

Erhaltung und Nutzung genetischer Ressourcen im Wald

Die genetische Vielfalt der Weisstanne in der Schweiz

Leidet die «mächtigste» aller einheimischen Baumarten in der Schweiz unter genetischer Verarmung? Könnte hier ein Grund für ihren Rückgang liegen? Diesen und anderen Fragen waren die genetischen Untersuchungen gewidmet, die in den letzten Jahren an der WSL durchgeführt worden sind. Einige Resultate werden vorgestellt. Das Bild der Tanne, über welche in diesem Jahr bereits einige Artikel erschienen sind, soll hier mit einem Beitrag aus genetischer Sicht abgerundet werden.

Als dritthäufigste Baumart im Schweizer Wald ist die Weisstanne in praktisch allen Landesgegenden und Höhenstufen anzutreffen. Sie ist in vielerlei Hinsicht eine wichtige Baumart. Dank ihrer besonderen

Von Marcus Ulber, Patrick Bonfils und Reiner Finkeldey*

ökologischen Eigenschaften fördert sie den Strukturreichtum von Beständen und trägt damit wesentlich zur nachhaltigen Stabilität und Schutzwirkung von Wäldern bei. Mit 24 % Anteil am Stammholzeinschnitt ist die Tanne zudem der zweitwichtigste Rohholzlieferant der Schweiz und hiermit eine interessante Wirtschaftsbaumart [3, 8, 16].

Die Tanne ist in unseren Tannen-/Buchenwäldern und Fichten-/Tannenwäldern heute oft stark untervertreten. Es ist zu befürchten, dass sich diese Situation auch in Zukunft nicht verbessern wird – im Gegenteil. In den 10 Jahren zwischen dem 1. und dem 2. Landesforstinventar LFI (1985–95) konnte festgestellt werden, dass die Tannen immer weniger und immer älter werden: Es fehlt die Verjüngung, die nachhaltige Entwicklung dieser Baumart ist zurzeit nicht gewährleistet. Der starke Wildverbiss in gewissen Regionen der Schweiz hat sicher das Seine zu dieser Entwicklung beigetragen [3, 4].

Die Sorgen der Forstleute mit der Tanne reichen allerdings weit zurück: Bereits im 17./18. Jahrhundert wurden in Europa Schäden in Tannenbeständen beobachtet,

welche im heutigen Sinne dem Phänomen des «Tannensterbens» zugerechnet werden können. Die Gründe für diese Erscheinung werden vielerorts gesucht: Klima, Krankheiten, Schädlinge, Schadstoffbelastung, aber auch für die Tanne ungünstige waldbauliche Verfahren werden als mögliche Ursachen genannt.

Wurde das Tannensterben zunächst vor allem am Nordrand des Verbreitungsgebietes der Weisstanne beobachtet (deutsche Mittelgebirge, Südpolen), breitete es sich im 20. Jahrhundert fast auf das ganze Wuchsgebiet aus. Interessanterweise blieben Vorkommen im Süden und Osten Europas bisher verschont. Auch in der Schweiz sind seit längerem immer wieder Berichte über den Ausfall der Tanne in den Beständen veröffentlicht worden [10, 13].

Liegt es an den Genen?

Immer wieder tauchten Vermutungen auf über genetische Ursachen der Komplexkrankheit «Tannensterben». Dies weckte das Interesse der Genetiker in der Abteilung Biodiversität der WSL. Tatsächlich waren einige Untersuchungen, die zum Teil bis auf den Anfang des 20. Jahrhunderts zurückgehen, zum Schluss gekommen, dass die Tanne bei uns eine geringe Variation bezüglich Wachstum, Frostresistenz und Austriebsverhalten und eine kleine ökologische Amplitude aufweist. Ihre Empfindlichkeit auf drastische Veränderungen der Umweltfaktoren hat der Tanne hierzulande das Prädikat «mimosenhaft» eingebracht. Am südlichen und südöstlichen Rand der Tannenverbreitung (Kalabrien, Balkanhalbinsel),



Abb. 1: Mächtige, alte Weisstannen: leider oft ohne Nachwuchs. Liegt an den Genen?

