

**Genetische Vielfalt und Vernetzung verschiedener
Teilpopulationen von
Corylus avellana L. und *Prunus spinosa* L.
an Wald- und Wegrändern des Sollings**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Stephanie Schmitt
aus Kassel

Göttingen 2003

D 7

Referent: Prof. Dr. Leuschner

Korreferent: Prof. Dr. Bergmeier

Tag der mündlichen Prüfung: 6.11.2003

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Standortbeschreibung	5
2.1	Waldlandschaft Solling	5
2.2	Lage des Sollings	5
2.3	Vegetation und Bewirtschaftung	6
2.4	Geologie und Boden	7
2.5	Klima und Witterung	8
2.6	Beschreibung der Untersuchungsgebiete	12
3	Material und Methoden	14
3.1	Beschreibung der untersuchten Arten	14
3.2	Klimadaten	15
3.3	Auswahl und Kartierung der Probesträucher	15
3.4	Anzucht und Wachstum der Nachkommenschaften	17
3.5	Morphologische Untersuchungen	20
3.5.1	Fruchtmorphologie	20
3.5.2	Blattmorphologie	22
3.6	Phänologische Untersuchungen	24
3.6.1	Frühjahrsaustrieb und Vegetationsabschluss	24
3.6.2	Erfassung der Blühtermine	26
3.7	Genetische Untersuchungen	26
3.7.1	Isoenzymuntersuchungen an <i>In-situ</i> -Populationen	27
3.7.2	Isoenzymanalysen an Nachkommenschaften	30
3.7.3	Vererbungsanalysen	30
3.7.4	Methodik der Stärkegel-Elektrophorese	33
3.7.4.1	Material	33
3.7.4.2	Probenaufbereitung	34
3.7.4.3	Praktische Durchführung	35
3.7.4.4	Quantifizierung genetischer Variation	38
3.8	Untersuchungen zur Reproduktion von <i>P. spinosa</i>	42
3.8.1	Blüte, Fruchtansatz und vegetative Vermehrung	42
3.8.2	Ermittlung potentieller Bestäuber	43
3.9	Statistische Analysen	44

4	Ergebnisse	45
4.1	Struktur, Größe und Alter der <i>In-situ</i> -Populationen	45
4.1.1	<i>C. avellana</i>	45
4.1.2	<i>P. spinosa</i>	46
4.2	Anzucht der Nachkommenschaften	50
4.2.1	Keimverlauf	50
4.2.1.1	<i>C. avellana</i>	50
4.2.1.2	<i>P. spinosa</i>	51
4.2.2	Keimraten	55
4.2.2.1	<i>C. avellana</i>	55
4.2.2.2	<i>P. spinosa</i>	55
4.2.3	Höhenwachstum	58
4.2.3.1	<i>C. avellana</i>	58
4.2.3.2	<i>P. spinosa</i>	59
4.3	Morphologische Untersuchungen	62
4.3.1	Fruchtmorphologie	62
4.3.1.1	<i>C. avellana</i>	62
4.3.1.2	<i>P. spinosa</i>	67
4.3.2	Blattmorphologie	72
4.3.2.1	<i>C. avellana</i>	73
4.3.2.2	<i>P. spinosa</i>	75
4.4	Vegetationsabschluss und Frühjahrsaustrieb	78
4.4.1	<i>P. spinosa</i>	78
4.4.2	<i>C. avellana</i>	85
4.5	Genetische Untersuchungen	89
4.5.1	Identifizierung von Isoenzym polymorphismen	89
4.5.1.1	<i>C. avellana</i>	89
4.5.1.2	<i>P. spinosa</i>	93
4.5.2	Vererbungsanalysen von Isoenzym-Phänotypen	98
4.5.2.1	<i>C. avellana</i>	98
4.5.2.2	<i>P. spinosa</i>	99
4.5.3	Isoenzymatische Variation	101
4.5.3.1	<i>C. avellana</i>	101
4.5.3.2	<i>P. spinosa</i>	107
4.5.4	Genfluss von <i>P. spinosa</i>	117

4.6	Generative und vegetative Vermehrung von <i>P. spinosa</i>	124
4.6.1	Blüte, Fruchtansatz und Polykormonbildung	124
4.6.2	Potentielle Bestäuber	130
5	Diskussion	137
5.1	Keimung und Wachstum	137
5.2	Morphologische Variation	142
5.3	Phänologische Variation	148
5.4	Isoenzymatische Variation	150
5.5	Reproduktion und Genfluss	159
6	Zusammenfassende Diskussion und Schlussfolgerungen für die Praxis	171
6.1	Sind die beobachteten intraspezifischen Unterschiede der isoenzymatischen, morphologischen und phänologischen Merkmale auf genetische Variation zurückzuführen oder unterliegen sie der adaptiven Modifikation durch Umwelteinflüsse?	171
6.2	Abschließende Bewertung der beobachteten genetischen Vielfalt bei <i>P. spinosa</i> und <i>C. avellana</i> , Einschätzung von Gefahrenpotentialen sowie Konsequenzen für die naturschutzfachliche und forstliche Praxis	177
7	Zusammenfassung	182
8	Summary	185
9	Literaturverzeichnis	187
10	Anhang	199

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.1:	Lage des Sollings im Großraum [Quelle: NFP, 1996]	6
Abb. 2.2:	Flächenanteil der Baumarten im Solling	7
Abb. 2.3:	Tagesmittelwerte, -minima und -maxima der Luft-Temperatur [°C] im Jahr 2001 in den Untersuchungsgebieten Vahle (Station Dicklinge), Hellental (Station Sollingwiese) und auf der Versuchsfläche	10
Abb. 2.4:	Tägliche Niederschlagsverteilung und Jahressumme im Jahr 2001 in den Untersuchungsgebieten Vahle (Station Dicklinge), Hellental (Station Sollingwiese) und auf der Versuchsfläche	11
Abb. 2.5:	Untersuchungsgebiete „Hellental“ und „Vahle“ im Abteilungsnetz der Forsteinrichtung	12
Abb. 3.1:	Erläuterungen und Messrichtungen für Früchte von <i>P. spinosa</i> nach KÖRBER-GROHNE (1996)	22
Abb. 3.2:	Untersuchte Blattmerkmale am Beispiel <i>C. avellana</i>	23
Abb. 3.3:	Standorte der Luftelektoren (F1-F2, Ü, W1-W5) im Untersuchungsgebiet Vahle	43
Abb. 4.1:	Strauchalter von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Vahle	45
Abb. 4.2:	Strauchalter von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Hellental	46
Abb. 4.3:	Multilocus-Genotypen von <i>P. spinosa</i> (n=57) im Untersuchungsgebiet Vahle	48
Abb. 4.4:	Multilocus-Genotypen von <i>P. spinosa</i> (n=22) im Untersuchungsgebiet Hellental	48
Abb.4.5:	Keimverlauf von <i>C. avellana</i> aus den Herkunftsgebieten Vahle und Hellental in Abhängigkeit der Boniturtermine	51
Abb. 4.6:	Keimrate von <i>P. spinosa</i> aus den Herkunftsgebieten Vahle und Hellental an verschiedenen Boniturterminen	52
Abb. 4.7:	Anteil aufgelaufener Pflanzen von <i>P. spinosa</i> aus den Herkunftsgebieten Vahle und Hellental zu verschiedenen Boniturterminen (Anzahl Keimlinge am letzten Boniturtermin=100%)	52
Abb. 4.8:	Anteil gekeimter Pflanzen je <i>P. spinosa</i> -Nachkommenschaft [%] aus den Herkünften Vahle (Genotyp-Nr. 1-57) und Hellental (58-79) an den beiden ersten Bonitur-Terminen	54
Abb. 4.9:	Unterschiedliche Auflaufergebnisse von Nachkommenschaften verschiedener <i>C. avellana</i> - (oben) und <i>P. spinosa</i> -Individuen (unten)	55
Abb. 4.10:	Keimprozent der Nachkommenschaften von <i>P. spinosa</i> je ML-Genotyp aus den Herkunftsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	57
Abb. 4.11:	Pflanzenhöhe der <i>C. avellana</i> -Sämlinge aus den Herkünften Vahle und Hellental nach einer (März 2002) und zwei (Nov. 2002) Vegetationsperioden	58
Abb. 4.12:	Pflanzenhöhe der einjährigen <i>P. spinosa</i> -Sämlinge aus den Herkünften Vahle und Hellental nach einer (März 2002) und zwei (Nov. 2002) Vegetationsperioden	59
Abb. 4.13:	Mittlere Pflanzenhöhen und Standardabweichungen der <i>P. spinosa</i> -Nachkommenschaften aus dem Untersuchungsgebiet Vahle (Genotyp-Nr. 1-57) und Hellental (58-79) nach einer (März 2002) und zwei Vegetationsperioden (Nov. 2002)	61

Abb. 4.14:	Variation von Form und Größe der Früchte von <i>C. avellana</i> (oben) und <i>P. spinosa</i> (unten rechts) sowie der Steinkerne von <i>P. spinosa</i> (unten links).	62
Abb. 4.15:	Einteilung der Population von <i>C. avellana</i> nach Talabschnitten (Teilpopulationen Vahle 1-5) im Untersuchungsgebiet Vahle	65
Abb. 4.16:	Einteilung der Population von <i>C. avellana</i> nach Talabschnitten (Teilpopulationen Helle 1-4) im Untersuchungsgebiet Hellental	65
Abb. 4.17:	Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter der Berücksichtigung aller Fruchtvariablen von <i>C. avellana</i> für die Teilbereiche 1-5 im Untersuchungsgebiet Vahle	66
Abb. 4.18:	Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter der Berücksichtigung aller Fruchtvariablen von <i>C. avellana</i> für die Teilbereiche 1-4 im Untersuchungsgebiet Hellental	67
Abb. 4.19:	Prozentuale Verteilung der Früchte von <i>P. spinosa</i> in Abhängigkeit vom Reifegrad in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental zum Zeitpunkt der Ernte im September 2000	68
Abb. 4.20:	Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Berücksichtigung aller erhobenen Fruchtmerkmale von <i>P. spinosa</i> . Die blauen Kreise geben die Lage der Gruppenmittelpunkte (ML-Genotypen, Nr. 58-79) an.	70
Abb. 4.21:	Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Berücksichtigung aller erhobenen Steinkernmerkmale von <i>P. spinosa</i> . Die blauen Kreise geben die Lage der Gruppenmittelpunkte (ML-Genotypen, Nr.58-79) an.	72
Abb. 4.22:	Unterschiedliche Blattformen von <i>C. avellana</i> (oben links) und <i>P. spinosa</i> (oben rechts) sowie verschiedene Ausfärbungen der Blätter von <i>C. avellana</i> (unten)	73
Abb. 4.23:	Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Berücksichtigung aller erhobenen Blattmerkmale von <i>P. spinosa</i> . Die blauen Kreise geben die Lage der Gruppenmittelpunkte (ML-Genotypen, Nr.58-79) an.	77
Abb. 4.24:	Tagesmittelwerte, Minimum und Maximum der Luft-Temperatur [°C] zum Zeitpunkt der Knospenbildung	78
Abb. 4.25:	Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 5 vom Vegetationsabschluss von <i>P. spinosa</i> für die Herkünfte Vahle und Hellental	79
Abb. 4.26:	Mittlere Rangzahlen vom Abschluss- und Austriebsverhalten sowie Vegetationszeiten der <i>P. spinosa</i> -Nachkommenschaften aus Vahle (1-57) und Hellental (58-79)	82
Abb. 4.27:	Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 7 vom Austrieb von <i>P. spinosa</i> für die Herkünfte Vahle und Hellental	83
Abb. 4.28:	Tagesmittelwerte, Minimum und Maximum der Luft-Temperatur [°C] zum Zeitpunkt des Austriebes von <i>P. spinosa</i>	84
Abb. 4.29:	Erneutes Aufbrechen der Knospen von <i>C. avellana</i> im September 2001	85
Abb. 4.30:	Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 3 vom Abschluss von <i>C. avellana</i> für die Herkünfte Vahle und Hellental	86
Abb. 4.31:	Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 5 vom Austrieb von <i>C. avellana</i> für die Herkünfte Vahle und Hellental	88
Abb. 4.32a:	Zymogramme der Enzymsysteme ADH, AAT, MDH und 6-PGDH von <i>C. avellana</i>	90
Abb. 4.32b:	Zymogramme der Enzymsysteme SKDH und PGI von <i>C. avellana</i>	91

Abb. 4.33a:	Zymogramme der Enzymsysteme IDH, 6-PGDH und PGI von <i>P. spinosa</i>	94
Abb. 4.33b:	Zymogramme der Enzymsysteme MDH, ADH und LAP von <i>P. spinosa</i>	95
Abb. 4.34a:	Allelbesetzung an den Genorten IDH und ADH der Muttersträucher von <i>P. spinosa</i> (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle	109
Abb. 4.34b:	Allelbesetzung an den Genorten MDH-A und -B der Muttersträucher von <i>P. spinosa</i> (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle	110
Abb. 4.34c:	Allelbesetzung an den Genorten 6-PGDH-A und -B der Muttersträucher von <i>P. spinosa</i> (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle	111
Abb. 4.34d:	Allelbesetzung am Genort LAP der Muttersträucher von <i>P. spinosa</i> (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle	112
Abb. 4.35a:	Allelbesetzung an den Genorten IDH, ADH, MDH-A und -B der Muttersträucher (Nr. 1-22) von <i>P. spinosa</i> im Untersuchungsgebiet Hellental	114
Abb. 4.35b:	Allelbesetzung an den Genorten 6-PGDH-A, -B und LAP der Muttersträucher (Nr. 1-22) von <i>P. spinosa</i> im Untersuchungsgebiet Hellental	115
Abb. 4.36a:	Relative Allelhäufigkeiten der Nachkommenschaften von <i>P. spinosa</i> aus den Talabschnitten (1-5) im Vergleich mit den mittleren Allelhäufigkeiten aller Nachkommen (Nk _{ges.}) und der <i>In-situ</i> -Population (Mu – Muttersträucher) des Untersuchungsgebietes Hellental an den Genorten IDH und ADH-A	121
Abb. 4.36b:	Relative Allelhäufigkeiten der Nachkommenschaften von <i>P. spinosa</i> aus den Talabschnitten (1-5) im Vergleich mit den mittleren Allelhäufigkeiten aller Nachkommen (Nk _{ges.}) und der <i>In-situ</i> -Population (Mu – Muttersträucher) des Untersuchungsgebietes Hellental an den Genorten MDH-A, MDH-B, 6-PGDH-A, 6-PGDH-B und LAP	122
Abb. 4.37:	Mittlere Boniturnoten der Blüte von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	124
Abb. 4.38:	Tagesmittelwerte der Luft-Temperatur [%] während der Blütezeit von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	125
Abb. 4.39:	Unterschiedliche Blüh-Zeitpunkte von <i>P. spinosa</i> -Individuen am selben Standort	126
Abb. 4.40:	Rangzahl der Blüte und mittlerer Fruchtansatz der Multilocus-Genotypen von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr.1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	127
Abb. 4.41:	Relative Häufigkeiten [%] der Boniturnoten 1 bis 4 (keine bis sehr starke Ausprägung) von den Parametern Blütenansatz, vegetative Verjüngung und Beschattungsgrad der <i>In-situ</i> -ML-Genotypen von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	128
Abb. 4.42:	Relative Häufigkeit [%] der Boniturnoten 1 bis 4 (kein bis sehr guter Fruchtansatz) der <i>In-situ</i> -ML-Genotypen von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	129

Abb. 4.43:	Anzahl gefangener Insekten an den Standorten F1, F2, Ü und W1 bis W5 und mittlere Temperatur der wöchentlichen Fangzeiträume (T_{max} : mittlere maximale Temperatur, T_{min} : mittlere minimale Temperatur; T_m : mittlere Tagesmitteltemperatur)	131
Abb. 4.44:	Relativer Anteil der faunistischen Ordnungen aus den Eklektorfängen (alle Termine) an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)	132
Abb. 4.45:	Individuenzahlen der acht häufigsten Coleopteren-Familien an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)	133
Abb. 4.46:	Individuenzahlen der acht häufigsten Dipteren-Familien an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)	134
Abb. 4.47:	Individuenzahlen der sieben häufigsten Hymenopteren-Familien an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)	135
Abb. 5.1:	Muttersträucher von <i>C. avellana</i> mit „Bluthasel“-Nachkommen im Untersuchungsgebiet Vahle	164
Abb. 6.1:	Unterschiedliche Pigmentierung einzelner Blütenteile von <i>P. spinosa</i>	171
Abb. 10.1:	Mittlere Blattlängen und -breiten der <i>P. spinosa</i> -Nachkommenschaften aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	200
Abb. 10.2:	Verhältnis von Blattlänge zu -breite sowie Abstand des Stielansatzes zur maximalen Breite der <i>P. spinosa</i> -Nachkommenschaften aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	201
Abb. 10.3:	Blattstiellänge und mittlere Anzahl von Blattadern der <i>P. spinosa</i> -Nachkommenschaften aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	202
Abb. 10.4:	Fruchtlänge und -breite der <i>In-situ</i> -ML-Genotypen von <i>P. spinosa</i> aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	203
Abb. 10.5:	Verhältnis von Fruchtbreite zu -länge sowie Fruchtgewicht der <i>In-situ</i> -ML-Genotypen von <i>P. spinosa</i> aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	204
Abb. 10.6:	Steinkern-Länge und -Breite der <i>In-situ</i> -ML-Genotypen von <i>P. spinosa</i> aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	205
Abb. 10.7:	Verhältnis von Steinkern-Breite zu -Länge sowie Steinkern-Gewicht der <i>In-situ</i> -ML-Genotypen von <i>P. spinosa</i> aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)	206

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1:	Klimadaten der Wuchsbezirke Solling-Vorland, Unterer Solling und Hoher Solling	9
Tab. 2.2:	Mittelwert (T_m), Minimum (T_{min}) und Maximum (T_{max}) der Luft-Temperatur im Beobachtungsjahr 2001, sowie jährliche Niederschlagssumme (N_d) und Höhe über NN in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental und auf der Versuchsfläche	9
Tab. 3.1:	Literaturangaben zur Stratifikation von <i>P. spinosa</i>	17
Tab. 3.2:	Literaturangaben zur Stratifikation von <i>C. avellana</i>	18
Tab. 3.3:	Untersuchte Enzymsysteme von <i>C. avellana</i> (C) und <i>P. spinosa</i> (P)	28

Tab. 3.4:	Zusammensetzung der Stärkegele für die Trennsysteme Tris-Citrat, TBE und Na-Borat	36
Tab. 3.5:	Verwendete Trennsysteme und Pufferlösungen	36
Tab. 3.6:	Elektrophoretische Laufbedingungen für die Trennsysteme Tris-Citrat, TBE und Na-Borat	36
Tab. 3.7:	Enzymsysteme mit verwendeten Trennsystemen und angefärbten bzw. ausgewerteten Genorten	37
Tab. 3.8:	Benötigte Substanzen, Stoffmengenkonzentrationen und pH-Werte zum Herstellen von Färbelösungen	37
Tab. 3.9:	Rezepturen der Färbelösungen für <i>P. spinosa</i>	37
Tab. 3.10:	Rezepturen der Färbelösungen für <i>C. avellana</i>	38
Tab. 4.1:	Alter, Struktur und Größe der Multilocus-Genotypen (Nr. 1-57) von <i>P. spinosa</i> im Untersuchungsgebiet Vahle	49
Tab. 4.2:	Alter, Struktur und Größe der Multilocus-Genotypen von <i>P. spinosa</i> (Nr. 58-79) im Untersuchungsgebiet Hellental	50
Tab. 4.3:	Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Fruchtparameter von <i>C. avellana</i> im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental	63
Tab. 4.4:	Varianz der Fruchtmerkmale von <i>C. avellana</i> zwischen den Populationen Vahle und Hellental	64
Tab. 4.5:	Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Fruchtparameter von <i>P. spinosa</i> im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental	68
Tab. 4.6:	Varianz der Fruchtmerkmale von <i>P. spinosa</i> zwischen den einzelnen Genotypen und den beiden Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	69
Tab. 4.7:	Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Steinkernparameter von <i>P. spinosa</i> im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental	70
Tab. 4.8:	Varianz der Steinkern-Merkmale von <i>P. spinosa</i> zwischen den einzelnen Genotypen und den beiden Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	71
Tab. 4.9:	Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Blattparameter von <i>C. avellana</i> im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental	74
Tab. 4.10:	Varianz der Blattmerkmale von <i>C. avellana</i> zwischen den Herkünften Vahle und Hellental	75
Tab. 4.11:	Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Blattparameter von <i>P. spinosa</i> im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental	76
Tab. 4.12:	Varianz der Blattmerkmale von <i>P. spinosa</i> zwischen den einzelnen Nachkommenschaften und den beiden Herkünften Vahle und Hellental	76
Tab. 4.13:	Mittlere Boniturnoten, Chi ² -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental für die Termine der Abschlussbonitur von <i>P. spinosa</i>	80
Tab. 4.14:	Mittlere Boniturnoten, Chi ² -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental für die Termine der Austriebsbonitur von <i>P. spinosa</i>	84

Tab. 4.15:	Mittlere Boniturnoten, Chi ² -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental für die Termine der Abschlussbonitur von <i>C. avellana</i>	87
Tab. 4.16:	Mittlere Boniturnoten, Chi ² -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental für die Termine der Austriebsbonitur von <i>C. avellana</i>	88
Tab. 4.17:	Vererbungsanalysen von Isoenzymphänotypen der Enzymsysteme ADH und SKDH an verschiedenen Nachkommenschaften von <i>C. avellana</i>	99
Tab. 4.18:	Vererbungsanalysen von Isoenzymphänotypen der Enzymsysteme MDH, 6-PGDH, ADH, IDH und LAP an verschiedenen Nachkommenschaften von <i>P. spinosa</i>	100
Tab. 4.19:	Absolute und relative Allelhäufigkeit [%] von <i>C. avellana</i> in den Populationen Vahle und Hellental	102
Tab. 4.20:	Allelische Gesamtdifferenzierung δ_T [%] einzelner Genorte und des Genpools sowie Genpooldiversität \bar{v} von <i>C. avellana</i> in den Populationen Vahle und Hellental	102
Tab. 4.21:	Relative Allelhäufigkeiten [%] der Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> (Vahle 1-5) im Untersuchungsgebiet Vahle	103
Tab. 4.22:	Allelische Gesamtdifferenzierung δ_T [%] einzelner Genorte und des Genpools sowie Genpooldiversität \bar{v} in den Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Vahle	104
Tab. 4.23:	Allelische Abstände d_0 für den Genpool der verschiedenen Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Vahle	104
Tab. 4.24:	Allelische Differenzierung D_j [%] und mittlere Differenzierung δ [%] der Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Vahle	105
Tab. 4.25:	Relative Allelhäufigkeiten [%] der Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> (Helle 1-4) im Untersuchungsgebiet Hellental	106
Tab. 4.26:	Allelische Gesamtdifferenzierung δ_T [%] einzelner Genorte und des Genpools sowie Genpooldiversität \bar{v} in den Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Hellental	106
Tab. 4.27:	Allelische Abstände d_0 für den Genpool der verschiedenen Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Hellental	107
Tab. 4.28:	Allelische Differenzierung D_j [%] und mittlere Differenzierung δ [%] der Teilpopulationen von <i>C. avellana</i> im Untersuchungsgebiet Hellental	107
Tab. 4.29:	Absolute und relative Allelhäufigkeit von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	116
Tab. 4.30:	Anteil heterozygoter Individuen von <i>P. spinosa</i> in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental	117
Tab. 4.31a:	Anteil mütterlicher und fremder Allele in der Nachkommenschaft von ML-Genotyp 7 (<i>P. spinosa</i>) an den Genorten IDH, MDH-A, MDH-B und 6-PGDH-A	118
Tab. 4.31b:	Anteil mütterlicher und fremder Allele in der Nachkommenschaft von ML-Genotyp 7 (<i>P. spinosa</i>) an den Genorten 6-PGDH-B, ADH-A, LAP und PGI- B	118

Tab. 4.32a:	Anteil mütterlicher und fremder Allele in den Nachkommenschaften der ML-Genotypen 1-6 (alle Vorkommen von <i>P. spinosa</i> aus westlichem Talbereich Vahle) an den Genorten IDH, MDH-A, MDH-B und 6-PGDH-A	120
Tab. 4.32b:	Anteil mütterlicher und fremder Allele in den Nachkommenschaften der ML-Genotypen 1-6 (alle Vorkommen von <i>P. spinosa</i> aus westlichem Talbereich Vahle) an den Genorten 6-PGDH-B, ADH-A, LAP und PGI-B	120
Tab. 4.33:	Einteilung der <i>P. spinosa</i> -Vorkommen im Untersuchungsgebiet Hellental in Talabschnitte	121
Tab. 4.34:	Besetzte Boniturnoten bzw. -klassen und Ergebnisse des Chi ² -Tests für die einzelnen Termine der Blüten-Bonitur von <i>P. spinosa</i>	125
Tab. 4.35:	Blühzeitpunkte der <i>P. spinosa</i> -Individuen mit installierten Luftelektoren auf verschiedenen Standorten (F1, F2, Ü, W1-W5, Abb. 3.3)	130
Tab. 4.36:	Anzahl der Familien und Individuen aus den Ordnungen Coleoptera, Diptera und Hymenoptera von verschiedenen Feld- (F1, F2) und Wald- (W1-W5) Standorten und dem Übergangsbereich (Ü)	133
Tab. 4.37:	Art und Anzahl der erfassten Bienen	136
Tab. 5.1a:	Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von <i>C. avellana</i> -Früchten und -Sämlingen der Herkunft Vahle	139
Tab. 5.1b:	Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von <i>C. avellana</i> -Früchten und -Sämlingen der Herkunft Hellental	139
Tab. 5.2a:	Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von <i>P. spinosa</i> -Früchten und -Sämlingen der Herkunft Vahle	141
Tab. 5.2b:	Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von <i>P. spinosa</i> -Früchten und -Sämlingen der Herkunft Hellental	141
Tab. 5.3:	Korrelation (Spearman'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Reproduktionsparameter von <i>P. spinosa</i>	160
Tab. 6.1:	Die Bedeutung der phänotypischen Plastizität und genetischen Variation für die ermittelte Variation phänotypischer Merkmale bei <i>C. avellana</i> und <i>P. spinosa</i>	174

1 Einleitung

Der Verlust **biologischer Vielfalt** ist zu einem globalen Problem herangewachsen. Im Englischen meist als „Biodiversity“ abgekürzt, wird der Begriff der biologischen Vielfalt auf den drei Ebenen der Ökosysteme, Arten und Gene beschrieben. Während bislang meist der Rückgang der Artenvielfalt in die öffentliche Diskussion gestellt wurde, hat man in den letzten Jahren auch die besondere Bedeutung der **genetischen Vielfalt** innerhalb der Arten erkannt. Sie umfasst die Variation der Erbeigenschaften innerhalb und zwischen Populationen und gilt heute als Grundlage für die Anpassungsfähigkeit einer Art. Über ihr Ausmaß ist bei vielen Organismen derzeit wenig bekannt (MARTIN, 1995). Die Charakterisierung und Bewertung genetischer Variation kann über biochemisch-genetische Marker -Isoenzyme, DNA-Marker- und über die Erfassung morphologischer, phänologischer und physiologischer Merkmale erfolgen.

Für Strauch- und Baumpopulationen ist die Fähigkeit, sich an variierende Umweltverhältnisse anpassen zu können, von besonders großer Bedeutung, da sie durch ihre lange Generationsdauer verschiedenartigen Umweltbedingungen und Belastungen ausgesetzt sind. Ihre Anpassungsfähigkeit wird durch die Verarmung des Genbestandes vermindert. Im Extremfall können angepasste Lokalpopulationen aussterben oder Arten völlig verschwinden. Der Gefährdung einer Art geht in der Regel eine deutliche Einengung des Genpools voraus (SÄCHSISCHE LANDESANSTALT FÜR FORSTEN, 2000). Die anthropogen bedingte Abnahme der **Artenvielfalt** liegt heute nach unterschiedlichen Berechnungen 1000 bis 40000 mal höher als im natürlichen Evolutionsgeschehen. Weltweit sterben jeden Tag zwischen 70 und 300 Tier- und Pflanzenarten aus (WOLTERS, 1995). Die offiziellen Statistiken berücksichtigen dabei nicht, dass vermutlich mehr als 90% der schätzungsweise 12,5 Millionen Arten (WCMC, 1992) noch nicht bekannt sind und deren Aussterben folglich nicht registriert werden kann. Weiterhin bleibt in diesen Prognosen der Verlust genetisch unterschiedlicher Populationen unberücksichtigt, der nach EHRlich (1988) gegenwärtig ein ebenso wichtiges Problem darstellt.

In der Regel ist die Artenvielfalt in wärmeren Regionen größer als in kalten und in Gebieten mit höheren Niederschlägen größer als in trockeneren Arealen. Beide Faktoren kommen in optimaler Ausprägung in den feuchtwarmen tropischen Regenwäldern zusammen, die zwar nur etwa sieben Prozent der Landmasse der Erde ausmachen, in denen aber nach Schätzungen über 90% aller terrestrischer Arten beheimatet sind (WOLTERS, 1995). In Mitteleuropa war während der letzten Eiszeit ein Ausweichen der Pflanzenarten in südlichere Breiten nicht möglich, da die Alpen eine unüberwindbare Ost-West-Barriere bildeten.

Deshalb ist Deutschland, verglichen mit Ländern ähnlicher Klimate, relativ arm an Baumarten.

Ausgelöst durch die erkennbar großen Artenverluste primär durch Waldflächenvernichtungen in den Tropen, kam es in den letzten Jahren zu verschiedenen nationalen und internationalen **Bemühungen zum Erhalt der Biodiversität**, die die drei Teilaspekte genetische Vielfalt, Artenvielfalt und Ökosystemvielfalt mit einschlossen:

- 1990 Ministerkonferenz über den Schutz der Wälder in Europa, Straßburg: Resolution S2 „Erhaltung genetischer Ressourcen des Waldes“
- 1992 United Nations Conference on Environment and Development (UNCED), Rio de Janeiro: „Übereinkommen über die biologische Vielfalt“
- 1993 Ministerkonferenz über den Schutz der Wälder in Europa, Helsinki: Resolution H2 „Allgemeine Leitlinien für die Erhaltung der biologischen Vielfalt der europäischen Wälder“
- 1994 Verordnung des Rates der Europäischen Gemeinschaft über Erhaltung, Beschreibung, Sammlung und Nutzung der genetischen Ressourcen der Landwirtschaft, Brüssel (Einbeziehung der Forstwirtschaft)
- 1995 European Forest Genetic Resources Programme (EUFROGEN)“, des International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI) in Verbindung mit der Welternährungsorganisation (FAO), Rom: Europäische Netzwerke über vorhandene Ressourcen bei festgelegten Baumarten.
- 1998 Ministerkonferenz zum Schutz der Wälder in Europa, Lissabon: Resolution L2 „Gesamteuropäische Kriterien, Indikatoren und operationelle Leitlinien für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung“

Das 1992 in Rio de Janeiro verabschiedete internationale Übereinkommen über die biologische Vielfalt wurde für die Bundesrepublik Deutschland am 21. März 1994 in nationales Recht übernommen.

Die **Hauptursache** der derzeitigen Abnahme der biologischen Vielfalt liegt in der Zerstörung und Fragmentierung der natürlichen Ökosysteme begründet. Andere Faktoren - wie Verdrängung durch eingeführte Arten, Schadstoffe oder Übernutzung und Bejagung - spielen eine vergleichsweise untergeordnete Rolle. In die Zukunft gerichtete Szenarien messen auch den Klimaveränderungen eine größere Bedeutung zu.

Durch zunehmende Habitatfragmentierung und Verinselung von Populationen wird der für die Erhaltung der genetischen Vielfalt erforderliche genetische Austausch (Genfluss) eingeschränkt. Grundlegende Erkenntnisse diesbezüglich erbrachten die **Ökologischen Modelle und Konzepte zur Biodiversität**, die bereits in den 60er Jahren mit der **Inseltheorie** von MACARTHUR & WILSON (1967) einen Aufschwung erlebten. In den 70er Jahren wurde versucht, die Inseltheorie auf die Kulturlandschaft naturschutzbezogen zu übertragen. Das damit verbundene **Vernetzungskonzept** forderte die Verringerung von Distanzen zwischen isolierten Biotopen mit Hilfe von inselförmigen Trittsteinen und

Korridoren in Form von Hecken und stufigen Waldrändern. In den 80er Jahren wurde die Idee eines die gesamte Kulturlandschaft überspannenden **Biotopverbundes** entwickelt, der den ungehinderten Genaustausch zwischen naturnahen Strukturen ermöglichen sollte. Nachdem empirische Befunde zeigten, dass die Inseltheorie nicht problemlos auf unsere Kulturlandschaft übertragbar war, sollte das von DUELLI (1992) postulierte **Mosaikkonzept** die Biodiversität in der Kulturlandschaft besser erklären. Für die Waldlandschaften wurde schließlich das **Mosaikzykluskonzept** entwickelt, das bereits 1938 mit der „Mosaik-Zyklus-Theorie des Urwaldes“ von AUBREVILLE (1938 zit. in DUELLI, 1995) seine Anfänge fand und 1991 von REMMERT (1991) auf natürliche Ökosysteme übertragen wurde. Heute geht man in der Praxis davon aus, dass sich eine Population - gefördert durch die vom Menschen bewirkte Habitatfragmentation - in mehrere Lokalpopulationen oder Subpopulationen aufgliedert. Diese Subpopulationen bilden gemeinsam eine **Metapopulation**, in der die treibende Kraft für eine nachhaltige Biodiversität aus dem komplexen Gegenspiel zwischen temporärer Isolation und beschränktem Genaustausch entsteht. Die Voraussetzung hierfür ist jedoch das Vorhandensein genügend geeigneter Lebensräume mit überwindbaren Distanzen (DUELLI, 1995). In der Neuregelung des Bundesnaturschutzgesetzes (BnatSchGNeuregG) vom 25. März 2002 werden die Bundesländer daher aufgefordert ein länderübergreifendes „Netz verbundener Biotope“ zu schaffen, das mindestens 10 Prozent der Landesfläche umfassen soll (§3 Biotopverbund). „Der Biotopverbund“ soll „der nachhaltigen Sicherung von heimischen Tier- und Pflanzenarten und deren Populationen einschließlich ihrer Lebensräume und Lebensgemeinschaften sowie der Bewahrung, Wiederherstellung und Entwicklung funktionsfähiger ökologischer Wechselbeziehungen“ dienen.

Der Wald ist mit einem Flächenanteil von 30% auch heute noch der bedeutendste großflächige naturnahe Lebensraum und zugleich ein wesentliches landschaftsprägendes Element in Deutschland. Insbesondere seine **Waldränder** bieten bei vielgestaltigem Aufbau wertvolle Habitate für zahlreiche Tier- und Pflanzenarten. Als Übergangsbereich zwischen Wald und offener Flur können in den Saum- und Mantelzonen durch das gleichzeitige Auftreten von typischen Wald- und Feldarten oft überdurchschnittlich hohe Artenzahlen ermittelt werden. Der **Waldmantel** bildet den Übergang zwischen dem geschlossenen Wald und einem Strauchgürtel. In einer Tiefe von optimal 15 bis 20 m sollte er locker aufgebaut sein und von Licht- und Pionierbaumarten wie Birken, Aspen oder Weiden durchsetzt sein. Der sich anschließende **Strauchgürtel** sollte auf einer Breite von 5 bis 10 Metern eng mit dem Waldmantel und dem Krautsaum verzahnt sein. Als besonders wertvoll gelten hier blüten-, beeren- und dornenreiche Sträucher (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ, 1995). Der vorgelagerte **Krautsaum** bildet auf 5 bis 10 Metern eine Pufferzone zum intensiv

bewirtschafteten Agrarland. Für die vielfältigen ökologischen Aufgaben eines Waldrandes stellen sogenannte Kleinstrukturen eine besonders wertvolle Bereicherung dar. Totholz, Ast-, Reisig-, Erd- oder Steinhäufen, offene Stellen, Bäche Gräben, Tümpel und andere vernässte Standorte bilden Sonderbiotope für zum Teil hochspezialisierte Tier- und Pflanzenarten.

Die Waldränder unserer Kulturlandschaft sind überwiegend vom Menschen geschaffene Grenzen, die ohne gezielte Pflegeeingriffe durch fortschreitende Sukzession ihren zweckbestimmten Aufbau verlieren und als dichter Buchen- oder Fichtentrauf am Feldrand enden würden. Mehrstufige naturbedingte Waldränder findet man nur bei Übergängen zu extremen Nass- oder Trockenstandorten, an denen die Buche an Konkurrenzskraft verliert. Heute entsprechen weniger als 10% dem Bild eines „idealen“ mehrstufigen Waldrandes, dabei würde sich der Biotopverbund zwischen abgestuften Waldrändern und Hecken der Kulturlandschaft in idealer Weise anbieten, da diese im Grunde als verselbständigte Mantelgesellschaften des Waldes zu sehen sind (MÜLLER, 1987 zit. in JEDICKE, 1994). Noch bis in die 70er Jahre war es jedoch Ziel einer ordnungsgemäßen Waldrandpflege, einen tief bestockten Trauf der bestandesbildenden Baumarten zum Schutz vor Sturmschäden zu haben. Heute hat sich die Erkenntnis durchgesetzt, dass gerade der lockere, winddurchlässige Trauf aus Sicht der Sturmsicherheit die günstigere Alternative ist (HETSCH & SCHMITT, 1994).

Unterschiedlich strukturierte Waldaußenränder des Waldgebietes Solling in Südniedersachsen dienen dem vorliegenden Projekt als Untersuchungsgebiete. **Ziel dieser Arbeit** war die Einschätzung der genetischen Vielfalt verschiedener Teilpopulationen von *Prunus spinosa* L. und *Corylus avellana* L. und deren Vernetzung über Waldaußenränder und Gehölzinseln der vorgelagerten Feldflur.

Die hier beschriebenen Untersuchungen wurden auf genetischer, morphologischer und phänologischer Ebene an verschiedene Teilpopulationen (*in-situ*) von *C. avellana* und *P. spinosa* und deren Nachkommen (Sämlingspopulationen, *ex-situ*) durchgeführt. Die ermittelten Strukturen der einzelnen Teilpopulationen und die Wechselwirkung zwischen diesen wurden miteinander verglichen. Es erfolgte eine Einschätzung der Gefährdung und der Erhaltungsmöglichkeiten, sowie die Erarbeitung von Empfehlungen für die Praxis.

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des von der Universität Göttingen geleiteten Forschungsprojektes *Indikatoren und Strategien für eine nachhaltige, multifunktionelle Waldnutzung - Fallstudie Waldlandschaft Solling* - durchgeführt. Dieses Projekt ist Teil eines Verbundprojektes, das vom Bundesministerium für Bildung und Forschung im Rahmen des Forschungsprogramms *Forschen für die Umwelt - Zukunftsorientierte Waldwirtschaft* - finanziert wurde.

2 Standortbeschreibung

2.1 Waldlandschaft Solling

Der Solling gehört zu den am besten untersuchten Waldökosystemen weltweit. Bereits seit 1966 untersuchen Göttinger Wissenschaftler unterschiedlicher Fachrichtungen gemeinschaftlich Boden, Wasser, Luft, Fauna und Flora im Lebensraum Wald. Im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) wurden bis 1986 vergleichende Untersuchungen an Buchen- und Fichtenwälder verschiedener Altersklassen durchgeführt. In den 80er Jahren konnten die langjährigen Messreihen maßgeblich dazu beitragen, die Zusammenhänge zwischen Luftschadstoffen und Waldschäden aufzudecken.

Von 1989 bis 1994 wurden vom Forschungszentrums für Waldökosysteme der Universität Göttingen die Stabilitätsbedingungen der Waldökosysteme untersucht. In einer zweiten Phase schloss sich die Ermittlung der Veränderungsdynamik von Waldökosystemen an. In der derzeitigen dritten Förderphase durch das Bundesministerium für Bildung und Forschung sollen für die Waldlandschaft Solling Indikatoren und Strategien für eine multifunktionelle, nachhaltige Waldwirtschaft erarbeitet werden.

2.2 Lage des Sollings

Der Mittelgebirgszug Solling liegt im südlichen Niedersachsen etwa 30 km nordwestlich von Göttingen und 70 km südlich von Hannover (Abb. 2.1). Er befindet sich am nordwestlichen Rand des mitteleuropäischen Berg- und Hügellandes zwischen Weser und Leine und wird dem Naturraum Oberweserbergland zugeordnet.

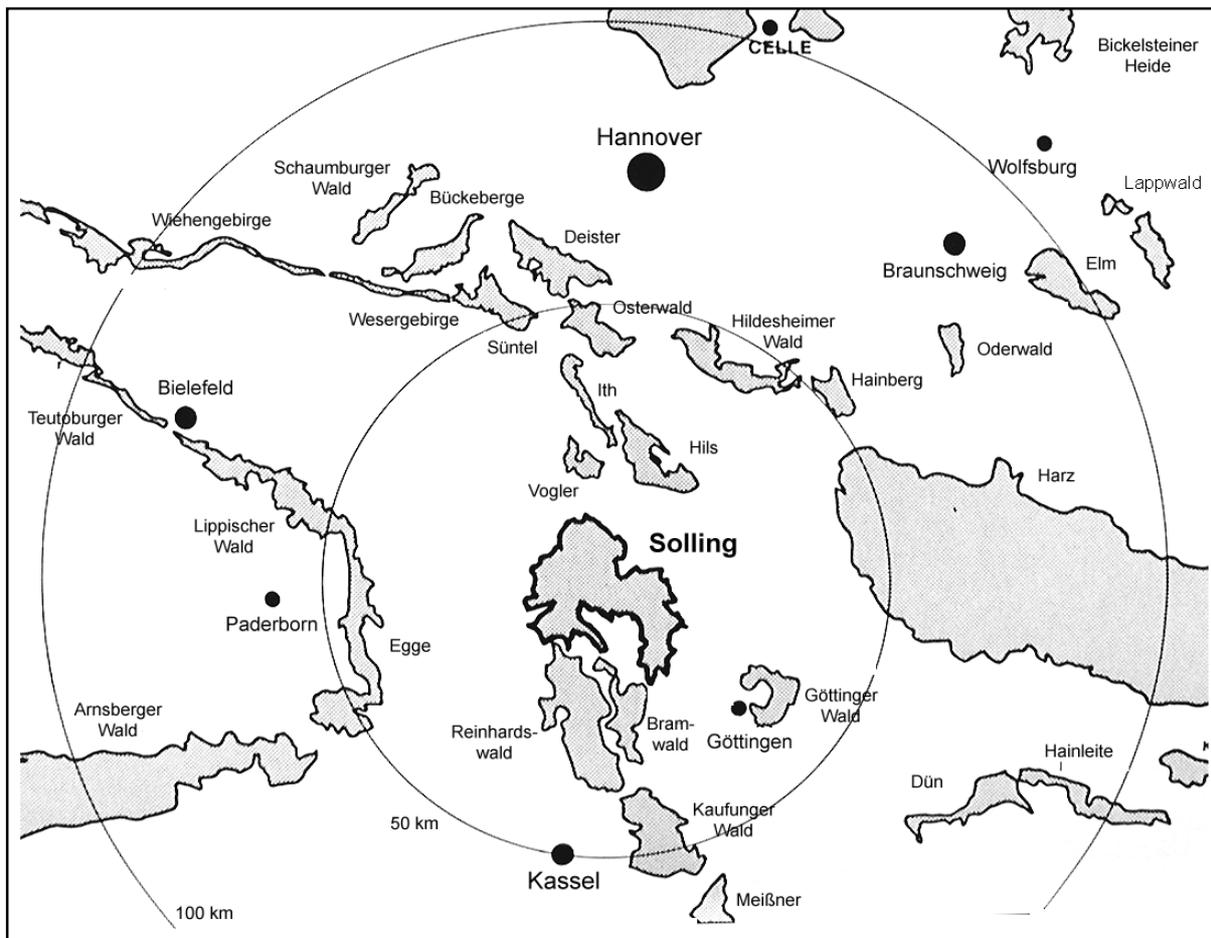


Abb. 2.1: Lage des Sollings im Großraum [Quelle: NFP, 1996]

2.3 Vegetation und Bewirtschaftung

Die gesamte Waldfläche des Sollings beträgt 44063ha. Auf 39% der Landeswaldfläche stocken Fichtenwälder, 80% davon sind reine Fichtenbestände. 45% der landeseigenen Fläche sind Mischwälder mit Buche (NIEDERS. MINISTERIUM F. ERN., LANDW. U. FORSTEN, 1996). In tieferen Lagen treten Eichenbestände auf. Derzeit beträgt der Anteil der Laubbäume 51% (Abb. 2.2). Zukünftig sollen mit Hilfe des offiziellen Waldbauprogramms der niedersächsischen Landesforstverwaltung LÖWE (Langfristige Ökologische Waldentwicklung in Niedersachsen) 75% der Fläche in laubholzreiche Mischbestände umgewandelt werden.

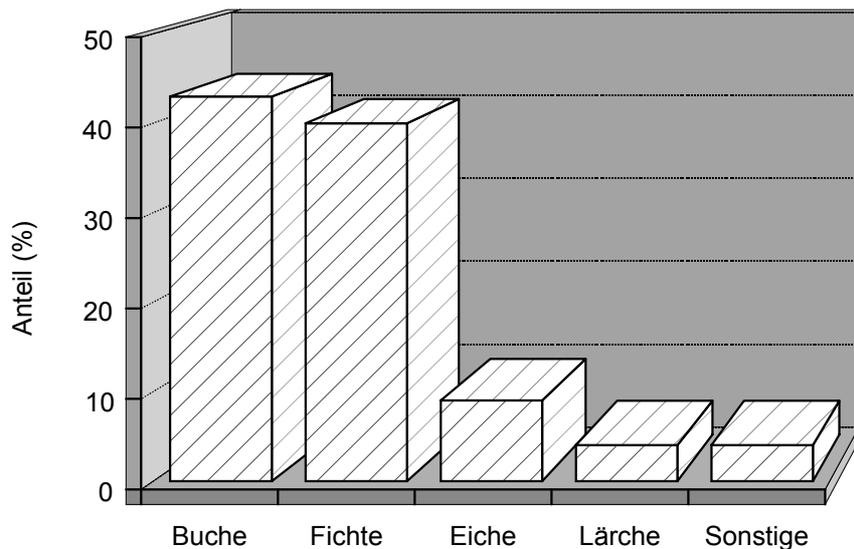


Abb. 2.2: Flächenanteil der Baumarten im Solling

Die potentielle natürliche Vegetation (in Anlehnung an ELLENBERG, 1996) würde sich auf 95% der heute noch bewaldeten Fläche aus verschiedenen Buchengesellschaften zusammensetzen. Dies lässt sich näherungsweise aus dem gegebenen Klima, Boden, Relief sowie aus Pollenanalysen, der Forstgeschichte und der Waldwachstums- und Walddynamikforschung ableiten.

Nach Untersuchungen von KRAUSE et al. (1970) bildet der Hainsimsen-Buchenwald (Luzulo-Fagetum) die vorherrschende Waldgesellschaft auf etwa 88% der basenarmen Buntsandstein-Flächen im Solling. Auf den wenigen tiefgründigen Böden mit mittlerer bis guter Nährstoffversorgung dominieren Waldmeister-Buchenwälder. In den höheren Lagen wird die potentielle natürliche Vegetation von Kalk-Buchenwäldern und Zahnwurz-Buchenwäldern gebildet und in den Plateaulagen des Hochsollings finden sich auf vernässten Standorten Birkenbruchwälder oder Pfeifengras-Buchen-Birkenwälder.

Potentielle Standorte von Eichenmischwäldern wurden gerodet und in die landwirtschaftliche Nutzung überführt.

86% der Waldfläche befinden sich heute in landeseigener Hand, der übrige Teil setzt sich aus Körperschafts- und Genossenschaftswald (9%), Privatwald (5%) und Bundeswald (1%) zusammen.

2.4 Geologie und Boden

Der Solling setzt sich aus einem geologisch einheitlichen Buntsandsteinmassiv zusammen, das im östlichen Vorland bei etwa 200 m ü. NN beginnend allmählich auf eine Höhe von über 500 m über Meereshöhe ansteigt. Die höchsten Erhebungen liegen an den Flanken des Hellentaler Grabens und werden von der Großen Blöße (528 m) und dem Großen

Ahrensberg (525 m) sowie östlich der Stadt Neuhaus von dem Dasseler Mittelberg (515 m) und dem Moosberg (509 m) gebildet. Im Südwesten fällt das Gelände von den Höhenlagen schroff zum Wesertal ab (NIEDERS. MINISTERIUM F. ERN., LANDW. U. FORSTEN, 1996).

Die Geländeformation des Sollings entstand während des Tertiärs durch plattentektonische Vorgänge, in deren Folge es zur Herauswölbung des Buntsandsteinmassivs und zum Einsinken des Leinegrabens kam. Im zentralen Solling wurde der Scheitelgraben aufgerissen, der im Südwesten mit dem Derentaler Graben beginnt und im Nordosten mit dem Hellentaler Graben ausläuft. Er ist das auffälligste Gliederungselement in diesem Gebiet. Daneben existieren weitere Gräben, die vom Kern des Sollings nach Südosten verlaufen. Im Bereich der Grabenbrüche treten kleinflächig Muschelkalke zutage.

Während der letzten Eiszeit wurde der gesamte Solling von Lößauflagen überzogen. Auf den verebneten Hochflächen entwickelten sich auf wasserundurchlässigen Fließerdeschichten Pseudo- und Stagnogleye. Besonders starke Vernässungen in Bereichen lößüberlagerter Fließerden (Molkeböden) führten zu Anmoor- und Bruchmoorbildungen, die durch hohe Niederschläge und eine herabgesetzte Verdunstung bei niedrigen Temperaturen begünstigt wurden. Für die Hangbereiche typisch sind Vermischungen des Lösses mit Verwitterungsmaterial des Buntsandsteins durch intensive Fließerdebildungen. Diese Decken haben eine durchschnittliche Mächtigkeit von 80 cm. Im Vorland entstanden durch Erosion und Fließbewegungen entlang der Unterhänge und Hangfüße noch mächtigere und weiter verbreitete Lößfließerden.

Auf weiten Flächen im Solling dominieren schluffig-lehmige Braunerden unterschiedlicher Ausprägung mit ziemlich guter bis mittlerer Nährstoffversorgung. An den kalkbeeinflussten Standorten finden sich je nach Lößbeteiligung flachgründige Rendzinen in Kamm-, Kuppen- und Steilhanglagen bis hin zu tief durchwurzelbaren Kalk-Löß-Mischlehmen mit meist guter Nährstoffversorgung.

2.5 Klima und Witterung

Der Solling besitzt typische Merkmale einer Berg- und Hügellandschaft im Übergang vom subatlantischen zum subkontinentalen Klimabereich. Durch die Temperatur- und Feuchtegradienten mit steigender Meereshöhe lässt sich der Solling in drei unterschiedliche Stufen bzw. Wuchsbezirke einteilen. Das Solling-Vorland (bis 200 m ü. NN) stellt einen klimatischen Übergang zwischen dem Solling und den benachbarten Regionen dar. Durch die geschützte Leelage, die Warmluftzufuhr aus dem Leinetal, hohe Niederschläge und reiche Grundgesteine bildet das Vorland einen sehr günstigen forstlichen Wuchsraum. Die kolline bis submontane Stufe des Unteren Sollings (200-400 m ü. NN) ist durch hohe Niederschlagssummen (Tab. 2.1) und eine hohe relative Luftfeuchte bei niedrigen

Temperaturen und einer geringen Schwankung der Temperaturextreme geprägt. Weiter steigende Niederschläge und im Mittel noch niedrigere Temperaturen zeichnen den Hohen Solling (400-528 m ü. NN) aus. Das stark humide Klima erhält in den höchsten Lagen einen bereits montanen Charakter. Hier sind die Temperaturen zwar noch ausreichend für ein gutes Wachstum der Buche, jedoch erleiden wärmebedürftigere Arten wie die Traubeneiche Vitalitätsverluste. Der Solling ist neben dem Harz das einzige niedersächsische Gebirge, das ein deutliches Berglandklima aufweist.

Tab. 2.1: Klimadaten der Wuchsbezirke Solling-Vorland, Unterer Solling und Hoher Solling

<i>Klimadaten (Durchschnittswerte von 1931 bis 1960)</i>	<i>Solling-Vorland</i>	<i>Unterer Solling</i>	<i>Hoher Solling</i>
Jahresniederschläge	750 mm	900 mm	1050 mm
Vegetationsniederschläge	350 mm	420 mm	470 mm
Relative Luftfeuchte im Jahr	81,0%	82,5%	83,5%
Jahresschwankungen der Lufttemperatur	14,7°C	13,4°C	12,3°C
Mittlere Jahrestemperatur	8°C	7,5°C	6,5°C
Temperatur der Vegetationszeit	16,8°C	16,5°C	16,2°C
Zahl der Frosttage	95	105	115
Zahl der Tage mit Schneedecke	45	63	72

[Quelle: NIEDERS. MINISTERIUM F. ERN., LANDW. U. FORSTEN, 1996)

Die Witterungsbedingungen im Beobachtungsjahr 2001 sind für die im folgenden Kapitel vorgestellten Untersuchungsgebiete „Vahle“ und „Hellental“ und für die Versuchsfläche in Tab. 2.2 und Abb. 2.3 dargestellt. Die Angaben zur Höhe über NN wurden im Zuge der Strauchkartierung durch GPS-Messungen ermittelt. Die mittlere Höhe wurde im Untersuchungsgebiet Vahle aus 601 und im Hellental aus 398 Aufnahmen berechnet.

Tab. 2.2: Mittelwert (T_m), Minimum (T_{min}) und Maximum (T_{max}) der Luft-Temperatur im Beobachtungsjahr 2001, sowie jährliche Niederschlagssumme (N_d) und Höhe über NN in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental und auf der Versuchsfläche

<i>Gebiet</i>	<i>T_m [°C]</i>	<i>T_{min} [°C]</i>	<i>T_{max} [°C]</i>	<i>N_d [mm]</i>	<i>Höhe ü. NN [m]</i>
Vahle	8,3	-10,0	32,3	678	198-362 (m=274)
Hellental	7,9	-9,4	31,1	1021	290-418 (m=342)
Versuchsfläche	9,5	-11,8	35,3	715	360

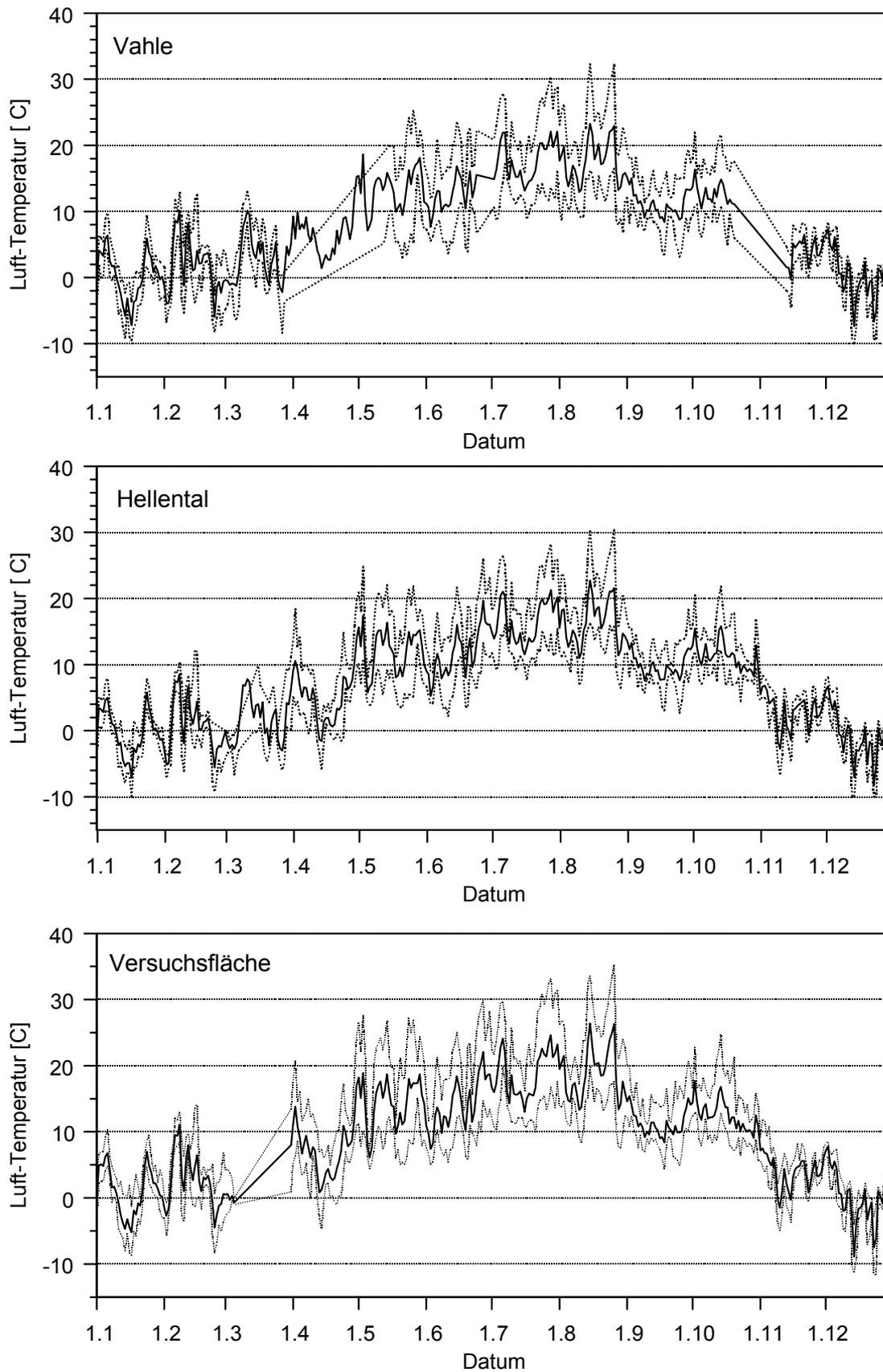


Abb. 2.3: Tagesmittelwerte, -minima und -maxima der Luft-Temperatur [°C] im Jahr 2001 in den Untersuchungsgebieten Vahle (Station Dicklinge), Hellental (Station Sollingwiese) und auf der Versuchsfläche

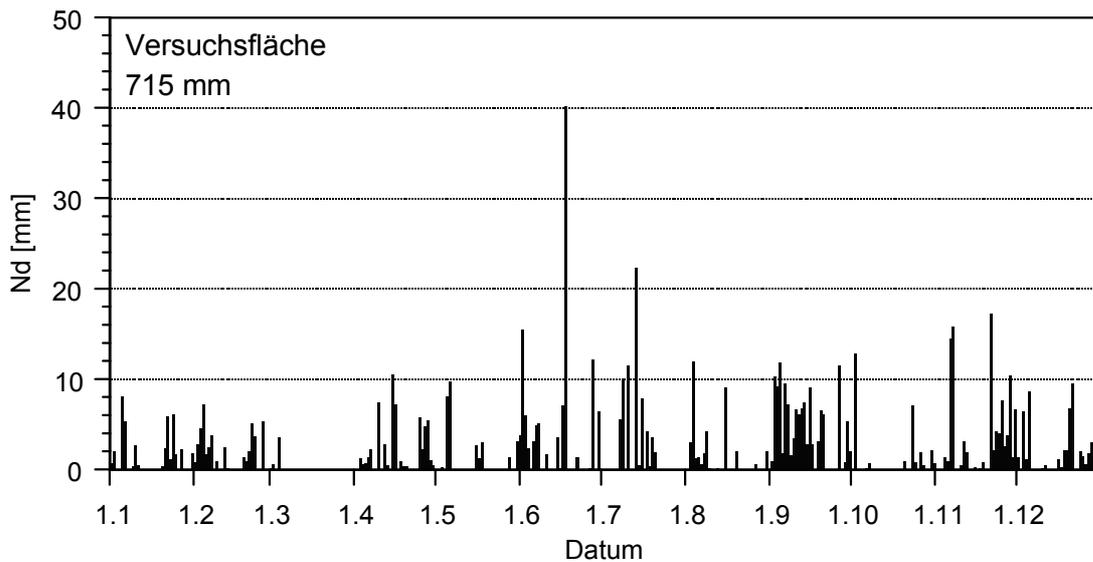
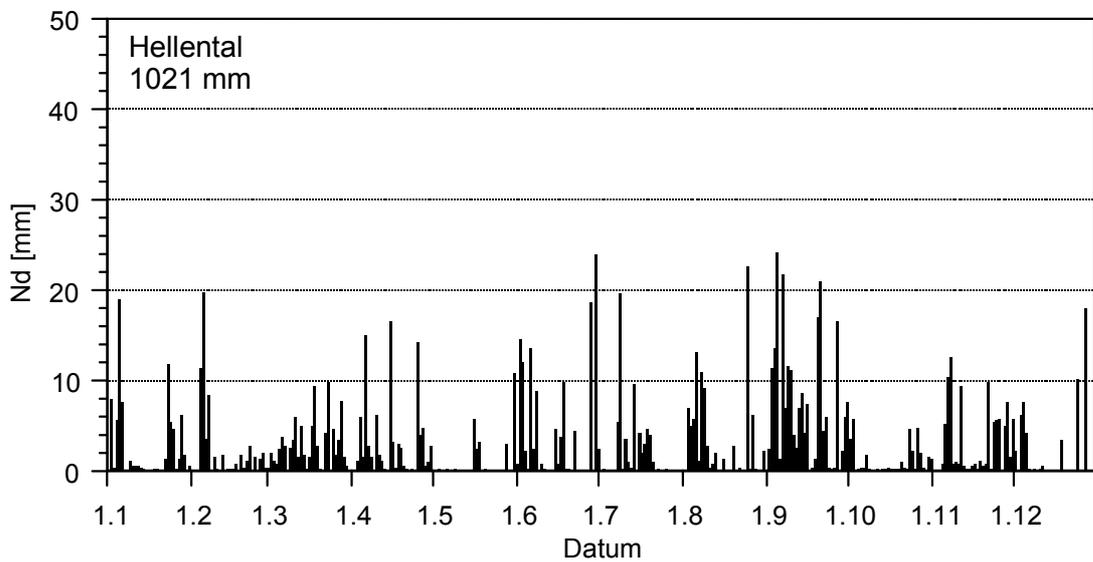
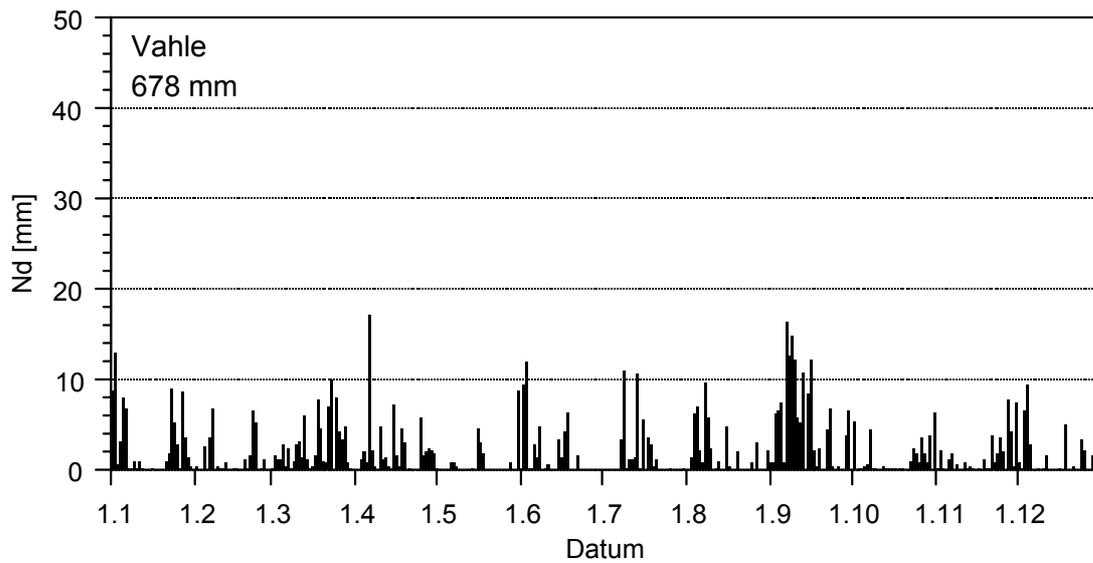


Abb. 2.4: Tägliche Niederschlagsverteilung und Jahressumme im Jahr 2001 in den Untersuchungsgebieten Vahle (Station Dicklinge), Hellental (Station Sollingwiese) und auf der Versuchsfläche

2.6 Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden nach Vorerkundungen zwei Gebiete festgelegt. Die Auswahl richtete sich vor allem nach der Strukturierung der Waldränder und der damit verbundenen Ausprägung von Mantelgesellschaften sowie der Repräsentanz von Straucharten. Das Untersuchungsgebiet „Hellental“ liegt am Nordostrand des Sollings (Forstamt Dassel und Neuhaus) nahe der Stadt Dassel im Landkreis Northeim (Abb. 2.5). Die benachbarte Ortschaft am nordöstlichen Ende des Untersuchungsgebietes trägt ebenfalls den Namen Hellental.

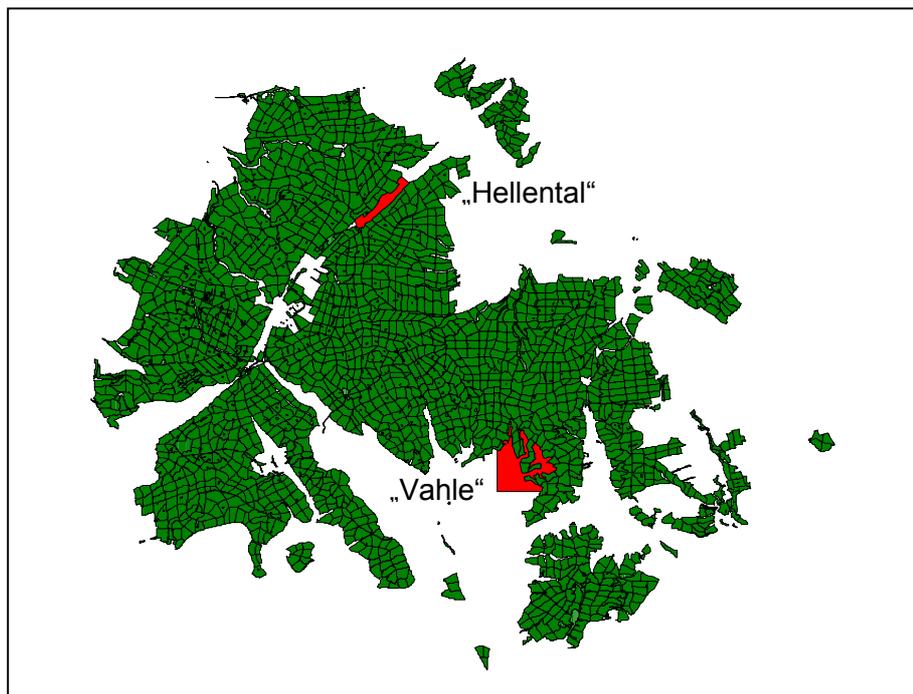


Abb. 2.5: Untersuchungsgebiete „Hellental“ und „Vahle“ im Abteilungsnetz der Forsteinrichtung

Dieses Gebiet besteht aus einem charakteristischen, tief in die Sollinghochfläche eingeschnittenen, langgestreckten Tal. Der gesamte Talbereich wird von dem naturnahen Wiesenbach „Helle“ durchzogen, der über schnellfließendes, klares Wasser verfügt und zum Teil von kleineren Bächen, die dem Moor „Mecklenbruch“ entspringen, gespeist wird. Bachbegleitend gibt es kleine Feuchtwiesen und Ufergehölze u.a. mit *C. avellana* und *P. spinosa*. Die Grünlandflächen der mäßig steilen Hänge werden extensiv bewirtschaftet. Das Hellental unterliegt einer Naturschutzverordnung, mit dem Zweck des Schutzes, der Pflege und Entwicklung eines Sollingtales mit seiner charakteristischen Vielfalt und dem Lebensraum standorttypischer, teilweise hochgradig bedrohter Tier- und Pflanzenarten und ihrer Lebensgemeinschaften. Daneben wird das Landschaftsbild in seiner Vielfalt, Eigenart

und hervorragenden Schönheit besonders herausgestellt (NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIALBLATT Nr. 32/1990). Des Weiteren ist das Hellental mit einigen angrenzenden Bereichen im Rahmen der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinien als Gebiet für die Bildung des ökologisch vernetzten Schutzgebietssystems Natura 2000 der europäischen Kommission gemeldet worden.

Die untersuchten Waldsäume grenzen mit Ausnahme einiger Fichtenriegel, die in den 50er Jahren in die Wiesenflächen eingebaut wurden, an Hainsimsen-Buchenwälder. Die Nadelbaumkulturen zerschneiden die Grünflächen teilweise bis zur Talsohle. Zur Wiederherstellung der Grünlandflächen sollen sie langfristig beseitigt werden.

Das Gebiet zählt zum Wuchsbezirk Unterer Solling.

Das zweite Untersuchungsgebiet befindet sich im Südosten des Sollings (Forstamt Uslar) nahe den Ortsteilen Vahle und Dinkelhausen der Stadt Uslar. Es umfasst drei benachbarte Wiesentäler sowie ein Teil der vorgelagerten offenen Fläche, die landwirtschaftlich genutzt wird. Die Waldwiesen werden von zahlreichen kleinen Bächen und Quellen durchzogen, die besonders im Frühjahr zu partiellen Vernässungen führen. Das Gebiet ist im Vergleich zum kalkbeeinflussten Hellental in seiner Vegetation als insgesamt artenärmer einzustufen. Die Waldränder werden im Wechsel von Buche, Fichte und Eiche gebildet. Der Wuchsbezirk zählt zum Unteren Solling. Die vorgelagerten Agrarflächen werden vom milderen Klima des Uslarer Beckens begünstigt, das bereits zum Solling-Vorland zählt.

Insgesamt flossen rund 30 km der Waldaußenränder in die Untersuchungen ein, wovon etwa 10 km auf das Gebiet Hellental und 20 km auf das Gebiet Vahle entfielen.

3 Material und Methoden

3.1 Beschreibung der untersuchten Arten

Prunus spinosa L. (Schlehe, Schlehdorn, Schwarzdorn) ist ein sommergrüner, dorniger Strauch mit sperrigem Wuchs. Durch die Bildung von zahlreichen Wurzelschösslingen können lange, dicht verzweigte Heckensäume entstehen, die vielen Vogelarten Schutz und ideale Bruträume bieten. Das zusammenhängende Verbreitungsgebiet erstreckt sich über den größten Teil Europas und Vorderasiens, in denen *P. spinosa* an lichten Waldrändern, Feldrainen und Zäunen sowie an Fels- und Schutthängen zu finden ist. Vitale, konkurrenzfähige Exemplare benötigen nährstoffreiche Böden und ein ausreichendes Strahlungsangebot (HEGI, 1995). Die 2-5 cm langen Blätter sind ungeteilt, meist länglich eiförmig mit gesägtem oder gekerbtem Rand und insgesamt sehr variabel. Die weißen Blüten sind im Durchmesser 1-1,7 cm breit und erscheinen im März bis Mai gehäuft an Kurztrieben. Bei freistehenden Exemplaren wirkt die meist üppige, schneeweiße Blütenbildung im Frühjahr und der z.T. reichliche Fruchtbehang im Spätherbst und Winter landschaftsgestaltend. Die 1-1,5 cm großen dunkelblauen bis schwarzen Steinfrüchte werden überwiegend von Vögeln (SCHÜTT et al., 1994) sowie einigen Kleinsäugetern (BERMEJO, unveröffentlicht zit. in GUITIAN et al. 1992) verbreitet. Die Schlehenfrüchte finden nach dem ersten Frost Verwendung für die Herstellung von Likör. Die Zweige werden in großen Mengen in Gradierwerken zur Verrieselung der Sole eingesetzt (SCHÜTT et al., 1994).

Corylus avellana L. (Haselstrauch, Hasel, Haselnuss) ist ein sommergrüner, mehrstämmiger Strauch mit einer guten Stockausschlagfähigkeit und einer ausladenden buschförmigen Krone. Sein Areal erstreckt sich über weite Teile Europas und Kleinasiens und reicht über die Westküste Norwegens bis zum Polarkreis (HEGI, 1981). *C. avellana*-Sträucher findet man heute an Waldrändern, in lichten Laubwäldern sowie in Feldgehölzen und an Bachrändern. Es gibt keine besonderen Standortansprüche, lediglich staunasse und nährstoffarme Böden werden gemieden. Die Art ist relativ schattentolerant. Die einfachen Blätter sind 5-10 cm lang, rundlich bis breit-eiförmig mit kurzer Spitze und zerstreuter Behaarung. Der Blattrand ist i.d.R. grob doppelt gesägt. Die eingeschlechtlichen Blüten erscheinen lange vor der Laubentfaltung im Spätwinter. Die männlichen Blüten hängen als lange Kätzchen zu 2-4 in Büscheln. Die weiblichen Blüten sind unauffällig und nur durch aus der Knospe ragende rote Narbenbüschel zu erkennen. Durch sog. Selbststerilitätsgene wird Selbstbestäubung bei dieser windblütigen Art verhindert. Die verholzenden Früchte dienen vielen Vögeln wie Buntspecht, Kleiber und Tannenhäher und einigen Kleinsäugetern wie Haselmaus und Siebenschläfer als Nahrungsquelle. Die Haselnüsse haben noch heute in Südeuropa eine

große wirtschaftliche Bedeutung. Florengeschichtlich spielte *C. avellana* in der nacheiszeitlichen Waldentwicklung eine wichtige Rolle. Nach der Kiefer hatte sie als Pionierart in der sogenannten Haselzeit (7000-6000 v. Ch.) die Wälder Mitteleuropas dominiert. Durch historische Waldbewirtschaftungsformen wurde sie später in Nieder- und Mittelwäldern begünstigt. Ihre Ruten wurden zu Zäunen verflochten oder als Armbrustbögen und Spazierstöcke gebraucht (SCHÜTT et al., 1994).

Für nähere Informationen über beide Arten sei an dieser Stelle auf weiterführende Literatur (z.B. HEGI, 1981, 1995) verwiesen.

3.2 Klimadaten

Für die Untersuchungsgebiete im Solling wurden Temperatur-, Niederschlags- und Winddaten vom Institut für Bioklimatologie der Universität Göttingen zur Verfügung gestellt. Die Daten für das Untersuchungsgebiet Vahle stammten von einer Wetterstation beim Forsthaus Dicklinge (GK 3553752 5732560, 280 m ü. NN) in etwa 8 km Entfernung. Für das Untersuchungsgebiet Hellental konnte auf die Wetterstation „Sollingwiese“ (GK 3538331 5737670, 455 m ü. NN) in unmittelbarer Nähe zurückgegriffen werden. Die Höhenlage der Wetterstation Dicklinge entsprach etwa der mittleren Höhenlage des Untersuchungsgebietes Vahle (6m Abweichung). Für das Untersuchungsgebiet Hellental wurden für die Temperaturwerte ein Zuschlag von 0,5°C je 100 Höhenmeter (bei einer Differenz von 113 m zum Mittelwert entspricht dies +0,565°C) eingerechnet. Aufgrund technischer Probleme standen keine kompletten Datensätze zur Verfügung. Daher wurden, soweit möglich, zum Teil Daten aus dem Vorjahr ergänzt. Für die Versuchsfläche standen ebenfalls Klimadaten von einer Wetterstation zur Verfügung.

3.3 Auswahl und Kartierung der Probesträucher

Von den an den Waldrändern des Sollings vorkommenden Baum- und Straucharten wurden *C. avellana* und *P. spinosa* für die weitere Bearbeitung ausgewählt, da sie mehrere Vorteile für die geplanten Untersuchungen boten. Die Festlegung auf Sträucher ermöglichte eine relativ einfache und kostengünstige Ernte von Knospen und Früchten bzw. Saatgut. Ein wichtiger Aspekt war das Auftreten der Art im gesamten jeweiligen Untersuchungsgebiet. Die Bearbeitung von *Rosa spec.*, Weißdorn (*Crateagus laevigata* POIR. und *C. monogyna* JACQ.) und Holunder (*Sambucus nigra* L. und *S. racemosa* L.) wäre hinsichtlich ihrer Verbreitung auch möglich gewesen, wurde aber aufgrund der erschwerten Artunterscheidung, Hybridisierung und z.T. apomyktischer Vermehrung verworfen. Die beiden Straucharten Gemeiner Schneeball (*Viburnum opulus* L.) und Faulbaum (*Rhamnus frangula* L.) traten lediglich in Teilgebieten und in zu geringer Individuenzahl auf. Die windbestäubten

C. avellana-Sträucher waren sehr häufig und nahezu an allen Waldrändern der Untersuchungsgebiete zu finden. Sie traten lediglich an dichten Nadelbaumkulturen in ungünstiger Exposition zurück. *P. spinosa* war wegen des höheren Nährstoff- und Lichtbedarfs weitaus weniger häufig an Waldrändern vertreten. Ein weiterer Nachteil bezüglich der Verbreitung von *P. spinosa* lag sicherlich in der geringen Wertschätzung der Landwirte, die die angrenzenden Wiesen bewirtschafteten und ein Aufkommen bzw. eine weitere vegetative Ausdehnung zu verhindern versuchten. *P. spinosa* war aber dennoch in allen Teilbereichen der beiden Untersuchungsgebiete zu finden.

Mit Hilfe des Global Positioning Systems (GPS) und dem Differential-GPS-Handgerät GEOMeter 12L der Firma GEOsat GmbH (Mülheim an der Ruhr) erfolgte die Einmessung aller *P. spinosa* und *C. avellana*-Vorkommen in Gauß-Krüger-Koordinaten. Das System erwies sich in der Praxis nicht immer als zuverlässig. Während der Messungen wurde an den Waldrändern eine z.T. nicht ausreichende Anzahl an Satelliten, die Voraussetzung für ein sicheres Messergebnis sind, empfangen. Da durch Voreinstellungen am Handgerät in diesen Fällen ein Warnsignal abgegeben und die Messung des Datenpunktes nicht durchgeführt wurde, blieb die Sicherheit der gewonnenen und abgespeicherten Messwerte jedoch gewährleistet. Mögliche Abweichungen von bis zu 10 m sind für die vorliegenden Untersuchungen als nicht relevant anzusehen. Die Übertragung der im Gelände gewonnenen Daten auf den PC erfolgte mit dem Programm GEOLink (GEOsat GmbH, Mülheim an der Ruhr). Die Einspielung in ein Geoinformationssystem wurde mit dem Programm ArcView GIS 3.2 der Firma Environmental Systems Research Institute, Inc. (ESRI) durchgeführt. Die Datenpunkte konnten in digitalisierten Forstkarten, die im Rahmen des Solling-Projektes von der Forstlichen Biometrie der Universität Göttingen zur Verfügung gestellt wurden, dargestellt werden. Somit war es möglich, Probesträucher leicht wiederzufinden und räumliche Distanzen zwischen Sträuchern einfach zu ermitteln.

Eine Beprobung aller *C. avellana*-Sträucher war wegen des gleichmäßigen Auftretens in den Untersuchungsgebieten und der damit einhergehenden hohen Individuenzahl (etwa 1700) nicht durchführbar. Um eine repräsentative Auswahl zu gewährleisten, wurde jeder dritte Strauch im Gelände mit Hilfe eines kleinen Aluminiumschildes individuell markiert und später beerntet. Daneben erfolgte die Schätzung des Strauchalters.

Von *P. spinosa* konnten in den Untersuchungsgebieten alle Vorkommen beprobt werden. Eine sichere Abgrenzung einzelner Individuen war jedoch im Gelände wegen der starken vegetativen Ausbreitung nicht möglich. Daher wurde an dicht gewachsenen *P. spinosa*-Hecken alle 3-4 Meter ein Zweig gekennzeichnet und von diesem später Knospen und Früchte geerntet. Einzel- oder locker strukturierte Vorkommen wurden stämmchenweise beprobt. Da sich nach den ersten isoenzymatischen Auswertungen gezeigt hatte, dass

Teilbereiche einer dicht gewachsenen Hecke in der Regel nur aus einem Multilocus-Genotyp bzw. aus einem Individuum gebildet wurden, wurde die Stichprobennahme im zweiten Jahr nach einer Erweiterung des Untersuchungsgebietes weiter gefasst.

Nach Ermittlung der Multilocus-Genotypen wurden alle weiteren Auswertungen - wie etwa Mittelwertsvergleiche morphologischer Daten - auf diese bezogen.

3.4 Anzucht und Wachstum der Nachkommenschaften

Ende August bis Anfang September 2000 wurden Früchte von *C. avellana* und *P. spinosa* für Fruchtbonituren und zur Saatgutgewinnung geerntet. Für die geplante Aussaat und Pflanzenanzucht war es von Bedeutung, die Früchte vor der Vollreife und der damit vollständig ausgebildeten Samenruhe zu werben (BÄRTELS, 1989; KÖPP, 1987; . NIEDERS. FORSTL. VERSUCHSANSTALT, 1997) (Tab. 3.1 und 3.2).

Von *C. avellana* konnten 473 (73%) der markierten Individuen beerntet werden; die übrigen Sträucher hatten vermutlich nicht fruktifiziert. Verluste durch eine zu späte Ernte sind eher unwahrscheinlich, da der Großteil der Früchte zum Erntezeitpunkt noch grünlich-gelb war. Ein Totalausfall der Ernte an einzelnen Sträuchern bedingt durch räuberische Eichhörnchen wird trotz einer immensen Zahl an Beobachtungen ausgeschlossen. Mit Hilfe von Stangenscheren wurden kleine tragende Zweige abgeschnitten und- wenn möglich- jeweils 30 Nüsse geerntet.

Tab. 3.1: Literaturangaben zur Stratifikation von *P. spinosa*

<i>Lit. Quelle</i>	<i>Zeitpunkt Samenernte, Reifegrad</i>	<i>Vorbehandlung</i>
NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT (1997)	Juli, vor der Vollreife	a) sofortige Aussaat; b) 5monatige Stratifikation
BÄRTELS, A. (1989)	Jun - Aug	3-5monatige Stratifikation, Aussaat März/April
Ber. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 333, 1992	Sep	ab Juli 8-9monatige Stratifikation
KÖPP, R. (1987)	Aug – Okt, vor der Vollreife, wenn die Früchte noch nicht ganz durchgefärbt sind	Mazeration, direkte Aussaat oder Kalt-Nass-Stratifikation
SCHUBERT, J. (keine Angabe)		a) 2 Wochen Warmnassbehandlung bei 20°C u. 32 Wochen Kalt-nassbehandlung bei 3°C (nach SUSKA, 1980); b) 2 Wochen Warmnassbehandlung bei 20-25°C u. 18 Wochen Kaltnassbehandlung bei 1-5°C (nach GORDON & ROWE, 1982)
SCHÖN, P.; SCHMALEN, W. (1992)	Sep - Okt	Stratifikation von Mitte Okt bis zur Aussaat März/April
RIEDEL, K. (1997)		12monatige Freilandstratifikation ab Mai

Tab. 3.2: Literaturangaben zur Stratifikation von *C. avellana*

Lit. Quelle	Zeitpunkt der Samen- ernte, Reifegrad	Vorbehandlung
NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT (1997)	Mitte Sep - Mitte Okt, Früchte gelbbraun	Keine Angaben
BÄRTELS, A. (1989)	Aug – Okt, kurz vor der Reife	a) kurz trocknen, Früchte von Capula befreien u. sofort bei 4°C in feuchtem Sand stratifizieren, Aussaat: März; b) sofortige Direktsaat von kurz vor der Reife geernteten Nüssen
Ber. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 333, 1992	Sep	ab Okt 6-7monatige Stratifikation
SCHUBERT, J. (keine Angabe)		a) 2 Tage in kaltem Wasser vorquellen, sofortige Herbstsaat; b) trocken gelagerte Nüsse: 12-16 Wochen Kaltwass-behandlung bei 3-5°C (nach GORDON & ROWE, 1982)
SCHÖN, P.; SCHMALEN, W. (1992)	Aug - Okt	Stratifikation von Mitte Okt bis zur Aussaat März/April

Von lediglich 34% (n=199) der im Frühjahr markierten *P. spinosa*-Pflanzen und Zweige konnten Früchte gesammelt werden. Ursache hierfür war eine unzureichende Fruktifikation und der Verlust von Markierungen. Die zum Teil vollständig ausgebliebene Fruchtbildung war vermutlich auf Nachtfrost-Ereignisse während der Blütezeit oder starke Fraßschäden durch die Gespinstmotte (*Yponomeuta padella* L.) zurückzuführen. Es wurden möglichst 30 Früchte pro Zweig geerntet. An schlecht fruktifizierenden Hecken oder an solchen, die nach starkem Rückschnitt an Wegrändern ihre Schilder verloren hatten, wurden an nicht (mehr) markierten Zweigen Früchte geerntet und diese als Mischprobe (pro Hecke) deklariert. Nach der isoenzymatischen Analyse wurden solche Mischproben verworfen, die von mehr als einem Multilocus-Genotyp geerntet wurden.

Nach Abschluss der Fruchtbonituren (s.u.) wurden im Oktober 2000 insgesamt etwa 6400 Steinkerne von *P. spinosa* in Container (HICO V93, 93 cm³, 40 Cont. pro Tray) in Aussaatsubstrat (Torf-Sand-Gemisch) ausgesät und im Gewächshaus aufgestellt. Es erfolgte eine Direktsaat ohne Stratifikation, da dies nach Angaben von KÖPP (1987) ein wirtschaftliches Verfahren mit befriedigenden bis guten Keimprozenten darstellt. Zuvor wurden die Früchte mehrere Tage gewässert und das Fruchtfleisch, welches keimhemmende Substanzen enthält, mit Hilfe eines Mixers unter Zugabe von reichlich Wasser mechanisch entfernt. Die Pflanzenanzucht von *C. avellana* wurde in Anlehnung an der unter a) beschriebenen Methode von BÄRTELS (1989) (Tab. 3.2) durchgeführt. Um Schimmelbildung zu vermeiden, wurden die Fruchthüllen von Hand vollständig entfernt. Anschließend erfolgte die Einlagerung von 9600 Haselnüssen in feuchtem Sand und die Aufstellung im Kühlhaus bei konstant 8°C. Nach 5-monatiger Stratifikation wurden die z.T.

bereits gekeimten Nüsse am 8. und 9. März 2001 in Aussaaterde in Container (Quickpot 35, 200 cm³, 35 Cont. pro Tray) ausgesät und im Gewächshaus aufgestellt.

