufnahme : geländeökologischer Schätzrahmen ; Anwendungsbereich: pleistozänes (diluviales) Tiefland [online]. Zu finden in <http://www.landesforsten.de/fileadmin/doku/Benutzergruppen/NFP/nfp/Tiefland_Rahmensche ma_06_2009_aktuell.pdf> [zitiert am 23.10.2012]
- Müller J (2002) Wirkungszusammenhänge zwischen Vegetationsstrukturen und hydrologischen Prozessen in Wäldern und Forsten. In: Anders S (ed) Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. Remagen-Oberwinter : Kessel, p 93, pp 99-122
- Müller J (2005) 30 Jahre forsthydrologische Forschung auf der Großlysimeter-anlage in Britz : Zielstellung und Ergebnisse. In: Bericht / 11. Gumpenstein Lysimetertagung : am 5. und 6. April 2005 an der HBLFA Raumberg-Gumpenstein. Irdning : HBLFA, pp 29-32
- Müller J (2007) The effect of drought on the water balance of selected forest sites and the evaluation of a potential risk of drought. In: Eichhorn J (ed) Symposium: Forests in a changing environment – results of 20 years ICP forests monitoring, Göttingen, 25.-28.10.2006. Frankfurt a M : Sauerländer, pp 142-148, SchrifR Forstl Fak Univ Göttingen Nordwestdeutsch Forstl Versuchsanst 142
- Schmitt U, Seo J-W, Kriebitzsch W-U, Schüler, S, Potsch T (2012) Holzbildungs-dynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte. Landbauforsch 62(4):237-246
- Schüler S, Liesebach M, Wühlisch G von (2012) Genetische Variation und Plas-tizität der Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche. Landbauforsch 62(4):211-220
- UGT Müncheberg (2002) Bedienungsanleitung für die ku-pf Apparatur. Müncheberg : Umwelt-Geräte-Technik Müncheberg, 24 p
- Wolff B, Erhard M, Holzhausen M, Kuhlow T (2003) Das Klima in den Forstlichen Wuchsgebieten und Wuchsbezirken Deutschlands. Hamburg : Wie-debusch, 29 p, Mitt Bundesforschungsanst Forst- Holzwirtsch 211

Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein

Mirko Liesebach*

Zusammenfassung

Im Internationalen Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 wurden die Entwicklung und die phänotypische Variation von sechs Herkünften an einem Standort in Schleswig-Holstein untersucht. Von den sechs Herkünften, je drei aus kühleren bzw. wärmeren Gebieten, lagen aus mehreren Jahren Messungen der Baumhöhe und der Durchmesser vor sowie Bonituren des Austrieb, der Herbstverfärbung und der Stammform. Weitere Parameter wurden aus den genannten Merkmalen abgeleitet. Außerdem existieren Klimadaten zu den Einsammlungsorten der sechs Herkünfte.

Im Alter von neunzehn Jahren variierten die Herkünfte in der Überlebensrate nur wenig zwischen 55 % und 66 %. Auch beim Höhen- sowie Dickenwachstum waren die Unterschiede gering. Lediglich die Herkunft aus Tschechien zeigte ab dem Alter dreizehn keinen Höhenzuwachs mehr. Signifikante Unterschiede traten nur zwischen den wüchsigesten Herkünften und den mattwüchsigesten auf. Auffallend war, dass die Korrelationen über verschiedene Aufnahmealter keine verlässlichen Ergebnisse liefern. Anders sah es bei den Merkmalen Austrieb und Herbstverfärbung aus, die zwischen den Aufnahmejahren eng korreliert waren und genetisch stärker fixiert sind. Zwischen Austrieb sowie Herbstverfärbung und Klimaparametern bestanden statistische Zusammenhänge. Die qualitativ besten Stammformen hatte die Herkunft aus der höchsten Höhenlage. Das Ergebnis der Diskriminanzanalyse verdeutlicht die Variation innerhalb der Herkünfte. Die bei der Auswahl der Herkünfte zugrundeliegende Gruppierung in eine kühlere und wärmere Region des Buchenverbreitungsgebiets findet sich in den untersuchten Merkmalen nicht wieder.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica*, Wachstum, Stammform, Phänologie, Diskriminanzanalyse

Abstract

Phenotypical traits and variability of six European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances on a test site in Schleswig-Holstein

Development and phenotypic variation of six provenances, three each from cooler areas and warmer areas, were investigated on a trial site of the International Beech Provenance Experiment 1993/95 in Schleswig-Holstein. For these provenances, measurements of tree height and diameter were available as well assessment data of flushing, autumn leaf colouring, and stem-form. Further data were created. Additionally climate data exists for the collection sites of the six provenances.

At the age of nineteen years, the number of plants varies a little between the provenances (55 % to 66 %). The differences in height growth and diameter were also small, with one exception, the growth of the provenance from Check Republic decreased at age thirteen. Significant differences in growth could only be found between the best and the worst provenances. Impressive was that growth does not generally correlate between different age levels. This was different with regard to flushing and autumn leaf colouring, which are traits which are strongly under genetic control. The best stem-forms were observed within the provenance from the highest altitude. The discriminating analysis shows the variation within the provenances. A grouping of the six provenances into three provenances from cooler, or respectively, warmer, regions of the distribution area of beech, was not evident in the occurrence of the investigated traits.

Keywords: *Fagus sylvatica*, growth, stem form, phenology, discriminant analysis

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Forstgenetik,
Sieker Landstr. 2, 22927 Großhansdorf

Kontakt: mirko.liesebach@vti.bund.de

Einleitung

Die Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) bildet in ganz Mitteleuropa einschließlich der Karpaten, in weiten Teilen Westeuropas und in den Gebirgen Südeuropas Buchenwälder unterschiedlicher Ausprägungen (Bohn et al., 2003). Unter humiden, wintermilden Klimabedingungen dominiert sie zahlreiche Waldgesellschaften auf unterschiedlichen Standorten, unabhängig vom Nährstoffhaushalt und pH-Wert des Bodens sowie bei weiter Spanne des Wasserhaushalts von trocken bis mäßig feucht (Ellenberg, 1996). Diese Waldbaupopulationen sind ortsgebunden und daher besonders vom Klimawandel betroffen. Als Strategie gegen sich ändernde Standortbedingungen zeichnen sich die Baumarten durch eine hohe genetische Vielfalt aus. Bei mehreren Baumarten ist die genetische Variation innerhalb einer Population (Herkunft) größer als zwischen Populationen. Dieses ist auch bei der Rot-Buche nachgewiesen (z. B. Konnert et al., 2000; Liesebach M, 2000; Liesebach et al., 2011; Liesebach H, 2012).

Aufgrund ihrer weiten Verbreitung sind bei anpassungsrelevanten Merkmalen jedoch auch deutliche Herkunftsunterschiede zu erwarten. Zur Erfassung der Variation innerhalb einer Art werden Herkunftsversuche angelegt. Der Nachteil älterer Versuche mit Buche in Dänemark (Hauch, 1909), der Schweiz (Burger, 1948), Deutschland (Krahl-Urban, 1958) und Frankreich (Teissier du Cros & Thiebaut, 1988) ist, dass jeweils überwiegend Herkünfte aus dem eigenen Land angepflanzt wurden. Dieses änderte sich mit der Anlage der internationalen Buchenherkunftsversuche von drei Serien in den 1980er Jahren und zwei weiteren Serien in den 1990 Jahren durch das Thünen-Institut für Forstgenetik (Wühlisch et al., 1998).

An einem Standort in Schleswig-Holstein des Internationalen Herkunftsversuchs mit Rot-Buche von 1993/95 werden die Entwicklung und die phänotypische Variation von sechs Herkünften im Folgenden untersucht.

Material und Methoden

Die etwa 3 ha große Versuchsfläche (Bu1901) bei Schädtbek in Schleswig-Holstein (54° 18' N; 10° 16' O; 38 m ü.NN) wurde mit zweijährigen Buchen im Verband 2 m x 1 m bei einer Parzellengröße von 10 m x 10 m dreifach wiederholt angelegt (Liesebach M, 2012).

Von sechs Herkünften wurden auf der Versuchsfläche bei Schädtbek von der Anlage bis zum Pflanzenalter von neunzehn Jahren Wachstumsmerkmale gemessen sowie phänotypische Daten und die Stammform bonitiert. Je drei Herkünfte (Nr. 44 Oderhaus /Deutschland, Niedersachsen; Nr. 109 Neuberg-Mürzsteg /Österreich; Nr. 110 Kladská /Tschechien) kommen aus relativ kühlen Gebieten mit Jahresmittel-

temperaturen zwischen 4,9 °C und 5,9 °C, die übrigen drei (Nr. 5 Anguiano /Spanien; Nr. 46 Gransee /Deutschland, Brandenburg; Nr. 146 Beius-Bihor /Rumänien) aus Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 8,1 °C und 11,7 °C. Details zu den Einsammlungsorten der sechs Herkünfte sind in Liesebach M (2012) beschrieben.

In mehreren Jahren wurden die Baumhöhen und der BHD (Durchmesser in 1,3 m Höhe) gemessen sowie der Austrieb (7 Stufen: 1 = ruhende Winterknospe; 2 = Knospe anschwellend und verlängert; 3 = Knospe öffnet sich, erstes Grünsichtbar; 4 = die noch gefalteten, behaarten Blätter entfalten sich; 5 = Blätter falten sich auf; 6 = Blätter geöffnet, aber noch faltig und blassgrün; 7 = Blätter vollständig entfaltet, glatt und dunkelgrün (Malaisse, 1964)), der Vegetationsabschluss (5 Stufen: 1 = bis 10 verfärbt; 2 = > 10 bis 35 % verfärbt; 3 = > 35 bis 65 % verfärbt; 4 = > 65 bis 90 % verfärbt; 5 = bis 10 % nicht verfärbt) und die Stammform (3 Stufen: 1 = gerade; 2 = krumm; 3 = sehr krumm / mehrstämmig) bonitiert. Aus den Daten der Vollerhebungen wurde die Anzahl der Bäume auf der Fläche (Überlebensrate) im jeweiligen Alter abgeleitet. Das Merkmal H/D-Verhältnis ist aus dem Merkmalen Höhen- und Durchmesserwuchs in einem Alter hergeleitet. Bei der Grund- bzw. Kreisfläche werden der BHD und die Anzahl der lebenden Bäume einer Parzelle berücksichtigt ($G_{Parzelle} = \sum(d/2)^2 * \pi$). In Tabelle 1 ist zusammengestellt, in welchem Alter die einzelnen Merkmale erfasst wurden.

Tabelle 1

Zusammenstellung der gemessenen, erhobenen bzw. abgeleiteten Merkmale nach Pflanzenalter

Merkmal (Abkürzung)	Vollerhebung im Alter	Stichprobe im Alter
Anzahl Bäume	3, 6, 10, 12, 13, 15, 19	
Höhe (h_{Alter})	3, 6, 10, 12, 13	15
BHD (d_{Alter})	11, 12, 13, 15	
Form (f_{Alter})	19	
Austrieb (aus _{Alter})	12, 13	4, 6
Verfärbung (ab _{Alter})	13, 14, 15	
H/D-Verhältnis (hd _{Alter})	12, 13	15
Grund-/Kreisfläche	12, 13, 15	

Zu den Einsammlungsorten liegen die geografischen Koordinaten (geogr. Breite (gb) und geogr. Länge (gl)) und Höhenlage (hh) sowie Klimadaten von europäischen Wetterstationen vor. Die Klimadaten wurden auf die Koordinaten und Höhenlage der Einsammlungsorte interpoliert. Dabei handelt es sich im Einzelnen um die in Tabelle 2 zusammengestellten Klimaparameter.

Tabelle 2

Zusammenstellung von Klimaparametern zu den sechs Herkünften

Gruppe	Klimaparameter (Abkürzung bzw. Herleitung)
Temperatur	mittlere Jahresschnittstemperatur (tj)
	mittlere Temperatur während der Vegetationsperiode (Mai bis Sept.) (t59)
	mittlere Temperatur im Januar (t1)
	mittlere Temperatur im Juli (t7)
	Temperaturamplitude (Juli bis Januar) (tamp)
Niederschlag	Anzahl Tage mit mind. 10 °C (nn10)
	Mittlerer Jahresschnittsniederschlag (nj)
Sonnenstunden	mittlerer Niederschlag in der Vegetationsperiode (Mai bis Sept.) (nj59)
	mittlere Anzahl Sonnenstunden von Mai bis Sept. (s59)
Indizes	mittlere Anzahl Sonnenstunden von Jan. bis April (s14)
	Ariditätsindex: $ai = nj / (tj + 10)$
	Kontinentalitätsindex: $ki = hh / nj$
	Klimafaktor (nach Lang): $Kfa = (nj * tj) / tamp$
Ellenbergfaktor:	Ellenbergfaktor: $eq = 1000 * t7 / nj$

Auswertmethoden

Die Versuchsfläche wurde als randomisierte vollständige Blockanlage angelegt und ausgewertet. Dafür wurden Mittelwerte je Parzellen und Herkunft gebildet. Bei der Bearbeitung von Herkunftsversuchen werden Aussagen über Populationen und nicht über Einzelbäume hergeleitet. Daher bilden, außer in besonders vermerkten Fällen (z. B. Kontingenztafel-, Diskriminanzanalyse), arithmetische Mittelwerte der Einzelbäume je Prüfglied und Parzelle die Grundlage der statistischen Auswertung, die überwiegend mit den Methoden der Varianz- und der Korrelationsanalyse erfolgt. Auf Ebene der Parzellenmittelwerte wurden multiple Mittelwertvergleiche für alle Prüfglieder untereinander (Tukey-Test, $\alpha = 0,05$) durchgeführt (Moll et al., 2004).

Zur Aufdeckung von Zusammenhängen bei den ordinalskalierten Merkmalen Stammform, Austrieb und Herbstverfärbung wurde die Kontingenztafelanalyse herangezogen. Um hierbei vermutete Abhängigkeiten statistisch abzusichern, wurden der Chi-Quadrat-Test bzw. der exakte Test von Fisher eingesetzt.

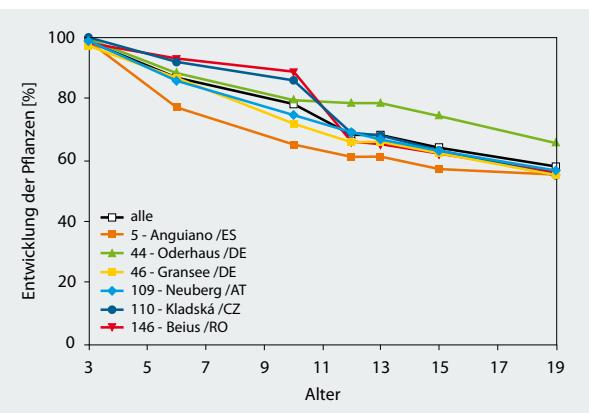
Mit Hilfe der Diskriminanzanalyse wurden die Einzelbäume, an denen ein Merkmalsvektor mit Variablen beobachtet war, einer von mehreren vorgegebenen Gruppen zugeordnet. Dabei fand die Maximum-Likelihood-Diskriminanzanalyse Anwendung.

Die statistische Datenanalyse erfolgte mit dem Statistik-Softwareprogrammpaket SAS und zwar überwiegend mit den Prozeduren GLM, FREQ, CORR und DISCRIM.

Ergebnisse

Entwicklung der Pflanzenanzahl

Nach der ersten Vegetationsperiode im Feld im Pflanzenalter von drei Jahren lag die Überlebensrate bei 99 %. Nur vereinzelt waren Bäume trotz eines ausgeprägt trockenen Frühjahrs im Jahr der Pflanzung ausgefallen. Ausgefallenen Pflanzen wurden auf der Fläche nicht ersetzt. Bei den folgenden Aufnahmen im Alter sechs und zehn war eine Differenzierung zwischen den Herkünften festzustellen (Abbildung 1). Die höchsten Ausfälle traten bei der Herkunft Angiano /ES (Nr. 5) auf. Die größte Differenzierung war im Alter zehn zu beobachten, wo bei den Herkünften Kladská /CZ (110) und Beius-Bihor /RO (146) die geringsten Ausfälle auftraten. In den Jahren 2005 bis 2007 wurden je Jahr 2 Bäume pro Herkunft, insgesamt sechs Bäume (bei der Herkunft Angiano /ES nur 4 Bäume), für Untersuchungen zur Holzbildung (Schmitt et al., 2012) entnommen. Bei allen weiteren Ausfällen handelte es sich um natürliche Abgänge unbekannter Ursache. Im Alter von neunzehn Jahren standen im Mittel noch 58 % der gepflanzten Bäume. Seit dem Alter zwölf hat die Herkunft Oderhaus /DE (44) die geringsten Ausfälle. Von dieser Herkunft lebten im Alter von neunzehn Jahren noch 66 % der Bäume. Der Anteil der lebenden Bäume der anderen fünf Herkünfte variierte nur zwischen 55 % und 57 %.

**Abbildung 1**

Entwicklung der Pflanzenanzahl der sechs Herkünfte und Mittel

Höhen- und BHD-Wachstum

Die Entwicklung der Baumhöhen verlief bei den sechs Herkünften ähnlich (Abbildung 2). Einen leichten Vorsprung im Höhenwuchs zeigte die Herkunft Neuberg /AT (109), der jedoch mit zunehmendem Alter geringer wurde. Einen mehr oder weniger stetigen Anstieg wies die Herkunft Oderhaus /DE (44) auf, die im Alter von fünfzehn Jahren 14 % höher als das Mittel über die sechs Herkünfte lag. Auffällig war das

Stagnieren des Höhenwachstums bei der Herkunft Kladská / CZ (110) im Alter fünfzehn im Vergleich zur vorangegangenen Messung im Alter dreizehn. Hier betrug die mittlere Höhe der Herkunft Kladská / CZ (110) nur 67 % im Vergleich zum Mittel über die sechs Herkünfte (Abbildung 3).

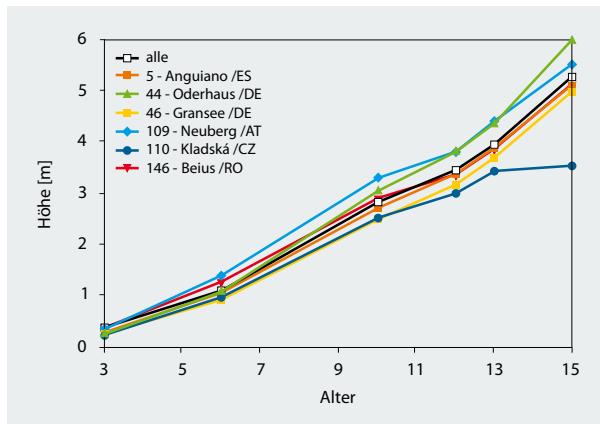


Abbildung 2
Absolute Entwicklung der Baumhöhen der sechs Herkünfte

Im Alter von drei Jahren führt der Tukey-Test ($\alpha = 0,05$) zu drei Gruppen beim Höhenwachstum (Tabelle 3). Dabei sind die Herkünfte Neuberg /AT (109) und Beius-Bihor /RO (146) signifikant besser im Höhenwuchs als die restlichen vier Herkünfte. Die weiteren vier Herkünfte sind zwei sich überlappenden Gruppen zugeordnet. Im Alter von sechs Jahren weist der Tukey-Test drei sich überlappende Gruppen aus. Für die Höhenwerte im Alter zehn und zwölf ergibt der Test zwei sich überlappende Gruppen und im Alter dreizehn und fünfzehn lassen sich Unterschiede statistisch nicht nachweisen. Bis zum Alter von zwölf Jahren weist die Herkunft Neuberg /AT (109) einen signifikant besseren Höhenwuchs auf als die Herkunft Kladská /CZ (110).

Die Entwicklung der BHD verlief im Alter bis elf bis fünfzehn zwischen den Herkünften ähnlich, das heißt, es hat keine nennenswerte Rangänderungen gegeben (Abbildung 4). Die größten BHD hatten die Herkünfte Oderhaus /DE (44) und Neuberg /AT (109) und den geringsten die Herkunft Kladská /CZ (110). Einen Abfall im Dickenwachstum, wie bei der mittleren Baumhöhe, war bei der Herkunft Kladská /CZ (110) nicht festzustellen.

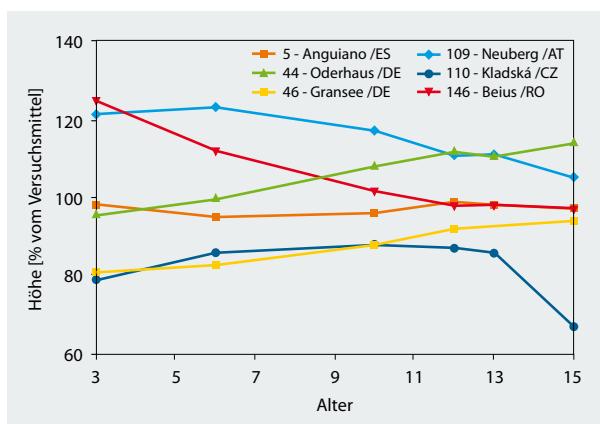


Abbildung 3
Höhenentwicklung im Vergleich zum Mittel der sechs Herkünfte

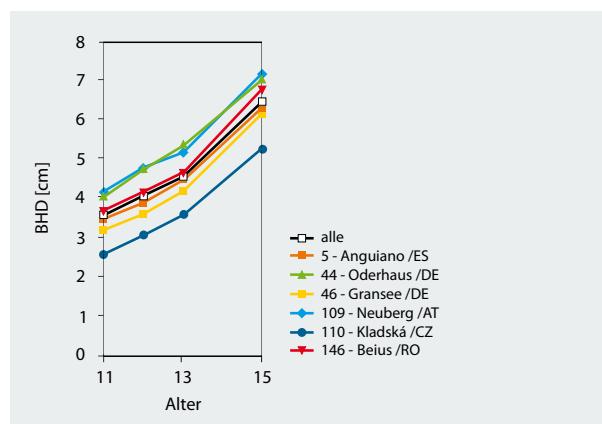


Abbildung 4
Absolute Entwicklung der BHD

Tabelle 3
Tukey-Gruppen für das Merkmal Höhe im Alter drei, sechs, zehn und zwölf

Höhe Alter 3		Höhe Alter 6		Höhe Alter 10		Höhe Alter 12	
Herkunft	Gruppe	Herkunft	Gruppe	Herkunft	Gruppe	Herkunft	Gruppe
146 (Beius /RO)	A	109	A	109	A	44	A
109 (Neuberg /AT)	A	146	A B	44	A B	109	A
5 (Anguiano /ES)	B	44	B C	146	A B	5	A B
44 (Oderhaus /DE)	B C	5	B C	5	A B	146	A B
46 (Gransee /DE)	B C	110	C	110	B	46	A B
110 (Kladská /CZ)	C	46	C	46	B	110	B

Tabelle 4

Tukey-Gruppen für das Merkmal BHD im Alter elf, zwölf, dreizehn und fünfzehn

BHD Alter elf		BHD Alter zwölf		BHD Alter dreizehn		BHD Alter fünfzehn	
Herkunft	Gruppe	Herkunft	Gruppe	Herkunft	Gruppe	Herkunft	Gruppe
109 (Neuberg /AT)	A	44	A	44	A	109	A
44 (Oderhaus /DE)	A	109	A	109	A	44	A
146 (Beius /RO)	A	146	A B	146	A B	146	A
5 (Anguiano /ES)	A B	5	A B	5	A B	5	A B
46 (Gransee /DE)	A B	46	A B	46	A B	46	A B
110 (Kladská /CZ)	B	110	B	110	B	110	B

Beim Durchmesser (BHD) ergibt der Tukey-Test im Alter elf, zwölf, dreizehn und fünfzehn je zwei sich überlappende Gruppen (Tabelle 4). Dabei lässt sich in allen vier Altern ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Herkünften Oderhaus /DE (44) und Neuberg /AT (109) mit dem größten Dickenwachstum und der matt wüchsigesten Herkunft Klads-ká /CZ (110) nachweisen.

Die in den unterschiedlichen Altern ermittelten Höhen sind jeweils nur mit denen der vorangegangenen Messung korreliert (Tabelle 5). Eine Ausnahme bilden lediglich die Höhen im Alter dreizehn, die mit denen der beiden vorangegangenen Messungen im Alter zehn und zwölf korreliert sind. Korreliert ist das Höhenwachstum nur, wenn zwischen den einzelnen Messungen maximal vier Vegetationsperioden liegen.

Die mittleren Durchmesser im Alter elf bis fünfzehn sind alle korreliert. Ebenso sind die Baumhöhen und die Durchmesser im Alter zehn bis fünfzehn korreliert. Zwischen den Durchmessern im Alter elf bis fünfzehn und den Baumhöhen im Alter drei und sechs gibt es keinen statistischen Zusammenhang.

H/D-Verhältnis (Schlankheitsgrad)

Das Höhen-Durchmesser-Verhältnis (H/D-Verhältnis) ist ein Qualitätsmaß und wird zur Beurteilung der Stabilität von Beständen herangezogen. Das mittlere H/D-Verhältnis über die sechs Herkünfte beträgt 105 bzw. 103 im Alter von zwölf bzw. dreizehn Jahren und sinkt auf 90 im Alter von fünfzehn Jahren. Das höchste H/D-Verhältnis und damit die schlanksten Bäume weist die Herkunft Kladská /CZ (110) auf (Abbildung 5). Beim H/D-Verhältnis ergibt der Tukey-Test im Alter zwölf und dreizehn je zwei sich überlappende Gruppen (Tabelle 6). Dabei lässt sich ein signifikanter Unterschied zwischen der Herkunft Kladská /CZ (110) mit einem hohen H/D-Wert von den beiden Herkünften Oderhaus /DE (44) und Neuberg /AT (109) mit einem geringen H/D-Wert, d. h. den abholzigsten Bäumen, nachweisen. Im Alter fünfzehn ist kein statistischer Unterschied festzustellen.

Zusammenhang zwischen Überlebensrate und Höhen- bzw. BHD-Wachstum

Die Überlebensraten sind in keinem der Aufnahmejahre mit dem Höhen- bzw. Durchmesserwachstum korreliert.

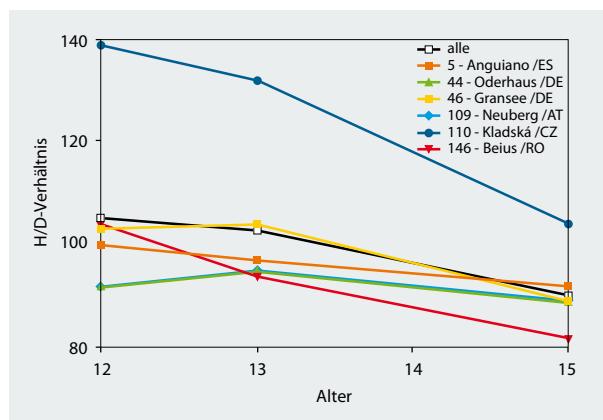
Tabelle 5

Korrelation der Wachstumsparameter Höhe und BHD in unterschiedlichen Altern

Tabelle 6

H/D-Verhältnis im Alter zwölf, dreizehn und fünfzehn

Alter zwölf			Alter dreizehn			Alter fünfzehn		
Herkunft	HD	Gruppe	Herkunft	HD	Gruppe	Herkunft	HD	Gruppe
110 (Kladská /CZ)	139	A	110	132	A	110	104	A
46 (Gransee /DE)	104	A B	46	104	A B	5	92	A
146 (Beius /RO)	103	A B	5	97	B	46	89	A
5 (Anguiano /ES)	100	A B	109	95	B	44	89	A
109 (Neuberg /AT)	92	B	44	95	B	109	89	A
44 (Oderhaus /DE)	92	B	146	94	B	146	82	A

Abbildung 5
H/D-Verhältnis

Phänologie

Der **Austrieb** der Buchen ist in vier Jahren (1997 – 4jährig, 1999 – 6j., 2005 – 12j. und 2006 – 13j.) erfasst worden. Das mittlere Austriebsstadium vier wurde dabei im Mittel über die sechs Herkünfte zwischen dem 123. (3. Mai) und 132. Tag (12. Mai) ab Jahresbeginn erreicht. Dieses entspricht zwischen 138 und 171 Gradtagen (Summe Kelvin über $> 5^{\circ}\text{C}$ Tagesmitteltemperatur; Abbildung 6). In den Jahren 1997 und 2006 wurden die wenigsten Gradtagen für den Austrieb benötigt. Die meisten Gradtagen waren im Jahr 2005 für das gleiche Austriebsstadium erforderlich.

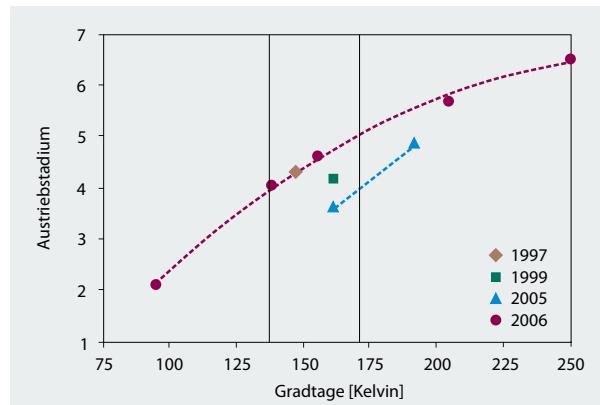


Abbildung 6

Mittlere Gradtagen ($> 5^{\circ}\text{C}$) über die sechs Herkünfte im Austrieb in den Jahren 1997, 1999, 2005 und 2006. Das mittlere Austriebsstadium vier war zwischen 138 und 171 Gradtagen erreicht (senkrechte Linien).

Grundfläche

In das Merkmal **Grundfläche** (Kreisfläche) einer Parzelle gehen die Merkmale BHD und Überlebensrate ein. Die Entwicklung der Kreisflächen im Alter zwölf bis fünfzehn ist für die sechs Herkünfte in Tabelle 7 dargestellt. Die Herkunft Beius-Bihor /RO (146) entspricht etwa dem Mittel über die sechs Herkünfte. Eine über dem Gesamtmittel liegende mittlere Grundfläche haben die Herkünfte Oderhaus /DE (44) und Neuberg /AT (109), unter dem Gesamtmittel liegen die Herkünfte Anguiano /ES (5), Gransee /DE (46) und Kladská /CZ (110). Statistisch lassen sich keine Unterschiede zwischen den Herkünften sichern.

Tabelle 7

Grund- / Kreisfläche [m^2/ha] der sechs Herkünfte und im Mittel im Alter zwölf, dreizehn und fünfzehn

Alter	Herkunft						Mittel
	5	44	46	109	110	146	
12	4,3	8,2	4,1	6,8	3,3	5,1	5,2
13	5,4	10,6	5,5	8,1	4,2	6,6	6,7
15	10,3	17,6	10,7	14,4	8,6	12,2	12,2

In Abbildung 7 ist die Entwicklung des Austriebs im Jahr 2006 für die sechs Herkünfte einzeln dargestellt. Den frühesten Austrieb hatte die Herkunft (Neuberg /AT (109). Am spätesten trieb die Herkunft Gransee /DE (46) aus. Die Variation, die an einem Boniturtermin innerhalb der sechs Herkünfte auftrat, ist exemplarisch in Abbildung 8 für den 10. Mai 2006 (130. Tag) dargestellt. Hier werden die Unterschiede zwischen und die Variation innerhalb der Herkünfte deutlich.

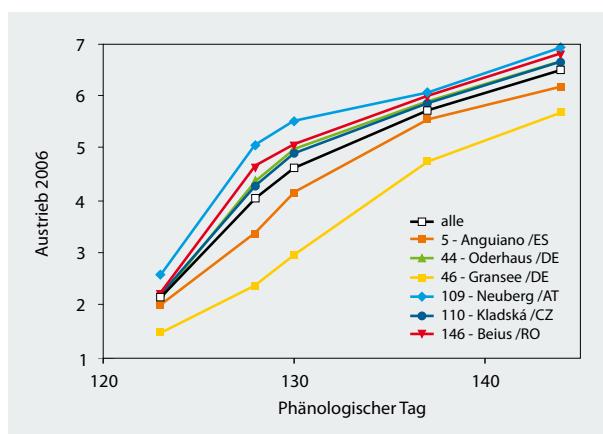


Abbildung 7

Mittlere Austriebsentwicklung der sechs Buchenherkünfte im Frühjahr 2006 (123. Tag = 3. Mai bis 144. Tag = 24. Mai)

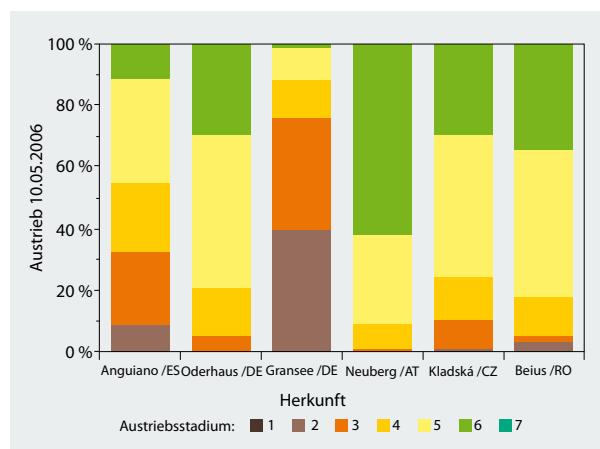


Abbildung 8

Häufigkeit der Austriebsstadien (eins bis sieben) für die sechs Buchenherkünfte bei der Aufnahme am 10.5.2006

Zwischen den Aufnahmejahren ist das Austriebsverhalten der Bäume hoch korreliert. Zum Zeitpunkt der größten Differenzierung des Austrieb in einem Aufnahmejahr unterscheiden sich die meisten der sechs Herkünfte in ihrer Häufigkeitsverteilung der Austriebsstadien. Die Ergebnisse der statistischen Vergleiche sind in Tabelle 8 für je einen Austriebstermin im Jahr 2005 (3. Mai) und 2006 (8. Mai) dargestellt. Die meisten Verteilungen der Austriebsstadien zwischen den Herkünften sind signifikant unterschiedlich. Lediglich zwischen den Herkünften Kladská /CZ (110) und Beius /RO (146) lassen sich in beiden Jahren keine Unterschiede statistisch absichern. Keinen Unterschied ergibt der Vergleich der Herkünfte Neuberg /AT (109) und Beius /RO (146) im Jahr 2005 und nur einen schwachen Unterschied im Jahr 2006. Die Herkunft Oderhaus /DE (44) unterscheidet sich im Jahr 2005 von der Herkunft Kladská /CZ (110), während im folgenden Jahr (2006) kein Unterschied nachweisbar ist.

Tabelle 8

Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung (exakter Test nach Fisher) des Austriebs 3.5.2005 (oberhalb der Diagonalen) und 8.5.2006 (unterhalb der Diagonalen)

Herkunft	5	44	46	109	110	146
5		***	***	***	***	***
44			***	***	***	***
46				***	***	***
109				***	**	ns
110				ns	***	ns
146			*	***	*	ns

Die Aufnahme der **Verfärbung im Herbst** liegt aus drei Jahren vor. Die Unterschiede zwischen den sechs Herkünften sind geringer als beim Austrieb. Im Herbst beginnen sich zuerst die Herkünfte Kladská /CZ (110) und Neuberg /AT (109) zu verfärbten. Am spätesten setzt die Verfärbung bei der Herkunft Gransee /DE (46) ein (Abbildung 9). In den Jahren 2005 und 2007 ist das mittlere Verfärbungsstadium (3) etwa am 297. Tag seit Jahresbeginn (24. Okt.) erreicht. Im Jahr 2006 trat dieses Stadium 16 Tage später am 9. November ein.

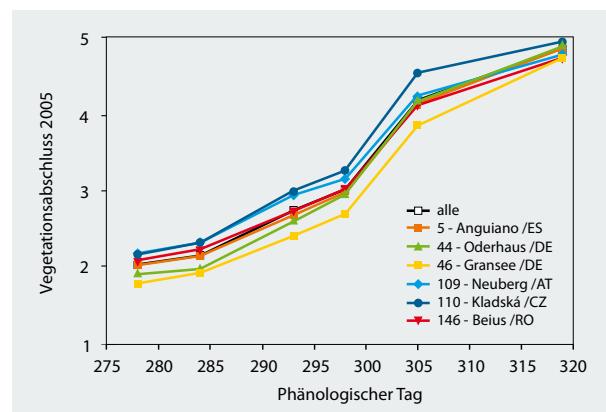


Abbildung 9

Entwicklung der mittleren Verfärbung der sechs Buchenherkünfte im Herbst 2005 (278. Tag = 5. Okt. bis 319. Tag = 15. Nov.)

Die Verfärbung im Herbst ist zwischen den drei Beobachtungsjahren hoch korreliert, obwohl die Variation zwischen den sechs Herkünften gering ist. In den paarweisen Vergleichen mit dem exakten Test von Fischer werden seltener als beim Austrieb Unterschiede nachgewiesen. Wenn Unterschiede nachweisbar sind, wiederholen sich diese nicht immer im Folgejahr (Tabelle 9).

Tabelle 9

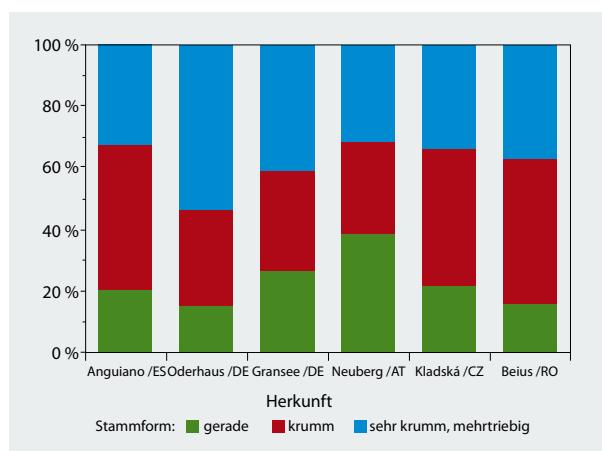
Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung (exakter Test nach Fisher) der Verfärbung im Herbst am 25.10.2005 (oberhalb der Diagonalen) und 24.10.2007 (unterhalb der Diagonalen)

Herkunft	5	44	46	109	110	146
5		ns	***	ns	**	**
44	***		***	**	***	***
46	ns	ns		***	***	***
109	***	**	**		ns	ns
110	***	ns	***	***		ns
146	ns	***	ns	**	***	

Stammform

Den höchsten Anteil gut geformter Stämme (38 %) hat im Alter neunzehn die Herkunft Neuberg /AT (109), die auch den geringsten Anteil sehr krummer und mehrstämmiger Bäume (31 %) hat (Abbildung 10). Den geringsten Anteil gut geformter Stämme (15 %) hat die Herkunft Oderhaus /DE (44), die auch den höchsten Anteil sehr krummer und mehrstämmiger Bäume (54 %) hat. Der Chi-Quadrat-Test bestätigt einen globalen Unterschied zwischen den sechs Herkünften ($\chi^2 = 30,54 \text{ ***}$). Im Vergleich der Stammformverteilung der einzelnen Herkünfte gegen die zusammengefassten restlichen Herkünfte bestätigt der exakte Test von Fisher die Unterschiede der Herkunft Neuberg /AT (109) mit dem höchsten Anteil gut geformter Stämme und der Herkunft Oderhaus /DE (44) mit dem geringsten Anteil.

Der Vergleich der einzelnen Herkünfte ergibt gesicherte Unterschiede in der Verteilung der Stammformen zwischen der besser geformten Herkunft Neuberg /AT (109) und den schlechteren Herkünften Anguiano /ES (5), Oderhaus /DE (44), Kladská /CZ (110) und Beius-Bihor /RO (146). Außerdem unterscheidet sich die schlechter geformte Herkunft Oderhaus /DE (44) von den Herkünften Anguiano /ES (5), Neuberg /AT (109) und Kladská /CZ (110).

**Abbildung 10**

Stammform der sechs Herkünfte

Zusammenhang von geografischen Daten und Klimaparametern sowie der Merkmalsausprägung

Ein statistischer Zusammenhang von den geografischen Koordinaten und der Höhenlage sowie der in Tabelle 2 beschriebenen Klimaparameter der Einsammlungsorte und den Wachstumsmerkmalen Höhe und BHD sowie dem H/D-Verhältnis lässt sich mit der Korrelationsanalyse nicht nachweisen (Anhang 1a, c). Lediglich zwischen der Höhe im Alter von zehn Jahren und dem mittleren Jahresniederschlag bzw. dem Niederschlag im Frühjahr (März bis Mai) tritt ein Zusammenhang auf. Bei der Vielzahl der berechneten Korrelationsanalysen ist dieses Auftreten als zufällig zu beurteilen.

Weiterhin findet sich kein Zusammenhang zwischen den geografischen Koordinaten und der Höhenlage sowie der in Tabelle 2 beschriebenen Klimaparameter der Einsammlungsorte und dem Austriebsstadium an den unterschiedlichen Aufnahmeterminen (Anhang 1b).

Auch zu der Verfärbung im Herbst 2005 gibt es an den sechs Aufnahmeterminen keine Zusammenhänge (Anhang 1c). Dagegen gibt es statistisch gesicherte Zusammenhänge bei der Merkmalausprägung Verfärbung im Herbst in den Jahren 2006 und 2007 (Anhang 1d). An den beiden letzten der insgesamt sechs Aufnahmetermine im Herbst 2006 und den drei letzten der fünf im Jahr 2007 lässt sich ein Zusammenhang zwischen Verfärbungsgrad und der Jahresdurchschnittstemperatur (tm), der Temperatur in der Vegetationsperiode (tv), der Durchschnittstemperatur der Tage mit mind. 10 °C (tv10), der Anzahl Tage über 10 °C (nn10) und dem Ellenberg-Quotienten (eq) sichern. Weiterhin bestehen Zusammenhänge an vier Aufnahmeterminen zwischen Verfärbungsgrad und der mittleren Temperatur im Juli (t7) sowie der Sonnenscheindauer in der Vegetationsperiode (s59). Außerdem lassen sich Zusammenhänge an zwei Aufnahmeterminen zwischen Verfärbungsgrad und dem mittleren Jahresniederschlag (nj), dem Ariditätsindex (ai), der mittleren Temperatur im Juli (t7) sowie Sonnenscheindauer zu Jahresbeginn (s14) nachweisen. Ein Zusammenhang mit dem mittleren Jahresniederschlag (nj) bzw. dem Ariditätsindex (ai) wurde jeweils beim letzten Aufnahmetermin beobachtet. Bei den anderen Kombinationen ist keine Regelmäßigkeit zu erkennen. Die einzelnen Korrelationskoeffizienten sind im Anhang 1a-d zusammengestellt.

Multivariate Unterscheidung von Herkünften, Differenzierung zwischen Herkünften

Unter Berücksichtigung von fünf Variablen (Austriebsstadium am 3.5.2005, Verfärbung am 1.11.2005, Höhe Alter dreizehn, BHD Alter fünfzehn und Stammform Alter neunzehn) im Merkmalsvektor, die an 502 Bäumen der sechs Herkünfte erhoben wurden, werden mit der Diskriminanzanalyse im

Mittel 45 % der Bäume der richtigen Herkunft zugeordnet. Die Zuordnung ist in Tabelle 10 zusammengestellt. Den höchsten Anteil richtig zugeordneter Bäume weist die Herkunft Gransee /DE (46) mit 74 % auf und den geringsten die Herkunft Anguiano /ES (5) mit 27 %. Anhand der Merkmalsausprägung wurden von der Herkunft Anguiano /ES (5) sogar 29 % der Herkunft Oderhaus /DE (44) und 28 % der Herkunft Gransee /DE (46) zugeordnet. Bei der Herkunft Beius Bihor /RO (146) sind 27 % der Bäume der Herkunft Neuberg /AT (109) zugeordnet. Die weiteren Fehlklassifikationen sind geringer.

Tabelle 10
Zuordnung von 502 Bäumen anhand von fünf erfassten Merkmalen (Gesamtfehlklassifikation 55 %)

von Herkunft	in Herkunft					
	5	44	46	109	110	146
5	22 (27 %)	24 (29 %)	23 (28 %)	6 (8 %)	5 (6 %)	2 (2 %)
44	15 (16 %)	55 (56 %)	6 (6 %)	12 (12 %)	3 (3 %)	7 (7 %)
46	7 (9 %)	8 (10 %)	61 (74 %)	1 (1 %)	3 (4 %)	2 (2 %)
109	5 (6 %)	18 (21 %)	3 (3 %)	38 (44 %)	9 (11 %)	13 (15 %)
110	8 (11 %)	8 (11 %)	6 (8 %)	9 (13 %)	25 (35 %)	15 (21 %)
146	7 (8 %)	14 (17 %)	6 (7 %)	22 (27 %)	10 (12 %)	24 (29 %)

Tabelle 11
Zuordnung von 489 Bäumen anhand von zehn erfassten Merkmalen (Gesamtfehlklassifikation 46 %)

von Herkunft	in Herkunft					
	5	44	46	109	110	146
5	28 (35 %)	14 (18 %)	21 (27 %)	3 (4 %)	8 (10 %)	5 (6 %)
44	11 (11 %)	60 (62 %)	6 (6 %)	9 (9 %)	4 (4 %)	8 (8 %)
46	7 (9 %)	5 (6 %)	61 (77 %)	0 (0 %)	2 (3 %)	4 (5 %)
109	6 (7 %)	10 (12 %)	3 (4 %)	48 (58 %)	7 (8 %)	9 (11 %)
110	3 (4 %)	11 (16 %)	7 (10 %)	2 (3 %)	33 (47 %)	14 (20 %)
146	11 (14 %)	8 (10 %)	5 (6 %)	12 (15 %)	9 (11 %)	35 (44 %)

Werden zehn Variablen (zusätzlich zu den fünf o. a. Merkmalen: Austrieb am 8.5.2006, Verfärbung am 5.10.2006 und 24.10.2007, Höhe Alter sechs, BHD Alter elf) in den Merkmalsvektor von 489 Buchen einbezogen, erhöht sich die richtige Zuordnung auf 54 %. Den höchsten Anteil richtig zuge-

ordneter Bäume weist weiterhin die Herkunft Gransee /DE (46) mit 77 % auf und den geringsten die Herkunft Anguiano /ES (5) mit 35 % (Tabelle 11). Anhand der Merkmalsausprägung wird die höchste Fehlzuordnung (27 %) von der Herkunft Anguiano /ES (5) in die Herkunft Gransee /DE (46) verzeichnet.

Diskussion

Mit der Rot-Buche, die den höchsten Anteil im Wald unter den Laubbaumarten in Deutschland einnimmt, wurden systematische Herkunftsversuche im Vergleich zu den Nadelbaumarten erst spät angelegt. Gründe hierfür sind, dass die Rot-Buche lange Zeit wenig gepflanzt wurde und sich damit die Frage nach der richtigen Herkunft nicht gestellt hat. Außerdem sind trotz des großen Verbreitungsgebiets Unterschiede in morphologischen und holztechnologischen Eigenschaften zwischen Populationen geringer als z. B. bei Fichte und Kiefer. Als Ende der 1980er Jahre verstärkt Buche gepflanzt wurde, haben die Versuchsanstalten durchsetzen können, Herkunftsversuche mit Rot-Buche anzulegen. Durch die sich ändernde Klimabedingungen ist die Kenntnis, wie Buchen darauf reagieren, für die Forstwirtschaft von Bedeutung (Rennenberg et al. 2004). Hierzu liefern Herkunftsversuche wertvolle Ergebnisse.

Im Vergleich zu den wenigen älteren Herkunftsversuchen wurden die internationalen Serien der 1980 und 1990 Jahre als Blockversuche angelegt, wodurch die Heterogenität innerhalb einer Versuchsfläche möglichst ausgeglichen wird. Außerdem erfolgte die Anlage mit großen Parzellen, so dass für die ausgewählte Versuchsfläche Aussagen zur Variation zwischen Herkünften und innerhalb der Herkünfte möglich sind. Für die Angepasstheit einer Population interessiert dabei jeweils der Mittelwert, für die Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Temperaturregimes die Variation innerhalb der Population.

Die Anlage der Versuchsfläche erfolgte zu Beginn einer außergewöhnlich langen Frühjahrstrockenheit. Daher war überraschend, dass nur geringe Ausfälle am Ende der ersten Vegetationsperiode im Feld zu verzeichnen waren. Ebenso gute Anwuchsergebnisse wurden von einer parallel angelegten Fläche in Malter / Sachsen (DE) beschrieben (Liesebach et al., 2011). In den folgenden Jahren ging die Pflanzenzahl im Gegensatz zur Fläche Malter leicht zurück. Der Rückgang der Pflanzenzahlen bis zum Alter zehn ist vergleichbar mit dem auf einer weiteren Parallelfläche Gablitz /AT (Liesebach et al., 2011).

Das Eignung des Merkmals Entwicklung der Pflanzenzahl wird zur Beurteilung einer Herkunft kontrovers diskutiert (z. B. Hoffmann, 1962). Bei der Etablierung des Internationalen Versuchs und der Fläche Schädtbek wurden zahlreiche seiner Kritikpunkte berücksichtigt. So wurden die Pflanzen für die Anlage der Versuchsserie unter einheitlichen Bedingungen in der Baumschule des Thünen-Instituts für Forstgenetik in Großhansdorf angezogen. Standörtliche Unterschiede innerhalb der Baumschule konnten aus logistischen Gründen nicht berücksichtigt werden, da die Anlage

von Blöcken einen unverhältnismäßigen Mehraufwand bedeutet hätte. Durch die Wahl eines Blockdesigns für den Feldversuch wurden bereits bei der Anlage aufgetretene Witterungsunterschiede gemindert ebenso wie standörtliche Unterschiede, die aus einer forstlichen Kartierung vorlagen (Liesebach M, 2012).

Dennoch ließ es sich nicht vermeiden, dass Grenzen von Standorteinheiten durch einzelne Parzellen verlaufen (Liesebach M, 2012). Die Feinanalyse zeigt jedoch, dass auch innerhalb der anderen Parzellen kleinstandörtliche Unterschiede im Boden- und Wasserhaushalt vorliegen (Müller, 2012).

Aus anderen Herkunftsversuchen mit Buchen werden übereinstimmend Unterschiede im Wachstum zwischen den geprüften Herkünften beschrieben (z. B. Hoffmann, 1962; Kleinschmit und Svolba, 1996; Barzdajn, 2002; von Wühlisch et al., 2008; Liesebach et al., 2011). Betrachtet man die Wachstumsunterschiede bzw. die Rangfolge von Herkünften, die in Serien auf mehreren Flächen getestet werden, so lassen sich Genotyp-Umwelt-Interaktionen feststellen.

Während das mittlere Höhenwachstum im Alter zehn der sechs untersuchten Herkünften auf der Fläche Schädtbek (Schleswig-Holstein) mit dem auf der Parallelfläche Malter (Sachsen) vergleichbar ist, fällt es auf einer weiteren Fläche Gablitz Österreich deutlich geringer aus (Liesebach et al., 2011). Zwischen den sechs Herkünften war die Differenzierung im Wachstum auf der Fläche Malter (Sachsen) am geringsten und auf der Fläche Gablitz /AT am deutlichsten ausgeprägt (Liesebach et al., 2011). Drei der Herkünften sind auch auf einer Fläche in Polen in Prüfung, wo die Herkünften eine abweichende Rangfolge im Höhenwachstum zeigen (Barzdajn, 2002). Gömöry und Paule (2011) fanden einen Zusammenhang von Höhen- und Durchmesserwachstum mit der Länge der Vegetationsperiode in einem Versuch mit 32 Herkünften.

In der vorliegenden Untersuchung fällt auf, dass das Höhenwachstum zwischen den einzelnen Aufnahmealtern nicht korreliert. Auch Kleinschmit und Svolba (1996) stellten fest, dass Korrelationen zwischen verschiedenen Aufnahmealtern der Höhenmessungen der ersten siebzehn Jahre keine verlässlichen Ergebnisse lieferten. Die fehlenden Zusammenhänge zwischen frühem und etwas späterem Jugendwachstum relativieren die Ergebnisse von Topfversuchen mit Buche, die nur die frühe Jugendphase erfassen. Zumindest sollten Schlüsse auf das weitere Wachstum der Buche nicht verallgemeinert werden.

Bereits frühere Auswertungen von phänologischen Beobachtungen in Buchenherkunftsversuchen haben gezeigt, dass zwischen den Jahren auch bei abweichenden Witterungsverhältnissen kaum Änderungen in der Rangfolge von Herkünften beim Austrieb und Blattfall auftraten (z. B. Hoffmann, 1962; von Wühlisch et al., 1995). So treiben Hochlagenherkünfte früher aus als solche aus Tieflagen und südöstliche früher als nordwestliche (z. B. Liesebach et al., 1999; Liesebach, 2000; von Wühlisch et al., 2008; Gömöry und Paule, 2011; Schüler et al., 2012). Buchenherkünfte aus südlichen Gegenden entlauben im Herbst früher als solche aus nördlichen Regionen (Burger, 1948).

Auch in der vorliegenden Untersuchung unterschieden sich die Herkünfte im Austrieb. Dabei treiben frühtriebende Herkünfte immer früh, während spättriebende immer spät austreiben. Es bestätigt sich erneut, dass sich der Austrieb als ein Merkmal erweist, das über die Jahre stabil ist, d. h. unter strenger genetischer Kontrolle ist.

In den Versuchsserien von Krahl-Urban aus den 1950er Jahren zeichnen sich Berglandherkünfte in der Regel durch bessere Stammformen als Tieflandherkünfte aus (Kleinschmit und Svolba, 1996; Rau, pers. Mitt.). Einen geographischen Trend konnten die Autoren jedoch nicht nachweisen. Auch in der vorliegenden Auswertung hat die Herkunft aus der höchsten Höhenlage (Neuberg /AT 1050 m ü.NN) den höchsten Anteil gerader Stämme. Den geringsten Anteil gerader Stämme hat die Herkunft Oderhaus /DE (710 m ü. NN). Die Tieflagenherkunft Gransee /DE (70 m ü. NN) liegt im Mittelfeld und hat von den sechs untersuchten Herkünften jeweils den zweithöchsten Anteil gerader als auch sehr krummer / mehrtriebiger Bäume. Die von Krahl-Urban angelegten Versuche (Kleinschmit und Svolba, 1996) zeigten in Übereinstimmung mit der vorliegenden Untersuchung, dass viele Herkünfte insgesamt schlechte Stammformen aufweisen. Eine Ursache für die schlechten Stammformen sind in erster Linie Frostereignisse, insb. Spätfröste, die bei Freiflächenaufforstungen immer wieder auftreten (z. B. Krahl-Urban, 1958; Sindelar, 1988). Ein Einfluss der Bodengüte, wie er von Wühlisch et al. (2008) angenommen wird, dürfte hier eher von untergeordneter Bedeutung sein.

Die bei der Auswahl zugrundeliegende Gruppierung von je drei Herkünften aus kühlern und wärmeren Regionen des Buchenverbreitungsgebiets findet sich bei den untersuchten Merkmalen nicht wieder. Das Merkmal mittlere Jahresdurchschnittstemperatur der Herkunftsorte reicht daher allein nicht aus, um Vorhersagen zum Wachstum, zur Phänologie oder zur Stammform geben zu können. Die Ergebnisse zeigen vielmehr, dass die phänotypischen Eigenschaften der Buchenherkünfte unabhängig von den Temperaturverhältnissen am Einsammlungsort sind.