* Die Autoren arbeiten im Projekt «Erhaltung und Nutzung genetischer Ressourcen im Wald» der Eidg. Forstdirektion. Ihr Arbeitsort ist die Eidg. Forschungsanstalt WSL, 8903 Birmensdorf.

Erhaltung und Nutzung genetischer Ressourcen im Wald

Die Biodiversität umfasst drei Ebenen der Vielfalt: die Vielfalt der Ökosysteme, die Vielfalt der Arten und die genetische Vielfalt. Das Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (Buwal) bzw. die Eidgenössische Forstdirektion unterstützt und fördert seit 10 Jahren Massnahmen und Projekte zur Erhaltung und Nutzung genetischer Vielfalt im Wald. Im neuen Projekt zur «Erhaltung und Nutzung genetischer Ressourcen im Wald» (2000–03) findet diese Politik ihre konsequente Fortsetzung. Ziel ist der Schutz genetischer Vielfalt bzw. die Erhaltung und Förderung der Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen. Damit einher geht die Sicherstellung der Nutzung der spezifischen Eigenschaften genetischer Ressourcen in der Zukunft.

Mit der Ausführung des aktuellen Projektes ist die Eidgenössische Forschungsanstalt WSL in Birmensdorf beauftragt. Das Projekt ist aufgeteilt in einen Forschungsteil und in einen Umsetzungsteil.

Die Forschung liefert Grundlagen zur Beschreibung genetischer Variation im Schweizer Wald. Dabei geht es einerseits um die Erfassung und Quantifizierung genetischer Variation und andererseits um das verbesserte Verständnis der genetischen Systeme ausgewählter Baumarten und des diesbezüglichen Einflusses der Umwelt.

Die Umsetzung erarbeitet Konzepte zur Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald und unterstützt die Kantone und Waldeigentümer in deren Anwendung. Im Vordergrund steht dabei die Ausscheidung von Wäldern von besonderem genetischem Interesse (BGI-Wälder). In diesen Wäldern sollen lokale Populationen mit ihren genetischen Besonderheiten erhalten werden, indem die betreffende(n) Art(en) ausschliesslich natürlich oder mit Material lokaler Herkunft verjüngt wird (werden). Diese Gebiete werden in der forstlichen Planung (WEP, betriebliche Planung) als BGI-Wälder gekennzeichnet, was den Zugang zu Fördermassnahmen des Bundes erlaubt. Bei bestehendem Handlungsbedarf werden besondere Generhaltungsmassnahmen durch den Bund subventioniert.

wo die Weisstanne eine grosse phänologische und morphologische Variation aufweist, sind die beschriebenen Probleme unbekannt. Genetische Faktoren könnten bei der Erklärung solcher Phänomene eine Rolle spielen [6, 13, 14].

Als ökologisch und wirtschaftlich bedeutende, aber empfindliche und unter Druck stehende Baumart wurde die Tanne 1992 in das an der WSL angesiedelte Projekt des Bundes zur «Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald» aufgenommen (s. Kasten).

Unter der Lupe

Zwischen 1993 und 1998 sind an der WSL genetische Untersuchungen zur Tanne durchgeführt worden. Das Ziel bestand in der Beschreibung genetischer Strukturen und der Quantifizierung genetischer Variation innerhalb und zwischen Tannenpopulationen. Die Hauptfragen, die beantwortet werden sollten, lauteten:

- Ist die Tanne in der Schweiz genetisch verarmt?
- Unterscheiden sich Tannenbestände aufgrund der untersuchten Merkmale untereinander?