Ende März wurde das Auflaufen der ersten *P. spinosa*-Keimlinge registriert. Fortan wurden alle 7 Tage die je Mutterzweig aufgelaufenen Keimlinge gezählt. In der zweiten Aprilwoche liefen die ersten Keimlinge von *C. avellana* auf, die ebenfalls einmal pro Woche aufgenommen wurden. Vor dem Ausbringen wurde die Keimrate ermittelt. Die Verschulung der *P. spinosa*- und *C. avellana*-Pflanzen erfolgte im Mai bzw. Juli 2001 auf einer Freifläche (360m ü. NN; geogr. Länge: 9°45'O, Breite: 51°20'N). Bei der Versuchsflächenauswahl wurde auf einheitliche Standortbedingungen (Bodenverhältnisse, Strahlung) geachtet. In den ersten Wochen wurden die Pflanzen nach ausbleibenden Niederschlägen künstlich bewässert, um das Anwachsen der Jungpflanzen zu garantieren. Aufgelaufene Begleitvegetation wurde in regelmäßigen Zeitabständen entfernt.

Signifikante Unterschiede im Wuchsverhalten der Nachkommenschaften sollten unter gleichen Umweltbedingungen auf der Versuchsfläche auf genetische Variation hindeuten. Vor Vegetationsbeginn wurden daher im Frühjahr 2002 die Pflanzenhöhen der einjährigen Sämlinge ermittelt. Da insbesondere bei *P. spinosa* die Ausbildung von Seitenzweigen individuell sehr unterschiedlich ausfiel und teilweise kein Terminaltrieb mehr zu bestimmen war, wurde der jeweils längste (Seiten-) Zweig für die Höhenmessung verwendet. Eher horizontal ausgebildete Seitenäste wurden für die Messungen vertikal nach oben an die Messlatte gehalten. Die Messgenauigkeit betrug $\pm 0,5$ cm. Darüber hinaus gab es bei *P. spinosa* augenscheinlich sehr deutliche Unterschiede in den Pflanzenhöhen, die vermutlich auf individuell unterschiedliche Anwuchserfolge zurückzuführen waren. Daher wurden ausschließlich jene Pflanzen vermessen, die nach der Verschulung einen Zuwachs - deutlich erkennbar an der Ausbildung von Seitenästen- gezeigt hatten. Es wurden jeweils fünf Nachkommen je beerntetem Mutterzweig vermessen. Von *P. spinosa*-Vorkommen, an denen nur Mischproben geerntet werden konnten, wurden möglichst 30 Pflanzen vermessen. Von *P. spinosa*-Sträuchern mit nur wenigen Nachkommen pro markiertem Zweig wurde aus der vorhandenen Mischprobe möglichst auf eine Zahl von 30 Pflanzen pro Hecke ergänzt. Insgesamt waren dies 774 Pflanzen.

Bei *C. avellana* wurden ebenfalls fünf Pflanzenhöhen je beerntetem Mutterstrauch ermittelt. Hier wurden immer die ersten fünf Sämlinge der Pflanzreihe begutachtet. Insgesamt wurden 1941 *C. avellana*-Pflanzen vermessen.

Die Messungen wurden im Herbst 2002 nach Vegetationsabschluss an den selben Pflanzen wiederholt.

3.5 Morphologische Untersuchungen

Die zwischen *In-situ*-Populationen häufig beobachtbare Variation morphologischer Merkmale wird in nicht geringem Ausmaß durch die modifizierenden Umweltverhältnisse an den Wuchsorten (Exposition, Strahlung, Wasser- und Nährstoffangebot) hervorgerufen und ist häufig weniger genetisch bedingt (LARCHER, 1994; GILLET, 1992). Die Fähigkeit eines Individuums seine Morphologie und / oder Physiologie in Reaktion auf variierende Umweltbedingungen zu verändern wird nach SCHLICHTING (1986) als phänotypische Plastizität bezeichnet. Um einen möglichst hohen Anteil genetisch bedingter Merkmalsvariation aufzuzeigen, wurden die blattmorphologische Untersuchungen daher an Sämlingspopulationen durchgeführt, welche unter einheitlichen Umweltbedingungen angezogen und auf einer Versuchsfläche verschult wurden. Bei der Ermittlung der Fruchtmerkmale musste auf Material der *In-situ*-Populationen zurückgegriffen werden, da die Sämlinge noch nicht fruktifiziert hatten.

3.5.1 Fruchtmorphologie

Unmittelbar nach der Beerntung erfolgte an dem erworbenen Saatgut die Erfassung von Fruchtmerkmalen durch umfangreiche Bonituren. Allgemein versteht man hierunter die Beobachtung und Klassifizierung von phänotypischen Ausprägungen und Entwicklungsstadien nach einem festgelegten Schema, das alle Ausprägungen oder Stadien eines Merkmals als Klassen enthält. Jeder Klasse ist eine Note zugeordnet.

Da für die Aussaat der Früchte von *P. spinosa* das Fruchtfleisch ohnehin entfernt werden musste, bot sich auch die Bonitur der Steinkerne an.

Bei *C. avellana* wurden von bis zu 15 Nüssen, deren Auswahl aus der Gesamtstichprobe zufällig erfolgte, folgende Parameter ermittelt:

1. Nusshöhe [mm]
2. Nussbreite (breite Seite) [mm]
3. Nussdicke (schmale Seite) [mm]
4. Gewicht [g]
5. Kernoberfläche : Note 0: keine Riefenbildung
 Note 1: deutliche Riefenbildung

Unter Riefenbildung ist eine farbliche Streifenbildung und/oder eine streifige Strukturveränderung der Oberfläche parallel zur Längsachse der Nuss zu verstehen.

Aus dem gewonnenen Datenmaterial ließen sich zudem die Längenverhältnisse der drei räumlichen Achsen berechnen, die die Fruchtformen quantitativ beschreiben.

Wegen der raschen Verderblichkeit des Fruchtfleisches von *P. spinosa* wurden zur zeitlichen Verkürzung der Bonitur hier 10 Früchte untersucht. Folgende Parameter wurden ermittelt (vgl. Abb. 3.1):

1. Fruchthöhe [mm]
2. Fruchtbreite [mm]
3. Fruchtdicke [mm]
4. Gewicht [g]
5. Reifegrad: Note 1: kaum reif, Frucht überwiegend grün gefärbt
 Note 2: fast reif, Frucht überwiegend dunkel gefärbt
 Note 3: reif, Frucht dunkel gefärbt

Nach Entfernung des Fruchtfleisches wurden an ebenfalls 10 Steinkernen folgende Merkmale untersucht:

1. Höhe des Steinkerns [mm]
2. Breite des Steinkerns [mm]
3. Dicke des Steinkerns [mm]
4. Gewicht [g]
5. Form der Spitze: Note 0: stumpf
 Note 1: zugespitzt
6. Struktur der Oberfläche: Note 0: glatt
 Note 1: skulpturiert

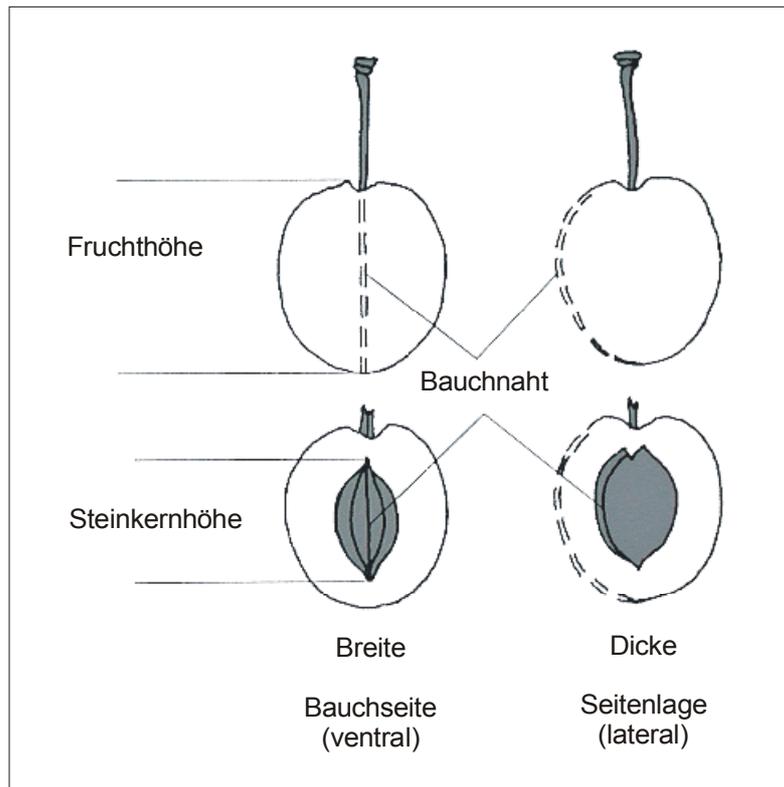


Abb. 3.1: Erläuterungen und Messrichtungen für Früchte von *P. spinosa* nach KÖRBER-GROHNE (1996)

Die metrischen Werte wurden mittels Schieblehre bis auf 0,5 mm Genauigkeit ermittelt. Bei der Datenauswertung wurden neben Herkunfts-Mittelwerten bei *P. spinosa* auch Mittelwerte pro Multilocus-Genotyp gebildet. Genotypen mit weniger als fünf Früchten wurden nicht berücksichtigt.

3.5.2 Blattmorphologie

Pro Mutterstrauch (*C. avellana*) bzw. pro Mutterzweig (*P. spinosa*) wurde von jeweils fünf Sämlingen je ein Blatt aus einer definierten Region beurteilt. Bei *C. avellana* wurde das dritte Blatt -von der Pflanzenspitze ausgehend- gewählt. War dieses Blatt beschädigt oder noch nicht voll ausdifferenziert, wurde das 4. Blatt für die Beurteilung herangezogen. Bei *P. spinosa* wurde wegen der großen Variation im Wuchsverhalten und den Unterschieden im Habitus der Pflanzen ein Blatt aus der Mitte der Hauptachse entnommen, das in der Regel voll entwickelt war. An den *C. avellana*-Blättern wurden elf, an den *P. spinosa*-Blättern insgesamt neun metrische und diskrete Merkmale erfasst (s.u.).

Boniturschlüssel für *C. avellana*-Blätter (vgl. Abb. 3.2):

1. Länge der Blattspreite [mm]
2. maximale Breite der Blattspreite [mm]
3. Abstand des Stielansatzes zur maximalen Spreitenbreite [mm]

4. Länge des Blattstiels [mm]
5. Länge der Blattspitze [mm]
6. Anzahl Blattaderpaare (Hauptaderpaare, die direkt vom Spreitenhauptnerv abgehen)
7. Länge des linken Spreitengrundlappens L1 [mm]
8. Breite des linken Spreitengrundlappens B1 [mm]
9. Länge des rechten Spreitengrundlappens L2 [mm]
10. Breite des rechten Spreitengrundlappens B2 [mm]
11. Blattrandzähnung: Note 0: keine deutliche Ausprägung
 Note 1: deutliche Ausprägung
12. Blattrandhauptzähne: Note 0: kein deutliches Hervortreten
 Note 1: deutliches Hervortreten (Blatt fast gelappt)
13. Überlappung der Spreitenbasis: Note 0: nicht oder kaum überlappend
 Note 1: deutlich überlappend

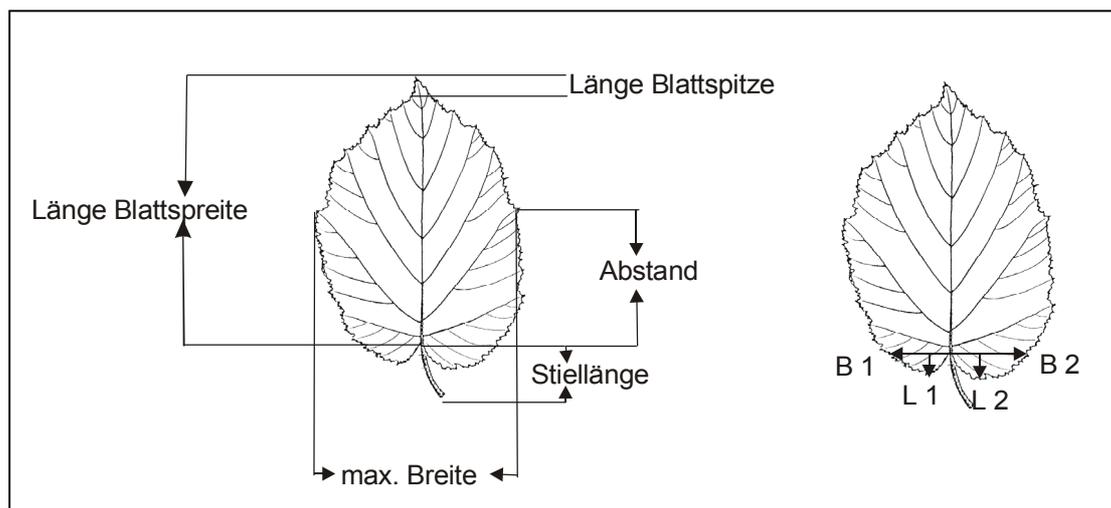


Abb. 3.2: Untersuchte Blattmerkmale am Beispiel *C. avellana*

Boniturschlüssel für *P. spinosa*-Blätter:

1. Länge der Blattspreite [mm]
2. maximale Breite der Blattspreite [mm]
3. Abstand des Stielansatzes zur maximalen Spreitenbreite [mm]
4. Länge des Blattstiels [mm]
5. Anzahl an Blatthauptadern linke Blattseite
6. Anzahl Blatthauptadern rechte Blattseite
7. Symmetrie der Spreitenbasis: Note 0: symmetrisch
 Note 1: asymmetrisch

- | | |
|------------------------------------|--|
| 8. Form der Spreitenbasis: | Note 0: abgerundet
Note 1: keilförmig |
| 9. Ausprägung der Spreitenspitze: | Note 0: spitz
Note 1: zugespitzt |
| 10. Ausprägung des Spreitenrandes: | Note 0: gesägt
Note 1: gekerbt |

Bei der Datenauswertung wurden neben Herkunfts-Mittelwerten bei *P. spinosa* auch Mittelwerte für jede Nachkommenschaft eines Multilocus-Genotyps gebildet. Nachkommenschaften mit weniger als fünf Individuen wurden nicht berücksichtigt.

3.6 Phänologische Untersuchungen

Phänologische Beobachtungen über das Eintreffen markanter Ereignisse wie Frühjahrsaustrieb, Blüte oder das Vergilben der Blätter wurden von Menschen schon früh vorgenommen und ausgenutzt. Häufig decken sie enge Zusammenhänge zwischen Witterungs- und Vegetationsverlauf auf. Für viele langlebige Waldbaumarten ist bekannt, dass die Zeitspanne nach der eiszeitlichen Rückwanderung ausgereicht hat, um regionale Anpassungsmuster hervorzubringen.

3.6.1 Frühjahrsaustrieb und Vegetationsabschluss

Die Bildung der Winterknospen wurde von Mitte September bis zum ersten Nachtfrost am 9. November 2001 (-5°C) an den Jungpflanzen auf der Versuchsfläche bonitiert. Wegen der großen Menge zur Verfügung stehender Pflanzen wurde von *C. avellana* nur jede fünfte Einzelstrauchabsaat begutachtet. Je Mutterpflanze wurden fünf Nachkommen (Einzelpflanzen) bewertet. Insgesamt wurden die Nachkommen von 90 Mutterpflanzen (*C. avellana*) und 138 *P. spinosa*-Zweigen nach folgenden Schlüsseln bonitiert.

Schlüssel für Abschlussbonitur von *P. spinosa*:

- | | |
|---------|--|
| Note 1: | Noch keine Terminal- oder Seitenknospen zu erkennen, in der Regel Neubildung von Blättern. |
| Note 2: | Subterminal und an Seitenzweigen sind grün-braune Knospen zu sehen. Die Terminalknospe ist als kleine Wölbung zu erkennen. |
| Note 3: | Die Terminalknospe ist in etwa so groß wie die Seitenknospen und rötlich gefärbt. |
| Note 4: | Die Endknospe ist größer als die Seitenknospen, rot-braun und fransig. (Stadium Rangzahl, s.u.) |

Note 5: Die Endknospe hat kleinere anliegende Knospen. Die Knospen sind braun.

Bei der Abschlussbonitur von *C. avellana* ergab sich die Schwierigkeit, dass viele Pflanzen bereits Knospen angelegt hatten und zum Boniturbeginn diese gerade wieder am Aufbrechen waren. Ein bereits erarbeiteter Boniturschlüssel musste aufgrund der besonderen Situation verworfen werden. Stattdessen wurde mit folgendem vereinfachten Schlüssel gearbeitet:

Vereinfachter Schlüssel für die Abschlussbonitur von *C. avellana*:

Note 1: keine Terminalknospe vorhanden, Blattneubildung

Note 2: Knospenbildung an der Triebspitze erkennbar, Größe: 1-3 mm

Note 3: Terminalknospe voll ausgebildet, Größe 4-6 mm

Ergänzend zur Bonitur des Vegetationsabschlusses wurde das Verhalten der Jungpflanzen beim Frühjahrsaustrieb erfasst. Die Austriebsbonitur erfolgt im folgenden Frühjahr 2002 an den selben Pflanzen, an denen der Vegetationsabschluss beobachtet wurde. Der Boniturzeitraum lag bei *C. avellana* zwischen dem 14.02. und 8.05.02 und bei *P. spinosa* zwischen dem 12.03. und 14.05.02.

Schlüssel für die Austriebsbonitur von *P. spinosa*:

Note 1: Alle Knospen befinden sich in Winterruhe und sind braun gefärbt.

Note 2: Es sind geschwollene, grüne oder rötliche Knospen zu erkennen.

Note 3: Die noch vollständig eingerollten, knospenförmigen Blättchen sind zwei bis drei mal länger als bei Note 2.

Note 4: Die ersten Blättchen beginnen, sich an der Blattspitze zu entfalten, so dass der oberste Teil der Blattspreite erkennbar ist. (Stadium Rangzahlen, s.u.)

Note 5: Die ersten zwei Blättchen falten sich auseinander. Die übrigen sind noch eingerollt.

Note 6: Die nächsten Blättchen entfalten sich.

Note 7: Die Triebstreckung beginnt.

Schlüssel für die Austriebsbonitur von *C. avellana* (in Anlehnung an RUMPF, 2002):

Note 1: Alle Knospen befinden sich in Winterruhe und sind meist rotbraun gefärbt.

Note 2: Die Knospen sind deutlich angeschwollen, größer als bei Note 1 und häufig bereits grün gefärbt.

Note 3: Die Knospen beginnen aufzubrechen, die Blattspitzen sind teilweise erkennbar.

- Note 4: Die Blättchen entfalten sich aus den Knospen. Erste Blattspreiten sind zu sehen.
- Note 5: Die ersten Blätter sind voll entfaltet und vereinzelt. Die Triebstreckung beginnt.

Die Auswertung der phänologischen Daten erfolgte mit Hilfe von Rangzahlen nach einer Methode von SPETHMANN (Arbeitsanweisung NFV-C, 1978). Bei den oben beschriebenen Einzelpflanzenbonituren erhielten die Sämlinge, die als erste eine bestimmte (für die Bonitur charakteristische) Note erreicht hatten (z.B. Austriebsbonitur *P. spinosa*: Note 4= die ersten Blättchen beginnen sich... zu entfalten...), die Rangzahl 1. Pflanzen, die dieses Stadium erst sieben Tagen später beim nächsten Boniturtermin erreichten, erhielten die Rangzahl 8, nach weiteren sieben Tagen bekamen die Pflanzen die Rangzahl 15 usw.. Dieses Verfahren setzte folglich eine wöchentliche Bonitur voraus. Wurde eine Boniturnote von einem Boniturtermin zum nächsten übersprungen, mussten von der Rangzahl zwei Punkte (Tage) abgezogen werden. Bei größeren Notensprüngen von 2 oder 3 Noten wurden 4 bzw. 6 Punkte von der Rangzahl abgezogen. Die Abschlussbonitur wurde nach dem ersten Nachtfrost abgebrochen und die Rangzahl dieses Tages notiert. Niedrige Rangzahlen kennzeichnen somit früh austreibende bzw. abschließende Pflanzen und hohe Rangzahlen zeigen folglich einen späten Austrieb oder Abschluss an. Für *C. avellana* wurden wegen dem späten Wiederaufbrechen der Knospen keine Rangzahlen ermittelt.

3.6.2 Erfassung der Blühtermine

Von *P. spinosa* wurden als weiteres phänologisches Merkmale die Blühzeitpunkte aller *In-situ*-Vorkommen in beiden Untersuchungsgebieten untersucht. Deutliche Unterschiede in der Reifezeit der Blüten, seien sie nun genetisch oder standörtlich bedingt, haben auch Einfluss auf den Genaustausch und könnten als natürliche Genflussbarrieren in Erscheinung treten. Die genaue Durchführung ist unter Kap. 3.8.1 beschrieben.

Eine Erfassung der Blüte von *C. avellana*-Individuen erfolgte nicht, da kleinräumige oder individuelle Unterschiede im Blühzeitpunkt aufgrund der Windblütigkeit vermutlich keinen entscheidenden Einfluss auf den Genfluss haben. Hohe Individuenzahlen in Kombination mit der Massenproduktion von Pollen (mind. 2,5 Mio. Pollenkörner pro Samenanlage) werden die Effektivität natürlicher Genflussbarrieren sicher erheblich verringern.

3.7 Genetische Untersuchungen

Im forstlichen Bereich werden genetische Untersuchungen zur Einschätzung der genetischen Variation innerhalb natürlicher Populationen und zwischen verschiedenen Herkünften durchgeführt. Hinweise aus diesen Untersuchungen werden für züchterische Maßnahmen (Auslese) und zur Auswahl genetischer Ressourcen genutzt. Grundsätzlich ist

unter den molekularen Markern zwischen DNA-Markern, die durch die spezifische Struktur bestimmter DNA-Abschnitte definiert und mit molekulargenetischen Methoden (RFLP, RAPD u. a.) beobachtbar sind, und Proteinmarkern, welche als Produkte eines Genortes exprimiert und durch die Anwendung spezieller biochemischer Methoden lokalisiert werden, zu unterscheiden. Da die Analyse von Proteinen (Isoenzymen) sich bislang sehr bewährt hat und darüber hinaus viele Vorteile bietet (s. Kap. 5.4), ist sie in den vorliegenden Untersuchungen die Methode der Wahl.

3.7.1 Isoenzymanalysen an *In-situ*-Populationen

Im Genom der Bäume und anderer Pflanzen sind etwa 8 000 - 10 000 Strukturgenloci lokalisiert, welche die Polypeptide kodieren, aus denen Enzyme und andere Proteine gebildet werden. Mutationen können durch Substitution einer oder mehrere Aminosäuren Veränderungen in der Struktur der Enzyme verursachen, ohne dabei deren prinzipiellen Wirkungsmechanismus zu verändern. Diese strukturell veränderten Enzyme, die jedoch nach wie vor die gleichen Stoffwechselfvorgänge katalysieren, werden als Isoenzyme bezeichnet. Innerhalb eines Enzymsystems können Isoenzyme von mehreren Genloci kodiert werden. Solche Isoenzyme, die von Allelen eines Genlocus kodiert werden, bezeichnet man auch als Alloenzyme. In der Regel unterscheiden sich Alloenzyme hauptsächlich in ihrer Nettoladung. Isoenzyme, deren Aufbau durch verschiedene Genloci gesteuert wird, zeichnen sich auch durch unterschiedliche Molekülgrößen aus.

Im Gegensatz zu den umweltabhängigen morphologischen und physiologischen Merkmalen stehen die Isoenzyme meist in direkter Beziehung zu den sie kontrollierenden Genen. Variationen von Isoenzym-Phänotypen sind daher auf die ihnen zugrundeliegende genetische Variation, d. h. auf verschiedenartige Allelbesetzungen an Enzymgenloci, zurückzuführen (STARKE, 1993). Bevor jedoch Aussagen zur genetischen Variation getroffen werden können, bedarf es der Kenntnis der tatsächlichen genetischen Kontrolle der beobachteten Elektromorphe, d.h. der eindeutigen Zuordnung von Phänotyp und Genotyp. Das Verfahren, mit dem die Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp nachgewiesen wird, ist die Vererbungsanalyse. (s. Kap. 3.7.3).

In Abhängigkeit von der jeweiligen Baumart lassen sich bis zu 30 verschiedene Enzymsysteme elektrophoretisch nachweisen. Bei einer Annahme von im Mittel zwei kontrollierenden Genloci pro System stehen im Idealfall bis zu 60 Strukturgenloci für eine Beobachtung zur Verfügung (BERGMANN, 1995). Da sich die Anzahl unterschiedlicher Typen durch die Kombinationsmöglichkeiten exponentiell vermehrt, lassen sich anhand des Genotyps an mehreren Isoenzym-Genloci genetische Unterschiede zwischen Individuen einer Population erkennen (BERGMANN, 1987). Daher ist es in der Regel möglich, verschiedene Individuen durch ihren Multilocus-Genotyp zu unterscheiden. Auch bei

vegetativer Vermehrung - wie beispielsweise bei der Polykormonbildung von *P. spinosa* - ist eine Zuordnung einzelner Individuen zu einem Klon relativ einfach, da der gesamte Genbestand ohne Rekombination an die Abkömmlinge weitergegeben wird und somit die Ausprägungen aller genetischen Merkmale eines fraglichen Ramets und des zugehörigen Klons völlig identisch sein müssen. Unterscheidet sich ein Individuum von einem Klon in nur einer Ausprägung, so ist die Abstammung des Individuums von diesem Klon auszuschließen, bzw. das Individuum kann kein vegetativer Abkömmling des Klons oder Klonelters sein (BERGMANN, 1995; LEINEMANN et al., 2002).

Die Auswahl der untersuchten Enzymsysteme erfolgte bei den *In-situ*-Populationen von *C. avellana* insbesondere in Anlehnung an Arbeiten von ROVIRA et al. (1992), ROVIRA (1997) und RUMPF (2002) und bei *P. spinosa* an Arbeiten von LEINEMANN (2000) und LEINEMANN & BERGMANN (2000) (Tab. 3.3). Mit Ausnahme von Leucinaminopeptidase (LAP) (Enzymgruppe II) handelt es sich ausschließlich um Enzymsysteme, die am Primärstoffwechsel der Pflanzen beteiligt sind. Sie katalysieren stoffliche Umsetzungen im Citratzyklus und in der Atmungskette oder gewährleisten andere lebenswichtige Funktionen. Nach GILLESPIE & LANGLEY (1974) und BERGMANN (1991) werden sie der Enzymgruppe I zugeordnet.

Tab. 3.3: Untersuchte Enzymsysteme von *C. avellana* (C) und *P. spinosa* (P)

Bezeichnung	Abkürzung	Nummer	Struktur	Species
Aspartataminotransferase	AAT / GOT	E.C.2.6.1.1	Dimer	C
Alkoholdehydrogenase	ADH	E.C.1.1.1.1	Dimer	C, P
Isocitratdehydrogenase	IDH	E.C.1.1.1.42	Dimer	P
Leucinaminopeptidase	LAP	E.C.3.4.11.1	Monomer	C, P
Malatdehydrogenase	MDH	E.C.1.1.1.37	Dimer	C, P
6-P-Gluconatdehydrogenase	6-PGDH	E.C.1.1.1.44	Dimer	C, P
Phosphoglucoseisomerase	PGI	E.C.5.3.1.9	Dimer	C, P
Shikimatdehydrogenase	SKDH	E.C.1.1.1.25	Monomer	C

Aspartataminotransferasen (AAT) sind an zahlreichen Reaktionen im pflanzlichen und tierischen Organismus beteiligt und in unterschiedlichen Kompartimenten der Zelle (Chloroplasten, Mitochondrien, Cytoplasma) lokalisiert. Bei der Biosynthese der Aminosäuren der Aspartat-Familie katalysiert AAT die Bildung des Ausgangsproduktes und ist darüber hinaus am oxidativen Aminosäureabbau beteiligt. Außerdem spielt AAT eine wichtige Rolle beim Transport von CO₂ aus der Atmosphäre vom Mesophyll zu den Bündelscheidenzellen der C₄-Pflanzen (KINDL, 1987 zit. in KLUMPP, 2000). Des Weiteren hat das Enzym eine wichtige Funktion beim Elektronentransport zwischen Chloroplasten und Cytoplasma (WHIGHTMAN & FOREST, 1978, zit. in KLUMPP, 2000).

Alkoholdehydrogenasen (ADH) dehydrieren in Gegenwart des Coenzym Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid (NAD) primäre und sekundäre Alkohole reversibel zu Aldehyden bzw. Ketonen. Am besten charakterisiert sind ADH aus Leber (Blutalkoholabbau) und aus Hefe, wo sie den letzten Schritt der alkoholischen Gärung (Glucoseabbau unter anaeroben Bedingungen) katalysieren.

Das Enzymsystem Isocitratdehydrogenase (IDH) katalysiert in den Mitochondrien die Decarboxylierung von Isocitrat unter gleichzeitiger Wasserstoff-Übertragung auf NADP^+ (E.C.1.1.1.42) bzw. NAD^+ (E.C.1.1.1.41) und nimmt damit eine Schlüsselstellung im Citratzyklus (Zellatmung) ein. Der Citratzyklus selbst dient neben dem Endabbau der Metabolite und dem Energiegewinn als eine Art Drehscheibe des Stoffwechsels, aus der allein die Hälfte aller Aminosäuren aus Zwischenprodukten dieses Kreislaufes entstammen. Leucinaminopeptidase ist im Pflanzen- und Tierreich weit verbreitet und meist im Cytosol lokalisiert. LAP zählt zu den Exopeptidasen und ist am Abbau von Eiweißmolekülen durch Hydrolyse beteiligt. LAP ist entgegen ihrer Bezeichnung nicht Leucin-spezifisch, wodurch gelegentlich auch die Bezeichnung Cytosol-Amino-peptidase empfohlen wird.

Das Enzymsystem 6-Phosphogluconatdehydrogenase (6-PGDH) ist im oxidativen Pentosephosphatzyklus (Zellatmung) an der Umwandlung von Glucose-6-Phosphat über Gluconat-6-Phosphat zu Ribulose-5-Phosphat beteiligt. Der oxidative Pentosephosphatzyklus ist neben der Glycolyse ein alternativer Stoffwechselweg zum Abbau der Glucose im Cytoplasma der Pflanzenzelle. Er spielt allerdings eine untergeordnete Rolle, da vermutlich 80-95% des Glucoseabbaus über die Glycolyse verlaufen. Die Produktion des Reduktionsäquivalents NADPH zu Biosynthesereaktionen und die Pentosephosphate als Zwischenprodukte des Zyklus werden abgezweigt und als Bausteine für Nucleotide, Nucleinsäuren und Zellwandpolysaccharide verwendet.

Die Shikimatdehydrogenase (SKDH) spielt bei höheren Pflanzen und Mikroorganismen (Bakterien, Pilze) eine Schlüsselrolle bei der Biosynthese aromatischer Aminosäuren wie Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan, die auf dem sogenannten Shikimisäure-Chorisminsäure-Weg (S-Weg) aufgebaut werden. In Folgereaktionen entstehen Phenole, die vielfältige Funktionen bei Pflanzen einnehmen (Lignin, Pigmente: Flavonoide, Anthocyane) (KUTSCHERA, 1995). Auch Gerbstoffe, Phytohormone (z.B. Indoleessigsäure), Phytoalexine oder das bei der Photosynthese wichtige Plastochinon zählen zu den Produkten dieses Syntheseweges. Die Hauptaktivität von SKDH liegt im Cytosol, geringe Aktivität wurde von WENDEL et al. (1988, zit. in KLUMPP, 2000) in Chloroplasten nachgewiesen.

Die Malatdehydrogenase (MDH) ist eine am Citratzyklus beteiligte Oxidoreduktase, die in Gegenwart von NAD^+ die Umwandlung von Malat zu Oxalacetat sowie die gegenläufige Reaktion bewirkt. MDH kommt im Cytoplasma und in Mitochondrien in verschiedenen Isoenzym-Typen vor, was für den Transport durch die innere Mitochondrienmembran

bedeutsam ist. Nur L-Malat und nicht Oxalacetat kann diese durchqueren, weshalb zum Transport Oxalacetat zunächst in L-Malat überführt und anschließend wieder rückverwandelt werden muss. In Bezug auf die Aminosäuresequenz sind das cytoplasmatische und das mitochondriale Isoenzym nur schwach miteinander verwandt, letzteres jedoch deutlich mit bakterieller MDH.

3.7.2 Isoenzymanalysen an Nachkommenschaften

Zur Analyse des Gentransfers zwischen Teilpopulationen von *P. spinosa* wurden Nachkommenschaften aus beiden Untersuchungsgebieten isoenzymatisch untersucht. Im Hellental wurden aus fünf Talabschnitten (Tab. 4.33) jeweils 60 Nachkommen beprobt. Die Auswertung der Ergebnisse soll Aufschluss über die Distanz der Ausbreitung insbesondere seltener Allele erbringen.

Aus dem Untersuchungsgebiet Vahle wurde unter anderem die Nachkommenschaft (80 Sämlinge) eines isolierten *P. spinosa*-Vorkommens aus dem mittleren Tal (ML-Genotyp 7, Abb. 4.3) isoenzymatisch untersucht. Lassen sich hier neue Allele nachweisen, dann zeigen diese Ergebnisse, dass trotz großer Distanz zum nächstgelegenen Vorkommen eine Einbringung von fremden Pollen stattgefunden hat. Des Weiteren wurde die Nachkommenschaft der Teilpopulation aus dem westlichen Tal (ML-Genotypen 1-6, Abb. 4.3) analysiert. Hier hatten die isoenzymatischen Untersuchungen der Muttersträucher eine verhältnismäßig niedrige allelische Vielfalt aufgedeckt. Insgesamt konnten hier 167 Nachkommen analysiert werden, davon je 40 von den ML-Genotypen 4, 5 und 6, 32 von ML-Genotyp 1 und 15 von ML-Genotyp 3 (von ML-Genotyp 2 standen keine Nachkommen zur Verfügung).

3.7.3 Vererbungsanalysen

Die Kenntnis über die genetische Kontrolle der Enzymsysteme und der beobachteten Elektromorphe sowie deren Vererbungsmodus ist eine unausweichliche Bedingung für ihre Verwendung als Genmarker. Unter einem Genmarker versteht man im Allgemeinen ein variierendes Merkmal, dessen eindeutige Beziehung zu seinen kodierenden Genen nachgewiesen ist. Weiterführende Interpretationen wie beispielsweise die Ermittlung von Heterozygotiegraden oder genetischen Abständen von Populationen sind unter der Annahme eines falschen Vererbungsmodus wertlos.

Für eine Vererbungsanalyse werden idealer Weise die Nachkommenschaften kontrollierter Kreuzungen sowie Gewebe vom gleichen Typ und ontogenetischen Stadium der Eltern und Nachkommen verwendet. Kontrollierte Kreuzungen sind jedoch bei Bäumen oft mit einem hohen technischen Aufwand verbunden und erbringen häufig nicht eine ausreichende Anzahl von Nachkommen für statistische Tests. Außerdem ist wegen der langen Generationszeit der

Bäume eine Beprobung von ontogenetisch gleichem Material von Eltern und Nachkommen selten durchführbar. Da sich jedoch zahlreiche Enzyme als ontogenetisch stabil und in ihrer Ausprägung von der Umwelt unabhängig gezeigt haben, ist der Vergleich von verschiedenen ontogenetischen Stadien möglich. Die Analyse der Nachkommen zu einem frühen Zeitpunkt hat den Vorteil, dass verschiedene Selektionsprozesse ausgeschlossen werden. In der Regel werden die Nachkommenschaften von frei abgeblühten Müttern mit bestimmten Enzym-Phänotypen untersucht.

Die beschriebene Methode nach GILLET & HATTEMER (1989) dient der Überprüfung der Hypothese einer kodominanten Einzel-Locus Vererbung, die es ermöglicht, jedem Isoenzym-Phänotyp einen bestimmten Genotyp zuzuordnen. Hierfür sind drei Annahmen vorauszusetzen:

1. regelmäßige meiotische Segregation während der Produktion der Eizellen
2. zufällige Befruchtung der Eizellen von jedem Pollen(Haplo-)typ
3. Abwesenheit von Viabilitätsselektionen

Unter diesen Annahmen werden in der Nachkommenschaft eines frei abgeblühten Samen-Elters mit dem putativ heterozygoten Genotyp A_iA_j auf der Basis der Mendelschen Gesetze folgende qualitative und quantitative Verhältnisse erwartet (LEINEMANN & BENDIXEN, 1999):

- a) jeder Nachkomme besitzt mindestens ein Allel A_i oder A_j
- b) Die Anzahl der heterozygoten Nachkommen mit dem Phänotyp A_iA_j (N_{ij}) ist gleich der Anzahl der homozygoten Nachkommen A_iA_i (N_{ii}) und A_jA_j (N_{jj}).

$$N_{ij} = N_{ii} + N_{jj}$$

- c) Bei Nachkommen mit einem nicht mütterlichen Allel A_k ist die Anzahl der Nachkommen mit dem Phänotyp A_iA_k (N_{ik}) gleich der Anzahl derer mit dem Phänotyp A_jA_k (N_{jk}).

$$N_{ik} = N_{jk}$$

Die Abweichungen der beobachteten von den erwarteten Häufigkeiten wurden mit dem χ^2 -Test überprüft. Da oft nur wenige Nachkommen eines bestimmten Genotyps für eine Analyse zur Verfügung standen, wurden die Häufigkeiten verschiedener Nachkommenschaften summiert und ebenfalls einem statistischen Test unterzogen. Diese Vorgehensweise ist nach strenger Anwendung der Methode von GILLET & HATTEMER (1989) nicht üblich, da sich diese nur auf Einzelnachkommenschaften bezieht.

Nach statistischer Absicherung der Einzel-Ergebnisse gilt der Nachweis, dass die untersuchten Enzym-Phänotypen eindeutig bestimmte Enzym-Genotypen repräsentieren, als erbracht (STARKE, 1993).

In Ergänzung zu der Arbeit von ROVIRA et al. (1993) wurden bei *C. avellana* die putativen Genorte ADH-A und SKDH-A einer genetischen Analyse unterzogen. Nach der Methode von GILLET & HATTEMER (1989) wurden die beobachteten Genotyphäufigkeiten mit den erwarteten Häufigkeiten verglichen. Sowohl für *C. avellana* als auch für *P. spinosa* wurden die angezogenen Nachkommenschaften der frei abgeblühten *In-situ*-Sträucher verwendet.

Bei der tetraploiden *P. spinosa* wurden die Vererbungsanalysen in Anlehnung an eine Arbeit von LEINEMANN (2000) durchgeführt. In dieser Untersuchung wird eine neue Methode der Vererbungsanalyse für tetraploide Arten am Beispiel von *P. spinosa* an den Enzymgenorten PGI-B, 6-PGDH-A, 6-PGDH-B und IDH-A vorgestellt. Die Methode beschränkt sich auf die Analyse diallelischer, triplex-heterozygoter Samen-Eltern ($A_iA_iA_jA_j$ oder $A_jA_jA_iA_i$). Dies ist insofern von Vorteil, als dass unter der Annahme von Chromosomen-Segregation die Samen-Eltern in nur zwei Typen von Eizellen (A_iA_i) und (A_jA_j) mit der Häufigkeit $P(A_iA_i) = P(A_jA_j) = 1/2$ aufspalten. Die Hypothese basiert auf der Annahme von Einzellocus kontrollierten Isoenzym-Phänotypen mit codominanten tetrasom vererbten Allelen und regelmäßiger Mendelscher Segregation der Gameten. Neben der Chromosomen-Segregation gelten die oben beschriebenen Annahmen 1-3.

Im Folgenden sind die erwarteten Genotyp-Häufigkeiten von einer Einzel-Nachkommenschaft einer frei abgeblühten Mutter mit einem triplex-heterozygoten Genotyp dargestellt:

- a) Befruchtung der Eizellen mit Pollen, der ausschließlich mütterliche Allele i und j ($i \neq j$) enthält (A_iA_i , A_iA_j , A_jA_j):

$$N_{iij} + N_{ijj} = N_{iii} + N_{ijj}$$

- b) Befruchtung der Eizellen mit Pollen, der ein nicht-mütterliches Allel $k \neq i \neq j$ enthält (A_iA_k , A_jA_k):

$$N_{ijk} = N_{iik} + N_{ijjk}$$

- c) Befruchtung der Eizellen mit Pollen, der keines der mütterlichen Allele $k \neq i \neq j$ enthält (A_kA_k):

$$N_{iik} = N_{ijkk}$$

Weil die untersuchten Nachkommenschaften nicht speziell für die Vererbungsanalysen angezogen wurden, war die Anzahl an Nachkommen häufig nicht sehr hoch. Deshalb wurden für jeden Genotyp mehrere Nachkommenschaften von verschiedenen frei abgeblühten Muttersträuchern untersucht.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Vererbungsanalyse für die Genorte MDH-A, MDH-B, 6-PGDH-A, 6-PGDH-B und LAP-A fortgeführt. Bei den bereits untersuchten Genorten 6-PGDH-A und 6-PGDH-B wurden neu entdeckte Isoenzymphenotypen getestet. Für das Enzymsystem IDH standen Daten von den Untersuchungen zum Gentransfer zur Verfügung, weshalb diese mitangeführt werden.

3.7.4 Methodik der Stärkegel-Elektrophorese

Die Stärkegel-Elektrophorese ist ein klassisches Verfahren zur Analyse von Proteinen. Nach der Einführung teilhydrolysierter Stärkegele als Trennmedium, ist die Gelelektrophorese seit etwa 1955 die am häufigsten verwendete Methode zur Auftrennung einzelner Komponenten in Substanzgemischen (BERGMANN, 1993). Die elektrophoretische Trennbarkeit von Isoenzymen beruht auf ihrer durch Aminosäuresubstitutionen entstandenen unterschiedlichen Nettoladung und z. T. unterschiedlicher Konformation. Nach Abbruch eines Elektrophoreselaufs haben die Isoenzyme aufgrund ihrer unterschiedlichen Wanderungsgeschwindigkeit eine bestimmte Position im Gel erreicht. Durch spezifische Färbemethoden, die an die biochemischen Reaktionen der Enzyme gekoppelt sind, können die Enzyme im Gel als Banden sichtbar gemacht werden.

3.7.4.1 Material

Im März 2000 wurden vor Blühbeginn 320 Proben (Blütenknospen) von markierten *P. spinosa*-Zweigen für die genetische Inventur der *In-situ*-Populationen geworben. Im folgenden Jahr 2001 wurden aus dem nachträglich erweiterten Untersuchungsgebiet (östlicher Talbereich und Agrarbereich Vahle/Dinkelhausen) weitere Vorkommen von *P. spinosa* beerntet, wodurch 95 weitere Proben bereitgestellt werden konnten. Ende November 2000 wurde Knospenmaterial (Winterknospen) von *C. avellana* an insgesamt 640 Sträuchern geerntet.

Für die Analyse des Genflusses musste die Größe und die Wahl der Stichprobe an die vorhandenen Stückzahlen der Sämlinge angepasst werden, da wegen mangelnder Fruktifikation insbesondere im Hellental verhältnismäßig wenig Saatgut zur Anzucht der Nachkommenschaften zur Verfügung stand. Im Hellental konnten insgesamt 300 Nachkommen aus fünf verschiedenen Talabschnitten analysiert werden (s.o.). Aus dem Untersuchungsgebiet Vahle wurden insgesamt 247 Sämlinge aus verschiedenen Nachkommenschaften isoenzymatisch untersucht. Somit wurden aus beiden Untersuchungsbereichen insgesamt 547 Nachkommen überprüft. Die Pflanzenextrakte wurden aus jungem Blattgewebe, das unmittelbar nach Austrieb im Mai 2002 auf der Versuchsfläche geworben wurde, hergestellt (s. Probenaufbereitung).

Für die Vererbungsanalysen an *P. spinosa* wurden unmittelbar nach der Keimung im Frühjahr 2001 junge Blätter von den angezogenen Nachkommenschaften geworben. Für die zu testenden Genorte wurden bei putativ heterozygoten Enzymphänotypen jeweils bis zu 80 Nachkommen untersucht. Bei seltenen Enzymphänotypen stand nicht immer eine ausreichende Anzahl an Nachkommen zur Verfügung. Insgesamt wurden 648 Proben analysiert.

Bei *C. avellana* zeigte sich für die zu testenden Enzymsysteme SKDH und ADH, dass junge Blätter kaum Enzymaktivität aufwiesen und daher wenig geeignet für Isoenzymanalysen waren. Die Untersuchungen wurden daher an Knospenmaterial im Winter 2001/2002 an jeweils bis zu 80 Nachkommen pro putativ heterozygotem Isoenzymphänotyp durchgeführt. Insgesamt wurden 369 Nachkommen von frei abgeblühten heterozygoten Sameneltern von *C. avellana* untersucht.

3.7.4.2 Probenaufbereitung

Zur Aufbereitung der Extrakte wurde sowohl für *C. avellana* als auch für *P. spinosa* ein 0,1M Tris-HCL-Puffer verwendet (100 ml enthielten 1,2114 g Tris, 5,0 g Saccharose und 10,0 g PVP-30). Mit 50%iger Salzsäure wurde ein pH von 7,1 eingestellt. Mercaptoethanol wurde unmittelbar vor Gebrauch des Puffers 1%ig zugesetzt.

Für die Extrakterstellung von *C. avellana* wurden Winterknospen verwendet. Mittels Pinzette und Skalpell wurden alle Knospenschuppen entfernt. Um eine Vorratsmenge von 200 µl Extrakt zu erhalten, wurde 0,04 g Knospengewebe aus etwa 5-7 Knospen präpariert. Das physiologisch aktive Material wurde zusammen mit 300 µl Extraktionspuffer und einer kleinen Spatelspitze Polyvinylpolypyrrolidon (PVPP) zur Ausfällung von aktivitätshemmenden Phenolen in ein Eppendorfcup transferiert. Das Mörsern der Proben erfolgte auf Eis mit dem Homogenisator homogen^{plus} der Firma Schütt Labortechnik GmbH (Göttingen). Die so entstandenen Rohextrakte wurden zentrifugiert (14 600 rpm, 20 min) und jeweils 100 µl Überstand in -80°C lagerfähige Kryogefäße pipettiert. Mit 100 µl Extrakt ließen sich in Abhängigkeit von der Größe der Applikations-Plättchen 3 bis 4 Gele bestücken.

Zur Herstellung der Extrakte von *P. spinosa* wurde prinzipiell in gleicher Weise verfahren. Anstelle der sehr kleinen und praktisch nicht zu präparierenden Winterknospen wurden hier Blütenknospen verwendet. Die Zweige wurden im Frühjahr mit noch geschlossenen Blüten geworben. Da die Knospenschuppen zu diesem Zeitpunkt bereits abgefallen waren, entfiel jegliche Präparation.

Für die Vererbungsanalysen wurde die Methode vereinfacht, da nur wenig Extrakt für jeweils ein Enzymsystem benötigt wurde und keine längerfristige Lagerung der Extrakte notwendig war. Bei *C. avellana* wurde eine etwa durchschnittlich große Knospe präpariert und mit 60 µl Puffer und etwas PVPP im Eppendorfcup homogenisiert. Der Rohextrakt wurde ohne

Zentrifugation bei -80°C bis zur Verwendung eingefroren. Bei *P. spinosa* musste auf junges Blattmaterial zurückgegriffen werden, da die auf der Versuchsfläche verschulten Nachkommen noch keine Blütenknospen angesetzt hatten. Eine geringe Menge Blattgewebe wurde mit 60ml Puffer und etwas PVPP in Mikrotiterplatten mit einem Pistill per Hand homogenisiert und in den Platten bis zu Gebrauch bei -80°C eingefroren. Zur Analyse des Genflusses wurde ebenfalls junges Blattgewebe von *P. spinosa* aufgearbeitet.

3.7.4.3 Praktische Durchführung

Zur Herstellung der Gele wurde die über BIOMOL (Feinchemikalien GmbH, Hamburg) zu beziehende hydrolisierte Kartoffelstärke *Original Toronto Starch* (Toronto, Canada) verwendet. Nachdem dieses Produkt, das sich bislang sehr bewährt hatte, grundsätzlich nicht mehr lieferbar war, wurde auf ein Ersatzprodukt von BIOMOL zurückgegriffen.

Die Stärkekonzentration der Gele bestimmt prinzipiell die Geldichte und damit die Wanderungsgeschwindigkeit der Enzyme. Bei stärkerer Konzentration sind die Banden zwar weniger weit voneinander getrennt, ergeben aber insgesamt ein „saubereres Bild“ mit schärferen Konturen. Durch Zugabe von Saccharose wurde der Vernetzungsgrad des Trägermaterials erhöht und die Gele insgesamt stabilisiert, was auch die spätere Handhabung beim Schneiden erleichterte. In Tab. 3.4 sind die genauen Mengenangaben für die Gelherstellung aufgelistet. Die Zusammensetzung der für die Gelherstellung und den Elektrophoreselauf benötigten Puffer finden sich in Tab. 3.5.

Das Aufkochen der Stärke erfolgte mittels Mikrowelle im üblichen Verfahren. Nach dem Erkalten wurden die Gele aus der Gussform gelöst und auf Glasträgerplatten auf eine Größe von 115mm (Höhe) x 240 mm (Breite) zugeschnitten. Am unteren Rand wurde ein 25 mm breiter Streifen geschnitten, der etwa 5-10 mm vom übrigen Gel abgerückt wurde. In den entstandenen Spalt erfolgte das Applizieren der Proben mit Hilfe von kleinen Chromatographieplättchen (3 bzw. 4x7 mm, Zuschnitte der Fa. Schleicher & Schuell, Dassel), die zuvor mit Extrakt getränkt wurden. Das bestückte Gel wurde umgehend auf die Kühlplatte (4°C) der Horizontal-Elektrophorese-Kammer gelegt und mit Hilfe von saugfähigen Tüchern wurde der Kontakt zum Elektrodenpuffer hergestellt. Die Laufbedingungen für die einzelnen Trennsysteme sind in Tab. 3.6 dargestellt.

Nach der elektrophoretischen Auftrennung folgte die Visualisierung der Enzyme (Tab. 3.7). Hierzu wurde der Gelblock aus Gründen der Handhabung zunächst mittig geteilt. Mit Hilfe eines Gelschneiders wurden bis zu vier je 1,5 mm dünne Scheiben horizontal aus jedem Gelblock geschnitten. Mit jeder dieser Scheiben ließ sich jeweils ein Enzymsystem substratspezifisch anfärben. Die Anfärbung wurde in großen Petrischalen mit den in Tab. 3.8 - 3.10 angegebenen Färbereagenzien durchgeführt. Diese wurden in der Mikrowelle leicht vorgewärmt, über die in den Schalen befindlichen Gelscheiben gegossen und in einem

auf 38°C temperierten Brutschrank aufgestellt. Nach mehrmaliger Sichtkontrolle wurde der Färbevorgang im möglichst optimalen Zustand der Anfärbung abgebrochen.

Tab. 3.4: Zusammensetzung der Stärkegele für die Trennsysteme Tris-Citrat, TBE und Na-Borat

<i>Bestandteil</i>	<i>Tris-Citrat</i>	<i>TBE</i>	<i>Na-Borat</i>
Toronto-Stärke	11% (39,6g)	12% (43,2g)	11% (39,6g)
Ersatz-Stärke	15% (54,0g)	15% (54,0g)	15% (54,0g)
Saccharose	10% des Stärkeanteils (3,96g bzw. 5,40g)	16,5g	0g
Puffervolumen	360ml	360ml	360ml
Pufferanteile	100% Gelpuffer	100% Gelpuffer	90% Gelpuffer 10% Elektrodenpuffer

Tab. 3.5: Verwendete Trennsysteme und Pufferlösungen

<i>Trennsystem- Bezeichnung</i>	<i>Verändert nach</i>	<i>Elektrodenpuffer</i>	<i>pH</i>	<i>Gelpuffer</i>	<i>pH</i>
Tris-Citrat	SOLTIS & SOLTIS (1990)	0,15M Tris-Citrat	7,5	0,02M Tris-Citrat	7,5
Na-Borat	POULIK (1957)	0,05M NaOH 0,3M H ₃ BO ₃	8,2	0,075M Tris-Citrat +10% Elektrodenpuffer	8,7
TBE	SICILIANO & SHAW (1976)	0,5M Tris 0,65M Borat 0,016M EDTA	8,0	0,05M Tris 0,065M Borat 0,0016M EDTA	8,0

Tab. 3.6: Elektrophoretische Laufbedingungen für die Trennsysteme Tris-Citrat, TBE und Na-Borat

<i>Trennsystem</i>	<i>Parameter</i>	<i>Vorlauf</i>	<i>Hauptlauf</i>
Tris-Citrat	Zeit	30 min	300 min
	Spannung	ca 60 V	ca 200 V
	Stromstärke	35 mA fix	85-120 mA fix
TBE	Zeit	30 min	300 min
	Spannung	ca 100 V	200-250 V
	Stromstärke	30 mA fix	85 mA fix
Na-Borat	Zeit	30 min	300 min
	Spannung	100-120 V	max. 250 V
	Stromstärke	55 mA fix	85 mA fix

Tab. 3.7: Enzymsysteme mit verwendeten Trennsystemen und angefärbten bzw. ausgewerteten Genorten

Enzym-system	<i>C. avellana</i>			<i>P. spinosa</i>		
	Trenn-system	Anzahl Genorte	ausgewertete Genorte	Trenn-system	Anzahl Genorte	ausgewertete Genorte
AAT	TBE	2	A, B	-	-	-
ADH	TBE	1	A	TBE	2	A
IDH	-	-	-	Tris-Citrat	1	A
LAP	TBE	-	-	TBE	1	A
MDH	Tris-Citrat	3	A, C	Tris-Citrat	3	A, B
6-PGDH	Tris-Citrat	2	A, B	Tris-Citrat	2	A, B
PGI	TBE	3	B	Na-Borat	2	(B)
SKDH	Tris-Citrat	1	A	-	-	-

Tab. 3.8: Benötigte Substanzen, Stoffmengenkonzentrationen und pH-Werte zum Herstellen von Färbelösungen

Bestandteil	Substanz	Molarität	pH
Färbepuffer	Tris-HCl	0,1M	8,0 bzw. 8,5
	Tris-Maleat	0,05M	5,4
Farbstoff	MTT	14,50mM	k. A.
	NBT	7,34mM	k. A.
	PMS	32,60mM	k. A.
Pyridinnukleotid-Coenzyme	NAD	15,06mM	k. A.
	NADP	13,46mM	k. A.
Salzlösung	MgCl ₂	1,05mM	k. A.
Enzymsubstrate	DL-Isocitratsäure-3-Na-Salz	155,00mM	k. A.
	6-P-Gluconsäure-3-Na-Salz	58,46mM	k. A.
	Shikimisäure	22,97mM	k. A.
	D-Fructose-6-Phosphat-di-Na-Salz	98,65mM	k. A.

Tab. 3.9: Rezepturen der Färbelösungen für *P. spinosa*

Enzym-System	pH Färbe-Puffer	Salz-Lösung	Farbstoffe		Co-Enzym		Enzymsubstrat	Weitere Zusätze
			MTT	PMS	NADP	NAD		
IDH	8,5	3ml	3ml	300µl	3ml	-	DL-Isocitronensäure	-
6-PGDH	8,5	3ml	3ml	300µl	3ml	-	3ml 6-P-Gluconsäure	-
MDH	8,5	-	2ml	200µl	-	2ml	1g DL-Apfelsäure	-
LAP	5,4	-	-	-	-	-	60mg Leucin-2-NaphtylamidxHCl	60mg Fast Black K
ADH	8,0	-	2ml	300µl	-	3ml	5ml Ethanol (99%ig)	-
PGI	8,0	3ml	3ml	300µl	3ml	-	3ml D-Frc-6-P	30µl Glc-6-P-DH (141 Umg ⁻¹)

Tab. 3.10: Rezepturen der Färbelösungen für *C. avellana*

Enzym-System	pH Färbe-Puffer	Salz-Lösung	Farbstoffe		Co-Enzym		Enzymsubstrat	Weitere Zusätze
			MTT	PMS	NADP	NAD		
MDH	8,5	-	2ml	200µl	-	2ml	1g DL-Apfelsäure	
6-PGDH	8,5	3ml	3ml	300µl	3ml	-	3ml 6-P-Gluconsäure	-
SKDH	8,5	3ml	3ml	300µl	3ml	-	5ml Shikimisäure	-
AAT	8,0	-	-	-	-	-	640mg Aspartat	80mg Keto-glutarat, 30mg Pyri-doxal, 260mg Fast Blue BB
LAP	5,4	-	-	-	-	-	60mg Leucin-2-NaphtylamidxHCl	60mg Fast Black K
ADH	8,5	-	2ml	300µl	-	3ml	5ml Ethanol (99%ig)	-
PGI	8,0	3ml	2,5ml	250µl	3ml	-	3ml D-Frc-6-P	30µl Glc-6-P-DH (141 Umg ⁻¹)

Nach Beendigung des Färbvorgangs wurden die Gelscheiben mit einer Fixierlösung aus einem Teil Wasser, zwei Teilen Ethanol und drei Teilen dest. Wasser bedeckt und mindestens 20 min. in dieser Lösung belassen. Zur langfristigen Konservierung konnten die Gelscheiben zwischen spezieller Cellophanfolie aufgespannt und getrocknet werden. Dieser zeitaufwendige Arbeitsschritt hatte den Vorteil, dass die getrockneten Gelscheiben völlig klar wurden und sich sehr gut auswerten ließen. Alternativ wurden Fotos mit einer Digitalkamera aufgenommen und in Adobe Photoshop 5.0 bearbeitet.

3.7.4.4 Quantifizierung genetischer Variation

Die genetische Differenzierung einzelner Populationen lässt sich durch unterschiedliche Parameter in Zahlen oder Grafiken ausdrücken und beschreiben. Sie sollen im Folgenden erläutert werden.

Die *allelische Struktur* einer Population gibt die Häufigkeitsverteilung der Allele, also der genetischen Einzelvarianten eines Genortes, an. Sie wird meist in Prozentwerten angegeben. Anhand der allelischen Strukturen können regionale Besonderheiten innerhalb einer Art auftreten, die sich durch die Allel-Typen oder deren Häufigkeiten darstellen. Die allelischen Häufigkeiten an einzelnen Genloci werden mittels G- und χ^2 -Tests verglichen. Es erfolgt der statistische Nachweis genetischer Heterogenität der Häufigkeitsverteilungen zwischen Populationen. Es wird die Hypothese geprüft, ob Unterschiede zwischen allelischen Strukturen einzelner Populationen allein durch den Zufall bestimmt sind (TUROK, 1996).

Auf Grundlage der allelischen Häufigkeitsverteilungen können qualitativ verschiedene Isoenzym-Polymorphismen unterschieden werden. Die Klassifizierung und Einteilung in

genetische Profiltypen erfolgt in Anlehnung an LEWONTIN (1985). Als *monomorph* gilt ein Genort, wenn er nur über eine allelische Variante verfügt bzw. diese einen Wert von 99% nicht unterschreitet. *Minorpolymorphismen* zeigen ein vorherrschendes und ein oder mehrere seltene Allele. Ein Allel wird in einer Population als vorherrschend bezeichnet, wenn seine relative Häufigkeit $\geq 20\%$ beträgt. *Majorpolymorphismen* zeigen zwei, drei oder höchstens vier Allele in großen, annähernd gleichen Häufigkeiten. Basierend auf der $\geq 20\%$ -Schwelle werden sie alle als vorherrschend eingestuft. Treten bei einem Majorpolymorphismus eine oder mehrere zusätzliche selteneren Varianten hinzu, wird von einem *erweiterten Majorpolymorphismus* gesprochen.

Zur Quantifizierung der Anzahl unterschiedlicher Varianten in einer Population werden die folgenden Parameter verwendet:

- *Genische Vielfalt A*, das ist die Summe der beobachteten Allele über alle Genloci
- *Mittlere Anzahl von Allelen je Genlocus A/L*
- *Anteil polymorpher Genorte* in % (das häufigste Allel darf dabei den Anteil von 95% nicht überschreiten)

Die Unterschiede der allelischen Häufigkeitsverteilungen zwischen Kollektiven (Populationen) werden durch die genetischen (allelischen) Abstände nach GREGORIUS (1974) quantifiziert. Der *allelische Abstand* d_{XY}^k an einem Einzellocus k ist definiert als:

$$0 \leq d_{XY}^k = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n_k} |x_i^k - y_i^k| \leq 1,$$

wobei die x_i^k und y_i^k die allelischen Strukturen des k -ten Genlocus in den Kollektiven X und Y bezeichnen. Der allelische Abstand über mehrere Genloci wird als *genischer Abstand* oder *Genpool-Abstand* d_{XY} bezeichnet, welcher dem arithmetischen Mittelwert der allelischen Abstände der betrachteten Genloci entspricht:

$$0 \leq d_{XY} = \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m d_{XY}^k \leq 1$$

Besitzen beide Kollektive übereinstimmende Strukturen mit gleichen Allelen und gleichen Häufigkeiten, dann ist ihr Abstand $d = 0$ (vollständige Übereinstimmung). Der maximale Wert $d = 1$ würde erreicht, wenn beide Verteilungen keine genetische Variante gemeinsam hätten und somit eine vollständige genetische Verschiedenheit vorläge.

Im Vergleich von mehr als zwei Kollektiven wird die *allelische Differenzierung* D_j nach GREGORIUS & ROBERDS (1986) ermittelt. Sie gibt den genetischen Abstand eines Kollektivs j zu ihrem Komplement (den übrigen, zusammengefassten Kollektiven) an. Dies gilt analog, wenn eine Gesamtpopulation aus mehr als zwei Subpopulationen besteht und das Ausmaß der genetischen Differenzierung (Abstände) einer Subpopulation zu deren Komplementpopulation berechnet werden soll (TUROK, 1996). Die allelische Differenzierung des j -ten Kollektivs bezüglich des k -ten Genlocus ist

$$D_j = \frac{1}{2} - \sum_{i=1}^{n_k} |p_i^{(j)} - \bar{p}_i^{(j)}|,$$

wenn $p_i^{(j)}$ die allelische Struktur in dem j -ten Kollektiv und $\bar{p}_i^{(j)}$ die in seinem Komplement bezeichnen. Die *mittlere Differenzierung* δ beschreibt den Mittelwert der D_j -Werte und errechnet sich zwischen L Kollektiven durch

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

wobei die c_j die relativen Kollektivgrößen bezeichnen. Die mittlere Differenzierung zeigt den Anteil der genetischen Typen (Allele oder Genotypen), die die zu vergleichenden Kollektive (Subpopulationen) nicht gemeinsam haben.

Die *Gesamtdifferenzierung* δ_T innerhalb einzelner Kollektive wird nach Gregorius (1987) definiert als

$$\delta_T = \frac{N}{N-1} \left(1 - \sum_{i=1}^n p_{il}^2 \right)$$

wobei N den Umfang des Kollektivs bezeichnet. δ_T ist der Anteil genetischer Information, den die einzelnen Individuen nicht gemeinsam haben und charakterisiert somit das Ausmaß der genetischen Variation innerhalb des Kollektivs.

Die Differenzierungsmaße geben das Ausmaß der Verschiedenheit eines Teils (Kollektiv, Subpopulation) von seiner Grundgesamtheit (Gesamtpopulation) an und sind damit ein weiterführendes Maß als die paarweise ermittelten genetischen Abstände.

Die genetische Diversität charakterisiert die Dispersion der Häufigkeitsverteilung genetischer Varianten (HATTEMER et al., 1993). Die sogenannte allelische Diversität v_k eines Kollektivs (einer Population) am k -ten Genlocus ist definiert als

$$1 \leq v_k = \left[\sum_{i=1}^{n_k} (p_i^k)^2 \right]^{-1} \leq n_k,$$

wenn an diesem Genlocus n_k Allele mit den Häufigkeiten $p_i, i = 1, 2, \dots, n_k$ auftreten. Treten die Allele gleich häufig auf, so erreicht die allelische Diversität ihren Maximalwert, die allelische Vielfalt n_k . Der Minimalwert 1 wird erreicht, wenn das Kollektiv auf ein Allel fixiert und der Genlocus somit monomorph ist. Die allelische Diversität entspricht im Grunde der Anzahl effektiver Allele, d.h. der Anzahl von Allelen, die an einem Genlocus mit wesentlich von Null verschiedenen Häufigkeiten auftreten (HATTEMER et al., 1993).

Unter Einbeziehung der Diversitäten mehrere Genloci lässt sich die *Genpooldiversität* \bar{v} als harmonisches Mittel aus den Einzellocusdiversitäten berechnen.

Zur Charakterisierung der genotypischen Struktur von Kollektiven (Populationen) können Heterozygotie-Maße benutzt werden. Der beobachtete oder aktuelle Heterozygotenanteil H_a ist der Anteil heterozygoter Individuen unter allen Individuen seines Kollektivs (Population).

$$H_a = \sum_{i \neq j} P_{ij},$$

Der mittlere Heterozygotiegrad eines Kollektivs (einer Population) ist das arithmetische Mittel aus den Heterozygotenanteilen an allen beobachteten Genloci.

Die beobachteten Heterozygotenanteile wurden mit den bei Hardy-Weinberg-Strukturen erwarteten Heterozygotenanteilen verglichen. Unter der Annahme von Hardy-Weinberg-Strukturen gilt für ungeordnete Genotypen

$$P'_{ij} = 2p_i p_j \quad \text{für } i \neq j.$$

Die Auswertung der Elektrophorese-Daten von *C. avellana* erfolgte mit dem Programmpaket „Genetic Structures from Electrophoresis Data“ (GSED), Version 1.1e (GILLET, 1998).

Aufgrund des tetraploiden Chromosomensatzes von *P. spinosa* ist eine Evaluierung der genetischen Strukturen mit den Programmen GSED oder POPGENE nicht möglich. Die Verteilung von Genotypen oder einzelnen Allelen im Untersuchungsgebiet wurde mit GIS (ArcView) sowohl für *C. avellana* als auch *P. spinosa* dargestellt.

3.8 Untersuchungen zur Reproduktion von *P. spinosa*

Zur genaueren Bewertung der Reproduktionsstrategien von *P. spinosa* wurden unter anderem das Ausmaß der vegetativen Verjüngung und der Fruchtansatz quantifiziert. Darüber hinaus konnten Keimraten von angezogenen Nachkommenschaften ermittelt werden. Bedeutsam für die generative Reproduktion war auch der Zeitpunkt der Blüte von verschiedenen *P. spinosa*-Sträuchern und das eventuelle Fehlen von zeitlichen Überschneidungen.

3.8.1 Blüte, Fruchtansatz und vegetative Vermehrung

Ab Anfang April 2001 wurde zwei mal pro Woche der Entwicklungsstand der Schlehenblüte begutachtet. Zu diesem Zweck wurde ein feinstufiges Boniturschema mit 7 Stufen entwickelt:

- 1 Knospen klein, geschlossen
- 2 Knospen stark angeschwollen, geschlossen
- 3 Einige Blüten geöffnet (<30%), Beginn der Blüte (Pollenabgabe)
- 4 Etwa 30-50% der Blüten geöffnet
- 5 Vollblüte: >50% der Blüten geöffnet (Stadium Rangzahl)
- 6 Blüten beginnen zu welken (Pollensäcke braun, Blütenblätter fallen ab)
- 7 Blüte beendet (bei allen Blüten Pollensäcke braun, Blütenblätter zum Großteil abgefallen)

Die Qualität des Blütenansatzes wurde in vier Stufen eingeteilt (s.u.). Als maßgebliche Einflussfaktoren wurden der Grad der Beschattung und die Exposition aufgenommen. Parallel zur Erfassung der Blüte der einzelnen *P. spinosa*-Vorkommen wurde das Ausmaß der vegetativen Verjüngung über Wurzelschösslinge ermittelt.

Da im vorangegangenen Jahr einige große *P. spinosa*-Vorkommen keine Früchte trugen, wurde die *In-situ*-Population Anfang Juli auf phytophage Insekten (insb. Gespinstmotten) kontrolliert. Im Herbst wurde abschließend der Fruchtansatz quantifiziert.

Die Parameter Beschattung/Überschirmung, Blütenansatz, vegetative Verjüngung und Fruchtansatz wurden nach folgendem vier-stufigen Schema bewertet:

- 1 keine Ausprägung
- 2 geringe Ausprägung
- 3 starke Ausprägung
- 4 sehr stark Ausprägung

Bei der Abschätzung der Beschattung bedeutete 1 freistehend, 2 am Waldrand, aber nicht überschirmt, 3 am Waldrand, teilweise überschirmt, 4 völlig überschirmt, unterständig.

3.8.2 Ermittlung potentieller Bestäuber

Um Informationen über das Spektrum der Blütenbesucher und potentiellen Bestäuber zu erhalten, wurden im Frühjahr 2002 während der Blütezeit von Mitte April bis Mitte Mai Insektenfallen aufgestellt. Die Untersuchungen sollten auch Aufschluss darüber geben, ob einige Arten auf den Waldrand oder die Feldflur beschränkt sind oder die Häufigkeiten ihres Auftretens sich stark unterscheiden, was eine Einschränkung des Pollentransfers bewirken könnte. Es wurden insgesamt acht Lufttektoren (ecoTech Umwelt-Meßsysteme GmbH, Bonn), davon zwei in der Feldflur (F1-F2), fünf an verschiedenen Waldrandstandorten (W1-W5) und eine im Übergangsbereich (Ü) aufgestellt (Abb. 3.3).

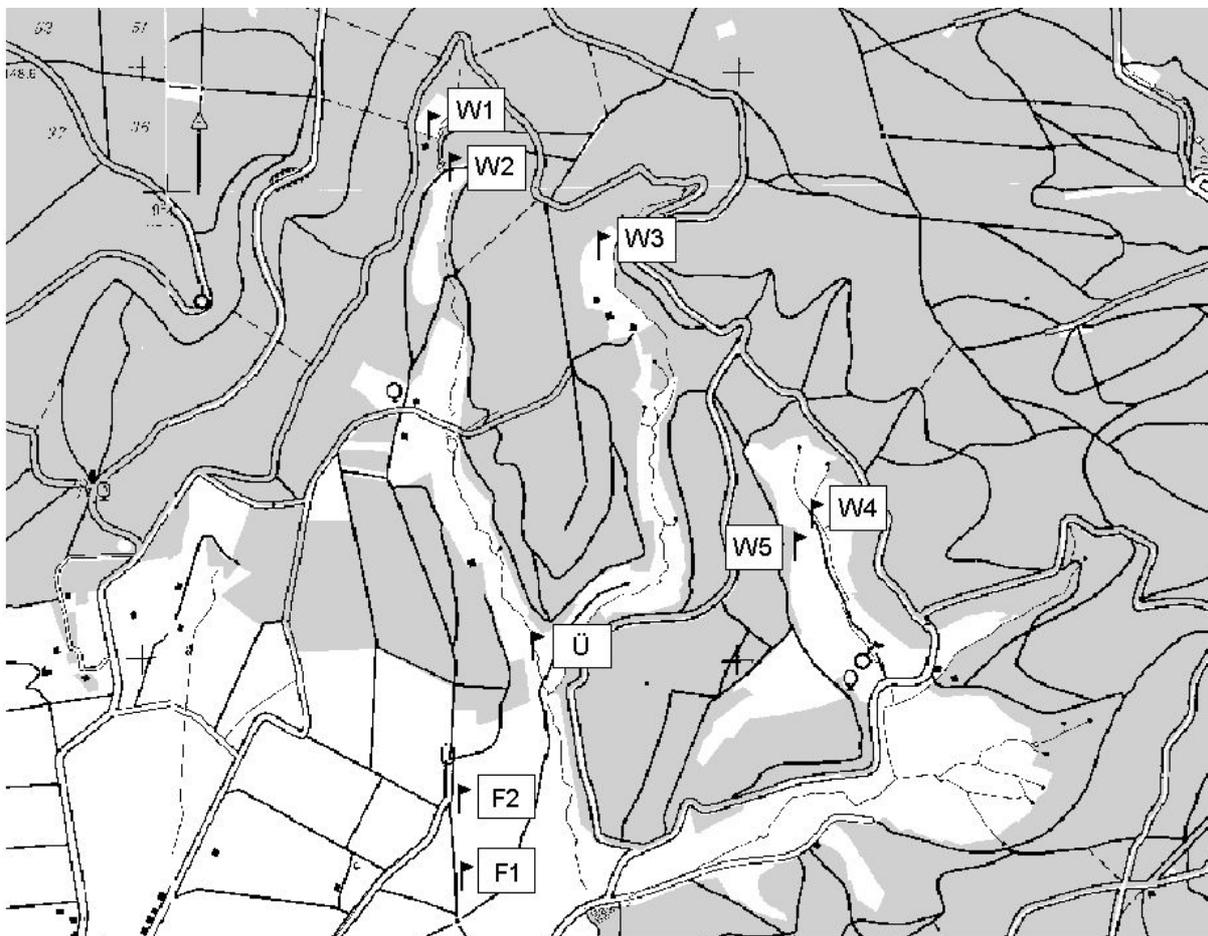


Abb. 3.3: Standorte der Lufttektoren (F1-F2, Ü, W1-W5) im Untersuchungsgebiet Vahle

Wegen der bestehenden Naturschutzverordnung im Hellental beschränkten sich die Fänge auf das Untersuchungsgebiet Vahle. Der verwendete Fallentyp weist durch seine hohe Fängigkeit im Vergleich zu anderen Flugfallen die meisten Arten nach. Das Prinzip dieser

Fallen besteht aus einer reusenartigen Konstruktion, die die Tiere zu zwei Fangflaschen am oberen und unteren Ende der Falle leitet. Die Seitenwände bestehen aus schwarzer, schlecht sichtbarer Gaze, an die sich oben ein zeltartiges Dach und unten ein Trichter aus weißem Stoff anschließen (s. Abb. 4.39). In den Flaschen befindet sich eine Fangflüssigkeit (50%ig Ethylenglycol), in die die Insekten hereinfallen, wenn sie versuchen nach oben oder unten zu entkommen. Die Fallen wurden wöchentlich geleert und die gefangenen Tiere in 70%igem Ethanol konserviert. Die aufwendigen Bestimmungsarbeiten erfolgten durch Herrn K. Glatz (Dipl.-Biol., Nieders. Forstl. Versuchsanstalt).

3.9 Statistische Analysen

Die statistischen Berechnungen zu dieser Arbeit wurden mit dem Programm SPSS für WINDOWS Version 6.1.2 durchgeführt. Mit SPSS CHART oder XACT wurden graphische Darstellungen erzeugt.

Die Anwendung statistischer Verfahren richtete sich zunächst nach dem Skalenniveau der Variablen. Bei ordinalskalierten Variablen, deren Codezahlen eine empirische Relevanz hinsichtlich ihrer Ordnung zukam, wurden neben Häufigkeitsauszählungen Mittelwerte berechnet. Des Weiteren kamen zum Vergleich verschiedener Stichproben parameterfreie Tests (in der Regel χ^2) zur Anwendung. Teilweise wurden mehrere Boniturstufen zu einer Klasse zusammengefasst, um eine empfohlene minimale Häufigkeit nicht zu unterschreiten. Zu den ordinalskalierten Variablen zählten beispielsweise die Boniturnoten der phänologischen Erhebungen.

Die intervall- oder verhältnisskalierten Variablen wie z.B. Pflanzenhöhe oder Blattlänge wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test zuerst auf Normalverteilung und Varianzhomogenität überprüft. Bei Vorliegen normalverteilter Daten mit Varianzhomogenität wurden parametrische Tests, bei nicht Vorliegen parameterfreie Tests durchgeführt. Für alle Analysen wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,05$ für ausreichend erachtet.

4 Ergebnisse

4.1 Struktur, Größe und Alter der *In-situ*-Populationen

4.1.1 *C. avellana*

Auf Grundlage der Vollaufnahme von *C. avellana* resultierten im Untersuchungsgebiet Vahle etwa 1050 Individuen und im Untersuchungsgebiet Hellental etwa 640 Individuen. Typische Standorte waren neben Wald- und Wegrändern hauptsächlich alte Besitzgrenzen und Bachufer.

Im Gelände wurde jeder dritte Strauch als Untersuchungsobjekt individuell markiert. Zusätzlich wurden Isolierte Sträucher erfasst. Im Untersuchungsgebiet Vahle konnten somit 384 und im Hellental 249 Individuen näher untersucht werden. In Abb. 4.1 und 4.2 sind die gekennzeichneten Sträucher in einer Einteilung nach Altersklassen kartographisch dargestellt.

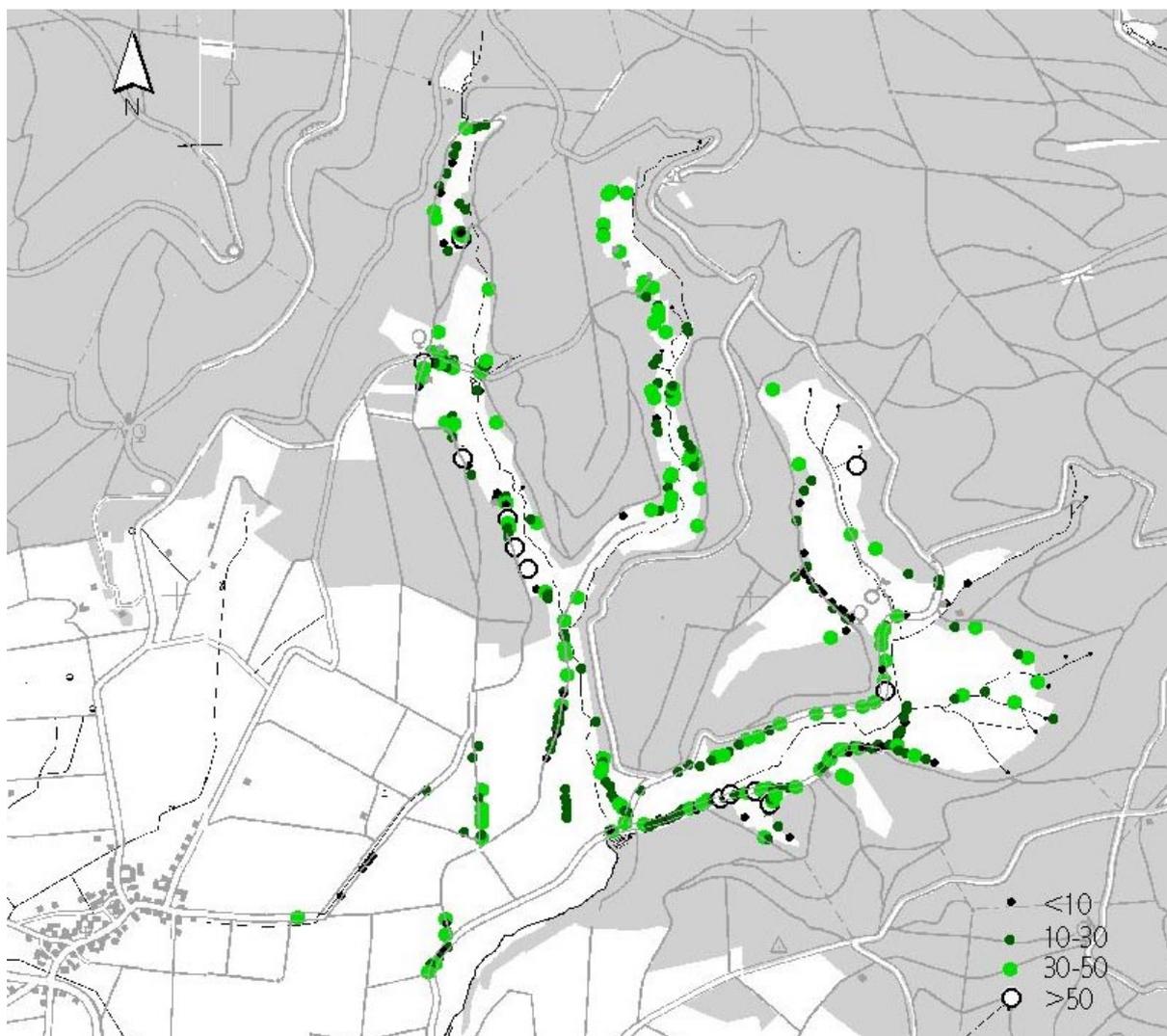


Abb. 4.1: Strauchalter von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Vahle

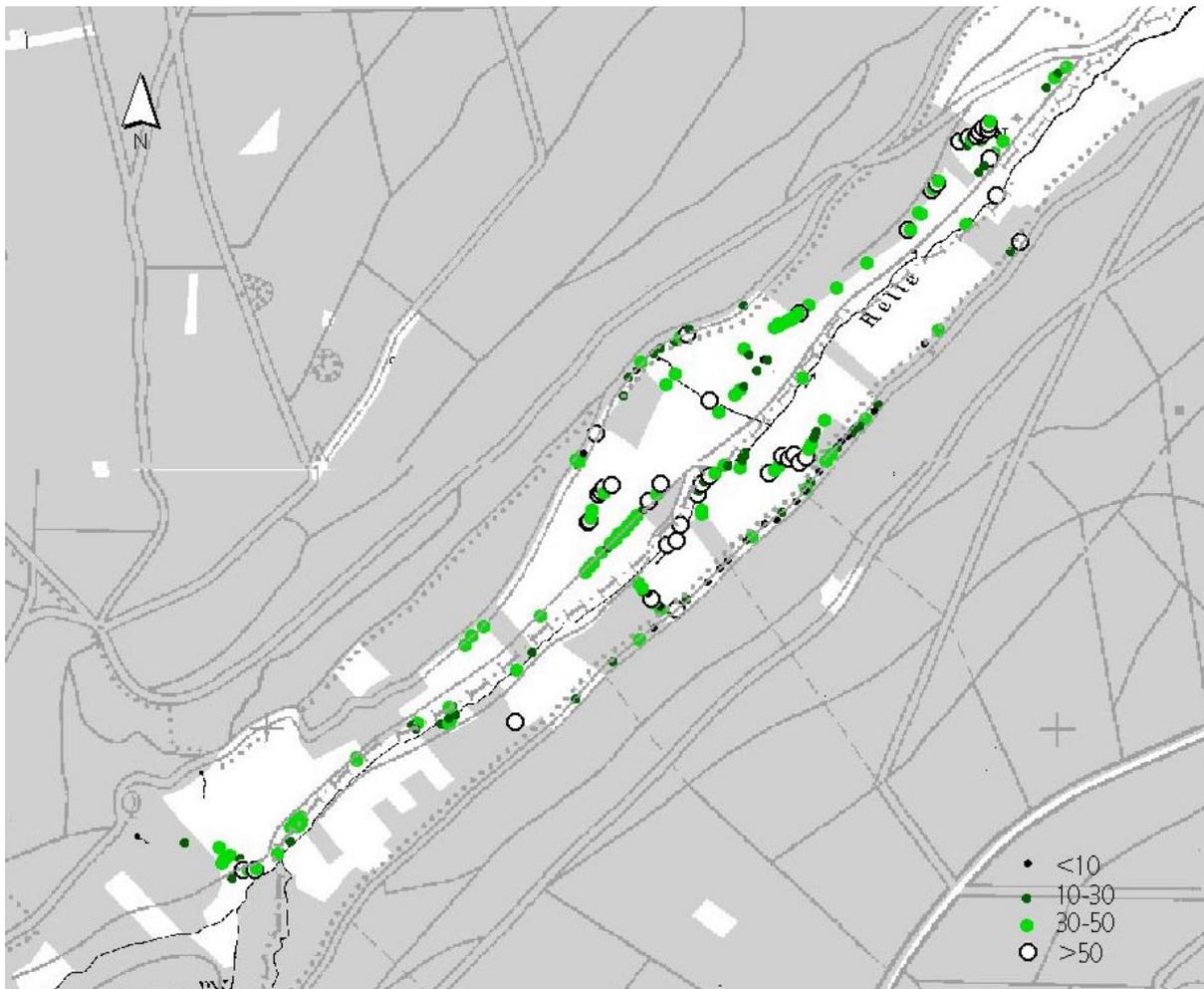


Abb. 4.2: Strauchalter von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Hellental

4.1.2 *P. spinosa*

Im Untersuchungsgebiet Vahle wurden zunächst 48 *P. spinosa*-Vorkommen erfasst, die sich nach Auswertung der Isoenzymanalysen aus 57 verschiedenen Multilocus-Genotypen zusammensetzten. Davon fanden sich insgesamt 13 ML-Genotypen (Nr. 1-7, 11-16) an Waldrändern, 39 im vorgelagerten Agrarbereich und 5 ML-Genotypen (Nr. 8-9, 17, 18) waren im Übergangsbereich zwischen Waldrand und Feldflur anzutreffen (Abb. 4.3).

Die Struktur der einzelnen Vorkommen war vielfältig und insbesondere wegen unterschiedlich alter und intensiver Verjüngung schwer fassbar. In Tab. 4.1 wurde versucht, die Vorkommen in linien- oder flächenförmige Strukturen bzw. in Einzelvorkommen einzuordnen.

Als Einzelvorkommen wurden Strukturen bezeichnet, die aus nur einem Hauptstamm gebildet wurden und entweder keine oder kaum vegetative Verjüngung zeigten. Dazu zählten vor allem die ML-Genotypen 42 bis 52. Hierbei handelte es sich um eine junge Anpflanzung entlang eines neu angelegten Feldweges in Mischung mit anderen Straucharten wie

Euonymus europea L., *Cornus mas* L. und *C. avellana*. Nach Angaben des zuständigen Revierförsters wurde ausschließlich Material aus einer benachbarten staatlichen Baumschule verwendet, dass zuvor im Solling geworben und in der Hauptsache vegetativ vermehrt wurde. Des Weiteren gab es sehr alte baumförmige Individuen, die kaum vegetative Verjüngung zeigten oder aber einige relativ junge Individuen, die sich innerhalb einer vorhandenen alten Struktur vermutlich generativ aus einem Samen etablieren konnten und somit als Einzelvorkommen ausgewiesen wurden.

