

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 141 (1990)

Heft: 12

Artikel: Trockenresistenz und Immissionshärte der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) : Frühtestuntersuchungen mit vier Provenienzen

Autor: Herzog, Martin / Rotach, Peter

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-765029>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 30.06.2025

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

Trockenresistenz und Immissionshärte der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) Frühtestuntersuchungen mit vier Provenienzen¹

Von *Martin Herzog* und *Peter Rotach* Oxf.: 174.7 *Abies alba*: 181.45:181.31
(Professur für Waldbau, Departement Wald- und Holzforschung
der ETH Zürich, CH-8092 Zürich)

Problemstellung

Die Tanne ist seit dem letzten Jahrhundert *die* waldbauliche Problembaumart, die den Bewirtschaftern durch grossflächiges, rätselhaftes Absterben («Tannensterben») schon lange vor dem Auftreten der neuartigen Waldschäden Sorge bereitet hat. Dies um so mehr, weil es sich bei ihr um eine waldbaulich wichtige, gerade für schwierige Standorte oder aber für spezielle Betriebsarten unentbehrliche Baumart handelt. Tannen-Provenienzversuche, insbesondere der bald 70jährige Versuch von Lofting in Dänemark, legten die Vermutung nahe, dass die Absterbeerscheinungen der Tanne mit Trockenereignissen in Zusammenhang stehen müssen, da die südlichen Herkünfte aus trockenen Heimatgebieten (Kalabrien, Mazedonien) — ganz im Gegensatz zu allen nordeuropäischen Herkünften — vom Vitalitätsverlust nicht betroffen sind (2). In den unzähligen Hypothesen zu den Ursachen des Tannensterbens wurde der Trockenheit deshalb eine zentrale Bedeutung beigemessen. Wiederholt ist in diesem Zusammenhang auf die besonderen Eigenschaften und auf die Bedeutung der «Trockentannen» hingewiesen (3, 4, 5) worden. In einigen Arbeiten gelang es sogar, ihr abweichendes Resistenzverhalten experimentell zu bestätigen (6, 7, 8).

Den Herkünften aus trockenen Heimatgebieten ist in jüngerer Zeit nicht nur ein spezifisches Verhalten gegenüber Trockenheit zuerkannt worden, sondern gekoppelt damit auch eine höhere Widerstandskraft gegenüber Immissionen (9, 10, 11). Dieser Zusammenhang basiert auf der Annahme, dass Trocken-Herkünfte über eine feinere Stomataregulation verfügen, dass sie unter normalen Bedingungen weniger transpirieren, dadurch entsprechend weniger Schadstoffe aufnehmen und weniger geschädigt werden. Für die Fichte sind solche Wirkungsketten an Klonpflanzen nachgewiesen worden (12, 13).

¹ Kurzfassung des Abschlussberichtes an den Nationalfonds (1).

Bei der Tanne sind die Kenntnisse hingegen lückenhaft und widersprüchlich. Eine Prüfung dieser Frage schien aus waldbaulicher Sicht interessant.

Die besondere Empfindlichkeit der Tanne gegenüber komplexen Umweltwirkungen wird in einer neuen Hypothese weniger auf die Umweltfaktoren als vielmehr auf die geringe ökologische Anpassungsfähigkeit der Tanne zurückgeführt. Als Grund für diese ungenügende Flexibilität gegenüber veränderten Umweltfaktoren wird in erster Linie eine wanderungsgeschichtlich bedingte, vergleichsweise geringe genetische Variabilität vermutet (14, 15). Nach dieser Hypothese weist die Tanne in Mitteleuropa nur eine geringe genetische Differenzierung auf. Die bisherigen Vorstellungen über die Bedeutung der Provenienzen und Standortsrassen müssten teilweise revidiert werden.

Ein dreijähriges Forschungsprojekt im Rahmen des Nationalen Forschungsprogrammes 14, Zusatzprogramm «Lufthaushalt und Luftverschmutzung in der Schweiz», hatte zum Ziel, diesen Problemkreis näher zu untersuchen. Es sollten wenigstens ansatzweise Antworten auf die folgenden Fragen gefunden werden:

- Gibt es den Ökotyp «Trockentanne», der über spezifische Eigenschaften verfügt und auf eine standortsbedingte genetische Differenzierung bei der Tanne schliessen lässt, oder trifft vielmehr die Hypothese zu, wonach die mitteleuropäische Tanne genetisch relativ homogen und wenig differenziert ist?
- Wie unterscheiden sich die Reaktionen der Ökotypen trockener Standorte von jenen feuchter Herkunftsgebiete bei Trockenstress?
- Gibt es Zusammenhänge zwischen dem Trockenresistenzverhalten und der Reaktion gegenüber Immissionen? Verspricht der Anbau trockenresistenter Herkünfte Vorteile?
- Wie gross ist die Variabilität der Eigenschaften zwischen den Herkünften im Vergleich zur Variabilität innerhalb derselben Population? Verspricht Provenienzwahl oder Selektion innerhalb der Population grössere Erfolgchancen zur Verbesserung der Widerstandskraft? Gibt es Hinweise auf eine ungenügende genetische Variabilität bei der Weisstanne?

Versuchsanlage und Methodik

Als Versuchsmaterial standen Weisstannen aus einem gross angelegten, insgesamt 22 Herkünfte umfassenden Provenienzversuch zur Verfügung. Das Saatgut wurde 1980 im Zusammenhang mit dem IUFRO-Tannenprovenienzversuch geerntet und im Versuchsgarten des Departements auf 620 m ü.M. angezogen. Die dreijährigen Sämlinge wurden 1984 in Plastiktöpfe verschult und unter einem leichten Schirm von Pappeln bis zum Versuchsbeginn 1985 aufgestellt. Für den Hauptversuch 1986 waren die Pflanzen demzufolge fünfjährig.

Der Einbezug der natürlichen Variationsbreite der Populationen als wichtige Versuchsfrage bedingte eine grosse Zahl an Versuchspflanzen. Pro Herkunft wurden je 1000 Individuen in die Versuche einbezogen. Aus personellen wie infrastrukturellen Gründen war es bei dieser Konzeption daher unumgänglich, die Anzahl der untersuchten Herkünfte auf vier zu beschränken, was insgesamt noch immer die enorme Menge von 4000 Versuchspflanzen ergab (*Tabelle 1*).

Die Auswahl der vier Herkünfte stützte sich auf folgende Arbeitshypothese:

1. Mals ist vom Standort her besser an Trockenheit angepasst als St-Laurent und verfügt über spezifische, genetisch fixierte Eigenschaften. Sie reagiert weniger empfindlich auf Wassermangel und auf Immissionseinwirkungen. Bei Präz und Tschlin sind mittlere Reaktionen zu erwarten.
2. Aufgrund der verschiedenen Rückwanderwege ist für Mals und Tschlin eine andere Variabilität in den Eigenschaften zu erwarten als bei St-Laurent und Präz.

Tabelle 1. Untersuchte Herkünfte (Populationen).

<i>Herkunft</i>	<i>Höhenlage (m ü.M.)</i>	<i>Jahresniederschlag (mm)</i>
1. Mals, Vintschgau (Italien)	1270	470
2. St-Laurent, Savoie (Frankreich)	990	1400
3. Präz, Domleschg (Schweiz)	1250	900
4. Tschlin, Unterengadin (Schweiz)	1280	800

Der enorme Umfang an Versuchspflanzen und Datenmaterial machte es notwendig, die Untersuchungen auf wenige, einfach zu erhebende physiologische Merkmale zu konzentrieren. Basierend auf dem Konzept von *Levitt* (16) wurde die Trockenresistenz nach folgenden beiden Komponenten untersucht:

– *Mechanismen der Stressvermeidung («avoidance»):*

Die Fähigkeit der Pflanze, sich der Austrocknung zu widersetzen. Merkmale: Transpiration nach Grösse und Verlauf, Transpirationswiderstand, zeitliche Entwicklung von Wassergehalt und pflanzlicher Saugspannung.

– *Mechanismen der Stresstoleranz («tolerance»)*

Die Fähigkeit der Pflanze, Austrocknung möglichst unbeschadet zu überstehen. Merkmale: Schäden, Absterben und Reaktion im Folgejahr (Erholungsmöglichkeit) in Abhängigkeit vom erlittenen Wasserstress (Saugspannungsentwicklung von Boden und Pflanze, Nadelwassergehalt, osmotisches Potential), kritische, letale Saugspannung, kritischer Wassergehalt sowie Überlebenszeit.

Diese Merkmale wurden in zwei verschiedenen Ansätzen untersucht:

- an ganzen, eingetopften Pflanzen in einem Austrocknungsversuch im Treibhaus.
- an 5 cm langen Triebstücken im Labor.

Teilkollektive aller vier Herkünfte wurden vor Versuchsbeginn unterschiedlich behandelt. Neben den Nullproben wurden zwei Varianten mit Kalidüngung (450 kg/ha/a und 150 kg/ha/a) und eine Variante mit immissionsbelasteten Pflanzen in die Versuche einbezogen. Die Belastung mit Luftschadstoffen erfolgte durch eine natürliche, winterliche, vier- bis sechsmonatige Exposition der Pflanzen an einem immissionsbelasteten Standort in der Stadt Zürich, der im Vergleich zum Standort des Versuchsgartens eine um zwei- bis dreimal höhere Konzentration von SO_2 , NO_2 und NO aufweist. Zudem treten von Januar bis März auch extreme Tagesspitzen auf (Abbildung 1).