Regionen	Bestände	Anzahl Allele		Populationsdifferenzierung [%]			
		absolut	pro Genort	CH		nach Regionen	
		M	AL	D _j	ä	D _j	ä
Jura	1 Le Brassus VD	29	2,23	3,9		3,5	
	2 Bretonnières VD	30	2,31	3,7		2,9	
	3 Couvet NE (Südhang)	29	2,23	3,5		3,0	
	4 Couvet NE (Nordhang)	30	2,31	3,5		2,6	
	5 Boudry NE	28	2,15	5,3		3,9	
Durchschnitt		29,2	2,2		4,0		3,2
Mittelland/Voralpen	6 Saanen BE	26	2,00	4,6		4,2	
	7 Signau BE	30	2,31	3,3		2,6	
	8 Vorderwald AG	27	2,08	4,0		4,2	
	9 Schwarzenberg LU	28	2,15	3,4		2,8	
Durchschnitt		27,8	2,1		3,8		3,4
Alpen	10 Martigny VS	27	2,08	4,5		5,0	
	11 Sierre VS	30	2,31	6,3		7,3	
	12 Leuk VS	29	2,23	5,2		6,2	
	13 Präz GR	31	2,38	3,5		3,6	
	14 Bondo GR	29	2,23	5,1		4,9	
	15 Tschlin GR	27	2,08	8,1		8,2	
	16 Bovernier VS	30	2,31	2,3		2,5	
	17 Flims, Laax GR	31	2,38	5,7		5,6	
	18 Sagogn GR	30	2,31	4,3		4,1	
19 Andeer GR	27	2,08	5,0		5,0		
Durchschnitt		29,1	2,2		5,0		5,3
Alpensüdseite	20 Vergeletto TI	28	2,15	4,4		6,2	
	21 Prato (Leventina) TI	30	2,31	6,8		7,1	
	22 Cavagnago TI	29	2,23	6,8		6,3	
Durchschnitt		29,0	2,2		6,0		6,5
Schweiz		28,9	2,2	4,7			

Tabelle 1: 22 Schweizer Tannen-Untersuchungsbestände und Resultate der Isoenzymuntersuchungen. M: Anzahl Allele (13 Genorte); AL: Anzahl Allele pro Genort (13 Genorte); D_j: Populationsdifferenzierung gesamtschweizerisch oder in der Region; ä: Durchschnittliche Populationsdifferenzierung gesamtschweizerisch oder in der Region.

Genetik please ... den Genen auf der Spur

Gene sind Teile des Erbgutes. Das Erbgut ist ein biologischer Informationsspeicher, der Bau und Funktion aller Lebewesen steuert. Auf einem Molekül mit der Form einer verdrehten Strickleiter, der so genannten DNS (Desoxyribonukleinsäure) sind die genetischen Informationen codiert. Ein Gen ist ein Abschnitt auf der DNS und enthält die Informationen für einen bestimmten biologischen Prozess.

Eine wichtige Aufgabe von Zellen ist die Herstellung von Enzymen. Enzyme sind Proteine, chemische Stoffe, welche die meisten biologischen Vorgänge in einem Lebewesen beschleunigen oder überhaupt ermöglichen.

Im Rahmen der hier vorgestellten Studien wurde nicht die DNS selbst analysiert, sondern die Enzyme, die aufgrund der Vorgaben der DNS gebildet werden. Gewisse Enzyme sind nicht bei allen Individuen einer Art absolut identisch, sondern existieren in verschiedenen Varianten, die sich in ihrem Aufbau und/oder ihrer Nettoladung geringfügig voneinander unterscheiden. Man nennt diese Varianten Isoenzyme. Liegen Isoenzyme vor, kann daraus geschlossen werden, dass auch die zugehörige «Produktionsanleitung», das Gen, in verschiedenen Varianten vorkommen muss.

Solche verschiedenen Varianten eines Gens heissen Allele. Wenn Bäume eines Bestandes verschiedene Varianten eines bestimmten Enzyms besitzen, folgt daraus, dass sie am codierenden Genort auf der DNS auch unterschiedliche Allele aufweisen. Man schliesst also bei der so genannten Isoenzymanalyse vom Produkt auf das Rezept.

