

Projektträgerschaft  
Programm Lebensgrundlage  
Umwelt und ihre Sicherung (BWPLUS)

Forschungsbericht FZKA-BWPLUS

Genetischer Vergleich geschädigter und nicht geschädigter Stiel- und Traubeneichenbestände (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* (Matuschka) Liebl.) in Baden-Württemberg unter besonderer Berücksichtigung von Standort, Bestandaufbau, bisheriger Bestandesbehandlung und anthropogenen Umweltbelastungen

von  
T. Sander, A. Franke

Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg  
Abteilung Botanik und Standortkunde

Die Arbeiten des Projektes Europäisches Forschungszentrum für  
Maßnahmen zur Luftreinhaltung wurden mit Mitteln  
des Landes Baden-Württemberg gefördert

Förderkennzeichen: PEF 1 96 001

108 Seiten  
39 Abbildungen  
76 Literaturstellen  
Anhang

August 1999

## **Genetischer Vergleich geschädigter und nicht geschädigter Stiel- und Traubeneichenbestände (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) in Baden-Württemberg unter besonderer Berücksichtigung von Standort, Bestandaufbau, bisheriger Bestandesbehandlung und anthropogenen Umweltbelastungen**

Von

T. Sander, A. Franke

Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg

Freiburg

### **Zusammenfassung**

In Stiel- bzw. Traubeneichen-Beständen mit Symptomen neuartiger Waldschäden in Baden-Württemberg (10 Forstbezirke) sollte geklärt werden, ob Zusammenhänge zwischen genetischer Struktur und Schadsymptomen bestehen. Alle Probestämme wurden im Winterzustand hinsichtlich ihrer Kronenstruktur und ihres Feinreisigverlustes bonitiert und zu „sensitiven“ (geschädigten) bzw. „toleranten“ (nicht geschädigten) Teilkollektiven zusammengefaßt. Zur Beschreibung der genetischen Strukturen wurden Isoenzyme als Genmarker verwendet (Isoenzymanalyse).

74,8 % (1.432 Bäume) aller ausgewerteten Individuen (1.915 Bäume) sind als nicht geschädigt anzusehen. Der Anteil deutlich geschädigter Stieleichen lag mit 14,3 % (274 Bäume) über dem Anteil geschädigter Traubeneichen mit 10,9 % (209 Bäume). Hinsichtlich ihrer Verteilung innerhalb der einzelnen Bestände waren bei den geschädigten Individuen visuell keine räumlichen Konzentrationen erkennbar. Lediglich für die Traubeneiche ergab sich ein statistisch gesicherter Zusammenhang zwischen Gesundheitszustand und Standortwasserhaushalt.

Auf den Untersuchungsflächen sind Traubeneichen hochsignifikant weniger geschädigt als Stieleichen. Traubeneichen scheinen mithin in der Lage zu sein, unter den gegebenen Standortbedingungen physiologisch besser mit Umweltstress fertig zu werden als Stieleichen. Die Analyse verschiedener genetischer Maße zeigt, daß „tolerante“ und „sensitive“ Kollektive über beide Eichenarten hinweg sich nicht nur bestandesbezogen, sondern auch insgesamt deutlich unterscheiden: das „tolerante“ Kollektiv ist genetisch vielfältiger und signifikant diverser. D.h., die physiologische Reaktionsnorm dieses Kollektivs scheint in Bezug auf Umweltbelastungen höher zu sein. Aussagen auf den Einzelbaum bezogen sind nicht möglich.

## **Genetic comparison of damaged and undamaged stands of Pedunculate oak and Sessile oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* [Matuschka] Liebl.) in Baden-Württemberg with particular consideration of site, stand structure, former silvicultural treatment and environmental impacts**

T. Sander, A. Franke

Forest Research Institute of Baden-Württemberg

Freiburg

### **Summary**

In stands of *Q. robur* and *Q. petraea* with symptoms of forest decline in 10 forest districts of Baden-Württemberg investigations were undertaken to prove any relation between genetic structure of the trees and symptoms of damage. All trees were classified during wintertime respecting crown structures and loss of slender side and short shoots. Trees of different defectiveness were put together to groups of sensitive (damaged) and tolerant (undamaged) individuals. In order to describe the genetic structure isozymes were used as gene markers (isozyme analysis).

In every stand undamaged individuals performed as majority (74.8 % of 1,915 investigated trees). Only 14.3 % of *Q. robur* (= 274 trees) and 10.9 % of *Q. petraea* (= 209 trees) showed significant symptoms of damage. Spatial clustering of damaged trees in the stands were not visible. Statistical dependency between site water regime and health was only shown for *Q. petraea*. However, all stands differ by silvicultural treatment, so that it is difficult to compare different degrees of stand defectiveness.

Statistical tests showed that individuals of *Q. petraea* were highly significant less damaged than individuals of *Q. robur*. Under the given site conditions the physiological reaction of *Q. petraea* against environmental stress seems to be more effective than that of *Q. robur*. Different genetic parameters prove that groups of tolerant and sensitive oak trees genetically differ: genetic multiplicity and genetic diversity are significant higher in tolerant trees than in sensitive trees. They seem to have better physiological possibilities to bear environmental impact than sensitive trees. It is not possible to make any statements about single trees.

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung.....</b>	<b>1</b>
1.1	Zielsetzung.....	3
<b>2</b>	<b>Material und Methoden .....</b>	<b>5</b>
2.1	Auswahl der Untersuchungsbestände .....	5
2.2	Stichprobennahme .....	7
2.3	Bearntung der Probestämme.....	8
2.4	Artbestimmung mit Hilfe morphologischer Blattmerkmale.....	9
2.5	Bestimmung der Vitalität.....	11
2.6	Soziologische Stellung .....	14
2.7	Standortkartierung .....	14
2.8	Bestandesgeschichte .....	14
2.9	Elektrophoretische Auftrennung der Enzyme.....	15
2.9.1	Extraktion .....	15
2.9.2	Stärkegelelektrophorese .....	16
2.9.3	Polyacrylamid-Gradientengelelektrophorese (Pagge) .....	18
2.10	Enzymvisualisierung.....	20
2.11	Auswahl der Enzymsysteme .....	21
2.12	Populationsgenetische Analysen.....	22
2.12.1	Berechnung der relativen Allelhäufigkeiten.....	22
2.12.2	Bestimmung der genetischen Diversität.....	22
2.12.3	Berechnung der effektiven Zahl von Allelen .....	22
2.12.4	Hypothetische gametische Multilocus-Diversität.....	23
2.12.5	Populationsdifferenzierung .....	23
2.12.6	NEI's Koeffizient der genetischen Differenzierung.....	25
2.12.7	Berechnung der genetischen Differenzierung .....	25
2.12.8	Berechnung des genetischen Abstandes .....	26
2.13	Clusteranalyse.....	27
2.14	Statistische Testverfahren .....	28
<b>3</b>	<b>Ergebnisse.....</b>	<b>29</b>
3.1	Artenzusammensetzung in den Untersuchungsbeständen .....	29
3.2	Schadentwicklung.....	31
3.3	Soziologische Stellung .....	33
3.4	Standortfeinkartierung .....	34
3.5	Bestandesgeschichte .....	40
3.6	Isoenzymatische Untersuchungen.....	41
3.6.1	Interpretation und Nomenklatur der Zymogramme.....	41
3.6.2	Auswahl der Enzyme.....	43
3.7	Populationsgenetische Analysen.....	44
3.7.1	Genetische Variation innerhalb der Bestände .....	44

3.7.1.1	Allelhäufigkeiten.....	44
3.7.1.2	Genetische Diversität und Differenzierung.....	49
3.7.1.3	Heterozygotie.....	52
3.7.1.4	Genetische Diversität und NEI's Koeffizient.....	57
3.7.2	Genetische Variation zwischen den Beständen.....	58
3.7.2.1	Genetische Differenzierung.....	58
3.7.2.2	Genetischer Abstand.....	59
3.7.3	Clusteranalyse.....	60
3.7.4	Genetische Variation innerhalb der „sensitiven“ und „toleranten“ Eichen-Teil- kollektive.....	62
3.7.4.1	Allelhäufigkeiten.....	62
3.7.4.2	Genetische Vielfalt, Diversität und Differenzierung.....	64
3.7.4.3	Heterozygotie.....	68
3.7.4.4	Genetische Diversität und NEI's Koeffizient.....	70
3.7.5	Genetische Variation zwischen den „sensitiven“ und „toleranten“ Eichen- Teilkollektiven.....	71
3.7.5.1	Genetische Differenzierung.....	71
3.7.5.2	Clusteranalyse basierend auf dem genetischen Gesamtabstand.....	73
<b>4</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>74</b>
4.1	Eichensterben.....	74
4.2	Bestandesgeschichte.....	74
4.3	Artunterschiede.....	75
4.4	„Tolerante“ und „sensitive“ Teilkollektive.....	80
4.5	Schlußfolgerungen.....	84
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung.....</b>	<b>85</b>
<b>6</b>	<b>Literaturverzeichnis.....</b>	<b>87</b>
	<b>Anhang.....</b>	<b>93</b>

# 1 Einleitung

Im gesamten europäischen Verbreitungsgebiet von Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* [Mattuschka] Liebl.) sind seit Anfang der 80er Jahre dieses Jahrhunderts verstärkt Absterbeerscheinungen in Alt- und Jungbeständen registriert worden, die dem Komplexgeschehen der neuartigen Waldschäden zugerechnet werden. In den vergangenen 10 Jahren hat, von wenigen Ausnahmen abgesehen, die Kronenverlichtung bei den Eichen in Deutschland deutlich zugenommen. Mit 47% erreichte der Anteil deutlicher Schäden 1997 ein (vorläufiges?) Maximum. 1998 wurde erstmalig eine erhebliche Verbesserung des Gesundheitszustandes beobachtet. Der Schadanteil sank bundesweit gesehen auf 37 % (BMELF, 1998).

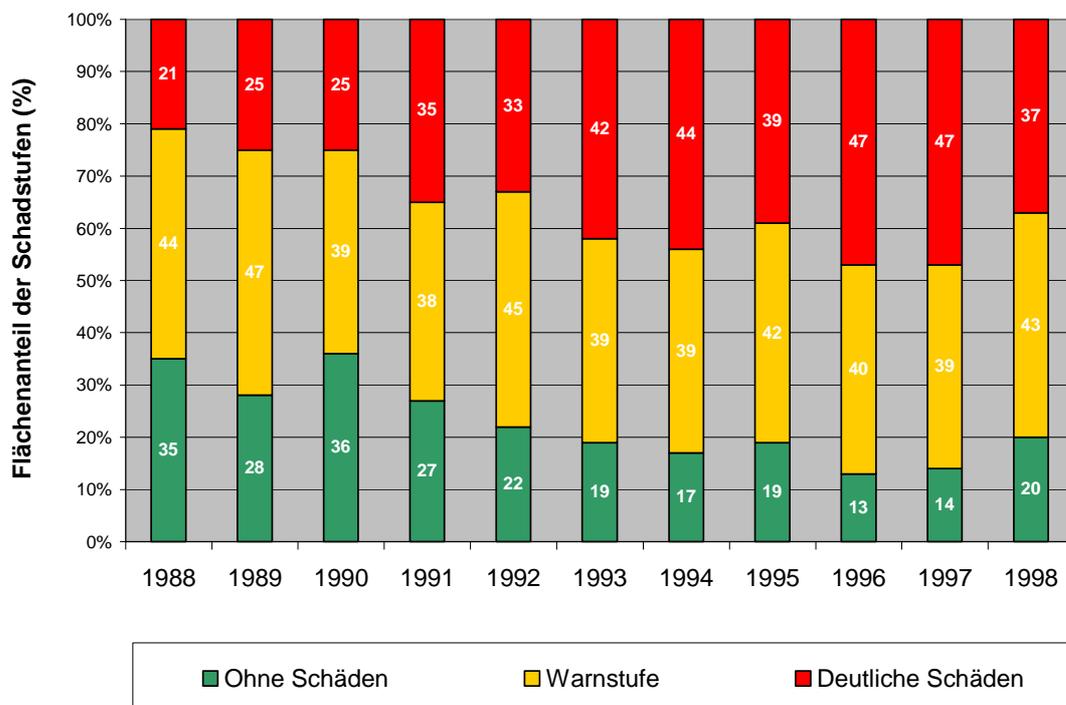


Abb.1: Entwicklung der Schadstufenanteile für die Baumart Eiche (bis 1989 ohne neue Bundesländer; 1998: 695 Bäume) (BMELF, 1998)

In Baden-Württemberg zeichnete sich bis 1997 ebenfalls keine Verbesserung des Gesundheitszustandes der Eichen ab. Der Anteil der deutlichen Schäden (Schadstufen 2-4) lag nach den Aufnahmen der Terrestrischen Waldschadensinventuren (TWI) bei den Eichen bei 40 % (HUBER, 1997). Auch die Eichen-Dauerbeobachtungsflächen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg dokumentieren den schlechten Gesundheitszustand (SCHRÖTER, 1994). Erst 1998 ergab sich auch hier im Vergleich zum Vorjahr auf 10 Dauerbe-

obachtungsflächen im Gesamtmittel aller Flächen eine Verbesserung des Gesundheitszustandes. Der Trend der Einzelflächen war hierbei einheitlich. Die Verbesserung des Belaubungszustandes wird u.a. als Folge der deutlichen zurückgegangenen Fraßschäden durch Insekten gewertet (FVA, 1998).

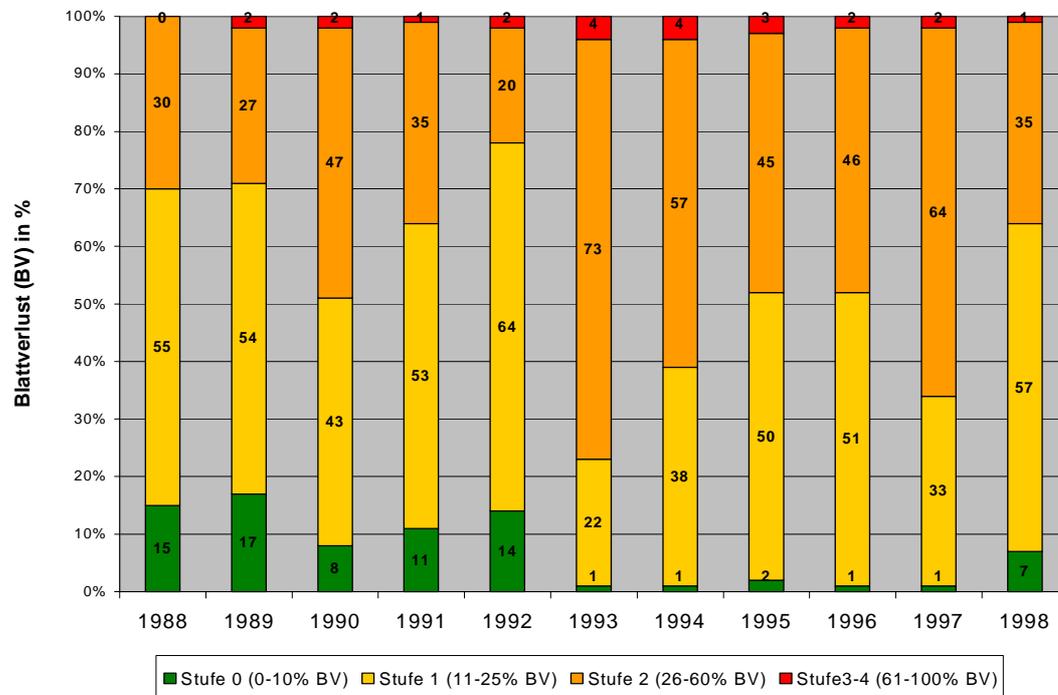


Abb. 2: Schadentwicklung der Eichen auf 10 Dauerbeobachtungsflächen in Baden-Württemberg von 1987 bis 1998 (FVA, interne Mitteilung Abt. Waldschutz)

Im Zusammenhang mit neuartigen Waldschäden muß auch bei den heimischen Eichen-Arten von einem sehr komplexen Schädigungsmechanismus ausgegangen werden, für den zeitlich wechselnde biotische und abiotische Faktoren verantwortlich sind. Insbesondere die zunehmende Schädigung der Kronen älterer Bäume ist vor dem Hintergrund von Immissionseinflüssen zu sehen (SCHRÖTER, 1994). Nach BALDER (1992) sollen anthropogene Umweltbelastungen jedoch nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Mit einem Waldflächenanteil von insgesamt rund 6 % kommen Stiel- und Traubeneichen in allen Wuchsgebieten Baden-Württembergs, zumindest in tieferen Lagen, bestandesbildend vor. Beide Arten gehören zu den langlebigsten Laubbaumarten Mitteleuropas. Trotz unterschiedlicher Areal differenzierung aufgrund spezifischer Standortansprüche sind Stiel- und Traubeneichen in vielen Beständen gemeinsam anzutreffen (MAYER, 1984; ACHSTETTER, 1984). In verschiedenen Kreuzungsexperimenten konnte nachgewiesen werden, daß eine künstliche Hybridisierung zwischen Stiel- und Traubeneiche möglich ist (u.a. AAS, 1988,

1991; KLEINSCHMIT et al., 1995). Insofern kann bzw. muß man auch von einer natürlichen Hybridisierung innerhalb gemischter Bestände ausgehen (vgl. DENGLER, 1980).

Schon seit der Frühzeit hat der Mensch beide Eichenarten intensiv wirtschaftlich genutzt (Mast, Lohrinde für die Gerberei, Bauholz, Brennholz etc.). Deshalb dürften die genetischen Strukturen der einheimischen Populationen mehr oder weniger stark anthropogen beeinflußt sein. Inwieweit sich Standortrassen oder Ökotypen in Anpassung an die heutigen Standorte herausgebildet haben ist offen.

Bei der bisherigen Betrachtung neuartiger Waldschäden an Eichenarten standen vor allem ökosystemare Veränderungen im Mittelpunkt. Genetische Aspekte fanden in der Regel nur wenig Beachtung, obwohl man davon ausgehen kann, daß mit der raschen Zunahme an geschädigten bzw. absterbenden Eichen ein erheblicher Verlust von genetischer Variation verbunden ist. Zurecht stellte der FORSCHUNGSBEIRAT WALDSCHÄDEN/LUFTVERUNREINIGUNGEN bereits in seinem zweiten Bericht 1986 ausdrücklich einen Forschungs- und Entwicklungsbedarf im Zusammenhang mit der Gefährdung und Erhaltung von Genressourcen fest. Auch die BUND-LÄNDER-ARBEITSGRUPPE "ERHALTUNG FORSTLICHER GENRESSOURSEN" sieht in ihrem 1989 veröffentlichten "Konzept zur Erhaltung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland" einen dringenden Forschungsbedarf, insbesondere weil Immissionen einen starken Selektionsdruck auf Waldbaumpopulationen ausüben und zu Genverarmung führen können.

Auch bei den heimischen Eichenarten ist nicht auszuschließen, daß die genetische Konstitution einzelner Populationen Einfluß auf den Gesundheitszustand im Zusammenhang mit Immissionseinwirkungen hat. Eine gewisse Prädisposition ist möglicherweise auf den Anbau genetisch nicht an den Standort angepaßter Eichenherkünfte zurückzuführen.

Eine Erfassung der genetischen Variation ist daher Grundlage für die Einleitung gezielter Gegenmaßnahmen, um forstliche Genressourcen zu erhalten und die ökologische Stabilität der Wälder langfristig zu sichern und nachhaltig zu bewirtschaften.

## **1.1 Zielsetzung**

Die Schadensmeldungen bzw. Berichte über Absterbeerscheinungen in Stiel- und Traubeneichen-Beständen unterschiedlicher Altersklassen auf unterschiedlichsten Standorten haben in Baden-Württemberg in den letzten Jahren in derart starkem Umfang zugenommen, daß die Ursachen dieser Komplexerkrankung in einem interdisziplinären Forschungsprojekt der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA) untersucht werden sollte. Im Rahmen dieses Verbundprojektes und aufbauend auf den Ergebnissen des PEF-Projektes 89/003 1A soll in der vorliegenden Untersuchung geklärt werden:

- ob sich die beiden heimischen Eichenarten mit Hilfe von spezifischen Isoenzymmustern unterscheiden lassen,
- ob bestimmte Genotypen eine höhere phänotypische Sensitivität bzw. Toleranz gegenüber Umweltstreß zeigen,
- welche genetischen Konsequenzen sich aufgrund des Verlustes von „sensitiven“ Individuen ergeben können,
- inwieweit Zusammenhänge zwischen Genotyp, Schadsymptomen und Umwelt existieren.

Es wird folgende Arbeitshypothese formuliert:

(Teil-) Populationen der Stieleiche (*Quercus robur* L.) bzw. der Traubeneiche (*Quercus petraea* [Mattuschka] Liebl.) mit unterschiedlich ausgeprägten Symptomen neuartiger Waldschäden besitzen bei gleicher standörtlicher Schadstoffbelastung unterschiedliche genetische Strukturen. Standort- und Bestandesfaktoren haben gleichfalls Einfluß auf die Expression der Schadsymptome.

Das bedeutet:

Bei einem erweiterten ökosystemaren Ansatz werden neben den genetischen Analysen insbesondere Einflüsse des Standortes, die soziologische Stellung des Einzelbaumes innerhalb des Bestandes, die Bestandesgeschichte (bisherige Bestandesbehandlung) sowie mögliche anthropogene Umweltbelastungen berücksichtigt.

Zur eigentlichen Beschreibung der genetischen Struktur werden Isoenzyme als Genmarker herangezogen (Isoenzymanalyse). Um die genetischen Strukturen unterschiedlich geschädigter (Teil-) Populationen vergleichen zu können, wird nach den Kriterien der Waldschadenserhebung jeweils die mittlere Schädigung pro Bestand bzw. Teilbestand ermittelt. Innerhalb der (Teil-) Populationen werden geschädigte und nicht geschädigte Probestämme zu „sensitiven“ bzw. „toleranten“ Teilkollektiven zusammengefaßt. Die genetischen Strukturen der so gebildeten (Teil-) Kollektive können dann schrittweise mit Standortfaktoren, Bestandesfaktoren und Schadfaktoren in Beziehung gesetzt werden.

Zur Verifizierung der Arbeitshypothese ist vorgesehen, genetische Variationsparameter innerhalb und zwischen den Kollektiven wie die genetische Diversität, den Heterozygotiegrad, den genetischen Abstand und die genetische Differenzierung zu interpretieren (vgl. MÜLLER-STARCK und GREGORIUS, 1986; MÜLLER-STARCK, 1993).

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Auswahl der Untersuchungsbestände

Zu Beginn des Projektes 1996 wurden von den FVA-Projektpartnern in 10 verschiedenen Forstbezirken des Landes mit unterschiedlicher großräumiger Umweltbelastungssituation Untersuchungsflächen ausgewählt (vgl. Tab.1 und Abb. 2), ohne daß aber zur Schadstoffbelastung genaue Angaben gemacht werden können, da kontinuierliche Immissionsmessungen für die einzelnen Bestände nicht vorliegen. Dabei wurde darauf geachtet, daß die Bestände einen repräsentativen Querschnitt über die Eichenstandorte der verschiedenen Wuchsgebiete Baden-Württembergs bildeten. Neben diesen großen Untersuchungsflächen wurden Sonderflächen für spezielle Fragestellungen (insbesondere genetische Fragen) in Lauda-Königshofen und Güglingen (VI/4 aDB und VI/1 a5) ausgewählt.

Tab. 1: Beschreibung der Eichenuntersuchungsflächen

Forstbezirk	Bezeichnung	Waldbesitzer	Distr/Abt	Anzahl Bäume	Alter	Fläche (ha)	Wuchsgebiet/-bezirk	Höhe ü.NN (m)	Regionalwald
Bebenhausen	BEB	Staat	II/32	198	160	11,0	4/13a	400-440	E
Breisach	BRF	Staat	IV/2	348	130	10,1	1/05	190	A
Bruchsal-West	BRU	Staat	I/7	186	100	8,6	1/02 b	110	B
Emmen-	EMM	Staat	VII/5	222	70	11,2	1/04	200	A
Güglingen	GÜG	Stadt	I/12	168	100	7,9	4/02	340-390	C
Güglingen	S5	Staat	VI/4	141	150	4,2	4/02	385-395	C
Güglingen	S6	Staat	VI/1	ca. 200	50	3,2	4/02	395-400	C
Lauda-Königshofen	LAU	Staat	VIII/4	192	170	9,4	4/01	330-340	C
Lauda-Königshofen	S4	Staat	VIII/2	50	20	5,4	4/01	330-340	C
Langenau	LAN	Staat	XXI/2	40	135	0,25	6/03	500-550	A
Müllheim	MÜL	Stadt	XVII/4	204	160	9,0	1/08	430-520	D
Oberkirch	ORB	Staat	I/24	180	90	4,5	1/03	135	A
Tauberbischofsheim	TBB	Gde.	I/4	186	170	12,5	4/01	330-340	C

Legende:

Bezeichnung der Regionalwälder:

- A = Planarer Eichen-Mischwald
- B = Planarer Eichen-Buchenwald und Flußauwald
- C = Kolliner Buchen-Eichenwald
- D = Kolliner Buchenwald, z.T. mit Eiche
- E = Submontaner Buchen-Eichenwald

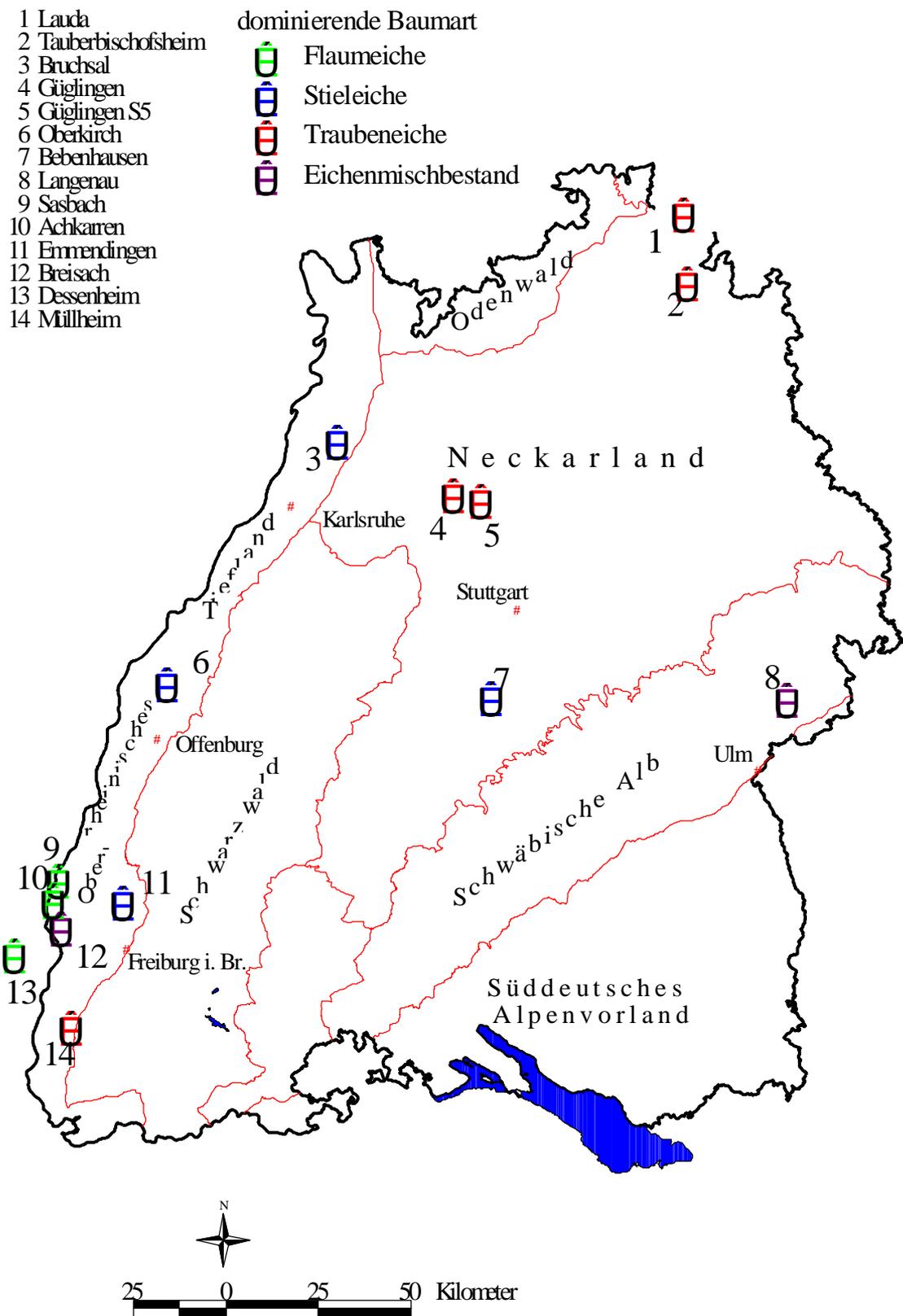


Abb.2: Geographische Lage der Eichen-Untersuchungsflächen des FVA-Eichenprojektes

## 2.2 Stichprobennahme

Zur Beprobung der Eichen für die genetischen Analysen wurde über die ausgesuchten Bestandesflächen ein systematisches Stichprobenraster mit einer Rasterdichte von 50 x 50 m gelegt. Das Stichprobenraster wurde dabei zur Standardisierung stets nach geographisch Nord ausgerichtet (Abb. 3).

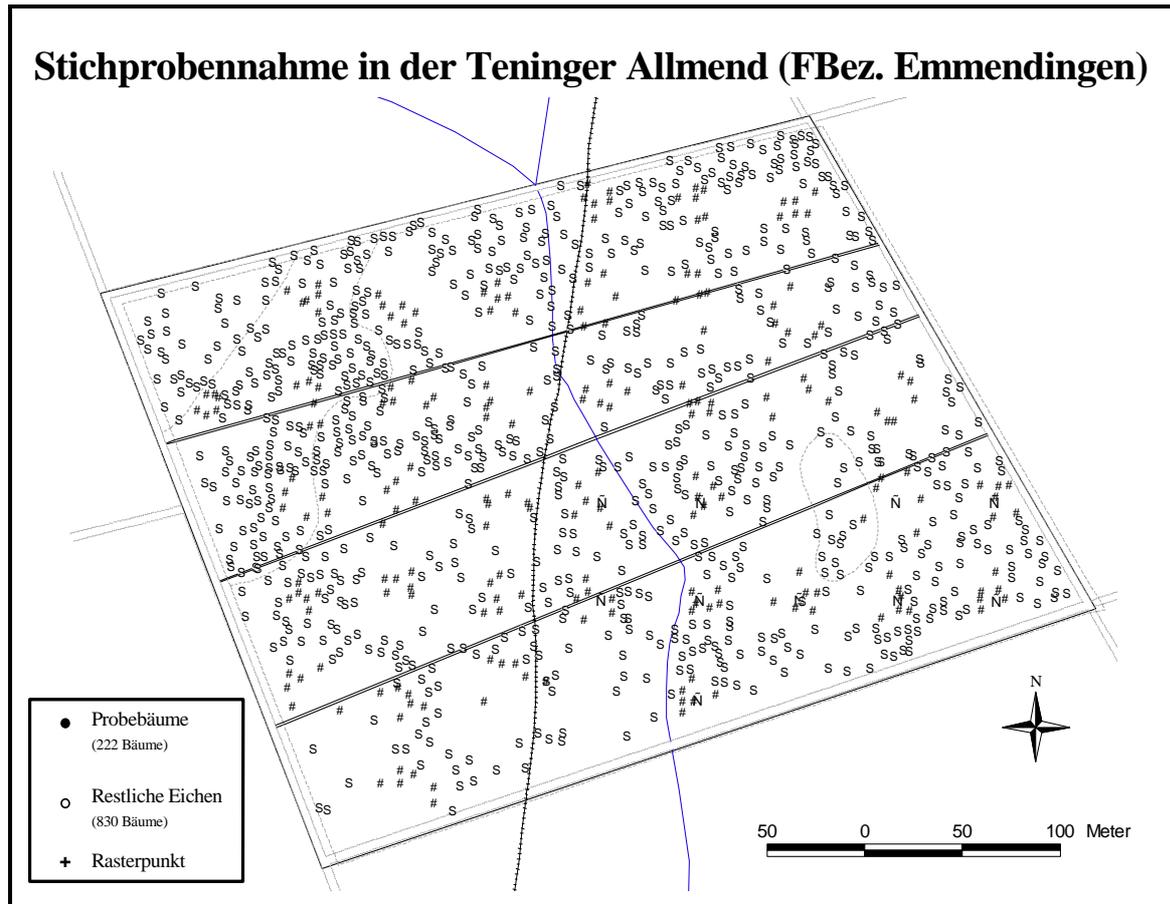


Abb. 3: Stichprobenahme auf den Versuchsflächen, dargestellt am Beispiel „Teninger Allmend“ (FBez. Emmendingen)

Zu jedem Gitterpunkt wurden die sechs nächststehenden Eichen ermittelt und permanent markiert (6-Baum-Stichprobe). Auf diese Weise wurden in Stichprobenkreisen mit variabler Flächengröße die zu untersuchenden Eichen ausgewählt, beerntet und die genaue geographische Lage des Stammfußes mittels Forst-Busssole und Ultraschall-Entfernungsmeßgerät (Vertex Forrester) zum Gitterpunkt bestimmt. Die anschließende Übertragung der Stammfußkoordinaten in ein geographisches Informationssystem mit SQL- bzw. ODBC-Schnittstellen zu einem genetischen und Standortkundlichen Informationssystem erlaubte Verschneidungen mit weiteren raum- und baumbezogenen Informationen wie z.B. den Ergebnissen der Standortfeinkartie-

rung, der Feinreisigbonitur, der Genotypenverteilung und nicht zuletzt der Luftbildinterpretation. Auf diese Weise können außerdem bei einer Folgeaufnahme die Stichproben-Bäume anhand von Stammverteilungsplänen und Gauß-Krüger-Koordinaten rekonstruiert werden.

Am Beispiel des Bestandes „Teninger Allmend“, in dem eine Vollaufnahme sämtlicher Eichen erfolgte, wurde das gewählte Stichprobenverfahren getestet. Die Fläche des Bestandes betrug 11,2 ha. Die Eichen-Gesamtpopulation umfaßte 1.052 Eichen. Mit Hilfe von 37 Rasterpunkten wurden 222 Probebäume erfaßt. Dies entspricht 21,1 % aller Eichen auf dieser Fläche.

### **2.3 Beerntung der Probebäume**

Das durchschnittliche Alter der ausgewählten Baum- und Althölzer (ohne Jungbestände) variierte zwischen 70 und 170 Jahren und betrug im Mittel 130 Jahre (vgl. Tab. 1). Die Baumhöhe variierte zwischen 25 und 35 m. Aus diesem Grund war eine Beerntung der Probebäume mit Hilfe von Leitern oder Teleskopbaumscheren nicht möglich.

Die für die morphologische Artbestimmung benötigten Blätter und die für die genetischen Analysen (Isoenzymanalysen) verwendeten Knospen wurden daher mit Hilfe einer Schrotflinte gewonnen (Abb. 4). Insgesamt wurden 2251 Einzelbäume im Sommer (Blätter) und im Winter (Knospen) beerntet.

Die geernteten Blätter wurden anschließend getrocknet und in einem Herbar archiviert. Die Bestimmung der Artzugehörigkeit jedes einzelnen Probebaumes erfolgte anhand morphologischer Blattmerkmale. Aus den herabgeschossenen Knospen wurden unmittelbar nach der Ernte im Labor die Enzymextrakte gewonnen.



Abb. 4: Herabschießen von Blättern zur Artbestimmung mit Hilfe einer Schroflinte

## 2.4 Artbestimmung mit Hilfe morphologischer Blattmerkmale

Da die Stiel- und Traubeneichen im Untersuchungsgebiet sympatrisch vorkommen, war eine phänotypische Artbestimmung von jedem einzelnen Probebaum zwingend erforderlich, um eventuelle artspezifische Interaktionen zwischen genetischer Konstitution, Schadenssymptomen und Umwelt zu erkennen. Eine sichere Unterscheidung der in Mitteleuropa heimischen Eichen bereitet häufig Probleme, da die Zwischenformen als Extreme der Variation innerhalb der Art oder als Hybridform gedeutet werden können (AAS, 1988).

Für die individuelle Artzuweisung wurden von jedem Probebaum fünf Blätter herangezogen. Mit Hilfe der morphologischen Blattmerkmale *Blattstiellänge*, *Büschelhaare*, *Buchtennerven* und *Blattbasis* wurden die betreffenden Bäume in die Kollektive „Stieleichen“, „Traubeneichen“ und „Hybriden“ (Intermediärtypen) eingeteilt (Abb. 5).

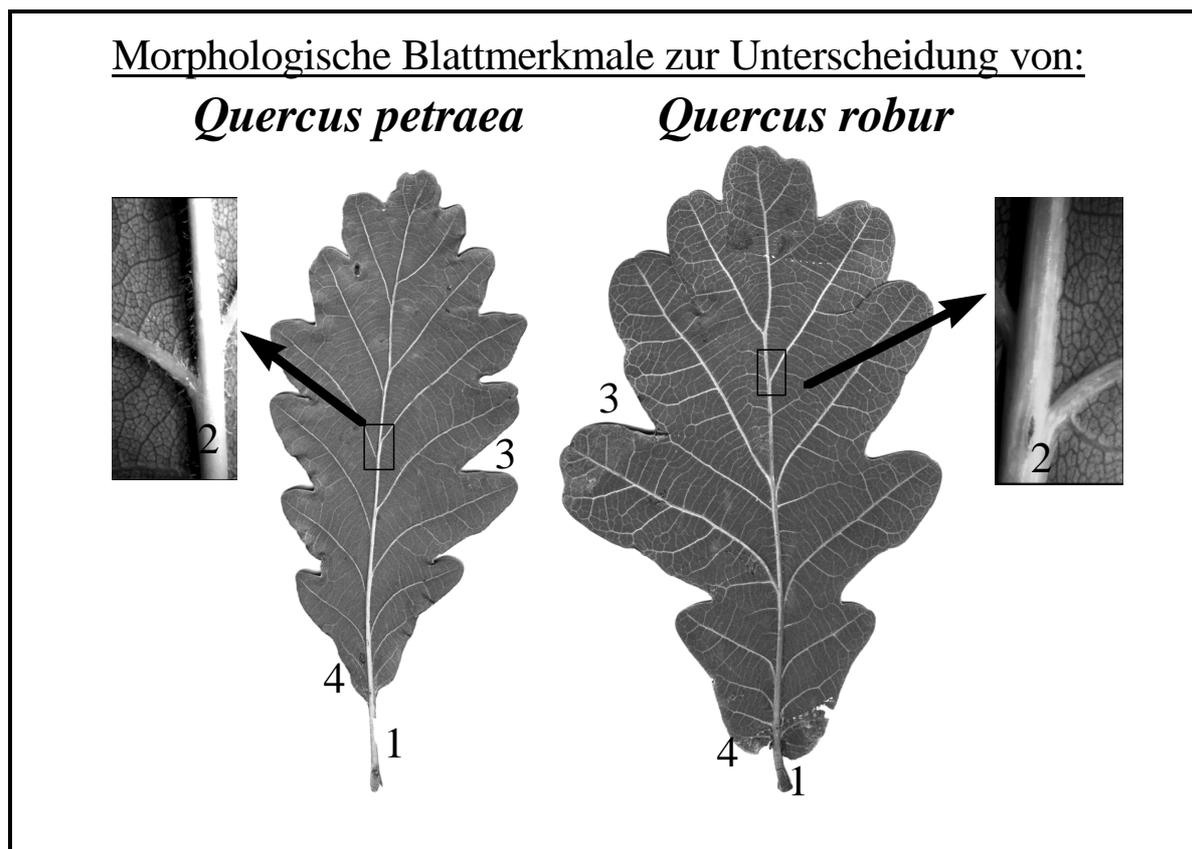


Abb. 5: Morphologische Blattmerkmale zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneichen (1. Blattstiellänge; 2. Büschelhaare; 3. Buchtennerven; 4. Blattbasis)

Die Blattstiellänge wird von der Stielbasis bis zur unteren Ansatzstelle der Blattspreite gemessen und variiert von 2 – 8 mm bei Stieleichen und von 10 – 25 mm bei Traubeneichen (vgl. GODET, 1987; AAS, 1988).

Büschelhaare (*pili fasciculati*) sind einander büschelig genäherte Trichome, die aus mehreren einzelligen und dickwandigen Armen bestehen. Sie können auf dem Blattstiel oder der Blattunterseite vorkommen (Abb. 6).

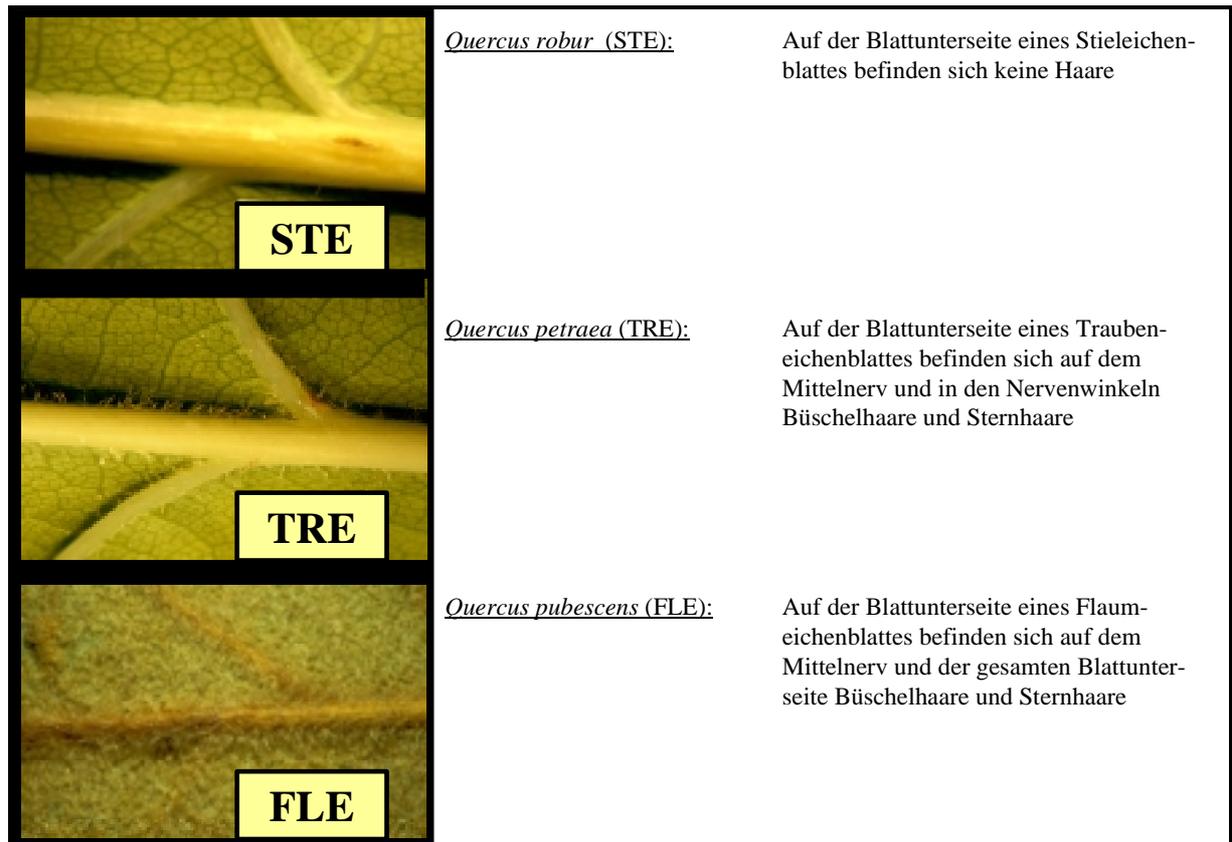


Abb. 6: Behaarung der Blattunterseite bei verschiedenen Eichenarten

Buchtennerven sind Seitennerven erster Ordnung, die nicht in die Blattlappen, sondern zu den Buchten führen. Bonitiert werden alle Buchtennerven, die länger sind als die Hälfte der Strecke zwischen Ursprung des Nervs und der angestrebten Blattbuchtung. Buchtennerven im basalen und terminalen Drittel werden nicht berücksichtigt. Anhand dieser typischen Merkmalsvariante für Stieleichen, lassen sich die beiden Arten mit der höchsten Wahrscheinlichkeit voneinander trennen (AAS, 1988).

