

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

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 145 (1994)

**Heft:** 12

**Artikel:** Genetische Inventuren in Beständen der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) : Aspekte der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte

**Autor:** Hussendörfer, Erwin / Müller-Starck, Gerhard

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-766641>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **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. [Voir Informations légales.](#)

### **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. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 19.03.2025

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

# Genetische Inventuren in Beständen der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) – Aspekte der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte

Von *Erwin Hussendörfer* und *Gerhard Müller-Starck*

FDK 165: 174.7 Abies: 182.1

## 1. Einleitung

Genetische Inventuren sind ein unentbehrliches Instrument der modernen forstgenetischen Forschung geworden. Ziel dieser Inventuren ist die Erfassung genetischer Merkmale von Individuen (zum Beispiel Bäume, Jungpflanzen, Samen). Aus den Informationen einer repräsentativen Anzahl von Individuen lassen sich Populationen genetisch charakterisieren und miteinander vergleichen.

Genetische Inventuren verwenden Genmarker. Darunter versteht man phänotypische Merkmale, deren Ausprägung es ermöglicht, Rückschlüsse auf die zugrunde liegende genetische Information zu ziehen. In der forstgenetischen Forschung werden als Genmarker vor allem Isoenzyme verwendet. Neuere molekulargenetische Methoden verwenden DNS-Marker. Die Gruppe Forstgenetik entwickelt diese Verfahren zurzeit in einem EU-Verbundprojekt gemeinsam mit elf anderen Arbeitsgruppen, um sie für genetische Inventuren in Waldbeständen anwenden zu können. Genetische Inventuren verhelfen zu Erkenntnissen über geographische Verteilungsmuster genetischer Information. Sie ermöglichen die präzise Beschreibung genetischer Variation auf der Ebene des Individuums («Heterozygotiegrad»), der Ebene der Population (genetische Vielfalt, Diversität, Differenzierung) oder zwischen Populationen (genetischer Abstand, Differenzierung). Genetische Variation ist die Voraussetzung für die Fähigkeit von Waldbeständen, sich an komplexe, wenig beeinflussbare und nicht prognostizierbare Umweltverhältnisse anzupassen und dadurch zu überleben.

Genetische Inventuren erlauben es, genetische Ressourcen zu charakterisieren, Kriterien für Massnahmen zur Erhaltung genetischer Variation zu erarbeiten und Risikosituationen (Genverlust, Inzucht) zu erkennen. Genetische Konsequenzen anthropogener Einflussnahme (zum Beispiel Immis-

sionsbelastungen, Waldbewirtschaftung) können beschrieben werden. Werden genetische Inventuren in unterschiedlichen Entwicklungsphasen einer Baumpopulation durchgeführt (zum Beispiel Saatgut vs. Altholz), lassen sich zusätzlich Aussagen über die zeitliche oder räumliche Dynamik genetischer Variation treffen (zum Beispiel Selektion, Reproduktion, Genfluss) (*Hattemer et al.* 1993, Kap. 8.8, *Müller-Starck* 1993a, b).

## 2. Genetische Besonderheiten der Weisstanne

Aufgrund der Ergebnisse verschiedener Untersuchungen werden die Anzahl und Typen eiszeitlicher Refugien und die nacheiszeitliche Rückwanderungsgeschichte unserer Baumarten als eine wesentliche Ursache für eine Differenzierung nach morphologischen und genetischen Merkmalen betrachtet (*Hattemer et al.* 1993, Kap. 14.5).

*Larsen* (1986) vermutet bei der Weisstanne eine starke Selektion und genetische Einengung vor oder am Ende der letzten Eiszeit bzw. einen Verlust an genetischer Variation infolge der Rückwanderung aus den Refugialgebieten. Fehlende Anpassungsfähigkeit (das heisst die Potenz, sich auch an künftige, heterogene Umwelten anzupassen) könnte somit unter anderem für eine geringere ökologische Amplitude und verminderte Milieuanpassungsfähigkeit («Mimosenhaftigkeit») der mitteleuropäischen Weisstanne im Vergleich zum Beispiel mit kalabrischen Herkünften verantwortlich sein.