Alle Messgrössen der beschriebenen genetischen Untersuchungen wurden aus dem Vorkommen und der Verteilung der verschiedenen Allele abgeleitet.

- Haben geographische und standörtliche Faktoren einen Einfluss auf die untersuchten genetischen Merkmale?

Der Grossteil der nachfolgend vorgestellten Resultate stammt von Erwin Hussendörfer (Untersuchung von 18 Schweizer Tannenbeständen plus 2 Populationen aus Italien) [11, 12]. Sie wurden ergänzt durch Analysen von Reiner Finkeldey (Analyse von 4 zusätzlichen Schweizer Beständen), welcher auch für die Kompatibilität aller Ergebnisse besorgt war [7].

Insgesamt wurden 22 Bestände aus dem schweizerischen Verbreitungsgebiet der Tanne untersucht (s. Tabelle 1). Die Auswahl der Bestände und die Beerntung erfolgte nach Absprache mit den lokalen Forstämtern.

- Die Untersuchungsbestände sollten das natürliche Verbreitungsgebiet der Tanne in der Schweiz abdecken,
- soweit bekannt autochthon sein (kein ortsfremdes Saat- oder Pflanzgut enthalten),

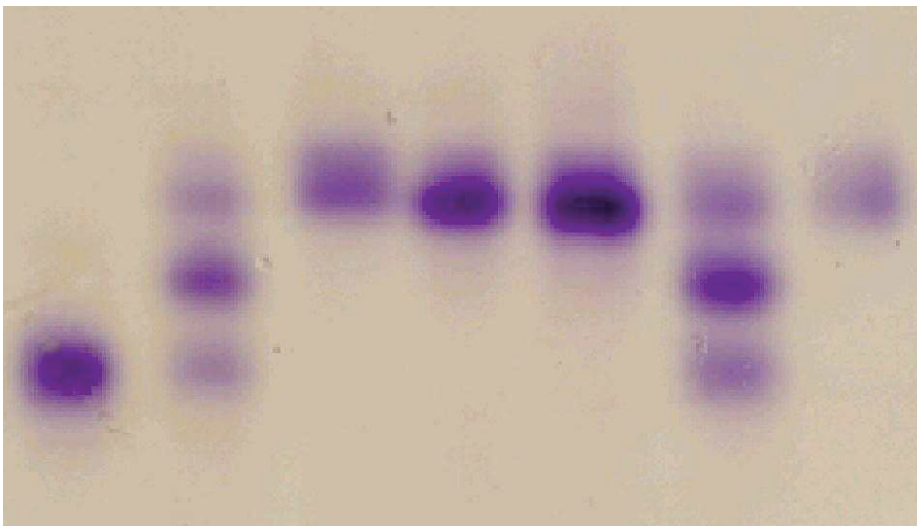


Abb. 2: Ausschnitt mit 7 Tannenproben aus einem Zymogramm. Auf einem Zymogramm werden die in den Proben vorhandenen Isoenzyme eines Enzyms (hier Isocitrat-Dehydrogenase) angefärbt voneinander getrennt sichtbar gemacht. Jede Spalte entspricht einer Probe. Je nach Lage der Isoenzyme (violette Balken) kann auf die vorhandenen Allele geschlossen werden: Einzelner Balken oben = Baum besitzt Allel 3 (4 Proben). Einzelner Balken unten = Baum besitzt Allel 4 (1 Probe). 3 Balken = Baum besitzt Allel 3 und Allel 4 (2 Proben). An diesem Genort wurden insgesamt 5 Allele entdeckt. Die Allele 1, 2 und 5 sind aber sehr selten und tauchen in diesen 7 Bäumen nicht auf.

- mindestens 30 % Tannenanteil aufweisen und
- mindestens 10 ha gross sein.

