

**Konsequenzen wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen
für die aktuelle genetische Zusammensetzung
von Waldbaumpopulationen in Mitteleuropa**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von
Frank Norman Schoppa
geboren in Braunschweig

Göttingen 2000

D 7

1. Gutachter: Prof. Dr. H.-R. Gregorius
2. Gutachter: Prof. Dr. F. Scholz
3. Gutachter: Prof. Dr. B. von Lüpke

Tag der mündlichen Prüfung: 28.01.2000

Diese Arbeit wurde durch die Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek, Platz der Göttingen Sieben, 37073 Göttingen, unter folgender Internet-Adresse veröffentlicht:

<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2000/schoppa/inhalt.htm>

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG	4
1.1 MOTIVATION.....	4
1.2 PROBLEMSTELLUNG.....	4
1.3 BEDEUTUNG DER INTEGRATION RETROSPEKTIVER FORSCHUNG IN DIE UMWELTFORSCHUNG	5
1.4 WALD- UND FORSTGESCHICHTE IN MITTELEUROPA	6
1.5 AUFGABE UND ZIEL DIESER ARBEIT	6
1.6 KONZEPTIONELLE VORGEHENSWEISE	7
2. STAND DER FORSCHUNG	10
3. VORSTELLUNG UND ENTWICKLUNG VON METHODEN ZUR KLASSIFIKATION UND BEWERTUNG WALD- UND FORSTHISTORISCHER ENTWICKLUNGEN.....	14
3.1 HYPOTHESENINDUKTION	14
3.2 ANPASSUNGSPROZESSE IN POPULATIONEN: ERFORDERLICHE KOMponentEN GENETISCHER OPERATIONEN	14
3.2.1 Systemtheoretische Charakterisierung von offenen dynamischen Systemen und dem Konzept der Anpassung	15
3.2.2 Zur Bedeutung von Populationen im Kontext der Steuerung ökosystemarer Anpassungsprozesse	16
3.2.3 Anpassungsmechanismen von Populationen.....	16
3.2.4 Untersuchungsansatz zur Bewertung wald- und forsthistorischer Entwicklungen	19
3.3 VORAUSSETZUNGEN FÜR DEN NACHHALTIGEN UMGANG MIT WALDÖKOSYSTEM-RESSOURCEN	21
3.3.1 Nachhaltiger Umgang mit Ressourcen; Selbstregulation und Regeneration von Systemen.....	21
3.3.2 Indikation der Nachhaltigkeit.....	22
3.3.3 Beitrag zu einem Kriterien-Indikatoren-Verifikatoren-System für eine genetisch nachhaltige Forstwirtschaft aus Sicht historischer Einflußfaktoren auf die Entwicklung und das Ausmaß der Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen.....	25
3.4 GENETISCHE PARAMETER DER ANPASSUNG (RÄUMLICHE DARSTELLUNG IM GIS, PHYLOGENETIK)	27
4. ERGEBNISSE UND DISKUSSION	30
4.1 BEWERTUNG WALD- UND FORSTHISTORISCHER EINWIRKUNGEN	30
Eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien	31
Nacheiszeitliche Ausbreitung (Rückwanderung)	33
Betriebsart Niederwald	35
Betriebsart Mittelwald.....	36
Betriebsart Hochwald: Plenterwald.....	37
Schweinemast	38
Waldweide (ohne Schweinemast).....	39
Waldstreunutzung.....	40
Wildverbiß	41
Schlagweiser Hochwald: Femelschlag	42
Schlagweiser Hochwald: Schirmschlag	43
Schlagweiser Hochwald: Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung	44
4.2 ANALYSE GROBRÄUMIGER VERTEILUNG GENETISCHER PARAMETER DER ANPASSUNG	45
4.2.1 GIS-gestützte Analyse.....	45
4.2.2 Differenzierungsanalyse für die Identifikation von Genzentren	53
4.3 KLÄRUNG DES EINFLUSSES DER WANDERUNGSGESCHICHTE AUF HEUTIGE GENETISCHE STRUKTUREN: ABSTAMMUNGSREKONSTRUKTION (PHYLOGENETIK, PHYLOGEOGRAPHIE).....	55
4.3.1 Phylogeographie der Buche (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	56
4.3.2 Systemanalytische Eigenschaften einiger Klassen phylogenetischer Rekonstruktionsverfahren	62
4.4 GEFAHREN-POTENTIAL DES VERLUSTES GENETISCHER VARIATION DURCH FORSTLICHE AUSWAHLVORGÄNGE (BETRIEBSARTEN UND -FORMEN, PFLLEGEMAßNAHMEN)	63
4.4.1 Positive und negative phänotypische Selektion: Differentielle Entnahme nach Zielmerkmalen.....	63
4.4.2 Betriebsarten und -formen.....	64
4.4.3 Forstliche Auswahl in der Bestandespflege (Läuterung, Durchforstung).....	66
4.4.4 Gerichtete oder stabilisierende Selektion?.....	67

4.5 WILD UND JAGD – ÖKOSYSTEMARE ZUSAMMENHÄNGE	67
4.5.1 Problemstellung	67
4.5.2 Ökosystemare Selbstregulation der Stetigkeit von Nährstoffkreisläufen durch obligatorische Abhängigkeiten der funktionellen Ebenen.....	67
4.5.3 Anthropogene Störung der waldökosystemaren Selbstregulation	68
4. 6 AUTOCHTHONIE: BEGRIFF UND POPULATIONSGENETISCHE IMPLIKATIONEN	68
4.6.1 Definition.....	69
4.6.2 Erläuterung der Definition.....	69
4.6.3 Wie kann Autochthonie entstehen?.....	69
4.6.4 Welche Beziehung besteht zwischen Autochthonie und Stabilität?	70
4.6.5 Welche Faktoren führen zum Verlust von Autochthonie?	71
4.6.6 Wie kann Autochthonie festgestellt werden?.....	71
4.7 AUSBREITUNG VON WALDBAUMARTEN UND STABILITÄT VON WALDÖKOSYSTEMEN.....	72
4.7.1 Einflüsse auf die Ausbreitung in der Wald- und Forstgeschichte.....	72
4.7.2 Ökologisch-genetische Bedeutung von Ausbreitung.....	76
5. INTEGRATION BESTANDESGESCHICHTLICHER RECHERCHEN	78
5.1 FORSTGESCHICHTLICHE RECHERCHEN ZU DEN GEMEINSAMEN UNTERSUCHUNGS-FLÄCHEN (FOÄ LÜBECK UND FARCHAU) DES VERBUNDVORHABENS	78
5.1.1 Stadtforstamt Lübeck, Betriebsbezirk Behlendorf Versuchsfläche Uabt. 66b	78
5.1.2 Kreisforsten Hzgt. Lauenburg, Rfö. Steinhorst Versuchsfläche Uabt. 143b	79
5.2 BESTANDESGESCHICHTE UND GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN IM GEOGRAPHISCHEN INFORMATIONSSYSTEM (GIS).....	79
6. SCHLUBFOLGERUNGEN UND HANDLUNGSEMPFEHLUNGEN.....	83
6.1 SCHLUBFOLGERUNGEN	83
6.1.1 Bewertung wald- und forstgeschichtlicher Einflüsse	83
6.1.2 Nachhaltiger Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen.....	84
6.1.3 Nacheiszeitlich Wanderungswege und Bedeutung sekundärer Kontaktzonen	84
6.1.4 Stop-and-Go-Verhalten bei der Rekolonisation; Historische Sukzession der Baumarten in den Waldökosystemen (mitteleuropäische Waldfolge).....	85
6.1.5 Ausbreitung von Arten und Etablierung stabiler Waldökosysteme	85
6.1.6 Phylogenetische Biogeographie der Buche (<i>Fagus sylvatica</i> L.).....	86
6.1.7 Systemanalytische Eignung phylogenetischer Rekonstruktionsverfahren	87
6.1.8 Gefahrenpotential des Verlustes genetischer Variation durch forstliche Auswahlvorgänge	87
6.1.9 Forstliche Bewirtschaftung und Diskontinuität der Regeneration	89
6.1.10 Wild und Jagd.....	90
6.1.11 Autochthonie	90
6.1.12 Rezedente Waldbaumarten.....	90
6.2 HANDLUNGSEMPFEHLUNGEN.....	91
6.2.1 Integrierte waldbauliche Behandlung von Wirtschaftswäldern	91
6.2.2 Möglichkeiten der Stützung von Anpassungsfähigkeit	93
6.3 WEITERER FORSCHUNGSBEDARF	94
6.3.1 Indikation der Nachhaltigkeit des Umgangs mit Waldökosystemen.....	94
6.3.2 Autochthonie von Waldbaumpopulationen.....	95
7. AUSBLICK.....	96
8. ZUSAMMENFASSUNG	97
9. LITERATUR.....	101
ANHANG	110
ANHANG 1: KURZBESCHREIBUNG VON WALD- UND FORSTGESCHICHTLICHEN ENTWICKLUNGEN.....	111
ANHANG 2: ERZEUGTE DATEN.....	141
ANHANG 3: MULTIMEDIALE VISUALISIERUNG DES VERBUNDPROJEKTES ZUR EXPO 2000.....	147
ANHANG 4: PHYLOGENETISCHE REKONSTRUKTION.....	149
ANHANG 5: GLOSSAR	157
LEBENS LAUF	

Verzeichnis der Tabellen

<i>Name</i>	<i>Kurztitel</i>	<i>Seite</i>
Tab. 1	Voraussetzung für erfolgreiche Anpassungsprozesse	18
Tab. 2	Eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien	31-32
Tab. 3	Nacheiszeitliche Ausbreitung (Rückwanderung)	33-34
Tab. 4	Betriebsart Niederwald	35
Tab. 5	Betriebsart Mittelwald	36
Tab. 6	Plenterwald (Betriebsart Hochwald)	37
Tab. 7	Schweinemast	38
Tab. 8	Waldweide (ohne Schweinemast)	39
Tab. 9	Waldstreunutzung	40
Tab. 10	Wildverbiß (Reh- und Rotwild)	41
Tab. 11	Femelschlag (Schlagweiser Hochwald)	42
Tab. 12	Schirmschlag (Schlagweiser Hochwald)	43
Tab. 13	Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung (Schlagweiser Hochwald)	44
Tab. 14	Auswahl wichtiger Faktoren des nacheiszeitlichen Einwanderungs- und Ausbreitungsverhaltens	75
Tab. 15	Wald- und forsthistorische Beeinträchtigung von Anpassungsprozessen in Waldbaumpopulationen	83
Tab. 16	Übersicht über mögliche Glazialrefugien (Anhang 1)	118-119
Tab. 17	Genbestandsdiversität, -differenzierung und relative Äquität von 48 deutschen Buchenpopulationen	141
Tab. 18	Matrix genetischer Abstände am Genlocus IDH-A von 40 deutschen Buchenpopulationen	142-144
Tab. 19	Matrix genetischer Abstände an 7 Genloci von 7 deutschen Buchenpopulationen	145

Verzeichnis der Abbildungen

<i>Name</i>	<i>Kurztitel</i>	<i>Seite</i>
Abb. 1	Konzeptionelle Vorgehensweise	8
Abb. 2	Systemorientierte Darstellung des Anpassungssystems auf Populationsebene	20
Abb. 3	Schema des nachhaltigen Umgangs mit Ressourcen	23
Abb. 4	Karte der inter- und extrapolierten Genbestandsdiversität (v_2) bei Buche	46
Abb. 5	3-D-Visualisierung der inter- und extrapolierten Genbestandsdiversität (v_2) bei Buche	47
Abb. 6	Nacheiszeitliche Rückwanderung der Buche gemäß palynologischer Befunde	48
Abb. 7	Verbreitung des Niederwaldes in Deutschland 1927	49
Abb. 8	Karte der inter- und extrapolierten Genbestands-Subpopulationsdifferenzierung (D_j) bei Buche	51
Abb. 9	Karte der extrapolierten relativen Äquität (e) bei Buche	52
Abb. 10	Korrelation zwischen der relativen Äquität (e) und Subpopulationsdifferenzierung (D_j) bei Buche	53
Abb. 11	Differenzierungsschnecke bei Buche in Deutschland	54
Abb. 12	Phylogenetische Rekonstruktion für 40 deutsche Buchenpopulationen nach Fitch & Margoliash (1967)	57
Abb. 13	Phylogenetische Rekonstruktion für 40 deutsche Buchen-Populationen nach Neighbor-joining (Saitou & Nei, 1987)	57
Abb. 14	Phylogenetische Rekonstruktion für 40 Buchen-Populationen in Deutschland nach Distance-Wagner-Methode (Farris 1972; Swofford 1981)	58
Abb. 15	Phylogeographie der Buche in Deutschland (7 Populationen, Genbestandsabstand) nach Fitch & Margoliash (1967), Neighbor-joining (Saitou & Nei, 1987) sowie Distance-Wagner-Methode (Farris 1972; Swofford 1981)	60
Abb. 16	Konsistenz und Abweichung zwischen geographischer und phylogenetischer Position nach Autochthonie-Hinweis	61
Abb. 17	Grundzüge der Arealveränderungen wichtiger Gehölzsippen im Spät- und Postglazial	73
Abb. 18	Schematische Darstellung der Waldfunktionen mit Ausbreitungsrelevanz bis zum 18. Jahrhundert	76
Abb. 19	Historische Forstortskarte Behlendorf (Stadtforst Lübeck) von 1830 sowie GIS-Karte der in Teilprojekt I untersuchten Bäume unter Verschneidung mit der forsthistorischen Bestandskarte von 1830	81
Abb. 20	Historische Forstortskarte „Stubbener Zuschlag“ (Kreisforst Hrzgt. Lauenburg) von 1860 sowie GIS-Karte der in Teilprojekt I untersuchten Bäume unter Verschneidung mit der forsthistorischen Bestandskarte von 1860	82
Abb. 21	Übersicht über die geographische Lage der einbezogenen Buchenpopulationen und Daten gemäß genetischer Inventuren	146
Abb. 22	Schematische Darstellung des Prinzips der phyletischen Additivität in der Phylogenetik	150
Abb. 23	Vergleichende Anwendung zweier Verfahrensklassen phylogenetischer Methoden (Kompatibilität und Wagner-Parsimony)	154

1. Einleitung

1.1 Motivation

In Anbetracht weltweiter Gefährdung der Wälder durch menschliche Übernutzungen, Luftverunreinigungen (SCHOLZ et al. 1989) und globalen Klimawandel (LINDNER 1999) wurden im Rahmen des Übereinkommens über die biologische Vielfalt¹ sowie durch die Ministerkonferenzen zum Schutz der Wälder in Europa² (vgl. GEBUREK 1998) Maßnahmen eingeleitet mit dem Ziel, unter Beachtung des Vorsorgeprinzips die biologische Vielfalt der Wälder auch für kommende Generationen zu erhalten. Bei der Umsetzung der getroffenen, verpflichtenden Regelungen dieser Prozesse benötigen die politischen Entscheidungsträger für den Bereich „Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt“ (ANONYMUS 1997 a, b) Entscheidungshilfen. Diese beziehen sich im Hinblick auf Wälder vor allem auf mögliche Einflüsse bzw. Folgen waldbaulicher Maßnahmen und anderer direkter Nutzungen der Wälder auf die biologische Vielfalt, wobei zunächst die Ebenen der genetischen Vielfalt sowie die Vielfalt auf Artebene im Vordergrund stehen.³

1.2 Problemstellung

Die aktuelle genetische Zusammensetzung von Waldbaumpopulationen, d. h. das Ausmaß und die Verteilung der in ihnen enthaltenen Variation genetischer Information, bestimmt deren Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit. Die Anpassungsfähigkeit der sie kennzeichnenden Arten ist die entscheidende Grundlage für die Stabilität von Waldökosystemen (GREGORIUS 1996; SCHOLZ 1997). Nach GREGORIUS (1996) bezieht sich Angepaßtheit auf die Fähigkeit, auf die jeweiligen äußeren Bedingungen so reagieren zu können, daß die Eigenart und Funktionsfähigkeit des sich anpassenden Systems nicht beeinträchtigt wird. Anpassungsfähigkeit an zugehörige äußere Bedingungen bezieht sich auf die Erreichung von Angepaßtheit als Ergebnis eines erfolgreichen Anpassungsprozesses.

Um die Angepaßtheit und das Anpassungspotential heutiger Waldbaumpopulationen beurteilen zu können, ist die Kenntnis der genetischen Variation der Waldbaumpopulationen unverzichtbare Voraussetzung. Bisherige Untersuchungen erfolgten in diesem Sinne als vergleichende Untersuchungen der gegenwärtigen Situation. Weniger bekannt und nur über Modellvorstellungen konkretisierbar ist jedoch bisher die Frage, welche Mechanismen die genetische Variation steuern und welche Mechanismen von ihr gesteuert werden. Dieses Problem bezieht sich vor allem auf die Entwicklung genetischer Strukturen, wobei im Fall langlebiger Waldbaumpopulationen extrem lange Zeiträume Berücksichtigung finden müssen.

Für die Problemstellung dieser Arbeit kann die vergleichende Methode der Erkenntnisgewinnung, die sich auf den Status quo bezieht und ihre Schlüsse auf der Grundlage aktuell beobachtbarer genetischer

¹ Convention on Biological Diversity anlässlich der Konferenz der Vereinten Nationen für Umwelt und Entwicklung (UNCED) 1992; Gesetz zum Übereinkommen über die biologische Vielfalt vom 30. 08. 1993.

² vgl. Resolutionen der Konferenzen in Straßburg 1989, Helsinki 1993 und Lissabon 1998.

³ Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des Forschungsverbundprojektes „Wichtige Einflußfaktoren auf die Biodiversität in Wäldern“, gefördert durch das Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (vgl. SCHOLZ & DEGEN 1999)

Unterschiede zwischen Populationen zieht (auch unter Einbezug weiterer differenzierender Charakteristika, wie z. B. Umweltbedingungen), deshalb nicht zielführend sein. Vielmehr wird deutlich, daß das Fehlen von Informationen über diejenigen zurückliegenden mikroevolutionären Prozesse, deren Ergebnis als Folgewirkungen unserer Beobachtung zugänglich ist, die entscheidende Begrenzung darstellt. Ohne nähere Kenntnis dieser Prozesse einschließlich ihrer evolutionären Folgewirkungen kann also ein ausreichendes Wissen über die in den gegenwärtigen genetischen Strukturen niedergelegte Anpassungspotentiale für gegenwärtige und zukünftige Umweltanforderungen nicht erreicht werden.

So kann beispielsweise das vergleichsweise geringe Ausmaß genetischer Variation in einer Population sowohl Folge eines mesoevolutionär stabilen Anpassungsdrucks, aber auch anthropogen durch historische Verringerungen, z. B. starke Reduktionen der Populationsgröße oder spezifische Nutzungen, bedingt sein. Während im ersten Fall eine Erhöhung der genetischen Variation eher belastend wirken dürfte, könnte sich im zweiten Fall dieselbe Maßnahme als unverzichtbar darstellen, um kommenden Umweltveränderungen ausreichende Anpassungskapazität entgegenzusetzen zu können.