Ergebnisse genetischer Inventuren in Europa zeigten, dass zwischen der Region Süditalien (einschliesslich Kalabrien) und den übrigen Tannenarealen in Europa die grösste genetische Differenzierung vorliegt und die Tanne Kalabriens zusätzliche genetische Varianten besitzt, die in den übrigen Tannenarealen nicht gefunden werden konnten (*Bergmann und Kownatzki* 1988). In Österreich ergaben genetische Untersuchungen an vier Enzymgenorten einen deutlichen West-Ost-Klin, der in Zusammenhang mit der nacheiszeitlichen Rückwanderung gebracht wird (*Breitenbach-Dorfer et al.* 1993).

In der Schweiz wurden bisher noch keine genetischen Inventuren in Weisstannenbeständen durchgeführt, die eine Aussage über eine geographische Variation genetischer Information ermöglicht. Aufgrund der besonderen orographischen Verhältnisse der Schweiz – zum Beispiel zahlreiche hohe, schmale Pässe, die überwunden werden mussten – lässt sich allerdings vermuten, dass im Zusammenhang mit der Rückwanderung nach der letzten Eiszeit eine genetische Differenzierung und auch ein Verlust an genetischer Variation («Flaschenhals-Effekt») stattgefunden hat. Im folgenden soll anhand erster Ergebnisse genetischer Inventuren in Weisstannenbeständen diesen Fragen unter Berücksichtigung der Aspekte der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte nachgegangen werden.

### 3. Lage der Untersuchungsflächen und Durchführung genetischer Inventuren

Für die genetischen Untersuchungen wurden aufgrund der pollenanalytisch rekonstruierten Rückwanderungsgeschichte der Weisstanne elf als autochthon geltende Bestände in der Schweiz ausgewählt, von denen bisher sechs untersucht werden konnten (siehe *Abbildung 1*). Ein weiterer Bestand im benachbarten Vintschgau (Südtirol) wurde ebenfalls bereits beerntet, zwei weitere Beerntungen in Beständen in der Region Savoyen (Frankreich) und im nördlichen Apennin (Italien) sind noch vorgesehen.

In jedem Bestand wurden auf einer Fläche von 10 Hektaren jeweils 100 Bäume systematisch entlang eines Gitternetzes ausgewählt. Von diesen Bäumen wurden Knospenproben geerntet und mittels Stärkegelelektrophorese untersucht. An 14 Genorten, die polymorph waren, also genetisch unterschiedliche Varianten besaßen, konnte somit die genetische Struktur der einzelnen Bestände ermittelt und verglichen werden (*Hussendörfer*, in Vorbereitung).

### 4. Ergebnisse pollenanalytischer Untersuchungen

Ausführliche Darstellungen zur nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte der Weisstanne finden sich bei *Zoller* (1964), *Kral* (1979) und *Burga* (1988, 1994). Im folgenden werden einige Aspekte der Refugialgebiete und Wanderwege angesprochen, die für die genetischen Inventuren bedeutsam sein können.

#### *Refugialgebiete der Tanne*

Als Refugialgebiete während der letzten Eiszeit werden – ausser dem nachgewiesenen Gebiet in den Pontinischen Sümpfen – Refugien auf der Pyrenäen- und der Balkanhalbinsel (*Firbas*, 1949, *Zoller*, 1964, *Kral*, 1979) vermutet.

Für eine Einwanderung in Zentraleuropa – und damit auch in die Schweiz – ist nach *Burga* (1988) der nördliche Mittelmeerraum mit seinem Mosaik aus unterschiedlicher Steppenvegetation und lokal eingesprengten Wäldern massgeblich. Von *Schneider* (1979) wird angenommen, dass die Tanne sogar an Standorten im Tessin überdauern konnte, da sich bereits im Alleröd (10 000 bis 8800 v. Chr.) dort und in der westlichen Poebene Spuren von *Abies* finden lassen.