Die Form der Blattbasis reicht von schmal-keilförmig bei Traubeneichen bis stark herzförmig (vielfach auch als Öhrchen bezeichnet) bei Stieleichen.

In das Kollektiv Stieleiche kamen Bäume, die einen Blattstiel mit der Länge < 10 mm, keine Büschelhaare, Buchtennerven und eine herzförmige Blattbasis hatten. Dem Kollektiv Traubeneiche wurden Bäume zugeteilt, die einen Blattstiel mit der Länge > 10 mm, Büschelhaare, keine Buchtennerven und eine keilförmige Blattbasis besaßen (Tab.2). Alle Bäume die nicht diesen Anforderungen entsprachen, bilden zusammen das Kollektiv der „Hybride“.

Tab. 2: Zusammenstellung charakteristischer Bestimmungsmerkmale bei Eichen

Typische Merkmale	Stieleiche ( <i>Quercus robur</i> )	Traubeneiche ( <i>Quercus petraea</i> )
Blattstiellänge	<u>kurze</u> Blattstiele 2 - 8 mm	<u>lange</u> Blattstiele 10 - 25 mm
Büschelhaare	<u>keine</u> Büschelhaare	<u>reichlich</u> Büschelhaare in den Nervenwinkeln auf der Blattunterseite
Buchtennerven	<u>fast immer</u> Buchtennerven im mittlerern Drittel des Blattes	<u>keine</u> Buchtennerven im mittlerern Drittel des Blattes
Blattbasis	<u>stark herzförmig</u> (geöhrt)	<u>schmal keilförmig</u>
Fruchtstiel	<u>lang</u> 1 - 6 cm	<u>kurz</u> 0,1 - 2 cm

Mit Hilfe dieser Merkmalsausprägungen wurden typische Vertreter jedes Kollektivs ausfindig gemacht und als sog. Lernfälle klassifiziert. Auf Grundlage der Lernfälle wurden Diskriminanzfunktionen berechnet, mit deren Hilfe in einer Diskriminanzanalyse alle untersuchten Bäume in die drei Teilkollektive „Stieleichen“, „Intermediärtypen“ und „Traubeneichen“ klassifiziert wurden.

## 2.5 Bestimmung der Vitalität

Die Bestimmung der Vitalität der Einzelbäume erfolgte anhand einer Feinreisigbonitur, die in den Wintermonaten 1996/1997 und 1997/1998 von der Abteilung Waldschutz der FVA Baden-Württemberg durchgeführt wurde.

Baumkronen sind in vielfältiger Weise wechselnden Umweltbedingungen ausgesetzt. Die Kronen reagieren hierauf mittels einer Zu- oder Abnahme von Kronenbiomasse. Diese Veränderungen spiegeln sich in der Verzweigungsstruktur des Feinreisigs wider. Bei länger andauernder Trockenheit bzw. beim Auftreten anderer Streßfaktoren sind Eichen in der Lage, durch Zweigabsprünge ihre Kronenbiomasse zu verkleinern und damit die Transpirationsfläche zu verringern. Dies kann aktiv durch Ausbildung eines Trennungsgewebes erfolgen (ROLOFF, 1989; ROLOFF und KLUGMANN, 1998). Bei Wind und Sturm brechen die Zweige dann an den „Sollbruchstellen“ ab.

Ist die Vitalität des Baumes herabgesetzt, so treiben zunächst weniger Knospen aus. Dies führt zu den bekannten Blattverlusten, die bei der Waldschadensansprache erhoben werden. Der Prozeß schreitet fort, indem nicht nur Knospen, sondern ganze Zweige „stillgelegt“ werden und daraufhin absterben. Von dem Prozeß ist primär das Feinreisig betroffen.

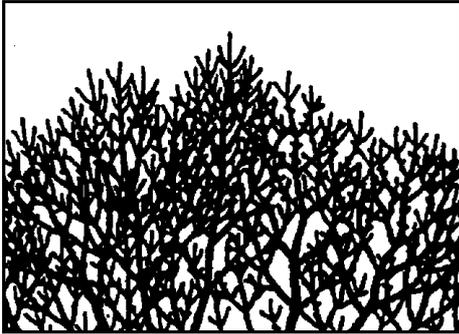
Bei gesunden Eichen wird der Kronenraum optimal, d.h. gleichmäßig, mit Blattmasse ausgefüllt. Kommt es jedoch zu Störungen, beispielsweise durch Insektenfraß an Blättern und Knospen, Frühjahrstrockenheit und dadurch gestörten Austrieb, Spätfrostschäden, etc., kann dies zu unregelmäßigen Verzweigungsmustern führen.

Die genannten Streßfaktoren führen meist zu fehlender Streckung der Triebe und damit zu vermehrter Kurztriebbildung (Kurztriebketten). Bei gestörtem Terminaltrieb kommt es am Zweigende zu verstärkter Verzweigung und damit zu der bekannten Büschelbildung, die letztlich auch mit einem Feinreisigverlust endet, wenn nämlich die Langtriebbildung zugunsten von zahlreichen Kurztrieben ausbleibt (ROLOFF, 1989).

Der mechanische Verlust von Kronenbiomasse durch absterbende und „abspringende“ Zweige sowie die vermehrte Bildung von Kurztrieben sind also beides Anzeichen herabgesetzter Vitalität des Einzelbaumes. Beide Erscheinungen bewirken eine Veränderung der Verzweigungsstruktur des Baumes und wirken sich in der Menge des Feinreisigs in der Krone aus.

Im Gegensatz zur Standardmethode der Terrestrischen Waldschadensinventur (TWI), die sich zur Beurteilung der Vitalität von Waldbäumen auf die Bonitur des Laubes bzw. der Nadeln im Sommerzustand stützt, wurde im Rahmen dieser Arbeit die Vitalität über die Kronenstruktur und über die Menge des Feinreisigs in der Krone im Winterzustand eingeschätzt. Anhand des nachstehenden Boniturschlüssels, der sich in vier Stufen (0-3) untergliedert, wurde der Feinreisigverlust (FRV) jedes einzelnen Probebaumes bestimmt.

Geschädigte Bäume sind gegenüber schädlichen Auswirkungen biotischer und abiotischer Faktoren anfälliger als gesunde Bäume. Es wurden deswegen bei einzelnen Bäumen der Untersuchungsbestände Nekrosen, Befall durch die Schleimflußkrankheit sowie offensichtlicher Pilzbefall in der Krone bzw. im Stammbereich dokumentiert. Da diese Merkmale jedoch von den Inventurtrupps nicht flächendeckend erhoben wurden, mußte auf eine Auswertung verzichtet werden.



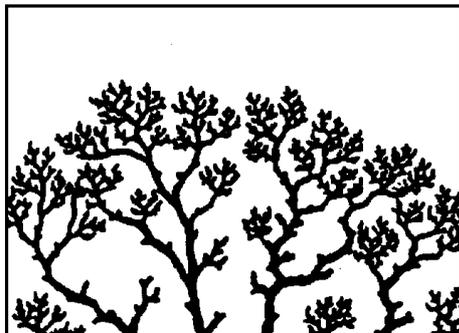
#### **FRV-Stufe 0:**

Die Eichenkrone ist gleichmäßig verzweigt und weist keine Strukturfehler auf. Es befinden sich keine Wasserreiser in der Krone. Das Feinreisig kann lang oder kurz sein.



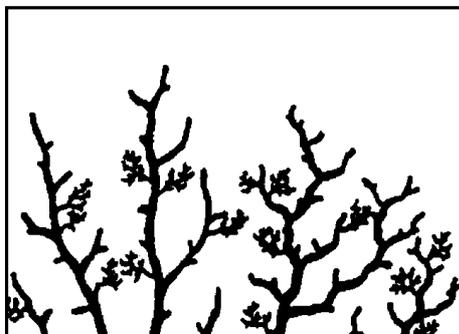
#### **FRV-Stufe 1:**

Die Eichenkrone ist mehr oder weniger verzweigt und weist leichte Strukturfehler auf. Sie besitzt aufgrund von abgestorbenen und neu ausgetriebenen Zweigen eine büschelige Endverzweigung. Einzelne Zweige wirken leicht verkrüppelt. Wasserreiser sind in der Krone anzutreffen.



#### **FRV-Stufe 2:**

Die Eichenkrone weist deutlich sichtbares, abgestorbenes Fein- und Mittelreisig sowie lange kahle Astpartien und starke Strukturfehler auf. Es sind extreme Kurztriebe bei mäßig vielem und totem Feinreisig zu beobachten.



#### **FRV-Stufe 3:**

Die Eichenkrone weist nur noch vereinzelt lebendes Feinreisig, jedoch überwiegend tote Äste auf. Der Baum stirbt ab.

## 2.6 Soziologische Stellung

Zur Charakterisierung der soziologischen Stellung wurde für jeden Probebaum die Baumklasse im Anhalt an KRAFT (Kraft'sche Baumklassen) bestimmt (Tab. 3). Berücksichtigt wird dabei die Stellung des Baumes im Bestand im Verhältnis zu seinen Nachbarn, gleichzeitig aber auch die Form der Krone, die z.T. durch diese Stellung bedingt ist (RÖHRIG, 1982). Baumklasse und Brusthöhendurchmesser sind sehr stark miteinander korreliert. Insofern kann die Baumklasse als Vitalitätsweiser für den Einzelbaum verwendet werden.

Tab.3: Baumklasseneinteilung zur Charakterisierung der soziologischen Stellung des Einzelbaumes nach KRAFT (verändert nach RÖHRIG, 1982)

Klasse	Merkmal
Klasse 1: vorherrschende Bäume	Bäume mit ausnahmsweise kräftig entwickelten Kronen
Klasse 2: herrschende Bäume	i.d.R. den Hauptbestand bildende Bäume mit verhältnismäßig gut entwickelten Kronen
Klasse 3: gering mitherrschende Bäume	Kronen zwar noch rel. normal geformt, ähnlich Baumklasse 2, aber verhältnismäßig schwach entwickelt, eingeengt, oft mit beginnender Degeneration
Klasse 4: beherrschte Bäume (Zwischenständer)	Kronen mehr oder weniger verkümmert, zusammengedrückt, z.T. einseitig, fahnig entwickelt
Klasse 5: unterständige Bäume (Unterständer)	Mit lebensfähiger (nur bei Schattbaumarten) bzw. absterbender Krone

## 2.7 Standortkartierung

Für alle Untersuchungsflächen liegen Standortkarten im Maßstab 1:10.000 vor, die nach dem zweistufigen „Südwestdeutschen Standortkundlichen Verfahren“ (ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG, 1996) erstellt wurden. Da für die Interpretation der Projektergebnisse detailliertere Karte benötigt wurden, führten Kartierer des Vereins für Forstliche Standortkunde und Forstpflanzenzüchtung e.V. in den Untersuchungsbeständen spezielle Standortfeinkartierungen durch. Dazu wurden die Aufnahmepunkte („Bohrpunkte“) auf eine Rasterdichte von 25 x 25 m verdichtet. Die Grenzen der Standorteinheiten wurden anschließend digitalisiert und in ein Geographisches Informationssystem (GIS) übertragen.

## 2.8 Bestandesgeschichte

Die Eichenbewirtschaftung als Mittelwaldbetrieb war früher aufgrund ihrer vielseitigen Produkte sehr weit verbreitet. Neben Bauholz konnten insbesondere Brennholz, aber auch Gerb-

stoffe etc. gewonnen werden. Eicheln wurden zur Schweinemast genutzt. Dabei machte man sich die hohe Ausschlagskraft der Eiche vor allem zur Brennholzgewinnung zu Nutze, während die sogenannten Laßreidel aus Kernwüchse für Bauholz stehengelassen wurden. Schon früh wurden Eichenbestände durch Saat begründet. Damit wurde auch der Grundstein für eine Eichenwirtschaft auf Standorten gelegt, auf denen die Eiche aufgrund ihrer geringeren Wuchskraft von Natur aus der Rotbuche unterlegen ist. Viele Eichen-Reinbestände im Bereich natürlicher *Fageten* sind daher anthropogenen Ursprungs.

Die Klärung der Entstehung der heutigen Eichenbestände kann somit auch Auskunft über deren (genetische) Herkunft geben. Eine zentrale Frage der vorliegenden Untersuchung war daher, ob es sich bei den Untersuchungsbeständen um standortangepaßte, möglicherweise autochthone oder um nicht angepaßte, nicht autochthone Populationen handelt.

Spätestens seit Beginn der regelmäßigen Forsteinrichtung zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden in Mitteleuropa alle forstlichen Maßnahmen dokumentiert, womit zumindest ein Teil der Bestandesgeschichte vieler heutiger Waldflächen nachgezeichnet werden kann. Die wichtigsten Quellen sind dabei Forsteinrichtungswerke und die dazugehörigen Karten. So konnten für alle Untersuchungsbestände Aufzeichnungen über die frühere Bewirtschaftung und Pflege gefunden und ausgewertet werden.

## **2.9 Elektrophoretische Auftrennung der Enzyme**

### **2.9.1 Extraktion**

Mit Hilfe von Schere und Skalpell wurde an den frischen Knospen die Spitze abgetrennt. Mit einem medianen Längsschnitt konnte die Knospe geöffnet werden. Anschließend wurden die braunen Hüllblätter entfernt und die noch gelb-grünen jungen Knospenblätter herauspräpariert. Da das Extraktionsmedium einen entscheidenden Anteil an der Stabilität von Enzymextrakten hat, wurde als Maßstab der Eignung eines Mediums, die Intensität der Enzymaktivität sowie die Schärfe und Anzahl der Banden herangezogen. Bei den Untersuchungen wurde das Extraktionsmedium von SANDER (1993) mit der in Tab. 4 beschriebenen Zusammensetzung verwendet.

Tab. 4: Extraktionsmedium nach SANDER (1993)

### Extraktionsmedium nach SANDER (1993)

#### 100 ml enthalten:

100 mM	Tris	1,21 g
40 mM	Na <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	1,43 g
5 mM	L-Cystein	60 mg
12 mM	Ascorbinsäure	210 mg
400 mM	Saccharose	13,97 g
5 mM	NADP	39,22 mg
1 % (w/v)	Polyethylenglycol	1 g
15 % (w/v)	PVPP	15 g

*auf pH 7,5 eingestellt mit H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>*

Die sorgfältig präparierten Eichenknospen wurden in ein eisgekühltes 1,5 ml Eppendorfgefäß gegeben, in dem sich bereits 600 µl Extraktionsmedium und eine Spatelspitze Quarzsand befanden. Mit Hilfe eines Schleifkegels, den ein drehzahl-gesteuerter Motor über eine bewegliche Welle antrieb, wurden die Knospen so lange zermahlen, bis ein homogener Brei entstand. Der Schleifkegel wurde nach jeder Homogenisation mit Aqua dest. gründlich abgespült und mit einem Papiertuch getrocknet. Nach dem Homogenisieren wurden die Proben 30 Minuten bei +4 °C und 14000 Upm zentrifugiert. Der Überstand wurde vorsichtig mit Hilfe einer Pipette in Eppendorfreaktionsgefäße überführt und bei -80 °C bis zur Analyse gelagert.

### **2.9.2 Stärkegelelektrophorese**

Unter Verwendung der horizontalen Stärkegelelektrophorese wurde ein Teil der analysierten Allozyme aufgetrennt. Die Zusammensetzung der einzelnen Puffersysteme ist in Tab. 5 zusammengestellt.

Die Proteintrennung erfolgte unter ständiger Kühlung in Elektrophoresekammern der Firma Desaga. Es wurden Stärkegele mit einer Konzentration von 11 % bis 12,5 % verwendet. Die Proben wurden an der kathodischen Seite des Gels aufgetragen, da die meisten Enzyme bei den pH-Werten der verwendeten Puffersysteme als Anionen vorlagen. Mit einem Skalpell wurde ca. 2 cm vom kathodischen Rand des Stärkegels ein Schnitt gezogen.

Tab. 5: Zusammensetzung der Puffer für die Stärkegel-Elektrophorese.

Puffersystem	Elektrodenpuffer	Gelpuffer
<b>1. Tris-Citrat</b> verändert nach SOLTIS et al. (1993)	0,15 M Tris-Citrat, pH 7,5	0,025 M Tris-Citrat, pH 7,5
<b>2. Ashton</b> nach ASHTON & BRADEN (1961)	0,19 M Borat-0,05 M LiOH, pH 8,1	0,05 M Tris-0,01 M Citrat, pH 8,1 mit 10% Elektrodenpuffer
<b>3. Poulik</b> verändert nach POULIK (1957)	0,3 M Borat-0,06M NaOH, pH 8,3	0,076 M Tris-5 mM EDTA-HCl, pH 8,7
<b>4. TBE</b> nach SICILIANO & SHAW (1976)	0,5 M Tris-0,016 M EDTA-0,65 M Borat, pH 8,0	0,05 M Tris-0,0016 M EDTA-0,065 M Borat, pH 8,0 (El. Puffer 1:10 verdünnt)

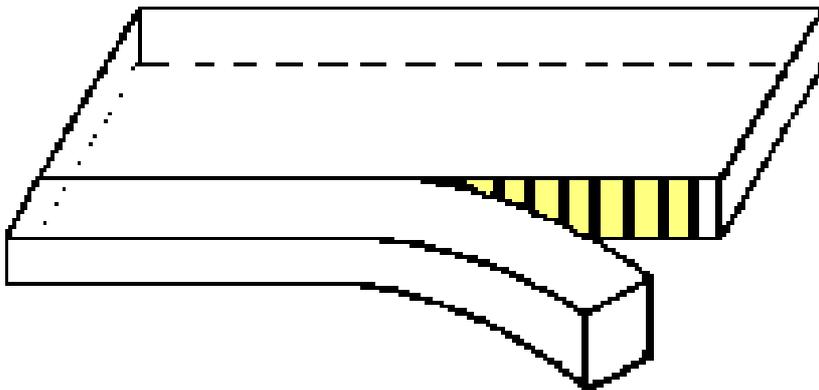


Abb. 7: Schematische Darstellung eines Stärkegels mit Filterpapierstreifen (gelb)

Die beiden Hälften wurden auseinandergedrückt. Etwa 30 bis 35 kleine Filterpapierstreifen (4,5 x 7 mm) wurden mit Hilfe einer Pinzette in den aufzutragenden Extrakt eingetaucht, auf einem Papiertuch abgetupft und danach auf die Schnittkante des größeren Gelstücks aufgelegt (Abb. 7). Die beiden Teile wurden anschließend wieder fest gegeneinander gedrückt.

Mit Hilfe einer Schwammtuchbrücke wurde die anodische und kathodische Seite des Gels mit dem jeweiligen Pufferreservoir verbunden. Die angelegte Spannung oder Stromstärke variierte in Abhängigkeit vom jeweils verwendeten Puffersystem (Tab. 6). Die Elektrophoresedauer schwankte je nach Puffersystem zwischen 4,5 und 7 Stunden.

Tab. 6: Elektrophorese-Bedingungen (unterstrichene Werte wurden konstant gehalten)

--	--	--

<b>Gel</b>	<b>Stromstärke</b>	<b>Spannung</b>
<b>1. Tris-Citrat</b>	<u>180 mA</u>	Ca. 150 V
<b>2. Ashton</b>	<u>60 mA</u>	Ca. 200 V
<b>3. Poulik</b>	<u>40 mA</u>	Ca. 150 V
<b>4. TBE</b>	<u>80 mA</u>	Ca. 180 V

Nach Beendigung der Elektrophorese wurden die Gele mit Hilfe eines Gelschneiders in vier ca. 2 bis 3 mm dünne horizontale Scheiben geschnitten und zum visualisieren der Enzyme in verschiedene Färbeschalen überführt.

### **2.9.3 Polyacrylamid-Gradientengelelektrophorese (Pagge)**

Durch die zusätzliche Anwendung der Polyacrylamid-Gradientengelelektrophorese nach ROTHE (1994) konnten noch weitere auswertbare Enzymsysteme für die genetischen Untersuchungen gewonnen werden. Hierzu wurden lineare Polyacrylamid-Gradientengele mit einer Konzentration von T = 4 bis 22,5 % verwendet (%T = g Acrylamid + g Bis). Die Gele (Länge 172 mm; Breite 1 mm; Höhe 82 mm) wurden nach der Vorschrift von SANDER (1998) im Labor selbst hergestellt.

Die Elektrophorese wurde in vertikalen Gelelektrophoreskammern durchgeführt (Abb. 8). Als Gel- und Elektrophoresepuffer diente das leicht modifizierte TBE (Tris/Borat/EDTA) – Puffersystem von ARONSSON & GRÖNWALL (1957) (Tab.7).

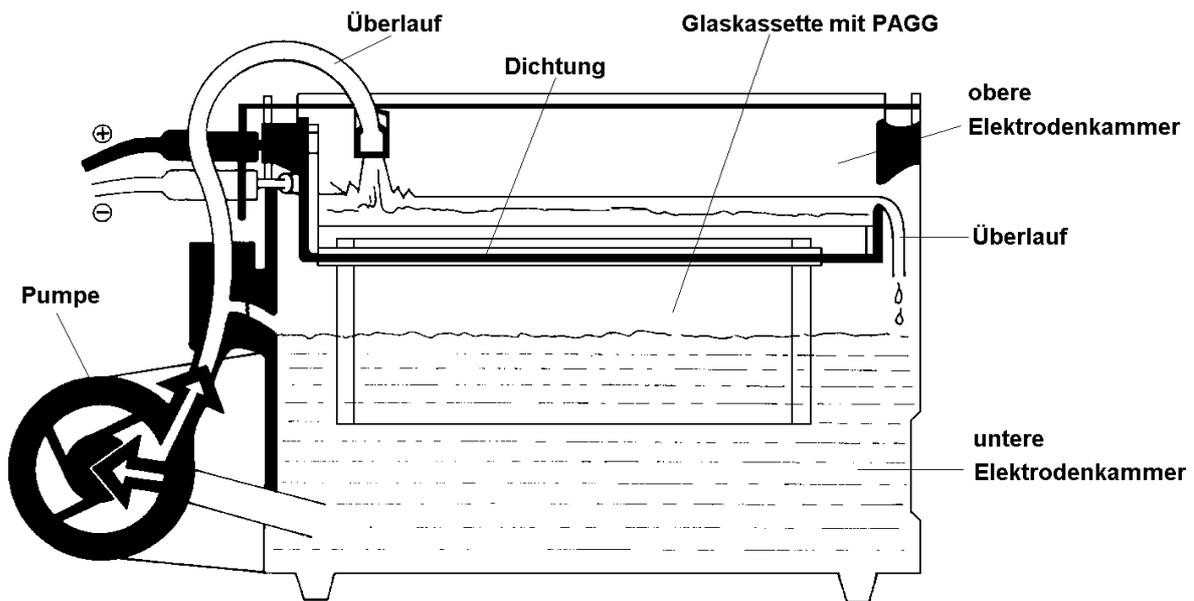


Abb. 8: Elektrophoresekammer (verändert nach ROTHE, 1991)

In jeder Elektrophoresekammer befanden sich drei Liter TBE-Puffer der auf eine durchschnittliche Temperatur von +4 °C gekühlt wurde. Nach dem Einsetzen der Gelkassetten in die obere Elektrodenkammer wurde der Elektrodenpuffer mittels Kreiselpumpe in einen Kreislauf gebracht. Der Pufferkreislauf verhinderte ein Austrocknen der Gele und bewirkte eine ständige Durchmischung der Ionen. Um Reste an Katalysatoren und Monomeren zu entfernen, wurde vor dem Auftragen der Proben zunächst eine Vorelektrophorese von 20 Minuten durchgeführt.

Das Auftragen der vorher mit Bromphenolblau angefärbten Enzymextrakte erfolgte mit Hilfe einer Pipette mit Kapillarspitzen. Vor dem Befüllen der Probestaschen mit jeweils 8 µl Extrakt, wurde die Kreiselpumpe und das Netzgerät abgeschaltet und der Puffer aus der oberen Elektrodenkammer in die untere geschüttet. Bei den Routineuntersuchungen wurden pro Gel die Proben von 20 Bäumen und ein interner Standard aufgetragen.

Die Durchführung der Elektrophorese erfolgte bei:

<b>Spannung</b>	<b>=</b>	<b>300 V;</b>
<b>Stromstärke</b>	<b>=</b>	<b>40 bis 60 mA;</b>
<b>Elektrophoresedauer</b>	<b>=</b>	<b>4,5 bis 6 Stunden</b>

Tab. 7: Lösungen zur Herstellung der Polyacrylamid-Gradientengele

### **Lösungen zur Herstellung der Polyacrylamid-Gradientengele:**

**Gel und Elektrophoresepuffer Tris-Borat-EDTA-Puffer, 10 fach konzentriert, pH 8,4**  
(verändert nach ARONSSON & GRÖNWALL, 1957).

450 mM Tris	54,50 g/l
400 mM Borsäure	24,73 g/l
125 mM EDTA-Na <sub>2</sub>	4,65 g/l

(Substanzen in Aqua dest. gelöst.)

#### **4%ige Acrylamid-Lösung („leichte Lösung“)**

7,1 ml 40 %iges Accugel
49,9 ml TBE-Puffer (1fach)
22,5 µl TEMED

#### **22,5%ige Acrylamid-Lösung („schwere Lösung“)**

40,1 ml 40 %iges Accugel
16,9 ml TBE-Puffer (1fach)
22,5 µl TEMED

#### **Ammoniumpersulfat (APS)-Lösung**

50 mg Ammoniumpersulfat
-------------------------

(in 35 ml TBE-Puffer (1fach) gelöst)

## **2.10 Enzymvisualisierung**

Die aus den Glaskassetten herausgelösten Polyacrylamidgele sowie die in Scheiben geschnittenen Stärkegele wurden in Färbeschalen überführt und in einer für jedes Enzymsystem spezi-

fischen Färbelösung inkubiert. Die Färbung erfolgte entweder abgedunkelt bei Raumtemperatur oder bei 37 °C im Trockenschrank. Je nach untersuchtem Enzymsystem betrug die Inkubationszeit zwischen 30 Minuten und 8 Stunden. Waren die Bandenmuster deutlich sichtbar, wurden die Färbelösungen abgegossen und die Gele mehrmals für ca. 20 Minuten in Wasser gespült.

Die Visualisierung der Isoenzyme erfolgt unter Verwendung der von SHAW & PRASAD (1970) sowie HARRIS & HOPKINSON (1976) beschriebenen histochemischen Methoden, die teilweise modifiziert wurden.

## 2.11 Auswahl der Enzymsysteme

Für die genetischen Untersuchungen an Stiel- und Traubeneichen wurden überwiegend Enzymsysteme verwendet, deren genetische Kontrolle bereits geklärt und deren Zymogramme daher eindeutig auswertbar waren (Tab. 8). Da es sich beim Untersuchungsmaterial um Vertreter der Angiospermen handelt (triploides Endosperm), kann der Nachweis der genetischen Kontrolle nur mit Hilfe „kontrollierter Kreuzungen“ erbracht werden bzw. durch Untersuchung von Einzelbaumsaatgut nach Windbestäubung und unter Kenntnis des Mutterbaum-Genotyps (FINESCHI et al., 1990). Soweit eine genetische Kontrolle nicht abgeklärt werden konnte, wurden reine Phänotypenmuster interpretiert.

Tab. 8: Zusammenstellung der untersuchten Enzymsysteme.

Enzymsystem	EC-Nr.	Genort	Enzymstruktur	Puffer-system
Aspartat Aminotransferase (AAT)	EC 2.6.1.1	AAT-C	Dimer	2 + 3
Aconitase (ACO)	EC 4.2.1.3	ACO-A	Monomer	1 + 4
Alkohol Dehydrogenase (ADH)	EC 1.1.1.1	ADH-A	Dimer	Page
Aminopeptidase (AP)	EC 3.4.11.1/2	AP-B	Monomer	2
Diaphorase (DIA)	EC 1.6.4.3	DIA-B	Tetramer	Page
Isocitrat-Dehydrogenase (IDH)	EC 1.1.1.42	IDH-A	Dimer	1
		IDH-B	Dimer	1
Lactat Dehydrogenase (LDH)	EC 1.1.1.27	LDH-A	Dimer	Page
Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid-Deh. (NADH)	EC 1.6.99.3	NADH-A	Monomer	Page
Phosphoglucose-Isomerase (PGI)	EC 5.3.1.9	PGI-B	Dimer	1 + 2
Phosphoglucomutase (PGM)	EC 2.7.5.1	PGM-A	Monomer	1
Shikimatdehydrogenase (SKDH)	EC 1.1.1.25	SKDH-A	Monomer	Page

## 2.12 Populationsgenetische Analysen

### 2.12.1 Berechnung der relativen Allelhäufigkeiten

Die *relativen Allelhäufigkeiten*  $p$  bilden die Grundlage für die weiteren populationsgenetischen Berechnungen an den einzelnen Genorten. Sie wurden nach FERGUSON (1980) folgendermaßen berechnet:

$$P = \frac{2H_o + H_e}{2N}$$

Daneben wurde jeweils der entsprechende Standardfehler  $\sigma$  nach FERGUSON (1980) ermittelt:

$$\sigma = \sqrt{\frac{p(1-p)}{2N}}$$

$p$	relative Allelhäufigkeit an einem Genort
$H_o$	Anzahl homozygoter Individuen
$H_e$	Anzahl heterozygoter Individuen
$N$	Anzahl der untersuchten Individuen

### 2.12.2 Bestimmung der genetischen Diversität

Nach GREGORIUS (1977) wird die *genetische Diversität* eines Individuums aufgrund der Anzahl verschiedener Allele an der Gesamtzahl polymorpher Genorte definiert. Jede Erhöhung des Anteils homozygoter Genorte bewirkt demnach einen Verlust an genetischer Vielfalt bei diesem Individuum (MÜLLER, 1977).

### 2.12.3 Berechnung der effektiven Zahl von Allelen

Die von CROW und KIMURA (1970) eingeführte *effektive Zahl von Allelen*  $n_e$  stellt eine lineare Funktion dar, die proportional zur Anzahl der Allele zunimmt. Deshalb eignet sie sich gut zur Bestimmung der *genetischen Variation zwischen den Populationen*. Die *effektive Anzahl von Allelen*  $n_e$  (sie entspricht der in der Literatur ebenfalls verwendeten *genetischen Diversität*  $H_e$  nach GREGORIUS 1978, 1987) wird mit folgender Formel berechnet:

$$n_e = \frac{1}{\sum X_i^2}$$

$X_i$	Häufigkeit des i-ten Allels
$n_e$	wird über alle Genorte durch das geometrische Mittel gemittelt

$n_e$  (und  $H_e$ ) nehmen maximale Werte an, wenn die Allelhäufigkeiten innerhalb eines Genortes gleich sind. Wenn ein Allel fixiert ist, nehmen sie minimale Werte an (LUNDKVIST, 1979).

#### 2.12.4 Hypothetische gametische Multilocus-Diversität

Die *hypothetische gametische Multilocus-Diversität* beschreibt die Anzahl von Gametentypen, die von einer Population gebildet werden können. Damit wird die Anpassungsfähigkeit einer Population zum Ausdruck gebracht, die direkt von der Möglichkeit abhängt, verschiedene Gameten bilden zu können (GREGORIUS et al., 1985; MÜLLER-STARCK & GREGORIUS, 1986).

$$v_{gam} = \prod_{k=1}^n v_k$$

$v_k$       Diversität am Genlocus k

Sie ist das Produkt der Einzellocus-Diversitäten Sie wird als ein wichtiges Kriterium bei der Deklaration von genetischen Ressourcen gesehen (GREGORIUS, 1991).  $v_{gam}$  stellt die Unterschiede in den Einzellocus-Diversitäten noch deutlicher heraus. Einen Minimalwert nimmt  $v_{gam}$  dann an, wenn alle Genorte auf ein Allel fixiert sind. Sind alle Allele an jedem Genort mit gleicher Häufigkeit anzutreffen, so erreicht  $v_{gam}$  seinen Maximalwert.

#### 2.12.5 Populationsdifferenzierung

Die *Populationsdifferenzierung* beschreibt die *genetische Differenzierung innerhalb von Populationen*, indem sie den Anteil an Individuen mit gemeinsamen bzw. unterschiedlichen genetischen Informationen in einer Population quantifiziert. Die *Populationsdifferenzierung* steht in einer funktionalen Beziehung zur *Diversität* (GREGORIUS & ROBERDS, 1986). Bei endlichen Populationen muß allerdings die Anzahl der Probebäume pro Population berücksichtigt werden. Die Transformation der Diversitätswerte auf einen Wertebereich zwischen 0 und 100 % ermöglicht einen anschaulichen Vergleich der Differenzierung in den Populationen.

$$\delta r = \left(1 - \sum_{i=1}^n X_i^2\right) = 1 - \frac{1}{v} \quad * \left[ \frac{N}{N-1} \right]$$

$X_i$       Häufigkeit des i-ten Allels

(Bei endlichen Populationen muß der Formel-Wert mit  $[N/(N-1)]$  korrigiert werden.)

Der *Heterozygotiegrad* eines Individuums wird gemessen am Anteil seiner Genotypen, die mit unterschiedlichen Allelen besetzt sind. Der beobachtete (aktuelle) Heterozygotiegrad  $H_a$  und der unter Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartende Heterozygotiegrad  $H_e$  wurden als Einzellocus-Werte für jeden Bestand berechnet.

Der durchschnittliche *Heterozygotieanteil*  $H_l$  bezeichnet die durchschnittliche Heterozygotie in einer Population an einem Genort (FALKENHAGEN, 1985):

$$H_l = 1 - \sum_k X_{ik}^2$$

$X_{ik}$  Häufigkeit des k-ten Allels an einem Genort der i-ten Population

Nach LUNDKVIST & RUDIN (1977) ist die *durchschnittliche Heterozygotie*  $H_e$  gleich der mittleren Wahrscheinlichkeit, daß zwei zufällig untersuchte Allele nicht identisch sind. Bei dieser Berechnung, die unabhängig von der Häufigkeit der beobachteten Heterozygoten ist, bleiben die nicht zufälligen Paarungen oder Selektionen unberücksichtigt.

Die *durchschnittliche Heterozygotie*  $H_e$  einer Population unter Einbeziehung aller Genorte wurde nach NEI & ROYCHOUDHURY (1974) folgendermaßen berechnet:

$$H_e = \sum \frac{H_l}{r}$$

$H_l$   $1 - \sum X_i^2$  für den i-ten Genort

r Zahl der Genorte

$X_i$  Häufigkeit des i-ten Allels

$H_s$  stellt die *durchschnittliche Heterozygotie innerhalb von Populationen* dar. Sie wird nach FALKENHAGEN (1985) als arithmetisches Mittel von  $H_l$  über alle Populationen berechnet.

$$H_s = \sum \frac{H_l}{n}$$

$H_l$  durchschnittliche Heterozygotie an einem Genlocus

n Anzahl der Populationen

Nach FALKENHAGEN (1985) wurde die *genetische Gesamtdiversität*  $H_T$  wie folgt berechnet:

$$H_T = 1 - \sum_k X_k^2$$

Dabei gilt:

$$X_k = \sum_i \frac{X_{ik}}{s}$$

s      Anzahl der Populationen

$X_{ik}$       Häufigkeit des k-ten Allels an einem Genort in der i-ten Population

### 2.12.6 NEI's Koeffizient der genetischen Differenzierung

Die *genetische Gesamtdiversität*  $H_T$  setzt sich aus der *durchschnittlichen genetischen Diversität innerhalb* ( $H_S$ ) und *zwischen Populationen* ( $D_{ST}$ ) zusammen:

$$H_T = H_S + D_{ST}$$

$$D_{ST} = H_T - H_S$$

NEI's *Koeffizient der genetischen Differenzierung*  $G_{ST}$  bezeichnet den prozentualen Anteil der *Diversität zwischen den Populationen*  $D_{ST}$  an der *Gesamtdiversität*  $H_T$ . Er wird nach NEI (1973) wie folgt berechnet:

$$G_{ST} = \frac{D_{ST}}{H_T} \cdot 100$$

### 2.12.7 Berechnung der genetischen Differenzierung

Beim Vergleich von mehr als zwei Populationen wird das Maß der *genetischen Differenzierung*  $D_j$  verwendet (GREGORIUS & ROBERDS, 1986). Die *genetische Differenzierung*  $D_j$  vergleicht jedes einzelne Kollektiv mit dem Komplement der restlichen Kollektive auf der Basis ihrer *genetischen Abstände*  $d_0$ . Dadurch lassen sich Unterschiede in der genetischen Struktur eines einzelnen Bestandes vom gesamten Genpool quantitativ beschreiben. Die *genetische Differenzierung*  $D_j$  wird folgendermaßen definiert:

$$D_j = d_0(X_i, \bar{Y}_i) = \frac{1}{2} \cdot \sum_{i=1}^{n_j} |X_{ij} - \bar{Y}_{ij}|$$

$X_{ij}$  relative Häufigkeit des i-ten Allels am j-ten Locus in der Population X

$Y_{ij}$  relative Häufigkeit des i-ten Allels in der Komplementpopulation

Populationen, die sich deutlich vom Genpool unterscheiden, zeichnen sich durch hohe  $D_j$ -Werte aus. Bestände mit niedrigen  $D_j$ -Werten repräsentieren den Genpool der berücksichtigten Populationen am besten.

Die *mittlere genetische Differenzierung*  $\delta$  wird definiert als:

$$\delta = \sum_{j=1}^n c_j \cdot D_j$$

wobei  $c_j$  die Gewichtung der *genetischen Differenzierung*  $D_j$  einzelner Bestände mit den Stichprobenumfängen darstellt.

### 2.12.8 Berechnung des genetischen Abstandes

GREGORIUS (1974) quantifiziert den *genetischen Abstand*  $d_0$  zweier Populationen durch paarweisen Vergleich ihrer Allele bzw. Genotypen und normiert innerhalb eines Wertebereiches zwischen Null und Eins. Der Wert Null bedeutet vollständige genetische Übereinstimmung. Der Wert Eins bedeutet, daß die zu vergleichenden Populationen keine gemeinsamen Allele an dem betreffenden Genort aufweisen.

$$d_o = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |X_i - Y_i|$$

$X_i$  relative Häufigkeiten des i-ten Allels in der Population X

$Y_i$  relative Häufigkeiten des i-ten Allels in der Population Y

Nach GREGORIUS (1974) wird  $d_0$  dadurch bestimmt, daß die absoluten Differenzen zwischen den Allelhäufigkeiten über alle untersuchten Allele summiert werden und diese Summe auf 1 normiert wird. Dieses Abstandsmaß bietet im Gegensatz zu anderen Abstandsmaßen den Vor-

teil, daß seltene Allele nicht unterbewertet werden, was durch einen linearen Anstieg von  $d_0$  über die gesamte Skala der Allelhäufigkeitsverteilung erreicht wird.

Soll der genetische Abstand von mehreren Genorten berechnet werden, werden die Abstände der einzelnen Loci summiert. Dieser *Gesamtabstand* entspricht bei gleicher Gewichtung ( $a_j = 1/m$ ) dem arithmetischen Mittel der Einzelabstände.

$$d_0 = \sum_{j=1}^m a_j \cdot \frac{1}{2} \cdot \sum_{i=1}^{n_j} |X_{ij} - Y_{ij}|$$

$X_{ij}$  relative Häufigkeit des i-ten Allels am j-ten Locus in der Population X

$Y_{ij}$  relative Häufigkeit des i-ten Allels am j-ten Locus in der Population Y

## 2.13 Clusteranalyse

Mit Hilfe der Clusteranalyse wird versucht, eine ungeordnete Menge von Objekten zu gruppieren. Ziel dabei ist es, die Objekte so zu Gruppen (Clustern) zusammenzufassen, daß die Objekte innerhalb der Gruppen möglichst ähnlich und die Gruppen untereinander möglichst unähnlich sind (BACKHAUS et al., 1996).

Den Ausgangspunkt einer Clusteranalyse bildet eine quadratisch-symmetrische Matrix, die Ähnlichkeits- oder Unähnlichkeitswerte (Distanzwerte) zwischen den Objektpaaren enthält. In den durchgeführten Untersuchungen bilden die analysierten Eichenbestände die Objekte, die mit Hilfe der beobachteten Allelhäufigkeiten beschrieben werden. Als Distanzmaß wurde der genetische Abstand  $d_0$  verwendet.

Die Analyse und die Erstellung des Dendrogramms erfolgte in Anlehnung an FERGUSON (1980) mit Hilfe des Computerprogramms „Statistica“. Die Berechnungen wurden nach der Methode „unweighted pair-group average“ durchgeführt. Bei dieser Methode wird die Distanz zwischen zwei Clustern als mittlere Distanz zwischen allen Paaren von Objekten aus je zwei verschiedenen Clustern berechnet. Diese Methode ist sehr effizient, wenn die Objekte natürliche Cluster ausbilden. Diese Methode wird auch als „unweighted pair-group method using arithmetic averages“ (UPGMA) bezeichnet (SNEATH & SOKAL, 1973).