Nach dieser Einteilung war es möglich, dass sich ein ML-Genotyp aus mehreren Elementen zusammensetzte. Zum Beispiel wurde der ML-Genotyp 39 aus zwei Hauptstämmen gebildet, die etwa vier Meter voneinander entfernt aus dem Boden ragten und insgesamt eine Fläche von etwa 12 m² einnahmen. Ein zweites Beispiel sei aus dem Untersuchungsgebiet Hellental angeführt, bei dem der ML-Genotyp 67 sich aus drei linienförmigen Strukturen zusammensetzte, die sich über eine Länge von 95 m erstreckten. Tatsächlich waren die drei Strukturen 7 m, 32 m und 18 m, also in der Summe 57 m lang (Tab. 4.2). Dazwischen befanden sich (zumindest oberirdisch) Lücken, in denen meist andere Sträucher stockten. Da die ML-Genotypen, die sich aus mehreren Strukturen zusammensetzten, nicht die komplette Fläche vollständig einnahmen, wurden die berechneten Werte in Klammern gesetzt.

Im Untersuchungsgebiet Hellental konnten die gefundenen *P. spinosa*-Vorkommen nach der Laboranalyse in insgesamt 22 ML-Genotypen unterteilt werden. Typische Standorte waren neben Wald- und Wegrändern ebenfalls alte Besitzgrenzen oder Bachufer. Die Verteilung der *P. spinosa*-Individuen über das Untersuchungsgebiet ist in Abb. 4.4 kartographisch dargestellt.

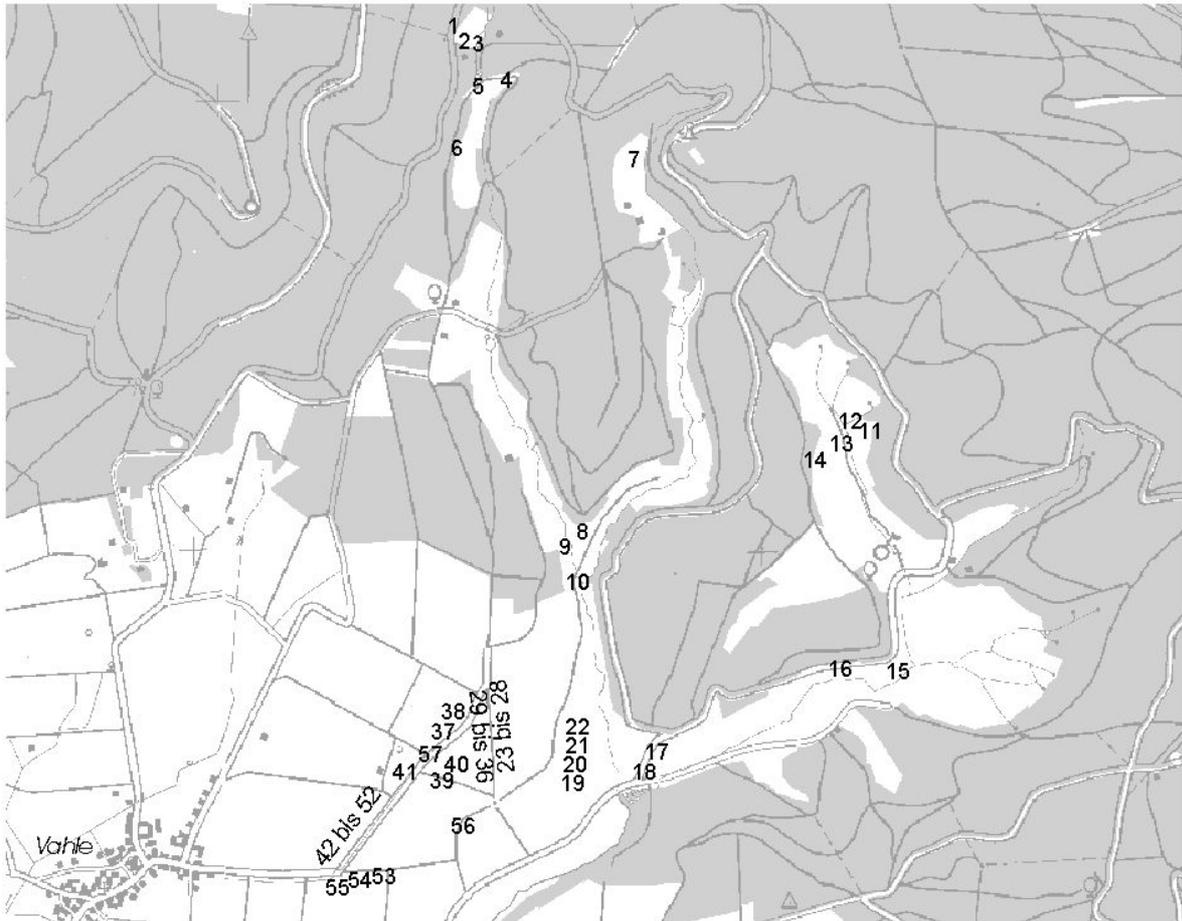


Abb. 4.3: Multilocus-Genotypen von *P. spinosa* (n=57) im Untersuchungsgebiet Vahle

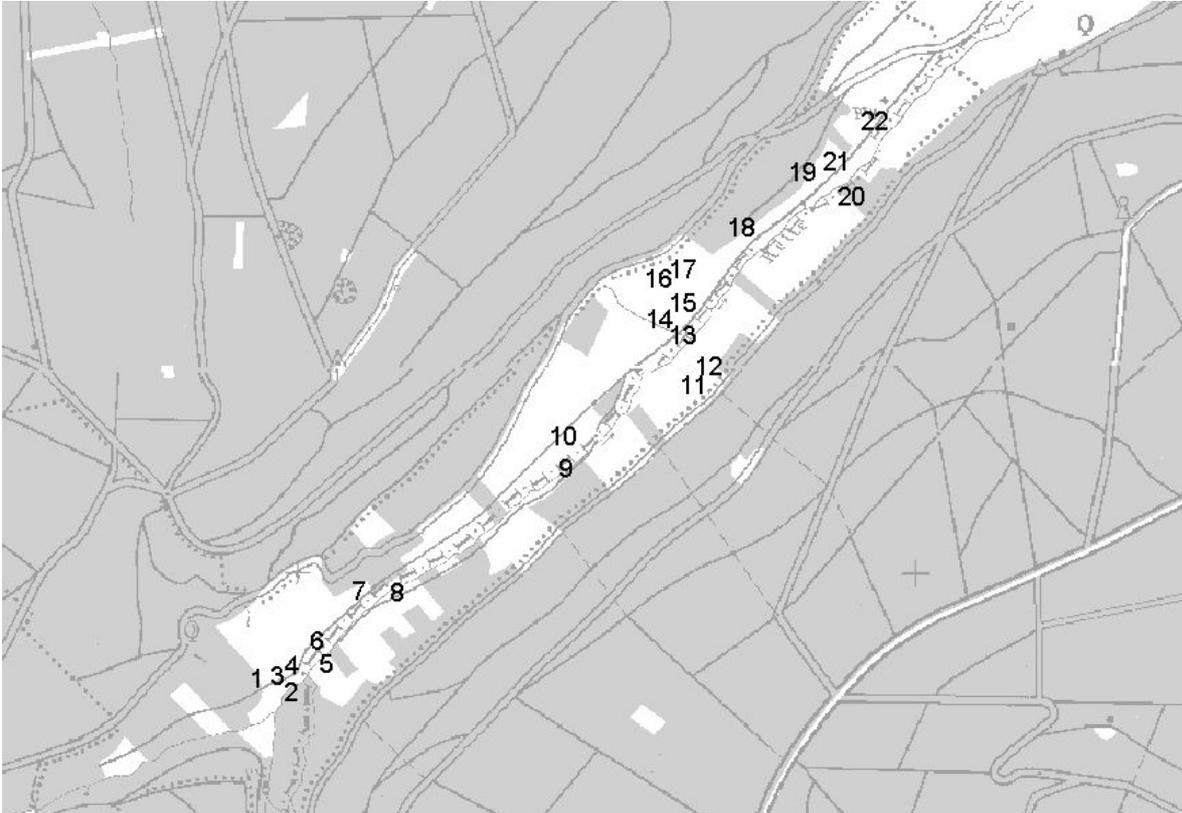


Abb. 4.4: Multilocus-Genotypen von *P. spinosa* (n=22) im Untersuchungsgebiet Hellental

Tab. 4.1: Alter, Struktur und Größe der Multilocus-Genotypen (Nr. 1-57) von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Vahle

Genotyp-Nr.	Alter	Struktur	Länge [m]	Breite [m]	Fläche [m ²]
1	20-30	F	5	5	25
2	20-30	L	44	9	396
3	5-10	E	2	1	2
4	20-30	L	16	5	80
5	20-30	L	28	4	112
6	30-40	L	41	5 bis 8	205 bis 328
7	30-40	L	20	6	120
8	5-10	E	1	1	1
9	10-20	L	4	1	4
10	<5	L	4	1	4
11	<5	L	16	3	48
12	30-40	E	2	2	4
13	20-30	L	40	3	120
14	10-20	L	16	2	32
15	30-40	L	10	3	30
16	20-30	F	5	5	25
17	5-10	L	5	1	5
18	10-20	L	22	2	44
19	5-10	E	1	1	1
20	5-10	E	2	1	2
21	5-10	E	1	1	1
22	5-10	E	2	1	1
23	20-30	L	20	2	40
24	20-30	L	53	3	159
25	30-40	L	63	2	126
26	30-40	L	39	2	78
27	10-20	L	10	2	20
28	20-30	L	28	5	140
29	5-10	L	13	3	39
30	5-10	E	2	2	4
31	10-20	E	1	2	2
32	10-20	L	5	3	15
33	20-30	L	18	3	54
34	20-30	L	10	3	30
35	10-20	L	5	2	10
36	20-30	L	8	2	16
37	10-20	L	11	3	33
38	5-10	L	10	3	30
39	20-30	2E	(4)	(3)	(12)
40	30-40	L	26	3	78
41	5-10	L	7	3	21
42-52	5-10	11E	(401)	(3)	(1203)
53	10-20	L	3	1	3
54	10-20	L	3	2	6
55	10-20	L	7	2	14
56	30-40	L	8	2	16
57	5-10	E	1	1	1

L – linienförmige Struktur; F – flächenförmige Struktur; E – Einzelevorkommen

Tab. 4.2: Alter, Struktur und Größe der Multilocus-Genotypen von *P. spinosa* (Nr. 58-79) im Untersuchungsgebiet Hellental

Nr. in Abb.	Genotyp-Nr.	Alter	Struktur	Länge [m]	Breite [m]	Fläche [m ²]
1	58	>40	7E	(20)	(2)	(40)
2	59	20-30	7E	13	10	130
3	60	30-40	2L, 1E	12; 46; 1	6; 5; 1	303
4	61	20-30	L	23	5	115
5	62	20-30	L	27	5	135
6	63	10-20	3E	(22)	(2)	(44)
7	64	30-40	1E, 2L	(40)	(5)	(200)
8	65	>40	L	53	8	420
9	66	20-30	10E	(21)	(10)	(210)
10	67	30-40	3L	7; 31; 18	3; 4; 4	222
11	68	10-20	E	2	1	2
12	69	10-20	L	11	2	22
13	70	20-30	L	17	2	33
14	71	<5	5E	(8)	(3)	(24)
15	72	5-10	L	32	2	63
16	73	20-30	F	30	12	360
17	74	20-30	F	9	12	108
18	75	20-30	F	5	3	15
19	76	20-30	L	9	1,5	14
20	77	20-30	F	35	15	525
21	78	20-30	L	18	2,5	45
22	79	30-40	L	113	3	339

L – linienförmige Struktur; F – flächenförmige Struktur; E – Einzelvorkommen

4.2 Anzucht der Nachkommenschaften

4.2.1 Keimverlauf

4.2.1.1 *C. avellana*

Anfang März konnten nach Beendigung der Stratifikation bereits angekeimte Haselnüsse mit aufgebrochener Schale beobachtet werden. Nach der Aussaat dauerte es etwa noch vier Wochen, bis das Auflaufen der ersten Keimlinge am 11. April 2001 registriert wurde. Nach weiteren vier Wochen war der Keimprozess nahezu abgeschlossen. Bis zur Verschulung der Pflanzen im Juli liefen nur noch wenige „Nachzöglinge“ auf. Während am 11. April die Keimrate der Herkunft Hellental nur 6,4% betrug, wurde in der Herkunft Vahle mit 13,1% ein etwa doppelt so großer Anteil beobachtet (Abb. 4.5).

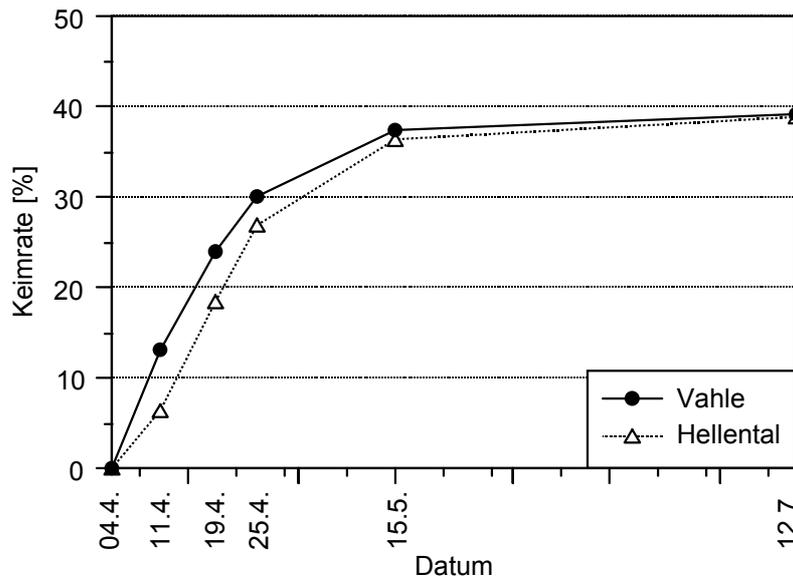


Abb.4.5: Keimverlauf von *C. avellana* aus den Herkunftsgebieten Vahle und Hellental in Abhängigkeit der Boniturtermine

Am nächsten Termin (19.04.) betrug die Differenz der Keimrate 5,5%, am darauf folgenden (25.04.) noch 3,2% und schließlich am 15.05. nur noch 1,0%. Bis zum Zeitpunkt der Verschulung näherten sich die Werte im Juli bis auf 0,3% an. Die Herkunft Vahle hatte an allen Terminen höhere Keimraten, was insgesamt auf eine frühere Keimung dieser Herkunft hindeutet.

4.2.1.2 *P. spinosa*

Nach Entfernen des Fruchtfleisches wurden die Steinkerne am 11. Oktober 2000 direkt in Container gesät. Am 28.03.01 wurden das Auflaufen der ersten *P. spinosa*-Keimlinge beobachtet. Danach dauerte es vergleichbar mit *C. avellana* ebenfalls etwa vier Wochen bis der überwiegende Anteil der Keimlinge aufgelaufen war. Am 28.03. waren etwa 1% der Herkunft Hellental und 3,5% der Herkunft Vahle aufgelaufen. An den folgenden Terminen wurden in der Herkunft Vahle etwa 12%, 18% und 17% höhere Keimraten ermittelt. An den beiden letzten Boniturterminen ist in Abb. 4.6 ein „Sinken“ der Keimraten der Herkunft Vahle zu erkennen. Wegen Pilzbefall der jungen Sämlinge kam es zu einigen Ausfällen, so dass hier weniger Pflanzen gezählt werden konnten als zuvor schon aufgelaufen waren.

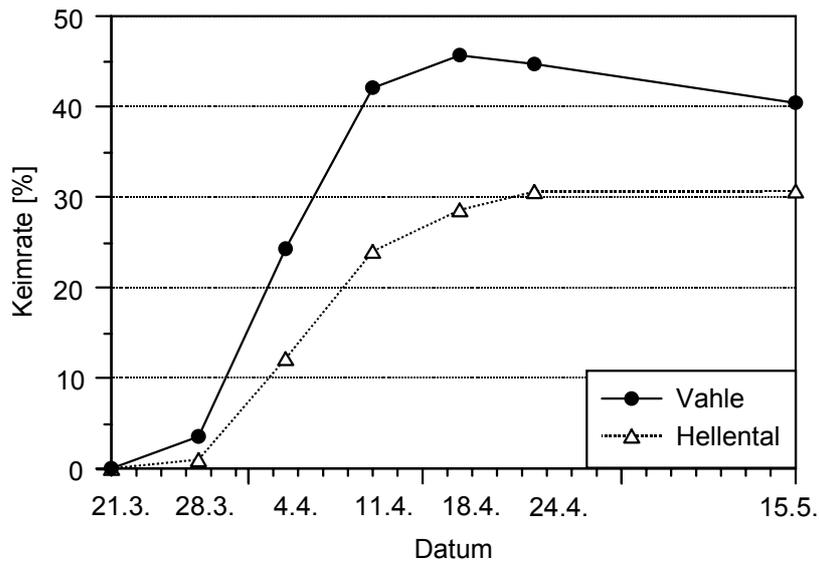


Abb. 4.6: Keimrate von *P. spinosa* aus den Herkunftsgebieten Vahle und Hellental an verschiedenen Boniturterminen

An allen Terminen lag das Keimprozent der Herkunft Vahle über dem der Population Hellental. Da aber der Keimerfolg beider Herkünften sehr unterschiedlich ausfiel, ist eine Aussage über eine frühere oder spätere Keimung einer Herkunft schwierig. Deshalb wurde in Abb. 4.7 unter der Annahme, dass am 24.4. das Auflaufen aller keimfähigen Samen abgeschlossen war, dieser Boniturtermin bei beiden Herkünften mit 100% aufgelaufenen Keimlingen gleichgesetzt.

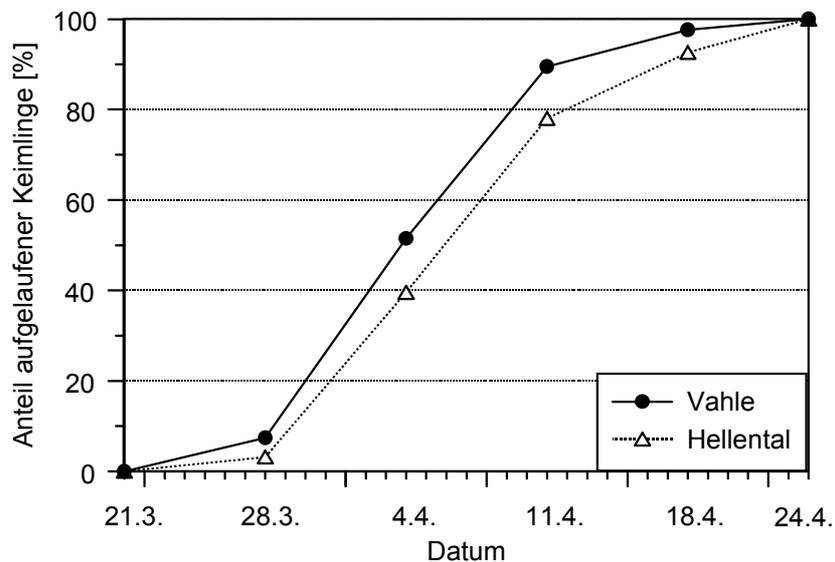


Abb. 4.7: Anteil aufgelaufener Pflanzen von *P. spinosa* aus den Herkunftsgebieten Vahle und Hellental zu verschiedenen Boniturterminen (Anzahl Keimlinge am letzten Boniturtermin=100%)

Am 28.3. waren hiernach 3,1% der Herkunft Hellental und mehr als der doppelte Anteil (7,4%) der Herkunft Vahle aufgelaufen. An den folgenden Terminen betrug die Differenz der „Keimraten“ aus beiden Herkunftten 11,9% und 11,5%. Am vorletzten Termin näherten sich die Werte einer 5%igen Differenz. Somit lag auch hier die „Keimrate“ der Herkunft Vahle an allen Terminen über der der Population Hellental, was auf eine tendenziell früher einsetzende Keimung der Herkunft Vahle hindeutet.

Auf der Ebene der einzelnen Nachkommenschaften der Multilocus-Genotypen von *P. spinosa* ergaben sich ebenfalls deutliche Unterschiede im Keimverlauf, die besonders an den ersten beiden Boniturterminen ersichtlich waren (Abb. 4.8). Es wurde das oben beschriebene Verfahren angewendet, in dem die Anzahl der bis zum 24.4. aufgelaufenen Keimlinge gleich 100% gesetzt wurde. Am 28.03. zeigten 74% der Nachkommenschaften aus Vahle und 56 % aus Hellental erste Keimlinge. Aus der Herkunft Vahle hatten an diesem Termin bereits 31% der Nachkommenschaften eine „Keimrate“ von über 10% und einige Nachkommenschaften sogar einen Anteil von über 40% aufgelaufener Keimlinge. Das Maximum erreichte Genotyp-Nr. 47 aus der Herkunft Vahle mit 58% aufgelaufener Keimlinge. Aus der Herkunft Hellental gab es an diesem Termin nur eine einzige Nachkommenschaft mit über 10% Keimerfolg. Sie bildete mit 37,5% das Maximum. Am 04.04.01 zeigten alle beobachteten Nachkommenschaften aufgelaufene Keimlinge. An diesem Termin betrug der minimale Anteil gekeimter Pflanzen pro Nachkommenschaft aus der Herkunft Vahle 13% und aus Hellental 9%. Von der Nachkommenschaft des Genotyps 47 aus Vahle waren am zweiten Boniturtermin bereits alle Pflanzen (n=12) aufgelaufen. Das Maximum aus dem Herkunftsgebiet Hellental betrug 87,5% aufgelaufenen Keimlinge pro Nachkommenschaft. Die Spannweite aus Nachkommenschaften der Herkunft Vahle betrug somit 87% und aus Hellental 79%.

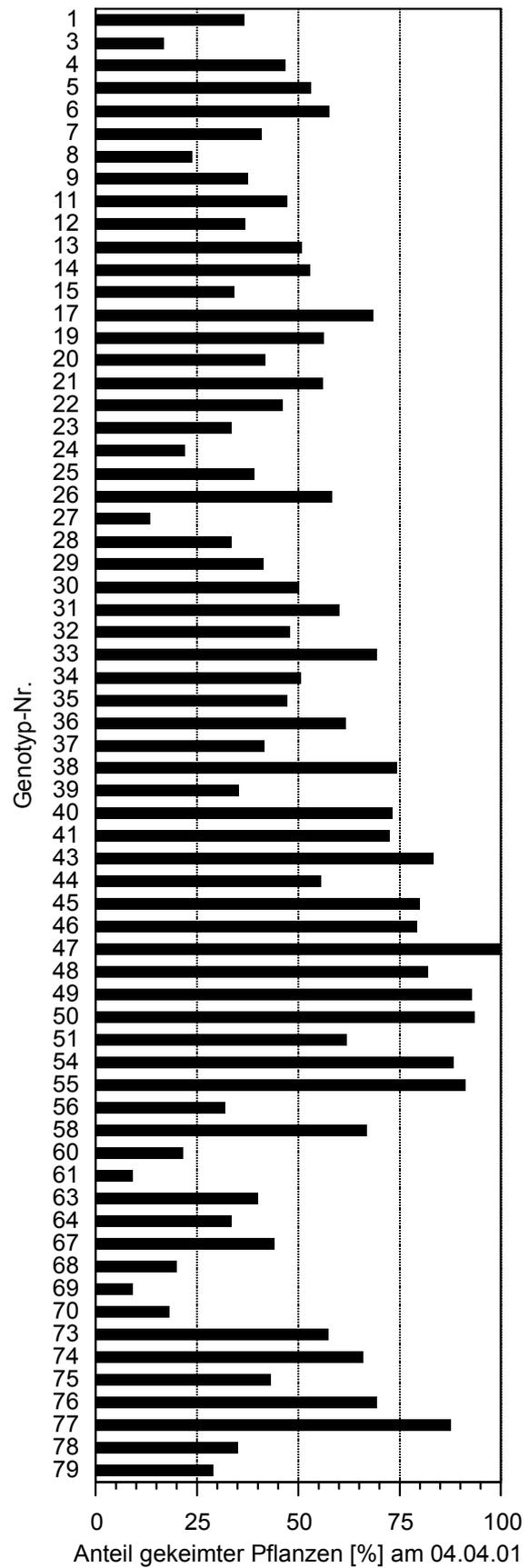
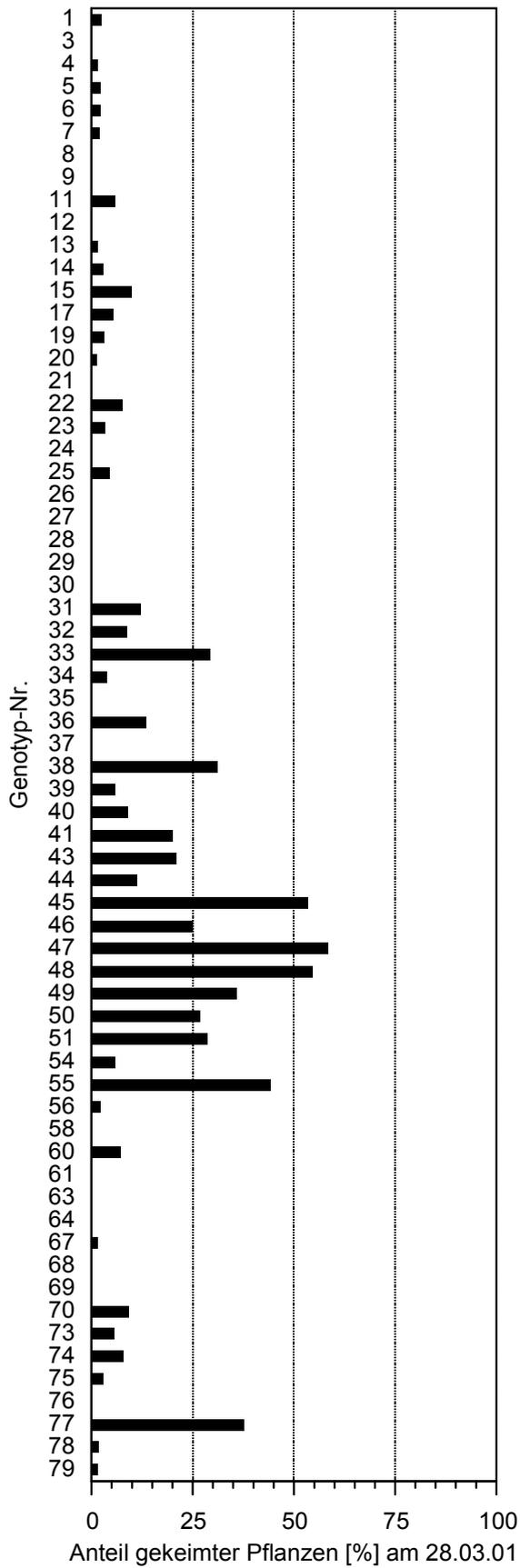


Abb. 4.8: Anteil gekeimter Pflanzen je *P. spinosa*-Nachkommenschaft [%] aus den Herkünften Vahle (Genotyp-Nr. 1-57) und Hellental (58- 79) an den beiden ersten Bonitur-Terminen

4.2.2 Keimraten

4.2.2.1 *C. avellana*

Von den markierten *C. avellana*-Sträuchern konnten im Untersuchungsgebiet Vahle 72% der Individuen (n=281) und im Hellental 76% (n=192) beerntet werden.

Von über 9600 geworbenen Nüssen konnten etwa 3750 Pflanzen angezogen werden. Die Keimrate der Herkunft Vahle betrug 39,1% (2271 Keimlinge), die der Population Hellental war mit 38,8% (1481 Keimlinge) fast gleich groß (Abb. 4.5).

Der Keimerfolg der Einzelstrauch-Absaaten war sowohl bei *C. avellana* als auch bei *P. spinosa* teilweise sehr unterschiedlich (Abb. 4.9).



Abb. 4.9: Unterschiedliche Auflaufergebnisse von Nachkommenschaften verschiedener *C. avellana*- (oben) und *P. spinosa*-Individuen (unten)

4.2.2.2 *P. spinosa*

Bei *P. spinosa* konnten im Herkunftsgebiet Vahle im Jahr 2000 91% (n=52) aller Multilocus-Genotypen beerntet werden. Im Gebiet Hellental war es möglich, von 82% (n=18) der Individuen Früchte zu werben. Insgesamt wurden über 6400 Steinkerne ausgesät, davon stammten 4635 aus dem Gebiet Vahle und 1772 aus dem Hellental. Die Keimraten betrug

für die Herkunft Vahle 45,7% (2117 Keimlinge) und für die Herkunft Hellental 30,6% (543 Keimlinge) (Abb. 4.6). Bei *P. spinosa* waren die Keimraten somit stark vom Herkunftsgebiet abhängig. 16,8% der aufgetretenen Varianz war auf Unterschiede zwischen den beiden Herkünften zurückzuführen.

Auf der Ebene der einzelnen Multilocus-Genotypen schwankten die Keimraten nach dem beschriebenen Verfahren der Direktsaat in der Herkunft Vahle zwischen 13 und 85% und in der Herkunft Hellental zwischen 4 und 69% pro Nachkommenschaft (Abb. 4.10). Im Mittel waren in den Nachkommenschaften 48% (Vahle) bzw. 29% (Hellental) der Samen aufgelaufen.

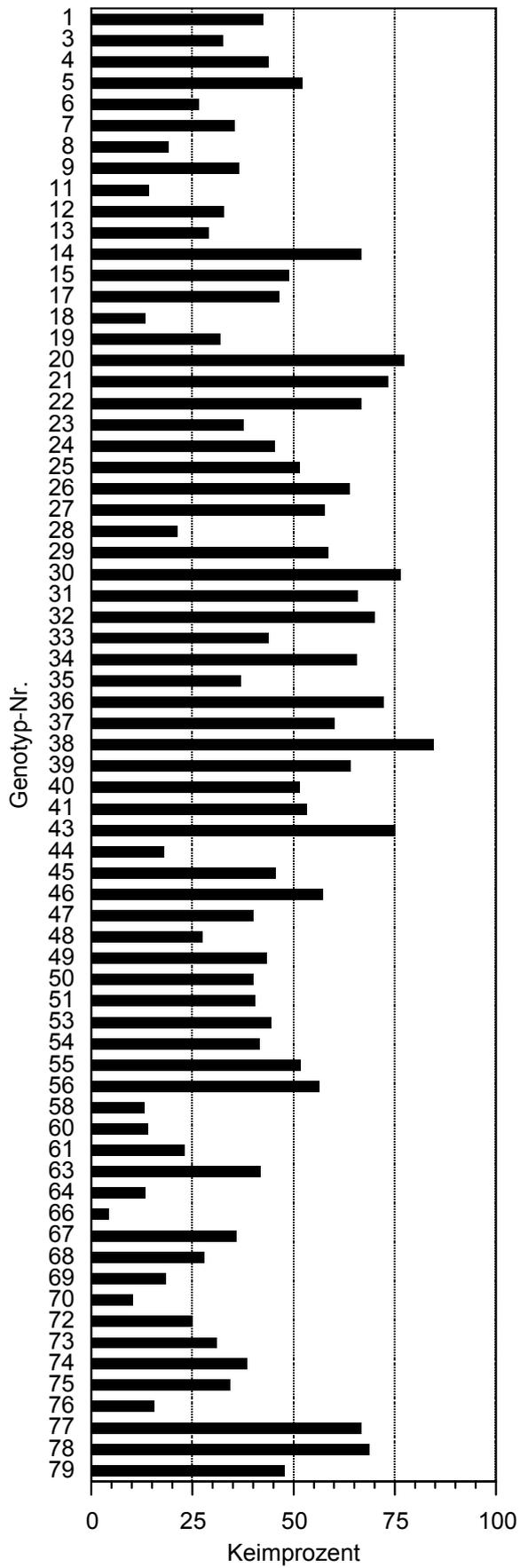


Abb. 4.10: Keimprozent der Nachkommenschaften von *P. spinosa* je ML-Genotyp aus den Herkunftsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

4.2.3 Höhenwachstum

4.2.3.1 *C. avellana*

Auf der Versuchsfläche zeigten die einjährigen Sämlinge von *C. avellana* ein recht homogenes Bild. Die Pflanzhöhen lagen nach einer Vegetationsperiode in der Herkunft Vahle zwischen 7,0 und 51,5 cm und in der Herkunft Hellental zwischen 6,0 und 53,0 cm. Hieraus errechneten sich Spannweiten von 44,5 cm (Vahle) bzw. 47 cm (Hellental) (Abb. 4.11).

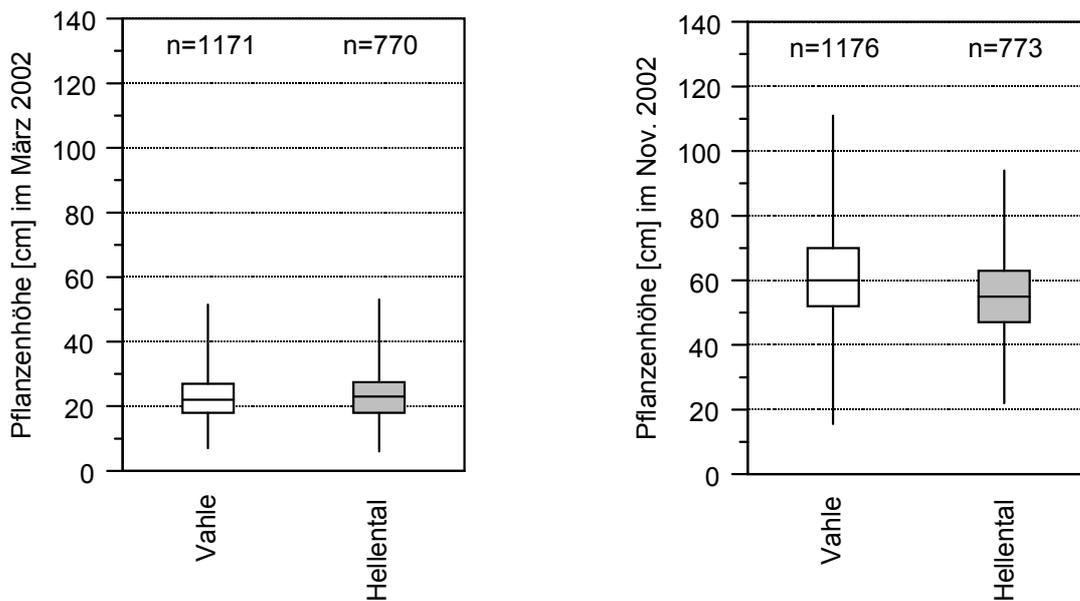


Abb. 4.11: Pflanzenhöhe der *C. avellana*-Sämlinge aus den Herkünften Vahle und Hellental nach einer (März 2002) und zwei (Nov. 2002) Vegetationsperioden

Die mittlere Wuchshöhe betrug in der Herkunft Vahle 23,0 cm und in der Herkunft Hellental 23,5 cm. Nach dem U-Test von Mann-Whitney war der Unterschied nicht signifikant. Lediglich 0,2% der Gesamtvarianz trat zwischen den beiden Herkünften auf.

Nach einer zweiten Vegetationsperiode betrug die mittlere Pflanzenhöhe in der Herkunft Vahle 60,8 cm und in der Herkunft Hellental 55,0 cm. Mit einer mittleren Differenz von 5,8 cm waren die Pflanzen der Herkunft Vahle signifikant größer. 4,8% der aufgetretenen Varianz waren nun auf Herkunftsunterschiede zurückzuführen. Die Pflanzhöhen variierten in der Herkunft Vahle zwischen 19 und 111 cm und in der Herkunft Hellental zwischen 22 und 94 cm. Die Pflanzen hatte einen mittleren Jahreszuwachs von 37,8 cm (Vahle) bzw. 31,5 cm (Hellental). Nach Auswertung mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test waren nur die Pflanzhöhen der Herkunft Hellental normalverteilt.

4.2.3.2 *P. spinosa*

Das Höhenwachstum der jungen *P. spinosa*-Sämlinge zeigte eine sehr starke Variation. Nach einer Vegetationsperiode betrug die Spannweite in der Herkunft Vahle 128 cm und in der Herkunft Hellental 91,5 cm. Die Pflanzhöhen lagen zwischen 15,5 cm und 143,5 cm (Vahle) bzw. zwischen 10,0 cm und 101,5 cm (Hellental) (Abb. 4.12).

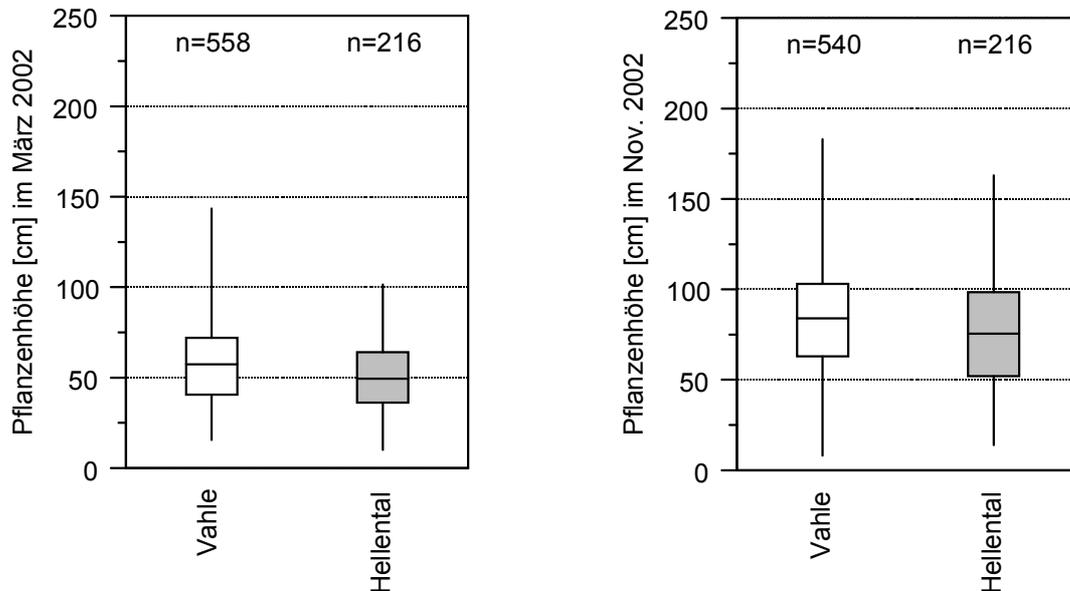


Abb. 4.12: Pflanzhöhe der einjährigen *P. spinosa*-Sämlinge aus den Herkünften Vahle und Hellental nach einer (März 2002) und zwei (Nov. 2002) Vegetationsperioden

Die mittlere Pflanzhöhe betrug in der Herkunft Vahle 58,1 cm und im Hellental 51,8 cm. Die Unterschiede zwischen den beiden Herkünften sind nach Überprüfung mit dem U-Test von Mann-Whitney hoch signifikant. 1,6% der Variation sind auf Herkunftsunterschiede zurückzuführen, wobei nur die Pflanzhöhen der Herkunft Hellental normalverteilt waren (Kolmogorov-Smirnov-Test).

Nach der zweiten Vegetationsperiode war die mittlere Pflanzhöhe der Herkunft Vahle mit 84,8 cm wiederum hoch signifikant größer als die der Herkunft Hellental mit 78,0 cm. Da die Messwerte beider Herkünfte normalverteilt waren, kam hier der t-Test zur Anwendung. Im Durchschnitt betrug die Differenz der mittleren Pflanzhöhen zwischen beiden Herkünften nach der ersten Vegetationsperiode 6,3 cm und nach der zweiten Vegetationsperiode 6,8 cm. Im zweiten Messdurchgang variierten die Pflanzhöhen zwischen 8,0 und 183,0 cm (Vahle) bzw. zwischen 14,0 und 163,0 cm, woraus sich Spannweiten von 175 cm und 149 cm ergaben. 1,0% der Gesamtvarianz entfiel auf Herkunftsunterschiede. Die Pflanzen der Herkunft Vahle hatten einen mittleren Jahreshöhenzuwachs von 26,7 cm und die der Herkunft Hellental von 26,2 cm.

Auch auf der Ebene der Nachkommenschaften einzelner Genotypen bestätigte sich die hohe Variation der Pflanzenhöhen. In Abb. 4.13 sind die mittleren Pflanzenhöhen nach einer und nach zwei Vegetationsperioden für jede *P. spinosa*-Nachkommenschaft mit der jeweiligen Standardabweichung dargestellt. Die Nachkommen des Genotyps 35 aus Vahle hatten im ersten Jahr mit durchschnittlich 25,1 cm die geringste Wuchshöhe erreicht. (Da nach der zweiten Messung einige Pflanzen fehlten und die Mindestzahl von 5 nicht mehr erreicht wurde, wurde Nr.35 nicht in der Abbildung dargestellt). Mit einer mittleren Wuchshöhe von 95,4 cm erbrachte die Nachkommenschaft des Genotyps 49 aus Vahle die größte durchschnittliche Pflanzenhöhe. Hieraus resultierte insgesamt eine Spannweite von 70,3 cm. Mittels Duncan-Test ließen sich innerhalb der beiden Herkünfte zahlreiche signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Nachkommenschaften aufzeigen. In der Herkunft Vahle beispielsweise unterschied sich nach der ersten Vegetationsperiode die oben genannte Nachkommenschaft Nr. 35 signifikant von 31 (67%) und Nr. 49 von 37 (80%) der anderen Nachkommenschaften aus Vahle. Die Variation zwischen den einzelnen Nachkommenschaften aus Vahle betrug bei der ersten Höhenmessung 29,4%; folglich waren 70,6% der aufgetretenen Gesamtvariation innerhalb der Gruppen anzutreffen. Nach der zweiten Vegetationsperiode entfielen noch 22,2% der Varianz auf Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften.

Die mittlere maximale Wuchshöhe der Herkunft Hellental wurde mit 62,2 cm von der Nachkommenschaft des Genotyps 60 erreicht. Diese Nachkommenschaft unterschied sich signifikant von den Nachkommenschaften 69 und 70 aus dem Hellental. Die minimale Wuchshöhe der Herkunft Hellental wurde für die Nachkommenschaft 69 errechnet und lag im Mittel bei 29,5 cm. Damit war die mittlere Pflanzenhöhe dieser Nachkommenschaft signifikant kleiner als bei 8 (67%) weiteren Nachkommenschaften aus dem Hellental. Daneben unterschieden sich nur noch die Herkünfte 70 und 67 von einigen anderen aus Hellental signifikant. Nach einer Vegetationsperiode betrug die Variation zwischen den Nachkommenschaften im Herkunftsgebiet Hellental 22,3% und innerhalb der einzelnen Gruppen 77,7%. Nach dem zweiten Messdurchgang traten 27,3% der Varianz zwischen den Nachkommenschaften auf.

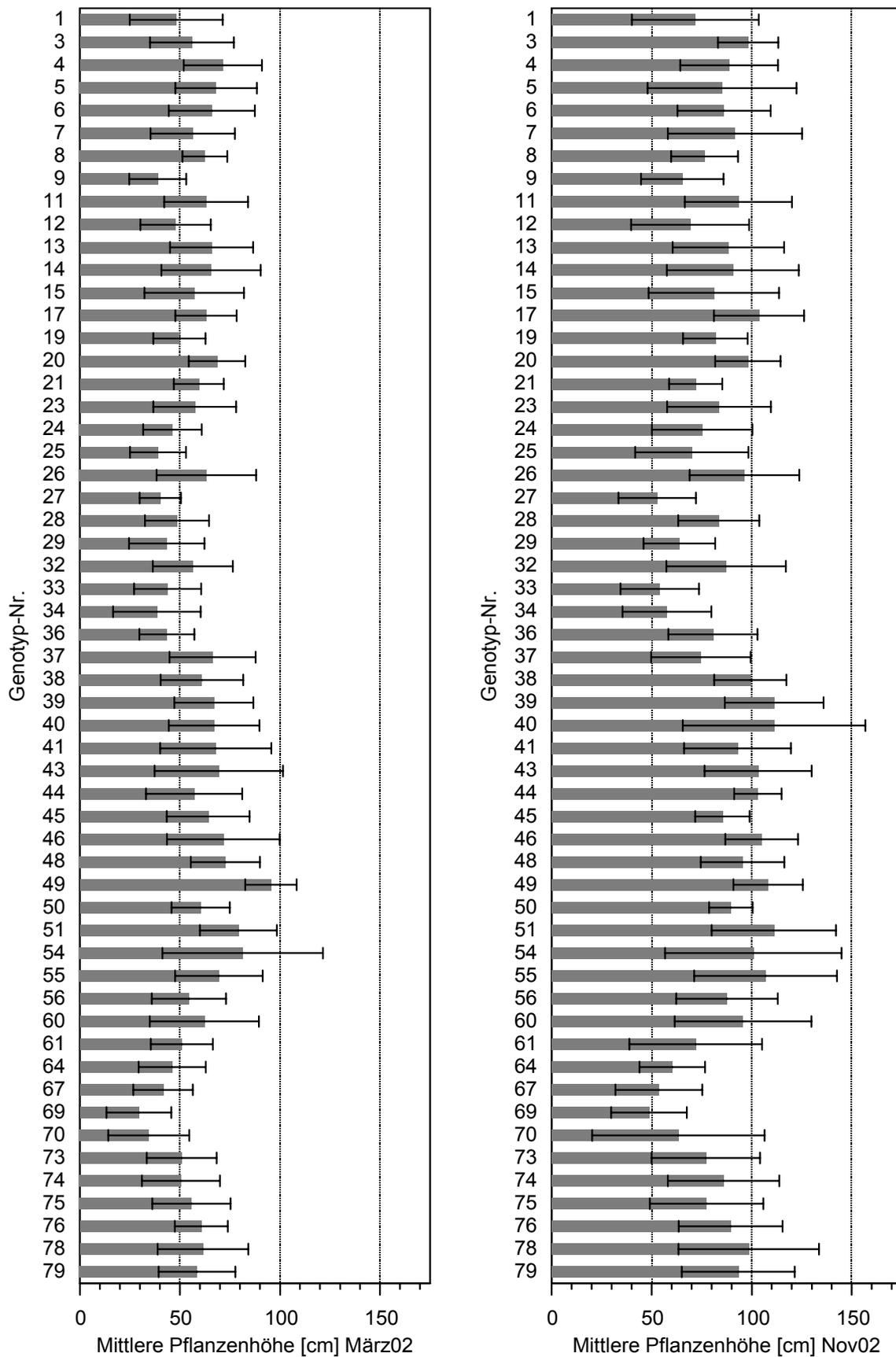


Abb. 4.13: Mittlere Pflanzenhöhen und Standardabweichungen der *P. spinosa*-Nachkommenschaften aus dem Untersuchungsgebiet Vahle (Genotyp-Nr. 1-57) und Hellental (58-79) nach einer (März 2002) und zwei Vegetationsperioden (Nov. 2002)

4.3 Morphologische Untersuchungen

4.3.1 Fruchtmorphologie

Die Ausprägung der Form und Größe der Früchte von *C. avellana* und *P. spinosa* ließ eine große Variabilität innerhalb der Herkünfte und zwischen einzelnen *P. spinosa*-Nachkommenschaften erkennen (Abb. 4.14).



Abb. 4.14: Variation von Form und Größe der Früchte von *C. avellana* (oben) und *P. spinosa* (unten rechts) sowie der Steinkerne von *P. spinosa* (unten links).

Im Folgenden sollen die Ergebnisse der untersuchten Merkmale im Einzelnen dargestellt werden.

4.3.1.1 *C. avellana*

Im Vergleich der beiden Populationen Vahle und Hellental traten in den Ergebnissen der fruchtmorphologischen Bonituren absolut nur geringe Differenzen zwischen den Mittelwerten auf, diese waren jedoch nach Auswertung mit dem U-Test nach Mann-Whitney meist signifikant unterschiedlich (Tab. 4.3). Es wurden große Spannweiten der metrischen Variablen in beiden Populationen beobachtet. Die erhobenen Daten der verschiedenen Fruchtmerkmale zeigten nach Darstellung in Histogrammen optisch kaum Abweichungen

von einer Normalverteilung, wichen nach der genauen Analyse mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test jedoch signifikant von einer Normalverteilung ab.

Sowohl in der Höhe als auch in der Dicke und Breite waren die Nussfrüchte aus der Population in Vahle signifikant größer als die Früchte aus der Population Hellental. Auch die maximale Fruchthöhe wurde mit 25 mm an einer Nuss aus Vahle ermittelt. Im Mittel waren die Früchte etwa 16 mm (Hellental) bzw. 17 mm (Vahle) hoch, die Spannweite betrug insgesamt 17 mm (Tab. 4.3).

Tab. 4.3: Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Fruchtparameter von *C. avellana* im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental

Parameter	Nussfrüchte aus Vahle (n=3439)				Test p	Nussfrüchte aus dem Hellental (n=2330)			
	Mw	SD	Min	Max		Mw	SD	Min	Max
Höhe [mm]	16,73	1,92	8,0	25,0	U-test ***	16,12	2,06	9,0	24,0
Breite [mm]	14,09	1,63	8,5	21,0	U-test ***	13,42	1,64	8,0	19,0
Dicke [mm]	11,94	1,57	7,0	20,0	U-test ***	11,39	1,60	6,0	16,5
Gewicht [g]	1,19	0,47	0,16	3,48	U-test **	1,15	0,42	0,10	2,98
Verhältnis Dicke zu Höhe [*100%]	72,0	10,22	40	163	U-test **	71,3	10,50	42	130
Verhältnis Breite zu Höhe [*100%]	84,9	11,26	50	188	U-test ***	84,0	11,09	50	150
Verhältnis Breite zu Dicke [*100%]	118,5	8,12	96	156	U-test ns	118,4	8,72	77	170
Riefenbildung	0,30	0,46	-	-	χ^2 ***	0,17	0,38	-	-

n – Anzahl; MW – Mittelwert; SD – Standardabweichung; Min – Minimum; Max – Maximum; p≤0,05 *; p≤0,01 **; p≤0,001 ***

Die maximale Breite der Nüsse betrug in Vahle 21 mm und im Hellental 19 mm, die Spannweite lag insgesamt bei 13 mm. Die maximale Dicke betrug 20 mm (Population Vahle) und differierte zwischen beiden Untersuchungsgebieten um 3,5 mm. Die Spannweite lag hier insgesamt bei 14 mm. Neben den signifikant größeren Früchten aus Vahle waren dort auch die Fruchtgewichte signifikant höher. Die Spanne lag zwischen 0,1 g und 3,5 g pro Einzelfrucht. Nach der Berechnung der Verhältnisse der drei räumlichen Achsen konnten bei den Werten Dicke/Höhe sowie Breite/Höhe nachweisbare Unterschiede zwischen beiden Populationen ermittelt werden. Die Spannweite lag insgesamt bei 123 bzw. 138%. Früchte mit Werten unter 100% waren in ihrer Form eher höher als dick bzw. höher als breit. Die Mittelwerte lagen hier zwischen 71 und 85% und beschrieben somit im Mittel eher länglich-

schlanke Früchte. Daneben wurden auch Früchte vermessen, die eine größere Breite oder Dicke im Vergleich zur Fruchthöhe hatten (Werte über 100%). Ein Beispiel hierzu zeigt die erste Nussfrucht in Abb. 4.14 oben links.

Eine Riefenbildung wurde in Vahle an 30% und im Hellental an nur 17% der Nüsse beobachtet. Die Häufigkeiten unterschieden sich zwischen beiden Herkünften höchst signifikant.

Die Variabilität der Fruchtmerkmale war innerhalb der Populationen wesentlich größer als zwischen diesen. Im Mittel waren über 98% der aufgetretenen Varianz auf die Variabilität innerhalb der Populationen zurückzuführen. Maximal 4% der Varianz trat zwischen den Populationen bei dem Merkmal Fruchtbreite auf (Tab. 4.4).

Tab. 4.4: Varianz der Fruchtmerkmale von *C. avellana* zwischen den Populationen Vahle und Hellental

<i>Fruchtmerkmal</i>	<i>Varianz zwischen den Populationen [%]</i>
Höhe	2,24
Breite	4,00
Dicke	2,88
Gewicht	0,22
Verhältnis Dicke zu Höhe	0,10
Verhältnis Breite zu Höhe	0,17
Verhältnis Breite zu Dicke	$1,2 \cdot 10^{-3}$
Mittelwert	1,37

Im Folgenden wurde unter Anwendung von Diskriminanzanalysen geprüft, ob die Früchte sich zwischen einzelnen Erntebereichen in ihren Merkmalen unterscheiden bzw. ob sie anhand ihrer Merkmale dem Talbereich, in dem sie geworben wurden, zugeordnet werden können. Für diese Prozedur wurden die Populationen Vahle und Hellental in mehrere Teilpopulationen untergliedert. Im Untersuchungsgebiet Vahle erfolgte die Einteilung in vier benachbarte Talbereiche und den vorgelagerten Agrarbereich und im Hellental in insgesamt vier Talabschnitte, die durch die sich tief in das Tal einschneidenden Fichtenforste gebildet wurden. Die Unterteilungen sind in Abb. 4.15 und 4.16 kartographisch dargestellt.

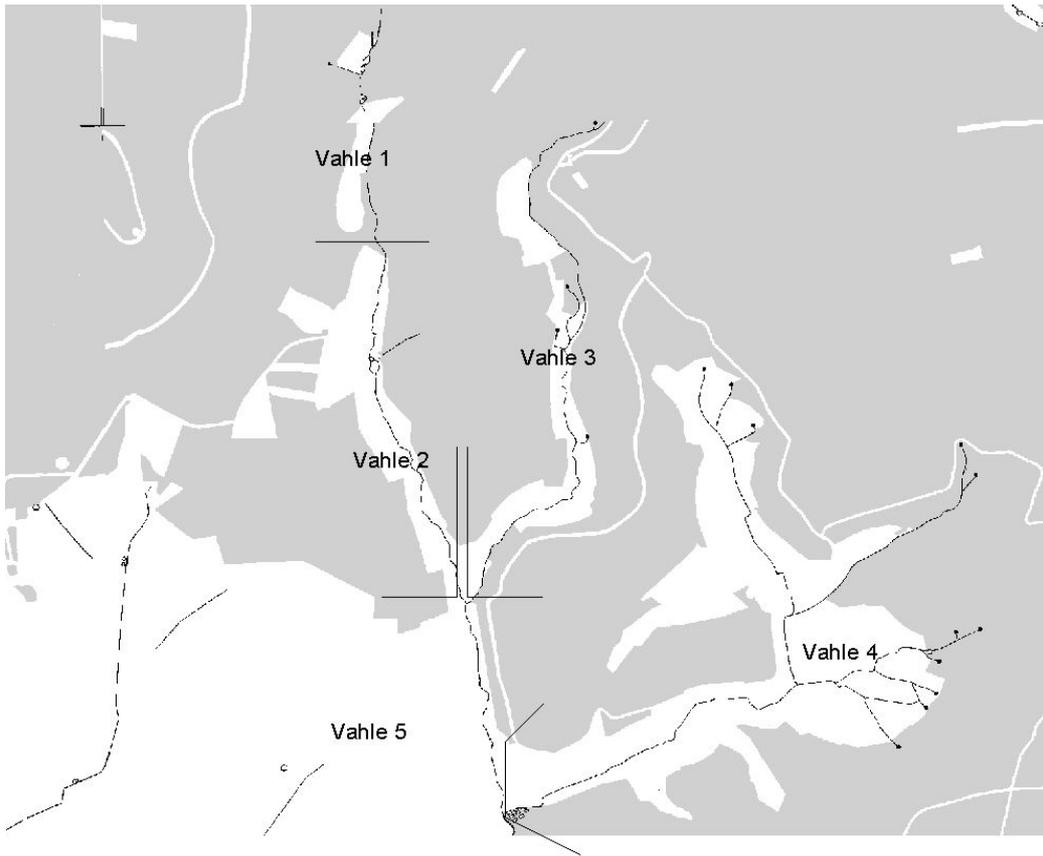


Abb. 4.15: Einteilung der Population von *C. avellana* nach Talabschnitten (Teilpopulationen Vahle 1-5) im Untersuchungsgebiet Vahle

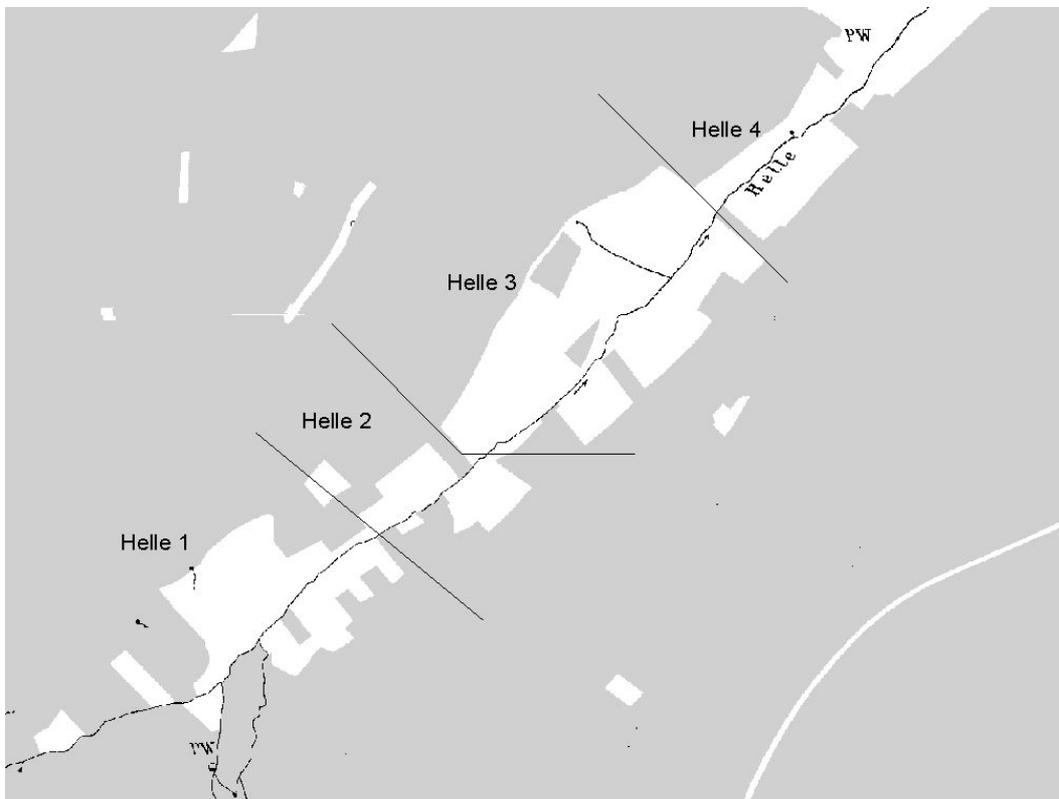


Abb. 4.16: Einteilung der Population von *C. avellana* nach Talabschnitten (Teilpopulationen Helle 1-4) im Untersuchungsgebiet Helle

Unter Einbeziehung der Variablen Fruchthöhe, -breite, -dicke und –gewicht wurden im Untersuchungsgebiet Vahle lediglich etwa 30% der Früchte dem tatsächlichen Teilbereich, in dem sie geerntet wurden, zugeordnet. Bei Betrachtung der formbeschreibenden Variablen (Verhältnisse der drei räumlichen Achsen zueinander) betrug die korrekte Zuweisung nur noch 16%, unter gleichzeitiger Berücksichtigung aller Variablen wurden 32% korrekt zugeordnet (Abb. 4.17).

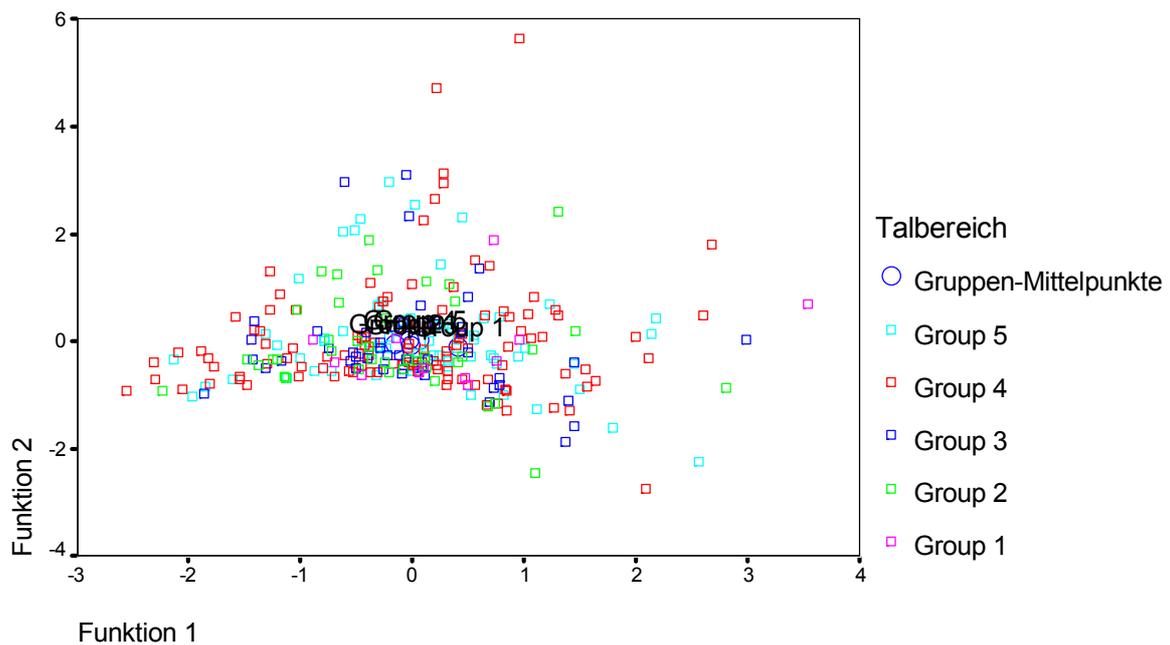


Abb. 4.17: Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter der Berücksichtigung aller Fruchtvariablen von *C. avellana* für die Teilbereiche 1-5 im Untersuchungsgebiet Vahle

Ähnliche Ergebnisse ergaben sich auch für das Untersuchungsgebiet Hellental. Hier betrug die korrekte Zuordnung im ersten Fall 41% und im zweiten Fall 31%. Bei Berücksichtigung aller Variablen wurden 39% der Früchte richtig zugewiesen. Im Untersuchungsgebiet Hellental wurde eine vergleichsweise gute Trennung der Gruppen-Mittelpunkte erreicht (Abb. 4.18).

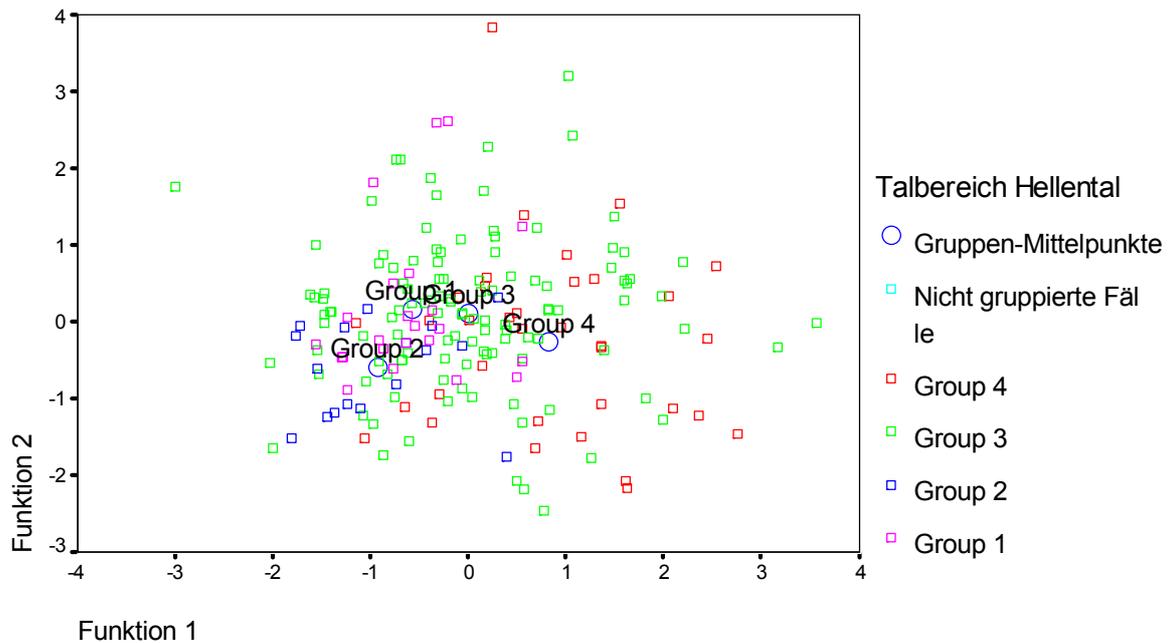


Abb. 4.18: Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter der Berücksichtigung aller Fruchtvariablen von *C. avellana* für die Teilbereiche 1-4 im Untersuchungsgebiet Hellental

4.3.1.2 *P. spinosa*

Ähnlich wie bei den Nussfrüchten traten zwischen den absoluten Mittelwerten der Untersuchungsgebiete nur geringe Differenzen auf, jedoch waren diese nach statistischer Überprüfung häufig signifikant. Im Gegensatz zu den Nussfrüchten waren hier alle die Fruchtgröße beschreibenden Merkmale aus der Population Hellental signifikant größer als die aus Vahle (Tab. 4.5). Die Fruchthöhe variierte um den Faktor 3 zwischen 6 und 18 mm (Abb. 4.14 unten rechts, Tab. 4.5), die durchschnittliche Höhe betrug etwa 12 mm. Die Merkmale Breite und Dicke zeigten aufgrund der kugeligen Fruchtform ähnliche Werte. Obwohl die Früchte der Herkunft Hellental im Mittel größer waren, verfügten sie über ein signifikant geringeres Gewicht.

Die berechneten Verhältnisse der räumlichen Achsen zueinander zeigten, dass die Früchte von *P. spinosa* durchschnittlich etwas höher als breit bzw. dick waren. Die Mittelwerte lagen mit 92-96% knapp unter 100% (entspricht Höhe = Dicke bzw. Höhe = Breite). Die relativ große Spannweite der erhobenen Daten dokumentiert aber auch die Variabilität der Fruchtform von *P. spinosa*, die sowohl schlankere Früchte als auch sehr breite bzw. dicke Früchte ausbildet.

Die Beurteilung der Fruchtfarbe ließ den Rückschluss auf den Reifegrad der Früchte zu. Der Anteil an voll ausgefärbten, reifen Früchten war im Hellental mit 89% deutlich höher als im Untersuchungsgebiet Vahle (62%) (Abb. 4.19).

Tab. 4.5: Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Fruchtparameter von *P. spinosa* im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental

Parameter	Schlehenfrüchte aus Vahle (n=1542)				Test p	Schlehenfrüchte aus dem Hellental (n=943)			
	Mw	SD	Min	Max		Mw	SD	Min	Max
Höhe [mm]	11,99	2,01	6,0	18,0	U-test ***	12,33	1,93	6,0	17,5
Breite [mm]	11,43	1,81	6,0	16,0	U-test ***	11,82	1,95	6,0	18,5
Dicke [mm]	11,08	1,86	6,0	16,0	U-test ***	11,59	1,87	6,0	17,0
Gewicht [g]	1,56	0,51	0,42	4,52	U-test ***	1,46	0,57	0,53	3,50
Verhältnis Dicke zu Länge [*100%]	92,0	9,80	55	150	U-test ***	94,3	6,43	69	123
Verhältnis Breite zu Länge [*100%]	95,0	9,60	67	150	U-test **	96,1	6,71	73	123
Verhältnis Dicke zu Breite [*100%]	97,1	7,02	60	129	U-test ***	98,2	4,97	80	117

n – Anzahl; MW – Mittelwert; SD – Standardabweichung; Min – Minimum; Max – Maximum; p≤0,05 *; p≤0,01 **; p≤0,001 ***

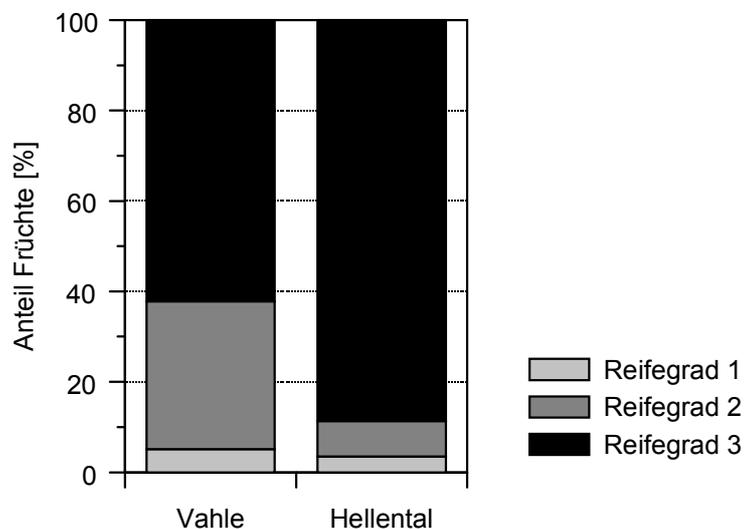


Abb. 4.19: Prozentuale Verteilung der Früchte von *P. spinosa* in Abhängigkeit vom Reifegrad in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental zum Zeitpunkt der Ernte im September 2000

Die metrischen Variablen der Früchte von *P. spinosa* zeigten ebenfalls den weitaus größten Anteil ihrer Variabilität innerhalb der Populationen Vahle und Hellental. Durchschnittlich sind nur etwa 0,8% der Gesamtvarianz auf eine Variation zwischen den beiden Populationen zurückzuführen (Tab. 4.6).

Tab. 4.6: Varianz der Fruchtmerkmale von *P. spinosa* zwischen den einzelnen Genotypen und den beiden Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Fruchtmerkmale	Varianz zwischen Gruppen [%]		
	Genotypen Vahle	Genotypen Hellental	Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental
Höhe	65,1	54,5	0,7
Breite	57,8	50,6	1,0
Dicke	59,2	53,1	1,7
Gewicht	77,3	66,0	0,9
Verhältnis Dicke zu Höhe	49,6	28,2	0,5
Verhältnis Breite zu Höhe	54,3	26,5	$7,3 \cdot 10^{-3}$
Verhältnis Dicke zu Breite	17,1	14,9	0,7
Mittelwert	54,3	42,0	0,79

Über den Vergleich der beiden Populationen hinaus konnten bei *P. spinosa* auch die Daten der einzelnen Multilocus-Genotypen miteinander verglichen werden. Im Anhang sind die berechneten Mittelwerte der erhobenen Fruchtmerkmale für jeden ML-Genotyp mit Standardabweichung einzeln dargestellt. Sie zeigen insgesamt eine hohe Variation zwischen den ML-Genotypen. Die durchschnittlich kleinsten Früchte (die Höhe betreffend) hatte mit 7,1 mm der ML-Genotyp Nr. 45 aus dem Untersuchungsgebiet Vahle. Mit im Mittel 15,5 mm großen Früchten erreichte ML-Genotyp Nr. 30 aus Vahle das Maximum. Das durchschnittliche Fruchtgewicht pro ML-Genotyp variierte zwischen 0,76 g (Nr.68, Hellental) und 3,33 g (Nr.53, Vahle) um einen Faktor von über 4. Im Hinblick auf die Variabilität der anderen Fruchtmerkmale sei an dieser Stelle auf die Abbildungen im Anhang verwiesen.

Die verhältnismäßig große Variabilität der Fruchtmerkmale zwischen den ML-Genotypen spiegelte sich auch in dem Anteil an der Gesamtvarianz wieder, dieser betrug in Vahle durchschnittlich 54% und im Hellental 42% (Tab. 4.6). Das Fruchtgewicht hatte unter den beobachteten Merkmalen mit 77% bzw. 66% den größten Anteil der Varianz zwischen den einzelnen Genotypen. Hieraus lässt sich ableiten, dass an einem potenziellen Individuum nur relativ geringe Schwankungen im Fruchtgewicht auftraten (23% bzw. 34% der beobachteten Gesamtvarianz).

Mittels Diskriminanzanalyse wurde unter Einbeziehung aller untersuchten Merkmale eine korrekte Zuordnung der Früchte zu ihren ML-Genotypen von 48,7% im Untersuchungsgebiet Hellental erreicht. Das bedeutet, dass nahezu die Hälfte der 943 bonitierten Früchte dem Individuum (aus einer Anzahl von 18 Individuen) zugeordnet werden konnten, von dem sie tatsächlich gepflückt wurden (Abb. 4.20).

Die Steinkerne von *P. spinosa* zeigten im Vergleich der beiden Populationen ebenfalls nachweisbare Unterschiede. In den Merkmalen Höhe, Breite, Dicke und Gewicht waren jeweils die Früchte aus Vahle im Mittel signifikant größer (Tab. 4.7).

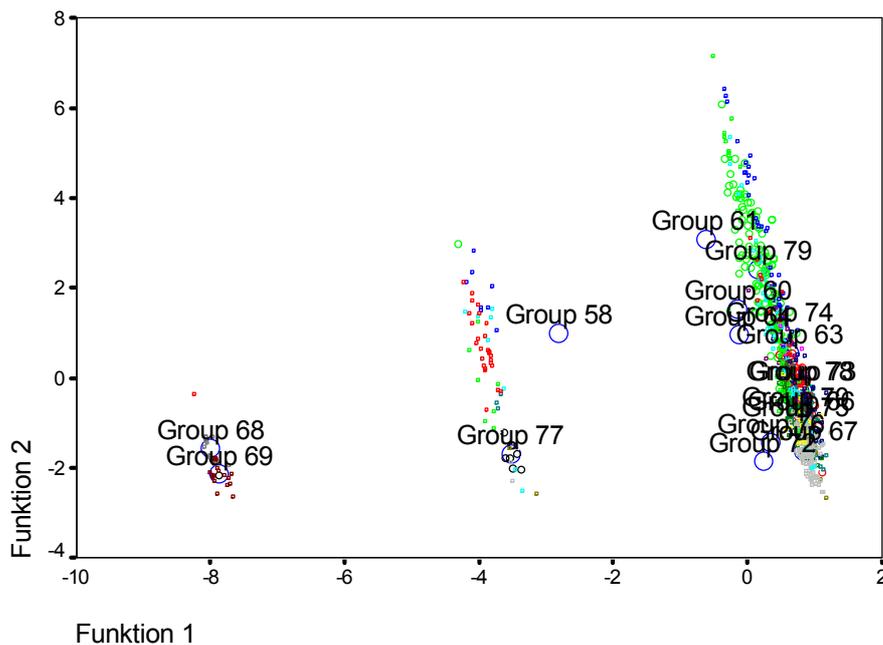


Abb. 4.20: Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Berücksichtigung aller erhobenen Fruchtmerkmale von *P. spinosa*. Die blauen Kreise geben die Lage der Gruppenmittelpunkte (ML-Genotypen, Nr. 58-79) an.

Tab. 4.7: Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Steinkernparameter von *P. spinosa* im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental

Parameter	Steinkerne aus Vahle (n=1524)				Test p	Steinkerne aus dem Hellental (n=932)			
	Mw	SD	Min	Max		Mw	SD	Min	Max
Länge [mm]	9,40	1,17	7,0	13,5	U-test ***	8,86	1,15	5,5	12,5
Breite [mm]	5,80	0,66	3,0	8,0	U-test ***	5,49	0,64	3,0	11,0
Dicke [mm]	7,65	0,77	5,5	11,0	U-test ***	7,27	0,85	5,0	10,0
Gewicht [g]	0,23	0,07	0,08	0,67	U-test ***	0,20	0,07	0,07	0,44
Verhältnis Dicke zu Länge [*100%]	81,0	8,06	58,3	112,5	U-test **	82,7	8,28	50,0	114,3
Verhältnis Breite zu Länge [*100%]	62,3	7,80	33,3	87,5	U-test ns	62,6	7,53	25,0	104,8
Verhältnis Dicke zu Breite [*100%]	132,7	13,25	85,7	257,1	U-test ns	132,8	10,69	72,7	200,0
Form der Spitze	0,62	0,49	-	-	χ^2 ***	0,54	0,50	-	-
Oberflächenstruktur	0,76	0,43	-	-	χ^2 ***	0,58	0,49	-	-

n – Anzahl; MW – Mittelwert; SD – Standardabweichung; Min – Minimum; Max – Maximum; p≤0,05 *; p≤0,01 **; p≤0,001 ***

Bei der Betrachtung der ganzen Frucht wurde wie bereits beschrieben der gegenteilige Fall nachgewiesen. Die mittlere Höhe der Steinkerne variierte zwischen 5,5 mm und 13,5 mm. Die Variablen Breite und Dicke hatten ebenfalls große Spannweiten von 8 bzw. 6 mm. Eine sehr große Variabilität wurde auch hier beim Gewicht beobachtet, die Variationsbreite lag zwischen 0,07 und 0,67 g und unterschied sich damit fast um den Faktor 10. Bei der Bewertung der Form anhand der berechneten Verhältnisse der drei räumlichen Achsen zueinander, wurde im Verhältnis Dicke/Höhe ein signifikanter Unterschied zwischen den Populationen Vahle und Hellental nachgewiesen. Am häufigsten wurden eher längliche Formen beobachten, im Mittel lag das Verhältnis Dicke zu Höhe bei etwa 80%. Daneben gab es rundliche Formen und Früchte, die etwas dicker als hoch waren (max. 114%). Auch die Ausprägung der Spitze sowie die Strukturierung der Steinkern-Oberflächen zeigten signifikante Unterschiede bezüglich Häufigkeitsverteilung der Boniturnoten. Die Steinkerne der Population Vahle hatten im Mittel eine deutlichere Spitze und eine stärkere Oberflächenstrukturierung.

Über alle beobachteten metrischen Variablen hinweg lag im Mittel 2,7% der aufgetretenen Varianz zwischen den Populationen begründet. Bedeutend größer war auch hier wiederum die Varianz zwischen den Steinkern-Merkmalen der einzelnen ML-Genotypen. Sie betrug in Vahle durchschnittlich 62% und im Hellental 54%. Unter den untersuchten Merkmalen zeigte wiederum das Gewicht mit 74% bzw. 70% die größte Varianz zwischen den Gruppen (Tab. 4.8).

Tab. 4.8: Varianz der Steinkern-Merkmale von *P. spinosa* zwischen den einzelnen Genotypen und den beiden Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Merkmale der Steinkerne	Varianz zwischen Gruppen [%]		
	Genotypen Vahle	Genotypen Hellental	Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental
Höhe	73,8	63,6	4,9
Breite	60,1	51,7	5,0
Dicke	64,1	67,8	4,9
Gewicht	74,1	69,9	3,7
Verhältnis Dicke zu Höhe	56,8	55,7	0,2
Verhältnis Breite zu Höhe	61,9	47,1	$4 \cdot 10^{-2}$
Verhältnis Dicke zu Breite	45,0	24,9	$3,7 \cdot 10^{-3}$
Mittelwert	62,3	54,4	2,7

Die Mittelwerte der Steinkerne pro ML-Genotyp sind ebenfalls im Anhang graphisch dargestellt. So variierte beispielsweise die durchschnittliche Höhe der Steinkerne zwischen 7,2 mm (Nr. 72, Hellental) und 12,2 mm (Nr. 9, Vahle). Die Spannweite der mittleren

Steinkern-Gewichte lag zwischen 0,11 g und 0,41 g und variierte somit um den Faktor 4. Bringt man alle untersuchten Steinkern-Variablen in eine Diskriminanzanalyse ein, so liegt der Anteil korrekt zugeordneter Steinkerne zu ihren ML-Genotypen (am Beispiel Hellental) bei 54% (Abb. 4.21).

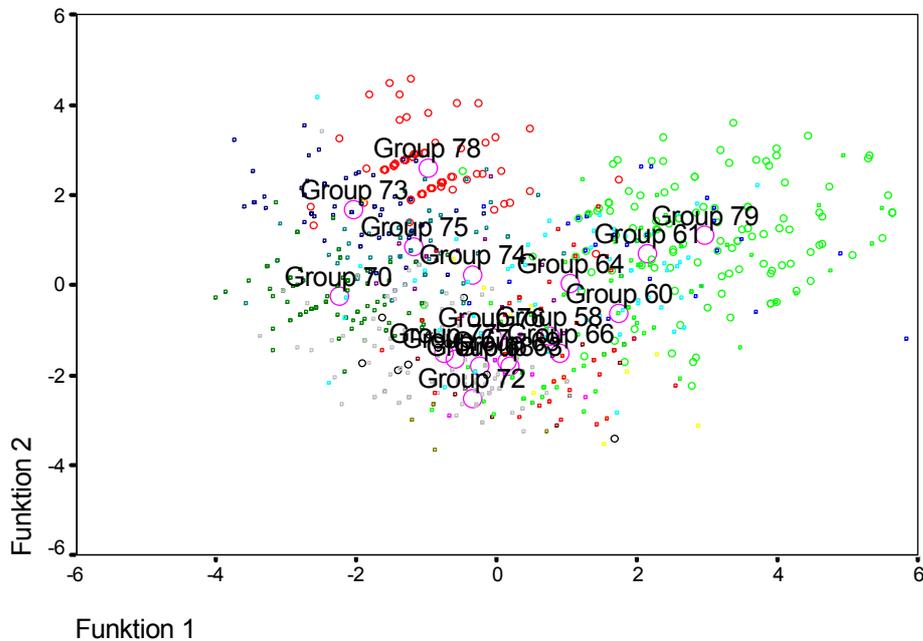


Abb. 4.21: Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Berücksichtigung aller erhobenen Steinkernmerkmale von *P. spinosa*. Die blauen Kreise geben die Lage der Gruppenmittelpunkte (ML-Genotypen, Nr.58-79) an.

4.3.2 Blattmorphologie

Die Ergebnisse der Blattbonitur an den unter einheitlichen Standortbedingungen gezogenen Nachkommenschaften von *C. avellana* und *P. spinosa* zeigten eine mit den fruchtmorphologischen Parametern der *In-situ*-Populationen vergleichbare große Variabilität innerhalb der Herkünfte Vahle und Hellental sowie nachweisbare Unterschiede zwischen einzelnen *P. spinosa*-Nachkommenschaften (Abb. 4.22). Im Folgenden werden die Ergebnisse detailliert vorgestellt.



Abb. 4.22: Unterschiedliche Blattformen von *C. avellana* (oben links) und *P. spinosa* (oben rechts) sowie verschiedene Ausfärbungen der Blätter von *C. avellana* (unten).

4.3.2.1 *C. avellana*

Die auf der selben Versuchsfläche verschulten Herkünfte Vahle und Hellental zeigten nachweisbare Unterschiede in zahlreichen blattmorphologischen Merkmalen. Die Variablen Länge und maximale Breite der Blattspreite waren nach Analyse mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test normalverteilt und wiesen im Mittelwertsvergleich mit dem t-Test in der Herkunft Hellental signifikant größere Werte auf. Die Spannweite der Spreitenlänge lag zwischen 16 und 121 mm, die der maximalen Breite zwischen 12 und 124 mm. Die Variablen Abstand Stielansatz zu maximaler Breite und Blattstiellänge unterschieden sich zwischen beiden Herkünften nicht. Im Mittel hatten die Blattspreiten der Herkunft Hellental eine größere Anzahl an Blatthauptadern. Des Weiteren wurden neben den insgesamt größeren Blattspreiten auch signifikant größere Spreitengrundlappen (Variablen L1, L2, B1, B2) nachgewiesen. Die Breite der Spreitengrundlappen variierte zwischen 0 mm und 45 mm und die Länge zwischen 0 mm und 34 mm (Tab. 4.9). Die Null-Werte charakterisieren die fehlende Ausprägung der Spreitengrundlappen. Ein Beispiel hierfür bietet in Abb. 4.22 das dritte *C. avellana*-Blatt der unteren Reihe.

Tab. 4.9: Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Blattparameter von *C. avellana* im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental

Parameter	Sämlinge aus Vahle (n=1092)				Test p	Sämlinge aus dem Hellental (n=731)			
	Mw	SD	Min	Max		Mw	SD	Min	Max
Länge Blattspreite [mm]	75,92	12,54	33	115	t-test **	77,95	13,04	16	121
max. Breite Blattspreite [mm]	64,60	12,10	21	124	t-test ***	67,15	11,34	12	106
Abstand Stielansatz zur max. Spreitenbreite [mm]	32,60	10,71	7	70	U-test ns	32,34	9,45	4	64
Länge Blattstiel [mm]	14,92	4,00	2	33	U-test ns	14,61	3,80	3	33
Anzahl Blatthauptaderpaare	6,18	0,94	3	9	U-test ***	6,39	1,01	1	14
Breite (B1) Spreitengrundlappen [mm]	22,27	4,68	8	44	U-test **	22,80	4,61	4	41
Breite (B2) Spreitengrundlappen [mm]	22,27	4,69	7	45	U-test **	22,78	4,72	0	39
Länge (L1) Spreitengrundlappen [mm]	9,32	2,64	2	25	U-test ***	9,89	2,72	2	20
Länge (L2) Spreitengrundlappen [mm]	9,15	2,63	1	21	U-test ***	9,88	2,90	0	34
Länge Blattspitze [mm]	11,54	4,05	0	25	U-test ***	12,63	4,50	0	25
Ausprägung Blattrandzählung	0,90	0,30	-	-	χ^2 ***	0,98	0,15	-	-
Ausprägung Blattrandhauptzähne	0,53	0,50	-	-	χ^2 *	0,57	0,50	-	-
Überlappung der Spreitenbasis	0,22	0,42	-	-	χ^2 *	0,27	0,44	-	-

n – Anzahl; MW – Mittelwert; SD – Standardabweichung; Min – Minimum; Max – Maximum; p≤0,05 *; p≤0,01 **; p≤0,001 ***

Weiterhin verfügte die Herkunft Hellental im Mittel über signifikant längere Blattspitzen und über eine deutlichere Ausprägung der Blattrandzählung, der Blattrandhauptzähne und der Überlappung der Spreitenbasis. Während der Vermessung der Blattspitzen zeigte sich, dass es bei *C. avellana* auch Blattspreiten ohne ausgeprägte Spitze gibt (Abb. 4.22, zweites Blatt der oberen Reihe).