Aufgrund genetischer Untersuchungen ergaben sich Hinweise, dass mitteleuropäische Tannen hauptsächlich aus Refugialgebieten in Mittelitalien



stammen. Der Einfluss eines mehr westlich gelegenen Refugiums (zum Beispiel Pyrenäen) wird für westliche Teile Deutschlands, der Schweiz und Korsika vermutet (Bergmann und Kownatzki 1988).

### *Wanderwege der Tanne*

Anhand der Ergebnisse von Burga (1988) lassen sich für die Tanne mindestens fünf Einwanderungswege in die Schweiz skizzieren (siehe *Abbildung 1*):

- (A) Oberitalien – Leventina – Lukmanierpass (eventuell auch Gotthard- und Oberalppass) – Vorderrheintal – Region Östliche Voralpen (bis etwa Luzern)
- (B) Savoyen – Forclazpass – Westliche Voralpen – Berner Alpen
- (C) Oberitalien – Simplonpass – Oberwallis
- (D) Französischer Jura – Schweizer Jura – vermutlich Schwarzwald
- (E) Etschtal – Reschenpass – Samnaun

## **5. Ergebnisse genetischer Inventuren**

Die Ergebnisse der genetischen Inventuren in den sechs Versuchsbeständen können wie folgt zusammengefasst werden:

(a) Die genetische Variation – ausgedrückt durch die durchschnittliche Anzahl gefundener Allele pro untersuchten Genort ( $A_L$ ) – ist grösser, als dies aufgrund von Aussagen anderer Untersuchungen erwartet werden konnte. So fanden beispielsweise Bergmann *et al.* (1990) bei der Untersuchung von 45 Weisstannenpopulationen innerhalb Europas durchschnittlich 1,8 Allele pro Genort (bezogen auf zehn Genorte). In den sechs hier untersuchten Populationen lag dieser Wert bei 2,1 Allelen pro Genort (bezogen auf 14 Genorte).

Betrachtet man lediglich die acht Genorte, die beiden Untersuchungen gemeinsam sind, so errechnet sich für die europäischen Populationen der Wert 2,0, während er in der Schweiz bei 2,4 liegt. Dieser Befund ist darauf zurückzuführen, dass hier genetische Varianten (Allele) identifiziert werden konnten, die in der Untersuchung von Bergmann *et al.* (1990) nicht beobachtet wurden (siehe auch Punkt (b)). Eine mögliche Erklärung dafür sind die mit 100 Bäumen vergleichsweise grossen Stichprobenumfänge der hier durchgeführten Untersuchung. Je grösser der Umfang einer Stichprobe ist, desto grösser ist auch die Wahrscheinlichkeit, dass seltene Varianten in der Stichprobe auftreten (Hattemer *et al.* 1993, Kap. 8.8).

Im Vergleich zeigen die  $A_L$ -Werte der sechs Untersuchungsflächen in der Schweiz ebenfalls Unterschiede. Die Werte liegen zwischen 2,0 und 2,2

(bezogen auf 14 Genorte). Dies erklärt sich dadurch, dass nicht alle (seltenen) Allele überall vorhanden sind bzw. durch die Stichprobe erfasst wurden.

(b) Die bisher nur in der Schweiz nachgewiesenen Allele oder Genotypen (vgl. Bergmann *et al.*, 1990, *Konnert*, 1992) beziehen sich vor allem auf die Genorte AP-A, AP-C, AP-D, NADH und PGM (Hussendörfer, in Vorbereitung). Je mehr Varianten vorhanden sind, desto grösser ist auch die genetische Variation. Unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Ressourcen ist allerdings zu beachten, dass diese Varianten meist selten sind, das heisst mit weniger als 5 % auftreten. Sie sind deswegen besonders dem Risiko eines Verlustes ausgesetzt (Hattemer *et al.* 1993, Kap. 12.1–12.3).

(c) Zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen wurden an fünf der 14 polymorphen Genorte, nämlich AP-A, AP-C, AP-D, GOT-B und 6PGDH-A statistisch signifikante Unterschiede hinsichtlich der Allel- bzw. Genotypenverteilung gefunden. Eine deutliche Differenzierung zeigten auch die Werte der gametischen Multilocus-Diversität, die beispielsweise im Untersuchungsbestand «Bondo» im Vergleich zum Untersuchungsbestand «Signau» beinahe dreimal so gross sind (Hussendörfer, in Vorbereitung).