## 2.14 Statistische Testverfahren

Da zur Prüfung von Mittelwerten aus Teilpopulationen der Stichprobenumfang zu gering war, um die Art der Verteilung erkennen zu können, wurden verteilungsfreie, d.h. nichtparametrische Testverfahren herangezogen. Im Falle von gepaarten Stichproben war dies der *Wilcoxon-Test* bzw. bei ungepaarten Stichproben der *Mann-Whitney-Test (U-Test)*. Darüber hinaus kamen *Vierfeldertafeln* auf Basis der Pearsonschen  $\chi^2$ -Statistik als weitere nichtparametrische Verfahren zur Anwendung.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Artenzusammensetzung in den Untersuchungsbeständen

In fast allen Untersuchungsbeständen kommen sowohl Stiel- und Traubeneichen, als auch Hybridformen nebeneinander vor (Abb. 9).

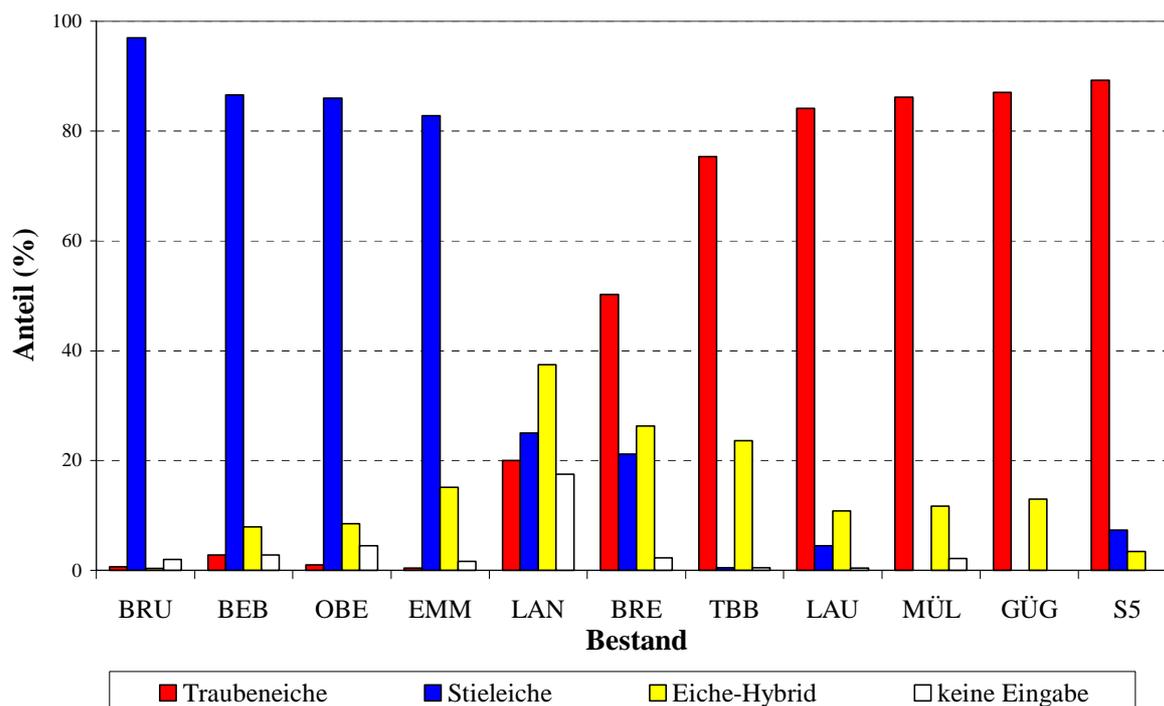


Abb. 9: Artenzusammensetzung der Untersuchungsbestände

Unter der Voraussetzung, daß die Stichprobenwahl repräsentativ für die Bestände war, läßt sich entsprechend dem Anteil der Haupteichenart eine Reihung der Bestände vornehmen. Neben dem Bruchsaler Bestand mit 97% Stieleichenanteil zeichnen sich auch die Bestände in Bebenhausen, Oberkirch und Emmendingen durch sehr hohe Stieleichenanteile aus. Die Bestände in Tauberbischofsheim, Lauda, Müllheim, Güglingen und Güglingen S5 sind dagegen deutlich von Traubeneichen geprägt. Die Untersuchungsbestände in Langenau und Breisach weisen starke Durchmischungen der Arten auf.

Die Struktur der Artenzusammensetzung kann mit Hilfe des *Shannon-Index* dargestellt werden. Darin kommen die Anzahl der Arten sowie die Dominanzverhältnisse zum Ausdruck. Die Dominanz einzelner Arten führt zu einem geringen *Shannon-Index*, während eine Gleichverteilung zu hohen Indizes führt. Die Verwendung der *Evenness* erlaubt eine standardisierte

Betrachtung der Gleichverteilung auf einer Skala von 0 bis 100 %. Bei 100 % kommen alle Arten mit der gleichen Häufigkeit vor, bei 0 % ist nur eine einzige Art anzutreffen.

Sehr deutlich kommt bei dieser Betrachtung die Artengleichverteilung mit einem *Shannon-Index* von 1,341 bzw. 1,113 bzw. einer *Evenness* von 96,8 % bzw. 80,3 % in den Beständen Langenau und Breisach zum Ausdruck (Tab. 9). Daneben zeigt sich mit einem Wert von nur 0,162 die außerordentlich geringe Diversität des Bestandes in Bruchsal, der sich fast ausschließlich aus Stieleichen zusammensetzt.

Tab. 9: Artendiversität der Untersuchungsbestände nach Shannon

Bestand	BRU	BEB	OBE	EMM	LAN	BRE	TBB	LAU	MÜL	GÜG	S5
<b>Shannon-Index</b>	0,162	0,524	0,525	0,532	1,341	1,113	0,607	0,551	0,461	0,386	0,410
<b>Evenness</b>	0,117	0,378	0,379	0,384	0,968	0,803	0,438	0,397	0,420	0,556	0,373

Zur Veranschaulichung wird beispielhaft die Verteilung der Baumarten in den Untersuchungsbestände Bebenhausen (Abb. 10) und Breisach (Abb. 11) dargestellt. In Bebenhausen fällt die homogene Verteilung der Stieleiche mit einzelnen beigemischten Trauben- und Hybrid-eichen auf (Abb. 10).

Baumartenverteilung auf der Untersuchungsfläche Bebenhausen

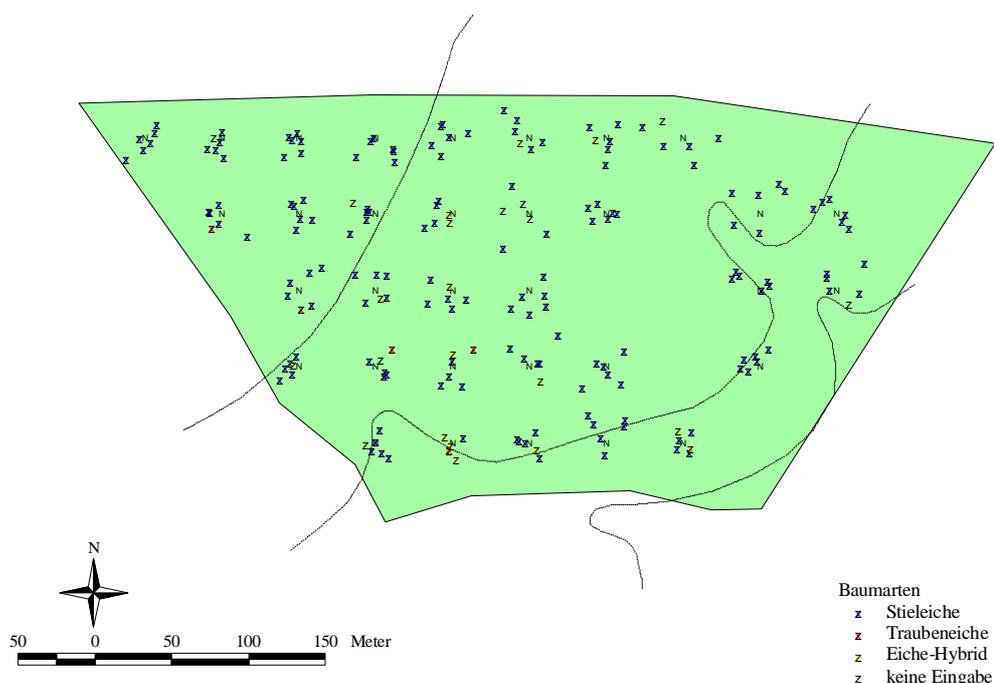


Abb. 10: Baumarten-Verteilung auf der Untersuchungsfläche Bebenhausen

### Baumartenverteilung auf der Untersuchungsfläche Breisach



Abb. 11: Baumarten-Verteilung auf der Untersuchungsfläche Breisach

Die Verteilung der Baumarten auf der Bebenhausener Versuchsfläche ist bei leichter Dominanz der Traubeneiche gleichfalls von hoher Gleichmäßigkeit (Abb. 11).

## 3.2 Schadentwicklung

Der Zustand des Feinreisigs wurde anhand des Boniturschlüssels (s. Kap. 2.5) in den Wintermonaten der Jahre 1996/1997 und 1997/1998 von der Abteilung Waldschutz der FVA Baden-Württemberg beurteilt. Für jeden Baum wurde der mittlere Feinreisigzustand als das arithmetische Mittel beider Winterbonituren berechnet. Ausgehend vom mittleren Feinreisigzustand wurden zwei übergeordnete Schadklassen gebildet. Ein mittlerer Feinreisigzustand von 1,0 und kleiner wurde der Klasse „ungeschädigt“ und ein mittlerer Feinreisigzustand größer als 1,0 der Klasse „geschädigt“ zugeordnet.

74,8 % (1.432 Bäume) von insgesamt 1.915 ausgewerteten Bäumen – unabhängig von der Artzugehörigkeit – sind nach der oben beschriebenen Klassifikation als nicht geschädigt anzusehen. Der Anteil deutlich geschädigter Stieleichen lag mit 14,3 % (274 Bäume) über dem Anteil geschädigter Traubeneichen mit 10,9 % (209 Bäume) (Abb. 12).

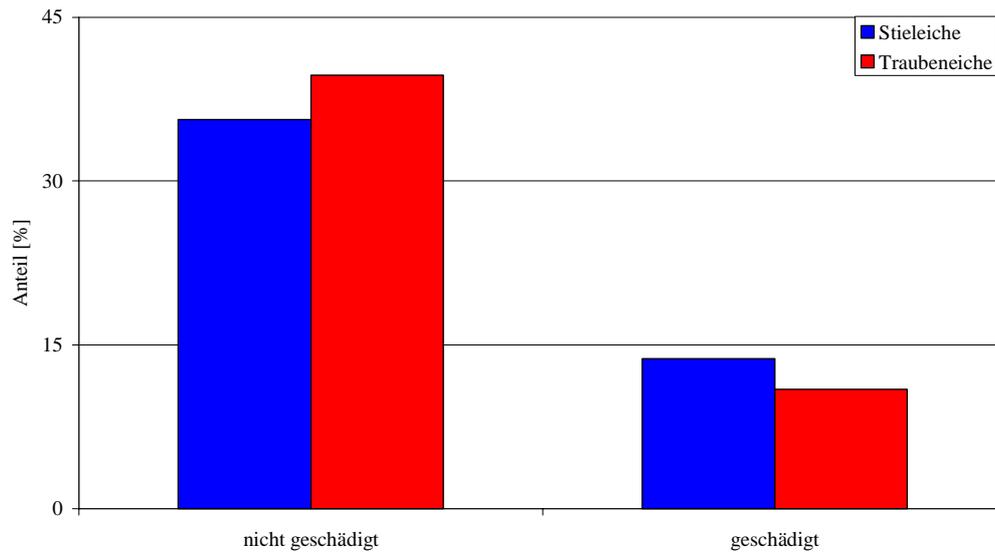


Abb. 12: Anteil geschädigter und nicht geschädigter Stiel- und Traubeneichen

In allen Untersuchungsbeständen überwiegen die ungeschädigten Individuen. Der höchste Anteil ungeschädigter Eichen war auf der Fläche Müllheim (92,6 %), der niedrigste auf der Fläche Güglingen S5 (56,7 %) zu finden (Abb. 13).

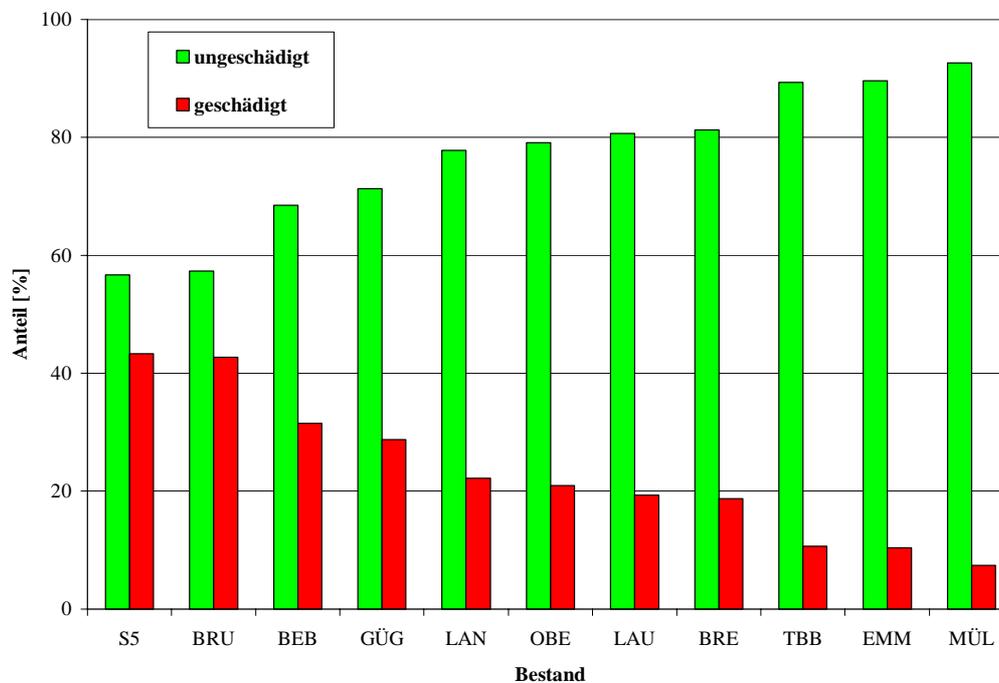


Abb. 13: Verteilung geschädigter und ungeschädigter Individuen in den Untersuchungsbeständen (jeweils nur Hauptbaumart berücksichtigt)

Es zeigte sich, daß Stieleichen in stieleichendominierten Beständen hoch signifikant häufiger geschädigt sind als Traubeneichen in traubeneichendominierten Beständen ( $\alpha=0,0031$ , Pearson  $\chi^2$ -Statistik)<sup>1)</sup>. Werden alle Individuen unabhängig der vorherrschenden Art betrachtet, so wird das Ergebnis bestätigt: Traubeneichen sind hochsignifikant weniger geschädigt als Stieleichen ( $\alpha=0,0015$ , Pearson  $\chi^2$ -Statistik).

### 3.3 Soziologische Stellung

Im Rahmen der Erhebung verschiedener Parameter zur Einzelbaumbeschreibung wurde jedem Probebaum eine Baumklasse nach KRAFT zugewiesen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß an den Probepunkten der Sechsbaumstichproben nur Eichen mit einem Mindest-Brusthöhendurchmesser von 15 cm erfaßt wurden. Insofern fehlt in der Auswertung die Kraft'sche Baumklasse 5 (Unterständler). Abb. 14 zeigt, daß Baumklasse und Anteil geschädigter Eichen eng korreliert sind. Je niedriger die soziologische Stellung, desto höher ist der Anteil geschädigter Eichen in der betreffenden Klasse.

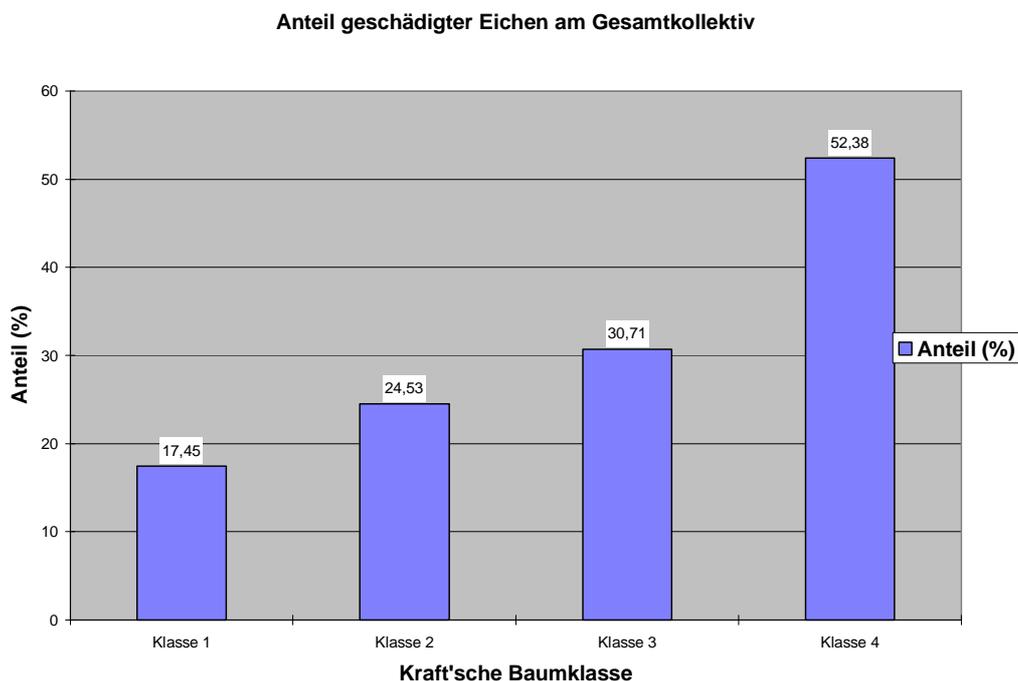


Abb. 14: Anteil geschädigter Eichen in verschiedenen Baumklassen nach KRAFT

<sup>1)</sup> Bei der statistischen Auswertung blieben die Untersuchungsbestände Langenau und Breisach aufgrund ihrer stark heterogenen Baumartenzusammensetzung außer Betracht.

### 3.4 Standortfeinkartierung

Die Untersuchungsflächen liegen in verschiedenen Wuchsgebieten (WG 1, 4 und 6) des Landes. Sie gehören Wuchsbezirken der planaren, kollinen und der (niederschlagsärmeren) submontanen Höhenstufe an, repräsentieren jedoch nur deren mittlere und einige marginale Standortverhältnisse. Extremstandorte sind nicht erfasst. Die Befunde der Standortfeinkartierung sind im Anhang dargestellt. Hinsichtlich der Verteilung geschädigter Individuen innerhalb der einzelnen Bestände (ebenfalls dem Anhang zu entnehmen) sind visuell keine räumlichen Konzentrationen erkennbar. In Abb. 15 sind beispielhaft die Verhältnisse auf der Untersuchungsfläche Bebenhausen dargestellt.

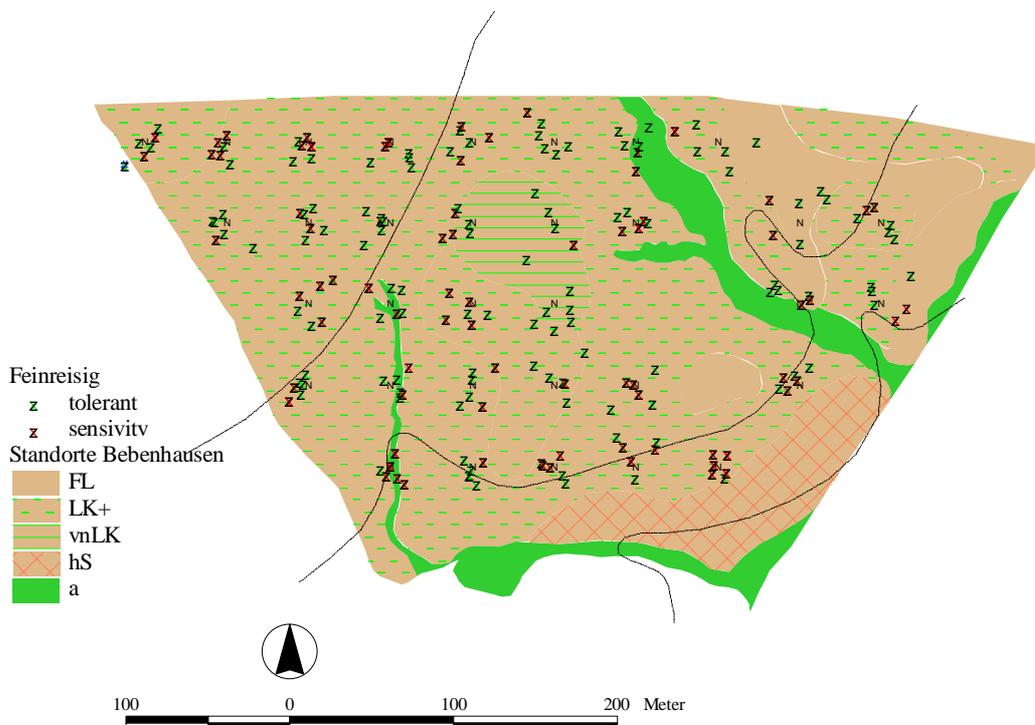


Abb. 15: Ergebnisse der Standortfeinkartierung und der Schadansprache der einzelnen Eichen auf der Untersuchungsfläche Bebenhausen

Zusammenfassende standortbezogene Auswertungen sind nur bedingt möglich. Um eine gewisse Vergleichbarkeit herzustellen, wurden die Standorteinheiten der verschiedenen Untersuchungsflächen zu Gruppen zusammengefaßt. Einteilungskriterien der Gruppenbildung waren eine grobe Einstufung des Geländewasserhaushalts (unter Berücksichtigung regional sehr unterschiedlicher Niederschläge) und eine Zerteilung der Nährstoffversorgungssituation.

WG 4 Neckarland (einschl. Einzelwuchsbezirk 6/03 und Einzelwuchsbezirk 1/08)

**Gruppe 1:** „frisch“

Wasserversorgung: deutlich überdurchschnittlich, meist Zuschußwasser oder Grundwasserananschluß

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut)

Standorteinheiten: FL<sup>+</sup> (1/08), kgrFL<sup>+</sup> (1/08), frFL (6/03)

**Gruppe 2:** mäßig frisch/minus“

Wasserversorgung : reichlich wasserversorgt

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : FL (1/08), kgrFL (1/08), FL (4/13), a (4/13)

**Gruppe 3:** „mäßig frisch/plus“

Wasserversorgung: reichlich wasserversorgt

Nährstoffversorgung: (sehr) gut nährstoffversorgt

Standorteinheiten : KVL<sup>+</sup> (1/08), hTL (4/10), frSL (6/03)

**Gruppe 4 :** „knapp mäßig frisch/minus“

Wasserversorgung: noch mäßig frisch, d. h. mittlere Verhältnisse, aber geringere nutzbare Wasserkapazität und vermutlich gelegentlich angespannte Situation

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : LK<sup>+</sup> (4/13), hS (4/13), sLK und LK und (wf)LK (4/10), SK (4/10), FL und DL (4/01), gfrLKM und LKM und (wf)LkM (4/10)

**Gruppe 5:** „knapp mäßig frisch/plus“

Wasserversorgung: noch mäßig frisch, d. h. mittlere Verhältnisse, aber geringere nutzbare Wasserkapazität und vermutlich gelegentlich angespannte Situation

Nährstoffversorgung: (sehr) gut nährstoffversorgt

Standorteinheiten : T (4/10), hT (4/10), KVL (4/01)

**Gruppe 6:** „mäßig trocken/minus“<sup>2)</sup>

Wasserversorgung: geringe Wasserversorgung, Tendenz zu Wechselfeuchtigkeit

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : SK- und hS- (4/10)

**Gruppe 7:** „mäßig trocken/plus“

Wasserversorgung: geringe Wasserversorgung, Tendenz zu Wechselfeuchtigkeit

Nährstoffversorgung: (sehr) gut nährstoffversorgt

Standorteinheiten : hTL- und hT- (4/10)

**Gruppe 8:** „wechselfeucht“

Wasserversorgung: ausgeprägter Wechsel von luftarmer Wasserstättigung und Austrocknung im Oberboden-Wurzelraum

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt<sup>3)</sup>

Standorteinheiten : vnLK (4/13, = wf), wfLK und vnLK (4/10), wfSK (4/10), wfT (4/10)

WG 1 Oberrheinisches Tiefland (ohne Einzelwuchsbezirk 1/08)

**Gruppe 9:** „frisch/plus“

Wasserversorgung: beste Wasserversorgung der untersuchten Fläche mit Grundwasseranschluß im tieferen Unterboden

Nährstoffversorgung: (sehr) gut nährstoffversorgt

Standorteinheiten : StE gflS+Sc/gf (1/02)

---

<sup>2)</sup> Anmerkung: Hinsichtlich Vegetation und Oberboden-Bodenart wäre eine Kategorie „ungünstige Nährstoffsituation“ aufzustellen gewesen, aufgrund des (tonigen) Unterbodens konnte es jedoch bei einer mittleren Einstufung bleiben.

<sup>3)</sup> Hinweis: Die schwach wechselfeuchten Standorte, die hauptsächlich nach hydromorphen Bodenmerkmalen getrennt kartiert wurden, sind nicht bei Gruppe 8 aufgeführt

**Gruppe 10: „bessere Mitte/minus“**

Wasserversorgung: grundfrisch und mäßig frisch

Nährstoffversorgung: nur“ mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : StE gflS/lS (1/02), sL (1/04), (wf)uL (1/03)

**Gruppe 11: „bessere Mitte/plus“**

Wasserversorgung: grundfrisch und mäßig frisch

Nährstoffversorgung: (sehr) gut nährstoffversorgt

Standorteinheiten : StE gflS+Sc (1/02), KiTL (1/05)

**Gruppe 12: „knapp mäßig frisch“**

Wasserversorgung: ohne Grundwasseranschluß, geringere Speicherkapazität

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : StE KigsIB (1/04), ksB (1/04), gflS (1/02)

**Gruppe 13: „mäßig trocken“**

Wasserversorgung: v.a. deutliche sommerliche Austrocknung

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : StE lkB<sup>-</sup> und lkB<sup>-</sup>/s (1/05)

**Gruppe 14 „wechselfeucht“**

Wasserversorgung: wechselfeucht

Nährstoffversorgung: mittel (bis gut) nährstoffversorgt

Standorteinheiten : StE wfL (1/03)

Für die statistische Auswertung wurden die Wasserhaushaltsstufen nochmals in zwei Klassen (A und B) zusammengefaßt. Abb. 15 zeigt, daß alle Eichen überwiegend auf nur mittelmäßig nährstoffversorgten Standorten stocken.

Tab. 10: Übersicht der Standortgruppeneinteilung

Gesamtwasserhaushalt		Nährstoffversorgung	
		mittel (bis gut)	gut (bis sehr gut)
frisch	Klasse A	Gruppe 1	Gruppe 9
mäßig frisch/bessere Mitte		Gruppe 2, Gruppe 10	Gruppe 3, Gruppe 11
knapp mäßig frisch		Gruppe 4, Gruppe 12	Gruppe 5
mäßig trocken (Tendenz wechselfeucht)	Klasse B	Gruppe 6, Gruppe 13	Gruppe 7
(deutlich) wechselfeucht		Gruppe 8, Gruppe 14	

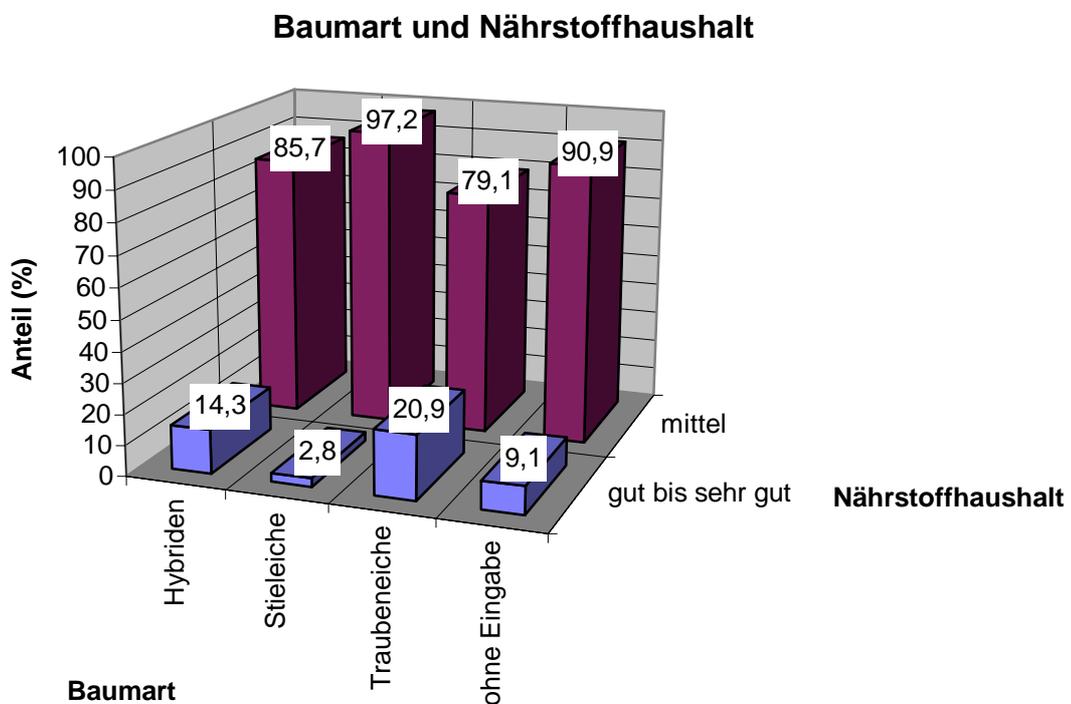


Abb. 15: Prozentuale Verteilung der Eichen auf Nährstoffhaushaltklassen

Mit Hilfe von 2x2 Felder-Kontingenztafeln und  $\chi^2$ -Teststatistik konnte bestätigt werden, daß eine Abhängigkeit von Baumart und Nährstoffhaushalt des Standortes ( $p < 0,01$ ) besteht. Das spiegelt letztlich jedoch nur wider, daß den Eichen vom Menschen bestimmte Standorte zugewiesen wurden.

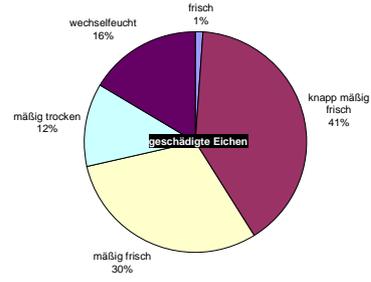
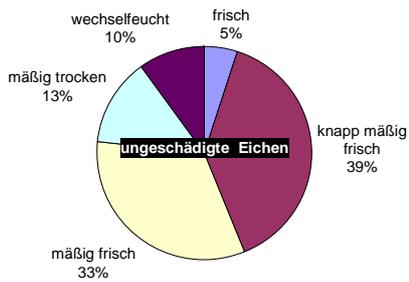


Abb. 16: Prozentuale Verteilung ungeschädigter und geschädigter Eichen auf verschiedene Wasserhaushaltstufen der Standortgruppen

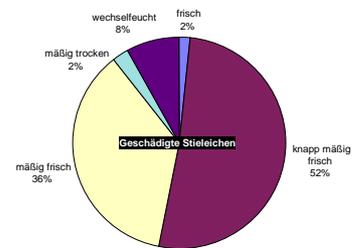
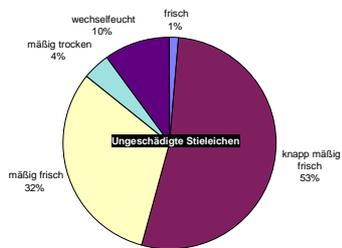


Abb. 17: Prozentuale Verteilung ungeschädigter und geschädigter Stieleichen auf verschiedene Wasserhaushaltstufen der Standortgruppen

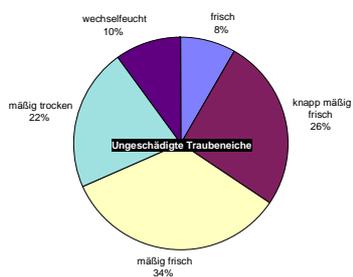


Abb. 18: Prozentuale Verteilung ungeschädigter und geschädigter Traubeneichen auf verschiedene Wasserhaushaltstufen der Standortgruppen

Weitere Auswertungsschritte befaßten sich mit möglichen Zusammenhängen zwischen Gesundheitszustand der Eichen und Standort. Aus Abb. 16-18 geht hervor, daß sich ungeschädigte und geschädigte Eichen weitgehend gleichmäßig auf die verschiedenen Wasserhaushaltstufen verteilen. Lediglich im Bereich „wechselfeucht“ kommt es zu einer Verschiebung. Hier ist der Anteil geschädigter Eichen, speziell der Traubeneichen höher.

Ein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen Gesundheit und Wasserhaushalt konnte jedoch nur bei Traubeneiche bestätigt werden. Außerdem bestehen für Stiel- und Traubeneiche statistisch gesicherte Zusammenhänge zwischen Gesundheit und Nährstoffhaushalt, nicht jedoch für die Hybriden (Stieleiche:  $p=0,0235$ ; Traubeneiche:  $p=0,0072$ ).

### 3.5 Bestandesgeschichte

Durch die Aufarbeitung der Bestandesgeschichte sollte geklärt werden, inwieweit es sich bei den ausgewählten Untersuchungsbeständen um autochthone, standortgemäße oder nicht autochthone, nicht standortgeeignete Eichenbestände handelte. Die wichtigste Grundlage für diese Recherche waren alte sowie aktuelle Forsteinrichtungswerke. Mit Aufzeichnungen von 1824 wurden für den Stieleichen-Bestand in Bebenhausen die ältesten bestandesgeschichtlichen Informationen gefunden (Tab. 11). Nur ungenügend ist der Bestand Breisach dokumentiert. Er entstand aus Flächenankäufen. Erste Beschreibungen für einen Teil dieser Fläche liegen aus dem Jahr 1962 vor.<sup>4)</sup>

Für alle Bestände konnten Aussagen über die frühere Betriebs- bzw. Wirtschaftsform sowie die angewendeten Vejüngungsverfahren gemacht werden. Überwiegend wurden die Bestände als Mittelwald bewirtschaftet. Daneben kamen aber auch Nutzungen als Schälwald und Waldweide sowie in zwei Fällen als Hochwald vor. Reine Naturverjüngung kam nie vor. Häufig wurden die Bestände sowohl natürlich, als auch in Teilen künstlich verjüngt. Viele Eichen wurden planmäßig angepflanzt und forstwirtschaftlich gefördert. Angesichts der aktuellen Standortwasserhaushaltsituation wären zahlreiche Eichen in der potentiell natürlichen Vegetation von heute nicht oder nur marginal vertreten.

In der Mehrzahl der Bestände muß außerdem davon ausgegangen werden, daß die heutigen Eichen nicht von Eltern derselben Fläche abstammen. Sie sind dann weder aus Naturverjüngung, noch aus Saatgut der entsprechenden Bestände oder aus daraus in Pflanzschulen angezogenem Pflanzgut hervorgegangen. Z.T. stammt das verwendete Pflanz- oder Saatgut nachweislich aus geographisch weit entfernten Beständen (z.B. Untersuchungsbestand Müllheim). Insofern sind alle Bestände hinsichtlich ihrer genetischen Zusammensetzung anthropogen

---

<sup>4)</sup> Die bestandesweisen Ergebnisse sind in der FVA-Broschüre „Differentialdiagnostische Untersuchungen zum Eichensterben in Baden-Württemberg - Arbeitsblätter zur Bestandesgeschichte einiger ausgewählter Untersuchungsflächen“ zusammengestellt. Die Broschüre kann bei der FVA in Freiburg angefordert werden.

beeinflusst. In keinem der Untersuchungsbestände kann man von autochthonen Eichenpopulationen ausgehen.

Tab. 11: Übersicht über die bestandesgeschichtlich bearbeiteten Untersuchungsflächen.

Projektflächen		früheste Information	frühere Wirtschaftsform	Verjüngungsverfahren aus dem der heutige Bestand hervorging	Herkunft der Samen, bzw. Pflanzen
<b>BEB</b>	Bebenhausen, Staat, II/32 a16	(1824), 1861	Waldweide, Viehweide	Stark verlichteter, beweideter Vorbestand wurde größtenteils durch Saat wiederbestockt	keine Angaben
<b>BRE</b>	Breisach, Staat, IV/2 a11	1962	Mittelwald	keine Angaben	keine Angaben
<b>BRU</b>	Bruchsal-West, Staat, I/7 a11	1926	Mittelwald	keine Angaben	keine Angaben
<b>EMM</b>	Emmendingen, Staat, VII/5 a7	1849	Mittelwald	Bei Mittelwaldumwandlung versch. Laubholz gepflanzt, darunter einige Eichen. Der Großteil des heutigen Eichenbestandes dürfte sich in dieser Zeit trotz der Pflanzungen natürlich angesamt haben.	keine Angaben
<b>GÜG</b>	Güglingen, Bönningheim, I/12 a10	1868	Schälwald	Stockausschläge, Naturverjüngung, Pflanzung	keine Angaben
<b>LAN</b>	Langenau, Staat, XXI/2 a14	1889	Mittelwald	Bei der Umwandlung zum Hochwald vermutlich Mittelwaldeichen als Samenbäume belassen, gleichzeitig wohl Eichen gepflanzt	keine Angaben
<b>LAU</b>	Lauda-Königshofen, Staat, VIII/4 a17	1933	Mittelwald	keine Angaben	keine Angaben
<b>MÜL</b>	Müllheim, Stadt Müllheim, XVII/4 a16	1845	Hochwald	umfangreiche Information über Pflanzung und Saat.	z.T. aus Bruchsal
<b>OBK</b>	Oberkirch, Staat, I/24 a10	1895	Mittelwald	umfangreiche Informationen über Saat und Pflanzung. Naturverjüngung nur in geringem Umfang	z.T. Fa. Keller, Darmstadt
<b>TBB</b>	Tauberbisch., Gde. Rinderfeld, I/4 a17	1857	Mittelwald	Stockausschläge, Naturverjüngung, Pflanzung	keine Angaben
<b>weitere Versuchsflächen</b>					
<b>S4</b>	Lauda-Königshofen, Staat, VIII/2 b1	1933	Mittelwald	Naturverjüngung Pflanzung	Zukauf von Pflanzgut
<b>S5</b>	Güglingen, Staat, VI/4 aDB	1864	Mittelwald	Relativ sichere Angabe über Stockausschläge und Naturverjüngung. Keine Angaben bzgl. zusätzlicher Pflanzungen oder Saat	keine Angaben
<b>S6</b>	Güglingen, Staat, VI/1 a5	1862	Hochwald	Naturverjüngung (kleine Teilfläche wurde bepflanzt)	keine Angaben

### 3.6 Isoenzymatische Untersuchungen

#### 3.6.1 Interpretation und Nomenklatur der Zymogramme

Nach der enzymspezifischen Visualisierung wurden auf dem Gel eine oder mehrere, ungleichmäßige Farbzonen sichtbar. Diese Farbzonen mit deutlicher Enzymaktivität, die eine oder mehrere Banden aufwiesen, wurden einem Genort (Locus) zugeordnet. Banden, die deutlich verschiedene Migrationsraten innerhalb einer Farbzone aufwiesen, wurden als Allele an einem unabhängigen Genort interpretiert. Da Allozyme Translationsprodukte unterschiedlicher Allele desselben Genortes darstellen und sich daher nur geringfügig voneinander unterscheiden, kann man davon ausgehen, daß sich auch ihre Wanderungstrecken nur wenig unterscheiden.

Zwei verschiedene Genorte, die für gleichartige Isoenzyme kodieren, können sich im Gegensatz dazu erheblich in ihrer Struktur (Primär-, Sekundär-, Tertiär- und Quartärstruktur) und dadurch in ihren physicochemischen Eigenschaften unterscheiden.

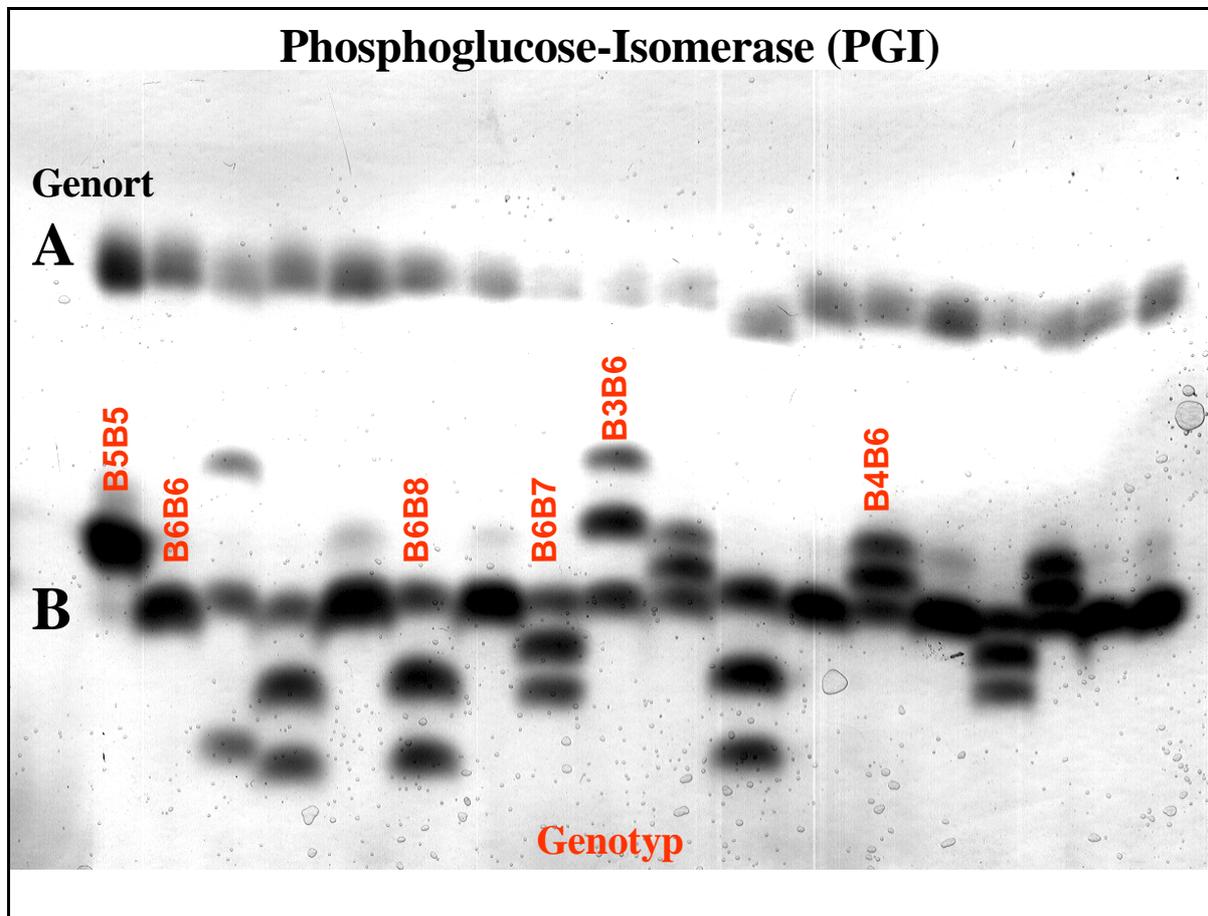


Abb. 19: Zymogramm des Enzymsystems Phosphoglucose-Isomerase (PGI)

Dies alles sind Anhaltspunkte bei der genetischen Interpretation von Zymogrammen. Eine endgültige Klärung kann nur mit einer genetischen Analyse erzielt werden. An folgendem Beispiel der Phosphoglucose-Isomerase soll die Nomenklatur verdeutlicht werden (Abb. 19).