Der weitaus größte Anteil der aufgetretenen Varianz wurde auch hier innerhalb der Populationen bzw. Herkünfte beobachtet. Nur durchschnittlich 0,7% der Variabilität lag zwischen den Herkünften begründet (Tab. 4.10).

Tab. 4.10: Varianz der Blattmerkmale von *C. avellana* zwischen den Herkünften Vahle und Hellental

<i>Blattmerkmal</i>	<i>Varianz zwischen den Herkünften [%]</i>
Länge Blattspreite	0,61
max. Breite Blattspreite	1,11
Abstand Stielansatz zur max. Spreitenbreite	$1,2 \cdot 10^{-2}$
Länge Blattstiel	0,15
Anzahl Blatthauptaderpaare	1,19
Breite (B1) Spreitengrundlappen	0,36
Breite (B2) Spreitengrundlappen	0,30
Länge (L1) Spreitengrundlappen	1,07
Länge (L2) Spreitengrundlappen	0,73
Länge Blattspitze	1,58
Mittelwert	0,71

4.3.2.2 *P. spinosa*

Die Mittelwerte der metrischen Daten unterschieden sich zwischen den beiden Herkünften Vahle und Hellental vergleichsweise deutlich. Die Blattspreiten der Herkunft Vahle waren mit 40,6 mm im Mittel etwa 5 mm länger und mit 22,4 mm etwa 3 mm breiter als die der Herkunft Hellental. Auch die Blättstiellänge war in der Herkunft Vahle signifikant größer (Tab. 4.11). In der Anzahl der Blatthauptadern unterschieden sich die beiden Herkünfte nicht. Ebenfalls keine nachweisbaren Unterschiede gab es bei der Symmetrie der Spreitenbasis und bei der Ausprägung der Blattspitze. Die Form des Blattgrundes und die Ausprägung des Spreitenrandes unterschieden sich jedoch signifikant. So hatten in der Herkunft Vahle 32% der Blätter eine eher keilförmige und 68% eine abgerundete Spreitenbasis. In der Herkunft Hellental zeigten 42% der Blätter, eine keilförmige Ausprägung ihrer Basis. Während in der Herkunft Vahle 42% der Blätter einen eher gekerbten als gesägten Rand hatten, war dies in der Herkunft Hellental bei nur 27% der untersuchten Blätter zu beobachten.

Neben den bereits deutlichen Unterschieden zwischen den beiden Herkünften Vahle und Hellental, war darüber hinaus auch innerhalb der Nachkommenschaften eine sehr große Variabilität festzustellen. Die Blattlänge und maximale Breite beispielsweise variierten zwischen 17 und 72 mm bzw. 7 und 50 mm. Die Länge des Blattstiels schwankte zwischen 1 und 11 mm und betrug im Mittel 4,7 (Vahle) bzw. 4,0 mm (Hellental) (Tab. 4.11).

Durchschnittlich waren 4,5% der Gesamtvarianz zwischen den beiden Herkünften aufgetreten. Den größten Anteil zeigten mit 9,4% bzw. 10,2% die Variablen maximale Breite und Abstand des Stielansatzes zur maximalen Breite. Deutlich größer war die Variabilität zwischen den Nachkommenschaften der einzelnen ML-Genotypen. Im Mittel traten in der

Herkunft Vahle 36% der Varianz zwischen den einzelnen Nachkommenschaften auf. In der Herkunft Hellental waren 26% der Varianz auf Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften zurückzuführen (Tab. 4.12).

Tab. 4.11: Mittelwert (Mw), Standardabweichung (SD), Minimum (Min) und Maximum (Max) der Blattparameter von *P. spinosa* im Vergleich der beiden Herkunft Vahle und Hellental

Parameter	Sämlinge aus Vahle (n=580)				Test p	Sämlinge aus dem Hellental (n=267)			
	Mw	SD	Min	Max		Mw	SD	Min	Max
Länge Blattspreite [mm]	40,55	9,21	20	72	t-test ***	35,93	8,61	17	64
max. Breite Blattspreite [mm]	22,44	5,13	10	50	U-test ***	19,19	4,14	7	35
Abstand Stielansatz zur max. Spreitenbreite [mm]	17,97	4,61	8	44	U-test ***	14,91	3,22	8	25
Länge Blattstiel [mm]	4,68	1,65	1	11	U-test ***	3,97	1,19	2	7
Anzahl Blatthauptadern links	4,79	1,65	1	11	U-test ns	4,60	1,53	2	12
Anzahl Blatthauptadern rechts	4,74	1,60	1	11	U-test ns	4,60	1,48	2	11
Symmetrie Spreitenbasis	0,46	0,50	-	-	χ^2 ns	0,44	0,50	-	-
Form Spreitenbasis	0,32	0,47	-	-	χ^2 **	0,42	0,49	-	-
Spreitenspitze	0,78	0,41	-	-	χ^2 ns	0,76	0,43	-	-
Spreitenrand	0,42	0,50	-	-	χ^2 ***	0,27	0,45	-	-

n – Anzahl; MW – Mittelwert; SD – Standardabweichung; Min – Minimum; Max – Maximum; p≤0,05 *; p≤0,01 **; p≤0,001 ***

Tab. 4.12: Varianz der Blattmerkmale von *P. spinosa* zwischen den einzelnen Nachkommenschaften und den beiden Herkunft Vahle und Hellental

Blattmerkmale	Varianz zwischen Gruppen [%]		
	Genotypen Vahle	Genotypen Hellental	Herkunft Vahle und Hellental
Länge Blattspreite	39,1	33,3	5,6
max. Breite Blattspreite	38,9	21,0	9,4
Verhältnis Länge zu max. Breite	15,0	24,2	1,2
Abstand Stielansatz zur max. Spreitenbreite	31,9	17,1	10,2
Länge Blattstiel	30,3	12,3	4,5
Anzahl Blatthauptadern links	51,8	35,3	0,4
Anzahl Blatthauptadern rechts	46,8	38,1	0,2
Mittelwert	36,3	25,9	4,5

Die Mittelwerte der Boniturdaten sind für jede Nachkommenschaft im Anhang graphisch dargestellt. Die mittlere Blattlänge variierte zwischen 28,2 mm (Nachkommenschaft Nr. 76, Hellental) und 60,8 mm (Nr. 49, Vahle) um einen Faktor von über zwei. Die mittlere maximale Blattbreite hatte ein Minimum von 16,0 mm (Nr.69, Hellental) und ein Maximum von 35,0 mm (Nr. 49, Vahle). Die Daten der Variable maximale Breite zeigten in der Herkunft Hellental eine Normalverteilung und Varianzhomogenität, so dass hier die Anwendung des Duncan-Tests möglich war. Die Nachkommenschaften der ML-Genotypen Nr. 60 und 67 bildeten danach eine homogene Gruppe, die sich auf einem Signifikanz-Level von 0,05 von sieben anderen Herkünften nachweislich unterschied. Die Nachkommenschaft mit der geringsten maximalen Breite Nr. 69 unterschied sich daneben signifikant von vier anderen Nachkommenschaften (Nr. 60, 61, 64, 67) der Herkunft Hellental.

In einer Diskriminanzanalyse werden unter Berücksichtigung aller untersuchten Merkmale etwa 37% der Blätter aus der Herkunft Hellental ihrer tatsächlichen Nachkommenschaft (aus 17 möglichen) richtig zugeordnet (Abb. 4.23).

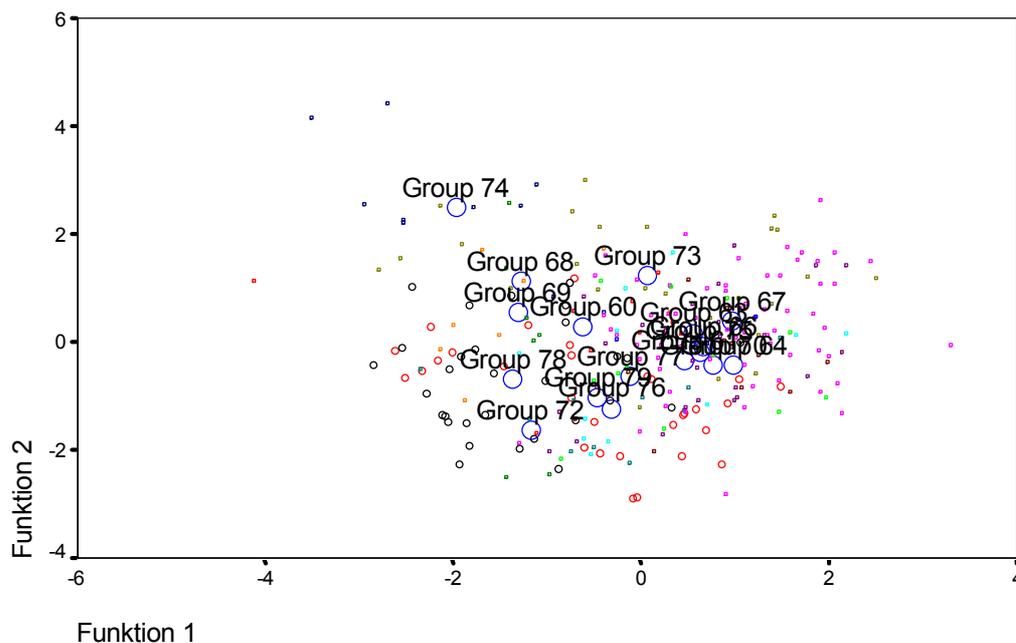


Abb. 4.23: Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Berücksichtigung aller erhobenen Blattmerkmale von *P. spinosa*. Die blauen Kreise geben die Lage der Gruppenmittelpunkte (ML-Genotypen, Nr.58-79) an.

4.4 Vegetationsabschluss und Frühjahrsaustrieb

4.4.1 *P. spinosa*

Die Bonitur der Knospenbildung an den einjährigen *P. spinosa*-Sämlingen auf der Freifläche zeigte zum Teil deutliche Unterschiede zwischen einzelnen Pflanzen. Während zum Bonitur-Beginn Mitte September bereits vereinzelt Pflanzen ihre Knospen nahezu vollständig ausgebildet hatten, befand sich der Großteil noch in vollem Wachstum. Auf der anderen Seite gab es gegen Ende der Bonitur bis zu dem ersten Nachtfrost am 9. November (Abb. 4.24) immer noch einige Pflanzen, die weiterhin neue Blätter bildeten, obwohl der überwiegende Teil mit der Knospenbildung nahezu abgeschlossen hatte.

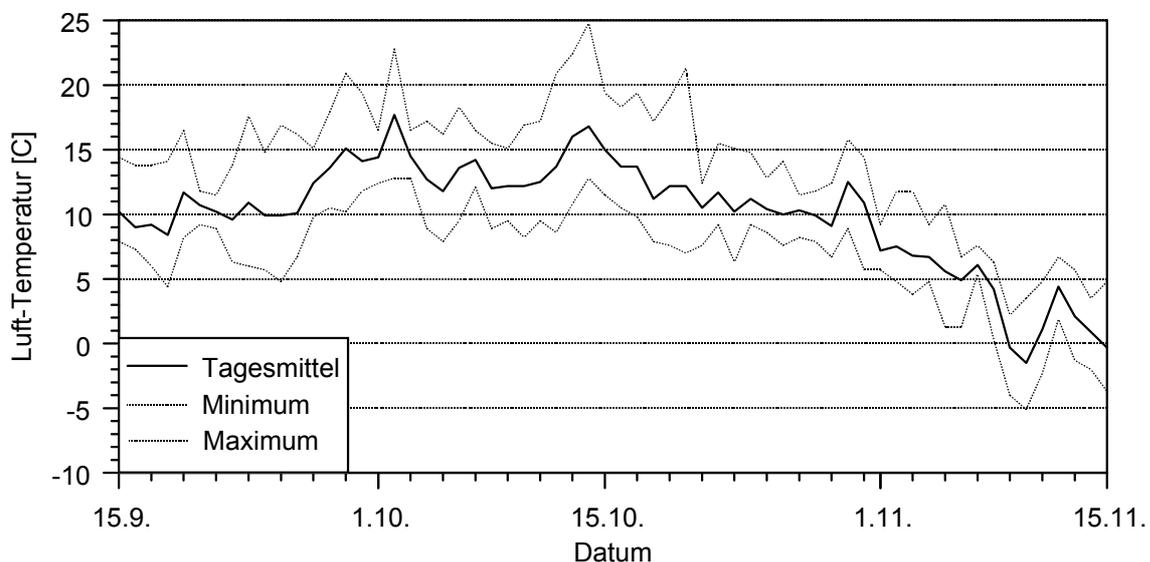


Abb. 4.24: Tagesmittelwerte, Minimum und Maximum der Luft-Temperatur [°C] zum Zeitpunkt der Knospenbildung

Auch im Vergleich der beiden Herkunftsgebiete deutete sich ein unterschiedliches Verhalten im zeitlichen Verlauf der Knospenbildung an. Beginnend ab dem zweiten Boniturtermin befanden sich aus dem Gebiet Vahle noch deutlich mehr Pflanzen im Wachstum (Note 1) als aus dem Gebiet Hellental. Dieser Trend setzte sich bis zum 5. Termin Mitte Oktober fort. Am 6. Termin drehten sich hingegen die Verhältnisse um: nun war ein größerer Anteil Pflanzen aus dem Hellental noch mit der Blattneubildung beschäftigt, wohingegen anteilig mehr Pflanzen aus Vahle in einem Stadium der Knospenbildung waren (Abb. 4.25).

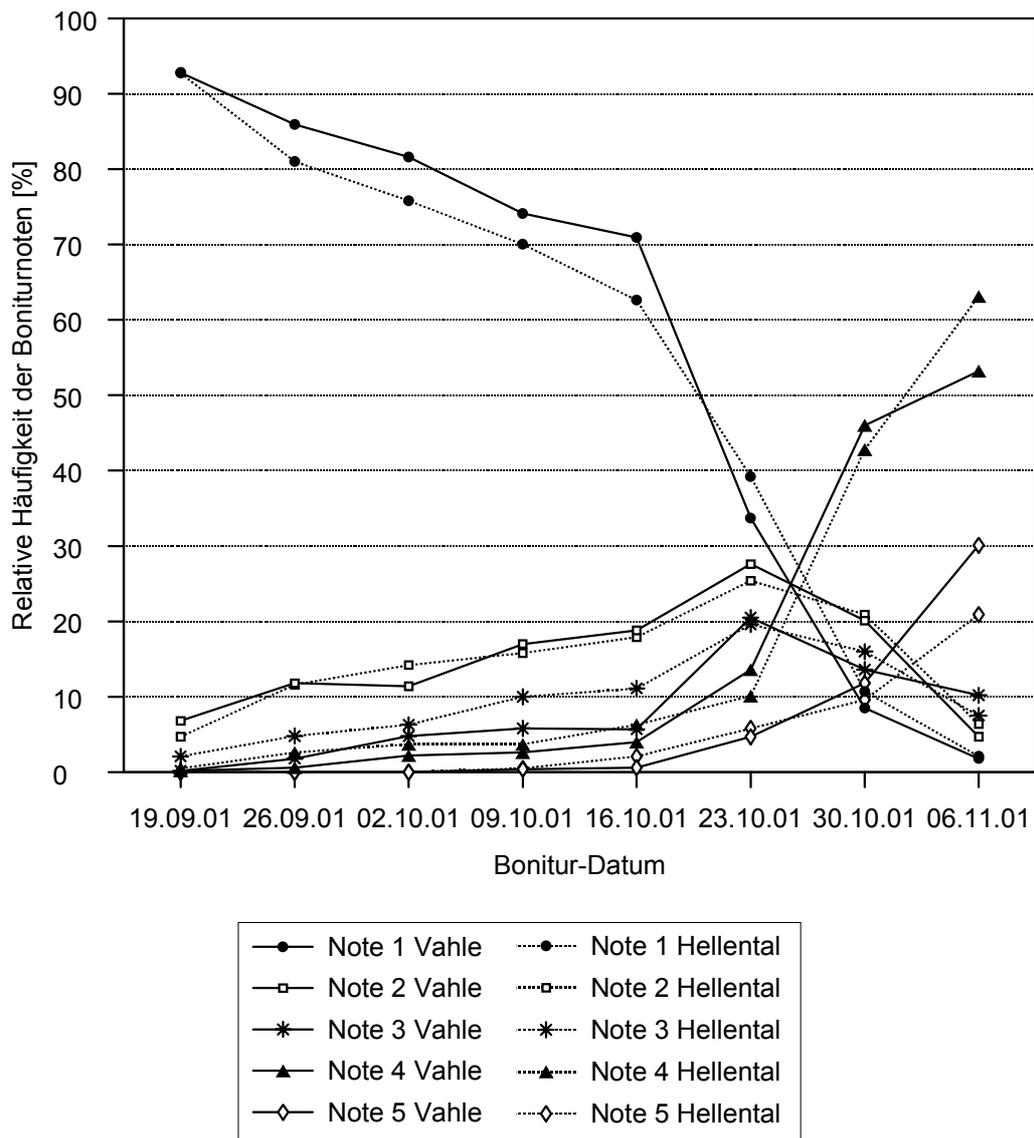


Abb. 4.25: Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 5 vom Vegetationsabschluss von *P. spinosa* für die Herkünfte Vahle und Hellental

Am letzten Bonitur-Termin Anfang November befanden sich dann in etwa noch gleiche Anteile (ca. 2%) aus beiden Gebieten im Wachstum (Note 1). Die Abschlussnote 5, also das Stadium, in dem die Terminalknospe von mehreren kleinen Knospen umgeben ist, hatten an diesem Termin anteilig etwa 10% mehr Pflanzen aus dem Herkunftsgebiet Vahle erreicht. Aus dem Gebiet Hellental gab es dagegen etwa 10% mehr Pflanzen, die lediglich die große Endknospe ohne Seitenknospen (Note 4) ausgebildet hatten. Die Noten 2 und 3 zeigten an diesem Termin keine große Differenzierung. Insgesamt hatten nur etwa ein Fünftel (Herkunft Hellental) bzw. ein Drittel der Pflanzen (Herkunft Vahle) die Abschlussnote 5 erreicht. Zusammenfassend lässt sich erkennen, dass die Pflanzen aus dem Hellental durchschnittlich früher mit der Knospenbildung begannen, aber in ihrer Entwicklung von den Pflanzen aus Vahle „überholt“ wurden. Die berechneten mittleren Boniturnoten für die

Herkunft Hellental lagen einschließlich des Termins am 16.10.01 über denen aus Vahle. Ab dem 23.10.01 kehrten sich die Verhältnisse um und bestätigten somit das bereits zuvor beschriebene Verhalten (Tab. 4.13).

Darüber hinaus ergab die Differenzierung der Pflanzen nach Abschlussstadien bzw. Boniturnoten im Vergleich der beiden Herkünfte am 16.10.01 einen signifikanten Chi^2 -Wert von 11,5. An diesem Termin zeigten die Pflanzen aus dem Hellental einen deutlich geringeren Anteil an noch im Wachstum befindlichen Individuen. Ebenso gab es in der Herkunft Hellental deutlich mehr Pflanzen mit der Boniturnote 3, einem Stadium, in der die Terminalknospe die Größe der Seitenknospen erreicht hatte. Am 26.09.01 und zum Abschlusstermin wurden ebenfalls signifikante Unterschiede nachgewiesen. Hier wurden zum Erreichen der empfohlenen, minimalen erwarteten Häufigkeiten teilweise zwei oder drei Boniturstufen zu einer Klasse zusammengefasst (Tab. 4.13).

Tab. 4.13: Mittlere Boniturnoten, Chi^2 -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental für die Termine der Abschlussbonitur von *P. spinosa*

Bonitur-Datum	Mittlere Bonitur-note Vahle	Mittlere Bonitur-note Hellental	Zellen mit erwarteter Häufigkeit <5	Pearson Chi^2		Besetzte Bonitur-Klassen
19.09.01	1,08	1,10	0%	0,04	ns	(1) (2+3+4)
26.09.01	1,17	1,29	0%	9,32	**	(1) (2) (3+4)
02.10.01	1,28	1,38	12,5%	3,29	ns	(1) (2) (3) (4)
09.10.01	1,38	1,49	20%	4,84	ns	(1) (2) (3) (4) (5)
16.10.01	1,45	1,67	10%	11,51	*	(1) (2) (3) (4) (5)
23.10.01	2,28	2,18	0%	3,17	ns	(1) (2) (3) (4) (5)
30.10.01	3,33	3,20	0%	2,27	ns	(1) (2) (3) (4) (5)
06.11.01	4,05	3,94	10%	8,07	*	(1) (2) (3) (4) (5)

Betrachtet man die errechneten Rangzahlen für beide Herkünfte, dann erreichten die Pflanzen aus Vahle das Abschlussstadium „die Endknospe ist größer als die Seitenknospen...“ im Mittel 44,16 Tage und die Pflanzen aus Hellental 43,88 Tage nach Boniturbeginn, also minimal früher. Der Unterschied ist nach Berechnung mit dem U-Test nach Mann-Whitney nicht signifikant. Lediglich 0,03% der Gesamtvarianz gingen auf Herkunftsunterschiede zurück. Eine größere Differenzierung wurde zwischen den Nachkommen der einzelnen ML-Genotypen ersichtlich. Die Rangzahlen der Einzelpflanzen wurden nach ihrem Mutterstrauch (Multilocus-Genotyp) zu Mittelwerten zusammengefasst. Da die Zuordnung der beernteten Mutterzweige zu den tatsächlichen *In-situ*-Multilocus-Genotypen mittels Isoenzymen zum Zeitpunkt der Bonituren noch nicht abgeschlossen war, ergaben sich aus den Stichproben jeweils unterschiedliche Anzahlen untersuchter Nachkommen. Im Mittel wurden 11 Nachkommen pro ML-Genotyp bewertet. Stichproben mit

weniger als drei Pflanzen wurden nicht in diese Auswertung einbezogen. Außerdem standen mangels Saatgut und Keimerfolg nicht von allen ML-Genotypen Nachkommenschaften zur Verfügung.

Die Nachkommen des Mutterstrauches „Genotyp 61“ zeigten im Mittel 29 Tage nach Boniturbeginn den frühesten Abschluss. Am spätesten schlossen nach 52 Tagen die Nachkommen vom Genotyp 60 ab. Beides sind Herkünfte aus dem Hellental (Abb. 4.26). Die Variationsbreite liegt bei den Abschlussdaten von *P. spinosa* damit bei 23 Tagen.

In der Herkunft Vahle waren 19,2% der aufgetretenen Varianz auf Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften zurückzuführen; in der Herkunft Hellental wurden 25,2% der Varianz zwischen den Nachkommenschaften beobachtet.

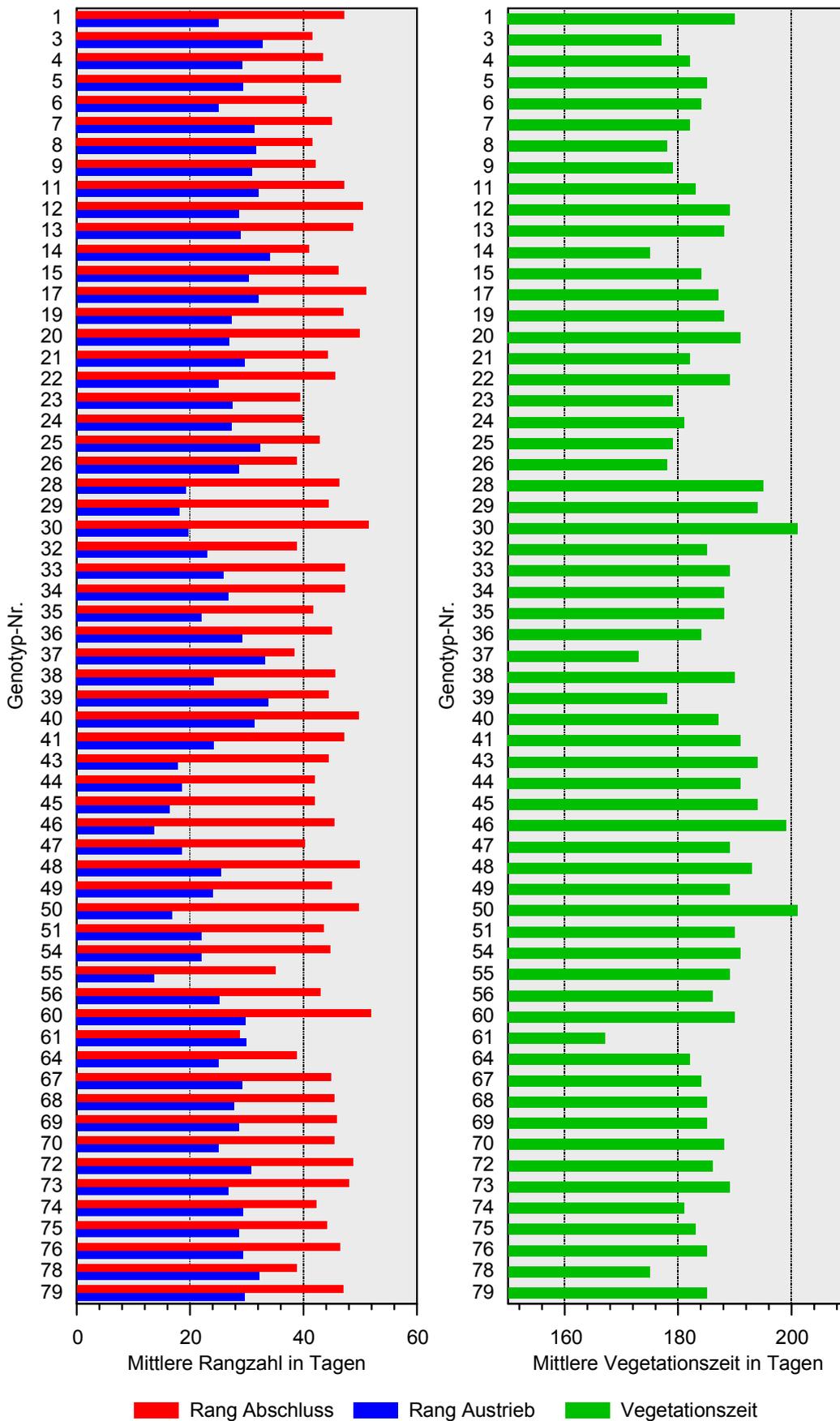


Abb. 4.26: Mittlere Rangzahlen vom Abschluss- und Austriebsverhalten sowie Vegetationszeiten der *P. spinosa*-Nachkommenschaften aus Vahle (1-57) und Hellental (58-79)

Das Austriebsverhalten wurde im Anschluss an die Abschlussbonitur im folgenden Frühjahr an den selben Pflanzen beobachtet. Hier waren individuelle Unterschiede weniger stark ausgeprägt. Am ersten Termin gab es nur Pflanzen mit den Noten 1 („alle Knospen befinden sich in Winterruhe...“) und 2 („es sind geschwollene, grüne oder rötlich Knospen zu erkennen“). Am zweiten Termin kamen dann einige Pflanzen mit der Note 3 („...knospenförmige Blättchen...“) hinzu usw.. Im Vergleich der Beiden Herkünfte zeigte sich, dass am ersten Boniturtermin ausschließlich Pflanzen der Herkunft Vahle mit dem Austreiben begonnen hatten. Am zweiten Termin folgten zwar einige Pflanzen aus dem Hellental, jedoch wurde die Differenz der relativen Häufigkeiten von Boniturnote 1 zwischen Vahle und Hellental noch größer. Dieser Trend setzte sich am 3. Termin fort (Abb. 4.27).

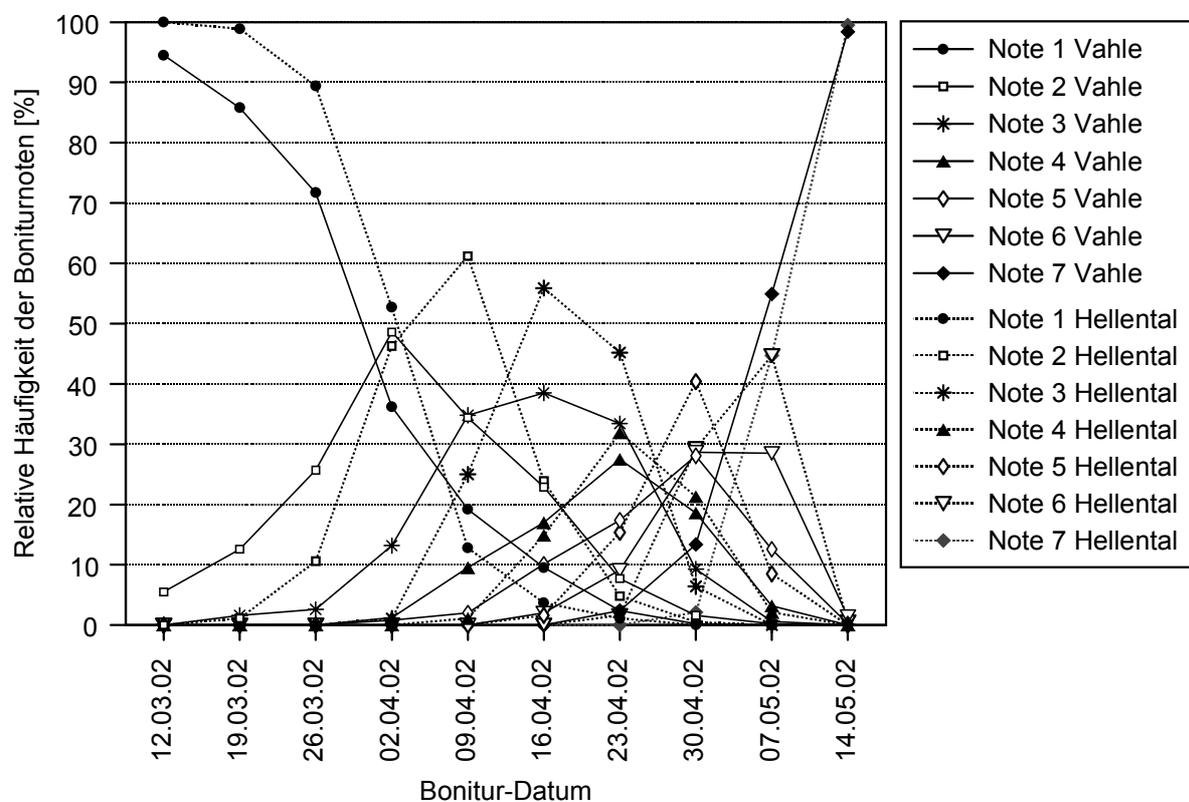


Abb. 4.27: Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 7 vom Austrieb von *P. spinosa* für die Herkünfte Vahle und Hellental

In Abb. 4.27 ist zu sehen, dass -anders als beim Abschlussverhalten- die relativen Häufigkeiten der Boniturnoten über mehrere Termine beobachtet einen glockenförmigen Verlauf hatten. Eine Ausnahme bildeten die Anfangs- und Abschlussnote. Auffällig war zudem ein jeweils deutlicheres Peak im Kurvenverlauf bei den Pflanzen aus Hellental. Am vorletzten Termin Anfang Mai war ein rapider Anstieg der relativen Häufigkeit der Abschlussnote zu verzeichnen. An diesem Termin hatten anteilig etwa 10% mehr Pflanzen aus Vahle die Abschlussnote (Einsetzen der Triebstreckung) erreicht, im Mittel war es etwa

die Hälfte aller Pflanzen. Nach einem starken Temperaturanstieg mit Tagesmaxima über 25°C (Abb. 4.28) konnten am darauffolgenden Termin nahezu alle Pflanzen mit der Endnote bewertet werden.

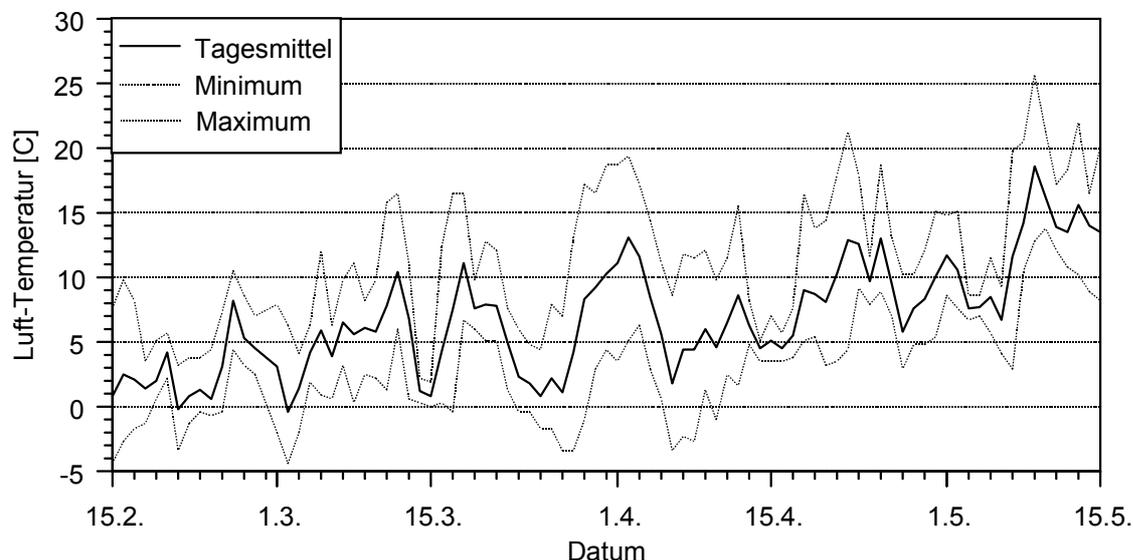


Abb. 4.28: Tagesmittelwerte, Minimum und Maximum der Luft-Temperatur [°C] zum Zeitpunkt des Austriebes von *P. spinosa*

Die Differenzierung der beiden Herkunftse nach Austriebsstadien bzw. Boniturnoten ergab an allen Terminen hoch bzw. höchst signifikante χ^2 -Werte mit Ausnahme des letzten Termins. Die mittleren Boniturnoten waren in der Herkunft Vahle –ebenso mit Ausnahme des letzten Termins– an allen Terminen höher als in der Herkunft Hellental, was auf einen früheren Austrieb der Herkunft Vahle hinweist (Tab. 4.14).

Tab. 4.14: Mittlere Boniturnoten, χ^2 -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkunftse Vahle und Hellental für die Termine der Austriebsbonitur von *P. spinosa*

Bonitur-Datum	Mittlere Bonitur-note Vahle	Mittlere Bonitur-note Hellental	Zellen mit erwarteter Häufigkeit <5	Pearson χ^2		Besetzte Bonitur-Klassen
12.03.02	0,06	0	0%	10,70	**	(1) (2)
19.03.02	0,16	0,01	16,7%	24,81	***	(1) (2) (3)
26.03.02	0,31	0,11	16,7%	24,87	***	(1) (2) (3)
02.04.02	0,82	0,48	0%	33,20	***	(1) (2) (3+4+5)
09.04.02	1,41	1,14	10%	48,02	***	(1) (2) (3) (4) (5)
16.04.02	2,01	1,87	8,3%	32,27	***	(1) (2) (3) (4) (5) (6)
23.04.02	2,87	2,61	14,3%	24,81	***	(1) (2) (3) (4) (5) (6) (7)
30.04.02	4,13	3,98	0%	26,20	***	(1+2+3) (4) (5) (6) (7)
07.05.02	5,33	5,32	0%	16,83	***	(2+3+4) (5) (6) (7)
14.05.02	5,98	5,99	[50%]	[1,31]	[ns]	(5) (6) (7)

Im Vergleich der Rangzahlen unterschieden sich die beiden Herkünfte ähnlich wie bei der Abschlussbonitur nicht signifikant. Die Nachkommenschaft Vahle erreichte beim Austrieb eine mittlere Rangzahl von 27(,62) Tagen und die aus Hellental eine mittlere Rangzahl von 29(,05) Tagen. Die Variation zwischen den Herkünften betrug 0,9%. Eine größere Differenzierung zeigte sich jedoch auch hier im Vergleich der Nachkommenschaften pro ML-Genotyp. Eine minimale Austriebszeit von im Mittel 13,60 Tagen ab Boniturbeginn erreichten zwei Nachkommenschaften aus Vahle (Genotyp 46 und 55, Abb. 4.26). Das Minimum von Herkünften aus dem Hellental lag bei 25,00 Tagen. Die maximale mittlere Austriebszeit erreichte mit 34,03 Tagen die Nachkommen des Genotyps 14, einer Herkunft aus Vahle. In der Herkunft Hellental lag das Maximum bei 32,13 Tagen. Die Variationsbreite der Rangzahlen des Austriebs erreichte einen mit 20,43 Tagen dem Vegetationsabschluss vergleichbaren Wert. Die Variation zwischen den Nachkommenschaften einzelner ML-Genotypen betrug in der Herkunft Vahle 45,2% und in der Herkunft Hellental 19,0%.

Aus den mittleren Rangzahlen für die Abschluss- und Austriebsbonitur konnten die Vegetationszeiten fiktiv berechnet werden. Für die Herkunft Vahle wurde eine durchschnittliche Vegetationszeit von 186,60 Tagen und für die Population Hellental von 184,53 Tagen ermittelt. Ein minimaler Mittelwert von 167 Tagen wurde von einer Nachkommenschaft aus dem Hellental und ein Maximum von 201 Tagen von einer Nachkommenschaft aus Vahle erzielt. Die minimale Vegetationszeit betrug in der Nachkommenschaft Vahle 173 Tage, die maximale Vegetationszeit aus der Herkunft Hellental betrug im Mittel 190 Tage (Abb. 4.26). Hieraus resultiert eine maximale Spannweite von 34 Tagen.

4.4.2 *C. avellana*

Die Abschlussbonitur bei *C. avellana* gestaltete sich problematisch, da viele Pflanzen zu Boniturbeginn bereits Knospen angelegt hatten und im Begriff waren, neu auszutreiben und Blätter zu bilden (Abb. 4.29).



Abb. 4.29: Erneutes Aufbrechen der Knospen von *C. avellana* im September 2001

Wie bereits in Kap. 3.6.1 beschrieben, wurde daher mit einem vereinfachten, dreistufigen Boniturschlüssel gearbeitet.

Nachdem die Bonitur nach dem ersten Nachtfrost im November abgebrochen wurde, wurden noch 81% (Herkunft Hellental) bzw. 93% (Herkunft Vahle) der Pflanzen mit der Note 1 bewertet. Diese Pflanzen befanden sich in einem Stadium, in dem entweder gar keine Terminalknospe vorhanden war, also neue Blätter gebildet wurden oder aber eine zum Teil aufgebrochene Knospe, aus der die Blattspitzen der jungen Blätter herausragten, beobachtet wurde. Von Boniturbeginn bis Boniturrende wurden über einen Zeitraum von acht Wochen im Mittel keine größeren Veränderungen in der Knospenentwicklung beobachtet; lediglich stieg der Anteil der Pflanzen mit Note 1 bei beiden Herkünften um etwa 10% an (Abb. 4.30).

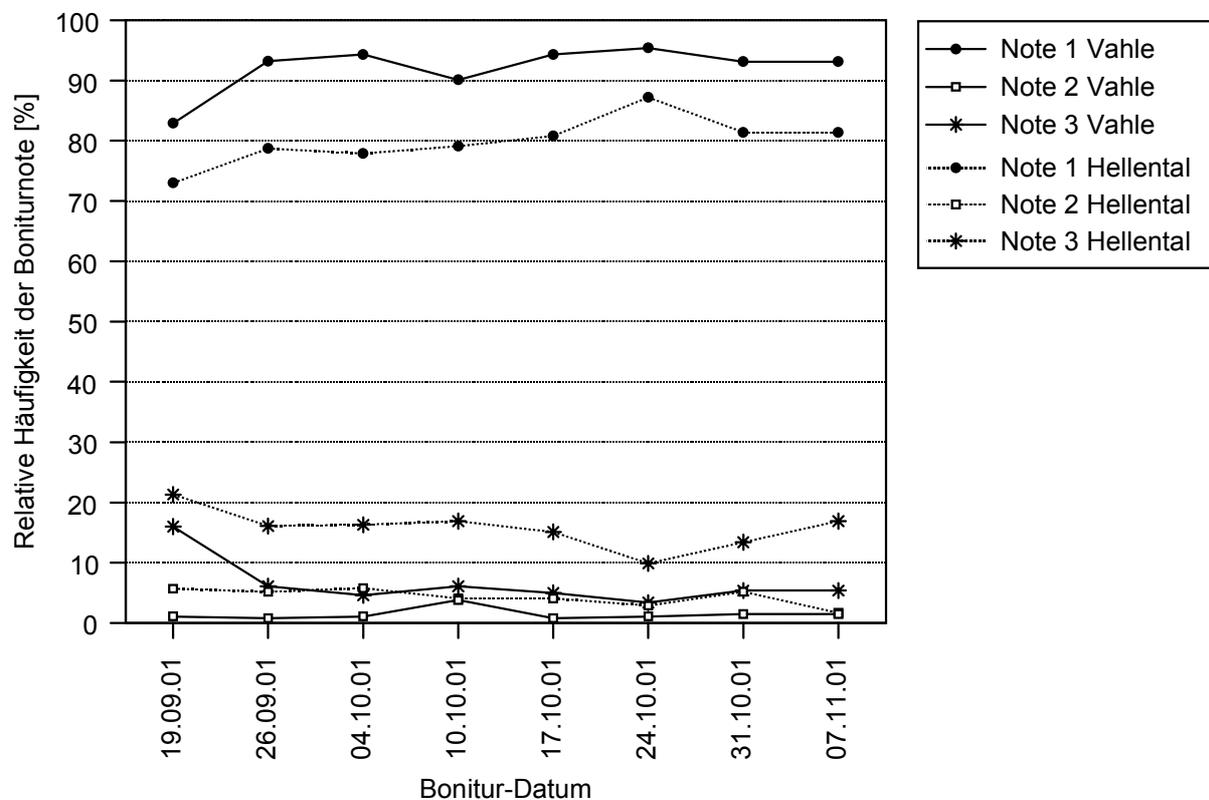


Abb. 4.30: Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 3 vom Abschluss von *C. avellana* für die Herkünfte Vahle und Hellental

Im Vergleich der beiden Herkünfte zeigte sich, dass die Herkunft Hellental an allen Terminen weniger im Wachstum befindliche Pflanzen aufwies als die Herkunft Vahle, dagegen gab es aus Hellental stets mehr Pflanzen mit voll ausgebildeten Knospen. Die Note 2, die die Bildung der „Abschlussknospe“ beschrieb, zeigte keine deutliche Differenzierung zwischen den beiden Herkünften. An allen Terminen ergab sich folglich bei den Pflanzen aus dem Hellental eine signifikant höhere mittlere Boniturnote als bei jenen aus Vahle (Tab. 4.15).

Tab. 4.15: Mittlere Boniturnoten, χ^2 -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkunftsorte Vahle und Hellental für die Termine der Abschlussbonitur von *C. avellana*

Bonitur-Datum	Mittlere Boniturnote Vahle	Mittlere Boniturnote Hellental	Zellen mit erwarteter Häufigkeit <5	Pearson χ^2		Besetzte Bonitur-Klassen
19.09.01	1,33	1,48	0%	10,39	**	(1) (2) (3)
26.09.01	1,13	1,37	16,7%	21,01	***	(1) (2) (3)
04.10.01	1,10	1,38	0%	26,14	***	(1) (2) (3)
10.10.01	1,16	1,38	0%	13,17	**	(1) (2) (3)
17.10.01	1,11	1,34	16,7%	19,50	***	(1) (2) (3)
24.10.01	1,10	1,23	0%	9,70	**	(1) (2+3)
31.10.01	1,12	1,32	0%	14,00	***	(1) (2) (3)
07.11.01	1,12	1,36	0%	13,80	***	(1) (2+3)

Das Austriebsverhalten von *C. avellana* wurde ebenfalls im folgenden Frühjahr an den selben Pflanzen wie bei der Abschlussbonitur beobachtet. In Abb. 4.31 wird deutlich, dass weniger als 15% bzw. 5% der Pflanzen mit der Anfangsnote „alle Knospen befinden sich in Winterruhe...“ bewertet werden konnten. Stattdessen hatte der Großteil der Pflanzen nämlich 92% aus Vahle und 82% aus dem Hellental mit der Note 3 begonnen, welche das Stadium „die Knospen beginnen aufzubrechen, die Blattspitzen sind teilweise erkennbar“ beschreibt. Dieses Stadium deckt sich in seiner Ausprägung mit dem Stadium der Note 1 der Abschlussbonitur. Bei der Abschlussbonitur wurden 81% der Herkunft Hellental und 93% der Herkunft Vahle mit der Note 1 beurteilt, also nahezu identische Anteile. Dieser Sachverhalt erklärt den geringen Anteil der Boniturnoten 1 und 2. Die nächste Entwicklungsstufe „die Blättchen entfalten sich aus den Knospen“ (Note 4) zeigte schließlich einen glockenförmigen Verlauf, wie er bereits beim Austrieb von *P. spinosa* beobachtet wurde. Die Abschlussnote 5, die für das Einsetzen der Triebstreckung vergeben wurde, zeigte nach dem 17. April einen rapiden Anstieg bei beiden Herkunftsorten (Abb. 4.31). Der Verlauf der gemessenen Luft-Temperatur (Abb. 4.28) zeigte hier ebenfalls einen deutlichen Anstieg nach einem kurzen Kälteeinbruch um den 15. April 2002.

Vergleicht man die beiden Herkunftsorte in ihrem Austriebsverhalten, dann werden schon in Abb. 4.31 deutliche Unterschiede ersichtlich. Die Pflanzen aus dem Hellental zeigten einen verzögerten Abfall der Note 3 und eine zeitliche Versetzung im Anstieg der Noten 4 und 5. Die Herkunft Vahle war im Mittel an allen Terminen, mit Ausnahme der beiden letzten, signifikant weiter ausgetrieben (Tab. 4.16).

Zusammenfassend lassen die Daten auf einen früheren Austrieb der Herkunft Vahle rückschließen. Da im Herbst kein wirklicher Abschluss von *C. avellana* ermittelt werden konnte, blieb die Berechnung von Rangzahlen und Vegetationszeiten hier aus. Vieles

deutete aber darauf hin, dass die Pflanzen aus Vahle sich im Mittel durch eine längere Vegetationszeit auszeichneten.

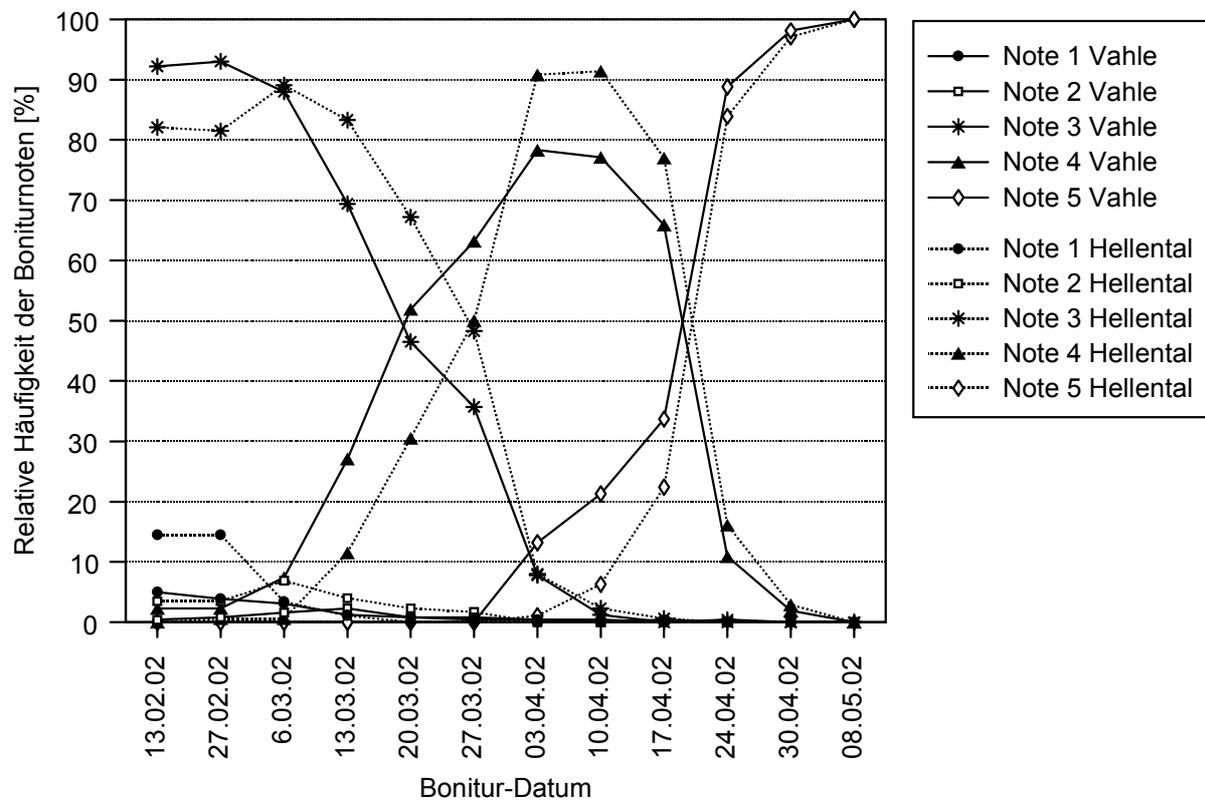


Abb. 4.31: Relative Häufigkeiten der Boniturnoten 1 bis 5 vom Austrieb von *C. avellana* für die Herkünfte Vahle und Hellental

Tab. 4.16: Mittlere Boniturnoten, χ^2 -Werte und besetzte Boniturklassen im Vergleich der beiden Herkünfte Vahle und Hellental für die Termine der Austriebsbonitur von *C. avellana*

Bonitur-Datum	Mittlere Bonitur-note Vahle	Mittlere Bonitur-note Hellental	Zellen mit erwarteter Häufigkeit <5	Pearson χ^2		Besetzte Bonitur-Klassen
13.02.02	2,92	2,68	0%	17,48	***	(1+2) (3+4)
27.02.02	2,94	2,68	0%	20,50	***	(1+2) (3+4)
06.03.02	3,00	2,87	0%	18,42	***	(1) (2) (3) (4)
13.03.02	3,23	3,05	0%	15,41	***	(1+2) (3)(4)
20.03.02	3,50	3,28	0%	19,13	***	(1+2+3) (4)
27.03.02	3,62	3,48	0%	7,06	**	(1+2+3) (4)
03.04.02	4,04	3,93	0%	19,87	***	(1+2+3) (4)(5)
10.04.02	4,19	4,04	0%	17,87	***	(1+3+4) (5)
17.04.02	4,33	4,22	0%	6,25	*	(2+3+4) (5)
24.04.02	4,88	4,84	0%	2,21	ns	(3+4) (5)
30.04.02	4,98	4,97	[25%]	[0,41]	[ns]	(4) (5)
08.05.02	5,00	5,00	0%	-	-	(5)

4.5 Genetische Untersuchungen

4.5.1 Identifizierung von Isoenzym polymorphismen

4.5.1.1 *C. avellana*

Die Auswahl der untersuchten Enzymsysteme lehnte sich neben einigen bislang erschienenen Veröffentlichungen (AHMAD et al., 1987; TODOROVIC, 1989; TRUCO et al., 1989; SOLAR et al., 1997; ROVIRA, 1997; CHENG et al., 1990) überwiegend an die Untersuchungen von RUMPF (2002) an. In der vorliegenden Arbeit wurden an sechs Enzymsystemen neun Genorte bzw. Aktivitätszonen näher untersucht. Die beobachteten Allele und Genorte entsprachen bei AAT, 6-PGDH, PGI und MDH weitgehend den Mustern bei TRUCO et al. (1989), ROVIRA et al. (1993) und RUMPF (2002).

Die im Folgenden beschriebenen Genorte und Aktivitätszonen wurden nach abnehmender Mobilität im elektrischen Feld mit Großbuchstaben benannt. Die am weitesten gewanderte und damit der Anode am nächsten gelegene Zone wurde mit „A“ und die folgenden in alphabetischer Reihenfolge mit „B“ und „C“ bezeichnet. In ähnlicher Weise wurde innerhalb der Aktivitätszonen das am weitesten gewanderte Allel mit 1 und die folgenden in numerischer Reihenfolge gekennzeichnet. Mittels der Kombination, z.B. „A1“, ist somit jede Variante eindeutig anzusprechen. Die beobachteten Isoenzymphänotypen sind in den Zymogrammen in Abb. 4.32 exemplarisch dargestellt.

1. ADH:

Das Enzymsystem ADH zeigte eine polymorphe Aktivitätszone mit insgesamt drei Allelen (A1-A3). Die weniger häufigen Allele A1 und A2 kamen hier bis auf drei Ausnahmen nur in heterozygoten Ausprägungen (A1A3 und A2A3, insgesamt 12,6%) vor. Ein heterozygoten Individuum hatte die Kombination A1A2. Alle heterozygoten Individuen zeigten die für dimere Enzymsysteme typische Dreifachbandenstruktur mit intensiver gefärbten Hybridband in der Mitte. Das häufigste Allel A3 trat zu 83% als stark angefärbtes Einzelband mit darüber liegendem schwach gefärbten Schattenband auf.

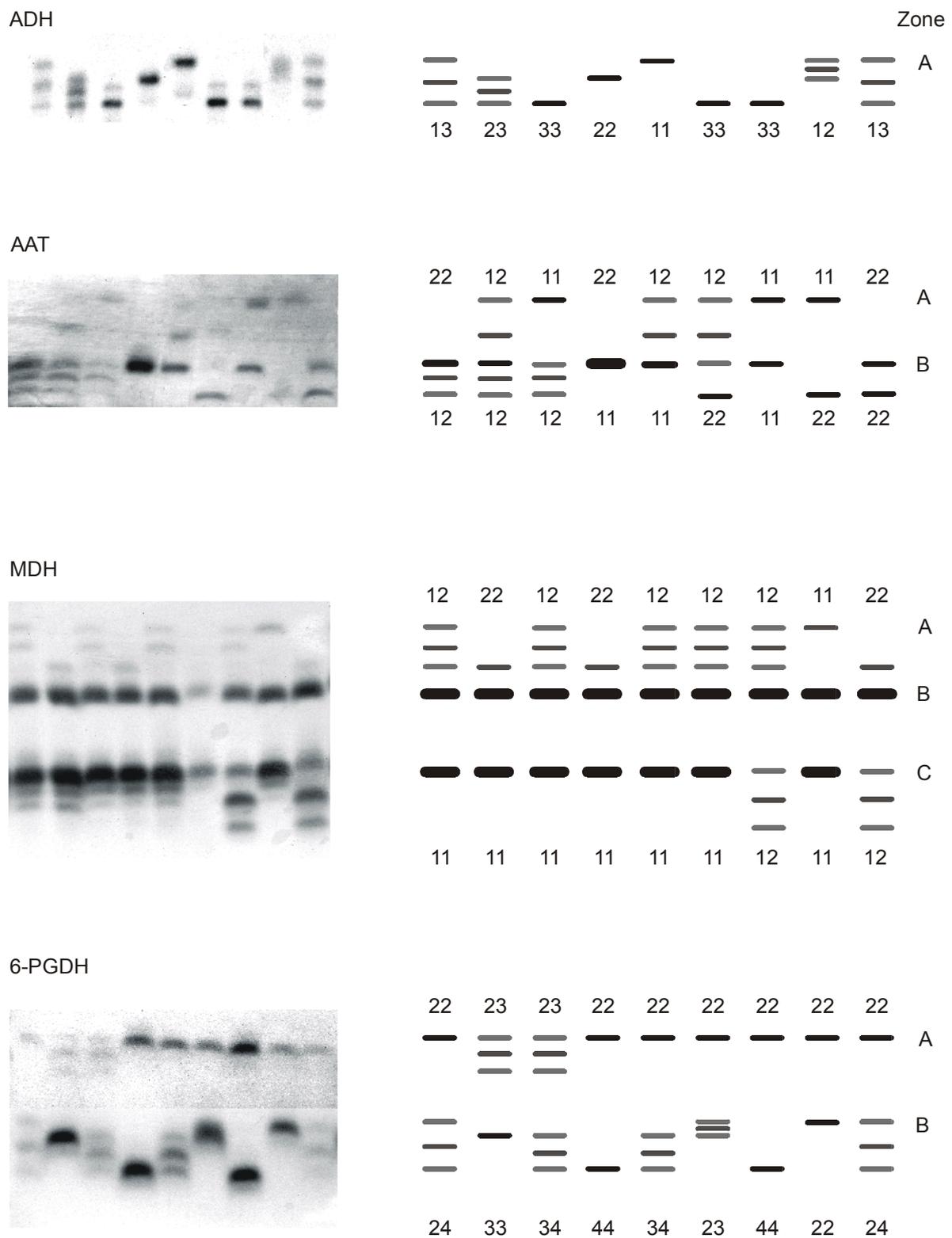


Abb. 4.32a. : Zymogramme der Enzymsysteme ADH, AAT, MDH und 6-PGDH von *C. avellana*

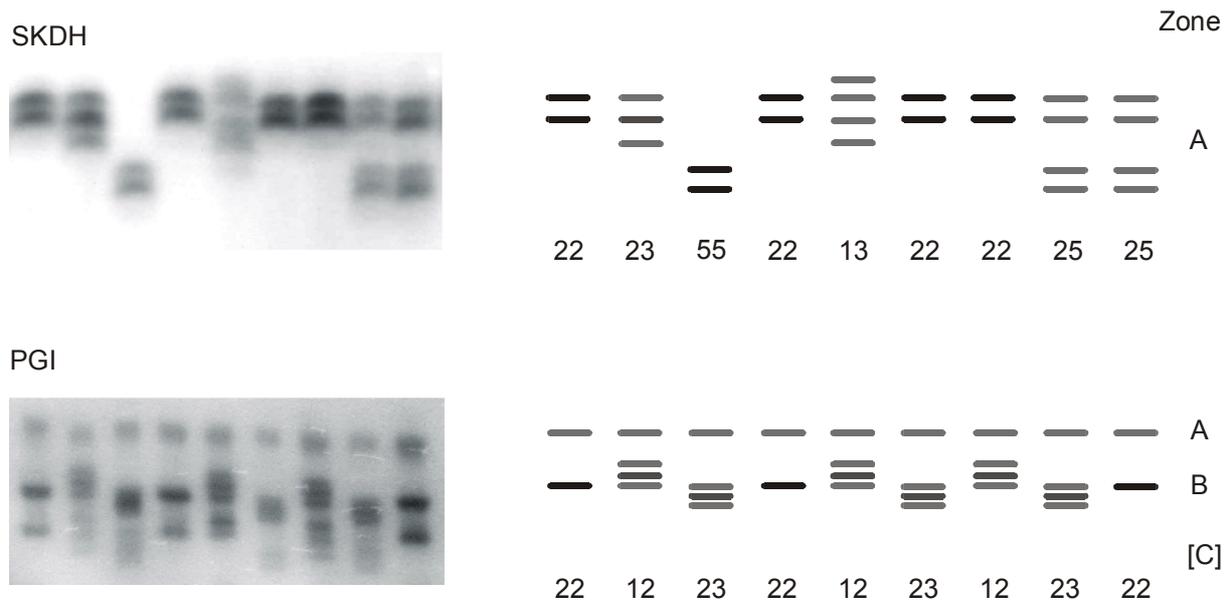


Abb. 4.32b: Zymogramme der Enzymsysteme SKDH und PGI von *C. avellana*

2. AAT:

Unter den gegebenen Untersuchungsbedingungen waren am Enzymsystem AAT (früher GOT) zwei polymorphe Aktivitätszonen nachweisbar. Der Genort A zeigte in der Regel eine schwächere Anfärbung mit zwei genetischen Varianten. Das langsamere Allel A2 überlagerte sich meist vollständig mit dem schnell wandernden Allel B1 vom zweiten Genort. In der Kombination A2A2 mit B1B1 kam es zu einer sehr intensiv gefärbten Einzelbande. Das seltenere Allele A1 und das häufigere Allel A2 traten sowohl heterozygot (23%) als auch homozygot (7% und 64%) auf. 5% der Proben waren aufgrund der schwachen Anfärbung nicht auswertbar. Am Genort B traten ebenfalls beide Allele in heterozygoter (41%) als auch homozygoter Form (16% bzw. 40%) auf. Heterozygote Individuen zeigten an beiden Genorten die für dimere Enzymsysteme zu erwartende Dreifachbandenstruktur mit intensiver gefärbten, mittig positioniertem Hybridband.

3. MDH:

Bei MDH konnten drei Aktivitätszonen ermittelt werden, wovon MDH-A und MDH-C Variation zeigten. MDH-B war als monomorph einzuordnen. Der Genort MDH-A zeigte eine vergleichsweise schwache Anfärbung. Längere Inkubationszeiten hätten jedoch zu Überfärbungen an den beiden anderen Genorten geführt. Das seltenere Allel A1 trat zu 2% homozygot oder in Kombination mit A2 zu 13% in heterozygoter Form auf. 82% der untersuchten Individuen waren an diesem Genort homozygote Träger des häufigeren Allels A2. Der kräftig angefärbte Genort MDH-B lag unmittelbar unter dem langsamen

Allel A2. Die dritte Aktivitätszone war sehr stark angefärbt und zeigte meistens zwei Schattenbänder, insbesondere wenn das häufige Allel C1 homozygot erschien. Das seltene Allel C2 wurde in nur drei Proben in heterozygoter Form (C1C2) gefunden.

4. 6-PGDH:

Im Enzymsystem 6-PGDH konnte in zwei Zonen Aktivität und Variation nachgewiesen werden. Am Genort A zeigten 9 Individuen (1,4%) das seltene Allel A3 in heterozygoter Ausprägung (A2A3). Alle anderen untersuchten *C. avellana*-Sträucher waren an diesem Genort, der insgesamt eine geringere Aktivität hatte als 6-PGDH-B, homozygot (A2A2).

Der Genort 6-PGDH-B verfügte über insgesamt drei Allele (B2-B4). Das häufigste Allel B3 trat zu 79% in homozygoter Form mit einer stark angefärbten Bande auf. Die homozygoten Ausprägungen B2B2 und B4B4 wurden insgesamt nur 13 mal beobachtet (insgesamt 2,1%). Relativ häufig traten mit 11% heterozygote Individuen B3B4 auf. Die Ausprägungen B2B3 und B2B4 waren sehr selten (2,8% bzw. 0,8%). Die heterozygoten Genotypen zeigten die für dimere Enzymsysteme typische Dreifachbandenstruktur mit Ausnahme von B2B3, hier lagen die drei Banden so nahe beieinander, dass diese oft nur als eine einzelne sehr breite Bande zu sehen war.

5. SKDH:

SKDH hatte in der vorliegenden Untersuchung eine Aktivitätszone mit vier Varianten. Alle Varianten wurden grundsätzlich als Doppelband beobachtet, in der ein Schattenband nahezu die gleiche Intensität in der Anfärbung zeigte. Die Schattenbänder der unterschiedlichen Varianten hatten die gleiche Mobilität wie die Allele der darunterliegenden, weniger mobilen Varianten. Zum Beispiel überlagerte sich das Schattenband von A1 mit dem Allel A2 und das Schattenband von A2 mit dem Allel A3 usw.. In Folge dieser Überlagerungen zeigten die heterozygoten Individuen A1A2 und A2A3 bei dem monomeren Enzymsystem SKDH eine Dreifachbandkonfiguration mit einer stärker gefärbten Mittelbande, wie sie bereits für dimere Enzymsysteme beschrieben wurde. Die weiter voneinander aufgetrennten Typen A1A3, A2A5 und A3A5 zeigten ein Muster mit jeweils zwei sichtbaren Doppelbänden. 74% der untersuchten Individuen hatten den Genotyp A2A2. Relativ häufig waren daneben die Genotypen A2A3 und A2A5 mit 9% und 11%. Homozygote Individuen mit den weniger häufigeren Allelen (A3A3 und A5A5) waren sehr selten (insgesamt 4 Individuen, 0,6%) oder wurden gar nicht beobachtet (A1A1).

6. PGI:

Das Enzymsystem PGI wies drei Aktivitätszonen auf, wovon PGI-A als monomorph einzustufen war. Der Genort PGI-B zeigte drei Varianten (B1-B3). 91% der Individuen waren homozygot mit dem Genotyp B2B2. Die heterozygoten Genotypen nahmen einen

Anteil von 3,1% ein. Homozygote Individuen mit den seltenen Allelen B1 und B3 konnten nicht beobachtet werden. (6% der Proben waren wegen mangelnder Anfärbung nicht auswertbar.) Die dritte, relativ schwach anfärbende Aktivitätszone in Kathodennähe wurde vermutlich aus Interlocushybridbändern von PGI-B und PGI-C gebildet. Die Allele von dem Genort C waren selbst nicht zu sehen. Auf eine von den Hybridbändern rückschließende Auswertung von PGI-C wurde verzichtet.

Die Bearbeitung der Enzymsysteme ACO (Aconitase, E.C.4.2.1.3), LAP (Leucinaminopeptidase, E.C.3.4.11.1) und PGM (Phosphoglucomutase, E.C.2.7.5.1) wurde nach Vorversuchen nicht fortgeführt, da die Systeme eine zum Teil zu geringe Aktivität zeigten (ACO) oder wegen zu geringer Auftrennung sich Banden (LAP) oder Genorte (PGM) überlagerten.

4.5.1.2 *P. spinosa*

Die Identifizierung von Isoenzym-Polymorphismen gestaltete sich bei der tetraploiden *P. spinosa* wegen der Vielzahl von Elektromorphen schwierig. Für die vorliegende Untersuchung konnte jedoch eine Arbeit von LEINEMANN (2000) herangezogen werden, in der Vererbungsanalysen bei *P. spinosa* an den drei Enzymsystemen IDH, 6-PGDH und PGI durchgeführt wurden. Da bei tetraploiden Pflanzen eine Bande das Produkt eines, zweier oder dreier Allele sein kann, beschränkte sich die Interpretation der Bandenmuster nicht -wie bei einem diploiden Organismus- allein auf die An- oder Abwesenheit einzelner Banden. Die relative Intensität der Bandenanfärbung war ein Ergebnis der Gendosis und der damit verbundenen Menge an Genprodukten (vgl. MARTINEZ-ZAPATER & OLIVER, 1984). Heterozygote Individuen mit zwei Allelen zeigten bei dimeren Enzymsystemen entweder einen symmetrischen dreibandigen Phänotyp mit einem intensiver gefärbten Hybridband in der Mitte, wie es bei dimeren Enzymsystemen diploider Pflanzen beschrieben wurde, oder man fand einen asymmetrischen Phänotyp mit einer schwach gefärbten, einer mittelmäßig und einer intensiv gefärbten Bande, die in genannter Reihenfolge ein Genprodukt, ein Hybridband und drei Genprodukte repräsentierten. Der erste Fall beschreibt ein duplex-heterozygotes Individuum ($A_iA_iA_jA_j$), der letztgenannte ein triplex-heterozygotes Individuum ($A_iA_jA_jA_j$). Daneben traten Genotypen mit drei Allelen auf, die bei dimeren Systemen in der Regel durch fünf Banden inklusive zweier Hybridbänder unterschiedlicher Intensität dargestellt wurden. Bei homozygoten Individuen trat eine einzelne sehr stark gefärbte Bande in Erscheinung (Abb. 4.33).

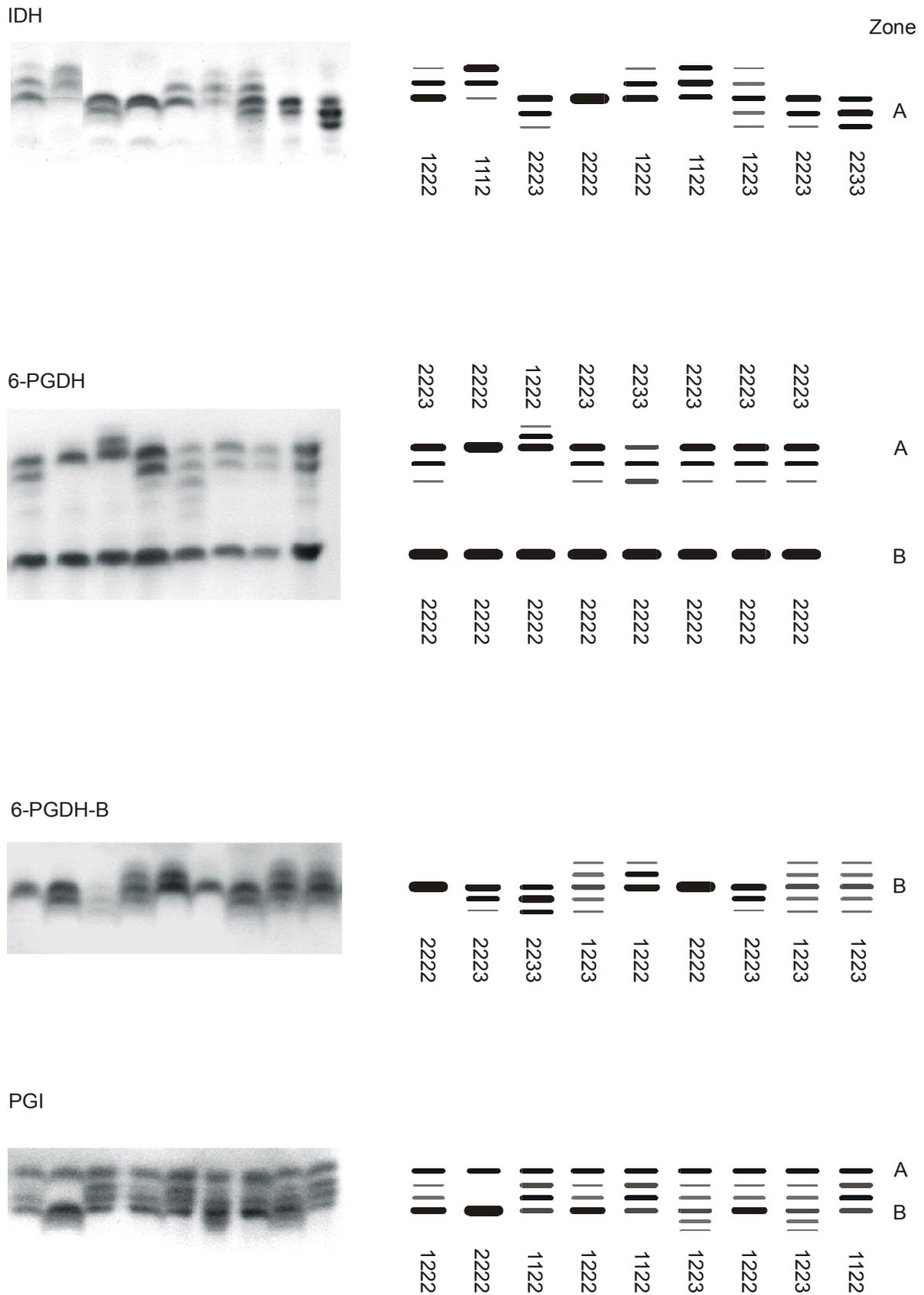


Abb. 4.33a: Zymogramme der Enzymsysteme IDH, 6-PGDH und PGI von *P. spinosa*

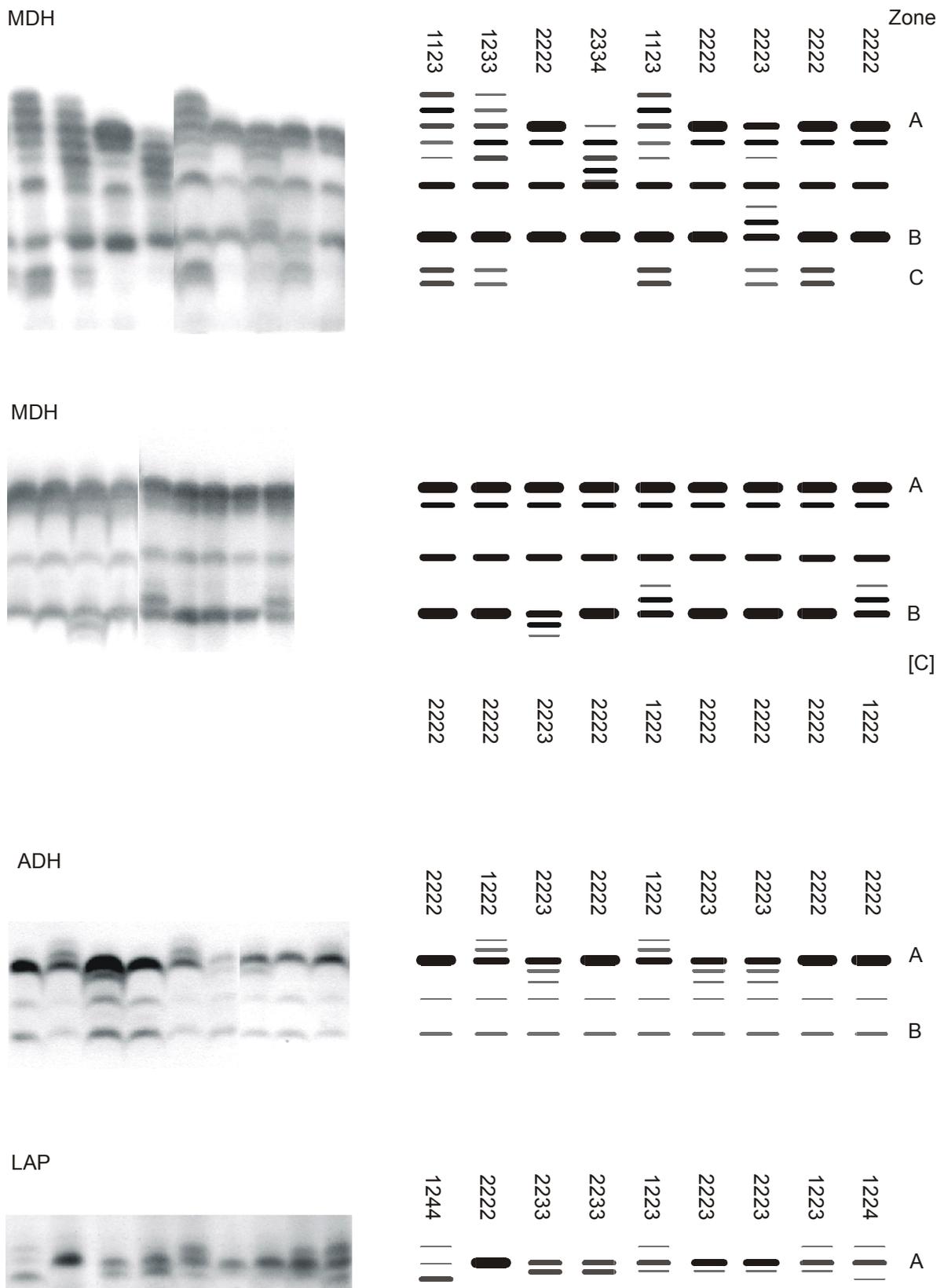


Abb. 4.33b: Zymogramme der Enzymsysteme MDH, ADH und LAP von *P. spinosa*

1. IDH:

Das Enzymsystem IDH zeigte eine gut anfärbende Aktivitätszone A mit drei Allelen (A1-A3). Eine zweite monomorphe Aktivitätszone trat in schwacher Anfärbung in Kathodennähe auf. Die Bandenmuster wiesen deutlich den oben beschriebenen Gendosis-Effekt und die für dimere Enzymsysteme typischen Hybridbänder auf (Abb. 4.33a).

Die häufigste Variante war das Allel A2, das in allen Multilocus-Genotypen (*P. spinosa*-Individuen) zumindest einmal vertreten war. 47% der ermittelten Individuen waren homozygot (2222). Daneben traten häufig triplex-heterozygote Individuen in der Form 1222 (22%) und 2223 (15%) auf. 8% der Genotypen setzten sich aus drei Allelen zusammen (1223, Probe 7 in Abb. 4.33a „IDH“). In wenigen Fällen sind seltene Allele häufiger als einmal in einem Genotyp vorhanden.

2. 6-PGDH:

Nach der Anfärbung des Enzymsystems 6-PGDH konnten bei *P. spinosa* zwei deutlich voneinander getrennte Aktivitätszonen A und B mit einem dazwischenliegenden sehr schwachen Interlocus-Hybridband (in Abb. 4.33a „6-PGDH“ nicht gezeigt) beobachtet werden. Am Genort A gab es drei sicher zu unterscheidende Varianten (A1-A3). Des Weiteren wurde wahrscheinlich eine Variante zwischen A1 und A2 ermittelt, die aber sehr nah an A2 lag und nicht sicher von einem stark angefärbten Genotyp A2222 zu unterscheiden war. Die beiden Varianten wurden daher im Folgenden zu A2 zusammengefasst. Alle Individuen besaßen mindestens zweimal das häufige Allel A2 in ihrem Genotyp. 88% der Individuen waren an diesem Genort homozygot (2222). Das Allel A1 war in 7% der Genotypen enthalten. Die Variante A3 wurde in 5% beobachtet.

Am zweiten Genort B wurden drei Varianten ermittelt. Die häufigste Variante B2 war in allen Genotypen mindestens doppelt vorhanden. 67% der Individuen waren homozygot (2222), Triplex-Heterozygote mit dem Genotyp 2223 waren mit 27% am zweithäufigsten zu finden. Selten war die Variante B1, die in insgesamt 5,1% der Individuen nachweisbar war.

3. PGI:

Das Enzymsystem PGI hatte zwei Aktivitätszonen, wovon die anodale Zone vermutlich monomorph war. Die unmittelbar anschließende zweite Zone setzte sich aus drei Varianten zusammen, die sich aus den oben beschriebenen Mustern und Hybridbändern für tetraploide Pflanzen mit dimeren Enzymsystemen darstellen.

Aus bislang nicht geklärter Ursache war die Qualität der Zymogramme so wechselhaft, dass auf die weitere Auswertung verzichtet wurde.

4. MDH:

MDH war bei *P. spinosa* ein sehr variables Enzymsystem, das sich in bis zu drei Aktivitätszonen gliederte. Bei MDH-A wurden vermutlich vier Varianten (A1-A4) beobachtet. Die häufigste Variante A2 war in allen Genotypen mindestens einmal vorhanden. 63% der Individuen waren homozygot (2222). Unterhalb von A2 färbte stets ein Schattenband mit an, das sich bei Heterozygoten mit der Variante A3 mit dem Hybridband überlagerte. Die seltene Variante A1 trat in 7% der Individuen auf. Putativ Heterozygote mit der Variante A4 wurden nur an vier Individuen (5%) beobachtet. Ein Interlocus-Hybridband von MDH-A und MDH-B färbte stets mit an.

Am Genort MDH-B wurden drei Varianten (B1-B3) beobachtet, wovon B1 und B3 sehr selten waren. 95% der untersuchten Individuen waren homozygote 2222. Triplex-Heterozygote 1222 und 2223 waren zu je 2,5% vorhanden.

Gelegentlich kam es zu einer mehr oder weniger intensiven Anfärbung einer dritten Aktivitätszone, die in der Regel jedoch nur bei Verwendung von Blütenknospen und nicht bei Extrakten von jungen Blättern auftrat.

5. ADH:

Das Enzymsystem ADH zeigte bei *P. spinosa* vermutlich zwei Aktivitätszonen mit einem Interlocus-Hybridband dazwischen. Die anodal gelegene Zone zeigte eine häufige Variante A2 und zwei sehr seltene Varianten A1 und A3. 94% der untersuchten Individuen waren homozygot (2222), Triplex-Heterozygote 1222 und 2223 wurden zu 1% bzw. 5% beobachtet, sie hatten die charakteristische Dreifachbanden-Konfiguration. Andere Kombinationen kamen nicht vor.

Die zweite Aktivitätszone färbte wie das Interlocus-Hybridband nur schwach an. Nach den vorliegenden Ergebnissen war die zweite Zone als monomorph einzustufen.

6. LAP:

Das monomere Enzymsystem LAP hatte eine gut anfärbende Aktivitätszone, die vermutlich von vier Varianten gebildet wurde. Die häufigste Variante A2 war bis auf eine Ausnahme (1133) in allen Genotypen mindestens einmal vorhanden. 53% der Individuen waren homozygot (2222). Die Variante A1 war in 17%, die Variante A3(+A4) in 41% der *P. spinosa*-Individuen anwesend. Da die putative Variante A4 wegen zu geringer Auftrennung der Banden nicht immer sicher von A3 zu unterscheiden war, wurden die Varianten A3 und A4 für die weiteren Auswertungen zu A3 zusammengefasst.

Neben den oben beschriebenen Enzymsystemen wurden Vorversuche mit den Systemen AAT (Aspartataminotransferase, E.C.2.6.1.1), AAP (Alaninaminopeptidase, E.C.3.4.11.1), DIA (Diaphorase, E.C.1.6.4.3), GDH (Glutamatdehydrogenase, E.C.1.4.1.2), PGM (Phosphoglucomutase, E.C.2.7.5.1), SKDH (Shikimatdehydrogenase; E.C.1.1.1.25), ACO (Aconitase, E.C.4.2.1.3) und EST (Esterase, E.C.3.1.1.1) durchgeführt. Unter Anwendung der herkömmlichen Trennsysteme und Färbemethoden wurden nur unzureichende Ergebnisse erzielt. Die Zymogramme zeigten keine oder eine nur sehr schwache Anfärbung, schlechte Auftrennung oder komplexe, nicht interpretierbare Bandenmuster.

4.5.2 Vererbungsanalysen von Isoenzymphänotypen

4.5.2.1 *C. avellana*

Die in Tab. 4.17 dargestellten Ergebnisse der Vererbungsanalysen für den putativen Genort ADH zeigten bei der Untersuchung des heterozygoten Genotyps A1A3 in zwei von vier Nachkommenschaften zum Teil höchst signifikante Abweichungen von den erwarteten Häufigkeiten. In einem Fall überwogen die homozygoten, in einem anderen Fall die heterozygoten Individuen. Alle Nachkommen besaßen jedoch immer mindestens ein mütterliches Allel. Betrachtet man die Gesamtheit der untersuchten Nachkommenschaften mit 77 Individuen, dann ist die Abweichung nicht signifikant.

Die seltene Variante A1A2 wurde in der *In-situ*-Population nur einmal nachgewiesen. Die Nachkommen dieses Mutterstrauches waren alle heterozygot mit den Varianten A1A3 und A2A3, leider konnten nur sieben Nachkommen angezogen und weiterführend untersucht werden.

Die Analyse der Variante A2A3 erbrachte in allen der untersuchten Nachkommenschaften Ergebnisse mit nicht signifikanten Abweichungen der beobachteten von den erwarteten Häufigkeiten. Selten traten Nachkommen mit einem nicht-mütterlichen Allel auf, so dass lediglich Gleichung 1 getestet wurde.

Die Vererbungsanalysen am Enzymsystem SKDH zeigten in allen untersuchten Nachkommenschaften die erwarteten Häufigkeiten. Insgesamt wurden vier heterozygote Varianten untersucht. Für die seltenen Varianten A1A2 und A3A5 standen nicht genügend Nachkommen für eine statistische Absicherung zur Verfügung.

Tab. 4.17: Vererbungsanalysen von Isoenzymphänotypen der Enzymsysteme ADH und SKDH an verschiedenen Nachkommenschaften von *C. avellana*

Genort	Typ	Mu	N	Nachkommenschaften						χ^2			
				N ₁₁	N ₂₂	N ₃₃	N ₁₂	N ₁₃	N ₂₃				
ADH													
12	VH 718	7	7	-	-	-	-	3	4	-	-	-	
13	VH 330	20	20	-	-	19	-	1	-	16,20	***		
	VH 369	8	8	1	-	5	-	2	-	[2,00]	ns		
	VH 408	12	12	-	-	6	1	5	-	0,09	ns		
	VH 411	37	37	-	-	11	-	26	-	6,08	*		
	ges	77	77	1	-	41	1	34	-	0,84	ns		
23	MH 147	25	25	-	-	11	-	1	13	0,17	ns		
	MH 326	14	14	-	-	10	-	-	4	2,57	ns		
	VH 719	23	23	-	1	8	2	-	12	0,43	ns		
	VH 705	18	18	-	-	8	-	3	7	0,67	ns		
	ges	80	80	-	1	37	2	4	36	0,05	ns		
SKDH													
				N ₁₁	N ₂₂	N ₃₃	N ₅₅	N ₁₂	N ₁₃	N ₂₃	N ₂₅	N ₃₅	
12	VH 264	7	7	-	5	-	-	1	-	-	1	-	[2,67] ns
23	VH 572	12	12	-	3	2	-	-	-	6	1	-	0,09 ns
	VH 573	9	9	-	2	0	-	-	-	6	1	-	[2,00] ns
	VH 273	18	18	-	11	0	-	-	-	5	2	-	2,25 ns
	MH 332	24	24	-	14	0	-	-	-	10	-	-	0,67 ns
	ges	63	63	-	30	2	-	-	-	27	4	-	0,42 ns
25	VH 234	19	19	-	7	-	1	-	-	-	11	-	0,47 ns
	MH 309	17	17	-	5	-	2	-	-	-	10	-	0,53 ns
	VH 599	17	17	-	7	-	0	-	-	-	10	-	0,53 ns
	VH 563	18	18	-	5	-	2	-	-	2	9	-	0,25 ns
	ges	71	71	-	24	-	5	-	-	2	40	-	1,75 ns
35	VH 651	9	9	-	-	-	-	-	-	5	3	1	- -

Mu - Mutterstrauch-Nr.; N – Anzahl untersuchter Sämlinge; ns – nicht signifikant, * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

4.5.2.2 *P. spinosa*

In Tab. 4.18 sind die Ergebnisse der Vererbungsanalysen potenzieller Genorte für verschiedene Nachkommenschaften triplex-heterozygoter Muttersträucher dargestellt.