Das einfache Beispiel zeigt, daß auf der alleinigen Grundlage vergleichender Untersuchungen gegenwärtig existierender (Waldbaum-)Populationen nicht über die Berechtigung der Hoffnung auf Verfügbarkeit solcher Anpassungskapazität entschieden werden kann. Erst der explizite Einbezug zusätzlicher Informationen über die anpassungsrelevante Vorgeschichte unserer Waldbaumarten ermöglicht eine Einschätzung des in dem gegenwärtigen genetischen Zustand als Ergebnis von Umwelt- und Nutzungseinflüssen enthaltenen Potentials für zukünftige Anforderungen. Eine derart abgesicherte Einschätzung kann zur weiteren Verdeutlichung der aktuellen Situation führen, die für weitreichende Entscheidungen der Umweltsteuerung, z. B. Nutzungs- und Schutzmaßnahmen in Waldökosystemen, Voraussetzung ist.

1.3 Bedeutung der Integration retrospektiver Forschung in die Umweltforschung

Aus der genannten Problemstellung folgt, daß ein retrospektiver, historischer Ansatz auch in der biologischen Forschung von besonderer Bedeutung ist. Geschichtsforschung dient der Aufdeckung von Ursache- und Wirkungsbeziehungen im historischen Kontext. Die Gegenwart (als kurzfristiger Zustand) ist Wirkung der Vergangenheit und begrenzt als Ursache wiederum Möglichkeiten zukünftiger Zustandsformen und Entwicklungen. Die Analyse gegenwärtiger Zustände ist in diesem Sinne ohne explizite Berücksichtigung vorausgegangener Ursachen nicht möglich (BOROWSKY et al. 1989).

Das Treffen von Voraussagen über zukünftige Zustände bzw. Entwicklungen aus der Gegenwart stellt stets eine Extrapolation von Prozessen dar. Extrapolationen erfordern jedoch grundsätzlich mindestens zwei Bezugspunkte. Ableitungen, die lediglich auf der Analyse gegenwärtiger Zustände beruhen, haben vor diesem Hintergrund notwendigerweise lediglich spekulativen Charakter. Begründete Ableitungen müssen darüber hinaus explizit Zustände und Entwicklungen aus der Vergangenheit berücksichtigen. Je dichter das Netz bekannter historischer Ereignisse und ihrer Folgen im Zusammenhang von „Ursache und Wirkung“ ist, desto sicherer können aus der Gegenwart Ableitungen für zukünftige Entwicklungen gewonnen werden. Deshalb ist verantwortungsvolle, prospektive Umweltforschung ohne Berücksichtigung einer interdisziplinär eingebundenen, retrospektiven Forschung letztlich nicht

möglich (JÄGER 1994). Ursachenforschung in Waldgesellschaften muß aufgrund der Langlebigkeit ihrer tragenden Arten besonders weit in die Vergangenheit zurückgreifen.

1.4 Wald- und Forstgeschichte in Mitteleuropa

Seit Jahrtausenden interferieren die anthropogenen Einwirkungsfaktoren eng mit nicht anthropogenen („natürlichen“) Faktoren bzgl. der dynamischen Veränderung der Umwelt. Je länger eine umwelthistorische Epoche zurückliegt, desto geringer wurden geökologische Faktoren durch den Menschen beeinflusst. So wurde z. B. das Klima, die Bodenentwicklung und –erosion, die davon abhängige Vegetation sowie die von dieser und dem Klima abhängige Tierwelt um so weniger vom Menschen beeinflusst, je länger die betrachtete Zeitstufe zurückliegt. In Mitteleuropa muß seit der Jungsteinzeit (5.000 – 2.000 v.Chr.) von maßgeblichen und zunehmenden Einwirkungen insbesondere auf Böden, Vegetation und Tierwelt ausgegangen werden. Je weiter die Umweltgeschichte als dynamisches Geschehen zur Gegenwart voranschreitet, desto stärker sind die „natürlichen“ (nicht-anthropogenen) Prozesse mit den anthropogenen in einem komplizierten System gegenseitiger Einwirkungen verbunden (JÄGER 1994).

Im Hinblick auf die Vergangenheit der Wälder im mitteleuropäischen Raum sind als waldgeschichtliche Entwicklungen solche Veränderungen in Verbreitung und Struktur der Wälder zu verstehen, die von nicht anthropogenen, geökologischen Einwirkungen geprägt wurden (z. B. die letztglaziale Verdrängung der Waldbaumarten und ihre Überdauerung in Refugien). Bereits bei der postglazialen und insbesondere holozänen Rückwanderung der Baumarten muß jedoch seit dem Neolithikum mit anthropogenen Begleiteffekten gerechnet werden. Im Fall der relativ spät rückwandernden Arten, z. B. der Buche (*Fagus sylvatica* L.), wird davon ausgegangen, daß der Mensch die Ausbreitung, etwa durch Waldlichtung und Samenverschleppung, gefördert hat (LANG 1994; FRENZEL & GLIEMEROTH 1995). Der Beginn der Forstgeschichte in Mitteleuropa ist deshalb auf die Besiedlung durch sesshafte, neolithische Bauernkulturen vor bereits ca. 7.000 Jahren zu datieren (ROSZNYAY 1994). Seitdem nimmt die Intensität der anthropogenen Einwirkung auf die Waldökosysteme über die intensiven mittelalterlichen Rodungen, die frühneuzeitlichen Walddevastierungen, die modernen Änderungen von Aufbau und Zusammensetzung der Wälder im Rahmen der geregelten Forstwirtschaft seit ca. 1750 (MANTEL 1990) bis zu den rezenten Schadstoffeinträgen und beginnenden, anthropogen verursachten Klimaänderungen im forstgeschichtlichen Kontext zu und hat nicht anthropogene Steuerungseinflüsse zunehmend überlagert.

1.5 Aufgabe und Ziel dieser Arbeit

Aufgabe dieser Forschungsarbeit ist die Untersuchung von Folgewirkungen wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen auf die aktuelle genetische Zusammensetzung von Waldbaumpopulationen in Deutschland. Dabei besteht das Ziel darin, aus verfügbaren Informationen über wald- bzw. forstgeschichtliche Entwicklungen systemanalytischen Ansprüchen genügende Hypothesen über mögliche Auswirkungen auf den gegenwärtigen genetischen Zustand von Waldbaumpopulationen in Deutschland zu erarbeiten sowie Empfehlungen für die zukünftige Entwicklung abzuleiten.

Die interdisziplinäre Bearbeitung dieser Aufgabenstellung soll folgende Aspekte umfassen:

- Ermittlung, Beschreibung und Bewertung von wesentlichen waldgeschichtlichen Einflüssen auf die inner- und zwischenartliche Vielfalt der Waldbäume in Deutschland;
- die Verdeutlichung der Befunde an ausgewählten Beispielen;
- die Ermittlung und Bereitstellung von populationsgenetisch relevanten Daten aus der Waldgeschichte;
- die Erarbeitung von Schlußfolgerungen aus den Befunden, insbesondere Empfehlungen für waldbauliche Strategien, Umweltkontrolle und die Behandlung genetischer Ressourcen.

Diese Aufgabenstellung soll unter Berücksichtigung der folgenden wald- und forstgeschichtlichen Entwicklungen bearbeitet werden:

- eiszeitliches Aussterben und nacheiszeitliche Rückwanderung der Arten;
- historische, insbesondere mittelalterliche Waldnutzungen und Saatgutverkehr;
- spätmittelalterliche bzw. frühneuzeitliche Waldzerstörungen und folgende Bemühungen der Forstwirtschaft um die Wiederherstellung funktionsfähiger Wälder;
- Nutzungsgeschichte der letzten 100 Jahre (Reinertragslehre, Übernutzung infolge der Weltkriege, gesetzliche Regelungen und ihre Durchführung etc.).

1.6 Konzeptionelle Vorgehensweise

Das Vorhaben, wald- und forsthistorische Entwicklungen in bezug auf die Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen zu beurteilen, erfordert einen neuartigen Untersuchungsansatz, der erstens interdisziplinär und zweitens systemanalytisch orientiert ist. Darüber hinaus muß drittens ein methodisch begründeter Zugang zur Bewertung entwickelt werden.

Das Problem der Hypothesenbildung ist in der systemanalytisch ausgerichteten Forschung von besonderer Bedeutung. Denn die Qualität der Hypothesenbildung bestimmt wesentlich die Versuchsplanung, Versuchsauswertung sowie die Anwendung der Ergebnisse für Zwecke der Prognose und Ableitung praktischer Handlungsempfehlungen. Die Bedeutung einer tragfähigen Hypothesenbildung (Begründetheit, Modellierbarkeit, Testbarkeit) wird zunehmend anerkannt. Ihr soll daher auch in dieser Arbeit in besonderem Maße Rechnung getragen werden.

Um zu einer möglichst dichten Darstellung der Untersuchungskonzeption zu gelangen, werden umfangreiche Zusatzinformationen in einem fünfteiligen Anhang dargestellt. Diese Aufteilung soll das Auffinden der entsprechenden Stellen bei zusätzlichem Informationsbedarf erleichtern. Anhang 1 enthält **Kurzbeschreibungen wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen**. Die Darstellung soll kurzfristig einen einführenden Überblick ermöglichen. Anhang 2 gibt einen Überblick über die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelten Daten und enthält eine Übersicht über die geographische Lage der berücksichtigten Populationen. Anhang 3 enthält eine Kurzdarstellung des Beitrags dieser Arbeit zu dem am Institut für Forstgenetik der Universität Göttingen im Rahmen dieser Arbeit initiierten Multimedia-Projekts zur Ergebnispräsentation des Verbundprojektes anlässlich der EXPO 2000. Weitere Bestandteile des Anhangs bilden eine ausführlichere Darstellung methodischer Aspekte der „Phylogenetischen Rekonstruktion“ (Anhang 4) sowie ein **Glossar** einiger wichtiger Fachbegriffe (Anhang 5). Die konzeptionelle Vorgehensweise der Untersuchung ist in vier Schritte gegliedert. Eine Übersicht gibt Abbildung 1.

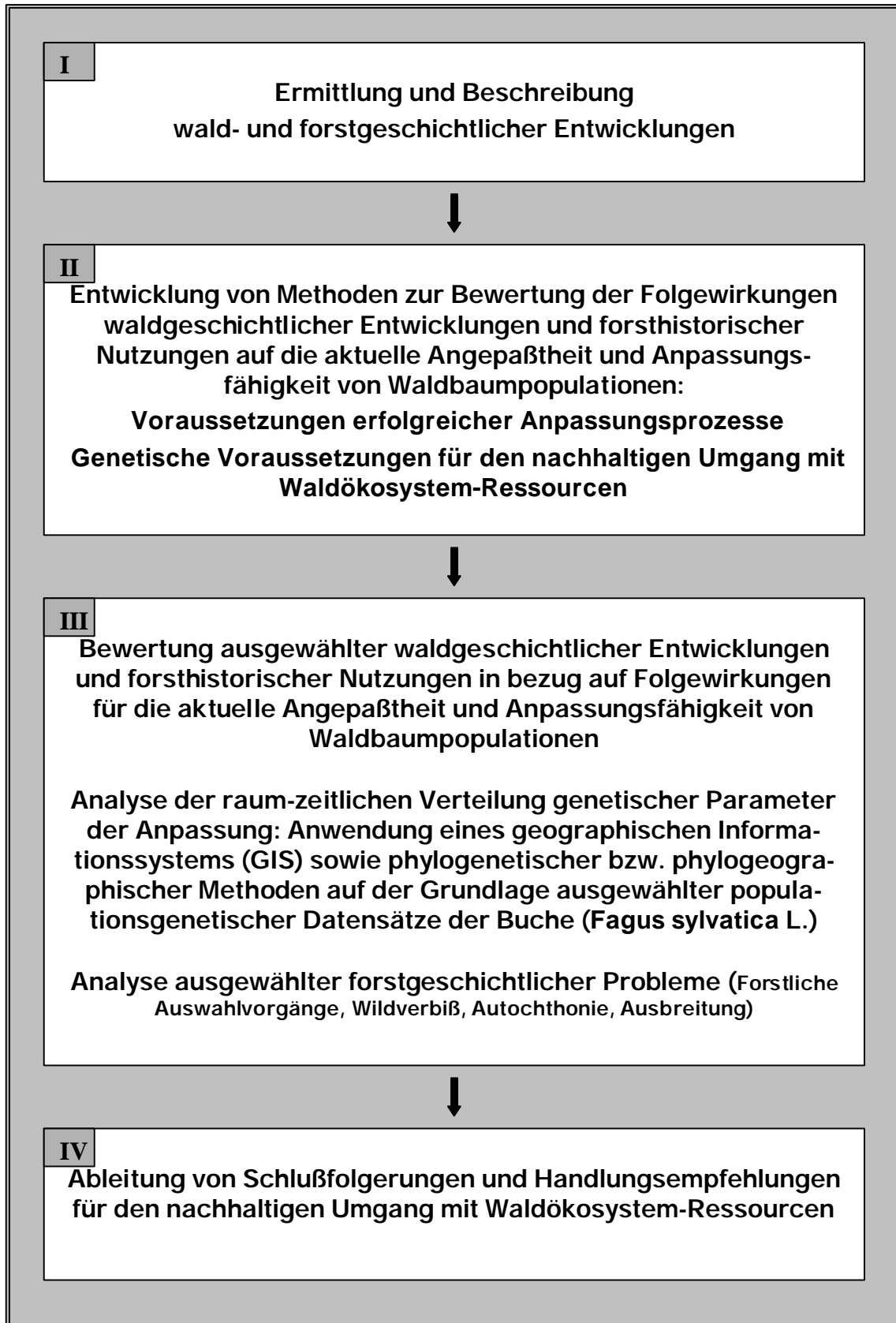


Abb. 1: Darstellung der konzeptionellen Vorgehensweise zur Bearbeitung der Problemstellung.

Der erste Bearbeitungsschritt besteht in der Ermittlung und Beschreibung wesentlicher wald- und forstgeschichtlicher Einflüsse auf die inner- und zwischenartliche Vielfalt der Waldbäume in Deutsch-

land auf der Grundlage ausgewählter Lehrbücher (FIRBAS 1949/1952; LANG 1994, GLIEMEROTH 1995; HASEL 1985; HAUSRATH 1982; MANTEL 1990; vgl. Anhang 1) .

Im zweiten Schritt wird eine entsprechende Methodik zur Bewertung (Kap. 3) anhand der „Voraussetzungen erfolgreicher Anpassungsprozesse“ (Kap. 3.2) sowie „genetischer Voraussetzungen für den nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen“ (Kap. 3.3) entwickelt. Darüber hinaus begründet die erforderliche Analyse der räumlichen Verteilung genetischer Parameter der Anpassung sowie die Analyse der Wanderungsgeschichte die Anwendung eines geographischen Informationssystems (GIS) sowie die Anwendung phylogenetischer bzw. phylogeographischer Methoden (Kap. 3.4) auf der Grundlage ausgewählter populationsgenetischer Datensätze.

Da bereits die Aufwendungen für die Entwicklung eines entsprechenden methodischen Zugangs und die Erfassung bzw. Beschreibung wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen sehr umfangreich sind, können im Rahmen dieser Untersuchung nicht für alle wichtigen Baumarten tiefgreifende Schlußfolgerungen gezogen werden. Vielmehr ist die begründete Beschränkung auf eine Baumart für den dritten Untersuchungsschritt notwendig. Aufgrund ihrer zunehmenden Bedeutung im Rahmen der forstwirtschaftlichen Ausrichtung auf einen naturgemäßerem Waldbau (z. B. „Langfristige ökologische Waldentwicklung“ der Niedersächsischen Landesforstverwaltung), der vergleichsweise langen evolutionären Geschichte in Europa (im Gegensatz zu eingeführten, fremdländischen Baumarten), der relativ geringen Betroffenheit von künstlicher Vermehrung und anthropogenen Verfrachtungsvorgängen sowie der Verfügbarkeit vergleichbarer genetischer Inventurdaten in Deutschland, wird beispielhaft die Baumart Buche (*Fagus sylvatica* L.) einer intensiveren Analyse unterzogen.

Die hier entwickelte Methodik erlaubt die Bearbeitung ausgewählter waldgeschichtlicher Entwicklungen sowie forsthistorischer Nutzungen (einschließlich der Beurteilung ihrer Nachhaltigkeit, Kap. 4.1) sowie – am Beispiel der Baumart Buche (*Fagus sylvatica* L.) - die Hypothesenbildung im Zusammenhang mit der großräumigen Verteilung genetischer Parameter (Kap. 4.2; Anhang 2) und Untersuchungen zur Klärung des Einflusses der Wanderungsgeschichte auf heutige genetische Strukturen (Kap. 4.3; Anhang 4). Darüber hinaus sind im Kontext langanhaltender anthropogener Beeinflussung von Waldökosystemen Gefahrenpotentiale forstlicher Auswahlvorgänge (Kap. 4.4), der Einfluß des Wildes (Kap. 4.5), die Bedeutung von Autochthonie vor dem Hintergrund historischer Verfrachtungsprozesse (Kap. 4.6) sowie der Ausbreitung (Migration) von Waldbaumarten (Kap. 4.7) näher zu beleuchten. Dabei soll hier erstmals eine operationale Definition von Autochthonie gegeben werden, die die Ableitung populationsgenetischer Auswirkungen von Autochthonie ermöglicht.

Bestandteil dieser Arbeit sind zudem bestandesgeschichtliche Recherchen in den gemeinsamen Versuchsflächen des Verbundprojektes „Wichtige Einflußfaktoren auf die Biodiversität von Wäldern“ (Kap. 5), die den Nutzen derartiger forstgeschichtlicher Untersuchungen für die Lösung interdisziplinärer - hier insbesondere populationsgenetischer - Fragestellungen bzw. für die weitere Absicherung ihrer Ergebnisse belegen.

Abschließend sollen anhand der hier entwickelten und verwandten Bewertungsmethodik wissenschaftlich begründete Schlußfolgerungen bezüglich der Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit heutiger Waldbaumpopulationen (Kap. 6.1) gezogen werden, aus denen sich entsprechend begründete Handlungsempfehlungen für den nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen (Kap. 6.2) ableiten lassen.

2. Stand der Forschung

Die allgemeine Zielsetzung dieser Arbeit, die Einschätzung der genetischen Folgewirkungen wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen, ist ein noch wenig bearbeitetes Forschungsthema, jedoch im Hinblick auf die rezenten Anpassungsanforderungen an die Wälder und den prognostizierten, rasch ablaufenden Klimawandel von hoher aktueller Relevanz. Die wesentliche Begründung für die geringe bisherige Bearbeitungsintensität dürfte neben methodischen Problemen v. a. in dem bislang nicht sehr ausgeprägten Bewußtsein für den Einfluß wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen auf die genetische Basis von Populationen und die damit verbundene Quelle wesentlicher Hypothesen zum gegenwärtig bedenklichen Stabilitätszustand von Waldbaumpopulationen zu finden sein.

Die vorliegende Arbeit umfaßt sowohl eine neuartige Fragestellung als auch hinsichtlich der systemanalytischen Orientierung und interdisziplinären Vorgehensweise einen neuartigen Forschungsansatz. Im Folgenden sollen deshalb Referenzen nur in sofern angegeben werden, als sie den wissenschaftlichen Stand der Forschung in berücksichtigten, methodischen oder inhaltlichen Teilgebieten repräsentieren.