Die zu Allozymen gehörenden Genorte wurden mit einem Code bezeichnet, z.B. PGI für Phosphoglucose-Isomerase codierende Enzyme. Codieren mehr als ein Genort für Isozyme mit gleicher Substratspezifität, so wurden diese durch Anhängen eines Großbuchstabens unterschieden, z.B. PGI-A, PGI-B. Hierbei wurden die Buchstaben so vergeben, daß die Isozyme, die am schnellsten zur Anode wandern, dem Genort A zugeordnet werden, die langsamer wandernden dem Genort B. Innerhalb eines Genortes wurden die einzelnen Isozyme, entsprechend ihrer Migrationsrate zum + Pol mit Ziffern bezeichnet: das schnellste mit 1, das nachfolgende mit 2, usw. Für das Enzymsystem PGI konnten insgesamt neun Allele nachgewiesen werden .

Die Kenntnis der Quartärstruktur (Zusammensetzung eines Enzyms aus Polypeptiden) ist für die Interpretation eines Enzymsystems äußerst wichtig. Besitzt ein von einem Genlocus kodiertes Enzym eine monomere Struktur (besteht aus einem Polypeptid), so kodieren homozygote Individuen jeweils nur ein Alloenzym und heterozygote Individuen zwei Alloenzyme (Beispiel: Aminopeptidase [AP]). Bei dimerer Struktur (zwei Polypeptide) kodieren heterozygote Individuen insgesamt drei Alloenzyme. Die mittlere Bande wird als Hybridbande bezeichnet (Beispiel: Phosphoglucose-Isomerase [PGI]). Beim Vorhandensein einer tetrameren Struktur (vier Polypeptide) sind heterozygote Individuen in der Lage sogar fünf Allozyme je Genort zu kodieren (Beispiel: Diaphorase [DIA] ).

Die Phosphoglucose-Isomerase (häufig auch als Glucose-phosphat-Isomerase bezeichnet) gehört zur Enzymklasse der Isomerasen. Sie spielt eine zentrale Rolle in der Glycolyse und in der regenerativen Phase des oxidativen Pentosephosphatcyclus. Hier katalysiert sie die reversible Isomerisierung von Glucose-6-phosphat (Aldose) zu Fructose-6-phosphat (Ketose) (LEHNINGER et al., 1994).

Im Cytoplasma und in den Plastiden der Pflanzen konnten multiple Formen der Phosphoglucose-Isomerase nachgewiesen werden. Die Anzahl der kodierenden Genorte wurde mit zwei angegeben (KEPHART, 1990).

### **3.6.2 Auswahl der Enzyme**

Ausschlaggebend bei der Auswahl der Enzymsysteme für die Routineuntersuchungen war das Vorhandensein von intensiven, reproduzierbaren und genetisch interpretierbaren Zymogrammen. Solche Enzyme, die auch nach umfangreichen Optimierungsversuchen (wie z.B. verschiedene Extraktionsmedien, Verwendung unterschiedlicher Gelgradienten und Variation der Elektrophoresebedingungen) keine befriedigenden Zymogramme lieferten, konnten nicht weiter analysiert werden.

In die populationsgenetischen Berechnungen flossen die folgenden Enzymsysteme ein: Asparat Aminotransferase (AAT), Alkohol Dehydrogenase (ADH), Aminopeptidase (AP), Diaphorase (DIA), Isocitrat Dehydrogenase (IDH), Lactat Dehydrogenase (LDH), Nicotinamidadenin Dehydrogenase (NADH), Phosphoglucose Isomerase (PGI). Die genetische Kontrolle der verwendeten polymorphen Genorte wurde von MÜLLER-STARCK et al. (1993) in Kreuzungsexperimenten für Traubeneichen bestimmt. Lediglich für das Enzymsystem NADH steht eine genetische Kontrolle noch aus.

### 3.7 Populationsgenetische Analysen

In der vorliegenden Untersuchung wurde die genetische Variation innerhalb und zwischen den o.a. 11 Eichenpopulationen mit Hilfe der Polyacrylamidgradientengel- und der Stärkegel-Elektrophorese an acht polymorphen Genorten analysiert. Populationsgenetische Analysen, die auf der Ebene des Einzelindividuums, der Population und zwischen den Populationen durchgeführt wurden, sollten geographische Verteilungsmuster beschreiben und eventuelle Unterschiede in der genetischen Variation "sensitiver" bzw. "toleranter" Stiel- und Traubeneichenkollektive aufzeigen.

Nach GREGORIUS (1980) werden bei einer Stichprobe von 100 Individuen alle seltenen Allele an einem biallelen Genlocus, die mit einer Häufigkeit von  $\geq 7\%$  vorkommen, noch mit einer Wahrscheinlichkeit von 99 % erfaßt. Insofern wurden in jedem Untersuchungsbestand mindestens 100 Bäume, teilweise sogar bis zu 200 Bäume beprobt, um den Stichprobenfehler möglichst gering zu halten.

In fast allen Untersuchungsbeständen kommen sowohl Stiel- und Traubeneichen, als auch Hybriden nebeneinander vor. Hier wurden nur die reinen Arten ausgewertet. Nachfolgend wird für die einzelnen Bestände jeweils nur die dominierende Eichenart behandelt. Eine Ausnahme stellt lediglich der heterogene Untersuchungsbestand Breisach (BRE) dar, für den sowohl das Traubeneichen-, als auch das Stieleichen-Kollektiv ausgewertet wurden.

#### 3.7.1 Genetische Variation innerhalb der Bestände

Mit Hilfe der analysierten genotypischen Vielfalt in den einzelnen Eichenbeständen wurden die relativen Allelhäufigkeiten, die Allele pro Genlocus ( $A/L$ ), die effektive Anzahl von Allelen ( $n_e$ ), die hypothetische gametische Multilocus-Diversität ( $v_{gam}$ ), die Populationsdifferenzierung ( $\delta_T$ ) und die aktuelle- bzw. erwartete Heterozygotie ( $H_a$  bzw.  $H_e$ ) berechnet.

##### 3.7.1.1 Allelhäufigkeiten

Insgesamt konnten an den acht polymorphen Genorten 40 Allele beobachtet werden (Tab. 12). Die ermittelte allelische Vielfalt (M) variierte von 23 Allelen im Bestand Langenau bis zu 34 Allelen im Bestand Tauberbischofsheim bzw. im Traubeneichen-Kollektiv Breisach.

Bei Betrachtung der relativen Allelhäufigkeiten an den acht analysierten polymorphen Genorten waren "häufige" und "seltene" Allele zu beobachten. Die seltenen Allele: AAT-C1, AAT-C4, ADH-A2, ADH-A8, AP-B7, DIA-B1, LDH-A1, PGI-B2, PGI-B2, PGI-B3, PGI-B7 und PGI-B9 wurden mit einer durchschnittlichen Frequenz  $< 5\%$  beobachtet.

Unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Ressourcen ist nicht allein die allelische Vielfalt ausschlaggebend, sondern auch die Häufigkeit mit der seltene Allele in einer Population vorkommen. FINKELDEY (1993) definiert insofern eine "effektive allelische Vielfalt", bei der nur Allele mit einer Häufigkeit von mehr als 2 % berücksichtigt werden. Nach BERGMANN et al. (1990) besitzen seltene Allele eine große Bedeutung für die Anpassungsfähigkeit von Populationen. Sie sollen das latente Potential einer Population darstellen, sich an drastisch ändernde Umweltbedingungen anpassen zu können. Allerdings müssen "anpassungsrelevante Allele" zumindest so häufig sein, daß ihre Träger, wenn sie nach einer Veränderung der Umwelt die allein Überlebenden sein sollten, die Population vor dem Aussterben bewahren können (HATTEMER et al., 1982).

Die Anzahl der ermittelten Allele an den einzelnen analysierten Genorten schwankte zwischen drei (DIA-B, IDH-B und NADH-A) und acht (PGI-B). Die mittlere Anzahl der Allele pro polymorphen Genort (A/L) variierte zwischen 2,88 im Bestand Langenau (LAN) und 4,25 im Bestand Tauberbischofsheim (TBB) (Tab. 14).

An den untersuchten Enzymgenorten AAT-C, DIA-B und PGI-B wurde ein Minorpolymorphismus<sup>5)</sup> beobachtet. Die restlichen Genorte ADH-A, AP-B, IDH-B, LDH-A und NADH-A wiesen einen ausgeprägten Majorpolymorphismus<sup>6)</sup> auf (Tab.13). Beim Minorpolymorphismus kann man davon ausgehen, daß das in geringer Häufigkeit vorkommende Allel erst "kürzlich" in der Population entstand oder daß es sich um ein "aussterbendes" Allel handelt. Beim Majorpolymorphismus ist wohl keines der beiden Allele für seinen Träger von Nachteil, möglicherweise werden beide gebraucht.

Beim Vergleich der relativen Allelhäufigkeiten zwischen den Kollektiven "Stieleiche" und "Traubeneiche" konnten Unterschiede an einzelnen Genorten ermittelt werden. Die Allele AAT-C1, ADH-A7, ADH-A8 und AP-B7 wurden ausschließlich in den Traubeneichenbeständen beobachtet (Tab. 13).

Die größten artspezifischen Differenzen in den Allelhäufigkeiten wurden u.a. am Genort NAHD-A ermittelt (Tab. 13; Abb. 20). Am Genlocus NADH wurden insgesamt drei Allele identifiziert. Das Allel NADH-A3 kam mit durchschnittlich 77,14 % bei den Stieleichen und mit nur 34,02 % bei den Traubeneichen vor. Genau umgekehrt verhielt es sich beim Allel NADH-A2. Hier wurde eine mittlere Allelhäufigkeit von 22,52 % für das Stieleichenkollektiv und von 62,17 % für das Traubeneichenkollektiv ermittelt. Das Allel NADH-A1 kam in den Stieleichen-Beständen STE-Kollektiv Breisach mit 1,3 % und in Oberkirch mit 0,4 % vor. In den Beständen Bebenhausen, Bruchsal und Emmendingen konnte es überhaupt nicht beobachtet werden (Abb. 20).

---

<sup>5)</sup> Minorpolymorphismus: ein Allel dominiert mit einer Häufigkeit von über 80 %

<sup>6)</sup> Majorpolymorphismus: zwei Allele kommen mit einer Häufigkeit von mindestens 20 % vor

Tab. 12: Relative Allelhäufigkeiten in den untersuchten Eichenbeständen

Genort	Allel	BEB	BR_ST	BR_TR	BRU	EMM	GÜG	LAN	LAU	MÜL	OBE	S5	TBB
<b>AAT-C</b>	1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011
	2	0,056	0,023	0,065	0,026	0,026	0,077	0,000	0,079	0,032	0,024	0,030	0,071
	3	0,944	0,943	0,925	0,948	0,962	0,919	1,000	0,921	0,968	0,959	0,970	0,917
	4	0,000	0,034	0,009	0,026	0,013	0,004	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000
<b>ADH-A</b>	2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000
	3	0,000	0,000	0,039	0,037	0,068	0,059	0,056	0,048	0,038	0,136	0,045	0,053
	4	0,000	0,077	0,506	0,765	0,856	0,617	0,917	0,430	0,618	0,744	0,572	0,605
	5	0,000	0,833	0,427	0,019	0,061	0,113	0,028	0,473	0,321	0,000	0,302	0,316
	6	0,000	0,090	0,017	0,179	0,007	0,207	0,000	0,000	0,000	0,104	0,005	0,000
	7	0,000	0,000	0,011	0,000	0,000	0,004	0,000	0,048	0,024	0,000	0,077	0,018
	8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<b>AP-B</b>	1	0,024	0,011	0,028	0,019	0,034	0,067	0,000	0,013	0,069	0,016	0,095	0,000
	2	0,351	0,341	0,509	0,302	0,356	0,482	0,389	0,510	0,573	0,288	0,432	0,508
	3	0,157	0,080	0,112	0,108	0,094	0,042	0,083	0,116	0,055	0,116	0,127	0,056
	4	0,141	0,057	0,019	0,149	0,111	0,056	0,167	0,079	0,033	0,156	0,114	0,026
	5	0,242	0,489	0,271	0,373	0,383	0,296	0,361	0,232	0,204	0,408	0,200	0,327
	6	0,085	0,023	0,061	0,049	0,023	0,053	0,000	0,050	0,066	0,016	0,032	0,083
	7	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<b>DIA-B</b>	1	0,020	0,013	0,034	0,007	0,003	0,018	0,028	0,034	0,000	0,024	0,013	0,019
	2	0,865	0,897	0,736	0,881	0,926	0,771	0,778	0,832	0,950	0,900	0,883	0,816
	3	0,071	0,038	0,056	0,060	0,029	0,028	0,056	0,000	0,000	0,040	0,065	0,015
	4	0,044	0,051	0,174	0,052	0,042	0,183	0,139	0,134	0,050	0,036	0,039	0,150
<b>IDH-B</b>	2	0,240	0,011	0,089	0,317	0,355	0,067	0,000	0,103	0,086	0,292	0,070	0,075
	3	0,020	0,409	0,061	0,030	0,043	0,021	0,194	0,030	0,029	0,000	0,035	0,023
	4	0,740	0,580	0,850	0,653	0,602	0,912	0,806	0,868	0,886	0,708	0,896	0,902
<b>LDH-A</b>	1	0,000	0,000	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,024	0,000	0,004
	2	0,933	0,551	0,635	0,869	0,833	0,681	0,861	0,597	0,356	0,812	0,712	0,519
	3	0,044	0,397	0,219	0,112	0,154	0,121	0,056	0,209	0,410	0,124	0,176	0,326
	4	0,024	0,051	0,146	0,011	0,012	0,199	0,083	0,194	0,234	0,040	0,113	0,152
<b>NADH-A</b>	1	0,000	0,013	0,017	0,000	0,000	0,053	0,139	0,041	0,029	0,004	0,061	0,030
	2	0,264	0,269	0,511	0,183	0,206	0,662	0,250	0,552	0,686	0,204	0,657	0,662
	3	0,736	0,718	0,472	0,817	0,794	0,285	0,611	0,407	0,286	0,792	0,283	0,308
<b>PGI-B</b>	2	0,000	0,000	0,000	0,004	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,008	0,000	0,004
	3	0,008	0,011	0,005	0,000	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	4	0,004	0,102	0,033	0,000	0,000	0,095	0,056	0,089	0,139	0,024	0,183	0,094
	5	0,079	0,045	0,047	0,119	0,035	0,028	0,139	0,033	0,011	0,080	0,009	0,034
	6	0,901	0,830	0,841	0,873	0,929	0,827	0,806	0,785	0,789	0,860	0,761	0,774
	7	0,008	0,000	0,023	0,000	0,032	0,021	0,000	0,017	0,000	0,008	0,000	0,023
	8	0,000	0,011	0,042	0,004	0,000	0,028	0,000	0,076	0,057	0,008	0,043	0,068
	9	0,000	0,000	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,012	0,004	0,004

Insgesamt variierte das Allel NADH-A2 von 18,3 % in Bruchsal (STE) bis zu 68,6 % in Müllheim (TRE). Die größten Unterschiede in der Allelhäufigkeit des Allels NADH-A3 konnten zwischen dem Bestand Güglingen (TRE) mit 28,5 % und dem Bestand Bruchsal (STE) mit 81,7 % beobachtet werden.

Ebenfalls große Differenzen zwischen den Kollektiven "Stieleiche" und "Traubeneiche" wurden bei den Häufigkeiten der Allele IDH-B2, IDH-B3, PGI-B5, AP-B4 und ADH-A6 ermittelt.

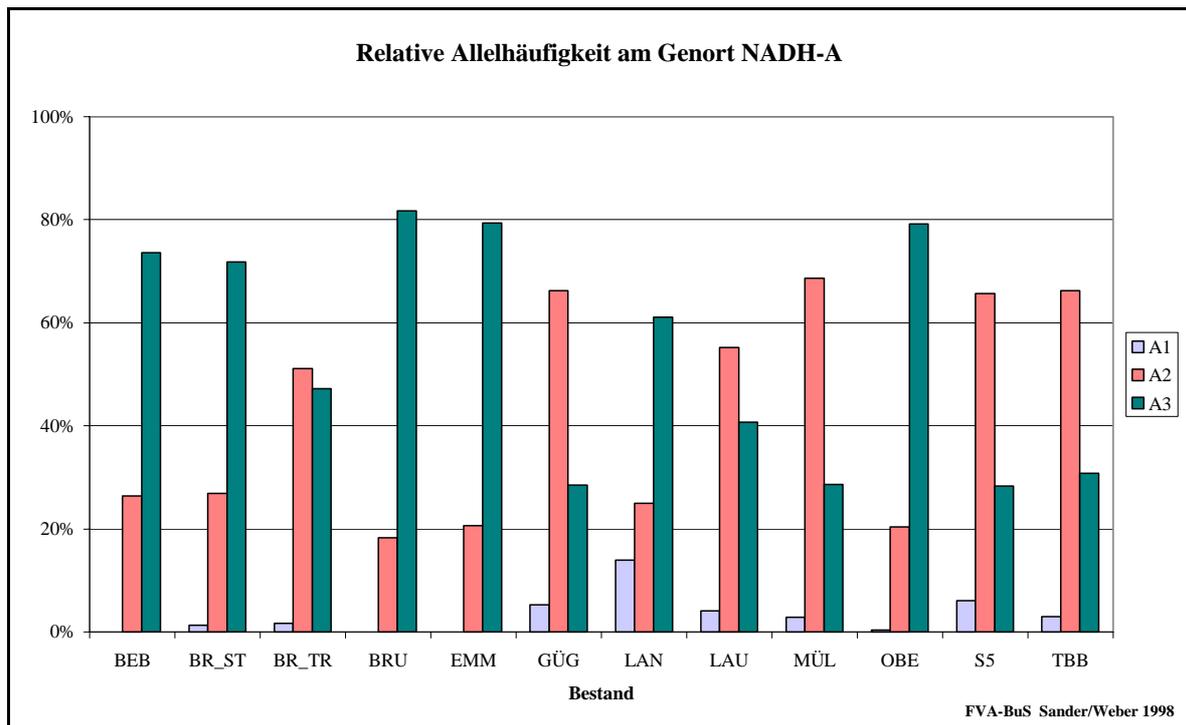


Abb. 20: Graphische Darstellung der relativen Allelhäufigkeiten am Genort NADH

Tab. 13: Vergleich der durchschnittlichen Allelhäufigkeiten in den Kollektiven „Stieleiche und „Traubeneiche“

Mittlere Häufigkeiten der analysierten Allele		Stieleiche	Traubeneiche	
Genort	Allel	MW (%)	MW (%)	Polymorphismus
AAT-C	1	0,00	0,18	minor
	2	3,10	5,90	
	3	95,12	93,67	
	4	1,78	0,22	
ADH-A	2	0,58	0,00	major
	3	6,03	4,70	
	4	61,05	55,80	
	5	22,83	32,53	
	6	9,50	3,82	
	7	0,00	3,03	
	8	0,00	0,15	
AP-B	1	2,08	4,53	major
	2	32,76	50,23	
	3	11,10	8,47	
	4	12,28	5,45	
	5	37,90	25,50	
	6	3,92	5,75	
	7	0,00	0,07	
DIA-B	1	1,34	1,97	minor
	2	89,38	83,13	
	3	4,76	2,73	
	4	4,50	12,17	
IDH-B	2	24,30	8,17	major
	3	10,04	3,32	
	4	65,66	88,57	
LDH-A	1	0,62	0,07	major
	2	79,96	58,33	
	3	16,62	24,35	
	4	2,76	17,30	
NADH-A	1	0,34	3,85	major
	2	22,52	62,17	
	3	77,14	34,02	
PGI-B	2	0,24	0,07	minor
	3	0,44	0,08	
	4	2,60	10,55	
	5	7,16	2,70	
	6	87,86	79,62	
	7	0,96	1,40	
	8	0,46	5,23	
	9	0,24	0,35	

### 3.7.1.2 Genetische Diversität und Differenzierung

Die mittlere effektive Anzahl von Allelen ( $n_e$ ) (vgl. GREGORIUS, 1987), auch als genetische Diversität ( $v$ ) oder Genpooldiversität bezeichnet, variierte in den untersuchten Eichenbeständen zwischen 1,55 in Bebenhausen und 1,91 in Lauda-Königshofen (Abb. 26). In den Stieleichen-Beständen Bebenhausen, Breisach (Kollektiv-STE), Bruchsal, Emmendingen und Oberkirch betrug die Gesamtgenpooldiversität 1,66. Der in den Traubeneichen-Beständen Breisach (Kollektiv-TRE), Güglingen, Lauda-Königshofen, Müllheim, S5 (Güglingen) und Tauberbischofsheim ermittelte Wert von 1,85 lag deutlich darüber (Tab. 14).

Die mittlere genetische Diversität der Stieleichen war mit 1,66 deutlich niedriger als die Diversität der Traubeneichen mit 1,85. Aufgrund des geringen Stichprobenumfanges wurde ein nichtparametrischer Mann-Whitney-Test durchgeführt, der auf Rangsummen basiert. Dabei zeigte sich, daß sich die genetische Diversität von Stieleichen und Traubeneichen hochsignifikant unterscheiden ( $p=0,0062$ )(Abb. 21).

Tab. 14: Genetische Vielfalt und Diversität ( $v$ ) der analysierten Eichenbestände.

Bestand	Wuchsgebiet	WB/WG	Baumart	A/L	$n_e$ ( $v$ )	$v_{gam}$	$\delta_T$
BEB	Neckarland	4/13a	STE	3,57	1,55	23,94	0,28
BRE	Oberrheinisches Tiefland	1/05	STE	3,75	1,72	39,37	0,43
BRE	Oberrheinisches Tiefland	1/05	TRE	4,25	1,87	48,02	0,38
BRU	Oberrheinisches Tiefland	1/02b	STE	3,75	1,71	24,08	0,42
EMM	Oberrheinisches Tiefland	1/04	STE	3,75	1,63	20,69	0,30
GÜG	Neckarland	4/10	TRE	4,13	1,82	35,72	0,40
LAN	Schwäbische Alb	6/03	STE/TRE	2,88	1,68	31,91	0,34
LAU	Neckarland	4/01	TRE	3,63	1,91	49,16	0,42
MÜL	Oberrheinisches Tiefland	1/08	TRE	3,50	1,79	31,08	0,37
OBE	Oberrheinisches Tiefland	1/03b	STE	4,13	1,69	23,38	0,34
S5	Neckarland	4/10	TRE	3,88	1,88	36,26	0,39
TBB	Neckarland	4/01	TRE	4,25	1,83	42,57	0,41
<b>Mittelwert Stieleichenbestände</b>				<b>3,79</b>	<b>1,66</b>	<b>26,29</b>	<b>0,36</b>
<b>Mittelwert Traubeneichenbestände</b>				<b>3,94</b>	<b>1,85</b>	<b>40,47</b>	<b>0,39</b>

$A/L$ : mittlere Anzahl der Allele pro Genlocus

$n_e$ : effektive Anzahl von Allelen (entspricht der genetischen Diversität ( $v$ ))

$v_{gam}$ : hypothetische gametische Multilocus-Diversität

$\delta_T$ : Populationsdifferenzierung

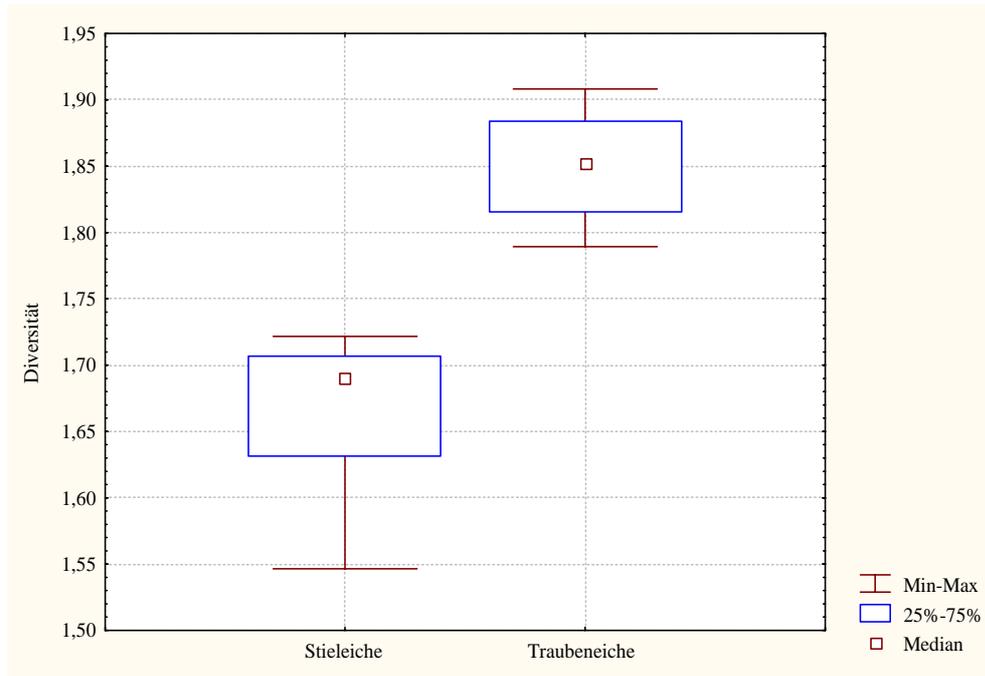


Abb. 21: Boxplot der genetischen Diversität von Trauben- und Stieleichen mit Median, Extrema und Quartile

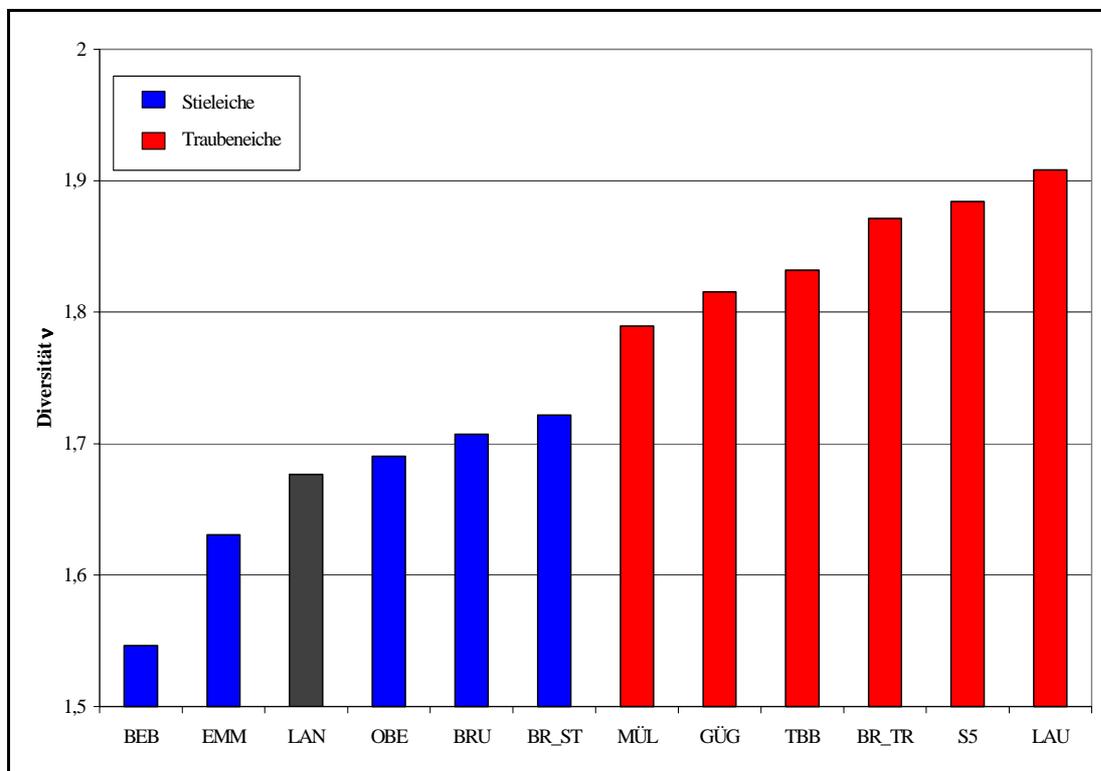


Abb. 22: Graphische Darstellung der genetischen Diversität (v) in den Eichenbeständen

Als weiterer Diversitätsparameter wurde die hypothetische gametische Multilocus-Diversität ( $v_{gam}$ ) nach GREGORIUS et al. (1985) berechnet. In den analysierten Eichenbeständen wurden die höchsten  $v_{gam}$ -Werte in den Traubeneichen-Beständen Lauda-Königshofen (49,16), Breisach (Kollektiv-TRE) (48,02) und Tauberbischofsheim (42,57) ermittelt. Die geringsten  $v_{gam}$ -Werte waren in den Stieleichen-Beständen Emmendingen (20,69), Oberkirch (23,38), Bebenhausen (23,94) und Bruchsal (24,08) zu beobachten (Abb. 22).

Diese deutlichen Unterschiede zwischen den Stiel- und Traubeneichkollektiven spiegeln sich auch in den berechneten Mittelwerten wieder. Die mittlere hypothetische gametische Multilocus-Diversität  $v_{gam}$  in den Stieleichen-Beständen betrug 26,29 und in den Traubeneichen-Beständen 40,47 (Tab. 14).

Bei Betrachtung der Populationsdifferenzierung ( $\delta_T$ ) nach GREGORIUS (1987) waren nur geringe Differenzen zwischen den analysierten Beständen zu beobachten. Die mittlere Populationsdifferenzierung unter Einbeziehung aller Stieleichenkollektive betrug 0,36. Die Traubeneichenkollektive wiesen einen  $\delta_T$ -Wert von 0,39 auf. Die größten Differenzen wurden zwischen den beiden Stieleichen-Beständen Bebenhausen (0,28) und Breisach (Kollektiv-STE) (0,43) ermittelt.

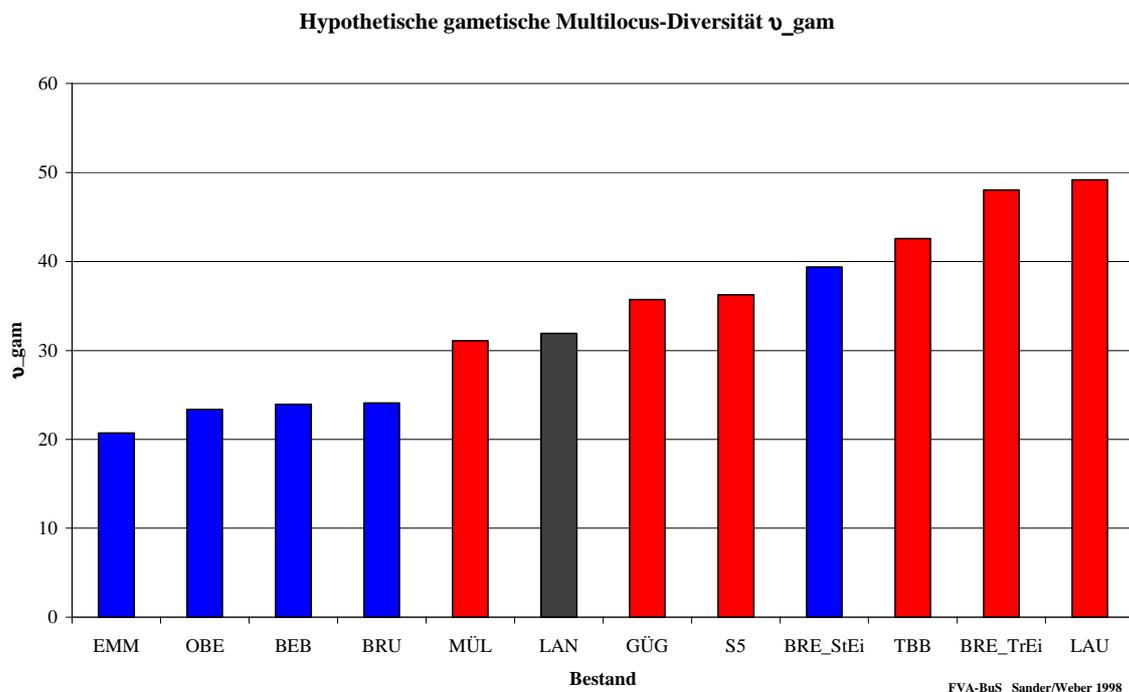


Abb. 23: Graphische Darstellung der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversität

### 3.7.1.3 Heterozygotie

Die beobachteten Heterozygotieanteile hängen überwiegend von der Art des Polymorphismus an den einzelnen Genorten ab. Genorte mit Minorpolymorphismus, wie z.B. die AAT-C wiesen eine durchschnittliche Heterozygotie von 9,6 % auf, wohingegen am Genort AP-B mit majorpolymorpher Variation eine mittlere Heterozygotie von 54,4 % beobachtet werden konnte (Tab. 15).

Die Gesamtheterozygotie, berechnet aus dem arithmetischen Mittel der durchschnittlichen Heterozygotien, variierte innerhalb der Baumarten nur wenig zwischen den einzelnen Beständen. Lediglich der Bestand Breisach\_Traubeneiche (BRE\_TR) fiel mit dem größten Wert von 42,5 % aus dem Rahmen. Die geringste mittlere Heterozygotie wurde mit 27,1 % im Eichenmischbestand Langenau ermittelt (Abb. 24).

Bezüglich der Gesamtheterozygotie sind die ermittelten Differenzen zwischen den einzelnen Untersuchungsbeständen gering. Insgesamt sind die Heterozygotieanteile bei *Quercus robur* und *Quercus petraea* höher als bei *Fagus sylvatica* (SANDER, 1998) und höher als bei Nadelbäumen (MÜLLER-STARCK, 1991).

Tab. 15: Aktuelle Heterozygotie  $H_a$  in den untersuchten Eichenbeständen

	AAT-C	ADH-A	AP-B	DIA-B	IDH-B	LDH-A	NADH-A	PGL-B	MW
BEB	0,111	-	0,637	0,238	0,341	0,119	0,357	0,183	<b>0,284</b>
BRE_ST	0,114	0,282	0,523	0,205	0,432	0,308	0,487	0,250	<b>0,325</b>
BRE_TR	0,150	0,584	0,571	0,438	0,271	0,562	0,551	0,271	<b>0,425</b>
BRU	0,090	0,455	0,560	0,179	0,448	0,194	0,291	0,224	<b>0,305</b>
EMM	0,071	0,288	0,544	0,135	0,441	0,309	0,329	0,128	<b>0,281</b>
GÜG	0,148	0,602	0,486	0,331	0,162	0,440	0,479	0,282	<b>0,366</b>
LAN	0,000	0,167	0,444	0,222	0,389	0,222	0,444	0,278	<b>0,271</b>
LAU	0,132	0,462	0,550	0,269	0,219	0,537	0,530	0,358	<b>0,382</b>
MÜL	0,064	0,585	0,518	0,100	0,186	0,791	0,436	0,386	<b>0,383</b>
OBE	0,065	0,432	0,568	0,160	0,424	0,264	0,336	0,224	<b>0,309</b>
S5	0,061	0,541	0,573	0,157	0,209	0,396	0,487	0,365	<b>0,349</b>
TBB	0,150	0,456	0,556	0,256	0,195	0,621	0,521	0,376	<b>0,391</b>
<b>MW</b>	<b>0,096</b>	<b>0,441</b>	<b>0,544</b>	<b>0,224</b>	<b>0,310</b>	<b>0,397</b>	<b>0,437</b>	<b>0,277</b>	<b>0,339</b>

Bei Betrachtung der Gesamtheterozygotie  $H_a$  wird deutlich, daß die untersuchten Traubeneichen-Bestände Breisach (Kollektiv-TRE), Güglingen, Lauda-Königshofen, Müllheim, S5-Güglingen und Tauberbischofsheim mit einem mittleren  $H_a$ -Wert von 38,3 % einen höheren Heterozygotiegrad aufweisen als die Stieleichen-Bestände Bebenhausen, Breisach (Kollektiv-STE), Bruchsal, Emmendingen und Oberkirch mit einem mittleren  $H_a$ -Wert von 30,1 % (Abb. 24).

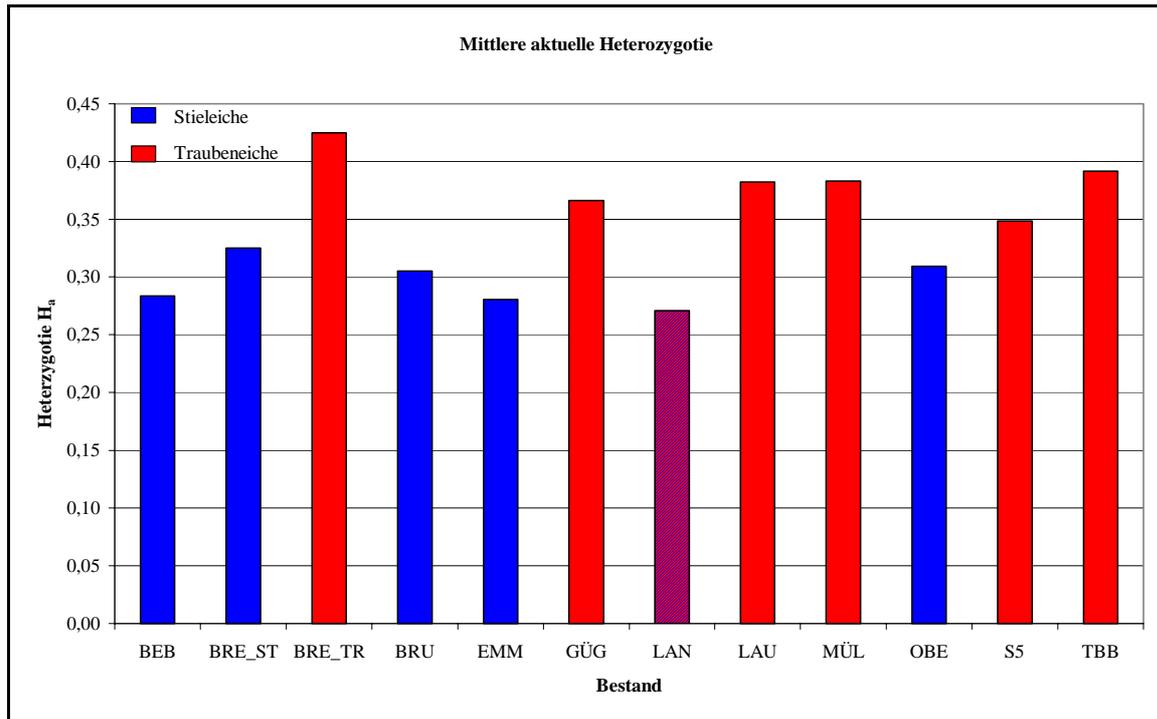


Abb. 24: Graphische Darstellung der mittleren aktuellen Heterozygotie  $H_a$

Die Traubeneichen-Bestände unterscheiden sich von den Stieleichen-Beständen außerdem durch höhere Heterozygotiegrade an den Enzymgenloci AAT-C, ADH-A, DIA-B, LDH-A, NADH-A und PGI-B. Umgekehrt verhält es sich bei den Enzymgenorten AP-B und IDH-B (Tab. 15).

Am Enzymgenort PGI-B variiert die aktuelle Heterozygotie zwischen 12,8 % im Stieleichenkollektiv Emmendingen und 38,6 % im Traubeneichenkollektiv Müllheim (Abb. 30). Insgesamt weisen alle untersuchten Traubeneichen-Bestände (33,9 %) einen höheren Heterozygotiegrad auf als die Stieleichen-Bestände (20,2 %). Der Mischbestand Langenau rangiert mit einem durchschnittlichen Wert von 27,8 % zwischen den Stiel- und Traubeneichenkollektiven (Abb. 25).

Am Enzymgenort IDH-B schwankt die aktuelle Heterozygotie zwischen 16,2 % im Traubeneichenbestand Güglingen und 44,8 % im Stieleichenkollektiv Bruchsal (Abb. 26).

Alle untersuchten Stieleichen-Bestände weisen mit einer mittleren Heterozygotie von 41,7 % einen deutlich höheren Heterozygotiegrad als die Traubeneichen-Bestände mit einem Wert von 20,7 % auf. Der Eichenmischbestand Langenau nimmt auch hier wieder eine Zwischenstellung ein (Abb. 26).