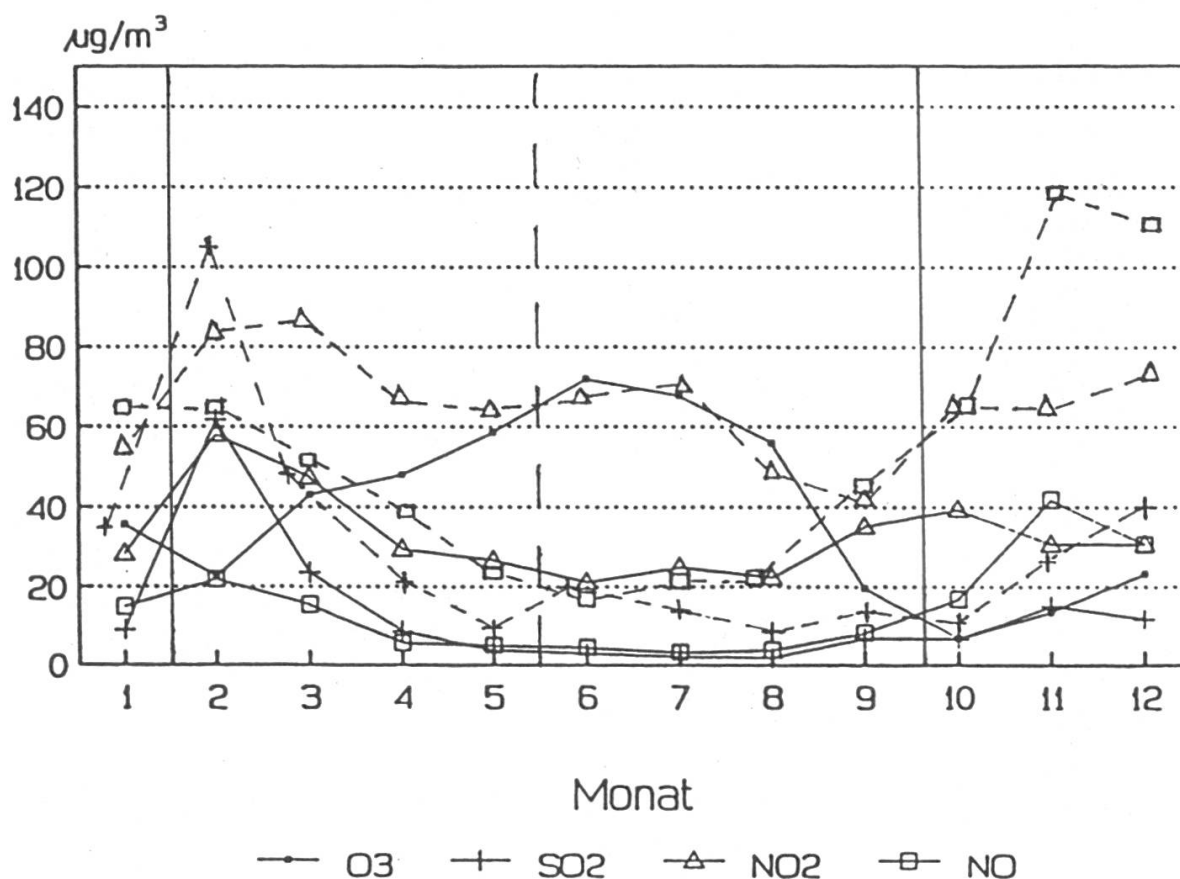


Abbildung 1. Vergleich der Monatsmittelwerte 1986 an O_3 , SO_2 , NO_2 und NO von Birmensdorf (Nullprobe, ausgezogene Linien) und Schwamendingen (gestrichelte Linien).

Im Treibhausversuch wurden die Pflanzen aller Herkünfte und Behandlungsvarianten unterschiedlichen Wasserstress-Niveaus ausgesetzt, indem sie blockweise verschieden lange ohne Wassergabe im Versuch belassen wurden. Aus Platzgründen wurde der Versuch zeitlich in zwei Serien durch-

geführt. Sämtliche Schäden während der Versuchsdauer wurden registriert sowie sämtliche Messgrößen (Saugspannung der Pflanze, Bodenwassergehalt, Nadelwassergehalt) bei der Entnahme aus dem Versuch erfasst. Bis Ende Sommer des Folgejahres wurden die Pflanzen unter natürlichen Umweltbedingungen weiter beobachtet, das Absterben oder teilweise Absterben bonitiert und die Längen der neuen Jahrestriebe gemessen. Parallel zur Austrocknung wurde in einem Transpirationsblock die Transpiration durch wiederholtes Wägen kontinuierlich aufgezeichnet. Die Töpfe waren zu diesem Zweck in Polyäthylenbeutel eingepackt. Zu Beginn der Austrocknungsphase wurden überdies stichprobenweise Tagesgänge des Transpirationswiderstandes (Öffnungszustand der Stomata) mit Hilfe eines Porometers erstellt.

Für alle Versuchspflanzen wurden ferner auch die morphologischen Parameter wie Höhe, Höhenzuwachs und Seitentrieblänge getrennt nach Jahrgängen erhoben. Stichprobenweise wurden ferner Kennwerte der Nadeln wie Anzahl, Länge, Fläche und solche der Wurzeln bestimmt.

Im Laborversuch wurden insgesamt 3350 Triebstücke der vier beteiligten Herkünfte und der verschiedenen Behandlungsvarianten, getrennt nach den Jahrgängen 1984, 1985 und 1986, bearbeitet. Die frisch geschnittenen Triebstücke wurden in vier Exsikkatoren mit drei verschiedenen Stressniveaus (Luftfeuchtigkeitsstufen von 17%, 53% und 70%, übersättigte Salzlösungen), bei konstanter Temperatur und künstlicher Beleuchtung exponiert und der Wasserverlust pro Zeit (Stressvermeidung) durch wiederholte Wägungen ermittelt. Die Wägungen und Wägezeitpunkte wurden von der elektronischen Waage direkt auf einen PC übertragen, laufend durch das Programm auf Plausibilität überprüft und abgespeichert, so dass Fehler trotz dieser grossen Datenmenge möglichst vermieden werden konnten. Die Triebstücke wurden sodann nach unterschiedlichen Expositionszeiten entnommen und ihre Vitalität mit Hilfe von Triphenyltetrazoliumchlorid bonitiert, um den letalen Wassergehalt bestimmen zu können (Stresstoleranz). Die Bestimmung der Vitalität des pflanzlichen Gewebes mit Vitalfärbung hat allerdings keine brauchbaren Ergebnisse erbracht, ebensowenig wie verschiedene andere, in umfangreichen Vorversuchen getestete Methoden.

Detaillierte Angaben zur Versuchsanlage und Methodik sind dem Abschlussbericht (1) zu entnehmen. Er kann, solange Vorrat, bei den Autoren bezogen werden.

Ergebnisse

1. Morphologische Daten, Ernährungszustand, Anfangswassergehalt

Zwischen den vier untersuchten Herkünften bestehen deutliche morphologische Unterschiede, die für die physiologischen Parameter berücksichtigt werden müssen. Die Werte der Herkunft St-Laurent sind für alle erfassten Varia-

blen grösser als jene für Mals, und beide wiederum unterscheiden sich deutlich von Präz und Tschlin (*Tabelle 2*). St-Laurent weist die höchsten Zuwachswerte und die beste assimilatorische Leistung (Test mit CO₂-Fixierung) auf; dies dürfte auf den 300 m tiefer liegenden Herkunftsort zurückzuführen sein. Bei gleicher Höhenlage ihres Herkunftsortes leisten Präz und Tschlin am Versuchsstandort deutlich weniger als Mals, obwohl beide früher austreiben. Mals und St-Laurent erweisen sich hingegen, trotz späterem Austrieb, als deutlich frostempfindlicher als Präz und Tschlin.

Tabelle 2. Morphologische Daten der Gesamtpflanzen (Versuch 1986) — Vereinfachte Zusammenfassung. N = 1500, H: Hohe, M: Mittlere Signifikanz.

<i>Variable</i>	<i>Provenienz</i>	<i>Mittelwert</i>	<i>Signifikanzen</i>
Gesamthöhe 1986 (cm)	1. Mals	29,4	1–2 H/1–3 H/1–4 H
	2. St-Laurent	32,3	2–3 H/2–4 H
	3. Präz	28,2	3–4 H
	4. Tschlin	26,5	
Höhentrieb 1986 (cm)	1. Mals	6,69	1–2 M/1–3 M
	2. St-Laurent	7,21	
	3. Präz	7,47	
	4. Tschlin	7,01	
Seitentrieblänge 1986 (cm)	1. Mals	228,6	1–2 H/1–3 H/1–4 H
	2. St-Laurent	266,8	2–3 H/2–4 H
	3. Präz	159,0	
	4. Tschlin	150,8	
Gesamte Seitentrieblänge bis 1986 (cm)	1. Mals	312,2	1–2 H/1–3 H/1–4 H
	2. St-Laurent	372,8	1–3 H/1–4 H
	3. Präz	222,6	
	4. Tschlin	211,9	
Wurzelhalsdurchmesser (mm)	1. Mals	7,98	1–2 H/1–3 H/1–4 H
	2. St-Laurent	8,91	2–3 H/2–4 H
	3. Präz	7,20	3–4 H
	4. Tschlin	6,87	

Bei der Entwicklungsdynamik zeigen sich nur schwache Einflüsse der Provenienz. Der jährliche Längenzuwachs ist vorwiegend durch die Grösse des Zuwachswertes des Vorjahres bestimmt. Bei St-Laurent und Mals hat zudem der Frost einen Einfluss. St-Laurent zeigt den stärksten Zuwachsverlust nach einem Frostereignis, während Mals davon weniger betroffen ist. Präz und Tschlin erleiden keine sichtbaren Frostschäden. Die Frostepfindlichkeit ist weder von der Pflanzengrösse noch vom Austriebverhalten abhängig, sondern eindeutig herkunftsbedingt. Sie dürfte durch eine unterschiedliche physiologische Entwicklung nach dem Austrieb bedingt sein. Vor allem St-Laurent, in