Das Ergebnis der Diskriminanzanalyse verdeutlicht die Variation innerhalb einer Herkunft (Bestandesabsaat). Dabei spricht eine hohe Fehlzuordnungen für potenzielle Anpassungsfähigkeit einer Herkunft, während die Zuordnung zur eigentlichen Herkunft die Anpassung an die spezifischen Standortbedingungen am Einsammlungsort widergibt. Die Herkunft Anguiano /ES (5) hat für die untersuchten phänotypischen Merkmale eine hohe potenzielle Anpassungsfähigkeit. Für eine andere spanische Herkunft, aus einer drei Jahre später angelegten Versuchsfläche, kommen Robson et al. (2012) für physiologische Merkmale zu derselben Schlussfolgerung. Danach bestätigt sich, dass die Rot-Buche über ein breites Potenzial zur Anpassung an eine Variabilität der Witterung verfügt (Peuke et al., 2002; Bolte und Czaikowski, 2006; Kriebitzsch et al., 2008). Schlussfolgerungen, die in älteren Arbeiten wegen der Unzulänglichkeiten der Versuchsanlagen nur als Tendenz bezeichnet wurden, werden durch die vorliegenden Ergebnisse im Allgemeinen bestätigt.

Die natürliche Ausbreitung der Rot-Buche ist noch nicht abgeschlossen und wird durch Bewirtschaftung anthropo-

gen beeinflusst. Die Auswirkungen des Klimawandels auf die weitere natürliche Arealentwicklung sind nicht vorhersehbar (Knapp, 2008), zumal bereits erhebliche Unterschiede zwischen Bestandesnachkommenschaften auf kurze Entfernung auftreten können. Diese werden anhand der Ergebnisse von Krahlf-Urban (1958) für die untersuchten Merkmale auf ökotypische Variationsmuster zurückgeführt. Auch auf der Versuchsfläche, auf der die sechs Herkünfte in der vorliegenden Pilotstudie untersucht wurden, treten Unterschiede zwischen Bestandesnachkommenschaften auf kurze Entfernung auf (Liesebach et al., 2011). Diese Nachkommenschaften gilt es, künftig in Hinsicht auf die Bedeutung der lokalen Anpassung zu analysieren.

Dank

Den zahlreichen Mitarbeitern des Instituts, die bei der Anzucht der Pflanzen und der Anlage der Versuchsfläche geholfen haben, danke ich ebenso wie denen, die über die Jahre die Messungen und Bonituren durchgeführt haben. Besonderer Dank gilt auch dem Forstpersonal des Bundesforstbetriebs Trave, Forstrevier Ostholstein, das die erforderlichen Forstschutz- und Pflegemaßnahmen verantwortungsvoll durchgeführt hat.

Anhang 1

Korrelationsmatrix der geografischen Koordinaten, der Höhenlage sowie der in Tabelle 2 beschriebenen Klimaparameter des Einstellungsortes und ...

(a) den Wachstumsmerkmalen Höhe in sechs Altern und BHD in vier Altern. Gelb hervorgehoben sind jeweils signifikante Zusammenhänge ($\alpha = 0,05$).

	h3	h6	h10	h12	h13	h15	d11	d12	d13	d15
gl	0.405	0.387	0.219	0.008	0.020	-0.014	0.139	0.142	0.091	0.224
gb	-0.482	-0.364	-0.172	-0.063	-0.054	-0.027	-0.120	-0.059	-0.077	-0.072
hh	0.220	0.421	0.550	0.499	0.471	0.137	0.357	0.359	0.330	0.206
tv10	0.256	-0.051	-0.364	-0.412	-0.394	-0.104	-0.229	-0.299	-0.248	-0.149
nv10	0.591	0.794	0.748	0.501	0.509	0.181	0.516	0.499	0.413	0.450
nn10	0.172	-0.119	-0.398	-0.416	-0.401	-0.123	-0.263	-0.332	-0.277	-0.202
tamp	0.728	0.588	0.222	-0.082	-0.064	-0.058	0.132	0.078	0.040	0.205
tj	0.086	-0.198	-0.423	-0.386	-0.373	-0.077	-0.258	-0.319	-0.254	-0.202
tv	0.242	-0.064	-0.367	-0.405	-0.388	-0.097	-0.229	-0.298	-0.245	-0.151
t1	-0.304	-0.498	-0.515	-0.320	-0.318	-0.042	-0.312	-0.341	-0.259	-0.297
t7	0.256	-0.046	-0.346	-0.386	-0.370	-0.087	-0.212	-0.282	-0.230	-0.140
nj	0.352	0.636	0.820	0.736	0.728	0.385	0.644	0.671	0.604	0.555
n59	0.391	0.657	0.739	0.571	0.572	0.222	0.522	0.535	0.451	0.446
n35	0.427	0.702	0.854	0.751	0.745	0.394	0.669	0.683	0.616	0.568
s59	0.260	-0.015	-0.245	-0.230	-0.217	0.053	-0.089	-0.156	-0.095	-0.040
s14	0.209	0.035	-0.070	-0.001	0.005	0.178	0.060	<0.000	0.058	0.048
ai	0.288	0.580	0.780	0.708	0.699	0.357	0.606	0.638	0.571	0.517
ki	0.003	0.007	0.028	0.056	0.028	-0.080	-0.040	-0.058	-0.033	-0.146
kfa	0.294	0.421	0.627	0.733	0.719	0.579	0.632	0.629	0.641	0.525
eq	-0.052	-0.348	-0.581	-0.532	-0.515	-0.177	-0.397	-0.454	-0.388	-0.321

(b) des Austriebs in vier Jahren (1997 und 1999 von je 1 Aufnahmetermin, 2005 von 2 Terminen und 2006 von 5 Terminen).

	aus97	aus99	aus05a	aus05b	aus06a	aus06b	aus06c	aus06d	aus06e
gl	0.754	0.578	0.575	0.484	0.240	0.435	0.334	0.212	0.435
gb	0.001	-0.040	-0.182	-0.220	-0.361	-0.188	-0.233	-0.352	-0.179
hh	-0.007	0.190	0.371	0.446	0.699	0.514	0.585	0.618	0.491
tv10	-0.085	-0.214	-0.232	-0.261	-0.314	-0.353	-0.364	-0.263	-0.345
nv10	0.578	0.549	0.771	0.710	0.782	0.740	0.687	0.561	0.691
nn10	-0.197	-0.290	-0.314	-0.331	-0.336	-0.412	-0.406	-0.289	-0.405
tamp	0.751	0.553	0.623	0.522	0.361	0.434	0.345	0.294	0.423
tj	-0.327	-0.396	-0.419	-0.413	-0.404	-0.483	-0.463	-0.333	-0.473
tv	-0.112	-0.233	-0.250	-0.273	-0.319	-0.363	-0.370	-0.263	-0.354
t1	-0.698	-0.660	-0.720	-0.661	-0.572	-0.681	-0.615	-0.467	-0.665
t7	-0.116	-0.231	-0.239	-0.258	-0.296	-0.347	-0.351	-0.242	-0.339
nj	0.299	0.358	0.599	0.622	0.706	0.703	0.689	0.577	0.665
n59	0.476	0.491	0.685	0.651	0.716	0.709	0.669	0.531	0.667
n35	0.277	0.339	0.612	0.633	0.757	0.712	0.703	0.603	0.667
s59	-0.281	-0.361	-0.304	-0.288	-0.271	-0.353	-0.337	-0.212	-0.351
s14	-0.477	-0.472	-0.339	-0.283	-0.144	-0.303	-0.254	-0.122	-0.315
ai	0.287	0.352	0.570	0.591	0.671	0.675	0.662	0.546	0.639
ki	-0.296	-0.108	-0.061	0.025	0.258	0.045	0.145	0.283	0.049
kfa	-0.402	-0.271	0.050	0.180	0.402	0.262	0.331	0.381	0.229
eq	-0.330	-0.422	-0.515	-0.534	-0.559	-0.612	-0.604	-0.489	-0.597

(c) dem H/D-Verhältnis sowie der Herbstverfärbung von sechs Aufnahmeterminen im Jahr 2005.

	hd12	hd13	hd15	ab05a	ab05b	ab05c	ab05d	ab05e	ab05f
gl	0.175	0.079	-0.730	0.155	0.274	0.197	0.108	0.044	-0.338
gb	0.178	0.352	-0.377	-0.501	-0.455	-0.288	-0.322	-0.111	0.076
hh	-0.226	-0.129	0.502	0.635	0.455	0.602	0.643	0.548	0.475
tv10	-0.002	-0.259	0.002	-0.089	0.026	-0.286	-0.291	-0.428	-0.531
nv10	-0.190	-0.128	-0.297	0.650	0.630	0.661	0.538	0.338	-0.149
nn10	-0.010	-0.241	0.142	-0.094	>0.001	-0.288	-0.283	-0.405	-0.455
tamp	0.088	-0.146	-0.535	0.424	0.566	0.313	0.210	-0.021	-0.586
tj	-0.056	-0.263	0.197	-0.182	-0.112	-0.371	-0.342	-0.432	-0.377
tv	-0.010	-0.264	0.026	-0.096	0.012	-0.294	-0.293	-0.425	-0.508
t1	-0.095	-0.166	0.460	-0.398	-0.408	-0.516	-0.433	-0.393	-0.042
t7	-0.024	-0.277	0.043	-0.074	0.027	-0.277	-0.274	-0.411	-0.496
nj	-0.330	-0.163	-0.226	0.432	0.306	0.498	0.459	0.382	0.225
n59	-0.183	-0.044	-0.279	0.514	0.454	0.590	0.497	0.384	0.058
n35	-0.379	-0.227	-0.163	0.509	0.380	0.543	0.495	0.374	0.175
s59	-0.187	-0.406	0.119	-0.093	-0.045	-0.315	-0.288	-0.429	-0.416
s14	-0.357	-0.482	0.322	-0.021	-0.056	-0.234	-0.190	-0.330	-0.224
ai	-0.293	-0.112	-0.214	0.397	0.273	0.482	0.444	0.391	0.257
ki	-0.069	-0.091	0.765	0.381	0.253	0.274	0.368	0.316	0.396
kfa	-0.667	-0.575	0.238	0.217	0.004	0.108	0.181	0.077	0.271
eq	0.058	-0.138	0.157	-0.308	-0.199	-0.460	-0.448	-0.496	-0.428

(d) der Herbstverfärbung von 6 Aufnahmeterminen im Jahr 2006 und von 5 Terminen im Jahr 2007.
Gelb hervorgehoben sind jeweils signifikante Zusammenhänge ($\alpha = 0,05$).

	ab06a	ab06b	ab06c	ab06d	ab06e	ab06f	ab07a	ab07b	ab07c	ab07d	ab07e
gl	0.102	0.272	-0.045	0.027	-0.102	0.350	0.214	0.407	0.238	0.041	0.321
gb	0.133	0.101	0.055	0.273	0.379	0.588	0.464	0.583	0.594	0.237	0.273
hh	0.013	0.291	0.436	0.319	0.568	0.264	0.063	0.090	0.218	0.628	0.500
tv10	-0.146	-0.399	-0.449	-0.587	-0.934	-0.922	-0.558	-0.742	-0.869	-0.863	-0.812
nv10	0.127	0.518	0.384	0.281	0.366	0.515	0.283	0.431	0.333	0.503	0.634
nn10	-0.128	-0.403	-0.397	-0.546	-0.878	-0.955	-0.550	-0.767	-0.867	-0.834	-0.833
tamp	0.064	0.187	-0.119	-0.220	-0.535	-0.202	-0.106	-0.043	-0.282	-0.306	-0.031
tj	-0.191	-0.486	-0.438	-0.569	-0.833	-0.941	-0.592	-0.811	-0.868	-0.820	-0.856
tv	-0.157	-0.413	-0.452	-0.589	-0.924	-0.926	-0.570	-0.756	-0.872	-0.858	-0.816
t1	-0.214	-0.556	-0.352	-0.418	-0.499	-0.770	-0.499	-0.735	-0.661	-0.606	-0.783
t7	-0.164	-0.412	-0.445	-0.589	-0.913	-0.925	-0.579	-0.766	-0.877	-0.844	-0.807
nj	-0.077	0.352	0.314	0.318	0.720	0.843	0.256	0.489	0.558	0.776	0.819
n59	0.108	0.512	0.418	0.393	0.611	0.753	0.389	0.585	0.559	0.693	0.784
n35	-0.085	0.346	0.324	0.280	0.658	0.739	0.195	0.396	0.453	0.728	0.759
s59	-0.295	-0.516	-0.488	-0.644	-0.834	-0.892	-0.686	-0.868	-0.918	-0.788	-0.802
s14	-0.351	-0.502	-0.364	-0.545	-0.562	-0.752	-0.674	-0.857	-0.824	-0.557	-0.664
ai	-0.047	0.369	0.337	0.359	0.757	0.873	0.304	0.536	0.609	0.800	0.835
ki	-0.004	-0.011	0.200	0.059	0.084	-0.364	-0.209	-0.352	-0.233	0.109	-0.082
kfa	-0.495	-0.270	-0.090	-0.190	0.319	0.181	-0.421	-0.360	-0.156	0.316	0.175
eq	-0.099	-0.462	-0.424	-0.525	-0.866	-0.956	-0.491	-0.731	-0.817	-0.884	-0.913

Literatur

- Barzdajn W, Rzeznik Z (2002) Wstępne wyniki międzynarodowego doświadczenia proweniencyjnego z bukiem (*Fagus sylvatica L.*) serią 1993/95 w Lesnym Zakładzie Doswiażalnym Siemianice. *Sylwan* 146(2):149-164
- Bohn U, Neuhäusl R (2003) Karte der natürlichen Vegetation Europas. Münster : BfN-Schriftenvertrieb im Landwirtschaftsverl, 655 p
- Bolte A, Czajkowski T (2006) Die Buche : eine Baumart mit Zukunft im östlichen Mitteleuropa? BfN-Schriften 185:130-137
- Burger H (1948) Einfluß der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse : VI. Mitt: Die Buche. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw* 25:287-326
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen : in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart : Ulmer, 1059 p
- Gömöry D, Paule L (2011) Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*fagus sylvatica L.*) *Ann For Sci* 68:975-984
- Hauch (1909) Erblichkeit der Buche und Eiche. *Centralbl gesamte Forstwes* (8/9):333-348
- Hoffmann J (1961) Ergebnisse eines Anbauversuchs mit Buchen verschiedener Herkunft im Tharandter Wald. *Forstwiss Centralbl* 80(7-8):240-252
- Hoffmann J (1962) Die bisherigen Ergebnisse von Buchenprovenienzversuchen. *Allg Forst Z* 178(8):121-123
- Kleinschmit J, Svolba J (1996) Ergebnisse der Buchenherkunftsversuche von Krahl-Urbahn. *AFZ Wald* (14):780-782
- Knapp HD (2008) Buchenwälder als spezifisches Naturerbe Europas. *BfN-Schriften* 222:13-39
- Konnert M, Ziehe M, Tröber U, Maurer W, Janßen A, Sander T, Hussensdörfer E, Hertel H (2000) Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica L.*) in Deutschland : gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. *Forst Holz* 55(13):403-408
- Krahl-Urbahn J (1958) Vorläufige Ergebnisse von Buchen-Provenienzversuchen. *Allg Forst Jagdzeitg* 129(11/12):242-251
- Kriebitzsch WU, Beck W, Schmitt U, Veste M (2008) Bedeutung trockener Sommer für Wachstumsfaktoren von verschiedenen Herkünften der Buche. *AFZ Wald* (5):246-248
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern : Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica L.*) aus einem Herkunftsversuch. *Landbauforsch* 62(4):221-236
- Liesebach M (2000) Genetic value and management of beech in mountainous regions in Germany. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej im. H. Kollataja w Krakowie* 358:79-91
- Liesebach M (2012) Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 : Beschreibung der ausgewählten 6 Herkünfte und 2 Versuchsfächen. *Landbauforsch* 62(4):159-168
- Liesebach M, Degen B, Scholz F (1999) Zur genetischen Anpassungsfähigkeit der Rotbuche. *Ber Landwirtsch* 77:128-133
- Liesebach M, Schüler S, Wolf H (2011) Klima-Wachstums-Beziehungen von Rotbuchen-Herkünften (*Fagus sylvatica L.*) im Vergleich. *Mitt Forschungsanst Waldökologie Forstwirtsch* 69/11:79-91
- Malaisse F (1964) Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentale : note 4: Quelques observations phénologiques de hêtraies en 1963. *Bull Soc Bot Belg* 97:85-97
- Moll E, Gröger J, Liesebach M, Rudolph PE, Stauber T, Ziller M (Hrsg.) (2004) *Einführung in die Biometrie* : 1-4. Ribbesbüttel : Saphir-Verl
- Müller J (2012) Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des Wachstumsverhaltens. *Landbauforsch* 62(4):169-178
- Peuke AD, Schraml C, Hartung W, Rennenberg H (2002) Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytol* 154:373-387

- Rennenberg H, Seiler W, Matyssek R, Geßler A, Kreuzwieser J (2004) Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) - ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? Allg Forst Jagdzeitg 175(10/11):210-244
- Robson TM, Sánchez-Gómez D, Gano FJ, Aranda I (2012) Variation in functional leaf traits among beech provenances during a Spanish summer reflects the differences in their origin. Tree Genomics Genomes 8(5):1111-1121
- Schmitt U, Seo J-W, Kriebitzsch W-U, Schüler S, Potsch T (2012) Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte. Landbauforsch 62(4):237-246
- Schüler S, Liesebach M, Wühlisch G von (2012) Genetische Variation und Plastizität des Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche. Landbauforsch 62(4):211-220
- Sindelar J (1988) Ergebnisse einiger phänologischer Untersuchungen in den Provenienzflächen der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). In: Korpel S, Paule L (eds) 3. IUFRO-Buchensymposium. Zvolen, pp 47-56
- Teissier du Cros E, Thiebaut B (1988) Variability in beech : budding, height growth and tree form. Ann Sci For 45(4):383-398
- Wühlisch G von, Duval H, Jacques D, Muhs H-J (1995) Stability of differences in flushing between beech provenances in different years and at different sites. In: Madsen SF (ed) Genetics and silviculture of beech : proceeding from the 5th Beech Symposium of the IUFRO Project Group P1.10-00, 19-24 September 1994, Mogenstrup, Denmark. Kobenhavn : Miljo- og Energiministeriet, pp 83-89
- Wühlisch G von, Liesebach M, Muhs H-J, Stephan R (1998) A network of international beech provenance trials. In: Turok J, Kremer A, de Vries S (eds) First EUFORGEN Meeting on Social Broadleaves : 23-25 October 1997, Bordeaux, France. Rome : IPGRI, 164-172
- Wühlisch G von, Hansen JK, Mertens P, Liesebach M, Meierjohann E, Muhs H-J, Teissier du Cros E, Vries S de (2008) Variation among *Fagus sylvatica* and *Fagus orientalis* provenances in young international field trials. In: Programs & abstracts : the 8th IUFRO International Beech Symposium organized by IUFRO Working Party 1.01.07 "Ecology and silviculture of beech"; Nanae, Hokaido, Japan ; 8-13 September 2008. Vienna : IUFPRO, pp 4-6

Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Wolf-Ulrich Kriebitzsch* und Maik Veste**

Zusammenfassung

In den Vegetationsperioden 2006 und 2007 wurden an sechs Buchenherkünften (*Fagus sylvatica* L.) (2x Deutschland, Österreich, Rumänien, Spanien und Tschechien) auf der Versuchsfläche Schädtbek bei Kiel (Schleswig-Holstein) die Auswirkungen von Trockenstress auf ökophysiologische Wachstumsparameter und den Wasserverbrauch untersucht. Photosyntheseaktivität (gemessen als Elektronentransportrate), effektive Quantenausbeute, Transpiration und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf wurden unter unterschiedlichen Klimabedingungen gemessen. Der Mittelwertsvergleich der untersuchten Parameter zeigt, dass nicht nur zwischen verschiedenen Herkünften sondern auch innerhalb einer Herkunft zwischen den Wiederholungen bzw. zwischen den Untersuchungsjahren bei allen der untersuchten Parameter signifikante Unterschiede bestehen können. Bei nahezu allen Herkünften besteht eine positive Beziehung zwischen Elektronentransportrate und Blattleitfähigkeit. Vor allem die Herkünfte aus Südosteuropa reagieren offenbar empfindlicher auf die niedrigere Luftfeuchte. Sie minimieren mit einer Stomataverengung den Wasserverbrauch insbesondere an trocken-heißen Tagen mit hohem Sättigungsdefizit der Luft. Das ökophysiologische Verhalten der Bäume unterstreicht die hohe Angepasstheit an Klimabedingungen auf Populationsebene deutlich. Signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Populationen sind anhand der Messgrößen nur gelegentlich festzustellen und betreffen dann in der Regel nur die Extremwerte. Somit ist Verwendung von vermeintlich besser an künftige Klimate angepassten Herkünften kritisch zu sehen.

Schlüsselwörter: Rot-Buche, *Fagus sylvatica*, Herkünfte, Photosynthese, Transpiration, Klimabedingungen

Abstract

Importance of dry summer for photosynthesis and transpiration of different provenances of beech (*Fagus sylvatica* L.)

Six European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances (2x Germany, Austria, Romania, Spain and Czech Republic) were investigated at the study site Schädtbek near Kiel (Schleswig-Holstein) during the growing seasons of 2006 and 2007. Aim of the investigation was to study the influence of drought stress on ecophysiological growth parameters and water consumption under field conditions. We measured electron transport rates, effective quantum yield, transpiration and leaf conductance for water vapor under different environmental conditions. The comparison of mean values of these parameters shows not only between but also within different provenances significant differences between the repeats and between the years. In almost all provenances a positive relationship between electron transport rates and leaf conductance could be observed. Furthermore, trees from SE Europe seem to react more sensitively to low air humidity. The reduction of stomata opening minimizes water consumption, especially on hot days with high water vapor pressure deficits. The ecophysiological performance of the trees emphasise the high adaptation and adaptability of the beech to climate conditions on the level of populations. Significant differences between populations can be identified on the basis of the measured variables only occasionally and then usually they affect only the extreme values. Therefore, the use of putative better to future climates adapted provenances is to see critically.

Keywords: European beech, *Fagus sylvatica*, provenances, photosynthesis, transpiration, climate conditions

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Weltforstwirtschaft, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

** Centrum für Energietechnologie Brandenburg e.V., Friedlieb-Runge-Straße 3, 03046 Cottbus

Kontakt: ukriebitzsch@kabelmail.de

Einleitung

Der Klimawandel wird in den nächsten Jahrzehnten in Deutschland zu einem mittleren Temperaturanstieg von 0,1 bis 0,45 K pro Dekade führen (Röckner et al., 2006), wobei die Erwärmung in Süddeutschland schneller vorstattengehen könnte als im Norden. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch IPCC (2009), wenn auch die in dem Bericht zitierten Modelle etwas unterschiedliche Prognosen liefern. Mit der Temperaturerhöhung einher geht eine verstärkte Variabilität von Witterungsereignissen und -extremen, wie Hitze- und Trockenperioden, Starkregen, Stürme (Röckner et al., 2006; Czajkowski et al., 2009). Nach IPCC (2012) haben in vielen Regionen der Erde bereits jetzt die Länge und Dauer von Wärmeperioden und Hitzewellen zugenommen. Für die Niederschläge ist ein sehr viel komplizierterer Trend als für die Temperaturen zu erwarten (Jessel, 2008). So soll es in vielen Teilen Deutschlands zu einer Verschiebung der Niederschläge vom Sommer in den Winter hinein geben, dies gilt vor allem für Süd- bzw. Südwest- und für Nordostdeutschland (UBA, 2006). Damit ist insbesondere die Vegetationsperiode von sommergrünen Baumarten wie die der Buche betroffen. Für die Wälder ist hierbei die erwartete schnellere Abfolge von trockenen und heißen Jahren von erheblicher Bedeutung. Bereits in den vergangenen Jahren, wie im Sommer 2003, haben anhaltende Trockenperioden in den Wäldern der norddeutschen Tiefebene zu erheblichen Problemen geführt (Anders et al., 2004). So nahm im Folgejahr 2004 der Prozentsatz stark geschädigter Bäume deutlich zu (Lorenz et al., 2004).

Die Angepasstheit und die Anpassungsfähigkeit von Waldbaupopulationen an veränderte Klimabedingungen gründen sich auf deren genetische Ausstattung. Diese bestimmt die ökophysiologische Anpassungsfähigkeit an veränderliche Umweltbedingungen (phänotypische Flexibilität). Für das Wachstum der Wälder – einschließlich der Baumartenverteilung – ist dabei von Bedeutung, inwieweit die derzeitig vorherrschenden Baumarten auch an die künftigen Klimabedingungen angepasst sind bzw. in der Lage sind, sich anzupassen (Bolte, 2005; Jump und Penuelas, 2005; Gessler et al., 2007). Nach Roloff und Rust (2008) gibt es bei Buchenherkünften aus ganz Europa große Unterschiede in der Trockenstresstoleranz. Bei stressphysiologischen Untersuchungen an Buchenjungpflanzen aus verschiedenen Regionen halten in Gewächshausversuchen (Tognetti et al., 1995) bzw. bei Auspflanzung von vier Jahre alten Jungpflanzen in einen Buchenaltbestand (Schraml und Rennenberg, 2002) Buchen-Herkünfte aus Regionen mit wenig Niederschlag bei experimentell induziertem Wassermangel länger einen günstigen Pflanzenwasserstatus aufrecht oder erreichten einen kritischen Status später als Vergleichsherkünfte aus niederschlagsreicherem Gebieten.

In der hier vorgelegten Arbeit wird auf einer Fläche eines ca. 20 Jahre alten Buchenherkunftsversuches (Liesebach M et al., 1998; Liesebach M, 2012) untersucht, wie sich Trockenstress auf ökophysiologische Wachstumsparameter und den Wasserverbrauch (Photosynthese, Transpiration) verschiedener Buchenherkünfte unter Freilandbedingungen an ein- und demselben Wuchsplatz auswirkt.

Methoden

Herkünfte

Als Versuchsfläche dient ein von dem Thünen-Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 1995 angelegter Herkunftsversuch in der Nähe von Kiel, für den Saatgut von Buchenherkünften aus ganz Europa (Abbildung 2) an verschiedenen Orten des Verbreitungsgebiets gesammelt, unter einheitlichen Bedingungen zu Pflanzenmaterial angezogen und zweijährig in einem Feldversuch ausgepflanzt wurde. Die Versuchsfläche ist als randomisierter Blockversuch mit drei Wiederholungen (im weiteren Text Blöcke genannt) angelegt. In jeder Parzelle stehen 50 Bäume (fünf Reihen mit je zehn Pflanzen) im Verband 2 m x 1 m (Liesebach M, 2012; Liesebach M et al., 1998). Eine Beschreibung der Bodenverhältnisse findet sich bei Müller (2012). Für die Erfassung der Wachstumsparameter und der ökophysiologischen Reaktionen wurden sechs Herkünfte (Tabelle 1), die von klimatisch sehr unterschiedlichen Standorten stammen, ausgewählt. Drei der Herkünfte kommen aus relativ kühlen Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 4,5 und 6,0 °C, die übrigen drei aus Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 8,5 und 9,9 °C. Die jährlichen Niederschlagssummen liegen an den Herkunftsorten zwischen 575 und 1400 mm. Die Untersuchungen wurden auf zwei (Oderhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. allen drei (Gransee /DE, Beius-B. /RO, Kladskà /CZ, Neuberg-M /AT) Blöcken durchgeführt (Kriebitzsch et al., 2005).

Tabelle 1

Untersuchte Herkünfte und Angaben zur Höhe ü. NN, Jahresmitteltemperatur und jährlichen Niederschlagssumme an den Einsammlungsorten

Herkunft	Land	Höhe ü. NN	Tempera- tur	Nieder- schlag
Anguiano	Spanien (ES)	950 m	9,9 °C	861 mm
Beius-Bihor/Prisaca	Rumänien (RO)	265 m	9,0 °C	720 mm
Gransee, Abt. 3082 a1	Deutschland (DE)	70 m	8,5 °C	575 mm
Kladskà/Kynzvart	Tschechien (CZ)	690 m	6,0 °C	750 mm
Neuberg-Mürzsteg	Österreich (AT)	1050 m	5,6 °C	1190 mm
Oderhaus	Deutschland (DE)	710 m	4,5 °C	1400 mm

Ökophysiologische Parameter

Als Parameter werden die Photosyntheseaktivität (gemessen als Elektronentransportrate, ETR; effektive Quantenausbeute, Yield), die Transpiration (E) und die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) als Maß für die Stomataöffnung erfasst. Die ökophysiologischen Untersuchungen erfolgten an Strah-

lungstagen Anfang Juli 2006 und Mitte Juli bis Mitte August 2007. 2006 waren die Monate Juni und Juli warm und trocken, die Monatsniederschläge erreichten nur die Hälfte des langjährigen Mittels. In diesem Zeitraum sank die Klimatische Wasserbilanz (KWB) als Indikator für die meteorologische Trockenheit auf minus 170 mm und die Bodenwassermengen lagen unter 50 % der nutzbaren Feldkapazität (Müller, 2012). Im Juni/Juli 2007 waren die Niederschläge hoch. Die Bodenfeuchtwerte lagen im Sättigungsbereich. Der August wies dagegen trockene Abschnitte auf und war im Vergleich zum vieljährigen Mittel etwas zu trocken.

Die Messungen der Chlorophyllfluoreszenz und der Transpiration erfolgten grundsätzlich im Bereich der Sonnenkrone der Bäume bei hoher Einstrahlung. Es wurden zehn Blätter pro Baum (LI-1600) bzw. zwanzig Blätter pro Baum (PAM-2100) von jeweils fünf Bäumen pro Block und Herkunft gemessen.

Photosynthese-Aktivität

Ein Pulsamplituden-moduliertes Fluorometer (PAM-2100, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland), ausgerüstet mit einer Glasfaseroptik (\varnothing 6 mm) als Lichtleiter, wurde genutzt, um die *in vivo* Photosynthese-Aktivität zu messen (von Willert et al., 1995). Die Glasfaseroptik wurde in 10 mm Abstand von der Blattoberfläche im Winkel von 60° mit einer Blattklammer befestigt. Mit Standardroutineprogrammen der PAM wird die effektive Quantenausbeute des Photosystem II ($\Delta F/F_m'$) gemessen (zur Nomenklatur der verwendeten Fluoreszenz-Signale (siehe Genty et al., 1989; Schreiber et al., 1995). Alle Chlorophyll-Fluoreszenz Parameter werden direkt berechnet, auf einem LCD-Schirm angezeigt und auf einem internen Datenlogger gespeichert. Die Photonenflussdichte (PPFD) wird mit einem kalibrierten Mikro-Quantumsensor (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) registriert, der auf der Blattklammer montiert ist. Die lineare Elektronentransportrate des Photosystems II (ETR) wird mit folgender Gleichung aus der effektiven Quantenausbeute des PSII ($\Delta F/F_m'$) und der dazugehörige Lichtintensität PPFD und der Lichtabsorption (= 84 %) berechnet ($ETR = \Delta F/F_m' \times PPFD \times 0.5 \times 0.84$, siehe Genty et al., 1989):

Die Chlorophyll-Fluoreszenz wurde jeweils pro Herkunft an 100 Blättern von fünf Bäumen auf den einzelnen Blöcken gemessen.

Transpiration und stomatäre Leitfähigkeit der Blätter

Die Bestimmung der stomatären Leitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) und der Transpiration (E) erfolgte mit einem LI-1600 steady-state-Porometer (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA; von Willert et al., 1995). Die Messungen wurden im Sommer 2006 an Blättern der gleichen Bäume, an denen auch die Chlorophyllfluoreszenz bestimmt wurde, durchgeführt. Auf den einzelnen Blöcken wurden L.C. und E jeweils an 50 Blättern von fünf Bäumen pro Herkunft gemessen.

Das LI-1600 ist ein offenes Messsystem, in dem während der Messung die Luftfeuchte entsprechend den Umgebungsbedingungen in der Küvette konstant gehalten wird. Dazu

wird vor Beginn der Messung die relative Luftfeuchte der Umgebungsluft bestimmt. Wird danach ein Blatt in die Messkammer eingespannt, so erhöht sich in dieser die relative Luftfeuchte durch die Transpiration des Blattes. Durch ein Einströmen von trockener Luft (mit 2 % relativer Feuchte) in die Messkammer wird der vom Blatt verursachte Anstieg der Luftfeuchte bis zu dem Punkt ausgeglichen, an dem die relative Luftfeuchte wieder den Wert der Umgebungsluft erreicht hat. Nun sind steady-state-Bedingungen bezüglich der Luftfeuchte in der Messkammer gegeben und die ermittelte Einstromrate der trockenen Luft dient als Berechnungsgrundlage für die Transpirationsrate (E) der Blätter. Nach Slavik (1974) lässt sich zudem die Blatt-Leitfähigkeit (L.C.) aus dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft (ALVPD) und der Transpiration berechnen. Parallel zu diesen Messungen werden die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), die Luft (T_{air})- und die Blatttemperatur (T_{leaf}) und die relative Feuchte aufgezeichnet. Aus der relativen Feuchte und der Temperatur wird das Sättigungsdefizit der Luft (VPD) berechnet.

Statistik

Die Abhängigkeit der Elektronenaustauschraten vom Licht folgt einer Sättigungsfunktion (Abbildung 1), die nach dem von Webb et al. (1974) entwickelten Modell berechnet wurde:

$$Pn = f(I) = -a + b(I - e^{-cI})$$

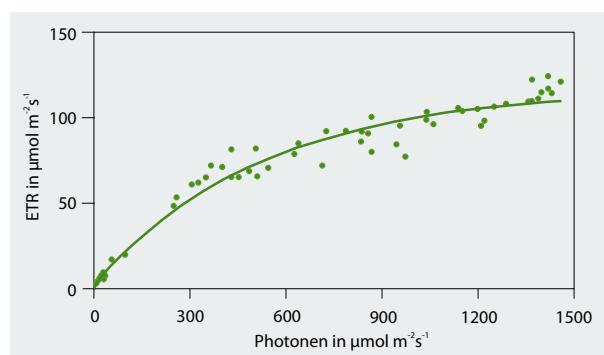


Abbildung 1

Lichtabhängigkeit der Photosynthese abgeleitet aus einem Tagesgang der ETR

Zur Berechnung der Parameter a, b und c wurde die SAS-Prozedur NLIN genutzt (SAS Version 9.1, SAS Institute, Cary, NC), die „least squares“-Parameterschätzungen für nicht-lineare Modelle liefert. Aus der so gewonnenen Funktionsgleichung lassen sich charakteristische Größen der Photosynthese – u. a. Lichtsättigung und Quantenausbeute der Photosynthese – ableiten (Kriebitzsch, 1992).

Die maximale ETR und Transpirations-Rate sowie die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf wurden pro Baum, pro Block sowie pro Herkunft berechnet. Dafür wurden nur die Werte berücksichtigt, die bei Lichtwerten im bzw. über der Lichtsättigung der Photosynthese lagen. Mittelwerte und Standardabweichungen sowie die Mittelwertsunterschiede wurden mit Hilfe

der SAS-Prozedur „PROC GLM“, die bei ungleich besetzten Stichproben eingesetzt wird, und anschließendem t-Test berechnet (SAS Version 9.1, SAS Institute, Cary, NC).

Ergebnisse und Diskussion

Lichtabhängigkeit der Photosynthese

Die aus Tagesgängen der Photosynthese abgeleiteten Lichtsättigungswerte variieren zwischen den Herkünften stark (Abbildung 2). Besonders hohe Werte sind bei den Bäumen der Herkünfte Anguiano /ES bzw. Gransee /DE mit Werten z. T. deutlich über 1000 $\mu\text{mol Photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ zu beobachten. Die Herkünfte aus Südosteuropa zeigen dagegen bereits bei 600 bis 800 $\mu\text{mol Photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ lichtgesättigte Elektronentransportraten. Die Herkünfte Oderhaus /DE und Neuberg-M. /AT liegen mit Werten um 1000 $\mu\text{mol Photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ im mittleren Bereich.

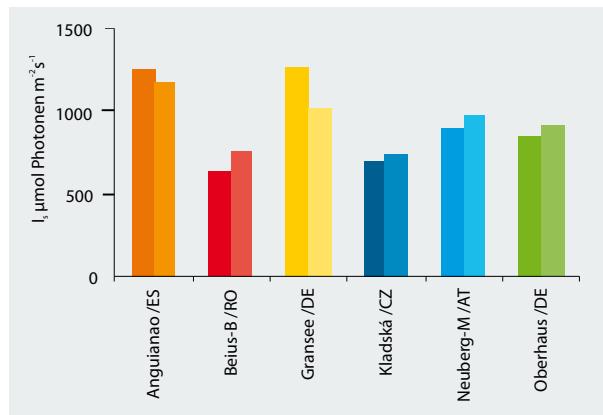


Abbildung 2

Lichtabhängigkeit der Photosynthese der verschiedenen Buchenherkünfte. Werte für die Jahre 2006 (links, dunkel) und 2007 (rechts, hell), abgeleitet aus Lichtkurven von bis zu zehn bzw. fünfzehn Pflanzen aus zwei bzw. drei Blöcken

Zwischen den Jahren 2006 und 2007 sind die Unterschiede im Erreichen lichtgesättigter ETR-Werte relativ geringfügig. Die Herkunft Gransee /DE, die sich 2006 durch einen besonders hohen Wert auszeichnete, erreicht 2007 früher die Lichtsättigung. Die übrigen Herkünfte haben dagegen 2007 gegenüber 2006 leicht erhöhte Werte.

Ein Vergleich der Lichtsättigungswerte auf den Blöcken bzw. in den beiden Versuchsjahren zeigt eine erhebliche Variation der Werte bei einigen Herkünften (Tabelle 2). Insbesondere bei der Herkunft Gransee /DE bestehen große Unterschiede sowohl zwischen den Blöcken wie auch zwischen den Versuchsjahren auf den jeweiligen Blöcken. Mit Ausnahme von den Bäumen auf einigen Blöcken der Herkünfte Anguiano /ES und Gransee /DE werden lichtgesättigte ETR bei Lichtwerten z. T. deutlich unter 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ erreicht.

Tabelle 2:

Lichtsättigung der Photosynthese in $\mu\text{mol Photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ auf den Blöcken und Versuchsjahren

	2006	2007	2006	2007	2006	2007
	Block 1	Block 1	Block 2	Block 2	Block 3	Block 3
Anguiano /ES	1137	1227	1484	905	n.d.	n.d.
Beius-B. /RO	677	840	753	816	945	580
Gransee /DE	1629	1107	1454	930	1865	1361
Kladská /CZ	638	585	799	560	912	736
Neuberg-M. /AT	856	929	735	936	1099	845
Oderhaus /DE	900	1058	865	1073	n.d.	n.d.

Maximale ETR-Rate sowie Quantenausbeute der Photosynthese bei Lichtsättigung, Vergleich der mittleren Werte auf den Blöcken

Im Folgenden werden die lichtgesättigten ETR-Werte sowie die effektive Quantenausbeute des Photosystems II (Yield) unter Freilandbedingungen besprochen. Zunächst wird nur auf die Streuung der Werte zwischen den drei Blöcken und zwischen den beiden Versuchsjahren eingegangen. Die verschiedenen Herkünfte zeigen dabei sehr unterschiedlich Verhaltensmuster.

Tabelle 3

ETR (a) und effektive Quantenausbeute (b) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Anguiano /ES auf den Versuchsparzellen der Blöcke eins und zwei in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchsparzellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für $H_0: \text{LSMean}(i) = \text{LSMean}(j) / \Pr > |t|$. $t > 0,05$: ns = nicht signifikant; $t \leq 0,05$: signifikant.

	Block	2006		2007	
		MW	SE	1	2
				1	2
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$					
2006	1	104,5	2,81	-	ns
2006	2	101,6	2,34	-	ns
2007	1	108,6	3,48	-	ns
2007	2	95,6	5,36	-	
b) Quantenausbeute PS II					
2006	1	0,191	0,0066	-	ns
2006	2	0,179	0,0055	-	ns
2007	1	0,186	0,0082	-	ns
2007	2	0,179	0,0126	-	

Die Werte der Herkunft Anguiano /ES sind weder zwischen den Blöcken noch zwischen den Jahren 2006 und 2007 signifikant unterschieden (Tabelle 3). Dies gilt auch für die mittleren ETR-

Werte der Herkunft Oderhaus /DE (Tabelle 4 oben). Die Quantenausbeute der Photosynthese (Tabelle 4 unten) ist dagegen im Jahr 2006 auf Block 1 signifikant höher als auf Block 2, während im Jahr 2007 keine Unterschiede zwischen den Werten auf den beiden Blöcken auftreten. Die mittleren ETR-Raten der Bäume auf Block 1 sind 2007 niedriger als 2006 auf dem entsprechenden Block. Im Jahresvergleich sind die ETR-Raten auf Block 2 im Jahr 2006 höher als die Werte auf Block 1 im Jahr 2007. Die effektiven Quantenausbeuten sind dagegen 2006 auf Block 2 niedriger als die Werte auf Block 1 im Jahr 2007.

Tabelle 4

ETR- (oben) und Quantenausbeute(unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Oderhaus /DE auf den Versuchsparzellen der Blöcke eins und zwei in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchsparzellen der Blöcke in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block			2006		2007		
			1	2	1	2	
	MW	SE					
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$							
2006	1	111,9	2,58	-	ns	< 0,05	ns
2006	2	106,8	2,66	-	< 0,05	ns	
2007	1	96,0	3,02	-	ns		
2007	2	110,8	6,62	-			
b) Quantenausbeute PS II							
2006	1	0,231	0,0061	-	< 0,05	ns	ns
2006	2	0,187	0,0063	-	< 0,05	ns	
2007	1	0,233	0,0072	-	ns		
2007	2	0,220	0,157	-			

Bei der Herkunft Gransee /DE (Tabelle 5) sind die Mittel bei der Pn-Parameter der Bäume auf Block 3 2006 und 2007 signifikant höher als auf den anderen Blöcken. Zwischen den Werten auf den Blöcken zwei und drei bestehen allenfalls schwach signifikante Unterschiede. Zwischen den beiden Versuchsjahren sind die Werte für die jeweiligen Blöcke nicht unterschieden. Block 2 der Herkunft Neuberg-M. /AT (Tabelle 6) zeichnet sich in beiden Jahren durch hohe ETR und effektive Quantenausbeuten aus, Block 1 durch besonders niedrige. Ähnlich niedrig sind in dem Jahr 2006 auch die ETR-Raten auf Block 3.

Auch bei der Herkunft Kladská /CZ (Tabelle 7) sind ETR und effektive Quantenausbeute auf Block 1 im Vergleich zu den anderen Blöcken signifikant höher. Zwischen den Werten der Blöcke zwei und drei bestehen 2006 keine Unterschiede, 2007 sind die Werte der Bäume auf Block 2 dagegen genauso hoch wie die von Block 1.

Tabelle 5

ETR- (oben) und effektive Quantenausbeute (unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Gransee /DE auf den Versuchsparzellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchsparzellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block			2006			2007		
	MW	SE	1	2	3	1	2	3
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$								
2006	1	91,7	2,83	-	ns	< 0,05	ns	ns
2006	2	96,5	2,27	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns
2006	3	108,5	3,92	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns
2007	1	88,2	2,48	-	ns	< 0,05	ns	ns
2007	2	97,6	2,77	-	ns	< 0,05	ns	ns
2007	3	106,6	5,19	-	ns	< 0,05	ns	ns
b) Quantenausbeute PS II,005								
2006	1	0,170	0,007	-	ns	< 0,05	< 0,05	ns
2006	2	0,164	0,005	-	< 0,05	< 0,05	ns	< 0,05
2006	3	0,213	0,009	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns
2007	1	0,188	0,006	-	ns	< 0,05	ns	ns
2007	2	0,179	0,006	-	ns	< 0,05	ns	ns
2007	3	0,223	0,012	-	ns	< 0,05	ns	ns

Tabelle 6

ETR- (oben) und effektive Quantenausbeute (unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Neuberg-M. /AT auf den Versuchsparzellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchsparzellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block			2006			2007		
	MW	SE	1	2	3	1	2	3
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$								
2006	1	82,9	2,45	-	< 0,05	ns	ns	< 0,05
2006	2	107,6	2,19	-	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2006	3	78,3	2,85	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2007	1	85,6	3,41	-	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2007	2	95,9	2,66	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2007	3	99,1	2,45	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05
b) Quantenausbeute PS II,005								
2006	1	0,142	0,008	-	< 0,05	ns	ns	< 0,05
2006	2	0,205	0,007	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns
2006	3	0,146	0,009	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2007	1	0,162	0,011	-	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2007	2	0,221	0,009	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2007	3	0,198	0,008	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05

Tabelle 7

ETR- und effektive Quantenausbeute von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Kladska /CZ auf den Versuchsparzellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchsparzellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	2006			2007					
	MW	SE	1	2	3	1	2	3	
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$									
2006	1	83,6	2,03	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns	< 0,05
2006	2	70,9	1,99	-	ns	< 0,05	< 0,05	ns	
2006	3	66,6	1,85	-	< 0,05	< 0,05	ns		
2007	1	85,6	1,92	-	ns	< 0,05			
2007	2	85,5	2,93	-	ns	< 0,05			
2007	3	66,3	2,82	-	ns	< 0,05			
b) Quantenausbeute PS II0,005									
2006	1	0,155	0,007	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns	ns
2006	2	0,123	0,007	-	ns	< 0,05	< 0,05	ns	
2006	3	0,120	0,006	-	< 0,05	< 0,05	ns		
2007	1	0,168	0,007	-	ns	< 0,05			
2007	2	0,179	0,010	-	ns	< 0,05			
2007	3	0,136	0,010	-	ns	< 0,05			

Tabelle 8

ETR- (oben) und Effektive Quantenausbeute (unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Beius-B. /RO auf den Versuchsparzellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchsparzellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	2006			2007					
	MW	SE	1	2	3	1	2	3	
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$									
2006	1	97,4	2,73	-	ns	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05
2006	2	98,9	4,37	-	< 0,05	< 0,05	< 0,05	ns	
2006	3	82,4	3,37	-	ns	ns	ns		
2007	1	79,3	2,61	-	ns	ns	ns		
2007	2	75,7	3,37	-	ns	ns	ns		
2007	3	85,7	2,88	-	ns	ns	ns		
b) Quantenausbeute PS II0,005									
2006	1	0,172	0,007	-	< 0,05	ns	ns	ns	ns
2006	2	0,209	0,011	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns	
2006	3	0,14	0,009	-	ns	ns	ns		
2007	1	0,150	0,007	-	ns	ns	ns		
2007	3	0,174	0,009	-	ns	ns	ns		
2007	3	0,170	0,008	-	ns	ns	ns		

Nur die Werte auf Block 3 der Herkunft Beius-B. /RO (Tabelle 8) sind schwach signifikant niedriger als auf den anderen beiden Blöcken. Dies gilt auch nur für das Jahr 2006. 2007 bestehen weder zwischen den ETR-Werten noch zwischen den Werten der effektiven Quantenausbeute auf den verschiedenen Blöcken Unterschiede.

Bewertung der Unterschiede zwischen den Blöcken sowie den Versuchsjahren

Unter der Berücksichtigung, dass auf den zwei bzw. drei Blöcken pro Herkunft genetisch ähnliches Pflanzenmaterial wächst, sollte sich der Gaswechsel der Bäume in den jeweiligen Untersuchungsjahren bei einheitlichen Klimabedingungen nur wenig unterscheiden. Durch eine hohe Parallelenzahl der Messungen (zwanzig Wiederholungen pro Baum bei der Chlorophyllfluoreszenz, zehn Wiederholungen bei der H₂O-Porometer-Messung; fünf Bäume pro Block) wurde versucht, individuelle Unterschiede einzelner Bäume aufgrund der Variabilität des Samenmaterials innerhalb der Absaaten der jeweiligen Herkünfte auszugleichen.

Trotz dieser hohen Zahl an Messwerten treten bei den mittleren ETR-Werten und der effektiven Quantenausbeute der meisten Herkünften zwischen den Blöcken signifikante Unterschiede auf. Nur bei den Herkünften Anguiano /ES und Oderhaus /DE sind in beiden Versuchsjahren die Werte auf allen Blöcken gleich. Bei der Herkunft Beius-B. /RO gilt entsprechendes nur für die effektive Quantenausbeute im Jahr 2007. Bei allen anderen Herkünften sind Werte von mindestens einem der drei Blöcke besonders hoch oder niedrig. Inwieweit diese Unterschiede durch kleinräumig variiierende Bodenverhältnisse oder Klimabedingungen verursacht werden, soll später diskutiert werden.

Tabelle 9

Prüfung der Mittelwertsunterschiede zwischen den Blöcken: lichtgesättigte ETR-Raten in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und der effektive Quantenausbeute (Yield) der Herkünfte über den gesamten Untersuchungszeitraum. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten auf den verschiedenen Blöcken einer Herkunft.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Granssee /DE	Neuberg M./AT	Beius-B. /RO	Kladska /CZ
ETR/ Block 1	104,0 ^a	106,3 ^a	89,9 ^c	84,2 ^b	87,3 ^a	84,6 ^a
ETR/ Block 2	108,8 ^a	98,6 ^a	97,6 ^b	101,7 ^a	88,3 ^a	78,2 ^b
ETR/ Block 3			107,6 ^a	88,7 ^b	84,1 ^a	66,4 ^c
Yield/ Block 1	0,232 ^a	0,188 ^a	0,179 ^b	0,152 ^b	0,161 ^b	0,162 ^a
Yield/ Block 2	0,204 ^a	0,179 ^a	0,171 ^b	0,213 ^a	0,191 ^a	0,151 ^{ab}
Yield/ Block 3			0,218 ^a	0,172 ^b	0,159 ^b	0,128 ^b

Auch bei Mittelung der Messwerte aus beiden Versuchsjahren bestätigen sich die beschriebenen Ergebnisse weitgehend (Tabelle 9). Die mittlere ETR auf den Blöcken sind nur bei den Herkünften Beius-B. /RO, Anguiano /ES und Oderhaus /DE nicht unterschieden. Für die Herkünfte Gransee /DE und Kladská /CZ lassen sich die Werte aller drei Blöcke voneinander abgrenzen, bei der Herkunft Neuberg-M. /AT sind die ETR-Werte auf Block 1 signifikant höher als auf den anderen beiden Blöcken.

Bei den effektiven Quantenausbeuten sind wieder nur die Werte der jeweils zwei Blöcke der Herkünfte Anguiano /ES und Oderhaus /DE einheitlich. Bei allen anderen (auch der Herkunft Beius-B. /RO) weicht jeweils ein Block signifikant ab.

Zwischen den ETR-Werten und effektiven Quantenausbeuten aus den beiden Untersuchungsjahren, gemittelt über die Blöcke, bestehen nur in Ausnahmefällen signifikante Unterschiede (Tabelle 10). Die Herkunft Kladská /CZ hat 2007 gegenüber 2006 erhöhte Werte. Entsprechendes gilt für die effektive Quantenausbeute der Herkunft Neuberg-M. /AT. Bei der Herkunft Beius-B. /RO sind dagegen die ETR-Werte 2006 besonders hoch.

Mittelwerte über die Blöcke und Versuchsjahre

Die Werte auf den verschiedenen Blöcken einer Herkunft variierten in vielen Fällen signifikant. Dementsprechend gering sind die Unterschiede der mittleren ETR-Werte und der effektiven Quantenausbeute zwischen den verschiedenen Herkünften (Abbildung 3). Die höchsten Werte wurden in beiden Untersuchungsjahren an den Bäumen der Herkünfte Oder-

haus /DE und Anguiano /ES gemessen. 2006 liegen ETR und effektive Quantenausbeute der Herkünfte Beius-B. /RO, Gransee /DE und Neuberg-M. /AT annähernd gleichauf im mittleren Bereich. Besonders niedrige Raten haben die Bäume der Herkunft Kladská /CZ. 2007 sind die Herkünfte Beius-B. /RO und Kladská /CZ durch sehr niedrige Werte gekennzeichnet.

Tabelle 10

Prüfung der Mittelwertsunterschiede der lichtgesättigten ETR-Rate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und der effektiven Quantenausbeute (Yield) zwischen den Jahren 2006 und 2007 über alle Blöcke. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede der beiden Jahre ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten für eine Herkunft.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Neuberg-M. /AT	Beius-B. /RO	Kladská /CZ
ETR/ 2006	109,3 ^a	102,8 ^a	98,9 ^a	89,6 ^a	92,9 ^a	73,7 ^b
ETR/ 2007	103,4 ^a	102,1 ^a	97,5 ^a	93,5 ^a	80,2 ^b	79,1 ^a
Yield/ 2006		0,209 ^a	0,185 ^a	0,182 ^a	0,165 ^b	0,177 ^a
Yield/ 2007		0,226 ^a	0,182 ^a	0,196 ^a	0,194 ^a	0,164 ^a
						0,161 ^a

Noch deutlicher wird diese Abstufung bei Mittelung der Werte über beide Versuchsjahre (Abbildung 4). Signifikant am höchsten sind die ETR-Raten der Herkünfte Oderhaus /DE

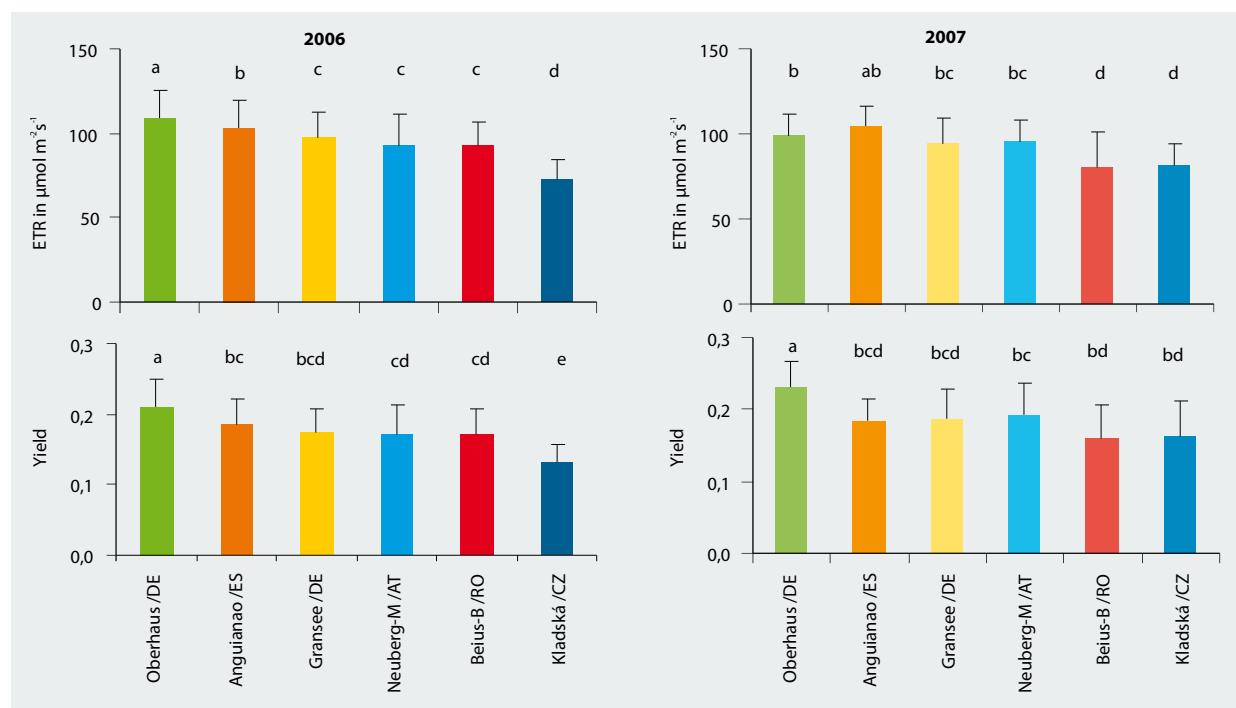


Abbildung 3

Mittlere ETR- und effektive Quantenausbeute (Yield) in den Jahren 2006 (links) und 2007 (rechts). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten der verschiedenen Herkünfte. Die Streubalken geben die Standardabweichung wieder.

und Anguiano /ES. Entsprechendes gilt für die effektive Quantenausbeute der Herkunft Anguiano /ES. Im mittleren Bereich liegen die Herkünfte Gransee /DE und Neuberg-M./AT. Von diesen signifikant abgesetzt ist die Herkunft Beius-B. /RO, noch eine Stufe niedriger die Werte der Herkunft Kladska /CZ.