(d) An den Genorten AP-D und MNR-A zeigte die Verteilung der seltenen Allele AP-D1, AP-D3 und MNR-A1 deutliche Unterschiede sowohl hinsichtlich des Auftretens als auch der Häufigkeiten in den bisher untersuchten Beständen siehe *Tabelle 1*).

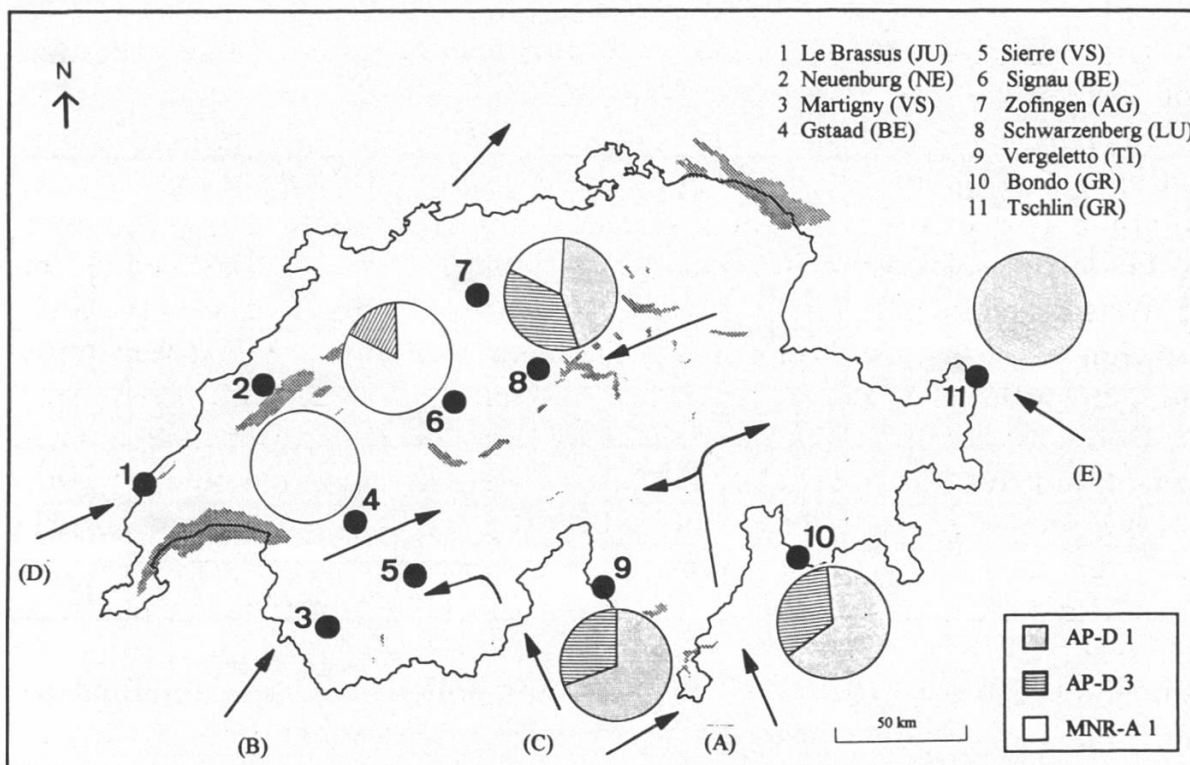


Abbildung 1. Lage der 11 Tannen-Versuchsflächen in der Schweiz. Die Pfeile geben den aufgrund pollenanalytischer Befunde vermuteten Wanderweg der Tanne wieder. Die Kreisdiagramme zeigen geographische Verteilungsmuster der seltenen Allele an den Enzymgenorten AP-D und MNR-A der bisher untersuchten Flächen (Nr. 4, 6, 8, 9, 10, 11).