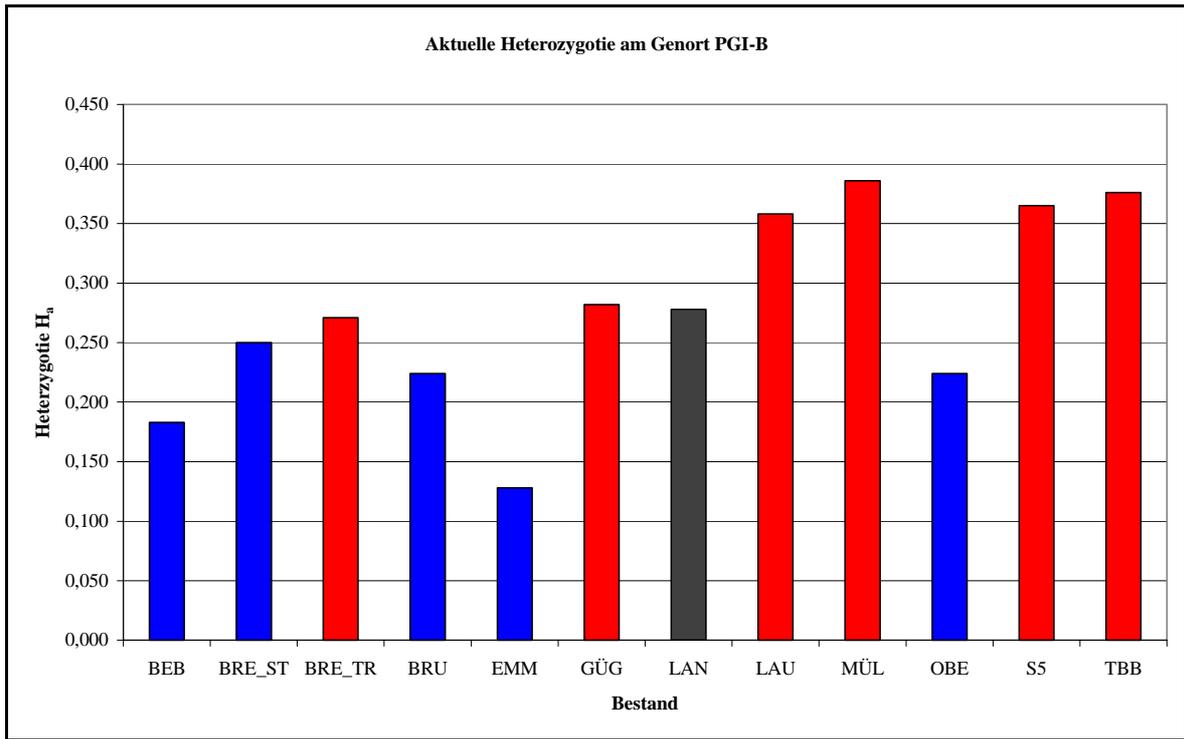


Abb. 25: Graphische Darstellung der aktuellen Heterozygotie  $H_a$  am Genort PGI-B

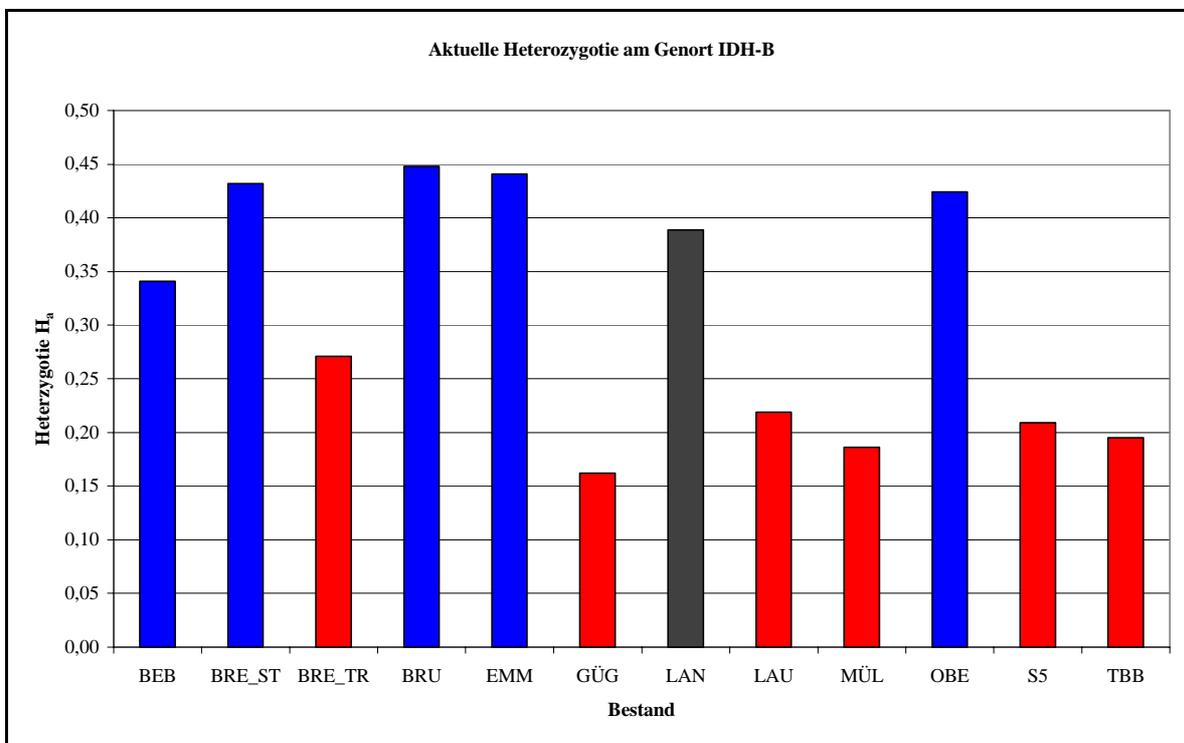


Abb. 26: Graphische Darstellung der aktuellen Heterozygotie  $H_a$  am Genort IDH-B

Zusätzlich zu der beobachteten Heterozygotie  $H_a$  wurde die erwartete Heterozygotie  $H_e$  nach NEI & ROYCHOUDHURY (1974) berechnet (Tab. 12). Genau wie bei der aktuellen Heterozygotie  $H_a$  weisen auch bei der erwarteten Heterozygotie  $H_e$  die untersuchten Traubeneichen-Bestände an den Enzymgenloci AAT-C, ADH-A, DIA-B, LDH-A, NADH-A und PGI-B höhere Heterozygotiegrade als die Stieleichen-Bestände auf. Die Stieleichen-Bestände hingegen zeichnen sich durch eine höhere erwartete Heterozygotie  $H_e$  an den Genorten AP-B und IDH-B aus (Tab. 16).

Die geringsten erwarteten Heterozygotieanteile wurden mit 9,4 % am Genort AAT-C ermittelt. Die höchsten  $H_e$  –Werte konnten am Genort AP-B mit 71,0 % beobachtet werden. Die Gesamtheterozygotie  $H_e$  variierte zwischen 30,4 % im Stieleichen-Bestand Emmendingen und 42,2 % im Traubeneichen-Bestand Lauda-Königshofen (Tab. 17).

Insgesamt war zu beobachten, daß die Traubeneichen-Bestände Breisach (Kollektiv-TRE), Güglingen, Lauda-Königshofen, Müllheim, S5-Güglingen und Tauberbischofsheim unter Berücksichtigung aller analysierten Enzymgenloci eine mittlere Gesamtheterozygotie  $H_e$  von 40,0 % aufweisen. In den Stieleichen-Beständen Bebenhausen, Breisach (Kollektiv-STE), Bruchsal, Emmendingen und Oberkirch war die mittlere Gesamtheterozygotie dagegen mit 33,2 % deutlich geringer.

Tab. 16: Erwartete Heterozygotie  $H_e$

	AAT-C	ADH-A	AP-B	DIA-B	IDH-B	LDH-A	NADH-A	PGI-B
<b>BEB</b>	0,106	-	0,766	0,244	0,394	0,127	0,389	0,182
<b>BR_ST</b>	0,109	0,292	0,634	0,191	0,496	0,536	0,412	0,298
<b>BR_TR</b>	0,140	0,560	0,650	0,424	0,266	0,527	0,516	0,287
<b>BRU</b>	0,100	0,381	0,733	0,217	0,472	0,232	0,299	0,224
<b>EMM</b>	0,074	0,259	0,704	0,140	0,510	0,282	0,327	0,135
<b>GÜG</b>	0,149	0,560	0,668	0,371	0,163	0,482	0,478	0,305
<b>LAN</b>	0,000	0,155	0,684	0,371	0,313	0,249	0,545	0,328
<b>LAU</b>	0,146	0,587	0,664	0,289	0,235	0,562	0,528	0,369
<b>MÜL</b>	0,062	0,513	0,617	0,095	0,207	0,650	0,447	0,355
<b>OBE</b>	0,079	0,417	0,712	0,187	0,413	0,323	0,331	0,253
<b>S5</b>	0,058	0,574	0,734	0,214	0,191	0,449	0,485	0,385
<b>TBB</b>	0,154	0,531	0,624	0,311	0,180	0,601	0,466	0,386
<b>MW(TRE)</b>	<b>0,118</b>	<b>0,554</b>	<b>0,659</b>	<b>0,284</b>	<b>0,207</b>	<b>0,545</b>	<b>0,486</b>	<b>0,348</b>
<b>MW(STE)</b>	<b>0,094</b>	<b>0,337</b>	<b>0,710</b>	<b>0,196</b>	<b>0,457</b>	<b>0,300</b>	<b>0,352</b>	<b>0,218</b>

Tab. 17: Erwartete Gesamtheterozygotie  $H_e$

BEB	BR_ST	BR_TR	BRU	EMM	GÜG	LAN	LAU	MÜL	OBE	S5	TBB
0,401	0,371	0,421	0,332	0,304	0,397	0,331	0,422	0,368	0,339	0,386	0,407

Die untersuchten Eichenbestände zeigten bezüglich der beobachteten (aktuellen) Heterozygotie ( $H_{a-min} = 30,1\%$  und  $H_{a-max} = 38,3\%$ ) und der erwarteten Heterozygotie ( $H_{e-min} = 33,2\%$  und  $H_{e-max} = 40,0\%$ ) die gleiche Variationsbreite.

In den Beständen Bebenhausen, Breisach (Kollektiv-STE), Bruchsal, Emmendingen, Güglingen, Langenau, Lauda-Königshofen, Oberkirch, S5-Güglingen und Tauberbischofsheim waren die erwarteten Heterozygotieanteile jeweils höher als die beobachteten Heterozygotieanteile (Abb. 27). Man kann davon ausgehen, daß in diesen Kollektiven ein Homozygotenüberschuss vorherrscht. Ein solcher Homozygotenüberschuss wurde auch schon von LÖCHELT & FRANKE (1993) beobachtet und ist auf Selektionsvorgänge im Sinne einer Standortanpassung oder auf Selbstbefruchtung zurückzuführen. Nur in den Beständen Breisach (Kollektiv-TRE) und Müllheim waren die beobachteten Heterozygotieanteile höher (Abb. 27).

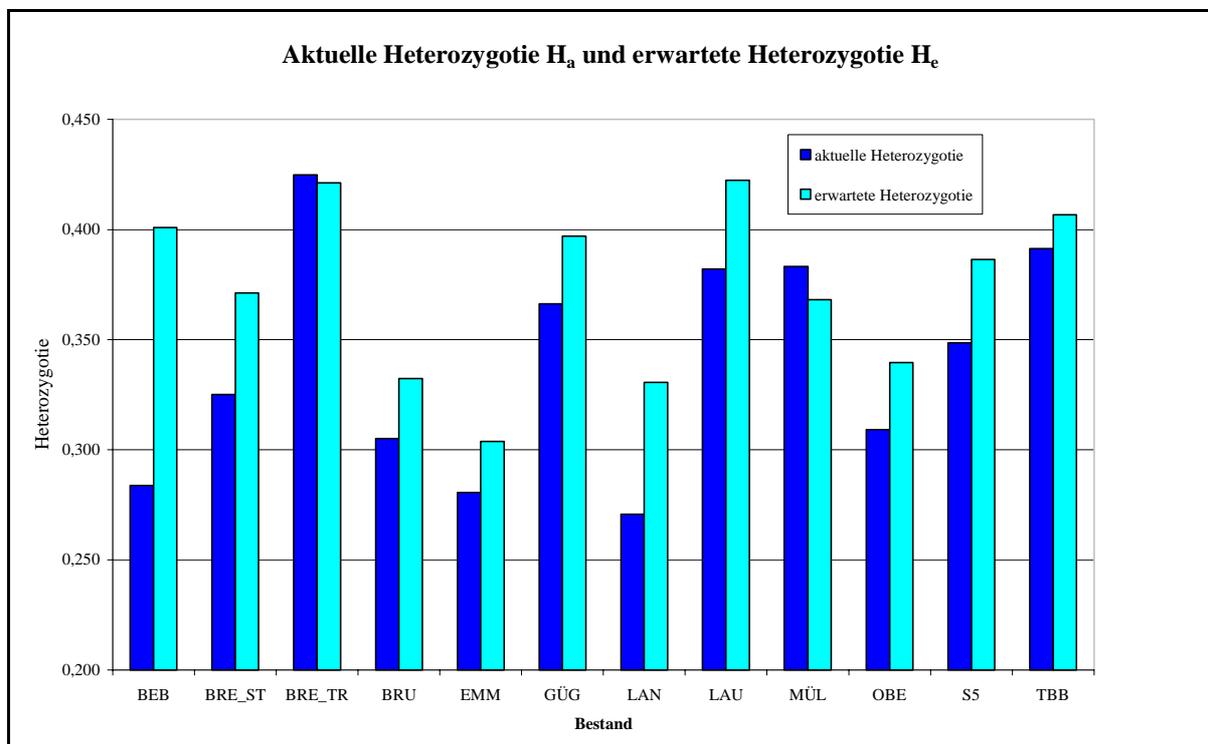


Abb. 27: Graphische Darstellung der aktuellen Heterozygotie  $H_a$  und der erwarteten Heterozygotie  $H_e$  im Vergleich

### 3.7.1.4 Genetische Diversität und NEI's Koeffizient

Mit Hilfe der Diversitätsanalyse nach NEI (1973) wurde der Anteil der genetischen Gesamtdiversität  $H_T$  innerhalb und zwischen den Populationen ermittelt. In der folgenden Tabelle 12 sind die Werte für die genetische Gesamtdiversität ( $H_T$ ), die durchschnittliche genetische Diversität innerhalb ( $H_S$ ) und zwischen ( $D_{ST}$ ) den untersuchten Beständen dargestellt. NEI'S Koeffizient der genetischen Differenzierung ( $G_{ST}$ ), beschreibt den prozentualen Anteil von  $D_{ST}$  an der Gesamtdiversität  $H_T$ .

Für das arithmetische Mittel der Gesamtdiversität  $H_T$  wurde unter Einbeziehung aller analysierten Genloci in den 12 Populationen ein Wert von 0,408 ermittelt. Die genetische Gesamtdiversität  $H_T$  schwankt an den analysierten Genorten zwischen 0,099 am Genort AAT-C und 0,703 am Genort AP-B.

Wie Tab.18 verdeutlicht, setzt sich die Gesamtdiversität  $H_T$  fast ausschließlich aus der Diversität innerhalb der analysierten Populationen  $H_S$  zusammen. Durchschnittlich wurde für  $H_S$  ein Wert von 0,367 ermittelt. Daraus ergibt sich eine äußerst geringe Diversität zwischen den Beständen  $D_{ST}$ , die im Mittel 0,041 betrug.

Tab. 18: Genetische Diversität und NEI's Koeffizient  $G_{ST}$  in den 12 untersuchten Eichenbeständen

	$H_S$	$H_T$	$D_{ST}$	$G_{ST}\%$
AAT-C	0,098	0,099	0,001	1,338
ADH-A	0,439	0,553	0,114	20,621
AP-B	0,682	0,703	0,021	2,964
DIA-B	0,255	0,262	0,008	3,004
IDH-B	0,320	0,360	0,040	11,148
LDH-A	0,419	0,465	0,047	10,090
NADH-A	0,435	0,524	0,089	16,913
PGI-B	0,292	0,300	0,008	2,695
<b>MW</b>	<b>0,367</b>	<b>0,408</b>	<b>0,041</b>	<b>8,597</b>

Der NEI's Koeffizient der genetischen Differenzierung  $G_{ST}$  veranschaulicht, daß sich im Mittel 91,4 % der genetischen Diversität innerhalb der Bestände und lediglich 8,6 % zwischen den untersuchten Eichenpopulationen befindet.

### 3.7.2 Genetische Variation zwischen den Beständen

#### 3.7.2.1 Genetische Differenzierung

Bei der genetischen Differenzierung  $D_j$  wurde jede einzelne analysierte Population mit dem Komplement der restlichen untersuchten Bestände auf der Basis ihrer genetischen Abstände  $d_0$  verglichen. Es wurde für die Stiel- bzw. Traubeneichenpopulationen jeweils eine eigenständige Differenzierung durchgeführt. Populationen die sich deutlich vom Genpool unterscheiden, zeichnen sich durch hohe  $D_j$ -Werte aus. Bestände mit einer geringen genetischen Differenzierung repräsentieren den Genpool der beteiligten Kollektive am besten.

Innerhalb der Stieleichen-Bestände wurde die geringste Differenzierung am Genort AAT-C mit einer Gesamtdifferenzierung ( $\delta$ ) von 1,7 % beobachtet. Der größte Unterschied wurde mit einem Durchschnittswert von  $\delta = 17$  % am Genort IDH-B ermittelt (Tab. 19).

Bei der Genpooledifferenzierung wurden die Genorte AAT-C, AP-B, DIA-B, IDH-B, LDH-A, NADH-A und PGI-B berücksichtigt. Die Bestände variieren zwischen 5,1 % im Bestand Oberkirch und 15,3 % im Bestand Breisach (Kollektiv-STE). Die mittlere Genpooledifferenzierung betrug 8 %. Das Ergebnis zeigt, daß der Bestand Oberkirch den Genpool der Stieleichen-Bestände am besten repräsentiert und daß der vermutlich anthropogen begründete Bestand Breisach (Kollektiv-STE) die größten Unterschiede zum Genpool aufweist (Tab. 19)

Tab. 19: Genetische Differenzierung  $D_j$  in den analysierten Stieleichen-Beständen

<b>Bestand</b>	<b>OBE</b>	<b>BEB</b>	<b>BRU</b>	<b>EMM</b>	<b>BREI_STE</b>	<b><math>\delta</math></b>
AAT-C	0,010	0,031	0,010	0,013	0,020	<b>0,017</b>
AP-B	0,084	0,171	0,045	0,056	0,154	<b>0,102</b>
DIA-B	0,021	0,038	0,024	0,041	0,012	<b>0,027</b>
IDH-B	0,126	0,104	0,093	0,140	0,386	<b>0,170</b>
LDH-A	0,053	0,166	0,089	0,042	0,318	<b>0,134</b>
NADH-A	0,027	0,049	0,057	0,028	0,067	<b>0,046</b>
PGI-B	0,033	0,041	0,061	0,092	0,112	<b>0,068</b>
<b>Genpool</b>	<b>0,051</b>	<b>0,086</b>	<b>0,054</b>	<b>0,059</b>	<b>0,153</b>	<b>0,080</b>

Innerhalb des Kollektivs der Traubeneichen-Bestände wurde die geringste Differenzierung am Genort IDH-B mit einer Gesamtdifferenzierung ( $\delta$ ) von 2,3 % beobachtet. Der größte Unterschied wurde mit einem Durchschnittswert von  $\delta = 13,8$  % am Genort ADH-A ermittelt (Tab. 20).

Bei der Genpooledifferenzierung wurden die Genorte AAT-C, ADH-A, AP-B, DIA-B, IDH-B, LDH-A, NADH-A und PGI-B berücksichtigt. Die mittlere Genpooledifferenzierung betrug 8,2 %. Die geringste Differenzierung vom Genpool der Traubeneichen-Bestände wies der Bestand Tauberbischofsheim mit einem Wert von 5,9 % auf. Er repräsentiert den Genpool Traubeneiche am besten. Der Bestand Müllheim zeigte mit einer Genpooledifferenzierung von 9,7 % die größten Unterschiede zum Genpool (Tab. 20).

Tab. 20: Genetische Differenzierung  $D_j$  in den analysierten Traubeneichen-Beständen

<b>Bestand</b>	<b>LAU</b>	<b>MÜL</b>	<b>TBB</b>	<b>GÜG</b>	<b>S5</b>	<b>BREI_TRE</b>	<b><math>\delta</math></b>
AAT-C	0,024	0,038	0,026	0,023	0,04	0,016	<b>0,028</b>
ADH-A	0,201	0,072	0,072	0,288	0,072	0,122	<b>0,138</b>
AP-B	0,076	0,124	0,123	0,08	0,182	0,065	<b>0,108</b>
DIA-B	0,033	0,142	0,034	0,074	0,107	0,114	<b>0,084</b>
IDH-B	0,025	0,005	0,02	0,032	0,014	0,042	<b>0,023</b>
LDH-A	0,042	0,273	0,103	0,148	0,154	0,062	<b>0,130</b>
NADH-A	0,083	0,077	0,049	0,066	0,069	0,158	<b>0,084</b>
PGI-B	0,039	0,046	0,041	0,048	0,094	0,101	<b>0,062</b>
<b>Genpool</b>	<b>0,066</b>	<b>0,097</b>	<b>0,059</b>	<b>0,095</b>	<b>0,091</b>	<b>0,085</b>	<b>0,082</b>

### 3.7.2.2 Genetischer Abstand

Der genetische Abstand  $d_0$  wurde für alle möglichen Paarungen der untersuchten Stiel- und Traubeneichen-Bestände für jeden Genlocus einzeln ermittelt. Der Gesamtabstand  $d_{0-ges}$  wurde als arithmetisches Mittel über alle analysierten Genloci berechnet (Tab. 21).

In den 12 untersuchten Eichenbeständen wurde der größte genetische Gesamtabstand  $d_{0-ges}$  mit 27,4 % zwischen dem Stieleichen-Bestand Bruchsal und dem Traubeneichen-Bestand Müllheim ermittelt. Die beiden „benachbarten“ Stieleichen-Bestände Bruchsal und Oberkirch aus dem Rheintal wiesen mit einem Gesamtabstand von 4,1 % die geringsten genetischen Unterschiede auf (Tab. 21).

Die genetischen Abstände an den einzelnen Enzymgenloci sind sehr heterogen. Die kleinsten, aber auch die größten genetischen Abstände sind am Enzymgenort NADH-A zu beobachten. Die „benachbarten“ Stieleichen-Bestände Emmendingen und Oberkirch (Rheintal) weisen mit 0,4 % den geringsten genetischen Abstand auf. Ein extrem hoher genetischer Abstandswert von 53,5 % wurde zwischen dem Stieleichen-Bestand Bruchsal und dem Traubeneichen-Bestand S5-Güglingen ermittelt. Dieser hohe genetische Abstand spiegelt die großen Häufig-

keitunterschiede in den relativen Allelhäufigkeiten am Enzymgenort NADH-A zwischen Stiel- und Traubeneichen-Beständen wieder (Tab. 21).

Tab. 21: Genetischer Abstand  $d_0$  in den 12 untersuchten Eichenbeständen.

		$d_0$ gesamt											
		LAU	LAN	MÜL	OBE	TBB	BEB	BRU	EMM	GÜG	S5	BRE_STEI	BRE_TREI
$d_0$ NADH-A	LAU	<b>0,000</b>	0,173	0,107	0,196	0,065	0,180	0,209	0,205	0,073	0,095	0,197	0,059
	LAN	0,302	<b>0,000</b>	0,254	0,133	0,199	0,129	0,133	0,153	0,174	0,179	0,161	0,156
	MÜL	0,133	0,436	<b>0,000</b>	0,261	0,085	0,251	0,274	0,258	0,114	0,101	0,216	0,143
	OBE	0,385	0,181	0,506	<b>0,000</b>	0,231	0,076	0,041	0,055	0,212	0,192	0,148	0,181
	TBB	0,110	0,412	0,023	0,484	<b>0,000</b>	0,223	0,243	0,237	0,065	0,107	0,197	0,086
	BEB	0,329	0,139	0,450	0,060	0,428	<b>0,000</b>	0,069	0,086	0,201	0,181	0,175	0,166
	BRU	0,410	0,206	0,531	0,025	0,509	0,081	<b>0,000</b>	0,050	0,222	0,206	0,159	0,192
	EMM	0,387	0,183	0,508	0,004	0,486	0,058	0,023	<b>0,000</b>	0,218	0,200	0,145	0,189
	GÜG	0,122	0,412	0,024	0,507	0,023	0,451	0,532	0,508	<b>0,000</b>	0,084	0,222	0,081
	S5	0,124	0,407	0,032	0,509	0,031	0,453	0,535	0,511	0,008	<b>0,000</b>	0,214	0,120
	BRE_StEi	0,311	0,126	0,432	0,074	0,410	0,018	0,099	0,076	0,433	0,435	<b>0,000</b>	0,187
	BRE_TrEi	0,065	0,261	0,186	0,320	0,164	0,264	0,345	0,322	0,187	0,189	0,246	<b>0,000</b>

### 3.7.3 Clusteranalyse

Mit Hilfe der Clusteranalyse auf der Basis der Allelhäufigkeiten an den 8 analysierten polymorphen Genorten wurden die 12 Eichenbestände aus unterschiedlichen Wuchsgebieten Baden-Württembergs geclustert. Hierbei wurde versucht, die ungeordnete Menge der analysierten Populationen zu gruppieren. Als quadratisch-symmetrische Matrix wurden die Distanzmaße der genetischen Gesamtabstandswerte und der Abstandswerte am Enzymgenort NADH-A nach GREGORIUS (1974) verwendet.

Schneidet man das Dendrogramm, das auf den Gesamtabstandswerten beruht, auf einem Distanzniveau von 0,175, so clustern die 12 analysierten Eichenbestände zwei eigenständige Gruppen. Die eine Gruppe besteht aus den Traubeneichen-Beständen Lauda-Königshofen, Breisach (Kollektiv-TRE), Tauberbischofsheim, Güglingen, Müllheim und S5-Güglingen. Die zweite Gruppe setzt sich aus den Stieleichen-Beständen Oberkirch, Bruchsal, Emmendingen, Bebenhausen und Breisach (Kollektiv-STE) zusammen (Abb. 28).

Deutlich sichtbar wird der geringe genetische Gesamtabstand zwischen den Stieleichenpopulationen Bruchsal und Oberkirch (siehe 3.7.2.2). Innerhalb der Gruppe der Stieleichenpopulationen differenziert sich das Stieleichenkollektiv aus dem Bestand Breisach am meisten.

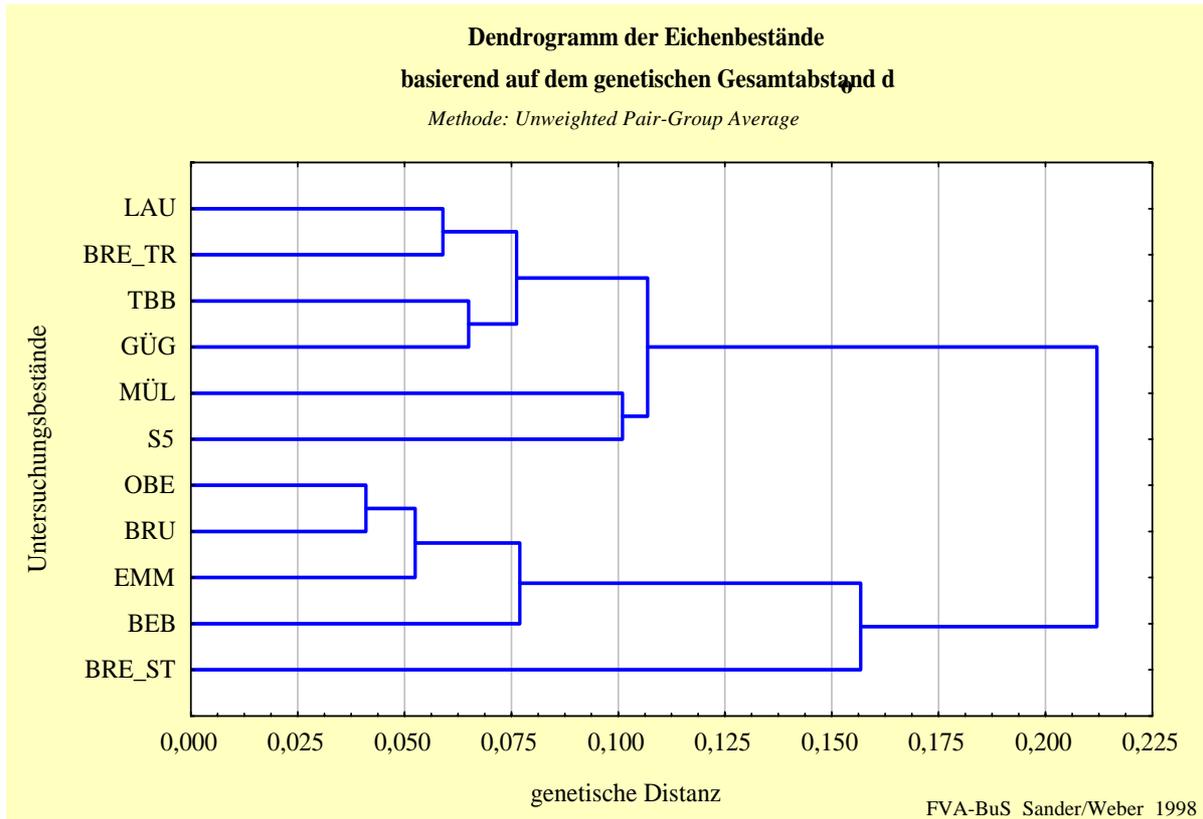


Abb. 28: Dendrogramm (*Unweighted Pair-Group Average*) der untersuchten Eichenpopulationen basierend auf dem Genetischen Gesamtabstand  $d_{0-ges}$

Mit Hilfe der genetischen Abstandswerte der einzelnen Populationen am Genort NADH-A wurde ein weiteres Dendrogramm erstellt (Abb. 29). Wie zu erwarten, bilden sich aufgrund der artspezifischen Allelhäufigkeiten am Genort NADH-A zwei eindeutig voneinander getrennte Artgruppen. Innerhalb der Gruppe der Traubeneichen zeigen die beiden benachbarten Bestände Güglingen und S5-Güglingen ein sehr enges verwandtschaftliches Verhältnis. Auch die Paare Müllheim und Tauberbischofsheim sowie Lauda-Königshofen und Breisach (Kollektiv-TRE) bilden eigene Untergruppen innerhalb der Traubeneichenpopulationen.

Das zweite große Cluster der Stieleichenpopulationen ist wiederum untergliedert in zwei Untergruppen. Die eine Gruppe besteht aus den Beständen Bebenhausen und Breisach (Kollektiv-STE). Die zweite Gruppe beinhaltet die drei Bestände Bruchsal, Oberkirch und Emmendingen aus dem Rheintal, wobei die beiden Populationen Oberkirch und Emmendingen das engste verwandtschaftliche Verhältnis aufweisen (Abb. 29).

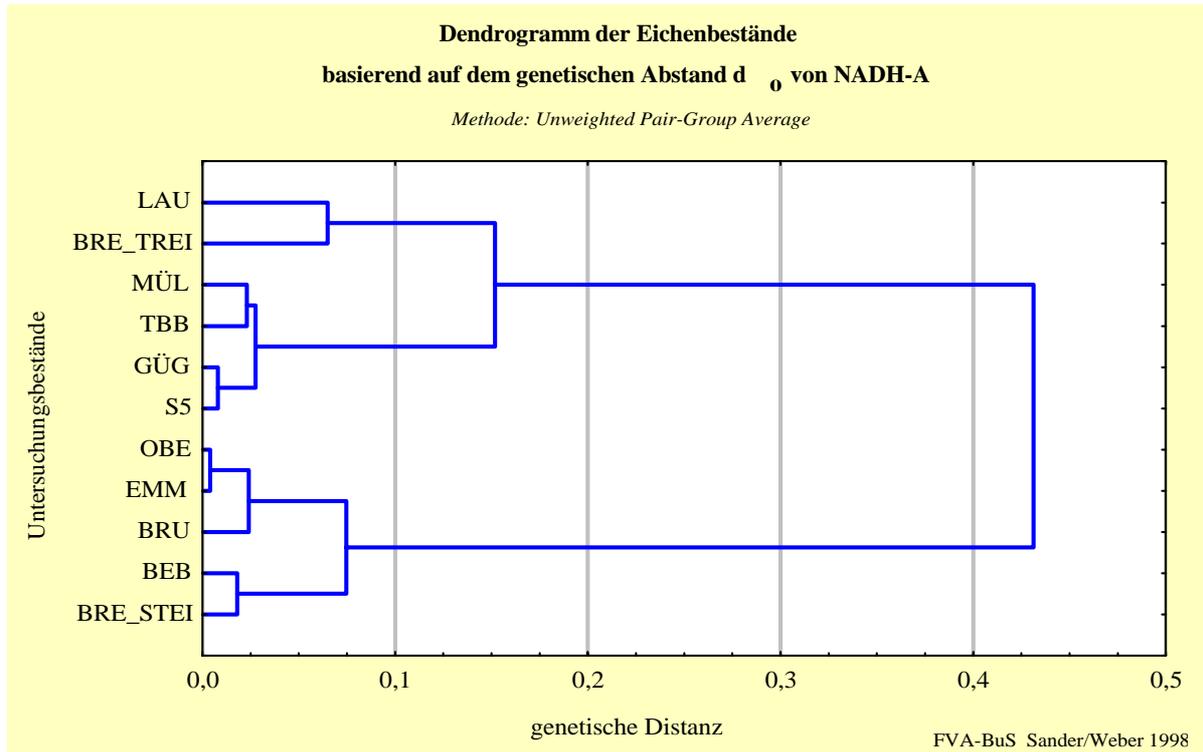


Abb. 29: Dendrogramm (*Unweighted Pair-Group Average*) der untersuchten Eichenpopulationen basierend auf dem genetischen Abstand  $d_0$  am Genort NADH-A

### 3.7.4 Genetische Variation innerhalb der „sensitiven“ und „toleranten“ Eichen-Teilkollektive

#### 3.7.4.1 Allelhäufigkeiten

Vergleicht man die Allelhäufigkeiten von „sensitiven“ und „toleranten“ Kollektiven innerhalb der Arten an den oben beschriebenen Genorten, so erscheinen diese sehr ähnlich. Tendenziell sind jedoch mehr Unterschiede zwischen den beiden Kollektiven innerhalb der Traubeneichen zu beobachten (z.B. DIA-B4, PGI-B8, AAP-B2, LDH-A3, ADH-A4; vgl. Tab. 22).

Bei Betrachtung der relativen Häufigkeiten des Allels A2 am Genort NADH-A werden erneut die deutlichen Unterschiede zwischen Stiel- und Traubeneiche sichtbar. Innerhalb der Arten unterscheiden sich „sensitives“ und „tolerantes“ Kollektiv jedoch kaum. Die vergleichsweise größten Unterschiede sind noch im Bestand Müllheim zu beobachten (Abb. 30).

Tab. 22: Durchschnittliche Allelhäufigkeiten in den „sensitiven“ und „toleranten“ Eichen-Teilkollektiven

Genort	Allel	MW Stieleiche		MW Traubeneiche	
		tolerant	sensitiv	tolerant	sensitiv
AAT-C	1	0,000	0,000	0,002	0,000
	2	0,027	0,020	0,060	0,053
	3	0,954	0,972	0,937	0,943
	4	0,019	0,008	0,002	0,004
DIA-B	1	0,012	0,011	0,019	0,019
	2	0,907	0,924	0,828	0,876
	3	0,042	0,034	0,032	0,015
	4	0,038	0,031	0,122	0,090
IDH-B	2	0,228	0,250	0,076	0,066
	3	0,089	0,116	0,030	0,047
	4	0,684	0,634	0,894	0,887
PGI-B	2	0,001	0,000	0,001	0,000
	3	0,003	0,014	0,000	0,004
	4	0,023	0,036	0,108	0,087
	5	0,065	0,072	0,026	0,021
	6	0,893	0,854	0,800	0,804
	7	0,008	0,016	0,015	0,003
	8	0,005	0,003	0,047	0,073
	9	0,002	0,006	0,004	0,007
	AAP-B	1	0,018	0,015	0,045
2		0,350	0,335	0,497	0,557
3		0,095	0,104	0,087	0,084
4		0,113	0,107	0,053	0,035
5		0,393	0,399	0,261	0,249
6		0,031	0,040	0,057	0,044
7		0,000	0,000	0,001	0,000
NADH-A	1	0,004	0,000	0,037	0,033
	2	0,209	0,194	0,629	0,619
	3	0,787	0,806	0,335	0,348
LDH-A	1	0,006	0,000	0,001	0,000
	2	0,817	0,809	0,592	0,605
	3	0,153	0,165	0,241	0,211
	4	0,025	0,027	0,166	0,184
ADH-A	2	0,004	0,000	0,000	0,000
	3	0,044	0,034	0,045	0,023
	4	0,503	0,523	0,564	0,512
	5	0,181	0,170	0,321	0,397
	6	0,068	0,073	0,041	0,034
	7	0,000	0,000	0,028	0,035
	8	0,000	0,000	0,002	0,000

### Relative Häufigkeiten des Allels A2 am Genort NADH-A

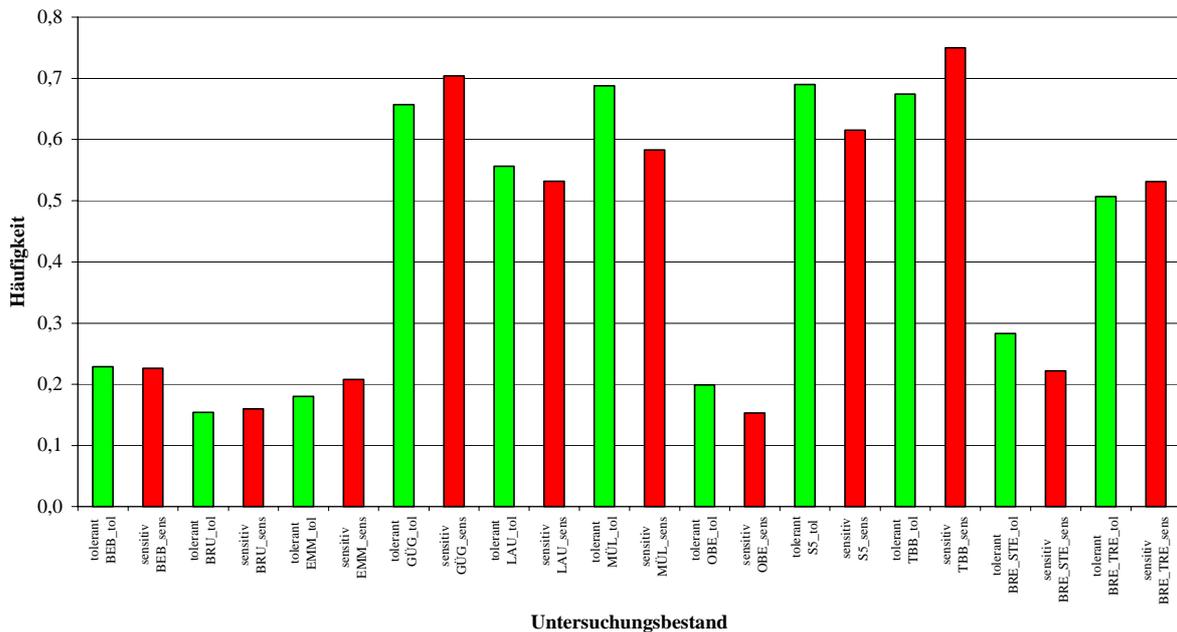


Abb. 30: Graphische Darstellung der relativen Häufigkeiten des Allels A2 am Genort NADH-A

#### 3.7.4.2 Genetische Vielfalt, Diversität und Differenzierung

Auch für die „toleranten“ bzw. „sensitiven“ Teilkollektive innerhalb der Untersuchungsbestände wurden - nach Hauptbaumarten getrennt - die genetische Vielfalt und die Diversität berechnet (Tab. 23). In den „toleranten“ Kollektiven variierte die Anzahl Allele pro Genlocus  $A/L$  zwischen 2,9 in Langenau (LAN) und 4,3 in Tauberbischofsheim (TBB). Im Mittel lag sie bei 3,73. Im „sensitiven“ Kollektiv war die Variationbreite von  $A/L$  etwas größer. Den geringsten Wert nahm  $A/L$  mit 2,0 erneut in Langenau, den größten Wert mit 3,6 in Oberkirch (OBE) und auf der Sonderfläche S5 in Güglingen an, das Mittel lag mit 3,09 jedoch deutlich unter dem des „toleranten“ Kollektivs. Innerhalb der Bestände bestehen die größten Unterschiede von  $A/L$  zwischen tolerantem und „sensitivem“ Teilkollektiv in den Untersuchungsbeständen Emmendingen (Differenz 1,2) und Tauberbischofsheim (Differenz: 1,4).

Auch die berechneten Maße der genetischen Diversität  $n_e$  und  $v_{gam}$  bzw. der genetischen Populationsdifferenzierung  $\delta_T$  unterscheiden sich (Tab. 23; Abb. 31-33). Insbesondere der Bestand Breisach\_Stieleiche (BRE\_STE) fällt aus dem Rahmen. Hier liegen im Vergleich zu den anderen Beständen umgekehrte Verhältnisse vor. Das „sensitive“ Teilkollektiv scheint die höhere genetische Diversität zu besitzen.