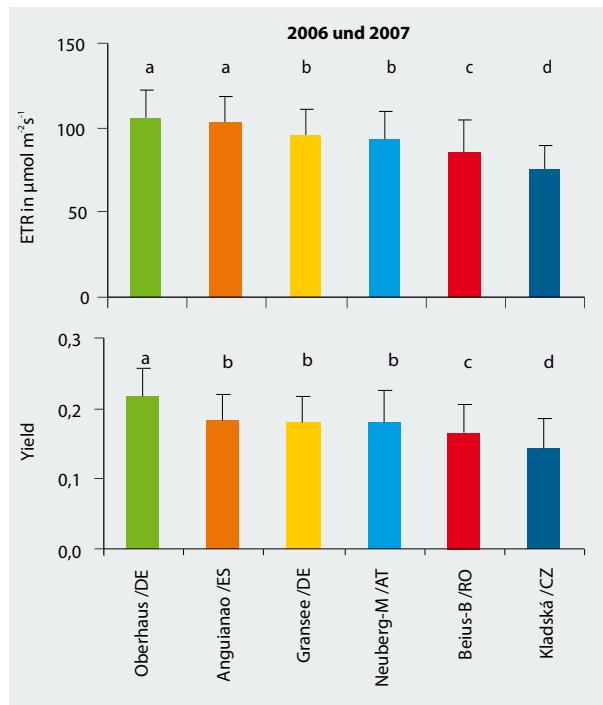


Abbildung 4

ETR- und effektive Quantenausbeute (Yield), gemittelt über die Blöcke und die Untersuchungsjahre 2006 und 2007. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten der verschiedenen Herkünfte. Die Streubalken geben die Standardabweichung wieder.

Transpiration und Leitfähigkeit, Vergleich der mittleren Werte auf den Blöcken

Um auch bei diesen Parametern den Lichteinfluss zu minimieren, wurden wiederum nur Werte in die Berechnung der Mittelwerte einbezogen, die bei Lichtwerten über $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ gemessen wurden. Die Größenordnung der Transpirations- und Leitfähigkeitswerte entsprach nach dieser Stratifizierung der Werte denen in anderen Studien (Aranda et al., 2005; Buschmann et al., 1999; Peuke et al., 2002; Tognetti et al., 1998). Wiederum wird zunächst geprüft, inwieweit zwischen der mittleren Transpiration bzw. der mittleren Blattleitfähigkeit für Wasserdampf der Bäume einer Herkunft auf den verschiedenen Blöcken Unterschiede bestehen.

Die mittleren Transpirationsraten auf den Blöcken weichen nur vereinzelt voneinander ab, nur bei den Herkünften Oderhaus /DE ist Block 2 und Gransee /DE Block 3 durch einen signifikant erhöhten Wert gekennzeichnet. Die größten Unter-

schiede treten bei der Herkunft Neuberg-M. /AT auf (Tabelle 11), dabei ist der Wert für Block 3 signifikant niedriger als die Werte der anderen beiden Blöcke.

Im Vergleich zu den Transpirations-Werten gibt es bei der Blattleitfähigkeit erheblich größere Unterschiede bei den Werten für die verschiedenen Blöcke einer Herkunft (Tabelle 12). Nur die Herkünfte Oderhaus /DE und Anguiano /ES unterscheiden sich nicht in den mittleren L.C.-Werten der Blöcke. Bei allen anderen Herkünften weichen die Werte z.T. erheblich voneinander ab.

Tabelle 11

Prüfung der Mittelwertsunterschiede der lichtgesättigten Transpirationsraten (E in $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) zwischen den verschiedenen Blöcken über den gesamten Untersuchungszeitraum. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede einer Herkunft ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten verschiedener Blöcke.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Beius-B. /RO	Neuberg-M. /AT	Kladska /CZ
Block 1	4,59 ^b	6,045 ^a	4,49 ^b	4,06 ^a	4,94 ^a	3,48 ^a
Block 2	6,31 ^a	5,696 ^a	4,54 ^b	4,05 ^a	6,32 ^a	3,81 ^a
Block 3			5,81 ^a	4,14 ^a	3,16 ^b	3,20 ^a

Tabelle 12

Prüfung der Mittelwertsunterschiede der Blattleitfähigkeit (L.C. in $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) zwischen den verschiedenen Blöcken einer Herkunft über den gesamten Untersuchungszeitraum. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten der einzelner Blöcke.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Beius-B. /RO	Neuberg-M. /AT	Kladska /CZ
Block 1	243,8 ^a	230,8 ^a	151,0 ^c	255,3 ^a	211,5 ^a	94,67 ^b
Block 2	226,2 ^a	210,2 ^a	223,5 ^a	115,8 ^c	211,3 ^a	142,0 ^a
Block 3			192,2 ^b	139,3 ^b	109,9 ^b	109,1 ^b

Bei Betrachtung der über die Blöcke gemittelten Transpiration und Leitfähigkeit ergibt sich eine ähnliche Abstufung wie bei der ETR und der effektiven Quantenausbeute. Vor allem bei der Leitfähigkeit fallen wiederum die südosteuropäischen Herkünfte – insbesondere die Herkunft Kladska /CZ – durch besonders niedrige Werte auf (Abbildung 5). Signifikant hohe Transpirations- und L.C.-Werte ergeben sich für die Herkünfte Oderhaus /DE und Anguiano /ES. Auch anhand von L.C. bilden die Herkünfte Gransee /DE, Neuberg-M. /AT und Beius-B. /RO eine Gruppe, die von den anderen Herkünften signifikant abgesetzt ist.

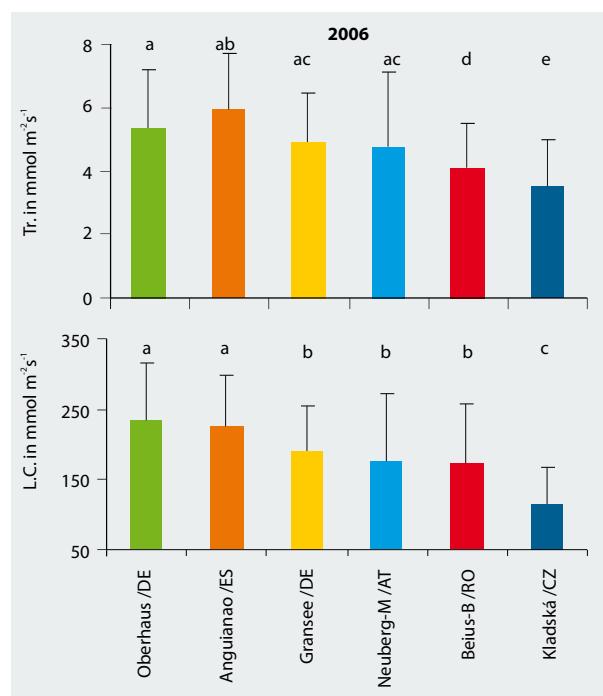


Abbildung 5

Transpiration (oben) und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (unten) der untersuchten Buchenherkünfte. Mittelwerte über zehn (Oberhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. fünfzehn Bäume (Rest) pro Herkunft gemessen in dem Jahr 2006. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ($t \leq 0,05$) zwischen den Werten der verschiedenen Herkünfte. Die Streubalken geben die Standardabweichung wieder.

Anhand der Transpiration sind die Herkünfte Oberhaus /DE und Anguiano /ES weniger deutlich von der Gruppe mit mittleren Werten unterschieden, die hier nur aus den Herkünften Gransee /DE und Neuberg-M. /AT besteht. Die Herkunft Beijs-B. /RO hat signifikant niedrigere Werte, von dieser nochmals abgegrenzt ist wieder die Herkunft Kladská

Wassernutzungskoeffizient

Als Maß für die Effektivität der Photosynthese wurde in Anlehnung an den Wasserausnutzungskoeffizienten (WUE, s. Larcher, 1994) der Quotient aus ETR und E (ETR/E) berechnet (Abbildung 6). Auch wenn die hohe Streuung der Mittelwerte eine statistische Sicherung der Mittelwertsunterschiede nicht zulässt, scheinen sich anhand dieses Quotienten die Herkünfte in eine mittel- bis westeuropäische (Oberhaus /DE, Anguiano /ES, Gransee /DE) und eine südosteuropäische (Neuberg-M. /AT, Beijs-B. /RO, Kladská /CZ) Gruppe aufzugliedern.

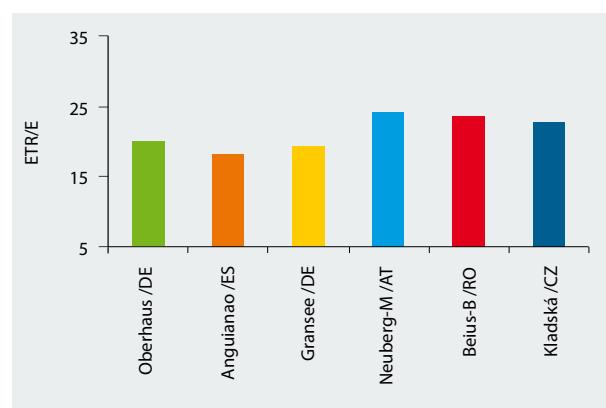


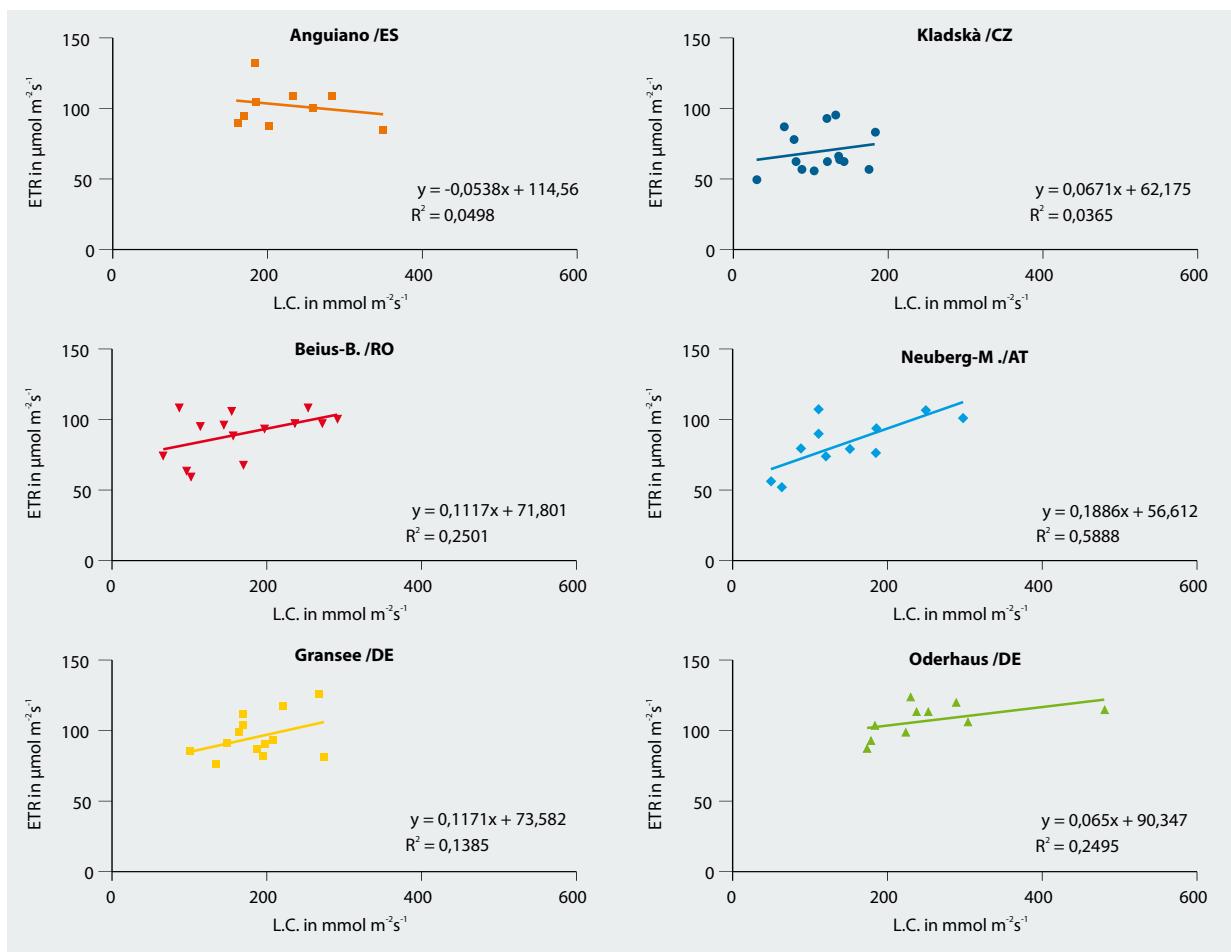
Abbildung 6

Mittlere Wasserausnutzungseffizienz der Photosynthese als Quotient aus ETR und Transpiration (E), $N = 10$ (Oberhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. fünfzehn Bäume (Rest) pro Herkunft gemessen in dem Jahr 2006. Die Streubalken geben die Standardabweichung wieder.

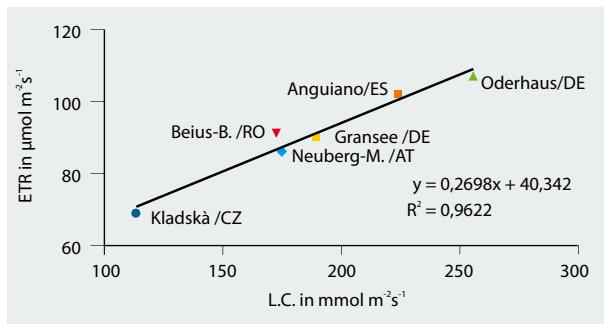
Auswirkungen des Mikroklimas auf Photosynthese und Transpiration

Der Mittelwertsvergleich der untersuchten Parameter zeigt, dass nicht nur zwischen verschiedenen Herkünften sondern auch innerhalb einer Herkunft zwischen den Blöcken bzw. zwischen den Untersuchungsjahren signifikante Unterschiede bestehen. Im Folgenden soll getestet werden, inwieweit unterschiedliche klimatische Bedingungen bei den Messungen für diese Variabilität ursächlich sind.

Zunächst wird die Beziehung zwischen ETR und L.C. im Jahr 2006 getestet. Aus Abbildung 7 wird deutlich, dass bei nahezu allen Herkünften eine – wenn auch lose – positive Beziehung zwischen den beiden Größen besteht, da die CO_2 -Aufnahme und somit die Netto-Photosynthese von der stomatären Leitfähigkeit abhängig ist (s. Buschmann et al., 1999; Larcher, 1994). Sehr enger wird diese Korrelation bei Betrachtung der Gesamtmittelwerte über alle untersuchten Bäume und allen Blöcken einer Herkunft (Abbildung 8). Die Herkünfte Anguiano /ES und Oberhaus /DE fallen durch besonders hohe ETR- und L.C.-Werte auf, mit Abstand die niedrigsten Werte hat die Herkunft Kladská /CZ. Mit einem Bestimmtheitsmaß von $R^2 = 0,96$ ist diese Beziehung hoch signifikant (Sachs, 1999). Offenbar führt die Mittelung der Werte zu einem herkunftsspezifischen Wert, der die individuelle Streuung der verschiedenen Bäume zum Teil ausgleicht.

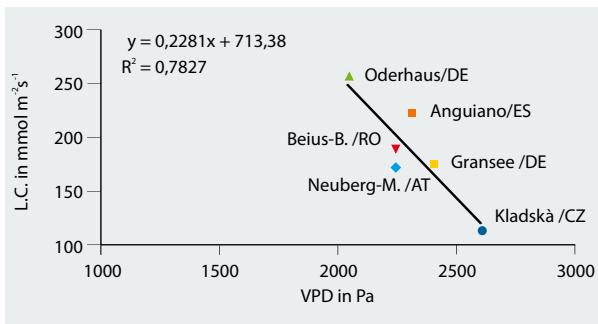
**Abbildung 7**

Beziehung zwischen der mittleren Elektronentransportrate und der mittleren Leitfähigkeit der Blätter für Wasserdampf der Bäume auf den verschiedenen Blöcken der untersuchten Buchenherkünfte im Jahr 2006.

**Abbildung 8**

Beziehung zwischen der Elektronentransportrate und der Leitfähigkeit der Blätter für Wasserdampf der untersuchten Buchenherkünfte im Jahr 2006. Mittelwerte über zwei (Oderhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. drei Blöcke mit jeweils bis zu fünf Bäumen.

Nach Geßler et al. (2007) besteht ein enger Zusammenhang zwischen L.C. und VPD, selbst wenn die Verfügbarkeit von Bodenwasser hoch ist (s. a. Schulze und Hall, 1982; Granier et al., 2000). Dementsprechend besteht 2006 auch eine sehr enge negative Beziehung ($R^2 = 0,78$) zwischen der über die

**Abbildung 9**

Beziehung zwischen der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) im Jahr 2006. Mittelwerte über zwei (Oderhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. drei Blöcke mit jeweils bis zu fünf Bäumen.

Blöcke gemittelten Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und dem mittleren Sättigungsdefizit der Luft während der Messungen (Abbildung 9). Mit zunehmendem mittleren Sättigungsdefizit sinkt die mittlere Leitfähigkeit ab, so beträgt die der Herkunft Oderhaus /DE bei ca. 2000 Pa etwa

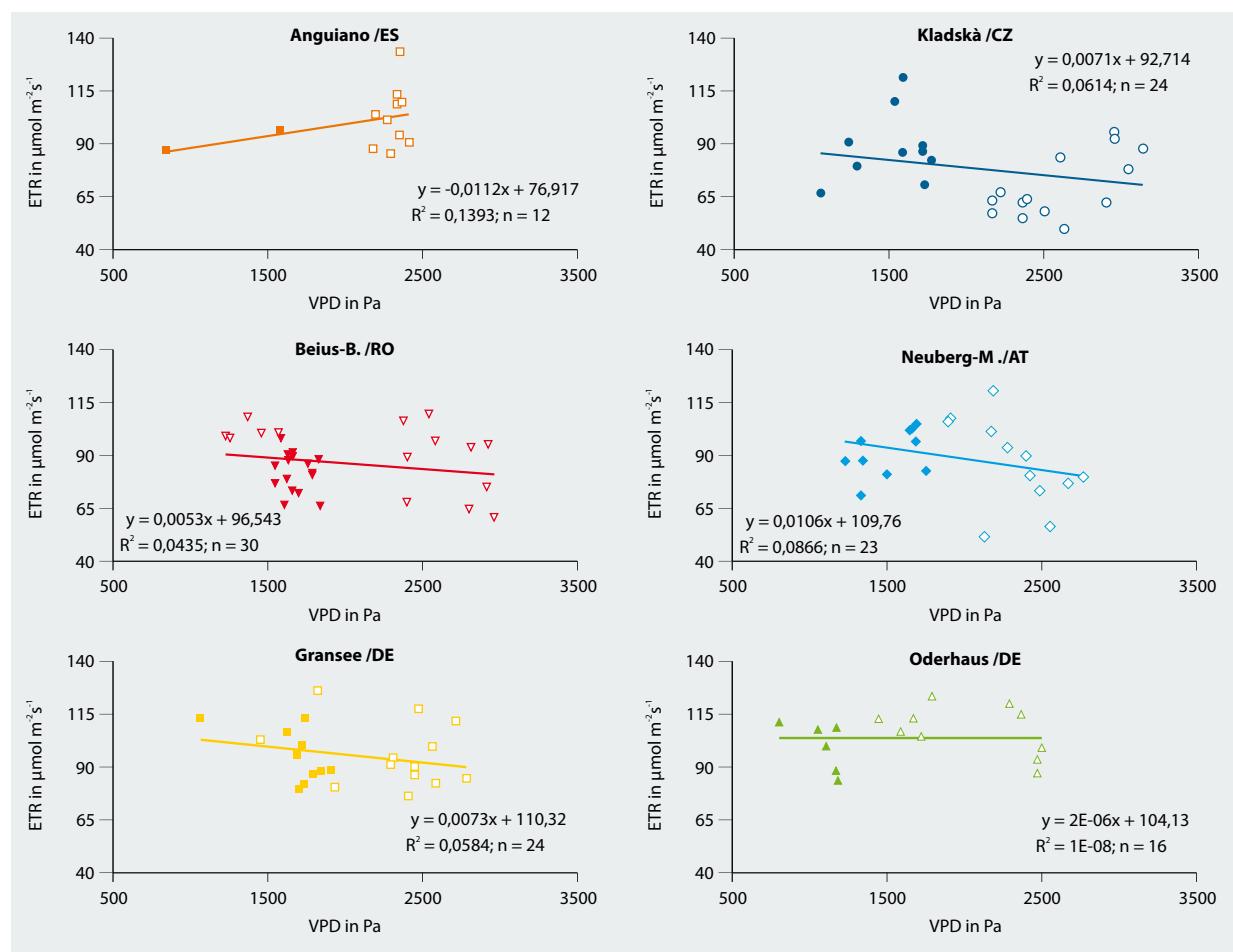


Abbildung 10

Beziehung zwischen der mittleren Elektronentransportrate der Blätter (ETR) der Bäume und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) in den Jahren 2006 (weiß mit farbigem Rand) und 2007 (vollfarbig). Im Jahr 2007 konnten auf einigen Blöcken aus Lichtmangel infolge des geschlossenen Kronendaches keine Einzelbäume gemessen werden, so dass teilweise Mittelwerte über mehrere Bäume oder sogar über die gesamten Blöcke angegeben sind. n = Zahl der Mittelwerte

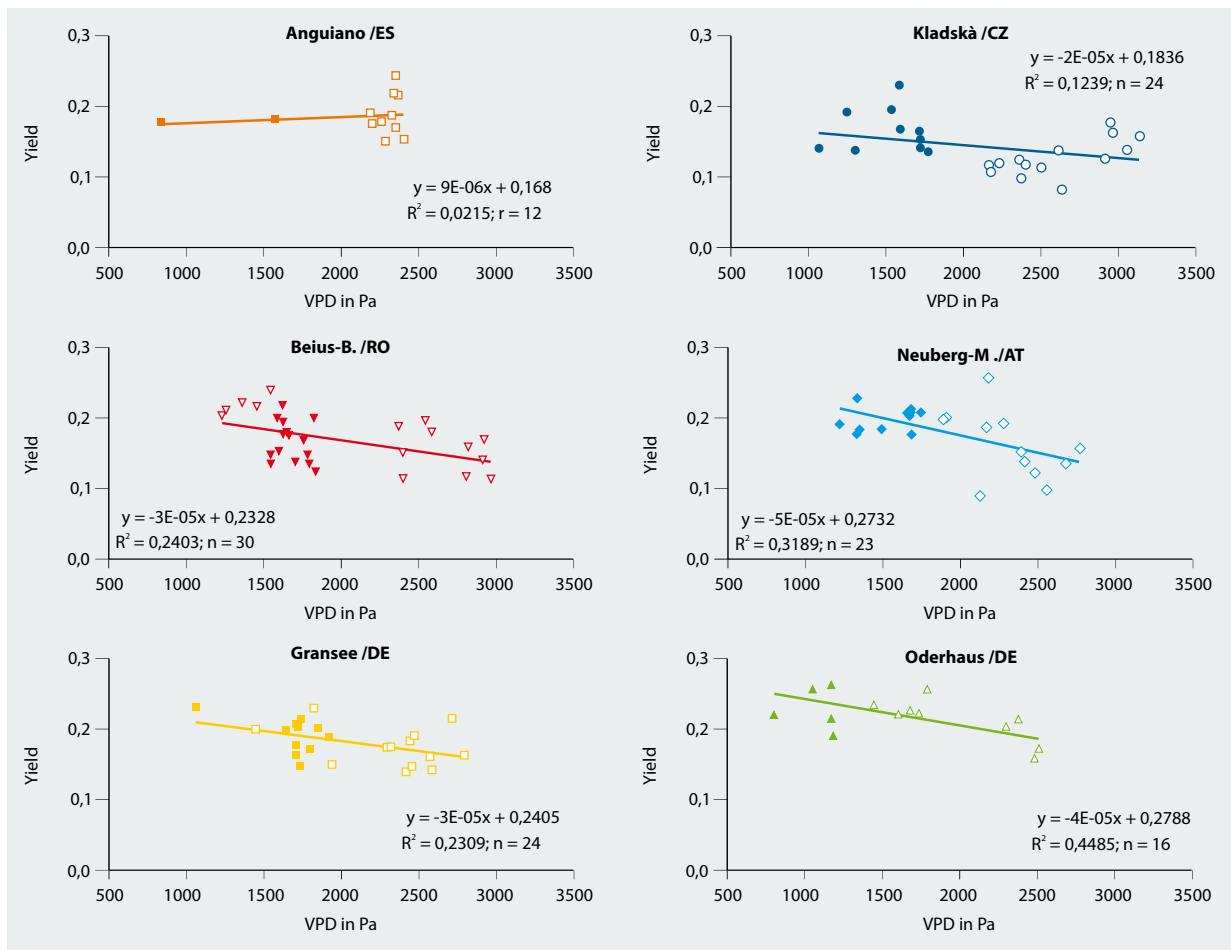
250 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, die der Herkunft Kladská /CZ bei 2600 Pa nur etwas über 100 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Auch Robson et al. (2008) zeigen an jungen Buchen eine Reaktion der Stomataweite (und der CO_2 -Aufnahme) auf hohe VPD-Werte gepaart mit Bodentrockenheit.

Da eine über die Luftfeuchte gesteuerte Stomataverengung (s. a. Rennenberg et al., 2006) in der Regel zu einer Vergrößerung der CO_2 -Aufnahme führt, sollte sich dies auch in den Beziehungen zwischen den Pn-Parametern ETR bzw. Yield und dem Sättigungsdefizit der Luft auswirken (Abbildung 10 und 11). Tatsächlich zeigt sich dieser Einfluss am ehesten bei der relativen Quantenausbeute des PSII (Yield, Abbildung 11), bei der im Gegensatz zur ETR ein trotz der Stratifizierung der Messwerte noch möglicher Einfluss unterschiedlicher Strahlung weitgehend ausgeschaltet ist.

Die Abbildungen 10 und 11 lassen erkennen, dass die Messungen innerhalb eines breiten Bereichs der Luftfeuchte erfolgten. Dies gilt nicht nur für Unterschiede zwischen den Versuchsjahren sondern auch für Unterschiede zwischen Blöcken innerhalb eines Jahres. Bei den Herkünften Oderhaus /DE, Gransee /DE, Neuberg-M. /AT und Beijs-B. /RO tre-

ten z. B. 2006 signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Blöcke auf (Tabelle 9). Bei diesen Herkünften lässt die Verteilung der Messpunkte in den Diagrammen (Abbildung 10 und 11) erkennen, dass bei sehr wechselhafter Luftfeuchte – entweder verursacht durch den Tagesgang der Feuchte oder durch unterschiedliche Messtage – gemessen wurde.

Insgesamt wird aus Abbildung 10 und Abbildung 11 deutlich, dass VPD bei den Messungen im Jahr 2006 erheblich niedriger war als 2007. Während 2007 die VPD-Werte 2000 Pa i.d.R. nicht übertrafen, stiegen 2006 die Werte bis über 3000 Pa an. Bei den meisten Herkünften (mit Ausnahme der Herkunft Anguiano /ES) sanken bei VPD-Werten über 2000 Pa die Yield-Werte. Bei den Herkünften Neuberg-M. /AT und Kladská /CZ lagen die VPD-Werte 2007 stets unter 2000 Pa, 2006 dagegen stets über diesem Wert. Hier unterscheiden sich die mittleren Yield-Werte der beiden Jahre signifikant. Bei den Herkünften Oderhaus /DE, Gransee /DE und Beijs-B. /RO, bei denen mittlere Yield-Werte zumindest auf einzelnen Blöcken unter 2000 Pa auftraten, nivellieren sich die Jahresmittel und Unterschiede zwischen den Jahren

**Abbildung 11**

Beziehung zwischen der mittleren Quantenausbeute der Blätter (Yield) der Bäume, und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) in den Jahren 2006 (weiß mit farbigem Rand) und 2007 (vollfarbig). Im Jahr 2007 konnten auf einigen Blöcken aus Lichtmangel keine Einzelbäume gemessen werden, sodass teilweise Mittelwerte über mehrere Bäume oder sogar über den gesamten Block angegeben sind. n = Zahl der Mittelwerte

treten nicht auf (Tabelle 10). Die Herkunft Anguiano /ES stellt noch einen Sonderfall dar, hier sinken auch bei VPD-Werten bis zu 2500 Pa die Yield-Werte nicht ab (Abbildung 11).

Der Wertebereich und die Verteilung der VPD-Werte sind, wenn man die Jahre 2006 und 2007 zusammen betrachtet, für alle Herkünfte ähnlich. Entsprechendes gilt auch für die ETR- und Yield-Werte der sechs Herkünfte (Abbildung 10 und 11). So unterscheiden sich die über die zwei Jahre gemittelten Werte der Herkünfte nur in Ausnahmefällen voneinander.

Die ETR-Werte der Herkunft Anguiano /ES (Abbildung 10) steigen mit steigendem Sättigungsdefizit der Luft bis 2500 Pa eher noch an, u. U. eine Folge der parallel zu VPD ansteigenden Temperaturen. Die Yield-Werte der Herkunft Oderhaus /DE sinken dagegen bei VPD-Werten um 2500 Pa leicht ab (Abbildung 11), die ETR-Werte verharren aber im Gegensatz zu den übrigen Herkünften auf konstant hohem Niveau. Demzufolge haben die Herkünfte Anguiano /ES und Oderhaus /DE die signifikant höchsten ETR-Werte (Abbildung 4). Ein niedrigeres Ausgangsniveau der ETR-Werte bei hoher Luftfeuchte bzw. eine besonders deutliche Reaktion der Yield auf eine sinkende Luftfeuchte führt bei den Herkünften

Beiuss-B. /RO und Kladskà /CZ zu besonders niedrigen Mittelwerten über beide Untersuchungsjahre. Auch die gesicherten Mittelwertsunterschiede zwischen den Jahren 2006 und 2007 für die Yield der Herkünfte Neuberg-M. /AT und Kladskà /CZ (Tabelle 10) lassen sich über starke Luftfeuchteunterschiede in den beiden Jahren erklären.

Die Beziehung zwischen den Mittelwerten der Einzelbäume von L.C. und dem dazugehörigen VPD im Jahr 2006 (Abbildung 12) bestätigt die oben besprochenen Befunde. Auch die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf der Herkünfte Oderhaus /DE und Anguiano /ES erweist sich als besonders unempfindlich gegenüber einer steigenden Lufttrockenheit, während die L.C.-Werte der Herkünfte Kladskà /CZ und Beiuss-B. /RO mit steigendem Sättigungsdefizit der Luft deutlich abnehmen.

Die Stomataverengung infolge abnehmender Luftfeuchte führt dazu, dass die Herkünfte Kladskà /CZ und Beiuss-B. /RO – sowie nicht ganz so deutlich – Neuberg-M. /AT im Vergleich zu den Herkünften Oderhaus /DE und Anguiano /ES niedrige Transpirationsraten haben (Abbildung 5). Auch Buschmann et al., (1999) zeigen bei verschiedenen Buchen-

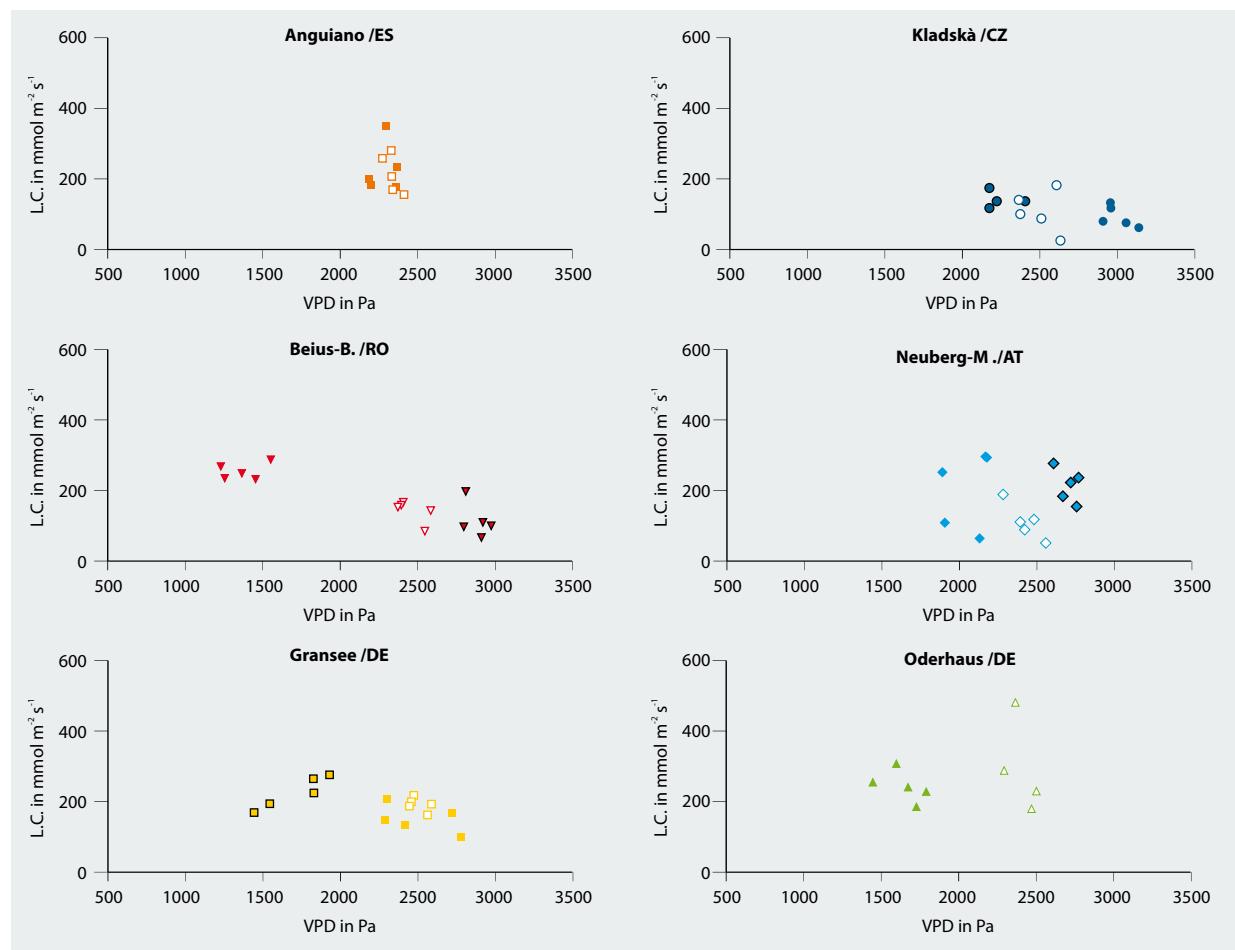


Abbildung 12

Beziehung zwischen der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) im Jahr 2006. Mittelwerte von jeweils bis zu fünf Bäumen auf zwei (Herkünfte Anguiano /ES und Oderhaus /DE) bzw. 3 Blöcken (übrige Herkünfte). n = Zahl der Mittelwerte

herkünften eine Einschränkung von Photosynthese und Transpiration bei Trockenstress. Dabei wird zunächst die Transpiration eingeschränkt, erst mit Verzögerung der CO_2 -Gaswechsel. Dadurch steigt der Wassernutzungskoeffizient (WUE) an.

Entsprechendes ist bei dem Quotienten aus ETR und E zu beobachten (Abbildung 6). Infolge der eingeschränkten Transpiration sind bei den südosteuropäischen Herkünften die Quotienten ETR/E deutlich höher als bei den mittel- und westeuropäischen Herkünften. D. h., dass erstere empfindlicher auf die niedrigere Luftfeuchte reagieren und mit einer Stomataverengung den Wasserverbrauch minimieren. Nach Czajkowski und Bolte (2006) sind Buchen, die aus trockenen Klimaten stammen, nach simulierter Trockenheit besser mit Wasser versorgt bzw. erreichen erst später einen kritischen Wasserstatus als Herkünfte von niederschlagsreichen Gebieten (s. a. Tognetti et al., 1995). Dementsprechend ergeben sich wesentliche Unterschiede zwischen verschiedenen Ökotypen in der Reaktion der Stomata auf Trockenstress (Buschmann et al., 1999). Insbesondere ein besonders gut an Wassermangel angepasster Ökotyp hatte bei induziertem

Wassermangel einen sehr hohen WUE, d. h. sein Wasserverbrauch war bei Wassermangel niedrig.

Je empfindlicher die Pflanzen reagieren bzw. je stärker die Stomata geschlossen werden, umso eher kann damit auch eine Reduktion des CO_2 -Gaswechsels bzw. der Stoffproduktion verbunden sein (Kriebitzsch et al., 2008). Auch Schraml und Rennenberg (2002) beschreiben für verschiedene Ökotypen der Rot-Buche unterschiedliche Reaktionsmuster bei Wassermangel. Gegenüber Trockenheit empfindliche Herkünfte reagieren mit eingeschränktem Wachstum. Entsprechendes berichten Robson et al. (2008) von Buchenjungpflanzen in einem sub-mediterranen Buchenwald.

Schlussfolgerungen

Roloff und Rust (2008), Schraml und Rennenberg (2002), Thiel et al. (2012b) und Tognetti et al. (1995) beschreiben für Buchenherkünfte aus ganz Europa große Unterschiede bei ihrer Trockenstresstoleranz. Photosynthese-Aktivität und Transpiration der hier untersuchten Herkünfte weisen Unterschiede

auf, die zumindest z. T. durch eine differenzierte Reaktion der Bäume auf Lufttrockenheit verursacht werden. Ähnlich wie bei Untersuchungen zur Frosthärtung an 16 verschiedenen Buchenherkünften von Visnjic und Dohrenbusch (2004) kann zwischen den westeuropäischen und den südosteuropäischen Herkünften unterschieden werden. Auch Czajkowski und Bolte (2006) beschreiben eine höhere Trockenheitsanpassung von zentralpolnischen Buchenherkünften am östlichen und kontinentalen Rand der Buchenwaldareale im Vergleich zu nordostdeutschen und westpolnischen Herkünften. Sie beschreiben eine verzögerte Ausschöpfung der nutzbaren Wasservorräte, die den zentralpolnischen Herkünften Vorteile bei sich verstärkenden Trockenphasen verschafft. Die an besonders trocken-heißes Klima angepassten südosteuropäischen Herkünfte reagieren offenbar besonders empfindlich auf eingeschränkte Bodenwasserversorgung und niedriger Luftfeuchte während solcher Trockenphasen und nehmen dabei offenbar auch Produktionsverluste durch Einschränkung der Stoffproduktion in Kauf (s. auch Kriebitzsch et al., 2008.). Nach Manthey et al. (2007) kann die Buche zwar auf Trockenstress mit verringertem Jahrringzuwachs reagieren, diese Reaktion hält aber nur ein bis zwei Jahre an, danach kehren die Bestände wieder zu normalen Wachstumsraten zurück. Eine besonders deutliche Reaktion ist bei der Herkunft Kladska /CZ auf das Trockenjahr 2003 zu beobachten (Kriebitzsch et al., 2008). Diese Herkunft hatte bei den hier beschriebenen Untersuchungen auch in den Jahren 2006 und 2007 sehr niedrige Werte bei den Gaswechselparametern. Nach Liesebach M (2012) setzt bei dieser Herkunft ab dem Jahr 2005 ein deutlicher Rückgang des Höhenwachstums ein. Dendroökologische Untersuchungen von Jump et al. (2006) ergeben, dass die Buche an ihrer südlichen, trockenheitsinduzierten Verbreitungsgrenze in Nordspanien gegenüber dem Zeitraum vor 1975 einen Wachstumsrückgang von bis zu 49 % aufweist. Als wahrscheinliche Ursache wird die Erhöhung der Temperaturen bei stagnierenden Niederschlägen im Betrachtungszeitraum angenommen.

Über die Stoffproduktion der verschiedenen Herkünfte berichten Schmitt et al. (2012) in diesem Heft. Die Dauer der Holzbildung umfasste einen Zeitraum von etwa vier Monaten mit einem Beginn bei den meisten Bäumen in der zweiten Maihälfte und einem Ende der Holzbildung um die Septembermitte. Herkunftsspezifische Besonderheiten waren nicht zu erkennen, bestenfalls ließen die Bäume der südosteuropäischen Herkünfte eine Tendenz zu einem etwas späteren Einsetzen der Holzbildung sowie eine leichte Verzögerung im Verlauf erkennen.

Nach Aranda et al. (2005) ist bei Sommertrockenheit in Südeuropa die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf bei Buchen im Vergleich zu Eichen (*Quercus petraea*) infolge einer niedrigeren hydraulischen Leitfähigkeit des Stammes besonders stark eingeschränkt. Dies kann auch dadurch verursacht sein, dass Buchenpopulationen nach Leuschner und Hertel (2003) sowie Meier und Leuschner (2007) auf zunehmenden Trockenstress mit einer abnehmenden Feinwurzelmasse reagieren. Nach Schroeder (1998) begrenzt die Empfindlichkeit der Rot-Buche gegenüber längerer Trockenperioden ihr Areal nach Süden und Südosten.

An trocken-heißen Tagen mit Temperaturen von über 30 °C kann bereits im Tagesgang ein steigendes VPD zu einer Reduktion der Stomataweite führen, so dass Messungen auf unterschiedlichen Blöcken einer Herkunft an ein und demselben Tag und erst recht an verschiedenen Tagen (u. U. auch in verschiedenen Jahren) zu signifikanten Unterschieden der Messwerte an verschiedenen Kollektiven einer Herkunft führen können. Daher sollte bei vergleichenden Untersuchungen verschiedener Herkünfte besonders auf vergleichbare Klima- und Bodenbedingungen geachtet werden (Weih, 2009).

Inwieweit die Bodenverhältnisse der Untersuchungsfläche Schädtkreis vergleichbar sind, zeigen die bodenchemischen und -physikalischen Untersuchungen von Müller (2012). Demnach stellt die Nährstoffversorgung der untersuchten Herkünfte keinen wachstumsfördernden Faktor dar. Die nutzbare Feldkapazität bis 1 m Bodentiefe kann in Trockenphasen während der Vegetationsperiode auch innerhalb einer Herkunft einen sich zwischen den Blöcken differenziell auswirkenden Einfluss auf den Gesamtwasserhaushalt der Bestände haben. Problematischer als die Differenzierungen in der Bodenwasserspeicherkapazität sind zudem über die Gesamtfläche unterschiedliche wechselfeuchte Bodenwasserhälften, die in starkem Maße die Prozesse von Nährstoff- und Wasseraufnahme beeinflussen (Müller, 2012).

Messungen bei nicht einheitlichen Klima- oder Bodenbedingungen überlagern die Beurteilung, inwieweit die Variabilität der Messergebnisse durch standörtliche Ursachen oder durch genetische Unterschiede zwischen den Herkünften (gesicherte Unterschiede zwischen den Mittelwerten der verschiedenen Herkünften) oder auch innerhalb der Herkünfte (gesicherte Unterschiede zwischen den Blöcken ein und derselben Herkunft) bedingt ist. Die Ergebnisse von Liesebach M (2012) zeigen zudem, dass innerhalb der Herkünfte Subpopulationen mit jeweils engeren Verwandtschaftsgraden bestehen. Auch hieraus könnte sich die Variabilität der durchgeföhrten physiologischen Messungen innerhalb der einzelnen Herkünfte erklären.

Nach Mátyás et al. (2010) kann mit Herkunftsversuchen die physiologische Anpassungsfähigkeit bzw. das Potential der phänotypischen Plastizität einer Herkunft gut abgeschätzt werden. Hohe Überlebensraten und gutes Wachstum einer Herkunft in einem Feldversuch können dabei mit der hohen genetischen Variation dieser Herkunft einhergehen, können aber auch als Indiz für eine hohe physiologische Anpassungsfähigkeit gewertet werden. Liesebach M (2012) beschreibt für die Herkunft Oderhaus /DE ab dem Alter zwölf Jahre die höchsten Überlebensraten von den untersuchten sechs Herkünften. Diese Herkunft zeichnet sich bei den ökophysiologischen Untersuchungen durch hohe Werte bei den Photosynthese- und Transpirationsparametern aus und ist im Vergleich mit den anderen Herkünften auch mit zunehmendem Alter durch ein starkes Höhenwachstum gekennzeichnet (Liesebach M, 2012).

Nach Liesebach M (2012) bilden von den fünf untersuchten Herkünften, die von einem oder mehreren südosteuropäischen Refugien abstammen, die Herkünfte Neuberg-M. /AT, Kladska /CZ und Oderhaus /DE eine Gruppe mit größerer

genetischer Ähnlichkeit und die beiden Herkünfte Beiuss-B. / RO und Gransee /DE eine andere Gruppe. Deutlich von diesen abgesetzt ist die spanische Herkunft, die aus einem anderen eiszeitlichen Refugium stammt. Diese Herkunft setzt sich auch bei unseren Untersuchungen zusammen mit der Herkunft Oderhaus /DE relativ deutlich von den anderen ab. Für die Herkunft Anguiano /ES sind nach Liesebach M (2012) in den ersten zehn Jahren hohe Ausfälle an Bäumen auffällig. Danach bleibt die Stammzahl relativ konstant. Hier scheint sich die genetische Variabilität der Absaaten bemerkbar zu machen, indem nur die physiologisch gut an das herrschende Klima angepassten Bäume überlebt haben.

Bäume können nach Aiken et al. (2008) auf Änderungen in ihrer Umwelt mit Hilfe genetischer Anpassungsprozesse innerhalb weniger Generationen reagieren. Alle Klimaprognosen ergeben aber drastische Veränderungen innerhalb einer Baumgeneration (IPCC, 2007), die auf lokaler Ebene hinsichtlich auch nur der Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse kaum vorhersehbar sind. Nach Kätzel (2008) deuten die wenigen unter Freilandbedingungen durchgeführten Untersuchungen zur physiologischen Anpassungsfähigkeit unserer Hauptbaumarten auf eine relativ hohe Variabilität der Anpassungsreaktionen hin, die u. a. in einer hohen genetischen Vielfalt auf Populationsebene begründet ist. Auch Jump und Penuelas (2005) unterstreichen die Bedeutung der phänotypischen Plastizität als eine schnelle Antwort auf die Klimavariabilität. So haben nach Konnert et al. (2000) und Combs et al. (2001) auch Buchen aus weniger trockenheitsgefährdeten Regionen auf Grund der hohen genetischen Variabilität der Populationen bei Naturverjüngung das Potential zur selektiven Anpassung an erhöhten Trockenstress.

Allerdings bestehen in der Angepasstheit zum Teil große Unterschiede zwischen den Populationen am „leading edge“ und „rear edge“ ihres Verbreitungsgebietes (Hampe und Petit, 2005). Für die zentralen Populationen in Mitteleuropa ist dagegen mit einer hohen Variabilität sowohl auf der genetischen als auch der physiologischen Ebene zu rechnen (Bolte et al., 2007; Kramer et al., 2010). Nach Czajkowski und Bolte (2006) bestehen zwar zwischen zentralpolnischen Herkünften und solchen aus Nordostdeutschland und Westpolen Unterschiede in der Trockenheitsanpassung, das Auftreten weniger trockenstresstoleranter Buchenindividuen bei allen Herkünften zeigt aber auch ihre hohe Variabilität. Gerade die hohe genetische Variabilität und die Angepasstheit auf der Populationsebene ist für die Buche entscheidend, um auf die Klimavariabilität zu reagieren (Kramer et al., 2010; Thiel et al., 2012a). Dabei ist die Zentralpopulation der Buche in ihrer Gesamtheit zu betrachten. Diese hohe Angepasstheit auf Populationsebene zeigt sich auch bei den hier durchgeführten ökophysiologischen Untersuchungen. Signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Populationen sind anhand der Messgrößen nur gelegentlich festzustellen und betreffen dann in der Regel nur die Extremwerte.

Somit ist die Verwendung von vermeintlich besser an künftige Klimate angepassten Herkünften kritisch zu sehen (Kätzel, 2008; Finkeldey und Hattemer, 2010; Thiel et al., 2012b). So zeigen z. B. die hier vorliegenden Untersuchungen, dass Buchen aus einem niederschlagsreichen Gebiet wie dem

Harz auch sehr wohl mit starker Trockenheit wie im Juni/Juli 2006 zureckkommen. In diesem Zusammenhang sind auch die wechselvolle Landnutzungsgeschichte und die dadurch bedingte Verbreitung der Bäume durch den Menschen zu berücksichtigen, die sich in Mitteleuropa auf die genetische Variabilität der Populationen auswirken (Ellenberg, 1996). Weiterhin sind zur Bewertung der Anpassungsfähigkeit und Anbaueignung von Buchenherkünften eine Vielzahl von Ursache-Wirkungs-Mustern zu berücksichtigen und nicht nur ein- oder zweidimensionale Kausalketten. So zeigen südöstliche Herkünfte aus Bulgarien zwar eine relativ bessere Anpassung an die Trockenheit im Vergleich zu süddeutschen Herkünften, aber dies ist zudem mit einem niedrigeren Wachstumspotenzial und Ertrag auch bei besserer Wasserverfügbarkeit verbunden (Thiel et al., 2012b). Zudem ist aus der Literatur (z. B. Bréda und Badeau, 2008) bekannt, dass starke Sommertrockenheit erst in dem (den) Folgejahr(en) wirksam wird (memory effect). Nach Czajkowski et al. (2005) wirkt sich die Trockenheit in Mitteleuropa im Sommer 2003 besonders stark auf den Zuwachs von Buchen im Jahr 2004 aus. In diesem Jahr lagen die Zuwächse der Buchen trotz feuchter Witterung deutlich unter denen des Trockenjahrs 2003. Das Verständnis von Wechselwirkungen der Vielzahl von Klima- und Bodenfaktoren und den daraus sich ableitenden physiologischen Prozessen auf die verschiedenen Herkünfte und die Einbindung dieser Wechselwirkungen in die verschiedenen Skalenebenen ist ein nächster Schritt, um die Auswirkungen des Klimawandels auf die Vegetation und Ökosysteme besser zu verstehen und Prognosen über deren Entwicklung zu geben.