Das Allel AP-D1 wurde in den Beständen Tschlin, Bondo, Vergeletto und Schwarzenberg beobachtet, wobei eine klinale Abnahme von Südosten nach Nordwesten festzustellen ist. Die beobachteten Häufigkeiten liegen zwischen 8,5 % und 3,5 % (siehe *Tabelle 1*). Bei diesen Häufigkeiten dürfte das Fehlen dieser Variante in den Beständen Signau und Gstaad nicht auf zu kleine Stichprobenumfänge zurückzuführen sein, so dass Rückschlüsse auf die nacheiszeitliche Wanderungsgeschichte der Weisstanne möglich sind (siehe Punkt (6)).

Das Allel AP-D3 wurde in den Beständen Bondo, Vergeletto, Schwarzenberg und Signau gefunden, wobei ebenfalls eine klinale Abnahme der Häufigkeiten von Süden nach Nordwesten zu beobachten ist. Aufgrund der relativ geringen Häufigkeiten (4 % bis 0,5 %) kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass es in den übrigen Beständen vorhanden ist und lediglich durch die Stichprobe nicht erfasst wurde. Weitere Untersuchungen mit grösseren Stichprobenumfängen bzw. in einer grösseren Anzahl von Beständen könnten in diesem Fall zusätzliche Informationen liefern. Das Allel MNR-A1 wurde in den Beständen Gstaad, Signau und Schwarzenberg beobachtet, wobei ein West-Ost-Klin auftritt. Aufgrund der Häufigkeiten (3,5 % bis 1,5 %) wäre es wiederum denkbar, dass diese Variante in den anderen Beständen bei grösseren Stichprobenumfängen noch gefunden werden könnte. Allerdings zeigen genetische Untersuchungen in Weisstannenbeständen in Frankreich und Deutschland (Bergmann und Kownatzki 1988, Konnert 1992), dass diese Variante nur in Westeuropa auftritt und daher ein Zusammenhang mit der nacheiszeitlichen Rückwanderung sehr wahrscheinlich ist.

*Tabelle 1.* Prozentuale Häufigkeiten der Allele an den Enzymgenorten AP-D und MNR-A.

Genort Bestand	AP-D				MNR-A		
	1	2	3	Sa.	1	2	Sa.
Tschlin	8.5	91.5		100		100	100
Bondo	8	88	4	100		100	100
Vergeletto	4.5	93.5	2	100		100	100
Schwarzenberg	3.5	93.5	3	100	1.5	98.5	100
Signau		99.5	0.5	100	2.5	97.5	100
Gstaad		100		100	3.5	96.5	100

## 6. Diskussion der Ergebnisse, verglichen mit pollenanalytischen Befunden der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte

Die Beobachtung einer höheren durchschnittlichen Anzahl von Genen im Vergleich mit Weisstannenpopulationen des benachbarten Auslandes (mit Ausnahme von Tannenpopulationen in Kalabrien) lässt erkennen, dass eine



allgemeine Tendenz zu Genverlust infolge der nacheiszeitlichen Rückwanderung nicht offensichtlich ist. Das Auftreten genetischer Varianten nur in einigen der untersuchten Bestände könnte allerdings mit der nacheiszeitlichen Entwicklung der Weisstannenverbreitung in der Schweiz zusammenhängen (differenzierte Wanderwege).

Die an fünf Genorten gefundenen signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Allel- und Genotypenverteilung können ebenso wie die grosse Differenzierung der gametischen Multilocus-Diversität zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen zweierlei Ursachen haben. Zum einen ist es denkbar, dass diese Verteilungsmuster tatsächlich aufgrund unterschiedlicher nacheiszeitlicher Wanderung entstanden sind und heute noch festgestellt werden können. Sie können aber auch das Ergebnis einer später eingetretenen Fragmentierung sein (zum Beispiel durch eine räumliche Trennung in verschiedenen Tälern). Örtliche Variationsmuster konnten anschliessend dadurch entstehen, dass kein Genaustausch zwischen den räumlich getrennten Populationen mehr stattgefunden hat und genetisch bedeutsame Prozesse (zum Beispiel genetische Drift) wirksam wurden. Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen diesen Befunden und der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte ist daher nicht herzustellen.