Eine grundlegende Einführung in die Anwendung der *Systemanalyse* in den biologischen Wissenschaften geben MESAROVIC (1968) und BERG & KUHLMANN (1993). Die systemanalytische Vorgehensweise bei der Beschreibung von Zustandscharakteristika in zu untersuchenden Systemen sowie die Entdeckung kausaler Mechanismen, welche diese Charakteristika erzeugen, stellt anhand eines populationsgenetischen Beispiels GREGORIUS (1998) eingehend dar. Der erste Schritt in der systemanalytischen Vorgehensweise bei der Untersuchung realer Systeme und der zentrale Ansatz dieser Arbeit besteht in der Induktion von Hypothesen über die Ursache-Wirkungs-Beziehungen in diesen Systemen. In bezug auf die Untersuchungen von Folgewirkungen waldgeschichtlicher Entwicklungen und forstgeschichtlicher Nutzungen wurde der paläobotanische und forstgeschichtliche Kenntnissstand in Deutschland bzw. Mitteleuropa auf Lehrbuchniveau (FIRBAS 1949/52; GLIEMEROTH 1995; LANG 1994; HASEL 1985; HAUSRATH 1982; MANTEL 1990) erfaßt und zusammengestellt (Anhang 1). Waldbauliche Bezüge forstgeschichtlicher Nutzungen stellen BURSCHEL & HUSS (1987) und RÖHRIG & GUSSONE (1990) dar.

Im Gebiet der evolutionsbiologischen und ökologisch-populationsgenetischen Forschung kommt der *Bildung von Hypothesen* über den gegenwärtigen Zustand erklärende Entwicklungen in der Vergangenheit (zum Zwecke der Extrapolation in die Zukunft) zentrale Bedeutung zu. Lange Tradition besteht hier durch die Systematik als biologischer Disziplin, wobei diese Hypothesenbildung vorwiegend auf makro- und mesoevolutionäre Problemstellungen zielen (ELDRIDGE & CRACRAFT 1980; WILEY 1981; HENNIG 1982). Eine aktuell zunehmende Bedeutung hat die Phylogenetik insbesondere durch die Entwicklung neuer Methoden der DNA-Analyse erhalten. Dies begünstigte einerseits erhebliche methodische Fortentwicklungen (FELSENSTEIN 1988; SWOFFORD et al. 1996), und ermöglichte andererseits die Anwendung phylogenetischer Methodik unter Einbezug der räumlichen, geographischen Dimension in der noch jungen Wissenschaftsdisziplin der Phylogeographie (AVISE 1998). Die DNA-basierte, phylogeographische Methodik erlaubt in jüngster Zeit die Rekonstruktion von Abstammungsverhältnissen im Raum auch auf intraspezifischem Niveau (auf Populationsebene), wobei Hinweise z. B. zu historischen Ausbreitungsvorgängen und für die Ausweisung von Großschutzgebieten (z. B. MORITZ & FAITH 1998) gewonnen werden können.

Die quartären Eiszeiten dürften das Ausmaß und die Verteilung intraspezifischer genetischer Variation in Pflanzen- und Tierarten stark beeinflusst haben (HEWITT 1996). TABERLET et al. (1998) untersuchen 10 verschiedene Arten (Säugetiere, Amphibien, Arthropoden, Pflanzen) auf Gemeinsamkeiten in der nacheiszeitlichen Rückwanderung und können feststellen, daß nördliche Regionen Europas überwiegend aus den Refugialräumen Iberiens und des Balkans besiedelt wurden, wohingegen italienische Abstammungsgruppen häufig infolge der Alpen-Barriere isoliert blieben.

Waldgeschichtliche Einflüsse auf populationsgenetische Prozesse führten offenbar bei vielen Baumarten zu einer räumlichen genetischen Differenzierung ihrer Populationen. Einen entsprechenden Schwerpunkt forstgenetischer Forschung bildet die Rekonstruktion der eiszeitlichen Refugialgebiete und die nacheiszeitliche Rückwanderung von Baumarten. Derartige Untersuchungen sind nicht zuletzt durch die Verbesserung des Schutzes genetischer Ressourcen von großer Bedeutung und führten bereits zu Empfehlungen, die Abgrenzung von Herkunftsgebieten den neuen Erkenntnissen anzupassen (KONNERT 1993). Im Rahmen experimentell aufwendiger Untersuchungen konnten inzwischen großräumige Muster in den Häufigkeiten von Genen bzw. Genotypen identifiziert werden, die eine Hypothesenbildung in bezug auf waldhistorische Vorgänge ermöglichten. Auf der Grundlage von Isoenzym-Genmarkern wurden derartige Untersuchungen im mitteleuropäischen Maßstab durchgeführt u. a. für Buche (COMPS et al. 1998), für Eiche (ZANETTO et al. 1994; HERZOG 1996; KREMER & ZANETTO 1997; TOUMI & LUMARET 1998), für Fichte (LAGERCRANTZ & RYMAN 1990) und für Weißtanne (KONNERT & BERGMANN 1995). Gegenwärtige umweltbezogene Vitalitätsverluste werden in Verbindung gebracht mit prädisponierenden, historisch bedingten Verlusten genetischer Variation (z. B. BERGMANN et al. 1990).

In jüngster Zeit hat der Einsatz von modernen DNA-Techniken hier weitere Horizonte eröffnet. So zeigen FERRIS et al. (1993), PETIT et al. (1995), DUMOLIN-LAPEGUE et al. (1997), LE CORRE et al. (1997b, 1998) und FERRIS et al. (1998) anhand genetischer Inventuren an Chloroplasten-DNA-Markern eine starke räumliche genetische Differenzierung in europäischen Eichenpopulationen (*Quercus spec.*) und diskutieren verschiedene waldgeschichtliche Faktoren, Ausbreitungsmodi sowie die Hybridisierung zwischen den Eichenarten als mögliche Ursache der räumlichen Muster. DNA-basierte Untersuchungen der genetischen Differenzierung der Populationen im europäischem Maßstab und der Versuch, entsprechende glaziale Refugialräume und Rückwanderungswege abzuleiten, wird unternommen für Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) durch SPERISEN et al. (1998), für Buche (*Fagus sylvatica* L.) durch DEMESURE et al. (1995), für Weißtanne (*Abies alba* Mill.) durch ZIEGENHAGEN et al. (1995) und VENDRAMIN et al. (1999) sowie für die Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) durch KING & FERRIS (1998).

Im Gegensatz zu der allgemein vertretenen Auffassung, daß der moderne Mensch als die folgenschwerste Einflußgröße auf das Überleben und die Anpassungsfähigkeit der Arten verstanden werden muß (z. B. WILSON 1992), steht die relativ geringe Zahl von Untersuchungen, die sich mit forsthistorischen Einflüssen (Waldzerstörung und -devastierung; Steuerung der waldökologischen Verhältnisse im Rahmen vielfältiger historischer Waldnutzungen) auf die Biodiversität in Wäldern befassen.

In bezug auf die Ebene der Artenvielfalt begründen die Untersuchungen zu sogenannten historisch alten Waldstandorten (z. B. WULF 1994, 1997) einen historisch-biologischen Forschungsansatz, der

den Einfluß der Waldkontinuität auf die Verbreitung von Arten untersucht. Daneben finden paläobotanische Methoden zunehmend auch auf Fragenstellungen der kleinräumigen, vegetationsökologischen Entwicklung und ihrer Störung über die letzten Jahrhunderte Anwendung (z. B. KRAL 1991, SEGERSTRÖM 1997, OHLSON & TRYTERUD 1999).

In forstgeschichtlichem Kontext fehlen Arbeiten zur Einflußnahme auf die genetischen Zustände von Populationen und Arten mittels anthropogener Waldnutzung nahezu vollständig. Eine Ausnahme bildet GREGER (1992), der für Fichtenpopulationen des Harzes in einer forsthistorisch-genetischen Untersuchung zeigen konnte, daß seit dem Beginn des 19. Jh. angepaßte Hochlagenfichten zunehmend durch vom Menschen angebaute Tieflagenherkünfte ersetzt wurden. Hierbei konnten durch Archivstudien und die Analyse der Gentyphäufigkeiten am Genort PGI-B Autochthonie bzw. zunehmende Substitution der autochthonen Populationen nachgewiesen werden.

In bezug auf die anzustellenden Untersuchungen zur geographischen Verteilung genetischer Parameter und der nacheiszeitlichen Rückwanderung am Beispiel der Baumart Buche (*Fagus sylvatica* L.) läßt sich der Stand der Forschung gemäß COMPS et al. (1990), COMPS et al. (1998), DEGEN & SCHOLZ 1998, DEMESURE et al. (1996), KONNERT (1995), LARSEN (1996), LEONARDO & MENOZZI (1994), LÖCHELT & FRANKE (1995), STARKE et al. (1995), TUROK (1995), TUROK et al. (1998) sowie VYSNY et al. (1995) auf der Grundlage genetischer Untersuchungen mittels Isoenzym- und DNA-Genmarkern wie folgt zusammenfassend darstellen:

a) Isoenzym-Genmarker:

- In italienischen Buchenpopulationen ließen sich Korrelationen von Allel-Häufigkeiten mit geographischer Breite und Länge (Kline) feststellen (genetische Unterschiede zwischen südlichen und nördlichen Populationen; in den nördlichen Populationen klinale Variation in Ost-West-Richtung).
- Die genetische Diversität ist innerhalb und zwischen südeuropäischen Populationen relativ größer gegenüber mitteleuropäischen Populationen.
- Auf der Basis einzelner Genloci zeigen sich Ost-West-Kline der genetischen Diversität, die jedoch je nach Genlocus unterschiedliche Richtung aufweisen.
- Longitudinale Gradienten von Allelhäufigkeiten decken sich z. T. mit der paläobotanisch nahegelegten Einwanderungsrichtung.
- Die genetische Abstände zwischen Beständen mit geographischen Distanzen bis 200 km bzw. mit geographischen Distanzen von 200-400 Kilometer sind geringer bzw. größer als bei erwarteter, zufälliger Verteilung der genetischen Struktur.
- Beweise für Selektion in bezug auf topographische und bodentypologische Bedingungen (Beziehung zwischen Allel-Häufigkeiten und Höhe, Bodentyp) konnten mit einer Ausnahme (Peroxidase-Allozyme und Temperatur und Feuchte) nicht erbracht werden.

b) DNA-Genmarker:

- Bei maternal vererbten, extranuklearen Markern ist ein viel größerer Anteil der Diversität zwischen Populationen verteilt ($G_{st} = 83\%$) als bei nuklearen Markern ($G_{st} = 5,4\%$).
- Die größte cpDNA-Diversität findet sich in südeuropäischen Populationen (Süd-Italien, Krim, weniger in Pyrenäen), wie auch bei Isoenzym-Analysen gezeigt wurde (südlicher Rand der Verbreitung).

- Die geografische Verbreitung der cpDNA-Haplotypen spiegelt die phylogenetischen Beziehungen zwischen Buchenpopulationen wider: Italienische Region als Abstammungs- und Verbreitungszentrum (häufigster Haplotyp); übrige Haplotypen sind selten und ableitbar (verwandt) von dem in Europa häufigsten Typ. Die Krim ist ein Isolat und überlappt mit der verwandten Art *F. orientalis* (möglicherweise interspezifische Transfers wie bei den Eichen- und Kiefernarten).
- Die nördlichsten Populationen erscheinen genetisch uniform, wobei Flaschenhals-Effekte während der postglazialen Rekolonisation angenommen werden. Unklar bleibt hier, ob alle diese Populationen von einem oder mehreren dieser Effekte betroffen waren.

3. Vorstellung und Entwicklung von Methoden zur Klassifikation und Bewertung wald- und forsthistorischer Entwicklungen

3.1 Hypotheseninduktion

Der erste Schritt in der systemanalytischen Vorgehensweise für die Untersuchung realer Systeme besteht in der Induktion von Hypothesen über die Ursache-Wirkungs-Beziehungen bzgl. der betrachteten Systeme. Diese Hypotheseninduktion erfolgt einerseits auf der Grundlage einer geeigneten Problemstellung und andererseits durch Beobachtungen am realen System. Solche Beobachtungen sollten systembezogen explorativ erfolgen, um einen umfassenden Eindruck von dem zu untersuchenden System und seiner (Merkmals-)Ausprägungen gewinnen zu können. Auch Verfahren der Mustererkennung können daher im Untersuchungszusammenhang hilfreich sein. Solche Hypothesen, die grundsätzlich dem Kriterium der Falsifizierbarkeit genügen müssen, stellen wiederum die Grundlage für die Bildung von Modellsystemen dar. Deren Untersuchung soll auf dem Wege der Deduktion die Entdeckung von Modellmerkmalen ermöglichen, die durch Verwendung geeigneter Untersuchungsmethoden in bezug auf reale Systemsituationen geprüft werden können. Nach der Validierung des Modells durch Vergleich und bestmögliche Anpassung der modellierten und aktuellen Beobachtungen (Modellkallibrierung) kann das Modell entweder für die Problemlösung angewandt werden oder muß als Folge der Falsifikation verworfen werden.⁴

Der die Hypotheseninduktion vorbereitende Arbeitsschritt der Sammlung von Beobachtungen am realen System erfolgte durch die Erfassung und Zusammenstellung wald- und forstgeschichtlicher Informationen (Anhang 1) und Sichtung des populationsgenetischen Kenntnisstandes über Ursachen geographischer Verteilung genetischer Variation unter Einbezug waldgeschichtlicher und evolutionsbiologischer Erkenntnisse (vgl. Kap. 2).

3.2 Anpassungsprozesse in Populationen: Erforderliche Komponenten genetischer Operationen

Um historische Einwirkungen in ihren Folgen auf heutige Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit einschätzen zu können, muß zunächst geklärt werden, wie

- Anpassungsprozesse in biologischen Systemen erfolgen und welche Voraussetzungen hierfür gegeben sein müssen,
- historische Entwicklungen auf die Anpassung dieser Systeme (hier: Waldbaumpopulationen) eingewirkt haben.

Die Komplexität dieser Aufgabe erfordert in einem ersten Schritt eine systemorientierte Beschreibung der angesprochenen Sachverhalte sowie die Bestimmung zentraler Begriffe (vgl. GREGORIUS 1995, 1996). Diese Vorgehensweise erleichtert erheblich die Problemanalyse und ermöglicht letztlich die Bestimmung eines Zugangs zur Lösung der Aufgabe.

⁴ Auf eine über das erforderliche Ausmaß hinausgehende Darstellung der systemanalytischen Vorgehensweise wird an dieser Stelle verzichtet. Es sei hierfür verwiesen auf GREGORIUS (1998).

3.2.1 Systemtheoretische Charakterisierung von offenen dynamischen Systemen und dem Konzept der Anpassung

Zustandsänderungen offener, dynamischer Systeme werden von internen und externen Kräften gesteuert. Die externen Kräfte bilden die Systemeingaben. Die Reaktionen des Systems bilden die Systemausgaben; sie sind abhängig vom jeweiligen Systemzustand. Integraler Bestandteil offener Systeme sind Störungen⁵ in Form fortgesetzter variierender Eingaben. An der Steuerung der Zustandsdynamik sind folglich neben den inneren (durch Rückkopplungen⁶ gekennzeichneten) Kräften auch von ihnen unabhängig wirkende äußere Kräfte beteiligt.

Wie können angesichts dieses Sachverhalts Erkenntnisse über die Stabilität in offenen Systemen gewonnen werden? Offensichtlich kann die Auffassung von Stabilität als Eigenschaft stationärer Systemzustände nicht zielführend sein. Vielmehr wird unter der Stabilität eines offenen Systems seine Fähigkeit verstanden, kennzeichnende Eigenschaften (seine Identität bzw. Integrität) unter nicht nur vorübergehenden Störungen zu erhalten. Dies erfordert Anpassung des Systems an sich verändernde Eingaben. Damit kann die Stabilität in offenen, dynamischen Systemen als Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit an die Systemeingaben definiert werden.

Der Begriff der Anpassung steht damit im unmittelbaren Zusammenhang mit der Identitätserhaltung von Systemen, welche unter dem Einfluß von Kräften externen Ursprungs stehen. Dies führt zu folgenden Begriffsbestimmungen:

Angepaßtheit (an die jeweiligen äußeren Bedingungen als Systemeingaben): Fähigkeit zur Reaktion auf diese Bedingungen, welche Identität bzw. Integrität des Systems nicht beeinträchtigen.

Anpassungsanforderungen: Systemeingaben, die die Wahrung der Systemidentität betreffen. Die Systemreaktionen (Systemausgaben, welche immer in Abhängigkeit vom jeweiligen Systemzustand erfolgen) müssen den Anforderungen genügen, um Angepaßtheit herzustellen.

Anpassung: Alle Prozesse, welche der Erlangung und Erhaltung von Angepaßtheit an die äußeren Bedingungen (Eingaben in das System) dienen und folglich zur Sicherung der Systemidentität beitragen.

Anpassungsfähigkeit (an die zugehörigen Bedingungen): Erreichung dauerhafter Angepaßtheit als Ergebnis eines erfolgreichen Anpassungsprozesses.

Anpassung des Systems an veränderte Bedingungen kann grundsätzlich mit oder ohne Änderung seines Zustands erreicht werden (regulatorische und strukturelle Anpassung; vgl. GREGORIUS 1993). Kann Angepaßtheit ohne Zustandsänderung nicht erreicht werden, muß das System seine dynamischen Kapazitäten entfalten, welche mit der Zustandsänderung verbunden sind. Von Bedeutung hierbei ist, das unterschiedliche Anfangszustände des Systems zu grundsätzlich anderen Anpassungsreaktionen befähigen.

Anpassungspotential (für einen bestimmten Anfangszustand): Menge aller Eingaben, an welche sich das System von diesem Zustand ausgehend, ohne oder mit nachfolgender Zustandsänderung als anpassungsfähig erweist.

⁵ Störungen haben ihren Ursprung außerhalb des Systems und verändern den Systemzustand nur direkt und ohne Modifikation der Rückkopplungsmechanismen.

⁶ Rückkopplungen sind dadurch gekennzeichnet, daß Zustandsveränderungen in gewissen Zeitabständen wiederholt durch die jeweilig erreichten Zustände beeinflußt werden.

3.2.2 Zur Bedeutung von Populationen im Kontext der Steuerung ökosystemarer Anpassungsprozesse

Sowohl (Waldbaum-)Populationen als auch (Wald-)Ökosysteme sind offene dynamische Systeme. Bevor die Stabilität bzw. Anpassungsmechanismen von (Waldbaum-)Populationen näher beschrieben werden (vgl. Abschnitt 2.1.3), soll zunächst ihre Bedeutung im ökosystemaren Zusammenhang herausgestellt werden (vgl. GREGORIUS 1996).