Literatur

- Aitken SN, Yearman S, Holliday JA, Wang TL, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation : climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95-111
 Anders S, Beck W, Lux W, Müller J, Fischer R, König A, Küppers J-G, Thoroe C, Kätzel R, Löffler S, Heydeck P, Möller K (2004) Auswirkung der Trockenheit 2003 auf Waldzustand und Waldbau. Eberswalde : Inst Forstökol Waldfassung, 109 p, Arbeitsber Inst Waldökol Waldfassung 2004/2
 Aranda I, Gil L, Pardos J (2005) Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecol* 179:155-167
 Bolte A (2005) Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. AFZ Wald 20/2005:1077-1078
 Bolte A, Czajkowski T, Kompa T (2007) The north-eastern distribution range of European beech : a review. *Forestry* 80:413-429
 Bréda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events : towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience* 340:651-662
 Buschmann C, Bilke S, Längle T, Lichtenthaler HK (1999) Einfluss von Trockenstress auf die Photosyntheseaktivität verschiedener Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) [online]. Zu finden in <<http://digbib.ubka.uni-karlsruhe.de/volltexte/documents/2119>> [zitiert am 07.11.2012]
 Combs B, Gömöry D, Letouzey J, Thiébaut B, Petit R J (2001) Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European Beech. *Plant Syst Evol* 157:389-397
 Czajkowski T, Bolte A (2006) Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit. Allg Forst Jagdzeitg 177:30-40

- Czajkowski T, Ahrends B, Bolte A (2009) Critical limits of soil water availability (CL-SWA) for forest trees : an approach based on plant water status. *Landbauforsch* 59(2):87-94
- Czajkowski T, Kühlung M, Bolte A (2005) Einfluss der Sommertrockenheit im Jahr 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Allg Forst Jagdzeitg* 176:133-143
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen : in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart : Ulmer, 1095 p
- Finkeldey R, Hattemer H (2010) Genetische Variation in Wäldern : wo stehen wir? *Forstarch* 81:123-129
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta : Gen Subjects* 990(1):87-92
- Gessler A, Keitel C, Kreuzwieser J, Matyssek R, Seiler W, Rennenberg H (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21:1-11
- Granier A, Biron P, Lemoine D (2000) Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agric For Meteorol* 100:291-308
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change : the rear edge matters. *Ecol Lett* 8:461-467
- Jessel B (2008) Zukunftsaufgabe Klimawandel : der Beitrag der Landschaftsplanung. *Natur Landsch* 83(7):311-317
- Jump AS, Penuelas J (2005) Running to stand still : adaption and the response of plants to rapid climate change. *Ecol Lett* 8:1010-1020
- Jump AS, Hunt JM, Penuelas J (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biol* 12:2163-2174
- IPCC (2007) Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [online]. Zu finden in <http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_synthesis_report.htm> [zitiert am 07.11.2012]
- IPCC (2012) Summary for policymakers. In: Field CB (ed) Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation : special report of Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge : Cambridge Univ Pr, pp 1-19
- Kätzel R (2008) Klimawandel : zur genetischen und physiologischen Anpassungsfähigkeit der Waldbaumarten. *Arch Forstwesen Landschaftsökol* 42:9-15
- Konnert M, Ziehe M, Tröber U, Maurer W, Janssen A, Sander T, Hussendorfer E, Hertel H (2000) Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica*) in Deutschland : gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. *Forst Holz* 55:403-408
- Kramer K, Degen B, Buschbom J, Hickler T, Thüller W, Sykes MT, De Winter W (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change : range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecol Manage* 259:2213-2222
- Kriebitzsch WU (1992) Der CO₂- und H₂O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortsfaktoren : I. Lichtabhängigkeit der Photosynthese im Jahresgang. *Flora* 186:67-85
- Kriebitzsch WU, Bick U, Degen B, von Wühlisch G, Schweinle J, Schmitt U, Puls J, Welling J, Beck W (2005) Angepasstheit und Anpassungsfähigkeit von Buchen-Provenienzen an Klimabedingungen. *BFH-Nachrichten* 2005(2):2-3
- Kriebitzsch WU, Beck W, Schmitt U, Veste M (2008) Bedeutung trockener Sommer für Wachstumsfaktoren von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). *AFZ Wald* 63(5):246-248
- Larcher W (1994) Ökophysiologie der Pflanzen. Stuttgart : Ulmer, 394 p
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. *Landbauforsch* 62(4):221-236
- Liesebach M (2012) Der internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 : Beschreibung der ausgewählten 6 Herkünfte und 2 Versuchsflächen. *Landbauforsch* 62(4):159-168
- Liesebach M (2012) Wachstum und phänotypische Variation von 6 Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. *Landbauforsch* 62(4):179-192
- Liesebach M, Wühlisch G von, Muhs HJ (1998) Anlage des Internationalen Buchen-Herkunftsversuches 1996/1998. *Jahresber Bundesforschungsanst Forst- Holzwirtsch Hamburg*, p 14
- Leuschner Ch, Hertel D (2003) Fine root biomass of temperate forests in relation to soil acidity and fertility, climate, age and species. *Prog Bot* 64:405-438
- Lorenz M, Becher G, Mues V, Fischer R, Ulrich E, Dobbertin M, Stofer S (2004) Forest condition in Europe : 2004 technical report of ICP forests. *Hamburg* : BFH, 96 p, Arbeitsber Inst Weltforstwirtsch 2004/2
- Manthey M, Leuschner Ch, Härdtle W (2007) Buchenwälder und Klimawandel. *Natur Landsch* 82(9/10):441-445
- Mátyás C, Nagy L, Ujvári Jármay E (2010) Genetic background of response of trees to aridification at the xeric forest limit and consequences for bioclimatic modelling. *Forstarch* 81:130-141
- Meier IC, Leuschner Ch (2007) The belowground drought response of European beech: fine root biomass and production in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biol* 14:2081-2095
- Müller J (2012) Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des Wachstumsverhaltens. *Landbauforsch* 62(4):169-178
- Peuke A, Schraml C, Hartung W, Rennenberg H (2002) Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytol* 154:373-387
- Rennenberg H, Loreto F, Polle A, Brilli F, Fares S, Benival RS, Gessler A (2006) Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biol* 8: 556-571
- Robson MT, Rodriguez-Calcerrada J, Sanchez-Gomez D, Aranda I (2008) Summer drought impedes beech seedling performance more in a sub-mediterranean forest understorey than in small gaps. *Tree Physiol* 29:249-259
- Röckner E, Brasseur GP, Giorgetta M, Jacob D, Jungclaus J, Reick C, Sillmann J (2006) Künftige Klimaänderungen in Deutschland : regionale Projektionen für das 21. Jahrhundert [online]. Zu finden in <http://www.ikzm-d.de/infos/pdfs/45_k_nftige_Klima_ndnerungen.pdf> [zitiert am 29.10.2012]
- Roloff A, Rust S (2008) Der Einfluss des Klimawandels auf die Baumphysiologie : Konsequenzen für die Gehölzverwendung. *Forst Holz* 63(3):15-20
- Sachs L (1999) Angewandte Statistik. Berlin : Springer, 881 p
- Schmitt U, Seo JW, Kriebitzsch WU, Schüler S, Potsch T (2012) Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte. *Landbauforsch* 62(4):237-246
- Schraml C, Rennenberg H (2002) Ökotypen der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstress. *Forstwiss Centralbl* 121:59-72
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1995) Chlorophyll fluorescence as a non intrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze E-D, Caldwell MM (eds) *Ecophysiology of photosynthesis*. Berlin : Springer, pp 49-70, *Ecol Studies* 100
- Schroeder F-G (1998) Lehrbuch der Pflanzengeographie. Wiesbaden : Quelle & Meyer, 457 p
- Schulze E-D, Hall AE (1982) Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange OL, Pirson A (eds) *Physiological plant ecology : II: Water relations and carbon assimilation*. Berlin : Springer, pp 181-230
- Thiel D, Kreyling J, Nagy L, Jentsch A, Huber G, Konnert M, Beierkuhnlein C (2012a) Innerartliche Variabilität und Plastizität bei Waldbäumen in der Reaktion auf klimatische Extremereignisse. In: Moog M (ed) *Fowita – Forstwissenschaftliche Tagung 2012 „Wald – Umwelt – Energie“ : Tagungsband zur 12. Forstwissenschaftlichen Tagung an der Technischen Universität München vom 19. bis 22. September 2012*. Frankfurt a M : Sauerländer, p 5
- Thiel D, Nagy L, Beierkuhnlein C, Egen K, Huber G, Jentsch A, Konnert M, Kreyling J, Buhk C (2012b) Differences between central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* in reaction to drought and soil type : a trade-off between stability and yield?. *Eur J Forest Res submitted*

- Tognetti R, Johnson JD, Michelozzi M (1995) The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. *Trees* 9:348–354
- Tognetti R, Minotta G, Pinzauti S, Michelozzi M, Borghetti M (1998) Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees* 12:326–333
- UBA - Umweltbundesamt (2006) Künftige Klimaänderungen in Deutschland : regionale Projektionen für das 21. Jahrhundert [online]. Zu finden in <http://www.remo.rcm.de/fileadmin/user_upload/remo/UBA/pdf/Klimaenderungsworkshop-1.pdf> [zitiert am 29.10.2012]
- Willert v. DJ, Matyssek R, Herppich W (1995) Experimentelle Pflanzenökologie : Grundlagen und Anwendungen. Stuttgart : Thieme, 344 p
- van der Linden P, Mitchell JFB, Gilbert P (eds) (2009) ENSEMBLES : climate change and its impacts at seasonal, decadal and centennial timescales : summary of research and results from the ENSEMBLES project. Exeter : Met Office Hadley Centre, 160 p
- Visnjic C, Dohrenbusch A (2004) Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). Allg Forst Jagdzeitg 175:101–108
- Webb WL, Newton M, Star D (1974) Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra* : a mathematical model. *Oecologia* (Berlin) 17:281–291
- Weih M (2009) Genetic and environmental variation in spring and autumn phenology of biomass willows (*Salix* spp.) : effects on shoot growth and nitrogen economy. *Tree Physiol* 29:1479–1490

Genetische Variation und Plastizität des Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche

Silvio Schüler*, Mirko Liesebach** und Georg von Wühlisch**

Zusammenfassung

Der Blattaustrieb von Laubbäumen bestimmt die Sensibilität von Bäumen gegenüber Spätfrösten und deren Produktivität. Daher stellt sich die Frage ob und wie Baumpopulationen mit Veränderungen des genetisch kontrollierten Blattaustriebs auf den Klimawandel reagieren können, und ob Herkünfte aus anderen Teilen des Verbreitungsgebietes möglicherweise besser für die Zukunft geeignet sind. In der vorliegenden Studie wurde der Blattaustrieb von sechs Herkünften der Buche auf zwei klimatisch unterschiedlichen Standorten in jeweils zwei aufeinanderfolgenden Jahren analysiert. Signifikante Unterschiede wurden zwischen den Herkünften, den Aufnahmejahren und den Versuchsflächen beobachtet. Trotz dieser Variation, zeigte sich eine hohe baumindividuelle Stabilität des Austriebs und eine hohe Stabilität auf Ebene der Herkünfte. Den frühesten Austrieb zeigten Herkünfte aus dem südöstlichen Teil des Verbreitungsgebietes und aus höheren Lagen. Ein Vergleich der Variationskoeffizienten der Herkünfte zeigt, dass alle Herkünfte eine ähnliche phänotypische Variation aufweisen, und daher ein intensives Selektionereignis in der Elterngeneration als mögliche Ursache für die Austriebsunterschiede ausscheidet. Stattdessen scheinen die Austriebsunterschiede eher auf lokale Anpassung an die Bedingungen der Herkunftsorte zurückzuführen zu sein. Eine Varianzkomponentenanalyse zeigt, dass auf der wärmeren Versuchsfläche der Faktor Herkunft einen geringeren Beitrag zur Erklärung der Austriebsunterschiede liefert als auf der kälteren Fläche. Das bestätigt hypothetische Transfermodelle, nach denen der Transfer von Herkünften in wärmere Klimate die Unterschiede zwischen Herkünften verringert.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica L., Phänologie, Klimawandel, adaptive genetische Variation, Anpassung*

Abstract

Variation in flushing time of European beech: effects of provenance, year and environment

The exact timing of bud burst is an important character of trees in temperate and northern forest ecosystems, because it defines the sensitivity for late frost events as well as the productivity and competitiveness of trees. Due to the strong genetic control and its triggering by meteorological factors, the timing of bud burst is considered to be affected by global warming, and question arise how tree populations react to increasing temperatures, if they are able to adapt and whether populations from other parts of a species distribution are more suitable for future climates. Here, we analyzed bud burst of six provenances of European beech on two sites with different climate conditions within two consecutive years. Significant variation in bud burst has been observed among provenances, observation years and trial sites. Nevertheless, a high stability of the flushing pattern of individual trees and provenance means were found. Generally, provenances from the southeastern part of the beech distribution and from higher altitudes flushed earlier. The coefficient of variation within provenances revealed a similar high variation at all provenances, suggesting that strong selection events in the trees parent population can be excluded. On the warmer trial site, differences among provenances were smaller and provenances explained a smaller part of the variation in flushing patterns. This confirms phenological models of provenance transfer, which predicted reduced among provenance variation in warmer environments.

Keywords: *Fagus sylvatica L., Phenology, Climate change, adaptive genetic variation, adaptation*

* Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft, Institut für Waldgenetik, Hauptstr. 7, A-1140 Wien, Österreich

** Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Forstgenetik, Sieker Landstr. 2, 22927 Großhansdorf

Kontakt: silvio.schueler@bfw.gv.at

Einleitung

Bäume sind als langlebige ortsgebundene Organismen besonders vom Klimawandel betroffen, denn sie müssen innerhalb von ein bis zwei Baumgenerationen mit einem Temperaturanstieg von 2 bis 6 °C und regional sehr unterschiedlichen Niederschlagsänderungen zurecht kommen. Allerdings besitzen Bäume evolutionäre Mechanismen, die eine hohe Anpassungsfähigkeit ermöglichen. Dazu gehört eine überdurchschnittlich hohe genetische Vielfalt (Hamrick et al., 1992; Hamrick & Godt, 1996) und ein intensiver Genfluss über große Distanzen (Schueler & Schlünzen, 2006; Buschbom et al., 2011). Als besonders wichtig für die Anpassungsfähigkeit an den Klimawandel wird die genetische Vielfalt und Plastizität von adaptiven Merkmalen erachtet (Savolainen et al. 2007). Adaptive Merkmale sind diejenigen Eigenschaften einer Art, die eine hohe Korrelation mit den Umweltbedingungen einer Population aufweisen und als Ergebnis eines vorhergehenden Anpassungsprozesses angesehen werden (Kremer et al., 2012). Bei kurzfristigen Umweltänderungen, wie dem bereits stattfindenden Klimawandel, können sich adaptive Merkmale schnell als unangepasst erweisen (St. Clair & Howe, 2007). Daher ist ein Verständnis der adaptiven-genetischen Variation, deren Korrelation mit Umweltbedingungen und die Plastizität dieser Merkmale unabdingbar, um die Auswirkungen des Klimawandels auf einzelnen Baumpopulationen bzw. auf die mit diesen verbundenen Waldökosysteme abzuschätzen. Auch zur Einschätzung des seit einiger Zeit verstärkt diskutierten Transfers von Herkünften aus „südlicheren“ (und damit wärmeren) Gebieten der Baumartenverbreitung in nördlichere Anbaugebiete ist eine Kenntnis der adaptiven-genetischen Variation unumgänglich (Mátyás, 1994; Aitken et al., 2008). Zu den

wichtigsten adaptiven Merkmalen von Bäumen in gemäßigten und nördlichen Breiten gehört die Steuerung der für den Baum nutzbaren Vegetationszeit, denn innerhalb der Wachstumsperiode sind sie für ungünstige Klimabedingungen (z. B. Kälte, Hitze, Trockenheit) besonders anfällig (z. B. Rathcke & Lacey, 1985). Zudem bestimmt diese Periode die Produktivität von Wäldern (z. B. Keeling et al., 1996; Kramer et al., 2000) und das Verbreitungsgebiet von Arten (Chuine & Beaubien, 2001). Der Beginn der Vegetationsperiode wird durch den Blattaustrieb festgelegt. Gerade für die frostempfindlichen Laubbäume sind späte Frostereignisse, die zum Beispiel in Mitteleuropa bis etwa Mitte Mai auftreten können, fatal (z. B. Dittmar et al., 2006; Ningre & Colin, 2007). Im ungünstigsten Fall wird die gerade frisch gebildete Blattmasse vollständig zerstört, der Baum muss seine gespeicherten Reserven erneut zur Blattbildung nutzen, bleibt dadurch im Wachstum zurück und verliert im Konkurrenzkampf mit nicht vom Frost geschädigten Bäumen. Andererseits würde eine Verzögerung des Wachstumsbeginns bis zur frostfreien Zeit eine deutlich kürzere Vegetationszeit und damit ebenfalls einen Konkurrenznachteil bedeuten. Daher ist eine optimale Anpassung des Austriebszeitpunktes von Baumpopulationen an die Bedingungen des jeweiligen Standortes unverzichtbar.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der adaptiven-genetischen Variation des Blattaustriebs innerhalb und zwischen Herkünften der Rot-Buche. Um die Plastizität der Herkünfte unter verschiedenen Umweltbedingungen zu erfassen, wurden die Erhebungen auf zwei Versuchsflächen durchgeführt. Bei der Auswahl von Herkünften wurde sowohl die weite geographische Verbreitung der Rot-Buche, als auch deren Vorkommen auf unterschiedlichen Seehöhen berücksichtigt.

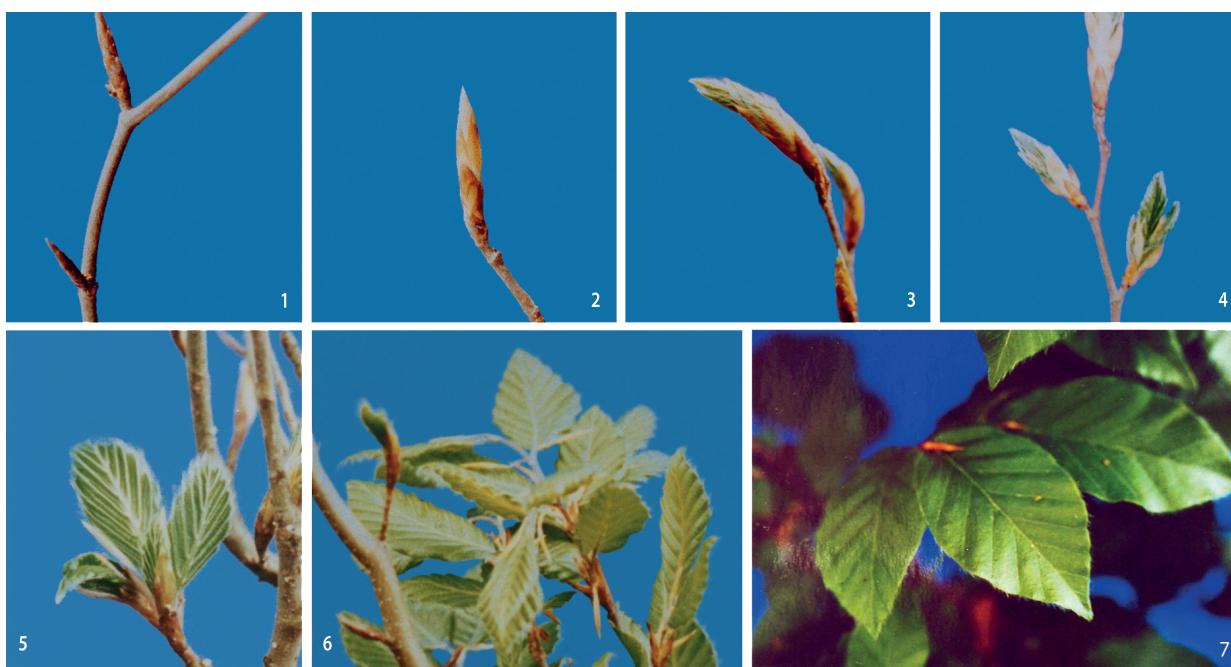


Abbildung 1

Stadien zur Klassifizierung des Austriebs (Fotos: Liesebach)

Material und Methoden

Die Untersuchungen des Blattaustriebs erfolgten auf den zwei Versuchsflächen Gablitz (AT) und Schädtbek (DE) des Internationalen Buchenherkunftsversuchs (Wühlisch et al., 1998) an sechs Herkünften, welche ein breites Spektrum des natürlichen Verbreitungsgebietes der Rot-Buche umfassen (Liesebach M, 2012a). Für die Aufnahme des Austriebs wurde jeder Einzelbaum einer Herkunft anhand eines 7-stufigen Austriebsschemas (Malaisse, 1964) beurteilt (Abbildung 1):

- 1 – ruhende Winterknospen;
- 2 – Knospen anschwellend und verlängert;
- 3 – Knospen öffnen sich, erstes Grün sichtbar;
- 4 – die noch gefalteten, behaarten Blätter erscheinen;
- 5 – Blätter falten sich auf;
- 6 – Blätter geöffnet, aber noch faltig und blassgrün;
- 7 – Blätter vollständig entfaltet, glatt und dunkelgrün.

Erste Aufnahmen des Austriebs fanden im Frühjahr 2005 auf der Versuchsfläche Schädtbek an zwei Terminen statt. Nach Vereinbarung eines Kooperationsprojektes (Kriebitzsch et al., 2009) wurden die Aufnahmen 2006 auf beiden Versuchsflächen an neun Terminen in Gablitz und fünf Terminen in Schädtbek durchgeführt. Zusätzlich wurde 2007 in Gablitz erneut der Austrieb an 5 Terminen bestimmt, um auch für diesen Standort Ergebnisse eines zweiten Austriebsverlaufes zu erhalten. Einen Überblick über die Aufnahmetermine gibt Abbildung 2. Für die statistische Auswertung des Austriebs wurden die Diversität (Shannon Diversität, Shannon, 1948) der Austriebstufen aller Einzelbäume für jeden Aufnahmetermin berechnet. Für Vergleiche zwischen Herkünften, Beobachtungsjahren und Versuchsflächen wurden ausschließlich die Termine berücksichtigt, an denen die höchste Austriebsdiversität berechnet wurde. Die Voraussetzungen für die Durchführung einer Varianzanalyse wurden durch Transformation der Daten mit einer Logarithmus-Funktion

erfüllt. Zur Prüfung der baumindividuellen Stabilität des Blattaustriebs wurden Korrelationen zwischen den Austriebssstadien der Einzelbäume der beiden Beobachtungsjahre für jede Versuchsfläche getrennt durchgeführt (Schädtbek, 2005 vs. 2006; Gablitz, 2006 vs. 2007). Anschließend wurde die Stabilität und Plastizität des Austriebs der verschiedenen Herkünfte durch Korrelationen zwischen den Herkunftsmittelwerten ermittelt und durch mehrfaktorielle Varianzanalysen (inklusive Interaktionen) auf signifikante Unterschiede zwischen Herkünften und Wiederholungen innerhalb der Flächen geprüft.

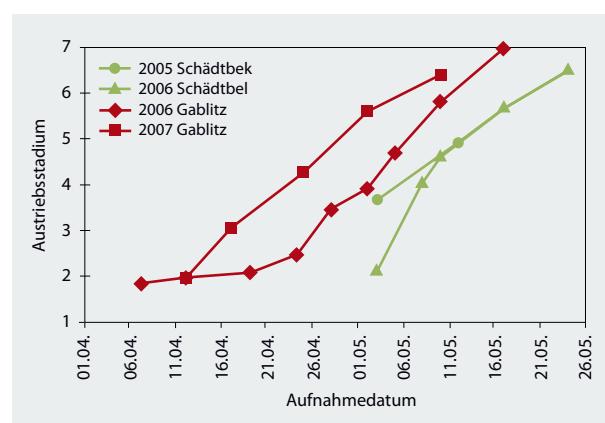


Abbildung 2

Vergleich des mittleren Austriebsverlaufs aller sechs Herkünfte auf den beiden Versuchsflächen (Gablitz /AT und Schädtbek /DE) und den Aufnahmejahren (2005 bis 2007)

Um die genetische Variation innerhalb der Herkünfte zu bestimmen, und zu prüfen, ob unterschiedliche Austriebsverläufe durch gerichtete Selektion beeinflusst sind, wurde für jede Herkunft der Variationskoeffizient an allen Aufnahmeterminen je Jahr und Fläche berechnet. Diese Analyse soll

Tabelle 1

Bezeichnung und Lage der analysierten Herkünfte und der beiden Versuchsflächen. Nähere Details finden sich in Liesebach M (2012a)

Herkunft Nr.	Bezeichnung	Land	Geogr. Länge	Geogr. Breite	Seehöhe [m ü.NN]	N Gablitz	N Schädtbek
Herkünfte							
5	Anguiano	Spanien	02° 45' W	42° 15' N	950	88	89
44	Oderhaus	Deutschland	10° 50' O	51° 40' N	710	92	116
46	Gransee	Deutschland	13° 10' O	53° 00' N	70	100	96
109	Neuberg-Mürzsteg	Österreich	15° 28' O	47° 45' N	1050	109	98
110	Kladská	Tschechische Rep.	12° 37' O	50° 20' N	690	103	99
146	Beiș-Bihor	Rumänien	22° 16' O	46° 41' N	295	107	96
Versuchsflächen							
	Gablitz	Österreich	16° 07' O	48° 15' N	350	599	-
	Schädtbek	Deutschland	10° 18' O	54° 18' N	40	-	594

N – Anzahl der analysierten Bäume pro Herkunft, bzw. Summen auf den Versuchsflächen

Hinweise auf ein wenige Generationen zurückliegendes Selektionsereignis (z. B. letale Spätfrostereignisse) oder auf eine geringe Diversität des Ausgangsbestandes (z. B. geringe Anzahl beernteter Mutterbäume) geben.

Ergebnisse

Der zeitliche Verlauf des Blattaustriebs weist große Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchsflächen, den Beobachtungsjahren und den verschiedenen Herkünften auf. Auf der österreichischen Fläche Gablitz war generell ein früherer Blattaustrieb zu beobachten, so hatten die untersuchten Bäume am 2.5.2007 bereits ein mittleres Stadium von 5,6 erreicht, während die Bäume in Schädtbek am 3.5.2005 bzw. 2006 erst ein mittleres Stadium vom 3,7 (2005) bzw. 2,1 (2006) erreicht hatten. Den unterschiedlichen Austriebsverlauf der einzelnen Herkünfte zeigt Abbildung 3. Für einen statistischen Vergleich der an unterschiedlichen Terminen und in unterschiedlicher Intensität durchgeführten Aufnahmen wurden die Ergebnisse derjenigen Termine verwendet, an denen die Bäume eine vergleichbar hohe phänotypische Diversität aufwiesen. Die phänotypische Diversität innerhalb eines Beobachtungszyklus schwankt im Austriebsverlauf stark, z. B. in Gablitz, 2006 zwischen 0,05 (12.04.) und 1,60 (02.05.). Trotz der sehr unterschiedlichen Beobachtungsintensität zwischen den Jahren und Flächen wurden in je-

dem Aufnahmeyerzyklus vergleichbar hohe Diversitäten erreicht (Abbildung 4), so dass ein statistischer Vergleich für diese Termine gerechtfertigt ist. In Schädtbek liegen diese Werte bei 1,55 (2005) bzw. 1,59 (2006) während sie in Gablitz bei 1,60 (2006) bzw. 1,63 (2007) liegen.

Stabilität und Plastizität des Austriebes zwischen Individuen und Herkünften

Ein Vergleich zwischen den Austriebswerten der Einzelbäume sollte zeigen, wie stark der Austriebzeitpunkt genetisch/standörtlich fixiert ist. Die hoch signifikanten Korrelationen (Tabelle 2) zeigen, dass auf beiden Versuchsflächen der individuelle Austriebstermin in Relation zu den anderen Einzelbäumen überwiegend konstant ist.

Vergleicht man den mittleren Austriebsverlauf der einzelnen Herkünfte zwischen Versuchsflächen und Beobachtungsjahren so zeigen sich ebenfalls hoch signifikante Korrelationen (Tabelle 3). Allerdings sind auch kleinere Rangverschiebungen zu erkennen (Abbildung 5). Bespielsweise ist die österreichische Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) auf der Fläche Schädtbek im Jahr 2005 die bereits am weitesten ausgetriebene Herkunft, während 2006 die rumänische Herkunft Beiș-Bihor /RO (146) schon weiter fortgeschritten ist. Ähnliche Rangverschiebungen sind auf der Fläche Gablitz zwischen den Herkünften Oderhaus /DE (44) und Kladská /CZ (110) zu beobachten (Abbildung 3).

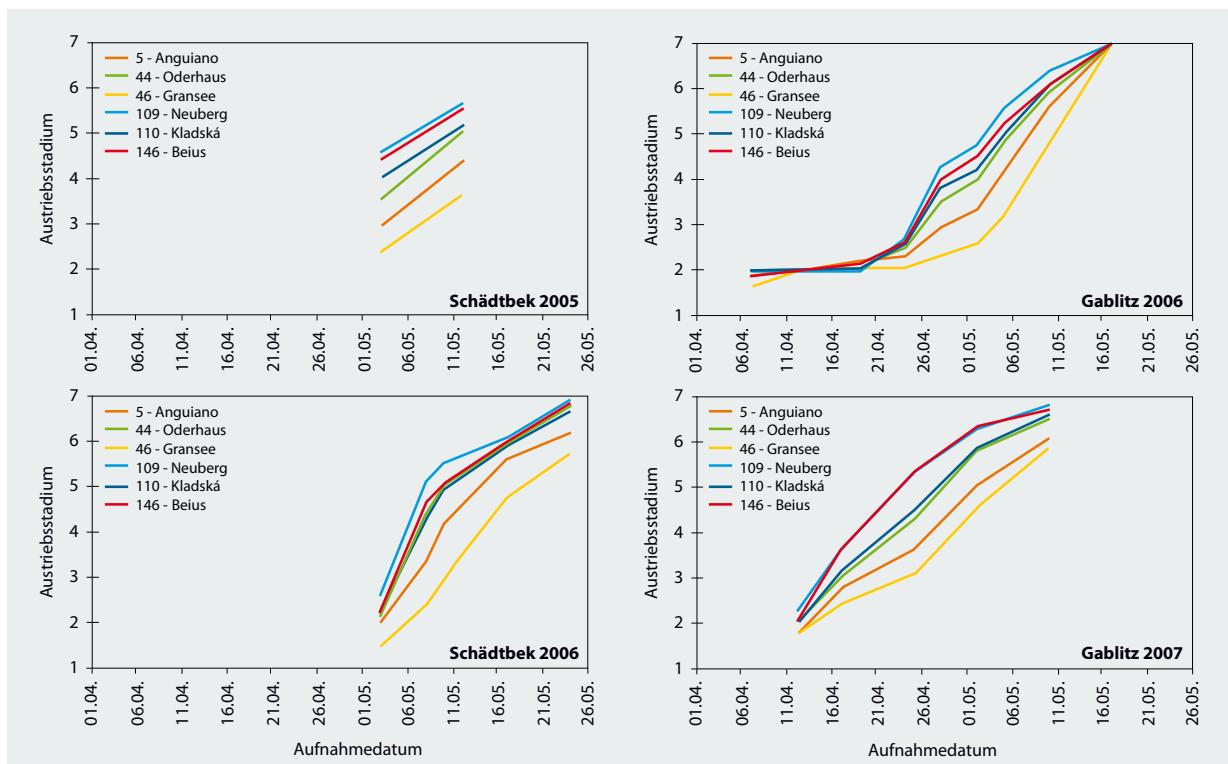


Abbildung 3

Mittlere Austriebstadien der Herkünfte an den verschiedenen Aufnahmeorten und -terminen

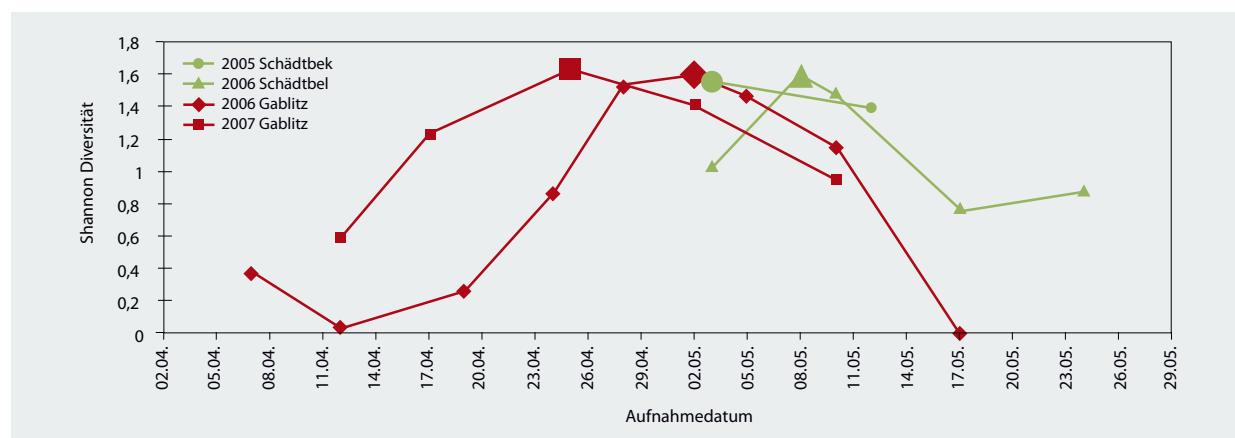


Abbildung 4

Beobachtungsschema und die phänotypische Diversität der Austriebsstadien an den Aufnahmeterminen. Für den statistischen Vergleich zwischen Herkünften, Beobachtungsjahren und Versuchsflächen wurden die Daten der Beobachtungsergebnisse mit der höchsten Diversität genutzt (große Symbole).

Tabelle 2

Korrelationen des Austrieb von Einzelbäumen aufgenommen in jeweils zwei aufeinander folgenden Jahren

	r	N
Schädtbek 2005 vs. 2006	0.7973*	581
Gablitz 2006 vs. 2007	0.8225*	599

r – Pearsons Korrelationskoeffizient; N-Anzahl der Bäume

* – p-Werte der Korrelationen < 0,01

Tabelle 3

Korrelationen des mittleren Austrieb von Herkünften zwischen den beiden Versuchsflächen und den verschiedenen Aufnahmeyahren

Vergleiche	r	N
Gablitz 2006 vs. Gablitz 2007	0,9904*	6
Gablitz 2006 vs. Schädtbek 2005	0,9882*	6
Gablitz 2006 vs. Schädtbek 2006	0,9920*	6
Gablitz 2007 vs. Schädtbek 2005	0,9907*	6
Gablitz 2007 vs. Schädtbek 2006	0,9781*	6
Schädtbek 2005 vs. Schädtbek 2006	0,9661*	6

r – Pearsons Korrelationskoeffizient; N-Anzahl der Herkünfte

* – p-Werte der Korrelationen < 0,01

Unterschiede zwischen Herkünften

Generell sind die österreichische Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109), die rumänische Herkunft Beius-Bihor /RO (146) und die tschechische Herkunft Kladská /CZ (110) die am frühesten austreibenden Herkünften. Knapp dahinter folgt die aus höheren Lagen stammende deutsche Herkunft Oderhaus /DE (44), während die spanische Herkunft Anguiano /ES (5) und die deutsche Tieflagenherkunft Gransee /DE (46) mit

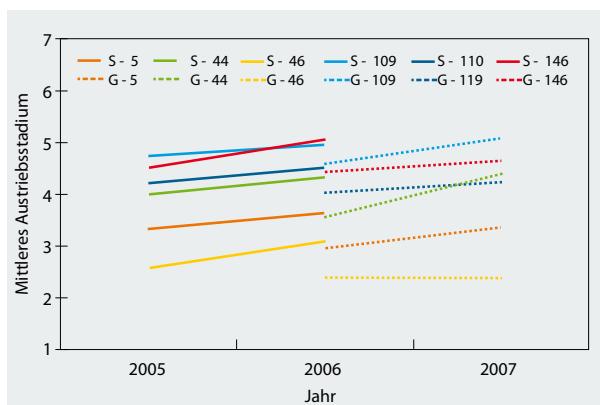


Abbildung 5

Mittleres Austriebsstadium der sechs analysierten Herkünfte auf den beiden Versuchsflächen (G – Gablitz, Österreich; S – Schädtbek, Deutschland) in den drei Beobachtungsjahren

Abstand am spätesten austreiben. Mehrfaktorielle Varianzanalysen zeigen für alle Versuchsflächen/Jahre signifikante Unterschiede zwischen den Herkünften und den 3 Wiederholungen je Fläche (Tabelle 4). Dabei bilden die Herkünfte Neuberg-Mürzsteg /AT (109) u Beius-Bihor /RO (146), sowie Kladská /CZ (110) und Oderhaus /DE (44) je eine homogene Gruppe, während die Herkünfte Anguiano /ES (5) und Gransee /DE (46) sich signifikant von allen anderen Herkünften unterscheiden (Tabelle 5).

Die große Bedeutung der Herkunft für den Austriebszeitpunkt wird auch in der Varianzkomponentenzerlegung bestätigt. Für diese Analyse wurden die Buchenherkunft und die Wiederholung auf der Fläche als zufällige Faktoren betrachtet. Auf der Fläche Schädtbek erklärt die Herkunft 45 bis 49 % der beobachteten Variation, während die Wiederholung auf der Fläche nur für 1 bis 4 % verantwortlich ist (Abbildung 6). Etwa die Hälfte der Variation des Austriebs (50 bis 51 %) lässt sich auf andere zufällige Effekte, inklusive der Variation innerhalb von Herkünften und Wiederholungen

Tabelle 4

Mehrfaktorielle Varianzanalyse auf Unterschiede zwischen Herkünften (HK) und Wiederholungen (WH) sowie Interaktionen

Effekt	SQ	FG	MQ	F	P
Schädtbek 2005					
HK	5,474	5	1,095	82,72	< 0,000
WH	0,311	2	0,155	11,73	< 0,000
HK*WH	0,108	10	0,011	0,81	0,615
Schädtbek 2006					
HK	7,558	5	1,512	96,58	< 0,000
WH	0,213	2	0,106	6,81	0,001
HK*WH	0,256	10	0,026	1,64	0,093
Gablitz 2006					
HK	5,088	5	1,018	60,75	< 0,000
WH	0,516	2	0,258	15,39	< 0,000
HK*WH	0,238	10	0,024	1,42	0,167
Gablitz 2007					
HK	3,686	5	0,737	51,66	< 0,000
WH	1,044	2	0,522	36,59	< 0,000
HK*WH	0,505	10	0,050	3,54	< 0,000
SQ – Quadratsumme; FG – Freiheitsgrade; MQ – mittlere Quadratsumme; F – F-Wert; P – Signifikanzniveau					

Tabelle 5

Multipler Vergleich der Austriebsmittelwerte der Herkünfte (Tukey-Test)

Herkunft	Homogene Gruppen			
	2	1	4	3
46				****
5			****	
44		****		
110		****		
146	****			
109	****			

zurückführen. Auf der Versuchsfläche Gablitz ist dieser unbestimmte Anteil der Variation in beiden Beobachtungsjahren deutlich höher (57 bis 59 %). Zudem sind hier der Effekte der Herkünfte weit geringer (28 bis 36 %) und der Effekt der Wiederholungen höher (4 bis 10 %).

Variation innerhalb der Herkünfte

Aufgrund der signifikanten Unterschiede zwischen den Herkünften wurde geprüft, wie groß die Unterschiede im Austriebsverlauf innerhalb einzelner Herkünfte sind. Für diese Analyse konnten ausschließlich die Daten der Versuchsfläche Gablitz im Jahr 2006 verwendet werden, denn nur eine hohe

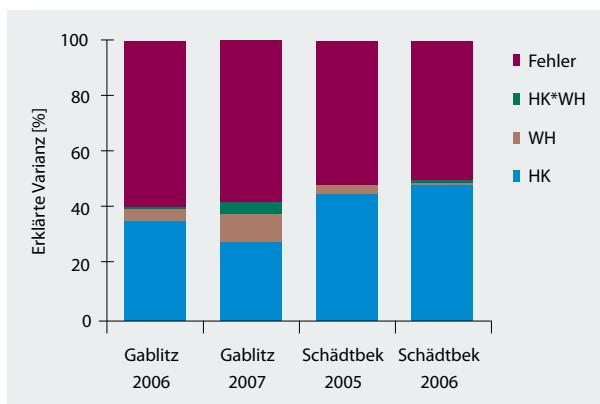


Abbildung 6

Schätzung der Varianzkomponenten des Blattaustriebs für die beiden Versuchsflächen und Aufnahmejahre. Als erklärende zufällige Variable wurden die Herkunft (HK) und die Wiederholung auf der Fläche (WH) berücksichtigt.

Anzahl an Aufnahmeterminen gewährleistet, dass die tatsächliche Variation innerhalb der Herkünfte auch beobachtet werden kann. Für diese Daten schwankt der Variationskoeffizient der Herkünfte in Abhängigkeit vom Aufnahmetermin zwischen 0 (zu Beginn und am Ende der Beobachtungen) und 0,33 im Mittel aller Herkünfte (Abbildung 7). Alle Herkünfte weisen zumindest an einem Aufnahmetermin einen vergleichbar hohen Variationskoeffizienten von im Mittel 0,29 auf. Den höchsten Variationskoeffizienten weist die am spätesten austreibende Herkunft Gransee /DE (46) auf, die niedrigste Streuung die Herkunft Beijs-Bihor /RO (146).

Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde die genetische Diversität des Blattaustriebs der Rot-Buche in zwei verschiedenen Umwelten untersucht. Beim Vergleich des Austriebsverlauf in zwei aufeinanderfolgenden Jahren zeigte sich sowohl auf der Ebene der einzelnen Individuen als auch auf der Ebene der Herkünfte eine hohe Stabilität. Dies bestätigt die bereits in früheren Untersuchungen an Buche und anderen Baumarten festgestellte hohe genetische Kontrolle des Merkmals Blattaustrieb. Zum Beispiel kann die Heritabilität (im engeren Sinne) von Laubbaumarten – geschätzt in Einzelbaumnachkommenschaften – Werte bis zu 0,7 erreichen (Billington & Pelham, 1991; Howe et al., 2000). Auch die große Variation im Blattaustrieb zwischen Buchenherkünften wurde bereits mehrfach beschrieben (z. B. Burger, 1933; Rodenwald, 1949; Visnjic & Dohrenbusch, 2004; Jazbec et al., 2007; Wolf, 2008, 2011) und war Anlaß für Korrelationen mit der Seehöhe der Herkünfte und deren Breitengrad. Dabei konnten Muhs (1985), von Wühlisch et al. (1995) und Chmura & Rozkowski (2002) zeigen, dass Herkünfte aus dem südlichen und östlichen Teil des Verbreitungsgebiets sowie Herkünfte aus höheren Lagen im Vergleich zu Herkünften aus West- und Nordeuropa und Tieflagen signifikant früher austreiben. Diese Unterschiede wurden in der vorliegenden Studie erneut be-

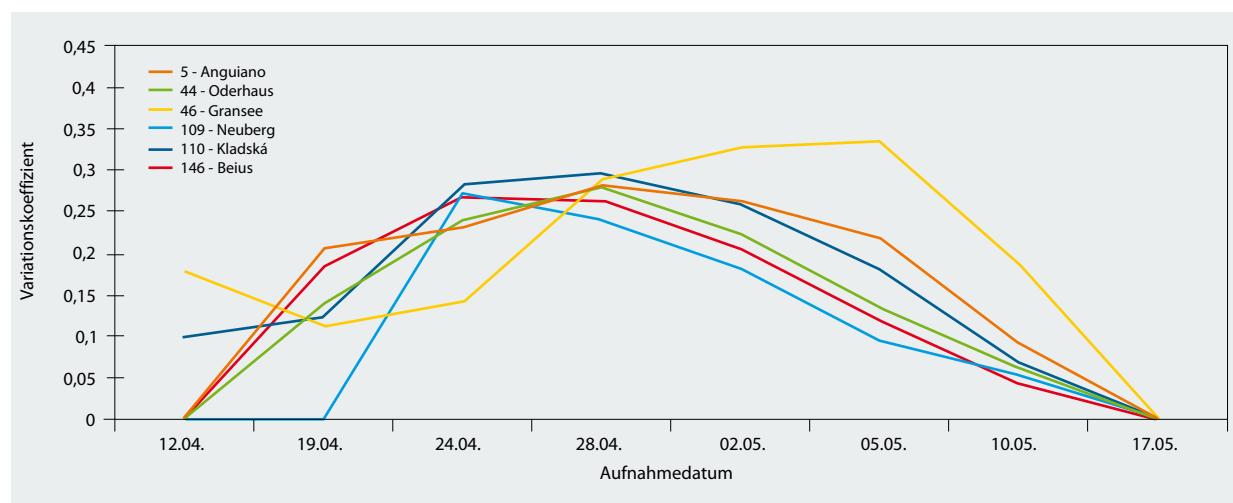


Abbildung 7

Variation des Austriebsverlaufes innerhalb der Herkünfte an den verschiedenen Aufnahmeterminen in Gablitz 2006. Die Werte des ersten Aufnahmetermin (7.4.2006) sind nicht dargestellt, da einige Bäume/Herkünfte bereits am ersten Termin das Stadium 2 erreicht hatten und deshalb die Varianz im Vergleich zum geringen Mittelwert überproportional hoch ausfällt.

stätigt, denn die aus höheren Lagen im Osten Österreichs stammende Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) und die rumänische Beius-Bihor /RO (146) trieben signifikant früher aus, während die spanische Herkunft Anguiano /ES (5) und die aus dem deutschen Tiefland stammende Gransee /DE (46) zuletzt den Blattaustrieb beendeten.

Die große zeitliche Variation des Blattaustriebs zwischen Flächen und Aufnahmejahren zeigt allerdings auch die hohe Plastizität der Rot-Buche, denn an einem Standort kann sich der Austrieb, je nach Witterungsverlauf, um 7 und mehr Tage (Liesebach M 2012b) verschieben. Zwischen den beiden Versuchsflächen beträgt der Unterschied im Blattaustrieb bis zu 10 Tagen. Als wichtigster Faktor für den Blattaustrieb von Laubbäumen wird vor allem der Temperaturverlauf im Winter und Frühjahr angesehen (e.g. Murray et al., 1989; Chuine et al., 2000). Für die Rot-Buche konnte Kramer (1994) zeigen, dass Modelle, die ausschließlich die Temperaturrentwicklung als erklärende Variable berücksichtigen, eine bessere Anpassung an phänologische Beobachtungen ermöglichen als Modelle, die auch die Photoperiode verwenden. Auf der anderen Seite zeigen physiologische Untersuchungen, dass im Gegensatz zu anderen Laubbaumarten bei der Rot-Buche auch die Länge der Photoperiode und die Länge der Winterruhe wichtige Rollen spielen. So treiben Bäume, die keine oder nur eine kurze Winterruhe unter normalen Wintertemperaturen verbracht haben, signifikant später aus als Bäume mit langer Winterruhe (Heide 1993a, Heide 1993b, Falusi & Calamassi 1996). Zudem verkürzt eine längere Photoperiode (Langtag) die Dauer bis zum Blattaustrieb gegenüber Kurztagbedingungen bis zur Hälfte und hat einen signifikanten Effekt auf die Geschwindigkeit des Blattaustriebs (Heide 1993b). Ob die in der vorliegenden Studie beobachteten Unterschiede im Austriebsverlauf zwischen Flächen und Jahren auf Unterschiede in der Winterruhe, den Tageslängen oder dem Temperaturverlauf zurückzuführen sind, kann derzeit allerdings nicht beantwortet werden.

Schätzungen der phänotypischen Diversität innerhalb der Herkünfte zeigen nur geringfügige Unterschiede zwischen den Herkünften und widerlegen die Hypothese, dass ein hoher Selektionsdruck durch ein ausgeprägtes Spätfrostereigniss in der Elterngeneration zum späteren Austrieb geführt hat. Zudem deuten die relativ ähnlichen Variationskoeffizienten darauf hin, dass keine offensichtlichen Einschränkungen der genetischen Vielfalt vorliegen, wie sie beispielsweise durch die Beerntung von nur wenigen Saatgutmutterbäumen gegeben sein könnten. Das deckt sich mit den bekannten Informationen von der Saatgutbeschaffung, wonach mindestens 10 (Herkunft Anguiano /ES [5]) bis 20 Mutterbäume (andere Herkünfte) beerntet wurden (Liesebach M, 2012a). Nur für die Herkunft Gransee /DE (46) gibt es keine dezidierten Angaben. Interessanterweise weist gerade diese, am spätesten austreibende Herkunft aus tieferen Lagen die höchste Vielfalt auf und zeigt damit, dass die anzu treffenden Austriebsunterschiede auf lokale Anpassungen über mehrere Generation zurückzuführen sind. Das steht im Widerspruch zur populationsgenetischen Analyse der Herkünfte mit 8 nuklearen Mikrosatellitenmarkern im vorliegenden Heft. Liesebach H. (2012) hat für die spanische Anguiano /ES [5] und die deutsche Gransee /DE (46) eine geringere genetische Vielfalt und eine geringere Heterozygotie beobachtet. Von der Samenernte der Herkünfte ist zudem bekannt, dass die Herkünfte Anguiano und Gransee während einer Halbmast beerntet wurden, während die anderen vier Herkünfte aus einer Vollmast stammen (Liesebach M, 2012a). Da diese geringe genetische Vielfalt zu einer hohen phänotypischen Vielfalt im Austriebsverhalten führt, könnte dadurch erklärt werden, dass bei einer Halbmast die Anzahl an Pollenspendern größer ist und dadurch die Variation innerhalb der frei abgeblühten Mutterbaumnachkommenschaften verbreitert wurde. Dagegen könnten bei einer Vollmast wenige Väter überproportional stark zur Bestäubung beitragen.

Für eine Beurteilung der Auswirkungen des Klimawandels auf den Austriebszeitpunkte und die Reihenfolge der Herkünfte, gibt die Schätzung der Varianzkomponenten wichtige Hinweise. Sie zeigt, dass bei nahezu gleichbleibender Austriebsreihenfolge am wärmeren Standort Gablitz der Faktor Herkunft eine geringere Rolle spielt als am kälteren Standort Schädtbek. Das bestätigt die von Chuine et al. (2000) aus phänologischen Modellen abgeleiteten hypothetischen Herkunftstransfers. Chuine et al. (2000) entwickelte auf Temperatursummen basierende phänologische Modelle zum Blühzeitpunkt von sechs Laubbaumarten aus tieferen Lagen. Angewandt auf einen potentiellen Transfer der Populationen in andere Klimate zeigte sich, dass beim Transfer nach Süden die Unterschiede zwischen Herkünften im Blühzeitpunkt abnahmen. Ebenso könnte die Klimaerwärmung dazu führen, dass lokale Anpassungen der Austriebsphänologie in Zukunft weniger stark ausgeprägt sind.

Ob mit dem früheren Austrieb in einer wärmeren Umwelt allerdings auch das Risiko von Schäden durch Spätfrost steigt, wird vermutlich vor allem vom jeweiligen Standort und dem Zeitpunkt des Spätfrostes abhängen. Kreyling et al. (2012) konnten beispielsweise in einem Herkunftsvergleich zeigen, dass ein schnellerer Austrieb durch höhere Temperaturen in der Austriebsphase die eintretenden Frostschäden durchaus reduzieren kann. Dabei waren vor allem die sich gerade im Austrieb befindenden Pflanzen (vgl. Stadien 4 bis 6) stark von Frostschäden betroffen, während die bereits vollständig ausgetriebenen Bäume kaum Schäden aufwiesen. Obwohl dies sicher auch von der Dauer und der Minimaltemperatur des Frostereignisses abhängt, lässt sich daraus folgern, dass Frostschäden nicht ausschließlich von einseitigen Schwellenwerten der Blattentwicklung bestimmt werden (Kreyling et al., 2012). Exakte Prognosen über die Auswirkungen des Klimawandels auf Austriebsphänologie und Frostschädigungen sind mit den derzeitig vorliegenden Informationen noch nicht möglich. Neben dem noch fehlenden Verständnis der komplexen Wechselwirkung von Temperatursummen und Photoperiode sind auch die derzeit eingesetzten Klimamodelle wenig geeignet, die Wahrscheinlichkeit von Spätfrostereignissen auf Tagesbasis für regionale bzw. lokale Ebenen vorherzusagen.

Danksagung

Für die Mitarbeit bei der Aufnahme des Austriebs möchten wir uns bedanken bei Michael Mengl, Lambert Weißenbacher und Thomas Thalmayr (alle BFW Wien), sowie Renate Rietz, Heidi Heuer und Manfred Radies (Thünen-Institut für Forstgenetik, Großhansdorf).

Literatur

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation : climatic changes outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95-111
- Billington HL, Pelham J (1991) Genetic variation in the date of budburst in Scottish birch populations : implications for climate change. *Funct Ecol* 5:403-409
- Burger H (1933) Dänische und schweizerische Buchen. *Schweiz Z Forstwes* 1:46-52
- Buschbom J, Yanbaev Y, Degen B (2011) Efficient long-distance gene flow into an isolated relict oak stand. *J Hered* 102(4):464-472
- Chmura DJ, Rożkowski R (2002) Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genet* 51:123-127
- Chuine I, Belmonte J, Mignot A (2000) A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *J Ecol* 88:561-570
- Chuine I, Beaubien EG (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecol Lett* 4:500-510
- Dittmar C, Fricke W, Elling W (2006) Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Eur J Forest Res* 125:249-259
- Falusi M, Calamassi R (1996) Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Ann Sci For* 53:967-979
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6:95-124
- Hamrick JL, Godt MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil Trans Royal Soc London Ser B* 351:1291-1298
- Heide OM (1993a) Day length and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiol Plant* 88:531-540
- Heide OM (1993b) Dormancy release in beech buds (*Fagus sylvatica* L.) requires both chilling and long days. *Physiol Plant* 89:187-191
- Howe GT, Saruul P, Davis J, Chen THH (2000) Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F2 family of hybrid poplars. *Theor Appl Genet* 101:632-642
- Jazbec A, Šegotic K, Ivanković M, Marjanović H, Perić S (2007) Ranking of European beech provenances in Croatia using statistical analysis and analytical hierarchy process. *Forestry* 80:151-162
- Keeling CD, Chin JFS, Whorf TP (1996) Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382:146-149
- Kramer K (1994) Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica* L. *J Appl Ecol* 31:171-181
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal temperate and Mediterranean forests ecosystems : an overview. *Int J Biometeorol* 44:67-75
- Kremer A, Ronce O, Robledo-Arnuncio JJ, Guillaume F, Bohrer B, Nathan R, Bridle JR, Gomulkiewicz R, Klein EK, Ritland K, Kuparinen A, Gerber S, Schueler S (2012) Long distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecol Lett* 15:378-392
- Kreyling J, Thiel D, Nagy L, Jentsch A, Huber G, Konnert M, Beierkuhnlein C (2012) Late frost sensitivity of juvenile *Fagus sylvatica* L. differs between southern Germany and Bulgaria and depends on preceding air temperature. *Eur J For Res* 131:717-725
- Kriebitzsch W-U, Beck W, Liesebach M, Müller J, Schmitt U, Veste M (2009) Anpasstheit und Anpassungsfähigkeit von Provenienzen der Rot-Buche an Klimabedingungen. In: Freibauer A, Osterburg B (eds) Aktiver Klimaschutz und Anpassung an den Klimawandel – Beiträge der Agrar- und Forstwirtschaft : 15.-16. Juni 2009 Braunschweig ; Tagungsband. Braunschweig : vTI, p 74
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. *Landbauforsch* 62(4):221-236
- Liesebach M (2012a) Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. *Landbauforsch* 62(4):159-168

- Liesebach M (2012b) Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. Landbauforsch 62(4):179-192
- Malaisse F (1964) Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentale : Note 4: Quelques observations phénologiques de hêtraies en 1963. Bull Soc Bot Belg 97:85-97
- Mátyás C (1994) Modeling climate change effects with provenance test data. Tree Physiol 14:797-804
- Muhs H-J (1985) International provenance trial of beech 1983/85. Mitt Bundesforschungsanst Forst-Holzwirtsch 150:99-104
- Murray MB, Cannell MGR, Smith RI (1989) Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. J Appl Ecol 26:693-700
- Ningre F, Colin F (2007) Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). Ann For Sci 64:79-86
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. Ann Rev Ecol Syst 16:179-214
- Rodenwald U (1949) Die spätreibende Buche. Forstwiss Centralbl 68:151-161
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. Ann Rev Ecol Evol Syst 38:595-619
- Schueler S, Schlünzen KH (2006) Modelling of oak pollen dispersal on the landscape level with a mesoscale atmospherical model. Environ Model Assess 11:179-194
- Shannon CE (1948) The mathematical theory of communication. In: Shannon CE, Weaver W (eds) The mathematical theory of communication. Urbana : Univ Illinois Pr, pp 3-91
- St. Clair JB, Howe GT (2007) Genetic maladaptation of coastal Douglas fir seedlings to future climates. Global Change Biol 13:1441-1454
- Visnjic VC, Dohrenbusch A (2004) Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). Allg Forst Jagdzeitg 175:101-108
- Wolf H (2008) Rot-Buche – Plastizität im Klimawandel. AFZ Wald 63(20):1096-1099
- Wolf H (2011) Austrieb und Trockentoleranz von Rotbuchen-Herkünften (*Fagus sylvatica* L.) unter sich ändernden Klimabedingungen. Mitt Forschungsanst Waldökol Forstwirtsch 11(69):64-78
- Wühlisch G von, Krusche D, Muhs H-J (1995) Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. Silvae Genetica 44:343-346
- Wühlisch G von, Liesebach M, Muhs H-J, Stephan R (1998) A network of international beech provenance trials. In: Turok J, Kremer A, de Vries S (eds) First EUFORGEN Meeting on Social Broadleaves : Bordeaux, France, 23-25 October 1997. Rome : IPGRI, pp 164-172

Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch

Heike Liesebach*

Zusammenfassung

Bei sechs ausgewählten Herkünften (zwei aus Deutschland, je eine aus Österreich, Tschechien, Rumänien und Spanien) aus dem 1995 angelegten Internationalen Buchenherkunftsversuch (*Fagus sylvatica* L.) wurden in Ergänzung zu umfangreichen phänotypischen Datenerhebungen Stichproben von je 50 bis 55 Individuen mit acht nuklearen Mikrosatelliten-Markern genotypisiert.

Die festgestellten teilweise starken Abweichungen der Genotypenstrukturen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurden auf zwei wesentliche Ursachen zurückgeführt: 1. auf eine in allen 6 Herkunftsstichproben vorhandene Struktur aus zwei oder drei Subpopulationen, die ihrerseits im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht stehen, und 2. auf das Vorkommen von Nullallelen an mehreren Markerloci in teilweise erheblichen Frequenzen. Darüber hinaus konnten aufgrund weiterer Analysen für fünf der sechs untersuchten Herkunftsstichproben relativ ausgewogenen Saatgutanteile der einzelnen Erntebäume angenommen werden. Für die Herkunft aus Spanien dagegen wurden wahrscheinlich unausgewogene Anteile verwendet oder deutlich weniger als zehn Bäume beerntet, was die enge Verwandtschaft von zwölf der untersuchten 50 Individuen nahelegt, die vermutlich eine Halbschwesterfamilie bilden.

Beim Vergleich der genetischen Strukturen zwischen den Populationen zeigt sich eine klare Abgrenzung der spanischen Herkunft aus dem iberischen eiszeitlichen Refugium von den anderen fünf Populationen, die aus dem südosteuropäischen Refugium stammen. Eine Clusteranalyse gruppiert drei Herkünfte von relativ kalten Standorten (Deutschland/Harz, Österreich, Tschechien) und zwei Herkünfte von relativ warmen Standorten (Deutschland/Brandenburg, Rumänien).

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica* L.; Populationsgenetik; nukleare Mikrosatellitenmarker; Subpopulationsstruktur; Nullallele; Repräsentativität der Saatguternte

Abstract

Genetic characterisation of beech populations (*Fagus sylvatica* L.) from a provenance trial with nuclear microsatellite markers

Samples of 50 to 55 beech individuals (*Fagus sylvatica* L.) from each of six selected progenies from a provenance trial (two from Germany, one from Austria, Czech Republic, Romania and Spain each) were genotyped with eight nuclear microsatellite markers to complete comprehensive phenotypical data collections.

The detected partially strong deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium within each population could be attributed to two essential sources: 1. A subpopulation structure consisting of two or three subpopulations in Hardy-Weinberg equilibrium per provenance and 2. The existence of null alleles with remarkable frequencies at several marker loci. Furthermore, the representativeness of the seed harvest is indicated for five out of six population samples. In contrast to these, the provenance from Spain was harvested from obviously unbalanced portions or less than ten trees. This was concluded from the close relationship between twelve individuals out of 50, which seem to be a half-sib family.

The comparison of genetic structures among populations demonstrates the clear separation of the Spanish provenance originating from the Iberian glacial refugium at the one side from the remaining five provenances originating from the south-eastern European refugium at the other side. A cluster analysis classified three provenances from more cold sites (Germany, Austria, Czech Republic) together into one group and two provenances from more warm sites (Germany, Romania) into another group.