Tab. 23: Genetische Vielfalt, Diversität und Differenzierung in den analysierten Eichen-Teilkollektiven

Bestand	tolerant				Sensitiv			
	<i>A/L</i>	<i>n<sub>e</sub> (n)</i>	<i>v<sub>gam</sub></i>	<i>δ<sub>r</sub></i>	<i>A/L</i>	<i>n<sub>e</sub> (n)</i>	<i>v<sub>gam</sub></i>	<i>δ<sub>r</sub></i>
BEB	3,1	1,658	17,096	0,289	3,0	1,645	17,524	0,298
BRU	3,8	1,634	18,269	0,305	3,4	1,622	16,738	0,301
EMM	3,8	1,566	16,011	0,282	2,6	1,481	15,261	0,273
GÜG	4,1	1,802	33,435	0,394	3,8	1,736	29,071	0,389
LAN	2,9	1,667	33,693	0,349	2,0	1,561	15,017	0,304
LAU	3,6	1,874	43,245	0,416	3,4	1,832	38,983	0,398
MÜL	3,5	1,761	27,536	0,360	2,9	1,669	23,888	0,358
OBE	4,1	1,634	19,199	0,322	3,6	1,613	17,467	0,305
S5	3,9	1,898	37,745	0,384	3,6	1,807	28,498	0,377
TBB	4,3	1,806	40,362	0,403	2,9	1,673	18,845	0,358
BRE_STE	3,6	1,695	36,196	0,373	2,8	1,804	46,370	0,389
BRE_TRE	4,1	1,896	52,068	0,429	3,3	1,765	32,386	0,407
<b>Mittel</b>	<b>3,73</b>	<b>1,741</b>	<b>31,238</b>	<b>0,359</b>	<b>3,09</b>	<b>1,684</b>	<b>25,004</b>	<b>0,346</b>

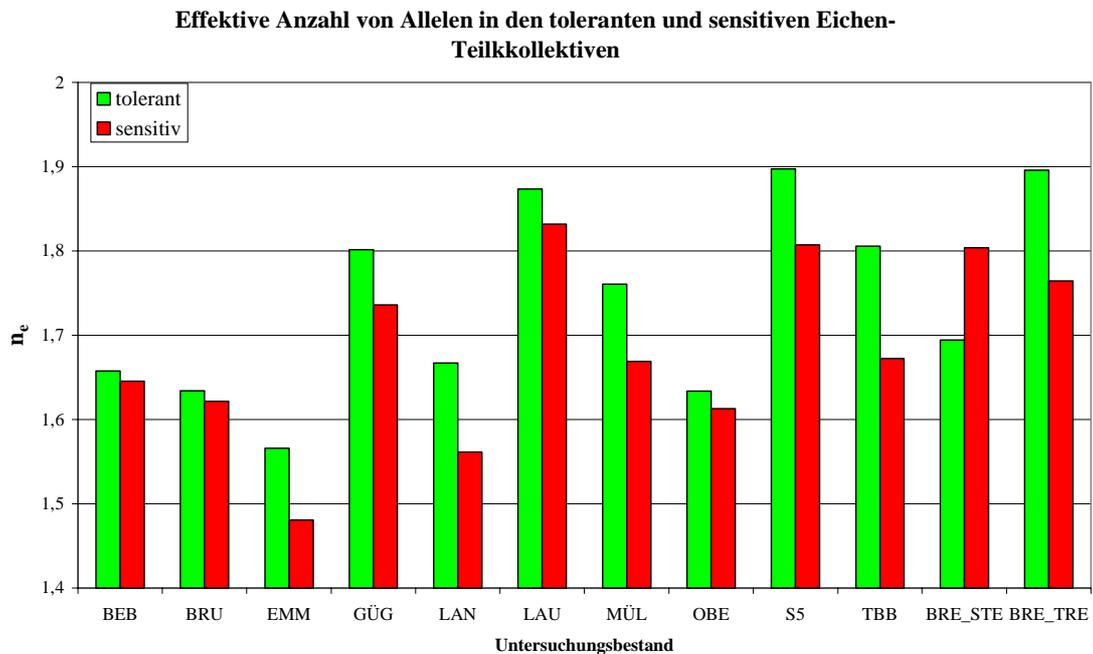


Abb. 31: Graphische Darstellung der effektiven Anzahl von Allelen in den „toleranten“ und „sensitiven“ Eichen-Teilkollektiven

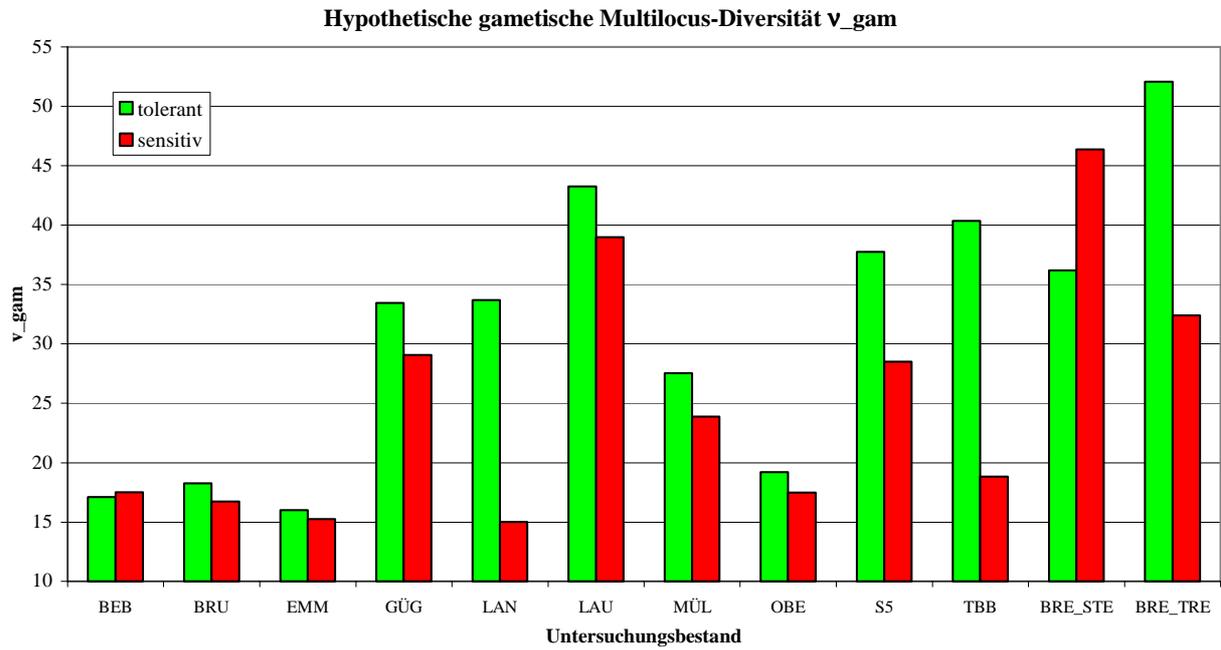


Abb. 32: Graphische Darstellung der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversität  $v_{gam}$  in den „toleranten“ und „sensitiven“ Eichen-Teilkollektiven

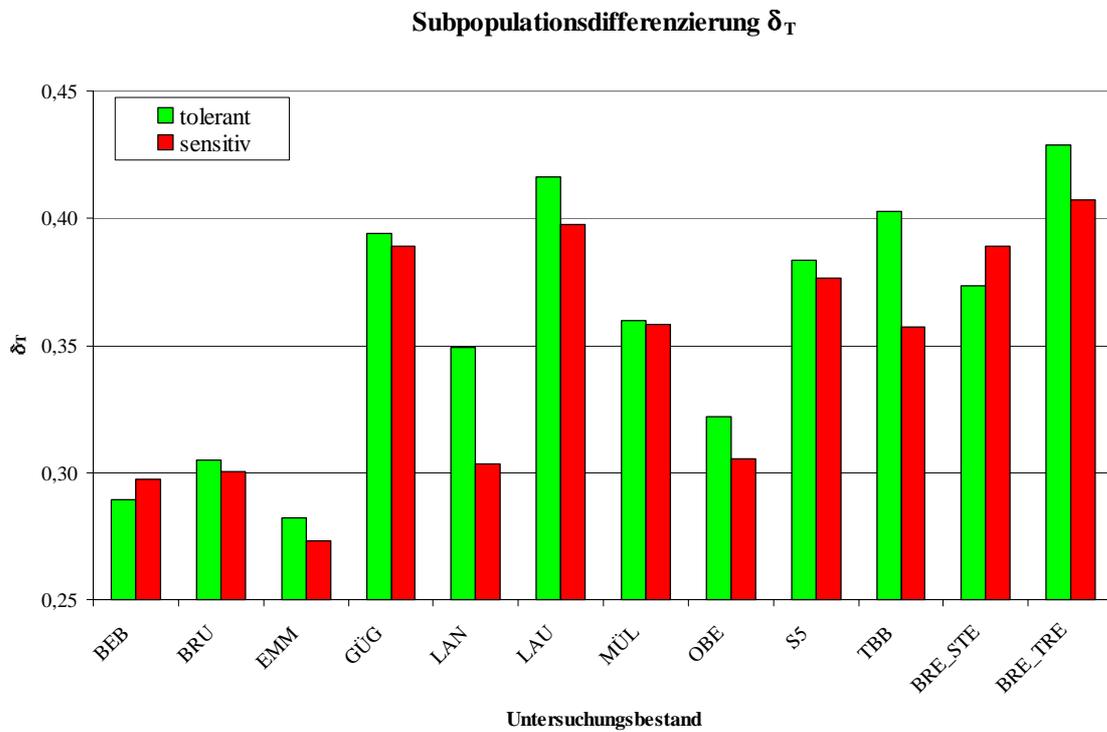


Abb. 33: Graphische Darstellung der Subpopulationsdifferenzierung  $\delta_T$  in den „toleranten“ und „sensitiven“ Eichen-Teilkollektiven

Die Mittelwerte der genetischen Diversität  $n_e$  der Teilkollektive wurden mit Hilfe des Wilcoxon-Test auf Signifikanz getestet. Danach sind die „toleranten“ Teilkollektive statistisch gesichert genetisch diverser als die „sensitiven“ Teilkollektive (Tab. 24; Abb. 37).

Tab. 24: Diversität der „sensitiven“ und „toleranten“ Eichen-Teilkollektive (Wilcoxon-Test)

Gültige N	Z	p-Niveau
13	2,411	0,016

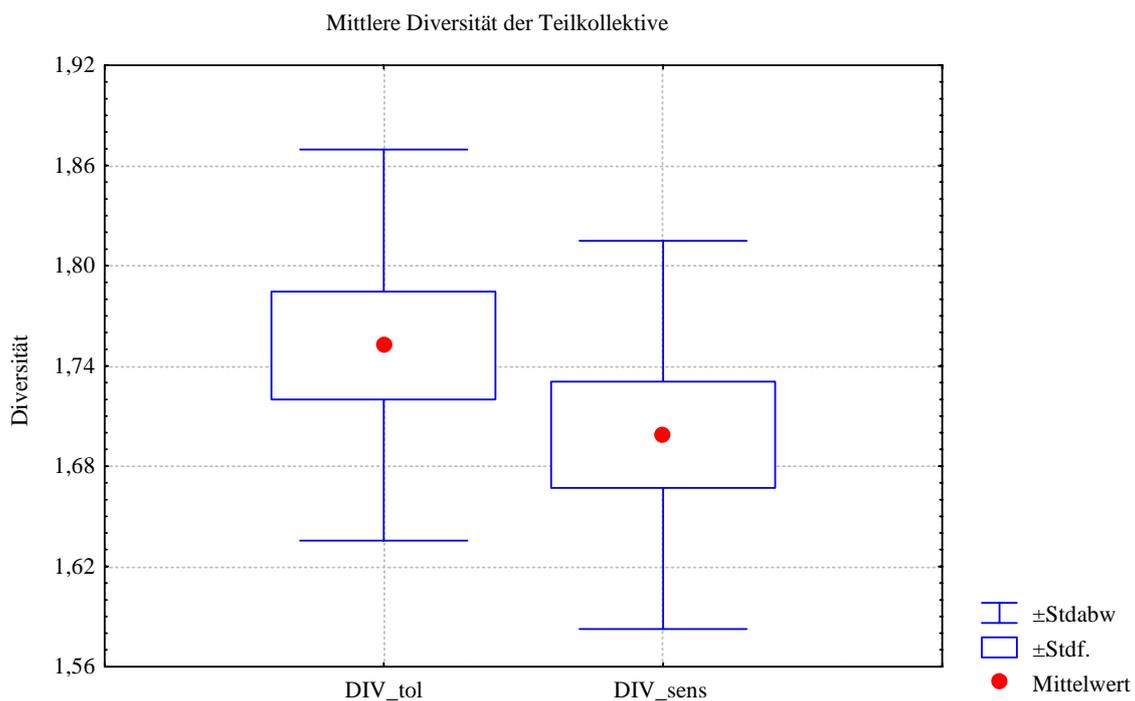


Abb. 32 : Mittlere Diversität mit Standardabweichung und Standardfehler der Eichen-Teilkollektive

### 3.7.4.3 Heterozygotie

Bei Betrachtung der aktuellen Heterozygotiegrade  $H_a$  ergeben sich zwischen den „toleranten“ und „sensitiven“ Teilkollektiven wohl an einzelnen Genorten (z.B. AAT-C, DIA-B, NADH-A, PGI-B) Unterschiede, die Mittelwerte unterscheiden sich jedoch nur wenig, auch unabhängig von der Art (Tab. 25; Abb. 35). Am auffallendsten sind noch die Verhältnisse im Bestand Tauberbischofsheim (TBB), dessen „tolerantes“ Kollektiv sich um 6,4 %-Punkte vom „sensitiven“ unterscheidet. Entsprechend verhalten sich auch die Werte des erwarteten Heterozygotiegrades  $H_e$  (Tab.26 und 27).

Beim Vergleich von  $H_a$  und  $H_e$  (Abb. 36) fallen keine Besonderheiten auf. Beobachtete Differenzen sowohl innerhalb der Bestände, als auch in den Teilkollektiven sind durchweg moderat.

Tab. 25: Aktuelle Heterozygotie  $H_a$  in den Eichen-Teilkollektiven

Genort	AAT_C	ADH-A	AP-B	DIA_B	IDH-B	LDH-A	NADH-A	PGI-B	MW
BEB_tol	0,087	-	0,642	0,187	0,345	0,100	0,319	0,173	<b>0,265</b>
BEB_sens	0,101	-	0,652	0,188	0,358	0,159	0,258	0,203	<b>0,274</b>
BRU_tol	0,077	0,391	0,551	0,147	0,429	0,167	0,256	0,199	<b>0,277</b>
BRU_sens	0,076	0,445	0,529	0,143	0,412	0,134	0,252	0,202	<b>0,274</b>
EMM_tol	0,061	0,264	0,517	0,110	0,446	0,259	0,290	0,110	<b>0,257</b>
EMM_sens	0,048	0,053	0,476	0,048	0,524	0,368	0,417	0,190	<b>0,266</b>
GUE_tol	0,157	0,610	0,493	0,328	0,164	0,414	0,507	0,246	<b>0,365</b>
GUE_sens	0,185	0,617	0,444	0,333	0,148	0,352	0,370	0,370	<b>0,352</b>
LAN_tol	0,000	0,143	0,357	0,214	0,429	0,214	0,429	0,357	<b>0,268</b>
LAN_sens	0,000	0,250	0,750	0,250	0,250	0,250	0,500	0,000	<b>0,281</b>
LAU_tol	0,116	0,432	0,524	0,272	0,197	0,512	0,544	0,361	<b>0,370</b>
LAU_sens	0,200	0,381	0,629	0,129	0,171	0,452	0,581	0,400	<b>0,368</b>
MUE_tol	0,054	0,581	0,514	0,087	0,168	0,811	0,443	0,362	<b>0,378</b>
MUE_sens	0,083	0,571	0,500	0,083	0,167	0,667	0,500	0,417	<b>0,374</b>
OBE_tol	0,060	0,397	0,574	0,140	0,390	0,213	0,301	0,221	<b>0,287</b>
OBE_sens	0,056	0,333	0,667	0,111	0,444	0,250	0,306	0,167	<b>0,292</b>
S5_tol	0,071	0,568	0,593	0,143	0,167	0,410	0,500	0,417	<b>0,359</b>
S5_sens	0,046	0,492	0,565	0,169	0,262	0,371	0,508	0,246	<b>0,332</b>
TBB_tol	0,143	0,448	0,556	0,271	0,188	0,621	0,504	0,376	<b>0,388</b>
TBB_sens	0,062	0,500	0,437	0,187	0,125	0,467	0,500	0,312	<b>0,324</b>
BRE_ST_tol	0,147	0,300	0,500	0,233	0,412	0,333	0,500	0,206	<b>0,329</b>
BRE_ST_sens	0,000	0,222	0,600	0,111	0,500	0,222	0,444	0,400	<b>0,312</b>
BRE_TR_tol	0,159	0,589	0,557	0,479	0,250	0,548	0,521	0,273	<b>0,422</b>
BRE_Tr_sens	0,105	0,563	0,579	0,250	0,368	0,625	0,688	0,263	<b>0,430</b>
<b>MW</b>	<b>0,087</b>	<b>0,416</b>	<b>0,550</b>	<b>0,192</b>	<b>0,305</b>	<b>0,372</b>	<b>0,435</b>	<b>0,270</b>	<b>0,327</b>

### Aktuelle Gesamtheterozygotie $H_A$

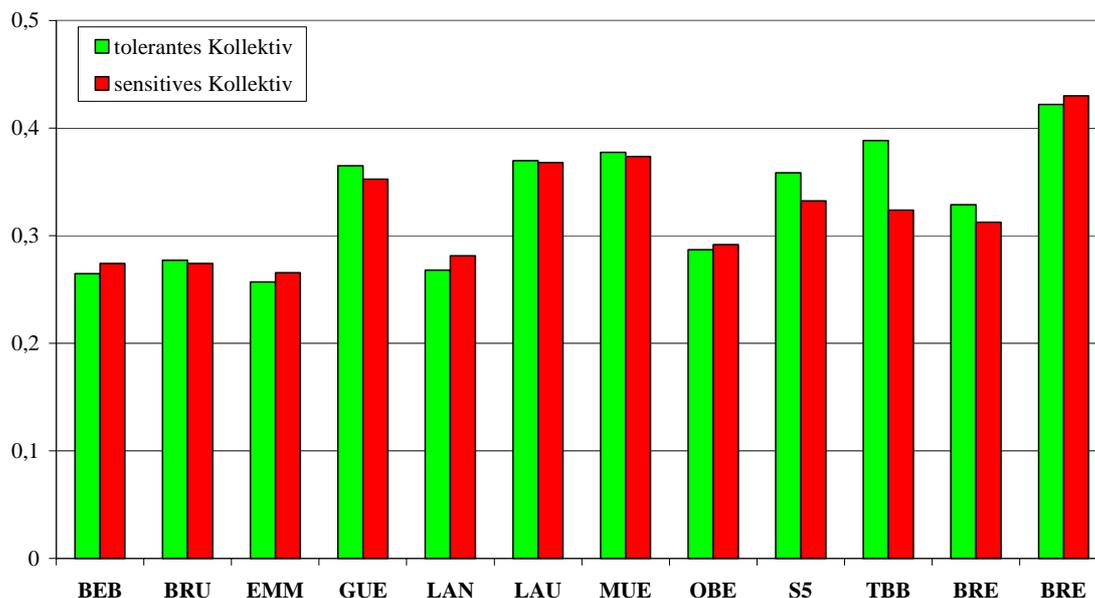


Abb. 35: Graphische Darstellung der aktuellen Heterozygotie  $H_A$  in den „toleranten“ und „sensitiven“ Eichen-Teilkollektiven

Tab. 26: Erwartete Heterozygotie  $H_e$  in den Eichen-Teilkollektiven

	AAT-C	DIA-B	IDH-B	PGI-B	AAP-B	NADH-A	LDH-A	ADH-A
BEB_tol	0,082	0,198	0,365	0,171	0,738	0,353	0,109	-
BEB_sens	0,097	0,176	0,370	0,184	0,726	0,350	0,162	-
BRU_tol	0,087	0,174	0,450	0,200	0,721	0,261	0,202	0,339
BRU_sens	0,074	0,165	0,454	0,194	0,713	0,269	0,162	0,365
EMM_tol	0,064	0,117	0,491	0,117	0,685	0,295	0,242	0,239
EMM_sens	0,047	0,134	0,482	0,175	0,603	0,329	0,300	0,051
GÜG_tol	0,158	0,369	0,167	0,266	0,662	0,481	0,475	0,563
GÜG_sens	0,169	0,395	0,137	0,378	0,616	0,443	0,404	0,543
LAU_tol	0,132	0,294	0,218	0,363	0,645	0,529	0,547	0,588
LAU_sens	0,180	0,123	0,184	0,420	0,689	0,527	0,490	0,515
MÜL_tol	0,053	0,084	0,190	0,336	0,607	0,445	0,643	0,511
MÜL_sens	0,080	0,080	0,226	0,354	0,410	0,518	0,653	0,408
OBE_tol	0,072	0,160	0,400	0,246	0,697	0,324	0,279	0,390
OBE_sens	0,055	0,131	0,425	0,231	0,709	0,259	0,269	0,331
S5_tol	0,069	0,227	0,156	0,398	0,759	0,453	0,452	0,539
S5_sens	0,045	0,160	0,235	0,337	0,688	0,518	0,429	0,580
TBB_tol	0,147	0,322	0,174	0,386	0,619	0,456	0,593	0,510
TBB_sens	0,060	0,174	0,116	0,271	0,621	0,375	0,551	0,531
BRE_STE_tol	0,140	0,215	0,482	0,238	0,609	0,430	0,535	0,292
BRE_STE_sens	0,000	0,106	0,495	0,475	0,700	0,345	0,536	0,291
BRE_TRE_tol	0,148	0,438	0,253	0,297	0,666	0,519	0,526	0,560
BRE_TRE_sens	0,102	0,354	0,317	0,240	0,560	0,498	0,537	0,557
<b>Mittelwert</b>	<b>0,094</b>	<b>0,209</b>	<b>0,309</b>	<b>0,285</b>	<b>0,656</b>	<b>0,408</b>	<b>0,413</b>	<b>0,435</b>

Tab. 27: Erwartete Gesamtheterozygotie  $H_e$  in den Eichen-Teilkollektiven

Bestand	BEB	BRU	EMM	GÜG	LAU	MÜL	OBE	S5	TBB	BRE_ST	BRE_TR
tolerant	0,288	0,304	0,281	0,393	0,414	0,359	0,321	0,382	0,401	0,368	0,426
sensitiv	0,295	0,300	0,265	0,386	0,391	0,341	0,301	0,374	0,338	0,369	0,396

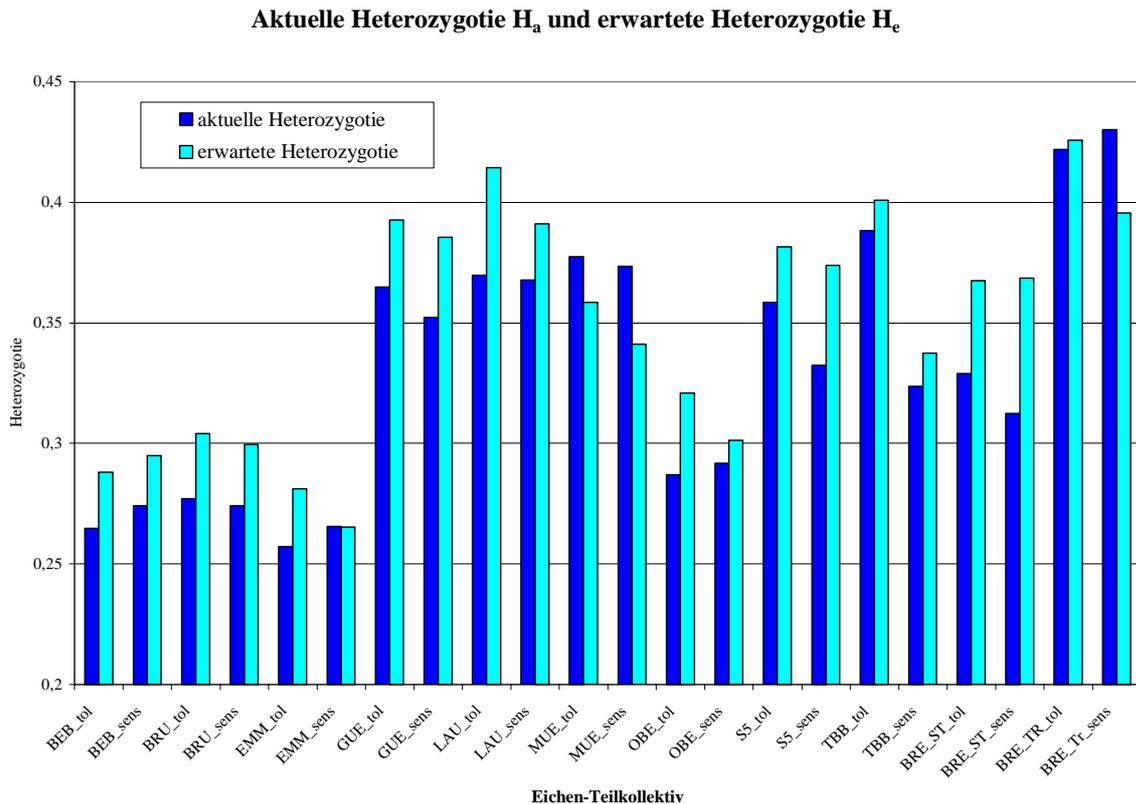


Abb. 36: Vergleichende Darstellung der aktuellen Heterozygotie  $H_a$  und der erwarteten Heterozygotie  $H_e$  in den Eichen-Teilkollektiven

### 3.7.4.4 Genetische Diversität und Nei's Koeffizient

Die Ergebnisse der Diversitätsanalyse nach Nei (1973) sind für die „toleranten“ und „sensitiven“ Eichen-Teilkollektiven in Tab. 28 dargestellt. Es ist erkennbar, daß nicht nur die Diversität zwischen den Beständen, sondern auch zwischen den Kollektiven gering ist. Im Mittel sind 9,4% der Diversität beim „toleranten“ und 11,7% der Diversität beim „sensitiven“ Kollektiv auf Unterschiede zwischen den Populationen zurückzuführen, wohingegen rund 90% der Diversität auf Unterschieden innerhalb der Kollektive beruhen.

Tab. 28: Genetische Diversität und NEI's Koeffizient  $G_{ST}$  in den Eichen-Teilkollektiven

	$H_T$		$H_S$		$D_{ST}$		$G_{ST}\%$	
	tolerant	sensitiv	tolerant	sensitiv	tolerant	sensitiv	tolerant	sensitiv
AAT-C	0,106	0,084	0,105	0,083	0,001	0,002	1,106	2,190
DIA-B	0,252	0,193	0,236	0,182	0,016	0,011	6,402	5,906
IDH-B	0,338	0,375	0,304	0,313	0,034	0,063	10,107	16,662
PGI-B	0,283	0,308	0,274	0,296	0,008	0,012	2,961	3,945
AAP-B	0,694	0,676	0,673	0,639	0,021	0,037	3,002	5,401
NADH-A	0,516	0,509	0,413	0,403	0,103	0,106	19,897	20,891
LDH-A	0,467	0,465	0,418	0,408	0,049	0,056	10,428	12,111
ADH-A	0,641	0,643	0,503	0,470	0,138	0,173	21,563	26,848
Mittelwert	<b>0,412</b>	<b>0,407</b>	<b>0,366</b>	<b>0,349</b>	<b>0,046</b>	<b>0,057</b>	<b>9,433</b>	<b>11,744</b>

### 3.7.5 Genetische Variation zwischen den „sensitiven“ und „toleranten“ Eichen-Teilkollektiven

#### 3.7.5.1 Genetische Differenzierung

Für die von Stiel- bzw. von Traubeneichen dominierten Bestände wurden jeweils getrennte Differenzierungen berechnet. Dabei wurde jedoch nach „toleranten“ und „sensitiven“ Teilkollektiven unterschieden. Die Ergebnisse sind in den Abb. 37 und 38 dargestellt.

Erneut fällt bei den Stieleichen (Abb. 37) der vermutlich aus unterschiedlichen Herkünften zusammengesetzte Teilbestand Breisach (BRE\_STE) mit vergleichsweise hohen  $D_j$ -Werten auf. Bei den Traubeneichen ist es der nachweislich mit Fremdherkünften angereicherte Bestand Müllheim (MÜL), wobei nur das „sensitive“ Kollektiv aus dem Rahmen fällt (Abb. 38)

### Genetische Differenzierung $D_j$ des Stieleichen-Kollektives

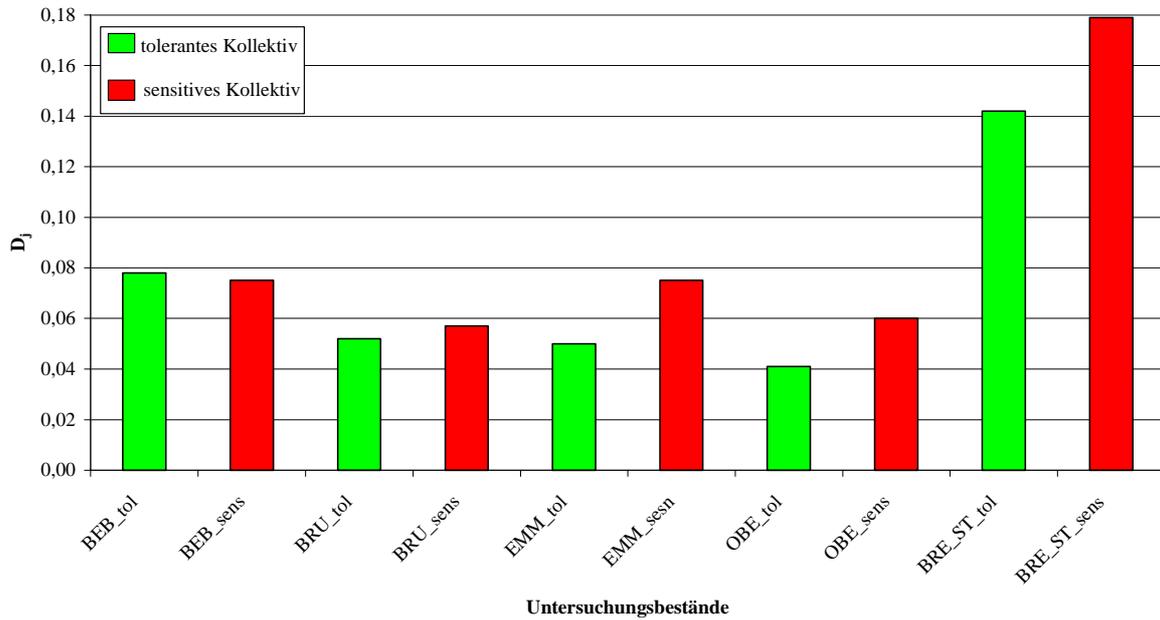


Abb. 37: Graphische Darstellung der genetischen Differenzierung  $D_j$  in den „sensitiven“ und „toleranten“ Kollektiven der Stieleichen-Bestände

### Genetische Differenzierung $D_j$ des Traubeneichen-Kollektives

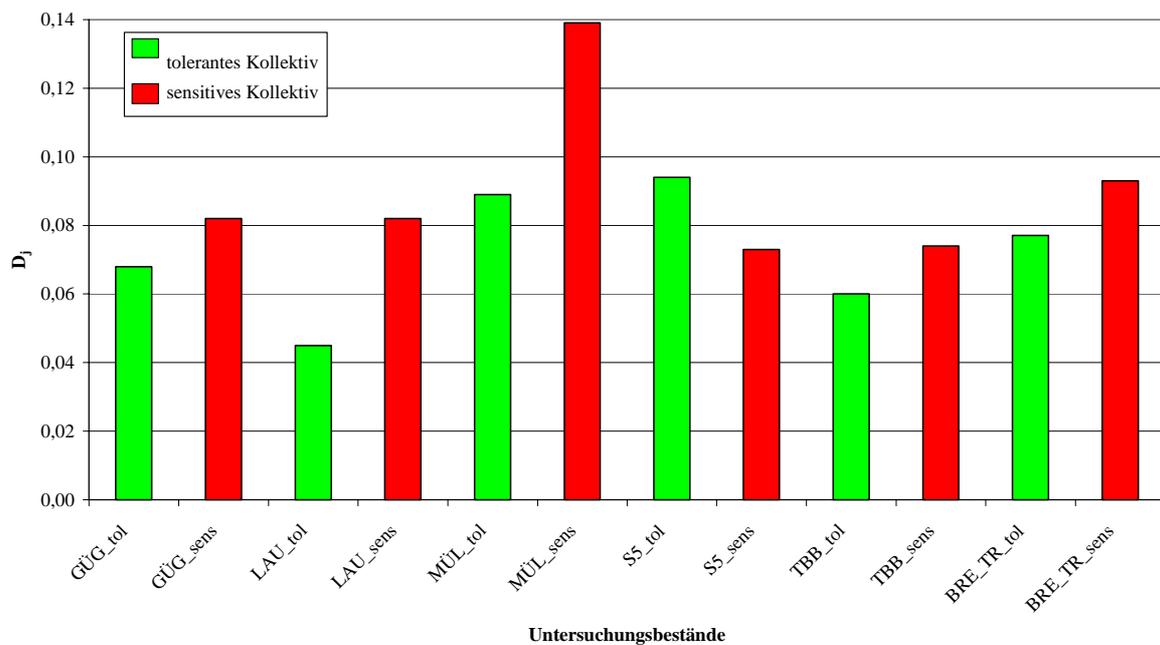


Abb. 38: Graphische Darstellung der genetischen Differenzierung  $D_j$  in den „sensitiven“ und „toleranten“ Kollektiven der Traubeneichen-Bestände

### 3.7.5.2 Clusteranalyse basierend auf dem genetischen Gesamtabstand

Führt man schließlich eine weitere Clusteranalyse, jetzt basierend auf den genetischen Abständen  $d_0$  der verschiedenen „toleranten“ und „sensitiven“ Teilkollektive durch, so ist zunächst erkennbar (Abb. 39), daß „tolerante“ und „sensitive“ Kollektive überwiegend innerhalb der Bestände clustern, allerdings auf z.T. sehr unterschiedlichem Niveau (z.B. Bebenhausen oder Müllheim). D.h. also, daß sie einander genetisch unterschiedlich nahe stehen. Auffallend ist, daß einzelne Kollektive erst auf sehr viel höherem Niveau mit dem Pendant aus dem gleichen Bestand clustern als mit geographisch weiter entfernten Eichen-Kollektiven. Es sind dies die Bestände Emmendingen, Tauberbischofsheim und Lauda-Königshofen, wobei sich die Bestände Emmendingen und Tauberbischofsheim bereits durch die starken Unterschiede der mittleren Allelzahl pro Genlocus zwischen „tolerantem“ und „sensitivem“ Kollektiv unterscheiden.

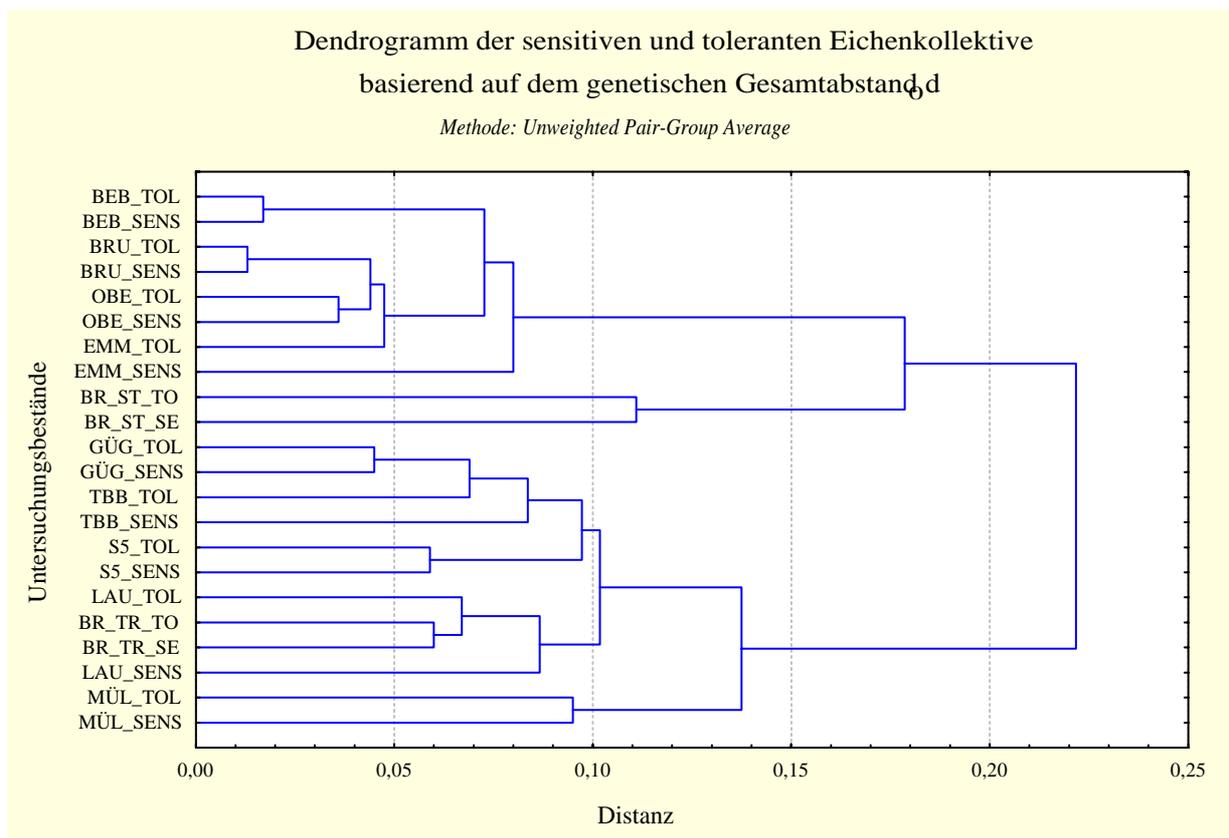


Abb. 39: Dendrogramm der untersuchten Eichenteilkollektive basierend auf dem genetischen Gesamtabstand  $d_0$

## **4 Diskussion**

### **4.1 Eichensterben**

Über Absterberscheinungen an Eichen, teilweise als „Eichensterben“ bezeichnet, wird nicht erst seit den 1980er Jahren berichtet. Europaweit traten in der Vergangenheit immer wieder Eichenerkrankungen auf (u.a. HARTMANN et al., 1989; HAGER, 1993a; VARGA, 1993). In Norddeutschland ist bereits für das 18. Jahrhundert ein „Eichen-Sterben“ belegt (BLANK & HARTMANN, 1993). Für Frankreich liegen Beobachtungen aus dem 19. Jahrhundert vor (LANDMANN et al., 1993) und für das 20. Jahrhundert lassen sich in Europa mehrere Erkrankungswellen mit regionaler Bedeutung belegen (u.a. BLANK & HARTMANN, 1993; VARGA, 1993; DONITA et al., 1993). Leider fehlt bislang eine lückenlose historische Aufarbeitung der vorhandenen Literatur zu den Eichenerkrankungen. Soweit aber erkennbar, traten in der Vergangenheit niemals zu gleicher Zeit auf so großer Fläche wie heute vergleichbare Schäden auf.

Über die Ursachen der Eichen-Erkrankungen bzw. des „Eichensterbens“ gehen die Meinungen und Erkenntnisse z.T. weit auseinander (u.a. KRAPPENBAUER, 1987; BALDER, 1992; HAGER, 1993b; WULF, 1996; LÖBF 1998). I.d.R. wird jedoch von einem komplexen Schädigungsmechanismus ausgegangen. Als Hauptursachen werden zeitlich wechselnde Kombinationen biotischer und abiotischer Faktoren wie das Auftreten von biotischen Schaderregern (v.a. von Insekten und Pilzen), Nährstoffmangel, hydrologische Standortveränderungen, Witterungsstreß, waldbauliche Maßnahmen und Immissionsbelastungen genannt (z.B. RÖSEL & REUTHER, 1995). SCHLAG (1994) sieht die Waldschäden in den europäischen Eichenbeständen dagegen nicht als „Komplexkrankheit“, sondern eher als einen Komplex verschiedener Krankheiten an. Nach seiner Auffassung spielen anthropogene Umweltbelastungen nur eine untergeordnete Rolle (SCHLAG, 1994).

Bei der bisherigen Betrachtung neuartiger Waldschäden an Eichenarten fanden genetische Aspekte in der Regel nur wenig Beachtung. Insbesondere die genetische Konstitution einzelner Populationen kann aber Einfluß auf deren Gesundheitszustand haben und damit zu einer Prädisposition hinsichtlich der Wirkung von biotischen und abiotischen Schadfaktoren, insbesondere von Immissionseinwirkungen führen.

### **4.2 Bestandesgeschichte**

Aufgrund wald- bzw. forstgeschichtlicher Erkenntnisse muß man davon ausgehen, daß im Verlauf von Jahrhunderten durch Verbringung von Saat- und Pflanzgut über große Entfernungen hinweg genetisch und damit standörtlich nicht angepaßte Eichen-Herkünfte zum Anbau gelangt sind. Ein Hinweis auf die frühere, überörtliche Bedeutung der Eichelmast findet sich z.B. bei BRANDL (1970). Danach war die Eichelmast im Freiburger Mooswald weithin be-

kannt und berühmt. Belegt sind u. a. Anfragen der Stadt Kenzingen (ca. 30 km nördlich von Freiburg gelegen) von 1588 und der Stadt Rheinfelden (ca. 70 km südlich gelegen) von 1593, ihre Schweineherden in die Freiburger Wälder eintreiben zu dürfen (BRANDL, 1970). Geht man davon aus, daß die Schweinehirten nach Beendigung des Masteintriebs Eicheln als Futtermittel an ihre Heimatstandorte mitnahmen (wovon einige möglicherweise auch im heimatischen Wald landeten), so läßt sich daraus leicht ein sehr früher weiträumiger Samentransport ableiten, der (mit) zu Herkunftsvermischungen beigetragen haben mag. Auch die Ergebnisse der bestandesgeschichtlichen Nachforschungen im Rahmen der vorliegenden Untersuchung bringen deutlich zum Ausdruck, daß der Herkunftsfrage bzw. der Standortangepaßtheit von Vermehrungsgut bei der Begründung von Eichenwäldern vor 150 Jahren in Südwestdeutschland zumindest keine große Bedeutung beigemessen wurde. Andernfalls wäre es im Stadtwald Müllheim mit Sicherheit nicht zur Verwendung von Eicheln aus Bruchsal gekommen.

Auf den sorglosen Vertrieb von Eichen-Vermehrungsgut (gemeint sind Samen und Pflanzen) dürfte auch ein nicht zu vernachlässigender Anteil der heutigen Durchmischung von *Quercus robur* und *Quercus petraea* innerhalb von Beständen zurückzuführen sein. Trotz unterschiedlicher Areal differenzierung aufgrund spezifischer Standortansprüche sind Stiel- und Traubeneichen nämlich in vielen Beständen gemeinsam anzutreffen (MAYER, 1984; ACHSTETTER, 1984). Allerdings können hierfür auch natürliche Ursachen infrage kommen, wie z.B. ein häufig anzutreffendes Mosaik von Kleinststandorten innerhalb von Beständen, wobei die Traubeneiche dann eher die trockeneren Partien besiedelt und die Stieleiche in wechselfeuchten, frischeren Bereichen anzutreffen ist (vgl. ACHSTETTER, 1984).

### 4.3 Artunterschiede

Eine sichere Unterscheidung der in Mitteleuropa heimischen Eichenarten bereitet häufig insofern Probleme, als daß Zwischenformen als Extreme der Variation innerhalb der Arten oder als Hybridformen gedeutet werden können (AAS, 1988). VULICEVIC & ROTHE (1995) gehen davon aus, daß sich unter phänotypisch reinen Stiel- und Traubeneichen genotypische Arthybride verbergen können. Sie mutmaßen, daß es sich um eine Art mit zwei Ökotypen handeln könnte. KLEINSCHMIT et al. (1995) gehen in dieser Frage einen Schritt weiter. Aufgrund der Hybridisierbarkeit von *Quercus robur* und *Quercus petraea* sowie aufgrund des Fehlens gegensätzlicher Ausprägung von Merkmalen zwischen den beiden „Eichen-Typen“ halten sie es für angebracht, beide Eichen tatsächlich nur als eine einzige biologische Art, nämlich *Quercus robur*, anzusprechen. Innerhalb der Art unterscheiden sie dann zwei Unterarten (im Sinne von Ökotypen), für die sie als Bezeichnung *Q. robur ssp. robur* (Ökotyp „Stieleiche“) und *Q. robur ssp. petraea* (Ökotyp „Traubeneiche“) vorschlagen. Die Autoren verstehen dabei unter Ökotypen an verschiedene ökologische Bedingungen angepaßte Populationen, deren morphologische Ausprägungen genetisch bedingt sind, aber nicht disjunkt sein müssen. Da Ökotypen

oder Unterarten interfertil sind, können die Grenzen zwischen den Ökotypen je nach Standort und Ausmaß an Hybridisierung unterschiedlich deutlich ausfallen (KLEINSCHMIT et al., 1995).