Tab. 4.18: Vererbungsanalysen von Isoenzymphänotypen der Enzymsysteme MDH, 6-PGDH, ADH, IDH und LAP an verschiedenen Nachkommenschaften von *P. spinosa*

Genort	Typ	Mu	N	N _k	N _{ijj}	N _{ijj}	N _{iii}	N _{ijj}	N _{ijj} + N _{ijj}	N _{iii} + N _{ijj}	χ ²	
MDH-A	2223	38	30	0	0	8	19	3	8	22	6,53	*
		40	14	2	0	4	6	2	4	8	1,33	ns
		11	16	0	0	10	6	0	10	6	1,00	ns
		15	19	2	0	5	11	1	5	12	2,88	ns
		ges	79	4	0	27	42	6	27	48	5,88	*
MDH-B	1222	15	33	1	16	0	15	1	16	16	0,00	ns
		78	46	0	20	0	14	12	20	26	0,78	ns
		ges	79	1	36	0	29	13	36	42	0,46	ns
6-PGDH-A	1222	33	24	0	15	0	9	0	15	9	1,50	ns
		55	30	2	11	0	17	0	11	17	1,29	ns
		ges	54	2	26	0	26	0	26	26	0,00	ns
	2223	48	10	0	0	6	4	0	6	4	0,40	ns
		1	32	1	0	16	14	1	16	15	0,03	ns
ges	42	1	0	22	18	1	22	19	0,22	ns		
6-PGDH-B	1222	24	32	4	16	0	12	0	16	12	0,57	ns
		ges	126	3	0	63	50	10	63	60	0,07	ns
	2223	23	26	2	0	14	7	3	14	10	0,67	ns
		33	30	0	0	14	14	2	14	16	0,13	ns
		36	14	1	0	5	7	1	5	8	0,69	ns
75	56	0	0	30	22	4	30	26	0,29	ns		
ges	126	3	0	63	50	10	63	60	0,07	ns		
ADH-A	1222	7	73	0	36	0	37	0	36	37	0,14	ns
IDH	1222	61	23	1	10	0	6	6	10	12	0,18	ns
		78	20	2	9	0	7	2	9	9	0,00	ns
		ges	43	3	19	0	13	8	19	21	0,10	ns
LAP-A	1112	1	32	3	11	2	3	13	13	16	0,31	ns
		ges	62	2	0	24	28	8	24	36	2,40	ns
	2223	24	26	2	0	12	10	2	12	12	0,00	ns
		26	17	0	0	7	7	3	7	10	0,53	ns
33	19	0	0	5	11	3	5	14	4,26	*		
ges	62	2	0	24	28	8	24	36	2,40	ns		

Mu - Mutterstrauch-Nr.; N – Anzahl untersuchter Sämlinge; N_k – Anzahl Sämlinge mit nicht-mütterlichem Allel k≠i≠j, ns – nicht signifikant, * p≤0,05; ** p≤0,01; *** p≤0,001

In den Nachkommenschaften traten Genotypen der Variante $k \neq j$ (Pollen enthielt ein nicht-mütterliches Allel) entweder gar nicht oder nur selten auf, weshalb ausschließlich die Gleichung a) $N_{iij} + N_{ijj} = N_{iii} + N_{ijj}$ getestet wurde. Die Ergebnisse zeigten eine gute Übereinstimmung der beobachteten und erwarteten Häufigkeiten. Nur in zwei Fällen trat ein signifikanter Unterschied zwischen der beobachteten und erwarteten Häufigkeit auf.

Am Genort MDH-A zeigte eine von vier untersuchten Nachkommenschaften bei der Variante 2223 eine signifikante Abweichung. Betrachtete man alle untersuchten Nachkommen zusammen (ges) blieb der Unterschied signifikant. Zur genetischen Kontrolle der aufgetretenen Variante A4 von MDH-A standen nicht genügend Nachkommen für eine Analyse zur Verfügung.

Am Genort LAP-A zeigte eine von drei Nachkommenschaften eine signifikante Abweichung. Unter Berücksichtigung aller 62 untersuchten Nachkommen wäre die Abweichung nicht signifikant und die Verwendung als genetischer Marker zulässig.

4.5.3 Isoenzymatische Variation

4.5.3.1 *C. avellana*

Die absoluten und relativen Allelhäufigkeiten sind für die beiden Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental in Tab. 4.19 dargestellt. Anhand dieser Häufigkeitsverteilungen ließen sich die unterschiedlichen Ausprägungen der Polymorphismen qualitativ beschreiben.

Der Genort AAT-A konnte im Untersuchungsgebiet Hellental durch einen Minorpolymorphismus charakterisiert werden, bei dem es ein häufiges (vorherrschendes, $H_{rel} \geq 20\%$) Allel A2 und ein seltenes Allel A1 gab. Das seltenere Allel A1 erreichte aber in der Population Vahle über 20%, so dass sich hier ein Trend zum Majorpolymorphismus andeutete. Am Genort AAT-B lagen in beiden Populationen Majorpolymorphismen mit jeweils zwei vorherrschenden Allelen vor. Ein ausgeprägter Minorpolymorphismus mit einem dominierenden und einem seltenen Allel zeigte sich in beiden Populationen am Genort MDH-A. Minorpolymorphismen mit zwei seltenen Allelen wurden an den Genorten 6-PGDH-B und PGI-B, mit drei seltenen Allelen bei SKDH beobachtet. Eine äußerst geringe Variation wurde an den Genorten MDH-C und 6-PGDH-A nachgewiesen. Im Untersuchungsgebiet Vahle erreichte die Variante MDH-C1 lediglich einen Anteil von 0,4%. Im Untersuchungsgebiet Hellental war dieser Genort als komplett monomorph einzustufen. Die seltene Variante 6-PGDH-A3 hatte im Untersuchungsgebiet Vahle einen Anteil von 0,8% und im Hellental von 0,1%, womit dieser Genort ebenfalls als monomorph anzusehen ist (LEWONTIN, 1985). Die Genorte 6-PGDH-A und MDH-C wurden daher bei der Berechnung populationsgenetischer Maße nicht weiter berücksichtigt.

Tab. 4.19: Absolute und relative Allelhäufigkeit [%] von *C. avellana* in den Populationen Vahle und Hellental

Genort	Allel	Vahle		χ^2	Hellental	
		H_{abs}	H_{rel}		H_{abs}	H_{rel}
AAT-A	1	163	22,5	8,83 **	75	15,6
	2	561	77,5		405	84,4
AAT-B	1	267	36,5	1,03 ns	192	39,3
	2	465	63,5		296	60,7
ADH-A	1	24	3,3	3,74 ns	11	2,2
	2	27	3,7		28	5,7
	3	679	93,0		453	92,1
MDH-A	1	66	8,8	0,04 ns	42	8,5
	2	680	91,2		450	91,5
MDH-C	1	743	99,6	3,04 ns	492	100
	2	3	0,4		0	0
6-PGDH-A	2	732	99,2	0,16 ns	477	99,0
	3	6	0,8		5	1,0
6-PGDH-B	2	22	2,9	2,97 ns	17	3,6
	3	678	90,9		420	87,9
	4	46	6,2		41	8,6
PGI-B	1	4	0,6	4,75 ns	0	0
	2	714	98,3		458	98,3
	3	8	1,1		8	1,7
SKDH	1	5	0,7	6,39 ns	0	0
	2	646	87,3		436	89,2
	3	39	5,3		27	5,6
	5	50	6,8		25	5,2

p>0,05: nicht signifikant (ns), p<0,05: signifikant (*), p<0,01: hoch signifikant (**), p<0,001: höchst signifikant (***)

Das Ausmaß der genetischen Variation innerhalb der Untersuchungsgebiete wird durch die Gesamtdifferenzierung δ_T charakterisiert. Die Differenzierungswerte folgten den an den Genorten nachgewiesenen Polymorphismen. Genorte mit Majorpolymorphismen wie AAT-A und -B zeigten eine relativ hohe Variation (34,9%-47,8%), Genorte mit Minorpolymorphismen hingegen zeichneten sich häufig durch eine vergleichsweise geringe Variation aus (3,3%-26,4%) (Tab. 4.20).

Tab. 4.20: Allelische Gesamtdifferenzierung δ_T [%] einzelner Genorte und des Genpools sowie Genpooldiversität \bar{v} von *C. avellana* in den Populationen Vahle und Hellental

	AAT-A	AAT-B	ADH	MDH-A	6-PGDH-B	PGI-B	SKDH	δ_T Genpool	\bar{v}
Vahle	34,9	46,4	13,3	16,2	17,0	3,3	23,1	22,0	1,282
Hellental	26,4	47,8	14,9	15,6	22,0	3,4	19,9	21,4	1,272

Der Vergleich der beiden *In-situ*-Populationen ließ kaum Unterschiede in der Gesamtdifferenzierung erkennen, die Differenzierungsmaße für den Genpool unterschieden sich um lediglich 0,6%. Die mittlere Genpooldiversität erreichte im Untersuchungsgebiet Vahle einen geringfügig höheren Wert als im Hellental. Der Genpool-Abstand d_0 betrug 2,6%.

Im Folgenden sollen die Populationen der Untersuchungsgebiete näher analysiert werden. Analog der Gliederung in Subpopulationen für die Auswertung morphologischer Merkmale (Abb. 4.15) wurde die genetische Differenzierung innerhalb und zwischen diesen Teilpopulationen berechnet. Für das Untersuchungsgebiet Vahle ergaben sich kaum Unterschiede in den Allelhäufigkeiten der fünf Teilpopulationen. Lediglich bei den seltenen Allelen war eine Differenzierung zu erkennen, die sich hauptsächlich durch ihr Fehlen in einzelnen Untersuchungsbereichen zeigte. Beispielsweise konnte die Variante ADH-A1 in der kleinsten Teilpopulation (Vahle 1) nicht nachgewiesen werden. Die Variante 6-PGDH-B2 fehlte in den Bereichen 1 und 5, die Variante PGI-B2 in den Bereichen 3 und 5 und das Allel SKDH-1 im Bereich 1 und 3. In den Teilpopulationen Vahle 2 und 4 konnten hingegen an allen Genorten auch alle genetischen Varianten beobachtet werden (Tab. 4.21).

Tab. 4.21: Relative Allelhäufigkeiten [%] der Teilpopulationen von *C. avellana* (Vahle 1-5) im Untersuchungsgebiet Vahle

Genort	Allel	Relative Allelhäufigkeit [%]				
		Vahle 1 (n=23)	Vahle 2 (n=66)	Vahle 3 (n=56)	Vahle 4 (n=154)	Vahle 5 (n=73)
AAT-A	1	15,2	23,4	23,6	23,8	20,7
	2	84,8	76,6	76,4	76,2	79,3
AAT-B	1	31,8	36,4	35,7	37,8	36,3
	2	68,2	63,6	64,3	62,2	63,7
ADH-A	1	0	0,8	5,4	3,1	5,5
	2	2,2	3,1	2,7	2,4	7,5
	3	97,8	96,2	92,0	94,6	87,0
MDH-A	1	4,3	9,1	12,5	7,1	11,0
	2	95,7	90,9	87,5	92,9	89,0
6-PGDH-B	2	0	3,0	4,5	4,2	0
	3	95,7	92,4	89,3	88,0	95,2
	4	4,3	4,5	6,2	7,8	4,8
PGI-B	1	4,5	0,8	0	0,3	0
	2	95,5	98,4	97,2	99,0	98,6
	3	0	0,8	2,8	0,7	1,4
SKDH	1	0	1,5	0	0,7	0,7
	2	89,1	77,7	92,9	90,5	84,9
	3	6,5	3,1	5,4	5,6	5,5
	5	4,3	17,7	1,8	3,3	8,9

In der Gesamtdifferenzierung blieb die Teilpopulation Vahle 1 mit Ausnahme der Genorte PGI-B und SKDH hinter den anderen Teilpopulationen zurück. Während sich die übrigen Teilpopulationen kaum in der Gesamtdifferenzierung des Genpools und in der Genpooldiversität unterschieden, lagen die Werte der Teilpopulation Vahle 1 vergleichsweise deutlich darunter (Tab. 4.22).

Tab. 4.22: Allelische Gesamtdifferenzierung δ_T [%] einzelner Genorte und des Genpools sowie Genpooldiversität \bar{v} in den Teilpopulationen von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Vahle

Genort	Teilpopulationen Vahle				
	1	2	3	4	5
AAT-A	26,4	36,2	36,4	36,4	33,1
AAT-B	44,4	46,6	46,3	47,2	46,6
ADH-A	4,3	7,5	15,2	10,5	23,6
MDH-A	8,5	16,7	22,1	13,3	19,7
6-PGDH-B	8,5	14,4	19,9	21,9	9,2
PGI-B	8,9	3,1	5,5	2,0	2,9
SKDH	20,4	36,7	13,6	17,8	27,0
δ_T Genpool	17,3	23,0	22,7	21,3	23,1
\bar{v}	1,204	1,296	1,290	1,269	1,298

Die allelischen Abstände zwischen den einzelnen Teilpopulationen lagen zwischen 2,3% und 5,9%, damit waren sie mit Ausnahme des minimalen Wertes größer als der Abstand zwischen den beiden Populationen Vahle und Hellental. Die jeweils größten allelischen Abstände erreichte die Teilpopulation Vahle 1 zu den übrigen Teilpopulationen (Tab. 4.23).

Tab. 4.23: Allelische Abstände d_0 für den Genpool der verschiedenen Teilpopulationen von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Vahle

Teilpopulation	1	2	3	4	5
1	0	-	-	-	-
2	0,059	0	-	-	-
3	0,058	0,045	0	-	-
4	0,049	0,038	0,023	0	-
5	0,054	0,039	0,036	0,042	0

Die *allelische Differenzierung* D_j gibt Aufschluss über den genetischen Abstand einer Teilpopulation zu den übrigen, zusammengefassten Teilpopulationen an einem Genort. Die Teilpopulation Vahle 1 zeigte an 4 von 7 Genorten die größte allelische Differenzierung von allen Teilpopulationen. Die Differenzierungsmaße lagen an den betrachteten Genorten bei Vahle 1 zwischen 3,3 und 7,9% (Tab. 4.24). Mit 5,1% zeigte Vahle 1 somit auch die

durchschnittlich größte Differenzierung (Genpool) zum Komplement der übrigen Teilpopulationen.

Tab. 4.24: Allelische Differenzierung D_j [%] und mittlere Differenzierung δ [%] der Teilpopulationen von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Vahle

Genort	Teilpopulationen Vahle					δ
	1	2	3	4	5	
AAT-A	7,9	1,0	1,2	2,2	2,3	2,2
AAT-B	5,1	0,3	1,0	2,1	0,3	1,4
ADH-A	5,0	3,7	2,4	2,4	7,7	3,9
MDH-A	4,8	0,3	4,3	2,9	2,6	2,7
6-PGDH-B	5,1	2,0	1,9	4,9	5,4	4,0
PGI-B	4,3	0,4	2,0	1,2	0,7	1,2
SKDH	3,3	14,3	6,7	6,0	3,1	6,8
Genpool	5,1	3,1	2,8	3,1	3,2	3,2

Die maximale allelische Differenzierung D_j erreichte die Teilpopulation Vahle 2 mit 14,3% am Genort SKDH. Vahle 2 zeigte an diesem Genort bereits eine überdurchschnittlich hohe Häufigkeit des seltenen Allels 5 (Tab. 4.21). Im Vergleich der Genorte konnte SKDH mit einer mittleren Differenzierung δ von 6,8% am deutlichsten zur Diskriminierung der Teilpopulationen beitragen. Die Genorte AAT-B und PGI-B zeigten mit etwa 1% die niedrigsten δ -Werte. Die mittlere Differenzierung des Genpools lag bei 3,2%.

Die Population Hellental wurde gemäß Abb. 4.16 in vier Teilpopulationen (Helle 1-4) untergliedert. Diese unterschieden sich in ihren Allelhäufigkeiten eher geringfügig. In der mit 20 untersuchten Individuen kleinsten Teilpopulation Helle 2 konnten jedoch insgesamt 5 Allele nicht nachgewiesen werden. Nur eine genetische Variante fehlte hingegen in der zweitkleinsten Teilpopulation Helle 1 (n=25). In den beiden übrigen Teilpopulationen wurden alle der für das Untersuchungsgebiet maßgeblichen Allele beobachtet (Tab. 4.25).

In der Teilpopulation Helle 2 konnte an insgesamt drei Genorten keine allelische Variation ermittelt werden, die Gesamtdifferenzierung δ_T sank hier somit auf null. In der Teilpopulation Helle 1 wurde ein monomorpher Genort (PGI-B: $\delta_T=0$) beobachtet. In der allelischen Gesamtdifferenzierung des Genpools zeigte Helle 2 im Vergleich aller Teilpopulationen den deutlich geringsten Wert. Die Genpooldiversität war in der Teilpopulation Helle 2 ebenfalls vergleichsweise niedrig (Tab. 4.26).

Tab. 4.25: Relative Allelhäufigkeiten [%] der Teilpopulationen von *C. avellana* (Helle 1-4) im Untersuchungsgebiet Hellental

Genort	Allel	Relative Allelhäufigkeit [%]			
		Helle 1 (n=25)	Helle 2 (n=20)	Helle 3 (n=162)	Helle 4 (n=39)
AAT-A	1	12,0	0	18,3	15,4
	2	88,0	100	81,7	84,6
AAT-B	1	32,0	42,5	40,6	37,2
	2	68,0	57,5	59,4	62,8
ADH-A	1	4,0	2,5	1,9	2,6
	2	2,0	0	8,0	1,3
	3	94,0	97,5	90,1	96,2
MDH-A	1	10,0	0	8,6	11,5
	2	90,0	100	91,4	88,5
6-PGDH-B	2	2,0	2,5	2,8	8,3
	3	94,0	82,5	88,9	81,9
	4	4,0	15,0	8,2	9,7
PGI-B	1	-	-	-	-
	2	100	100	98,4	96,2
	3	0	0	1,6	3,8
SKDH	1	-	-	-	-
	2	82,0	95,0	90,4	85,9
	3	10,0	0	6,7	1,3
	5	8,0	5,0	2,9	12,8

Tab. 4.26: Allelische Gesamtdifferenzierung δ_T [%] einzelner Genorte und des Genpools sowie Genpooldiversität \bar{v} in den Teilpopulationen von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Hellental

Genort	Teilpopulationen Hellental			
	1	2	3	4
AAT-A	21,6	0	30,0	26,4
AAT-B	44,4	50,1	48,4	47,3
ADH-A	11,7	5,0	18,2	7,6
MDH-A	18,4	0	15,8	20,7
6-PGDH-B	11,7	30,4	20,2	31,7
PGI-B	0	0	3,1	7,5
SKDH	31,8	9,7	17,7	24,9
δ_T Genpool	19,9	13,6	21,9	23,7
\bar{v}	1,243	1,153	1,280	1,305

Die allelischen Abstände der einzelnen Teilpopulationen im Untersuchungsgebiet Hellental lagen zwischen 5,0% und 8,6%. Die größten Abstände wurden jeweils zur Teilpopulation Helle 2 ermittelt (Tab. 4.27)

Tab. 4.27: Allelische Abstände d_0 für den Genpool der verschiedenen Teilpopulationen von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Hellental

Teilpopulation	1	2	3	4
1	0	-	-	-
2	0,086	0	-	-
3	0,053	0,074	0	-
4	0,053	0,075	0,050	0

Auch in der allelischen Differenzierung D_j (Genpool) zeigte die Teilpopulation Helle 2 mit 7,3% die im Mittel größte Differenzierung zum Komplement der übrigen Teilpopulationen. Zwar hatte Helle 2 nur an zwei Genorten (AAT-A, MDH-A) die größten D_j -Werte (17,0% und 9,3%), diese differierten jedoch zu den anderen Teilpopulationen erheblich. Die Differenzierung des Genpools der übrigen Teilpopulationen lag zwischen 4,1% und 5,0%. Im Vergleich der Genorte trug neben AAT-A ($\delta=6,8\%$) auch SKDH ($\delta=7,2\%$) wieder am deutlichsten zur Differenzierung der Teilpopulationen bei. Darüber hinaus fiel der Genort AAT-A durch eine sehr starke Streuung seiner D_j -Werte auf (Tab. 4.28).

Tab. 4.28: Allelische Differenzierung D_j [%] und mittlere Differenzierung δ [%] der Teilpopulationen von *C. avellana* im Untersuchungsgebiet Hellental

Genort	Teilpopulationen Vahle				δ
	1	2	3	4	
AAT-A	4,0	17,0	7,6	0,3	6,8
AAT-B	8,2	3,4	3,7	2,6	4,0
ADH-A	4,1	6,2	6,8	5,2	6,3
MDH-A	1,6	9,3	0,3	3,6	1,7
6-PGDH-B	6,9	7,0	3,1	7,0	4,4
PGI-B	1,9	1,9	0,4	2,6	1,0
SKDH	8,0	6,3	6,7	9,1	7,2
Genpool	5,0	7,3	4,1	4,3	4,5

4.5.3.2 *P. spinosa*

Eine Übersicht über die allelische Differenzierung in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental ist in den folgenden Abbildungen (4.34 und 4.35) dargestellt.

Am putativen Genort IDH-A konnten im Untersuchungsgebiet Vahle drei Allele (A1-A3) beobachtet werden, wovon A2 am häufigsten auftrat und in allen Teilbereichen des Untersuchungsgebietes vertreten war. Im westlichen Tal (Tal 1) trat es an allen untersuchten ML-Genotypen (n=6) homozygot auf. Das zweithäufigste Allel A1 war über das Untersuchungsgebiet -mit Ausnahme von Tal1- relativ gleichmäßig verstreut. Es fehlte aber in einem zweiten Block homozygoter Individuen A2A2 (Nr. 31-37) (Abb. 4.34a). Hierbei

handelte es sich um einen Heckenzug entlang der West-Seite eines Hohlweges. A3 wurde ausschließlich im Agrarbereich und an einem Individuum im Übergangsbereich nachgewiesen. Es fehlte gänzlich an den Waldrändern.

Ebenfalls drei Allele konnten im Untersuchungsgebiet Vahle am putativen Genort ADH-A nachgewiesen werden, wovon A1 und A3 nur selten vorkamen. Dabei beschränkte sich A1 ausnahmslos auf das einzige *P. spinosa*-Vorkommen im mittleren Tal 2. A3 kam ausschließlich an zwei benachbarten Individuen (Nr. 48 und 49) der jungen Anpflanzung am Straßenrand im Agrarbereich vor (Abb. 4.34a).

Am Genort MDH-A wurden insgesamt vier Allele beobachtet. A2 kam als häufigstes Allel in allen ML-Genotypen und damit im gesamten Untersuchungsgebiet Vahle vor. Auffällig war, dass auch an diesem Genort die Individuen des westlichen Talbereiches (Tal 1) alle homozygot erschienen. A1 war ein Allel, das wiederum ausschließlich im Agrarbereich zu finden war, das gleiche galt für A4. Des Weiteren tauchte auch hier ein Block homozygoter Individuen auf (Nr. 23-33), welcher sich diesmal auf der Ost-Seite des Hohlweges im Agrarbereich befand (Abb. 4.34b).

Am Genort MDH-B wurden drei Allele ermittelt, wovon B1 und B3 insgesamt an nur drei Individuen nachgewiesen wurden. Alle übrigen waren homozygot mit B2. B1 fand sich an einem Individuum im östlichen Talbereich (Tal 3) und B3 wurde sowohl an einem Waldrandvorkommen (Tal 1) als auch an einem Vorkommen im Agrarbereich beobachtet (Abb. 4.34b).

Die genetischen Varianten A1-A3 des Genortes 6-PGDH-A waren verhältnismäßig ausgeglichen im gesamten Untersuchungsgebiet Vahle verteilt. Die selteneren Allele A1 und A3 traten sowohl am Waldrand als auch im Agrarbereich auf (Abb. 4.34c).

Der Genort 6-PGDH-B war ebenfalls durch drei Allele (B1-3) charakterisiert, wovon das seltene Allel B1 ausschließlich im Agrarbereich anzutreffen war. Es beschränkte sich hier auf den Heckenzug entlang der Ost-Seite des Hohlweges. B3 verteilte sich relativ gleichmäßig über das Untersuchungsgebiet, fehlte aber wie B1 im westlichsten Talbereich (Tal 1), so dass hier wiederum alle Individuen homozygot erschienen (Abb. 4.34c).

Der Genort LAP war mit drei Allelen vertreten. Diese zeigten eine verhältnismäßig ausgeglichene Verteilung im Untersuchungsgebiet Vahle. Ungewöhnlich variabel war dieser Genort bei den Individuen des westlichen Tals 1, die insgesamt über relativ wenige genetische Varianten verfügten (Abb. 4.34d).

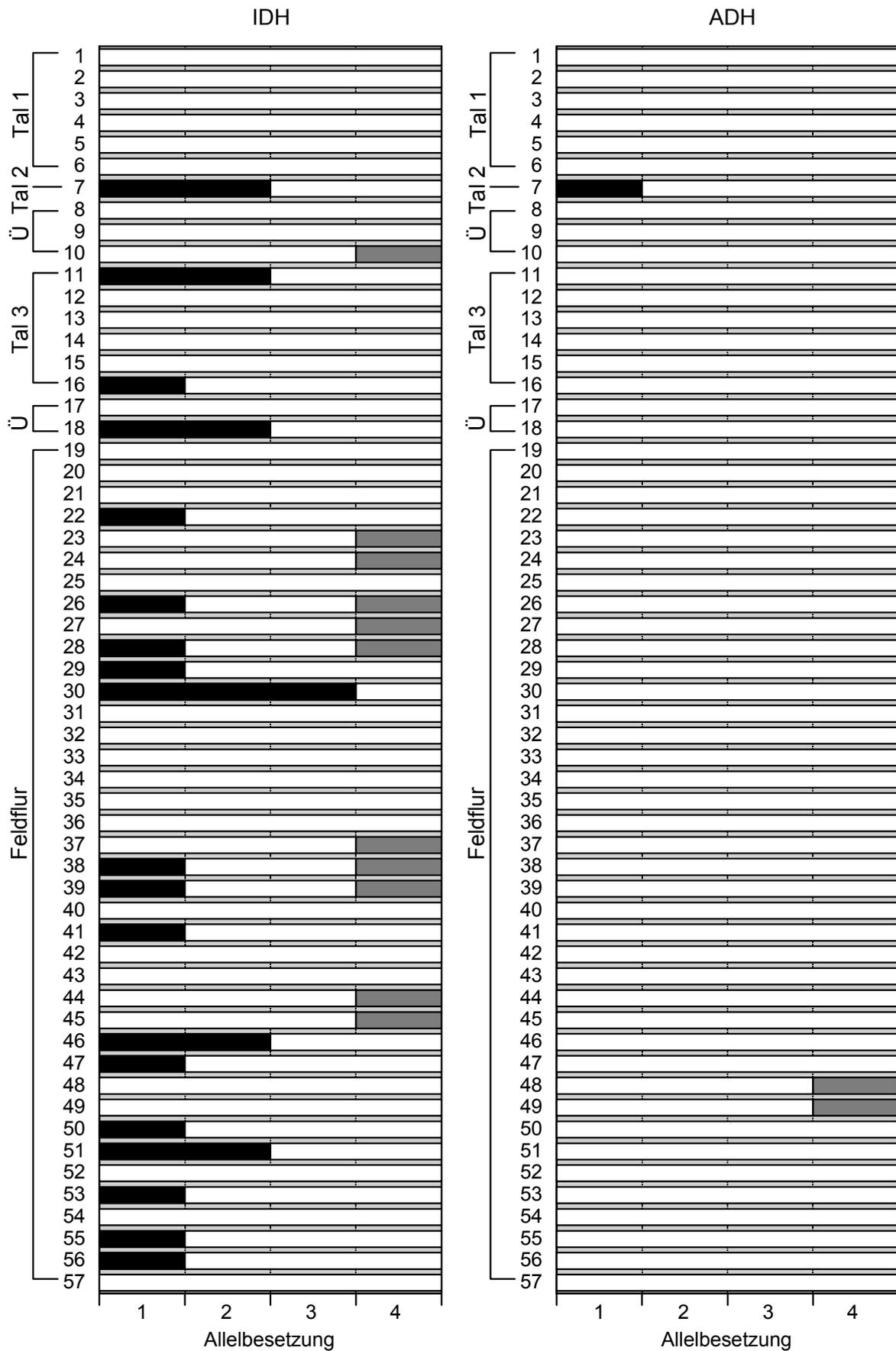


Abb. 4.34a: Allelbesetzung der Muttersträucher von *P. spinosa* (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle

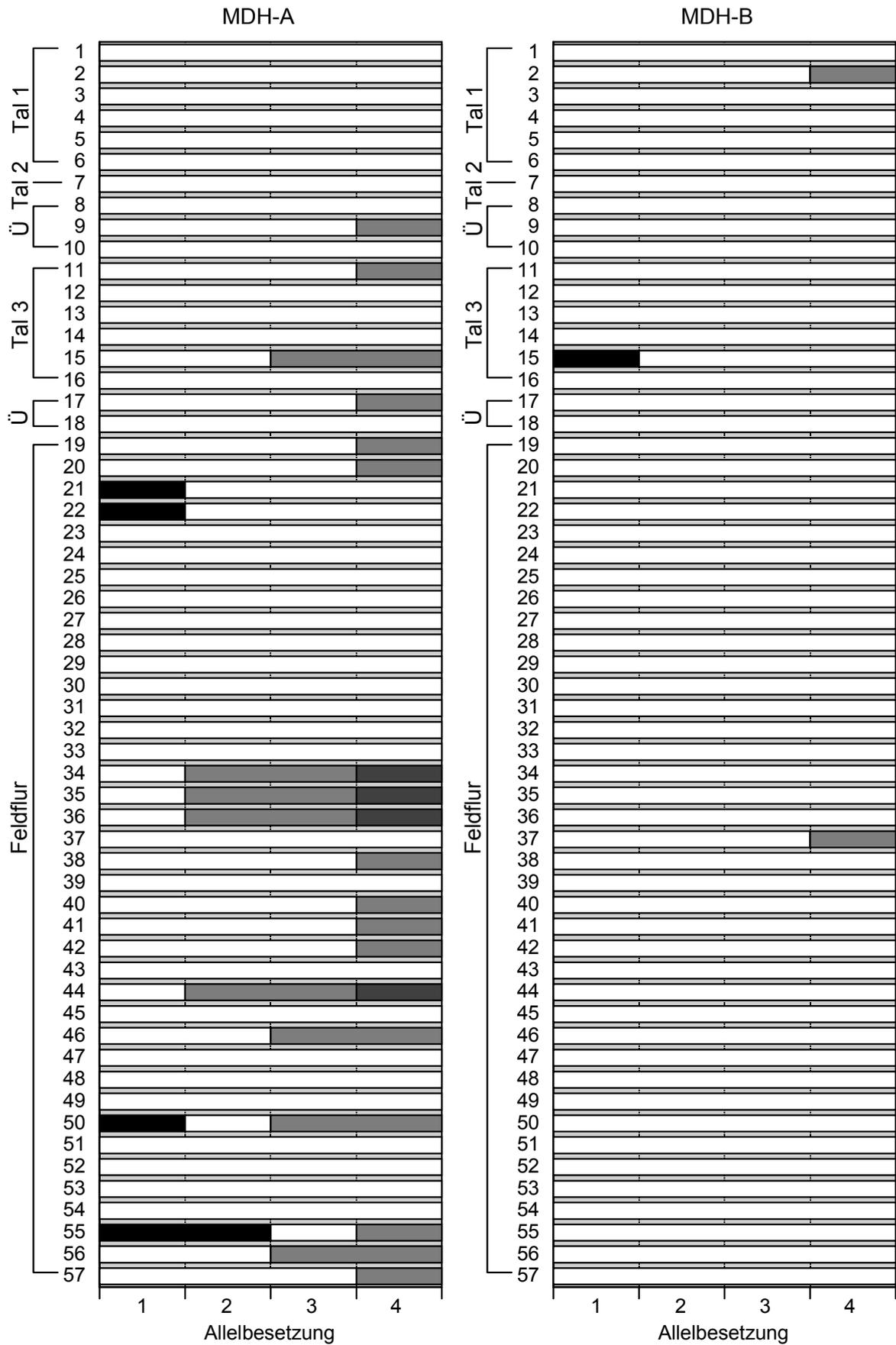


Abb. 4.34b: Allelbesetzung der Muttersträucher von *P. spinosa* (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle

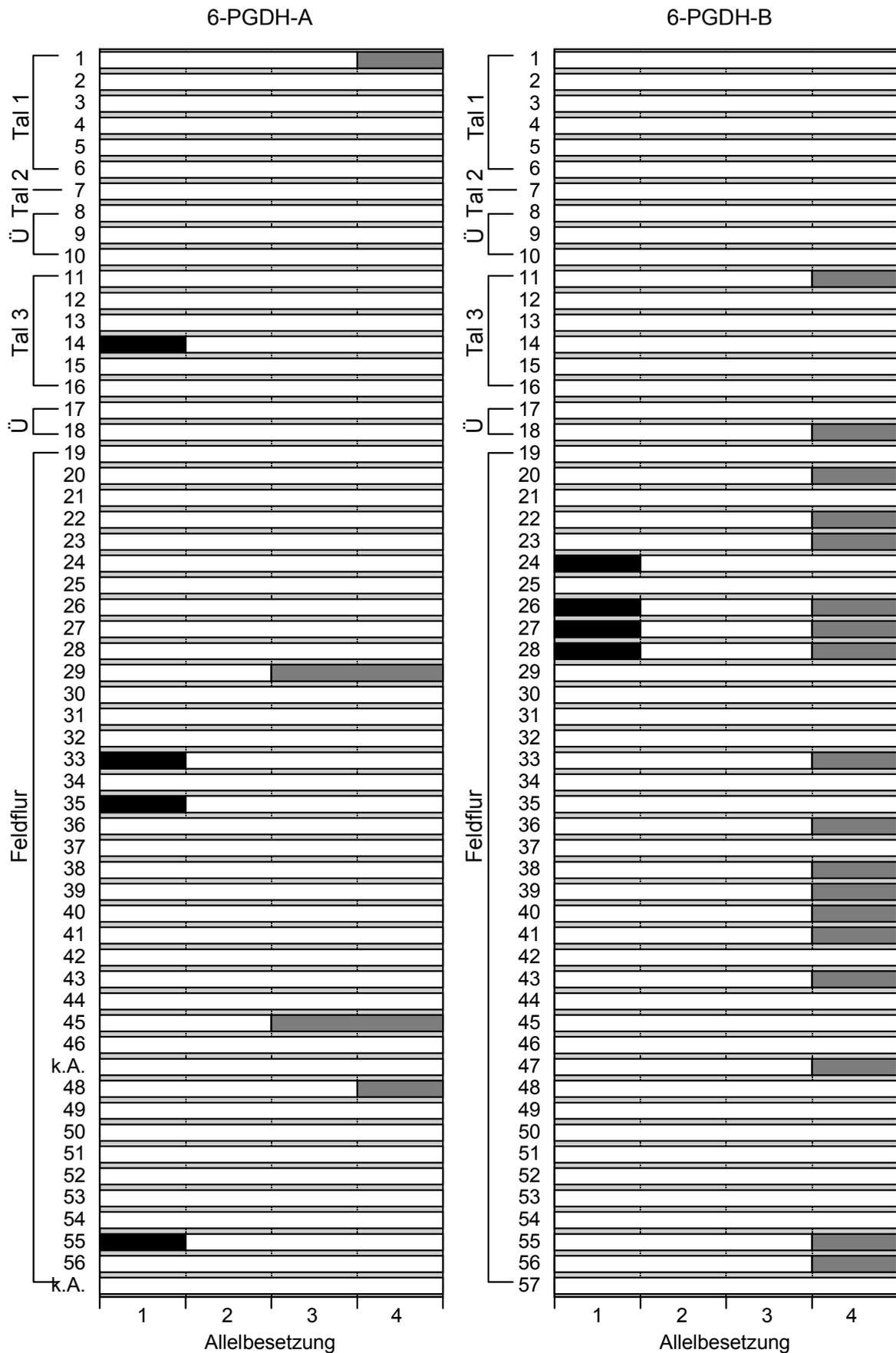


Abb. 4.34c: Allelbesetzung der Muttersträucher von *P. spinosa* (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle

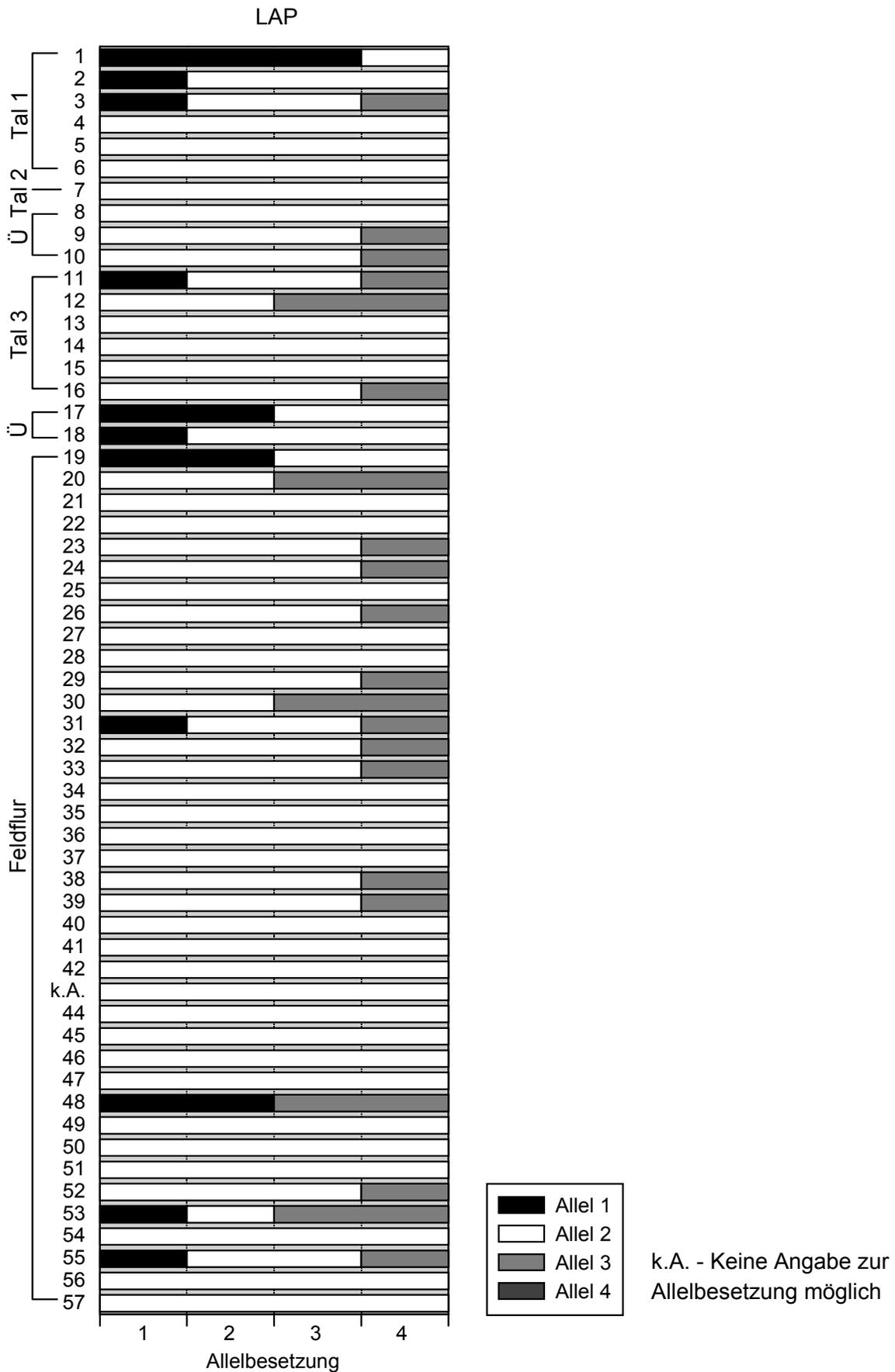


Abb. 4.34d: Allelbesetzung der Muttersträucher von *P. spinosa* (Nr. 1-57) in den Bereichen Waldrand (Tal 1-3), Übergang (Ü) und Feldflur im Untersuchungsgebiet Vahle

Die folgenden Abbildungen zeigen die Verteilung der genetischen Varianten verschiedener Enzymsysteme im Untersuchungsgebiet Hellental. Am Genort IDH wurden auch im Hellental drei Allele (A1-A3) beobachtet, die sich insgesamt relativ gleichmäßig über den gesamten Talbereich von Mutterstrauch Nr. 1 im Südwesten bis zu Nr. 22 im Nordosten verteilten. Lediglich im letzten Untersuchungsabschnitt im Nordosten trat A3 zurück (Abb. 4.35a).

Der Genort ADH verfügte über ein häufiges Allel A2 und ein sehr seltenes Allel A3, das an nur zwei Individuen im äußersten Südwesten des Tales beobachtet wurde. Alle übrigen *P. spinosa*-Vorkommen waren an diesem Genort homozygot.

Die seltene Variante A1 des Genortes MDH-A fand sich am Mutterstrauch Nr. 8 im südwestlichen Talabschnitt und an einem Strauch am anderen Talende im Nordosten. Auch die zweithäufigste Variante A3 wurde über alle Talabschnitte beobachtet. Eine leichte Häufung trat im südwestlichen Talbereich auf.

Sowohl am Genort MDH-B als auch am Genort 6-PGDH-A (Abb. 4.35b) wurde jeweils nur ein heterozygotes Individuum mit einer sehr seltenen Variante B1 bzw. A1 nachgewiesen. Die anderen Muttersträucher waren an diesen Genorten homozygot. Die heterozygoten Individuen befanden sich jeweils im Anfangs- bzw. Endbereich des Untersuchungsgebietes. Die beiden beobachteten Allele B1 und B2 des Genortes 6-PGDH-B verteilen sich relativ gleichmäßig über den untersuchten Talabschnitt.

Das zweithäufigste Allel A3 des Genortes LAP zeigte ebenfalls eine ausgeglichene Verteilung im Untersuchungsraum. Die seltene Variante A1 war an einem Individuum im südwestlichen Talabschnitt und einmal im mittleren Talbereich zu finden. Mit Ausnahme einiger sehr seltener Varianten zeigte sich somit eine recht geringe allelische Differenzierung im Untersuchungsgebiet Hellental.

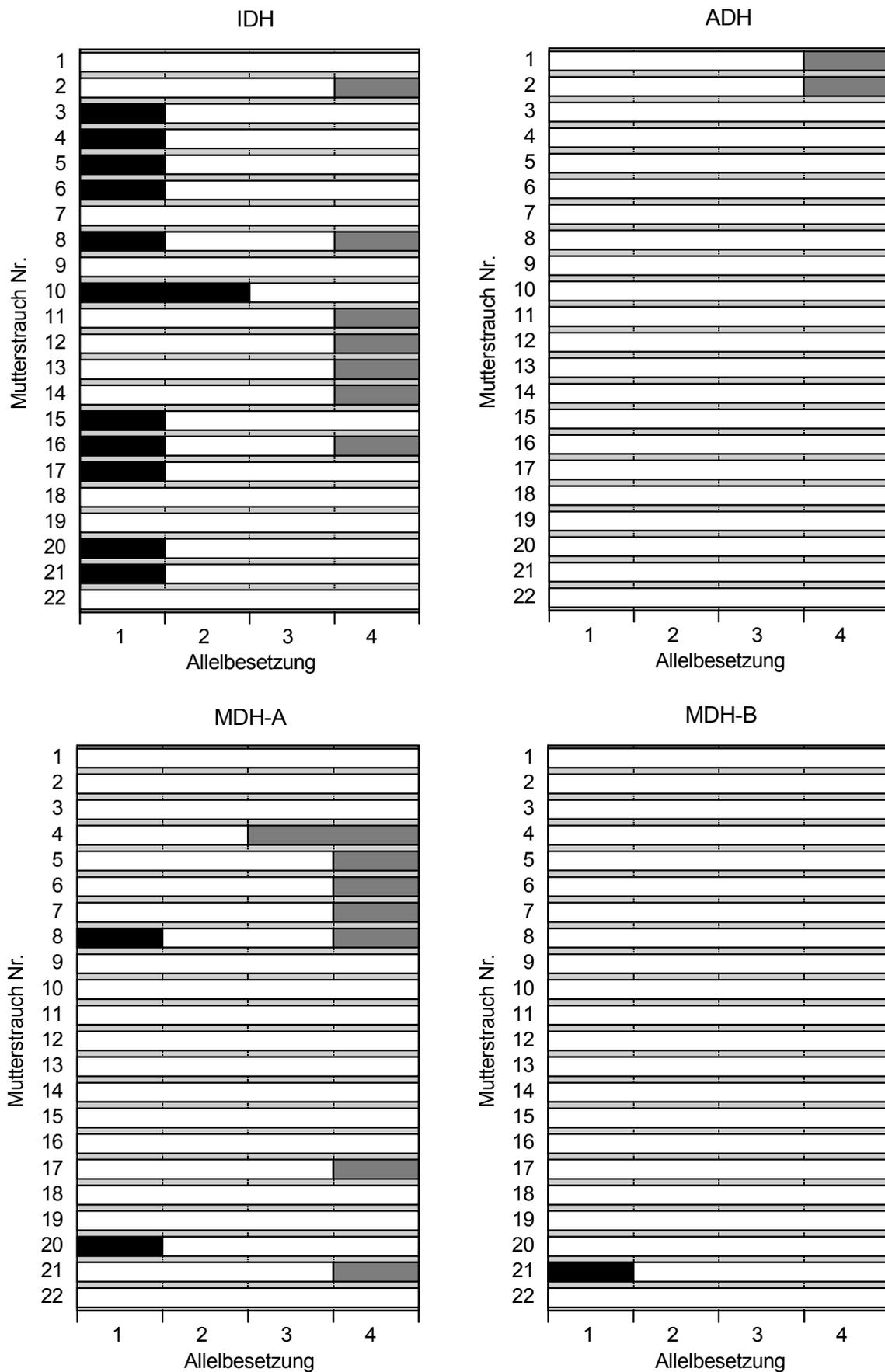


Abb. 4.35a: Allelbesetzung der Muttersträucher (Nr. 1-22) von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Hellental

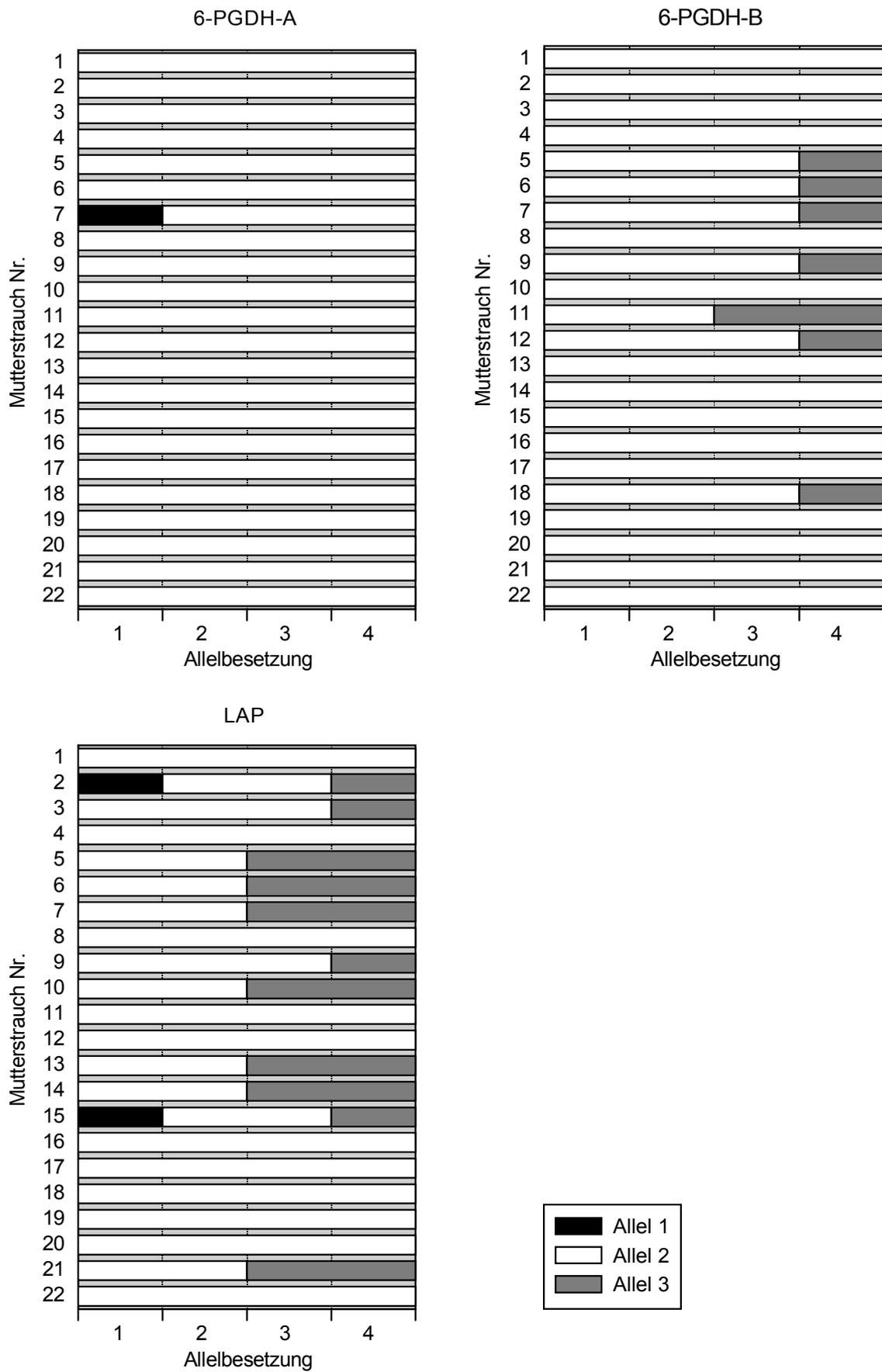


Abb. 4.35b: Allelbesetzung der Muttersträucher (Nr. 1-22) von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Hellental

Nachdem zunächst die genetische Variation innerhalb der beiden Populationen Vahle und Hellental analysiert wurde, soll im Folgenden anhand der allelischen Häufigkeitsverteilungen die genetische Differenzierung zwischen den Populationen betrachtet werden. Hierbei ist zunächst anzumerken, dass im Untersuchungsgebiet Vahle insgesamt fünf Allele verschiedener Genorte nachgewiesen werden konnten, die im Hellental nicht gefunden wurden. Beispielsweise gab es im Untersuchungsgebiet Vahle vier Individuen ($H_{abs}=6$) mit dem Allel 6-PGDH-A3, das im Hellental bei keinem der Muttersträucher auftrat (Tab. 4.29).

Tab. 4.29: Absolute und relative Allelhäufigkeit von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Genort	Allel	Vahle		χ^2	Hellental	
		H_{abs}	H_{rel}		H_{abs}	H_{rel}
IDH	1	26	0,11	1,58 ns	12	0,14
	2	191	0,84		69	0,78
	3	11	0,05		7	0,08
LAP	1	16	0,07	6,23 *	2	0,02
	2	182	0,81		68	0,77
	3	26	0,12		18	0,21
6-PGDH-A	1	4	0,02	2,24 ns	1	0,01
	2	210	0,95		87	0,99
	3	6	0,03		0	0
6-PGDH-B	1	4	0,02	1,66 ns	0	0
	2	206	0,90		80	0,91
	3	18	0,08		8	0,09
MDH-A	1	5	0,02	2,64 ns	2	0,02
	2	192	0,84		78	0,89
	3	27	0,12		8	0,09
	4	4	0,02		0	0
MDH-B	1	1	0,00	1,65 ns	1	0,01
	2	225	0,99		87	0,99
	3	2	0,01		0	0
ADH-A	1	1	0,00	1,34 ns	0	0
	2	225	0,99		86	0,98
	3	2	0,01		2	0,02

$p > 0,05$: nicht signifikant (ns), $p < 0,05$: signifikant (*), $p < 0,01$: hoch signifikant (**), $p < 0,001$: höchst signifikant (***)

Die Summe der beobachteten Allele über alle untersuchten Genorte betrug somit im Untersuchungsgebiet Vahle 22 und im Hellental 17. Hieraus resultierte eine mittlere Anzahl von Allelen je Genlocus von 3,14 in Vahle und 2,43 im Hellental. Die statistische Auswertung mit dem χ^2 -Test zeigte bei der Mehrzahl der Genorte keine signifikanten Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung der Allele, so dass nicht auszuschließen ist, dass das Fehlen von (in Vahle selteneren) Allelen auf die geringere Stichprobenzahl im Hellental zurückzuführen war. Am Genort LAP unterschieden sich die Populationen Vahle und Hellental hingegen

signifikant. Insgesamt war die allelische Differenzierung zwischen den beiden Untersuchungsgebieten als gering einzustufen.

Betrachtet man die Anteile heterozygoter Individuen in den Untersuchungsgebieten, so findet sich auch hier im Mittel keine deutliche Differenzierung. Über sieben beobachtete Genorte beträgt der durchschnittliche Anteil heterozygoter Individuen in Vahle 27% und im Hellental 30%. Ein relativ großer Unterschied trat jedoch beim Enzymsystem IDH auf, das im Hellental etwa 27% mehr heterozygote Individuen aufwies. Bei den Angaben wurde der individuelle Grad der Heterozygotie (duplex- oder triplex-heterozygot) nicht berücksichtigt (Tab. 4.30).

Tab. 4.30: Anteil heterozygoter Individuen von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Genort	Anteil heterozygoter Individuen [%]	
	Vahle	Hellental
IDH	45,6	72,7
ADH	5,3	9,1
MDH-A	36,8	36,4
MDH-B	5,3	4,5
6-PGDH-A	14,5	4,5
6-PGDH-B	33,3	31,8
LAP	45,6	50,0
Mittelwert	26,6	29,9

4.5.4 Genfluss von *P. spinosa*

Die Ergebnisse der Isoenzymanalysen an der Nachkommenschaft des einzigen Individuums im mittleren Talbereich des Untersuchungsgebietes Vahle (ML-Genotyp 7, Abb. 4.3) sind in Tab. 4.31 aufgeführt und sollen im Folgenden näher erläutert werden.

Für das Enzymsystem IDH standen 69 sicher auswertbare Proben (Anzahl Nachkommen) zur Verfügung. Davon hatten 59 Nachkommen (mindestens einmal) das Allel A1 in ihrem Genotyp und alle Nachkommen hatten (mindestens einmal) das Allel A2 in ihrem Genotyp. Des Weiteren wurde in 29 der 69 untersuchten Nachkommen (mindestens einmal) das nicht mütterliche Allel 3 beobachtet. Insgesamt erreichte (unter der Berücksichtigung, dass das fremde Allel auch zweimal in einem Genotyp erscheinen konnte) das Allel A3 in der Nachkommenschaft einen Anteil von 12,3%. In der jeweils dritten Spalte eines Enzymstem-Blocks ist in Tab. 4.31 der relative Anteil der Allele in der *In-situ*-Population des Untersuchungsgebietes Vahle dargestellt (57 ML-Genotypen). Hier lässt sich ablesen, dass das Allel 3 in der *In-situ*-Population einen Anteil von 4,8% nicht überschritten hatte. (Ein Allel A4 wurde bei IDH nie beobachtet.)

Tab. 4.31a: Anteil mütterlicher und fremder Allele in der Nachkommenschaft von ML-Genotyp 7 (*P. spinosa*) an den Genorten IDH, MDH-A, MDH-B und 6-PGDH-A

	Enzymsystem und Genotyp der Mutter											
	IDH: 1122			MDH-A: 2222			MDH-B: 2222			6PGDH-A: 2222		
Anzahl Proben	69		57	73		56	75		57	72		55
	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]
Allel 1	59	27,5	11,4	0	0	2,2	2	0,7	0,4	3	1,4	1,8
Allel 2	69	60,1	83,8	73	96,9	84,2	75	99,3	98,7	72	98,3	95,5
Allel 3	29	12,3	4,8	9	3,1	11,8	0	0	0,9	1	0,4	2,7
Allel 4	-	-	-	0	0	1,8	-	-	-	-	-	-
Anteil fremd [%]	42,0	12,3	(4,8)	12,3	3,1	(15,8)	2,7	0,7	(1,3)	5,6	1,8	(4,5)

H_{rel} – relative Häufigkeit in %; Pop. – *In-situ*-Population von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Vahle

Tab. 4.31b: Anteil mütterlicher und fremder Allele in der Nachkommenschaft von ML-Genotyp 7 (*P. spinosa*) an den Genorten 6-PGDH-B, ADH-A, LAP und PGI-B

	Enzymsystem und Genotyp der Mutter											
	6-PGDH-B: 2222			ADH-A: 1222			LAP: 2222			PGI-B: 1222		
Anzahl Proben	74		57	73		57	77		56	72		57
	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]
Allel 1	3	1,0	1,8	36	12,3	0,4	1	0,7	7,1	41	17,7	16,1
Allel 2	74	97,0	90,4	73	87,7	98,7	74	96,6	81,3	72	80,9	54,0
Allel 3	5	2,0	7,9	0	0	0,9	7	2,7	11,6	4	1,4	29,9
Allel 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anteil fremd [%]	9,5	3,0	(9,7)	0	0	(0,9)	10,8	3,4	(18,7)	5,6	1,4	(29,9)

H_{rel} – relative Häufigkeit in %; Pop. – *In-situ*-Population von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Vahle

Am Genort MDH-A zeigten 12,3% der 73 analysierten Nachkommen ein nicht-mütterliches Allel 3, der relative Anteil dieses Allels betrug 3,1%. Dies ist auch der Gesamtprozentsatz nicht-mütterlicher Allele in der Nachkommenschaft von ML-Genotyp 7 an diesem Genort. In der *In-situ*-Population Vahle nahm dieses Allel einen Anteil von 11,8% ein. Daneben gab es zwei weitere Allele 1 und 4, die gar nicht in der Nachkommenschaft nachzuweisen waren.

Insgesamt nahmen die Allele, die für die betrachtete Nachkommenschaft als nicht-mütterlich gelten, in der *In-situ*-Population einen Anteil von 15,8% ein. In den Ergebnissen der übrigen Genorte finden sich ähnliche Verhältnisse wieder. Der Anteil fremder Allele lag in allen Fällen und teilweise sehr deutlich unter dem Anteil in der *In-situ*-Population. Die einzige Ausnahme bildete -wie oben beschrieben- der Genort IDH. Am Genort ADH konnte das in der *In-situ*-Population seltene Allel 3 in der betrachteten Nachkommenschaft nicht mehr nachgewiesen werden. Die Ergebnisse des Enzymsystems PGI sind in Tab. 4.31 mit angeführt, wurden aber aufgrund der erschwerten Auswertbarkeit nicht näher mit in Betracht gezogen.

Da die Muttersträucher im westlichen Tal des Untersuchungsgebietes Vahle (ML-Genotypen 1-6, Waldrandbereich, Abb. 4.3) wenig genetische Variation zeigten, wurde neben der Nachkommenschaft des isolierten ML-Genotyps 7 auch die Nachkommenschaft dieser Teilpopulation isoenzymatisch untersucht. An den Genorten IDH, MDH-A, 6-PGDH-B und ADH waren alle sechs Muttersträucher homozygot. Von der Nachkommenschaft konnten insgesamt 167 Individuen isoenzymatisch analysiert werden.

Bei allen untersuchten Genorten war der Anteil nicht-mütterlicher Allele um ein Vielfaches geringer als der Anteil dieser Allele in der gesamten *In-situ*-Population Vahle. Beispielsweise hatten am Genort MDH-A nur zwei Nachkommen ein nicht-mütterliches Allel (Allel 3). Die Allele 1 und 4 tauchten überhaupt nicht in der Nachkommenschaft auf. Insgesamt betrug der relative Anteil der nicht-mütterlicher Allele 1,3 und 4 in der Nachkommenschaft nur 0,3%. In der *In-situ*-Population nahmen diese Allele einen Anteil von 15,8% ein. Darüber hinaus konnten in der Nachkommenschaft an den Genorten 6-PGDH-B und ADH-A zwei seltenere Allele ebenfalls nicht mehr nachgewiesen werden (Tab. 4.32).

Tab. 4.32a: Anteil mütterlicher und fremder Allele in den Nachkommenschaften der ML-Genotypen 1-6 (alle Vorkommen von *P. spinosa* aus westlichem Talbereich Vahle) an den Genorten IDH, MDH-A, MDH-B und 6-PGDH-A

	Enzymsystem und Genotypen der Mütter											
	IDH: 2222			MDH-A: 2222			MDH-B: 2222 2223			6PGDH-A: 2222 2223		
Anzahl Proben	166		57	165		56	166		57	164		55
	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]
Allel 1	17	3,0	11,4	0	0	2,2	0	0	0,4	2	0,3	1,8
Allel 2	166	95,6	83,8	165	99,7	84,2	166	98,7	98,7	164	97,0	95,5
Allel 3	9	1,4	4,8	2	0,3	11,8	2	1,4	0,9	17	2,7	2,7
Allel 4	-	-	-	0	0	1,8	-	-	-	-	-	-
Anteil fremd [%]	13,3	4,4	(16,2)	1,2	0,3	(15,8)	0	0	(0,4)	1,2	0,3	(1,8)

H_{rel} – relative Häufigkeit in %; Pop. – *In-situ*-Population von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Vahle

Tab. 4.32b: Anteil mütterlicher und fremder Allele in den Nachkommenschaften der ML-Genotypen 1-6 (alle Vorkommen von *P. spinosa* aus westlichem Talbereich Vahle) an den Genorten 6-PGDH-B, ADH-A, LAP und PGI-B

	Enzymsystem und Genotypen der Mütter											
	6-PGDH-B: 2222			ADH-A: 2222			LAP: 1112 1222 1223 2222			PGI-B: 1222 1223 2233 2333		
Anzahl Proben	166		57	165		57	166		56	152		57
	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]	Anzahl Nachk.	H _{rel} [%]	H _{rel} in Pop. [%]
Allel 1	0	0	1,8	4	0,6	0,4	33	8,4	7,1	80	15,6	16,1
Allel 2	166	99,3	90,4	165	99,4	98,7	166	88,7	81,3	109	37,2	54,0
Allel 3	5	0,8	7,9	0	0	0,9	14	2,9	11,6	120	47,2	29,9
Allel 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anteil fremd [%]	3,0	0,8	(9,7)	2,4	0,6	(1,3)	-	-	-	-	-	-

H_{rel} – relative Häufigkeit in %; Pop. – *In-situ*-Population von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Vahle

Im Untersuchungsgebiet Hellental wurden *P. spinosa*-Nachkommenschaften (je 60 Pflanzen) aus verschiedenen Talabschnitten isoenzymatisch analysiert. Die Zuordnung der Muttersträucher in bestimmte Talabschnitte erfolgte anhand der räumlichen Distanz und „Abtrennung“ durch Fichtenriegel (Tab. 4.33, vgl. Abb. 4.4).

Tab. 4.33: Einteilung der *P. spinosa*-Vorkommen im Untersuchungsgebiet Hellental in Talabschnitte

Talabschnitt	Muttersträucher
1	1-8
2	9-10
3	11-17
4	18
5	19-22

Am Genort IDH schwankten die relativen Allelhäufigkeiten in den einzelnen Talabschnitten, zeigten im Mittel aber mit der *In-situ*-Population vergleichbare Werte. Die Auswertung der Ergebnisse für den Genort ADH-A verdeutlichten hingegen, dass das seltene Allel 3, welches an zwei Muttersträuchern des ersten Talabschnittes beobachtet wurde, an keinem der untersuchten Nachkommen anderer Muttersträucher mehr nachweisbar war. Unter den Nachkommen der Muttersträucher, die Träger dieses Allels waren, hatten 2 von 3 untersuchten Nachkommen dieses seltene Allel 3. Weitere Nachkommen standen zur Analyse nicht zur Verfügung. Am Genort MDH-A lagen die mittleren Häufigkeiten der selteneren Allele 1 und 3 geringfügig unter denen der *In-situ*-Population (Abb. 4.36).

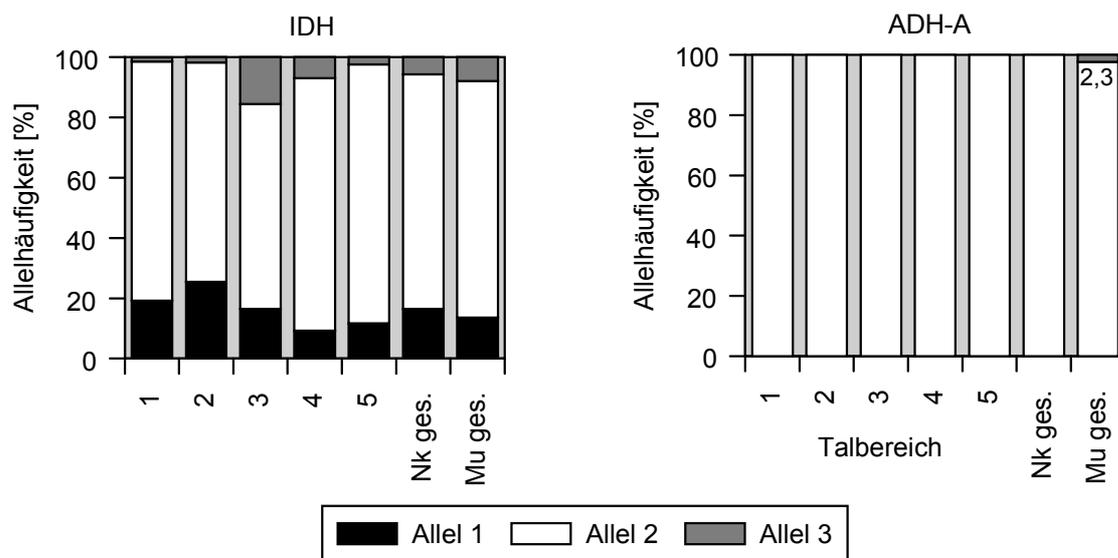


Abb. 4.36a: Relative Allelhäufigkeiten der Nachkommenschaften von *P. spinosa* aus den Talabschnitten (1-5) im Vergleich mit den mittleren Allelhäufigkeiten aller Nachkommen (Nk ges.) und der *In-situ*-Population (Mu – Muttersträucher) des Untersuchungsgebietes Hellental an den Genorten IDH und ADH-A

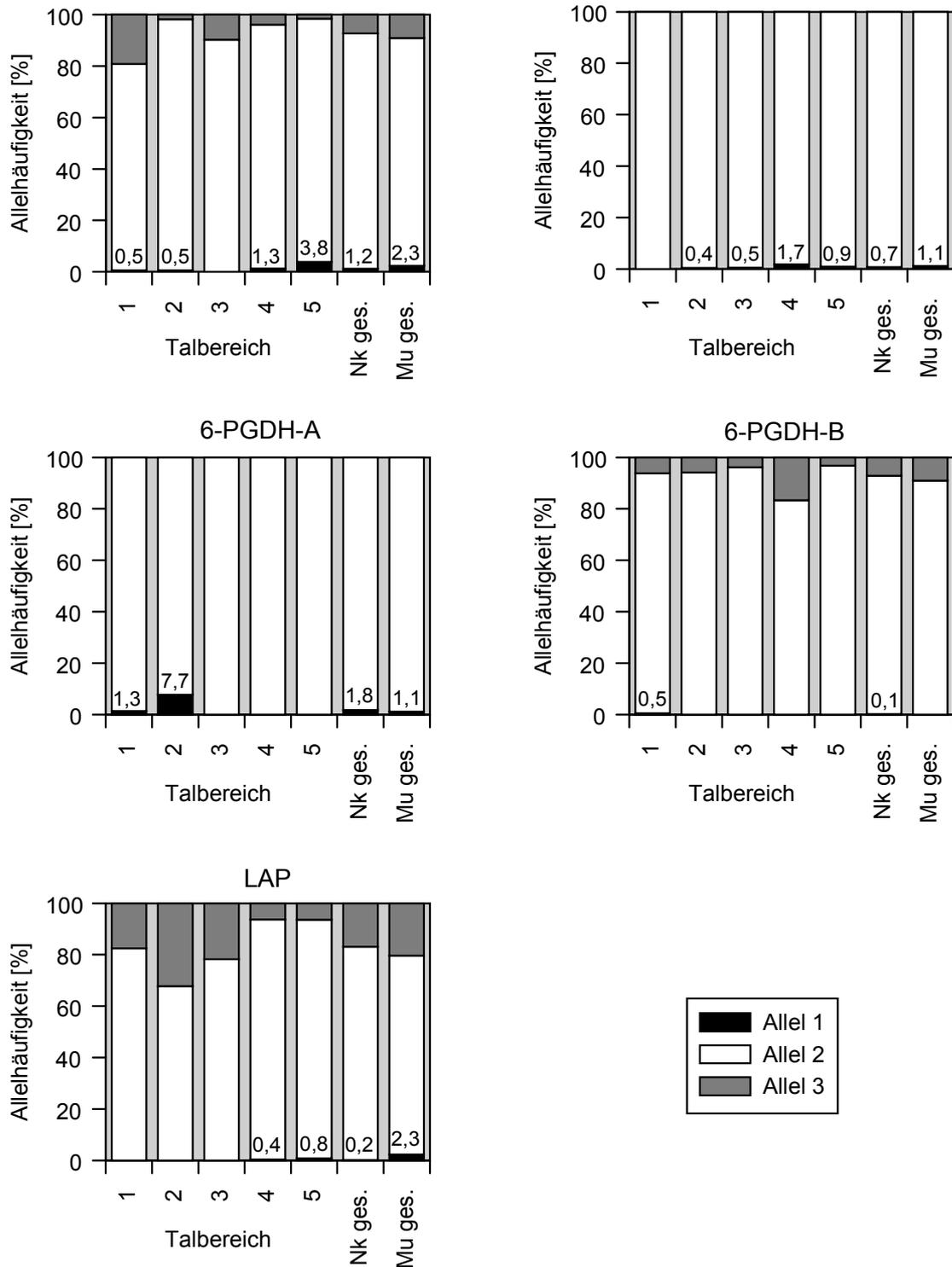


Abb. 4.36b: Relative Allelhäufigkeiten der Nachkommenschaften von *P. spinosa* aus den Talabschnitten (1-5) im Vergleich mit den mittleren Allelhäufigkeiten aller Nachkommen (Nk ges.) und der *In-situ*-Population (Mu – Muttersträucher) des Untersuchungsgebietes Hellental an den Genorten MDH-A, MDH-B, 6-PGDH-A, 6-PGDH-B und LAP

Das Allel 1 des Genortes MDH-B wurde an einem Mutterstrauch im 5. Talabschnitt nachgewiesen. In den Nachkommenschaften nahm der relative Anteil dieses Allels kontinuierlich ab und ging im 1. Talabschnitt auf null zurück. Im Mittel hatte Allel 1 einen Anteil von 0,7% in den Nachkommenschaften der anderen Muttersträucher. Betrachtet man die Nachkommen des Mutterstrauches, der alleiniger Träger dieses Allels war, dann war an 9 von 20 untersuchten Nachkommen das Allel 1 nachweisbar. Integriert man diese Nachkommen in die gesamte Nachkommenschaft, dann steigt der Anteil von Allel 1 im Mittel auf 3,5% an.

Am Genort 6-PGDH-A wurde das sehr seltene Allel 1 an einem Mutterstrauch im 1. Talabschnitt beobachtet. In der Nachkommenschaft der anderen Muttersträucher zeigten nur Pflanzen aus den ersten beiden Talabschnitten dieses Allel. In den hinteren Bereichen konnte diese genetische Variante nicht nachgewiesen werden. Im Mittel erreichte das Allel 1 mit 1,8% in der Nachkommenschaft einen geringfügig höheren Anteil als in der *In-situ*-Population (1,1%). Betrachtet man die Nachkommenschaft des alleinigen Trägers von Allel 1, dann zeigten 3 von 11 Nachkommen dieses Allel. Unter Einbeziehung dieser direkten Nachkommen würde sich der Anteil der Nachkommen mit Allel 1 auf 2,0% erhöhen.

Der Genort 6-PGDH-B zeigte in der Nachkommenschaft ein Allel 1, dass in der *In-situ*-Population Hellental vorher nicht beobachtet wurde. Die zweithäufigste Variante unterschied sich in der Häufigkeit zwischen beiden Generationen nur geringfügig.

Das seltene Allel 1 des Genortes LAP wurde an zwei Muttersträuchern im 1. und 3. Talabschnitt nachgewiesen. In der Nachkommenschaft hingegen konnte es nur an Sämlingen aus dem 4. und 5. Talabschnitt beobachtet werden. Die relative Häufigkeit dieses Allels betrug in der Nachkommenschaft lediglich 0,2% (dies entsprach 3 Nachkommen). Das zweithäufigste Allel 3 unterschied sich in seiner Häufigkeit in der *In-situ*-Population und Nachkommenschaft fast nicht (Abb. 4.36).

4.6 Generative und vegetative Vermehrung von *P. spinosa*

4.6.1 Blüte, Fruchtsatz und Polykormonbildung

Gleich zu Beginn der Beobachtungen zur Blüte von *P. spinosa* fiel die unterschiedliche Entwicklung der Blütenknospen in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental auf. Während im Hellental alle Vorkommen noch kleine, ruhende Blütenknospen (Note 1) hatten, zeigten im Untersuchungsgebiet Vahle schon 21% der Individuen (Multilocus-Genotypen) stark angeschwollene Knospen (Note 2). Am zweiten Bonitur-Termin (vier Tage später) setzte sich die Entwicklung in Vahle fort, insgesamt konnten 53% der Individuen mit der Note 2 bewertet werden. Im Hellental wurden erst am dritten Termin die ersten Individuen mit angeschwollenen Blütenknospen (Note 2) beobachtet. Wie in Abb. 4.37 anhand der mittleren Boniturnoten zu sehen ist, stagnierte hier die Entwicklung erneut bis zum übernächsten Bonitur-Termin am 23.04.02.

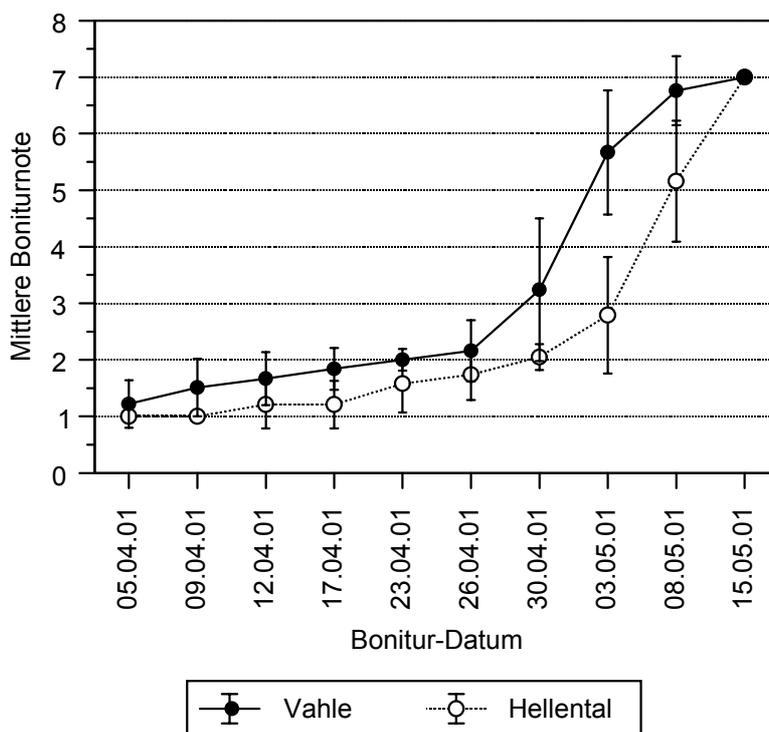


Abb. 4.37: Mittlere Boniturnoten der Blüte von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Nach einem kleinen Kälteeinbruch zwischen dem 24. und 27. April (Abb. 4.38) stiegen mit den Tagesmittelwerten der Temperatur auch die mittleren Boniturnoten beider Teilpopulationen exponentiell an. Dennoch blieb die verzögerte Entwicklung der Blütenknospen im Hellental im Vergleich zum Gebiet Vahle bestehen und zeigte die deutlichste Ausprägung am 3. Mai mit einem höchst signifikanten χ^2 -Wert der

Boniturnoten. An den anderen Terminen konnten ebenfalls z.T. höchst signifikante Unterschiede aufgezeigt werden. Um die empfohlene minimale erwartete Häufigkeit von 5 nicht zu unterschreiten, wurden an einigen Terminen einzelne Boniturnoten zu Klassen zusammengefasst (Tab. 4.34).

Tab. 4.34: Besetzte Boniturnoten bzw. –klassen und Ergebnisse des χ^2 -Tests für die einzelnen Termine der Blüten-Bonitur von *P. spinosa*

Bonitur-Datum	Besetzte Bonitur-Klassen	Zellen mit erw. Häufigkeit <5	Pearson χ^2	p
05.04.01	(1) (2)	25%	[4,95]	[*]
09.04.01	(1) (2)	0%	15,56	***
12.04.01	(1) (2)	0%	12,21	***
17.04.01	(1) (2)	0%	25,24	***
23.04.01	(1) (2+3)	25%	[21,46]	[***]
26.04.01	(1+2) (3+5)	25%	[3,10]	[ns]
30.04.01	(1+2) (3+4+5+6)	0%	18,12	***
03.05.01	(2+3) (4+5) (6+7)	16,7%	36,77	***
08.05.01	(4+5) (6+7)	25%	[25,32]	[***]
15.05.01	(7)	-	-	-

Die Tagesmittelwerte der Luft-Temperatur aus dem Gebiet Vahle lagen im Bonitur-Zeitraum vom 1. April bis 15. Mai in der Regel über denen aus dem Hellental. Im Mittel war es in Vahle etwa 0,7°C wärmer als im Hellental. Die durchschnittliche Temperatur betrug im angegebenen Zeitraum in Vahle 8,76°C und im Hellental 8,09°C (Abb. 4.38).

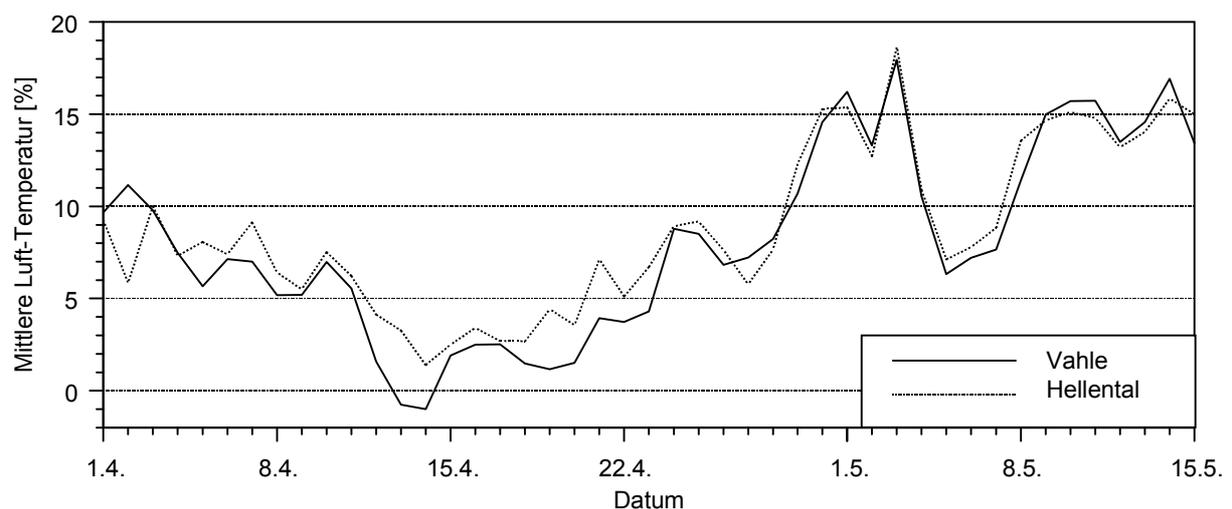


Abb. 4.38: Tagesmittelwerte der Luft-Temperatur [°C] während der Blütezeit von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Aus den erhobenen Daten ließen sich –ähnlich wie zu den phänologischen Beobachtungen zum Austrieb und Vegetationsabschluss- Rangzahlen berechnen. Solche Individuen, die als erstes die Note 5 erreichten, erhielten die Rangzahl 1. Dieses Stadium wurde als „Vollblüte“

beschrieben und charakterisierte Vorkommen, an denen mehr als die Hälfte aller Blüten geöffnet waren. Im Folgenden wurde wie bereits beschrieben verfahren. Im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete ergab sich für die Vorkommen aus Vahle (n=55) eine mittlere Rangzahl von 6,84 Tagen und für Hellental (n=19) 13,00 Tage, d.h. im Gebiet Vahle wurde das Stadium der vollen Blüte etwa 6 Tage früher erreicht. Dieses Ergebnis spiegelte sich auch in Abb. 4.40 wieder, in der die jeweiligen Rangzahlen der einzelnen Multilocus-Genotypen dargestellt sind; ab Genotyp-Nr. 58 (Beginn Genotypen Hellental) ist ein Sprung mit deutlich höheren Rangzahlen zu erkennen. Der Anteil der aufgetretenen Varianz betrug zwischen den Untersuchungsgebieten 54,9%.

Innerhalb des Untersuchungsgebietes Vahle lag die Variationsbreite bei 15 Tagen und im Hellental bei 8 Tagen.

Während den Aufnahmen zeigte sich, dass es im Untersuchungsgebiet Vahle zwei Vorkommen gab, die mittels isoenzymatischen Untersuchungen als jeweils nur ein Multilocus-Genotyp charakterisiert wurden; es existierten jedoch innerhalb dieser isoenzymatisch abgegrenzten „Individuen“ deutliche Unterschiede im Blühverhalten. Dies war zum einen der Genotyp Nr. 6, eine 41 m lange linienförmige Struktur, in der zwei markierte Zweige in der Entwicklung der Blüten deutlich verzögert waren. Zum anderen zwei benachbarte baumförmige *P. spinosa*-Exemplare, die isoenzymatisch ebenfalls nicht zu trennen waren (Genotyp-Nr.39 a, b). Des Weiteren konnten bei Genotyp-Nr. 13 ebenfalls zwei Typen anhand der Blütenentwicklung beobachtet werden (Abb. 4.39). Hier war die Markierung der Zweige ungenügend eng gefasst, so dass keine Probe des zweiten Individuums isoenzymatisch untersucht wurde. Daneben gab es eine weitere linienförmige Struktur (Genotyp-Nr.2), in der nur ein Zweig Abweichungen zeigte. Dieser konnte jedoch auch isoenzymatisch abgegrenzt werden (Genotyp-Nr.3).



Aufnahmedatum: 17.04.2002



Aufnahmedatum: 30.04.2002

Abb. 4.39: Unterschiedliche Blüh-Zeitpunkte von *P. spinosa*-Individuen am selben Standort

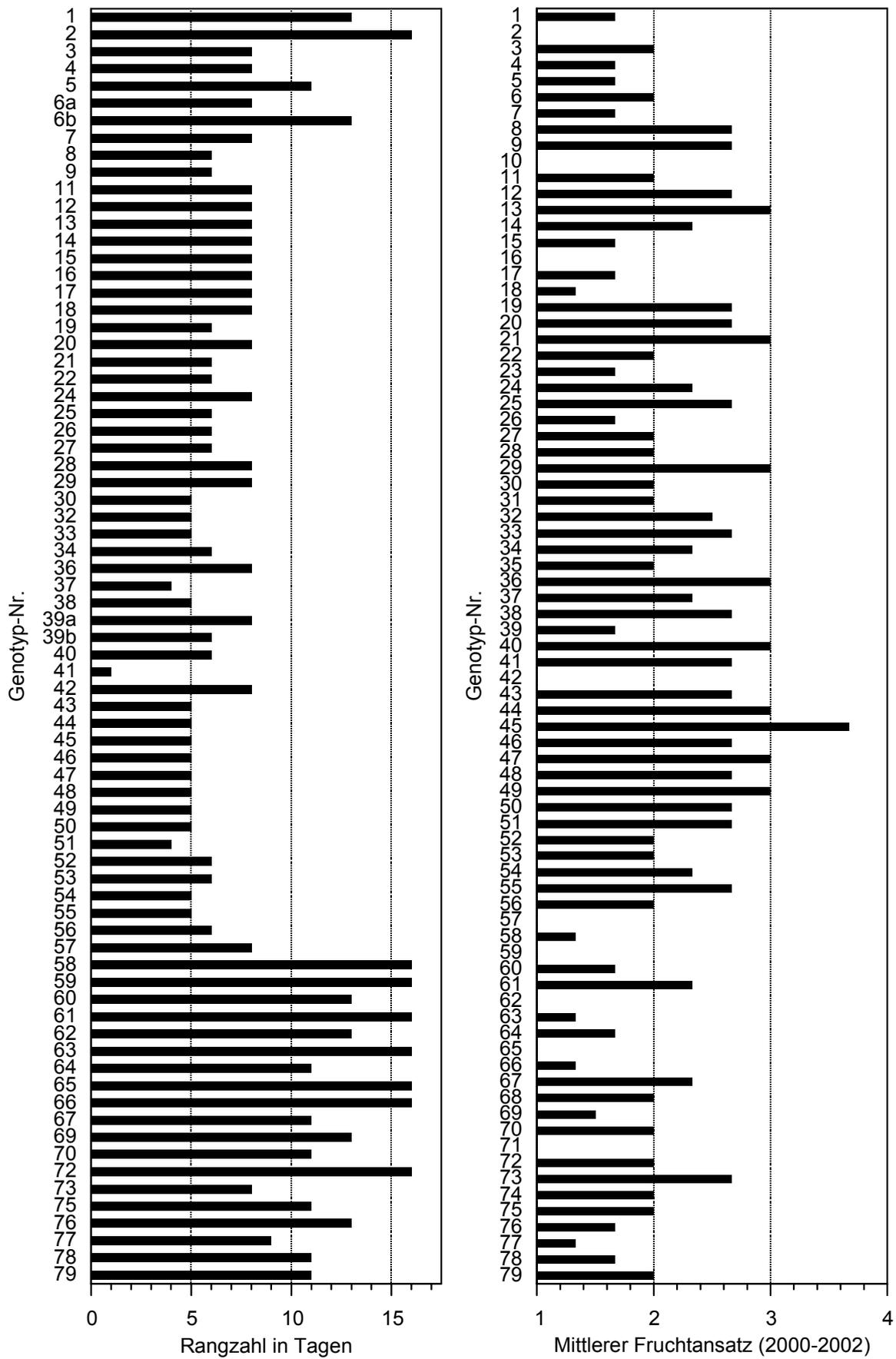


Abb. 4.40: Rangzahl der Blüte und mittlerer Fruchtansatz der Multilocus-Genotypen von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr.1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

Neben dem Erfassen der Blühtermine wurde auch der Blütenansatz quantifiziert. Je nach optisch ansprechbarer Menge an Blüten wurde in vier Stufen nach „kein“ bis „sehr guter Ansatz“ eingeteilt. Im Untersuchungsgebiet Vahle gab es ein sehr junges Vorkommen, das im Vorjahr zudem durch ein Mähwerk o.ä. geschädigt wurde und folglich keine Blüten (Note 1) zeigte. Im Hellental wurde ebenfalls an einem jungen Vorkommen kein Blütenansatz beobachtet. (Auf der Versuchsfläche zeigte jedoch ein *P. spinosa*-Sämling bereits in der zweiten Vegetationsperiode Blüten.) 55% der Individuen im Hellental wurden im Blütenansatz lediglich mit „gering“ bewertet. In Vahle wurden nur 25% im Ansatz mit gering (Note 2) eingestuft, jedoch 50% mit sehr gut (Note 4). In Hellental erhielten 14% der Individuen ein „sehr gut“ im Blütenansatz. Für Vahle wurde eine mittlere Boniturnote von 3,21 und für Hellental von 2,50 ermittelt (Abb. 4.41). Die statistische Auswertung mit dem Chi²-Test bestätigte einen signifikanten Unterschied.