Die Identität eines Ökosystems kann als die Gesamtheit aller durch seine charakteristischen externen Bedingungen bestimmten Kennzeichen seines Stoff-, Energie- und Informationshaushaltes aufgefaßt werden. Die Funktion dieser Haushalte ist in der Organisation des Zusammenwirkens aller biotischen Komponenten zur Sicherung ihrer jeweiligen Lebensbedingungen zu sehen. Ökosystemare Anpassungs- und Stabilisierungsprozesse sollten somit der Erhaltung dieser Systemidentität dienen. Der Informationshaushalt eines Ökosystems legt grundsätzlich die Gesetzmäßigkeiten der Steuerung seiner Stoff- und Energieflüsse fest. Von existentieller Bedeutung sind dabei jene Formen der Steuerung, die die Anpassung der Flüsse an veränderte äußere Bedingungen ermöglichen. Dies erfordert Variabilität der mit der Steuerung von Anpassungsprozessen befaßten Information. Die Information selbst ist biologischer Natur und hat ihre materielle Basis in der Erbsubstanz DNS. Die erforderliche zeitliche Kontinuität der Information ist nur in Populationen gewährleistet; deren genetische Systeme (siehe Abschnitt 2.1.3) organisieren den Informationshaushalt. Die unmittelbare Steuerung ökosystemarer Anpassungsreaktionen findet damit auf der Ebene der Population, der elementaren Einheit der Anpassung und der Evolution, statt.

3.2.3 Anpassungsmechanismen von Populationen

Auf der Ebene der Population bestehen die regulatorischen und strukturellen Anpassungsmöglichkeiten zum einen in den physiologischen Reaktionsmöglichkeiten ihrer Mitglieder und zum anderen in den genetisch bedingten Unterschieden dieser Reaktionsmöglichkeiten in Verbindung mit den Mechanismen des genetischen Systems (physiologische bzw. evolutionäre Anpassungsmechanismen). Überfordern aktuelle Anpassungsanforderungen die physiologischen Anpassungsmechanismen, kann Anpassung nur auf evolutionärem Wege erfolgen. Hiermit geht – wie oben beschrieben – eine Zustandsänderung des Systems, auf der Ebene der Population die Veränderung ihrer genetischen Struktur einher.

Ziel des Anpassungsprozesses ist die Anpassung an die vorherrschenden Umweltbedingungen, wobei jedoch die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit an zukünftige Umweltbedingungen gewährleistet sein sollte. Anpassung wird durch Veränderung der genetischen Zusammensetzungen der Population dargestellt, die für angepaßte Typen kodiert, in ausreichender Anzahl von Populationsmitgliedern verfügbar ist. Für den Erhalt von Anpassungsfähigkeit an andere Umweltbedingungen muß jedoch vollständige Anpassung verhindert werden, so daß stets genetische Varianten verbleiben, die für Typen mit unterlegener Angepaßtheit an die gegenwärtig vorherrschenden Bedingungen kodieren. Die in die Realisierung des Anpassungsprozesses eingebundene Gesamtheit der Mechanismen und Operationen stellt das Anpassungssystem auf Populationsebene dar.

Wie wird die adaptive Veränderung der genetischen Struktur auf der Ebene der Population bewirkt, und an welche Bedingungen ist der Anpassungsprozeß geknüpft?

Die *Mechanismen des genetischen Systems* bewirken nach ihrer Funktion die Organisation, Expression, Reproduktion, Kombination und räumlich-zeitliche Verbreitung genetischer Information. Das genetische System ermöglicht evolutionäre Dynamik. Die Mechanismen des genetischen Systems operieren auf der Basis *genetischer Variation*. Sie eröffnet die Möglichkeit, heterogenen Umweltbedingungen mit unterschiedlichen, an die jeweiligen Bedingungen besser angepassten bzw. anpassungsfähigen genetischen Typen zu begegnen. Sie vergrößert das Anpassungspotential der Population. Die Operation der Mechanismen des genetischen Systems ist gebunden an bestimmte externe *Operationsbedingungen*. Dies betrifft diejenigen Umweltbedingungen einer Population, die es den Mechanismen ermöglichen, ihre speziellen Aufgaben oder Ziele zu erfüllen.

Damit sind die Voraussetzung erfolgreicher Anpassung einer Population oder einer Art:

1. *Intaktheit der Mechanismen des genetischen Systems,*
2. *Realisierung der externen Operationsbedingungen der Mechanismen* sowie
3. *die Verfügbarkeit (Existenz und Aquisition) genetischer Variation für die Veränderung der Mechanismen.*

Tabelle 1 stellt die Voraussetzungen für erfolgreiche Anpassungsprozesse dar.

Wenn die Operationsbedingungen der Mechanismen des genetischen Systems realisiert sind, können genetische Operationen erfolgen, die die adaptive Änderung der genetischen Struktur bewirken. Die wichtigsten dieser genetischen Operationen sind *Paarung* (Zusammenstellung und Weitergabe genetischer Information), genetische *Drift* (zufällige Häufigkeitsänderung genetischer Information), *Selektion* (Erprobung genetischer Information), *Mutation* (Bereitstellung neuartiger genetischer Information) sowie *Genfluß* (Räumliche Verbreitung genetischer Information). Die treibende Kraft der Anpassung ist Selektion; die anderen genannten genetischen Operationen beziehen sich auf die Bereitstellung genetischer Variation als Selektionsbasis. Selektion und genetische Drift erfordern das Vorhandensein genetischer Variation. Bei Paarung ist dies fakultativ gegeben. Die genetischen Operationen Genfluß und Mutation setzen genetische Variation nicht voraus.

Die Merkmale des genetischen Systems einer Art müssen definitionsgemäß eine gewisse evolutionäre Stabilität bewiesen haben. Trotz kontinuierlicher Anpassungsanforderungen und den damit verbundenen Änderungen der genetischen Struktur ist die genetische Grundlage dieser Merkmale erhalten. Folglich kann zwischen zwei Aufgaben genetischer Information unterschieden werden: Erstere besteht in der Kodierung der genetischen Mechanismen; der Erhalt bzw. die Weitergabe dieser Information ist relativ konservativ. Die andere Aufgabe besteht in der Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen, welche variable genetische Informationen erfordern. Grundsätzlich dienen diese Anpassungsprozesse der Erhaltung der Merkmale des genetischen Systems einer Art und seiner Integrität.

Vermutlich dienen die meisten Gene und ihre allelischen Varianten beiden Aufgaben. Verallgemeinernd kann festgestellt werden, daß ein Gen für die Produkte der Funktionen kodiert, welche die Mechanismen des genetischen Systems bestimmen, und daß die Varianten dieses Gens (die Allele) Modifikationen dieser Produkte kodieren, die die Funktionen nicht verändern, aber ihre Wirkung unter variablen Umweltbedingungen sichern.

Voraussetzungen für erfolgreiche Anpassungsprozesse			
Genetische Operationen (verändern genetische Strukturen)	Intaktheit der Mechanismen des genetischen Systems	Verfügbarkeit genetischer Variation	Erfüllung der Operationsbedingungen der Mechanismen des genetischen Systems
Paarung (= Zusammenstellung und Weitergabe genetischer Information)	<i>Kombination</i> (= z.B. Paarungssystem)	fakultativ	Vorhandensein der externen Voraussetzungen für die Herstellung von Paarungskontakten
Drift (= Zufällige Häufigkeitsänderung genetischer Information)	<i>Reproduktion</i> (= z.B. Replikation, Transmission) <i>Kombination</i>	benötigt; reduzierende Wirkung (allelisch)	Vorhandensein der externen Voraussetzungen für geringe Populationsgrößen
Selektion (= Erprobung genetischer Information)	<i>Reproduktion, Expression</i> (= z.B. Gen-Regulation, Translation)	benötigt; differentielle Wirkung (genotypisch, allelisch)	Vorhandensein von Umweltbedingungen, welche genotypabhängig zu unterschiedlichen Reaktionen der Mechanismen führen
Mutation (= Bereitstellung neuartiger genetischer Information)	<i>Organisation</i> (= z.B. Punktmutationen - Veränderungen der Molekularstruktur)	nicht benötigt; erzeugend (allelisch)	Exposition gegenüber mutagenen Umweltbedingungen
Genfluss (= Räumliche Verbreitung genetischer Information)	<i>Distribution</i> (= z.B. transportfördernde anatomische Strukturen)	nicht benötigt; erzeugend (allelisch) zwischen Populationen	Verfügbarkeit externer Mechanismen für den raum-zeitlichen Transport genetischer Information (z.B. biotische Vektoren)

Tab. 1: Übersicht über Voraussetzungen erfolgreicher Anpassungsprozesse (adaptive Veränderung genetischer Strukturen). Es wird dargestellt, welche Mechanismen welche genetischen Operationen bewirken, welche Operationsbedingungen diese Mechanismen benötigen und für welche genetischen Operationen genetische Variation erforderlich ist.

Die Beschreibung des Anpassungssystems auf Populationsebene wird in Abbildung 2 systemorientiert dargestellt. Nach GREGORIUS (1999) wird die Entwicklung von Mechanismen des genetischen Systems bestimmt durch (verfügbare) genetische Information und die Umweltbedingungen der Populationsmitglieder. Die Mechanismen können genotyp- und umweltabhängig modifiziert werden. Derartige Umweltbedingungen werden *modifizierende Umweltbedingungen* genannt. Jede Modifikation repräsentiert einen Zustand des Mechanismus. Modifizierende Umweltbedingungen können im Extremfall dazu führen, daß es einigen oder allen Genotypen nicht möglich ist, einen operablen Mechanismus zu entwickeln (z. B. Wirkung von Umweltgiften auf den Mitose-Mechanismus; Modifikationen der Duftstoffe von Blüten, die je nach Duftstoff und –intensität jeweils besondere Vektoren ansprechen).

Die Realisierung der Operationsbedingungen von Mechanismen bezieht sich auf diejenigen Umweltbedingungen einer Population, die die aufgaben- bzw. zielgerechte Operation der Mechanismen erlauben. Grundsätzlich kann die Abwesenheit solcher Umweltbedingungen die Operationalität eines Mechanismus aufheben (z. B. entomogame Pollenverbreitung und Abwesenheit von Vektoren, wobei der Mechanismus selbst intakt ist, jedoch die Operationsbedingungen nicht erfüllt sind). Die Operationseffizienz eines (Zustands eines) Mechanismus kann sich mit Änderungen seiner Operationsbedingungen verändern. Derartige Veränderungen können von der vollständigen Inoperationalität bis zur optimalen Operation eines Mechanismus reichen. Unterschiedliche Zustände des Mechanismus können unterschieden werden durch ihre Operationseffizienz, welche sie unter gleichen Operationsbedingungen realisieren. Operationsbedingungen sind also als *adaptive Umweltbedingungen* zu betrachten, da sie über die Operationseffizienz bestimmter Zustände eines bestimmten Mechanismus des genetischen Systems entscheiden.

Modifizierende und adaptive Umweltbedingungen können *assoziiert* wirksam sein. Als Beispiel hierfür kann der Knospenaustrieb unter Temperaturvariation dienen, wobei die adaptive Wirkung im Erfrieren der Knospen, die modifizierende Wirkung im Wiederaustrieb („Johannistriebe“) sichtbar werden kann.

Die *Verfügbarkeit genetischer Variation* bezieht sich auf die genetische Anpassungskapazität gegenüber variablen Umweltbedingungen. Die Kapazität wird verkörpert durch die Existenz genetisch unterschiedlicher Zustände eines Mechanismus, welche sich in ihrer Operationseffizienz als Respons auf dieselben Operationsbedingungen unterscheiden. Deshalb bestimmt die Verfügbarkeit genetischer Variation die Anpassungsfähigkeit einer Population.

3.2.4 Untersuchungsansatz zur Bewertung wald- und forsthistorischer Entwicklungen

Die dargestellte, systemorientierte Beschreibung von Anpassungsvorgängen in Populationen (vgl. Abbildung 2) und ihrer Voraussetzungen ermöglicht in der Folge die Einordnung und Bewertung historischer Entwicklungen. Waldgeschichtliche Entwicklungen und forstgeschichtliche Eingriffe können demnach in ihrer adaptiven Wirkung als Modifikation(en) der Operationsbedingungen der Mechanismen des genetischen Systems untersucht werden. Die Bewertung im Untersuchungszusammenhang besteht dann in der Prüfung, inwieweit diese Entwicklungen bzw. Eingriffe zu Modifikationen der Operationsbedingungen der einzelnen genetischen Operationen in Waldbaumpopulationen führten.

Adaptives Rückkopplungssystem auf der Grundlage der Mechanismen des genetischen Systems und genetischen Operationen auf Populationsebene im Untersuchungszusammenhang

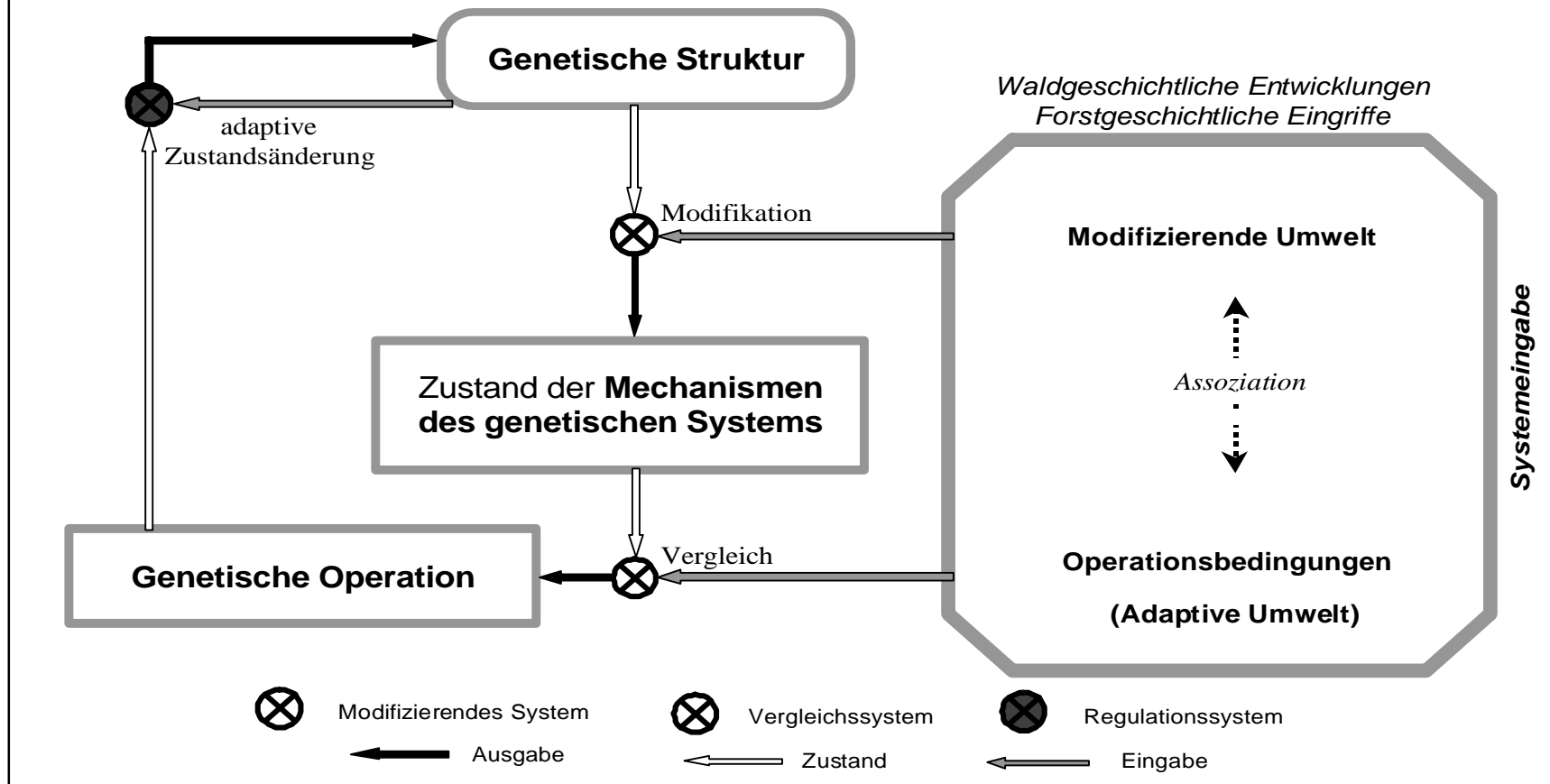


Abb. 2: Systemorientierte Darstellung des Anpassungssystems auf Populationsebene im Untersuchungszusammenhang.

Modifizierende, also den Zustand genetischer Mechanismen verändernde Umweltbedingungen im wald- und forstgeschichtlichen Sinne erscheinen weniger offensichtlich und müssen vorerst spekulativer Natur bleiben. So sind z. B. Veränderungen der Inkompatibilitätsmechanismen bei der Paarung durch Temperatur- bzw. Klimaveränderungen denkbar, jedoch nicht zwingend postulierbar. Modifizierende Umweltwirkungen sind weiterhin infolge der rezenten Luftschadstoffbelastung möglich; im Fall moderner gentechnologischer Praxis werden dagegen Mechanismen des genetischen Systems z. B. für Zuchtzwecke bewußt und letztlich mit nicht absehbaren Folgen direkt verändert.

Die Einschätzung von Folgewirkungen auf die aktuelle Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit wird damit als qualitative Wertung der potentiellen Beeinträchtigung der Effizienz von Operationen der Mechanismen des genetischen Systems erfolgen (vgl. Kap. 3.1). Darüber hinaus ermöglicht dieser Untersuchungsansatz auch die gezielte Ableitung entsprechender Handlungsempfehlungen.

3.3 Voraussetzungen für den nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen

Eine sinnvolle Bewertung des Einflusses vergangener wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen auf die heutige Angepaßtheit der Waldbaumpopulationen und deren Anpassungsfähigkeit gegenüber zukünftigen Umweltaforderungen kann nur anhand wissenschaftlich hergeleiteter und definierter Kriterien erfolgen. Da ein Ziel des Teilprojektes die Ableitung von Schlußfolgerungen und Handlungsempfehlungen für die „Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt“⁷ bzw. „nachhaltige Bewirtschaftung der Wälder in Europa“⁸ ist, muß ein geeignetes Vorgehen also den Begriff der Nachhaltigkeit in das Zentrum der Betrachtung rücken. Das heißt, die Art der (im Untersuchungszusammenhang) betroffenen Mechanismen muß so charakterisiert werden, daß Kriterien und Indikatoren für die Nachhaltigkeit des Umgangs mit Waldökosystemen (unter Berücksichtigung wald- und forstgeschichtlicher Einflüsse) bestimmt werden können. Der nachfolgende Ansatz (GREGORIUS, KLEINSCHMIT, SCHOPPA, V. WERDER; unveröff.; vgl. auch GREGORIUS 1999) bietet eine entsprechende Grundlage. Er knüpft an die in Kapitel 3.1 dargelegten systemorientierten Überlegungen zur Stabilität biologischer Systeme an.

3.3.1 Nachhaltiger Umgang mit Ressourcen; Selbstregulation und Regeneration von Systemen

Der Umgang mit einer Ressource ist grundsätzlich nur dann als nachhaltig zu erachten, wenn er sich an der zukünftigen Verfügbarkeit aller betroffenen Ressourcen ausrichtet (vgl. Begriffsbestimmungen im Glossar). Mit dieser Auffassung wird der Erfordernis Rechnung getragen, daß nicht nur die vom Umgang unmittelbar betroffene Ressource berücksichtigt werden darf. Vielmehr müssen darüber hinaus auch andere, im gesamten Wirkungszusammenhang des Umgangs mit dieser Ressource vernetzte, mittelbar beeinflusste Ressourcen berücksichtigt werden. Da in komplexen Systemen (Vielzahl der vom Umgang betroffenen Systemkomponenten) die Erfassung von Wirkungszusammenhängen nur schwer möglich ist, müssen Bedingungen (Kriterien) bestimmt und eingehalten werden, unter welchen

⁷ Art. 7c Konvention über biologische Vielfalt, UNCED 1992.