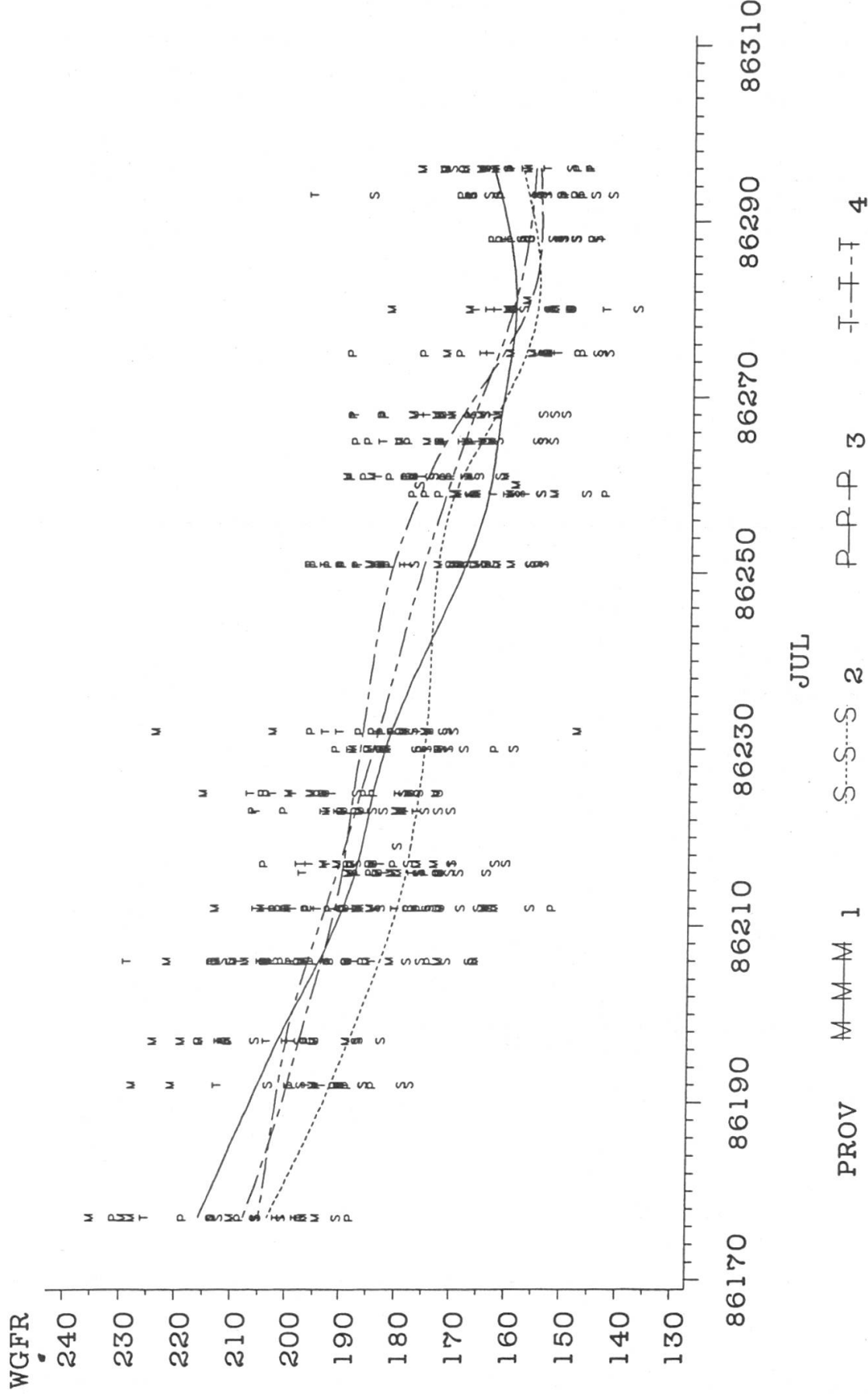


Abbildung 2. Die Entwicklung des Wassergehaltes frischer Triebe (1986) im Jahresverlauf, nach Provenienzen.
y-Achse: Wassergehalt. x-Achse: Jahrestag. M = Mals, S = St-Laurent, P = Präz, T = Tschlin.

geringerem Masse auch Mals, weisen eine wesentlich schnellere Differenzierung bzw. Ausreifung der neuesten Triebe im Jahresverlauf auf. Solche Unterschiede in der zeitlichen Entwicklungsdynamik sind ebenfalls für die physiologischen Messgrößen von Bedeutung (*Abbildung 2*).

Die Düngung zeigt, trotz deutlich besserer Kaliumversorgung der Nadeln, keinen Einfluss auf Zuwachs oder Entwicklungstendenz. Hingegen führt die Luftbelastung bereits nach der relativ kurzen Expositionszeit zu signifikanten Zuwachseinbussen bei St-Laurent, Präz und Tschlin (*Tabelle 3*).

Tabelle 3. Triebzuwachs 1986 nach Provenienz und Luftbelastung 0: Birmensdorf (Nullprobe), 1: Schwamendingen.

<i>Provenienz</i>	<i>Luft</i>	<i>log (Triebzuwachs) 1986</i>	<i>Signifikanzen</i>
Mals	0	5,279	Keine
	1	5,284	
St-Laurent	0	5,348	Mittel
	1	5,255	
Präz	0	5,165	Hoch
	1	5,038	
Tschlin	0	5,095	Hoch
	1	4,980	

Die Analyse der Nadelparameter zeigt, dass die wüchsigen Herkünfte Mals und St-Laurent über längere Nadeln und vor allem über eine grössere Nadeloberfläche verfügen als Präz und Tschlin. Die verschiedenen Jahrestriebe unterscheiden sich allerdings sehr stark in ihren Nadelparametern. Der Einfluss des Entstehungsjahres der Triebe hat auf die Nadelmerkmale einen zehnfach grösseren Einfluss als die Herkunft selbst. Der Spross-Wurzelquotient spiegelt die Verhältnisse der Pflanzengrösse wider. Der grösste Varianzanteil an der Wurzelmasse wird durch das Sprossgewicht erklärt. Ein Einfluss der Herkunft ist nicht feststellbar.

Die Kaliumanalysen der Nadeln zeigen deutlich die Wirkung der Düngung. Tschlin weist bei den ungedüngten und schwach gedüngten Pflanzen einen signifikant höheren Kaliumgehalt in den Nadeln auf. Die übrigen Herkünfte hingegen unterscheiden sich nicht im Kaligehalt, weder bei den ungedüngten noch bei den gedüngten Pflanzen.

Eine varianzanalytische Untersuchung von 378 Wassergehaltsbestimmungen der Nadeln zu Beginn der Versuche ergab keine Abhängigkeiten, weder von der Herkunft noch von den Varianten Luftexposition oder Düngung.

2. Austrocknungsverlauf, Transpiration und Überlebenszeit

Die *Abbildungen 3* und *4* zeigen die Entwicklung der Nadelwassergehalte und der Saugspannung der Topfpflanzen über den gesamten Austrocknungs-

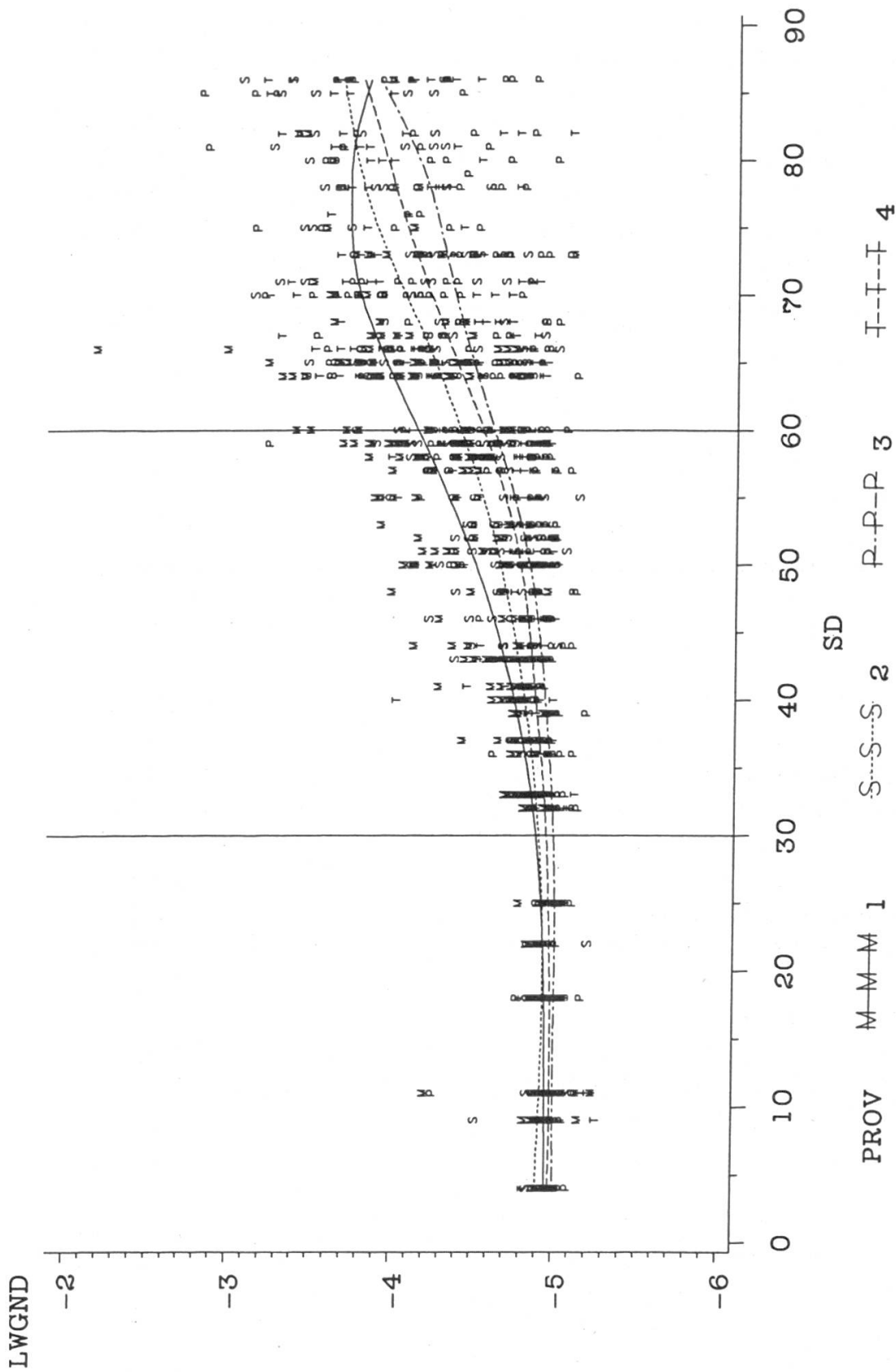


Abbildung 3. Abnahme des Nadelwassergehaltes nach Stressdauer und Provenienz (ohne Berücksichtigung der Kovariablen). y-Achse: Wassergehalt der Nadeln (log). x-Achse: Stressdauer in Tagen. M = Mals, S = St-Laurent, P = Präz, T = Tschlin.

zeitraum. Es ergeben sich deutliche Unterschiede zwischen den Provenienzen. Zu berücksichtigen sind dabei allerdings die unterschiedlichen Einflussfaktoren. Eine schrittweise Regression mit «Dummy Variablen» (Tabelle 4) zeigt die Stärke der verschiedenen Einflussfaktoren auf die Entwicklung der Saugspannung. Am grössten ist der Einfluss der Stressdauer und derjenige der Versuchsserie (unterschiedlicher Verlauf der Temperaturen im Jahresverlauf). Ebenfalls stark ausgeprägt ist der Einfluss der Pflanzengrösse bzw. der Seitentrieblänge. Der Einfluss der Provenienz auf den Saugspannungsverlauf erscheint erst an 5. Stelle; er ist signifikant, jedoch relativ gering. Die Luftexposition hat keine Auswirkung auf den Austrocknungsverlauf. Die Düngung hingegen zeigt die erwartete positive Wirkung; ihre Bedeutung ist jedoch noch geringer als diejenige der Herkunft.