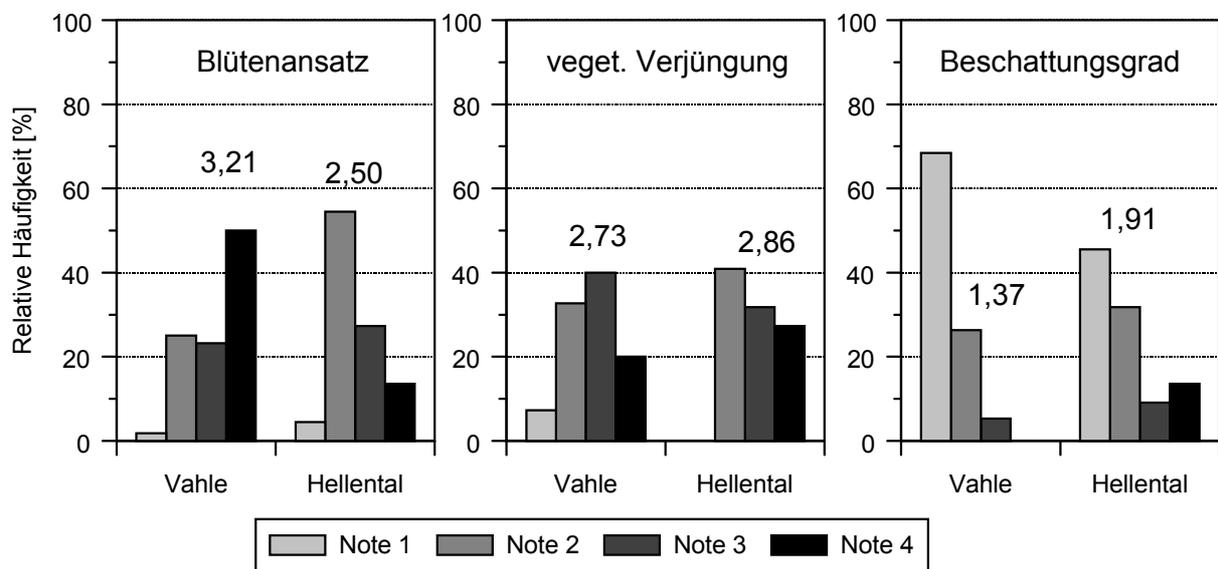


Abb. 4.41: Relative Häufigkeiten [%] der Boniturnoten 1 bis 4 (keine bis sehr starke Ausprägung) von den Parametern Blütenansatz, vegetative Verjüngung und Beschattungsgrad der *In-situ*-ML-Genotypen von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Der Grad der Beschattung bzw. Überschilderung von Vorkommen am Waldrand wurde als potentielle Einflussgröße auf den Blüten- und Fruchtansatz ebenfalls in einem vierstufigem Boniturschema ermittelt. Nahezu 70% der Individuen im Gebiet Vahle wurden gar nicht von benachbarten größeren Sträuchern oder Bäumen beschattet. Hierbei handelte es sich zumeist um Vorkommen in der Feldflur. Im Hellental stockten nur etwa 45% der Individuen völlig frei. 14% waren sogar gänzlich überschildert. Der Grad der Beschattung war im Hellental im Mittel signifikant größer als im Untersuchungsgebiet Vahle (Abb. 4.41).

Der Fruchtansatz der einzelnen Vorkommen wurde in den Jahren 2001 und 2002 direkt ermittelt und wiederum in vier Stufen eingeteilt (kein bis sehr guter Fruchtansatz). Für das erste Untersuchungsjahr 2000 erfolgte nachträglich eine Abschätzung anhand der Menge des erworbenen Saatgutes. Die Einstufung erfolgte in kein, wenig (gering) und genügend (gut) Saatgut (Fruchtansatz) und besteht somit lediglich aus drei Noten.

Bei der Quantifizierung des Fruchtansatzes war die Differenzierung zwischen den Jahren am auffälligsten. Im ersten Jahr der Beobachtungen waren rückblickend besonders in Vahle sehr gute Verhältnisse um Früchte zu ernten. An über 80% der Individuen (Multilocus-Genotypen) in Vahle konnte ausreichend Saatgut gewonnen werden. Lediglich etwa 7% der Individuen hatten keine Früchte angesetzt. Im Hellental waren 18% der Pflanzen ohne Früchte, 46% wurden im Fruchtansatz mit gut (Note 3) bewertet. Die Boniturnoten aus dem Untersuchungsgebiet Vahle sind im Mittel signifikant größer als aus Hellental (Abb. 4.42).

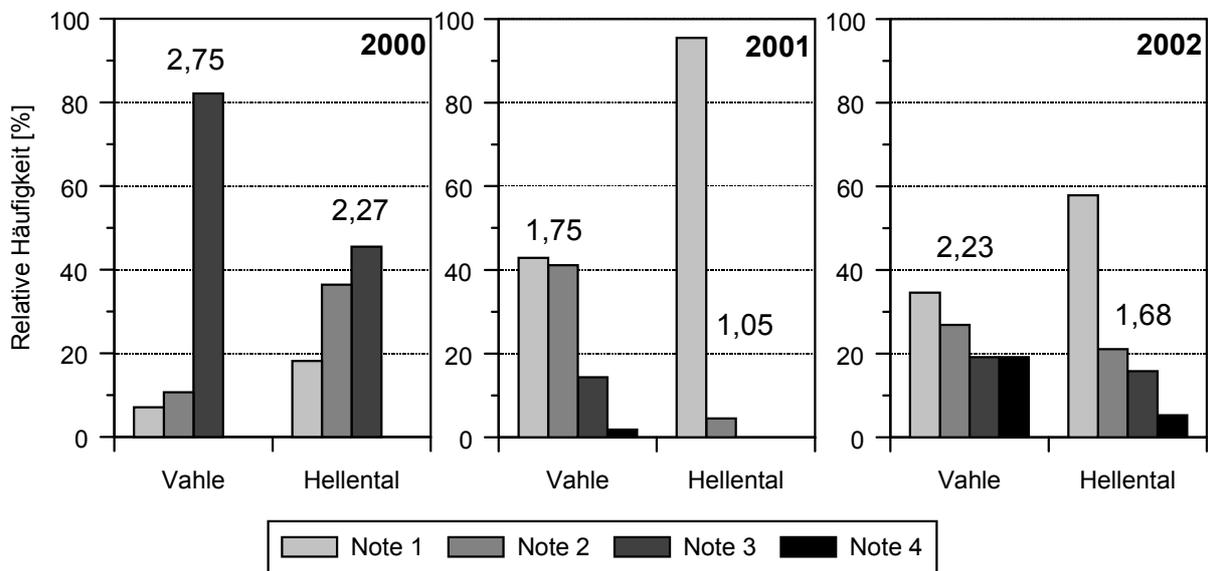


Abb. 4.42: Relative Häufigkeit [%] der Boniturnoten 1 bis 4 (kein bis sehr guter Fruchtansatz) der *In-situ*-ML-Genotypen von *P. spinosa* in den Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental

Im darauf folgenden Jahr 2001 hatten über 95% der *P. spinosa*-Vorkommen im Hellental keine Früchte ausgebildet. Die übrigen Pflanzen trugen nur wenige Früchte. In Vahle betrug der Anteil von Vorkommen ohne Fruchtansatz 43%, 41% der Pflanzen zeigten zumindest einige Früchte. Nur 14% hatten in diesem Jahr in Vahle einen guten Fruchtansatz, ein Individuum wurde mit einem sehr guten Ansatz eingestuft (Note 4). Die mittleren Boniturnoten von beiden Untersuchungsgebieten unterscheiden sich höchst signifikant. Im dritten Jahr der Beobachtungen gab es im Hellental erneut erheblich mehr Pflanzen ohne Früchte (58%) als in Vahle (35%). Hier wurden 19% mit sehr gutem Fruchtansatz beobachtet, im Hellental betrug dieser Anteil nur 5%. Im Mittel errechnete sich für das

Untersuchungsgebiet Vahle ein Wert von 2,23 und für Hellental der Wert 1,68. Der Unterschied ist nach Auswertung mit dem Chi²-Test nicht signifikant.

Betrachtet man den mittleren Fruchtansatz pro Multilocus-Genotyp über die drei Beobachtungsjahre hinweg, so fällt auf, dass es einzelne Genotypen gab, die in keinem Jahr Früchte getragen hatten. Fünf Individuen (8,7%) hiervon entfielen auf das Untersuchungsgebiet Vahle und vier (18,2%) auf das Gebiet Hellental. Der größte Mittelwert wurde mit 3,7 von einem Genotyp aus Vahle erreicht. Der maximale Mittelwert aus Hellental lag bei 2,7 (Abb. 4.40).

Neben den Untersuchungen zur generativen Reproduktion von *P. spinosa* wurde auch der Anteil der vegetativen Vermehrung durch die Wurzelschösslinge bewertet. Die Quantifizierung erfolgte in Anlehnung an den oben beschriebenen vierstufigen Schlüssel (keine bis sehr gute Ausprägung). In Vahle wurden vier Vorkommen ohne vegetative Verjüngung aufgenommen. Hierbei handelte es sich ausnahmslos um junge Anpflanzungen (Genotypen 42-52). Im Hellental zeigten alle Vorkommen eine mehr oder minder starke Ausbreitung über Wurzelschösslinge. Äußere Faktoren, die diese Ausprägungen eventuell beeinflussten, wie beispielsweise Verbiss durch Weidetiere oder angrenzende Bachufer usw. wurden nicht mit in die Bewertung einbezogen. Im Mittel lagen die Werte zwischen 2,73 (Vahle) und 2,86 (Hellental) (Abb. 4.41). Die Differenzierung zwischen den Untersuchungsgebieten ist nicht signifikant.

4.6.2 Potentielle Bestäuber

Über einen Zeitraum von sieben Wochen wurden im Untersuchungsgebiet Vahle unmittelbar vor und während der Blüte von *P. spinosa* 3939 Tiere in Luftklektoren gefangen. Am Tag der ersten Fallen-Entleerung blühte keiner der *P. spinosa*-Sträucher, an dem eine Falle installiert war (Tab. 4.35). Lediglich in unmittelbarer Nachbarschaft von F2 begann ein *P. spinosa*-Individuum mit der Blüte.

Tab. 4.35: Blühzeitpunkte der *P. spinosa*-Individuen mit installierten Luftklektoren auf verschiedenen Standorten (F1, F2, Ü, W1-W5, Abb. 3.3)

Standort	3. Apr	10. Apr	17. Apr	23. Apr	30. Apr	7. Mai	15. Mai
F1					Beginn	Vollblüte	Ende
F2					Beginn	Vollblüte	Ende
Ü			Beginn	Vollblüte	Ende		
W1					Beginn	Vollblüte	Ende
W2				Beginn	Vollblüte	Abklingen	Ende
W3			Beginn	Vollblüte	Ende		
W4				Beginn	Vollblüte	Ende	
W5		Beginn	Vollblüte 1.Strauch	Abklingen	Vollblüte 2.Strauch	Ende	

F – Feld; Ü – Übergang; W - Waldrand

Die Anzahl der gefangenen Individuen blieb bis zum 4. Entleerungstermin trotz einsetzender Blüte gering, was vermutlich auf eine Kälteperiode zurückzuführen war. Erst am 23. April stiegen mit wärmeren Temperaturen die Fangzahlen deutlich an (Abb. 4.43), am Standort W5 wurde mit nahezu 300 Tieren der größte Fang von allen Terminen erzielt. Eine vergleichbar hohe Individuendichte wurde eine Woche später an dem Feldstandort F1 erreicht.

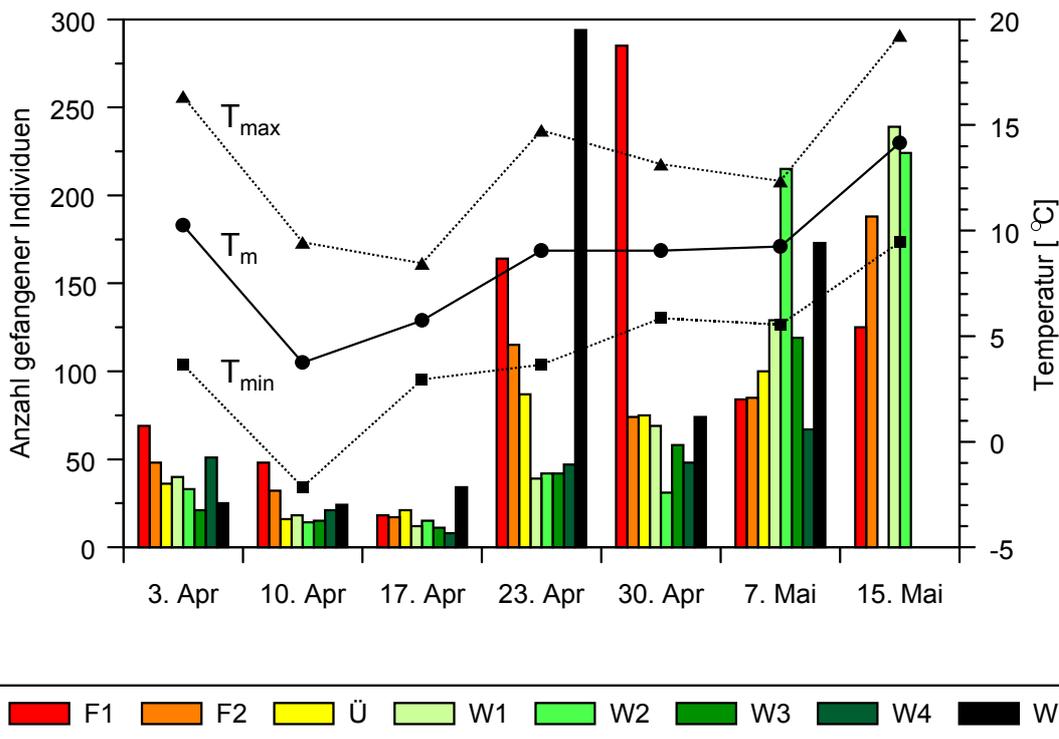


Abb. 4.43: Anzahl gefangener Insekten an den Standorten F1, F2, Ü und W1 bis W5 und mittlere Temperatur der wöchentlichen Fangzeiträume (T_{\max} : mittlere maximale Temperatur, T_{\min} : mittlere minimale Temperatur; T_m : mittlere Tagesmitteltemperatur)

Über den gesamten Untersuchungszeitraum wurden an dem Feldstandort F1 mit 793 Individuen die meisten Tiere gefangen, der Waldstandort W5 hatte mit 624 Individuen die zweit größte Zahl. Vergleichsweise niedrige Fangergebnisse erbrachten die beiden Waldstandorte W3 und W4 mit 266 bzw. 242 Individuen (Abb. 4.44).

Auf allen Standorten bildeten die Dipteren (Zweiflügler) mit 58,2% bis 80,6% die größte Gruppe, eine Ausnahme trat bei W5 auf, an dem die Hymenopteren (Hautflügler) den größten Anteil an den Eklektorfängen aufwiesen. Die Coleopteren (Käfer) waren mit Ausnahme der Standorte Ü, W3 und W5 die zweit stärkste Ordnung, ihr Anteil lag zwischen 9,7% (W1) und 32,1% (F2). Die Hymenopteren bildeten in der Regel die dritt stärkste Gruppe (Abb. 4.44). Daneben wurden Individuen aus elf weiteren Ordnungen beobachtet, wovon die Taxa Araneida (Spinnen), Acarina (Milben) und Collembola (Springschwänze) nicht weiter berücksichtigt wurden.

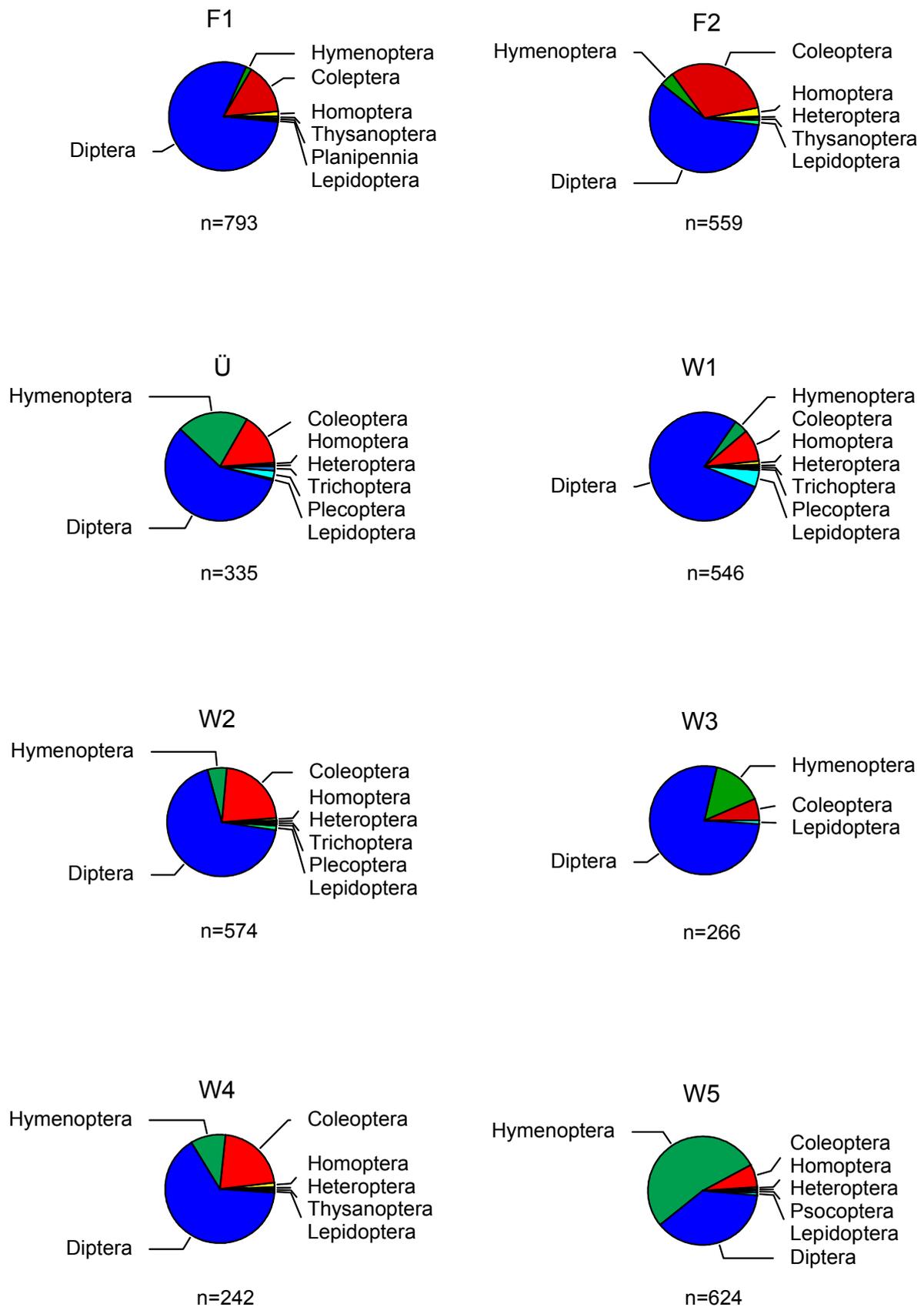


Abb. 4.44: Relativer Anteil der faunistischen Ordnungen aus den Eklektorfängen (alle Termine) an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)

Die drei häufigsten Ordnungen sollen im Folgenden näher betrachtet werden. Von den Coleopteren wurden die meisten Tiere an den beiden Feldstandorten gefangen, eine vergleichbar hohe Individuenzahl wurde noch am Waldstandort W2 erreicht (Tab. 4.36).

Tab. 4.36: Anzahl der Familien und Individuen aus den Ordnungen Coleoptera, Diptera und Hymenoptera von verschiedenen Feld- (F1, F2) und Wald- (W1-W5)Standorten und dem Übergangsbereich (Ü)

Standort	Coleopteren (Käfer)		Hymenopteren (Hautflügler)		Dipteren (Zweiflügler)	
	Anzahl Familien	Individuenzahl	Anzahl Familien	Individuenzahl	Anzahl Familien	Individuenzahl
F1	12	138	6	13	21	516
F2	13	173	6	23	18	319
Ü	9	52	6	70	19	192
W1	10	52	5	22	26	424
W2	16	127	9	32	23	390
W3	8	17	6	39	25	203
W4	11	50	5	24	17	150
W5	9	42	4	326	22	233

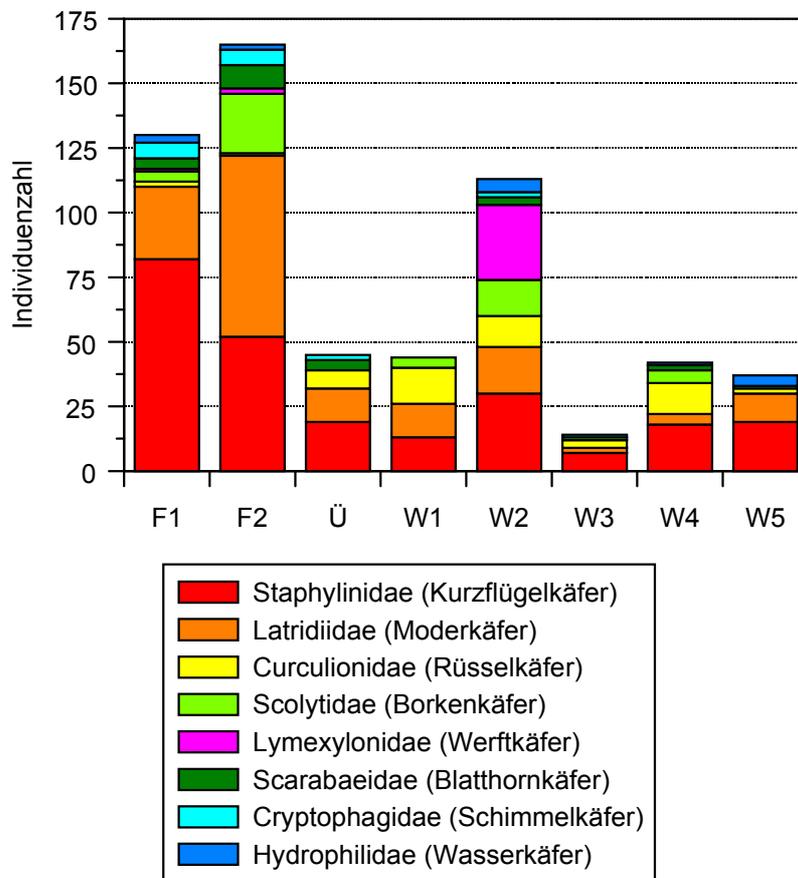


Abb. 4.45: Individuenzahlen der acht häufigsten Coleopteren-Familien an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)

Bei W2 nahm die Familie der Lymexylonidae (Werftkäfer) den größten Anteil ein, an den übrigen Standorten war diese Gruppe bis auf ein bzw. zwei Exemplare an F1 und F2 nicht vertreten (Abb. 4.45). In der Regel dominierten Staphyliniden (Kurzflügelkäfer) und Latridiiden (Moderkäfer). Die größte Diversität wurde mit 16 unterschiedlichen Familien am Waldstandort W2 beobachtet, die niedrigste am Standort W3 (acht Familien) (Tab. 4.36). Die höchste Diversität auf Familien- Ebene wurde bei den Dipteren erzielt. Am Standort W1 wurden Individuen aus 26 verschiedenen Familien bestimmt. Am Standort F1 wurden zwar die meisten Tiere gefangen, diese waren jedoch nur 21 Familien zuzuordnen. W4 hatte mit 17 Familien die geringste Anzahl. Während an F1 die Lestremiiden eine starke Dominanz zeigten, überwogen an W1 die Chironomiden (Zuckmücken) und an W2 die Mycetophiliden (Pilzmücken). An den übrigen Standorten spielten diese Familien eine vergleichsweise untergeordnete Rolle, des Weiteren wurden hier keine stark überlegenen Familien beobachtet (Abb. 4.46).

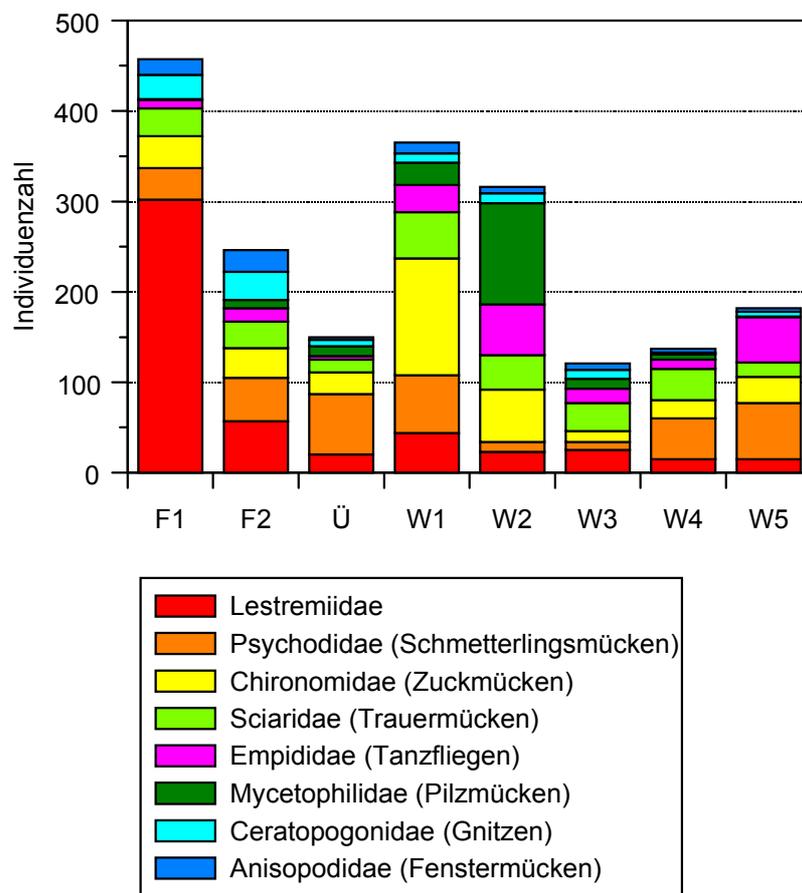


Abb. 4.46: Individuenzahlen der acht häufigsten Dipteren-Familien an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)

In der Gruppe der Hymenopteren waren die Andreniden (Sandbienen) am weitaus häufigsten vertreten. Besonders hervorzuheben ist hierbei der Waldstandort W5 mit über 300 Individuen, bei den übrigen Fängen lag die Gesamtzahl deutlich unter 100 Exemplaren. Die Tenthrediniden (Blattwespen) bildeten die zweit häufigste Familie, sie waren vorzugsweise an den Waldstandorten W1, W2 und W5 anzutreffen. Individuen aus anderen Familien waren nur vereinzelt zu beobachten (Abb. 4.47). W5 hatte zwar die höchste Individuenzahl, jedoch war die Anzahl der vertretenen Taxa mit vier Familien am geringsten. Am Standort W2 wurden in einem zehntel des Fangvolumens neun Familien ermittelt (Tab. 4.36).

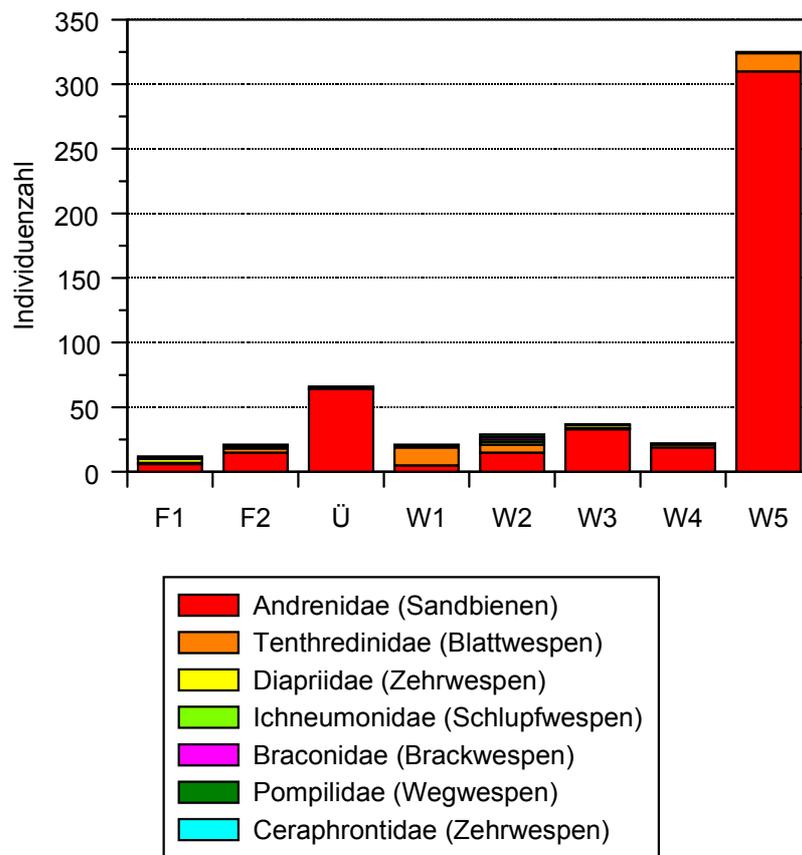


Abb. 4.47: Individuenzahlen der sieben häufigsten Hymenopteren-Familien an verschiedenen Standorten (F1-F2, Ü, W1-W5)

Die große Gruppe der Sandbienen setzt sich aus 12 Arten zusammen. *Andrena haemorrhoa* ist mit einem Anteil von 76% die weitaus häufigste Art, daneben tritt *Andrena helvola* mit 18% auf. Die übrigen Arten liegen bei jeweils etwa 1% (Tab. 4.37).

Tab. 4.37: Art und Anzahl der erfassten Bienen

<i>Familie</i> <i>Art</i>	<i>Anzahl</i>	<i>Anteil [%]</i>
Andrenidae (Sandbienen)		
<i>Andrena chrysoseles</i>	2	0,4
<i>Andrena cineraria</i>	8	1,7
<i>Andrena clarkella</i>	1	0,2
<i>Andrena fucata</i>	1	0,2
<i>Andrena fulva</i>	5	1,1
<i>Andrena haemorrhoa</i>	352	75,5
<i>Andrena helvola</i>	84	18,0
<i>Andrena jacobi</i>	5	1,1
<i>Andrena nigroaenea</i>	1	0,2
<i>Andrena nitida</i>	5	1,1
<i>Andrena subopaca</i>	1	0,2
<i>Andrena synadelpha</i>	1	0,2
Apidae (Echte Bienen)		
<i>Apis mellifera</i> (Honigbiene)	1	-
Anthophoridae (Wespenbienen)		
<i>Nomada bifida</i>	2	-
Megachilidae		
<i>Osmia rufa</i> (Rote Mauerbiene)	2	-

5 Diskussion

5.1 Keimung und Wachstum

Im Keimverlauf von *P. spinosa* und *C. avellana* zeigten die beiden Herkünfte Vahle und Hellental unter gleichen Umweltbedingungen unterschiedliche Keimungsgeschwindigkeiten. Bei beiden Arten setzte die Keimung der Herkunft Vahle tendenziell früher ein und hatte eine stärkere prozentuale Zunahme keimender Samen pro Zeiteinheit.

Unter natürlichen Bedingungen spielt für die Keimung der Temperatureinfluss eine sehr entscheidende Rolle und ist außerdem verbreitungsökologisch bedeutsam. Hinsichtlich ihrer Keimfähigkeit tolerieren Arten mit weitem Verbreitungsgebiet in der Regel eine hohe Temperaturspanne. Prinzipiell nimmt die Keimrate nach Überschreitung einer Minimumtemperatur exponentiell mit der Temperatur zu. Die Keimungsgeschwindigkeit zeigt hierbei häufig einen ökologisch interpretierbaren Zusammenhang mit den klimatischen Bedingungen (LARCHER, 1994). Es ist anzunehmen, dass die Herkünfte des klimatisch günstigeren Standortes Vahle ab einer niedrigeren Temperaturschwelle zu keimen beginnen, die offensichtlich sehr fein abgestimmt und genetisch fixiert ist. Komplizierte thermoregulative Sperrmechanismen sorgen normalerweise dafür, dass die Samen nicht zu ungünstigen Zeiten auskeimen. Die Samen einiger Waldbäume aber auch vieler Rosaceen und anderer Familien keimen daher leichter, wenn sie im angequollenen Zustand längerer Zeit niedrigen Temperaturen oder mildem Frost ausgesetzt waren (LARCHER, 1994). Bei *C. avellana* wurde deshalb eine kontrollierte Kalt-/Nass-Stratifikation im Kühlhaus durchgeführt. Die Direktsaat der *P. spinosa*-Samen im Herbst sollte bei annähernd natürlichen Temperaturbedingungen ebenfalls gute Keimergebnisse liefern. Die Keimung der Samen wird u.a. durch eine harte Schale -wie bei den Nüssen von *C. avellana*- und durch Hemmstoffe -wie sie im fleischigen Mesokarp von *P. spinosa* enthalten sind- verhindert und bedingt so eine Keimruhe. Aus diesem Grund wurden die geernteten *P. spinosa*-Früchte in Wasser angegoren (mazeriert), und ihr Fruchtfleisch anschließend mechanisch entfernt. In der Natur werden die fleischigen Früchte in der Regel von Vögeln gefressen, die das Fruchtfleisch mit den keimhemmenden Substanzen verdauen und den Kern unverdaut wieder ausscheiden. Samen dieser Art keimen i.d.R. sehr ungleichmäßig, so dass über einen längeren Zeitraum jeweils nur kleinere Mengen der Samenreserve auflaufen. Dieser Keimungstypus ermöglicht ein zeitlich gestaffeltes Auflaufen und befähigt damit einen Teil der Nachkommenschaft ungünstiger Witterung und Schädlingskalamitäten zu entweichen (LARCHER, 1994; RAVEN et al., 1987). Bei beiden Arten war die Keimung nach etwa einem Monat nahezu abgeschlossen, hiernach wurden nur noch vereinzelt neue Keimlinge beobachtet. Insgesamt war also der Keimprozess beider Arten relativ zügig und gleichmäßig verlaufen. Pflanzenarten, deren

Populationen etwa in der gleichen Zeit auskeimen, können gerade günstige Keimungsbedingungen rasch ausnutzen. Dieses Verhalten zeigen viele Kräuter, Gräser und vor allem Pioniergehölze wie Pappeln und Weiden (LARCHER, 1994). Dennoch ist für einige *Prunus*-Arten bekannt, dass ihre Samen zum Überliegen neigen und erst im zweiten oder dritten Jahr nach ihrer Absaat keimen (SUSZKA, 1967 zit. in RIEDEL, 1997). Nach KÖPP (1987) muss wegen der stark ausgeprägten Keimhemmung von *P. spinosa*-Samen im ersten Jahr nach Aussaat mit einem schlechten bis mittelmäßigen Keimaufgang gerechnet werden. Wie in der vorliegenden Untersuchung berücksichtigt, kann das Überliegen der Samen aber zum großen Teil verhindert werden, wenn die Früchte kurz vor dem Reifwerden mit grünlich-schwarzer Färbung geerntet werden. Da der Reifeprozess innerhalb der *P. spinosa*-Populationen individuell unterschiedlich fortgeschritten war, konnte aus praktischen Gründen nicht bei jedem Strauch der optimale Reifezustand der Früchte abgepasst werden.

Eine mögliche Ursache für das regelmäßige Überliegen der *P. spinosa*-Samen könnte in der verhältnismäßig späten Fruchtreife liegen. Da bei den meisten *Prunus*-Arten der natürliche Abbau der Keimhemmung mit einer Warmphase beginnt, und die Samen von *P. spinosa* im Jahr ihrer Reife keine Warmphase mehr durchlaufen, benötigen sie unter natürlichen Verhältnissen bis zu ihrer Keimung mindestens eineinhalb Jahre, nämlich den kommenden Winter, den folgenden Sommer und den übernächsten Winter (RIEDEL, 1997). Das Überliegen der *P. spinosa*-Samen war vermutlich auch in der vorliegenden Untersuchung ein Grund für die relativ niedrige Keimrate von durchschnittlich 31% (Herkunft Hellental) bzw. 46% (Herkunft Vahle). RIEDL (1997) erzielte bei *P. spinosa* nach einer 12-monatigen Freilandstratifikation 61-72% Keimerfolg (Freilandaussaat) in Abhängigkeit von der Herkunft des Saatgutes. Die kontrollierte Stratifikation mit 6-monatiger Warm- und ebenso langer Kaltphase sowie einer Intervall-Stratifikation mit abwechselnden Warm- und Kaltphasen erbrachten geringere Erfolge mit Keimraten zwischen 32 und 55%. In Untersuchungen von KÖPP (1987) zeigten die Auflaufergebnisse von *P. spinosa* trotz gleicher Behandlung von einem Jahr zum anderen sehr starke Schwankungen. Kalt-nass-stratifizierte Samen keimten zu 0-76%, gereinigte Samen in Direktsaat keimten zu 0-52%. SCHÖN & SCHMALEN (1992) berichten von gereinigtem, etwa 5 Monate stratifiziertem Saatgut „sehr gute“ Erfolge im Keimerfolg von *P. spinosa* und *C. avellana* im Vergleich mit anderen heimischen Straucharten. In der vorliegenden Untersuchung hatte *C. avellana* mit vorheriger Stratifikation einen eher geringen Keimerfolg von etwa 40%. Nach KRÜSSMANN (1978) zit. in NAMVAR (1986) gehen bei Herbstaussaat bis Anfang Mai etwa 70% der Samen auf. SCHÜTT et al. (1994) berichten von einem Keimerfolg von bis zu 100% bei sofortiger Aussaat. Nach Stratifikation und Frühjahrsaussaat betrug die Keimrate dort noch 58%. HEGI (1981) geht davon aus, dass die Keimfähigkeit von *C. avellana* meist nur bis zum nächsten Frühjahr erhalten bleibt. Dennoch müssten die Nüsse im vorliegenden Fall bis zur Aussaat im März

noch keimfähig gewesen sein, obwohl nach den vorliegenden Angaben zu vermuten ist, dass eine Direktsaat, wie sie bei *P. spinosa* durchgeführt wurde, erfolgreicher gewesen wäre. Für eine gute Keimfähigkeit und Keimkraft ist außerdem die Größe des Samens und die Auffüllung mit Speicherstoffen eine wesentliche Voraussetzung (LARCHER, 1994). Nach russischen Untersuchungen keimen große Nüsse besser als kleine. Sie bringen darüber hinaus kräftigere Sämlinge hervor. COINTAT (1962, zit. in SCHÜTT et al., 1994) empfehlen daher, Nüsse mit einem Durchmesser von über 1,6 cm zur Aussaat zu verwenden. In der vorliegenden Untersuchung lag die durchschnittliche Fruchtgröße bei 1,61 (Hellental) bzw. 1,67 cm (Vahle). Auswertungen von insgesamt 197 Datensätzen zeigten in der Herkunft Vahle eine geringe Korrelationen der mittleren Nussgröße mit der Wachstumsleistung der Sämlinge. Die Sämlinge der Herkunft Hellental waren in ihrer Wachstumsleistung scheinbar völlig unabhängig von ihrer Fruchtgröße (Tab. 5.1). Insgesamt ließen sich keine deutlichen Zusammenhänge von Fruchtgröße und Sämlingswachstum bei *C. avellana* nachweisen.

Tab. 5.1a: Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von *C. avellana*-Früchten und -Sämlingen der Herkunft Vahle

Merkmale	Fruchtgewicht	Fruchtlänge	Fruchtbreite	Fruchtdicke	Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling
Fruchtgewicht	-	-	-	-	-	-
Fruchtlänge	0,52	-	-	-	-	-
Fruchtbreite	0,84	0,26	-	-	-	-
Fruchtdicke	0,81	0,22	0,90	-	-	-
Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	0,35	0,25	0,27	0,29	-	-
Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling	0,26	0,21	0,20	0,27	0,61	-

Tab. 5.1b: Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von *C. avellana*-Früchten und -Sämlingen der Herkunft Hellental

Merkmale	Fruchtgewicht	Fruchtlänge	Fruchtbreite	Fruchtdicke	Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling
Fruchtgewicht	-	-	-	-	-	-
Fruchtlänge	0,49	-	-	-	-	-
Fruchtbreite	0,56	0,35	-	-	-	-
Fruchtdicke	0,59	0,23	0,92	-	-	-
Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	0,21	-0,08	-0,09	-0,05	-	-
Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling	-0,03	-0,06	-0,06	-0,04	0,50	-

In der Herkunft Vahle konnte auch bei *P. spinosa* keine Abhängigkeit zwischen Frucht- bzw. Steinkernmerkmalen und Wuchsleistung nachgewiesen werden. Interessanterweise galt dieser Sachverhalt nicht für die Herkunft Hellental. Hier konnte zum Teil eine mittlere Korrelation zwischen Frucht- und Steinkernmerkmalen und der Pflanzenhöhe einjähriger Sämlinge ermittelt werden. Nach LARCHER (1994) versorgt die Mutterpflanze in Abhängigkeit von den Standortfaktoren (Nährstoffe, Wasser, Licht) die Samen mit Aufbaustoffen und Reserven für die spätere Keimung. Die Ergebnisse legen die Vermutung nahe, dass die Steinkerne aus dem Hellental ein günstigeres Nähr- und Reservestoffpotential aufweisen, dass das Keimlingswachstum in der ersten Vegetationsperiode deutlich gefördert hat. Zwar ist der Standort Hellental aus klimatischer Sicht als weniger günstig einzustufen, jedoch ist dort die Nährstoffversorgung des Bodens aufgrund kleinflächiger Muschelkalkvorkommen besser als in Vahle.

Nach LARCHER (1994) unterliegt die Keimlingsentwicklung außerdem der „pränatalen Beeinflussung“ durch die Mutterpflanze. Hiernach bestimmt der Zustand der Mutterpflanze bereits während der Blütenbildung, insbesondere der Megasporogenese, die Vitalität der Nachkommenschaft. Schwächliche, überalterte oder umweltbelastete Pflanzen können nur wenig entwicklungsfähige oder gar unterentwickelte Samenanlagen ausbilden. Nach der Befruchtung unterliegt auch der Embryo weiterhin dem Einfluss der Mutterpflanze, da er bei diploiden Pflanzen vom triploiden Endosperm (dessen Genom zu 2/3 von der Mutter stammt) und von den Integumenten und der Fruchtwand, die ausschließlich aus mütterlichem Gewebe bestehen, umgeben wird. Auch die mechanischen und chemischen Keimsperrern werden zum überwiegenden Teil von der Mutter geliefert (LARCHER, 1994).

Im vorliegenden Fall wurde auch deutlich, dass die Abhängigkeit der Wuchsleistung von der Steinkerngröße in der zweiten Vegetationsperiode, in der sich die Sämlinge etabliert hatten und die Reserven aufgebraucht waren, geringer wurde (Tab. 5.2).

Auf das Keimprozent hatte die Größe der Früchte oder Steinkerne von *P. spinosa* offenbar keinen Einfluss. In Untersuchungen an kleinen Relikt-Populationen von *Prunus mahaleb* in der Schweiz wurde eine niedrige Keimrate und geringe Viabilität der Samen nachgewiesen. Diese beiden Parameter waren positiv mit der Anzahl an Sonnenstunden korreliert, zeigten aber keine Abhängigkeit von der Höhenlage, Niederschlag, Populationsgröße oder deren Isolation. Dennoch führen KOLLMANN & PFLUGSHAUPT (2001) die geringe Viabilität der Samen auf die kleine Populationsgröße und eine daraus resultierende Inzuchtdepression zurück. Diese Ursache könnte auch für die geringe Keimrate von *P. spinosa* verantwortlich sein, wird aber im vorliegenden Fall für die windblütige *C. avellana* -auch wegen ihrer hohen Abundanz- als eher unwahrscheinlich erachtet.

Tab. 5.2a: Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von *P. spinosa*-Früchten und -Sämlingen der Herkunft Vahle

Merkmal	Fruchtgewicht	Steingewicht	Fruchtlänge	Steinlänge	Keimprozent	Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling
Fruchtgewicht	-	-	-	-	-	-	-
Steingewicht	0,56	-	-	-	-	-	-
Fruchtlänge	0,61	0,53	-	-	-	-	-
Steinlänge	0,60	0,73	0,71	-	-	-	-
Keimprozent	0,15	0,18	-0,04	0,10	-	-	-
Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	0,01	-0,05	0,15	-0,04	0,00	-	-
Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling	0,00	-0,19	-0,05	0,06	-0,07	0,31	-

Tab. 5.2b: Korrelation (Pearson'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Merkmale von *P. spinosa*-Früchten und -Sämlingen der Herkunft Hellental

Merkmal	Fruchtgewicht	Steingewicht	Fruchtlänge	Steinlänge	Keimprozent	Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling
Fruchtgewicht	-	-	-	-	-	-	-
Steingewicht	0,82	-	-	-	-	-	-
Fruchtlänge	0,74	0,44	-	-	-	-	-
Steinlänge	0,84	0,81	0,69	-	-	-	-
Keimprozent	-0,13	0,08	0,06	0,24	-	-	-
Pflanzenhöhe 1-jähr. Sämling	0,61	0,43	0,64	0,63	-0,14	-	-
Pflanzenhöhe 2-jähr. Sämling	0,24	0,29	0,34	0,26	0,34	0,22	-

Die Höhenwuchsleistung der einjährigen *C. avellana*-Sämlinge zeigte zwischen den beiden Herkünften keine Differenzierung. Nach der zweiten Vegetationsperiode war die Herkunft Vahle mit durchschnittlich 61 cm signifikant größer als die Herkunft Hellental (55 cm). Die Wuchsleistung der Herkünfte aus dem Solling ist mit anderen europäischen Herkünften vergleichbar (RUMPF, 2002; SCHÜTT et al., 1994). Bei den *P. spinosa*-Sämlingen war nach beiden Vegetationsperioden die Herkunft Vahle signifikant größer. Die Sprosslänge der einjährigen Sämlinge (52 cm bzw. 58 cm) entspricht in etwa denen aus Untersuchungen von KÖPP (1987) mit im Mittel 48 cm. Im Vergleich der beiden Arten waren die *P. spinosa*-Sämlinge nach einer Vegetationsperiode mehr als doppelt so groß wie die *C. avellana*-Sämlinge. Im zweiten Jahr konnten die *C. avellana*-Sämlinge durch einen stärkeren Höhenzuwachs die Differenz verringern, blieben aber dennoch im Durchschnitt niedriger und damit den jungen *P. spinosa*-Pflanzen unterlegen. Durch die Raumkonkurrenz am natürlichen Standort ist eine frühe und schnelle Wuchsleistung, sowohl des Sprosssystems

als auch der Wurzeln und vegetativer Vermehrungskörper -wie z.B. Ausläufer- für die weitere Existenz des Individuums entscheidend. Jungpflanzen zeichnen sich daher i.d.R. vor dem Erreichen der Blühreife durch ein schnelles Längen- und Dickenwachstum aus (LARCHER, 1994).

Die Tatsache, dass die Herkünfte aus Vahle insgesamt wüchsiger waren als die aus dem Hellental lässt sich nur ansatzweise durch die klimatischen Bedingungen am Herkunftsort erklären. Das Untersuchungsgebiet Vahle zeichnet sich wie bereits erwähnt durch ein milderes Klima mit einer höheren Jahresmitteltemperatur aus. Die Temperatur beeinflusst die Wachstumsaktivität und den Entwicklungsablauf der Pflanzen durch die Wirkung über die Energiebelieferung durch den Betriebsstoffwechsel und die Biosynthesen des Baustoffwechsels. Darüber hinaus steuert sie regulative Vorgänge wie Thermoinduktion und Thermoperiodismus (LARCHER, 1994). Da aber die Jungpflanzen auf der Versuchsfläche alle den gleichen Temperaturbedingungen ausgesetzt waren, ist davon auszugehen, dass die Anpassung der Wuchsleistung an den Herkunftsort genetisch fixiert ist und ihre unterschiedliche Ausprägung somit auch unter homogenen Standortbedingungen zum Ausdruck kommt. Dem höheren Niederschlagsangebot im Hellental schien diesbezüglich nur eine untergeordnete Rolle zuzukommen. PEARCE (1976) zit. in SANTOS et al. (1998) fand heraus, dass bei Kultursorten von *C. avellana* das Wachstum in der linearen Phase von Mitte April bis Mitte Juli genetisch kontrolliert ist.

5.2 Morphologische Variation

Die Früchte und Blätter von *C. avellana* und *P. spinosa* zeigten nach der morphologischen Auswertung zahlreicher Proben eine große Vielgestaltigkeit. Hinsichtlich Form und Größe traten deutliche Unterschiede zwischen einzelnen Sträuchern auf, während innerhalb einer Stichprobe insbesondere die Früchte ein recht ähnliches Erscheinungsbild hatten. In der Gesamtstichprobe variierte die Fruchthöhe bei beiden Arten etwa um den Faktor drei, damit war die größte der untersuchten Früchte etwa dreimal so groß wie die kleinste. Die Steinkerne von *P. spinosa* verhielten sich sehr ähnlich. Die mittlere Höhe der Nussfrüchte variierte je nach Herkunftsgebiet zwischen 16 und 17 mm, sie gleicht damit den Angaben von ROLOFF & BÄRTELS (1996), die von 16-18 mm ausgehen. Bei HEGI (1981) werden die Nüsse von *C. avellana* mit einer Größe von 15 bis 20 mm beschrieben, in Untersuchungen von RUMPF (2002) lagen die Fruchthöhen verschiedener europäischer Herkünfte im Mittel zwischen 16,0 (Bulgarien) und 22,9 mm (Tschechien).

Das Gewicht der Haselnüsse zeigte eine extrem große Spannweite von 0,1 g bis 3,5 g, die neben der unterschiedlichen Fruchtgrößen sicherlich auch auf Hohlkörner zurückzuführen war. Das Auftreten von Hohlkörnern bei *C. avellana* (sog. Blanks) stellt auch ein

wirtschaftliches Problem in Kultivaren dar, das in zahlreichen wissenschaftlichen Abhandlungen untersucht wurde (z. B. LAGERSTEDT, 1977; SILVA et al. 1996). In der Arbeit von RUMPF (2002) variieren die mittleren Fruchtgewichte je nach Herkunft zwischen 1,2 g (Bulgarien) und 3,0 g (Italien). Während HEGI (1981) die Form der Nüsse als breit-eiförmig oder mehr oder weniger gestreckt bezeichnet und ROLOFF & BÄRTELS (1996) die Form lediglich als ei-länglich beschreiben, wurde nach den vorliegenden Untersuchungen eine sehr viel variabelere Fruchtform von *C. avellana* beobachtet (Abb. 4.14), die sich jedoch nur schwer beschreiben oder gar metrisch darstellen lässt. Die Auswertungen beschränkten sich daher weitgehend auf die Längenverhältnisse der drei räumlichen Achsen, die im Mittel eher länglichere als runde Früchte (Verhältnis Dicke bzw. Breite zu Höhe im Mittel zwischen 71 und 85%) mit in der Regel einer breiten (Nussbreite) und einer schmalen Seite (Nussdicke) beschrieben. Daneben wurden aber auch runde oder sogar „abgeflachte“ Formen (Verhältnis Dicke bzw. Breite zu Höhe ist größer als 100%) gefunden. Des Weiteren waren Früchte zu beobachten, die an den Seiten eingebuchtet waren oder an beiden Enden spitz zuliefen (Abb. 4.14). GEITLER (1943) beschreibt die Schmalseite der Nüsse je nach Ausprägung als konkav, gerade oder konvex. Er beobachtete an Wildpopulationen in den nördlichen Kalkalpen eine erhebliche Variation in der Fruchtform und in der Gestalt der Fruchthülle von *C. avellana*. Zur Beschreibung der Formenmannigfaltigkeit spielen nach seiner Ansicht die feinen, nur schwer fassbaren Formunterschiede eine bedeutende Rolle. Schon beim Einsammeln der Früchte beobachtete er, dass „jeder“ Strauch seine besondere Form der Nüsse besaß und billigte jeder Fruchtform ihre „besondere Eigenart“ zu. Wenngleich sich in Wirklichkeit gewisse Typen wiederholten, ließ sich dennoch eine bedeutende Mannigfaltigkeit nachweisen. Die intraindividuelle Variation wurde im Vergleich zur interindividuellen Variation als sehr geringfügig eingeschätzt. Auch bei den vorliegenden Untersuchungen konnte dieser Eindruck augenscheinlich bestätigt werden. Auf Populationsebene wurden durchschnittlich über 98% der aufgetretenen Varianz innerhalb der Herkünfte beobachtet. RUMPF (2002) konnte an Saatgut aus verschiedenen Herkünften aus Italien, Tschechien, der Ukraine und Niedersachsen ebenfalls eine hohe Variabilität der Fruchtmerkmale nachweisen. Die untersuchten morphologischen Merkmale zeigten hierbei keinen geographischen Trend. Jedoch wurde bei einer süditalienischen Herkunft ein deutlich erhöhter Anteil rundlicher Nüsse beobachtet, was nach Meinung des Autors Ähnlichkeiten zu Kultursorten aufzeigt, weil runde Nüsse aufgrund ihrer Attraktivität und besseren Verarbeitbarkeit bei Züchtungsstrategien besonders bevorzugt werden (MEHLENBACHER, 1990 zit. in RUMPF, 2002).

Neben den Wildformen gibt es von dem Genus *Corylus* zahlreiche, meist durch selektierte Klone hervorgegangene Kultursorten, die von GOESCHKE (1887) zit. in HEGI (1981) in sechs Gruppen unterteilt werden. Im Folgenden soll nur auf die von der heimischen *C. avellana* und

den bisweilen kultivierten Arten *C. colurna* L. und *C. maxima* Mill. abgeleiteten Formen näher eingegangen werden. Hierunter fallen die kleinen oder mittelgroßen sog. „Waldnüsse“, die sich von der Stammpflanze *C. avellana* ableiten und in zwei Ordnungen mit runden bzw. rundlichen oder mit länglichen Früchten untergliedert und durch insgesamt 19 Sorten unterschieden werden. Inzwischen hat man in Mitteleuropa Sorten von *C. avellana* mit größeren Früchten gezüchtet, die zum Teil auch mit *C. maxima* gekreuzt wurden (HORA, 1981).

C. maxima ist Stammpflanze der „Lambertsnüsse“ (Syn. Langbartsnüsse), deren Fruchtgröße nach Angaben von ROLOFF & BÄRTELS (1996) 15 bis 25 mm beträgt. *C. maxima* ist wie *C. avellana* in Mitteleuropa mit zahlreichen Fruchtarten seit langer Zeit in Kultur, die Haselnüsse des Handels stammen meist von *C. maxima* (ROLOFF & BÄRTELS, 1996). Bei den sog. „Bastardnüssen“ handelt es sich um Kreuzungen zwischen *C. avellana* und *C. maxima*. Die „Baumhaselnüsse“ werden als ebenfalls klein mit sehr dicker, harter Schale (verholztes Perikarp) beschrieben. Als Stammpflanze gilt *C. colurna*. Eine Kreuzung zwischen *C. colurna* und *C. avellana* wird bei ROLOFF & BÄRTELS (1996) als *Corylus x colurnoides* SCHNEID. angeführt.

Die Steinfrüchte von *P. spinosa* zeigten bei Betrachtung der ganzen Frucht (Steinkern mit fleischigem Mesokarp und Fruchtschale (Exokarp)) aufgrund der kugeligen Gestalt weniger Möglichkeiten zur Formenvielfalt. Die Berechnung der Längenverhältnisse der drei räumlichen Achsen zeigte, dass die Früchte durchschnittlich etwas höher als breit bzw. dick waren, dennoch gab es auch hier Variationen mit länglicheren oder sehr breiten bzw. dicken Formen. Die durchschnittliche Fruchthöhe betrug etwa 12 mm, variierte aber zwischen einzelnen Multilocus-Genotypen zwischen durchschnittlich 7,1 und 15,5 mm. Literaturangaben zur Fruchtgröße liegen zwischen 10 und 15 mm (HORA, 1981; ROLOFF & BÄRTELS, 1996) bzw. 6 und 18 mm (HEGI, 1995). Morphologische Untersuchungen an verschiedenen Varietäten von *P. spinosa* ssp. *spinosa* ergaben Mittelwerte zwischen 12,8 und 14,6 mm (KÖRBER-GROHNE, 1996). NIELSON & OLRİK (2001) untersuchten *P. spinosa*, *P. domestica* ssp. *insititia* (Hafer-Pflaume, Kriechen-Pflaume) sowie deren putative Hybriden und beschrieben die Fruchthöhe von *P. spinosa* mit 11,0 bis 16,6 mm. Während die Fruchtform von *P. spinosa* als rund angegeben wird, hat *P. domestica* ssp. *insititia* einheitlich ovale Früchte mit einer mittleren Höhe zwischen 17,9 und 33,5 mm. Auch in der vorliegenden Arbeit wurden ovale, relativ große Früchte (max. 18 mm) beobachtet, die auf *P. domestica* ssp. *insititia* oder eine putative Hybridform mit *P. spinosa* hindeuten könnten. Die ausgeprägte Tendenz zur Hybridisierung innerhalb der Gattung *Prunus* und den damit verbundenen Konsequenzen wird in Kap. 6.2 näher erörtert werden. Bei den untersuchten Fruchtmerkmalen waren im Mittel 99% der aufgetretenen Varianz auf Unterschiede innerhalb

der Populationen zurückzuführen. Auf Ebene der ML-Genotypen traten dagegen etwa fünfzig Prozent der Varianz zwischen diesen auf.

Die vom Fruchtfleisch befreiten, gereinigten Steinkerne brachten eine enorme Variabilität zu Tage. Sie variierten in Größe, Form und Oberflächenstruktur. Es gab beispielsweise kugelige Steinkerne, die stark an *P. avium* L. erinnerten, mehr oder weniger abgeflachte, einspitzige oder zweispitzige Formen -ähnlich *P. domestica* L.- sowie kaum oder stark skulpturierte Oberflächen mit unterschiedlichen Mustern. In HEGI (1995) werden die Steinkerne als „fast kugelig, mehr oder wenig doppelspitzig, meist rau, netzadrig oder pockennarbig, an der Rückenfurche mit schräg gestellten Kammstrichen“ beschrieben. Die Kombinationsmöglichkeiten dieser Ausprägungen gaben jedem ML-Genotyp -noch viel ausgeprägter als es in der vorliegenden Arbeit bei *C. avellana* beobachtet wurde- die von GEITLER (1943) beschriebene Eigenart bzw. den speziellen Typus. Augenscheinlich war auch hier die intraindividuelle Variation im Vergleich mit der interindividuellen Variation als verhältnismäßig gering einzuschätzen. In der Regel waren deutlich über 50% der aufgetretenen Varianz auf Unterschiede zwischen den ML-Genotypen zurückzuführen. Im Rahmen einer Diskriminanzanalyse wurden 54% aller untersuchten Steinkerne aus dem Untersuchungsgebiet Hellental (n=932) anhand ihrer morphologischen Merkmale ihrem tatsächlichen ML-Genotyp, von dem sie gesammelt wurden (aus n=18), zugeordnet. Dabei ist zu berücksichtigen, dass feinere Unterschiede, wie z.B. die Oberflächenmuster, wegen ihrer schwierigen Erfassung und Beschreibung nicht in die Analyse eingeflossen sind. 97% der ermittelten Varianz der Steinkern-Parameter trat innerhalb der Populationen Vahle und Hellental auf.

Die mittlere Höhe der Steinkerne variierte zwischen den einzelnen Genotypen von 7,2 mm bis 12,2 mm, der Mittelwert lag bei etwa 9 mm. Verschiedene Varietäten von *P. spinosa* ssp. *spinosa* werden mit durchschnittlich 8,9 bis 10,1 mm angegeben (KÖRBER-GROHNE, 1996). Untersuchungen an *P. spinosa* in Dänemark ergaben Steinkernhöhen von 6,6-10,6 mm. Die Steinkerne der nah verwandten *P. domestica* ssp. *insititia* haben nach NIELSON & OLRİK (2001) eine Höhe von 11,1 bis 16,0 mm und sind eher spitz zulaufend und abgeflacht im Gegensatz zu den dicken, runden Steinkernen von *P. spinosa*.

Auch HEGI (1995) beschreibt *P. spinosa* als äußerst variable Art, die nur schwer systematisch zu untergliedern ist. DOMIN (1945) zit. in HEGI (1995) unterscheidet aufgrund von Frucht- und Kernmerkmalen beispielsweise 6 Unterarten mit jeweils zahlreichen Varietäten. Der Versuch, die Art überwiegend anhand der Steinkerne systematisch zu ordnen hat bislang nach Ansicht von HEGI (1995) keine befriedigende Lösung gebracht, letztlich bleibt aber dennoch von Interesse, dass der Steinkern von *P. spinosa* in ähnlicher Weise wie der von *P. domestica* variiert.

Die Ergebnisse der blattmorphologischen Untersuchungen an den unter einheitlichen Standortbedingungen gezogenen Nachkommenschaften zeigten eine mit den fruchtmorphologischen Merkmalen der *In-situ*-Populationen vergleichbar hohe Variabilität. Die Blätter wurden an jeder Pflanze aus der gleichen Region entnommen, um intraindividuelle Unterschiede auszuklammern und ein einheitliches Entwicklungsstadium zu garantieren. Dennoch traten hier vermutlich Unterschiede auf, da einige Pflanzen ein intensiveres Wachstum zeigten als andere. Hieraus lässt sich wahrscheinlich auch die sehr hohe Spannweite der Blattgröße von *C. avellana* (Länge: 16-121 mm) ableiten. Bei einigen Pflanzen wurde auch ein vorübergehender Wachstumsstopp, wahrscheinlich ausgelöst durch ungünstige Witterungsbedingungen, beobachtet. Die unmittelbar vor diesem Zeitpunkt gebildeten Blätter blieben klein, während später – unter günstigeren Wachstumsbedingungen - wieder größere Blätter gebildet wurden. Literaturangaben zur Blattlänge von *C. avellana* liegen zwischen 50 und 130 mm, Angaben zu Breite betragen 60-100 mm (HEGI, 1981; HORA, 1981; ROLOFF & BÄRTELS, 1996; SCHÜTT et al., 1994). Die durchschnittliche Blattgröße betrug in den vorliegenden Untersuchungen etwa 77 mm (Länge) x 66 mm (Breite) und bewegte sich damit eher im unteren Bereich der Literaturangaben. RUMPF (2002) ermittelte an Sämlingspopulationen unterschiedlicher europäischer Herkünfte durchschnittliche Spreitenlängen von 73-84 mm und Breiten von 71-85 mm.

Der Abstand des Stielansatzes zur maximalen Spreitenbreite gibt ansatzweise Auskunft über die Blattform, ist jedoch auch erheblich von der Blattgröße abhängig. Die ermittelten Werte variierten hier zwischen 4 und 70 mm und lagen im Mittel bei etwa 32 mm. An verschiedenen europäischen Herkünften wurden mit durchschnittlich 31-37 mm sehr ähnliche Werte ermittelt (RUMPF, 2002).

Ebenfalls sehr variabel gestaltete sich die Ausprägung der Spreitengrundlappen, die Spanne reichte von (nahezu) nicht existent bis zu einer Länge von 34 mm und einer Breite von 45mm. Vergleichbares galt für die Spreitenspitze, die im Extremfall gar nicht vorhanden war oder eine Länge von maximal 25 mm erreichte. Die Varianz der Blattmerkmale trat im Mittel zu 99% innerhalb der Herkünfte auf.

HEGI (1981) beschreibt die Blattform von *C. avellana* als „meist rundlich-verkehrt-eiförmig, am Grunde etwas herzförmig, am oberen Ende in ein mehr oder weniger ausgeprägtes Spitzchen vorgezogen,...grob doppelt gesägt“. Andere Beschreibungen lauten ähnlich. In den vorliegenden Untersuchungen wurden hiervon jedoch einige, stark abweichende Formen beobachtet, darunter Blätter mit nahezu glattem Rand, einer extrem runden oder länglichen Form und ein verkehrt-herzförmiges Blatt, das wenig an *C. avellana* erinnert (Abb. 4.22). Hierbei ist zu berücksichtigen, dass die blattmorphologischen Untersuchungen bereits an 1-jährigen Sämlingen durchgeführt wurden. Gelegentlich treten besonders an sehr jungen

Pflanzen Abweichungen von der artspezifischen Blattmorphologie auf. KLEINSCHMIT et al. (1995) zeigten in Untersuchungen an *Quercus robur* L. und *Q. petraea* (MATT.) LIEBL., dass sich die Blattmorphologie juveniler Individuen von der adulter Bäume unterschied. Eine vom normalen Typ stark differierende Blattform charakterisiert jedoch *C. avellana* f. *heterophylla* LOUD.. Die im Englischen als „cutleaves“ bezeichneten Blätter sind schmaler, tief eingeschnitten und stärker gezähnt als die ursprüngliche Form. MEHLENBACHER & SMITH (1995) fanden in Kreuzungsversuchen heraus, dass diese Eigenschaft durch ein rezessives Allel vererbt wird.

Von besonderem Interesse war in der vorliegenden Arbeit die rote Blattfarbe einiger Pflanzen aus den angezogenen Nachkommenschaften. Keiner der Muttersträucher zeigte diese Ausprägung. Dieser Sachverhalt wird in Kap. 5.5 ausführlicher diskutiert werden. Des Weiteren konnte ein Sämling mit panaschierten Blättern beobachtet werden. Ob es sich hierbei um eine spontane Mutation oder um eine Einkreuzung der Zuchtform „albo-variegata“ handelt, bleibt unklar. Da *C. avellana* „albo-variegata“ aber selten kultiviert wird, liegt die Vermutung nahe, dass es sich eher um eine Mutation handelt. Ein weiterer Sämling konnte, vermutlich ebenfalls bedingt durch eine Mutation, gar kein Chlorophyll ausbilden und hatte völlig weiße Blätter. Nachdem die Nährstoffe des Samens aufgebraucht waren, ging der Sämling mit etwa 8 cm Pflanzhöhe ein.

Auch bei *P. spinosa* gestaltete sich die Blattmorphologie sehr variabel. Die absoluten Spreitenlängen variierten etwa um den Faktor 4, der Durchschnitt lag in Abhängigkeit von der Herkunft zwischen 35,9 und 40,6 mm. Die mittlere Blattlänge einzelner Nachkommenschaften variierte zwischen 28 und 61 mm. Untersuchungen an *P. spinosa* in Dänemark ergaben eine vergleichsweise geringe mittlere Blattlänge zwischen 24 und 39 mm (NIELSON & OLRİK, 2001). Die Blattproben wurden dort in der Mitte der einjährigen Triebe gewonnen, dieses Verfahren gleicht der hier angewendeten Methode, differiert aber im Alter der Sträucher. Auch die klimatischen Bedingungen an den Wuchsorten sind nicht vergleichbar und können somit eine Ursache für die unterschiedlichen Blattgrößen sein. Angaben zur Blattlänge von anderen Autoren bewegen sich zwischen 30-40 mm (ROLOFF & BÄRTELS, 1996) bzw. 20-40(-50) mm (HEGI, 1995).

Der Abstand des Stielansatzes zur maximalen Spreitenbreite variierte etwa um den Faktor 6. Der Blattstiel war maximal 11 mm lang, im Minimum betrug die Stiellänge 1 mm, so dass einige Blätter weniger gestielt, sondern vielmehr sitzend ausgeprägt waren. Durchschnittlich waren über 95% der ermittelten Varianz auf Variationen innerhalb der Populationen zurückzuführen.

Im Allgemeinen werden die Blätter in der Literatur als elliptisch-eiförmig bis länglich lanzettlich beschrieben (HEGI, 1995), hiervon wurden keine extremen Abweichungen beobachtet. Eine von grün abweichende Blattfarbe trat ebenfalls nicht auf, obwohl

Gartensorten mit roten („purpurea“) oder weiß gescheckten Blättern („variegata“) bekannt sind (HEGI, 1995).

Ähnlich wie bei der Durchführung der Fruchtbonitur hätte man die Analyse der Blattmorphologie noch intensiver durchführen können, um tatsächlich alle charakteristischen Merkmale zu erfassen und zu beschreiben. Beispielsweise traten Unterschiede in der Festigkeit (ledrig-hart bis flaumig-weich) der Blätter auf, doch auch hier wäre die Erfassung und Zuordnung zu bestimmten Boniturnoten schwierig gewesen. Um im Rahmen der Möglichkeiten dieses Projektes zu bleiben, wurde sich auf die einfacher zu ermittelnden Merkmale beschränkt, die für die Fragestellung zudem als ausreichend erachtet wurden.

5.3 Phänologische Variation

Der Vegetationsabschluss von *P. spinosa* zeigte zwischen einzelnen Pflanzen teilweise große Unterschiede. Beim Vergleich von Einzelstrauchabsaaten lag die Variationsbreite ermittelter Rangzahlen nach der Methode von SPETHMANN bei bis zu 23 Tagen. In der Herkunft Hellental wurde auf der Versuchsfläche darüber hinaus eine früher einsetzende Knospenanlage beobachtet. Im weiteren Verlauf konnte die Herkunft Vahle durch einen insgesamt zügigeren Vegetationsabschluss die Herkunft Hellental aber in der Ausbildung der Knospen einholen.

Im Allgemeinen stellen sich die Pflanzen im Ablauf von Wachstum und Entwicklung auf den jahreszeitlichen Periodismus der Einstrahlung, der Tageslänge, der Temperatur und der Niederschläge flexibel ein. Bei vielen Baumarten – darunter Birke, Pappel, Weide, Buche, Eiche und Ahorn - werden die Laubverfärbung und der Laubabwurf durch Kurztage vorbereitet. Wenn dann ein Absinken der Temperatur unter einen Schwellenwert zwischen 10 und 5°C eintritt, wird das Abschlussverhalten eingeleitet (LARCHER, 1994; MORGENSTERN, 1996). Der Vegetationsabschluss zeigt meist ein deutlich klines Variationsmuster, das eng mit der geografischen Breite korreliert ist (DARLINGTON & MATHER, 1949 zit. in KLEINSCHMIT et al. 1996a). Bei ähnlicher Tageslänge ist mit Zunahme der Höhenlage ein früherer Abschluss zu beobachten (MORGENSTERN, 1996; KLEINSCHMIT et al. 1996b). Auch in der vorliegenden Untersuchung zeigte die Sämlingspopulation der höher gelegenen Herkunft Hellental einen früher einsetzenden Vegetationsabschluss, was auf ein sehr fein abgestimmtes ökotypisches Variationsmuster hindeutet. Ähnliche Ergebnisse lieferten Herkunftsversuche mit Eschen aus zahlreichen westdeutschen Herkünften, an denen teilweise extreme Unterschiede im Abschlussverhalten auf kurzer Distanz festzustellen waren (KLEINSCHMIT et al., 1996b). Untersuchungen an Fichtenherkünften machten deutlich, dass im Norden angebaute Herkünfte aus dem Süden ihre Anpasstheit an eine längere Vegetationsdauer nicht

„aufgeben“ und wesentlich später abschließen als autochthone Populationen (MÜNCH, 1923 zit. in RUMPF, 2002).

Bei *C. avellana* wurde während der Abschlussbonitur das Wiederaufbrechen bereits angelegter Knospen beobachtet. Normalerweise werden gegen Ende des Sommers in den Achseln der Blätter Seitenknospen angelegt und der Sprossscheitel bildet sich zur Winterknospe um. Damit sie bei kurzfristig einsetzender Wärme vor dem Winter nicht wieder austreiben, werden in der Regel die Knospen noch vor Laubabwurf hormonell stillgelegt. Im typischen Verlauf beginnt die Ruhigstellung mit einer „Vorruhe“, die durch kürzer werdende Tage und ein Absinken der Nachttemperaturen unter 5°C eingeleitet wird. Während der sog. „Vollruhe“ ab November oder Dezember können die Pflanzen nicht durch vorübergehende Erwärmung aktiviert werden (LARCHER, 1994). Im vorliegenden Fall konnten während der Vorruhezeit die Knospen der meisten Sämlinge offensichtlich nicht ausreichend stillgelegt werden, so dass ein Neuaustrieb bei einsetzenden günstigeren Witterungsbedingungen stattfand. Dieser Neuaustrieb könnte auch als verspäteter Johannistrieb interpretiert werden. Von Interesse bleibt dennoch, dass die Herkunft Vahle für dieses Phänomen anfälliger war als die Herkunft des klimatisch ungünstigeren Standortes Hellental. In der Regel ist für den Beginn des Austriebes das Überschreiten spezifischer Temperaturschwellen, wobei Luft- und Bodentemperaturen regelmäßig einen jeweils spezifischen Grenzwert überschreiten müssen, entscheidend (LARCHER, 1994). Häufig liegt die Temperaturschwelle für das Öffnen der Knospen bei 6-10°C, bei Gebirgspflanzen um 0-6°C. Das notwendige regelmäßige überschreiten einer bestimmten Schwellentemperatur kann auch als Erreichen bestimmter Temperatursummen gedeutet werden. Hiernach treiben Herkünfte mit zunehmender geographischer Breite oder Höhenlage des Herkunftsortes bei niedrigerer Temperatursumme aus als solche aus tieferen Lagen oder südlicheren Breiten (MORGENSTERN, 1996). In der vorliegenden Untersuchung genügte den meisten Pflanzen der niedriger gelegenen Herkunft Vahle für den Austrieb eine geringere Temperatursumme als jenen aus dem Hellental, was im Gegensatz zu den eben beschriebenen Erkenntnissen steht. Wahrscheinlich reichte die geringe Höhendifferenzierung nicht aus, um dieses typische Variationsmuster zu zeigen. Vielmehr scheint es sinnvoll, dass wegen des größeren Spätfrosttrisikos im Hellental die Pflanzen erst nach Erreichen höherer Temperatursummen austreiben. In Eschen-Herkunftsversuchen konnte ebenfalls kein klares Variationsmuster im Austrieb erfasst werden. 40% der aufgetretenen Variation war dennoch auf die geographische Länge als einzige Einflussgröße zurückzuführen. In Deutschland war die Variation des Austriebes aber deutlich ökotypisch und kleinräumig wechselnd. Auch bei anderen phänotypischen Merkmalen war neben dem Auftreten von gewissen geographischen Trends eine starke ökotypische Differenzierung auffallend (KLEINSCHMIT et al., 1996b). Nach SAUER et al. (1973) und TEISSER DU CROS & THIEBAUT (1988) unterliegt der

Austriebzeitpunkt der Fichte (*Picea abies*) und Buche (*Fagus sylvatica*) einer starken genetischen Kontrolle.

Das Austriebsverhalten von *P. spinosa* zeigte im Vergleich mit dem Vegetationsabschluss weniger stark ausgeprägte individuelle Unterschiede, dennoch reichte die Variationsbreite zwischen einzelnen Nachkommenschaften bis zu 20 Tagen. In Untersuchungen von RUMPF (2002) war das Ausmaß an beobachteter Variation beim Vegetationsabschluss von *C. avellana* ebenfalls deutlich größer als beim Austrieb. Ähnlich wie bei *C. avellana* setzte bei *P. spinosa* der Austrieb in der Herkunft Vahle signifikant früher ein als in der aus dem Hellental. Aus den gewonnenen Daten ergab sich für beide Arten eine (für *P. spinosa* 2 Tage) längere Vegetationszeit in der Herkunft Vahle.

Die Anpassung des phänologischen Verhaltens an das Regionalklima ist für die Pflanzen von existentieller Bedeutung. Ein sehr früher Austrieb führt unter bestimmten Standortbedingungen ebenso wie ein später Abschluss zu wiederholten Frostschäden, die bereits bei leichten Schäden zu einer Schwächung, geringerem Wachstum und damit zu Konkurrenznachteilen führen können. Im Extremfall können die Schäden zum Absterben der Bäume und Sträucher führen. Auf der anderen Seite kann ein später Austrieb bei gleichzeitig frühem Abschluss ebenfalls zu einem Nachteil führen, da die Vegetationszeit verkürzt und das Wachstum im Vergleich zu den standörtlichen Möglichkeiten reduziert wird (KLEINSCHMIT et al., 1996a). Auch in zahlreichen anderen Untersuchungen ist besonders auffällig, dass bei den meisten Waldbaumpopulationen die sehr hohe Variation phänotypischer Merkmale auf dem Individualniveau um ein Vielfaches größer sein kann als zwischen Populationsmittelwerten. Im Allgemeinen kann die beobachtbare Variation als Ergebnis der natürlichen Auslese aus der am Standort zur Verfügung stehenden Mannigfaltigkeit unter den dort herrschenden ökologischen Bedingungen interpretiert werden. Je nachdem, wie günstig oder ungünstig die Bedingungen für die Phänotypen einer Art sind, bleibt ein mehr oder minder großer Ausschnitt der genetischen Variation der Art am Wuchsort erhalten und wird dort von den ökologischen Bedingungen modifiziert (KLEINSCHMIT et al., 1996a).

5.4 Isoenzymatische Variation

Bevor Aussagen zur genetischen Variation von Populationen anhand von Isoenzymen zulässig sind, muss eine eindeutige Beziehung zwischen den beobachteten, putativen Isoenzym-Phänotypen und ihren kodierenden Genen nachgewiesen werden. Von ROVIRA et al. (1993) lagen für *C. avellana* bereits Vererbungsanalysen zu 10 Isoenzym-Genorten vor. Ergänzend wurden in der vorliegenden Untersuchung die noch nicht überprüften Genorte ADH-A und SKDH-A untersucht. Die Vererbungsanalyse des Genortes ADH-A ergab für die Variante A1A3 bei zwei von vier Nachkommenschaften signifikante Abweichungen von den

zu erwarteten Häufigkeiten. Für das Ergebnis der Vererbungsanalyse war die geringe Stichprobengröße der Nachkommenschaften von im Mittel etwa 17 Sämlingen sicherlich nachteilig. Idealerweise sollten von jeder auftretenden heterozygoten Variante die Aufspaltung von etwa 100 Nachkommen überprüft werden. Darüber hinaus setzte sich bei den frei abgeblühten Sträuchern die Pollenwolke sicherlich nicht, wie im theoretischen Idealfall angenommen, aus gleichen Anteilen der verschiedenen Allele zusammen, was die erwarteten Häufigkeiten aber gerade ausmacht. Über kontrollierte Kreuzungen könnten diese Bedingungen besser erfüllt werden, allerdings mit erheblich größerem Kosten- und Zeitaufwand. Bei der Beurteilung der Versuchsdurchführung bzw. angewendeten Stichprobengröße bleibt zu berücksichtigen, dass die Durchführung von Vererbungsanalysen nicht primäres Ziel dieser Arbeit war. Dennoch sollte auch erwähnt werden, dass Abweichungen von der Mendelschen Aufspaltung schon häufig in Pflanzengenen beobachtet wurden. ZAMIR & TADMOR (1986, zit. in ROVIRA et al., 1993) schätzen anhand von Daten von Linse (*Lens* MILL.), Paprika (*Capsicum*) und Tomate (*Lycopersicon* MILL.), dass 13% der Gene in intraspezifischen Kreuzungen und 54% in interspezifischen Kreuzungen ungleich aufspalten. Als mögliche Ursache dieser Abweichungen werden in der Regel Selektionsprozesse während der Pollination bis hin zur Keimung des Samens angegeben. Ebenfalls nicht auszuschließen ist, dass im vorliegenden Fall eine oder gar mehrere Bedingungen für die zu testende Hypothese verletzt wurden (s. Kap. 3.6.3). Die Analyse des Genotyps A2A3 des selben Enzymsystems erbrachte bei keiner der untersuchten Nachkommenschaften eine signifikante Abweichung von den erwarteten Häufigkeiten. Insgesamt lieferten die Ergebnisse deutliche Hinweise auf eine codominante Einzellocus-Vererbung der betrachteten Isoenzym-Phänotypen und damit auf ihre Eignung als Genmarker; sie sollten jedoch an anderer Stelle mit einem größeren Stichprobenumfang erneut überprüft werden.

Bei *P. spinosa* existierten Vererbungsanalysen für die Genorte 6-PGDH-A und -B, IDH-A und PGI-B (LEINEMANN, 2002), sie wurden in der vorliegenden Arbeit für diese und weitere Genorte nach der Methode von LEINEMANN (2002) fortgeführt. Die Ergebnisse zeigten eine gute Übereinstimmung der beobachteten und erwarteten Häufigkeiten, lediglich in zwei Fällen trat ein signifikanter Unterschied bei jeweils einer Nachkommenschaft auf. Hierunter fiel die Variante 2223 des putativen Genortes MDH-A. Ein Grund für die Abweichung bei dieser Variante könnte die recht schwierige Interpretation der Elektromorphe sein. Wegen des stark anfärbenden Schattenbandes wurde das Hybridband von A2 und A3 vollständig überlagert. Zudem färbte das Allel, welches bei Triplex-Heterozygoten nur einmal ausgeprägt ist (hier A3), häufig nur sehr schwach an, so dass es gelegentlich nach dem Abbruch des Färbevorgangs noch nicht sichtbar war. Trotzdem konnte man in der Regel die Variante A2223 bestimmen, da die Bande von A2 auch im Verhältnis zum Schattenband weniger

intensiv erschien als bei A2222. Die zweite nachgewiesene Abweichung trat am Genort LAP-A beim Genotyp 2223 an einer von drei untersuchten Nachkommenschaften auf. Die genetische Kontrolliertheit dieser putativen Genorte konnte somit an dieser Stelle nicht zweifelsfrei nachgewiesen werden. Die Eignung der übrigen Genorte als genetische Marker gilt anhand der vorliegenden Ergebnisse und der Untersuchungen von LEINEMANN (2000) als gesichert.

Sowohl für die Identifizierung der Isoenzym polymorphismen als auch den Vergleich der aufgetretenen genetischen Varianten konnte bei *C. avellana* neben der Arbeit von ROVIRA et al. (1993) auf Arbeiten verschiedener anderer Autoren zurückgegriffen werden. AHMAD et al. (1987) und TODOROVIC (1989) nutzten Isoenzymanalysen zur Identifikation von Arten innerhalb der Gattung *Corylus*. Im Mittelpunkt der Untersuchungen an *C. avellana* stand jedoch bislang die intraspezifische Identifizierung von Kultursorten, die hauptsächlich in den Anbaugebieten in Südeuropa (TRUCO et al., 1989; Solar et al., 1997; ROVIRA, 1997) und den USA (CHENG et al., 1990) durchgeführt wurde.

Die untersuchten *C. avellana*-Sträucher aus dem Solling zeigten bei dem Enzymsystem ADH eine polymorphe Aktivitätszone mit insgesamt drei Allelen (A1-A3). RUMPF (2002) konnte in seinen Untersuchungen an Herkünften aus Italien, Tschechien, der Ukraine und Niedersachsen ein weiteres seltenes Allel A4 in zwei italienischen Populationen nachweisen, das in den putativ heterozygoten Individuen A3A4 anzutreffen war. Weitere vergleichbare Ergebnisse lagen für ADH nicht vor, da in den meisten Fällen mit jungem Blattmaterial gearbeitet wurde, in dem ADH nicht aktiv und damit nicht nachweisbar ist. Das Enzymsystem AAT (früher GOT) zeigte zwei polymorphe Aktivitätszonen, die schon von TRUCO et al. (1989), SOLAR et al. (1997) und ROVIRA et al. (1993) beschrieben wurden. In den Untersuchungen von ROVIRA et al. (1993) zeigte der anodal gelegene Genort A jedoch keine Variation. Am Genort B wurden wie bei TRUCO et al. (1989) zwei Allele beobachtet. SOLAR et al. (1997) erreichten mit der von ihnen angewandten Methode eine nur unzureichende Auftrennung der Banden, so dass lediglich die Ansprache von zwei Aktivitätszonen möglich war. CHENG et al. (1990) berichten von einer Aktivitätszone in Kathodennähe. Bei MDH konnten in den vorliegenden Untersuchungen drei Aktivitätszonen ermittelt werden, wovon MDH-A und MDH-C mit jeweils zwei Allelen Variation zeigten. TRUCO et al. (1989), ROVIRA et al. (1993), ROVIRA (1997) und CHENG et al. (1990) hingegen beschrieben von ebenfalls drei Genorten nur MDH-A als polymorph mit zwei Allelen. SOLAR et al. (1997) fanden mittels Polyacrylamid-Gelelektrophorese sogar fünf Aktivitätszonen, von denen sie zwei als polymorph charakterisierten. Am Genort MDH-C konnte das seltene Allel C2 in nur drei heterozygoten Individuen beobachtet werden. RUMPF (2002) konnte das in seinen Untersuchungen ebenfalls seltene Allel C2 in zwei italienischen Herkünften und in einer ukrainischen Herkunft nachweisen. Im Enzymsystem 6-PGDH trat in zwei Zonen Aktivität

und Variation auf. In den Arbeiten von ROVIRA et al. (1993) und CHENG (1990) zeigte nur 6-PGDH-B mit drei Allelen Variation während TRUCO et al. (1989) und SOLAR et al. (1997) ebenfalls zwei polymorphe Genorte mit zwei bzw. drei Allelen beschrieben. 6-PGDH-A hatte hier die beiden Varianten A2 und A3, TRUCO et al. (1989) und RUMPF (2002) fand in ihren Arbeiten darüber hinaus das seltene Allel A1. Der Genort 6-PGDH-B zeichnete sich durch eine relativ hohe Variation mit drei Allelen (B2-B4) aus, wie sie bereits bei RUMPF (2002) beschrieben wurden. Während ROVIRA et al. (1993) und TRUCO et al. (1989) ebenfalls nur drei Allele nachweisen konnten, beobachtete RUMPF (2002) in seinen Untersuchungen ein viertes Allel B1. Unklar blieb bislang, ob die in den zitierten Arbeiten verwendeten Allelbenennungen bei 6-PGDH-B tatsächlich die selben Allele beschreiben, da sich ihre Häufigkeiten in den untersuchten Teilpopulationen bzw. Kultivaren stark unterscheiden. Letztlich könnte nur ein gemeinsamer Elektrophoreselauf mit den beschriebenen Genotypen die Aufklärung über eine Übereinstimmung der beobachteten Isoenzym-Phänotypen bringen. Die Benennung der Allele richtete sich in dieser Untersuchung nach der Arbeit von RUMPF (2002), da die Analysen unter den selben Untersuchungs- und Laborbedingungen durchgeführt wurden und die gemeinsame Identität der Allele als gesichert anzusehen ist.