Keywords: *Fagus sylvatica* L.; population genetics; nuclear microsatellite markers; subpopulation structure; null allele; representativeness of seed harvest

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Forstgenetik,
Sieker Landstr. 2, 22927 Großhansdorf

Kontakt: heike.liesebach@vti.bund.de

Einleitung

Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) als wichtigste Laubbaumart in Deutschland spielt in der forstlichen Forschung eine zentrale Rolle. Ihr großes Verbreitungsgebiet in Europa und ihr entsprechend großes Anpassungspotential an unterschiedliche klimatische Gegebenheiten macht ihre Bedeutung auch unter den Bedingungen des Klimawandels deutlich. Die Buche ist eine weitverbreitete, bestandesbildende Baumart, sie ist monözisch und wird windbestäubt, dabei hauptsächlich fremdbefruchtet (z. B. Merzeau et al., 1994). Zunehmend wird versucht, phänotypische Merkmale wie Wachstum und Phänologie sowie Daten aus der ökologischen und physiologischen Forschung mit Aspekten der Genetik in Verbindung zu bringen (Kramer et al., 2008). Wertvolle Informationen zur Anpassungsfähigkeit und zur phänotypischen Merkmalsausprägung dieser Baumart im Verbreitungsgebiet und unter verschiedenen Umweltbedingungen können aus Herkunftsversuchen gewonnen werden. Das Thünen-Institut für Forsten- genetik hat einen internationalen Buchenherkunftsversuch initiiert, der mit insgesamt 128 Herkünften an 23 Standorten in Europa im Jahr 1995 mit zweijährigen Pflanzen angelegt wurde (Liesebach M, 2012).

Ausgewähltes Material von je einer Versuchsfläche in Deutschland und Österreich aus dieser Versuchsserie diente als Basis für umfangreiche Untersuchungen, die in den letzten Jahren gemeinsam von den Thünen-Instituten für Forsten- genetik, für Weltforstwirtschaft, für Holzforschung und für Waldökosysteme sowie des Instituts für Genetik der BFW Wien durchgeführt wurden. Diese Kooperation erlaubte eine komplexe Herangehensweise durch die Vielfalt an untersuchten Parametern und eingesetzten Methoden (Wachstum, phänologische Merkmale, ökophysiologische Merkmale, Holzmerkmale, Genotypisierung mit molekularen Markern). Eine ausführliche Beschreibung der sechs für die gemeinsamen Untersuchungen ausgewählten Herkünfte des Internationalen Buchenherkunftsversuchs von 1993/1995 findet sich bei Liesebach, M. (2012). Das Hauptkriterium für die Auswahl dieser sechs Herkünfte war das Vorkommen an relativ warmen (Spanien, Rumänien, Deutschland/Brandenburg: Jahresmitteltemperatur 8,1 bis 11,7 °C) bzw. relativ kalten Standorten (Tschechien, Österreich, Deutschland/Niedersachsen-Harz: Jahresmitteltemperatur 4,9 bis 5,9 °C) des Buchenverbreitungsgebiets. In Ergänzung zu den phänotypischen Untersuchungen sollten populationsgenetische Untersuchungen durchgeführt werden, um Informationen über die genetische Variation innerhalb und zwischen den sechs Populationen zu gewinnen.

Genetische Untersuchungen bei der Baumart Buche wurden bisher mit verschiedenen genetischen Marker durchgeführt. Frühere Analysen mit Isoenzymmarkern ergaben nur geringe Differenzierungen bei dieser Baumart in Europa (Comps et al., 1990) und innerhalb Deutschlands (Konner et al., 2000). Chloroplasten-DNA-Haplotypen zeigten größere Differenzierungen nur in den eiszeitlichen Refugien im Süden Europas, während in West-, Mittel- und Osteuropa im Wesentlichen nur ein cpDNA-Haplotyp gefunden wurde (Demesure et al., 1996).

Nukleare Mikrosatellitenmarker für Buche wurden erstmals für ostasiatische Buchenarten, für *F. crenata* und *F. japonica*, beschrieben (Tanaka et al., 1999). Diese Marker wurden auch für *F. sylvatica* getestet und teilweise angepasst (Vornam et al., 2004). Weitere Mikrosatellitenmarker wurden speziell für *F. sylvatica* entwickelt (Pastorelli et al., 2003). Bisher gibt es erst wenige Untersuchungen von Buchenpopulationen mit diesen Mikrosatellitenmarkern, wobei vier bis sechs Marker- loci eingesetzt wurden (Vornam et al., 2004; Buitenveld et al., 2007; Jump und Peñuelas, 2007; Maurer et al., 2008; Nyári, 2010).

Im Gegensatz zu den bisher genannten neutralen Markern spielen adaptive Marker bei der Buche eine noch geringe Rolle. Im Rahmen einer ersten genetischen Kartierung der Buche von Scalfi et al. (2004) wurden einige QTLs für Blattflächenmerkmale gefunden. Einen Hinweis geben auch Jump et al. (2006) mit einem AFLP-Locus, genannt AGTC476, der eine Beziehung zum dendrochronologisch ermittelten Zuwachs in Abhängigkeit von der Temperatur in einer spanischen Population aufweist. Weiterführende Arbeiten dazu sind jedoch bisher nicht erschienen. SNPs in ausgewählten Kandidatengenen untersuchte Seifert (2011), wobei Unterschiede zwischen Populationen nicht nur in potentiell adaptiven Genen, sondern ebenso bei neutralen Markern gefunden wurden.

Aktuelle Forschungsprojekte wie z. B. „Biodiversitäts-Exploratorien – Beechadapt“ (Seifert, Universität Göttingen), „Trockenstress-Sensitivität von Ökotypen der Buche aus süddeutschen Herkünften und Refugialstandorten in Südeuropa“ (Dounavi, FVA Freiburg) sowie „Analyse anpassungsrelevanter Gene bei Rotbuche und Schwarzkiefer mit Schwerpunkt auf der Trockenresistenz als Grundlage für Herkunftsempfehlungen im Klimawandel“ (Fussi und Konnert, ASP Teisendorf) beschäftigen sich weiter mit der Untersuchung verschiedener Kandidatengene für die Trockenstress-Resistenz.

In der hier durchgeföhrten Studie mit begrenztem Umfang wurden nukleare Mikrosatellitenmarker eingesetzt, der aus gegenwärtiger Sicht geeignetste Markertyp zur Charakterisierung der genetischen Variation von Stichproben aus Populationen. Das Auffinden von Assoziationen zu den erfassten phänotypischen Merkmalen kann aufgrund der Neutralität der Marker zunächst nicht erwartet werden. Eine Kopplung zwischen neutralen Mikrosatellitenmarkern und adaptiven Genen ist wegen der geringen Markeranzahl in dieser Untersuchung zwar eher unwahrscheinlich, aber auch nicht ausgeschlossen.

Material und Methoden

Material

Von sechs ausgewählten Herkünften aus dem Internationalen Buchenherkunftsversuch von 1993/1995 am Standort Schädtbek (Schleswig-Holstein) wurden Stichproben von mind. 50 Individuen je Population genetisch charakterisiert (Tabelle 1). Aus allen drei Blöcken der Versuchsanlage mit Überlebensraten von 55 bis 66 % wurden Zufallsstichproben entnommen, wobei je Herkunft ca. 56 bis 64 % der

Tabelle 1

Sechs Buchenherkünfte aus dem internationalen Herkunftsversuch von 1993/1995 und Stichprobenumfänge für genetische Untersuchungen

Land	Herkunftsname	Bezeichnung	Geogr. Breite	Geogr. Länge	Höhe über NN	Jahresmitteltemperatur	Stichprobenumfang
Spanien	Anguiano	Anguiano /ES-5	42° 15' N	02° 45' W	950 m	11,7 °C	50
Deutschland	Oderhaus/Harz	Oderhaus /DE-44	51° 40' N	10° 50' O	710 m	5,1 °C	55
Deutschland	Gransee/Brandenburg	Gransee /DE-46	53° 00' N	13° 10' O	70 m	8,1 °C	50
Österreich	Neuberg-Mürzsteg	Neuberg /AT-109	47° 45' N	15° 28' O	1050 m	4,9 °C	54
Tschechien	Kladská	Kladská /CZ-110	50° 02' N	12° 37' O	690 m	5,9 °C	53
Rumänien	Beiș-Bihor	Beiș /RO-146	46° 41' N	22° 16' O	265 m	9,6 °C	53

noch lebenden Bäume beprobt wurden. Die Beerntung von Ruheknospen erfolgte Anfang März 2011, das Material wurde bei -70°C gelagert.

Genotypisierung mit DNA-Markern

Die DNA-Extraktion erfolgte mit einer Standardmethode modifiziert nach Dumolin et al. (1995). Insgesamt wurden zehn Mikrosatelliten-Marker getestet, wobei drei Multiplex-PCRs mit dem Qiagen Multiplex PCR-Kit nach Vorschrift des Herstellers durchgeführt wurden. Die Trennung der DNA-Fragmente erfolgte mit dem Kapillar-Sequenzer CEQ 8000 der Firma Beckman-Coulter.

Alle Marker zeigten eine sehr gute Reproduzierbarkeit der Muster. Es wurden jedoch bei zwei Markern (mfc92 und FS111) teilweise bis zu vier Allele je Probe beobachtet, d. h. die Primer binden nicht spezifisch für einen Genort. Diese beiden Genorte scheinen, zumindest unter den verwendeten PCR-Bedingungen, Duplikate zu haben, so dass nur acht kodominante Loci für populationsgenetische Zwecke (Tabelle 2) zur Verfügung stehen.

Teilweise fehlten Peaks bei einzelnen Proben und an einzelnen Loci. Dabei handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um Homozygote von Nullallelen, da die anderen Loci der Probe im selben Multiplex-PCR-Ansatz normale Peaks aufwiesen, ebenso wie andere Proben derselben Serie (gleicher PCR-Mastermix) am betreffenden Genort. Die Untersuchung von 25 betroffenen Proben wurde wiederholt, um das Fehlen der Peaks und damit den Genotyp als Homozygoten eines Nullallels zu bestätigen.

Datenauswertung

Basisparameter zur Quantifizierung der genetischen Variation von Populationen wie genetische Vielfalt als mittlere Anzahl der Allele pro Locus (A/L) sowie die beobachtete und erwartete Heterozygotie (H_{obs} und H_{exp}) und exakte Tests auf signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurden mit der Software SAS (proc allele) durchgeführt (SAS for Windows, Version 9.2). Auch die Tests auf Kopplungsungleichgewichte (Linkage disequilibrium, 28 verschiedene 2-Locus-Kombinationen für sechs Populationen) wurden mit SAS proc allele durchgeführt. Um bei multiplen

Tabelle 2

Untersuchte nukleare Mikrosatelliten-Marker bei Buche (* Loci mit bis zu vier Peaks und nicht verwendeten Daten), Zuordnung zu Kopplungsgruppen nach Scalfi et al. (2004)

Mikrosatelliten-Locus	Kopplungsgruppe	Fluoreszenzmarkierung	Fragmentlängenbereich(bp)	Repeat	Referenz
mfc7		BMN-6	111-135	GA	Tanaka et al., 1999
mfs11		Cy5	131-149	AG	Vornam et al., 2004
mfc92*		BMN-6	184-210	GA	Tanaka et al., 1999
mfc5		Cy5	275-327	AG	Tanaka et al., 1999
FS103	III	BMN-6	87-157	GA	Pastorelli et al., 2003
FS115		Cy5	95-141	GA	Pastorelli et al., 2003
FS304	XI	Cy5	195-207	GCT/GTT	Pastorelli et al., 2003
FS125	VII	Cy5	77-135	GA	Pastorelli et al., 2003
FS111*	VI	BMN-6	98-124	GA	Pastorelli et al., 2003
FS446	I	Cy5	217-430	TGA	Pastorelli et al., 2003

Tests (Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und Linkage disequilibrium) falsch-positive Ergebnisse zu vermeiden, wurden die erhaltenen p-Werte mit der Software Q-Value (Storey und Tibshirani, 2003) in q-Werte überführt.

Die Software STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) wurde verwendet, um Substrukturen in Populationen ohne eine vorgegebene individuelle Zuordnung zu finden. Sie gruppiert Individuen anhand ihres Multilocus-Genotyps in Cluster, so dass das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht innerhalb der Cluster maximiert wird. Dabei werden in mehreren Wiederholungen die Zuordnungswahrscheinlichkeiten jedes Individuums zu jedem Cluster ermittelt sowie eine Gesamtwahrscheinlichkeit P für jede vorgegebene Anzahl K von Clustern. Für jede der sechs Populationen mit 50 bis 55 Individuen wurden Werte von K im Bereich von eins bis zwanzig mit je sechs bis zwölf Wiederholungen getestet. Als Parametereinstellungen wurden „Admixture Model“ und „Allele Frequencies correlated“ gewählt, da es sich um Individuen innerhalb einer Population handelt. Für die Gesamtheit von allen 315 Individuen wurde K im Bereich von eins bis zehn mit zwölf Wiederholungen getestet, jedoch mit den Parametereinstellungen „No Admixture Model“, da der genetische Austausch zwischen den sechs untersuchten Populationen als nicht vorhanden oder zumindest als extrem gering angenommen wird, und „Independent Allele Frequencies“, um eine Überschätzung von K zu vermeiden. Die Anzahl der im jeweiligen Datensatz vorhandenen Cluster oder Subpopulationen K ergibt sich dann aus dem Maximalwert oder dem erstem Erreichen eines Plateaus der LnP-Werte (Auswertung mit der Software STRUCTURE Harvester, Earl und von Holdt, 2011).

Es existieren verschiedene Schätzmethoden für die Frequenzen von Nullallelen in den einzelnen populationsgenetischen Softwareprogrammen, die alle auf der Annahme eines Hardy-Weinberg-Gleichgewichts in der Population und Abweichungen der beobachteten von den erwarteten Genotypenhäufigkeiten basieren. Eine Schätzung der Frequenz von Nullallelen wurde mit der Software Micro-Checker (Van Oosterhout et al., 2004), sowie vergleichsweise CERVUS (Marshall et al., 1998; Kalinowski et al., 2007) und GENEPOL'07 (Rousset, 2008) vorgenommen. Neben der Verwendung verschiedenen Algorithmen unterscheiden sie sich diese vor allem darin, ob fehlende Werte immer als unbekannter Genotyp betrachtet werden (z. B. nach Kalinowski et al. (2007) in der Software CERVUS; nach Van Oosterhout et al. (2004), nach Chakraborty et al. (1992) und bei Methode 1 nach Brookfield (1996) in der Software Micro-Checker), oder ob sie immer als Homozygoter eines Nullallels (Methode 2 nach Brookfield (1996) in der Software Micro-Checker) oder mit unterschiedlicher Kodierung als unbekannter Genotyp bzw. als Homozygoter eines Nullallels in die Kalkulation einbezogen werden (nach Dempster et al. (1977) in der Software GENEPOL'007). Die Software Micro-Checker bietet eine Korrektur der Genotypendaten an, die bei hohen Frequenzen von Nullallelen einen Teil der häufigen homozygoten Genotypen durch Heterozygote mit einem Nullallel ersetzt. Mit solchen korrigierten Daten sind Kalkulationen auf Populationsebene ausführbar, Auswertungen mit individuellen Genotypen sind aber weiterhin nur mit den unkorrigierten Originaldaten möglich.

Mit zwei Verfahren wurde versucht, Informationen über Verwandtschaftsbeziehungen von Individuen innerhalb der Herkunftsstichproben zu gewinnen. Der ermittelte Multilocus-Genotyp jedes Individuums kann während der sexuellen Reproduktion aus verschiedenen Gameten-Haplotypen der Eltern entstanden sein. Für jede denkbare Haplotypenkombination kann mit Hilfe der Allelfrequenzen in der jeweiligen Population im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht eine Wahrscheinlichkeit mit einem maximum likelihood-Verfahren berechnet werden (SAS proc haplotype). Haplotypen-Informationen können teilweise zur Rekonstruktion der Abstammung von einem Mutterbaum verwendet werden. Außerdem wurde mit der Software Populations Version 1.2.31 (Langella, 2010) je Herkunft ein sog. „Neighbour-Joining phylogenetic tree“ erstellt, basierend auf genetischen Distanzen zwischen Individuen (Shared allele distance nach Jin und Chakraborty (1994)). Die anschließende graphische Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen erfolgte mit dem Programm TreeView (Page, 2001).

Zur Schätzung der Differenzierung zwischen Populationen wurden in den letzten Jahren neue Parameter entwickelt, um die Informationen von Loci mit vielen Allelen, hoher Diversität und Heterozygotie, wie sie bei nuklearen Mikrosatelliten üblicherweise auftreten, realistisch abzubilden. Dazu gehören ein auf die Heterozygotie standardisiertes G'_{ST} (Hedrick, 2005) sowie die aktuelle Differenzierung D zwischen Populationen, die unabhängig von der Anzahl der Allele je Locus und von der Heterozygotie ist (Jost, 2008). Hierbei können G'_{ST} und D für exakte Allelfrequenzen bzw. G_{STest} und D_{est} für Stichproben von Populationen unterschieden werden. Die Verzerrungen des alten G_{ST} nach Nei (1973), das genaugenommen nur für Loci mit 2 Allelen gilt, sind damit überwunden (Jost, 2008; Gerlach et al., 2010). Die alten sowie neuen Differenzierungsmaße wurden mit der Software SMOGD berechnet (Crawford, 2010). Aus paarweisen Differenzierungen D_{est} zwischen den Populationen lässt sich eine Abstandsmatrix zur graphischen Darstellung als Dendrogramm erstellen. Ein Dendrogramm wurde über eine UPGMA-Clusteranalyse mit der Software SAS (proc distance, proc tree) erzeugt. Die Korrelation zwischen genetischen und geographischen Distanzmatrizen wurde mit dem Mantel-Test geprüft (Bohonak, 2002).

Für die Erstellung der verschiedenen Inputformate, die die einzelnen Software-Anwendungen erfordern, wurde überwiegend das Programm FormatIn (Buschbom, 2010) verwendet.

Ergebnisse und Diskussion

Genetische Variation – Basisdaten

Alle Kalkulationen von populationsgenetischen Parametern gehen von der freien Rekombination der verwendeten kodominanten Marker aus. Bei den Autoren der Markerloci (Tanaka et al., 1999; Pastorelli et al., 2003; Vornam et al., 2004) wurden keine Angaben zur Kopplung gemacht. Teilweise wurden die verwendeten Marker jedoch von Scalfi et al. (2004) auf verschiedenen Chromosomen kartiert (Tabelle 2). Die Tests auf

Kopplungsungleichgewichte (Linkage disequilibrium) ergaben eine schwache, aber signifikante Kopplung zwischen mfc7 und FS103 bei drei von sechs Populationen, und eine weitere Kopplung zwischen FS103 und FS304 bei zwei Populationen, obwohl diese beiden Loci auf den Chromosomen III und XI lokalisiert wurden (Scalfi et al., 2004). Das Kopplungsungleichgewicht wurde in diesem Fall von anderen Faktoren als einer realen Kopplung bedingt. Es kann also von einer weitgehend freien Rekombination der Markerloci ausgegangen werden.

Insgesamt wurden 315 Individuen aus sechs Herkünften an acht Loci vollständig genotypisiert, d. h. es ist ein kompletter Datensatz mit 2520 Einzellocus-Genotypen erfasst worden. Davon wurden 25 Genotypen (ca. 1 %) als Homozygote eines Nullallels identifiziert (reproduzierbar fehlende Peaks: zweimal am Locus FS115, 17-mal am Locus FS125 und 6-mal am Locus FS446).

Alle 315 Multilocus-Genotypen unterschieden sich voneinander. Die Tabelle 3 zeigt eine Übersicht über die Variation an acht nuklearen Mikrosatellitenloci der Buche, die vergleichbar mit der Variation in anderen Untersuchungen ist (Buiteveld et al., 2007; Jump und Peñuelas, 2007; Maurer et al., 2008; Nyári, 2010).

Tabelle 3

Genetische Variation an acht nuklearen Mikrosatellitenmarkern der Buche basieren auf 315 Individuen über alle Herkünfte hinweg

Marker	Allele pro Locus (A/L)	Effektive Anzahl der Allele (A_e)	Beobachtete Heterozygotie (H_{obs})	Erwartete Heterozygotie (H_{exp})
mfc7	11	2,29	0,5460	0,5638
mfs11	9	2,41	0,4508	0,5853
mfc5	23	11,55	0,6095	0,9134
FS103	29	3,91	0,7238	0,7445
FS115	20	6,86	0,7143	0,8542
FS304	4	1,49	0,3270	0,3272
FS125	25	7,56	0,5492	0,8678
FS446	23	5,39	0,5841	0,8145
Mittelwert	18	5,18	0,5631	0,7088

Genetische Variation innerhalb der Populationen

Das Saatgut für Herkunftsversuche soll für den jeweiligen Ausgangsbestand repräsentativ sein, um die verschiedenen phänotypischen Merkmale in ihrer typischen Ausprägung und Variationsbreite zu erfassen. Dies ist am besten gewährleistet, wenn das Saatgut aus einem Erntejahr mit gutem weiblichen Blütenansatz und reichlicher Pollenproduktion für eine gute wechselseitige Bestäubung stammt und von einer ausreichenden Anzahl Ertebäume gesammelt worden ist. Um das nachträglich anhand der genetischen Struktur von Stichproben aus der Nachkommenschaft zu beurteilen, bietet die Überprüfung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes eine gute Möglichkeit.

Die Tabelle 4 zeigt, dass in vielen Fällen signifikante Abweichungen von einer panmiktischen Population vorliegen (q -Werte $< 0,05$). Bei diesen Loci kommt meist ein Überschuss an Homozygoten vor. Bei allen sechs Populationen gibt es aber auch jeweils mehrere Loci im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht.

Tabelle 4

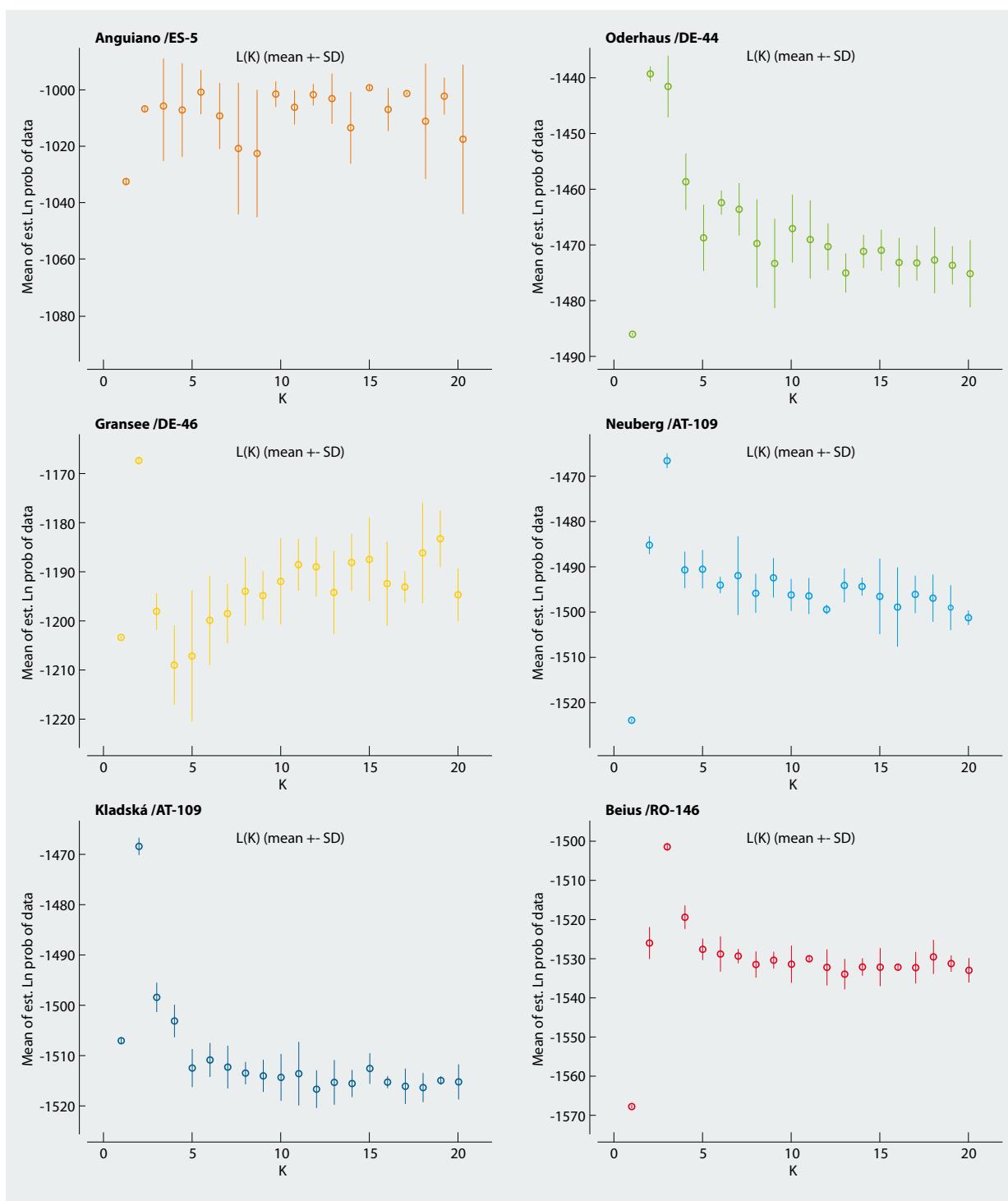
Wahrscheinlichkeiten (q -Werte) für das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht an acht Markerloci in Stichproben von sechs Buchen-Populationen ($q < 0,05$: signifikante Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, gelb unterlegt)

Locus	Anguiano / ES-5	Oderhaus / DE-44	Granssee / DE-46	Neuberg / AT-109	Kladská / CZ-110	Beijs / RO-146
mfc7	0,3379	0,1654	0,7498	0,7087	0,7498	0,9671
mfs11	0,0197	0,9671	0,0805	0,0011	0,0709	0,0709
mfc5	0,7087	0,0004	0,0004	0,0004	0,0004	0,0004
FS103	0,0381	0,9671	0,9671	0,9671	0,0404	0,6123
FS115	0,5806	0,0464	0,3317	0,1313	0,0023	0,9671
FS304	0,1724	0,4362	0,7498	0,6015	0,9671	0,0709
FS125	0,0004	0,0004	0,0008	0,0049	0,0004	0,0004
FS446	0,0004	0,0356	0,0616	0,1313	0,0037	0,0004

Verschiedene Ursachen kommen für die Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in Frage. Das Vorkommen von homozygoten Genotypen von Nullallelen lässt vermuten, dass häufige Nullallele an den Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht beteiligt sind, aber auch die Mischung von unterschiedlich strukturierten Subpopulationen kann zu solchen Abweichungen führen, was als Wahlund-Effekt bezeichnet wird. Auch Inzucht oder Verwandtenpaarung kann einen Überschuss an Homozygoten verursachen, der jedoch dann an allen untersuchten Loci vorhanden sein muss. Das kann im vorliegenden Fall ausgeschlossen werden, da nicht an allen Loci ein solcher Überschuss vorkommt.

Um zunächst festzustellen, ob es innerhalb der Stichproben aus den sechs Herkünften Subpopulationsstrukturen gibt, die eher als Hardy-Weinberg-Populationen angesehen werden können als die Gesamtstichprobe einer Herkunft, wurden die Daten mit der Software STRUCTURE analysiert. Die Abbildung 1 zeigt, dass ein Maximalwert oder ein erstes Erreichen eines Plateaus des $\ln P$ -Werts bei $K = 2$ für Granssee / DE-46, Kladská / CZ-110, Oderhaus / DE-44 und bei $K = 3$ für Anguiano / ES-5, Neuberg / AT-109 und Beijs / RO-146 auftritt. Somit bestehen alle Stichproben der sechs Herkünfte aus jeweils zwei oder drei Subpopulationen.

Die Zuordnung jedes Individuums zu einer der zwei bzw. drei Subpopulationen erfolgte nach ihrer Wahrscheinlichkeit, die auch graphisch dargestellt werden kann. In der Abbildung 2 wird jedes Individuum durch eine Säule veranschaulicht, die die Zuordnungswahrscheinlichkeiten für jede der Subpopulationen in einer anderen Farbe zeigt. Es wird

**Abbildung 1**

Ermittlung der Anzahl von Subpopulationen mit STRUCTURE und STRUCTURE Harvester: Mittelwerte und Standardabweichungen der Ln P-Werte für $K = 1$ bis $K = 20$ (sechs bis zwölf Wiederholungen) der Analyse von Genotypen aus sechs Buchenherkünften (Erklärung im Text)

deutlich, dass für die meisten Individuen der Stichproben eine recht eindeutige Zuordnung zu einer der Subpopulationen getroffen werden kann, und nur für wenige Individuen mehrere Subpopulationen mit ähnlichen Zuordnungswahrscheinlichkeiten vorkommen. Die Zuordnung der Individuen zu einer von zwei oder drei Subpopulationen erfolgte ent-

sprechend der höchsten Wahrscheinlichkeit. Auf diese Weise konnten insgesamt 15 Subpopulationen gebildet werden, die zu sechs Herkunftsstichproben gehören.

Ein erneuter Test auf signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurde in den so gebildeten 15 Subpopulationen durchgeführt. Die Häufigkeit solcher

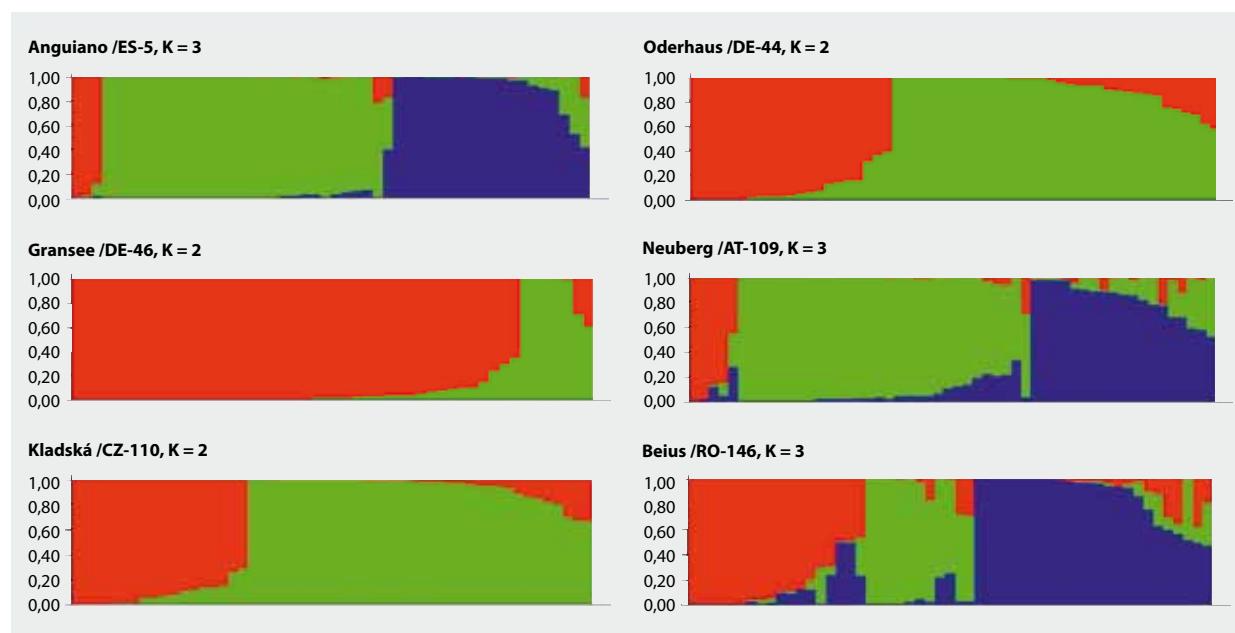


Abbildung 2

Graphische Darstellung der Zuordnung von Individuen zu Subpopulationen innerhalb von sechs Buchenherkünften mit STRUCTURE

Abweichungen hat sich durch die Berücksichtigung der Subpopulationsstruktur im Vergleich zu den Daten in Tabelle 4 von 44 % schon deutlich auf 16 % reduziert. Es kommen aber weiterhin an einzelnen Loci starke Abweichungen vor, besonders an den Loci, bei denen auch homozygote Genotypen von Nullallelen beobachtet wurden.

Im Folgenden wurden nun in den sechs Herkünften und in 15 Subpopulationen jeweils an acht Loci mit verschiedenen Verfahren die Frequenzen von Nullallelen geschätzt. Es ergeben sich mit den verschiedenen Verfahren überwiegend ähnliche Schätzwerte für die Nullallel-Frequenzen, sofern an dem entsprechenden Locus und in der jeweiligen Population oder Subpopulation kein homozygoter Genotyp für ein Nullallel vorkommt. In den Fällen, bei denen reproduzierbar fehlende Peaks, die als Homozygote für ein Nullallel interpretiert werden, vorhanden sind, gibt es erwartungsgemäß größere Abweichungen zwischen den Methoden nach Brookfield2 und nach Dempster einerseits und den übrigen fünf Methoden andererseits. In der vorliegenden Untersuchung müssen die Schätzungen nach den beiden erstgenannten Methoden wegen des Vorkommens von homozygoten Nullallelen als zuverlässiger gelten. Hinweise auf Nullallele finden sich auch bei Scalfi et al. (2004) für die Loci FS103, FS125 und FS446, bei Maurer et al. (2008) für FS446, bei Oddou-Muratorio et al. (2009) für die Loci mfc5, FS103, FS125 und FS446 und bei Chybicki und Burczyk (2009) für die Loci FS125, FS446 und mfc5.

Die Ergebnisse zeigen, dass signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in einer Population oder Subpopulation immer dann vorkommen, wenn ein Nullallel in größerer Frequenz ermittelt wurde. Es wurden jedoch bei häufigeren Nullallelen nicht immer auch homozygote Genotypen gefunden. Bei Existenz von häufigen Null-

allelen muss angenommen werden, dass ein Teil der als scheinbar homozygot identifizierten Genotypen in Wahrheit heterozygot mit einem Nullallel ist. Eine entsprechende Korrektur der Genotypen mit der Software Micro-Checker nach der Methode Brookfield2 für jede der 15 Subpopulationen wies insgesamt 132 Genotypen als Heterozygote mit einem Nullallel aus, das sind ca. 5 % der ermittelten 2520 Einzellocus-Genotypen (Tabelle 5). Solche Korrekturen wurden, speziell für die Baumart Buche mit Nullallelen an vielen Loci, empfohlen, um populationsgenetische Parameter und Differenzierungen zwischen Populationen genauer schätzen zu können (Oddou-Muratorio et al., 2009).

Der Test auf signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurde nun in den gebildeten 15 Subpopulationen nach der Korrektur mit Nullallelen durchgeführt. Jetzt gab es nur noch in 2 % der Fälle signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Damit konnten die Subpopulationsstrukturen innerhalb jeder Herkunft und die Existenz von Nullallelen an mehreren Loci als die beiden wesentlichen Ursachen der zunächst festgestellten großen Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (Tabelle 4) gefunden werden.

Grundsätzlich führt das relativ häufige Vorkommen von Nullallelen dazu, dass populationsgenetische Auswertungen nur näherungsweise möglich sind. Das trifft auf die Originaldaten zu, aber auch auf die mit Nullallelen korrigierten Daten, obwohl diese der Realität wahrscheinlich näher kommen. Die Tabelle 6 zeigt, dass bei vergleichbarem Stichprobenumfang von allen sechs Populationen die genetische Vielfalt gemessen als mittlere Anzahl der Allele pro Locus bei den Populationen Anguiano /ES-5 und Gransee / DE-46 mit 8,13 bis 9,13 geringer ist als bei den vier anderen Populationen mit 11,0 bis 12,50. Die beobachtete und erwar-

Tabelle 5

Geschätzte Frequenzen von Nullallelen je Locus nach Korrektur der Genotypen mit der Software Micro-Checker in Stichproben von sechs Buchenherkünften (Methode Brookfield2 für jede Subpopulation)

Locus	Anguiano /ES-5	Oderhaus /DE-44	Gransee /DE-46	Neuberg /AT-109	Kladská /CZ-110	Beius /RO-146
mfc7	0	0	0	0	0	0
mfs11	0	0	0	0,0556 ± 0,0214	0,0755 ± 0,0246	0
mfc5	0	0,1000 ± 0,0270	0,0900 ± 0,0272	0,1019 ± 0,0274	0,0566 ± 0,0218	0,0472 ± 0,0201
FS103	0	0	0	0	0	0
FS115	0	0,0182 ± 0,0180	0	0	0,0283 ± 0,0207	0
FS304	0	0	0	0	0	0
FS125	0,2400 ± 0,0515	0,0727 ± 0,0299	0,1700 ± 0,0390	0,0278 ± 0,0204	0,1132 ± 0,0344	0,1698 ± 0,0399
FS446	0,1600 ± 0,0386	0,0364 ± 0,0175	0,0300 ± 0,0220	0	0,0755 ± 0,0246	0,0755 ± 0,0337

Tabelle 6

Mittelwerte populationsgenetischer Parameter über acht Loci zur Charakterisierung der genetischen Variation innerhalb von sechs Buchen-Populationen (Daten mit Korrektur der Nullallele nach Brookfield2 je Subpopulation)

Population	Anzahl untersuchter Individuen	Allele pro Locus (A/L)	Effektive Anzahl der Allele (A_e)	Beobachtete Heterozygotie (H_{obs})	Erwartete Heterozygotie (H_{exp})	Fixierungsindex (F)
Anguiano /ES-5	50	8,13	2,36	0,5225	0,5766	0,0921
Oderhaus /DE-44	55	11,00	3,17	0,6159	0,6842	0,0721
Gransee /DE-46	50	9,13	2,94	0,6050	0,6597	0,0784
Neuberg /AT-109	54	11,00	3,59	0,6574	0,7211	0,0748
Kladská /CZ-110	53	12,50	3,54	0,6462	0,7177	0,0716
Beius /RO-146	53	11,75	3,66	0,6415	0,7265	0,1008
Mittelwert	52,5	10,58	3,21	0,6148	0,6810	0,0816

tete Heterozygotie ist bei der Population Anguiano /ES-5 deutlich kleiner. Die mittleren Fixierungsindizes weisen bei allen sechs Herkünften positive Werte auf, wie es beim Vorliegen von Mischungen aus Subpopulationen durch den Wahlund-Effekt zu erwarten ist.

Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb von Populationen

Mit der Rekonstruktion der Haplotypen, die die Elternbäume zu den vorgefundenen Multilocus-Genotypen jedes Individuums beigetragen haben, wurde nach weiteren Informationen zu Substrukturen innerhalb der sechs Herkünfte gesucht. Die Anzahl verschiedener Haplotypen, aus denen sich ein diploider Multilocus-Genotyp gebildet haben kann bzw. die Anzahl verschiedener Gameten, die in der Meiose gebildet werden können, ist von der individuellen Anzahl heterozygoter Loci abhängig. Sie beträgt für ein Individuum maximal $2^8 = 256$ bei einem Multilocus-Genotyp mit acht heterozygoten Loci. Welche der potentiell möglichen Haplotypen-Kombinationen die wahrscheinlichste ist, berechnet die Software anhand der Allelfrequenzen in der Population. Für jedes Individuum in den sechs Populationen wurden zwei Haplotypen mit Wahrscheinlichkeiten von $p = 1$ für insgesamt 310 Indivi-

duen und $p > 0,9817$ für fünf Individuen identifiziert. Dabei mussten nicht erkannte Nullallele im heterozygoten Zustand unberücksichtigt bleiben, was zu einer leichten Unterschätzung der Haplotypenanzahl führt. Die Gesamtanzahl aller möglichen Haplotypen sowie die Anzahl der ermittelten verschiedenen Haplotypen in den Stichproben ist erwartungsgemäß abhängig von der genetischen Variation, der Anzahl der Allele und der Heterozygotie, in der jeweiligen Population. Die Populationen Anguiano /ES-5 und Gransee /DE-46 haben deshalb eine geringe Anzahl Haplotypen als die anderen vier Populationen (Tabelle 7). Bei ungekoppelten Loci und repräsentativen Stichproben muss davon ausgegangen werden, dass keine signifikanten allelischen Assoziationen (Linkage disequilibrium) vorkommen, was mit Ausnahme der Population Anguiano /ES-5 auch zutrifft.

Die meisten mehrfach vorkommenden Haplotypen gibt es zweimal, einige dreimal. Nur in der Population Anguiano /ES-5 kommt ein Haplotyp 5-mal und ein weiterer sogar 7-mal vor, wobei diese beiden Haplotypen an sieben Loci identisch sind. Damit ist die Vermutung naheliegend, dass die zwölf Individuen, die diese beiden Haplotypen tragen, Halbgeschwister sind, d. h. von einem Mutterbaum oder einem Pollenspender mit einem heterozygoten Locus und sieben homozygoten Loci abstammen können. Zwölf Individuen ei-

Tabelle 7

Haplotypenstruktur von Stichproben aus sechs Buchenherkünften

Population	Gesamtanzahl möglicher Haplotypen	Anzahl verschiedener Haplotypen in der Stichprobe	Test auf allelische Assoziationen (p-Wert)	Anzahl einmal und mehrfach vorkommender Haplotypen				
				1mal	2mal	3mal	5mal	7mal
Anguiano /ES-5	987	83	0,0088	76	3	2	1	1
Oderhaus /DE-44	2403	103	1,0000	97	5	1	-	-
Gransee /DE-46	1695	84	1,0000	69	14	1	-	-
Neuberg /AT-109	2314	101	1,0000	94	7	-	-	-
Kladská /CZ-110	1947	102	0,9998	98	4	-	-	-
Beijs /RO-146	2054	101	0,9996	96	5	-	-	-

ner Halbgeschwisterfamilie sind deutlich mehr, als in der Stichprobe erwartet werden kann. Wenn 20 Bäume eines Bestandes beerntet wurden und an der Gesamtsaatgutmenge der jeweiligen Herkunft zu etwa gleichen Anteilen enthalten waren, wären bei einer Stichprobe der Nachkommenschaft von 50 bis 55 Individuen jeweils etwa zwei bis drei davon einer Halbgeschwisterfamilie zuzuordnen. Bei der Herkunft Anguiano /ES-5 wurden jedoch nur ca. zehn Bäume beerntet (Liesebach M, 2012), was erwarten lässt, dass jeweils ca. fünf Individuen Halbgeschwister mit identischer Mutter wären. Die vermutete Halbgeschwisterfamilie von zwölf Individuen spricht daher für eine ungleichmäßige Repräsentanz der Erntebäume im Saatgut oder weniger als zehn Erntebäume in der Herkunft Anguiano /ES-5. Es wären auch extreme Selektionen, die zu unterschiedlichen Überlebensraten in Abhängigkeit vom Mutterbaum geführt haben, als Erklärung für eine relativ große Halbgeschwisterfamilie denkbar. Auf der Fläche Schädtbek betragen die Überlebensraten jedoch bei fünf der sechs Herkünfte einschließlich Anguiano /ES-5 zwischen 55 und 57 % und bei der Herkunft Oderhaus /DE-44 66 %, also relativ geringe Unterschiede. Daten zu Ausfallraten während der Anzucht in der Baumschule liegen leider nicht vor.

Eine andere Möglichkeit der Darstellung von verwandtschaftlichen Strukturen innerhalb der Stichproben von Herkünften bieten sog. Neighbour-Joining trees (Abbildung 3). Bei den fünf Herkünften Oderhaus /DE-44, Gransee /DE-46, Neuberg /AT-109, Kladská /CZ-110 und Beijs /RO-146 ist eine fast gleichmäßige sternförmige Darstellung zu sehen, wobei fast alle Individuen genetisch mehr oder weniger gleich weit voneinander entfernt stehen. Ein solches Muster kann als Abbild einer repräsentativen Stichprobe einer Nachkommenschaft aus einer Population aufgefasst werden. Bei der Herkunft Anguiano /ES-5 dagegen gibt es mehrere deutlich sichtbare Gruppierungen mit teilweise sehr eng miteinander verwandten Individuen. Die zwölf Individuen, die aufgrund der Haplotypenanalyse als vermutliche Halbgeschwisterfamilie aufgefallen waren, sind in der Abbildung 3 farbig hervorgehoben. Das Vorkommen enger Verwandtschaftsgruppen steht in deutlichem Kontrast zu den anderen fünf Herkünften.

Die zuvor gefundenen zwei oder drei Subpopulationen in jeder Herkunftsstichprobe bilden sich im Wesentlichen, wenn auch nicht vollständig, in den Neighbour-Joining-Dendrogrammen ab (nicht dargestellt).

Tabelle 8

Differenzierung zwischen sechs Buchenherkünften an acht Mikrosatelliten-Loci mit geschätzten Parametern nach verschiedenen Methoden für Stichproben aus Populationen (Daten mit Nullallelkorrektur je Subpopulation)

Locus	G _{ST,est} (Nei, 1973)	G' _{ST,est} (Hedrick, 2005)	D _{est} (Jost, 2008)
mfc7	0,0429	0,1026	0,0623
mfs11	0,0522	0,1364	0,0889
mfc5	0,0374	0,4012	0,3779
FS103	0,0198	0,0847	0,0662
FS115	0,0719	0,4070	0,3610
FS304	0,0030	0,0048	0,0018
FS125	0,0450	0,3321	0,3007
FS446	0,0344	0,2054	0,1771
Mittelwert	0,0383	0,2093	0,1795

Genetische Variation zwischen Populationen

Die Loci mfc5, FS115 und FS125 tragen am meisten zur globalen Differenzierung zwischen den Populationen bei, wenn die Differenzierungsmaße D_{est} nach Jost (2008) oder G'_{ST,est} nach Hedrick (2005) zugrunde gelegt werden (Tabelle 8). Das G_{ST,est} nach Nei (1973) kann die vorhandenen Unterschiede zwischen den Loci dagegen nicht widerspiegeln. Das wird besonders deutlich beim Vergleich Allelfrequenzen je Herkunft (Tabelle 9). Beispielsweise zeigt der Locus mfc7 mit ähnlichen Allelfrequenzen in den sechs Herkünften eine entsprechend geringe Differenzierung D_{est}. Der G_{ST,est}-Wert liegt jedoch etwas über dem Mittelwert. Am Locus mfc5 dagegen unterscheiden sich die Allelfrequenzen zwischen den sechs Her-

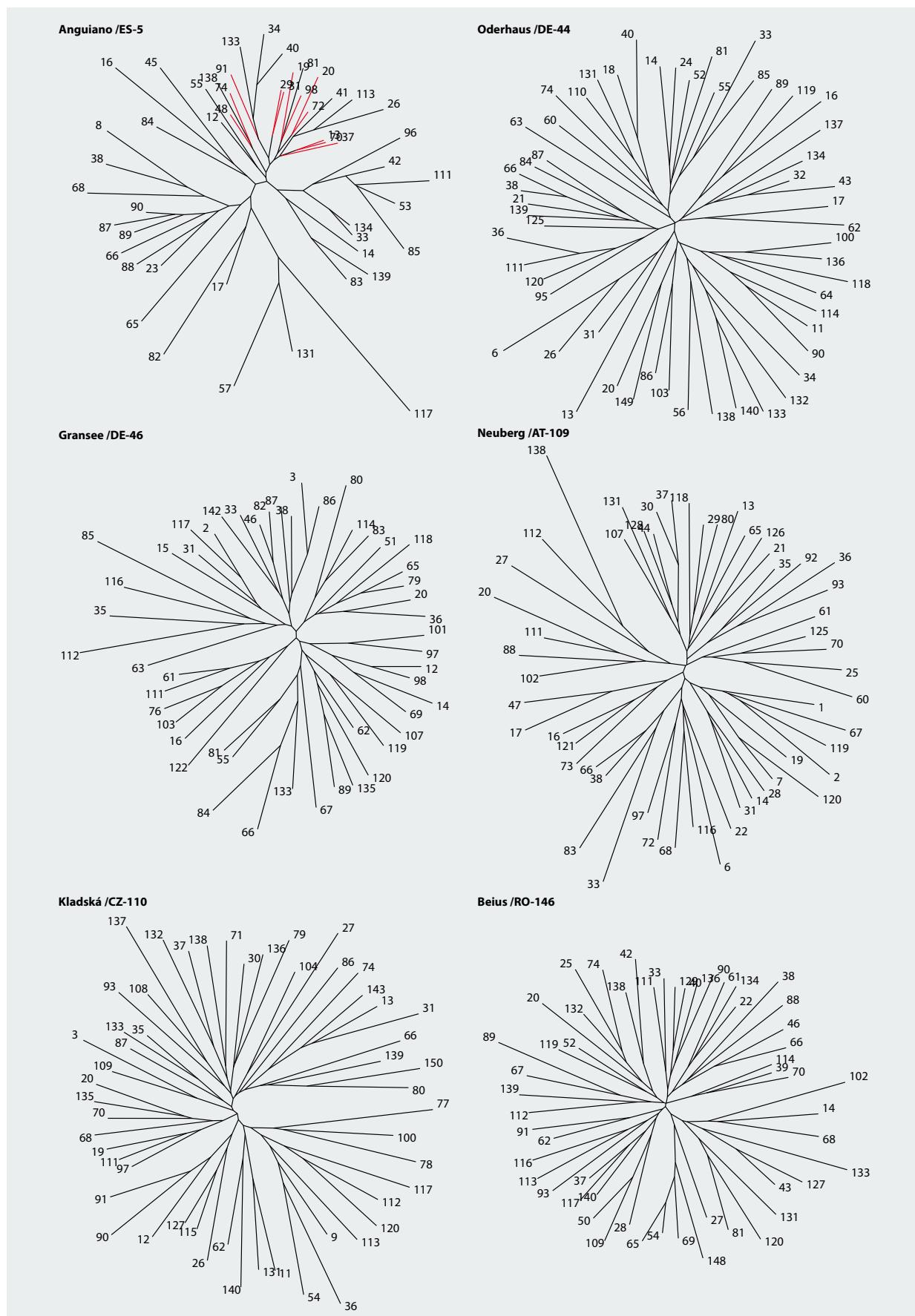


Abbildung 3

Abbildung 3 Neighbour-Joining-Dendrogramme von Stichproben aus sechs Buchenherkünften

künften erheblich, was ein sehr hohes D_{est} von 0,378 auch anzeigen. Das $G_{ST,est}$ entspricht jedoch etwa dem Mittelwert.

Die genetischen Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede zwischen den sechs Buchenherkünften können graphisch als Dendrogramm dargestellt werden (Abbildung 4), ermittelt aus einer Clusteranalyse mit paarweisen genetischen Differenzierungen. Hier zeigt sich, dass sich die Herkunft aus Spanien deutlich von allen anderen abgrenzen lässt. Die anderen fünf Herkünfte bilden zwei Gruppen, einerseits Beijs / RO-146 und Gransee /DE-46 sowie andererseits Kladská /CZ-110, Neuberg /AT-109 und Oderhaus /DE-44.

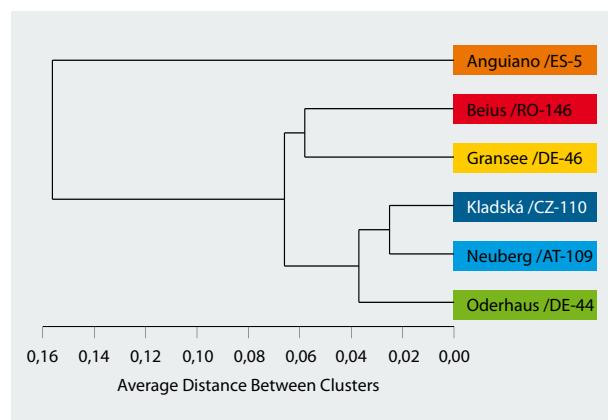


Abbildung 4

Dendrogramm nach UPGMA-Clusteranalyse mit paarweisen genetischen Differenzierungen zwischen Stichproben aus sechs Buchenherkünften nach Jost, 2008 (Daten mit Nullallelkorrektur je Subpopulation)

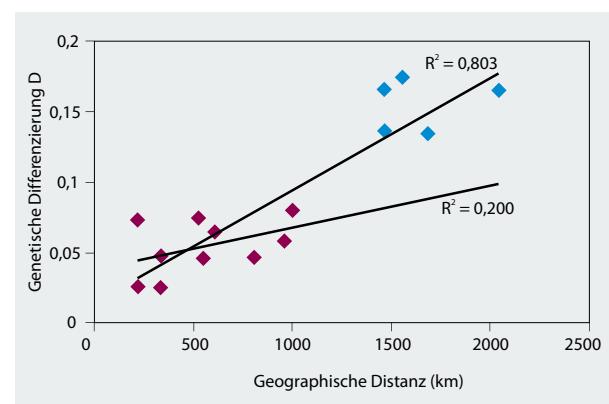


Abbildung 5

Lineare Beziehungen zwischen geografischer Distanz und genetischer Differenzierung bei sechs Herkünften der Buche (rote Symbole: paarweise Kombinationen mit Beteiligung der spanischen Herkunft, Erklärung im Text)

Die Abbildung 5 zeigt eine lineare Korrelation zwischen der paarweisen genetischen Differenzierung und dem geografischen Abstand mit dem Bestimmtheitsmaß $R^2 = 0,803$ ($p = 0,0170$) bei der Einbeziehung aller sechs Herkünfte. Wenn die in dieser Korrelation offensichtlich abseits stehende spanische Herkunft weggelassen wird, ist die Korrelation zwischen den übrigen fünf Herkünften nicht mehr signifikant mit $R^2 = 0,200$ ($p = 0,0900$).

Die Darstellung der genetischen Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede als Abstandsmatrix oder Dendrogramm beruht auf der bekannten Zugehörigkeit der einzelnen Individuen zu einer bestimmten Herkunft und Berechnungen auf Populationsebene. Eine andere Möglichkeit der Auswertung

Tabelle 9

Allelfrequenzen an Mikrosatelliten-Loci mit kleiner (mfc7) und großer Differenzierung (mfc5), dargestellt sind nur Allele mit einer Mindesthäufigkeit von 0,100 in einer der sechs Populationen

	Anguiano /ES-5	Oderberg /DE-44	Gransee /DE-46	Neuberg /AT-109	Kladská /CZ-110	Beijs /RO-146
mfc7						
111	0,820	0,491	0,700	0,463	0,576	0,726
117	0,030	0,173	0,030	0,241	0,170	0,076
123	-	0,046	0,020	0,120	0,028	-
127	0,110	0,246	0,220	0,157	0,170	0,104
mfc5						
285	0,130	0,027	0,020	-	-	0,076
287	0,340	0,082	0,060	0,065	0,028	-
303	0,070	0,064	0,050	0,111	0,151	0,047
305	0,020	0,100	0,330	0,194	0,170	0,189
311	0,130	0,155	0,050	0,046	0,094	0,160
317	-	0,046	0,170	0,046	0,038	0,028
319	-	0,073	0,030	0,056	0,057	0,104
325	0,150	0,091	0,020	0,019	0,019	-
null	-	0,100	0,090	0,102	0,057	0,047

besteht darin, alle 315 Individuen allein mit ihrem Multilocus-Genotyp in hypothetische Populationen einzurichten. Mit der Software STRUCTURE wurden $K = 5$ Populationen ermittelt (Abbildung 6). In der Abbildung 7 wird die Zuordnungswahrscheinlichkeit jedes Individuums zu den verschiedenen hypothetischen Populationen jeweils in einer anderen Farbe dargestellt. Fast alle Individuen der spanischen Herkunft werden mit großer Sicherheit einer Population (Farbe „rot“ in Abbildung 7) zugeordnet. Die meisten der Population „blau“ zugeordneten Individuen gehören zur Herkunft Gransee /DE-46, aber teilweise auch zur Herkunft Beius /RO-146, den beiden Nachkommenschaften von warmen Standorten. Weitere solche Gruppierungen lassen sich auch für die hypothetischen Populationen „gelb“, „grün“ und „pink“ finden. Insgesamt jedoch grenzt sich spanische Herkunft mit ihrer fast eindeutigen Zuordnung zur Population „rot“ von den übrigen fünf Herkünften ab, die mehr oder weniger gemischt sind. In diesen Mischungen kommt die größere genetische Ähnlichkeit zum Ausdruck, die auch das Dendrogramm (Abbildung 4) gezeigt hat.