Tabelle 4. Stärke des Einflusses verschiedener Parameter auf die Entwicklung der Saugspannung der Topfpflanzen. Regression mit Dummy-Variablen ($rsq = 0,84$).

Faktor	Quadratsumme	Prob > F	Bemerkung
Stressdauer	651	< 0,1%	
Versuchsserie	28	< 0,1%	
Länge Seitentriebe 85	10	< 0,1%	log
Länge Seitentriebe 86	9	< 0,1%	log
Provenienz	8	< 0,1%	
Topfgewicht Anfang	6	< 0,1%	log
Kalidüngung	2	< 0,1%	
Länge Seitentriebe 84	1	6,3%	
Wurzelhalsdurchmesser	0	16,0%	log
Luftbelastung	0	88,0%	

Nach Elimination der Anfangsunterschiede (Topfgewicht, Pflanzengrösse, Versuchsserie) ergibt sich folgende Reihenfolge in der Austrocknungsgeschwindigkeit zwischen den Herkünften:

Mals > Tschlin = St-Laurent > Präz

Auch eine schrittweise Regression nach dem Nadelwassergehalt ergibt die gleiche Rangfolge der Herkünfte. Mals weist eindeutig den schnellsten Anstieg der Saugspannung und den raschesten Abfall im Nadelwassergehalt auf. Entgegen der Hypothese trocknet sie geringfügig schneller aus als die übrigen Herkünfte. Die Unterschiede zwischen den Provenienzen sind zwar statistisch gesichert, in ihrer Grösse jedoch unbedeutend.

Die Austrocknungstoleranz, das heisst die Fähigkeit, Wassermangel ohne Schädigung zu überstehen, wurde mittels Überlebenszeitanalyse untersucht. Der Versuch von 1985 ergab weder für die Überlebenszeit (Stressvermeidung) noch für den letalen Wassergehalt (Stresstoleranz) signifikante Unterschiede

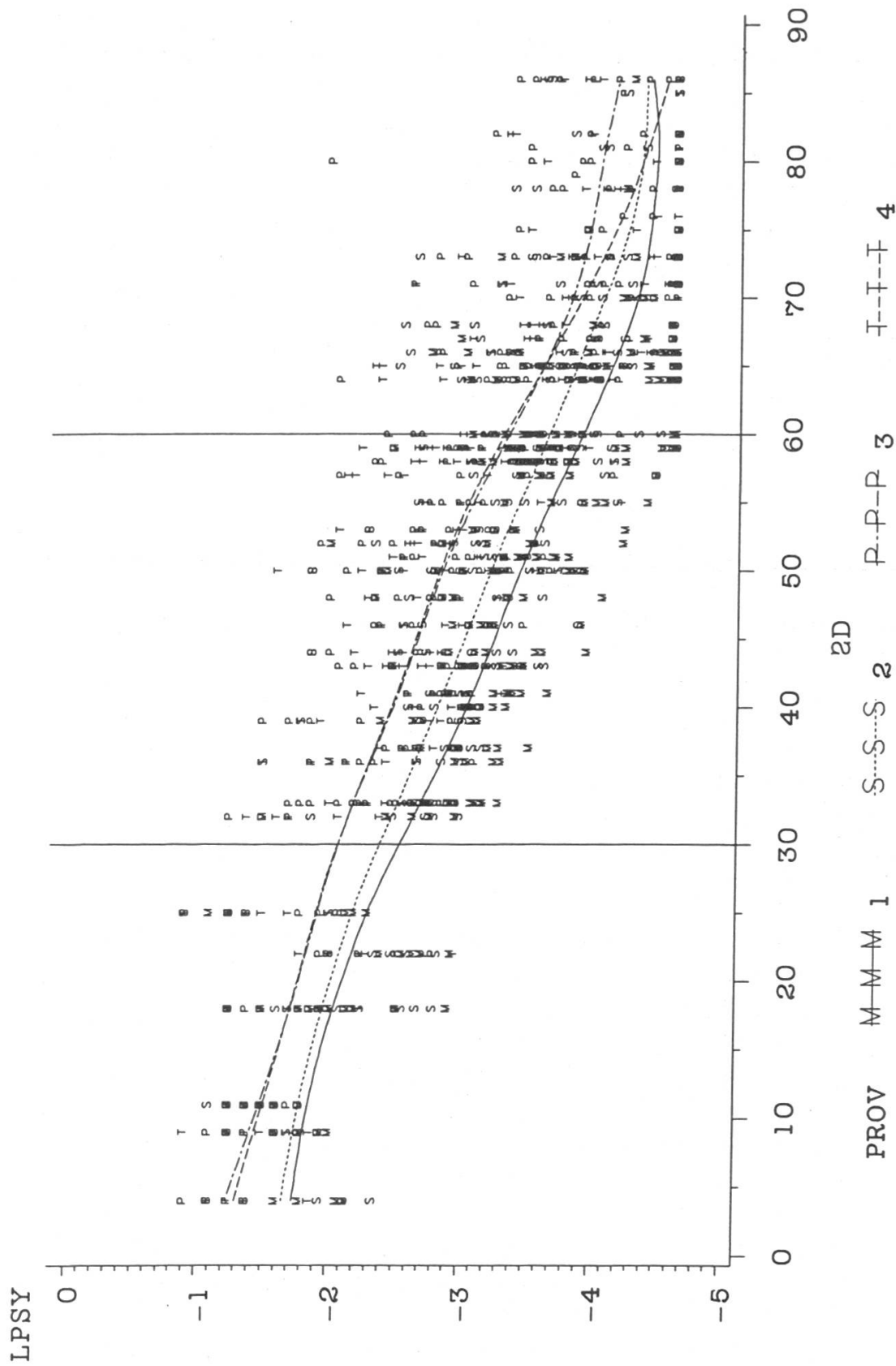


Abbildung 4. Zunahme der Saugspannung nach Stressdauer und Provenienz (ohne Berücksichtigung von Kovariablen).
y-Achse: Saugspannung in bar (log). x-Achse: Stressdauer in Tagen. M = Mals, S = St-Laurent, P = Präz, T = Tschlin.

zwischen den Herkünften. Mals schien allerdings tendenzmässig etwas empfindlicher zu reagieren als St-Laurent, Ausdauer wie Wassergehalt betreffend.

In *Tabelle 5* sind die Ergebnisse der Überlebenszeitanalyse des Hauptversuches von 1986 dargestellt. Die 1985 gefundenen Tendenzen werden bestätigt. In beiden Versuchsserien weist Mals die kürzeste Überlebenszeit auf. Die Reihenfolge für die Überlebenszeit ist:

$$\text{Mals} < = \text{St-Laurent} < \text{Tschlin} < = \text{Prüz}$$

Diese Aussage bleibt auch bestehen, wenn alle Kovariablen, insbesondere die Pflanzengrösse, berücksichtigt werden (*Abbildung 5*). Von den getesteten Faktoren ergibt einzig die Provenienz signifikante, aber geringe Unterschiede. Die Luftbelastung wie auch die Düngung haben auf die Überlebenszeit keinen Einfluss. Die Reihenfolge in der Überlebenszeit ergibt sich unter Berücksichtigung der Kovariablen als:

$$\text{Mals} < = \text{Tschlin} < \text{St-Laurent} < = \text{Prüz}$$

Tabelle 5. Überlebenszeit der Provenienzen im Versuch 1986: Stressdauer in Tagen nach Letalitätsstufen von 25, 50 und 75% (ohne Kovariable wie Pflanzengrösse).

Provenienz	Serie	25%	50%	75%	(Letalität)	Rangfolge
Mals	1	68	78	81	(Tage)	5
	2	65	70	76		1
St-Laurent	1	73	80	85		6
	2	65	71	76		2
Prüz	1	78	85	—		8
	2	70	75	86		3
Tschlin	1	78	81	86		7
	2	70	75	82		3

Im letalen Nadelwassergehalt sind, wie schon im Versuch 1985, keine signifikanten Unterschiede feststellbar. Die Stresstoleranz der Herkünfte ist demnach nicht verschieden. Die kürzere Überlebenszeit von Mals ist allein auf die etwas raschere Austrocknung zurückzuführen. Zwischen letalem Wassergehalt und Austrocknungsgeschwindigkeit besteht im übrigen ein Zusammenhang, der auch durch die Versuche im Labor bestätigt wird. Je rascher die Austrocknung verläuft, desto höher liegt dieser kritische Schwellenwert.