AAS et al. (1997) widersprechen dieser Auffassung. Sie halten an der Trennung der beiden Arten fest und führen an, daß Stiel- und Traubeneiche aufgrund ihrer ökologischen Ansprüche, insbesondere aber aufgrund unterschiedlicher Blattbehaarung gut zu unterscheiden sind. Das von KLEINSCHMIT et al. (1995) angewandte „biologische Artkonzept“, wonach nur solche Gruppen von Populationen zu einer Art gehören, die untereinander fortpflanzungsfähig und reproduktiv von anderen derartigen Gruppen isoliert sind, sei nicht zutreffend. Als Beweis führen sie u.a. an, daß verschiedene gut unterscheid- und abgrenzbare Arten der Gattung *Sorbus*, fertile Hybriden hervorbringen können und zweifelsohne nicht zu einer einzigen Art zusammengefaßt werden.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden in fast allen Untersuchungsbeständen sowohl Stiel-, als auch Traubeneichen und darüberhinaus auch Hybridformen nebeneinander vorgefunden. Die Art ihrer Verteilung auf den Flächen läßt den waldbaulichen Einfluß der Forstleute, also anthropogene Einwirkungen erkennen. Insofern sind in jedem Fall Zweifel an der Autochthonie der Untersuchungsbestände angebracht. Die Artunterscheidung basierte im wesentlichen auf einer Kombination verschiedener morphologischer Merkmale, wie sie von AAS (1988) beschrieben werden. Erst nach der morphologischen Differenzierung wurden die Artkollektive genetisch analysiert.

So wurden beim Vergleich der relativen Allelhäufigkeiten zwischen den Kollektiven „Stieleiche“ und „Traubeneiche“ deutliche Unterschiede an einzelnen Genorten ermittelt werden. Ausschließlich in den Traubeneichen-Beständen wurden dabei die Allele AAT-C1, ADH-A7, ADH-A8 und AP-B7 beobachtet, jedoch nicht in allen Individuen. Deutliche Häufigkeitsunterschiede ergaben sich ferner bei den Allelen IDH-B2, IDH-B3, PGI-B5, AP-B4 und ADH-A6. Die größten artspezifischen Differenzen wurden am Genort NADH-A ermittelt. Leider steht die Klärung der genetischen Kontrolle für dieses System noch aus. Insofern konnten nur Phänotypenmuster interpretiert werden. Unter der Voraussetzung der genetischen Kontrolle können die Allele NADH-A2 und NADH-A3 jedoch auf Populationsebene zur Artunterscheidung herangezogen werden. Eine Artidentifizierung mit Hilfe bestimmter artspezifischer Allele auf der Ebene des Einzelindividuums ist jedoch weiterhin nicht möglich.

Bereits Ende der 1980er Jahre konnte SCHROEDER (1989) in drei Süddeutschen Eichenbeständen signifikante Unterschiede auf Populationsebene mit Hilfe des Enzymsystems IDH nachweisen. Ein Nachweis artspezifischer Muster gelang ihr jedoch nicht. Auch LÖCHELT (1994) konnte bei Anwendung von Isoenzymanalysen auf der Ebene des Einzelindividuums keine Artunterscheidung anhand des Auftretens oder des Fehlens bestimmter Allele vornehmen. Wohl aber konnte sie quantitative Unterschiede in der Allelbesetzung feststellen, die eine Artunterscheidung auf Populationsebene erlauben. Über Allelhäufigkeitsunterschiede zwi-

schen Stiel- und Traubeneiche berichten ferner HERTEL und ZASPEL (1998). Sie analysierten Eichen in Nordrhein-Westfalen (NRW) und beobachteten dabei insbesondere an den Genorten PGM-A, ACP-C, IDH-B und PGI-B deutliche Unterschiede zwischen den Arten, die wesentlich größer waren, als Unterschiede zwischen Regionen, speziell zwischen NRW und Brandenburg

In der vorliegenden Untersuchung konnten wie o.a. keine artspezifischen Allele, aber auch keine eindeutigen morphologischen Einzelmerkmale festgestellt werden, die eine Artunterscheidung auf der Individualebene erlauben würden. In Verbindung mit der Beobachtung von Hybridformen können diese Befunde als Hinweise auf das Vorliegen nur einer einzigen Art im Sinne von KLEINSCHMIT et al. (1995) gewertet werden. Die Unterschiede in den Allelhäufigkeiten zwischen verschiedenen Kollektiven sprechen für das Vorliegen von Unterarten bzw. die Ausprägung von Ökotypen.

Geht man davon aus, daß langlebige Waldbäume ein hohes Maß an Anpassungspotential benötigen, um als Population unter veränderten Umweltbedingungen weiterexistieren zu können, so stellt sich die Frage nach der genetischen Vielfalt und Diversität der untersuchten Eichenbestände. Betrachtet man die Anzahl Allele pro Genort ( $A/L$ ) als Maß der genetischen Vielfalt so fällt auf, daß die Mittelwerte für Stiel- und Traubeneiche mit 3,79 und 3,94 nur wenig differieren. Sie liegen jedoch deutlich höher als die von HERZOG & MÜLLER-STARCK (1993) mitgeteilten Werte von 3,2 (*Q. robur*) bzw. 3,1 (*Q. petraea*). Sie unterscheiden sich auch deutlich von den Werten, die LÖCHELT (1994) mit 2,0 Allelen pro Locus für Stieleiche und 2,3 für Traubeneiche ermittelte. Hier wird erneut sichtbar, daß vergleichbare Werte nur erzielt werden können, wenn von verschiedenen Autoren auch die gleichen Enzymsysteme analysiert werden.

Die mittlere genetische Diversität  $v (= n_e)$  der Stieleichen war mit 1,66 deutlich niedriger als die Diversität der Traubeneichen mit 1,85. Der Unterschied ist statistisch hochsignifikant. Auch LÖCHELT (1994) beschreibt, daß die von ihr untersuchten Traubeneichen-Bestände ( $v=1,36$ ) im Mittel diverser waren als die Stieleichen-Bestände ( $v=1,26$ ). Ihre Werte liegen jedoch auf einem ähnlich niedrigeren Niveau wie die Daten von HERZOG & MÜLLER-STARCK (1993) sowie von KREMER et al. (1991), die für Traubeneichen Werte zwischen 1,26 und 1,47 und für Stieleichen Werte zwischen 1,31 und 1,47 ermittelten und damit keine deutlichen „Art“-Unterschiede erhielten. HERZOG & MÜLLER-STARCK (1993) beurteilen die von ihnen ermittelten Werte für genetische Vielfalt und genetische Diversität verglichen mit anderen Baumarten als hoch. Insofern liegen für die von uns untersuchten Eichen-Populationen in Baden-Württemberg günstige Voraussetzungen hinsichtlich des genetischen Anpassungspotentials vor.

Die deutlichen Unterschiede zwischen den Stiel- und Traubeneichkollektiven spiegeln sich auch in den berechneten Mittelwerten der hypothetischen gametischen Multilocus-Diversität

$v_{gam}$  (Stieleichen: 26,29; Traubeneichen: 40,47) sowie der Populationsdifferenzierung ( $\delta_T$ ) wider Stieleiche 0,36; Traubeneiche: 0,39). Die Traubeneichenkollektive präsentieren sich damit genetisch vielfältiger und diverser als die Stieleichenkollektive.

Die beobachtete (=aktuelle) Gesamtheterozygotie  $H_a$ , berechnet als arithmetisches Mittel der durchschnittlichen Heterozygotien, variierte nur wenig zwischen den einzelnen Beständen. Die beobachteten Heterozygotieanteile hängen wie o.a. überwiegend von der Art des Polymorphismus an den einzelnen Genorten ab. Genorte mit Minorpolymorphismus wiesen eine sehr viel geringere durchschnittliche Heterozygotie als Genorte mit majorpolymorpher Variation auf. Insgesamt zeichneten sich die untersuchten Traubeneichen-Bestände mit 38,3 % durch einen höheren Heterozygotiegrad als die Stieleichen-Bestände mit 30,1 % aus. Die Heterozygotiegrade sind damit höher als bei *Fagus sylvatica* (SANDER, 1998) und bei Nadelbäumen (MÜLLER-STARCK, 1991). Bei Betrachtung der mittleren unter Hardy-Weinberg-Gleichgewicht erwarteten Gesamtheterozygotie  $H_e$  ergibt sich auch hier für die Traubeneichen mit 40,0 % ein höherer Wert als für die Stieleichen mit 33,2 %.

HERZOG & MÜLLER-STARCK (1993) teilen für *Quercus robur*  $H_a$ -Werte von 21,3% und 25,3% sowie für *Quercus petraea* von 21,9% bzw. 22,9% mit. Sie liegen damit deutlich unter den von uns ermittelten Werten. Die Autoren weisen jedoch darauf hin, daß ihre Werte im Rahmen der auch für andere Laubbaumarten ermittelten Heterozygotiegrade liegen.

Vergleicht man aktuelle und erwartete Heterozygotiegrade in den einzelnen Eichenkollektiven, so fällt auf, daß mit Ausnahme der Traubeneichen-Kollektive Breisach und Müllheim die erwartete Heterozygotie stets höher ist als die beobachtete Heterozygotie. Man kann davon ausgehen, daß in diesen Kollektiven ein Homozygotenüberschuss vorherrscht. Ein solcher Homozygotenüberschuss wurde auch schon von LÖCHELT & FRANKE (1993) beobachtet und ist auf Selektionsvorgänge im Sinne einer Standortanpassung oder auf Selbstung zurückzuführen.

Im Zusammenhang mit der Erhaltung genetischer Ressourcen wird häufig empfohlen, Bestände mit hohem Heterozygotieanteil zu bevorzugen. Die Empfehlung beruht u.a. auf einer Hypothese LERNER's (1954), die besagt, daß heterozygote Individuen über ein größeres genetisches Potential verfügen und daher besser zur Adaptation an variierende Umweltbedingungen befähigt sind als homozygote. In einigen Untersuchungen in Verbindung mit dem Einwirken von Umweltstreß konnte denn auch tatsächlich gezeigt werden, daß Individuen mit hoher Heterozygotie flexibler auf Umweltveränderungen zu reagieren vermögen und dadurch eine höhere Fitneß besitzen (GREGORIUS, 1989; ZIEHE et al., 1990; MÜLLER-STARCK, 1993). Angesichts der Tatsache, daß gerade die beiden Traubeneichen-Kollektive in Breisach und Müllheim fremde Herkünfte enthalten und hier kurz vor Beginn der Untersuchungen Sanitärhiebe geführt wurden, sollten ihre Heterozygotiegrade nicht überbewertet und nicht der voreilige

Schluß, es handele sich um besonders wertvolles, anpassungsfähiges Material, gezogen werden.

Mit Hilfe der Diversitätsanalyse nach NEI (1973) wurde der Anteil der genetischen Gesamtdiversität innerhalb und zwischen den Populationen ermittelt. Die Gesamtdiversität ( $H_T$ ) setzt sich im vorliegenden Fall fast ausschließlich aus der Diversität innerhalb der analysierten Populationen ( $H_S$ ) zusammen. Durchschnittlich wurde für  $H_S$  ein Wert von 0,367 ermittelt. Daraus ergibt sich eine äußerst geringe Diversität zwischen den Beständen  $D_{ST}$ , die im Mittel nur 0,041 betrug. Der anschließend berechnete NEI'S Koeffizient der genetischen Differenzierung  $G_{ST}$  veranschaulicht, daß sich im Mittel 91,4 % der genetischen Diversität innerhalb der Bestände und lediglich 8,6 % zwischen den untersuchten Eichenpopulationen befindet. Da diese Werte für alle Stiel- und Traubeneichen-Kollektive gemeinsam berechnet wurden, können sie als weiteres Argument für das Vorliegen nur einer einzigen *Quercus*-Art herangezogen werden.

Für die Stiel- bzw. Traubeneichenpopulationen wurden jeweils eigenständige Differenzierungen durchgeführt. Die mittlere Genpooldifferenzierung für die Stieleichen-Kollektive betrug 8 %, wobei der Bestand Oberkirch mit 5,1 % den Genpool der Stieleichen-Bestände am besten repräsentiert. Der Bestand Breisach (Stieleichen-Kollektiv) weist die größten Unterschiede zum Genpool auf. Eine Erklärung hierfür könnte sein, daß der Bestand sich aus verschiedenen Parzellen zusammensetzt, die früher verschiedenen Eigentümern gehörten. Nicht zuletzt angesichts der auffälligen Mischung von Stiel- und Traubeneichen in diesem Bestand ist zu vermuten, daß die Begründung mit Vermehrungsgut unterschiedlichster Herkunft erfolgte.

Innerhalb des Kollektivs der Traubeneichen-Bestände betrug die mittlere Genpooldifferenzierung ebenfalls nur 8,2 %, wobei die geringste Differenzierung der Bestand Tauberbischofsheim mit einem Wert von 5,9 % aufwies. D.h., er repräsentiert den Genpool Traubeneiche am besten. Der mit Fremdherkünften angereicherte Bestand Müllheim zeigte dagegen mit einer Genpooldifferenzierung von 9,7 % die größten Unterschiede zum Genpool.

Der größte genetische Gesamtabstand  $d_{0-ges}$  zwischen den 12 Eichen-Kollektiven wurde mit 27,4 % zwischen dem Stieleichen-Bestand Bruchsal und dem Traubeneichen-Bestand Müllheim ermittelt. Die geringsten genetischen Unterschiede wiesen dagegen die beiden geographisch „benachbarten“ Stieleichen-Bestände Bruchsal und Oberkirch aus dem Rheintal mit einem Gesamtabstand von 4,1 % auf .

Die in der vorliegenden Arbeit ermittelten minimalen und maximalen Abstandswerte sind vergleichbar mit den von LÖCHELT & FRANKE (1993) beobachteten Gesamtabstandswerten ( $d_{0-min} = 6,7$  % und  $d_{0-max} = 25,1$  %) in Eichenbeständen Baden-Württembergs. Die Gesamtabstände zwischen den Beständen, insbesondere zwischen den Stiel – und Traubeneichenkollektiven sind viel höher als bei vergleichbaren Untersuchungen an der Rotbuche (*Fagus sylvatica*

L.). In einer Untersuchung von 19 hessischen Buchenpopulationen wurde ein maximaler genetischer Gesamtabstand von 9,13 % ermittelt (SANDER, 1998).

Betrachtet man die genetischen Abstände an den einzelnen Enzymgenloci, so fällt ihre Heterogenität auf. Die kleinsten, aber auch die größten genetischen Abstände sind am Enzymgenort NADH-A zu beobachten. Erneut weisen zwei „benachbarte“ Stieleichen-Bestände, jetzt Emmendingen und Oberkirch (Rheintal) mit 0,4 % den geringsten genetischen Abstand auf, was auf ein enges verwandtschaftliches Verhältnis hindeutet. Ein extrem hoher genetischer Abstandswert von 53,5 % wurde dagegen zwischen dem Stieleichen-Bestand Bruchsal und dem Traubeneichen-Bestand S5-Güglingen ermittelt. Er spiegelt die großen Häufigkeitsunterschiede in den relativen Allelhäufigkeiten am Enzymgenort NADH-A zwischen Stiel- und Traubeneichen-Beständen wieder. Das Enzymsystem NADH-A scheint - unter dem Vorbehalt der genetischen Kontrolle - daher aufgrund seiner artspezifischen Allelverteilung sehr gut für eine Differenzierung von Stiel- und Traubeneichenkollektiven geeignet zu sein.

Die Ergebnisse der Clusteranalyse führen schließlich sehr eindrucksvoll vor Augen, welche engeren oder weiteren Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Eichen-Beständen existieren. Während alle Stieleichen- und alle Traubeneichen-Kollektive untereinander jeweils auf vergleichsweise niedrigem Niveau clustern, bilden Stiel- und Traubeneichen insgesamt erst auf hohem Niveau eine Gruppe. Diese Befunde sprechen eher für eine Ausscheidung von zwei Eichen-Arten, als dagegen.

#### **4.4 „Tolerante“ und „sensitive“ Teilkollektive**

Um die genetischen Strukturen unterschiedlich geschädigter (Teil-) Populationen vergleichen zu können, wurden innerhalb der Untersuchungsbestände alle Probebäume in zwei aufeinander folgenden Wintern (1996/1997 und 1997/1998) von der Abteilung Waldschutz der FVA Baden-Württemberg hinsichtlich ihrer Kronenstruktur und ihres Feinreisigverlustes bonitiert und zu „sensitiven“ (geschädigten) bzw. „toleranten“ (nicht geschädigten) Teilkollektiven zusammengefaßt. Der mechanische Verlust von Kronenbiomasse durch absterbende und „ab-springende“ Zweige sowie die vermehrte Bildung von Kurztrieben sind Anzeichen einer herabgesetzten Vitalität des Einzelbaumes. Beide Erscheinungen bewirken eine Veränderung der Verzweigungsstruktur des Baumes und wirken sich auf die Menge des Feinreisigs in der Krone aus.

In allen Untersuchungsbeständen überwiegen im Stichprobenmaterial die ungeschädigten Individuen (74,8 %). Es entsteht somit der Eindruck, das Problem absterbender Eichen sei in Südwestdeutschland nicht so gravierend wie bislang angenommen. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß alle Bestände unterschiedlicher waldbaulicher Behandlung unterliegen und damit keine unmittelbare Vergleichbarkeit gegeben ist. Kurz vor der Bonitierung durchgeführ-

te Durchforstungen (Sanitärhiebe) können den Anteil geschädigter Bäume senken, obwohl die Belastungssituation des Bestandes erheblicher sein kann als in einem nicht durchforsteten Bestand mit „höheren“ Anteilen geschädigter Bäume.

Außerdem ist das eingesetzte Boniturverfahren kritisch zu hinterfragen. Eine Schadklassenausscheidung allein anhand des Feinreisigzustandes erscheint nicht ausreichend. Andererseits ist es sicher richtig, das Merkmal Blattverlust bei Eichen-Schadbonituren im Zusammenhang mit Immissionsbelastungen nicht oder nur bedingt zu verwenden. Der Belaubungszustand von Eichen kann von Jahr zu Jahr schwanken, da er ganz wesentlich vom Witterungsverlauf (insbesondere Frostereignisse), von Pilzbefall, vom Schadfraß phytophager Insekten und nicht zuletzt vom Zeitpunkt der Bonitierung (nämlich ob vor oder nach dem Johannistrieb) abhängt. Immer wieder fallen aber in den Untersuchungsbeständen Bäume mit Nekrosen, mit Schleimfluß sowie offensichtlichem Pilzbefall in der Krone bzw. im Stammbereich auf. Das sind deutliche Weiser für mangelnde bzw. nachlassende Vitalität. Diese Merkmale wurden jedoch im Rahmen des FVA-Eichenprojektes nicht flächendeckend erhoben, so daß auf eine landesweite Auswertung verzichtet werden mußte.

Trotz der oben angeführten methodischen Probleme zeigt sich, daß Stieleichen mit 14,3 % (274 Bäume) signifikant stärker geschädigt sind als Traubeneichen mit 10,9 % (209 Bäume). Das gilt insbesondere für Stieleichen in stieleichendominierten Beständen. Das Ergebnis korrespondiert mit einem anderen Ergebnis der vorliegenden Untersuchung, wonach die untersuchten Traubeneichen eine signifikant höhere genetische Diversität aufweisen als die untersuchten Stieleichen. Unterstellt man, daß die höhere genetische Diversität gleichbedeutend mit einer breiteren physiologischen Reaktionsnorm ist, dann erklärt dies, warum Traubeneichen unter den gegebenen Standortbedingungen besser mit Umweltstress fertig zu werden scheinen als Stieleichen.

Unabhängig von der Art (oder dem Ökotyp) waren bei Eichen niedriger soziologischer Stellung höhere Anteile geschädigter Eichen als in höheren Klassen. Hier kommen die unterschiedlichen Standraumverhältnisse zum Ausdruck. Bäume mit optimalem Standraum sind besser wasser- und nährstoffversorgt, mithin vitaler und damit weniger stress- und krankheitsanfällig. Hinsichtlich ihrer Verteilung innerhalb der einzelnen Bestände waren bei den geschädigten Eichen visuell keine räumlichen Konzentrationen erkennbar. Lediglich für die Traubeneiche ergab sich ein statistisch gesicherter Zusammenhang zwischen Gesundheitszustand und Standortwasserhaushalt.

Das gemeinsame Vorkommen von Stiel- und Traubeneichen wird in der Literatur häufiger beschrieben (z.B. MAYER, 1984). Insbesondere wird auf eine mosaikartige Verteilung der beiden Arten hingewiesen, die in Abhängigkeit von kleinstandörtlichen Ausprägungen der Faktorengruppe Wasserhaushalt zu sehen ist (BACILIERI et al., 1995). Der Traubeneiche werden dabei, wie erwähnt eher die trockeneren, nährstoffärmeren und flachgründigeren Bereiche zugewie-

sen, da sie gegen Staunässe und hochanstehendes Grundwasser empfindlich ist (SEBALD et al., 1993). Insofern erstaunt es, daß 14% der erfaßten Traubeneichen auf wechselfeuchten Standortseinheiten stocken, was eigentlich nur auf unsachgemäße Standortwahl bei Saat- und Pflanzung der Traubeneichen zurückzuführen sein kann. Weniger verwunderlich ist dann, daß knapp 43 % dieser standörtlich nicht angepaßten Eichen gesundheitlich anfälliger sind als andere.

Analog den Befunden von MÜLLER-STARCK (1993) in geschädigten Buchenbeständen ist auch innerhalb von Eichenpopulationen aufgrund des vorzeitigen Absterbens von Bäumen ein Verlust an genetischer Variation zu befürchten, was durch vergleichsweise geringe Heterozygotiegrade sowie das Vorliegen von Allelen in Form von Minor-Polymorphismen begünstigt sein kann (vgl. HERZOG & MÜLLER-STARCK, 1993; MÜLLER-STARCK et al., 1993). Die genannten Strukturen stellen eine Prädisposition für den Verlust von genetischer Variation dar und schränken das zukünftige genetische Anpassungspotential von Populationen von vornherein ein.

Im Gegensatz zu einer früheren Studie an geschädigten und nicht geschädigten Eichen in Baden-Württemberg (vgl. LÖCHELT & FRANKE, 1993) können beim vorliegenden Untersuchungsmaterial signifikante genetische Unterschiede zwischen dem Kollektiv der „sensitiven“ und dem Kollektiv der „toleranten“ Eichen konstatiert werden. Dies gilt nicht nur bei Betrachtung aller untersuchten Eichen zusammen, sondern - mit Ausnahme der Stieleichen in Bebenhausen und der Traubeneichen in Lauda-Königshofen - auch für die Einzelbestände und damit für beide Baumarten. Das „tolerante“ Kollektiv ist genetisch vielfältiger und signifikant diverser.

So lag beispielsweise im „toleranten“ Kollektiv der Mittelwert der Anzahl Allele pro Genlocus  $A/L$  mit 3,73 deutlich über dem Mittelwert des „sensitiven“ Kollektivs mit 3,09. Entsprechend den unterschiedlichen Allelbesetzungen unterschieden sich auch die berechneten Maße der genetischen Diversität  $n_e$  und  $v_{gam}$  bzw. der genetischen Populationsdifferenzierung  $\delta_T$ .

Hinsichtlich der genetischen Diversität  $n_e$  sind die „toleranten“ Teilkollektive statistisch gesichert genetisch diverser als die „sensitiven“ Teilkollektive. Allein der Bestand Breisach\_Stieleiche (BRE\_STE) fällt erneut aus dem Rahmen. Hier liegen im Vergleich zu den anderen Beständen umgekehrte Verhältnisse vor. Das „sensitive“ Teilkollektiv scheint die höhere genetische Diversität zu besitzen. Dieses Phänomen läßt sich vermutlich nur über die Bestandesgeschichte, respektive über das zur Begründung der ursprünglich verschiedenen Privatwaldparzellen verwendete Vermehrungsgut erklären.

Bei Betrachtung der aktuellen Heterozygotiegrade  $H_a$  und der erwarteten Heterozygotiegrade  $H_e$  ergeben sich allerdings kaum größere Unterschiede zwischen den „toleranten“ und „sensitiven“ Teilkollektiven, selbst wenn man nach „Arten“ differenziert. Auffällig ist lediglich der Traubeneichen-Bestand Tauberbischofsheim, in dem sich deutliche Unterschiede bezüglich

$H_a$  und  $H_e$  zwischen den beiden Teilkollektiven abzeichnen. Der Bestand gehört zu den ältesten Kollektiven der Untersuchung. Es ist nicht auszuschließen, daß hier aufgrund der langen waldbaulichen Behandlung Selektionseffekte zum Tragen kommen.

Die hier mitgeteilten Ergebnisse überraschen in gewisser Weise. Nach der Theorie von LERNER (1954) hätte man erwarten können, daß sich das „tolerante“ Kollektiv durch höhere Heterozygotiegrade vom „sensitiven“ unterscheiden würde. So berichten auch HERTEL & ZASPEL (1998), daß „erwartungsgemäß“ die genetische Variation, dargestellt als mittlerer beobachteter Heterozygotiegrad, in der Gruppe vitaler Eichen aus NRW am größten war und mit steigender Schädigung abnahm. Im Gegensatz zur vorliegenden Untersuchung konnte in NRW zusätzlich zum „sensitiven“ und „toleranten“ Kollektiv auch ein „intermediäres“ ausgeschieden werden. Aufgrund der geringen Anzahl geschädigter Bäume überhaupt war es in Südwestdeutschland jedoch nicht möglich, ein derartiges „intermediäres“ Kollektiv auch hier auszuscheiden. Möglicherweise ist das der Grund, warum sich die Heterozygotiegrade der beiden Vergleichsgruppen kaum unterscheiden.

Die Ergebnisse der Diversitätsanalyse belegen, daß nicht nur die Diversität zwischen den Beständen, sondern auch zwischen den Kollektiven gering ist. Rund 90% der Diversität sind auf Unterschiede innerhalb der Kollektive zurückzuführen.

Die genetische Differenzierung weist mit hohen Werten einmal mehr den vermutlich aus unterschiedlichen Herkünften zusammengesetzten Teilbestand Breisach\_Stieleiche als eine Besonderheit aus. Bei den Traubeneichen ist es der nachweislich mit Fremdherkünften angereicherte Bestand Müllheim, wobei nur das „sensitive“ Kollektiv aus dem Rahmen fällt.

Schließlich clustern „tolerante“ und „sensitive“ Kollektive basierend auf den genetischen Abständen  $d_0$  überwiegend innerhalb der Bestände, allerdings auf z.T. sehr unterschiedlichem Niveau (z.B. Bebenhausen oder Müllheim). Auffallend sind lediglich einzelne Kollektive, die erst auf hohem Niveau mit dem Pendant aus dem gleichen Bestand clustern, nachdem sie zuvor bereits mit geographisch weiter entfernten Eichen-Kollektiven geclustert haben. Z.T. wirken sich hier rein rechnerisch die starken Unterschiede der mittleren Allelzahl pro Genlocus zwischen „tolerantem“ und „sensitivem“ Kollektiv aus, was insbesondere für die Bestände Emmendingen\_Stieleiche und Tauberbischofsheim\_Traubeneiche zutrifft. Für beide Bestände muß aufgrund der Bestandesgeschichte angenommen werden, daß Fremdherkünfte eingebracht wurden. In Tauberbischofsheim ist außerdem die enorme Altersspreitung von 105 bis 220 Jahren (im Mittel 170 Jahre) zu beachten.

Abschließend bleibt festzuhalten, daß eine genetisch bedingte höhere Schadanfälligkeit für bestimmte Baumkollektive innerhalb von Stiel- und Traubeneichen existiert. Worauf diese Unterschiede letztlich zurückzuführen sind, ob auf Herkunftsunterschiede, Selektions- oder Drifteffekte etc., bedarf jedoch noch der Klärung in weiteren Untersuchungen.

## 4.5 Schlußfolgerungen

Als Fazit der Untersuchungen wird festgehalten:

- Mit Hilfe spezifischer Isoenzymmuster lassen sich innerhalb von Eichenpopulationen zwei genetisch unterschiedliche Kollektive unterscheiden, die als Stiel- und Traubeneichen im Sinne zweier „guter“ Arten oder als zwei Unterarten (bzw. Ökotypen) der einen „guten“ Art *Quercus robur* aufgefaßt werden können. Eine Trennung auf der Individual-ebene ist mit Hilfe der derzeitigen Isoenzymanalysetechnik weiterhin nicht möglich.
- Bestimmte Teilkollektive innerhalb von Eichenpopulationen, die eine höhere phänotypische Sensitivität bzw. Toleranz gegenüber Umweltstreß zeigen, lassen sich auch genetisch gegeneinander differenzieren.
- Genetischen Konsequenzen aufgrund des Verlustes von „sensitiven“ Individuen sind vorläufig nicht zu erwarten, da die genetische Konstitution der „toleranten“ Kollektive ein hohes Anpassungspotential erkennen läßt.
- Standort und Standraum können prädispositionierend hinsichtlich der Sensitivität gegenüber Umweltbelastungen wirken.

Die eingangs formulierte Arbeitshypothese, wonach (Teil-) Populationen der Stieleiche (*Quercus robur* L.) bzw. der Traubeneiche (*Quercus petraea* [Mattuschka] Liebl.) mit unterschiedlich ausgeprägten Symptomen neuartiger Waldschäden bei gleicher standörtlicher Schadstoffbelastung unterschiedliche genetische Strukturen besitzen, wird somit angenommen. Standort- und Bestandesfaktoren haben gleichfalls Einfluß auf die Expression der Schadsymptome.

## 5 Zusammenfassung

In Stiel- bzw. Traubeneichen-Beständen mit Symptomen neuartiger Waldschäden in Baden-Württemberg (10 Forstbezirke) sollte geklärt werden, ob Zusammenhänge zwischen genetischer Struktur und Schadsymptomen bestehen. Alle Probestämme wurden im Winterzustand hinsichtlich ihrer Kronenstruktur und ihres Feinreisigverlustes bonitiert und zu „sensitiven“ (geschädigten) bzw. „toleranten“ (nicht geschädigten) Teilkollektiven zusammengefaßt. Zur Beschreibung der genetischen Strukturen wurden Isoenzyme als Genmarker verwendet (Isoenzymanalyse).

74,8 % (1.432 Bäume) aller ausgewerteten Individuen (1.915 Bäume) sind als nicht geschädigt anzusehen. Der Anteil deutlich geschädigter Stieleichen lag mit 14,3 % (274 Bäume) über dem Anteil geschädigter Traubeneichen mit 10,9 % (209 Bäume). Hinsichtlich ihrer Verteilung innerhalb der einzelnen Bestände waren bei den geschädigten Individuen visuell keine räumlichen Konzentrationen erkennbar. Lediglich für die Traubeneiche ergab sich ein statistisch gesicherter Zusammenhang zwischen Gesundheitszustand und Standortwasserhaushalt. Alle Bestände unterliegen jedoch unterschiedlicher waldbaulicher Behandlung, so daß keine unmittelbare Vergleichbarkeit hinsichtlich des Schädigungsgrades gegeben sein muß.

Auf den Untersuchungsflächen sind Traubeneichen hochsignifikant weniger geschädigt als Stieleichen. Traubeneichen scheinen mithin in der Lage zu sein, unter den gegebenen Standortbedingungen physiologisch besser mit Umweltstress fertig zu werden als Stieleichen.

Die Analyse verschiedener genetischer Maße zeigt, daß „tolerante“ und „sensitive“ Kollektive über beide Eichenarten hinweg sich nicht nur bestandesbezogen, sondern auch insgesamt deutlich unterscheiden: das „tolerante“ Kollektiv ist genetisch vielfältiger und signifikant diverser. D.h., die physiologische Reaktionsnorm dieses Kollektivs scheint in Bezug auf Umweltbelastungen höher zu sein. Aussagen auf den Einzelbaum bezogen sind nicht möglich.

Als Fazit der Untersuchungen wird festgehalten:

- Mit Hilfe spezifischer Isoenzymmuster lassen sich innerhalb von Eichenpopulationen zwei genetisch unterschiedliche Kollektive unterscheiden, die als Stiel- und Traubeneichen im Sinne zweier „guter“ Arten oder als zwei Unterarten (bzw. Ökotypen) der einen „guten“ Art *Quercus robur* aufgefaßt werden können. Eine Trennung auf der Individual-ebene ist mit Hilfe der derzeitigen Isoenzymanalysetechnik weiterhin nicht möglich.
- Bestimmte Teilkollektive innerhalb von Eichenpopulationen, die eine höhere phänotypische Sensitivität bzw. Toleranz gegenüber Umweltstress zeigen, lassen sich auch genetisch gegeneinander differenzieren.

- Genetischen Konsequenzen aufgrund des Verlustes von „sensitiven“ Individuen sind vorläufig nicht zu erwarten, da die genetische Konstitution der „toleranten“ Kollektive ein hohes Anpassungspotential erkennen läßt.
- Standort und Standraum können prädispositionierend hinsichtlich der Sensitivität gegenüber Umweltbelastungen wirken.

## 6 Literaturverzeichnis

- AAS, G. (1988): Untersuchungen zur Trennung und Kreuzbarkeit von Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* L. und *Q. petraea* (Matt.) Liebl.). Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians Universität München.
- AAS, G. (1991): Kreuzungsversuche mit Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* L. und *Q. petraea* (Matt.) Liebl.). AFJZ 162 (8), 141-145
- AAS, G., MÜLLER, B., HOLDENRIEDER, O. , SIEBER, M. (1997): Sind Stiel- und Traubeneiche zwei getrennte Arten? AFZ/Der Wald 18, 960-962
- ACHSTETTER, L. (1984): Die Verbreitung von Traubeneiche und Stieleiche - eine Untersuchung im Forstbezirk Maulbronn. Referendararbeit (unveröffentlicht).
- ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG (1996): Forstliche Grundaufnahme. Begriffe, Definitionen, Kennzeichnungen, Erläuterungen. 5. Aufl., IHW-Verlag, Eching/München.
- ARONSSON, T., GRÖNWALL, A. (1957): Scand. J. Clin. Lab. Invest. 9, 338-341.
- BACILIERI, R., DUCOUSSO, A., KREMER, A. (1995): Genetic, morphological, ecological and phenological differentiation between *Quercus petraea* and *Quercus robur* in a mixed stand of northwest of France. Silvae Genet. 44 (1), 1-10
- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLINKE, W., WEIBER, R. (1996): Multivariate Analysemethoden. Springer Verlag, Berlin, 8. Aufl.. 591 S.
- BALDER, H. (1992): Europaweite Eichenschäden durch Frost. AFZ 14, 747-752
- BERGMANN, F., GREGORIUS, H. R., MÜLLER-STARCK, G. (1990): Artspezifische Variationsmuster und Deklaration von Genressourcen. Mitt. der BfH, Hamburg Nr. 164, 29-32.
- BLANK, R., HARTMANN, G. (1993): Eichensterben in Nordeutschland. Symptomatik und mögliche Ursachen. In: BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (Hrsg.): Rundgespräche der Kommission für Ökologie. Bd. 5. Zustand und Gefährdung der Laubwälder. Verlag Pfeil, München, 45-58
- BMELF (1998): Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (BMELF), Referat Öffentlichkeitsarbeit (Hrsg.): Bericht über den Zustand des Waldes 1998. Ergebnisse des forstlichen Umweltmonitorings. BMELF informiert. Bonn. 53 S.
- BRANDL, H. (1970): Der Stadtwald von Freiburg. Eine forst- und wirtschaftsgeschichtliche Untersuchung über die Beziehungen zwischen Waldnutzung und wirtschaftlicher Entwicklung der Stadt Freiburg vom Mittelalter bis zur Gegenwart. Veröffentlichungen aus

- dem Archiv der Stadt Freiburg 12. Wagnersche Universitätsbuchhandlung, Karl Zimmer Kommissionsverlag, Freiburg. 258 S.
- CROW, J. F., KIMURA, M. (1970): An introduction to population genetics theory. Harper and Row Publishers, New York.
- DENGLER, A. (1980): Waldbau auf ökologischer Grundlage. Band 1. 5. Aufl., Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. 283 S.
- DONITA, N., ALEXE, A., TOADER, T. (1993): Forstökologische Untersuchungen über die Eichenerkrankungen in Rumänien. In: BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (Hrsg.): Rundgespräche der Kommission für Ökologie. Bd. 5. Zustand und Gefährdung der Laubwälder. Verlag Pfeil, München, 69-80
- FALKENHAGEN, E. R. (1985): Isozyme studies in provenance research of forest trees. Theor. Appl. Genet. 69, 335-347.
- FERGUSON, A. (1980): Biochemical Systematics and Evolution. Blackie, Glasgow and London. 194 S.
- FINESCHI, S., GILLET, E., MALVOLTI, M.E. (1990): Genetics of Sweet Chestnut (*Castanea sativa* Mill.). III. Genetic Analysis of Zymograms of Single Tree Offspring. Silvae Genet. 39, 188-194
- FINKELDEY, R. (1993): Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. Göttinger Forstgenet. Ber. Nr. 14. 176 S.
- FVA (1998): Waldschadenzustandsbericht 1998. Baden-Württemberg. Forstl. Versuchs- u. Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Abt. Waldschutz. Internet: <http://fva.forst.uni-freiburg.de>
- GODET, J. D. (1987): Bäume und Sträucher. Einheimische und eingeführte Baum- und Straucharten. Arboris Verlag, Hinterkappelen-Bern, Schweiz.
- GREGORIUS, H. R. (1974): Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silvae Genet. 23, 2-27.
- GREGORIUS, H. R. (1977): Some fundamental relationships between genetic and genotypic multiplicity in diploid populations. Math. Biosciences 34.
- GREGORIUS, H. R. (1978): The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. Math. Bioscience 41, 253-271.
- GREGORIUS, H. R. (1980): The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. Biometrics 36, 643-652.
- GREGORIUS, H. R. (1987): The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. Theor. Appl. Genet. 74, 397-401.

- GREGORIUS, H. R., ROBERDS, J. H. (1986): Measurement of Genet.l differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genet.* 71, 826-834
- GREGORIUS, H. R. (1989): The importance of genetic multiplicity for tolerance of atmospheric pollution. In: SCHOLZ, F., GREGORIUS, H.-R., RUDIN, D.(Eds.): *Genetic Effects of air Pollutants in Forest Tree Populations*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg etc., 163-172
- GREGORIUS, H. R. (1991): Gene Conservation and the Preservation of Adaptability. In: SEITZ, A., LOESCHKE, V. (Eds.): *Species Conservation: A Population-Biological Approach*. Birkhäuser Verlag, Basel, 31-47
- GREGORIUS, H. R., HATTEMER, H. H., BERGMANN, F., MÜLLER-STARCK, G. (1985): Umweltbelastung und Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. *Silvae Genet.* 34, 230-241
- HAGER, H. (1993a): Das Programm zur Erforschung der Eichenerkrankungen in Österreich und einige vorläufige Ergebnisse. In: BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (Hrsg.): *Rundgespräche der Kommission für Ökologie*. Bd. 5. Zustand und Gefährdung der Laubwälder. Verlag Pfeil, München, 69-80
- HAGER, H. (1993b): Neuere Forschungsergebnisse zum Eichensterben. *Österr. Forstzeitung* 104 (7), 56-57
- HARRIS, H., HOPKINSON, D. A. (1976): *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. Americ. Elsevier Publ. Co., North Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford.
- HARTMANN, G., BLANK, R., LEWARK, S. (1989): Eichensterben in Nordeutschland – Verbreitung, Schadbilder, mögliche Ursachen. *FuH* 44 (18), 475-487
- HATTEMER, H. H., GREGORIUS, H. R., ZIEHE, M., MÜLLER-STARCK, G. (1982): Klonanzahl forstlicher Samenplantagen und genetische Vielfalt. *Allg. Forst- und J.-Ztg.* 153, 183-191
- HERTEL, H., ZASPEL, I. (1998): Untersuchungen über Zusammenhänge zwischen der Vitalität und der genetischen Struktur in Eichenbeständen in NRW. In: LANDESANSTALT FÜR ÖKOLOGIE, BODENORDNUNG UND FORSTEN/LANDESAMT FÜR AGRARORDNUNG NORDRHEIN-WESTFALEN (Hrsg.): *Die Situation der Eiche in Nordrhein-Westfalen und angrenzenden Gebieten*. Statusbericht zu einem Workshop am 19. Mai 1998 in Arnsberg. Verlag der LÖBF, Recklinghausen, 34-36
- HERZOG, S., MÜLLER-STARCK, G. (1993): Untersuchungen zur genetischen Differenzierung bei Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.): Konsequenzen für die Erhaltung genetischer Ressourcen. *Forstarchiv* 64, 88-92
- HUBER, B. (1997): WSE-Ergebnisse 1997 aus den Bundesländern. *AFZ/Der Wald* 52 (25), 1361-1370

- KEPHART, S. R. (1990): Starch gel electrophoresis of plant isozymes: A comparative analysis of techniques. *Amer. J. Bot.* 77(5), 693-712.
- KLEINSCHMIT, J.R.G., KREMER, A., ROLOFF, A. (1995): Sind Stieleiche und Traubeneiche zwei getrennte Arten? *AFZ/Der Wald* 26, 1453-1456
- KRAPFENBAUER, A. (1987): Merkmale der Eichenerkrankung und Hypothesen zur Ursache. *Österr. Forstzeitung* 98 (3), 42-45
- KREMER, A., PETIT, R., ZANETTO, A., FOUGÈRE, V., DUCOUSSO, A., WAGNER, G., CHAUVIN, C. (1991): Nuclear and organelle gene diversity in *Quercus robur* and *Q. petraea*. In: MÜLLER-STARCK, G., ZIEHE, M., (Hrsg.): *Genetic Variation in European Populations of Forest Trees*. Sauerländer's Verlag, Frankfurt./M., 141-166
- LANDMANN, G., BECKER, M., DELATOUR, C., DREYER, E., DUPOUEY, J.-L. (1993): Oak die-back in France: historical and recent records, possible causes, current investigations. In: BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (Hrsg.): *Rundgespräche der Kommission für Ökologie*. Bd. 5. *Zustand und Gefährdung der Laubwälder*. Verlag Pfeil, München, 97-114
- LEHNINGER, A. L., NELSON, D. L., COX, M. M. (1994): *Prinzipien der Biochemie*. 2. Aufl.. Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, Oxford. 1223 S.
- LERNER, L. M. (1954): *Genetic Homeostasis*. Wiley & Sons, New York.
- LÖBF (Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen; Hrsg.) (1998): *Die Situation der Eiche in Nordrhein-Westfalen und angrenzenden Gebieten. Statusbericht zu einem Workshop am 19. Mai 1998 in Arnsberg*. Verlag der LÖBF, Recklinghausen. 64 S.
- LÖCHELT, S. (1994): Bestimmung der genetischen Konstitution heimischer Eichen mittels Isozymenanalysen. *FuH* 49 (4), 98-100
- LÖCHELT, S., FRANKE, A. (1993): Bestimmung der genetischen Konstitution von Waldbäumen mit unterschiedlich ausgeprägten Schadsymptomen auf baden-württembergischen Dauerbeobachtungsflächen zur Walderkrankung. *KfK-PEF* 108, 115 S.
- LUNDKVIST, K. (1979): Allozyme frequency distribution in four swedish populations of norway spruce (*Picea abies* K.). I. Estimations of genetic variation within and among populations, genetic linkage and a mating system parameter. *Hereditas* 90, 127-143.
- LUNDKVIST, K., RUDIN, D. (1977): Genetic variation in eleven populations of *Picea abies* as determined by isozyme analysis. *Hereditas* 85, 67-74.
- MAYER, H. (1984): *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 514 S.