⁸ Resolution H 1 der europ. Ministerkonferenz zum Schutz der europäischen Wälder, Helsinki 1993.

die Regeneration der beeinflussten Ressourcen durch *Selbstregulation*⁹ möglich ist. Anhand von Zeigermerkmalen (Indikatoren) müssen demnach Veränderungen des Gesamtsystems über die systemspezifischen Zustände hinaus und damit also das Nicht-Zutreffen der Bedingungen der Regeneration erfaßbar sein.

Biotische Komponenten von Ökosystemen bestehen i.d.R. aus sich weitgehend selbst regulierenden Teilsystemen, welche wiederum über (auf dem Wege der Koevolution entstandene) Mechanismen der *Fremdregulation*¹⁰ in übergeordneten Systemen der Selbstregulation organisiert sind. Der Sicherstellung der Regenerationsfähigkeit dieser Systeme dienen verschiedene Mechanismen der Selbstregulation. Selbstregulation setzt stets die Möglichkeit der **Rückkopplung** von Systemreaktionen auf außenbürtige Einflüsse voraus, um deren Auswirkungen mildern oder ausgleichen zu können („negative“ Rückkopplung).

Die Wirkung dieser Regulation besteht insbesondere in der *Erhaltung der Identität (Eigenheit)* und der *Integrität (Funktionsfähigkeit) des Systems*. Letzteres bestimmt die *Regenerationsfähigkeit des Systems*. Dagegen ermöglichen Fremdregulationen die Verfolgung dieses Zieles erst dann, wenn durch eine Rückmeldung von Zustandsveränderungen eine Korrekturmöglichkeit besteht¹¹. Mit steigendem Einfluß der Fremd- gegenüber der Selbstregulation verringert sich folglich die Regenerationsfähigkeit des Systems durch Erschwerung der Bedingungen für die Erhaltung der Systemidentität und Systemintegrität.

Das Auftreten von Störungen und zunehmende Fremdregulationen führen zur Frage der Nachhaltigkeit des Umgangs mit sich regenerierenden Ressourcen. Die Regenerationsfähigkeit der Ressource wird jedoch nur dann nicht beeinträchtigt, wenn sichergestellt werden kann, daß rechtzeitig Korrekturen der Form des Umgangs vorgenommen werden können. Deshalb verlangt jede nachhaltige Form des Umgangs eine kontinuierliche Rückkopplung über die Reaktionen aller betroffenen Ressourcen. Sollen Fremdregulationen fortgesetzt werden, ist also - um der Forderung der Nachhaltigkeit des Umgangs mit der Ressource nachkommen zu können - ein System der Selbstregulation zu schaffen, das den Umgang mit der Ressource mit einschließt (vgl. Abbildung 3).

3.3.2 Indikation der Nachhaltigkeit

Ein besonders wichtiger Indikator für einen nachhaltigen Umgang mit Ressourcen vernetzter Systeme ist - wie oben dargelegt - die Funktionstüchtigkeit der Selbstregulationsmechanismen. Die Regeneration des veränderten (gestörten) Zustandes des Systems kann erfolgen, solange die Funktionstüchtigkeit

⁹ Steuerung von Systemabläufen durch systeminterne Mechanismen. Systeminterne Mechanismen steuern Abläufe in Abhängigkeit von diesen Abläufen; sie erfordern daher Rückkopplung. Störungen (außenbürtige Zustandsveränderungen) der Abläufe beeinflussen diese Steuerungsmechanismen nicht.

¹⁰ Steuerung von Systemabläufen durch systemexterne Mechanismen. Systemexterne Mechanismen steuern die Abläufe unabhängig von diesen Abläufen und stehen daher in keiner Rückkopplungsbeziehung mit dem gesteuerten System. Im Gegensatz zur reinen *Störung* (außenbürtige Zustandsveränderung) greift Fremdregulation in Mechanismen (Relationen) des gesteuerten Systems ein und kann z.B. dessen Selbstregulationsmechanismen verändern. Die Gefahr des Identitätsverlustes erhöht sich bei Fremdregulation erheblich gegenüber reinen Störungen.

¹¹ Regenerationsmechanismen: Regeneration einer Ressource durch Prozesse der Selbstregulation über Rückkopplungen; Regeneration einer Ressource durch Prozesse der Fremdregulation in Form eines Ausgleichs von Ein- und Austrägen; da die ausgleichende Funktion nicht ohne eine Rückmeldung des Ressourcenzustandes an das fremdregulierende System wahrgenommen werden kann, dürften auch in diesem Falle übergeordnete Prozesse der Selbstregulation greifen.

durch den Umgang nicht beeinträchtigt wird. Eine Beeinträchtigung liegt zumindest bei Einschränkungen oder spätestens bei Unterbrechungen der Rückkopplungen (Entkopplungen) vor. Veränderungen der *Rückkopplungsraten* (Menge und Geschwindigkeit) sowie des *Rückkopplungsmodus* (z.B. von negativer zu positiver Rückkopplung) können Entkopplungen einleiten. Große praktische Relevanz kommt der Indikation dieser Vorgänge zu.

Zur Bedeutung genetischer Systeme

Nur auf der Ebene der Population sind evolutionäre Anpassungen möglich, indem die genetische Information über das jeweilige Selektionsergebnis an die Folgegeneration weitergegeben wird. Hier finden **Rückkopplungen über das Reproduktionssystem** statt. Rückkopplungsraten dokumentieren sich in der *reproduktionseffektiven Populationsgröße* (Menge vererbbarer Information) und der *Generationszeit* (Geschwindigkeit). Die Indikation von Komponenten des Reproduktionssystems besitzt daher einen hohen Stellenwert. Rückkopplungsmodi werden vor allem durch die sehr variablen Formen der Selektion und des Paarungssystems geprägt.

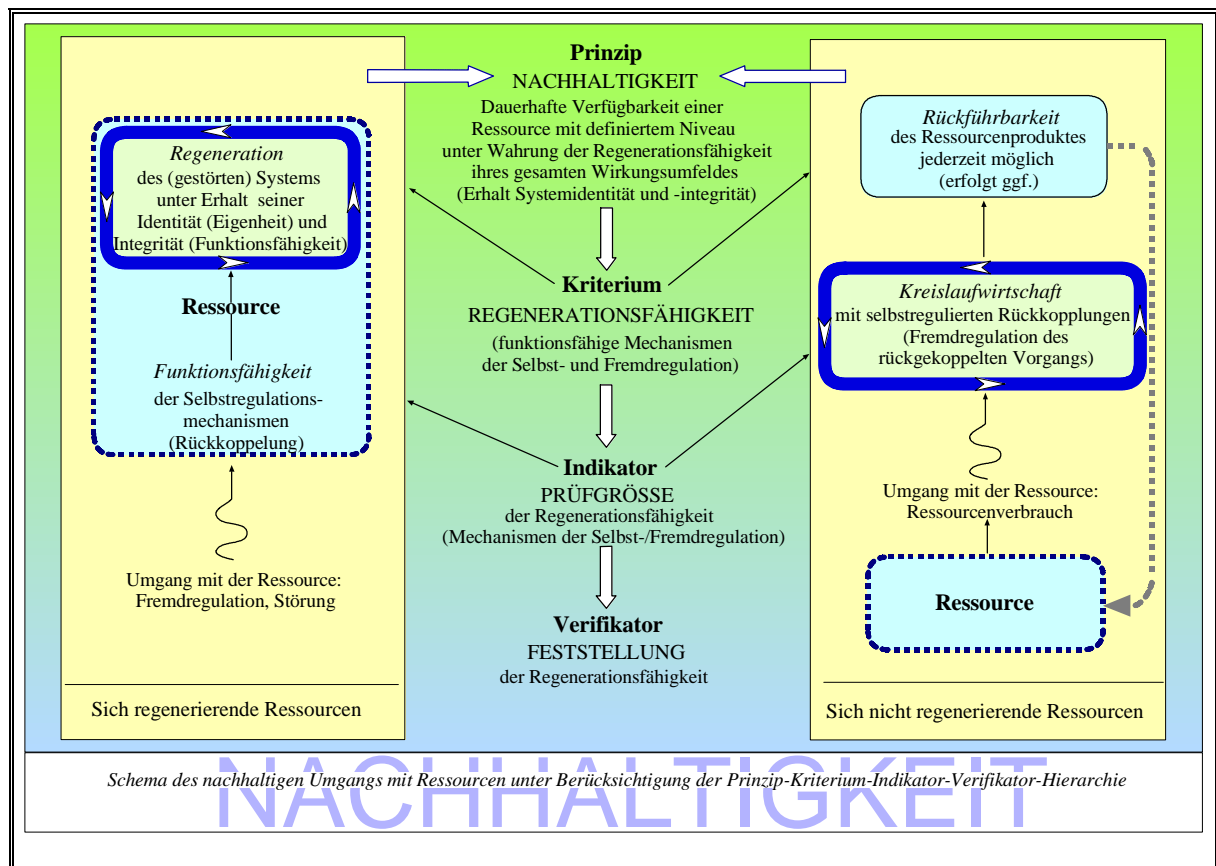


Abb. 3: Schema des nachhaltigen Umgangs mit Ressourcen unter Berücksichtigung der Prinzip-Kriterium-Indikator-Verifikator-Hierarchie (GREGORIUS, H.-R.; KLEINSCHMIT, J.R.G.; SCHOPPA, F.N.; WERDER, H.v.; unveröff.; vgl. GREGORIUS 1999).

Die besondere Bedeutung dieser Ebene ergibt sich aus der Tatsache, daß die *Aufrechterhaltung, Weitergabe und Umsetzung der Information zur Steuerung des Stoff- und Energiehaushaltes* von Ökosystemen letztlich durch **genetische Systeme** der beteiligten Populationen gewährleistet wird. Eine Beeinträchtigung der Rückkopplungsmechanismen ist somit besonders schwerwiegend, wenn sie mit

einer nicht regenerierbaren Schädigung des genetischen Systems und insbesondere dem nicht behebbaren Verlust genetischer Information einhergeht. Spätestens bei Indikation dieser Situation kann der Umgang mit einer Ressource unzweifelhaft als nicht nachhaltig bezeichnet werden. Geeignete Indikatoren sollten also bereits erste Tendenzen der Schädigung des genetischen Systems, Veränderungen der genetischen Information sowie schädliche Modifikationen der Operationsbedingungen anzeigen. Die zukünftige Verfügbarkeit von sich regenerierenden Waldökosystem-Ressourcen ist also wesentlich davon abhängig, ob es gelingt, die **Funktionsfähigkeit der Selbstregulationsmechanismen** (welche immer genetische Systeme einschließen) zu gewährleisten.

Aufgrund ökosystemarer Vernetzungen ist diese Forderung gleichermaßen auf die Selbstregulationsmechanismen weiterer Populationen auszudehnen. Deshalb darf auch nicht die Regenerationsfähigkeit des Wirkungsumfelds der betrachteten Ressource beeinträchtigt werden. Um dies sicherzustellen, ist es notwendig, auch jene Rückkopplungsvorgänge der Zielressource zu verfolgen, welche über die Reaktionen weiterer Kompartimente des Ökosystems vermittelt werden. Als Beispiel hierfür seien biotische Vektoren und ihre Wirkung auf Rückkopplungen im genetischen System der Baumarten genannt (z. B. Eichelhäher bei den Eichen-Arten). Der Erhalt bzw. die Wiederherstellung der Selbstregulationsmechanismen des die Ressource umgebenden Ökosystems definiert daher eine wichtige Zielsetzung für Steuerungsmaßnahmen von Populationen als Ressourcen.

Für die Indikation der Gefährdung einer Population sind Veränderungen der genetischen Struktur (verursacht durch genetische Operationen) allein nicht ausreichend. Solche Veränderungen können grundsätzlich sowohl Anzeichen voranschreitender Anpassung als auch der Beeinträchtigung der Mechanismen des genetischen Systems und ihrer Operationsbedingungen darstellen. Deshalb begründen die **Intaktheit der Mechanismen des genetischen Systems**, die **Realisierung der externen Operationsbedingungen der Mechanismen** sowie die **Verfügbarkeit** (Existenz und Aquisition) **genetischer Variation** für die Veränderung der Mechanismen gemeinsam die Hauptziele des nachhaltigen Umgangs mit (Waldbaum-)Populationen. Da jedoch die Mechanismen des genetischen Systems in Verbindung mit ihren Operationsbedingungen gemeinsam die Fähigkeit der Erhaltung bzw. Erlangung genetischer Variation betreffen, gefährdet ihre Beeinträchtigung das Überleben von Populationen am stärksten.

Planbarkeit eines nachhaltigen Umgangs mit Ressourcen

Die Regelmechanismen einer Ressource sind in nur wenigen Fällen soweit beschreibbar, als daß die Nachhaltigkeit des Umgangs bereits vor dessen Beginn zuverlässig vorhergesagt werden kann. Der Normalfall dürfte eher die in ihren Folgen begrenzt planbare Form des Umgangs sein, die Nachhaltigkeit nur anstreben kann, indem sie eine fortlaufende Prüfung der aktuellen Folgen des Umgangs gemäß den oben erläuterten Kriterien und Indikatoren vorsieht und für die absehbar eintretenden Störfälle ein jederzeit einsetzbares Instrumentarium an Korrekturmaßnahmen bereithält. Letzteres kann Elemente einer Steuerung der Ressource beinhalten. Entscheidend ist in jedem Falle, daß die Intensität des Umgangs den Zeitraum bis zur Erkennbarkeit einer Rückkopplungsreaktion berücksichtigt.

Ziele (Prinzipien), Kriterien, Indikatoren und Verifikatoren der Nachhaltigkeit

Die obigen Betrachtungen des Nachhaltigkeitsbegriffes lassen sich nun in Form einer Prinzip-Kriterium-Indikator(-Verifikator)-Hierarchie wie folgt zusammenfassen (vgl. auch Abbildung 3):

Prinzip (Ziel): Regel als Grundlage des Denkens und Handelns.

Hier: *Nachhaltigkeit des Umgangs mit Ressourcen* - sie liegt in der dauerhaften Verfügbarkeit einer Ressource auf einem definierten Niveau unter Wahrung der Regenerationsfähigkeit ihres gesamten Wirkungsumfeldes. Dieses gesamte Wirkungsumfeld der Ressource definiert den Zustand, an dessen Unversehrtheit die Erhaltung der Systemidentität und damit die Nachhaltigkeit bewertet wird.

Kriterium: Bedingungen für die Erreichung des Ziels.

Hier: *Regenerationsfähigkeit* - sie ist an funktionsfähige Mechanismen der Selbst- und Fremdregulation gebunden.

Indikator: Variable, welche der Anzeige bestimmter Entwicklungen, Zustände oder anderer Sachverhalte dient.

Hier: *Prüfgrößen der Regenerationsfähigkeit* - sie beschreiben den Funktionszustand der Mechanismen der Selbst- und Fremdregulation. Dieser Funktionszustand ist wesentlich durch die Unversehrtheit der genetischen Systeme und das Vorhandensein der zugehörigen Information zur Steuerung von Stoff- und Energieflüssen bestimmt.

Verifikator: Derjenige Teil des Wertebereiches der indizierenden Variablen, welcher die Erreichung des Ziels anzeigt.

Hier: *Feststellung der Regenerationsfähigkeit* - sie findet anhand von Bereichen statt, innerhalb welcher der Funktionszustand der Mechanismen der Selbst- und Fremdregulation als unbedenklich gelten kann.

Die Beziehungen zwischen den Hierarchieebenen sind dadurch gekennzeichnet, daß auf der Grundlage des Indikators der Verifikator eine Entscheidung über die Erfüllung des Kriteriums für die Wahrung des Prinzips (Erreichung des Ziels) der Nachhaltigkeit ermöglicht.

3.3.3 Beitrag zu einem Kriterien-Indikatoren-Verifikatoren-System für eine genetisch nachhaltige Forstwirtschaft aus Sicht historischer Einflußfaktoren auf die Entwicklung und das Ausmaß der Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen

Diese Überlegungen bieten eine konzeptionelle Grundlage für eine geeignete Klassifikation und Bewertung wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen und ihrer Folgewirkungen. Dies kann in Anlehnung an die oben angeführte Prinzip-Kriterium-Indikator-Verifikator-Hierarchie wie folgt dargestellt werden:

Prinzip: hier: Nachhaltigkeit des Umgangs mit Waldökosystemen (retrospektiv)

Kriterium: hier: Regenerationsfähigkeit (funktionsfähige Mechanismen der Selbst- und Fremdregulation, Intaktheit der Rückkopplungsmechanismen) der betroffenen Waldökosysteme

Indikator: hier: Keine signifikante historische Beeinträchtigung der Mechanismen des genetischen Systems, ihrer Operationsbedingungen sowie der Verfügbarkeit genetischer Variation.

Das in evolutionären bzw. historischen Zeiträumen abgestimmte Zusammenwirken dieser Prozesse ist Grundlage der Regenerationsfähigkeit von Waldökosystemen (Anpassungsfähigkeit an Umweltveränderungen und damit Stabilität der Ökosysteme). Die gegenwärtige und zukünftige Regenerationsfähigkeit

higkeit von Waldökosystemen kann aus der meso- und mikroevolutionären Geschichte von Populationen der Schlüsselarten abgeschätzt werden. Insbesondere die potentiell permanent notwendige Etablierung neuer Systeme (v.a. bei kurzfristigen Anpassungserfordernissen) begründet einen erheblichen Bedarf an Regenerationsfähigkeit. Deshalb sind alle solche historischen Vorgänge in diesem Zusammenhang von Bedeutung, die zu einer möglichen Beeinträchtigung der genetischen Systeme unserer Waldbaumpopulationen in der Vergangenheit geführt haben könnten.

Im folgenden werden hierzu mögliche Verifikatoren vorgeschlagen, die eine zweckmäßige Zuordnung der evolutionären Mechanismen ermöglichen. Die zugrunde liegenden Konzepte genetischer Grundlagen der Ökosystemstabilität und des nachhaltigen Umgangs mit sich regenerierenden Ressourcen ermöglichen eine konsistente Bewertung der Folgewirkungen auf den Funktionszustand der Mechanismen der Selbst- und Fremdregulation (Regenerationsfähigkeit) und damit die Ableitung von Aussagen über Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit der Waldbaumpopulationen.

Verifikatoren und mögliche Weisermerkmale

Die nachgenannten *Verifikatoren* können zur Indikation historischer Beeinträchtigung im o. g. Sinne verwendet werden. Ihre Schätzung kann durch die Anwendung praktikabler Weisermerkmale erreicht werden.

1. Potential postglazialer genetischer Ausgangsvariation

⇒ Sippenkonstanz und -erlöschen (Evolutionsrate, Artendifferenzierung); pleistozäne Vorgeschichte; präglaziale „Auswanderungssituation“; autökologische und synökologische Amplitude; Anzahl, Lage und ökologische Diversität eiszeitlicher Refugien.