Wird der relative Zuwachs im Folgejahr nach der Austrocknung in Abhängigkeit des effektiv erlittenen Stressniveaus (Wassergehalt) untersucht, so bleibt ausser dem Stressniveau und der Pflanzengrösse im Versuchsjahr (1986) keiner der Faktoren, weder die Provenienz noch die Luft oder Düngung,

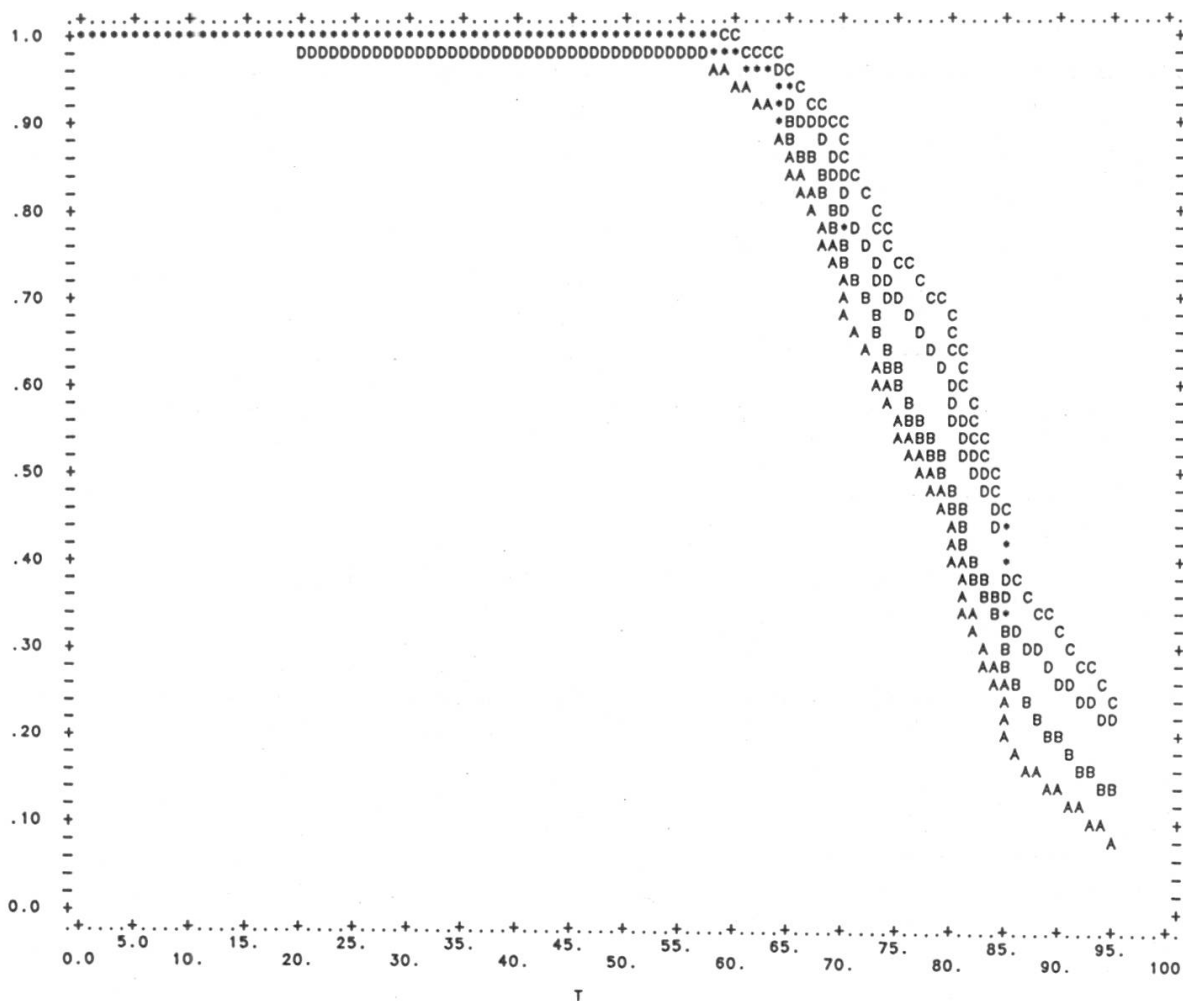


Abbildung 5. Überlebenszeitanalyse mit Kovariable Pflanzengrösse.

y-Achse: Überlebensfunktion. x-Achse: Zeit in Tagen. A = Mals, B = St-Laurent, C = Präz, D = Tschlin.

signifikant wirksam. Auch daraus muss geschlossen werden, dass keine Unterschiede in der Austrocknungstoleranz der Herkünfte bestehen. Die Selektion (Absterben) erfolgt bei allen Herkünften gleich; sie wirkt ausschliesslich in Abhängigkeit von der Pflanzengrösse bzw. von der Wuchskraft des Individuums. Je höher das Stressniveau, um so mehr wuchskräftige Individuen werden eliminiert, was die herkunftsbedingten Grössenunterschiede bei den überlebenden Pflanzen zum Verschwinden bringt.

Die mittlere letale Saugspannung der Pflanzen liegt bei über 100 bar und damit oberhalb der messtechnisch erfassbaren Grenze. Im Bereich zwischen 15 und 100 bar sind lediglich 24% der Versuchspflanzen abgestorben. Die Austrocknungstoleranz der Tanne ist also ausserordentlich gross; sie ist kein ökologisch relevanter Faktor, da solche Verhältnisse in der Natur nicht vorkommen.

Der Verlauf der Transpiration wird stark durch die Pflanzengrösse dominiert. Erschwerend für die Interpretation sind zudem die unterschiedlichen Wasservorräte der Topferde. Eine Varianzanalyse der Topfgewichte bei

Versuchsbeginn ergibt für die Herkünfte Mals und St-Laurent geringere Werte, was auf verschiedene Ursachen (grössere Wurzelmasse, weniger Bodensubstrat, kleinerer Wassergehalt) zurückgeführt werden muss. Das relativ ungünstigere Verhältnis Wasservorrat/Pflanzengrösse führt bei St-Laurent und Mals bereits bei Versuchsbeginn zu einer geringeren relativen Transpiration (*Abbildung 6*). Der Verlauf der Kurven ergibt hingegen keine eindeutigen Hinweise auf Unterschiede in der Transpiration der Provenienzen. Feststellbar ist hingegen eine Reduktion in der Transpiration bei den belasteten Pflanzen von Schwamendingen, sowohl bei den gravimetrisch wie den porometrisch erfassten Werten (*Abbildungen 7 und 8*).

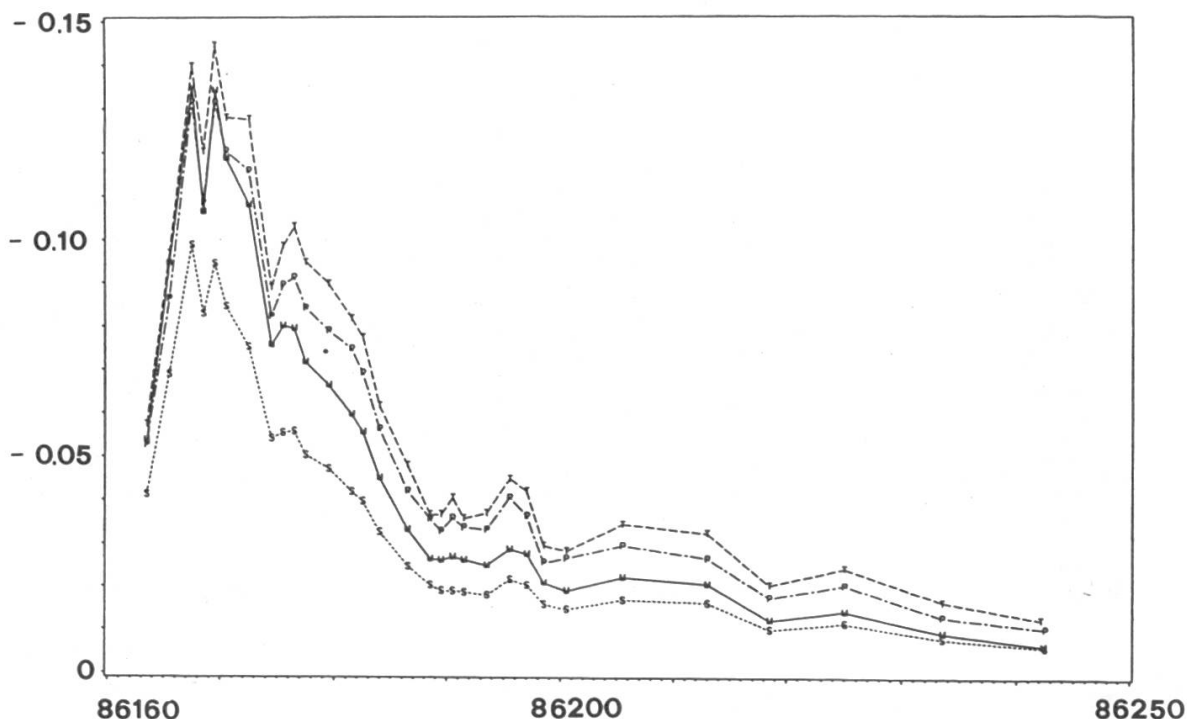


Abbildung 6. Mittlere Tagestranspirationsrate 1986 nach Provenienz.
y-Achse: Wasserverlust in g/Tag/cm (Gesamtlänge). x-Achse: Tag. M = Mals, S = St-Laurent, P = Präz, T = Tschlin.

Einen besseren Einblick in die Transpirationsverhältnisse vermitteln die Versuche mit Zweigstücken im Labor. In einem generellen linearen Modell mit mehr als 3300 Triebstücken wurde der Einfluss der verschiedenen Faktoren auf die Transpiration untersucht (*Tabelle 6*).

Die Quadratsummen (SSQ) zeigen den dominierenden Einfluss der Luftfeuchte im Exsikkator (Stressniveau) und des Triebalters. Die Altersunterschiede machen sich besonders während der stomatären Transpirationsphase bemerkbar. Die Unterschiede in der kutikulären Transpiration sind hingegen — bei Berücksichtigung der Nadelmasse — für die verschiedenen Nadelalter sehr klein. Der Einfluss der übrigen Faktoren wirkt sich ebenfalls vorwiegend im sto-

Tabelle 6. Einfluss der untersuchten Faktoren auf die Transpiration. Quadratsummen (SSQ) und Kleinstquadratmittel (LSM) der klassierten Transpirationswerte (mg/h) des Laborversuches. Nur signifikante Werte angegeben. Exsikkator: 1/2: 17% RH, 3: 70% RH, 4: 57% RH (rel. Luftfeuchte); Alter: 4: 1984, 5: 1985, 6: 1986; T: Zeit im Versuch; Jul: Jahrestag; Luft: 1: belastete Pflanzen, 0: Nullprobe; rsq: R(esidual)-Quadrat.