Schlussfolgerungen

Methode der Genotypisierung

Die angewandte Methode zur Genotypisierung der Herkunftsstichproben mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern ist als sehr gut reproduzierbar und zuverlässig zu beurteilen. Der Anteil von nicht erkannten Heterozygoten mit einem Nullallel musste in dieser Studie jedoch auf ca. 5 % der vollständig erfassten Genotypendaten geschätzt werden. Dabei ist Homoplazie nicht ausgeschlossen, d. h. evtl. vorkommende unterschiedliche DNA-Sequenzen können sich sowohl hinter DNA-Fragmenten gleicher Länge als auch hinter fehlenden PCR-Produkten verbergen. Der evtl. damit verbundene Informationsverlust ist jedoch ohne Sequenzierung aller Fragmente nicht zu vermeiden und muss vorläufig akzeptiert werden (siehe auch Oddou-Muratorio et al., 2009). Neu entwickelte Mikrosatellitenmarker für die Baumart Buche, die weniger Nullallele besitzen sollen, wurden erst nach Abschluss der hier beschriebenen Laboruntersuchungen veröffentlicht (Lefèvre et al., 2012), und konnten nicht mehr berücksichtigt werden.

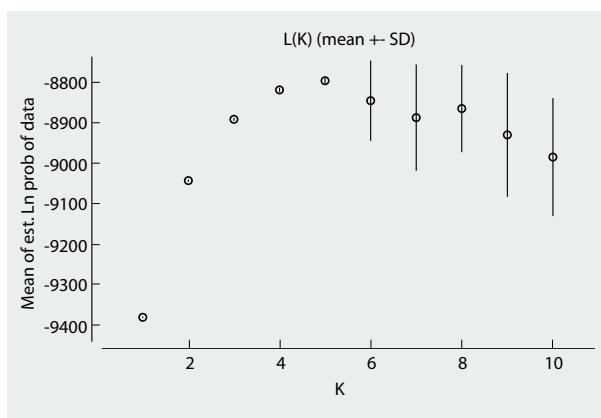


Abbildung 6

Ermittlung der Anzahl von Subpopulationen mit STRUCTURE und STRUCTURE Harvester: Mittelwerte und Standardabweichungen der $\ln P$ -Werte für $K = 1$ bis $K = 10$ (sechs bis zwölf Wiederholungen) der Analyse der Genotypen von 315 Individuen aus sechs Buchenherkünften

Subpopulationsstrukturen in Nachkommenschaften von Buchenpopulationen

In jeder der sechs Herkunftsstichproben wurden mit einer STRUCTURE-Analyse zwei oder drei Subpopulationen gefunden (Abbildung 2), die eher im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht stehen als die Gesamtstichproben der jeweiligen Herkunft.

In natürlich verjüngten Buchenbeständen existieren Familienstrukturen, die als größere genetische Ähnlichkeit von Individuen in räumlicher Nachbarschaft mehrfach beschrieben wurden. Eine räumliche Autokorrelation bis ca. 30 m wurden sowohl mit neun Isoenzymmarkern von Dounavi (2000) als auch mit vier bzw. sechs Mikrosatellitenmarkern von Vornam et al. (2004) und Jump und Peñuelas (2007) in jedem Bestand festgestellt. Durch die wesentlich größere Zahl von 250 AFLP-Markern konnten von Jump und Peñuelas (2007) in derselben Untersuchung eine Autokorrelation bis ca. 110 m nachgewiesen werden. Nyári (2010) fand mit fünf Mikrosatellitenmarkern räumliche Autokorrelationen von ca. 30 m in einem deutschen und ca. 70 m in einem ungari-

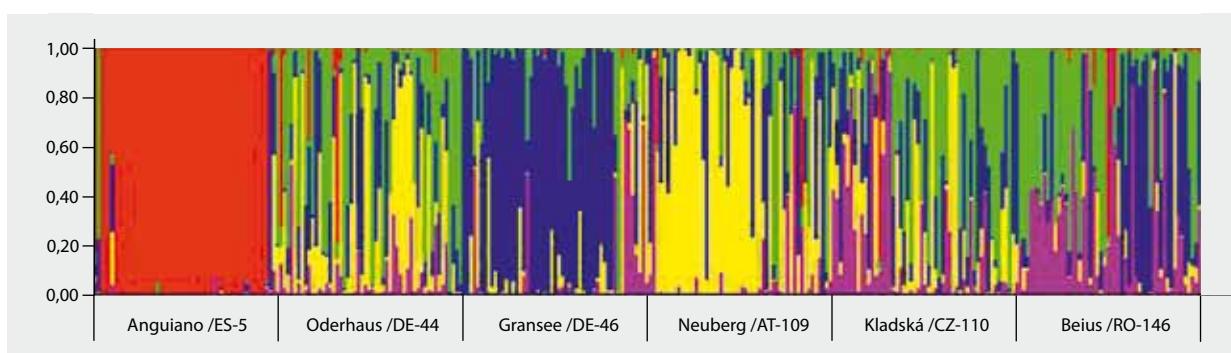


Abbildung 7

Zuordnung von 315 untersuchten Individuen der Buche zu fünf hypothetischen Populationen mit STRUCTURE (Individuen geordnet nach Herkünften)

schen Buchenbestand. Auch in der Naturverjüngung eines Buchenbestandes wurden genetische Differenzierungen zwischen räumlich getrennten Gruppen nachgewiesen, die sich wegen der begrenzten Pollen- (im Mittel 44 bis 57 m) und Samenverbreitung (im Mittel 11 m) herausgebildet hatten (Oddou-Muratorio et al., 2011).

Insgesamt liegen diese Größenordnungen in einem Bereich, bei dem mit dem gruppierten Auslegen von Netzen in räumlich verschiedenen Bereichen eines Bestandes unterschiedliche Teilpopulationen des Bestandes in einer Ernte erfasst werden. Subpopulationsstrukturen in Nachkommenschaften müssen deshalb als typisch für Saatgut aus natürlich verjüngten Buchenbeständen angesehen werden, die nach in der Praxis üblichen Methoden beerntet wurden.

Repräsentativität der Saatguternten bei sechs Buchenherkünften

Die Ergebnisse der Haplotypenanalyse (Tabelle 7) und die Neighbour-Joining-Dendrogramme (Abbildung 3) der Individuen je Herkunft lassen Rückschlüsse auf die Art der Saatguteinsammlung zu. Bei den fünf Herkünften Oderhaus /DE-44, Gransee /DE-46, Neuberg /AT-109, Kladská /CZ-110 und Beius /RO-146 kann eine Ausgewogenheit der relativen Anteile der Erntebäume angenommen werden. Das Vorliegen einer Halbmast im Bestand Gransee /DE-46 im Vergleich zu Vollmasternten bei den anderen vier Herkünften hat sich nicht nachweisbar auf die Repräsentativität, zumindest des für die Versuchsanlage verwendeten Ertejahrgangs, ausgewirkt. Ebenso scheint trotz des geringen Buchenanteils im Bestand Beius /RO-146 eine ausreichende wechselseitige Bestäubung und repräsentative Saatguternte stattgefunden zu haben. Unter Repräsentativität wird hier eine Beerntung einer ausreichenden Anzahl von Bäumen in ausgewogenen Mengenanteilen verstanden. Im Gegensatz dazu steht die Herkunft Anguiano /ES-5, die deutlich ausgeprägte Verwandtschaftsgruppen bis hin zu einer vermuteten Halbgeschwisterfamilie von zwölf Individuen zeigt. Diese Struktur lässt sich nicht allein mit der geringeren Anzahl von nur ca. zehn Erntebäumen im Vergleich zu ca. zwanzig Erntebäumen bei den anderen fünf Herkünften erklären. Hier müssen zusätzliche Faktoren beteiligt gewesen sein. Evtl. wurden deutlich weniger als zehn Bäume beerntet oder der Anteil der Saatgutmengen je Baum war sehr ungleich verteilt. Nähere Informationen zur Bestandesbeschreibung der sechs Herkünfte, zur Voll- bzw. Halbmast, zum Buchenanteil in den Ertebeständen und zur Anzahl der Erntebäume befinden sich bei Liesebach M (2012).

Genetische Variation innerhalb der Populationen

Zwei Populationen, Anguiano /ES-5 und Gransee /DE-46, haben eine geringerer genetischer Vielfalt, ausgedrückt als Anzahl Allele pro Locus, und eine geringere Heterozygotie als die anderen vier Herkünfte (Tabelle 6). Diese beiden Herkünfte sind auch diejenigen, welche bei einer Halbmast beerntet wurden, während für die anderen vier eine Vollmast dokumentiert wurde (Liesebach M, 2012). Die Stichprobenumfänge ($N = 50$ vs. $N = 53 \dots 55$) unterscheiden sich nur ge-

ringfügig und können den Unterschied in der Anzahl der Allele nicht erklären.

Ob jedoch das Vorhandensein einer Voll- bzw. Halbmast oder die genetische Zusammensetzung des gesamten Erntebestand selbst für die festgestellten Ergebnisse verantwortlich sind, kann aus den vorliegenden Daten nicht gefolgert werden. Dazu müssten mehr als nur sechs Bestände unterschiedlicher Zusammensetzung wiederholt beerntet werden. Eine teilweise differenzierende genetische Struktur von Nachkommenschaften aus zwei unterschiedlichen Ertejahren aus einem Altbestand wurde am Beispiel der Weißtanne nachgewiesen, jedoch ohne Informationen zur Anzahl der Erntebäume oder einer Halb- bzw. Vollmast (Hussendorfer und Konnert, 1998).

Für spanische Herkünfte, einschließlich einer Gruppe von Populationen bei Anguiano, wurde auch für Isoenzymmarker eine geringere genetische Vielfalt im Vergleich zu mittel- und südosteuropäischen Herkünften beschrieben (Comps et al., 2001).

Es konnten aus den genetischen Untersuchungen keine Hinweise auf eine mögliche genetische Ursache für das deutlich unter dem Mittel liegende Wachstum der Herkunft Kladská /CZ-110, wie z. B. eine erhöhte Inzuchtrate, festgestellt werden.

Genetische Variation zwischen den Populationen

Zwei unterschiedliche Verfahren, zum einen eine UPGMA-Clusteranalyse (Abbildung 4) mit vorgegebenen Populationen und zum anderen eine STRUCTURE-Analyse, bei der Individuen nur aufgrund ihres Genotyps verschiedenen Populationen zugeordnet werden (Abbildung 7), zeigten die deutliche Abgrenzung der spanischen von den anderen fünf Herkünften. Damit bestätigt sich ein weiteres Mal die unterschiedliche Abstammung aus verschiedenen eiszeitlichen Refugien von mittel- und südosteuropäischen Buchenvorkommen im Vergleich zu iberischen Vorkommen. Diese wurde in einer großen Metaanalyse, bei der Chloroplasten-DNA-Marker und nukleare Isoenzymmarker von ca. 400 Buchenpopulationen aus ganz Europa zusammen mit Pollenprofilen und Makrofossilien ausgewertet wurden, herausgearbeitet, um eiszeitliche Refugien zu identifizieren und die nacheiszeitliche Ausbreitung der Buche zu rekonstruieren (Magri et al., 2006).

Von den fünf Herkünften, die von einem oder mehreren südosteuropäischen Refugien abstammen, bilden die drei Herkünfte Kladská /CZ-110, Neuberg /AT-109 und Oderhaus /DE-44 von relativ kalten Standorten eine Gruppe mit größerer Ähnlichkeit und die beiden Herkünfte Beius /RO-146 und Gransee /DE-46 von relativ warmen Standorten eine andere Gruppe (Abbildung 4). Eine größere genetische Ähnlichkeit bei geringerer räumlicher Entfernung konnte nicht nachgewiesen werden. Alle Entfernungswerte zwischen den fünf Herkünften betragen jedoch mehr als 200 km. Unterdurchschnittliche genetische Abstände zwischen Populationen bei Isoenzymmarkern wurden mit geostatistischen Methoden für Entfernungswerte bis 200 km gefunden (Degen und Scholz, 1998). Räumliche Nachbarschaften bei diesen fünf

Herkünften entsprechen jedoch nicht der Gruppierung nach Jahresmitteltemperaturen, da sie nicht wegen ihrer Lage auf einem Nord-Süd-Gradienten, sondern wegen ihrer Höhenlage als eher kalt bzw. warm eingeordnet wurden.

Ob sich hinter den beiden mit der Temperatur assoziierten Gruppen (Dendrogramm in Abbildung 4) mit drei bzw. zwei Herkünften anpassungsrelevante genetische Strukturen verbergen, kann aus den Ergebnissen noch nicht abgeleitet werden. Es müssten wesentlich mehr Populationen genetisch charakterisiert werden und weitere Marker zum Einsatz kommen, um die Effekte von 1. eiszeitlichen Refugien, 2. ausgleichend wirkendem, wenn auch räumlich begrenztem Genfluss und 3. diversifizierender lokaler Selektion an vorliegende Umweltbedingungen voneinander zu trennen. Bisherige europaweite Untersuchungen mit überwiegend neutralen Markern konnten nur die Abhängigkeit der aktuellen genetischen Struktur von Buchenpopulationen von den jeweiligen eiszeitlichen Refugien (Comps et al., 2001; Magri et al., 2006) oder von der Fragmentierung von Populationen (Jump und Penuelas, 2006) nachweisen.

Ausblick

Von allen Bäumen liegen individuell zugeordnete Daten zum Durchmesser- und Höhenwachstum, zur Stammform sowie zum Austriebsverhalten und zur Herbstverfärbung für gemeinsame Auswertungen vor. Eine detaillierte Bearbeitung steht noch bevor und wird später dargestellt werden. Wenige Assoziationen deuten sich bereits an und bieten evtl. Ansatzzpunkte für weitere Untersuchungen, auch an den eingelagerten DNA-Proben.

Vorläufig bleibt festzustellen, dass genetisch hochwertiges Saatgut für Bestandesbegründungen einerseits eine An gepasstheit an den vorgesehenen Standort besitzen muss, andererseits aber auch ein hohes Anpassungspotential an sich potentiell ändernde Bedingungen mitbringen soll. Das erste kann mit geeigneten Herkunftsgebieten für die Saatguternte und entsprechenden Anbauempfehlungen gesichert werden. Um ein ausreichendes Anpassungspotential zu Verfügung zu haben, muss auch eine große und repräsentative genetische Variation gewährleistet sein. Ausgehend von hohen Individuenzahlen mit adäquater genetischer Variation ist dann ein Spielraum für Selektion und lokale Anpassungen gegeben. Eine entscheidende Bedeutung der generativen Reproduktion mit der damit verbundenen Rekombination der Erbanlagen im Anpassungsprozess von europäischen Buchenwäldern an Klimaänderungen wurde von Kramer et al. (2010) besonders hervorgehoben. Erkenntnisse, die aus der langjährigen Beobachtung von Herkunftsversuchen gewonnen werden, tragen dazu bei, das Anpassungspotential und die Leistungsfähigkeit von Populationen unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Ressourcen und Ökosysteme sowie dem Aspekt der Leistungsfähigkeit der Forstwirtschaft zu beurteilen.

Dank

Meiner Kollegin Jutta Buschbom möchte ich für einige kritische Bemerkungen zum Manuscript sowie besonders für den Hinweis zur Existenz des „STRUCTURE Harvesters“ herzlich danken. Ebenso danke ich den Gutachtern für wertvolle Hinweise.

Literatur

- Bohonak AJ (2002) IBD (Isolation By Distance) : a program for analyses of isolation by distance. *J Hered* 93:153-154
- Brookfield JFY (1996) A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Mol Ecol* 5:453-455
- Buiteveld J, Vendramin GG, Leonardi S, Kramer K, Geburek T (2007) Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *For Ecol Manage* 247:98-106
- Buschbom J (2010) FormatIn - transformation of genotypic data associated with population, family and stage information : version 1.2 [online]. Zu finden in <<http://www.vti.bund.de/de/startseite/institute/fg/software.htm>> [zitiert am 09.10.2012]
- Chakraborty R, Andrade MD, Daiger SP, Budowle B (1992) Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications. *Ann Hum Genet* 56:45-57
- Chybicki IJ, Burczyk J (2009) Simultaneous estimation of null alleles and inbreeding coefficients. *J Hered* 100:106-113
- Comps B, Gömöry D, Letouzey J, Thiebaut B, Petit RJ (2001) Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* 157:389-397
- Comps B, Thiebaut B, Paule L, Merzeau D, Letouzey J (1990) Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe : spatial differentiation among and within populations. *Heredity* 65:407-417
- Crawford NG (2010) SMOGD : software for the measurement of genetic diversity. *Mol Ecol Resources* 10:556-557
- Degen B, Scholz F (1998) Spatial genetic differentiation among populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in western Germany as identified by geostatistical analysis. *Forest Genetics* 5:191-199
- Demesure B, Comps B, Petit RJ (1996) Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50:2515-2520
- Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm (with discussion). *J R Stat Soc B* 39:1-38
- Dounavi A (2000) Familienstrukturen in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica*). Göttingen : Univ, 142 p
- Dumolin S, Demesure B, Petit RJ (1995) Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. *Theor Appl Genet* 91:1253-1256
- Earl DA, vonHoldt BM (2011) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservat Genetics Res* 4(2):359-361
- Gerlach G, Jueterbock A, Kraemer P, Deppermann J, Harmand P (2010) Calculations of population differentiation based on GST and D : forget GST but not all of statistics! *Mol Ecol* 19:3845-3852
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59:1633-1638
- Hussendorfer E, Konnert M (1998) Untersuchungen zur genetischen Representativität von Prüfliegern in Provenienzversuchen m Beispiel der Weißtanne. *Allg Forst Jagdzeitg* 169:61-70
- Jin L, Chakraborty R (1994) Estimation of genetic distance and coefficient of gene diversity from single-probe multilocus DNA fingerprinting data. *Mol Biol Evol* 11:120-127
- Jost L (2008) GST and its relatives do not measure differentiation. *Mol Ecol* 17:4015-4026

- Jump AS, Hunt JM, Martinez-Izquierdo JA, Penuelas J (2006) Natural selection and climate change : temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. Mol Ecol 15:3469-3480
- Jump AS, Penuelas J (2006) Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. Proc Nat Acad Sci USA 103:8096-8100
- Jump AS, Peñuelas J (2007) Extensive spatial genetic structure revealed by AFLP but not SSR molecular markers in the wind-pollinated tree, *Fagus sylvatica*. Mol Ecol 16:925-936
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Mol Ecol 16:1099-1106
- Konnert M, Ziehe M, Tröber U, Maurer WD, Janßen A, Sander T, Hussendorfer E, Hertel H (2000) Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland : gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. Forst Holz 55:403-408
- Kramer K, Buitenveld J, Forstreuter M, Geburek T, Leonardi S, Menozzi P, Povilon F, Schelhaas MJ, Teissier du Cros E, Vendramin GG, van der Werf DC (2008) Bridging the gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive potential of European beech. Ecol Model 216:333-353
- Kramer K, Degen B, Buschbom J, Hickler T, Thuiller W, Sykes MT, de Winter W (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change : range, abundance, genetic diversity and adaptive response. Forest Ecol Manage 259:2213-2222
- Langella O (2010) Populations : version 1.2.31 [online]. Zu finden in <<http://bioinformatics.org/~tryphon/populations/>> [zitiert am 09.10.2012]
- Lefèvre S, Wagner S, Petit RJ, De Lafontaine G (2012) Multiplexed microsatellite markers for genetic studies of beech. Mol Ecol Resources 12:484-491
- Liesebach M (2012) Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. Landbauforsch 62(4):159-168
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, Dupanloup I, Geburek T, Gömöry D, Lataowa M, Litt T, Paule L, Roure JM, Tantau I, Knaap WOvd, Petit RJ, Beaujieu J-Ld (2006) A new scenario for the quaternary history of European beech populations : palaeobotanical evidence and genetic consequences. New Phytol 171:199-221
- Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. Mol Ecol 7:639-655
- Maurer W, Cremer E, Degen B, Konnert M, Tröber U (2008) Erfassung genetischer Strukturen wichtiger Baumarten : Teillos 1: Erfassung der genetischen Struktur der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) als Grundlage für ein genetisches Monitoring wichtiger Waldbauarten in Deutschland [online]. Zu finden in: <http://www.ble.de/SharedDocs/Downloads/03_Forschungsfoerderung/04_BiologischeVielfalt/ProjektberichtRotbuche.html> [zitiert am 10.10.2012]
- Merzeau D, Comps B, Thiébaut B, Letouzey J (1994) Estimation of *Fagus sylvatica* L mating system parameters in natural populations. Ann For Sci 51:163-173
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc Nat Acad Sci USA 70:3321-3323
- Nyári L (2010) Genetic diversity, differentiation and spatial genetic structures in differently managed adult European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands and their regeneration. Forstarch 81:156-164
- Oddou-Muratorio S, Klein EK, Vendramin GG, Fady B (2011) Spatial vs. temporal effects on demographic and genetic structures : the roles of dispersal, masting and differential mortality on patterns of recruitment in *Fagus sylvatica*. Mol Ecol 20:1997-2010
- Oddou-Muratorio S, Vendramin GG, Buitenveld J, Fady B (2009) Population estimators or progeny tests : what is the best method to assess null allele frequencies at SSR loci? Conservat Genet 10:1343-1347
- Page RDM (2001) TreeView : tree drawing software for Apple Macintosh and Microsoft Windows. Version 1.6.6 [online]. Zu finden in <<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rod.html>> [zitiert am 09.10.2012]
- Pastorelli R, Smulders MJM, Van't Westende WPC, Vosman B, Giannini R, Vettori C, Vendramin GG (2003) Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. Mol Ecol Notes 3:76-78
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155:945-959
- Rousset F (2008) GENEPOP'007 : a complete re-implementation of the gene-pop software for Windows and Linux. Mol Ecol Resources 8:103-106
- SAS for Windows, version 9.2, SAS Inst, Cary, NC, USA
- Scalfi M, Troggio M, Piovani P, Leonardi S, Magnaschi G, Vendramin GG, Menozzi P (2004) A RAPD, AFLP and SSR linkage map, and QTL analysis in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Theor Appl Genet 108:433-441
- Seifert S (2011) Variation of candidate genes related to climate change in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Göttingen : Univ, 134 p
- Storey JD, Tibshirani R (2003) Statistical significance for genomewide studies. Proc Nat Acad Sci 100:9440-9445
- Tanaka K, Tsumura Y, Nakamura T (1999) Development and polymorphism of microsatellite markers for *Fagus crenata* and the closely related species, *F. japonica*. Theor Appl Genet 99:11-15
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Molecular Ecology Notes 4: 535-538
- Vornam B, Decarli N, Gailing O (2004) Spatial Distribution of Genetic Variation in a Natural Beech Stand (*Fagus sylvatica* L.) Based on Microsatellite Markers. Conservation Genetics 5: 561-570

Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte

Uwe Schmitt*, Jeong-Wook Seo**, Wolf-Ulrich Kriebitzsch***, Silvio Schüler**** und Tanja Potsch*

Zusammenfassung

Die Holzbildungsdynamik bei Rot-Buchen (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte wurde für die Vegetationsperioden 2005 und 2006 an einem Standort nahe Kiel /DE und für 2006 an einem Standort nahe Wien /AT untersucht. Von den sechs ausgewählten Herkünften (2x DE, AT, RO, ES, CZ) standen pro Versuchsjahr jeweils zwei Versuchsbäume zur Verfügung. Beginn, Verlauf und Ende der Holzbildung wurden bestimmt, indem von April bis September in 1- bis 2-wöchigem Abstand radial verlaufende Einstiche mit einer dünnen Stahlnadel in das Xylem erfolgten. Diese auch Pinning genannte Technik induziert Wundgewebe, das nach der Vegetationsperiode lichtmikroskopisch klar abzutrennen ist gegen Xylem, das bis zum Einstichdatum gebildet wurde. Bei allen Versuchsbäumen verlief die Holzbildung nach einer leichten S-Kurve mit allmählichem Beginn, gefolgt von einer Phase maximaler Holzbildung, die dann wiederum in eine Ausklingphase mündete. Wegen des zum Teil stark azentrischen Wuchses der Bäume wurden die Zuwachsraten ausschließlich als Prozentwerte errechnet. Die Dauer der Holzbildung umfasste an beiden Standorten einen Zeitraum von etwa vier Monaten mit einem Beginn bei den meisten Bäumen in der zweiten Maihälfte und einem Ende der Holzbildung um die Septembermitte. Herkunftsspezifische Besonderheiten waren nicht zu erkennen, auch wenn die Versuchsbäume der wärmeren Herkünfte eine Tendenz zu einem etwas späteren Einsetzen der Holzbildung zeigten sowie eine leichte Verzögerung im Verlauf. Die Umgebungstemperatur scheint keine dominierende Rolle insbesondere zur Initiierung der Holzbildung zu spielen.

Schlüsselwörter: Rot-Buche, *Fagus sylvatica*, Herkünfte, Holzbildungsdynamik, Pinning-Technik

Abstract

Wood formation dynamics for different provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.)

Wood formation dynamics were investigated for six different provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.) for the vegetation periods 2005 and 2006 at a site near Kiel /DE and for the vegetation period 2006 at a site near Vienna /AT. Two trees per year and provenance (2x DE, AT, RO, ES, CZ) were analysed. Onset, course and end of wood formation were determined by inserting a thin steel needle into the outer xylem in 1- or 2-week intervals. This so called pinning induces the formation of wound tissue, which clearly indicates the amount of xylem laid down until the individual pinning date as revealed by light microscopy after the vegetation period. Wood formation in all trees followed an S-curve with a short and slowly starting early stage, a middle stage with distinctly increased wood formation and a slowly decreasing stage at the end of the vegetation period. Because of partly extremely acentric growing stems, wood formation was evaluated as relative increment. At both experimental sites, wood formation lasted nearly four months with a beginning in the second half of May and an end around the middle of September. According to tree curves, provenance-specific characteristics of duration and course were not recorded, although a certain tendency of a slightly delayed wood formation might exist for the three origins with warmer yearly average temperatures. It seems that temperature does not play a dominant role especially for the initiation of wood formation.

Keywords: European beech, *Fagus sylvatica*, provenances, wood-formation dynamics, 'pinning'-technique

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Holzforschung, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

** Universität Greifswald, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, Grimmer Str. 88, 17487 Greifswald

*** ehemals Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Weltforstwirtschaft, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

**** Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft, Institut für Waldgenetik, Hauptstr. 7, A-1140 Wien, Österreich

Kontakt: uwe.schmitt@vti.bund.de

Einleitung

Jahrringe von Bäumen in der gemäßigten Klimazone sind das Ergebnis eines ausgeprägten Wetterwechsels zwischen Sommer und Winter. Dadurch kommt es in der Regel zu einer stark eingegrenzten Holzbildungsphase, gefolgt von einer ausgedehnten Ruhephase zwischen Spätsommer/Herbst und Frühjahr/Frühsummer (Schweingruber, 1983). Das Kambium als sekundäres Meristem ist für die Holzbildung mit nachfolgender Differenzierung und Ausprägung anatomischer Charakteristika verantwortlich, die sowohl von Pflanzen-endogenen als auch von exogenen Faktoren wie beispielsweise Boden und Klima gesteuert werden (u. a. Larcher, 2003; Vaganov et al., 2006).

Endogen bedingt sind vor allem die baumartspezifischen anatomischen Merkmale, die für Holzartenbestimmungen genutzt werden können (IAWA, 1989; 2004). Dennoch gibt es eine erhebliche baumartspezifische genetische Variabilität beispielsweise für Buchen in Mitteleuropa, die als Voraussetzung für erfolgreiche Anpassungsstrategien auch im Zuge des Klimawandels angesehen wird (Konnert, 2007). Roloff und Rust (2008) berichten in diesem Zusammenhang für Buchen verschiedener Herkünfte von unterschiedlicher Trockenstresstoleranz, die genetisch festgelegt ist. Neuerdings werden molekulargenetische Methoden eingesetzt, um innerhalb einer Baumart geographisch unterscheidbare Linien zu identifizieren, die für einen Herkunftsnauschweis von Holz und Holzprodukten herangezogen werden (Degen und Höltken, 2011).

Exogene Faktoren wie Temperatur, Niederschlag, Tageslänge oder auch die Wasserverfügbarkeit im Boden modifizieren einerseits qualitativ die Jahrringstrukturen durch Verschiebungen in den Zellartenanteilen, andererseits aber auch quantitativ die Jahrringbreiten. Hieraus ergeben sich die charakteristischen Jahrringabfolgen unterschiedlich breiter Jahrringe. Diese im Holz quasi gespeicherte Information wird in der holzbiologischen Teildisziplin der Dendrochronologie zur Datierung von Holz und in der Dendroklimatologie zur Rekonstruktion des Klimas in bestimmten Regionen genutzt (u. a. Fritts, 1976).

Diese exogenen klimatischen Einflussfaktoren sind hauptsächlich für die Dauer der Holzbildung verantwortlich, insbesondere für den Beginn nach der winterlichen Ruhephase, für die Intensität der Holzbildung in Form der Teilungshäufigkeit im Kambium und für die Geschwindigkeit der Zelldifferenzierung. In der Regel wirken diese Einflüsse indirekt über das Phytohormonsystem der Bäume auf die Holzbildung (e.g. Aloni, 1995; 2007; Savidge, 1996), können aber auch direkt die Zellteilungsrate des Kambiums mitbestimmen (Larson, 1994). In borealen Wäldern spielen offenbar die Frühjahrs- und Sommertemperaturen eine große Rolle für den Beginn der Holzbildung nach der winterlichen Ruhephase sowie die Frühholzbildung, wenn auch offenbar andere Faktoren wie beispielsweise Tageslänge oder Niederschlagsmenge beteiligt sind (Seo et al., 2008). Allerdings gibt es auch Anzeichen dafür, dass sich in den vergangenen Jahren hohe Sommertemperaturen bei Kiefern in der borealen Zone eher negativ auf die Holzbildung ausgewirkt haben

(Seo et al., 2011). In temperierten Zonen oder auch teilweise im alpinen Bereich scheinen hingegen eher die Niederschlagsmengen und die Wasserversorgung im Boden mit der Intensität und Dauer der Holzbildung positiv zu korrelieren (u. a. Oberhuber und Gruber, 2010). Diese Zusammenhänge wurden zumeist für Nadelbäume ermittelt, für Laubbäume gibt es nur wenige vergleichbare Untersuchungen (Schmitt et al., 2000, 2004, Čufar et al., 2008). Vor diesem Hintergrund können erweiterte Kenntnisse der intra-annuellen Holzbildungsdynamik der Buche zu einer besseren Einschätzung der Einflüsse von Umweltfaktoren beitragen und auch die Diskussion über die Zukunft der Buche in Mitteleuropa bei sich ändernden Umweltbedingungen unterstützen (s. a. Bolte, 2005; Kölling et al., 2007).

In der vorliegenden Arbeit wird die Holzbildungsdynamik von sechs ausgewählten Buchenherkünften (Liesebach M, 2012) dargestellt und dahingehend bewertet, ob sie sich an zwei standörtlich sehr verschiedenen Wuchsarten und in zwei Vegetationsperioden hinsichtlich des Einflusses der auf sie einwirkenden Umgebungsparameter unterschiedlich verhält. Hierfür wurde aus verschiedenen Methoden, die eine hohe zeitliche Auflösung gewährleisten, die Pinning-Technik (Wolter, 1968; Seo et al., 2007; Mäkinen et al., 2008) ausgewählt, weil sie wegen der minimalen Verletzungen die jungen Versuchsbäume am wenigsten beeinträchtigt.

Material und Methoden

Die vom Thünen-Institut für Forstgenetik in Großhansdorf bei Hamburg und vom Institut für Waldgenetik der Bundesforschungsanstalt für Wald, Naturgefahren und Landschaft in Wien für die Untersuchungen zur Verfügung gestellten Bäume befanden sich auf den Versuchsflächen Schädtbek nahe Kiel sowie Gablitz nahe Wien, die 1995 angelegt wurden und Teil eines internationalen Herkunftsversuchs sind. Je zwei Bäume von sechs ausgewählten Herkünften (Tabelle 1) wurden 2005 in Schädtbek und an beiden Wuchsarten im Jahr 2006 untersucht (Details siehe Liesebach M, 2012).

Tabelle 1

Bezeichnungen und Nummerierungen der sechs ausgewählten Buchenherkünfte mit Angaben von mittlerer Jahressdurchschnittstemperatur sowie mittlerer Jahresniederschlagsmenge. Die Farbgebung der Herkunft-Nummern ist auch für die Einzelbaumkurven in den Abbildungen 4a bis c übernommen (nach Liesebach M, 2012).

Nr.	Herkunft	Land	Temperatur	Niederschlag
5	Anguiano	ES	11,7 °C	537 mm
44	Oderhaus	DE	5,1 °C	1.107 mm
46	Gransee	DE	8,1 °C	571 mm
109	Neuberg-Mürzsteg	AT	4,9 °C	1.428 mm
110	Kladská	CZ	5,9 °C	814 mm
146	Beiș-Bihor	RO	9,6 °C	720 mm

Zur Bestimmung der Holzbildungsdynamik während der Vegetationsperiode wurde die so genannte Pinning-Methode eingesetzt (Wolter, 1968; s. a. Seo et al., 2007). Hierbei erfolgten bei den Versuchsbäumen in 1- bis 2-wöchigem Abstand von Anfang April bis Ende September 2005 (Standort Schädtbek) und 2006 (Standorte Schädtbek und Gablitz) mit einer ca. 1,2 mm dicken Stahlnadel Einstiche senkrecht zur Stammachse und in radialer Richtung durch die Rinde in den äußeren Holzbereich. Um den Einstichkanal herum, insbesondere im Bereich des Kambiums, setzten unmittelbar nach dem Einstich Wundreaktionen ein. Diese Wundreaktionen führten im Verlauf der Vegetationsperiode zu einer im Lichtmikroskop meist klar erkennbaren Abgrenzung von Holzgewebe, das unbeeinflusst vor dem Einstich gebildet wurde, gegen Gewebe, das verwundungsbedingte Modifizierungen aufweist und nach dem Einstich auf das reguläre Holzgewebe aufgelagert wurde. Dieses Wundgewebe besteht zu einem hohen Anteil aus parenchymatischen Zellen, Gefäße fehlen vielfach und auch die radiale Orientierung des Zellgefüges ist aufgehoben. Die Trennzone zwischen den beiden Gewebebereichen diente zur Bestimmung des Holzanteils, der bis zum Einstich gebildet wurde. Bisweilen degenerierten entlang des Einstichkanals Zellen des Kambiums und der Xylem-Differenzierungszone engräumig, wodurch ebenfalls die bis zum Einstichdatum erfolgte Holzbildung mikroskopisch bestimmt werden konnte (Abbildung 1).

Pro Pinning-Termin wurden drei Einstiche vorgenommen, wobei diese in einer Stammhöhe zwischen 50 cm und 150 cm meist spiraling um den gesamten Stamm herum erfolgten. Es wurde stets darauf geachtet, dass die Einstiche mindestens 3 bis 4 cm in axialer Richtung voneinander entfernt waren, damit sich die Wundreaktionen nicht gegenseitig beeinflussen. Die Versuchsbäume wurden nach der Vegetationsperiode im Oktober oder November gefällt.

Nach der Fällung wurden die Stammbereiche mit den auf der Rinde gekennzeichneten Einstichen im Labor folgendermaßen aufgearbeitet: mit Säge, Stecheisen und Rasierklingen erfolgten Entnahme und Zuschnitt der Einstichbereiche, die den Einstichkanal enthielten sowie benachbartes Gewebe, das radial bis in den vorjährigen Jahrring reichte. Die Rinde wurde nicht entfernt. In tangentialer und radialer Richtung erreichten die Proben eine Größe von 8 bis 10 mm sowie 6 bis 8 mm in axialer Richtung.

Die Probenstücke wurden nach der Entnahme direkt für einige Stunden in demineralisiertes Wasser überführt und danach für 3 bis 4 Tage in 30%iges Polyethylenglykol (PEG 2000) bei 60 °C eingelegt. In dieser Zeit verdunstete das Wasser in dem PEG/Wasser-Gemisch nahezu vollständig. Das Restwasser im Probengewebe wurde in einem weiteren Infiltrationsschritt durch PEG 2000 ersetzt, indem das Gewebe für 2 bis 3 Tage in reinem PEG 2000 eingelegt und dann wiederum bei 60 °C in einem Wärmeschrank getrocknet wurde. Die so infiltrierten Proben wurden danach in Einbettförmchen überführt, die wiederum mit PEG 2000 aufgefüllt wurden. Nachdem spezielle Kunststoffhalter auf die Einbettförmchen gesetzt wurden, erfolgte für 12 bis 24 Stunden die Aushärtung in einem Kühlschrank bei etwa 4 °C. Nach Aushärtung und dem Herauslösen der eingebetteten Proben

aus den Förmchen wurden mit einem Rotationsmikrotom 8 µm dünne Schnitte angefertigt, die sukzessiv in 1 % wässrigem Safranin und 1 % wässrigem Astrablau gefärbt wurden. Das Eindeckeln auf Glasobjektträgern erfolgte mit Glycerin.



Abbildung 1

Standort Gablitz,,Pinning'-Einstich am 1. August 2006: Lichtmikroskopische Aufnahme einer „Pinning'-Zone mit Einstichkanal (Pfeilspitze) und unbeeinträchtigter Holzbildungszone bis zum Datum des Einstichs (blaue Doppelpfeile). Gemessen wurde stets von der Jahrringgrenze des vorigen Jahres (JG) entweder bis zu einer Zone mit kollabierten, abgestorbenen Zellen des Kambiums und Teilen der Differenzierungszone nahe des Einstichkanals oder bis zur Zone aus nach dem Einstich gebildetem, modifiziertem Gewebe (gelber Pfeil).

Für die Zuwachsmessungen an den Schnitten wurde ein Olympus BX51-Mikroskop mit der Software Cell^AF® verwendet. Entsprechend der in Abbildung 1 dargestellten anatomischen Unterschiede zwischen Holzgewebe, das vor und nach dem Einstich gebildet wurde, konnten die jeweiligen Zuwachswerte direkt gemessen werden. An den Einstichzonen wurde gleichzeitig auch die gesamte Jahrringbreite beiderseits des Einstichkanals gemessen, um eine Bezugsgröße zum gebildeten Holz zu erhalten. Diese Werte wurden dann für jedes Einstichdatum prozentual auf die Gesamtjahrringbreite am Einstich bezogen (s. a. Grotta et al., 2005). Je nach Schnitt- und Probenqualität wurden pro Einstichdatum eines Versuchsbaumes jeweils Mittelwerte aus zwei bis vier Einzelmessungen gebildet.

Die so genannten "degree days" (d.d.) oder Gradtage in Abbildung 6 als Maß für erforderliche Wärmesummen bis

zum Einsetzen physiologischer Vorgänge nach der Winterruhe wurden nach einem Modell von Sarvas (1972) berechnet. In der vorliegenden Arbeit ist die Berechnung auf das Einsetzen der Holzbildung am jeweiligen Standort bezogen. Grundlagen für dieses Modell sind die durchlaufende Tagesnummerierung im jeweiligen Versuchsjahr und die aufgezeichneten Temperatur-Tagesmittelwerte am Versuchsort. Es wurden nur Tagesmittel über dem vorgegebenen Schwellenwert von 5 °C verwendet und die Differenz aus Tagesmittel und Schwellenwert gebildet (T_{Diff}). Tagesmittelwerte $T_i \leq +5$ °C wurden auf $T_{\text{Diff}} = 0$ gesetzt. Die „degree days“ wurden dann als Summe aus den Einzelwerten ($T_{\text{Diff}})_i$ und nach folgender Formel berechnet:

$$\text{d.d.} = \sum_{i=j}^{365} (T_{\text{Diff}})_i // T_{\text{Diff}} = (T_i - 5) \text{ bei } T_i > 5$$

Ergebnisse und Diskussion

Die bereits von Wolter (1968) beschriebene Pinning-Methode ist eine Technik, bei der mit Hilfe von dünnen Nadeln durch die Rinde und das Kambium in das Holz gestochen wird, um Daten zur intra-annuellen Holzbildungsdynamik mit hoher zeitlicher Auflösung zu erhalten (u. a. Nobuchi et al., 1995; Dünisch et al., 2002; Schmitt et al., 2004). Die Proben, die nach der jeweiligen Vegetationsperiode aus dem Baum entnommen werden, entwickeln an der Einstichstelle neben den bereits beschriebenen und zur Identifizierung des Zuwachses benutzten Wundgewebebereiche mitunter auch sehr ausgeprägte Kallusgewebe (Abbildung 2).

Ein solcher Kallus überwallt den Einstichkanal während der Vegetationsperiode und lässt durch Komprimieren der zuletzt gebildeten Xylemzellen bisweilen den Zuwachs nur unzureichend erkennen, wie an den untersuchten Buchenproben mehrfach festgestellt wurde. Zusätzlich kann eine Wundgewebebildung so stark stimuliert werden, dass auch in weiteren Bereichen um die Einstichstelle herum deutlich mehr Gewebe aufgelegt wird als in Bereichen ungestörter Jahrringbildung. Dieses Phänomen führte in einigen der in dieser Untersuchung verwendeten Proben dazu, dass um die Einstichstelle keine Vergleichswerte zur Breite des Gesamtjahrrings ermittelt werden konnten. So zeigten jeweils ein Probenbaum der Herkünfte Oderhaus /DE (44) und Neuberg-Mürzsteg /AT (109) aus der Versuchsserie Schädtbek 2005 und ein Probenbaum der Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) aus der Serie Schädtbek 2006 so große Datenlücken, dass diese unvollständigen Datenreihen nicht verwendet werden konnten. Ferner bildete am Standort Schädtbek ein Probenbaum der Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) im Jahr 2006 an manchen untersuchten Stellen des Stamms einen extrem schmalen Jahrring, weshalb keine zufriedenstellenden Messungen möglich waren. Diese Tatsache ist auch Ausdruck einer stark azentrischen Jahrringbildung in manchen Bäumen, die die Messungen zusätzlich erschwerten. Minimum und Maximum der Jahrringbreiten erreichten beispielsweise für Baum 41 der Herkunft Kladská /CZ (110) die

Werte 3,51 mm und 6,36 mm, für Baum 22 der Herkunft Beijs-Bihor /RO (146) die Werte 4,26 mm und 8,54 mm. Dies wiederum hatte zur Folge, dass wir keine absoluten Zuwachswerte einsetzen konnten, sondern nur die prozentualen Anteile des Zuwachses im Vergleich zur Gesamtjahrringbreite an der jeweiligen Einstichstelle.

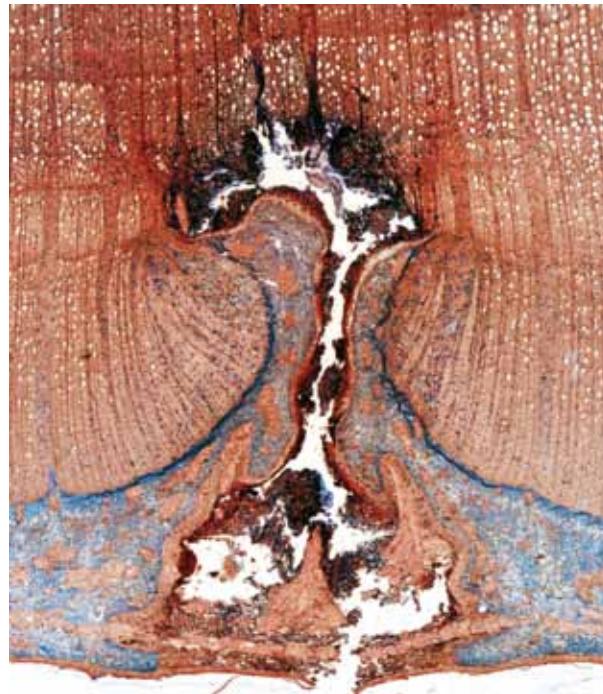
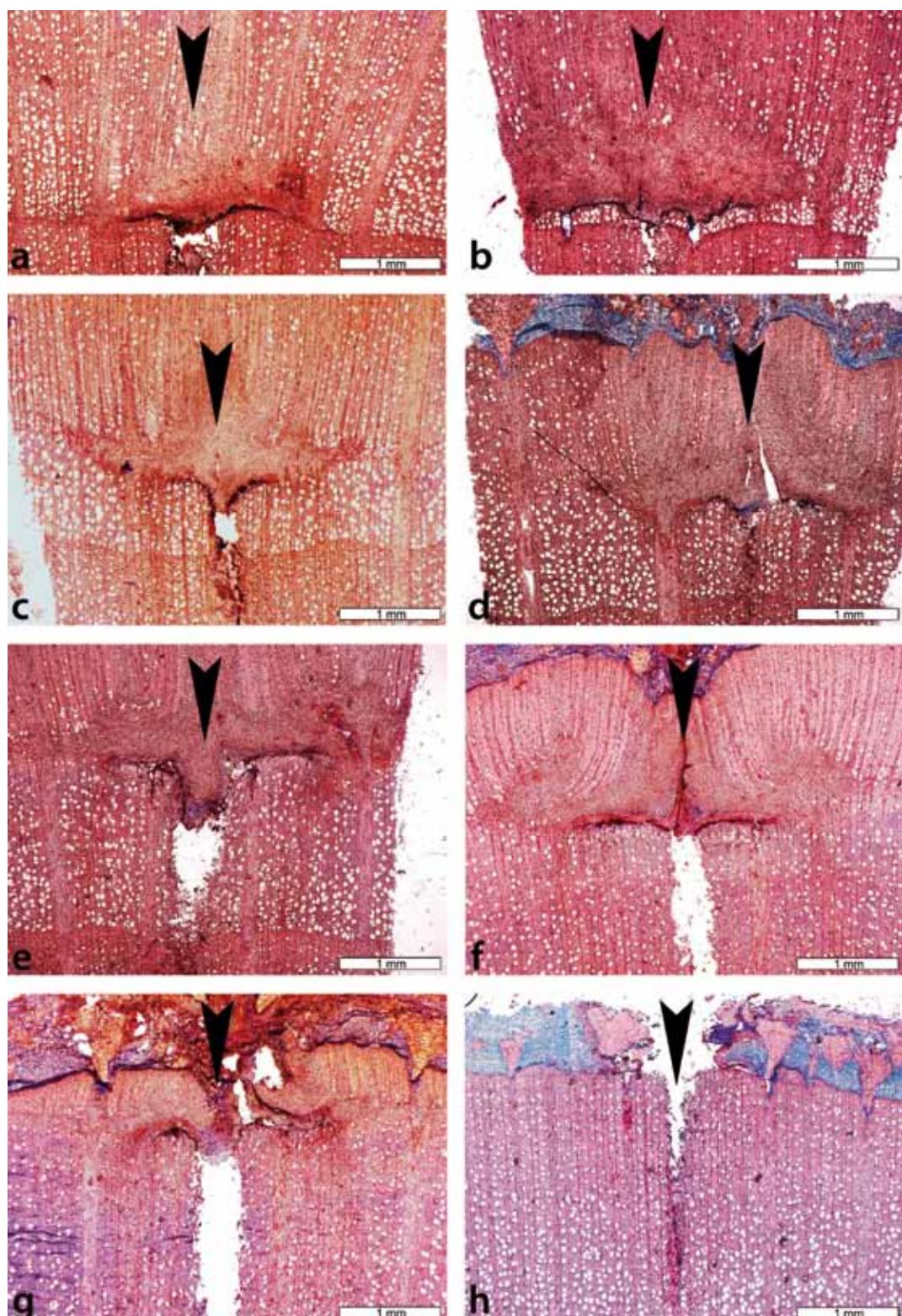


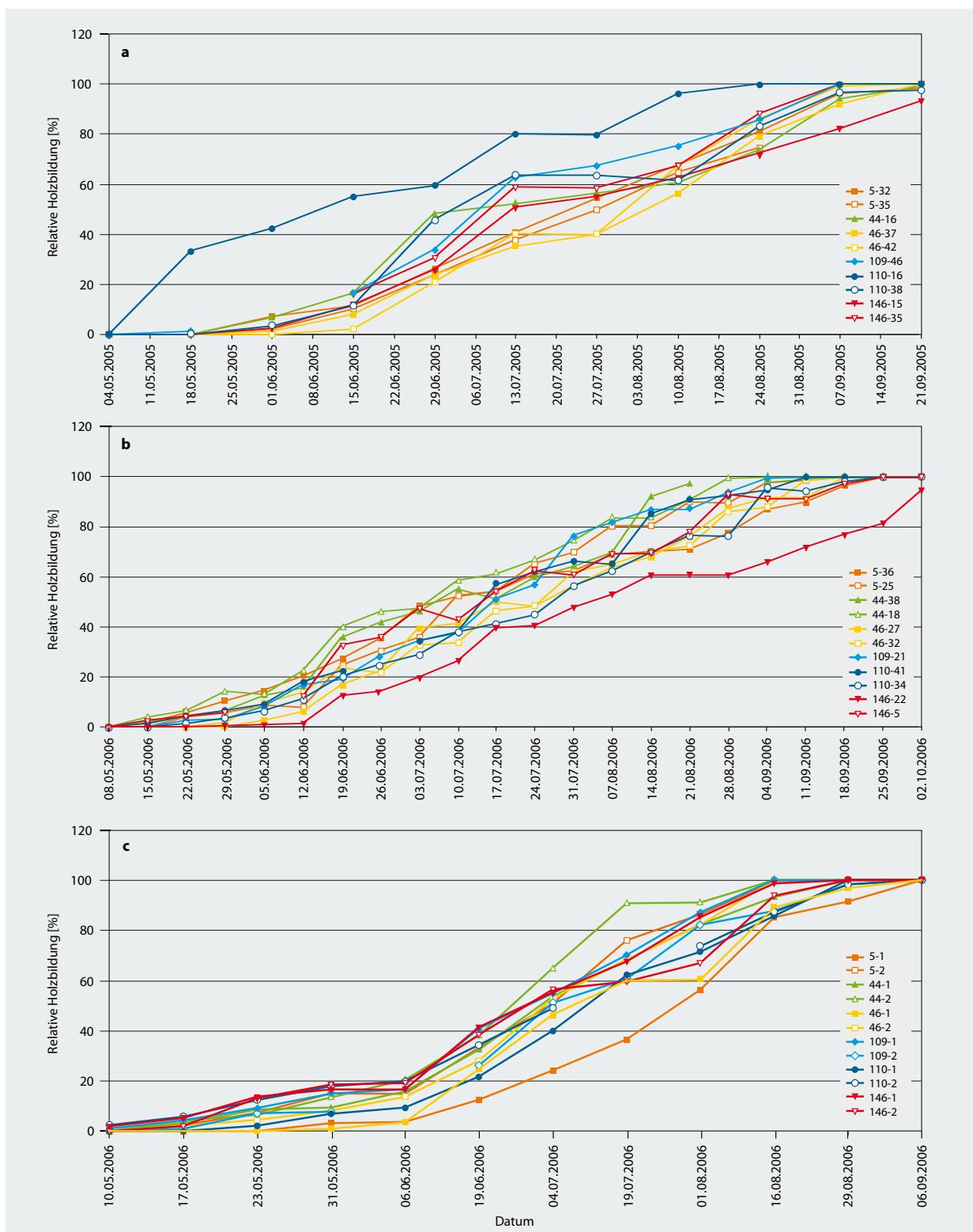
Abbildung 2

Standort Schädtbek, „Pinning“-Einstich am 19. Juni 2006 (Herkunft Anguiano /ES (5), Baum Nr. 25). Starke Kallusbildung durch das „Pinning“, wodurch die Werte der Jahrringbreite nahe des Einstichkanals deutlich erhöht sind.

Abbildung 3 zeigt am Beispiel des Versuchsbaumes zwei der Herkünfte Anguiano /ES (5) (Standort Gablitz) für einige ausgewählte Einstichdaten die mikroskopische Darstellung des Holzbildungsverlaufs während der Vegetationsperiode 2006. Danach war im April noch kein Beginn der Holzbildung nachzuweisen (Abbildung 3a). Wenn man den Einstichkanal im 2005 gebildeten, also vorjährigen Xylem betrachtet, so ist dieser an der Grenze zum Jahrring des Versuchsjahres 2006 durch Wundgewebe verschlossen, das erst allmählich in reguläres Xylem übergeht. Es ist kein Übergang von regulärem, vor dem Einstich gebildetem Xylem und wundbedingt modifiziertem Xylem ausgebildet. Dies lässt eindeutig den Schluss zu, dass der Einstich vor Beginn der Holzbildung erfolgte. Zum Zeitpunkt 31. Mai (Abbildung 3b) ist hingegen am Einstichkanal nahe der Jahrringgrenze 2005/2006 eine deutliche Zone aus im Versuchsjahr neu gebildetem Xylem mit einigen Zellreihen und deutlichen Frühholzgefäß zu erkennen. Die Abgrenzung zu nach dem Einstich gebildetem, wund-modifiziertem Xylem ohne große Gefäße ist klar. Für die Zeitpunkte 4. und 9. Juli sowie 1. August (Abbildung 3c bis e) sind unbeeinträchtigtes und modifiziertes

**Abbildung 3**

Mikroskopische Abbildungen zur Ermittlung des Holzbildungsverlaufs. Gablitz/Versuchsserie 2006, Herkunft Anguiano /ES (5), Baum Nr. 1. Die Pfeilspitzen markieren jeweils den 'pinning'-Kanal. a: Einstich am 4. April 2006. Die Holzbildung hat noch nicht begonnen, da ausschließlich modifiziertes Xylem an der Jahrringgrenze aufgelegt ist. b: Einstich am 31. Mai 2006. Deutliche Holzbildung im Versuchsjahr erkennbar. c: Einstich am 4. Juli 2006. Holzbildung im Versuchsjahr fortgeschritten. d: Einstich am 19. Juli 2006. Etwa 40 % des gesamten Jahrrings gebildet. e: Einstich am 1. August 2006. Frühholzbildung abgeschlossen und Spätholzbereich schon erkennbar. f: Einstich am 16. August 2006. Starker Kalluswulst an der Einstichstelle, Holzbildung noch nicht abgeschlossen. g: Einstich am 29. August 2006. Holzbildung bis auf wenige Zellreihen abgeschlossen. h: Einstich am 20. September 2006. Holzbildung abgeschlossen, da kein modifiziertes Gewebe nach dem Einstich aufgelegt.

**Abbildung 4**

a: Holzbildungskurven aller Versuchsbäume am Standort Schädtbek für 2005. Die Holzbildung beginnt meist gegen Mitte Mai und endet in der zweiten/dritten Septemberwoche. Je ein Versuchsbau der Herkünfte Oderhaus /DE (44) und Neuberg-Mürzsteg /AT (109) konnte wegen unzureichender Probenqualität nicht gemessen werden.

b: Holzbildungskurven aller Versuchsbäume am Standort Schädtbek für 2006. Die Holzbildung beginnt meist in der zweiten/dritten Maiwoche und endet meist bis zum Ende der dritten Septemberwoche. Ein Versuchsbau der Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) konnte wegen unzureichender Probenqualität nicht gemessen werden.

c: Holzbildungskurven aller Versuchsbäume am Standort Gablitz für 2006. Die Holzbildung beginnt meist in der ersten Maihälfte und endet vorwiegend in der ersten Septemberwoche.