2. Diversitätsbestimmende, rückwanderungsspezifische Merkmale

⇒ Anzahl und Richtung der Wanderungsströme; Kontakt- und Vereinigungszonen; Stop-and-Go-Verhalten; Anfang und Ende der Ausbreitung; Ausbreitungsdauer (Einwanderung, Massenausbreitung, vorhandene Konkurrenten); Arealverluste.

3. Räumliche genealogische Kontinuität (Anpassungen, die Generationen erfordern = evolutionäre Anpassungen; Angepaßtheit, Anpassungskapazität)

⇒ Abstammungsbeziehungen zwischen rezenten Populationen; Präsenz seit Einwanderung bzw. Massenausbreitung; künstliche Verjüngung (Saat, Pflanzung), Verfrachtung von Saat- und Pflanzgut; Lage bzgl. Ebene/Mittelgebirge (Früh-/Spätsiedlungsgebiete); Nähe zu Städten, Seehäfen, Haupthandelswegen und Regionen mit hoher Siedlungskonstanz; Tauglichkeit für landwirtschaftliche Bewirtschaftung (Grenzertragsböden), Gebiete mittelalterlicher, königlicher Einforstung; historisch alter Wald; nachgewiesene Autochthonie; gegebene natürliche Waldgesellschaft.

4. Populationsgrößen (Verteilung genetischer Variation, Drift)

⇒ Produktwert (menschliche Nutzung Holz, Nicht-Holz-Produkte); Lage bzgl. Ebene/Mittelgebirge (Früh-/Spätsiedlungsgebiete); Nähe zu Städten, Seehäfen, Haupthandelswegen und Regionen mit hoher Siedlungskonstanz; Lage zu historischen Großgewerben (Erz-Bergbau, Hütten- und Hammerwerke, Salinen, Glashütten; Transportmöglichkeiten (Flüsse)).

5. *Gerichtete Veränderung genetischer Strukturen bzw. Häufigkeiten (Selektion)*

⇒ Zieltypen forstlicher Betriebsarten (Niederwald, Mittelwald, Plenterwald / Schlagweiser Hochwald); Systeme natürlicher Verjüngung (Schirm-, Saum-, Femelschlag); künstliche Verjüngung (Saat, Pflanzung); Bestandespflege: Art, Intensität und Turnus der Eingriffe; Waldweide (Fruchtnutzung), Futter-, Streunutzung, Waldfeldbau.

6. *Erhalt der Metapopulation (Genfluß zwischen Populationen, Drift)*

⇒ Historische Fragmentierung infolge a) nichtforstlicher Landnutzung (z.B. Landwirtschaft, Siedlungen) und b) forstlicher Nutzungen (z.B. Entmischung); Ausbreitungsbiologie (Wind, Insekten, Vögel, Säugetiere); artspezifische Wanderungsgeschwindigkeit (Blühreifealter, Höchstalter); Klimaansprüche (atlantisch, kontinental, submediterranean, frostempfindlich etc.); Lichtansprüche (Licht-/Schattbaumart); Sukzessionale Stellung (proto-, meso-, telokratisch); Kontaktzonen mit anderen Arten der gleichen Gattung (Introgressionszonen).

7. *Beeinträchtigung des Reproduktionssystems (Paarung)*

⇒ Forstliche Betriebsarten (Niederwald, Mittelwald, Plenterwald/Schlagweiser Hochwald); Systeme natürlicher Verjüngung (Schirm-, Saum-, Femelschlag); künstliche Verjüngung (Saat, Pflanzung); Verfrachtung von Saat- und Pflanzgut; Überführung oder Umwandlung; Bestandespflege: Art, Intensität und Turnus der Eingriffe; Waldweide (Fruchtnutzung), Futter-, Streunutzung, Waldfeldbau.

8. *Interspezifische Stabilität und Wandlung von Waldbiozöten*

⇒ Koevolution, Koadaptation durch Assoziation und Wandel von Schlüssel- und Begleitarten; qualitative und quantitative Artenzusammensetzung von Waldökosystemtypen; biotische Wechselwirkungen (pro-, antibiotische Wirkungen zur Erweiterung bzw. Reduktion von Anpassungspotentialen).

Im Untersuchungszusammenhang wird die Einschätzung bzw. Bewertung der Nachhaltigkeit insbesondere forstgeschichtlicher Eingriffe und Entwicklungen angestrebt (vgl. Kap. 4.1).

3.4 Genetische Parameter der Anpassung (Räumliche Darstellung im GIS, Phylogenetik)

Im Untersuchungszusammenhang sind populationsgenetische Methoden zur Ermittlung von Charakteristika genetischer Strukturen, welche Aussagen über die Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Populationen erlauben, von besonderem Interesse. Einen Überblick geben u. a. GREGORIUS (1996, 1995) sowie HATTEMER et al. (1993). Voraussetzung solcher Studien ist stets die Verfügbarkeit genetischer Merkmale (i.d.R. in Form von Genmarkern). Anpassungspotentiale zu erhaltender Populationen werden durch die Mechanismen ihrer genetischen Systeme in Abhängigkeit vom jeweiligen Ausgangszustand bestimmt; sie kennzeichnen Umweltbedingungen, für welche Anpassungsfähigkeit vorliegt. Eine direkte Ermittlung der Anpassungspotentiale von Populationszuständen ist experimentell kaum jemals möglich. Nach GREGORIUS (1996) können Anpassungspotentiale allerdings mit Hilfe von Eigenschaften des Populationszustandes als **Anpassungskapazitäten** umschrieben werden.

Die genetischen Anpassungskapazitäten sind dementsprechend durch Eigenschaften genetischer Zustandskomponenten (die genetische Struktur) einer Population bestimmt.

Die in Kapitel 3.1 eingeführten Begriffe des regulatorischen und strukturellen Anpassungspotentials bezogen sich auf das Anpassungspotential biologischer Systeme. Auf der strukturellen (evolutionären) Ebene kann mit Bezug auf die jeweils aktuell wirksamen Umweltbedingungen zwischen operierenden und latenten Anpassungskapazitäten von Populationen unterschieden werden. **Operierende genetische Anpassungskapazitäten** bestehen aus solchen genetischen Typen, die zur Angepaßtheit einer Population an ihre gegenwärtigen Umweltbedingungen beitragen; diese genetischen Typen sind gewöhnlich vorherrschend (hohe Repräsentanz). Seltene genetische Varianten können dagegen als adaptive Reserve aufgefaßt werden, welche **latente genetische Anpassungskapazitäten** für sich ändernde adaptive Anforderungen der Zukunft bilden. Die Fähigkeit zur Erhaltung latenter Anpassungskapazitäten (welche adaptiv unterlegen gegenüber den gegenwärtig vorherrschenden Bedingungen sind) ist somit ein entscheidendes Merkmal für die Fähigkeit von Populationen, ihre Anpassungsfähigkeit zu erhalten, und ist deshalb eines der wichtigsten Merkmale des genetischen Systems.

Zur Bildung von Hypothesen und Ableitung von Aussagen über heutige Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen vor dem Hintergrund wald- und forsthistorischer Entwicklungen sollten ausgewählte Datensätze der Verteilung genetischer Merkmale (publizierte Isoenzym-Allelhäufigkeiten) untersucht werden. Hierzu wurden folgende direkt interpretierbare Eigenschaften von Strukturen genetischer Merkmale ausgewählt (vgl. Glossar):

1. **Diversität** (effektive Anzahl bzw. Anzahl vorherrschender genetischer Typen)
2. **Äquität** (Gleichhäufigkeit genetischer Typen),
3. **Differenzierung** (Unterschied in der genetischen Zusammensetzung verschiedener Kollektive).

Um die räumliche Darstellung der ausgewählten genetischen Variationsparameter zu ermöglichen, wurden die aus veröffentlichten Datensätzen (Isoenzym-Allelhäufigkeiten) gewonnen bzw. berechneten (Auswerteprogramm GSED, GILLET 1994) genetischen Parameter mit dem Geographischen Informationssystem (GIS) ArcView verknüpft (vg. Kap. 4.2).

Zur weiteren Nutzung der Indikatoreigenschaften von Strukturen genetischer Merkmale wurde darüber hinaus auf der Grundlage der ausgewählten Datensätze die Anwendung **phylogenetischer bzw. phylogeographischer Methoden** (WILEY 1981; SUDHAUS & REHFELD 1992; SWOFFORD et al. 1996) angestrebt. Die Methoden eröffnen die Möglichkeit der Überprüfung, inwiefern historische Bestimmungsgründe für genetische Variation und Differenzierung noch heute feststellbar sind. Konzeptionell zielen diese Methoden auf das Aufdecken abstammungsgeschichtlicher Vorfahren-Nachfahren-Beziehungen. Da sie sich nur auf bruchstückhaft (unvollständig) vorliegende Informationen stützen können, erfolgen Rekonstruktionen auf der Basis ausgewählter Merkmale rezenter Populationen bzw. Taxa auf dem Wege der Inter- bzw. Extrapolation anhand evolutionärer Modelle. Aus systemanalytischer Sicht entsprechen solche Rekonstruktionen Schätzungen nicht beobachtbarer Eigenschaften. Als Rekonstruktionsvorlagen dienen die evolutionären Modelle, die die Basis der Datentransformation zur Verknüpfung rezenter und zu rekonstruierender Einheiten darstellen.

Im Unterschied zu aktuellen Ausbreitungsmodellen, welche die Integration deterministischer ausbreitungsbiologischer und populationsgenetischer Modelle anstreben (z. B. IBRAHIM et al. 1996; LE CORRE et al. 1997), verfolgen phylogenetische Verfahren einen retrospektiven Ansatz, indem Kenntnis über die Vergangenheit durch indirekte Schätzung erlangt werden soll. Die Ergebnisse der Anwendung dieser Verfahren stellen Hypothesen über die Vergangenheit dar, deren Bildung Hauptgegenstand dieses Teilprojektes ist. Auf Populationsebene sollten hiermit insbesondere Fragen der adaptiven Vorgeschichte, z. B. Wanderungswege, und damit arttypische Anpassungspotentiale behandelt werden (vgl. Kap. 4.3).

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Bewertung wald- und forsthistorischer Einwirkungen

Auf der Grundlage des in Kapitel 3.2 hergeleiteten Untersuchungsansatzes werden nachfolgend Einwirkungen waldgeschichtlicher Entwicklungen und forstgeschichtlicher Nutzungen (vgl. Anhang 1 sowie aus waldbaulicher Sicht BURSCHEL & HUSS 1987 sowie RÖHRIG & GUSSONE 1990) auf adaptive genetische Operationen dargestellt. Die Bewertung im Untersuchungszusammenhang besteht insbesondere in der Prüfung, inwieweit wald- und forsthistorische Entwicklungen zu Modifikationen der Operationsbedingungen der einzelnen genetischen Operationen (Paarung, Drift, Selektion, Mutation und Genfluß) führten und sich auf die Verfügbarkeit genetischer Variation in Waldbaumpopulationen auswirken konnten.

Die Tabellen versuchen folgende Grundstruktur umzusetzen: Entwicklungen bzw. Eingriffe wirken auf genetische Operationen durch Modifikation der Operationsbedingungen eines Mechanismus des genetischen Systems auf eine bestimmte Weise (direkte ökologische Auswirkungen, implizite genetische Auswirkungen).

Zusätzliche, erläuternde Anmerkungen geben Informationen über Verbreitung in Zeit und Raum, sozioökonomische Aspekte, Eingriffsintensität, zeitliche Dynamik und Nachhaltigkeit (forstgeschichtliche Eingriffe) sowie Auswirkungen auf Artenvielfalt und Ausmaß anthropogener Einflüsse (waldgeschichtliche Entwicklungen).

Im einzelnen werden folgende Entwicklungen bzw. Nutzungen bewertet:

1. Eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien
2. Nacheiszeitliche Ausbreitung (Rückwanderung)
3. Betriebsart Niederwald
4. Betriebsart Mittelwald
5. Betriebsart Hochwald: Plenterwald
6. Schweinemast
7. Waldstreunutzung
8. Waldweide (ohne Schweinemast)
9. Wildverbiß (als Folge jagdlicher Steuerung der Dichte des Reh- und Rotwildes)
10. Schlagweiser Hochwald: Femelschlag
11. Schlagweiser Hochwald: Schirmschlag
12. Schlagweiser Hochwald: Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung

Auf der Grundlage der Feststellung historischer Beeinträchtigungen der genetischen Operationsbedingungen können Schlußfolgerungen für die aktuelle Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit, die Nachhaltigkeit von (historischen) Waldnutzungen sowie entsprechende Handlungsempfehlungen abgeleitet werden.

Waldgeschichtliche Entwicklungen: Eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien

Ursache (Entwicklungen infolge glazialer Umweltbedingungen)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Extreme, gerichtete abiotische Anpassungsanforderungen (z.B. Temperatur, Länge der Vegetationsperiode, Wasser- und Nährstoffversorgung)	–	X		X	(?)		Meta-Marginalsituation (Anzahl und Dichte von Populationen); Abnahme der Reproduktionskapazität (Intensität und Häufigkeit). Relative Zunahme vegetativer Reproduktion?	gerichteter Selektion (Uniformität, Monomorphismen); Einschränkung der Kontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen (Kontinuität der Anpassung)
Extinktion von Populationen, Abnahme der Anzahl verbleibender Populationen	–		X				Anzahl und Dichte von Populationen, Artensterben, Vergesellschaftungsdynamik	Verlust spezifischer Anpassungen (z.B. Allele)
Abnahme der Größe und Dichte von Populationen	–	X	X				Auflösung von Beständen, Einzelbaum- und Gruppenstruktur	Abnahme des Paarungskontaktes mit vermehrter Selbstung und Inzucht (z.B. Homozygotenanteil, Fixierung, Inzuchtdepression);
Geographische Isolation verbleibender Populationen (nach Anzahl und Lage besetzter Refugien)	–	X				X	reproduktiver Isolation Fragmentierung	Zunahme genetischer Differenzierung der Populationen zwischen den Refugien, Ausgang von Rassenbildung und Speziation
Starke Schwankungen der Populationsgröße (z.B. infolge stadial-interstadialer Klimaschwankungen)	–		X				Vergesellschaftungsdynamik	Flaschenhals-Effekte
Wiederbegründung von Populationen durch wenige Individuen (Migration bei günstigeren interstadialen Klimabedingungen)	–		X				Ausbreitungsvorgängen	Gründer-Effekte

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

(Fortsetzung nächste Seite)

Tab. 2: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der eiszeitlichen Verdrängung und Überdauerung in Refugien

Fortsetzung Tab. 2 „Eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien“ von vorheriger Seite

Ursache (Entwicklungen infolge glazialer Umweltbedingungen)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Beeinträchtigung biotischer Vektoren	–					X	Fragmentierung	Zunahme genetischer Differenzierung der Populationen
Begrenzung der interspezifisch verfügbaren Refugialfläche	–	X	X				Abhängigkeit zwischen Inter- und intraspezifischer Vielfalt (Artenvielfalt und Populationsgrößen)	Reduktion der reproduktionseffektiven Populationsgröße; Zunahme von Selbstung und Verwandtschaftspaarung
Qualitative und quantitative Änderungen der Artenzusammensetzung in den Refugien	–/(+)			X			Dynamik der Vergesellschaftung, Koevolution; interspezifischen Wechselbeziehungen (pro- bzw. antibiotisch)	Stützung/Reduktion der Anpassungsfähigkeit und des Anpassungspotentials

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Im Quartär wiederholte, klimatisch induzierte Kontraktions- und Expansionsphasen europäischer Vegetation (Arealverschiebungen). Zurückdrängung europäischer Waldbaumarten in einzelne isolierte Refugialräume in Südwest-, Süd- und Südosteuropa. Behinderung der „Auswanderung“ durch die Hochgebirge (v.a. Alpen) und das Mittelmeer.
Zeitliche Dynamik:	Mindestens 12 pleistozäne Kontraktionsphasen. Zunehmender Temperaturabfall und Vergletscherung über das Mittel- zum Jungpleistozän. Klimavariation in den Kaltzeiten (Stadiale, Interstadiale). Dauer der Kaltzeiten im Mittel- und Jungpleistozän: ca. 100.000 Jahre; Dauer der Warmzeiten im Mittel- und Jungpleistozän: ca. 15.000 Jahre (Anzahl Baumgenerationen in den Kalt- bzw. Warmzeiten des Mittel- und Jungpleistozäns: 200 - 2.000 bzw. 30 - 300 bei Generationszeiten von 50 - 500 Jahren).
Artenvielfalt:	Die wiederholten Kontraktions- und Überdauerungsphasen gehen mit einer Verarmung der europäischen Flora und Fauna einher (insbesondere im Fall der temperaten Laubgehölzflora). Andererseits begünstigten die (Über-)Lebensbedingungen der Populationen (z. B. Dauer der Isolation bei geringer Populationsgröße) über zunehmende genetische Differenzierung Speziationsvorgänge.
Anpassungspotential vor der Expansion (Wiederbesiedlung):	Die zum Ende der Überdauerungsphasen bzw. zum Beginn der Expansionsphasen erhaltene genetische Diversität, Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit dürfte überwiegend von folgenden Faktoren bestimmt worden sein: Ausgangsdiversität bei Verdrängung (am Ende der Warmzeit verfügbare genetische Variation), Ausmaß der Betroffenheit von den oben aufgezeigten Einwirkungen (abhängig von den artspezifischen Mechanismen des genetischen Systems sowie den hierdurch genetisch bedingten aut- und synökologischen Ansprüchen und Fähigkeiten) sowie Anzahl und ökologische Heterogenität der besetzten eiszeitlichen Refugien.
Anthropogener Einfluß:	Ein merklicher Einfluß auf die Vegetation durch den paläolithischen Menschen ist nicht nachgewiesen.

Tab. 2 (Fortsetzung): Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der eiszeitlichen Verdrängung und Überdauerung in Refugien.

**Waldgeschichtliche Entwicklungen:
Nacheiszeitliche Ausbreitung (Rückwanderung)**

Ursache (Entwicklungen infolge inter- bzw. postglazialer Umweltbedingungen)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Zunehmende geographische Differenzierung der abiotischen Anpassungsanforderungen (z.B. Klimaerwärmung, Bodenentwicklung, Wasser- und Nährstoffversorgung)	+	X		X			Anstieg der Anzahl und Dichte von Populationen; Zunahme der Reproduktionskapazität (Intensität und Häufigkeit); relative Abnahme vegetativer Reproduktion?	adaptiver Differenzierung; Kontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen (Kontinuität der Anpassung)
Ausbreitung, Migration („Go-Verhalten“)	-		X				Zunahme der Anzahl von Populationen (über Ferntransporte)	Gründereffekten; „Verbrauch“ genetischer Variation
Topologische Behinderungen der Ausbreitung (Gebirgspässe, Täler)	-		X				Reduktion der Populationsgröße	Flaschenhalseffekten
Einstellung bzw. Einschränkung der Ausbreitung („Stop-Verhalten“)	+/-			X		X	Adaptiver Überforderung (z.B. sukzessionale Konkurrenz)	Aufbau bzw. Nachlieferung genetischer Variation (adaptive Differenzierung) erforderlich
Zusammentreffen von Ausbreitungsströmen aus unterschiedlichen Refugien	+					X	„Hybridisierung“	Mischung genetischer Variation (Anpassungskapazität, genetische Last); Bildung von Genzentren
Wandel der Pflanzenvergesellschaftung (je nach Stellung der Art in der mitteleuropäischen Waldfolge) Verdrängung protokratischer durch mesokratische Gehölzarten, später beider Gruppen durch telokratische Gehölzarten	-		X			X	sukzessionaler, biotischer Wechselbeziehungen (Konkurrenz, Abhängigkeiten); Extinktion und Fragmentierung von Populationen	Reduktion bzw. Erweiterung der Anpassungskapazität; Verlust bzw. Verminderung spezifischer Anpassungskapazitäten proto- und mesokratischer Arten

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

(Fortsetzung nächste Seite)

Tab. 3: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der nacheiszeitlichen Ausbreitung bzw. Rückwanderung.