<i>Zeitspanne</i>	<i>Anzahl Triebe</i>	<i>rsq</i>	<i>Exsikkator</i>	<i>Alter</i>	<i>T</i>	<i>Jul</i>	<i>Herkunft</i>	<i>Luft</i>	<i>Düngung</i>
SSQ	3350	0.56	1200	4100	490	—	370	540	90
0—1 Std.			1: 141	4: 46				0: 133	
LSM-Werte			2: 136	5: 96				1: 105	
(mg/h)			3: 92	6: 171					
			4: 109						
SSQ	3010	0.27	1600	60	11	9	23	5	11
1—2 Std.			1: 68	4: 59					
LSM-Werte			2: 67	5: 56					
(mg/h)			3: 50	6: 66					
			4: 56						
SSQ	2990	0.26	1100	20	—	21	—	—	5
2—3.5 Std.			1: 49	4: 46					
LSM-Werte			2: 41	5: 41					
(mg/h)			3: 33	6: 39					
			4: 38						
SSQ	1635	0.50	74	34	1.6	2.1	—	—	—
3.5—5 Std.			1: 39	4: 40					
LSM-Werte			2: 41	5: 33					
(mg/h)			3: 23	6: 26					
			4: 29						
SSQ	3090	0.47	70	38	14	—	—	—	—
5—14 Std.			1: 31						
LSM-Werte			2: 31						
(mg/h)			3: 19						
			4: 24						

matären Bereich aus, ist aber vergleichsweise ohne Bedeutung. Erkennbar ist die Auswirkung der Reifung der jüngsten Triebe auf die Transpiration (Faktor Jahrestag). Die Düngung wie auch die Herkunft haben praktisch keinen Einfluss. Das Transpirationsverhalten unterscheidet sich also nicht wesentlich zwischen den untersuchten Provenienzen. Deutlich wird hingegen die Wirkung der Luftbelastung auf die stomatäre Transpiration. Die reduzierte Transpiration der belasteten Pflanzen von Schwamendingen bestätigt die bereits im Treibhausversuch gefundenen Ergebnisse (siehe auch *Abbildung 9*).

Offensichtlich ist die Reaktionsfähigkeit der Stomata beeinflusst worden, wobei Unterschiede zwischen den Provenienzen nicht nachweisbar sind.

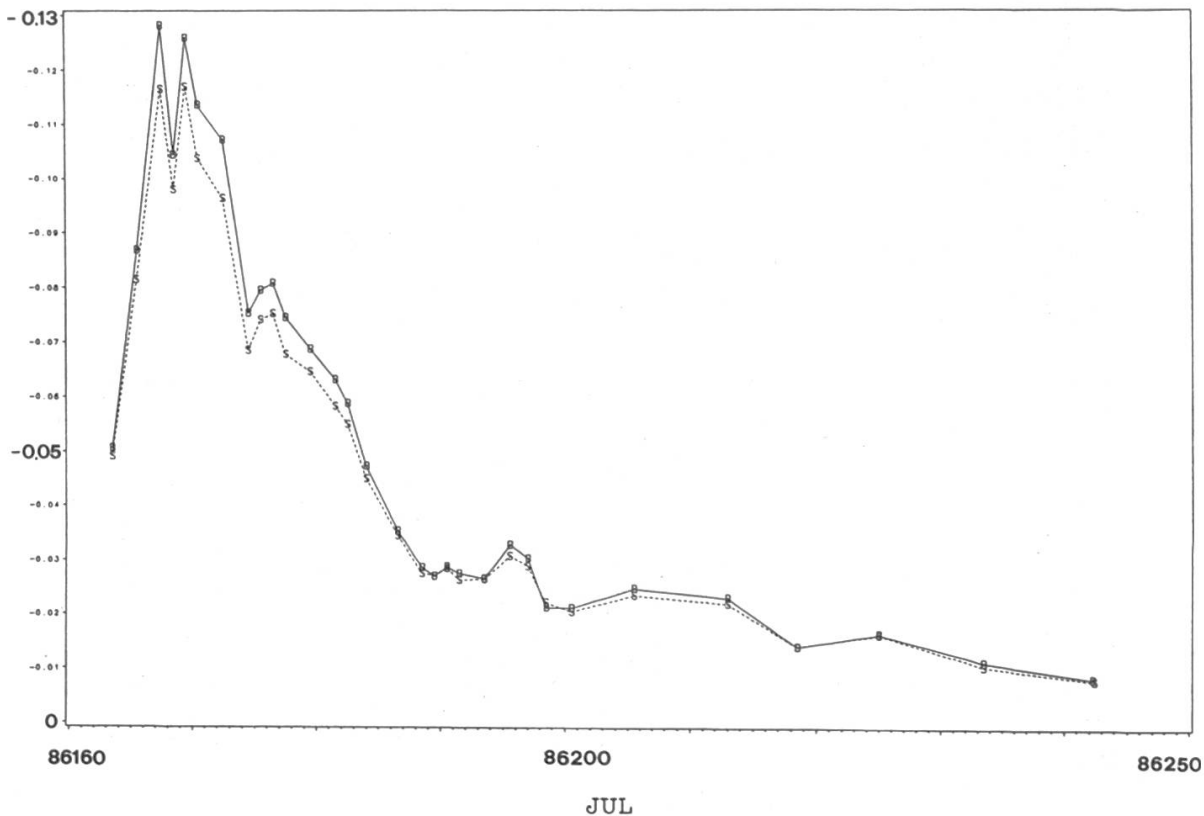


Abbildung 7. Mittlere Tagestranspirationsrate 1986 nach Luftexposition.

y-Achse: Wasserverlust in g/Tag/cm (Gesamtlänge). x-Achse: Tag. S = Belastet, B = Nullprobe.

Diskussion

Nach den Untersuchungen von Kral (6,7) existieren bei der Weisstanne zwei Gruppen mit verschiedenen Verhaltensmustern gegenüber Trockenereignissen. Herkünfte von trockenen Standorten verfügen nach den Ergebnissen von Kral über eine hohe Trockenresistenz bei gleichzeitig hoher Wasserabgabe (Risikotyp mit kleiner Stressvermeidung und grosser Austrocknungstoleranz); Herkünfte von gut wasserversorgten Standorten hingegen zeichnen sich durch eine geringe Trockenresistenz bei gleichzeitig sparsamer Wasserabgabe (grosse Stressvermeidung, kleine Austrocknungstoleranz) aus. Marcet (8) fand ebenfalls ein unterschiedliches Verhalten bei den «Trockentannen» aus dem Wallis im Vergleich mit Herkünften aus Optimumsgebieten. Aufgrund seiner Untersuchungen sollen «Trockentannen» über einen höheren Wassergehalt, eine bessere Austrocknungstoleranz, ein besseres Regenerationsvermögen und ein ausgeglicheneres Transpirationsverhalten verfügen, indem sie bei normaler Wasserversorgung weniger, unter Wasserstress hingegen mehr transpirieren als Herkünfte aus Optimumsgebieten.

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung ergeben hingegen keine oder nur unbedeutende Unterschiede in den untersuchten Resistenzeigenschaften der vier getesteten Herkünfte. Sie zeigen, dass solche Unterschiede, falls wirklich vorhanden, von weitaus komplexerer, feinerer Art sein müssen als bisher angenommen und vermutlich weit weniger stark ausgeprägt sind als erwartet.

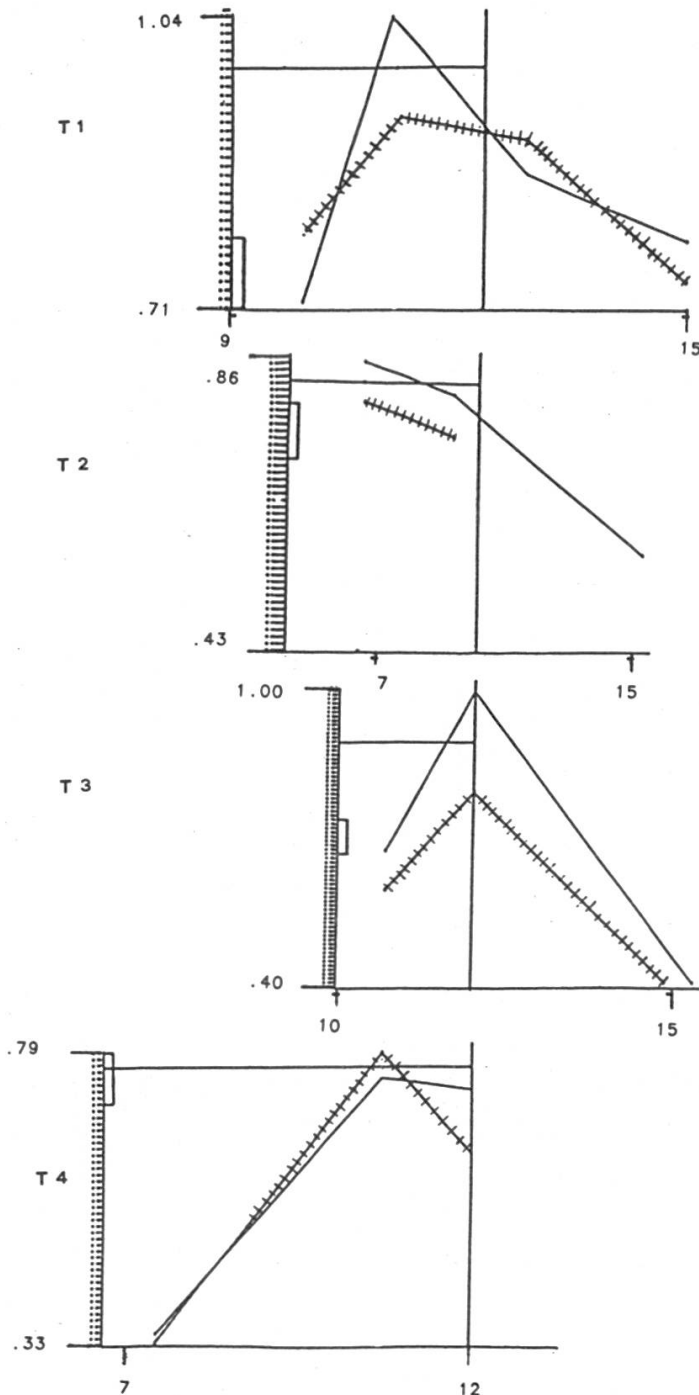


Abbildung 8. Porometrischer Transpirationsverlauf für 4 Messtage.
y-Achse: Transpiration in $\mu\text{g}/\text{Tag}/\text{cm}^2$. x-Achse: Tageszeit. Horizontale Linie: mittlere maximale Transpiration. Vertikale Linie: 12.00 Uhr. Ausgezogene Kurve: Pflanzen von Birmensdorf (Nullprobe). Quergestrichelte Kurve: Pflanzen von Schwamendingen (belastet).