Bei SKDH wurde in den untersuchten Populationen aus dem Solling eine Aktivitätszone mit vier Varianten (A1-A3, A5) beobachtet. RUMPF (2002) fand in einer niedersächsischen und einer ukrainischen Herkunft ein sehr seltenes Allel A4. CHENG et al. (1990) berichten von zwei aktiven Zonen in jungem Blattmaterial. Besonders hervorzuheben ist, dass sich bei SKDH alle Varianten als Doppelband darstellten, in denen ein Schattenband nahezu die gleiche Intensität in der Anfärbung zeigte. Solche nicht genetisch kontrollierten Artefakte können durch ein Zusammenwirken von durch Homogenisierung freigesetzten Zellbestandteilen und Enzymmolekülen entstehen. Bei Pflanzengewebe sind im Homogenat Wechselwirkungen zwischen Phenolen und Proteinstrukturen bekannt (LOOMIS & BATTLE, 1966; FERET & BERGMANN, 1976 zit. in TUROK, 1995). GILLET & HATTEMER (1989) berichten in diesem Zusammenhang von post-translationalen Modifikationen der Enzym-Phänotypen. Das Enzymsystem PGI wies zwei polymorphe Aktivitätszonen PGI-B und -C auf, wovon nur PGI-B mit drei Allelen in der Auswertung berücksichtigt wurde. PGI-A war als monomorph einzustufen. TRUCO et al. (1989), ROVIRA et al. (1993) und CHENG (1990) berichten ebenfalls von einer monomorphen Zone A und zwei weiteren polymorphen Zonen mit zwei und drei Allelen.

Bei der tetraploiden *P. spinosa* wurde bei den meisten Enzymsystemen aufgrund des Polyploidiegrades eine Vielzahl von Elektromorphen beobachtet, was die Identifizierung von Isoenzym-Polymorphismen teilweise erschwerte. Dieses Problem tritt jedoch in der Regel bei allen polyploiden Organismen auf, insbesondere wenn es daneben zur Ausbildung überlappender Aktivitätszonen, Interlocus-Hybridbändern oder post-translationalen

Modifikationen kommt. Das Enzymsystem IDH zeigte im vorliegenden Fall eine gut anfärbende Aktivitätszone A mit drei Allelen und eine in der Regel schwach angefärbte monomorphe Zone in Kathodennähe. LEINEMANN (2000) berichtet in seinen Untersuchungen ebenfalls von einem Genort IDH-A mit drei Allelen und einer zweiten Aktivitätszone, die erst nach einigen Stunden Anfärbung erscheint. Die Analyse des Systems 6-PGDH ließ auf zwei Aktivitätszonen mit dazwischenliegendem Hybridband schließen. Interlocus-Hybridbänder wurden bei 6-PGDH auch an Mais und Buche beobachtet (verschiedene Autoren zit. in GILLET & HATTEMER, 1989). Der Genort 6-PGDH-A verfügte neben drei sicher zu trennenden Varianten über eine vermutlich vierte Variante zwischen A1 und A2, die in der vorliegenden Arbeit zusammen mit A2 angesprochen wurde. Da LEINEMANN (2000) in seiner Arbeit diese beiden Varianten unterscheidet, kommt es zu einer abweichenden Benennung der Allele:

Benennung nach LEINEMANN	neue Benennung
A1	A1
A2	A2
A3	A2
Nicht gezeigt	A3

In Ergänzung zu den Untersuchungen von LEINEMANN (2000) konnte ein weiteres Allel A3 angesprochen werden, das eine geringere Mobilität aufwies als das häufige Allel A2 (bzw. Allel A3 nach Leinemann (2000)). Auch bei 6-PGDH-B wurde ein weiteres Allel gefunden, dass in den Untersuchungen von LEINEMANN (2000) nicht angesprochen wurde:

Benennung nach Leinemann	neue Benennung
Nicht gezeigt	B1
B1	B2
B2	B3

MDH war bei *P. spinosa* das Enzymsystem mit den meisten Anfärbungen. Es setzte sich aus bis zu drei polymorphen Aktivitätszonen sowie einem Interlocus-Hybridband und vermutlich einem Schattenband zusammen. Hybridbänder wurden bei MDH ebenfalls für Kiefern- und Fichtensamen von verschiedenen Autoren (zit. in GILLET & HATTEMER, 1989) beschrieben. MDH-A und -B zeigten insgesamt sieben Varianten. Die dritte Aktivitätszone färbte nur gelegentlich mit unterschiedlicher Intensität an. LEINEMANN & BERGMANN (2000) fanden heraus, dass nur Antherengewebe und Pollen weit entwickelter Blütenknospen von *P. spinosa* diese zusätzliche MDH-Zone aufweisen, die sehr wahrscheinlich von einem weiteren MDH-Locus kodiert wird. Die Enzymsysteme ADH und LAP hatten jeweils einen polymorphen Genort (ADH einen weiteren monomorphen Genort) mit 3 bzw. vier Varianten. Unterschiedlich intensive Anfärbungen einiger Elektromorphe aus verschiedenen

Blütengewebe deuten bei ADH vermutlich auf ein stark aktiviertes Gen mit erhöhter Transkriptionsrate oder auf zusätzlich transkribierte Gene mit gleicher Wanderungsgeschwindigkeit hin (LEINEMANN & BERGMANN, 2000).

Im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete im Solling zeigte sich bei *C. avellana*, dass insgesamt drei Allele unterschiedlicher Genorte in der kleineren Population im Hellental nicht nachweisbar waren. Die scheinbar geringere genische Vielfalt, die in der Regel als ein Maß für das Anpassungspotential einer Population gesehen werden kann (STARKE, 1993), ist hier vermutlich auf die kleinere Stichprobengröße zurückzuführen, da statistische Auswertungen mit dem χ^2 -Test keine signifikanten Abweichungen der Allelhäufigkeiten an den betreffenden Genorten ergaben. Die Gesamtdifferenzierung δ_T des Genpools, die das Ausmaß der genetischen Variation innerhalb der Population charakterisiert, sowie die Genpooldiversität (\bar{v}) unterschieden sich zwischen beiden Untersuchungsgebieten nur sehr geringfügig. Die Gesamtdifferenzierung des Genpools betrug 21,4 bzw. 22,0%, die Genpooldiversität lag zwischen 1,27 und 1,28. Verglichen mit anderen europäischen *C. avellana*-Herkünften liegen die Werte im mittleren Bereich (δ_T Genpool: 16,0%-30,6%, \bar{v} : 1,18-1,44; RUMPF, 2002). Zwischen den Populationen Vahle und Hellental betrug der Genpoolabstand d_o lediglich 2,6%. In Untersuchungen von RUMPF (2002) betrug der genetische Abstand zwischen zwei *C. avellana*-Populationen in Niedersachsen (Hänigsen und Einbeck) 9,3%. In Paarvergleichen anderer europäischer Herkünfte hatte eine süditalienische Herkunft mit 14,6% den größten Genpool-Abstand zu einer weiteren italienischen Herkunft (Piemonte).

Bei *P. spinosa* konnten in der ebenfalls kleineren Population im Hellental sogar fünf Allele nicht nachgewiesen werden, was vermutlich ebenfalls an der kleineren Stichprobe lag. Bis auf eine Ausnahme traten keine nachweisbaren Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen den Populationen der Untersuchungsgebiete Vahle und Hellental auf. Leider liegen für *P. spinosa* keine vergleichbaren Untersuchungen mit Isoenzymen vor. Lediglich in einem naturnahen Gehölzvorkommen von 250 m Länge wurde im Raum Göttingen die genetische Variation innerhalb des Vorkommens mittels Isoenzymen untersucht. Aus 89 Proben konnten lediglich fünf verschiedene Multilocus-Genotypen von *P. spinosa* unterschieden werden. Dabei zeigten die Genotypen räumliche Zusammenhänge, die auf eine starke Beteiligung vegetativer Reproduktion hindeuteten (LEINEMANN et al., 2002). Ähnliche Ergebnisse wurden in der vorliegenden Untersuchungen u. a. an einem alten Feldgehölz von etwa 450 m Länge entlang eines Hohlweges im Untersuchungsgebiet Vahle ermittelt. Am östlichen Wegrand wurden 6 ML-Genotypen (Nr. 23 bis 28) und am westlichen Wegrand 8 ML-Genotypen (Nr. 29 bis 36) ermittelt. Zur Verdeutlichung ist anzumerken, dass in den Heckenzügen beider Untersuchungen *P. spinosa* von anderen Strauch- und Baumarten in ihrer Ausdehnung unterbrochen wurde.

Populationsgenetische Untersuchungen an Chloroplasten-DNA von *P. spinosa* zeigten eine hohe Diversität innerhalb und zwischen Populationen von sieben europäischen Vorkommen (Spanien, Frankreich, Italien, Deutschland (Kelheim), Schweden und Schottland). Der größte Anteil der Diversität war innerhalb der Populationen zu finden. Die Differenzierung zwischen den Populationen war vergleichsweise niedrig. In 12% der gesamten cpDNA wurden insgesamt 44 Mutationen nachgewiesen, die sich über 24 Haplotypen verteilten. Vier der Haplotypen wurden in zwei oder mehr Populationen gefunden, die übrigen kamen nur einmalig vor. Sechs der sieben untersuchten Populationen waren polymorph, alle polymorphen Populationen hatten neben den gemeinsamen immer private Haplotypen. Ferner wurde eine Beziehung zwischen den Populationen und ihrer geografischen Herkunft ermittelt. In zwei großen Clustern differierten nordeuropäische Populationen (Schweden, Schottland) mit einem Verschiedenheitsgrad von 70% von den übrigen Populationen. Die Differenzierung basierte hauptsächlich auf einer höheren Variation innerhalb der südeuropäischen Herkünfte (MOHANTY et al., 2000). Eine zweite Analyse mit cp-DNA an 25 Herkünften aus ganz Europa bestätigte, dass der größte Anteil der aufgetretenen Diversität innerhalb der Populationen lokalisiert ist. Verglichen mit anderen Waldbaumarten war die Differenzierung zwischen den Populationen gering. Untersuchungen von cp-DNA an 97 Pflanzenarten zeigten zwischen Populationen eine durchschnittliche Diversität von $G_{ST}=0,70$, bei *P. spinosa* ermittelten MOHANTY et al. (2002) einen Wert von 0,33. Die deutsche Herkunft Kehlheim wies die größte Anzahl Haplotypen auf und hatte zusammen mit jeweils einer Population aus Frankreich und Russland auch die meisten privaten Haplotypen (MOHANTY et al., 2002).

Sowohl für die Gattung *Prunus* (REYNDERS-ALOISI & GRELLET, 1994; CASAS et al., 1999; UEMATSU et al., 1991) als auch für *Corylus* (GALDERISI et al., 1999) existieren zur Ermittlung genetischer Variation weitere Untersuchungen auf DNA-Ebene. Zur Unterscheidung von Kultursorten kamen insbesondere RAPD-Marker zur Anwendung, die unter den DNA-Techniken eine relativ einfache Methode darstellen. GALDERISI et al. (1999) weisen in ihren Untersuchungen jedoch ausdrücklich auf eine starke Einschränkung in der Anwendbarkeit von RAPDs hin, die vor allem auf eine schlechte Reproduzierbarkeit zurückzuführen ist. RAPDs gelten als extrem abhängig von den experimentellen Bedingungen; als kritische Faktoren werden insbesondere die Qualität und Quantität der template DNA, die Quelle der DNA-Polymerase und die Bedingungen während der Amplifikation angeführt. Des Weiteren liegt ein entscheidender Nachteil darin, dass homozygote und heterozygote Individuen bei diesen sog. dominanten Markern nicht unterschieden werden können.

Eine andere Methode zur Identifizierung genetischer Variation mit guter Reproduzierbarkeit bietet die Analyse von Mikrosatelliten oder SSRs (Simple Sequence Repeats). Für die notwendigen spezifischen PCR-Primer ist allerdings die Kenntnis der flankierenden

Sequenzen Voraussetzung, ihre Entwicklung ist aufwendig und für die meisten wirtschaftlich wenig bedeutenden Arten zu kostenintensiv (GALDERISI et al., 1999). Die ebenfalls aufwendige RFLP-Technik wurde bei der Gattung *Prunus* für phylogenetische Untersuchungen an ribosomaler DNA und Chloroplasten-DNA angewendet (REYNDERS-ALOISI & GRELLET, 1994; UEMATSU et al., 1991). Diese Organellen-DNA ist oft phylogenetisch stark konserviert und wird im Gegensatz zur Kern-DNA meist uniparental vererbt (RIESEBERG & SOLTIS, 1991 zit. in VORNAM, 1993). Die bei der RFLP-Technik verwendeten Restriktionsendonukleasen finden an der hochmolekularen DNA häufig so viele Schnittstellen, dass nach der elektrophoretischen Auftrennung aufgrund der dichten Bandenfolge Unterschiede zwischen Individuen nicht sichtbar sind. Daher bedient man sich der Southern-Blot-Analyse, in der ein kleines Fragment klonierter und radioaktiv markierter DNA („probe“) eingesetzt wird. Die „probe“ hybridisiert nur mit solchen Fragmenten der geschnittenen DNA, die homologe Sequenzen enthalten. Im Vergleich mit der Isoenzym-Analyse ist diese Technik erheblich komplizierter, zeitaufwendiger und teurer, was sie für viele Laboratorien unbrauchbar macht (SCHAAL et al., 1991). Da für Untersuchungen zur genetischen Variation von Populationen ein großer Probenumfang erforderlich ist, ist diese Fragestellung mit der RFLP-Technik nicht zu bewältigen (VORNAM, 1993).

Wenngleich die beobachtbare Variation bei Proteinmarkern nicht so umfassend wie bei DNA-Markern ist, gelten diese bei Vorliegen einer hinreichenden Anzahl polymorpher Genorte trotzdem als sehr aussagefähig und reflektieren häufig die genetische Variation im gesamten Genom (SCHAAL et al., 1991). Dagegen sind insbesondere bei Fragen nach der Differenzierung von Populationen hypervariable Marker wie DNA-Fingerprints eher weniger nützlich, da jedes Individuum ungeachtet seiner Herkunft eine einmalige Ausprägung besitzt (GILLET, 1993). In den letzten Jahren war die Analyse von Isoenzymen die vorherrschende Technik, um genetische Variation zu ermitteln. Insbesondere bei nicht kultivierten Arten trug sie wesentlich zum Verständnis genetischer Strukturen und Prozesse bei. Trotz ihrer Einschränkungen und der fortschreitenden Entwicklung von DNA-Methoden ist sie heute noch oft die beste und schnellste Methode zur Ermittlung genetischer Variation und bietet einen idealen Kompromiss zwischen Daten-Qualität und technischer Zugänglichkeit (SCHAAL et al., 1991).

Bei der Berechnung und Interpretation isoenzymatischer Parameter bleibt dennoch zu berücksichtigen, dass generell nur ein geringer Teil der Isoenzyme nachweisbar ist. Aufgrund des degenerierten genetischen Codes führt nicht jede Mutation zu einer Veränderung der Aminosäuresequenz im Polypeptid. Darüber hinaus betreffen nicht alle Aminosäuresubstitutionen die fünf ladungsfähigen Aminosäuren, die in der Lage sind, die Molekülladung zu verändern. Wahrscheinlichkeitsberechnungen haben ergeben, dass unter der Annahme gleicher Anteile aller 64 Triplets in einem Gen und zufälliger Verteilung

von Punktmutationen über einem DNA-Abschnitt lediglich ca. 30% aller Nukleotidsubstitutionen zu einer Änderung der Nettoladung eines Polypeptids führen. Das bedeutet, dass nur 30% aller Gene eines Genlocus mittels Elektrophorese nachweisbar sind (HATTEMER et al., 1993).

Eine bedeutende Überlegenheit bieten die Isoenzyme jedoch in der kodominanten Ausprägung ihrer Allele. Dies ermöglicht die Ansprache heterozygoter Individuen und das Erkennen beider Allele eines diploiden Organismus. Der mittlere Heterozygotiegrad der Individuen einer Population dient als wichtiger Gradmesser für ihre Anpassungsfähigkeit (STARKE, 1993). Viele Enzym-Genloci nehmen darüber hinaus eine zentrale Stellung im Stoffwechsel ein, so dass Mutationen zu einer Verminderung der Viabilität bzw. Reproduktionsfähigkeit ihrer Träger führen können. Diese Beeinträchtigungen sind im Allgemeinen aber nicht sehr drastisch, so dass die Träger der verschiedenen, an einem Enzym-Genlocus möglichen Genotypen unter normalen Bedingungen alle lebensfähig sind (HATTEMER et al., 1993). Diese beobachtbaren Funktionsgene stellen somit einen kleinen Ausschnitt aus der gesamten funktionellen Information dar. Nicht-funktionelle Marker (z. B. von nicht-kodierenden DNA-Abschnitten) werden von der natürlichen Auslese dagegen meist nicht direkt betroffen, was zur Folge hat, dass sie per se nichts über die Anpassungsfähigkeit einer Population aussagen (GILLET, 1993).

Der entscheidende Vorteil bei der Anwendung von Proteinmarkern liegt in der relativ einfachen und vergleichsweise kostengünstigen Durchführung der Analysen. Mit der in den vorliegenden Untersuchung verwendeten Methode können mit einem Stärkegel in einem Elektrophorese-Lauf bis zu 40 Proben an 5 Enzymsystemen untersucht werden. Häufig genügt bereits die Verwendung von Rohhomogenaten, die aus einer geringen Menge eines beliebigen Gewebetyps mit etwas Pufferlösung hergestellt werden.

Die Stärkegel-Elektrophorese war bis zur Einführung von Polyacrylamid über viele Jahre das am meisten verwendete Trennverfahren in Medizin, Biochemie, Biologie, Land- und Forstwirtschaft. Da mit Polyacrylamidgelen die Auflösung bei vielen Enzym- und Proteinsystemen erhöht werden konnte, wurde in der Biochemie, Pflanzenphysiologie und Molekularbiologie die Stärkegel-Elektrophorese fast völlig verdrängt. Trotzdem wird aufgrund ihres hohen analytischen Potentials und dem nicht-toxischen Trägermaterial die Stärkegel-Elektrophorese heute noch vor allem in der Populationsgenetik, Evolutionsbiologie und Systematik gern angewendet (BERGMANN, 1993; BERGMANN et al., 1994). Eine Überprüfung von BERGMANN (1993) in publizierten Arbeiten (*Genetics, Heredity, Evolution*) ergab, dass 1992 nahezu 80% der Autoren die Stärkegel-Elektrophorese gegenüber der Polyacrylamid-Gelelektrophorese favorisierten.

5.5 Reproduktion und Genfluss

Bei der Reproduktion eukaryotischer Pflanzen ist grundsätzlich zwischen der vegetativen (asexuellen) und generativen (sexuellen) Fortpflanzung zu unterscheiden. Die vegetative Fortpflanzung, wie sie von *P. spinosa* durch Polykormie (Sprosskoloniebildung) realisiert wird, beruht auf Mitose und Zellteilung und führt zu erbgleichen Nachkommen. Die generative Regeneration ist durch Syngamie und Meiose charakterisiert, was zur Durchmischung des elterlichen Erbgutes (Rekombination) und folglich zur Ausbildung erbungleicher Nachkommen führt (SITTE et al., 1991). Beide Fortpflanzungsweisen wurden in der vorliegenden Arbeit an *P. spinosa* untersucht. Alle natürlichen *P. spinosa*-Vorkommen zeigten eine mehr oder minder starke vegetative Ausbreitung. Auf einer Skala von 1 bis 4 (keine bis sehr starke Ausprägung) erreichten die beiden Populationen Vahle und Hellental mittlere Boniturnoten von 2,7 bzw. 2,9, was insgesamt auf eine starke vegetative Reproduktion hindeutete. Dabei gab es keine Differenzierung zwischen den beiden Untersuchungsgebieten. Auch HEGI (1995), YEBOAH & WOODDEL (1987), NOCENTINI & MORI (1991), GUITIAN et al. (1993) UND LEINEMANN et al. (2002) weisen bei *P. spinosa* auf eine ausgeprägte Fähigkeit zur vegetativen Reproduktion durch Wurzelschösslinge hin, die als Sprossknospen endogen im Perikambium älterer Wurzeln entstehen (KÖRBER-GROHNE, 1996). Durch die Sprosskoloniebildung erreicht *P. spinosa* eine mittlere Einwanderungsgeschwindigkeit von bis zu 0,5 m pro Jahr (SCHREIBER, 1993; WILMANN, 1975, 1989; HARD, 1976 (beide zit. in SCHREIBER, 1993), auf sehr fruchtbaren Standorten beträgt die Einwanderungsgeschwindigkeit bis zu 1 m pro Jahr (SCHREIBER, 1993). NOCENTINI & MORI (1991) fanden heraus, dass die Pflanzen zunächst den verfügbaren Raum (proportional zu ihrem Potential) besetzten und dann erst die Lücke zwischen der Mutterpflanze und dem am weitesten entfernten Spross ausfüllen. Die alljährliche Bildung von Wurzelschösslingen führt dabei zu einer ungleichen Altersstruktur der Klone.

Da Polykormie unter den Holzgewächsen selten zu finden ist (KÖRBER-GROHNE, 1996), verhilft diese Strategie *P. spinosa* zu einem großen Konkurrenzvorteil. Den mit der Mutterpflanze verbundenen und von ihr versorgten Tochter-Teilindividuen wird die kritische Phase der Keimung erspart. Bereits im ersten Jahr setzt ein kräftiges Wachstum ein, das ein Durchbrechen der Streudecke ermöglicht (SCHREIBER, 1993).

In der vorliegenden Untersuchung zeigte die vegetative Reproduktion von *P. spinosa* keine Abhängigkeit von den standörtlichen Strahlungsverhältnissen. Die aufgenommenen Parameter Beschattung und Exposition zeigten keine oder eine nur sehr geringe Korrelation mit der Polykormonbildung (Tab. 5.3).

Tab. 5.3: Korrelation (Spearman'sche Korrelationskoeffizienten) verschiedener Reproduktionsparameter von *P. spinosa*

Merkmale	Blütenansatz	Fruchtansatz 2000	Fruchtansatz 2001	Fruchtansatz 2002	Veget. Reproduktion	Beschattung	Exposition
Blütenansatz	-						
Fruchtansatz 2000	0,34	-					
Fruchtansatz 2001	0,33	0,35	-				
Fruchtansatz 2002	0,53	0,40	0,36	-			
Veget. Reproduktion	0,11	-0,01	-0,25	-0,03	-		
Beschattung	-0,41	-0,27	-0,38	-0,47	0,00	-	
Exposition	0,38	0,28	0,37	0,44	-0,14	-0,72	-

Die sehr schwache positive Korrelation zwischen Blütenansatz und Polykormonbildung lässt sich eventuell auf den Vitalitätsgrad der Pflanzen zurückführen. Fruchtansatz und Polykormonbildung waren zwar auch nur gering, aber stets negativ korreliert. SCHREIBER (1993) beobachtete an zur Polykormonbildung befähigten Gehölzen in der Regel ein stetiges, kräftiges Wachstum mit meist reichlicher Blüten- und Fruchtbildung der älteren Teil-Individuen. Dagegen sehen JAKUCS (1970, 1972) und FÖRSTER (1975) (zit. in SCHREIBER, 1993) die Polykormonbildung eher als ein Zeichen geringer Vitalität, die häufig mit einer Verminderung oder sogar dem Ausbleiben der generativen Phase verbunden ist. KINGSOLVER (1986, zit. in MENGES, 1991) fand heraus, dass das klonale Wachstum von *Yucca glauca* negativ mit dem Fruchtansatz korreliert ist, wodurch bei geringer Bestäuber-Leistung Schwankungen in der Populationsdynamik ausgeglichen werden können.

Im Gegensatz zu *P. spinosa* ist *C. avellana* nicht zur Polykormie befähigt, und kann daher auch nicht vegetativ in unbesetzte Räume einwandern. Trotzdem besitzt sie eine sehr gute Regenerationsfähigkeit durch reichlich Stockausschläge, die jedoch nur an der Stammbasis entstehen (SCHÜTT et al., 1994).

Die generative Reproduktion wurde bei *P. spinosa* sowohl an Blütenmerkmalen als auch an der Fruktifikation untersucht. Der Blütenansatz erhielt auf einer Skala von 1-4 (keine bis sehr starke Ausprägung) im Mittel Boniturnoten von 2,5 bzw. 3,2, wobei die Pflanzen der Population Vahle einen signifikant stärkeren Blütenansatz bei insgesamt geringerer Beschattung zeigten. Beide Merkmale waren negativ miteinander korreliert ($r=-0,41$) (Tab. 5.3). Auch bei *C. avellana* wurde in Untersuchungen von BERGOUGNOUX et al. (1978) und DIMOULAS (1979) (zit. in GERMAIN, 1994) ein starker Einfluss der Strahlungsintensität bei der Induktion weiblicher Blüten nachgewiesen. Zweige, die beschattet waren, hatten

durchschnittlich 1,5 bis 3 mal weniger weibliche Inflorescenzen als Zweige unter reichlich Lichteinfluss.

Bei *P. spinosa* unterschieden sich beide Populationen auch im Zeitpunkt ihrer Blüte. Die Population Hellental erreichte bei durchschnittlich 0,7°C geringerer Tagesmitteltemperatur im betreffenden Zeitraum das Stadium der Vollblüte sechs Tage später als die Population Vahle. Die verzögerte Entwicklung im Hellental ist in erster Linie sicherlich auf die dort ungünstigeren klimatischen Bedingungen, die sich u.a. aus einer niedrigeren Jahresmitteltemperatur, eine länger anhaltende Schneedecke im Spätwinter und späten Nachtfrösten im Frühjahr ergeben, zurückzuführen (vgl. Tab. 2.1). YEBOAH & WOODDELL (1987) beobachteten an *Rubus fruticosus* L. bei Beschattung der Pflanzen einen späteren Beginn der Blüte im Vergleich mit frei stehenden Individuen; der Zeitpunkt der Vollblüte unterschied sich zum Teil beträchtlich. Daher könnte auch der durchschnittlich höhere Beschattungsgrad im Hellental zur Verzögerung der Blüte beigetragen haben. Nach GUITIAN et al. (1993) existiert bei *P. spinosa* eine Verzögerung im Blühbeginn entlang eines Süd-Nord-Gradienten bei geringer Meereshöhe. So liegt im spanischen Andalusien die Blühperiode von *P. spinosa* zwischen Januar und März, im Nordwesten der Iberischen Halbinsel findet die Blüte im März statt und in Südengland startet sie im März/April und erreicht ihren Höhepunkt gegen Ende des Monats April. In den Jahren 2001 und 2002 begann die Blüte in den Untersuchungsgebieten im Solling Ende April, hatte ihren Höhepunkt Anfang Mai und endete in der Mitte dieses Monats. Die vergleichsweise späte Blüte im Solling ist vermutlich auf die größere Höhenlage ü. NN zurückzuführen. GUITIAN et al. (1993) konnten auch eine starke Abhängigkeit des Blühzeitpunktes von der Höhenlage nachweisen. Ob die beträchtliche phänologische Variation in Abhängigkeit von der Höhe ü. NN auf genetischen Differenzierungen zwischen Populationen beruht, war bislang nicht bekannt. Die vorliegenden isoenzymatischen Untersuchungen konnten bei vergleichsweise geringen Höhenunterschieden zwischen beiden Untersuchungsgebieten diesbezüglich keine Hinweise erbringen. Im Vergleich beider Populationen ist das Hellental durch eine nördlichere Lage und größere Höhe ü. NN charakterisiert, beide Parameter haben vermutlich zur Verzögerung der Blüte beigetragen.

Auch bei *C. avellana* wird von einer großen Variabilität hinsichtlich der Blütezeit berichtet, diese variiert zwischen einzelnen Pflanzen, Regionen und Beobachtungsjahren. Darüber hinaus konnten sehr hohe Korrelationen in Abhängigkeit von der Höhenlage, Hangneigung und räumlich-klimatischen Mustern nachgewiesen werden (PUPPI & ZANOTTI, 1994).

Bei *P. spinosa* vergingen vom Beginn der Blüte eines Klons bis zum vergilben bzw. braun werden der Stigmata etwa zwei Wochen (Tab. 4.35). GUITIAN et al. (1993) ermittelten in Spanien eine ähnliche Blühdauer von im Mittel 12,3 Tagen pro Pflanze. Die Blühdauer

einzelner Blüten betrug durchschnittlich 2,7 Tage und ist damit verglichen mit anderen Sträuchern relativ kurz (GUITIAN et al., 1993).

Im Gegensatz zu anderen Rosaceen ist *P. spinosa* nicht zur Apomixis befähigt und benötigt zur Fruktifikation bestäubende Insekten (GUITIAN et al., 1993). Die radiären, weißen Blüten mit einfacher „bowl“ (Napf/Schalen-) Form werden in der Regel von Generalisten besucht, was prinzipiell zur Förderung des Genflusses beiträgt (YEBOAH & WOODDELL, 1987). Unter dem Begriff Genfluss versteht man im Allgemeinen das Ausmaß und die Geschwindigkeit, mit der Erbanlagen innerhalb und zwischen benachbarten Fortpflanzungsgemeinschaften ausgetauscht werden. In räumlicher Hinsicht wird bei höheren Pflanzen der Genfluss vor allem durch die Verbreitung von Pollen, Samen und Früchten bestimmt, in zeitlicher Hinsicht besteht häufig ein Zusammenhang mit der Generationsdauer der Pflanzen. In der Regel wird die Rekombination (und damit die genetische Vielfalt) durch starken Genfluss gesteigert, schwacher Genfluss senkt die Rekombinationsrate (SITTE et al., 1991).

In der vorliegenden Untersuchung war bei *P. spinosa* der überwiegende Teil der bestäubenden Insekten Dipteren (durchschnittlich 65,9% pro Standort), Coleopteren (16,3%) und Hymenopteren (14,4%) zuzuordnen. Dabei zeigten insbesondere die Hymenopteren starke standörtliche Schwankungen in ihrem Anteil an der Gesamtstichprobe, der zwischen 1,7% und 53,5% variierte. Hier waren fast ausschließlich Sandbienen (Andreniden) und einige wenige Wespen vertreten. Während die Individuenzahlen der Hymenopteren an den verschiedenen Standorten deutlich unter 100 blieb, war der Waldstandort W5 mit über 300 Individuen überdurchschnittlich hoch repräsentiert. 76% aller erfassten Bienen waren der Species *Adrena haemorrhoea* (Andrenidea) zuzuordnen. Interessanterweise wurde während des gesamten Zeitraumes keine einzige Hummel (*Bombus* spec.) und lediglich eine Honigbiene (*Apis mellifera*, weiblich) gefangen, obwohl der Gattung *Prunus* neben Schmetterlingen (Lepidopteren) und Fliegen (Brachyceren) insbesondere Bienen und Hummeln (Apiden) als Blütenbesucher zugewiesen werden (HEGI, 1995). *P. spinosa* gilt darüber hinaus als Bienenweide mit leicht zugänglicher Nektarquelle und hoher Nektarproduktion (SCHÜTT et al., 1994 ;GUITIAN, 1993). Die im Solling im Frühjahr 2001 am häufigsten anzutreffenden Bestäuber von *P. spinosa* waren dagegen Mücken (Nematocera, Ord. Diptera), darunter hauptsächlich Lestremiiden, Psychodiden (Schmetterlingsmücken) und Chironomiden (Zuckmücken). In der zweit häufigsten Ordnung Coleoptera (Käfer) dominierten Staphyliniden (Kurzflügelkäfer) und Latridiiden (Moderkäfer). In Untersuchungen an Populationen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel dominierten Hymenopteren mit etwa 80% an der Bestäuberfauna, die Dipteren bildeten mit etwa 15% die zweitgrößte Gruppe (GUITIAN et al., 1993). Die häufigste Bestäuberart war dort *Apis mellifera* (56,9%) gefolgt von *Bombus terrestris* (21,9%) und der zu den Dipteren zählende Familie Calliphoridae (Schmeißfliegen) (10,6%). Die Adreniden nahmen lediglich einen

unbedeutenden Anteil von 0,7% ein. Auch die im Solling wichtige Gruppe der Coleopteren war dort ohne Bedeutung. Eine Studie aus England beschränkte sich aus methodischen Gründen auf die Untersuchung von Hummeln (*Bombus*) und Schwebfliegen (unterschiedliche Taxa) als potentielle Bestäuber von *P. spinosa*. YEBOAH & WOODDELL (1987) fanden heraus, dass die früh blühende *P. spinosa* nur von Königinnen der beiden Hummel-Arten *Bombus terrestris* und *B. lucorum* besucht wurde, wohingegen später blühende Straucharten sowohl von Königinnen als auch Arbeiterinnen dieser und anderer *Bombus*-Arten aufgesucht wurden.

Eine Ursache für die geringe Beteiligung der Honigbienen und Hummeln an der Bestäuberfauna im Solling könnte in der ungünstigen Witterung gelegen haben. In der Regel findet der Bienenflug erst ab +10°C statt, bei wechselhafter Witterung bleiben die Bienen im Umkreis des Bienenstandes. Hummeln fliegen jedoch auch bei niedrigeren Temperaturen (BAYERISCHER LANDESVBAND FÜR GARTENBAU UND LANDESPFLEGE). Die Tagesmitteltemperatur blieb im vorliegenden Untersuchungszeitraum meistens unter +10°C, die maximale Tagestemperatur lag aber häufig darüber. Zu Beginn der Untersuchungen traten außerdem Nachfröste auf. Eine andere Studie zeigt aber, dass im direkten Vergleich mit Sandbienen, Honigbienen bereits bei geringerer Temperatur und höherer Luftfeuchtigkeit fliegen. Die Daten gelten allerdings bislang nicht als gesichert (HAVENITH, 2000). YEBOAH & WOODDELL (1987) weisen bei der früh blühenden *P. spinosa* auf die häufig langen Perioden mit ungünstigen Witterungsbedingungen hin, in der kaum Insektenbesuche stattfinden. GUITIAN et al. (1993) konnten jedoch nachweisen, dass durch zusätzliche manuelle Bestäubungen keine Steigerung im Fruchtansatz zu erreichen war. In diesen spanischen Populationen von *P. spinosa* wurde demnach der Fruchtansatz nicht durch mangelnde Bestäuber limitiert. Bei *P. mahaleb* wurde eine negative Korrelation zwischen Bestäubung und der Höhenlage der Sträucher ermittelt. Eine Abhängigkeit von der Populationsgröße konnte nicht nachgewiesen werden. (KOLLMANN & PFLUGSHAUPT, 2001)

Bei *C. avellana* wird der Pollen hauptsächlich durch den Wind auf die weiblichen Blüten transportiert. Obwohl *C. avellana* als typisch windblütig gilt, wird sie auch von Insekten angefliegen und ist aufgrund ihrer hohen Pollenproduktion eine gute und sehr frühe Bienenfutterpflanze (SCHÜTT et al., 1994; NAMVAR, 1986). Jedes Kätzchen produziert zwischen 2,5 und 40 Millionen Pollenkörner (KUGLER, 1970; KELLEY, 1980; PISANI & GIULIVO, 1968). Die Pollenkörner sind mit 25-40 µm Durchmesser sehr klein und können daher leicht mit dem Wind über sehr lange Distanzen transportiert werden (versch. Autoren zit. in GERMAIN, 1994), dennoch nimmt nach ARIKAN (1963) zit. in GERMAIN, (1994) die Pollenkonzentration nach 14 bis 21 m rapide ab.

In den angezogenen Nachkommenschaften dieser Untersuchung traten interessanterweise insbesondere in der Herkunft Vahle mehrere Sämlinge mit roter Blattfarbe auf, obwohl keiner

der Muttersträucher Träger dieses Merkmals war. Hier liegt die Vermutung nahe, dass die genetische Information über den Pollen angepflanzter „Bluthaseln“ aus der benachbarten Ortschaft wahrscheinlich mit dem Wind bis zu 2500 m weit in den Untersuchungsraum eingetragen wurde (Abb. 5.1).

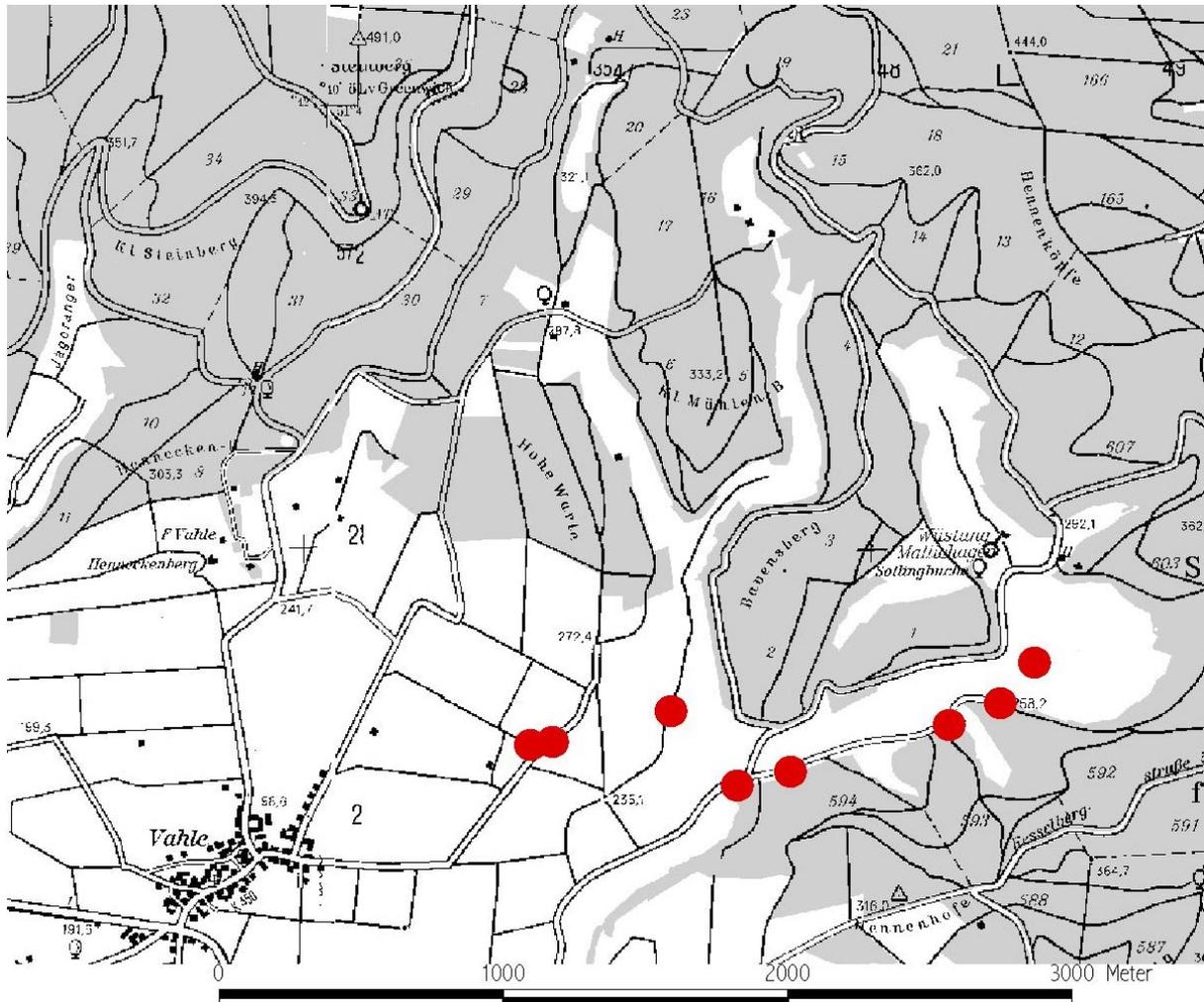


Abb. 5.1: Muttersträucher von *C. avellana* mit „Bluthasel“-Nachkommen im Untersuchungsgebiet Vahle

Bei insektenblütigen Arten hat die Zusammensetzung der Bestäuberfauna maßgeblichen Einfluss auf die Pollenverbreitung und damit auf den Genfluss. Beispielsweise beträgt die Flugweite der Arbeiterinnen von *Apis mellifera* meist 1 bis 2 km, kann aber auch bis auf 5 km ausgedehnt werden. Die im Solling häufigen Sandbienen haben dagegen nur einen Sammelradius von 80-200 m (HAVENITH, 2000). Welche Flugweiten die häufigen kleinen Mücken-Species haben ist im einzelnen nicht bekannt, dürfte aber sicherlich unter den Flugweiten der Honigbienen liegen. Unabhängig von der Bestäuber-Species, wird ein Pollen-

Austausch über eine Distanz von mehr als 1000 m i.d.R. als unwahrscheinlich erachtet (versch. Autoren zit. in KOLLMANN & PFLUGSHAUPT, 2001).

Einen Einblick über die Effektivität des Genflusses über Pollenvektoren geben die isoenzymatischen Untersuchungen der Nachkommenschaften von *P. spinosa*. Im Untersuchungsgebiet Vahle wurden zwei potentiell teilisolierte Populationen an unterschiedlichen Waldrandbereichen untersucht. Die Auswertungen ergaben, dass zwar ein Eintrag von nicht-mütterlichen Allelen mit dem Pollen stattfand, jedoch die relative Häufigkeit dieser Allele in der Regel um ein Vielfaches hinter dem Anteil in der gesamten *In-situ*-Population der Muttersträucher zurück blieb. Neben dieser quantitativen Reduktion der nicht vorherrschenden Allele, musste häufig sogar deren gänzlicher Verlust in der Nachkommenschaft beobachtet werden. Der Genfluss war hier demnach als sehr eingeschränkt zu bewerten. Im Hellental bestand durch die Topologie des Tales ein fast gradliniger etwa 3 km langer Transekt, an dem entlang die Ausbreitung der selteneren Allele in den angezogenen Nachkommen analysiert werden konnte. Überwiegend waren auch in diesem Untersuchungsgebiet die Häufigkeiten der nicht vorherrschenden Allele in der Nachkommenschaft deutlich geringer als bei den Muttersträuchern. Zum Beispiel konnte das seltene Allel ADH-A3 in der Nachkommenschaft nicht mehr nachgewiesen werden, überraschend trat aber ein „neues“ Allel 1 am Genort 6PGDH-B auf, das bei den untersuchten Muttersträuchern im Hellental zuvor nicht beobachtet worden war. Entweder waren hier die Stichprobennahmen nicht eng genug gefasst worden oder es war ein Individuum bei der Inventur übersehen worden. Darüber hinaus bestand die Möglichkeit, dass der Pollen von außerhalb des Untersuchungsgebietes eingetragen wurde. Diese Alternative ist jedoch als relativ unwahrscheinlich anzusehen, da es sich um einen Nachkommen eines Mutterstrauches am „Talende“ handelte, wo sich in weitem Umkreis keine *P. spinosa*-Populationen befanden. Deutlich wurde auch, wie sich sehr seltene Allele entlang des Transektes „ausdünnen“. Zwei private Allele - eines in der Teilpopulation der Muttersträucher am Talanfang und eines am Talende - sind in den jeweils entfernteren Abschnitten nach einer stetigen Abnahme ihrer Häufigkeiten in den Nachkommenschaften schließlich nicht mehr nachweisbar. Auch hier ist von einem eingeschränkten Genfluss auszugehen.

Eine weitere Möglichkeit des Genflusses wird durch die Verbreitung der Samen erreicht. Die natürliche Reproduktion einer Pflanzenpopulation ist in starkem Maß von der Samenverbreitung abhängig (versch. Autoren zit. in CALVINO-CANCELA, 2002), sie wird als Schlüsselprozess in der Populationsdynamik von Pflanzen angesehen (HARPER, 1977 zit. in REY & ALCANTARA, 2000). Für die Neubesiedlung nicht bewaldeter Flächen zählen darüber hinaus die Prädation der Samen, Keimung und Etablierung der Sämlinge zu den wichtigsten und oft interaktiven Schritten (KOLLMANN & SCHILL, 1996). Die Verbreitung der Nüsse von

C. avellana übernehmen in der Regel Kleinsäuger wie Eichhörnchen, Bilche und Mäuse sowie Vögel - darunter Kleiber, Tannen- und Eichelhäher, Rabenvögel und Spechte (SCHÜTT et al., 1994; MÜLLER-SCHNEIDER, 1983; VANDER WALL, 1990). Bei der Wiederbesiedlung von brachgefallenen Wiesen am Kaiserstuhl in Südwest-Deutschland waren Sämlinge von *C. avellana* und *Quercus petraea* am häufigsten unter den aufkommenden Gehölzen vertreten. Hier waren Eichelhäher und Mäuse die Hauptverbreiter der Diasporen, wobei die Eichelhäher ausschließlich auf Eicheln spezialisiert waren und nie mit Nüssen beobachtet wurden (KOLLMANN & SCHILL, 1996). Auswertungen von Gebiss- und Schnabel-Spuren an gesammelten Nüssen erbrachten zu 77% eine Verursachung durch Mäuse, 2% durch Eichelhäher, etwa 20% waren nicht eindeutig zuzuordnen. Die maximale Verbreitung der Nüsse durch Mäuse betrug 10-20 m, wobei der durchschnittliche Abstand von Sämlingen zum nächsten Gehölz lediglich zwischen 1,5 m und 4,5 m je nach Standort variierte. Untersuchungen mit radioaktiv markierten Eicheln in Dänemark ergaben eine mittlere Verbreitungs-Distanz durch Mäuse von 15,3 m (JENSEN & NIELSON, 1986 zit. in KOLLMANN & SCHILL, 1996). HEGI (1981) geht von einer wirksamen Ausbreitung von *C. avellana* durch Tiere aus, was er aus dem häufigen Auftreten von Haselkeimlingen „überall in der Umgebung“ eines Gehölzes mit Beteiligung von *C. avellana* ableitet. Auch in den beiden Untersuchungsgebieten Vahle und Hellental wurde zahlreiche junge *C. avellana*-Sträucher beobachtet. Anhand ihrer allelischen Differenzierung (und der der älteren Sträucher) im jeweiligen Untersuchungsgebiet lassen sich möglich Rückschlüsse auf die Samenverbreitung ziehen. Die allelische Verteilung unterschied sich zwischen einzelnen Teilpopulationen eher geringfügig, dennoch zeigten insbesondere die seltenen Allele (häufig durch ihr Fehlen in einer oder mehreren Teilpopulationen) eine leichte Differenzierung. Ob nun aber der Genfluss eher durch die Samenverbreitung oder durch die anemophile Pollenverbreitung begünstigt wird, lässt sich mit dieser Methode nur mutmaßen. Da die Ausbreitungsdistanzen durch Tiere in der Literatur eher als gering beschrieben werden, liegt die Vermutung nahe, dass hier die Windblütigkeit von *C. avellana* maßgeblich den Genfluss begünstigt hat.

In der Gattung *Prunus* dienen ebenfalls verschiedene Säugetiere und Vögel als Samen-Vektoren. Die Angaben unterscheiden sich jedoch bei verschiedenen Autoren. Nach SCHÜTT et al. (1994) werden die Früchte von *P. spinosa* von Vögeln, vor allem Krähen und Elstern verbreitet. BERMEJO (unveröff. zit. in GUITIAN et al., 1993) gibt allgemein Säugetiere als primäre Samenvektoren von *P. spinosa* an. Untersuchungen in Südwest-Deutschland haben ergeben, dass frugivore Vögel die hauptsächlichen Verbreiter von Gehölzarten mit fleischigen Früchten - darunter auch *P. spinosa* - sind (KOLLMANN, 1995; KOLLMANN & PIRL, 1995). Auch SNOW & SNOW (1988, zit. in KOLLMANN & PIRL, 1995) weisen den Sperlingsvögeln (Passeriformes) eine wichtige Rolle bei der Verbreitung fleischiger Früchte

in Mitteleuropa zu. Diese fressen die Früchte, verdauen das Fruchtfleisch und verteilen die Samen durch Regurgitation oder Defekation. Am Bodensee wurden in der Nähe von Gehölzen mit fruchtfleischigen Arten insgesamt 13 Vogelarten mit Netzen gefangen, von denen im Allgemeinen bekannt ist, dass sie häufig fleischige Früchte aufnehmen. 83% aller Individuen waren den drei Arten *Sylvia atricapilla* L. (Mönchsgrasmücke, 44,3%), *S. borin* Bodd. (Gartengrasmücke, 15,5%), *Erithacus rubecula* L. (Rotkehlchen, 23,3%) zuzuordnen. 5,8% entfielen auf *Turdus merula* L. (Amsel) und 3,2% auf *T. philomelos* (Singdrossel). Die übrigen 8% setzten sich aus *Sylvia curruca* L. (Klappergrasmücke), *S. communis* Lath. (Dorngrasmücke), *Phoenicurus phoenicurus* L. (Gartenrotschwanz), *P. ochruros* Gmel. (Hausrotschwanz), *Musicapa striata* Pall. (Grauschnäpper), *Ficedula hypoleuca* Pall. (Trauerschnäpper), *Saxicola rubetra* L. (Braunkehlchen), *Luscinia svecica* L. (Blaukehlchen) zusammen. *Turdus pilaris* L. (Wacholderdrossel) und *Sturnus vulgaris* L. (Star) wurden gelegentlich beobachtet, konnten aber die Fangnetze meiden (KOLLMANN & PIRL, 1995). Der durch Vögel verursachte Samenregen war entlang eines Transektes verschiedener Sukzessionsstadien im Altgehölz am stärksten, weniger intensiv im Pioniergehölz und gering in der angrenzenden Wiese. Nur 1,4% des Samenregens enthielt Samen von Arten, die nicht im Transekt vorkamen. Aus diesen Ergebnissen ziehen die Autoren den Schluss, dass die Passerinen den Samen meist nur über geringe Distanzen verteilen. Vermutlich wegen der Gefahr durch Prädatoren wie Fuchs und Sperber meiden die Vögel offene Flächen. Zudem ist ihr Nahrungsangebot im Altgehölz am größten und nach einer ausgiebigen Fruchtmahlzeit legen die Tiere meistens eine Ruhepause ein, in der sie „faul herumsitzen“. Wegen der schnellen Darmassage ihrer Nahrung (versch. Autoren zit. in LOISELLE et al., 1995), die meist weniger als 30 Minuten andauert (HERRERA, 1984; BARNEA et al., 1992 zit. in KOLLMANN & PIRL, 1995), scheiden die Vögel die Samen oft in unmittelbarer Nähe des Aufnahmeortes, d. h. nahe der Mutterpflanze, wieder aus (LOISELLE et al., 1995). Generell ist bislang wenig über die Ausbreitungsdistanzen von Diasporen durch frugivore Vögel bekannt. SMITH (1975, zit. in KOLLMANN & PIRL, 1995) fand heraus, dass die Samen von *Prunus serotina* EHRH. meistens in einem Radius von 25 m um den fruktifizierenden Baum niedergehen. Bei einzeln stehenden Gehölzen kann die Ausbreitungsdistanz größer sein, jedoch sind Abstände von über 100 m selten (DEBUSSCHE & ISENMANN, 1994 zit. in KOLLMANN & PIRL, 1995). Die Verbreitung der fleischigen Früchte durch carnivore Säugetiere war in den Untersuchungen von KOLLMANN & PIRL, 1995 und KOLLMANN (1995) gering. In Mitteleuropa bevorzugen Füchse offensichtlich die größeren Früchte kultivierter Arten und nehmen nur gelegentlich kleinere „Vogelfrüchte“ auf. KOLLMANN & PIRL (1995) vermuten dennoch, dass der durch Säugetiere vermittelte Sameneintrag in offene Flächen und damit der Genfluss profitabler für die Pflanzen ist als der gehölzzentrierte Samenregen durch Vögel. Nach FLEMING et al. (1993) lassen sich

anhand der „vertebrate dispersal syndromes“ sog. Vögel Früchte von jenen unterscheiden, die von Säugern bevorzugt werden. Das „bird fruit syndrome“ charakterisiert kleine, geruchlose Früchte von roter, blau-schwarzer, purpurroter oder grüner Farbe, mit häufig schützender Hülle und beachtlicher Konzentration an Lipiden oder Proteinen. Das „mammal fruit syndrom“ beschreibt große (zusammengesetzte), aromatische Früchte von weiß, gelber, orangener, grüner oder brauner Farbe mit reichlich Proteinen, Zucker oder Stärke. Die verhältnismäßig kleinen, fast schwarzen, wenig aromatischen (stark adstringierenden) Früchte von *P. spinosa* sind demnach wohl eher den „Vogel Früchten“ zuzuordnen, was die oben beschriebenen Untersuchungen bestätigen.

Die allelische Differenzierung der Population von *P. spinosa* im Untersuchungsgebiet Vahle deutete vor allem auf eine Habitatdifferenzierung hinsichtlich Agrarbereich und Waldrand hin. Die geringe Ausbreitungsdistanz durch frugivore Vögel könnte auch hier Ursache für einen eingeschränkten Genfluss sein.

Die Menge an Früchten, die für eine Verbreitung und damit dem Genfluss zur Verfügung stehen, wird durch den Fruchtansatz der Muttersträucher bestimmt. Von den für die Untersuchungen markierten *C. avellana*-Sträuchern konnten 73% der Pflanzen für Fruchtbonituren beerntet werden, dabei wurden deutliche individuelle Unterschiede in der Menge des Fruchtbehanges beobachtet. Die übrigen, nicht fruktifizierenden Sträucher hatten zum Teil noch kein reproduktionsfähiges Alter erreicht, das etwa mit zehn Jahren beginnt (SCHÜTT et al., 1994). Daneben gab es aber auch einige ältere, freistehende Exemplare ohne jeglichen Fruchtansatz; die Ursache hierfür blieb bislang unklar. Nach HEGI (1981) trägt *C. avellana* in Hecken, Rainen und anderen freien Orten fast alljährlich Früchte während die Fruchtproduktion in dichten Beständen nur spärlich ist. In *Corylus*-Plantagen vor allem in Südeuropa, Kleinasien und dem Nordwesten der USA unterliegt der Ertrag erheblichen jährlichen Schwankungen (SCHÜTT et al., 1994). Bei *P. spinosa* wurden im Beobachtungszeitraum von drei Jahren ebenfalls erhebliche Schwankungen im Fruchtansatz ermittelt. Im ersten Jahr hatten beide Populationen einen verhältnismäßig guten Fruchtansatz, wobei nur 7% bzw. 18% der ML-Genotypen keine Früchte trugen. Im darauffolgenden Jahr hatten über 95% der ML-Genotypen im Hellental keine Früchte ausgebildet, in Vahle waren dies noch 43%, und 41% trugen dort nur wenige Früchte. Die Fruchtproduktion des dritten Jahres war quantitativ zwischen den ersten beiden Jahren einzuordnen. Die mittlere Boniturnote für beide Populationen und alle Beobachtungsjahre betrug 1,96, was insgesamt auf eine geringe Fruchtproduktion hinweist. Der Fruchtansatz von *Prunus*-Arten bzw. die zum Teil hohe und sehr variable Rate an Frucht-Abortionen ist neben den Befruchtungsschwierigkeiten bei ungünstigen Witterungsbedingungen von den Standortbedingungen und den klimatischen Jahresverläufen abhängig (EBERT, 2001; GUITIAN, 1993 & 1994 zit. in KOLLMANN & PFLUGSHAUPT, 2001). Bei Obstgehölzen aus der

Gattung *Prunus* ist eine Neigung zur Alternanz bekannt, was bedeutet, dass sich die Fruchtbarkeit der Individuen von einem Jahr zum anderen verändern kann, so dass auf ein sehr ertragreiches Jahr häufig ein ertragschwaches folgt. Auch YEBOAH & WOODDELL (1987) beobachteten an Populationen von *P. spinosa* in England nur wenige Individuen mit Fruchtbildung im Untersuchungsgebiet. Von markierten Zweigen hatten nur 15% fruktifiziert. Weiterführende Beobachtungen deuteten generell auf eine sporadische Fruchtproduktion der Populationen hin. In Untersuchungen von GUITIAN et al. (1993) zeigten 2 von 6 Individuen einer spanischen Population keinen Fruchtausatz. Bei manuell durchgeführter Fremdbestäubung der Blüten (Xenogamie) trat im Vergleich zu frei abgeblühten Kontrollpflanzen kein signifikanter Unterschied im Fruchtausatz auf. Die Selbstbestäubung zwischen verschiedenen Blüten einer Pflanze (Geitonogamie) führte zu keinerlei Fruchtbildung. Auch YEBOAH & WOODDELL (1987) gehen bei *P. spinosa* von einer Selbst-Inkompatibilität aus, was nach ihrer Ansicht bei großen Klonen zur Minderung des Fruchtausatzes führt, da es häufig zu Kreuzungen zwischen Individuen des selben Genets kommt. *C. avellana* ist ebenfalls selbst-inkompatibel (versch. Autoren zit. in GERMAIN, 1994), wobei inkompatibler Pollen häufig noch auf der Narbe keimt, jedoch nicht fähig ist, in die Stigmazellen einzudringen (MEHLENBACHER, 1997). Diese sporophytische Inkompatibilität wird bei *C. avellana* von einem einzigen Genort determiniert, an dem bislang 25 Allele identifiziert wurden (MEHLENBACHER & THOMPSON, 1988). Zur Ausbildung von Früchten ist demnach auch hier Fremdbestäubung nötig.

Ein weitere Schlüsselprozess im Genfluss einer Pflanzenart ist nach der Verbreitung ihrer Diasporen das Überleben der Samen und die Etablierung der Sämlinge. Die Mortalität der Samen und Sämlinge ist meist hoch und kann große Auswirkungen auf die räumlichen Besiedlungs-Muster und die Populationsdynamik haben (PARCIAK, 2002). Die Früchte von *C. avellana*, die häufig von Mäusen verbreitet werden, zeigen i.d.R. eine vergleichsweise hohe Keimrate, eine leichte Etablierung und in der Folge kräftige Sämlinge, da sie häufig zwischen dem Mineralboden und der Streuauflage bei günstiger Bodenfeuchtigkeit versteckt werden. Feldexperimente zeigten, dass dagegen die Keimrate auf der Bodenoberfläche in Abhängigkeit von der Pflanzengesellschaft bis auf 0% zurückgehen kann (KOLLMANN & SCHILL, 1996). Die mehr oder weniger dichte Grasnarbe brachgefallener Grünlandbestände gilt im Allgemeinen als relativ widerstandsfähig und ungünstig für die erfolgreiche Keimung von Gehölzen. Sie hat eine eher verdämmende Wirkung und hinsichtlich der Ansiedlungsmöglichkeiten neuer Arten eine sehr viel geringere Dynamik als Ackerbrachen (SCHREIBER, 1993). Zwar bietet die Verbreitung durch Mäuse im Vergleich zur Ausbreitung durch Vögel damit einen klaren Vorteil, jedoch besteht ein sensibles Gleichgewicht zur Predation der Samen durch diese Tiere (KOLLMANN & SCHILL, 1996). Häufig wird das Auflaufen der Sämlinge durch eine ungünstige zoochore Deposition limitiert und kann einen

echten „bottleneck“ hinsichtlich der quantitativen und räumlichen Ausbreitung für Straucharten darstellen, die räumlichen Muster der Sämlinge ähneln daher meist auch nicht denen der Samenverbreitung (CALVINO-CANCELA, 2002). Das Überleben der Sämlinge wird schließlich durch die Umweltbedingungen limitiert. Negative Einflüsse bestehen durch Wasserstress, physikalische Schädigung (z.B. durch Tritt oder herabfallende Äste), Herbivorie, Pathogene (z.B. Pilzbefall), Frost und direkte Konkurrenz durch benachbarte Pflanzen (REY & ALCANTARA, 2000; KOLLMANN & SACHILL, 1996). So verwundert es auch nicht, dass beispielsweise bei *Olea europaea* (Olivenbaum) durchschnittlich weniger als 0,6% der Samen das Stadium eines 2-jährigen Sämlings erreichten (REY & ALCANTARA, 2000).

6 Zusammenfassende Diskussion und Schlussfolgerungen für die Praxis

6.1 Sind die beobachteten intraspezifischen Unterschiede der isoenzymatischen, morphologischen und phänologischen Merkmale auf genetische Variation zurückzuführen oder unterliegen sie der adaptiven Modifikation durch Umwelteinflüsse?

Wie bereits GEITLER (1943) feststellte, betrachtet man es als selbstverständlich, dass in menschlichen Populationen Individuen optisch unterscheidbar sind und dass der vorhandenen Variation größtenteils genotypische Unterschiede zugrunde liegen. Der gleiche Sachverhalt kann grundsätzlich für jede Population erwartet werden.

Besonders bei der Erfassung der Blühtermine von *P. spinosa* schien es möglich, anhand ihrer Entwicklungsstadien sowie Knospen- und Blütenmorphologie einzelne Individuen entlang einer Gehölzstruktur optisch zu unterscheiden. Auffällig war vor allem die unterschiedliche Färbung der Blütenknospen, die ihre Ausprägung in abgestuften Grün- und Rottönen fand. Darüber hinaus variierten die Pollensäcke der geöffneten Blüten in ihrer Farbe (Abb. 6.1).



Abb. 6.1: Unterschiedliche Pigmentierung einzelner Blütenteile von *P. spinosa*

Die beim Werben der Knospen für Isoenzymanalysen notierte Farbabstufung der einzelnen Blütenproben, deckte sich sehr genau mit den später isoenzymatisch ermittelten Multilocus-Genotypen.

Die Ermittlung morphologischer oder phänotypischer Variation ist nach SCHAAL et al. (1991) die einfachste Methode zur Einschätzung der genetischen Variation und gibt zudem häufig Hinweise auf eine lokale Differenzierung oder Ausbildung von Ökotypen. Eine entscheidende Modifikation in der Beziehung der phänotypischen Variation zu der sie bedingenden Variation im Genom stellt allerdings die weit verbreitete phänotypische Plastizität der Pflanzen dar. Hierunter versteht man die Fähigkeit von Individuen, ihren Phänotyp (Morphologie, Physiologie) in Reaktion auf variierende Umweltbedingungen zu verändern (SCHLICHTING, 1986; SCHMALHAUSEN, 1949 zit. in WU, 1998). Der Phänotyp einer Pflanze unterliegt demnach sowohl dem Einfluss der gegebenen Umweltbedingungen als auch der genetischen Variation (FOSTER-HUENNEKE, 1991).

Viele Pflanzen haben nachweislich ein bemerkenswertes Maß an Plastizität entwickelt, das den Populationen ein Abpuffern von Umweltvariationen ermöglicht. Nach MENGES (1991) kann in heterogenen Umwelten sogar eine geringe genetische Variation durch phänotypische Plastizität kompensiert werden. Einige Untersuchungen deuten an, dass Plastizität und genetische Vielfalt alternative Lösungen für eine Anpassung an heterogene Umwelten darstellen und in einer inversen Beziehung zueinander stehen (SCHLICHTING & PIGLIUCCI, 1998). BALAGUER et al. (2001) zeigten hingegen an Sämlingspopulationen von *Quercus coccifera*, dass eine erhöhte phänotypische Plastizität von einer hohen genetischen Variation auf Populationsebene begleitet wurde. Die Samen von im Gewächshaus angezogenen Jungpflanzen stammten aus Populationen, die bedingt durch ihre ökologische Verbreitung unterschiedlichen Strahlungsverhältnissen ausgesetzt waren (exponierte Felsstandorte, mediterrane Buschvegetation und ozeanische Wälder). Das Ausmaß der Plastizität zahlreicher strahlungsabhängiger Merkmale war abhängig von der Herkunft der Pflanzen. Die heterogenen Strahlungsverhältnissen unterworfenen „Wald-Population“ verfügte sowohl über die größte Plastizität als auch über die höchste genetische Variation. BALAGUER et al. (2001) weisen diesbezüglich darauf hin, dass phänotypische Plastizität zu einer „Verschleierung“ von selektiven Unterschieden zwischen Genotypen führen kann, wodurch diese durch Selektionen nicht betroffen werden und die vorhandene genetische Variation erhalten bleibt. Die vergleichsweise geringe phänotypische Plastizität der „Fels-Population“ wird als eine Spezialisierung auf homogene Strahlungsverhältnisse interpretiert.

Nach SCHLICHTING (1986) dient – gerade den langlebigen Organismen wie Bäumen und Sträuchern, die aufgrund ihrer Sesshaftigkeit standörtlichen Veränderungen nicht ausweichen können - die Plastizität als Werkzeug zur Anpassung und bietet damit das Rohmaterial für die zukünftige Evolution.

Zu den klassischen Beispielen für phänotypische Plastizität zählen die unterschiedliche Ausprägung von Sonn- und Schattenblättern (die im übrigen auch für *C. avellana* nachgewiesen wurden (SCHÜTT et al., 1994)), die Heterophyllie oder die Reaktion auf Konkurrenz und Mahd (SCHLICHTING, 1986). Ein standardisiertes Verfahren zur Bemessung von Plastizität bieten Klonversuche, in denen genetisch identische Pflanzen unter verschiedenen Standortbedingungen kultiviert werden. Auf diese Weise erhält man Diagramme der Reaktionsnorm, die zur Interpretation der Interaktion Genotyp \leftrightarrow Umwelt dienen. Im Zuge sog. Klonprüfungen von einzelnen Genotypen forstwirtschaftlich genutzter Baumarten zeigt sich außerdem, dass phänotypische Plastizität bei verschiedenen Genotypen unterschiedlich groß sein kann. Als „consistently top performers“ werden nach ISIK et al. (1995) solche Genotypen (Klone) bezeichnet, die auf unterschiedlichsten Standorten konstant hohe Überlebensraten und Wachstumsleistungen zeigen und folglich über ein großes plastisches Reaktionspotential verfügen.

Im Folgenden wird erläutert, inwieweit die ermittelte Variation der beobachteten Merkmale tatsächlich auf genetische Variation zurückzuführen ist, oder ob diese durch Einwirkung unterschiedlicher Umwelteinflüsse bzw. modifikative Plastizität verschleiert wurde. Prinzipiell ist daher zwischen Merkmalen, die an den Nachkommenschaften unter weitgehend konstanten Umweltbedingungen (*ex-situ*) untersucht wurden, und solchen, die an den Muttersträuchern unter variierenden Standortbedingungen (*in-situ*) ermittelt wurden, zu unterscheiden. Eine Ausnahme bildet die Variation an Isoenzymgenorten, da die durchgeführten Vererbungsanalysen sicherstellen, dass die beobachteten Isoenzymvarianten genetisch determiniert sind und damit umweltunabhängig exprimiert werden (HATTEMER et al., 1993; LEINEMANN et al., 2002). Da wegen mangelnder Nachkommen einige putative Allele nicht getestet werden konnten, bleibt hier ein gewisses Restrisiko bestehen, dass aber für die Interpretation der vorliegenden Ergebnisse als weitgehend unbedeutend erachtet wurde. Die Merkmale Keimung und Wachstum wurden ausschließlich an Nachkommen untersucht, so dass der Umweltfaktor hier minimiert werden konnte. Unterschiede im Keimerfolg könnten beispielsweise auf eine Inzuchtdepression und einer daraus entstandenen reduzierten Viabilität der Samen zurückzuführen sein. Eine Abhängigkeit der Keimprozente von der Samengröße oder dem Samengewicht konnte nicht nachgewiesen werden (Tab. 6.1).

Tab. 6.1: Die Bedeutung der phänotypischen Plastizität und genetischen Variation für die ermittelte Variation phänotypischer Merkmale bei *C. avellana* und *P. spinosa*

<i>Untersuchtes Merkmal</i>	<i>Einfluss genetischer Variation</i>	<i>Modifikation durch Umwelteinflüsse</i>
Isoenzymatische Variation	++	-
Keimung (Nachkommen, <i>ex-situ</i>)	++	-
Wachstum (Nachkommen, <i>ex-situ</i>)	++	+
Fruchtmorphologie (Muttersträucher, <i>in-situ</i>)	++	+
Blattmorphologie (Nachkommen; <i>ex-situ</i>)	++	-
Frühjahrsaustrieb und Vegetationsabschluss (Nachkommen; <i>ex-situ</i>)	++	-
Blüte (Muttersträucher, <i>in-situ</i>)		
a) Zeitpunkt	++	++
b) Ansatz	+	++
Fruchtansatz (Muttersträucher, <i>in-situ</i>)	+	++
Polykormonbildung (Muttersträucher, <i>in-situ</i>)	+	+

-: keine Bedeutung; +: geringe Bedeutung; ++: große Bedeutung

Auch das Wachstum der jungen Sämlinge auf der Freifläche zeigte höchstens eine geringe positive Korrelation. Da die Anbaufläche bezüglich der Bodenverhältnisse vermutlich nicht völlig homogen war, könnte hierdurch das Wachstum der Sämlinge unterschiedlich beeinflusst worden sein. Weil aber die Pflanzenhöhen zwischen benachbarten Individuen einer Einzelstrauchabsaat häufig stärker variierten als zwischen Pflanzen verschiedener Absaaten mit größerer räumlicher Distanz, dürfte die genetische Fixierung dieser Merkmale eine überlegene Rolle gespielt haben.

Da die Fruchtmorphologie an den Muttersträuchern der *In-situ*-Populationen erfasst wurde, ist grundsätzlich von einer Modifikation der Fruchtmerkmale durch die variierenden Standortbedingungen auszugehen. KOLLMANN & PFLUGSHAUPT (2001) ermittelten beispielsweise an Früchten von *Prunus mahaleb* eine geringere negative Korrelation zwischen Höhenlage der Sträucher und ihrem Samengewicht als zwischen der Höhenlage und dem Gewicht des Fruchtfleisches. Dies führen sie auf den bereits bekannten Sachverhalt zurück, dass die Samengröße auf Änderungen der Umweltbedingungen weniger plastisch reagiert als die Fruchtgröße (FENNER, 1985 zit. dort). GEITLER (1943) ist der Ansicht, dass die erhebliche Variation an Fruchtmerkmalen in Wildpopulationen von *C. avellana* genetisch fixiert ist, da er an Standorten günstiger Entwicklungsbedingungen klein- und großfruchtige Exemplare direkt nebeneinander vorfand. Ähnliche Beobachtungen konnten auch im Laufe der vorliegenden Untersuchungen gemacht werden.

Von einer überwiegend genetischen Bedingtheit ist bei der erfassten Variation der Blattmerkmale auszugehen, die an Nachkommenschaften auf der Versuchsfläche durchgeführt wurden. Bei *C. avellana* wurden morphologische Merkmale sogar zur

Unterscheidung von Kultursorten herangezogen. GALDERISI et al. (1999) halten dieses Verfahren jedoch für wenig zuverlässig, da nach ihrer Ansicht der Einfluss umweltbedingter und genotypischer Faktoren zu groß ist.

Die Variation im Frühjahrsaustrieb und Vegetationsabschluss sollte unter den gegebenen einheitlichen Umweltbedingungen ausschließlich auf eine genetische Variation innerhalb und zwischen den Nachkommenschaften schließen lassen. Im Gegensatz hierzu traten an Fichtenklonen unter dem Einfluss einer weiten Umweltspanne Unterschiede im Austriebsbeginn von bis zu 120 Tagen auf, die eine enorme phänotypische Plastizität aufzeigen (HANHART-ROSCH & KLEINSCHMIT, 1991).

Die Blühtermine der Muttersträucher sind sicherlich prinzipiell in starkem Maß von den aktuellen Witterungsbedingungen abhängig, sie können aber auch in einer feinen Synchronisation mit den Standortbedingungen genetisch fixiert sein. Dass es genetisch bedingte Unterschiede im Blühzeitpunkt gibt, zeigten unmittelbar benachbarte Muttersträucher am selben Wuchsort (Abb. 4.39). Der Fruchtansatz ist von zahlreichen Bedingungen -wie z.B. Pollenvektoren, Fremdbestäubung und Witterung- abhängig, so dass anhand der vorliegenden Untersuchung über eine genetische Variation diesbezüglich nur spekuliert werden kann. Auch das Ausmaß der beobachteten Polykormonbildung ist vermutlich primär von standörtlichen und/oder pflanzeninternen bzw. physiologischen Bedingungen abhängig.

Zusammenfassend bleibt aber festzuhalten, dass die Unterschiede der Mehrzahl der erfassten Merkmale überwiegend genetisch bedingt sind und somit Rückschlüsse auf die genetische Vielfalt der Strauchpopulationen erlauben.

Dennoch sollte an dieser Stelle erwähnt werden, dass andere, bisher nicht genannte Faktoren den pflanzlichen Phänotyp beeinflussen könnten. Bislang wurde grundsätzlich davon ausgegangen, dass die Merkmalsausprägung eines Individuums vollständig durch seine genetische Information und durch seine Umwelt bestimmt wird. Der Ausschluss der Existenz weiterer Faktoren ist eines der Hauptaxiome der Genetik (GILLET, 1993). In der Regel zeigen daher genetisch identische Pflanzen am selben Standort auch gleiche Merkmalsausprägungen, wie es z.B. beim Frühjahrsaustrieb an Fichtenklonen ermittelt wurde (HANHART-ROSCH & KLEINSCHMIT, 1991). Trotzdem wurden diesbezüglich auch deutliche Abweichungen beobachtet. In Untersuchungen an Birkenklonen wurden anhand unterschiedlicher morphologischer und physiologischer Merkmale Variationen zwischen verschiedenen Individuen eines Genotyps nachgewiesen. Die errechneten Variationskoeffizienten schwankten zwischen 2% im Verhältnis der Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$) bis hin zu 50% bei den Tagesmittelwerten der stomatären Leitfähigkeit (ASPELMEIER, 2001). Solche Ergebnisse führt WU (1998) auf interne „Unfälle“ und „Fehler“ in der Entwicklung der Organismen und auf ihre unmittelbar äußeren Bedingungen zurück. In der quantitativen

Genetik wird daher gelegentlich zwischen einer „unpredictable microenvironment“ und einer „predictable macroenvironment“ (Standorts- und Habitatunterschiede) unterschieden. Die „microenvironmental plasticity“ ist nach WU (1998) auf unbekannte, zufällige, innere und/oder äußere, „environmental errors“ zurückzuführen und unterliegt einer geringen genetischen Kontrolle. Nach Ansicht von SCHLICHTING & PIGLIUCCI (1998) ist ein Phänotyp das komplexe Ergebnis von drei interagierenden Phänomenen: phänotypische Plastizität (die genetisch vermittelte Antwort auf „external environmental changes“), Epigenetik (die genetisch vermittelte Antwort auf „internal environmental changes“) und Allometrie (die Art und Weise, in der die Vielzahl der internen und externen Antworten zu einem zusammenhängenden Ganzen koordiniert werden).

Grundsätzlich ist über eine eventuelle genetische Basis phänotypischer Plastizität relativ wenig bekannt (WU, 1998). ABRAHAMS (1994) geht am Beispiel der intraindividuellen Unterschiede von Licht- und Schattenblättern davon aus, dass morphologische und physiologische Plastizität nicht genetisch bedingt sind. JASIENSKI et al. (1997) konnten hingegen eine positive Korrelation zwischen genetischer Ähnlichkeit und einer vergleichbaren Reaktion von Genotypen auf Temperatur- und Bodenfeuchtigkeitsgradienten nachweisen, woraus sie eine genetische Kontrolle der Plastizität von *Abutilon theophrasti* schlussfolgern. Von anderer Seite werden zwei unterschiedliche Hypothesen diskutiert, die eine genetische Grundlage dieser Reaktionsnormen erklären sollen. Die „allelic sensitivity hypothesis“ besagt, dass einige Allele in verschiedenen Umwelten aktiv sind bzw. dass einige Allele in wechselnden Umwelten unterschiedlich exprimiert werden und so einen variierenden Effekt auf den Phänotyp haben. Die „gene regulation hypothesis“ geht davon aus, dass regulative Genloci durch das An- oder Abschalten von (Struktur-) Genen umweltabhängige Phänotypen hervorbringen (versch. Quellen zit. in WU, 1998; SCHLICHTING & PIGLIUCCI, 1998). BRADSHAW (1965) ist sogar der Überzeugung, dass die Plastizität eines Merkmales eine unabhängige Eigenschaft dieses Merkmals ist und unter eigener spezifischer Kontrolle steht. VIA (1993) ist dagegen der Ansicht, dass die „Herbeirufung“ separater Gene für Plastizität unnötig sei, da neuere genetische Modelle zur Evolution der phänotypischen Plastizität sowohl allelische Effekte, die zwischen verschiedenen Umwelten variieren, als auch umweltspezifische Genexpression aufgezeigt haben.

Wenn also tatsächlich davon ausgegangen werden kann, dass die Plastizität in einem erheblichen Umfang von der genetischen Seite gesteuert wird, dann wäre ein nicht unbedeutender Anteil der beobachteten Variation in den *In-situ*-Populationen nachweislich auf eine „genetische Anpassung“ zurückzuführen, die aber vermutlich nicht notwendigerweise auf einer unterschiedlichen genetischen Ausstattung basiert.

6.2 Abschließende Bewertung der beobachteten genetischen Vielfalt bei *P. spinosa* und *C. avellana*, Einschätzung von Gefahrenpotentialen sowie Konsequenzen für die naturschutzfachliche und forstliche Praxis.

Die genetische Vielfalt ist von fundamentaler Bedeutung für die langfristige Anpassungs- und Überlebensfähigkeit von Baumpopulationen in Waldökosystemen (GREGORIUS et al., 1985; SCHAAL et al., 1991; MÜLLER-STARCK et al., 1992). Hierunter versteht man die im Genpool oder im Genbestand repräsentierte Variabilität genetischer Merkmale und damit den gesamten Komplex der vorhandenen Erbanlagen einschließlich der Häufigkeiten und Interaktionen. Die bereitgestellte genetische Vielfalt innerhalb einer Art befähigt Populationen sich an lokale Gegebenheiten anzupassen und auf Fluktuationen der Umweltbedingungen zu reagieren. Auch beim Eintreten unvorhersehbarer plötzlicher Ereignisse (biotische und abiotische Schadeinflüsse) gewährleistet sie Flexibilität und kann als Sicherheitsstrategie der Natur interpretiert werden (MÜLLER, 1975). Hierbei kommt es nicht auf den Besitz spezifischer Informationen an, sondern auf das Vorhandensein möglichst vieler verschiedener genetischer Varianten, die eine Vielzahl von Anpassungsprozessen ermöglichen (ZIEHE et al., 1989). Da das Ausmaß und die Richtung der Umweltveränderungen nicht exakt prognostizierbar sind, erlangt dieser Aspekt auch im Hinblick auf einen bevorstehenden Klimawandel (MITCHEL et al., 1990; MANABE & WETHERLAND, 1980) besondere Bedeutung (STARKE, 1993).

In der vorliegenden Untersuchung wurde gezeigt, dass im Solling Strauchpopulationen von *C. avellana* über eine große genetische Vielfalt verfügen, die von *P. spinosa* noch übertroffen wird. Auch in anderen Quellen wird von einer hohen genetischen Vielfalt von *C. avellana* (GEITLER, 1943; MEHLENBACHER, 1991; RUMPF, 2002 u.a.) und insbesondere *P. spinosa* (HEGI, 1995; MOHANTY et al., 2000) berichtet. HEGI (1995) beschreibt *P. spinosa* als „äußerst variabel“ und SCHMIDT (2002) geht von einer „formenreichen, durch Hybridschwärme taxonomisch schwierig fassbaren Artengruppe“ aus. Interspezifische Hybridisierung ist in der Gattung *Prunus* eine weit verbreitete Erscheinung und zeugt nach HEGI (1995) von der nahen Verwandtschaft der einzelnen Arten. Je nach Artauffassung umfasst die Gattung etwa 230 (HEGI, 1995) bis 400 (NIELSON & OLRİK, 2001) Arten, wovon heute 13 in Mitteleuropa einheimisch sind oder kultiviert werden. Innerhalb der Gattung ist die botanische Klassifikation zum Teil kontrovers, da wegen der einfachen Hybridisierung zahlreiche intermediäre Typen entstehen, die die Grenzen zwischen den Arten verwischen (CASAS et al., 1999). NIELSON & OLRİK (2001) sind daher der Ansicht, dass unter strikter Annahme des „biological species concept“ (MAYR, 1942) die Gattung *Prunus* sogar als eine einzige Art angesehen werden kann.

Die zytoplasmatische Entstehung der tetraploiden *P. spinosa* ist bis heute nicht genau aufgeklärt. REYNDERS-ALOISI & GRELLET (1994) fanden durch Analysen ribosomaler DNA-Einheiten heraus, dass *P. cerasifera* EHRH. an der Entstehung von *P. spinosa* beteiligt war. Ob *P. cerasifera* dabei als Pollen-Donor oder Zytoplasma-Donor fungierte ist nicht bekannt; darüber hinaus existieren bei dieser Art sowohl diploide als auch tetra- und hexaploide Formen (WATKINS, 1981; BERIDZE & KVATCHADZE, 1981 zit. in MOHANTY et al., 2000). ERYOMINE (1990) hält *P. microcarpa* für den zweiten Elternteil, was jedoch durch die Untersuchungen von REYNDERS-ALOISI & GRELLET (1994) nicht bestätigt werden konnte. *P. spinosa* selbst gilt heute neben *P. cerasifera* als ein Elternteil der Kulturpflaume (*P. domestica* L.). Hybriden zwischen *P. spinosa* und *P. cerasifera* treten in den meisten Gebieten Mitteleuropas und des Kaukasus häufig auf, hybridogene Formen von *P. spinosa* und *P. domestica* ssp. *insititia* sind dagegen selten anzutreffen (NIELSON & OLRİK, 2001). Auch *P. domestica* setzt sich aus einem Formengemisch mit unterschiedlichem Hybridcharakter zusammen, wodurch hier ebenfalls die taxonomische Einteilung erschwert wird. Insbesondere die gleitenden Übergänge zu den putativen Stammarten *P. spinosa* und *P. cerasifera* machen eine Artabgrenzung aufgrund der hohen Variabilität schwierig. Darüber hinaus sollen die heutigen verschiedenen Pflaumenarten durch weitere, wiederholte Hybridisierungen entstanden sein (HEGI, 1995; GROH et al., 1994).

Prinzipiell bietet die Hybridisierung durch Rekombination des genetischen Materials zweier Arten eine größere Chance für die Entstehung gut angepasster Nachkommen als Veränderungen innerhalb einzelner Populationen, da der Variabilitätsgrad, der durch Kreuzung zweier Arten entsteht, viel größer ist als derjenige, der einer einzelnen Art zur Verfügung steht. Für viele Pflanzengruppen ist die Hybridisierung somit ein wichtiger Evolutionsmechanismus. Die Bildung und Stabilisierung von intermediären Hybridpopulationen ist aber nur möglich, wenn die Hybriden fertil sind oder sich -wie häufiger in der Gattung *Prunus* beobachtet- ungeschlechtlich verbreiten können (RAVEN et al., 1987).

Die Versuche verschiedener Systematiker, die Art *P. spinosa* anhand morphologischer Merkmale verschiedenen Unterarten, Varietäten oder gar Lokalrassen zuzuordnen, seien an dieser Stelle nur am Rande erwähnt. Dennoch soll auf einige auffällige (Garten-) Formen mit rosa oder rot gefärbten Blüten(-teilen) („*coronata*“, „*erythrocalyx*“ u.a.) und roten Blättern („*purpurea*“), mit weißbunten Blättern („*variegata*“), überhängenden Zweigen („*pendula*“) oder gefüllten Blüten („*plena*“) hingewiesen werden. Daneben existieren außerdem Formen mit sitzenden Blüten, kurzen oder schmalen Kronblättern oder gar schraubig gedrehten Griffeln, die eine nahezu endlose Variabilität von *P. spinosa* andeuten.

Auch innerhalb der mit 12 Arten vergleichsweise kleinen Gattung *Corylus* sind unterschiedlich erfolgreiche Hybridisierungen (ERDOGAN & MEHLENBACHER, 1997) und diverse Gartenformen mit auffällig roten („*atropurpurea*“, „*atrosanguinea*“), gelben („*aurea*“),

gelb berandeten („aureo-marginata“) oder weiß panaschierten („albo-variegata“) Blättern bekannt (HEGI, 1981), deren Variabilität jedoch insgesamt nicht an jene von *P. spinosa* heranreicht. Hinzu kommt, dass ausschließlich *C. avellana* bei uns heimisch ist, und einige wenige Arten nur gelegentlich in Parks und Gärten angepflanzt werden.