Fortsetzung Tab. 3 „Nacheiszeitliche Ausbreitung (Rückwanderung)“ von vorheriger Seite

Ursache (Entwicklungen infolge inter- bzw. postglazialer Umweltbedingungen)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Zunehmende „Verdichtung“ der Wälder (steigende Populationsdichten)	(-)					X	abnehmenden Pollen- und Saattransportweiten	relativer „Konservierung“ genetischer Strukturen (Verstärkung der autochthonen Entwicklung bei genealogischer Kontinuität)
Zunehmende meso- und neolithische Einflüsse des Menschen: - Rodung und Waldweide (Verlichtung der Wälder) - Verschleppung von Saatgut	- +/-		X	X			Verdrängung bzw. Förderung von Arten Förderung der Ausbreitung von Arten	gerichteter Selektion, Flaschenhalseffekten Verfrachtung bzw. Mischung genetischer Variation (Anpassungskapazität, genetische Last)

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Im Quartär wiederholte, klimatisch induzierte Kontraktions- und Expansionsphasen europäischer Vegetation (Arealverschiebungen). Interglaziale bzw. holozäne Ausbreitung europäischer Waldbaumarten aus den eiszeitlichen Refugialräumen über den europäischen Kontinent.
Zeitliche Dynamik:	Mindestens 12 warmzeitliche Expansionsphasen. Zunehmender Temperaturabfall in den Warmzeiten des Pleistozän. Klimavariation in den Warmzeiten. Dauer der Warmzeiten im Mittel- und Jungpleistozän: ca. 15.000 Jahre; Anzahl Baumgenerationen in den Warmzeiten des Mittel- und Jungpleistozäns: 30 - 300 (bei Generationszeiten von 50 - 500 Jahren).
Artenvielfalt:	Zunehmende qualitative und quantitative Dynamik der Artenzusammensetzung in den Warmzeiten des Pleistozän. In den jungpleistozänen Warmzeiten Ausbildung von proto-, meso- und telokratischen Vegetationsphasen. Z. T. unterschiedliche Dynamik derselben Art in verschiedenen Warmzeiten. In den wiederholten Expansionsphasen wird die zunehmende Verarmung der mitteleuropäischen Flora und Fauna (insbesondere im Fall der temperaten Laubgehölzflora) offensichtlich, da viele Arten vormals besetzte Areale nicht wiederbesiedeln konnten.
Anthropogener Einfluß:	Im Holozän zunehmender Einfluß durch neolithische Bauernkulturen, deren Einwanderung nach Zeitraum und Richtung parallel zur natürlichen Ausbreitung einiger Baumarten erfolgte. Trotz geringer Siedlungskontinuität nachweisbare Eingriffe in die Vegetation und Veränderung des Artenbestandes.

Tab. 3 (Fortsetzung): Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der nacheiszeitlichen Ausbreitung bzw. Rückwanderung.

**Forstgeschichtliche Nutzungen:
Betriebsart Niederwald**

Waldbewirtschaftungsform mit kahlschlagweiser Nutzung in geringen Nutzungsintervallen (ca. 5-40 Jahre, nach Produktionsziel) und vegetativer Baumverjüngung („Ausschlagbetrieb“).

Ursache (Entwicklung/Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
(Vollständige) vegetative Verjüngung	-/+	X					Stockausschlag, Wurzelbrut	Entfall der Rekombination; Fixierung genetischer Variation („Klonsammlung“)
Nutzung vor Erreichen der generativen Reproduktion	-					X	fehlender Samenbildung	Beeinträchtigung abhängiger biotischer Vektoren (Effektivität von Genfluss)
Auswahl nach Ausschlagfähigkeit	- (/+)		X	X			flächenweisem Abtrieb in geringen Zeitintervallen	Richtung und Intensität der Selektion; assoziierte Merkmale. Extinktion nicht ausschlagfähiger Arten
Homogene Entwicklungsbedingungen	-/+			X			eingeschränkter Variation der ökologischen Faktoren	Richtung und Intensität der Selektion; assoziierte Merkmale

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Vermutlich bereits römische Einflüsse, Hinweise ab dem 10. Jh., Nachweise ab dem 13. Jh.; im Mittelalter und früher Neuzeit weitverbreitete Waldnutzungsform in Mitteleuropa (zur Verbreitung im Jahr 1927 vgl. Karte nach Müller-Wille (1938)). Verbreitung ausgehend von den Frühsiedlungsgebieten mit regionalen Schwerpunkten, z. B. Siegerland, Odenwald, Schwarzwald, Bayrischer Wald.
Sozio-ökonomische Angaben:	Erstes forstliches Nachhaltsmodell (Flächenteilung) zur Versorgung mit Brenn- und Kohlholz, Gerbrinde u.a.; parallele Nutzung für intermediären Waldfeldbau, Waldweide, Waldstreunutzung u.a.
Baumarten:	Eiche, Hainbuche, Buche, Linde, Birke, Roterle, Weide, Aspe u. a.; reich an Strauch- (z. B. Hasel, Weißdorn, Schlehe) und Krautarten
Ökologie:	Kahlschlagähnlich, jedoch durch Wiederaustrieb schnelle Wiederbewaldung; häufigere Abtriebssituation. Erheblicher Nährstoffaustrag. Ökosystemar: permanente Aufbau-/Stabilisierungsphase. Veränderung der natürlichen Vegetation. Refugien seltener Tier- und Pflanzenarten.
Zeitliche Dynamik:	Hohe Bedeutung bis in das 19. Jh.; nachfolgend abnehmende Bedeutung durch Kohlegewinnung und Eisenbahn-Transport. Anteil an der Gesamtwaldfläche im 18. Jh. ca. 30-35%, 1900 13%, 1961 3%. Ab der 2. Hälfte des 18. Jh. Objekt von Überführung in Buchen-Hochwälder, überwiegend jedoch Umwandlung durch Nadelbaum-Aufforstungen (v.a. Fichte).
Nachhaltigkeit:	Bewirtschaftungsweise mit weitgehender Einschränkung der waldökosystemaren Selbstregulationsmechanismen.

Tab. 4: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der Niederwald-Nutzung einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

**Forstgeschichtliche Nutzungen:
Betriebsart Mittelwald**

Waldbewirtschaftungsform mit gleichalter Unterschicht („Hauschicht“) und ungleichaltriger Oberschicht („Oberholz“) in unregelmäßiger räumlicher Verteilung. Zur Unterschicht vgl. Niederwald. Verjüngung der Unterschicht vegetativ, der Oberschicht vegetativ und generativ (Naturverjüngung, Pflanzung). Anteile der Schichten abhängig vom Wirtschaftsziel. Nutzung in der Unterschicht kahlschlagähnlich, Regulation der Schirmstellung durch einzelbaumweise Nutzungen in der Oberschicht.

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Ungleichaltrigkeit der Oberschicht	+			X			überlappender Generation, vertikaler Bestandesstruktur	Kontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen (Kontinuität der Anpassung)
Anteile kontinuierlicher generativer Naturverjüngung (daneben Saat und Pflanzung, vgl. „Künstliche Verjüngung“)	+(-)	X					überlappender Generation, vertikaler Bestandesstruktur	Ausmaß und Kontinuität der reproduktionseffektiven Populationsgröße; Beteiligung unterlegener Typen
Mangel an Dichte in der Oberschicht	-	X					weiter Schirmstellung	Selbstungsanteil
Anteile vegetativer Verjüngung	+/-	X					Stockausschlag, Wurzelbrut	Entfall der Rekombination; Fixierung genetischer Variation
heterogene Entwicklungsbedingungen	+			X			Variation der ökologischen Faktoren	Intensität der Selektion; assoziierte Merkmale
Selektion auf Fruchtertrag (Oberschicht) und Ausschlagfähigkeit (Unterschicht)	-/+			X			künstlicher Auslese	Richtung und Intensität der Selektion; assoziierte Merkmale

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Nachweise ab 13. Jh.; im Mittelalter und früher Neuzeit weitverbreitete Waldnutzungsform in Mitteleuropa.
Sozio-ökonomische Angaben:	Frühes forstliches Nachhaltigkeitsmodell zur Befriedigung aller gängigen Nutzungsbedürfnisse. Neben Niederwald-Produkten Versorgung mit stärkerem Nutzholz; parallele Nutzungen für Schweinemast und Waldweide, Waldfeldbau u. a.
Baumarten:	Oberschicht: Ei, Bu, Es, Ah, Ul, Kir, Bi u. a. ; Unterschicht: HBU, Bu, (Ei), Es, Ah u. a. (ausschlagfähig, schattenertragend)
Ökologie:	Starke Variation der ökologischen Verhältnisse je nach Dichte und Verteilung der Oberschicht. Normal ca. 25-50 Bäume je ha (100-200 Vfm), niederwaldähnlich bei < 100 Vfm, hochwaldähnlich bei > 300 Vfm. Sehr artenreich.
Zeitliche Dynamik:	Vorherrschende Waldnutzungsform zwischen ca. 1650 und 1800. Rückgang seit 1800 mit der Durchsetzung der geregelten Forstwirtschaft (Überführung in Buchen-Hochwälder und Umwandlung durch Nadelbaum-Aufforstungen). Anteil an der Gesamtwaldfläche im 18. Jh. ca. 35%, 1961: ca. 1%.
Nachhaltigkeit:	Bewirtschaftungsweise mit teilweiser Beeinträchtigung der waldökosystemaren Selbstregulationsmechanismen.

Tab. 5: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der Mittelwald-Nutzung einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

Forstgeschichtliche Nutzungen: Plenterwald (Betriebsart Hochwald)

Waldnutzungsform der Betriebsart „Hochwald“ mit zeit-räumlicher Integration von Verjüngung und Nutzung, so daß sich alle Alters- bzw. Stärkeklassen auf jeder Flächeneinheit in unmittelbarem Neben- und Übereinander befinden. Nutzungen erfolgen einzelstammweise in kurzen Intervallen auf der ganzen Fläche.

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Ungleichaltrigkeit, hohe vertikale Bestandesstruktur	+	(X)					überlappenden Generationen auf ganzer Fläche	Ausmaß und Kontinuität der reproduktionseffektiven Populationsgröße; Beteiligung unterlegener Typen
Kontinuität der Verjüngung	+			X			überlappenden Generationen auf ganzer Fläche	Kontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen (Kontinuität der Anpassung); Kontinuität des Samenangebots
Auswahl verbleibender Bäume	+/-			X			diversifizierter, einzelstammweiser Nutzung, biologischer Automation	Richtung, Intensität der Selektion (incl. assoziierte Merkmale)
Heterogene Entwicklungsbedingungen	+			X			Variation adaptiver Faktoren	geringerer Intensität der Selektion

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Ursprüngliche Bewirtschaftungsform, gebunden an die Beteiligung schattenertragender Baumarten (v.a. Buche, Fichte, Tanne)
Sozio-ökonomische Angaben:	I.d.R. Bauernwälder mit stark diversifizierten Nutzungsansprüchen (Verwendungen des Holzes)
Ökologie:	Infolge von Ungleichaltrigkeit und einzelstammweiser Nutzung kleinflächiges Mosaik ökologischer Bedingungen; angestrebtes Plentergleichgewicht ähnlich der Fließgleichgewichtsphase in Naturwäldern.
Zeitliche Dynamik:	Weitverbreitet bis zum Spätmittelalter; danach durch Nutzungsänderungen bzw. Übernutzungen kontinuierlicher Rückgang (zunächst zugunsten der Betriebsarten Nieder- und Mittelwald, seit der 2. Hälfte des 18. Jh. zugunsten des schlagweisen Hochwaldes). Anteil an der Gesamtwaldfläche im 18. Jh. ca. 20-30%, 1913 ca. 10%, heute ca. 1%.
Nachhaltigkeit:	Bewirtschaftungsweise mit der relativ geringsten Beeinträchtigung der waldökosystemaren Selbstregulationsmechanismen.

Tab. 6: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der Plenterwald-Nutzung einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

**Forstgeschichtliche Nutzungen:
Schweinemast**

Eintrieb von Hausschweinen in Wälder zum Zweck der Fütterung durch Aufnahme von Samen großsamiger Baumarten.

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Weitständige Bestandesbehandlung	-	X					Dichteabsenkung	Erhöhung von Selbstung und Verwandtschaftspaarung; Verminderung der reproduktions-effektiven Populationsgröße
Betriebsziel: Hoher Fruchtertrag	+ / -			X			künstlicher Auswahl	gerichteter Fertilitätsselektion (incl. assoziierter Merkmale)
Samen großfruchtiger Baumarten (Ei, Bu, Wildobst, Nußbaum, Kastanie) als Futtermittel; mechanische Schäden am Jungwuchs, Trittbelastung (Bodenverdichtung), Vergrasung	-		X			X	Samenentzug vor der Ausbreitung; Beeinträchtigung biotischer Vektoren	Diskontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen; genetischer Differenzierung
Sammlung (häufig an Solitären im Hof- und Feldbereich) von Saatgut für Nachzuchtzwecke unter Vorzug von Stiel- ggü. Traubeneiche	-		X			X	Verfrachtung	Flaschenhals-Effekten genetischer Differenzierung
Nachzucht in Saat-/Pflanzkämpen	+ / -			X			künstlicher Auswahl	gerichteter Viabilitätsselektion (incl. assoziierter Merkmale)
Heisterpflanzung	-		X				geringer Individuenanzahl	Einengung der Selektionsbasis
Veränderung des Waldinnenklimas (z.B. Licht, Temperatur); Austrag von Viehmist (Nährstoffexport)	-			X			Homogenisierung der Entwicklungsbedingungen	Intensivierung und Gerichtetheit der Selektion

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Seit Beginn der Nutztierhaltung (Neolithikum) bis 19. Jh.; fast alle Laub(misch)wälder (außer reinen Nadelwäldern) bis zur montanen Höhenstufe.
Sozio-Ökonomische Angaben:	Abhängigkeit vom Wald zur Ernährungssicherung einer wachsender Bevölkerung. Objekt gesellschaftlicher (bäuerlicher und landesherrlicher) Nutzungskonflikte. Regelungsvorschriften seit dem frühen Mittelalter, jedoch zunehmend wirkungslos.
Eingriffsintensität:	Historische Einzelbelege (Kopffzahlen von jährlich eingetriebenen Herden), z.B. 1434 Lußhardtwald (ca. 6.000 ha) bei Bruchsal 20.000 Schweine.
Zeitliche Dynamik:	Im Rahmen der Ernährungssicherung einer steigenden Bevölkerungszahl zunehmende Bedeutung. Zunehmende Devastierung der Wälder durch übermäßigen Schweineeintrieb und Übernutzung der Altbäume (insbes. für Haus- und Schiffsbauzwecke bei Eiche) ab dem 17. Jh..
Nachhaltigkeit:	Fremdregulation der Regeneration von Eichen- und Buchenwäldern incl. großsamiger Begleitbaumarten und abhängiger ökologischer Ketten. Betroffene, devastierte Waldflächen Objekte späterer Waldumwandlung, insbesondere Aufforstung mit Nadelbaumarten (Fi, Ki) ab der 2. Hälfte des 18. Jh. (Verlust naturnaher Eichen- und Buchenwälder).

Tab. 7: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der Nutzung „Schweinemast“ einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

**Forstgeschichtliche Nutzungen:
Waldweide (ohne Schweinemast)**

Eintrieb von Hausvieh (Rind, Pferd, Schaf, Ziege) in Wälder zum Zweck der Fütterung durch Aufnahme von Pflanzen und Pflanzenteilen.

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Weitständige Bestandesbehandlung (zwecks Förderung der Bodenflora)	–	X					Dichteabsenkung	Erhöhung von Selbstung und Verwandtschaftspaarung Verminderung der reproduktions-effektiven Populationsgröße
Verbiß vegetativer Pflanzenteile, Aufnahme von Baumsamen; mechanische Schäden am Jungwuchs (z.B. Schälen), Trittbelastung (Bodenverdichtung), Vergrasung	–	(X)	X			X	Beeinträchtigung der Verjüngung (Altersklassenverteilung)	Minderung der Weitergabe von Selektionsergebnissen; Minderung der Effektivität von Genfluss
Interspezifische Selektivität des Verbisses	– (+)		X	X			interspezifischer Entmischung (Arten-Vielfalt, Arten-Vergesellschaftung incl. abhängige ökologische Ketten, biotische Wechselbeziehungen);	Reduktion der Populationsgröße; Minderung des Anpassungspotentials durch Beeinträchtigung probiotischer Beziehungen
Intraspezifische Selektivität des Verbisses	–/+			?			Auswahl nach Weidefestigkeit	gerichteter Selektion
Veränderung des Waldinnenklimas (Verlichtung), Austrag von Viehmist (Nährstoffexport)	–			X			Homogenisierung der Entwicklungsbedingungen	Intensivierung und Gerichtetheit der Selektion

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Seit Beginn der Nutztierhaltung (Neolithikum) bis 19. Jh. in allen Waldökosystemen.
Sozio-ökonomische Angaben:	Abhängigkeit vom Wald zur Ernährungssicherung einer wachsender Bevölkerung. Objekt gesellschaftlicher (bäuerlicher und landesherrlicher) Nutzungskonflikte (Mangel an Weide- und Fütterungsmöglichkeiten). Regelungsvorschriften seit dem frühen Mittelalter, jedoch zunehmend wirkungslos.
Eingriffsintensität:	Historische Einzelbelege (Kopffzahlen von jährlich eingetriebenen Herden), z.B. 1739 Reinhardtswald (ca.21.000 ha) 3.000 Pferde, 5.900 Rinder, 19.400 Schafe, 700 Ziegen (ohne Hausschweine).
Zeitliche Dynamik:	Im Rahmen der Ernährungssicherung einer steigenden Bevölkerungszahl zunehmende Bedeutung. Zunehmende Devastierung der Wälder durch Beeinträchtigung der Verjüngung und Übernutzung der Altbäume ab dem 17. Jh. Devastierte Waldflächen Objekte späterer Waldumwandlung, insbesondere Aufforstung mit Nadelbaumarten (Fichte, Kiefer) ab der 2. Hälfte des 18. Jh. (Verlust naturnaher Eichen- und Buchenwälder).
Nachhaltigkeit:	Fremdregulation (Tendenz zur Entkopplung) der Regeneration von Waldbaumpopulationen und abhängiger ökologischer Ketten.