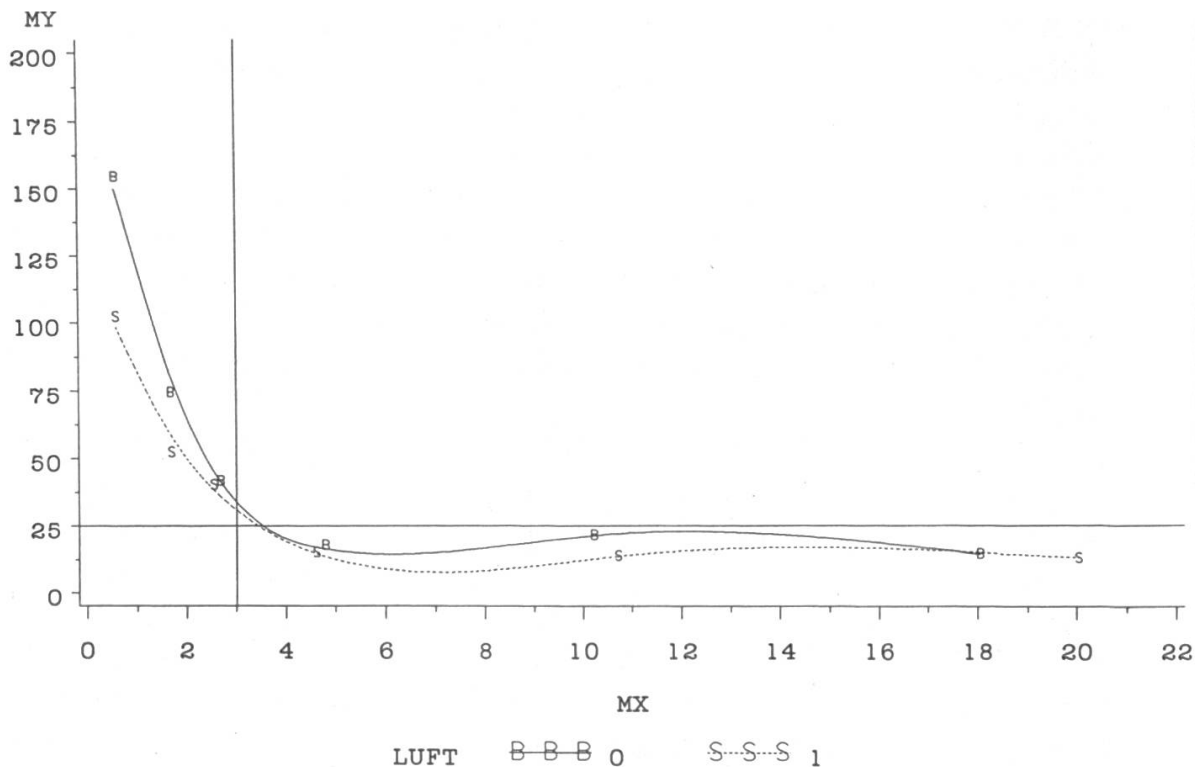


Abbildung 9. Transpirationsrate nach Luftexposition (Laborversuch). Exsikkator: 17% RH, Triebalter 1986. Transpiration in mg/h/g (Trockengewicht). x-Achse: Versuchsdauer in Stunden. N = 160. B = Nullprobe; S = Belastet.

Trotz Wahl einer Herkunft aus einem extrem trockenen Heimatgebiet (trockenster Tannen-Standort in Europa [17]) konnte kein spezifisches, abweichendes Verhalten dieser Provenienz und damit keine Anpassung an die Trockenheit des Herkunftsstandortes festgestellt werden. Das Vorkommen einer besonderen Standortsrasse «Trockentanne» konnte daher nicht bestätigt werden. Weder bei den Mechanismen der Stressvermeidung noch bei der Austrocknungstoleranz zeigt Mals ein abweichendes, an Trockenheit angepasstes Verhalten. Die Fähigkeit zur Stressvermeidung ist im Gegenteil bei ihr etwas geringer als bei den übrigen Herkünften. Die Modellvorstellung, wonach Trockenresistenz auf ökonomischem Umgang mit Wasser beruht (Stressvermeidung), indem durch rasche und frühe Regulation der Stomata der Wasserverlust minimiert wird, muss für die untersuchte Trockenherkunft verworfen werden.

Treibhaus- wie Laborversuch ergeben übereinstimmend, dass das unterschiedliche Transpirationsverhalten zur Hauptsache mit geometrischen, morphologischen Unterschieden (Pflanzengröße, Seitentriebe, Nadelfläche) und entwicklungsphysiologischen Ursachen (Triebalter, Reifungszustand) erklärt werden kann. Wassergehalts- und Saugspannungsuntersuchungen ohne Berücksichtigung dieser Kovariablen sind folglich nicht aussagekräftig. Es ist anzu-

nehmen, dass die gefundenen Unterschiede in den Untersuchungen von Kral (6,7) auf unterschiedliche Pflanzengrößen zurückgeführt werden können. Die Herkünfte Catanzaro, Brixen und Perister sind nach *Laffers* (18) wuchskräftiger als die Vergleichsstandorte Siegsdorf, Gengenbach und Lavarone. Es ist ferner anzunehmen, dass die mit der Schnellwägemethode gefundenen Resultate mit dem unterschiedlichen Ausreifungszustand der Triebstücke zusammenhängen dürften. Die Bedeutung des entwicklungsphysiologischen Zustandes der neugebildeten Jahrestriebe konnte anhand der Laborversuche nachgewiesen werden, etwa für die Provenienz St-Laurent, deren abweichendes Verhalten mit der 300 m tieferen Lage des Herkunftsortes erklärt werden muss.

Dieser Einfluss der Meereshöhe auf den entwicklungsphysiologischen Zustand der Triebe muss auch bei den Ergebnissen von Marcet (8) vermutet werden. Die getestete «Trockentanne» von Chippis (Wallis) stammt von 522 m Meereshöhe und reift daher schneller aus als die Vergleichsherkünfte aus Höhenlagen zwischen 1000 und 1170 m ü.M. Der Höhenunterschied hat sich in diesem Fall offenbar zugunsten der Hypothese ausgewirkt. In den vorliegenden Versuchen hingegen ist die «feuchte» Herkunft St-Laurent durch ihren tieferen Herkunftsort begünstigt worden, so dass sie entgegen der Hypothese weniger schnell austrocknet als die «Trockentanne» von Mals.

Bei Berücksichtigung aller Kovariablen unterscheiden sich die vier Herkünfte nicht wesentlich in den untersuchten Trockenresistenzigenschaften.

Die Feststellung, dass Trockenherkünfte über eine feinere und schnellere Stomatareaktion verfügen, entsprechend weniger Luftschadstoffe aufnehmen und weniger geschädigt werden — wie von Klein (13) und Braun (12) für Fichten-Klone nachgewiesen — kann in dieser einfachen Form für die untersuchten Herkünfte nicht bestätigt werden. In keinem der Versuche ergab sich ein herkunftsbedingter Unterschied in der Reaktion zwischen den belasteten und den unbelasteten Pflanzen. Luftexposition (wie auch Düngung) haben auf den letalen Wassergehalt und die Überlebenszeit bei keiner der Herkünfte einen Einfluss. Im Labor- wie im Treibhausversuch liess sich bereits eine deutliche Wirkung der kurzen, winterlichen Luftbelastung nachweisen. Provenienzbedingte Unterschiede in der Reaktion auf die Luftschadstoffe sind hingegen nicht festzustellen. Im Gegensatz zur weit verbreiteten Auffassung führt die Belastung mit den natürlich vorkommenden Schadstoffkonzentrationen nicht zu einer Beschleunigung des Wasserverlustes (Stomatalähmung), sondern zu einer leicht verminderten Wasserabgabe und einer Reduktion der Assimilation, die sich anhand des Zuwachses nachweisen liess. Die Reduktion der Transpiration beträgt etwa 10% im ersten Viertel und 2,5% über den gesamten Austrocknungszeitraum.

Insgesamt müssen die Ergebnisse dahingehend interpretiert werden, dass mit der verwendeten Methodik keine wesentlichen Unterschiede in den Trockenresistenzigenschaften der Herkünfte festgestellt werden konnten, ebensowenig ein einfacher Zusammenhang zwischen diesen physiologischen

Eigenschaften und der Immissionshärte. Offen bleiben muss, ob mit anderen Methoden differenziertere, komplexere Zusammenhänge nachgewiesen werden könnten.

Die Variabilität der untersuchten morphologischen wie physiologischen Merkmale innerhalb der Herkunft (Population) ist wesentlich grösser als diejenige zwischen den Herkünften. Mit Auslese innerhalb der Population lässt sich infolgedessen mehr erreichen als durch die Wahl von «resistenten» Herkünften.