In jedem Bestand wurde von jeweils 100 Tannen Knospenmaterial beerntet (Stichprobennetz). Die genetischen Untersuchungen wurden im Labor mit Hilfe von Isoenzymanalysen durchgeführt (s. Kasten «Genetik please ...»). 17 Genorte wurden untersucht, an welchen 45 Allele identifiziert werden konnten. An den 13 Genorten, die mehr als ein Allel aufwiesen, konnten 41 verschiedene Allele gezählt werden. Diese bildeten die Basis für die Berechnung der genetischen Kennwerte. Zwei davon werden hier vorgestellt und diskutiert (Zusammenstellung in Tabelle 1).

Keine Information verloren

Genetische Vielfalt wird als Schlüsselgrösse für die Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltbedingungen gesehen (s. auch Kasten «Warum ist die genetische Vielfalt so wichtig?»). Eine der Hypothesen für die Begründung des Tannensterbens bzw. der «Mimosenhaftigkeit» der Tanne lautet deshalb, die Tanne sei in den Gebieten mit Tannensterben genetisch verarmt. Es wird vermutet, dass die Tanne in den eiszeitlichen Refugialgebieten und/oder auf der nacheiszeitlichen Rückwanderung (z. B. Alpenüberquerung) genetische Information verloren hat [13].

Die Menge an genetischer Information bzw. der Grad der Verarmung bemisst sich an der Anzahl vorhandener Allele. Die Zahl der in den untersuchten Beständen an den 13 Genorten gefundenen Allele bewegt sich zwischen 26 (Saanen) und 31 (Präz und Flims/Laax) mit einem Mittel von 28,9 Allelen. Pro Genort konnten somit im Schweizer Durchschnitt 2,2 Allele festgestellt werden (28,9:13). Die Durchschnittswerte der Regionen unterscheiden sich kaum (s. Tabelle 1). Aus diesen Resultaten kann also kein Verlust an genetischer Information der Tanne wegen der Alpenquerung abgeleitet werden.

Andere, nicht an der WSL durchgeführte Untersuchungen an Tannenbeständen in Zentral- und Südeuropa haben bezüglich genetischer Informationsmenge durchwegs Werte in der gleichen Grössenordnung ermittelt, wie sie in der Schweiz gefunden wurden, auch in Gebieten ohne Tannensterben. Aus diesen Resultaten wird damit keine genetische Verarmung der Schweizer Tannen offensichtlich [2].

Anpassung an den Standort dank Differenzierung

Das Mass D_j (Populationsdifferenzierung) beschreibt die Unterschiede zwischen Populationen. Ein D_j -Wert von 5 % zeigt

Warum ist die genetische Vielfalt so wichtig?

Der Samen, aus welchem der Keimling seine Blätter reckt, enthält alle Gene, mit welchen der künftige Baum sein Leben bestreiten muss. Mit diesem unabänderlichen Rucksack an genetischen Informationen muss er unter Umständen über einige hundert Jahre hinweg auf sämtliche Umweltbedingungen und deren Veränderungen vorbereitet sein. Der Baum erlebt während seines Wachstums natürliche Änderungen und Schwankungen etwa der Temperatur, des Lichts und der Wasserverfügbarkeit. Dazu kommen heute noch menschgemachte Einflüsse, die sich auf Luft, Niederschlag und sogar Klima auswirken. Ein Baum, der aufgrund seiner gegebenen genetischen Beschaffenheit über keine genügende physiologische Anpassungsfähigkeit verfügt und solchen Veränderungen nicht gewachsen ist, wird absterben oder ohne Nachkommen bleiben. Deshalb ist es wichtig, dass innerhalb einer Population genetische Vielfalt vorhanden ist. Diese erhöht die Bandbreite an möglichen Reaktionen innerhalb der Population. Bäume, welche den Bedingungen besser angepasst sind, können ihre «erfolgreichen» Gene an ihre Nachkommen weitergeben, sodass sich die Gesamtpopulation mit den neuen Baumgenerationen an die veränderten Umweltverhältnisse anpasst.