Natürliche Populationen, die keinen Eingriffen durch den Menschen unterliegen, haben i. d. R. die für sie optimale genetische Vielfalt erreicht und zeichnen sich bei gleichzeitig hoher genetischer Variabilität anpassungsrelevanter Merkmale durch eine hervorragende Anpassung an die herrschenden Umweltbedingungen aus (MÜLLER, 1975). Auf den ersten Blick scheint dieser Zustand aufgrund der nachgewiesenen hohen Variabilität von *C. avellana* und *P. spinosa* auch im Solling gegeben zu sein. Die isoenzymatischen Analysen der Nachkommenschaften von *P. spinosa* haben aber deutliche Hinweise auf eine Gefährdung dieser vorhandenen Variabilität erbracht. Die starke prozentuale Abnahme seltener Allele bis hin zu deren Verlust deuten in den untersuchten Populationen auf eine zukünftige Abnahme der genetischen Vielfalt hin. Heute können ohnehin die meisten autochthonen Pflanzenbestände nicht mehr zu den natürlichen Populationen gezählt werden, da sie durch künstliche Eingriffe wie u. a. Durchforstung und Anbau nicht angepasster Herkünfte verändert wurden. Subfossile Funde beweisen, dass in Mitteleuropa Früchte von *P. spinosa* schon zur Steinzeit von Menschen gesammelt wurden. Dem anthropogenen Einfluss auf die Verbreitung von *P. spinosa* wird von verschiedenen Autoren eine unterschiedliche Bedeutung beigemessen. *P. spinosa* ist aber unter den Wildobstfunden besonders häufig zu finden und gelegentlich werden sogar „Wildschlehen“ von „Kulturschlehen“ getrennt (WARNECK, 1961 zit. in HEGI, 1995). Darüber hinaus wurden Individuen und Populationen, die vorher Bestandteil des Anpassungssystems waren, durch Besiedlung und Landwirtschaft ausgelöscht (MÜLLER, 1975). Während bis zur Mitte dieses Jahrhunderts die Vielfalt der landwirtschaftlichen Nutzungsformen ein sehr abwechslungsreiches und kleinräumiges Mosaik verschiedener Biotoptypen mit einer hohen Vielfalt an Tier- und Pflanzenarten bereit hielt, führte die Intensivierung der Landwirtschaft seit den fünfziger Jahren zu einer starken Zurückdrängung der Biotop- und Artenvielfalt in den meisten Kulturlandschaften (ELLENBERG, 1996; KRETSCHMER et al., 1997). Die fortschreitende Habitatfragmentierung führte zu einer Aufteilung in Einzelpopulationen mit geringer Größe, deren Austausch von Erbanlagen zwischen benachbarten Teilpopulationen durch räumliche Isolation mehr oder weniger begrenzt wird. Ist die reproduktionseffektive Populationsgröße über mehrere Generationen vergleichsweise gering, so akkumuliert sich der in jeder Generation erneut auftretende Verlust genetischer Variation (ZIEHE et al., 1995). Allein durch die zufällige Auswahl erfolgreicher Gameten kann in einer Generation an einem Genort nur ein Typ weitergegeben werden, so dass künftige Generationen am betreffenden Genort fixiert sind. Nur durch Migration oder Mutation können an diesem

Genort neue Typen in der Population entstehen. In isolierten Populationen ist nach vielen Generationen aufgrund genetischer Drift bestimmter genetischer Strukturen als „Gleichgewichtsstruktur“ daher eine Fixierung auf einen Typ an allen Genorten des Genoms zu erwarten (FINKELDEY, 1993). Die Entfernungen, die notwendig sind, um Populationen wirksam zu isolieren, hängen von der Verbreitungsfähigkeit der Arten ab, sind aber häufig sehr gering. Bei vielen insektenbestäubten Pflanzenarten der gemäßigten Breiten kann bereits eine Lücke von 15 m zwei Populationen stark isolieren. Gerade 1% des Pollens, mit dem eine Pflanze bestäubt wird, kommt nach RAVEN et al. (1987) aus dieser Entfernung. Die *P. spinosa*-Individuen in den Untersuchungsgebieten waren zum Teil bis zu 1000 m vom nächsten Kreuzungspartner entfernt. Sogar bei Windbestäubung wird nach RAVEN et al. (1987) der Pollen selten weiter als 50 m getragen und die Chance, dass er eine Narbe trifft, nimmt nach 50 m drastisch ab. GERMAIN (1994) empfiehlt für die erfolgreiche Bestäubung in Fruchtplantagen, Pollenspender von *C. avellana* nicht weiter als in 20 m Entfernung zu pflanzen. Dennoch deutete in der vorliegenden Untersuchung das plötzliche Auftreten eines neuen Merkmals (rote Blattfarbe) bei einigen Nachkommen von *C. avellana* auf eine deutlich größere Ausbreitungsdistanz des Pollens hin.

Während auf der anderen Seite ein uneingeschränkter Genfluss genetische Differenzierungen zwischen Teilpopulationen ausgleichen würde, sehen HATTEMER & GREGORIUS (1993) den Fortbestand einer biologischen Art als Metapopulation in dem Vermögen mehrere teilisolierter Populationen, sich bei Aufrechterhaltung eines begrenzten Genflusses adaptiv zu differenzieren und hierdurch die Fähigkeit zur Kompensation lokaler Ausfälle zu gewinnen. Wichtig für die Erhaltung der genetisch adaptiven Differenzierung ist neben der Erhaltung mehrere Populationen von hinreichender Größe demnach auch die Erhaltung der hierfür notwendigen, jedoch nicht vollständigen, reproduktiven Isolation. Nach GREGORIUS (1991, zit. in ZIEHE et al., 1995) ist in einem Waldbestand eine Zahl von mehreren hundert Bäumen notwendig, um die Verminderung genetischer Variation an einem Genort in engen Grenzen zu halten. Zwar scheint im vorliegenden Fall eine solche notwendige partielle Isolation zwischen den verschiedenen Habitaten Waldrand und Agrarlandschaft vorzuliegen, jedoch bleibt zu bedenken, dass die vorhandene geringe Individuenzahl von *P. spinosa* weit von einer Population hinreichender Größe entfernt ist. Hinzu kommen die schlechten Etablierungsmöglichkeiten der Nachkommen und die starke vegetative Vermehrung, die im Vergleich zur generativen Reproduktion die genetische Vielfalt auf lange Sicht gegen Null streben lässt. Die genetische Vielfalt von *C. avellana* scheint hingegen aufgrund ihrer Windblütigkeit, günstigeren Etablierungsmöglichkeiten durch eine profitablere Form zoochorer Verbreitung und nicht zuletzt ihrer hohen Abundanz im Solling weniger gefährdet. Wie es jedoch diesbezüglich in Regionen mit einer geringeren Individuendichte aussieht bleibt fraglich.

Folglich ist zur Erhaltung der genetischen Vielfalt unserer Gehölze im Rahmen der bis dato i.d.R. unzureichend praktizierten Waldrandgestaltung und Biotoppvernetzung, für die jedoch zahlreiche Empfehlungen ausgearbeitet wurden (u.a. JEDICKE, 1994; ALTENKIRCH et al., 1977; ARBEITSKREIS FORSTL. LANDESPFLEGE, 1984, 1991; ZUNDEL, 1992; PIETZARKA & ROLOFF, 1993a,b; SCHÜTZ et al., 1993; KRÜSI et al., 1996; TIDOW et al., 1997; FLÜCKIGER, 1999; LIECHTI, 2000), eine Erhöhung der Individuendichte mit überwindbaren Distanzen insbesondere bei insektenblütigen Arten zur Ermöglichung eines (eingeschränkten) Genflusses anzustreben.

Ein weiteres Gefahrenpotential, dass für den Waldbau schon seit längerer Zeit erkannt wurde, ist die Einbringung von gebietsfremden und damit an hiesige Standorte häufig unangepassten Herkünften, die der Forstwirtschaft z.T. erhebliche Einbußen brachte. Durch das im Zuge von Straßenbau- oder Ausgleichsmaßnahmen massenhafte Ausbringen von fremdem genetischen Material, dass in der Regel aus südosteuropäischen Ländern mit niedrigem Lohnniveau stammt und daher zu günstigen Preisen vertrieben werden kann, wird der Genpool der heimischen Sippen verfälscht und ihre genetische Eigenart gefährdet. Diese Problem wurde in den letzten Jahren an vielen Stellen erkannt (s. SPETHMANN, 1995a, 1995b, 2002; RUMPF, 1998, 2002; LEINEMANN et al., 2002; BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN, 2001; STAATL. NATURSCHUTZVERWALTUNG BADEN-WÜRTTEMBERG; MINISTERIUM FÜR RAUMORDNUNG UND UMWELT DES LANDES SACHSEN-ANHALT, 1998; NATURSCHUTZ-ZENTRUM HESSEN, 2002), was dazu führte, dass inzwischen gesetzliche Vorgaben zur Verwendung „autochthoner Gehölze“ ausgearbeitet und verabschiedet wurden. In §41(2) des Bundesnaturschutzgesetzes (BnatSchGNeuregG, 25. März 2002) werden die Länder beauftragt „Gefahren einer Verfälschung der Tier- und Pflanzenwelt .. durch Ansiedlung und Ausbreitung von Tieren und Pflanzen gebietsfremder Arten abzuwehren“ und eine Genehmigung zum Ansiedeln zu versagen, wenn „eine Gefährdung des Bestands ... wild lebender Tier- und Pflanzenarten .. oder von Populationen solcher Arten nicht auszuschließen ist“. Diese Regelung wurde u.a. im Niedersächsischen Naturschutzgesetz vom 15. Februar 2003 mit §44 „Gebietsfremde Tiere und Pflanzen“ umgesetzt.

Da es bislang wenige private Anbieter von Seiten der Baumschulen gibt und die Beerntung gebietstypischer Populationen langfristig zu kostenintensiv ist, wurde in einigen Bundesländern damit begonnen, Samenplantagen für heimische Strauchgehölze anzulegen. Neben dem globalen Gedanken der Erhaltung der Biodiversität und dem unschätzbaren ökologischen Wert unserer Strauchgehölze für viele Tier- und Pflanzenarten, würden die Bemühungen nicht zuletzt durch ihre überragende landschaftsprägende Bedeutung und ästhetische Schönheit belohnt.

7 Zusammenfassung

Die fortschreitende Zerstörung von Lebensräumen durch den Menschen ist in den letzten Jahrzehnten zu einem globalen Problem herangewachsen und kann – wie aus den tropischen Regenwäldern vielfach bekannt - zur Verdrängung und raschen Auslöschung von Arten führen. In mitteleuropäischen Kulturlandschaften sind zahlreiche Tier- und Pflanzenarten insbesondere durch die zunehmende Fragmentierung ihrer Habitate bedroht. Die Unterbrechung von Paarungskontakten hat eine Verminderung der genetischen Vielfalt innerhalb der Populationen zur Folge. Die genetische (innerartliche) Vielfalt wird heute jedoch als Grundlage für das Anpassungspotential und die langfristige Überlebensfähigkeit einer Population angesehen. Für Baum- und Strauchpopulationen ist eine Ausstattung mit möglichst vielen genetischen Varianten auch im Hinblick auf den zukünftigen Klimawandel von besonderer Bedeutung.

In der vorliegenden Arbeit wurde die genetische Vielfalt innerhalb und zwischen verschiedenen Teilpopulationen von zwei in Mitteleuropa häufigen Straucharten (*Corylus avellana* L. und *Prunus spinosa* L.) anhand von genotypischen und phänotypischen Merkmalen ermittelt. Hierzu wurden unter konstanten Standortbedingungen blattmorphologische Parameter an angezogenen Nachkommenschaften erhoben und deren Höhenwuchsleistung erfasst. Fruchtmorphologische Untersuchungen wurden an *In-situ*-Populationen durchgeführt. Daneben erfolgten phänologische Bonituren zum Frühjahrsaustrieb und Vegetationsabschluss unter einheitlichen Klimabedingungen. Untersuchungen zur vegetativen Verjüngung, Blüte und Fruktifikation von *P. spinosa* lieferten Hinweise über ihre Reproduktionsstrategien. Die genetischen Strukturen der *In-situ*-Populationen von *C. avellana* und *P. spinosa* sowie deren Nachkommenschaften wurden anhand von Isoenzymanalysen ermittelt.

Darüber hinaus wurde mit Hilfe der genetischen Analysen überprüft, ob zwischen räumlich getrennten Teilvorkommen an Waldrändern und vorgelagerten Agrarflächen ein genetischer Austausch stattfindet und ob dabei Unterschiede zwischen wind- und insektenblütigen Arten auftreten. Während der Blütezeit von *P. spinosa* wurden außerdem Luftklektoren zum Fangen potentieller Bestäuber an verschiedenen Standorten im Untersuchungsgebiet aufgestellt.

Die Kartierungen ergaben, dass *P. spinosa* im Vergleich zu *C. avellana* in den Waldrandbereichen des Sollings eher selten vorkommt, sich aber stärker in den Agrarflächen etablieren kann.

Die Fruchtmorphologie beider Arten war sehr variabel und unterschied sich bei einzelnen Parametern zum Teil um ein Vielfaches. Bei *P. spinosa* wurde die Variabilität der Früchte insbesondere durch die unterschiedlichen Ausprägungen der Steinkerne bedingt. Auch die

Blattmorphologie der Nachkommenschaften zeigte unter konstanten Umweltbedingungen sowohl bei *C. avellana* als auch bei *P. spinosa* eine hohe Variabilität in Größe und Gestalt.

Der deutlich überwiegende Anteil der aufgetretenen Varianz morphologischer Frucht- und Blattmerkmale war mit in der Regel über 95% auf die vorhandene Variation innerhalb der Populationen zurückzuführen. Dennoch ließen sich einige signifikante Unterschiede zwischen den beiden Herkunftsorten Vahle und Hellental nachweisen.

In der Höhenwuchsleistung wurde eine starke Differenzierung auf Individualniveau insbesondere innerhalb der Nachkommenschaften von *P. spinosa* ermittelt. Im Vergleich der Herkunftsorte zeichnete sich bei beiden Arten die Herkunft des klimatisch günstigeren Standortortes Vahle durch eine im Mittel bessere Wüchsigkeit in den ersten zwei Jahren aus.

Die Ergebnisse der phänologischen Beobachtungen ergaben eine tendenziell später einsetzende Keimung, einen späteren Vegetationsaustrieb und einen früheren Vegetationsabschluss der Herkunft des klimatisch ungünstigeren Standortortes Hellental sowohl bei *C. avellana* als auch *P. spinosa*. Die Spannweite zwischen früh und spät austreibenden bzw. abschließenden Nachkommenschaften betrug bei *P. spinosa* bis zu drei Wochen. Die mittleren Vegetationszeiten je Nachkommenschaft variierten in einer Spanne von 34 Tagen.

Der Zeitpunkt der Blüte setzte bei *P. spinosa* in der Population Hellental im Mittel 6 Tage später ein als in Vahle. Auf gleichem Standort wurden im Blühverhalten Unterschiede von bis zu 15 Tagen nachgewiesen.

Die Variation an Isoenzymgenloci deutete nur eine geringe Differenzierung zwischen den Populationen beider Untersuchungsgebiete an. Innerhalb eines Untersuchungsgebietes traten bei *P. spinosa* einzelne genetische Varianten an den Waldrändern zurück, andere fehlten im unmittelbar vorgelagerten Agrarbereich. In den untersuchten Nachkommenschaften kam es neben dem quantitativen Rückgang nicht vorherrschender Allele häufig zu deren Verlust.

Die Eklektorenfänge deuteten eine lokale Differenzierung der Bestäuberfauna von *P. spinosa* an.

Insgesamt ließen die Ergebnisse insbesondere bei *P. spinosa* auf einen eingeschränkten Genfluss schließen.

Während in den *In-situ*-Populationen der Sträucher die Differenzierungen im Blühverhalten und in der Ausprägung der Früchte vermutlich zu einem großen Teil umweltbedingt waren, ließ sich bei den Nachkommenschaften unter konstanten Umweltbedingungen die Variation verschiedener morphologischer und phänologischer Merkmale auf genetisch bedingte Unterschiede zurückführen. Die große Variabilität der untersuchten Merkmale deutete auf ein hohes Anpassungspotential der Populationen hin.

Anhand der vorliegenden Ergebnisse wurde am Beispiel von *P. spinosa* gezeigt, dass bei insektenblütigen Arten mit geringer Abundanz und vorherrschender Ausbreitung durch Vögel eine Gefährdung der genetischen Vielfalt durch ungenügenden Genfluss und mangelnde Etablierungsmöglichkeiten besteht. Die genetische Vielfalt windblütiger Arten mit hoher Abundanz und einer überwiegenden Verbreitung durch Mäuse zeigte am Beispiel von *C. avellana* eine weniger starke Gefährdung.

8 Summary

During the last decades the increasing destruction of habitats by human beings has grown to a global problem. This can lead to displacements of populations or even fast eliminations of species as it is known for many examples in tropical forests. In the Central European cultivated landscape many animal and plant species are endangered especially by the increasing fragmentation of their habitats. The interruption of sexual contacts is followed by a decreasing genetic variation within populations. Today the genetic (intraspecific) variation is seen as the basis for the potential for adaptation and the long-term survival of populations. Therefore the possession of many genetic variants is important for tree and shrub species also with regard to the expected global climatic change in future.

In this study, the genetic variation of the two shrub species *Corylus avellana* L. and *Prunus spinosa* L. common for Central Europe was investigated within and between different subpopulations in the Solling forest in North Germany by means of genotypic and phenotypic characters. Morphological parameters of leaves and height growth of cultivated offsprings were measured under homogenous site conditions. Morphological investigations on fruits were made in *in-situ*-populations of both species. Phenological characteristics of different offsprings were observed during flushing and bud set under constant climatic conditions. The analysis of vegetative reproduction, flowering and fructification of *P. spinosa* should give information about its reproductive strategies. The genetic structures of the *in-situ*-populations and their offsprings were analysed by Isoenzyme markers. Furthermore it was tested if there is a genetic exchange between separated individuals at the edges of forest and adjacent agricultural areas and if there are differences between wind-pollinated and insect-pollinated species. In addition, electors for trapping pollinators were installed at different sites in the study area during the flowering period of *P. spinosa*.

The results of the inventory showed that compared to *C. avellana* *P. spinosa* is rare at the edges of the Solling forest but it can establish more often in the fields. In both species the morphology of the fruits was very variable and some parameters even varied multiple. For *P. spinosa* the variability of the fruits was especially determined by the different characteristics of the stones. The leaf morphology of the offsprings showed a high variability in size and shape for *P. spinosa* as well as for *C. avellana*. The biggest part of the evaluated variance of morphological fruit and leaf traits was caused up to 95% by the variation within the populations. But there were still some significant differences between the two provenances Vahle and Hellental. The height growth showed a strong differentiation between some individuals within the offsprings of *P. spinosa*. When comparing the two provenances of both species, the provenance of the climatically more favourable site Vahle had a better growth in the first two years on average. The results of the phenological observations tend to

a later beginning of germination, a later flushing and an earlier bud set of the provenance of the climatically less favourable site Hellental for both *C. avellana* and *P. spinosa*. The span between early and late flushing and bud set respectively reached up to three weeks between different offsprings of *P. spinosa*. The mean growing seasons of offsprings varied in a span of 34 days. In the *in-situ*-population Hellental the time of flowering of *P. spinosa* started six days on average later than in Vahle. At the same location there was a difference of 15 days in the peak level of flowering.

The allelic variation at isozyme gene loci demonstrated a low differentiation between the populations of both study areas for *C. avellana* and *P. spinosa*. Within one area some genetic variants were not detectable at the edges of forest, others were missing in the neighbouring fields. The Isoenzyme analysis of the offsprings illustrated a quantitative decrease of rare alleles which sometimes led to their complete disappearance. The pollinators of *P. spinosa* seemed to be locally differentiated. Altogether the results indicated a restricted gene flow especially for *P. spinosa*.

While the differentiation in flowering and fruit morphology of the *in-situ*-populations is probably to a large part environmentally influenced, the variation of different morphological and phenological characteristics of the offsprings cultivated under homogenous site factors is due to genetically differences.

The great variability of the analysed parameters suggests a high potential for adaptation of the populations in the study area. With the example of *P. spinosa* the present results make clear, that the genetic variation of insect-pollinated species with low abundance in a fragmented landscape and predominant dispersal by birds is endangered by a restricted gene flow and less probabilities for seedlings to become established. The genetic variation of wind-pollinated species with a high abundance and a predominant dispersal by mice showed - considering *C. avellana* as example - a lower endangering.

9 Literaturverzeichnis

- ABRAHAMS, M.D. (1994): Genotypic and phenotypic variation as stress adaption in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree physiology* 14: 833-842.
- AHMAD, Z.; DALEY, L.S.; MENENDEZ, R.A. & LAGERSTEDT, H.B. (1987): Characterization of filbert (*Corylus*) species and cultivars using gradient polyacrylamide gel electrophoresis. *Journal of environmental horticulture (JEH)* 5: 11-16.
- ALTENKIRCH, W.; HANSTEIN, U. & HULJUS, J. (1977): Waldränder. Niedersächsische Landesforstverwaltung, Merkblatt Nr. 3.
- ARBEITSKREIS FORSTLICHE LANDESPFLEGE (1984): Biotop-Pflege im Wald – Ein Leitfaden für die forstliche Praxis, KILDA-Verlag, Greven.
- ARBEITSKREIS FORSTLICHE LANDESPFLEGE (1991): Waldlandschaftspflege – Hinweise und Empfehlungen für Gestaltung und Pflege des Waldes in der Landschaft. ecomed, Landsberg/Lech.
- ARIKAN, F. (1963): Findik ziraatinin gelisme imkanlari. PhD Thesis, Univ. Ankara.
- ASPELMEIER, S. (2001): Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth). Dissertation, Universität Göttingen.
- BALAGUER, L. (2001): Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional ecology* 15(1): 124-135.
- BARNEA, A.; YOM-TOV, Y. & FRIEDMANN, J. (1992): Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica* 13: 209-219.
- BÄRTELS, A. (1989). Gehölzvermehrung. 3. Auflage, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- BAYERISCHER LANDESVERBAND FÜR GARTENBAU UND LANDESPFLEGE E.V.: Merkblatt Bestäubung – Warum trägt mein Obstbaum nicht?
- BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN SOWIE BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ (2001): Autochthone Gehölze – Verwendung bei Pflanzmaßnahmen.
- BERGMANN, F. (1987): Characterization of multiclinal aspen cultivars using isozyme electrophoresis. *Forest Ecology and Management* 22: 167-172.
- BERGMANN, F. (1991): Isoenzyme gene markers. In: MÜLLER-STARCK, G. & ZIEHE, M. (eds.). Genetic variation in European populations of forest trees. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- BERGMANN, F. (1993): Die Stärkegel-Elektrophorese: Renaissance eines klassischen Verfahrens. In: BIOMOL im Dialog 4, BIOMOL Feinchemikalien GmbH, Hamburg.
- BERGMANN, F.; MAURER, W. & HEILMANN, H.J. (1994): Die Stärkegel-Elektrophorese. Teil 2: Praktische Durchführung – Protokolle. In: BIOMOL im Dialog 6, BIOMOL Feinchemikalien GmbH, Hamburg.

- BERGMANN, F. (1995): Biochemisch-genetische Methoden zur Identifizierung von Arten, Herkünften und Klonen bei Bäumen und Sträuchern sowie praktische Anwendungsbeispiele. In: Die Erhaltung der genetischen Ressourcen von Bäumen und Sträuchern. IWU Tagungsbericht. Magdeburg, 1995.
- BERGOUNOUX, F.; GERMAIN, E. & SARRAQUINE, J.P. (1978): Le Noisetier, production et culture. INVUFLEC, ed. Paris, 161 S.
- BERIDZE, R.K. & KVATCHADZE, M.V. (1981): Origin and evolution of cultivated plums of Georgia. Kulturpflanze 29: 147-150.
- BRADSHAW, A.D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics 13: 115-155.
- CALVINO-CANCELA, M. (2002): Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. Journal of Ecology 90: 775-784.
- CASAS, A.M.; IGARTUA, E.; BALAGUER, G. & MORENO, M.A. (1999): Genetic diversity of *Prunus* rootstocks analyzed by RAPD markers. Euphytica 110: 139-149.
- CHENG, S.; MEHLENBACHER, S.A. & CHEN, T. (1990): Identification of hazelnut cultivars by isozyme analysis. International Horticultural Congress. Firenze (Italy), August 27 – September 1. Abstract no 3011.
- COCH, T. (1995): Waldrandpflege – Grundlagen und Konzepte. Neumann Verlag, Radebeul.
- COINTAT, M. (1962): La culture du noisetier en turquie. Revue Forestière Francaise 14: 791-806.
- DARLINGTON, C.D. & MATHER, K. (1949): The elements of genetics. Allen and Unwin, London.
- Dimoulas, J. (1979): Etude de divers aspects de la reproduction sexuée chez le Noisetier, (*Corylus avellana* L.). Thèse Docteur-Ingénieur, Univ. Bordeaux II, 162 S.
- DUELLI, P. (1992): Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 21: 379-384.
- DUELLI, P. (1995): Biodiversität erhalten und fördern: Was sagt die ökologische Forschung dazu? In Forum für Wissen: Erhaltung der Biodiversität – eine Aufgabe für Wissenschaft, Praxis und Politik. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf, 1995.
- EBERT, G. (2001): Modul spezieller Obstbau I: Vorlesung Steinobst. www.agrar.huberlin.de/gartenbau/ob/Module/Steinobst.pdf
- EHRlich, P.R. (1988): The loss of diversity: Causes and consequences. In: Wilson, E.O. & Peter, F.M.: Biodiversity, Washington.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Auflage, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- ERDOGAN, V & MEHLENBACHER, S.A. (1997): Preliminary results on interspecific hybridization in *Corylus*. Acta Horticulturae 445: 6569.

- ERYOMINE, G.V. (1990): New data on the origin of *Prunus domestica* L. Acta Horticulturae 283: 27-30.
- FENNER, M. (1985): Seed ecology. London: Chapman and Hall.
- FINKELDEY, R. (1993): Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. In: Göttingen Research Notes in Forest Genetics. Göttinger Forstgenetische Berichte, Kapitel 14. Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen.
- FLEMING, T.H.; Venable, D.L. & Herrera M. (1993): Opportunism vs. Specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. Vegetatio 107/108: 107-120.
- FLÜCKIGER, P.F. (1999): Der Beitrag von Waldrandstrukturen zur regionalen Biodiversität. Inauguraldissertation an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel.
- FÖRSTER, M. (1975): Kennarten der Staudämme oder der xerothermen Eichenwälder. Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgemeinschaft N.F. 18: 259-264.
- FOSTER-HUENNEKE, L. (1991): Ecological Implications of genetic variation in plant Populations. In: FALK, D.A. & HOLSINGER, K.E. (eds.): Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press: 31-44.
- GALDERISI, U.; CIPOLLARO, M.; DI BERNARDO, G.; DE MASI, L.; GALANO, G. & CASCINO, A. (1999): Identification of hazelnut (*Corylus avellana*) cultivars by RAPD analysis. Plant Cell reports 18: 652-655.
- GEITLER, L. (1943): Fruchtformen der Hasel in Wildpopulationen. Wienerische Botanische Zeitschrift 92: 87-93.
- GERMAIN, E. (1994): The reproduction of hazelnut (*Corylus avellana* L.): A review. Acta Horticulturae 351: 195-209.
- GILLESPIE, J.H. & LANGLEY, C.H. (1974): A general model to account for enzyme variation in natural populations. Genetics 76: 837-848.
- GILLET, E. & HATTEMER, H.H. (1989): Genetic analysis of isozyme phenotypes using single tree progenies. Heredity 63: 135-141.
- GILLET, E. (1993): Genmarker als Entscheidungshilfen für die Genkonservierung. I. Zweckdienliche Auswahl von Markertypen. Allgemeine Forst- u. Jagdzeitung 164. Jg., 2/3.
- GILLET, E. (1998): GSED- Genetic structures from electrophoresis data. User's manual. Göttingen.
- GREGORIUS, H.R. (1974): Genetischer Abstand zwischen Populationen – I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silvae Genetica 23 (1-3): 22-27.
- GREGORIUS, H.R.; HATTEMER, H.H. & BERGMANN, F. (1984): Über Erreichtes und kaum Erreichbares bei der „Identifikation“ forstlichen Vermehrungsgutes. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 155: 201-214.

- GREGORIUS, H.R.; HATTEMER, H.H.; BERGMANN, F. & MÜLLER-STARCK, G. (1985): Umweltbelastung und Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. *Silvae Genetica* 34: 230-241.
- GREGORIUS, H.R. & ROBERDS, J.H. (1986): Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theoretical And Applied Genetics* 71: 826-834.
- GREGORIUS, H.R. (1987): The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. *Theoretical And Applied Genetics* 74: 397-401.
- GREGORIUS, H.R. (1991): Gene conservation and the preservation of adaptability. In: SEITZ, A. & LOESCHCKE, V. (eds.): A population-biological approach. Birkhäuser Verlag, Basel.
- GROH, B.; AUER, H. & TREUTTER, D. (1994): Chemotaxonomical investigations of *Prunus domestica* by isozyme markers and phenolic compounds. *Scientia horticultrae* 58 (1-2): 41-56.
- GUITIAN, J.; GUITIAN, P. & SANCHEZ, J.M. (1993): Reproductive biology of two *Prunus* species (*Rosaceae*) in the Northwest Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution* 185: 153-165.
- GUITIAN, J. (1993): Why *Prunus mahaleb* (*Rosaceae*) produces more flowers than fruits. *American Journal of Botany* 80: 1305-1309.
- GUITIAN, J. (1994): Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (*Rosaceae*). *American Journal of botany* 81: 1555-1558.
- HANHART-ROSCH, R. & KLEINSCHMIT, J. (1991): Austriebsverhalten von Fichtenklonen (*Picea abies* [L.] KARST.) in unterschiedlichen geographischen Gebieten. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 162 (2): 25-28.
- HARD, G. (1976): Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. *KTBL-Schr.* 195: 195S.; Münster-Hiltrup.
- HARPER, J.L. (1977): The population biology of plants. Academic Press, New York.
- HATTEMER, H.H. & GREGORIUS, H.R. (1993): Genetische Anforderungen an Maßnahmen zur Arterhaltung. *Forstarchiv* 64: 44-49.
- HATTEMER, H.H.; BERGMANN, F. & ZIEHE, M. (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwirtschaft. 2. neu bearb. und erw. Aufl., Sauerländer, Frankfurt am Main.
- HAVENITH, C. (2000): Obstbau in Rheinland-Pfalz. Bestäubung durch Wildbienen – eine Option für den Obstbau. <http://agrарinfo.aspdienste.de>
- HEGI, G.(1981): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band III, Teil 1, 3. Auflage, Paul Parey Verlag, Berlin, Hamburg.
- HEGI, G. (1995): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band IV, Teil 2b, 2. Auflage, Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien.
- HERRERA, C.M. (1984): Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.

- HETSCH, W. & SCHMITT, H.P. (1994): Zustand und Konsequenzen für die Praxis: Waldränder in Nordrhein-Westfalen. *AFZ- Der Wald* 26: 1445-1448.
- HORA, B. (1981): *The Oxford encyclopaedia of trees of the world*. Oxford University Press, UK.
- ISIK, K.; KLEINSCHMIT, J. & SVOLBA, J. (1995): Survival, growth trends and genetic gains in 17-year old *Picea abies* clones at seven test sites. *Silvae Genetica* 44(2-3):116-128.
- JAKUCS, P. (1970): Bemerkungen zur Saum-Mantel-Frage. *Vegetatio* 21: 29-47.
- JAKUCS, P. (1972): *Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen*. 228 S., Budapest.
- JASIENSKI, M.; AYALA, F.J. & BAZZAZ, F.A. (1997): Phenotypic plasticity and similarity of DANN among genotypes of an annual plant. *Heredity* 78: 176-181.
- JEDICKE, E. (1994): *Biotopverbund: Grundlagen und Maßnahmen einer neuen Naturschutzstrategie*. 2. überarb. und erw. Auflage, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- JENSEN, T.S & NIELSON, O.F. (1986): Rodents as seed dispersers in a heath – oak wood succession. *Oecologia* 70: 214-221.
- KELLEY, J.R. (1980): An analysis of the effects of Boron and plant growth regulators on flower development in the filbert, *Corylus avellana* L.. MS Thesis, Oreg. State Univ., Corvallis.
- KINGSOLVER, R.W. (1986): Vegetative reproduction as a stabilizing feature of the population dynamics of *Yucca glauca*. *Oecologia* 69: 380-387.
- KLEINSCHMIT, J.; SVOLBA, J. & KLEINSCHMIT, J.R.G. (1996a): Variation anpassungsrelevanter, phänotypischer Merkmale. In: Müller-Starck, G. (Hrsg.): *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. Landsberg, ecomed, 1996.
- KLEINSCHMIT, J.; SVOLBA, J.; ENESCU, V.; FRANKE, A.; RAU, H.M. & RUETZ, W. (1996b): Erste Ergebnisse des Eschen-Herkunftsversuches von 1982. *Forstarchiv* 67(3): 114-122.
- KLEINSCHMIT, J.R.G. (1995): Vergleich morphologischer und genetischer Unterscheidungsmerkmale bei Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* [MATT.] LIEBL.). *Mitteilungen der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz*. Nr. 34: 327-349.
- KLEINSCHMIT, J.R.G.; BACILIERI, R.; KREMER, A. & ROLOFF, A. (1995): Comparison of morphological and genetic traits of Pedunculate Oak (*Q. robur* L.) and Sessile Oak (*Q. petraea* (MATT.) LIEBL.). *Silvae Genetica* 44 (5-6): 256-269.
- KLUMPP, R.T. (2000): Untersuchungen zur Genökologie der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco). Dissertation. webdoc.gwdg.de/diss/2000/klumpp
- KOLLMANN, J. (1995): Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Ecoscience* 2 (3): 213-222.
- KOLLMANN, J. & PIRL, M. (1995): Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecologica* 16 (3): 313-329.

- KOLLMANN, J. & SCHILL, H.P. (1996): Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193-205.
- KOLLMANN, J. & PFLUGSHAUPT, K. (2001): Flower and fruit characteristics in small and isolated populations of a fleshy-fruited shrub. *Plant biology* 3: 62-71.
- KÖPP, R. (1987): Erfahrungen über die Vermehrung und Anzucht von einheimischen Straucharten. *Der Forst- und Holzwirt* 10: 269-274.
- KÖRBER-GROHNE, U. (1996): Pflaumen, Kirschkirschen, Schlehen: heutige Pflanzen und ihre Geschichte seit der Frühzeit, Theiss Verlag, Stuttgart.
- KRAUSE, A. (1970): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:200000. Potentielle natürliche Vegetation. *Schr.R. Vegetationskunde* 14: 138. Bonn-Bad Godesberg.
- KRETSCHMER, H.; HOFFMANN, J. & WENKEL, K.O. (1997): Einfluss der landwirtschaftlichen Flächennutzung auf Artenvielfalt und Artenzusammensetzung. Schriftenreihe des BML "Angewandte Wissenschaft", Band 465: Biologische Vielfalt in Ökosystemen: 266-280.
- KRÜSI, B.O.; SCHÜTZ, M. & TIDOW, S. (1996): Wie bringt man Vielfalt in den Waldrand? Informationsblatt des Forschungsbereiches Landschaftsökologie Nr. 31 der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. 6 S.
- KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- KUTSCHERA, U. (1995): Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Quelle & Meyer Verlag, Wiesbaden.
- LAGERSTEDT, H.B. (1977): The occurrence of blanks in the filbert *Corylus avellana* L. and possible causes. *Economic Botany* 31: 153-159.
- LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. 5. Auflage, Stuttgart, Ulmer.
- LEINEMANN, L. & BENDIXEN, K. (1999): Inheritance analysis of isozyme variants in field maple (*Acer campestre* L.). *Forest Genetics* 6(2): 73-77.
- LEINEMANN, L. & BERGMANN, F. (2000): Differential expression of MDH isozymes in sporophytic and gametophytic tissues of *Prunus spinosa*. *Journal of Applied Botany* 74: 175-177.
- LEINEMANN, L. (2000): Inheritance analysis of isozyme phenotypes in tetraploid species using single plant progenies. An example in black thorn (*Prunus spinosa* L.). *Forest Genetics* 7(3): 205-209.
- LEINEMANN, L.; BENDIXEN, K.; KOWNATZKI, D.; HATTEMER, H.H.; LIEPE, K. & STENGER, G. (2002): Genetische Untersuchungen an Landschaftsgehölzen im Hinblick auf die Erzeugung und Zertifizierung von Vermehrungsgut. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* (173). Jg. 7-8: 146-152.
- LEWONTIN, R.C. (1985): Population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 19: 81-102.

- LIECHTI, T.J. (2000): Die Erneuerungsdynamik der Gehölzpflanzen im Waldrandbereich von Fichtenbeständen nach unterschiedlichen Eingriffen. Diplomarbeit an der Professur für Waldbau ETH Zürich.
- LOISELLE, B.A.; SORK, V.L. & GRAHAM, C. (1995): Comparison of genetic variation in bird-dispersed shrubs of a tropical wet forest. *Biotropica* 27(4): 487-494.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967): The theory of island biogeography. New York.
- MANABE, S. & WETHERLAND, R.T. (1980): On the distribution of climate change resulting from increase in CO₂ content of the atmosphere. *Journal of the atmospheric science* 37: 99-118.
- MARTIN, C. (1995): Ist die Erhaltung der Biologischen Vielfalt eine gesellschaftliche Notwendigkeit? In Forum für Wissen: Erhaltung der Biodiversität – eine Aufgabe für Wissenschaft, Praxis und Politik. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf, 1995.
- MARTINEZ-ZAPATER, J.M. & OLIVER, J.L. (1984): Genetic analysis of isozyme loci in tetraploid potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Genetics* 108: 669-679.
- MEHLENBACHER, S.A. & THOMPSON, M.M. (1988): Dominance relationships among S-alleles in *Corylus avellana* L.. *Theoretical And Applied Genetics* 76: 669-672.
- MEHLENBACHER, S.A. (1991): Hazelnuts (*Corylus*). In: MOORE, J.N. & BALLINGTON JR., J.R.: Genetic Resources of temperate fruit and nut crops. International Society for Horticultural Science (ed.), Wageningen: 791-836.
- MEHLENBACHER, S.A. & SMITH, D.C. (1995): Inheritance of the cutleave trait in hazelnut. *HortScience* 30(3): 611-612.
- MEHLENBACHER S.A. (1997): Revised dominance hierarchy for S-alleles in *Corylus avellana* L.. *Theoretical And Applied Genetics* 94: 360-366.
- MENGES, E.S. (1991): The application of minimum viable population theory to plants. In: FALK, D.A. & HOLSINGER, K.E. (eds.): Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press: 31-44.
- MINISTERIUM FÜR RAUMORDNUNG UND UMWELT DES LANDES SACHSEN-ANHALT (1998): Florenverfälschung bei Gehölzpflanzungen und mögliche Schutzmaßnahmen. 2. Auflage, 20 S.
- MITCHEL, J.F.B.; MANABE, S.; TOKIOKA, T. & MELESHKO, V. (1990): Equilibrium climate change. In HOUGHTON, J.T.; JENKINS, G.J.; EPHRAUMS, J.J. (eds.): Climate change. Cambridge University Press: 131-170.
- MOHANTY, A.; MARTIN, J.P. & AGUINAGALDE I. (2000): Chloroplast DNA diversity within and among populations of the allotetraploid *Prunus spinosa* L.. *Theoretical And Applied Genetics* 100: 1304-1310.
- MOHANTY, A.; MARTIN, J.P. & AGUINAGALDE I. (2002): Population genetic analysis of European *Prunus spinosa* (Rosaceae) using chloroplast DNA markers. *American Journal of Botany* 89(8): 1223-1228.
- MORGENSTERN, E.K. (1996): Geographic variation in forest trees. UBC Press, Vancouver. 209 S.

- MÜLLER, G. (1975): Zur Bedeutung der Erhaltung genetischer Vielfalt bei Waldbäumen. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 146 (2): 34-38.
- MÜLLER, T. (1987): Der Traufwald. Natur und Landschaft 62(9): 344-346.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1983): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Veröffentlichungen Geobotanisches Institut ETH 61: 1-226.
- MÜLLER-STARCK, G.; Baradat, P. & BERGMANN, F. (1992): Genetic variation within European tree species. New Forests 6: 23-47.
- MÜNCH, E. (1923): Die Knospenentfaltung der Fichte und die Spätfrostgefahr. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 99: 241-265.
- NAMVAR, K. (1986): Die Gattung *Corylus*. Unveröffentlichtes Manuskript des Fachbereiches Gartenbau der Universität Hannover, Abt. Baumschule.
- NATURSCHUTZ-ZENTRUM HESSEN (2002): Autochthones Saat- und Pflanzgut. Abschlußbericht zur Expertentagung vom 21. Und 22. Oktober 2002. 21 S.
- NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT, Abteilung Waldgenressourcen (1997): Sträucher Nordwestdeutschlands – Erhaltung und Förderung der natürlichen Strauchvegetation.
- NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIALBLATT NR. 32/1990: Verordnung über das Naturschutzgebiet Hellental in der Gemeinde Heinade, Samtgemeinde Stadtoldendorf und der Stadt Holzminden, Landkreis Holzminden, sowie in der Stadt Dassel und im gemeindefreien Gebiet Solling, Landkreis Northeim.
- NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1996): Schriftenreihe Waldentwicklung in Niedersachsen. Heft 5: Waldentwicklung Solling.
- NIELSON, J. & OLRİK, D.C. (2001): A morphometric analysis of *Prunus spinosa*, *P. domestica* ssp. *insititia*, and their putative hybrids in Denmark. Nordic Journal of Botany 21(4): 349-363.
- NOCENTINI, G. & MORI, P. (1991): First contribution to the knowledge of the dispersal system of *Prunus spinosa* L.. Monti e Boschi 3: 49-54.
- PARCIAK, W. (2002): Seed size, number and habitat of a fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment. Ecology 83(3): 794-808.
- PEARCE, S.C. (1976): Field experimentation with fruit trees and other perennial plants. CAB, East Malling, Kent.
- PIETZARKA, U. & ROLOFF, A. (1993a): Waldrandgestaltung unter Berücksichtigung der natürlichen Vegetationsdynamik. Forstarchiv 64: 107-113.
- PIETZARKA, U. & ROLOFF, A. (1993b): Dynamische Waldrandgestaltung – Ein Modell zur Strukturverbesserung von Waldaußenrändern. Natur und Landschaft 68: 555-560.
- PISANI, P.L. & GIULIVO, C. (1968): Osservazioni sulla morfologia fiorale e sul trasporto del polline del nocciuolo. Atti Conv. Naz. Di Studi sul Nocciuolo. Viterbo: 285-293.
- POULIK, M.D. (1957): Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. Nature 180: 1477-1478.

- PUPPI, G. & ZANOTTI, A.L. (1994): *Corylus avellana* Flowering: First results of a phenological network in Italy. *Acta Horticulturae* 351: 257-262.
- RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & CURTIS, H. (1987): *Biologie der Pflanzen*. 2. verb. Auflage, de Gruyter. Berlin, New York.
- REMMERT, H. (1991): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Ein Übersicht. *Laufener Seminarbeitrag* 5/91: 5-15.
- REY, P.J. & ALCANTARA, M. (2000): Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- REYNDERS-ALOISI, S. & GRELLET, F. (1994): Characterization of the ribosomal DNA units in two related *Prunus* species (*P. cerasifers* and *P. spinosa*). *Plant Cell Reports* 13: 641-646.
- RIEDEL, K. (1997): ;Kontrollierte Stratifikation von Schlehe (*Prunus spinosa* L.), Zweigriffligem Weißdorn (*Crataegus laevigata* POIR.) und Hundsrose (*Rosa canina* L.) im Vergleich zur Freilandstratifikation. Diplomarbeit
- ROLOFF, A. & BÄRTELS, A. (1996): *Gehölze. Gartenflora*, Bd. 1, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- ROVIRA, M.; ALETA, N.; GERMAIN, E. & ARUS, P. (1993): Inheritance and linkage relationships of ten isozyme genes in hazelnut. *Theoretical And Applied Genetics* 86: 322-328.
- ROVIRA, M. (1997): Genetic variability among hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars. *Acta horticulturae* 445: 45-48.
- RUMPF, H. (1998): Verwendung und Ausweisung von Herkünften einheimischer Straucharten. *AFZ- Der Wald* 24:1480-1482.
- RUMPF, H. (2002): Phänotypische, physiologische und genetische Variabilität bei verschiedenen Herkünften von *Viburnum opulus* L. und *Corylus avellana* L.. Dissertation am Fachbereich Gartenbau der Universität Hannover. 176 S.
- SÄCHSISCHE LANDESANSTALT FÜR FORSTEN (2000): Konzept zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland.
- SANTOS, A.; SILVA, A.P. & ROSA, E. (1998): Shoot growth and yield of hazelnut (*Corylus avellana* L.) and the influence of climate: ten years of observation. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 73(2): 145-150.
- SAUER, A.; KLEINSCHMIT, J. & LUNDERSTÄDT, J. (1976): Charakterisierung von Fichtenklonen mit Hilfe morphologischer, physiologischer und biochemischer Methoden. *Silvae Genetica* 22: 173-182.
- SCHAAL, B.A.; LEVERICH, W.J. & ROGSTAD, S.H. (1991): A comparison of Methods for assessing genetic variation in plant conservation biology. In: FALK, D.A. & HOLSINGER, K.E. (eds.): *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press. S. 123-134.
- SCHLICHTING, C.D. (1986): The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.

- SCHLICHTING, C.D. & PIGLIUCCI, M. (1998): Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- SCHMALHAUSEN, I.I. (1949): Factors of evolution. Blakiston, Philadelphia, PA.
- SCHMIDT, P.A. (2002): Die Baum- und Straucharten Sachsens – Charakterisierung und Verbreitung als Grundlage der Generhaltung. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Schriftenreihe Heft 24.
- SCHÖN, P & SCHMALEN, W. (1992): Saatgutgewinnung und Anzucht von Straucharten. AFZ-Der Wald 19: 1010-1012.
- SCHREIBER, K.F. (1993): Standortsabhängige Entwicklung von Sträuchern und Bäumen im Sukzessionsverlauf von brachgefallenem Grünland in Südwestdeutschland. Phytocoenologia 23: 539-560.
- SCHUBERT, J. (keine Angabe): Lagerung und Vorbehandlung von Saatgut wichtiger Baum- und Straucharten. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen (LÖBF), Eberswalde-Finow.
- SCHÜTT, P.; SCHUCK, H.J.; LANG, P.; ROLOFF (1994): Enzyklopädie der Holzgewächse. Band III-3: Straucharten Mitteleuropas. Ecomed-Verlagsgesellschaft, Landsberg am Lech.
- SCHÜTZ, M.; KRÜSI, B.O. & KRUG, K. (1993): Bewertung und Aufwertung von Waldrändern. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Informationsblatt des Forschungsbereiches Landschaft, Nr. 16/ April 1993.
- SCHUTZGEMEINSCHAFT DEUTSCHER WALD e.V. (2002): Merkblatt zum BMBF-Verbundprojekt „Zukunftsorientierte Waldwirtschaft“ - Der Projektverbund Solling stellt sich vor.
- SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (1995):SBN-Merkblatt: Waldrand – Artenreiches Grenzland. Basel, 1995.
- SICILLIANO, M.J. & SHAW, C.R. (1976): Separation and visualization of enzymes on gels. In: SMITH, I. (ed.): Chromatographic and electrophoresis techniques. Vol. 2. Zone electrophoresis. Heinemann, London.
- SILVA, A.P.; RIBEIRO, R.M.; SANTOS, A & ROSA, E. (1996): Blank fruits in hazelnut (*Corylus avellana* L.) cv. "Butler": Characterization and influence of climate. Journal of Horticultural Science 71(5): 709-720.
- SITTE, P.; ZIEGLER, H.; EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A. (1991): Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- SOLAR, A.; STAMPAR, F. & USENIK, V. (1997): Identification of some hazelnut cultivars (*Corylus avellana* L.) with isozyme analysis. Acta Horticulturae 445: 21-30.
- SOLTIS, D.E. & SOLTIS, P.S. (1990): Isoenzymes in plant biology. Chapman and Hall, London. 268 S.
- SPETHMANN, W. (1995a): *In-situ/Ex-situ*-Erhaltung von heimischen Straucharten. In: KLEINSCHMIT, J.; BERGMANN, F. & HAMMER, K. (eds.): Erhaltung pflanzengenetischer Ressourcen in der Land- und Forstwirtschaft. Waldbäume und Sträucher. Schriftenreihe des Informationszentrums für genetische Ressourcen (IGR), Zentralstelle für Agrardokumentation (ZADI), Band 1:68-89.

- SPETHMANN, W. (1995b): Sträucher – fremdländische, einheimische, autochthone. In: INSTITUT FÜR WEITERBILDUNG UND BERATUNG IM UMWELTSCHUTZ (ED.): Die Erhaltung der genetischen Ressourcen von Bäumen und Sträuchern. IWU-Tagungsbericht der SDW-Tagung in Magdeburg: 49-58.
- SPETHMANN, W. (2003): Wie können Saatguthandel und Baumschulen einen Beitrag zur Erhaltung der Biodiversität einheimischer Sträucher leisten? *Neobiota* 2: 27-35.
- STAATLICHE NATURSCHUTZVERWALTUNG BADEN-WÜRTTEMBERG (1999): Gebietsheimische Gehölze - § 29 a Naturschutzgesetz. Fachdienst Naturschutz Landschaftspflege, Merkblatt 4.
- STAATLICHE NATURSCHUTZVERWALTUNG BADEN-WÜRTTEMBERG (2002): Gräser und Kräuter am richtigen Ort – Begründung mit regionalem Samenmaterial als Beitrag zur Erhaltung der naturraumeigenen Pflanzenarten und genetischen Typen. Fachdienst Naturschutz Landschaftspflege, Merkblatt 6.
- STARKE, R. (1993): Genmarker als Entscheidungshilfen für die Genkonservierung: II. Isoenzyme als Genmarker für die Ausweisung forstlicher Genressourcen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 164 (9/10): 181-186.
- TEISSIER DU CROS, E. & THIEBAUT, B. (1988): Variability in beech: budding, height growth and tree form. *Ann. Sci. For.* 45 (4): 383-398.
- TIDOW, S.; SCHÜTZ, M. & KRÜSI, B.O. (1997): Probleme bei Bewertung und Pflege von Waldrändern. Informationsblatt des Forschungsbereiches Landschaftsökologie Nr. 33 der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. 7 S.
- TODOROVIC, R. (1989): Investigations of filbert (*Corylus* L.) isoenzymes. *Adv. Hortic. Sci.* 3: 38-39.
- TRUCO, M.J.; ROVIRA, M.; ARÚS, P. & PÉREZ, A.M. (1989): Application de l'électrophorèse isoenzymatique pour l'indification variétale chez le noisetier (*Corylus* sp). Commission des Communautés Européennes. Rapport EUR, 12005: 119-130.
- TUROK, J. (1996): Genetische Untersuchungen bei der Buche – Genetische Anpassungsprozesse und die Erhaltung von Genressourcen in Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.). Hrsg.: Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen. LÖBF-Schriftenreihe, Band 8.
- UEMATSU, C.; SASAKUMA, T. & OGIHARA, Y. (1991): Phylogenetic relationships in the stone fruit group of *Prunus* as revealed by restriction fragment analysis of chloroplast DNA. *The Japanese Journal of Genetics* 66: 59-69.
- VANDER WALL, S.B. (1990): Food hoarding in animals. University of Chicago Press, Chicago.
- VIA, S. (1993): Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment. *The American Naturalist* 142 (2): 352-365.
- VORNAM, B. (1993): Genmarker als Entscheidungshilfen für die Genkonservierung: III. RFLPs als Genmarker für die Ausweisung forstlicher Genressourcen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 164 (9/10): 186-190.
- WATKINS, R. (1981): Pflaumen, Aprikosen, Mandeln, Pfirsiche, Kirschen (Gattung *Prunus*). In: HORA, B. (eds.): *Bäume der Welt – Oxford-Enzyklopädie*. DRW-Verlag, Stuttgart.

- WILMANN, O. (1975): Junge Änderungen der Kaiserstühler Halbtrockenrasen. Daten u. Dok. Z. Umweltschutz 14: 15-22; Univ. Hohenheim.
- WILMANN, O. (1989): Zur Entwicklung von Trespenrasen im letzten Jahrhundert. Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 6: 3-17.
- WOLTERS, J. (1995): Leben und leben lassen: Biodiversität – Ökonomie, Natur- und Kulturschutz im Widerstreit. Ökozid 10. Focus Verlag, Gießen.
- WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE (WCMC) (1992): Global biodiversity, Status of earth's living resources. GROOMBRIDGE, B. (eds.) Chapman & Hall.
- WU, R. (1998): The detection of plasticity genes in heterogeneous environments. Evolution 52(4): 967-977.
- YEBOAH, G.K. & WODEL, S.R. (1987): Flowering phenology, flower colour and mode of reproduction of *Prunus spinosa* L. (Blackthorn); *Crataegus monogyna* Jacq. (Hawthorn); *Rosa canina* L. (Dog Rose) and *Rubus fruticosus* L. (Bramble) in Oxfordshire, England. Functional Ecology 1: 261-268.
- ZIEHE, M.; GREGORIUS, H.R.; GLOCK, H. HATTEMER, H.H. & HERZOG, S. (1989): Gene resources and gene conservation in forest trees: general concepts. In: SCHOLZ, F.; GREGORIUS, H.R. & RUDIN, D. (Hrsg.): Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 173-185.
- ZIEHE, M.; GREGORIUS, H.R. & HERZOG, S. (1995): Populationsgröße, genetische Variation und Anpassung – Betrachtungen zu Risiken für die forstliche Praxis bei der Bestandesbegründung. Mitteilungen aus der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz Nr. 34: 180-201.
- ZUNDEL, R. (1992): Waldränder gestalten und pflegen. Hrsg.: AUSWERTUNGS- UND INFORMATIONSDIENST FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (AID), 31 S.

10 Anhang

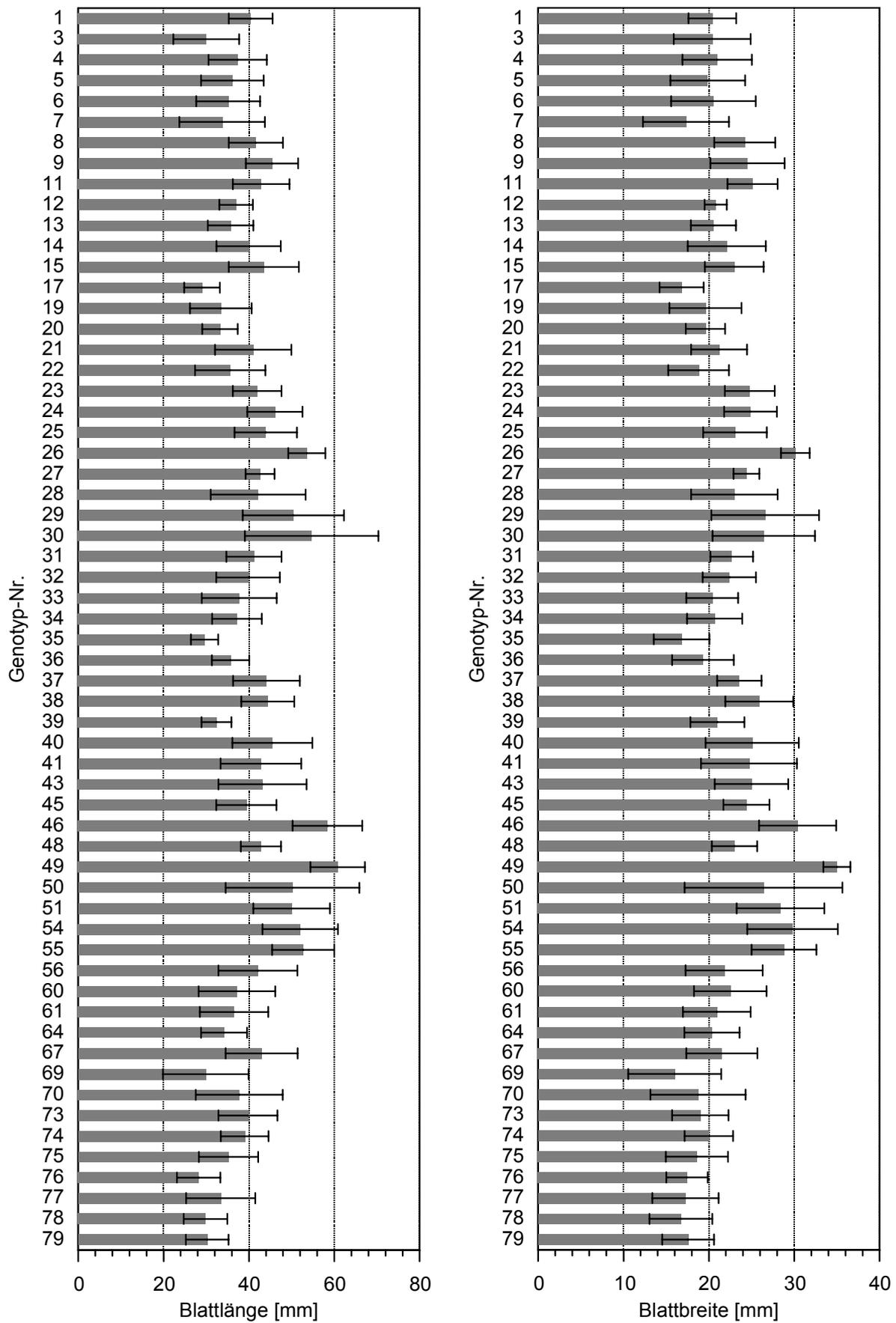


Abb. 10.1: Mittlere Blattlängen und -breiten der *P. spinosa*-Nachkommenschaften aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

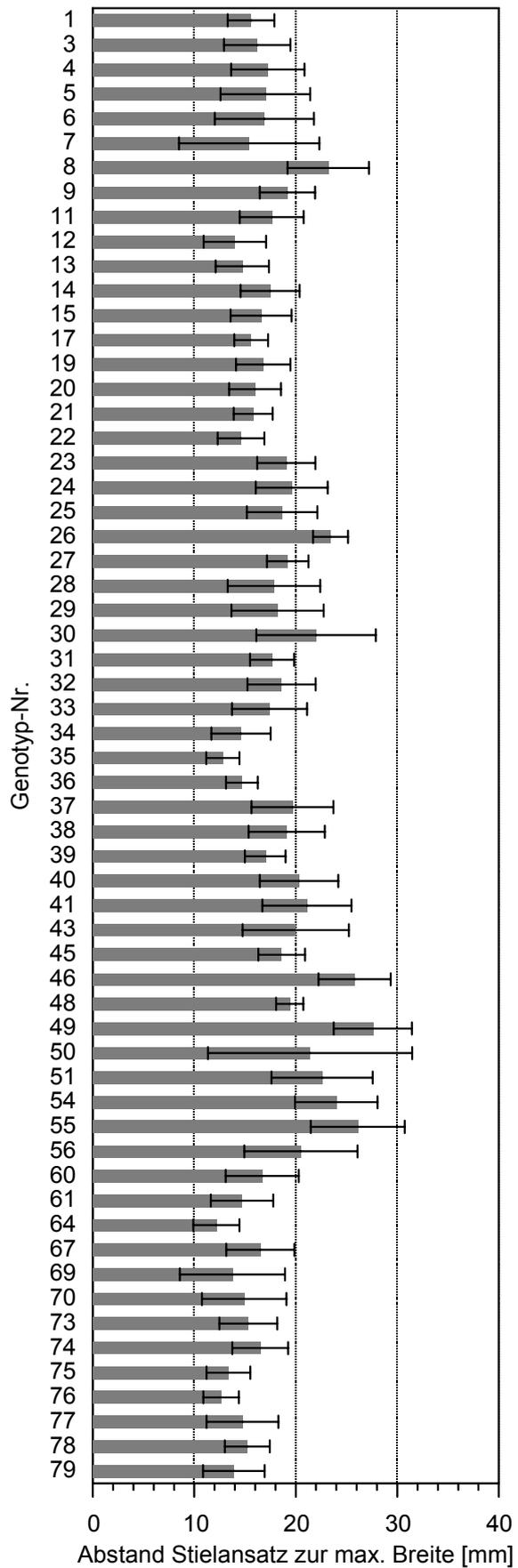
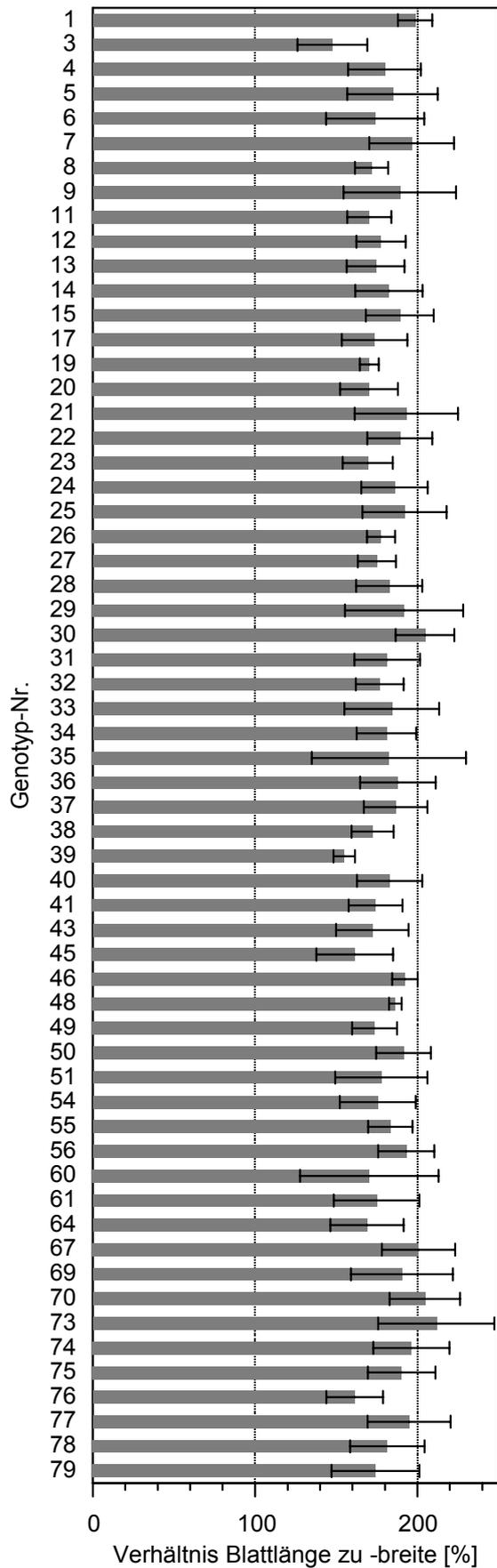


Abb. 10.2: Verhältnis von Blattlänge zu -breite sowie Abstand des Stielansatzes zur maximalen Breite der *P. spinosa*-Nachkommenschaften aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

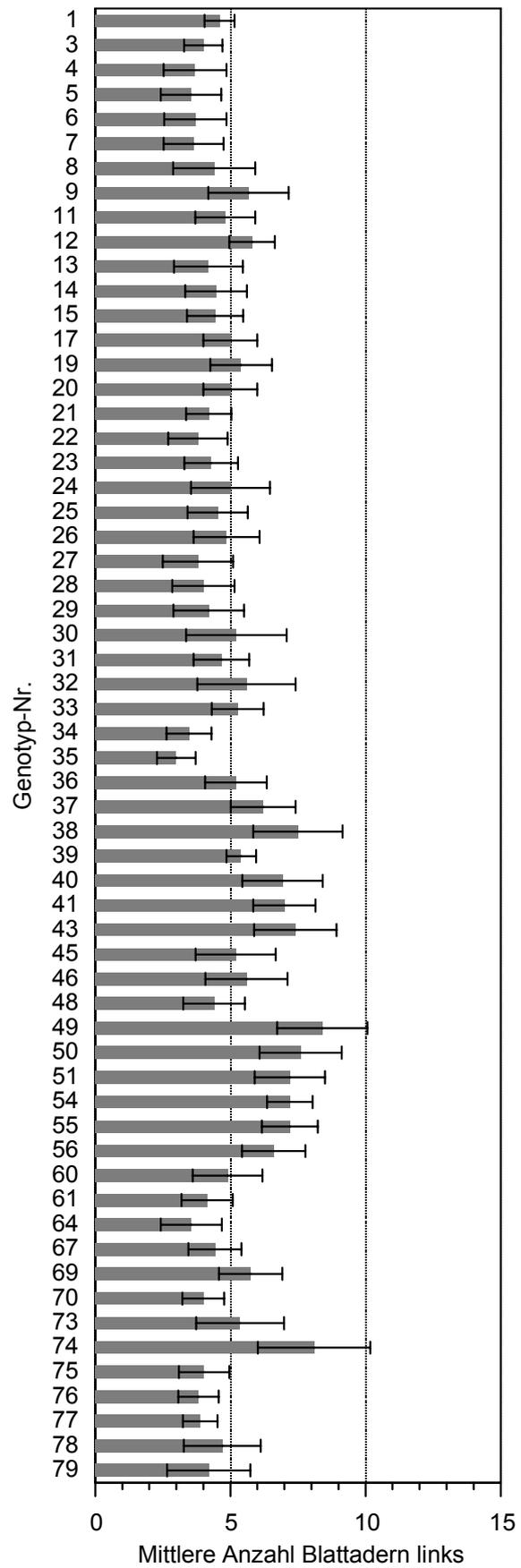
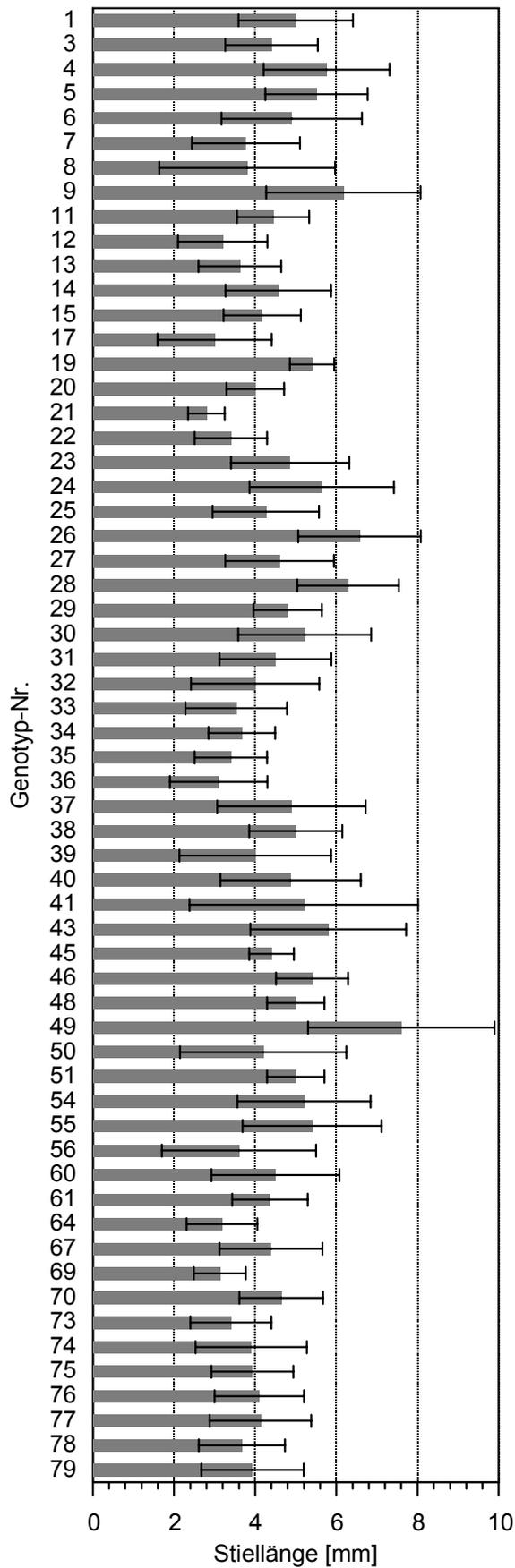


Abb. 10.3: Blattstiellänge und mittlere Anzahl von Blattadern der *P. spinosa*-Nachkommenschaften aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

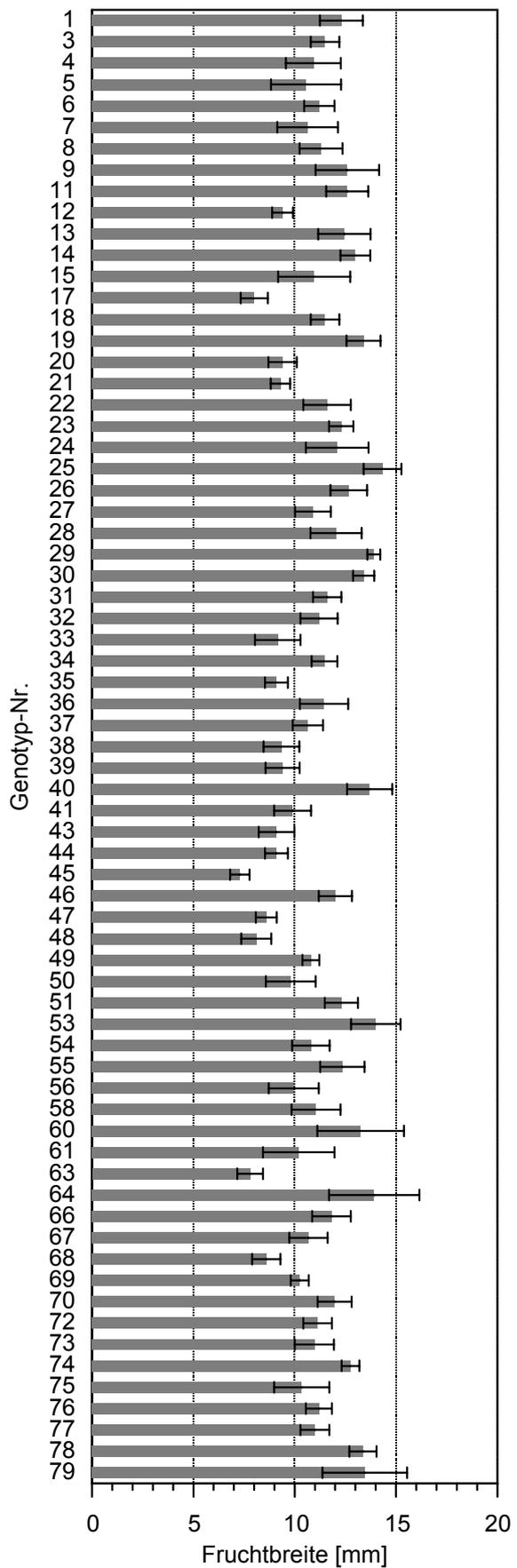
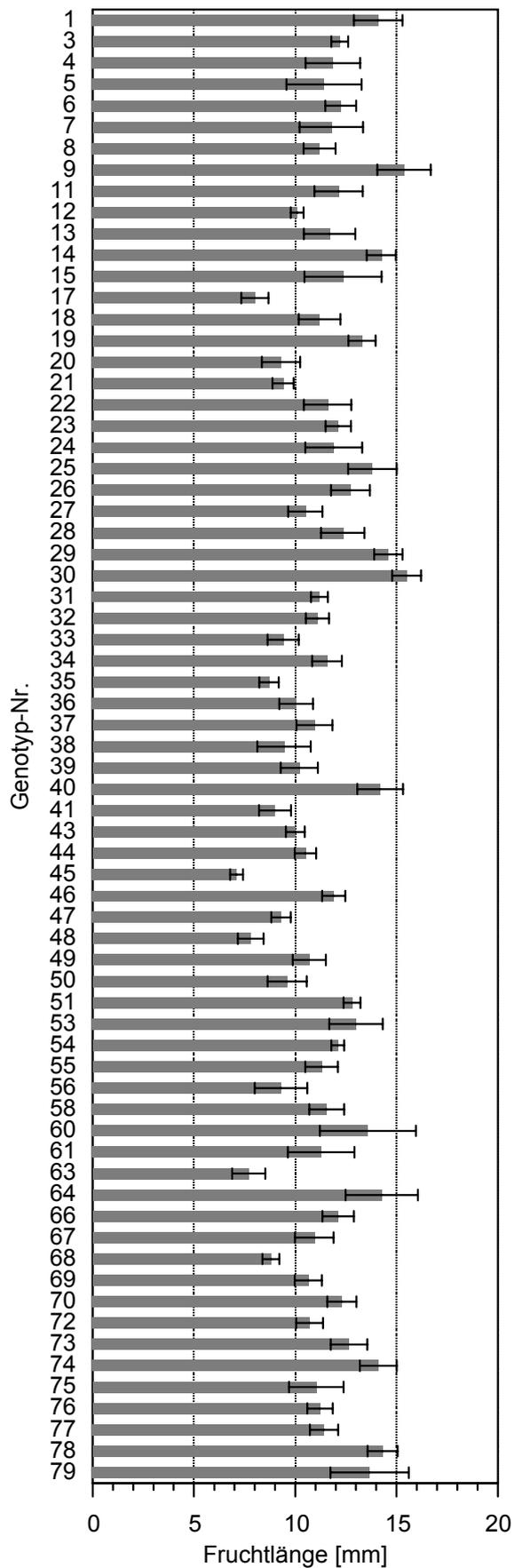


Abb. 10.4: Fruchtlänge und -breite der *In-situ*-ML-Genotypen von *P. spinosa* aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

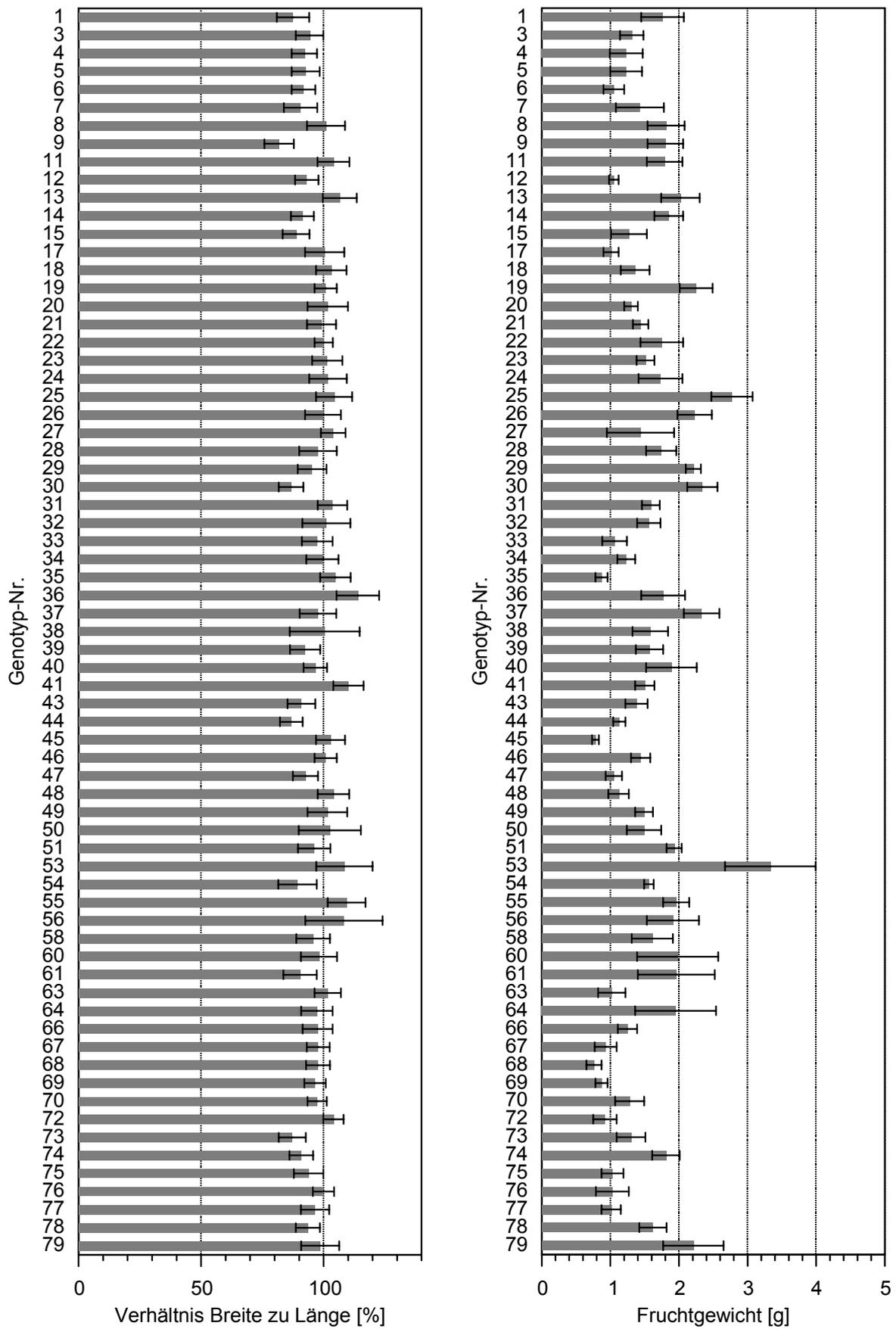


Abb. 10.5: Verhältnis von Fruchtbreite zu -länge sowie Fruchtgewicht der *In-situ*-ML-Genotypen von *P. spinosa* aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

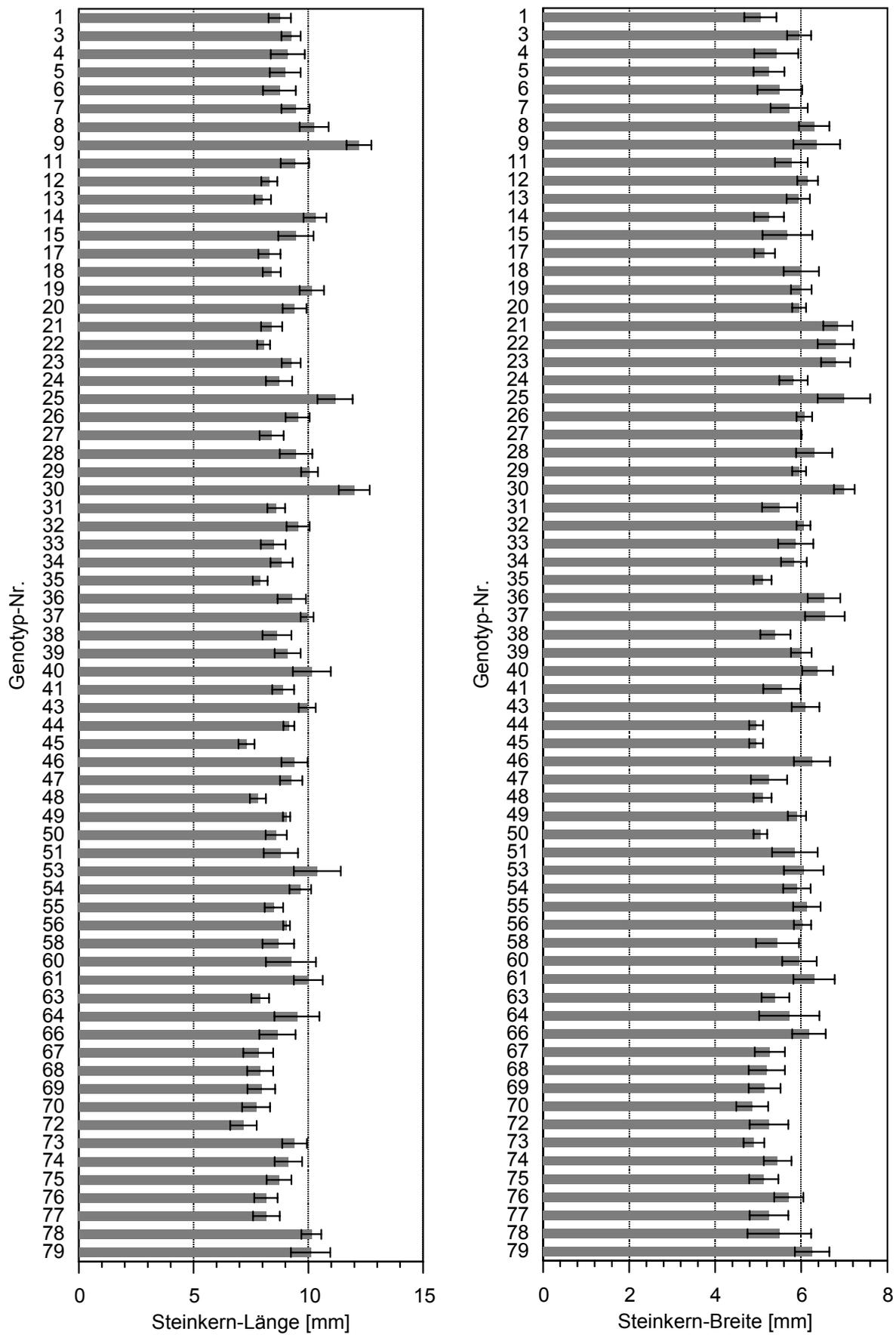


Abb. 10.6: Steinkern-Länge und -Breite der *In-situ*-ML-Genotypen von *P. spinosa* aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

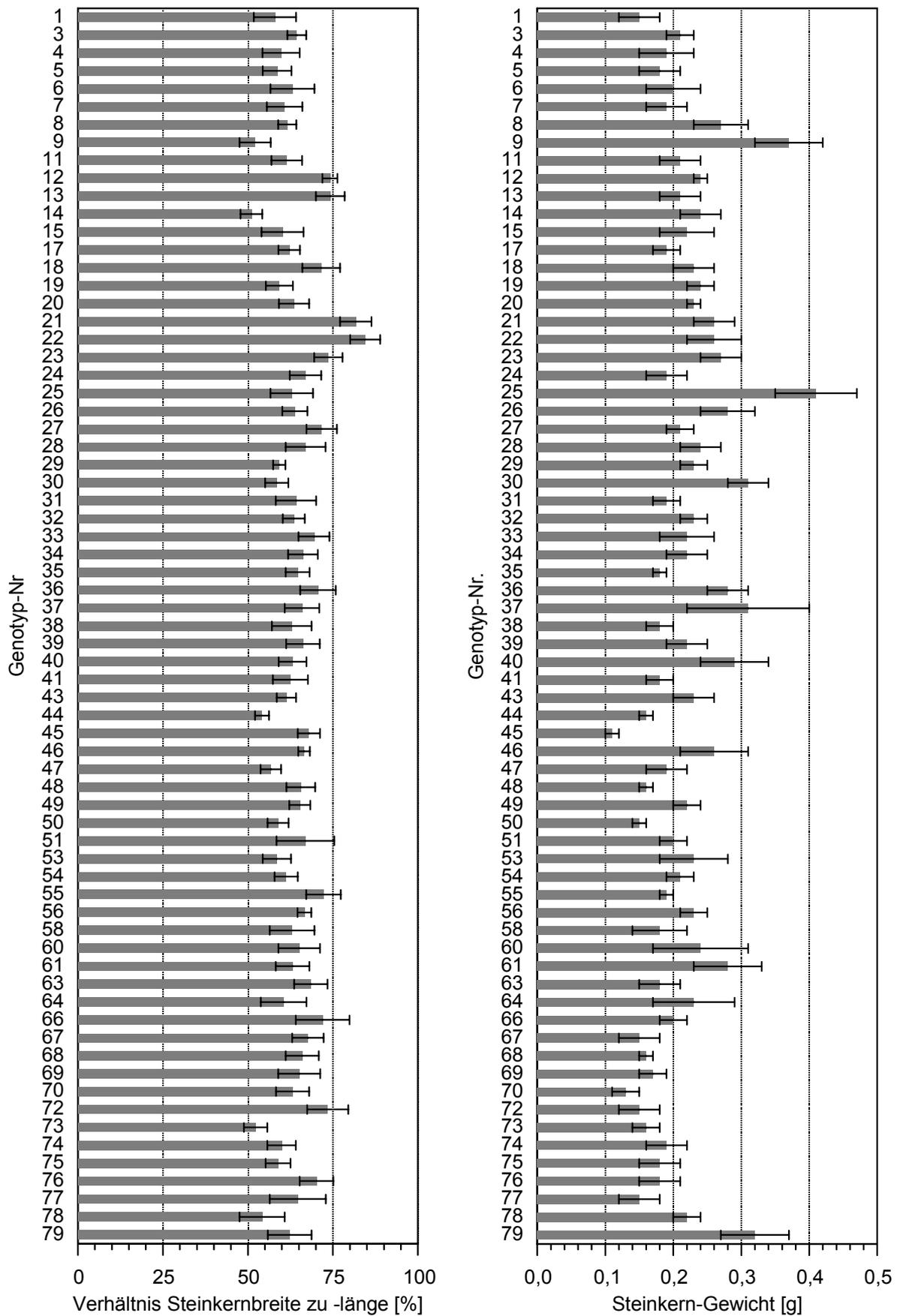


Abb. 10.7: Verhältnis von Steinkern-Breite zu -Länge sowie Steinkern-Gewicht der *In-situ*-ML-Genotypen von *P. spinosa* aus den Untersuchungsgebieten Vahle (Nr. 1-57) und Hellental (Nr. 58-79)

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des Projektes ÖK 4.2 *Bedeutung der Reproduktion und Struktur von Straucharten für die genetische Vielfalt von Wald- und Wegrändern und deren Erhaltung* als Teil des Verbundprojektes *Fallstudie Waldlandschaft Solling*, welches vom Bundesministerium für Bildung und Forschung finanziert wurde.

Die Untersuchungen erfolgten unter der Gesamtleitung der Georg-August-Universität Göttingen in enger Zusammenarbeit mit der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Abt. Waldgenressourcen.

Mein ausdrücklicher Dank gilt Herrn Prof. Christoph Leuschner für die wissenschaftliche Betreuung dieser Arbeit. Für seine konstruktive Kritik und seinen persönlichen Einsatz bedanke ich mich sehr herzlich bei Herrn Dr. Hendrik Rumpf. Danken möchte ich auch Herrn Dr. Jochen Kleinschmit als ehemaligem Leiter der Abteilung Waldgenressourcen sowie seinem Nachfolger Herrn Dr. Wilfried Steiner für ihre Unterstützung und motivierenden Worte. Ein großes Dankeschön richte ich an alle Freunde und Kollegen der Abteilung Waldgenressourcen in Escherode, die mir stets mit großem Engagement zur Seite standen. Danke, Christian für Deine unersetzliche Hilfe im Labor und Dein ansteckendes Lachen. Danke, Sandra, dass Du das fiese Solling-Wetter mit mir durchgestanden hast und danke, Carolin, Katrin und Ilka für Euren mühevollen Einsatz bei der Samenernte und Fruchtbonitur!

Lebenslauf

Name	Stephanie Schmitt
Geburtstag und –ort	28. September 1973, Kassel
Staatsangehörigkeit	deutsch
1980-1984	Besuch der Grundschule in Kassel-Nordshausen
1984-1990	Besuch der Heinrich-Schütz-Schule (Gymnasium) in Kassel
1990-1993	Besuch der Jacob-Grimm-Schule (Gymn. Oberstufe) in Kassel
1993	Erwerb der Allgemeinen Hochschulreife
1993-1999	Studium der Biologie an der Universität Gesamthochschule Kassel
1999	Erwerb des akademischen Grades Dipl.-Biologin
2000-2002	Wissenschaftliche Angestellte des Landes Niedersachsen
2001-2003	Promotionsstudium an der Universität Göttingen