Die vier untersuchten Provenienzen scheinen, trotz Wahl extremer Herkunftsorte, genetisch ziemlich homogen zu sein. Der extreme Standort hat bei Mals für die untersuchten physiologischen Eigenschaften offenbar zu keinem genetisch fixierten, abweichenden Ökotypen geführt. Eine gewisse genetische Differenzierung aufgrund klimatischer Faktoren des Herkunftsortes (Höhenlage) ist anhand der morphologischen Merkmale hingegen als wahrscheinlich anzusehen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung stehen in Einklang mit einer Vielzahl von neueren Untersuchungen zur genetischen Differenzierung der Weisstanne. Genökologische, morphologische wie physiologische Arbeiten belegen, dass die Tanne — mit Ausnahme der südeuropäischen Herkünfte — über eine geringe Provenienzvariation bzw. über eine kleine genetische Variabilität auf Individual- und Populationsebene verfügt. Im gesamten mittel- und nordosteuropäischen Verbreitungsgebiet scheint die Weisstanne nur sehr schwach ausgeprägte klinale, klimatisch-geographische Variationsmuster über Höhenlage und Breitengrad aufzuweisen bzw. eine geringe Fähigkeit zur Bildung von Ökotypen zu besitzen (19, 20, 21, 22, 23, 24). Isoenzym-Analysen zeigen zudem, dass die meisten Tannenpopulationen des mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes auf ein einziges Refugialgebiet in Zentralitalien zurückgehen (25). Die südeuropäischen Herkünfte hingegen lassen sich nicht nur genetisch deutlich abgrenzen, sie verfügen zudem über abweichende physiologische und morphologische Eigenschaften (19, 20, 24).

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Trocken- und Immissionsresistenz müsste demnach differenziert beantwortet werden. Die beobachtete höhere Immissionsresistenz der südeuropäischen Herkünfte in den Provenienzversuchen scheint weniger eine direkte Folge ihrer besseren Trockenresistenz, sondern vielmehr das Ergebnis ihrer grösseren genetischen Vielfalt zu sein. Die breitere genetische Basis — vor allem auf der Individualebene — ermöglicht es diesen Tannenherkünften offenbar, sich besser an Umweltveränderungen anzupassen (26), was experimentell bestätigt werden konnte (19, 20).

Die vorliegende Untersuchung hat zudem gezeigt, dass Luftfeuchtigkeit und Windgeschwindigkeit einen mehrfach stärkeren Einfluss auf die physiologischen Grössen ausüben als die herkunftsbedingten Unterschiede. Mit artgerechtem, naturnahem Waldbau, mit richtiger Standortwahl und günstiger Gestaltung des Bestandesklimas kann folglich eine wesentlich grössere Wirkung

auf die Stressexposition der Tanne erzielt werden als durch Auswahl der Herkunft.

Der Anbau von «Trockentannen» aus dem mittel- und nordeuropäischen Verbreitungsgebiet lässt aus den genannten Gründen keine waldbaulichen Vorteile erwarten. Der Anbau südeuropäischer Tannen-Herkünfte verspricht gewisse Vorteile. Es braucht dafür zunächst aber weitere Untersuchungen und vor allem mehr Erfahrung anhand von Provenienzversuchen.

Résumé

Résistance du sapin blanc (*Abies alba* Mill.) à la sécheresse et aux immissions Etude préliminaire de quatre provenances

Dans le cadre d'un projet du Fonds national suisse de la recherche scientifique d'une durée de trois ans (programme national de recherche no 14 + «Cycle et pollution de l'air en Suisse»), les caractéristiques de la résistance à la sécheresse de quatre provenances de sapin ont été étudiées. Il s'agissait de déterminer si des provenances issues de régions extrêmement sèches bénéficiaient de caractères héréditaires spécifiques (écotypes). D'autre part, nous avons tenté de mettre en lumière un éventuel lien entre la résistance à la sécheresse et la réaction aux immissions. Les résultats de vastes essais avec des plantes en pots âgées de 5 ans, ainsi qu'avec des fragments de pousses en laboratoire réfutent l'ancienne conception selon laquelle il existe des sapins prétendument «séchards» aux propriétés spécifiques. Quant à la sécheresse et considérant l'ensemble des paramètres physiologiques étudiés, tout au plus d'insignifiantes différences de comportement sont apparues. De même, aucun lien n'a pu être établi entre la résistance à la sécheresse et aux immissions. La variabilité des paramètres analysés au sein de la population est nettement supérieure à celle constatée entre les diverses provenances. La culture de provenances de sapins de régions séchardes ne laisse donc présager aucun avantage sylvicole. Les résultats seront discutés à la lumière de travaux récents en écologie génétique, en physiologie et en morphologie. Ils soutiennent le point de vue selon lequel le sapin blanc d'Europe centrale est génétiquement peu différencié et qu'il ne présente apparemment qu'une tendance modérée à former des écotypes.

Traduction: P. Schneider

Literatur

- 1) Herzog, M., Rotach, P., 1988: Trockenresistenz und Immissionshärte der Weisstanne (*Abies alba* Mill.); Frühtestuntersuchungen mit vier Provenienzen. Nationales Forschungsprogramm 14+: «Lufthaushalt und Luftverschmutzung in der Schweiz». Institut für Wald- und Holzforschung, Fachbereich Waldbau, ETH Zürich, 147 Seiten.
- 2) Larsen, J. B., 1980: *Abies alba*-Provenienzen in Dänemark. In Mayer, H., 1980: 3. Tannensymposium Wien, Waldbauinst. Univ. f. Bodenk. Wien, 78–91.
- 3) Leibundgut, H., 1978: Zur Rassenfrage und Provenienzwahl bei der Weisstanne. Schweiz. Z. Forstwes. 129(8), 687–690.

- 4) Mayer, H., 1973: Bericht über das Tannensymposium 1972 der IUFRO-Arbeitsgruppe Ökosysteme in Dänemark. Schweiz. Z. Forstwes. 124(1), 57–60.
- 5) Mayer, H., Reimoser, F., Kral, F., 1980: Ergebnisse des Internationalen Tannenherkunftsversuches Wien 1967–1978, Morphologie und Wuchsverhalten der Provenienzen. In Mayer, H., 1980: 3. Tannensymposium Wien, Waldbauinst. Univ. f. Bodenk. Wien, 109–138.
- 6) Kral, F., 1980: Untersuchungen zur physiologischen Charakterisierung von Tannenprovenienzen. In Mayer, H., 1980: 3. Tannensymposium Wien, Waldbauinst. Univ. f. Bodenk. Wien, 158–168.
- 7) Kral, F., 1980: Waldgeschichtliche Grundlagen für die Ausscheidung von Ökotypen bei *Abies alba*. In Mayer, H., 1980: 3. Tannensymposium Wien, Waldbauinst. Univ. f. Bodenk. Wien, 158–168.
- 8) Marcet, E., 1971/1972: Versuche zur Dürresistenz inneralpiner «Trockentannen». Schweiz. Z. Forstwes. 122(3), 117–134 und 123(11), 763–766.
- 9) Pelz, E., Materna, J., 1964: Beiträge zum Problem der individuellen Rauchhärte der Fichte. Archiv f. Forstwesen 13(2), 177–210.
- 10) Tzschacksch, O., Vogel, M., Thümmel, K., 1969: Vorselektion geeigneter Provenienzen von *Pinus contorta* Douglas für den Anbau in Rauchschadengebieten des oberen Erzgebirges. Archiv f. Forstwesen 18(9/10), 979–982.
- 11) Schütt, P., Lang, K. J., Margait, D., 1970: Ein Schnelltest zur Ermittlung der individuellen SO₂-Empfindlichkeit bei Kiefer. Forstw. Cbl. 89, 153–161.
- 12) Braun, G., 1977: Die Ursachen der Immissionsresistenz bei Fichte und Folgerungen für die Resistenzzüchtung. Forstw. Cbl. 96, 62–67.
- 13) Klein, B., 1981: Trockenresistenz und Immissionshärte bei Fichte. PhD thesis Univ. München, 190 Seiten.
- 14) Larsen, J. B., 1986: Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne. Forstw. Cbl. 105, 381–396.
- 15) Vincent, G., Kantor, J., 1971: Das frühzeitige Tannensterben, seine Ursachen und Vorbeugung. Cbl. ges. Forstwesen 88(2), 101–115.
- 16) Levitt, J., 1980: Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York, 497 Seiten.
- 17) Karner, A., Kral, F., Mayer, H., 1973: Das inneralpine Vorkommen der Tanne im Vintschgau. Cbl. ges. Forstwesen 90(3), 129–163.
- 18) Laffers, A., 1980: Einige Ergebnisse von Tannen-Provenienzversuchen in der Slowakei. In Mayer, H., 1980: 3. Tannensymposium Wien, Waldbauinst. Univ. f. Bodenk. Wien, 92–97.
- 19) Larsen et al., 1988: Ecophysiological reactions of different provenances of European Silver fir (*Abies alba* Mill.) to SO₂ exposure during winter. Eur. J. For. Path. 18, 44–50.
- 20) Larsen, J. B., Friedrich, J., 1988: Wachstumsreaktion verschiedener Provenienzen der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) nach winterlicher SO₂-Belastung. Eur. J. For. Path. 18, 190–199.
- 21) Larsen, J. B., 1987: Waldbauliche Probleme und Genökologie der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). In Paule, L., Korpel, S., 1988: 5. IUFRO Tannensymposium Zvolen, Hochschule f. Forstw. und Holztechn., Zvolen, 10–19.
- 22) Kormutak, A., 1987: Isoenzyme Polymorphism in Slovak Populations of Silver Fir. In Paule, L., Korpel, S., 1988: 5. IUFRO Tannensymposium Zvolen, Hochschule f. Forstw. und Holztechn., Zvolen, 27–39.
- 23) Petersen, J. E., 1986: Tannensterben – belyst ud fra aedelgranens (*Abies alba* Mill.) genetiske variation. Storopgave, KVL, København.
- 24) Mekic, F., 1988: Gaswechselphysiologische und morphologische Untersuchungen an 5–6jährigen Weisstannen-Provenienzen (*Abies alba* Mill.). PhD thesis Georg-August-Univ. Göttingen, 149 Seiten.
- 25) Bergmann, F., Kownatzki, D., 1987: The genetic variation pattern of silver fir (*Abies alba*) in Europe monitored from enzyme loci. In Paule, L., Korpel, S., 1988: 5. Tannensymposium Zvolen, Hochschule f. Forstw. und Holztechn., Zvolen, 20–26 Seiten.
- 26) Gregorius, H.-R., 1985: Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft; Bericht über 4. Arbeitstagung in Göttingen, 13–22.