Welche Gene und Genkombinationen für eine Baumart in Zukunft von Wichtigkeit sein werden, kann nicht vorausgesagt werden. Möglicherweise bringen sie dem Träger heute keinerlei Vorteile. Deshalb ist es so wichtig, genetische Vielfalt zu erhalten. Eine grosse genetische Vielfalt stellt die «Versicherung» einer Art für die Zukunft dar.

zum Beispiel an, dass die Population sich in 5 % der Allelbesetzungen von einer «fiktiven Durchschnittspopulation» aller übrigen untersuchten Bestände unterscheidet. Die Population in Bovernier widerspiegelt den Schweizer Durchschnitt am besten. Sie weist den tiefsten D_j -Wert auf und unterscheidet sich in nur 2,3 % ihrer Allele vom Durchschnitt aller anderen untersuchten Populationen. Im Gegensatz dazu zeigt der Tannenbestand in Tschlin mit 8,1 % den mit Abstand grössten Differenzierungswert.

Bestandesspezifische Aussagen aufgrund der durchgeführten Untersuchungen sind nur mit grosser Zurückhaltung zu machen. Im Falle von Tschlin scheint eine Ausnahme erlaubt: Von Pollenuntersuchungen her ist nämlich bekannt, dass diese Tannenpopulation einem separaten nacheiszeitlichen Wanderungsweg gefolgt ist [5]. Die eiszeitliche Refugial- und Wanderungsgeschichte wird als wichtiger Faktor genetischer Differenzierung gesehen. In Tschlin scheint sich dies tatsächlich in der besonderen genetischen Struktur der Population auszudrücken.

Generell ist der Unterschied zwischen den Populationen klein und betrifft im Durchschnitt nur 4,7 % der Allele. Diese scheinbar geringen Differenzierungswerte vermögen trotzdem einige interessante Phänomene aufzudecken [11, 12]. Es fällt auf, dass die D_j -Werte in den Regionen, welche sehr heterogene und z.T. extreme Standorte aufweisen (Alpen, Alpensüdseite), deutlich höher sind (5,0 bzw. 6,0) als im Jura (4,0) und im Mittelland (3,8), wo vergleichsweise homogene standörtliche Verhältnisse vorherrschen. Errechnet man die Populationsdifferenzierung für jede Region separat, wird dieser Befund

noch deutlicher: Die Bestände im Jura und im Mittelland erscheinen beim Vergleich unter sich noch weniger differenziert (3,2 bzw. 3,4), während die Unterschiede in den Alpen und Südalpen weiter zunehmen (5,3 bzw. 6,5). Die Vermutung liegt damit nahe, dass die mit den Isoenzymanalysen erfassten genetischen Merkmale tatsächlich die Anpassung der Tannenpopulationen an bestimmte Standortverhältnisse widerspiegeln. Verschiedene Autoren konnten in diesem Zusammenhang Korrelationen von Höhenlage bzw. Exposition mit genetischen Strukturen von Waldbaumpopulationen nachweisen [1, 9, 11, 12, 15, 17].

Allen Personen in der Forstpraxis und im Labor, welche an den Untersuchungen beteiligt waren oder diese in irgendeiner Form unterstützt haben, sei an dieser Stelle für die ausgezeichnete Zusammenarbeit gedankt.

Kurz und bündig ...