- MÜLLER, G. (1977): Untersuchungen über die natürliche Selbstbefruchtung in Beständen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst) und Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genet.* 26, 207-217
- MÜLLER-STARCK, G. (1991): Survey of Genetic Variation as Inferred from Enzyme Gene Marker. In: MÜLLER-STARCK, G., ZIEHE, M (Eds.): Genetic Variation in European Populations of Forest Trees. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 20-37
- MÜLLER-STARCK, G. (1993): Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. FVA*, Bd. 112 . 1.Aufl. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M.. 163 S.
- MÜLLER-STARCK, G., GREGORIUS, H. R. (1986): Monitoring genetic variation in forest tree populations. In: *Proceed. 18<sup>th</sup> IUFRO World Congr., Ljubljana, Jugoslavia, Vol. II*, 589-599
- MÜLLER-STARCK, G., HERZOG, S., HATTEMER, H.H. (1993): Intra- and interpopulational genetic variation in juvenile populations of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl. *Ann. Sci. For.* (50) 1, 233-244
- NEI, M., ROYCHOUDHURY, A. K. (1974): Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. *Genetics* 76, 376-390
- NEI, M. (1973): Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Acad. Sci. USA* 70, 3321-3323
- RÖSEL, K., REUTHER, M. (Hrsg.;1995): Differentialdiagnostik der Schäden an Eichen in den Donauländern. Schlußbericht im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen. *GSF-Bericht 11/95*, 379 S. mit Anh.
- RÖHRIG, E. (1982): Waldbau auf ökologischer Grundlage / in 2 Bd. Vollst. Neubearb. Von Ernst Röhrig. Begr. Von Alfred Dengler. Band 2: Baumartenwahl, Bestandesbegründung und Bestandespflege. 5. Aufl., Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin, 280 S.
- ROLOFF (1989): Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten. *Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. forstl. Vers.anst.*, Bd. 93. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main
- ROLOFF, A., KLUGMANN, K. (1998): Ursachen und Dynamik von Eichen-Zweigabsprüngen. *AFZ/Der Wald* 4, 202-207
- ROTHE, G. M. (1991): Determination of the size, isomeric nature and net charge of enzymes by pore gradient gel electrophoresis. In: CHRAMBACH, A, DUNN, M. J., RADOLA, B. J. (eds.): *Advances in Electrophoresis* 4, 251-358

- ROTHE, G. M. (1994): *Electrophoresis of Enzymes: Laboratory Methods*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg. 307 S.
- SANDER, T. (1993): Analyse der genetischen Variabilität der hessischen Buchenbestände Heppenheim und Bad Karlshafen mittels Isoenzymanalyse. Diplomarbeit am Institut für Allg. Botanik der Johannes Gutenberg-Universität, Mainz (unveröffentlicht).
- SANDER, T. (1998): Analyse der genetischen Variation hessischer Buchenbestände (*Fagus sylvatica* L.). Diss. Univ. Mainz. Biol. Fakult.
- SCHLAG, M. (1994): Das europäische „Eichensterben“ und seine Ursachen – von einem phytopathologischen Standpunkt aus gesehen. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 111 (4), 243-266
- SCHROEDER, S. (1989): Artunterscheidung bei Eiche aufgrund von Isoenzym-Markern. *AFJZ* 160 (5), 104-106
- SCHRÖTER, H. (1994): Waldschutzsituation 1994 in Baden-Württemberg. *AFZ* 7, 332-339
- SELBALD, O., SEYBOLD, S. PHILIPPI, G. (Hrsg.)(1993): *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*. Band 1: Allgemeiner Teil; Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta); Lycopodiaceae bis Plumbaginaceae. 2. erg. Aufl., Eugen Ulmer, Stuttgart. 624 S.
- SNEATH, P. H. A., SOKAL, R. R. (1973). *Numerical taxonomy*. San Francisco: W. H. Freeman & Co.
- SHAW, C. R., PRASAD, R. (1970): Starch Gel Electrophoresis of Enzymes - A Compilation of Recipes. *Biochemical Genetics* 4, 297-320.
- VARGA, F. (1993): Epidemiologie und Ursachen der Eichenerkrankungen in Ungarn. In: BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (Hrsg.): *Rundgespräche der Kommission für Ökologie*. Bd. 5. Zustand und Gefährdung der Laubwälder. Verlag Pfeil, München, 85-90
- VULICEVIC, I., ROTHE, G. M. (1995): Unterschiede im Winterstoffwechsel von Stiel- und Traubeneichen. *AFZ* 5, 233-238
- WULF, A. (1996): „Eichensterben“ in Deutschland – Situation, Ursachenforschung und Bewertung. *FuH* 51 (8), 266-268
- ZIEHE, M., HATTEMER, H. H., MÜLLER-STARCK, G. (1990): Zur Bedeutung der Heterozygotie für die dynamische Genkonservierung. In: HATTEMER, H. H. (Hrsg.): *Erhaltung forstlicher Genressourcen*. Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. forstl. Vers.anst., Bd. 98. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 46-57.

## **Anhang**

## A) Untersuchungsbestand Bebenhausen

Die Untersuchungsfläche ist insgesamt eben bis schwach geneigt. Im SW gibt es eine kleinere Rinne, von NW nach SO verläuft eine Klinge.

### nicht vernässende Feinlehme

1. Buchenwald auf mäßig frischem Feinlehm (FL);  
L-Mull über Parabraunerde

### nicht oder wenig vernässenden Lehmkerfe

2. Buchen-(Eichen)-Wald auf frischem Lehmkerf (LK<sup>+</sup>);  
L-Mull über zweischichtiger Braunerde und Parabraunerde, stellenweise schwach pseudo-vergleyt  
(Dominierende Standorteinheit auf der Versuchsfläche.)

### Vernässende Lehmkerfe

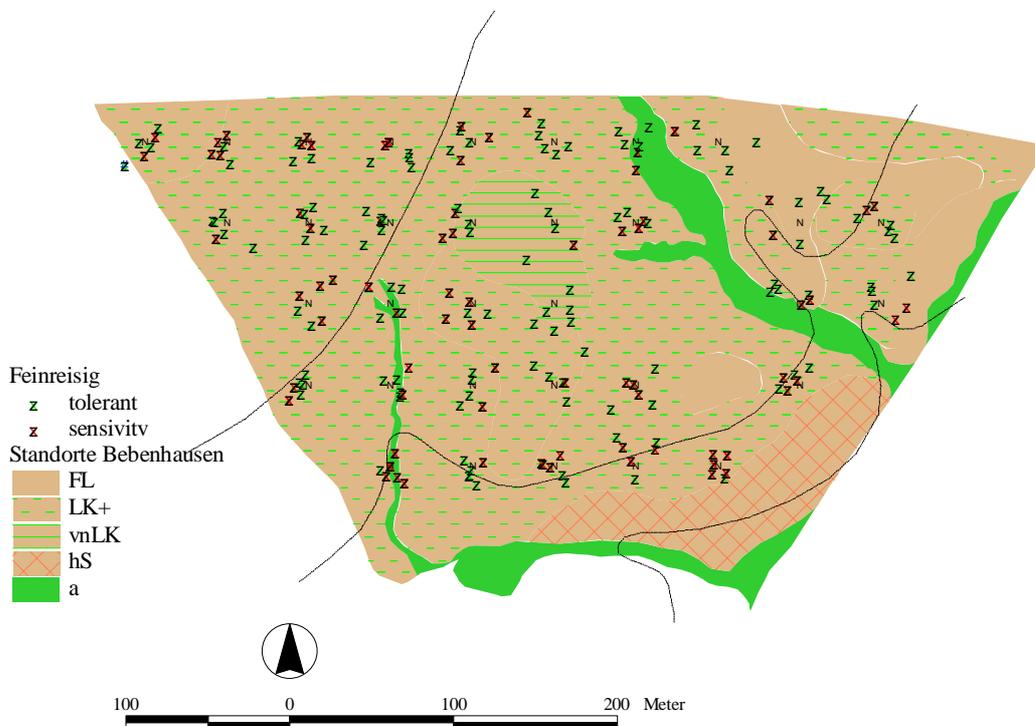
3. Buchen-Eichen-Wald auf vernässendem Lehmkerf (vnLK)  
L- und F-Mull über zweischichtiger Pseudogley-Parabraunerde bis Parabraunerde-Pseudogley  
(Diese Standorteinheit wurde ausgeschieden, um einen Kleinstandort mit überdurchschnittlich ausgeprägten, relativ hoch anstehenden Pseudovergleyungserscheinungen herauszuarbeiten. Im Bereich dieser Standorteinheit finden sich alte Wasserabzugsgräben.)

### Sandhänge

4. Buchen-(Eichen)-Wald auf mäßig frischem Sandhang (hS)  
Mull über Braunerde  
(Der kurze, unterschiedlich geneigte Hang ist geprägt durch Fließerden, Nachrutschungen infolge Weganschnitten, kleinere Steinbrüche und Steingruben, Übergänge in Bachtälchen.)

### FrISCHE Rinnen und Senken

5. FrISCHE Rinnen oder Senken (a)

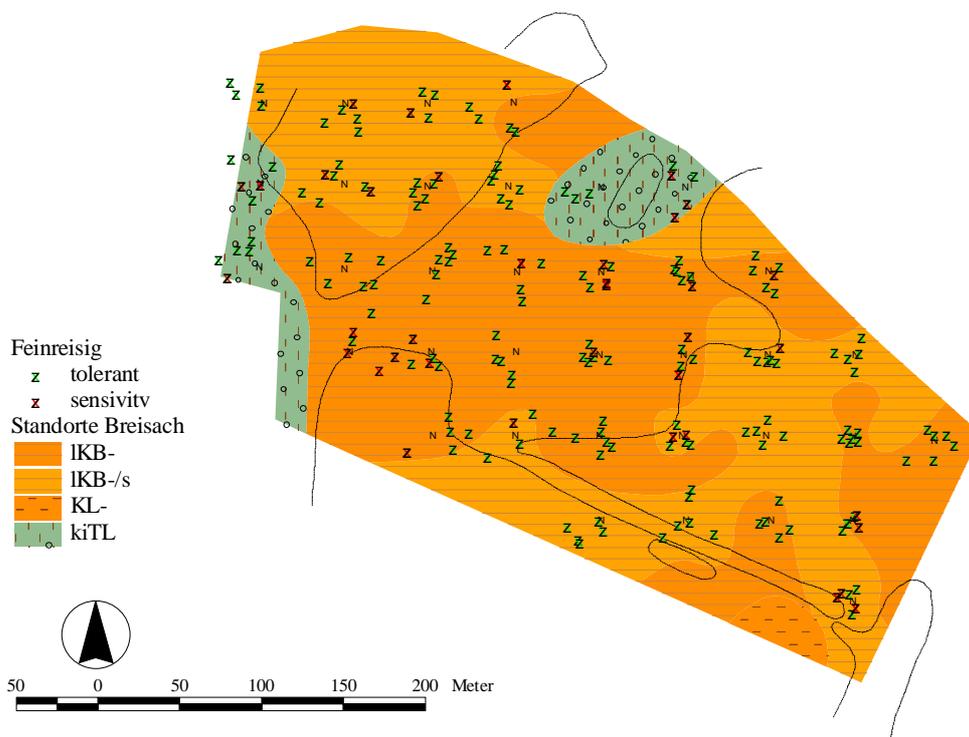


Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Bebenhausen

## B) Untersuchungsbestand Breisach

### Planarer Eichen-Mischwald

1. Mäßig trockener unterbodendichter lehmiger Kiesboden (IKB);  
IKB/S Teilflächen mit tieferer Entwicklung
2. Mäßig trockener (lockerer) Kieslehm (KL)
3. Mäßig frischer kalkgründiger kiesiger Tonlehm (kiTL)

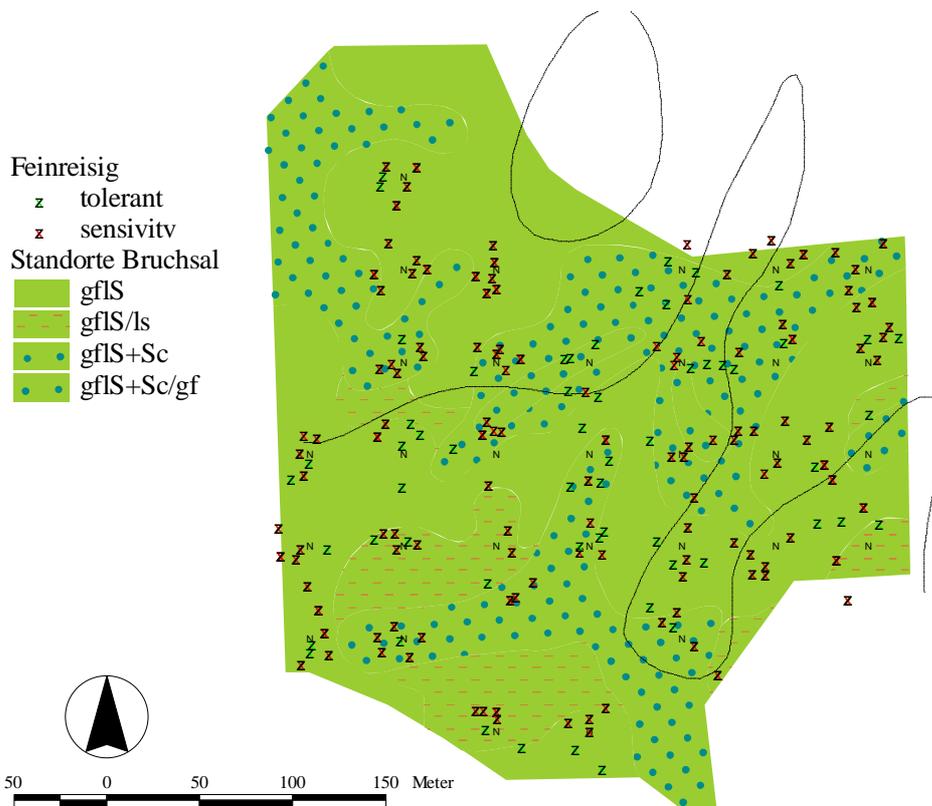


Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Breisach

## C) Untersuchungsbestand Bruchsal

### Grundwasserbeeinflusste Sande

1. Grundfrischer (schwach) lehmiger Sand (gfIS);  
(ls) Teilflächen mit lehmigem Sand im Oberboden
2. Grundfrischer lehmiger Sand mit Schlickanteil im Oberboden  
(gfIS+Sc);  
(gf) grundfrische bis grundfeuchte Ausprägung in flachen Mulden



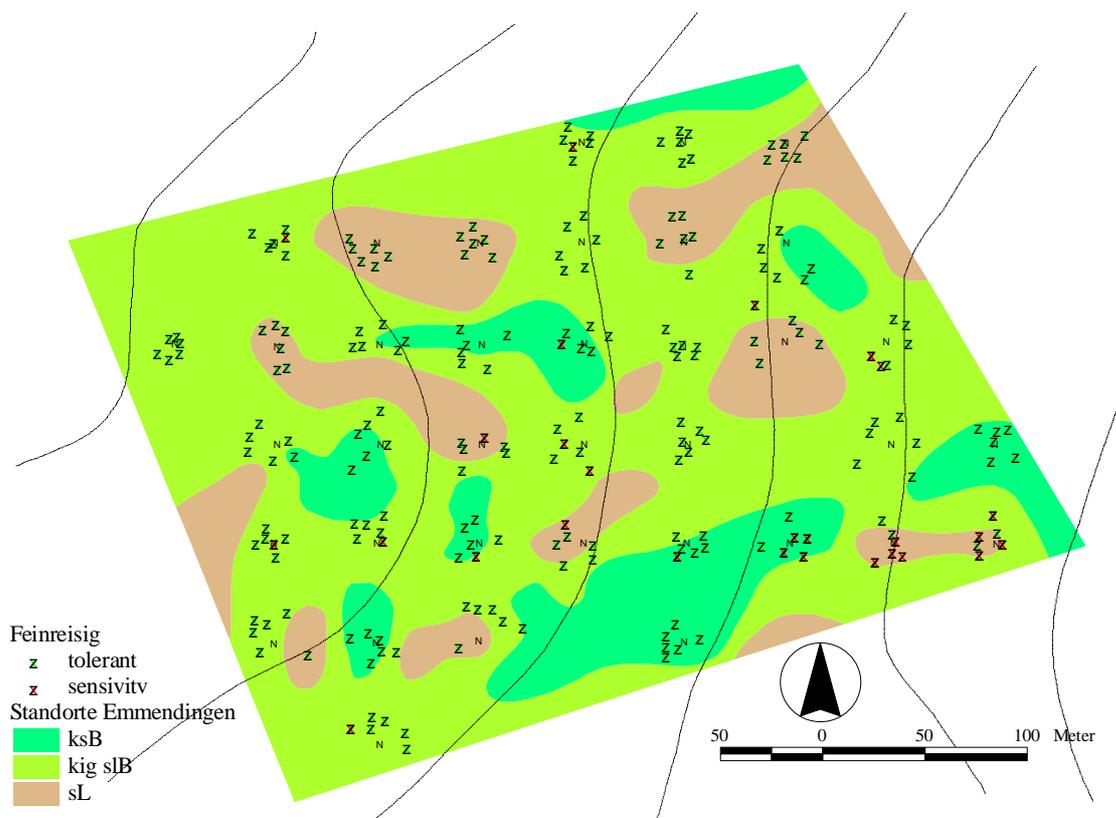
### Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Bruchsal

## D) Untersuchungsbestand Emmendingen

### Mäßig verdichtete Auenböden

(Grundwasserabsätze in 40-60 cm Tiefe, die von ehemaligem, heute abgesenktem Grundwasser gebildet wurden.)

1. Mäßig frischer kiesig-sandiger Boden (ksB)
2. Mäßig frischer kiesgründiger sandig-lehmiger Boden (kig sLB)
3. Mäßig frischer sandiger Lehm (sL)



Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Emmendingen

## E) Untersuchungsbestand Güglingen

Die Versuchsfläche ist morphologisch heterogen. Insgesamt handelt es sich um einen Südhang. Der Wasserhaushalt ist am Oberhang und auf der Verebnungsrundlage mäßig trocken und am Unterhang mäßig frisch.

### Nicht oder wenig vernässende Sandkerfe

1. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig trockenem Sandkerf (SK-);  
Mull über zweischichtiger Braunerde; auch im Unterboden entkalkt

### Sandhänge

2. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig trockenem Sandhang (hS-)  
Mull- und Hagerhumus über zweischichtiger Braunerde

### Keuper-Tonlehm-Hänge

3. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig frischem Keuper-Tonlehmhang (hTL);  
Mull über zweischichtiger Braunerde bis Pelosol-Braunerde
4. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig trockenem Keuper-Tonlehmhang (hTL-);  
Mull, Hagerhumus und Graswurzelfilzmoder über Pelosol-Braunerde

### Tonhänge

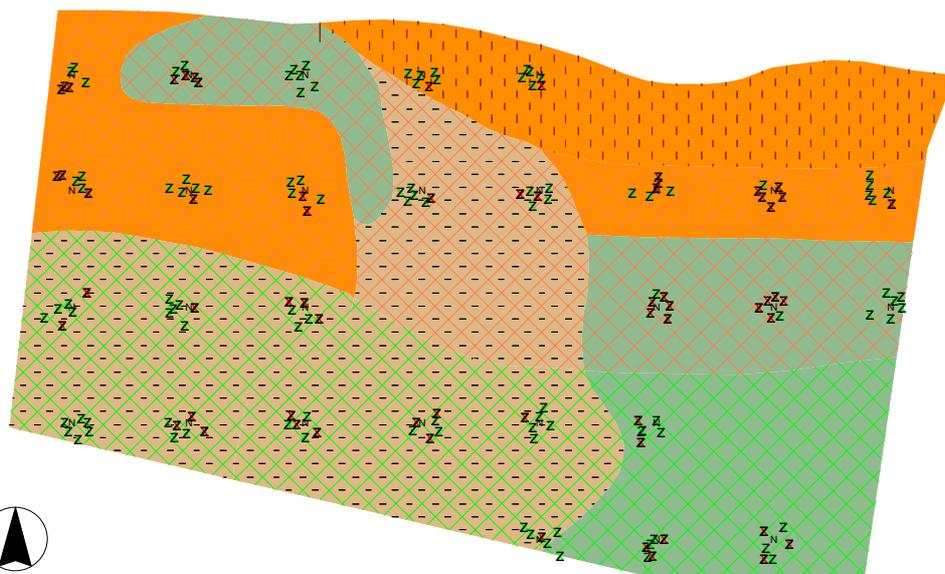
5. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig frischem Tonhang (hT);  
Mull über Pelosol
6. Eichen-Hainbuchen-Wald auf mäßig trockenem Tonhang (hT-);  
Mull und Graswurzelmöder über Pelosol

Feinreisig

- z tolerant
- z sensitiv

Standorte Güglingen-Bönnigheim

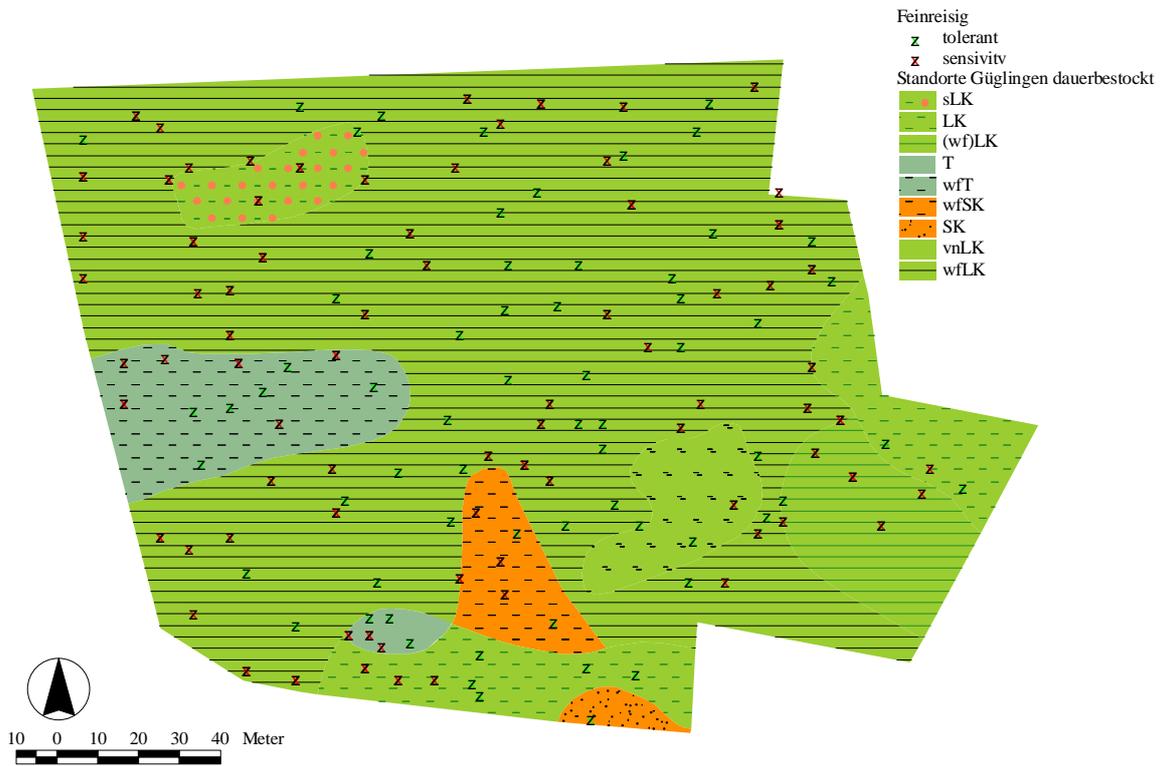
- SK-
- hS-
- hTL
- hTL-
- hT
- hT-



Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Güglingen

## F) Untersuchungsbestand S5 (Güglingen)

1. Buchen-Wald auf saurem mäßig frischem Lehmkerf (sLK)
2. Buchen-Wald auf mäßig frischem Lehmkerf (LK)
3. Buchen-Wald auf schwach wechselfeuchtem Lehmkerf ((wf)LK)
4. Buchen-Eichen-Wald auf wechselfeuchtem Lehmkerf (wfLK)
5. Buchenwald auf wechselfeuchtem Sandkerf (wfSK)
6. Buchenwald auf mäßig frischem Ton (T)



Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Güglingen (S5)

## G) Untersuchungsbestand Langenau

Das Untersuchungsgebiet ist schwach nach W und SW geneigt. Am NO-Rand der Fläche befinden sich zwei Dolinen. Die Humusform deutet auf hohe biologische Aktivität hin.

### Kalkverwitterungslehme

1. Buchenwald auf mäßig frischem Kalkverwitterungslehm (KVL);  
L-Mull über Terra fusca

### Schichtlehme

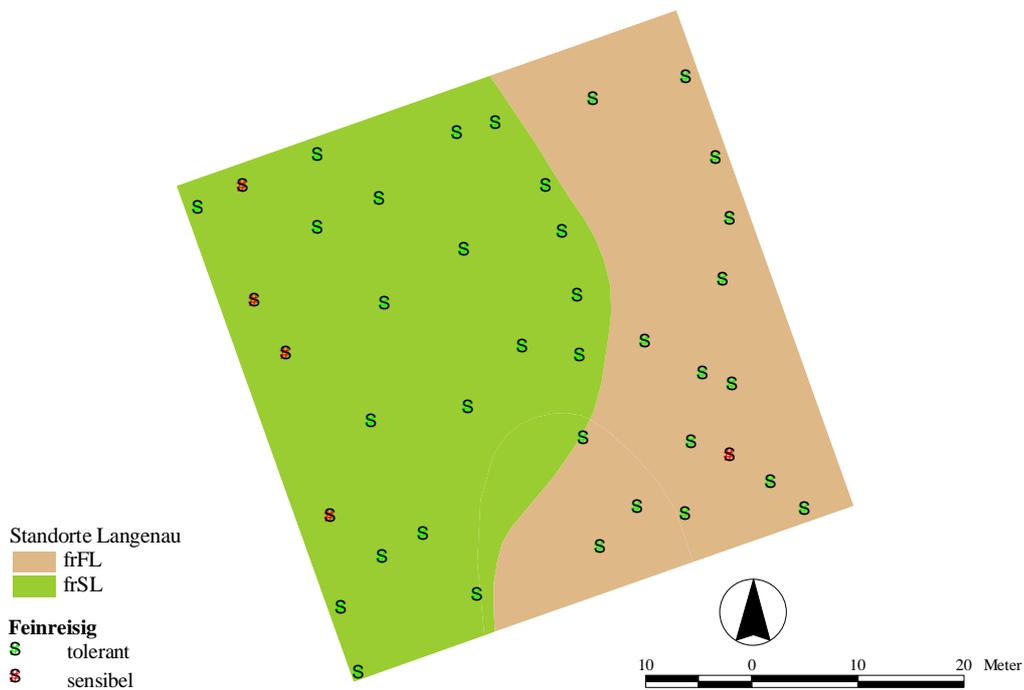
2. Buchenwald auf Schichtlehm (SL);  
L-Mull, stellenweise F-Mull über Terra fusca
3. Buchenwald auf grundfrischem Schichtlehm (frSL);  
L- und F-Mull über Braunerde und Parabraunerde, oft zweischtig

### Nicht vernässende Feinlehme

4. Buchenwald auf frischem Feinlehm (frFL);  
L- und F-Mull über Braunerde bis Parabraunerde

### Mehr oder weniger vernässende Decklehme

5. Buchenwald auf grundfrischem Decklehm (gfrDL);  
F-Mull über schwach pseudovergleyter Parabraunerde bis Pseudogley-Parabraunerde



### Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Langenau

## H) Untersuchungsbestand Lauda-Königshofen

Das Untersuchungsgebiet ist insgesamt eben bis schwach geneigt. Die Humusform Mull zeigt einen intakten Nährstoffkreislauf. Die standörtlichen Verhältnisse wechseln kleinflächig.

### Nicht vernässende Feinlehme

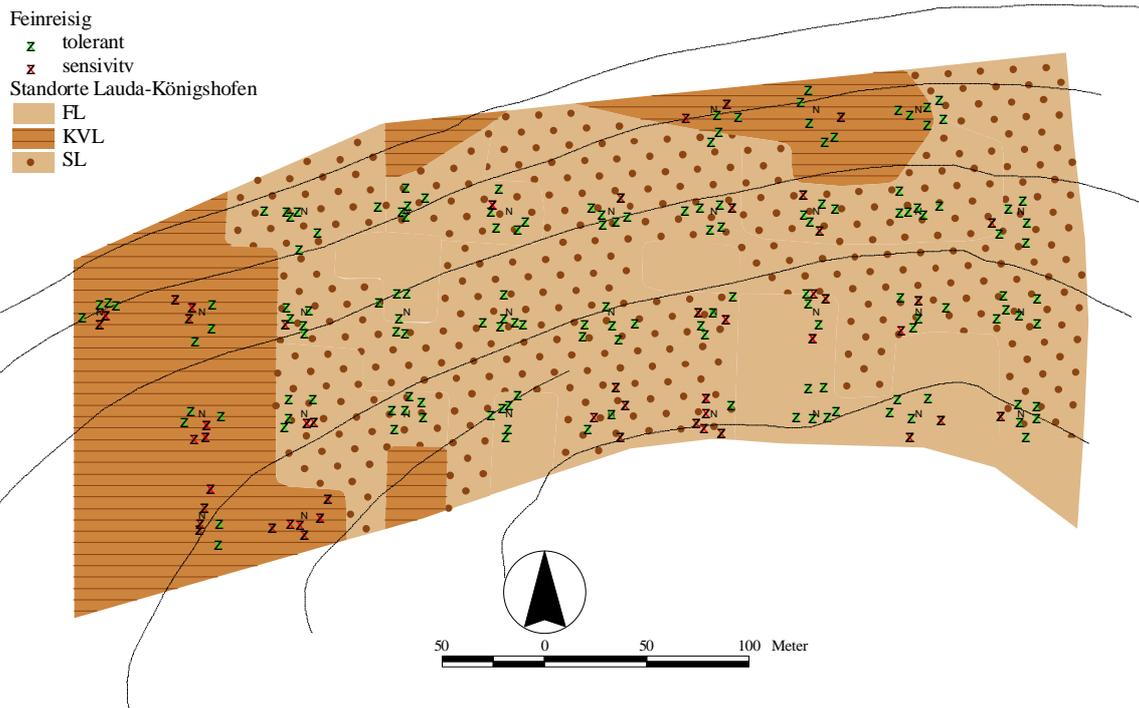
1. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig frischem Feinlehm (FL);  
L-Mull über Parabraunerde

### Kalkverwitterungslehme

2. Buchenwald auf mäßig frischem Kalkverwitterungslehm (KVL);  
L-Mull über Terra-fusca

### Schichtlehme

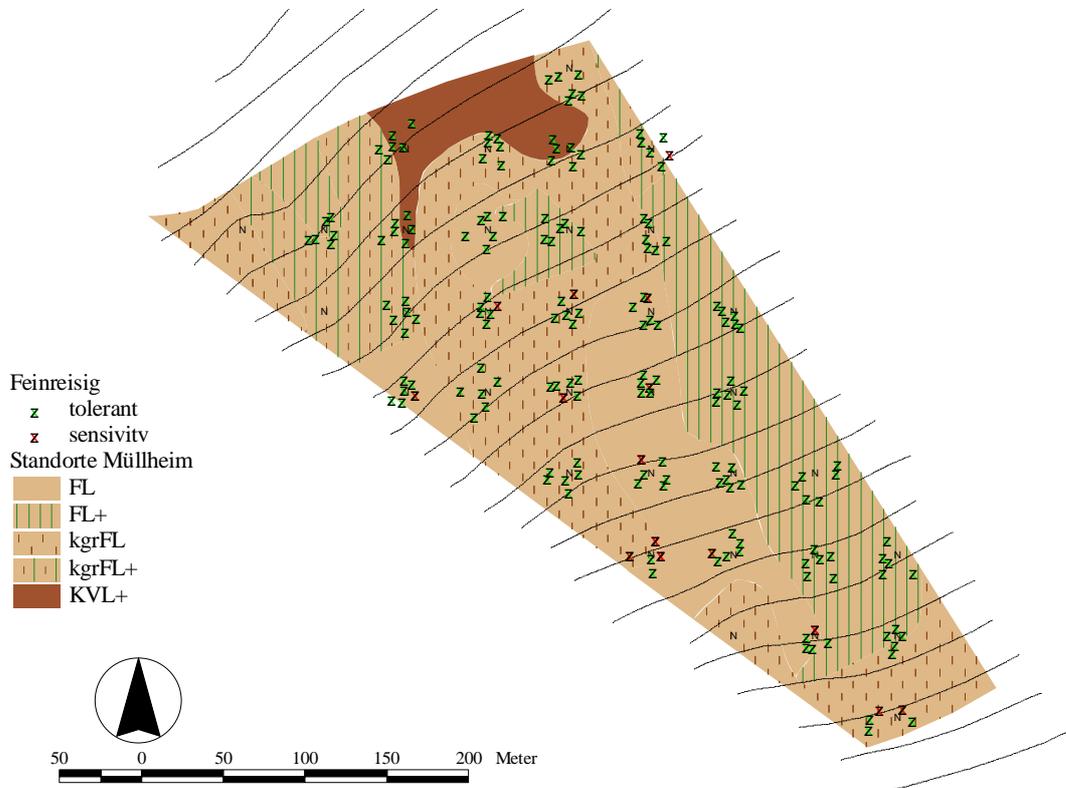
3. Buchenwald auf mäßig frischem Schichtlehm (SL);  
L-Mull über Terra fusca-Braunerde bis zweischichtige Braunerde



Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Lauda-Königshofen

# I) Untersuchungsbestand Müllheim

(keine weiteren Angaben)



Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Müllheim

## J) Untersuchungsbestand Oberkirch

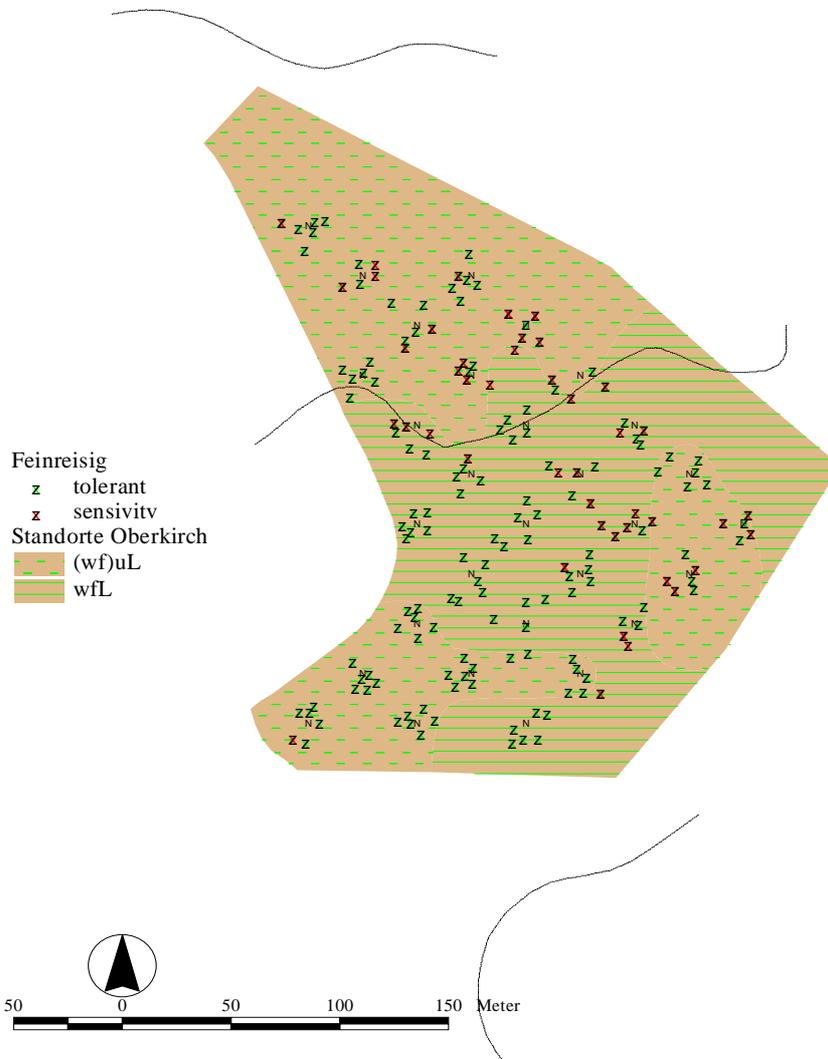
Beim Untersuchungsgebiet handelt es sich um eine Ebene mit ehemaligen Entwässerungsgräben.

### Standorte ohne bzw. mit nur geringem zeitweiligem Grundwassereinfluß

1. Mäßig frischer schluffiger Lehm (uL);  
Mull über oft schwach pseudovergleyter Parabraunerde aus sandigem bis tonigem Lehm über lehmigem Sand bis sandig-lehmigem Kies
2. Schwach wechselfeuchter schluffiger Lehm (wf)uL);  
Mull bis Mullmoder über pseudovergleyter Parabraunerde bis Pseudogley-Parabraunerde

### Wechselfeuchte Standorte

3. Wechselfeuchter Lehm (wfL);  
Mullmoder, örtlich Mull oder Moder über Parabraunerde-Pseudogley, z.T. Pseudogley-Gley



### Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Oberkirch

## K) Untersuchungsbestand Tauberbischofsheim

Oberbodenverdichtungen weisen auf intensive Befahrung des ebenen Gelände hin. Mull zeigt einen intakten Nährstoffkreislauf an. Die kleinflächig wechselnde Mächtigkeit des Schlufflehms führt zu einem heterogenen Substrat.

### Nicht vernässende Feinlehme

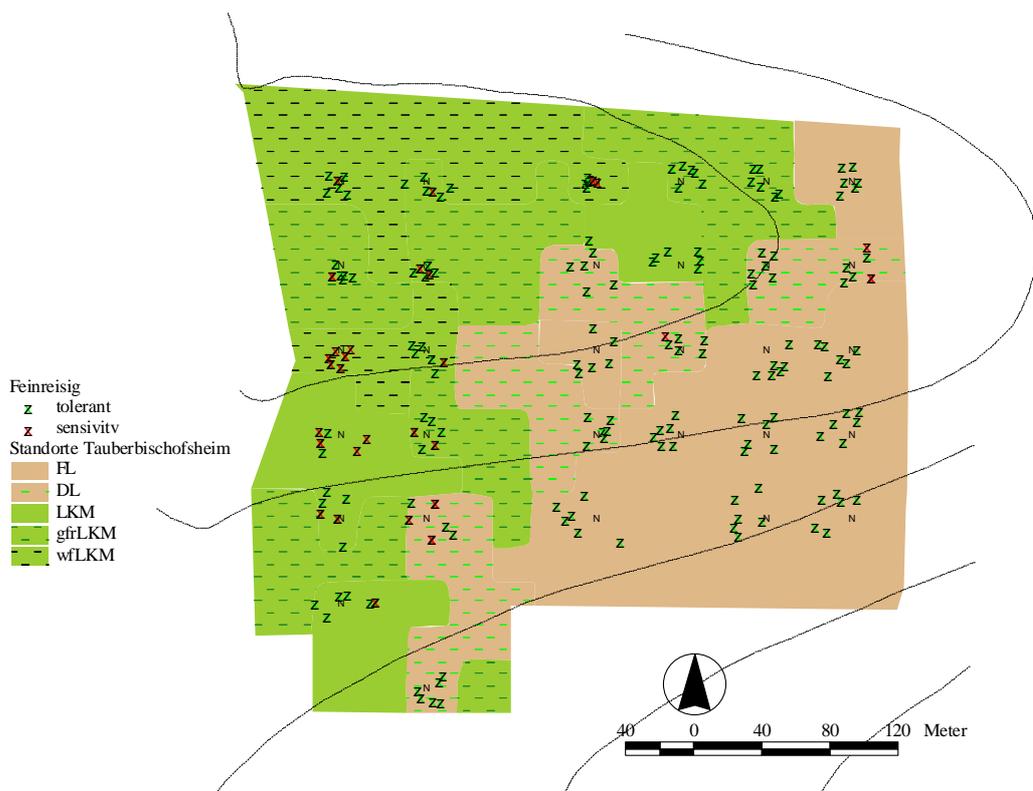
1. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig frischem Feinlehm (FL);  
Mull über Parabraunerde

### Mehr oder weniger vernässende Decklehme

2. Buchen-Eichenwald auf grundfrischem Decklehm (DL);  
L-Mull über schwach pseudovergleyter Parabraunerde

### Nicht oder wenig vernässende Lettenkeuper-Mischlehme

3. Buchen-Eichen-Wald auf mäßig frischem Lettenkeuper-Mischlehm (LKM);  
F-Mull über zweischichtiger Braunerde
4. Buchen-Eichen-Wald auf grundfrischem Lettenkeuper-Mischlehm (gfrLKM);  
Mull über zweischichtiger Parabraunerde
5. Buchen-Eichen-Wald auf schwach wechselfeuchtem Lettenkeuper-Mischlehm (~LKM);  
F-Mull über pseudovergleyter zweischichtiger Parabraunerde



Vitalität (Feinreisig) und Standort auf der Untersuchungsfläche im Forstbezirk Tauberbischofsheim