Betrachtet man allerdings die Verteilungsmuster dreier selteneren Allele an den Genorten AP-D und MNR-A (siehe *Abbildung 1*), so lässt sich im Vergleich mit pollenanalytischen Befunden und unter dem Vorbehalt der Repräsentativität der Stichproben folgendes feststellen:

- Im Versuchsbestand «Tschlin» findet sich nur die Variante AP-D1 – im Vergleich mit den anderen Flächen am häufigsten – während die Varianten AP-D3 und MNR-A1 fehlen. Dieser Befund könnte Ergebnissen pollenanalytischer Forschung entsprechen, die für die Weisstannen in Tschlin eine separate Einwanderung in die Schweiz aus dem Vintschgau über den Reschenpass annehmen (Route «E» in *Abbildung 1*).
- In den Versuchsbeständen «Bondo» und «Vergeletto» findet sich eine zusätzliche Variante – AP-D 3 –, die auch noch in den Versuchsbeständen «Schwarzenberg» und «Signau» beobachtet wurde. Diese Feststellung könnte ebenfalls im Einklang mit pollenanalytischen Befunden stehen, wonach ein weiterer Wanderweg der Weisstanne aus Oberitalien bis zu den Östlichen Voralpen vermutet wird (Route «A» in *Abbildung 1*).
- Im Versuchsbestand «Gstaad» fehlen die Varianten AP-D1 und AP-D3, es tritt nur die Variante MNR-A1 auf. Diese findet sich ebenfalls in den Beständen «Signau» und «Schwarzenberg». Diese Beobachtung entspricht sowohl pollenanalytischen Befunden hinsichtlich der Einwanderung (Route «B» in *Abbildung 1*) als auch Ergebnissen genetischer Untersuchungen, die bereits aufgrund des Auftretens dieser Variante ein separates Refugialgebiet für Tannenvorkommen in Westeuropa vermuten (Bergmann und Kownatzki 1988).



- In der Region «Schwarzenberg» – «Signau» könnten Route «A» aus dem Süden kommend und Route «B» aus dem Südwesten kommend (siehe *Abbildung 1*) zusammengetroffen sein, da sich im Versuchsbestand «Schwarzenberg» alle drei Varianten finden lassen.

## 7. Schlussfolgerungen und Ausblick

Die ersten genetischen Inventuren in sechs autochthonen Weisstannenbeständen der Schweiz lassen bereits deutliche geographische Variationsmuster genetischer Information bei dieser Baumart erkennen. Die gefundenen Unterschiede zeigen aber auch, dass es notwendig sein wird, eine grössere Anzahl von Beständen in die Untersuchung mit einzubeziehen. Die Ergebnisse werden in erster Linie für die Ausweisung von Genreservaten von grosser Bedeutung sein und die Grundlage bilden, um geeignete Massnahmen zum Schutz genetischer Ressourcen bei der Weisstanne zu entwickeln. Sie können allerdings auch wertvolle Hinweise zum Beispiel für die Ausweisung von Samen-erntebeständen oder zur Auswahl von geeigneten Herkünften bei geplanten Unterbaumassnahmen bzw. Wiederaufforstungen liefern.

Besonders hervorzuheben ist, dass es die gewonnenen Ergebnisse ermöglichen, pollenanalytische Befunde hinsichtlich der eiszeitlichen Refugialgebiete bzw. nacheiszeitlicher Wanderungswege einheimischer Weisstannen nachzuvollziehen. Genetische Inventuren in weiteren Beständen könnten vielleicht pollenanalytische Forschung dort ergänzen, wo diese aufgrund des Fehlens geeigneter Untersuchungsobjekte (zum Beispiel Moore) an ihre Grenzen stösst. In Zukunft werden bei derartigen Fragen verfeinerte molekulargenetische Methoden, die zur Zeit in Entwicklung sind, eine weitere Hilfestellung leisten können.