Die in der Schweiz untersuchten Tannenbestände zeigen an den 13 analysierten Genorten keine Anzeichen von genetischer Verarmung. Die allelische Vielfalt bewegt sich in der Bandbreite anderer Untersuchungen in Europa. Ein Zusammenhang mit dem Tannensterben oder der scheinbar geringen Anpassungsfähigkeit der Tanne konnte nicht gefunden werden. Die Resultate weisen im Gegenteil auf eine ausgeprägte Anpassung von Tannenpopulationen an den Standort hin. Diese Informationen sollten als Hinweis verstanden werden, bei künstlicher Verjüngung ganz besonders auf die Eignung der verwendeten Herkunft zu achten. Sollten besondere Strategien zur Förderung der

Tanne entwickelt werden, ist dieser Aspekt zu berücksichtigen. Das Programm des Bundes zur Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald wird diesen Erkenntnissen bei der Ausarbeitung seines «Tannen-Netzwerkes» Rechnung tragen. Das Netzwerk sollte also relativ dicht sein und die unterschiedlichen Tannenstandorte berücksichtigen. Dies auch im Hinblick auf die Bereitstellung eines grossen Angebotes an nutzbaren Samenerntebeständen. □

Zitierte und weiterführende Literatur:

- [1] Bergmann, F. (1988): Untersuchungen der genetischen Differenzierung der Fichte in den Seetalen Alpen an Enzym-Loci. FBVA-Berichte 28: 163–172.
- [2] Bergmann, F., Gregorius, H.-R. und Larsen, J. B. (1990): Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to the species' decline? *Genetica* 82: 1–10.
- [3] Brassel, P. und Brändli, U.-B. (1999): Das Schweizerische Landesforstinventar. Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993–1995. Hrsg.: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald Schnee und Landschaft, Birmensdorf; Bundesamt für Umwelt Wald und Landschaft, Bern. Bern/Stuttgart/Wien: Haupt. 442 S.
- [4] Bucher, H.-U. und Duc, P. (1999): Die Weisstanne ist auf dem Rückzug. (Faktenblatt 2, Verbreitung). *WALD und HOLZ* (16): 8–11.
- [5] Burga, C. A. (1988): Swiss vegetation history during the last 18 000 years. *New Phytol.* 110: 581–602.
- [6] Engler, A. (1905): Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. *Mitt. Schw. Anst. Forstl. Versuchswesen* 8: 81–235.
- [7] Finkeldey, R. (1998): Isoenzymanalysen in Tannenbeständen der Schweiz. Unveröffentlichter Bericht.
- [8] Gasser, M. (2000): Die Weisstanne, das Mauerblümchen der Holzwirtschaft. (Faktenblatt 5, Holzverwendung). *WALD und HOLZ* (3): 42–45.
- [9] Holzer, K. (1978): Die Kulturkammerterzung zur Erkennung des Erbwertes bei der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.). 2. Merkmale des Vegetationsablaufs. *Cent.bl. gesamte Forstwes.* 93: 217–236.
- [10] Horndasch, M. (1993): Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.) und ihr tragisches Schicksal im Wandel der Zeiten. Augsburg: Im Selbstverlag. 334 S.
- [11] Hüssendörfer, E. (1997): Untersuchungen über die genetische Variation der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) unter dem Aspekt der In-situ-Erhaltung genetischer Ressourcen in der Schweiz (= Diss. ETH Nr. 11849). *Beih. Schweiz. Z. Forstwes.* 83: 1–151.
- [12] Hüssendörfer, E. (1999): Genetic variation of silver fir populations (*Abies alba* Mill.) in Switzerland. *Forest Genetics* 6 (2): 101–113.
- [13] 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.
- [14] Leibundgut, H. (1974): Zum Problem des Tannensterbens. *Schweiz. Z. Forstw.* 125: 476–484.
- [15] Neale, D. B. und Adams, W. T. (1985): Allozyme and mating-system variation in balsam fir (*Abies balsamica*) across a continuous elevational transect. *Can. J. Bot.* 63: 2448–2453.
- [16] Schwitler, R. und Herrmann, B. (2000): Die Weisstanne ist das Rückgrat vieler Waldökosysteme. (Faktenblatt 3, Waldbau). *WALD und HOLZ* (1): 27–30.
- [17] Stutz, H. P. (1990): Genetische Differenzierung und natürliche Selektionsfaktoren der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) in einem zentralalpiner Gebiet der Schweiz. (Diss. ETH Zürich). 127 S.