Xylemgewebe, die vor und nach dem Einstich gebildet wurden, ebenfalls klar voneinander abgegrenzt. Je später der Einstich in der Vegetationsperiode gesetzt wurde, umso breiter war die bis zum Einstich gebildete Xylemzone. Zum Ende der Vegetationsperiode und während der gegenüber dem Frühholz deutlich langsamer verlaufenden Spätholzbildung führte der Einstich mit der Stahlnadel zu einer starken Stimulierung der Holzbildung mit einem bisweilen mächtigen Kallus, der den Einstichkanal überwallt (Abbildung 3f bis g). Auch hier war eine leicht zu identifizierende Trennlinie zwischen unmodifiziertem und modifiziertem Gewebe zu sehen. Eine solche durch Verwundung ausgelöste Kallusbildung war auch dann erkennbar, wenn ein Einstich in den ersten 2 bis 3 Wochen nach Abschluss der regulären Holzbildung erfolgte. Offenbar konnte hierdurch eine Reaktivierung des Kambiums eingeleitet werden. Erst mehrere Wochen nach Abschluss der Holzbildung blieb eine solche Kallusbildung als Folge eines Einstichs aus (Abbildung 3h).

Die mikroskopischen Auswertungen der wöchentlichen bzw. zweiwöchentlichen Zuwachsraten führten für jeden Einzelbaum und die jeweilige Vegetationsperiode zu individuellen Kurven der Holzbildungsdynamik (Abbildung 4a bis c). Abbildung 4a zeigt die Holzbildungsdynamik am Standort Schädtbek für das Jahr 2005. Im Vergleich aller Probenbäume ist hier auffällig, dass Baum 16 der Herkunft Kladská /CZ (110) bereits Anfang Mai mit der Holzbildung begann, während bei allen übrigen Bäumen dies erst Mitte bis Ende Mai der Fall war. Nach einer Frühphase von etwa vier bis fünf Wochen mit sich allmählich steigernder Holzbildung erreichten die Bäume gegen Mitte Juni eine Phase mit maximalen Zuwachsraten, die bis etwa Mitte/Ende August andauerte, um dann bis zur dritten Septemberwoche mit verringrigerer Zuwachsleistung auszuklingen. Die Holzbildung endete bei Baum 16 der Herkunft Kladská /CZ (110) in der letzten Augustwoche, bei allen anderen Bäumen dauerte die Holzbildung bis weit in den September hinein, bei Baum 35 der Herkunft Anguiano /ES (5) sogar bis Ende September.

Die Holzbildung verläuft anhand der ermittelten Werte demzufolge nach einer leichten S-Kurve mit kurzem, langsamem Beginn, einer intensiven und ausgedehnten Mittelphase mit maximaler Holzbildung sowie einer wiederum kurzen Schlussphase mit geringer Intensität. Derartige S-Kurven für die Holzbildung wurden bei Untersuchungen zur intra-annualen Holzbildungsdynamik bereits an verschiedenen Standorten und für verschiedene Baumarten nachgewiesen (u. a. Nobuchi et al., 1995; Deslauriers et al., 2008; Rossi et al., 2006; Čufar et al., 2008; Oberhuber und Gruber, 2010; Schmitt et al., 2004; Seo et al., 2011). Auch für das Jahr 2006 zeigten die Versuchsbäume sowohl in Schädtbek wie auch in Gablitz einen S-förmigen Verlauf der Holzbildung (Abbildung 4b bis c), wobei die intensive Holzbildungsphase in der zweiten oder dritten Juniwoche begann und bei einigen Bäumen bis Ende August andauerte. Das Ende der Holzbildung lag hier jeweils in der zweiten bis dritten Septemberwoche.

Im Versuchsjahr 2006 ergaben die Einzelbaumkurven an beiden Standorten recht einheitliche Verläufe ohne extreme Abweichungen. Auffällig war allerdings, dass in allen drei Probenkollektiven einige Bäume der wärmeren Herkunftsorte

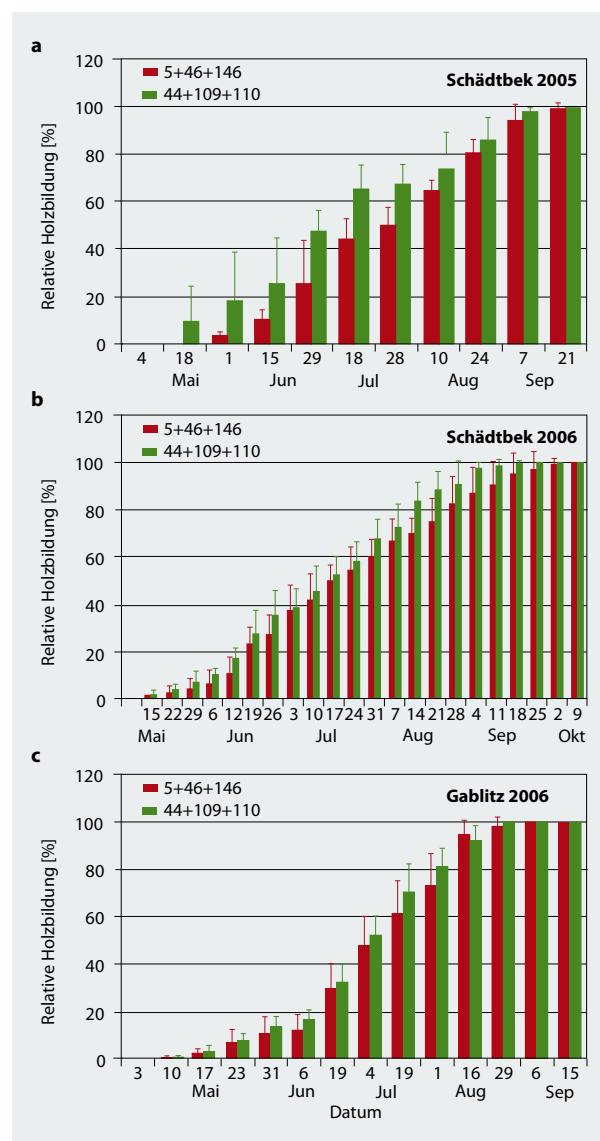


Abbildung 5

Holzbildungsverlauf getrennt dargestellt für die Herkünfte, die aus Gebieten mit wärmeren (rot) und kühleren (grün) Jahresdurchschnittstemperaturen stammen. Die Kurven zeigen die relative Holzbildung in Prozentwerten mit Standardabweichungen für die Standorte Schädtbek in den Jahren 2005 (a) und 2006 (b) sowie für Gablitz im Jahr 2006 (c). Die Holzbildung der Herkünfte, die aus Gebieten mit kühleren Jahresdurchschnittstemperaturen stammen, setzt zu meist früher ein, erreicht rascher die intensive Holzbildungsphase und endet meist geringfügig früher als bei den Herkünften, die aus Gebieten mit wärmeren Jahresdurchschnittstemperaturen stammen.

die niedrigsten Kurvenverläufe hatten, während einige Bäume der kühleren Herkunftsorte meist eine leicht früher einsetzende und endende Holzbildung zeigten. Die Gesamtdauer der Holzbildung an beiden Wuchsarten und in beiden Jahren entspricht mit vier Monaten den Werten, die Schmitt et al. (2000) für etwa 60-jährige Buchen eines Wuchsraumes in Nord-Deutschland bestimmten. Čufar et al. (2008) fanden für

Buchen in Slowenien ebenfalls eine Gesamtdauer der Holzbildung von vier Monaten, aber mit einem deutlich früheren Beginn gegen Mitte/Ende April und einem ebenfalls frühen Ende Mitte/Ende August. Damit ist die Holzbildungsphase von Buchen in Nord-Deutschland gegenüber Buchen in Tieflagen Sloweniens um etwa einen Monat verzögert bei nahezu gleicher Dauer.

Die Einzelbäume der verschiedenen Herkünfte unterschieden sich in ihrer Holzbildungsdynamik mit Ausnahme von Baum 16 der Herkunft Kladská /CZ (110) am Wuchsstandort Schädtbek für 2005, Baum 22 der Herkunft Beius-Bihor /RO (146) in Schädtbek für 2006 und Baum 1 der Herkunft Anguiano /ES (5) in Gablitz für 2006 nur unwesentlich voneinander, so dass sich in beiden Versuchsjahren ein recht einheitlicher Verlauf auf den beiden Versuchsflächen ergab (Abbildung 5a bis c), obwohl die sechs Herkünfte von unterschiedlichen klimatischen Herkunftsgebieten stammen. So kommen die Herkünfte Oderhaus /DE (44), Mürzsteg-Neuberg /AT (109) und Kladská /CZ (110) mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 4,9 °C und 5,9 °C aus relativ kühlen Gebieten, die Herkünfte Anguiano /ES (5), Gransee /DE (46) und Beius-Bihor /RO (146) aus Gebieten mit relativ milden Jahresmitteltemperaturen zwischen 8,1 °C und 11,7 °C (Liesebach M, 2012).

Eine Zusammenfassung der Versuchsbäume in diese beiden Kollektive führte für die beiden Jahre und Standorte zu je zwei Verlaufskurven, die sich nur gering voneinander unterscheiden, wobei sich die Differenzen der Werte zumeist innerhalb der Standardabweichungen bewegen (Abbildung 5a bis c). Eine ganz leichte Tendenz war dahingehend erkennbar, dass die Bäume der Herkünfte, die von Wuchsstandorten mit wärmeren Jahresdurchschnitts-Temperaturen stammen, einen zeitlich geringfügig verzögerten Beginn der Holzbildung aufweisen und die intensivere Holzbildungsphase später erreichen. Bei diesen Herkünften endete die Holzbildung auch etwas später.

Bei der Reaktivierung physiologischer Prozesse wie beispielsweise des Knospenaufbruchs der Bäume nach der winterlichen Ruhephase und des Höhenwachstums wird auch den Temperaturbedingungen am jeweiligen Standort vielfach eine besondere Bedeutung zugeschrieben. Es wurden daher verschiedene Modelle entwickelt, um diese Beziehungen darzustellen (u. a. Sarvas, 1972; Hänninen et al., 1990; Kramer, 1994; Kramer et al., 2000). Für den Beginn der Kambialaktivität und die frühe Phase der Holzbildung scheint die Temperatur offensichtlich nicht hauptverantwortlich zu sein, so dass eher andere Klimafaktoren einen bestimmenden Einfluss hierauf haben (Rossi et al., 2006; Oberhuber und Gruber, 2010; Seo et al., 2011).

Seo et al. (2008) verwendeten für Untersuchungen an Kiefern der borealen Zone ein Wärmesummenmodell (Sarvas, 1972), um den Beginn der Holzbildung mit der Umgebungstemperatur zu korrelieren. Danach werden anhand von Tagesmittelwerten sogenannte „degree days“ oder „Gradtag“ ermittelt (siehe Kapitel „Material und Methoden“). Entsprechende Berechnungen wurden auch für Schädtbek und Gablitz durchgeführt. Mit der Festlegung der Startpunkte für die Berechnungen (erstmaliges Überschreiten des 5 °C Schwellenwertes an fünf aufeinanderfolgenden Tagen im jeweiligen Versuchsjahr), die nur geringe Unterschiede zwischen den Kollektiven ergab (Abbildung 6), errechneten sich für jede Fläche und jedes Jahr unter Einbeziehung aller gemessenen Versuchsbäume am jeweiligen Standort folgende Werte: für Schädtbek ergab das Jahr 2005 einen „degree day“-Wert von 301,79 (Standardabweichung 73,91) bis zum Einsetzen der Holzbildung, für 2006 einen Wert von 227,08 (Standardabweichung 47,38) und für Gablitz im Jahr 2006 einen Wert von 427,43 (Standardabweichung 76,89). Diese stark unterschiedlichen Werte lassen den Schluss zu, dass auch bei den hier untersuchten Buchen die Temperatur für den Beginn der Holzbildung keine dominierende Rolle spielt.

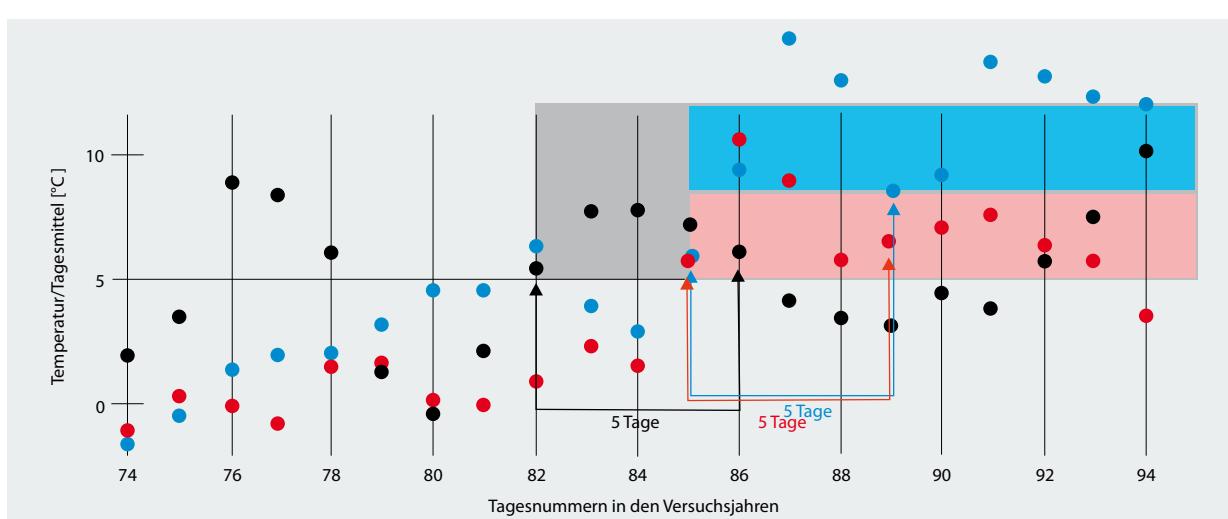


Abbildung 6

Verlauf der Tagesdurchschnitts-Temperaturen im Frühjahr und Bestimmung des Startpunktes zur Berechnung der „degree days“/Gradtag für alle drei Probenkollektive (Schädtbek 2005 ●, Schädtbek 2006 ●, Gablitz 2006 ○). „Degree days“ werden für eine Modellrechnung verwendet, bei der man die Wärmesummen ermittelt, die bis zum Beginn eines physiologischen Vorgangs – hier der Holzbildung – erreicht werden.

Abschließende Bemerkungen

Die Baumeinzelkurven deuten nicht auf herkunftsspezifische Besonderheiten hin, auch wenn sich eine leichte Tendenz zeigt, dass die Versuchsbäume der Herkünfte aus relativ warmen Gebieten (Beius-Bihor /RO, Gransee /DE und Anguiano /ES) etwas später mit der Holzbildung beginnen und auch eine leichte Verzögerung im Verlauf der Holzbildung erkennen lassen. Dieser Befund deckt sich mit Ergebnissen von Liesebach H (2012), nach denen zwar fünf der untersuchten Herkünfte von einem oder mehreren südosteuropäischen Refugien abstammen, aber die Herkünfte Neuberg-Mürzsteg /AT, Kladská /CZ und Oderhaus /DE, die von relativ kühlen Herkunftsarten stammen, eine Gruppe mit größerer genetischer Ähnlichkeit bilden. Die beiden Herkünfte Beius-Bihor /RO und Gransee /DE bilden eine andere Gruppe.

Die geringen herkunftsspezifischen Unterschiede in der Holzbildungsdynamik entsprechen auch den Ergebnissen von Kriebitzsch und Veste (2012), die an denselben Herkünften den CO₂- und H₂O-Gaswechsel in Abhängigkeit von Klimafaktoren untersuchten. Auch hiermit konnte gezeigt werden, dass signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Populationen anhand der Messgrößen nur gelegentlich festzustellen waren und dann i.d.R. nur die Extremwerte betraten. Nach Bolte et al. (2007) sowie Kramer et al. (2010) ist zumindest für Mitteleuropa mit einer hohen genetischen Variabilität innerhalb der Buchenpopulationen zu rechnen. Diese Variabilität scheint bei der Buche zu einer großen Anpassungsfähigkeit und Angepasstheit zu führen, die es ihr ermöglicht, auf physiologischer Ebene – und dazu gehört auch die Holzbildungsdynamik – auf die Klimavariabilität zu reagieren. Diese hohe Variabilität zeigt sich ebenfalls in den einander sehr ähnlichen Verläufen der Holzbildungsdynamik an den klimatisch sich deutlich unterscheidenden Standorten Schädtbek nahe Kiel und Gablitz nahe Wien.

Danksagung

Die Autoren danken Frau Heidi Gehrung und Herrn Lambert Weiszenbacher für die Durchführung bzw. Organisation des Pinnings, Frau Christina Waitkus für ihre wie immer exzellente Unterstützung bei der Aufarbeitung des Bildmaterials sowie Frau Laura Prill für ihre unermüdliche Mithilfe im Labor und an den Mikroskopen.

Literatur

- Aloni R (1995) The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin. In: Davis PJ (ed) Plant hormones : physiology, biochemistry and molecular biology. Dordrecht : Kluwer, pp 531-546
- Aloni R (2007) Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees. In: Enwistle K, Harris P, Walker J (eds) The Compromised Wood Workshop 2007. Christchurch NZ : Univ Canterbury, pp 1-22
- Bolte A (2005) Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. AFZ Wald 60:1077-1078
- Bolte A, Czajkowski T, Kompa T (2007) The north-eastern distribution range of European beech : a review. Forestry 80:413-429
- Čufar K, Prislani P, Gričar J (2008) Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica*) during the 2006 growth season. Wood Res 53:1-12
- Degen B, Höltken A (2011) DNA-Methoden zur Kontrolle von Holzart und Holzherkunft : genetische Merkmale über die gesamte Handelskette rückverfolgbar. Holz-Zentralblatt 137:461
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A (2008) Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. Tree Physiol 28:863-871
- Dünisch O, Bauch J, Gasparotto L (2002) Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carpapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). IAWA J 23:101-119
- Fritts HC (1976) Tree-rings and climate. London : Acad Pr, 576 p
- Grotta AT, Gartner BL, Radosevich SR, Huso M (2005) Influence of red alder competition on cambial phenology and latewood formation in Douglas-fir. IAWA J 26:309-324
- Hänninen K, Häkkinen R, Hari P, Koski V (1990) Timing of growth cessation in relation to climatic adaptation of northern woody plants. Tree Physiol 6:29-39
- IAWA – International Association of Wood Anatomists (1989) IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull NS 10:219-332
- IAWA – International Association of Wood Anatomists (2004) IAWA list of microscopic features for softwood identification. IAWA J 25:1-70
- Konnert M (2007) Bedeutung der Herkunft beim Klimawandel : genetische Ausstattung der Waldbäume ist Grundlage für ihre Anpassungsfähigkeit. LWF Aktuell 60:38-39
- Kramer K (1994) Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. J Appl Ecol 31:172-181
- Kramer K, Degen B, Buschbom J, Hickler T, Thuiller W, Sykes MT, de Winter W (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change : range, abundance, genetic diversity and adaptive response. For Ecol Manage 259:2213-2222
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. Int J Biometeorol 44:67-75
- Kriebitzsch WU, Veste M (2012) Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). Landbauforsch 62(4):193-210
- Larcher W (2003) Physiological plant ecology. Berlin : Springer, 513 p
- Larson PR (1994) The vascular cambium : development and structure. Berlin : Springer, 725p
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitemarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. Landbauforsch 62(4):221-236
- Liesebach M (2012) Der internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95-Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. Landbauforsch 62(4):159-168
- Mäkinen H, Seo JW, Nöjd P, Schmitt U, Jalkanen R (2008) Seasonal dynamics of wood formation : a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. Eur J Forest Res 127:235-245
- Nobuchi T, Ogata Y, Siripatanadilok S (1995) Seasonal characteristics of wood formation in *Hopea odorata* and *Shorea henryana*. IAWA J 16:361-369
- Oberhuber W, Gruber A (2010) Climatic influences on intra-annual stem radial increment in *Pinus sylvestris* (L.) exposed to drought. Trees 24:887-898
- Roloff A, Rust S (2008) Der Einfluss des Klimawandels auf die Baump physiologie : Konsequenzen für die Gehölzverwendung. Forst Holz 63:15-20

- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M (2006) Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol* 170:301-310
- Sarvas R (1972) Investigations on the annual cycle of development of forest trees : active period. *Commun Inst For Fenn* 76:1-110
- Savidge RA (1996) Xylogenesis, genetic and environmental regulation : a review. *IAWA J* 17:269-310
- Schmitt U, Jalkanen R, Eckstein D (2004) Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fenn* 38:167-178
- Schmitt U, Möller R, Eckstein D (2000) Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as determined by the "pinning"-technique. *J Appl Bot* 74:10-16
- Seo JW, Eckstein D, Schmitt U (2007) The pinning method : from pinning to data preparation. *Dendrochronologia* 25:79-86
- Seo JW, Eckstein D, Jalkanen R, Riekebusch S, Schmitt U (2008) Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of heat-sum approach. *Tree Physiol* 28:105-112
- Seo JW, Eckstein D, Jalkanen R, Schmitt U (2011) Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland. *Environ Exp Bot* 72:422-431
- Schweingruber FH (1983) Der Jahrring : Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. Bern : Haupt, 234 p
- Vaganov EA, Hughes MK, Shashkin AV (2006) Growth dynamics of conifer tree rings : images of past and future environments. Berlin : Springer, 354 p, Ecological Studies 183
- Wolter KE (1968) A new method for marking xylem growth. *For Sci* 14:102-104

Wood from Illegal Harvesting in EU Markets: Estimations and Open Issues

Matthias Dieter*, Hermann Englert* und Holger Weimar*

Abstract

For estimation of worldwide imports and use of wood – unprocessed industrial roundwood (raw wood excluding fuel-wood) and products on the basis of wood, including paper – from illegal harvesting, while considering the trade via third party countries a method based on input-output-analysis is used. The results are largely dependent on the quality of the input data used, above all on the presumed share of illegally harvested wood. For the year 2009, we calculated an illegal global harvesting of industrial roundwood of 103 to 284 million m³; depending on the presumed low and high country-specific shares of illegal harvests. That represents between 7 and 17 % of the global harvest. Estimates on imports of illegally harvested wood into the EU strongly depend on whether the countries of the EU are considered individually, hence internal trade of the member countries of the EU has to be taken into account, or whether the European Union is considered as one region and hence internal trade within the European countries is not taken into account. In 2009, imports of wood from illegal harvesting into the countries of the EU accounted for a volume of 15 to 34 million m³. That is 3 to 6 % of all wood imports and 2 to 4 % of the domestic use of wood in the countries of the EU. About one half of the imports are traded directly, the other half is imported via third countries. Considering the EU as one region without internal trade leads to a significantly lower import of illegally harvested wood of 8 to 18 million m³. On the other hand it results in a higher share of 6 to 13 % of total imports into the EU due to the exclusion of the intensive internal trade.

Keywords: *Illegal harvesting, global trade, wood products, import and use, input-output-analysis*

Zusammenfassung

Holz aus illegalem Einschlag auf dem EU-Markt: Abschätzungen und offene Fragen

Um die Einfuhren sowie den Verbrauch von Holz – Rohholz (ohne Brennholz) und Holz- und Papierprodukte auf Basis Holz – aus illegalem Einschlag unter Berücksichtigung des Handels über Drittländer abzuschätzen, wurde eine Methode, die aus der Input-Output-Analyse entwickelt wurde, angewendet. Die unterstellten Illegalitätsanteile bestimmen dabei ganz wesentlich die Ergebnisse. Für das Jahr 2009 errechnet sich ein illegaler Holzeinschlag von weltweit 103 bis 284 Mio. m³ Rohholz (ohne Brennholz). Dies entspricht 7 bis 17 % des globalen Einschlags, jeweils abhängig von den länderspezifischen Annahmen über hohe und niedrige Schätzrahmen für illegalen Einschlag. Die Abschätzungen für die Einfuhren von Holz aus illegalem Einschlag hängen davon ab, ob die Länder der EU einzeln und somit inklusive Intrahandel innerhalb der EU betrachtet werden oder ob die EU als eine Region behandelt und somit der Intrahandel zwischen den Mitgliedsländern nicht betrachtet wird. Im Jahr 2009 berechneten sich die Importe von Holz aus illegalem Einschlag in die Länder der EU auf 15 bis 34 Mio. m³ (r), das sind 3 bis 6 % der Holzeinfuhren insgesamt und 2 bis 4 % des Holzverbrauchs in der EU. Etwa die Hälfte dieses Holzes stammt aus direktem Handel mit den betroffenen Ursprungsländern, der übrige Teil wird über Drittländer eingeführt. Beträgt man die EU als eine Region ohne Intrahandel, so reduzieren sich die Importe auf 8 bis 18 Mio. m³ (r). Aufgrund des intensiven Intrahandels resultiert mit 6 bis 13 % ein höherer Anteil an Holz aus illegalem Einschlag an den Gesamtimporten in die EU.

Schlüsselworte: *Illegaler Einschlag, Globaler Handel, Holzprodukte, Einfuhr und Verbrauch, Input-Output-Analyse*

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institute for Forest Economics,
Leuschnerstraße 91, 21031 Hamburg, Germany

Contact: matthias.dieter@vti.bund.de

Background and Aim of the Study

Illegal harvesting of wood is considered to be an important cause of worldwide deforestation and forest degradation. It has an adverse impact on biological diversity and exacerbates global climate change. From a social and economic perspective, illegal harvesting of wood leads among other things to a reduction of tax income, to lower wood prices, and undermines national legislation and promotes corruption. Conversely, this increases the economic pressure on legal forestry following sustainability criteria, and reduces as a consequence the willingness to manage forests in this manner (see i.e., Lawson and MacFaul, 2010; Li et al., 2008; WWF, 2008 a).

To combat illegal harvesting and trade in wood and wood products of illegal origin the European Union (EU) enacted the FLEGT (Forest Law Enforcement, Governance and Trade) Action Plan in 2003. In the framework of this action plan, the EU, for example, signs voluntary partnership agreements (VPA) with specific producer countries in order to guarantee that only legally harvested wood is imported from these countries (EC, 2012a). A further element of the FLEGT Action Plan is the EU Timber Regulation (EUTR) which went into force in December 2010 and prohibits the trading of illegal harvested wood and wood products in the EU (EC, 2012b). As of March 2013, market participants in the EU are obligated to apply precautionary regulations in the initial import and supply to domestic markets.

In this context, questions about the level of the illegal harvesting worldwide and the use of illegally harvested wood in the EU need to be answered. While a series of studies quantify the percentage of illegal harvesting, albeit to some extent with strongly varying results, there is a lack of studies on the trade and import of wood and wood products from illegal harvesting which adequately take the complex trade structures of wood and products made from wood into consideration.

This paper presents estimations on production, imports and the domestic use of wood from illegal harvesting. This includes, on the one hand, bilateral trade, and on the other hand, also trade of illegally harvested wood via third party countries. Due to the high uncertainty about real illegally harvested volumes and the lack of information on the respective trade, the study does not claim to represent the real situation. Nevertheless it demonstrates how the situation could be, assuming the underlying input data is valid. The study is focused only on the illegal harvesting of materially used wood and its trade, including manufactured products. Hence, this includes wood and wood products as well as pulp and paper products. Fuelwood is not considered, since no information is available on the illegal harvesting of wood for energy purposes. However, it can be assumed that the international trade of fuelwood is negligible.

For the purpose of this analysis, the most recent information regarding the shares of illegally harvested wood is required. The paper starts with a survey on available illegal harvest figures, accompanied by a discussion on problems of definition, open issues regarding the methodology and fur-

ther uncertainties. Subsequently, the applied methodology is presented which will provide the basis for the calculation of production, import and use of illegally harvested wood for the 27 EU member states. The discussion of the results and an outlook conclude the study.

State of Knowledge

For more than a decade illegal harvesting has been a current issue in international forest policy. Accordingly many studies have been conducted dedicated to this topic. An analysis of these studies, however, reveals that only a few of them offer figures on illegal harvesting in a comprehensive way, meaning that the applied method and the achieved results can be understood and reviewed. Examples among them are Palmer (2001) for Indonesia, Ottitsch et al. (2005a) for Russia or Hansen and Treue (2008) for Ghana. The majority of studies refer to secondary studies which themselves often cite third sources. In many cases the original sources of the data are not retraceable. A survey on findings for tropical countries can be found in a study by Dieter and Küpker (2006, Tab. 11).

Several global surveys also exist based on individual country estimations. Nilsson (2006) states for example that the share of illegal harvests could account for 20 to 40 % of the worldwide production of industrial wood. Seneca Creek Associates and Wood Resources International (2004) compiled a rather global collection of estimations on country-specific shares of illegal harvesting. This study was rather broadly distributed and noted. However, the authors also have to conclude "By definition, tracking and measuring illegal logging and/or illegal trade in forest products is more art than science. Estimates are largely based on speculation and anecdotal information." (Seneca Creek Associates and Wood Resources International, 2004, p. 9). Nonetheless the study builds the basis for the most recent and comprehensive survey on estimated shares of illegally harvested timber by Li et al. (2008). As the basic information on the shares varies widely in a lot of countries, high and low values are indicated. In those cases for which more current data is available, for example Miller et al. (2006) or Contreras-Hermosilla et al. (2007), Li et al. (2008) supplement the original data from Seneca Creek Associates and Wood Resources International (2004). Lawson and MacFaul (2010) later published estimations on the developments in the production of illegally harvested wood since 2002 for the world on average as well as for selected countries.

With regard to the goal of the present study, and in contrast to the variety of estimates on illegal harvesting in individual countries, only few studies provide methods or results on the trade and use of illegally harvested wood. Li et al. (2008) apply their data set on illegality shares and calculate effects on price, production, and trade volume when modelling the progressive elimination of illegally logged wood from the worlds markets. But they do not model trade in illegally harvested timber between individual countries. Two studies conducted on behalf of WWF (2008a, b) do so, but they do not account for trade via third party countries; even though in WWF (2008a) indirect trade via EU member states

is calculated. Accounting for trade via third party countries is the explicit intention of Dieter (2009) who presents a method to analyse trade in illegally harvested timber. Beyond estimations of the imports, the method also allows the use of illegally harvested wood to be estimated.

Crucial Aspects of Estimates on Illegally Harvested Wood

In particular two framework conditions must be mentioned which affect the volume of illegally harvested wood in all of the three dimensions (i) production, (ii) trade, and (iii) use: the definition of illegality and the reference of the illegality shares.

Still there is no international agreement on what exactly illegal harvesting is. A rather narrow definition is applied by Seneca Creek Associates and Wood Resources International (2004, p. 4): "Directly related to illegal logging:

- harvesting without authority in designated national parks or forests reserves;
- harvesting without authorization or in excess of concession permit limits;
- failing to report harvesting activity to avoid royalty payments or taxes; and
- violating international trading rules or agreements, such as export bans or CITES"

In contrast to this rather narrow understanding, environmental agencies often define illegality more broadly. Accordingly wood is considered illegal if national laws are violated at any point in the course of the harvest, the transport or the processing of wood. As a consequence, the share of illegal wood is, of course, higher due to broader definitions. The broader definitions do not allow conclusions to be drawn on the legality of the initial wood harvesting. This is however the subject of the various international efforts (for example FLEGT) to conserve forests with controlled wood use.

Basically there are different approaches appropriate for estimating the shares of illegally harvested wood: *inter alia* wood balancing, expert survey or extrapolation from single cases. Most studies however do not sufficiently convey the applied methods (for a survey on the example of tropical countries see again Dieter and Küpker (2006, Tab. 11)). Using the results of the existing studies leads to a specific problem: the reference problem. Should the respective illegality shares be referred to the harvesting volume with or without illegally harvested wood? Should it be assumed that the illegally harvested volume is already accounted for in the overall harvesting figures (gross approach)? Or should the volume be added to the reported (legal) harvesting volumes (net approach)? Figure 1 shows schematically how these different approaches affect the resulting volume of illegally harvested wood. One reported share of illegal harvest can lead to fairly strong variations in the estimated volumes of illegal harvest; from 16.7 to 25 units in the given schematic example.

Own Approach and Data Basis

The strongly developed and complex international trade with wood and wood products leads to imports of wood from illegal harvesting via third party countries in significant quantities. In order to be able to estimate bilateral trade as well as trade via third countries, the method developed by Dieter (2009) is applied. For the sake of comprehensibility it is presented in the following very briefly.

The method is based on total wood balances of all countries of the world: by definition total supply equals total use in every individual country. Likewise total exports equal total imports on the global scale. Total supply and total demand are arranged according to an input-output-table but with changed axes. Figure 3 (cited from Dieter, 2009, p. 602) shows the resulting table structure.

In the next step the methodology of input-output-analysis can be applied to this table structure. Due to the changed axes the coefficients must also be calculated differently. Output-coefficients are calculated and used instead of input-coefficients. Conventional matrix algebra leads to inverse trade coefficients. These allow the change in total supply of each country resulting from a change in domestic supply of one individual country to be identified. Interpreting illegally harvested wood as the change in domestic supply, one gets the import of illegally harvested wood from the focus country to all other countries by means of the respective inverse trade coefficients. Hence, they fully take into account the trade via third party countries (for a deeper explanation of the method see Dieter, 2009).

It should be mentioned that this interpretation is only valid under one quite restrictive assumption: the method assumes equal portions of illegally harvested wood for export and domestic use. This means the calculated volume of illegally harvested wood is implicitly distributed among export and domestic use according to their respective shares in terms of volume. This proportionality assumption applies for the countries in which wood is harvested as well as for all other countries in which wood is processed and traded. This assumption is worthy of discussion with regard to the situation in some specific countries, as is done in the discussion later on. But general acceptance of this approach renders a conclusive retracing of the total illegal wood harvesting from the country of origin via international trade, processing, and further through to the use in the target countries possible. However, it must be mentioned that this is only possible for the overall aggregate of all wood and wood products per country, and not for single commodity flows.

To apply this method, primarily information on three different areas is required: on the bilateral trade of wood and wood products, on domestic supply and on country-specific shares of illegally harvested wood. The trade database of the United Nations (UN Comtrade) is used as the data basis for the international trade with wood. It contains bilateral trade data on the nomenclature of the harmonized system (HS). To enable the calculations in the model, the differing units of the trade quantities of the different commodities of wood were converted into the comparable unit of cubic meters of

raw wood equivalents ($m^3(r)$).¹ Information on domestic supply is comprised of the wood harvest (excluding fuelwood) and the availability of recycling paper and wood residues. This data was taken from the FAO Forestry Statistics Database (FAO ForesSTAT). The calculations for this paper were carried out for the year 2009. That is the most current year for which all required data are available, although both production and trade at this point in time were affected by the global economic crisis. The UN Comtrade database comprises bilateral trade data of exports and imports in monetary and physical values. As most countries report bilateral trade data, the database had to be reduced by the double counted flows. Moreover, a comparison of imports and of exports showed differing data. For the reduction of the database, we preferred information on imported data as we assume that import data is recorded more exactly by the countries due to the relevance for national taxation (Dieter 2009). The according export data was used if import data was missing. All remaining trade data was checked regarding extreme values. If extreme values occurred, data was replaced with the respective export flow, based on the respective ratios of unit values of comparable flows or according to comparable data bases as provided by Eurostat and FAO. In fourteen countries calculation of domestic use resulted in a negative value. In these cases it was assumed that statistics on domestic supply, i.e., on wood harvest, supply of recovered paper and wood residues are less exact than trade statistics. For these countries per capita consumption of the neighbouring countries was assumed as replacement. The resulting quantity was added to the domestic supply.

We decided on the data provided by Li et al. (2008) as the source of country-specific shares of illegally harvested wood. With this decision, the decision for a rather narrow definition of illegality is also made. The percentages for saw-logs and pulpwood are combined for this study to a joint value for industrial roundwood. For this purpose the illegal percentage is weighted on the basis of the production quantities of saw-logs and pulpwood in the year 2009. Like Li et al. (2008) we also tried to consider the most currently available information in this study. In this regard a study by Lawson and MacFaul (2010), who subsume a drop of 22 % in the global production of illegally harvested wood since the year 2002, has to be mentioned. Although the study decidedly presents the developments of five countries (Brazil, Cameroon, Ghana, Indonesia and Malaysia), regional limitations (only the Amazon region is considered and not Brazil overall), different, not comparable statistics, and differing base years prevent a direct linkage to the values provided by Li et al. (2008). For this reason the worldwide reduction for all countries on average reported by Lawson and MacFaul (2010) is applied to every individual country in our study with respect to the recent developments in the fight against illegal wood harvesting.

Estimations of illegally harvested wood regularly take place on the basis of wood balancing. Data gaps can be disclosed by a balancing of officially reported supply and use of wood, which, as in the above-mentioned studies, are supposed to be closed by illegal harvests. Hence, for the parameterizing of the model in this paper it is assumed that the figures for harvests reported in the official statistics do not include illegal wood harvesting and that the basis of illegal harvests is the overall volume of harvests. This corresponds with the net approach with legally and illegally harvested wood as a basis in Figure 1. Accordingly the volumes of illegally harvested wood are calculated for each country as shown by Equation 1:

$$V_i = V_o * s_i / (1 - s_i) \quad (1)$$

with

- V_i volume of illegally harvested wood
- V_o officially reported volume of harvested wood
- s_i share of illegally harvested wood

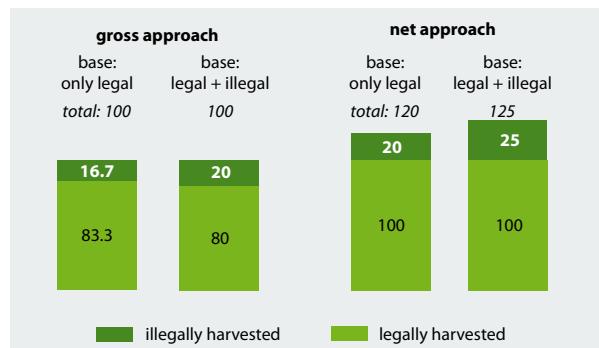


Figure 1
Effects of different references on the estimated volumes of illegally harvested wood; given on an example of 20 % illegal harvesting share and an official harvesting figure of 100

Results

An overview of the different shares of illegally harvested wood for the most strongly affected countries on the continents named can be seen in Figure 2. Both high and low estimates are presented. The great ranges between these two estimates for many countries illustrate the uncertainties to which the illegal shares are tied. This should be taken into account when interpreting the results later on.

In the following the results are presented separately for harvesting, trade (imports) and domestic use for the different regional levels world, EU countries and total EU (which describes the EU as one region, ignoring the internal trade in the European Union).

¹ Raw wood equivalents is a unit which express – in consideration of production losses – how many units of roundwood are required for the production of one unit of the focused semi-finished or finished wood product.

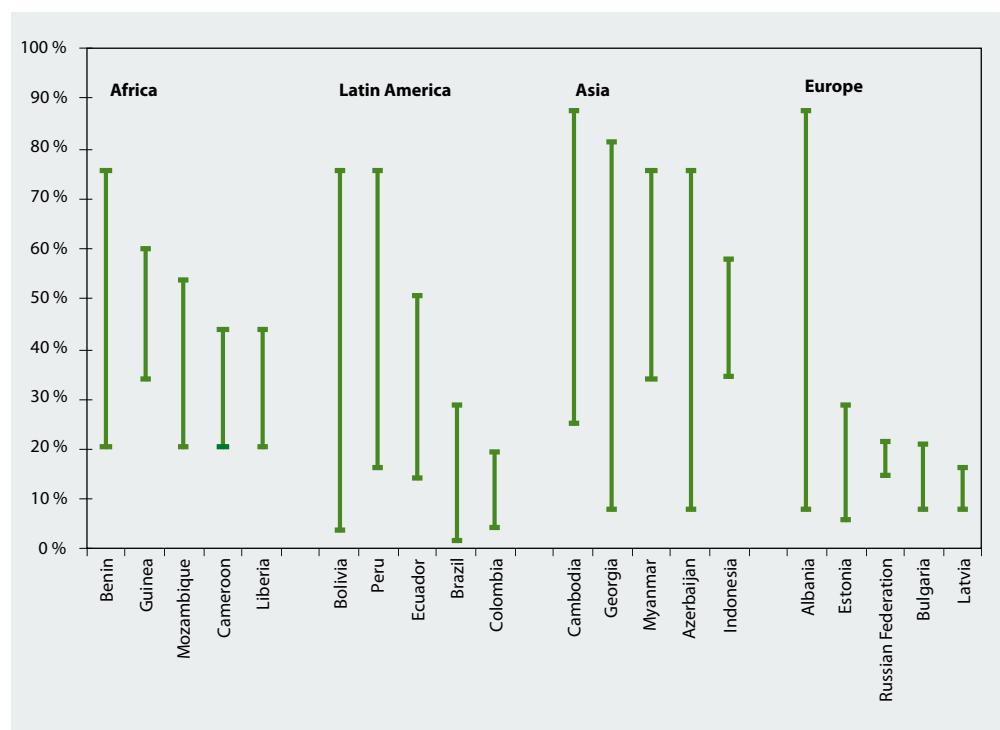


Figure 2
Calculated shares of illegally harvested wood for the most strongly affected countries on the named continents (range between high and low estimate indicated)

Use \ Supply Export to country / Importers (i)	Import from country / Exporters (j)					Domestic supply			total supply
	1	2	3	...	n	h	r	w	
1	t ₁₁	t ₁₂	t ₁₃	...	t _{1n}	h ₁	r ₁	w ₁	q ₁
2	t ₂₁	t ₂₂	t ₂₃	...	t _{2n}	h ₂	r ₂	w ₂	q ₂
3	t ₃₁	t ₃₂	t ₃₃	...	t _{3n}	h ₃	r ₃	w ₃	q ₃
.	.	.	.	I	.	.	II	.	.
.
.
n	t _{n1}	t _{n2}	t _{n3}	...	t _{nn}	h _n	r _n	w _n	q _n
Domestic use	u ₁	u ₂	u ₃	III	u _n			
total use	q ₁	q ₂	q ₃		q _n			

t = bilateral trade
 h = harvested wood
 r = recovered paper
 w = waste wood
 u = domestic use
 q = total supply = total use of country

Figure 3

Country specific wood balances arranged according to an input-output-table but with changed axes (cited from Dieter, 2009, p. 602)

Harvesting

For the year 2009, FAO ForesSTAT reports a global production of industrial roundwood of 1,414 million m³. On this basis calculations of illegal harvest result in a total of 103 million m³ (low estimate), respectively 284 million m³ (high estimate). Thus 7 to 17 % of the harvest of industrial roundwood (except fuelwood) originates from illegal harvesting. Among European countries only a few are suspected of illegal harvesting. For the EU, the production sums up to 5 million m³ (low estimate), respectively 10 million m³ (high estimate). The share of illegally harvested wood in the EU ranges between 2 and 3 %, which is fairly lower than on the global scale.

Trade

In the year 2009, 1,543 million m³ (r) were traded globally. International trade with wood (industrial roundwood and products based on wood) is hence on the same level as the wood harvesting (except fuelwood). However, the share of illegally harvested wood of the total harvest is higher than it is in trade (Table 1). The reason for this is the patterns of use and trade of countries with illegal wood harvests. Their volume of domestic consumption exceeds their volume of exports. The countries of the EU imported 605 million m³ (r) in 2009. Between 3 and 6 % of this quantity could be assumed to originate from illegal sources. This framework holds for most of the 27 countries of the EU. Merely the calculations for the Baltic countries and Finland result in a much higher import level of illegally harvested wood of up to 14 %. This can be probably associated with the close trade relations with Russia and the higher share of illegal harvests in Russia.

A total of 462 million m³ or 76 % of the wood and wood products of the EU countries are imported from other EU countries (internal trade). If the internal trade were to be excluded, also the volume of wood originating from illegal harvesting would decrease. This is due to the proportionality assumption, which rules that a country's import of wood from illegal harvesting is distributed proportionally to both domestic use and exports. Accounting for internal trade thus increases the sum of imports of illegally harvested wood as compared to its exclusion. Despite the lower volumes, the shares of the imports of wood from illegal harvesting in the EU are however much higher. The shares range from 6 to 13 %. This is because internal trade predominates in the countries of the EU. With its exclusion only external trade remains in which the wood from illegal harvesting comprises a much higher percentage.

Domestic Use

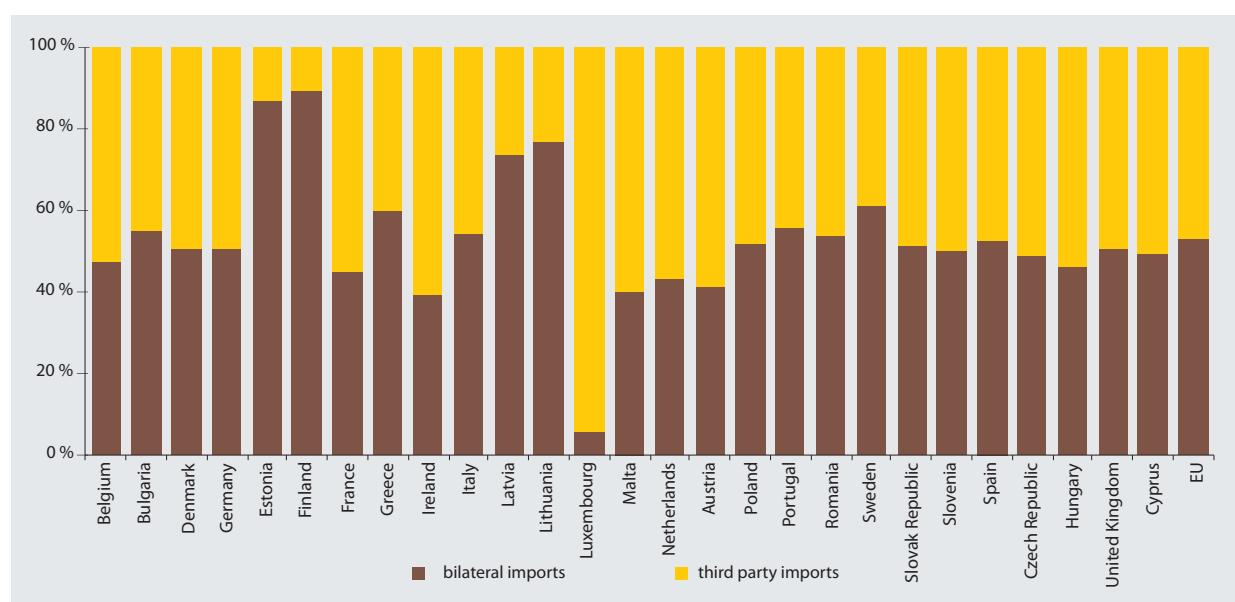
It may be considered as an advantage of the method applied here that the sum of globally harvested wood finds its counterpart in the sum of wood used globally. Thus also the final destination of illegally harvested wood can be demonstrated. The share of illegally harvested wood from domestic use is lower on a global perspective (4 to 11 %) than the respective share from harvesting (7 to 17 %). This is due to the fact that the total supply is based on harvests as well as recycling of wood and paper, the total use is accordingly higher and the share of illegally harvested wood is accordingly lower. The domestic use of wood in the EU originates with 9 (low estimate) to 20 (high estimate)

million m³ (r) at 2 to 4 % from illegal sources (Table 1). This framework also holds for many of the individual EU countries. However, outliers with significant higher shares definitely exist. To estimate the relevance of trade via third party countries, the presented results can be compared with the bilateral trade of wood from illegal harvesting (Figure 4). For this purpose, illegally harvested wood is divided into domestic use and export based on the use-structures in each individual country. Thus a direct relationship can be estimated between the country regarded and particular partner countries. Here too, the export of all products based on wood is considered since illegally harvested wood can also be processed in each

Table 1

Imports and domestic use of wood (industrial roundwood and products based on wood) 2009, total and illegally harvested [1,000 m³ (r)]

EU27-Country	Imports			Domestic use					
	Total imports	... of which illegal		low estimate	... of which illegal	high estimate	... of which illegal		
		low estimate	high estimate						
Austria	31,672	735	(2 %)	1,304	(4 %)	11,399	160	(1 %)	
Belgium	47,281	1,051	(2 %)	2,701	(6 %)	25,047	482	(2 %)	
Bulgaria	2,782	102	(4 %)	170	(6 %)	3,515	193	(5 %)	
Cyprus	1,066	38	(4 %)	74	(7 %)	819	27	(3 %)	
Czech Republic	15,239	390	(3 %)	716	(5 %)	13,853	566	(4 %)	
Denmark	13,499	296	(2 %)	645	(5 %)	10,297	178	(2 %)	
Estonia	2,411	158	(7 %)	267	(11 %)	2,792	137	(5 %)	
Finland	14,481	1,004	(7 %)	1,957	(14 %)	6,825	90	(1 %)	
France	67,015	1,579	(2 %)	3,605	(5 %)	73,267	940	(1 %)	
Germany	103,585	2,414	(2 %)	5,229	(5 %)	72,752	917	(1 %)	
Greece	7,097	257	(4 %)	534	(8 %)	6,711	200	(3 %)	
Hungary	7,602	201	(3 %)	325	(4 %)	5,103	137	(3 %)	
Ireland	6,725	156	(2 %)	361	(5 %)	6,445	95	(1 %)	
Italy	57,471	1,324	(2 %)	3,091	(5 %)	38,184	680	(2 %)	
Latvia	1,531	74	(5 %)	133	(9 %)	2,311	150	(7 %)	
Lithuania	3,162	148	(5 %)	275	(9 %)	4,266	191	(4 %)	
Luxembourg	3,361	54	(2 %)	121	(4 %)	2,686	27	(1 %)	
Malta	323	9	(3 %)	19	(6 %)	263	7	(3 %)	
Netherlands	32,890	723	(2 %)	1,618	(5 %)	2,189	39	(2 %)	
Poland	24,283	668	(3 %)	1,253	(5 %)	42,702	1,375	(3 %)	
Portugal	7,569	231	(3 %)	442	(6 %)	5,643	61	(1 %)	
Romania	5,531	187	(3 %)	339	(6 %)	10,494	504	(5 %)	
Slovak Republic	7,869	249	(3 %)	397	(5 %)	6,775	268	(4 %)	
Slovenia	6,136	178	(3 %)	301	(5 %)	2,552	89	(3 %)	
Spain	49,855	1,093	(2 %)	2,774	(6 %)	53,388	739	(1 %)	
Sweden	22,413	655	(3 %)	1,418	(6 %)	14,061	96	(1 %)	
United Kingdom	62,341	1,432	(2 %)	3,595	(6 %)	66,389	1,004	(2 %)	
Total EU27	605,192	15,403	(3 %)	33,664	(6 %)	490,728	9,353	(2 %)	
Total rest of the World	937,687	36,641	(4 %)	82,109	(9 %)	1,816,357	93,483	(5 %)	
Total World	1,542,880	52,044	(3 %)	115,772	(8 %)	2,307,085	102,837	(4 %)	
							2,488,521	284,273	(11 %)

**Figure 4**

Shares of bilateral imports and imports via third party countries from overall imports of wood (industrial roundwood and products based on wood) from illegal harvesting 2009; mean values from low and high estimates

country of origin. For most EU countries the imports via third party countries and the bilateral import are at the same level. That means that about 50 % of the wood from illegal harvesting is imported directly from the affected countries into the EU, another 50 % is traded via third party countries. At this point again it is necessary to remember that also the bilateral trade includes the trade with all commodities based of wood, which naturally includes roundwood, wood products as well as pulp and paper products, and is not simply the export of industrial roundwood.

Discussion and Outlook

The study presented here shows sound results. Nevertheless, they only apply as long as the input data and methodical restrictions are valid. Under this prerequisite, the results show that illegal wood harvesting continues to be conducted on a large scale from 7 to 17 % of the total harvest, despite a worldwide drop of 22 % reported by Lawson and MacFaul (2010). The percentage is thus much lower than the comparable values of earlier estimates, which assessed the share of illegally harvested wood up to 40 % of the total harvest (see for example Nilsson, 2006). Nonetheless, a large amount of illegally harvested wood also arrives via international trade in the EU countries.

The proportionality assumption of the method used is a relatively general approach to reality and thus only to be considered as a simplification. Examples for strongly deviating relations can also be found in the literature. Thus, for example for the Amazon region in Brazil, high amounts of illegally harvested wood are reported (Lawson and MacFaul, 2010). But a significant component of the Brazilian exports, pulp, is produced mainly from wood plantations. The illegal share of the Bra-

zilian exports is thus probably lower than those from Brazilian roundwood production. Also from a regional perspective, the proportionality assumption can be weakened in reality. The western part of Russia, for example, is attributed lower illegal shares than the eastern part (Ottitsch et al., 2005b; WWF, 2008a). Since in the EU wood is mainly derived from western Russia, for example via Finland, the use of overall illegal shares for all of Russia leads to an overestimation in the case of the EU. As long as such examples are individual cases, the presented results are sufficient to capture the order of magnitude of the trade with illegally harvested wood. With the enactment and enforcement of national regulations to embargo wood from illegal harvesting, it will no longer be possible to keep the proportionality assumption. The maintenance of this proportionality assumption for the import into countries with according regulations would assume a lack of legal enforcement, for which there is no indication at present.

No directly comparable studies are available to validate the results presented here. The closest are two studies of the WWF (2008a, b) on the topic of "Illegal wood harvesting and Germany" and "Illegal wood for the European market." In these studies, the import of illegal wood to Germany in particular and the EU is estimated as well. In order to calculate these amounts, the studies transfer the country-specific illegal shares of wood harvest to the individual exports. In comparison to the method applied in this study – transfer of the export share on the illegal harvest – all exports were assumed to comprise the illegal share of the exporting country, even if raw materials or semi finished products, for example, roundwood for the manufacturing of sawnwood, result from legal harvests in other countries. Conversely, it can also occur that the exports of a country that imports illegal harvested wood are legalized due to their own illegal share of zero. Thus the trade with illegally harvested wood cannot be quantified

adequately with the methods chosen by the WWF. For Germany the indirect imports via other EU member states were also estimated by the WWF (2008a). The illegal shares thus calculated are above the results presented here. This could not be expected since the results presented here include the total imports from third party countries. For the EU in 2006, they were 16 to 19 % and for Germany 7 to 9 %. An explanation can be found in a close analysis of both WWF studies. The shares of illegal wood harvesting for most countries which serve as the basis for the studies are much higher than those in this study. In addition the WWF studies do not consider relevant items in internal EU-trade, which also leads to a higher import share from illegal harvesting.

If the solution to the problem of illegally harvested wood is to be seen by the consumers, measures to prevent imports of illegal origins are required. Regulations as enacted in form of bilateral Voluntary Partnership Agreements (VPAs) within the framework of the EU Timber Regulation (EUTR) are a first step in this direction. Due to the significance of the imports from third party countries, the import of illegally harvested wood cannot be completely prevented by bilateral partnership agreements. It is consistent to block this kind of entry route as well, as intended, e.g., by due diligence regulations. Whether these legal instruments are efficient, and whether their benefit is higher than their costs, cannot be determined with the presented statistics.

It could be expected that the drop of illegal harvesting found by Lawson and MacFaul (2010) in recent years will continue due to the FLEGT Action Plan and the EU Timber Trade Regulation. However, to what extent illegally harvested wood will be redirected into other markets cannot yet be quantified. The introduced measures are supposed to lead to wood from sustainable forestry becoming more competitive (UNECE, 2011).

A major uncertainty of this paper and other comparable studies is the data which serve as the basis of illegal shares. In different national studies the estimates vary widely, often lack an exact definition, or are not verifiable by means of the sources given. The methods to estimate the illegal share are often not discussed. Relatively widely used is the approach that illegal shares are derived from the gaps in the wood balance of a country, meaning, concretely, from a missing volume of supply in order to cover the use. This interpretation is, however, only one of several possibilities. The missing volume of supply can just as well be attributed to statistical shortcomings. Statistically non-reported harvest is not necessarily illegal. In Germany, for example, several studies indicate that the supply of roundwood is not fully reported by the official statistics but does actually exist (Dieter and Englert, 2005; Mantau, 2004; Oehmichen et al., 2010; Weimar, 2011). However information on illegal activity in this context does not exist. Similar interpretations of gaps in their wood balance can be claimed by other countries. This interpretation must be considered in the discussion on individual country results for illegally harvested wood.