### Danksagung

Die Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe «Genreservate», mit Herrn Prof. J.-Ph. Schütz und Herrn P. Bonfils (Professur für Waldbau, ETH Zürich) und dem zuständigen Forstpersonal hat die Durchführung dieser Untersuchung entscheidend gefördert. Besonderer Dank gilt Frau M. Müller (Gruppe Forstgenetik, WSL, Birmensdorf) für die Mitwirkung bei den Laboruntersuchungen. Ohne die finanzielle Förderung durch das BUWAL und das Engagement von Herrn Chr. Tranchet hätte dieses Projekt nicht realisiert werden können.

### Résumé

#### **Inventaires génétiques dans les peuplements de Sapins blancs (*Abies alba* Mill.): Rétrospective de la réimmigration postglaciaire des forêts**

Ce travail présente les résultats d'une étude pilote sur la variation génétique des Sapins blancs en Suisse. Il décrit les possibilités d'utiliser les inventaires génétiques et

il évoque les particularités génétiques du Sapin blanc après la réimmigration postglaciaire des forêts. Les résultats des inventaires obtenus jusqu'ici pour six peuplements confirment l'hypothèse selon laquelle la variation génétique ne s'est pas considérablement appauvrie après cet événement. L'analyse de la distribution géographique d'allèles rares débouche sur des résultats qui sont en parfaite concordance avec ceux de l'analyse des pollens.

Les caractéristiques génétiques fournissent des renseignements utiles dans de multiples circonstances. Ils permettent à la fois d'établir la rétrospective de la réimmigration postglaciaire des forêts, de déceler les influences néfastes sur les structures génétiques des peuplements forestiers et de développer des méthodes de protection des ressources génétiques.

Traduction: *Monique Dousse*

#### Literatur

- Bergmann, F.; Kownatzki, D.* (1988): The genetic variation pattern of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) in Europe monitored from enzyme gene loci. In: *Paule, L.; Korpel, S.* (Eds.) 5. IUFRO-Tannensymposium., Zvolen, 21–26.
- Bergmann, F.; Gregorius, H.-R.; Larsen, J. B.* (1990): Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). *Genetica* 82, 1–10.
- Breitenbach-Dorfer, M.; Müller, F.; Hacker, R.; Pinsker, W.* (1993): Genetische Unterschiede heimischer Tannenherkünfte. *Österr. Forstztg.* (2), 9–11.
- Burga, C. A.* (1988): Swiss vegetation history during the last 18000 years. *New Phytol.* 110, 581–602.
- Burga, C. A.* (1994): Quartäre Paläoökologie der Schweiz, im Druck.
- Firbas, F.* (1949): Waldgeschichte Mitteleuropas. 1. Band. Verlag Gustav Fischer, Jena. 480 S.
- Hattemer, H. H.; Bergmann, F.; Ziehe, M.* (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft (2. Aufl.). J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M. 492 S.
- Kral, F.* (1979): Spät- und Postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalysen. Institut für Waldbau an der Universität für Bodenkultur in Wien. 175 S.
- Konnert, M.* (1992): Genetische Untersuchungen in geschädigten Weisstannenbeständen (*Abies alba* Mill.) Südwestdeutschlands. *Mitt. Forstl. Vers.-Forsch.anst. Baden-Württ.* 167. 119 S.
- Larsen, J. B.* (1986): Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). *Forstwiss. Cbl.* 105, 381–396.
- Müller-Starck, G.* (1993a): Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. forst. Vers.anst.* Band 112. 163 S.
- Müller-Starck, G.* (1993b): Forstgenetik in der Schweiz. Anpassungsfähigkeit der Waldbestände bewahren. *Wald Holz* 74 (14), 30–33.
- Schneider, R. E.* (1979): Pollenanalytische Untersuchungen zur Kenntnis der spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte am Südrand der Alpen zwischen Turin und Varese (Italien). *Bot. Jahrb. Syst.* 100 (1), 26–109.
- Zoller, H.* (1964): Zur postglazialen Ausbreitungsgeschichte der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) in der Schweiz. *Schweiz. Z. Forstw.* 115, 681–700.

Gedruckt mit Unterstützung der Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf.

*Verfasser:* Erwin Hussendörfer, dipl. Forstwirt, und Dr. Gerhard Müller-Starck, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), CH-8903 Birmensdorf.