References

- Contreras-Hermosilla A, Doornbosch R, Lodge M (2007) The economics of illegal logging and associate trade : background paper for the Round Table on Sustainable Development discussion on illegal logging. Paris : OECD, 44 p
- Dieter M (2009) Analysis of trade in illegally harvested timber : accounting for trade via third party countries. *Forest Pol Econ* 11(8):600-607
- Dieter M, Englert H (2005) Gegenüberstellung und forstpolitische Diskussion unterschiedlicher Holzeinschlagsschätzungen für die Bundesrepublik Deutschland. Hamburg : BFH, 10 p, Arbeitsber Inst Ökon 2005/2
- Dieter M, Küpper M (2006) Die Tropenholzeinfuhr der Bundesrepublik Deutschland 1960 - 2005 : insgesamt und aus geschätzten illegalen Holzeinschlägen. Hamburg: BFH, 36 p, Arbeitsber Inst Ökon 2006/1
- European Commission (2012a) FLEGT Voluntary Partnership Agreements (VPAs) [online]. To be found at <<http://ec.europa.eu/environment/forests/flegt.htm>> [quoted 25.09.2012]
- European Commission (2012b) Timber regulation [online]. To be found at <http://ec.europa.eu/environment/forests/timber_regulation.htm> [quoted 25.09.2012]
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations (2009) ForestSTAT [online]. To be found at <<http://faostat.fao.org/site/626/default.aspx#ancor>> [quoted 29.11.2011]
- Hansen CP, Treue T (2008) Assessing illegal logging in Ghana. *Int Forestry Rev* 10(4):573-590
- Lawson S, MacFaul L (2010) Illegal logging and related trade : indicators of the global response. London : Chatham House, 132 p
- Li R, Buongiorno J, Turner JA, Zhu S, Prestemon J (2008) Long-term effects of eliminating illegal logging on the world forest industry, trade and inventory. *Forest Pol Econ* 10(1):480-490
- Mantau U (2004) Holzrohstoffbilanz Deutschland : Bestandsaufnahme 2002. Hamburg : Univ, 75 p
- Miller F, Taylor R, White G (2006) Keep it legal : best practices for keeping illegally harvested timber out of your supply chain. Gland : WWF International, 60 p
- Nilsson S (2006) Forests : conflict and security [online]. To be found at <<http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/FOR/presentations/sn-swe-10may06.pdf>> [quoted 26.09.2012]
- Oehmichen K, Demant B, Dunger K, Grüneberg E, Hennig P, Kroher F, Neubauer M, Polley H, Riedel T, Rock J, Schwitzgebel F, Stümer W, Wellbrock N, Ziche D, Bolte A (2011) Inventurstudie 2008 und Treibhausgasinventar Wald. Braunschweig : vTI, 164 p, Landbauforsch SH 343
- Ottitsch A, Moiseyev A, Burdin N, Kazusa L (2005a) Impacts of reduction of illegal logging in European Russia on the EU and European Russia forest sector and trade. Joensuu : Europ Forest Inst, EFI Techn Rep 19, 130 p
- Ottitsch A, Kacmarek K, Kazusa L (2005b) Study on the issues of illegal logging and related trade of timber and other forest products issues in Europe : report to the Warsaw Liaison Unit for the Ministerial Conference for the Protection of Forests in Europe. Warsaw, 62 p
- Palmer CE (2001) The extent and causes of illegal logging : an analysis of a major cause of tropical deforestation in Indonesia. London : CSERGE, Univ College, 33 p, Work Pap Centre Soc Econ Res Global Environ
- Seneca Creek Associates (2004) „Illegal“ logging and global wood markets : the competitive impacts on US wood products industry. Am Forest & Paper Ass United Nations Commodity Trade Statistics Database () UNcomtrade [online]. To be found at <<http://comtrade.un.org/db/default.aspx>> [quoted 08.09.2011]
- UNECE (2011) Forest products annual market review 2010-2011. Geneva : UN-ECE, Timber and Forest Study Paper 27
- Weimar H (2011) Der Holzfluss in der Bundesrepublik Deutschland 2009 : Methode und Ergebnis der Modellierung des Stoffflusses von Holz. Hamburg : vTI, 41 p, Arbeitsber Inst Ökon Forst Holzwirtsch vTI 2011/06
- WWF World Wide Fund For Nature (2008a) Illegaler Holzeinschlag und Deutschland. Frankfurt a M : WWF Deutschland, 66 p
- WWF World Wide Fund For Nature (2008b) Illegal wood for the European market. Frankfurt a M : WWF Deutschland, 43 p

Infill Planks for Horse Stable Constructions: Thoughts about Kick Resistance Determination and Alternative Material Development

Jan T. Benthien*, Heiko Georg**, Sebastian Maikowski*** and Martin Ohlmeyer *

Abstract

In the context of animal welfare, namely reducing the risk of injury to horses kept in boxes, and to prevent compensation claims in the case of injury, infill planks in horse stables have to be resistant to powerful kicks. Because of the common practice of designing infill planks without considering the individual properties of the wood species used, this paper aims to describe the current situation of horse kick load determination, give an overview of possibilities to determine the kick resistance of infill planks and provide ideas for alternative wood species and engineered wood products to replace tropical timbers as plank material. The objective of this effort is to form a basis on which the strength of infill plank can be tested, respectively, impact resistant materials can be developed in future. As a result of the presented findings from impact bending tests on real-dimensioned infill planks, a suitable test set-up for impact bending test is proposed, and mechanical properties of laminated bamboo lumber, a popular plank material, are given. In this context, shock resistance according to DIN 52189 was found to be a useful guide when screening high impact resistant alternative wood species.

Keywords: Stereotypical kicking, shock resistance, infill plank, horse stable interior, laminated bamboo lumber, tropical timber

Zusammenfassung

Zur Bestimmung der Trittfestigkeit von Holzbohlen und der Entwicklung alternativer Materialien zur Ausfachung von Stahlrahmen-Konstruktionen für den Pferdestallbau

Mit Blick auf Bestrebungen des Tierschutzes, hier das Verletzungsrisiko beim Auskeilen von Pferden in Boxenhaltung, sowie die Vermeidung von Schadensersatzforderungen im Verletzungsfall, müssen Ausfachungen von Stahlrahmen-Konstruktionen beständig gegen Pferdetritte dimensioniert werden. In der gängigen Praxis werden die individuellen Eigenschaften der verwendeten Holzart jedoch nicht systematisch berücksichtigt. Ziel dieses Artikels ist es daher, den aktuellen Stand der Bestimmung auftretender Kräfte beim Auskeilen von Pferden darzustellen und einen Überblick zu Möglichkeiten der Schlagfestigkeitsbestimmung an Ausfachungsmaterialien zu geben. Darüber hinaus werden verschiedene Holzarten und Holzwerkstoffe als mögliche Alternative zu derzeit noch häufig verwendeten Tropenhölzern vorgeschlagen. Die vorliegende Arbeit soll helfen, zukünftig die Trittfestigkeit von Stallbauhölzern bestimmen sowie schlagfeste Alternativmaterialien entwickeln zu können. Anhand von Schlagbiegeversuchen an Holzbohlen zur Boxenauffachung wird ein hierfür praktikabler Versuchsaufbau entwickelt und die mechanischen Eigenschaften von Bambusschichtholz, einem weitverbreiteten Ausfachungsmaterial, dargestellt. Die Bruchschlagarbeit nach DIN 52189 ist für die Suche nach besonders schlagfesten Alternativhölzern und Holzwerkstoffen eine hilfreiche Prüfgröße.

Schlüsselwörter: Stereotypes Auskeilen, Bruchschlagarbeit, Boxenauffachung, Pferdestalleinrichtungen, Bambusschichtholz, Tropenholz

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institute of Wood Science, Leuschnerstraße 91c, 21031 Hamburg, Germany

** Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institute of Organic Farming, Trenthorst 32, 23847 Westerau, Germany

*** Hamburg University, Department of Wood Science, Mechanical Wood Technology, Leuschnerstraße 91c, 21031 Hamburg, Germany

Contact: jan.benthien@vti.bund.de

Introduction

Horses kept indoors are typically housed in boxes made of a steel frame construction with a wood filling at the bottom and a metallic grid on the top. In addition to the design and representative appearance of the stalling, with the increased importance of a horse for its owner safety demands are of increasing interest. Regardless of the individual motivation, the reduction of risk of injury in housing is a current focus of animal welfare. In Sweden (Hammerström & Åkerström, 2007) and in Germany (BMELV, 2009) for example, horseboxes have to be designed to be resistant to horse kicks. Although no mandatory regulations exist, 40 mm plank thickness is generally recommended (BMELV, 2009). Such an unspecific benchmark does not take characteristic wood species' strength properties into account, although they are evident when comparing commonly used softwoods (e. g., larch) and hardwoods (e. g., azobé).

In commercial practice, infill planks are dimensioned on the basis of company-internal experience. A lack of systematic data on the impact resistance of infill materials and little verified knowledge on the impact load of horse kicks permit no more than a rough plank thickness recommendation. As a consequence, the kick resistance of horse stable interior partitioning cannot be assessed by a defined standard. This means that in case of material failure and resulting injuries, compensation claims are foreseeable and objective judgements are hard to reach.

This paper aims, therefore, to form a basis to enable the construction of kick resistant and, consequently, low-injury risk horse stables in the future. With this intention, an overview of the current status of testing for the impact bending strength of wood, particularly large dimensioned samples, and horse kick impact load determination is given. Additionally, results of impact bending tests on infill planks are presented and discussed. In addition, promising alternative wood species and engineered wood products are proposed as substitutes for the use of tropical timber as plank material. Finally, the mechanical properties of laminated bamboo lumber, a popular plank material, are presented.

Why horses kick

Kicking, a stereotypical behaviour by horses, can be seen as a response to poor animal welfare conditions and environmental stress (Broom, 1983). Despite the fact that horses are social animals, housing in single-stalls or pens is still common. Box design with a minimum contact between neighbouring horses is one main factor for the increased abnormal behaviour of confined horses (McGreevy et al., 1995). Stereotypic behaviour has no function and can be either frustration-induced or malfunction-induced (Mason & Rushen, 2006). Among classic equine stereotypes like weaving (locomotion) or cribbing (oral), stall or wall kicking can be categorised as self-mutilation (McDonnell, 2011). As long as the kicking force is low, stall kicking can be considered a bad habit. However, powerful kicks may cause material failure, legs can get

stuck and result in life-threatening injuries when releasing or – in the worst-case scenario – not releasing the horse after it gets stuck.

Current state of horse kick impact load determination

The focus of horse kick impact load determination has to be placed on infill planks, because most kicking damage occurs in the lower 5 feet (~ 1.5 m) of the partition, which is commonly built of rough cut, tongue and groove wood planks (Wheeler et al., 2002).

In 2011, von Wachenfeldt et al. published a study aiming at the reduction of injury and accident risk for kicking horses with correct structural design and an appropriate choice of building materials and stall shape. For this purpose, the kick impact load by horses on fittings and building construction was determined by placing a measuring wall equipped with load cells and a computerized measuring system in a number of horse stables. Based on impact load and kick duration, measured for the greatest impact caused by a horse kick, an impulse of 150 Ns was suggested to be relevant while taking a certain safety margin into account. Derived from this, the impact resistance demand for horse stable elements was proposed to be equivalent to 350 Joule.

Further research in this field is currently being conducted by the German Agriculture Society (DLG) at its Test Center Technology and Farm Inputs, Groß-Umstadt, Germany, as can be concluded from first publications (Gäckler, 2012; Glaser, 2012). In contrast to von Wachenfeldt et al. (2011), Gäckler (2012) added a high-speed camera to the test set-up, meaning more detailed information can be expected on the impact energy of a horse kick.

Current state of impact bending test

The experimental set-up of impact bending tests is in principle the same as for three-point bending tests (e. g. DIN 52186; DIN - EN 310) to determine modulus of elasticity (MOE) and rupture (MOR), whereby the load is applied to the test object in fractions of a second. The aimed result is the shock resistance, which is the ratio of energy causing complete failure related to the cross section area of the sample. While the fracture energy is the scalar product of the impact bending force multiplied by the deflection of the sample until complete failure occurs, the same amount of shock resistance can be reached by a sample with high strength but low flexibility, as well as by a sample with low strength but high flexibility. However, in general, brittle wood species (low flexibility) provide a low shock resistance (Widmann, 2009). More characteristics of the fracture behavior can be obtained by evaluating the fracture pattern: brittle wood species show a short-fiber fracture while a tough fracture has a long-fibered appearance (Kerch, 1960). Information on the character of the wood species can be obtained when the impact bending force and the deflection of the sample is recorded during the

test (Broeker & Salamon, 1989). The drawn curve provides information on the characteristics of the test sample within the load-deflection diagram: a short and steep curve (high maximal force and a low deflection) belongs to brittle materials while a long stretched curve (low maximal force) belongs to tough materials (Widmann, 2009).

The shock resistance of timber is determined on small, clear specimens with a pendulum impact tester in accordance with DIN 52189. The impact energy applied to the specimen derives from the mass m (kg) and the initial position h (m) of the drop weight. After actuating the release mechanism and the potential energy E_{pot} (Nm), (Equation 1) of the drop weight is transferred into kinetic energy E_{kin} during free fall and reaches its maximum ($E_{pot} = 0$; $E_{kin} = \text{max}$) at the lowest point of the circular path where the sample is positioned. The shock resistance results from the difference between the initial potential energy and the maximal reached potential energy after causing complete failure of the sample. When the pendulum test device is equipped with load and displacement transducers, it is able to interpret force-deflection diagrams and deliver more detailed data on the fracture behavior.

$$E_{pot} = mgh \quad (1)$$

where

g is the gravitational acceleration (m s^{-2}) and was assumed to be 9.81 m s^{-2} .

Impact bending tests on large-scale samples are performed using test devices applying the impact load by a drop weight (Widmann, 2009; Kalberer, 2006; Ammann, 2006; Leijten, 2004; Malo, 2004; Sukontasukkul et al., 2000; Jansson, 1992; Mindess & Madsen, 1986). While impact energy and impact velocity v_1 (m s^{-1}) (Equation 2) for such a test set-up can be calculated corresponding to pendulum impact tests, the determination of the remaining energy after causing sample failure is more difficult and requires additional electronic measurement equipment.

$$v_1 = \sqrt{2gh} \quad (2)$$

where

g is the gravitational acceleration (m s^{-2}) and was assumed to be 9.81 m s^{-2} , h is the initial height of the drop weight (m).

One way the absorbed energy can be calculated is to determine the velocity of the drop weight at the moment of complete sample failure v_2 (m s^{-1}), which occurs subsequent to the moment of maximal bending. Applying Equation (3) the kinetic energy at the moment of impact E_{kin1} (Nm) and the moment of sample failure E_{kin2} (Nm) can be calculated. The result of subtraction is the energy to cause complete failure of the sample. The deflection of the sample has to be measured in order to calculate the velocity of the drop weight and may be done with an optical system, built of a light emitting diode (LED), line grid and a photo cell, as was described by Widmann (2009), a high-speed video system (Ammann,

2006), or a rotating roller which detects the relative motion between guide axis and drop weight (Ammann, 2006).

$$E_{kin1/2} = 0.5mv_{1/2}^2 \quad (3)$$

where

m is the mass of the drop weight (kg), v_1 is the velocity (m s^{-1}) of the drop weight at the moment of impact, v_2 is the velocity (m s^{-1}) of the drop weight at the moment of failure.

Alternatively, the absorbed energy can be calculated by integrating the force along the path during sample deflects until failure occurs. This requires force detection with a load cell integrated in the head of the drop weight. The absorbed energy is represented by the integral of the force-deflection diagram (area under the curve).

With the application of an acceleration sensor (Kalberer, 2006; Amman, 2006), all required data can be calculated by the mass of the drop weight, the time elapsed after releasing the drop weight, and the detected acceleration.

A simple way to measure the absorbed energy was conducted in this study. With a certain similarity to the Hatt-Turner Test (ASTM D 143), a drop weight applies an impact load to the test object while the height of drop weight is increased step-wise until failure occurs. This approach avoids the determination of the remaining energy after sample failure so that no electronic measurement equipment is required. One of the weaknesses of this test set-up is the variation of the impact velocity when mass and the initial position of the drop weight has to be adapted to reach a certain impact load. Furthermore, the lack of data during failure prevents detailed information on the fracture.

About laminated bamboo lumber

Bamboo is a fast growing plant, which differs clearly from wood logs with its smaller diameter and hollow culms. This means that to utilize bamboo on a large commercial scale, for instance like timber planks as infill for horseboxes, composite materials will need to be manufactured (Jiang et al., 2002). Laminated bamboo lumber (LBL), traded under the generic name COBAM (concentrated bamboo), is made of bamboo culms, split lengthwise into strips of about 5 mm thickness and 20 mm width, glued with phenol formaldehyde (PF) resin, dried, arranged in parallel order, consolidated under high pressure to a high density panel and finally cut into timber-like planks (Jiang & Tang, 2003). The content of the PF resin can be estimated at between 10 and 30 %.

Bending properties of LBL were determined according to DIN 52186 to be $13,016 (\pm 1,831) \text{ N mm}^{-2}$ (MOE) and $153 (\pm 22) \text{ N mm}^{-2}$ (MOR) by Huebner (2005), who tested 126 samples cut out of terraces planks [$\rho = 1.09 (\pm 0.07) \text{ g cm}^{-3}$]. Own experiments in accordance with EN 310 resulted in bending properties of $13,189 (\pm 157) \text{ N mm}^{-2}$ (MOE) and $157 (\pm 15) \text{ N mm}^{-2}$ (MOR), while testing 8 samples cut out of infill planks for horseboxes [$\rho = 1.13 (\pm 0.03) \text{ g cm}^{-3}$]. In addition to bending properties the shock resistance of LBL was determined

in accordance with DIN 52189 to be 136 (± 18) kJ m⁻² [n = 10; $\rho = 1.16 (\pm 0.07)$ g cm⁻³]. There were no significant differences between the properties of LBL determined by Huebner (2005) and own experiments.

Impact bending tests on infill planks

Experimental setup

The drop weight test was performed by applying different sized samples of azobé (*Lophira alata*), LBL and opepe (*Nauclea diderrichii*) – large-sized samples (20 mm x 85 mm x 1,200 mm) and real-sized samples – which were kindly provided by Roewer & Rueb GmbH, Thedinghausen, Germany. The real-sized samples were tested as delivered: 32 mm x 160 mm x 1,270 mm (LBL) and 40 mm x 129 mm x 1,270 mm (opepe). The cross section of the delivered infill planks were reduced at a certain length so that air slots are formed when the planks are slid side by side in the partition wall (cf. Figure 1). The minimized cross sections are 32 mm x 130 mm for LBL and 32 mm x 90 mm for opepe.

fixate a vertical axle, which guides the drop weight. The height of the drop weight is freely selectable to a maximum of 2.3 m. After actuating the release mechanism, the drop weight falls from a defined height onto the test object. The centrally positioned polyethylene plain bearing and a conscientious lubrication of the guide axle allow a free fall of the drop weight to be assumed. The head of the drop hammer is designed in the form of a horseshoe and is positioned at a 45° angle to the surface of the test object. In this way the kick of a horse should be realistically simulated. Contrary to the freely selectable height, the mass of the drop weight is adjustable only stepwise (6.68, 16.68, 26.68 and 36.68 kg). The support span of the impact bending tests was 1,100 mm.

Aiming to load a sample with defined impact energy, the required drop height was calculated in accordance to Equation (1) while considering the restricted adjustable drop weight mass and the maximal drop height of 2.3 m. The required (minimal) impact energy to cause a complete failure of the sample was calculated on the basis of the shock resistance and the cross section area of the sample in accordance to Equation (4).

$$E_{imp} = 10wA \quad (4)$$

where

E_{imp} is the impact energy (J), w is the shock resistance (kJ m⁻²), A is the cross section area of the sample (mm²)

If no visible break of the sample occurred within the first check, the height of the drop weight was gradually increased until the sample failed. This procedure parallels the Hatt-Turner Test where the height of drop weight is increased stepwise until failure occurs. In the case of failure within the first check, the height of the drop weight was decreased gradually until the sample material withstood the impact. In accordance to the drop weight test, the shock resistance was calculated based on the highest impact energy withstood by the sample without failure. The impact velocity v_i was calculated in accordance to Equation (2).

Results

The shock resistance of large-sized LBL samples was determined to be 154 kJ m⁻² and 138 kJ m⁻² for real-sized samples. These values fit well to measurements of small samples in accordance to DIN 52189 (136 (± 18) kJ m⁻²) (cf. Chapter 5). The shock resistance of large-sized azobé samples was determined to be 115 kJ m⁻² and fit into the range of shock resistance given by Sell for small-sized samples of 90 to 150 kJ m⁻² (1997). For large-sized opepe samples, the shock resistance was determined to be 66 kJ m⁻² and 38 kJ m⁻² for real-sized samples. These values fit into the range of shock resistance given in literature (30 to 40 kJ m⁻²) by Sell (1997) as well.

These results show that the shock resistance determined on small clear specimens of timber may provide guidance when the kick resistance of horse stable infill planks is to be estimated and particularly when looking for alternative wood species. Further on, the data obtained may be used to

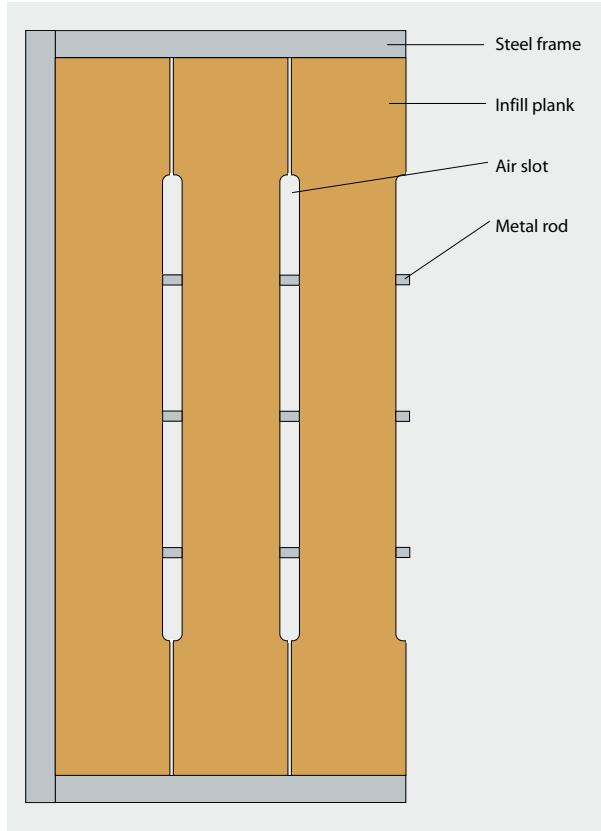


Figure 1
Front side planks slid on a reinforcing metal rod

The drop weight test device used is a construction of the Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Department of Rural Buildings and Animal Husbandry (LBT), Alnarp, Sweden, and was used inter alia from von Wachenfeldt et al. (2011) (cf. Chapter 3). The device comprises a steel frame to

calculate the required (minimal) dimensions of infill planks to withstand a horse kick of 350 Joule, which was cited as responsible impact load by von Wachenfeldt et al. (2011) (see Chapter 3). The minimal thickness (width) to withstand a horse kick can be obtained when solving Eq. (4) for A , inserting the responsible impact load and the wood species' specific shock resistance into the formula, and, subsequently, dividing A (minimal cross section areas) by the typically provided width (thickness) of infill plank made of, e. g., LBL, azobé or opepe. The results obtained here (Table 1) show that infill planks made of LBL and azobé are kick resistant at their typically provided width (resp. thickness). Width (resp. thickness) could be decreased while kick resistance is maintained. Focusing on infill planks of stable front sides, the cross section of the planks is reduced due to the milling of air slots. Taking this reduction of cross section into consideration, planks made of LBL (130 mm) and azobé (97 mm) are further able to withstand a horse kick of 350 Joule. For planks made of opepe, a kick resistant width was calculated at 250 mm. This indicates that a single plank made of opepe cannot withstand a horse kick of 350 Joule. However, a firm bond of tongue and groove connected planks may be able to do this and has to be tested within further investigations. Tongue and groove connections cannot be applied in the case of planks with air slots (door fillings). A possible solution could be to equip the steel frame construction with horizontal metal rods upon which the planks are slid on (Figure 1).

Table 1

Theoretically required thickness (width) at given width (thickness) of different infill planks in order to withstand an impact load of 350 J. LBL = laminated bamboo lumber

Plank material	Required thickness at given width		Required width at given thickness	
	Width (mm)	Thickness (mm)	Thickness (mm)	Width (mm)
LBL	160	≥ 16	32	≥ 80
Azobé	125	≥ 23	40	≥ 73
Opepe	129	≥ 78	40	≥ 250

Discussion

The charm of the impact bending test device used for impact bending tests was its simple construction and easy usability. However, the limitations of this device are evident: impact velocity and impact energy depend on the mass and initial height of the drop weight and their calculation is limited to the moment of impact. While the adjustment of the drop weight mass is arranged step wise, the amount of different applicable impact energies is limited when holding the impact velocity constant. The number of applicable impact energies conforms to the number of steps in which the drop weight mass can be adjusted. The results of this test are less expressive due to the lack of data obtained while and after causing sample failure.

One experimental set-up of this test device is to check if sample material meets a certain required performance level – for example if the material withstands an impact energy of 350 J without failure. A second possibility is to determine the impact energy at which the failure of a sample occurs as was done within the preliminary test: increase the impact energy until the sample fails. However, the increase of impact energy has to be reached by increasing the drop weight mass while holding the drop weight height constant to test with a constant impact velocity. It would be desirable to know about the ordinary velocity of a horse kick to choose a comparable impact velocity of the drop weight. A disadvantage of the test performed in this study is the multiple testing of a sample. Although the sample may resist a certain load level, substantial material damage occurs, leading to a reduced impact strength and, presumably, allowing the plank to fail within one of the next attempts, as Leijten (2000) suspected for research results of Kloot (1954). The more scientific way to determine the kick resistance of infill planks is to perform impact bending as it was performed on large-scaled beams mentioned in Chapter 4. Here the impact energy exceeds the energy, which is required to cause failure of the sample so that data can be recorded by electronic equipment to calculate the residual energy of the drop weight after causing the sample failure. Proceeding like this, detailed data on the impact behaviours are provided for each specimen and significant results would be obtained.

Alternative material development

Since the negative side effects of logging activities in tropical forests (e. g., deforestation due to agricultural spread along the logging roads (Kummer & Turner 1994) and over-exploitations came into public awareness, the use of tropical timber was discussed critically since the 1970s and has fallen into disrepute in various western countries. For instance, the German Equestrian Federation (FN) suggests renouncing the use of tropical timber for stable construction based on the argument of environmental protection (Düe, 1997; Hoffmann, 2009).

Over-exploitation of the traditional market species leads to increasing prices of such tropical timbers, while wood quality and quantity decrease (Poku et al. 2001). Furthermore, a continuous decline in the production level of large-sized logs, and an increasing use of smaller dimensioned trees from fast-growing plantations, has to be expected in tropical regions (International Tropical Timber Organization, 2002). Changes in wood quality can result from the harvesting of smaller, younger and lower-quality trees (Zobel 1984). Consequently, the availability of customary timber qualities will run short. Annual variations in listed timber species in price trend analyses due to export bans or restrictions (International Tropical Timber Organization, 2010) indicate the on-going search for alternative species and transformations in the market. In sum this results in the need to find adequate alternative timbers from regional and sustainably managed forests. However, the lack of a verified method to determine the impact resistance, respectively the kick resistance, of infill planks hinders an effective search for suitable wood species and the development of more kick-resistant infill materials.

Alternative wood species to tropical timbers

In the search for alternatives to tropical timbers, heavy hardwoods should be considered for use for horse stable constructions because they impart quality and durability. With regard to their high shock resistance (see Table 2), wood species like hickory (*Carya tomentosa*), black locust (*Robinia pseudoacacia*) and ash (*Fraxinus excelsior*) may provide a high resistance against horse kicks. Likewise oak (*Quercus robur*), hornbeam (*Carpinus betulus*), birch (*Betula pendula*) and beech (*Fagus sylvatica*) may also be suitable due to their comparative high shock resistance. However, the suitability has to be verified in impact tests on real-sized infill planks.

Table 2

Shock resistance according to DIN 52189 of selected wood species. Source: Sell (1997)

Wood specie	Shock resistance (kJ m ⁻²)		
Black locust (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	112	-	170
Hickory (<i>Carya tomentosa</i>)	120	-	150
Beech (<i>Fagus sylvatica</i>)	80	-	120
Hornbeam (<i>Carpinus betulus</i>)	80	-	120
Birch (<i>Betula pendula</i>)	70	-	100
Ash (<i>Fraxinus excelsior</i>)	67	-	88
Oak (<i>Quercus robur</i>)	50	-	74

Engineered wood products as an alternative to solid wood

One weakness of solid wood is its property variability due to knots, deviation of the fiber direction from the plank longitudinal axis, and other inconsistencies. Engineered wood products are advantageous because the natural variety of solid wood is equalized and loads can be supported with smaller safety margins. However, if film-faced plywood sheets are used as an alternative infill material, the natural aesthetics of solid wood planks get lost due to the coating and its plate-shaped dimensions. In consequence, the development of innovative infill materials has to consider aesthetic demands as were reached for LBL in the past.

Laminated veneer lumber

Laminate veneer lumber (LVL) is normally manufactured for engineered timber constructions by gluing soft wood veneers to beams parallel to the grain orientation. Here, the character of solid wood can be preserved while realizing homogenous properties. This also applies when using hardwoods for manufacturing LVL while a similar appearance and a good correspondence with common stable systems seems to be given. A high-quality grade infill material would be obtained in particular when using cost-effective rotary-cut hardwood veneers for the core layer and sliced or sawn veneers for the face layers.

Within a review of the utilisation of hardwoods for LVL manufacturing, Ozarska (1999) highlighted the superior strength properties of hardwood and LVL made of it. It was mentioned that mechanical properties could be further improved by increasing density, either by compression during processing or by impregnating some or all of the veneers with polymerized material. Such impregnation results in better weathering properties. In the case of localizing the denser material in regions of high stress (face layers), properties could be improved further.

Colak et al. (2007) found the static bending strength of solid wood to be lower than that of LVL, however, the impact strength of beech solid wood is significantly higher than that of beech LVL. Brittle glue lines between the veneer layers may cause a decrease in impact strength. The lack of further studies on the shock resistance of LVL indicates the need for research on this topic, which may show contrary results. Strength properties of beech wood (*Fagus sylvatica*) (Volmary, 2005), (*Fagus orientalis*) (Aydin, 2004), red maple (*Acer rubrum*) (Wang et al., 2003) and rubber wood (*Hevea brasiliensis*) (Kamala, et al. 1999) LVL have been published, while no information on the shock resistance is given. Vlosky et al. (1994) mentioned studies of different authors on the use of northern red oak (*Quercus rubra*), sweet gum (*Liquidambar*), yellow poplar (*Liriodendron tulipifera*) and red maple (*Acer rubrum*) for the production of hardwood LVL, mainly for furniture application.

Parallel strand lumber

Parallel strand lumber (PSL) is a wood-based material used for engineered timber constructions like LVL. Similarities between LBL and PSL were already noticed by Huebner (2005). In the same way as discussed for LVL earlier, PSL could be produced from hardwoods to obtain an engineered material for stable constructions. Impact load tests on PSL were performed by Sukontasukkul et al. (2000). The shock resistance can be calculated based on the amount of absorbed energy determined in that study: in accordance to drop weight height and impact velocity the shock resistance is 228 kJ m⁻² ($h = 500 \text{ mm}$; $v_i = 3.13 \text{ m s}^{-1}$) respectively 178 kJ m⁻² ($h = 1,000 \text{ mm}$; $v_i = 4.43 \text{ m s}^{-1}$). These results are promising because the values exceed the shock resistance of LBL (136 kJ m⁻²) and azobé (90 to 150 kJ m⁻²). However, sample dimension (650 mm x 100 mm x 100 mm) and support span (550 mm) were not performed as in the experiments of this paper, or in accordance to DIN 52189, so that a direct comparison of the shock resistance values is inadmissible. Further research is necessary to check the usability of PSL, especially of hardwood PSL, as infill material for horseboxes.

Scrimber

With a greater degree of similarity to LBL than PSL, the engineered wood product Scrimber may be suitable as infill plank material. Debarked low-diameter logs are squashed in the manufacturing process for Scrimber, which largely maintains the original wood structure. The obtained bundles of inter-

connected and aligned log fragments are glued and subsequently hot pressed into the desired forms. A high impact resistant material may be obtained from this process because Scrimber maintains significant parts of the wood structure and a decrease of the natural variability of properties.

Conclusion

It was the intention of this paper to enable the construction of kick-resistant and, consequently, low-injury risk horse stables in the future. For this purpose, information about the impact strength determination of infill planks was given. With background experience from impact bending tests on infill planks, an experiment design was found to be useful in which drop weight test devices were equipped with electronic measurement components. It is likewise advisable to use a test device, which enables the remaining energy after a sample failure to be measured and impact velocity and impact energy to be set. For brittle wood species it was found that a firm bond of tongue and groove connected infill planks has to be impact tested, respectively, that such planks have to be reinforced with a metal rod to withstand heavy kick loads. By summarizing the current situation of horse kick impact load determination, available data were found to be insufficient to formulate a realistic impact resistance demand.

With respect to renouncing the use of tropical timber as plank material, promising high impact strength alternative wood species from moderate climatic zone of the Northern Hemisphere and engineered wood products like LVL, PSL and Scrimber were proposed as plank material. The shock resistance of wood, determined on small clear samples in accordance to DIN 52189, was found to be a useful guide when looking for alternative wood species to tropical timbers or suitable engineered wood materials. Engineered wood products were found to be advantageous for infill plank manufacturing because the natural variety of solid wood is equalized and loads can be supported with smaller safety margins.

Acknowledgements

The authors would like to thank all those persons who supported Mr. Sebastian Maikowski in preparing his master thesis, which formed the basis of the research presented in this article: Prof. Dr.-Ing. Dr. Marius C. Barbu, *Hamburg University, Germany*, for his engagement and help as reviewer, Dr. Hans von Wachenfeldt and Dr. Michael Ventorp, *Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Department of Rural Buildings and Animal Husbandry (LBT)*, Alnarp, Schweden, for the laboratory equipment used, and Mr. Rüdiger Deckert, *Roewer & Rueb GmbH*, Thedinghausen, Germany, for providing test materials.

References

- Ammann M (2006) Schutzwirkung abgestorbener Bäume gegen Naturgefahren. Birmensdorf : Eidg Forschungsanst Wald Schnee Landsch, 228 p
- ASTM (2009) ASTM D 143 Standard test methods for small clear specimens of timber [online]. To be found at <<http://www.astm.org/Standards/D143.htm>>. [quoted 01.11.2012]
- Aydin I, Colak S, Colakoglu G, Salih E (2004) A comparative study on some physical and mechanical properties of laminated veneer lumber (LVL) produced from beech (*Fagus orientalis* Lipsky) and eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis* Dehn.) veneers. Holz Roh- Werkst 62(3):218-220
- BMELV - Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (2009) Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltung unter Tier-schutzgesichtspunkten vom 9. Juni 2009. Bonn : BMELV, Ref Tierschutz, 28 p
- Broom DM (1983) Stereotypes as animal welfare indicators. Curr Top Vet Med Anim Sci 23:81-87
- Broeker FW, Salomon S (1989) Instrumentierung eines Pendelschlagwerkes für die Holzprüfung. Holz Roh- Werkst 47(3):93-97
- Colak S, Colakoglu G, Aydin I (2007) Effects of logs streaming, veneer drying and aging on the mechanical properties of laminated veneer lumber (LVL). Build Environ 42(1):93-98
- DIN - EN 310 (1993) Holzwerkstoffe : Bestimmung des Biege-Elastizitätsmoduls und der Biegefestigkeit. Berlin : Beuth
- DIN 52186 (1986) Prüfung von Holz : Schlagbiegeversuch. Berlin : Beuth
- DIN 52189 (1981) Prüfung von Holz : Schlagbiegeversuch ; Bestimmung der Bruchschlagarbeit. Berlin : Beuth
- Düe M (1997) Richtlinien für Reiten und Fahren : Band 4: Haltung, Fütterung, Gesundheit und Zucht. Warendorf: FN-Verl Dt Reiterlichen Vereinigung, 343 p
- Gäckler S (2012) Kraftpaket Pferd : was Stallbauteile aushalten müssen. Tag der Nürtinger Agrar-und Pferdewirtschaft, 16. Juni 2012
- Glaser K (2012) Ganz schön schnittig. Cavallo 04:128-133
- Hammerström M, Åkerström G (2007) Djurskyddsmyndigheten föreskrifter och allmänna råd om hästhållning. Djurskyddsmyndigheten författnings-samling 6:Saknr L 101
- Hoffmann G (2009) Orientierungshilfen Reitanlagen- & Stallbau : Planung, Ställe, Hallen, Plätze, Auslauf, Koppel, Reitwege. Warendorf : FN-Verl Dt Reiterlichen Vereinigung, 200 p
- Huebner R (2005) Eigenschaftsuntersuchungen an einem neuartigen Werkstoff aus Bambus. Hamburg : Univ, 135 p
- International Tropical Timber Organization (2002) Tropical timber products : development of further processing in ITTO producer countries. Geneva: Internat Trade Centre, 152 p
- International Tropical Timber Organization (2010) Annual review and assessment of the world timber situation 2010. Yokohama : ITTO
- Jansson B (1992) Impact loading of timber beams. Vancouver : Univ, 119 p
- Jiang S, Tang Y (2003) Industrial utilization on bamboo. Beijing : Internat Network Bamboo Rattan, 206 p, INBAR Techn Rep 26
- Jiang S, Zhang Q, Jiang S (2002) On structure, production, and market of bamboo-based panels in China. J For Res 13(2):151-156
- Kalberer M (2006) Quantifizierung und Optimierung der Schutzwaldleistung gegenüber Steinschlag. Freiburg, Br : Univ, 221 p
- Kamala BS, Kumar P, Rao RV, Sharma SN (1999) Performance test of laminated veneer lumber (LVL) from rubber wood for different physical and mechanical properties. Holz Roh- Werkst 57(2):114-116
- Kloot NH (1954) The effect of moisture content on the impact strength of wood. Australian J Appl Sci 5(2):183-186
- Krech H (1960) Größe und zeitlicher Ablauf von Kraft und Durchbiegung beim Schlagbiegeversuch an Holz und ihr Zusammenhang mit der Bruch-schlagarbeit. Holz Roh- Werkst 18(3):95-105
- Kummer DM, Turner BL (1994) The human cause of deforestation of southeast Asia. Bio Sci 44(5):323-328
- Leijten AJM (2004) Heat treated wood and the influence on the impact bending strength. Heron 49(4):349-359
- Leijten AJM (2000) Literature review of impact strength of timber and joints [online]. To be found at <<http://timber.ce.wsu.edu/Resources/papers/9-2-3.pdf>>. [quoted 01.11.2012]

- Malo KA (2004) Impact behaviour of roadside round wooden posts [online].
To be found at <http://www.ewpa.com/Archive/2004/jun/Paper_114.pdf>
[quoted 01.11.2012]
- Mason G, Rushen J (2006) Stereotypic animal behaviour : fundamentals and applications to welfare. Wallingford : CABI, 367 p
- McDonnell SM (2011) Normal and abnormal behavior of stabled horses [online]. To be found at <[http://www1.agric.gov.ab.ca/\\$department/deptdocs.nsf/all/hrs5294](http://www1.agric.gov.ab.ca/$department/deptdocs.nsf/all/hrs5294)> [quoted 01.11.2012]
- McGreevy PD, Cripps PJ, French NP, Green LE, Nicol CJ (1995) Management factors associated with stereotypic and redirected behaviour in the thoroughbred horse. Equine Vet J 27(2):86-91
- Mindess S, Madsen B (1986) The fracture of wood under impact loading. Materials Structures 19(1):49-53
- Ozarska B (1999) A review of the utilisation of hardwoods for LVL. Wood Sci Technol 33:341-351
- Poku K, Wu Q, Vlosky R (2001) Wood properties and their variations within the tree stem of lesser-used species of tropical hardwood from ghana. Wood Fiber Sci 33(2):284-291
- Sell J (1997) Eigenschaften und Kenngrößen von Holzarten. Dietikon : Bau-fachverl, 87 p
- Sukontasukkul P, Lam F, Mindess S (2000) Fracture of parallel strand lumber (PSL) under impact loading. Materials Structures 33(7):445-449
- Vlosky RP, Smith PM, Blankenhorn PM, Haas MP (1994) Laminated veneer lumber : a united states marked overview. Wood Fiber Sci 26(4):456-466
- Volmary B (2005) Furnierschichtholz aus Buche : Eigenschaften und Verwendungsmöglichkeiten. Hamburg : Univ, 138 p
- von Wachenfelt H, Nilsson C, Ventorp M (2011) Safe horse stables : kick loads from horses on fittings and building constructions. Alnarp : Dep Rural Buildings Anim Husbandry, 33p, Landskap trädgård jordbruk : rapportserie 11:20
- Wang X, Ross RJ, Brashaw BK, Verhey SA, Forman JW, Erickson JR (2003) Flexural properties of laminated veneer lumber manufactured from ultrasonically rated red maple veneer : a pilot study. Madison, WI : Forest Products Laboratory, 5 p, Research note FPL-RN-288
- Wheeler E, Smith Zajaczkowski J (2002) Horse facilities 1 : horse stall design [online]. To be found at <<http://pubs.cas.psu.edu/PubAuthor.asp?varAut=hor=wheeler&Submit2=Go>> [quoted 08.11.2012]
- Widmann R (2009) Schlagbiegebeanspruchung von Bauteilen aus Schweizer Fichtenholz [online]. To be found at <http://www.bafu.admin.ch/suchen/index.html?keywords=Schlagbiegebeanspruchung&lang=de&site_mode=intern&nsb_mode=yes&search_mode=AND#volltextsuche> [zitiert am 05.11.2012]
- Zobel BJ (1984) The changing quality oft the world wood supply. Wood Sci Technol 18:1-17

Landbauforschung

Applied Agricultural and Forestry Research

Sonderhefte / Special issues

Weitere Sonderhefte finden Sie auf der Homepage www.ti.bund.de → Publikationen

For more special issues visit www.ti.bund.de → publications

339	Gerald Schwarz, Hiltrud Nieberg und Jürn Sanders (2010) Organic Farming Support Payments in the EU	14,00 €
340	Shrini K. Upadhyaya, D. K. Giles, Silvia Haneklaus, and Ewald Schnug (Editors) (2010) Advanced Engineering Systems for Specialty Crops: A Review of Precision Agriculture for Water, Chemical, and Nutrient - Application, and Yield Monitoring	8,00 €
341	Gerold Rahmann und Ulrich Schumacher (Hrsg.) (2010) Praxis trifft Forschung – Neues aus der Ökologischen Tierhaltung 2010	8,00 €
342	Claus Rösemann, Hans-Dieter Haenel, Eike Poddey, Ulrich Dämmgen, Helmut Döhler, Brigitte Eurich-Menden, Petra Laubach, Maria Dieterle, Bernhard Osterburg (2011) Calculation of gaseous and particulate emissions from German agriculture 1990 - 2009 Berechnung von gas- und partikelförmigen Emissionen aus der deutschen Landwirtschaft 1990 - 2009	12,00 €
343	Katja Oehmichen, Burkhard Demant, Karsten Dunger, Erik Grüneberg, Petra Hennig, Franz Kroher, Mirko Neubauer, Heino Polley, Thomas Riedel, Joachim Rock, Frank Schwitzgebel, Wolfgang Stümer, Nicole Wellbrock, Daniel Ziche, Andreas Bolte (2011) Inventurstudie 2008 und Treibhausgasinventar Wald	16,00 €
344	Dierk Kownatzki, Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Andreas Bolte, Heike Liesebach, Uwe Schmitt, Peter Elsasser (2011) Zum Douglasienanbau in Deutschland – Ökologische, waldbauliche, genetische und holzbiologische Gesichtspunkte des Douglasienanbaus in Deutschland und den angrenzenden Staaten aus naturwissenschaftlicher und gesellschaftspolitischer Sicht	10,00 €
345	Daniel Heinrich Brüggemann (2011) Anpassungsmöglichkeiten der deutschen Rindermast an die Liberalisierung der Agrarmärkte	14,00 €
346	Gerold Rahmann (Hrsg.) (2011) Ressortforschung für den Ökologischen Landbau 2010	8,00 €
347	Hiltrud Nieberg, Heike Kuhnert und Jürn Sanders (2011) Förderung des ökologischen Landbaus in Deutschland – Stand, Entwicklung und internationale Perspektive – 2., überarbeitete und aktualisierte Auflage	12,00 €
348	Herwart Böhm (Hrsg.) (2011) Optimierung der ökologischen Kartoffelproduktion	12,00 €
349	Klaus Nehring (2011) Farm level implications of high commodity prices – An assessment of adaptation strategies and potentials in selected regions in Australia and Germany –	18,00 €
350	Josef Frýdl, Petr Novotný, John Fennessy and Georg von Wühlisch (eds.) (2011) COST Action E 52 Genetic resources of beech in Europe – current state	18,00 €
351	Stefan Neumeier, Kim Pollermann, Ruth Jäger (2011) Überprüfung der Nachhaltigkeit des Modellprojektes Einkommenssicherung durch Dorftourismus	12,00 €
352	Bernhard Forstner, Andreas Tietz, Klaus Klare, Werner Kleinhanss, Peter Weingarten (2011) Aktivitäten von nichtlandwirtschaftlichen und überregional ausgerichteten Investoren auf dem landwirtschaftlichen Bodenmarkt in Deutschland – Endbericht, 2., aktualisierte Fassung	8,00 €

353	Wilfried Brade, Ottmar Distl, Harald Sieme und Annette Zeyner (Hrsg.) (2011) Pferdezucht, -haltung und -fütterung – Empfehlungen für die Praxis	10,00 €
354	Gerold Rahmann und Ulrich Schumacher (Hrsg.) (2011) Praxis trifft Forschung — Neues aus dem Ökologischen Landbau und der Ökologischen Tierhaltung 2011	8,00 €
355	Frank Offermann, Martin Banse, Markus Ehrmann, Alexander Gocht, Horst Gömann, Hans-Dieter Haenel, Werner Kleinhanß, Peter Kreins, Oliver von Ledebur, Bernhard Osterburg, Janine Pelikan, Claus Rösemann, Petra Salamon, Jürn Sanders (2012) vTI-Baseline 2011 – 2021: Agrarökonomische Projektionen für Deutschland	10,00 €
356	Hans-Dieter Haenel, Claus Rösemann, Ulrich Dämmgen, Eike Poddey, Annette Freibauer, Helmut Döhler, Brigitte Eurich-Menden, Sebastian Wulf, Maria Dieterle, Bernhard Osterburg (2012) Calculations of gaseous and particulate emissions from German agriculture 1990 - 2010 Berechnung von gas- und partikelförmigen Emissionen aus der deutschen Landwirtschaft 1990 - 2010	14,00 €
357	Stefan Schrader and Rüdiger M. Schmelz (Eds.) (2012) Newsletter on Enchytraeidae No. 12 Proceedings of the 9th International Symposium on Enchytraeidae, 14-16 July 2010, Braunschweig, Germany	8,00 €
358	Frank Offermann, Martin Banse, Markus Ehrmann, Alexander Gocht, Horst Gömann, Hans-Dieter Haenel, Werner Kleinhanß, Peter Kreins, Oliver von Ledebur, Bernhard Osterburg, Janine Pelikan, Claus Rösemann, Petra Salamon, Jürn Sanders (2012) vTI-Baseline 2011 – 2021: Agri-economic projections for Germany	10,00 €
359	Jürgen Gauer und Franz Kroher (Hrsg.) (2012) Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke – Digitale Topographische Grundlagen – Neubearbeitung Stand 2011	8,00 €
360	Alexander Gocht, Raphael Albrecht, Horst Gömann, Ernst-Oliver von Ledebur, Werner Kleinhanß, Frank Offermann, Bernhard Osterburg, Andrea Rothe, Heinz Wendt, Rainer Klepper, Markus Ehrmann und Lilli Aline Schroeder (2012) Analyse des Vorschlags zur Reform der Zuckermarktordnung	10,00 €
361	Heinz Flessa, Daniela Müller, Katharina Plassmann, Bernhard Osterburg, Anja-Kristina Tech, Heike Nitsch, Hiltrud Nieberg, Jürn Sanders, Olaf Meyer zu Hartlage, Elisabeth Beckmann, Victor Anspach (2012) Studie zur Vorbereitung einer effizienten und gut abgestimmten Klimaschutzpolitik für den Agrarsektor	18,00 €
362	Gerold Rahmann and Denise Godinho (Eds.) (2012) Tackling the Future Challenges of Organic Animal Husbandry – 2nd Organic Animal Husbandry Conference, Hamburg, Trenthorst, 12-14 September, 2012	18,00 €
363	Raul Köhler und Britta Eggers (2012) Waldfragmentierung und Artenschutz – Analyse der Auswirkungen der Fragmentierung von Wald- ökosystemen auf Indikatorarten unter Berücksichtigung von Landschaftsstrukturindizes	10,00 €
364	Jürn Sanders, Frank Offermann und Hiltrud Nieberg (2012) Wirtschaftlichkeit des ökologischen Landbaus in Deutschland unter veränderten agrarpolitischen Rahmenbedingungen	10,00 €
365	Jens Dauber, Sebastian Klimek, Thomas Schmidt, Barbara Urban, Dierk Kownatzki, Walter Seidling (Hrsg.) (2012) Wege zu einem ziel- und bedarfsoorientierten Monitoring der Biologischen Vielfalt im Agrar- und Forstbereich - Workshopbericht -	12,00 €
366	Thomas de Wille (2012) Entwicklung eines betriebswirtschaftlichen Ansatzes zur Ex-ante-Analyse von Agrarstrukturwirkungen der Biogasförderung – angewendet am Beispiel des EEG 2009 in Niedersachsen	16,00 €
367	Annett Steinführer, Patrick Küpper, Alexandra Tautz (2012) Gestaltung der Daseinsvorsorge in alternden und schrumpfenden Gemeinden – Anpassungs- und Bewältigungsstrategien im Harz	12,00 €

Gutachtergremium *Editorial Board*

PD Dr. Martin Banse, Institut für Marktanalyse und Agrarhandelspolitik, Thünen-Institut
Dr. Jürgen Bender, Institut für Biodiversität, Thünen-Institut
Dr. Jutta Berk, Institut für Tierschutz und Tierhaltung, FLI
Dr. Herwart Böhm, Institut für Ökologischen Landbau, Thünen-Institut
Dr. Ulrich Dämmgen, Institut für Agrarrelevante Klimaforschung, Thünen-Institut
PD Dr. Sven Dänicke, Institut für Tierernährung, FLI
Dr. habil. Bernd Degen, Institut für Forstgenetik, Thünen-Institut
PD Dr. Matthias Dieter, Institut für Ökonomie der Forst- und Holzwirtschaft, Thünen-Institut
PD Dr. habil. Bettina Eichler-Löbermann, Universität Rostock
Dr. Peter Elsasser, Institut für Ökonomie der Forst- und Holzwirtschaft, Thünen-Institut
Prof. Dr. Andreas Fangmeier, Universität Hohenheim
PD Dr. Matthias Fladung, Institut für Forstgenetik, Thünen-Institut
Prof. Dr. Heinz Flessa, Institut für Agrarrelevante Klimaforschung, Thünen-Institut
Prof. Dr. Ulrike Grabski-Kieron, Universität Münster
Prof. Dr. Jörg-Michael Greef, Institut für Pflanzenbau und Bodenkunde, JKI
Prof. Dr. Konrad Hagedorn, Humboldt-Universität Berlin
PD Dr. Ingrid Halle, Institut für Tierernährung, FLI
Dr. Silvia Haneklaus, Institut für Pflanzenbau und Bodenkunde, JKI
Prof. Dr. Roland Herrmann, Universität Gießen
Prof. Dr. habil. Pierre Ibsch, Hochschule für nachhaltige Entwicklung, HNEE
Dipl. Ing.-Agr. Robert Kaufmann, Forschungsanstalt Agroscope Reckenholz-Tänikon ART, Schweiz
Dr. Jörg Kleinschmit, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt
Prof. Dr. Luit de Kok, Universität Groningen, Niederlande
Prof. Dr. Uwe Latacz-Lohmann, Universität Kiel
Dr. Oliver von Ledebur, Institut für Marktanalyse und Agrarhandelspolitik, Thünen-Institut
Prof. Dr. Bernd Linke, Institut für Agrartechnik Bornim e.V.
Dipl. Met. Franz-Josef Llopmeier, Agrarmeteorologische Forschung des Deutschen Wetterdienstes
Prof. Dr. Udo Mantau, Universität Hamburg
Prof. Dr. Axel Munack, Institut für Agrartechnologie und Biosystemtechnik, Thünen-Institut
Dr. Hiltrud Nieberg, Institut für Betriebswirtschaft, Thünen-Institut
Dr. Rainer Oppermann, Institut für Ökologischen Landbau, Thünen-Institut
Prof. Dr. Herbert Oberbeck, TU Braunschweig
Dr. Jürgen Puls, Institut für Holztechnologie und Holzbiologie, Thünen-Institut
Prof. Dr. Gerold Rahmann, Institut für Ökologischen Landbau, Thünen-Institut
Prof. Dr. Detlef Rath, Institut für Nutztiergenetik, FLI
Dr. Thomas Schneider, Institut für Weltforstwirtschaft, Thünen-Institut
Prof. Dr. Dr. habil. Dr. h.c. Ewald Schnug, Institut für Pflanzenbau und Bodenkunde, JKI
Dr. Lars Schrader, Institut für Tierschutz und Tierhaltung, FLI
Prof. Dr. Andreas Susenbeth, Universität Kiel
Prof. Dr. Friedhelm Taube, Universität Kiel
Prof. Dr. Klaus-Dieter Vorlop, Institut für Agrartechnologie und Biosystemtechnik, Thünen-Institut
Prof. Dr. Dr. habil. Drs. h.c. Gerd Wegener, TU München
Prof. Dr. Hans-Joachim Weigel, Institut für Biodiversität, Thünen-Institut
Dr. Nicole Wellbrock, Institut für Waldökologie und Waldinventuren, Thünen-Institut

Inhalt · Content

- Mirko Liesebach
Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs
159 **Herkünfte und zwei Versuchsflächen**
Jürgen Müller
Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten
Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des
169 **Wachstumsverhaltens**
Mirko Liesebach
Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem
179 **Standort in Schleswig-Holstein**
Wolf-Ulrich Kriebitzsch und Maik Veste
Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der
193 **Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.)**
Silvio Schüler, Mirko Liesebach und Georg von Wühlisch
211 **Genetische Variation und Plastizität des Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche**
Heike Liesebach
Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von
221 **Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch**
Uwe Schmitt, Jeong-Wook Seo, Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Silvio Schüler und Tanja Potsch
237 **Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte**
Matthias Dieter, Hermann Englert und Holger Weimar
247 **Wood from Illegal Harvesting in EU Markets: Estimations and Open Issues**
Jan T. Benthien, Heiko Georg, Sebastian Maikowski und Martin Ohlmeyer
Infill Planks for Horse Stable Constructions: Thoughts about Kick Resistance Determination and Alternative Material
255 **Development**

Landbauforschung
*Applied Agricultural
and Forestry Research*

Vol. 62

No. 4 · 12.2012

Herausgeber · Editor
Johann Heinrich von Thünen-Institut
Bundesallee 50
38116 Braunschweig
Germany

Preis · Price 8 €

ISSN 0458-6859