Tab. 8: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der Nutzung „Waldweide“ einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

Forstgeschichtliche Nutzungen: Waldstreunutzung

Mechanische Gewinnung und Export organischer Substanz der Waldbodenaufgabe zum Zwecke der Stallhaltung und agrarischen Düngung.

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Reduktion der Bodenqualität (Nährstoffexport), Veränderung von Bodenstruktur und -wasserhaushalt (Freilage des Mineralbodens)	–			X			Homogenisierung und Verschlechterung der Entwicklungsbedingungen	Intensivierung und Gerichtetheit der Selektion
Beschädigung oberflächlicher Wurzeln (mechanische Gewinnung)	–			X			Streß	Prädisposition (Viabilität)
Beseitigung von Samen(-bank) und Naturverjüngung	–	(X)	X				Beeinträchtigung/Verhinderung der Regeneration (Altersklassenverteilung)	Minderung der Weitergabe von Selektionsergebnissen, Reduktion der Populationsgröße
Beeinträchtigung der Bodenfauna (z. B. Detritus) sowie waldbodennaher Flora (z.B. Krautige, Sträucher) und Fauna	–			X			Beeinträchtigung von Artenvielfalt und biotischen Wechselbeziehungen	Reduktion von Anpassungspotential durch Beeinträchtigung probiotischer Wechselbeziehungen
Beeinträchtigung biotischer Vektoren	–					X	Beeinträchtigung von Ausbreitung	Isolation, genetischer Differenzierung

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	16./17. Jh. (Ausbreitung der Winterstallhaltung) bis 20. Jh. in nahezu allen Wäldern, intensiv im siedlungsnahen Bereich.
Sozio-ökonomische Angaben:	Existenzielle landwirtschaftliche Nutzung als Stall-Einstreu und Dünger-Ersatz. Objekt gesellschaftlicher (bäuerlicher und landesherrlicher bzw. staatlicher) Nutzungskonflikte. Aufgabe der Nutzung infolge agrartechnischer Fortschritte und Ablösung der Nutzungsrechte im Wald („Purification“).
Eingriffsintensität:	Historische Einzelbelege (flächenbezogene Nutzungsmengen).
Zeitliche Dynamik:	Im Rahmen der Ernährungssicherung einer steigenden Bevölkerungszahl zunehmende Bedeutung. Max. Einwirkung im 19. Jh..
Nachhaltigkeit:	Lang anhaltende Degradation von Waldstandorten (Entkopplung der Nährstoffkreisläufe). Gravierende Auswirkung auf die Regenerationsfähigkeit von Wäldern, ihre Prädisposition ggü. Kalamitäten sowie die Aus- und Verbreitung von Waldpflanzenarten. Betroffene Waldflächen wurden Objekte erstmaliger (Waldumwandlung) oder wiederholter Aufforstung mit Nadelbaumarten (Fichte, Kiefer) ab der 2. Hälfte des 18. Jh..

Tab. 9: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel der Waldstreunutzung einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

Forstgeschichtliche Nutzungen: Wildverbiß (Reh- und Rotwild)

Aufnahme von durch das Reh- und Rotwild erreichbarer vegetativer Pflanzenteile (Knospen, Triebe).

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Be- bzw. Verhinderung natürlicher Verjüngung	–	(X)	X			X	Störung der Altersklassenverteilung	Diskontinuität der Verjüngung; Minderung der Weitergabe von Selektionsergebnissen; Minderung der Effektivität von Genfluss
Interspezifische Selektivität des Verbisses	–		X				interspezifischer Entmischung (Arten-Vielfalt, Arten-Vergesellschaftung incl. abhängige ökologische Ketten, biotische Wechselbeziehungen);	Reduktion der Populationsgröße; Minderung des Anpassungspotentials durch Beeinträchtigung probiotischer Beziehungen
Intraspezifische Selektivität des Verbisses	–/+			?			Auswahl nach Verbißertragnis	Gerichtetheit und Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Zunehmende Einwirkung auf den verbliebenen Wald (Rodungswellen) seit der Feudalisierung der Jagd im Mittelalter bis in die Gegenwart; betroffen v.a. Laubbaumarten und Tanne.
Sozio-ökonomische Angaben:	Objekt gesellschaftlicher (bäuerlicher und landesherrlicher) Nutzungskonflikte bis in die Neuzeit. Jagdrecht und –ausübung stark geprägt durch die hohe gesellschaftliche Bedeutung der Jagd. Hohe Wilddichten förderten indirekt den künstlichen Anbau von Fi- und Ki-Wäldern (Faktor der Devastierung von Laubwäldern).
Zeitliche Dynamik:	Intensivierung durch anthropogene Änderung der Lebensräume (Wald-/Feldverteilung, Randlinien), Ausrottung natürlicher Prädatoren und jagdliche Überhege bis in die Gegenwart. Phasen kurzfristiger Entspannung (z.B. 30-jähriger Krieg, 2.Hälfte des 19. Jh.).
Nachhaltigkeit:	Störung der waldökosystemaren Selbstregulationsmechanismen (Zusammensetzung und Regeneration der Vegetation).

Tab. 10: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel des Wildverbisses einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

Forstgeschichtliche Nutzungen: Femelschlag (Schlagweiser Hochwald)

Waldnutzungsform der Betriebsart „Hochwald“ und Betriebsform „Schlagweiser Hochwald“, die durch eine natürliche, ganzflächige Verjüngung mittels unregelmäßiger Auflichtungen ((trupp- bis horstweise) des Kronendaches im Rahmen der Endnutzung charakterisiert ist. Im Rahmen des Verjüngungs- bzw. Endnutzungszeitraumes (ca. 25-50 Jahre) werden die unregelmäßigen Auflichtungen sukzessiv vergrößert, so daß schließlich der Bestand vollständig verjüngt und der Altbestand vollständig genutzt ist.

Ursache (Entwicklung/Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Aussetzende Verjüngung (Dauer des Verjüngungszeitraums)	-/(+)			X			eingeschränkt getrennter Generationen (Altersklassenwald)	Diskontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen (Kontinuität der Anpassung); zeitlicher Begrenzung des Samenangebots
Eingeschränkte Ungleichaltrigkeit, begrenzte vertikale Bestandsstruktur	-/(+)	X	X				Auswahl der bis zur Verjüngung verbleibenden Bäume	Einschränkung von Ausmaß und Kontinuität der reproduktionseffektiven Populationsgröße; geringer Beteiligung unterlegener Typen
Entnahme morphologisch unerwünschter Individuen vor der Reproduktion	-/+			X			Läuterungen/Durchforstungen (Vornutzungen)	Richtung und Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)
Abgeschwächte intraspezifische Konkurrenz in jüngeren Bestandesphasen	-/+			X			Auslese auf Höhenwuchs	Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)
Mittlere Heterogenität der Entwicklungsbedingungen der Verjüngung (Keimung und Etablierung)	-/+			X			mittlerer Variation der ökologischen Faktoren	Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Seit dem 19. Jh. bis in die Gegenwart angewandtes Verfahren in Mischbeständen, weitere Verbreitung in Süddeutschland.
Sozio-ökonomische Angaben:	Praktikabilität des Verfahrens bewahrte viele Laubwälder vor der Umwandlung in künstlich begründete Nadelwälder.
Ökologie:	Durch unregelmäßige Schirmstellung gute Steuerbarkeit der Verjüngung von Mischbeständen (Licht-, Halbschatt-, Schattbaumarten) sowie Regulation von Konkurrenzvegetation. Mittlere raum-zeitliche Variation ökologischer Bedingungen (Lückendynamik).
Zeitliche Dynamik:	Zunehmende Verbreitung; zusammen mit der Plenterung in der naturnahen Forstwirtschaft („Dauerwald“) vorgezogenes Verfahren.
Nachhaltigkeit:	Waldnutzungsform mit eingeschränkter Beeinträchtigung der waldökosystemaren Selbstregulationsmechanismen.

Tab. 11: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel des Nutzungs- und Verjüngungsverfahrens Femelschlag im Schlagweisen Hochwald einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

Forstgeschichtliche Nutzungen: Schirmschlag (Schlagweiser Hochwald)

Waldnutzungsform der Betriebsart „Hochwald“ und Betriebsform „Schlagweiser Hochwald“, die durch eine natürliche, ganzflächige Verjüngung mittels zunehmender, immer gleichmäßiger Auflichtungen des Kronendaches im Rahmen der Endnutzung charakterisiert ist. Im Rahmen des Verjüngungs- bzw. Endnutzungszeitraumes (ca. 1-30 Jahre) wird die ganzflächige Auflichtung bis zur Räumung fortgesetzt, so daß schließlich der Bestand vollständig verjüngt und der Altbestand vollständig genutzt ist.

Ursache (Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Aussetzende Verjüngung (geringe Dauer des Verjüngungszeitraums, im Extremfall ein Mastjahr)	–			X			getrennten Generationen (Altersklassenwald)	Diskontinuität der Weitergabe von Selektionsergebnissen (Kontinuität der Anpassung); zeitlicher Begrenzung des Samenangebots
Weitgehende Gleichaltrigkeit, begrenzte vertikale Bestandesstruktur	–	X	X				Auswahl der bis zur Verjüngung verbleibenden Bäume	Einschränkung von Ausmaß und Kontinuität der reproduktionseffektiven Populationsgröße; fehl. Beteiligung unterlegener Typen
Entnahme morphologisch unerwünschter Individuen vor der Reproduktion	–/+			X			Läuterungen/Durchforstungen (Vornutzungen)	Richtung, Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)
Hohe intraspezifische Konkurrenz in jüngeren Bestandesphasen	–			X			Auslese auf Höhenwuchs	Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)
Geringe Heterogenität der Entwicklungsbedingungen der Verjüngung (Keimung und Etablierung)	–			X			geringer Variation der adaptiven Faktoren	Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)

* Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Operationen: P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Entstehung im 18. Jh. (Hartig); seit ca. 1800 bis zur Gegenwart Standardverfahren für Buchen(misch)wälder. Anwendung auch in Eichen- und Kiefernwäldern.
Sozio-ökonomische Angaben:	Praktikabilität des Verfahrens bewahrte viele Laubwälder vor der Umwandlung in künstlich begründete Nadelwälder.
Ökologie:	Durch Schirmschutz gute Verjüngbarkeit von (spätfrostgefährdeten) Schatt-/Halbschatt-Baumarten sowie Regulation von Konkurrenzvegetation. Geringe räumliche Variation ökologischer Bedingungen. Tendenz zur Entmischung durch Mangel an Verjüngung lichtbedürftiger Arten.
Zeitliche Dynamik:	Zunehmende Verbreitung, auch im Rahmen der Überführung von Nieder- und Mittelwäldern in Hochwälder.
Nachhaltigkeit:	Waldnutzungsform mit (weitgehender) Beeinträchtigung der waldökosystemaren Selbstregulationsmechanismen.

Tab. 12: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel des Nutzungs- und Verjüngungsverfahrens Schirmschlag im Schlagweisen Hochwald einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

**Forstgeschichtliche Nutzungen:
Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung (Schlagweiser Hochwald)**

Waldnutzungsform der Betriebsart „Hochwald“ und Betriebsform „Schlagweiser Hochwald“, die durch eine Endnutzung des Altbestandes mittels einer einzigen, ganzflächigen (i.d.R. > 1 ha) Hiebsmaßnahme sowie anschließender künstlicher Bestandesbegründung durch Saat oder Pflanzung gekennzeichnet ist.

Ursache (Entwicklung/Eingriff)	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen**					Modifikation der Operationsbedingungen*	
		P	D	S	M	G	Direkte ökologische Auswirkungen in Form von	Implizite genetische Auswirkungen in Form von
Nutzung des Altbestandes ohne natürliche Verjüngung oder Verwendung von autochthonem Saat-/Pflanzgut bei der künstlichen Verjüngung	–		X				Abbruch der Waldentwicklung	Abbruch genealogischer Kontinuität; Verlust der Autochthonie
Künstliche Verjüngung:								
Ernte des Saatgutes	–		X				Beschränkung beernteter Individuen (Dichte, Anzahl und Blühintensität)	Einengung der genetische Variation und Anpassungskapazität des Saatgutes
Aufbereitung, Lagerung und Stratifizierung des Saatgutes; Aussaat und Pflanzenanzucht	+/-			X			künstlichen Auslesebedingungen	Richtung und Intensität der Selektion (incl. assoz. Merkmale)
Aussaat bzw. Pflanzung im Wald	–		X				ausgebrachter Saatgutmenge, Pflanzenanzahl	Einengung der Selektionsbasis
Verfrachtung des Saat- und Pflanzgutes	+/-					X	örtlicher Abkopplung der Prozesse Reproduktion und Wachstum	lokale Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit (Balance von Isolation und Genfluß zwischen Populationen)
Homogenisierung der Entwicklungsbedingungen	–			X			geringer Variation der adaptiven Faktoren (Freilandbedingungen, Bestandesstrukturen)	Richtung und Intensität der Selektion (incl. assoziierter Merkmale)

*zu Operationsbedingungen der jeweiligen Mechanismen des genetischen Systems vgl. Tabelle 1. ** Genetische Prozesse P = Paarung, D = genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss

Verbreitung in Zeit und Raum:	Ab dem 14. Jh. bis in die Gegenwart in allen Waldökosystemen.
Sozio-ökonomische Angaben:	Im Mittelalter im Rahmen städtischer und großgewerblicher Nutzung (z. B. Bergbau, Salinen), in der Neuzeit Maßnahme merkantilistischer Waldpolitik (Exploitation, Export). Förderung durch die Bodenreinertragslehre in der geregelten Forstwirtschaft.
Ökologie:	Freilandbedingungen der ökologischen Faktoren (Ein-/Ausstrahlung, Niederschlag, Wind, Temperatur etc.). Entkopplung des Nährstoff- und Energiekreislaufs. Homogenität der ökologischen Bedingungen in allen Alters- bzw. Entwicklungsphasen.
Zeitliche Dynamik:	Stark zunehmend in der Neuzeit, insbesondere im großen Bestockungswandel seit der 2. Hälfte des 18. Jh. (Umwandlung in Nadelwälder); rezent abnehmend bzw. kleinflächiger.
Nachhaltigkeit:	Massivste Form der Fremdregulation der Regeneration. Verlust von autochthonen Populationen mit lokaler Angepaßtheit und Anpassungskapazitäten (Abbruch genealogischer Kontinuität). Impliziert die Verfrachtung von Saat-/Pflanzgut und deren Folgen (Störung adaptiver Differenzierung).

Tab. 13: Potentielle Einwirkungen auf adaptive genetische Operationen und die Verfügbarkeit genetischer Variation bei Waldbaumpopulationen am Beispiel des Nutzungs- und Verjüngungsverfahrens Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung im Schlagweisen Hochwald einschließlich Beurteilung der Nachhaltigkeit.

4.2 Räumliche Verteilung genetischer Parameter der Anpassung

4.2.1 GIS-gestützte Analyse

Untersuchungen der räumlichen Verteilung genetischer Variationsparameter vor dem Hintergrund wald-/forstgeschichtlicher Entwicklungen können möglicherweise für die Ableitung von Aussagen über Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen wertvolle Hinweise geben. Zu diesem Zweck wurde auf eine von DEGEN et al. (1999) erstellte Isoenzym-Genmarker-Datenbank (Baumart Buche) zurückgegriffen, welche die Ergebnisse verschiedener genetischer Inventuren in Deutschland integriert (Allel-Typen und deren Häufigkeiten)¹². Um Fehlereinflüsse in der Auswertung weitgehend zu minimieren, wurden nur Datensätze einheitlicher ontogenetischer Phase (Altbäume) und ausreichender Stichprobengröße je Bestand ($N \geq 66$)¹³ berücksichtigt. Für die Untersuchung wurden ferner nur solche Enzym-Genloci verwendet, bei welchen nach allgemeiner Auffassung die Möglichkeit laborspezifischer Interpretationsunterschiede elektrophoretischer Ausprägungen als unbedeutend betrachtet wird (LAP-A, IDH-A, PGI-B, MDH-B, GOT-B, 6PGDH-A). Die in diesem Sinne bereinigte Datenbank wurde mit dem Geographischen Informationssystem (GIS) ArcView verknüpft.

Als populationsgenetische Variationsparameter wurden die Diversität (v_2), die Äquität (e) und die Populationsdifferenzierung (D_j) (GREGORIUS 1978, 1987, 1988, 1995; vgl. Glossar) ausgewählt und mit den Auswertungsprogrammen GSED (GILLET 1994) und BIOSYS-II (SWOFFORD 1997) für die Allel-Verteilungen am Genlocus IDH-A und den Genbestand (LAP-A, IDH-A, PGI-B, MDH-B, GOT-B, 6PGDH-A) berechnet. Eine Übersicht über die geographische Lage der untersuchten Populationen sowie die tabellarische Zusammenstellung der berechneten Daten enthält Anhang 2. Die Ergebnisse wurden mit dem ArcView-Modul „Spatial Analyst“ distanzgewichtet inter- und extrapoliert¹⁴ und räumlich in Kartenform dargestellt (vgl. auch DEGEN & SCHOLZ 1998). Zu beachten ist, daß die Zuverlässigkeit der Karten mit zunehmender Anzahl bzw. Dichte der Untersuchungsbestände steigt.

Im Vorfeld der Ergebnispräsentation und -interpretation muß jedoch betont werden, daß die Anwendung geographischer Analyse-Instrumente nur dann in systemanalytischer Hinsicht berechtigt ist, wenn diese letztlich zu testbaren (falsifizierbaren) Modellen führen. Die Frage, inwieweit eine entsprechende Modellbildung und -falsifikation im GIS im Untersuchungszusammenhang möglich ist, konnte nicht abschließend behandelt werden. In diesem Sinne wurden die GIS-Abfragen zunächst als Methode der Hypothesengenerierung durch Musterbildung und -erkennung aufgefaßt. Die nachfolgenden Ausführungen sind unter diesem methodischen Vorbehalt zu betrachten.

Bedeutung im Untersuchungszusammenhang erlangt die Diversität vor dem Hintergrund der Korrespondenz zwischen dem adaptiven Potential einer Population und ihrer genetischen Struktur. So können die Häufigkeiten der beteiligten Typen als Weiser der adaptiven Bedeutung oder Repräsentanz der

¹² Daten nach DEGEN (1992), KONNERT (1995), MÜLLER-STARCK, R. (1996), TUROK (1995)

¹³ Diese minimale Stichprobengröße sichert zu, daß alle Allele an einem Locus mit Häufigkeiten $\geq 0,100$ mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% entdeckt werden (GREGORIUS 1980).

¹⁴ Inverse Distanzgewichtung nach WATSON & PHILIP (1985). Berechnung der zu bestimmenden Punkte als Mittelwert der Umgebungstützpunkte, gewichtet mit dem Kehrwert der jeweiligen Distanzen.

betreffenden Umweltbedingungen verwendet werden. Wird die „Effektivität“ eines Typen mit seinem Vorherrschen („Operativität“) gleichgesetzt, bezieht sich die ermittelte effektive Anzahl auf die Größe des operierenden genetischen Potentials (GREGORIUS 1995). Über die operierende Anpassungskapazität korrespondiert die Diversität also mit der Vielfalt gegenwärtiger - und möglicherweise auch vergangener - adaptiver Anforderungen.

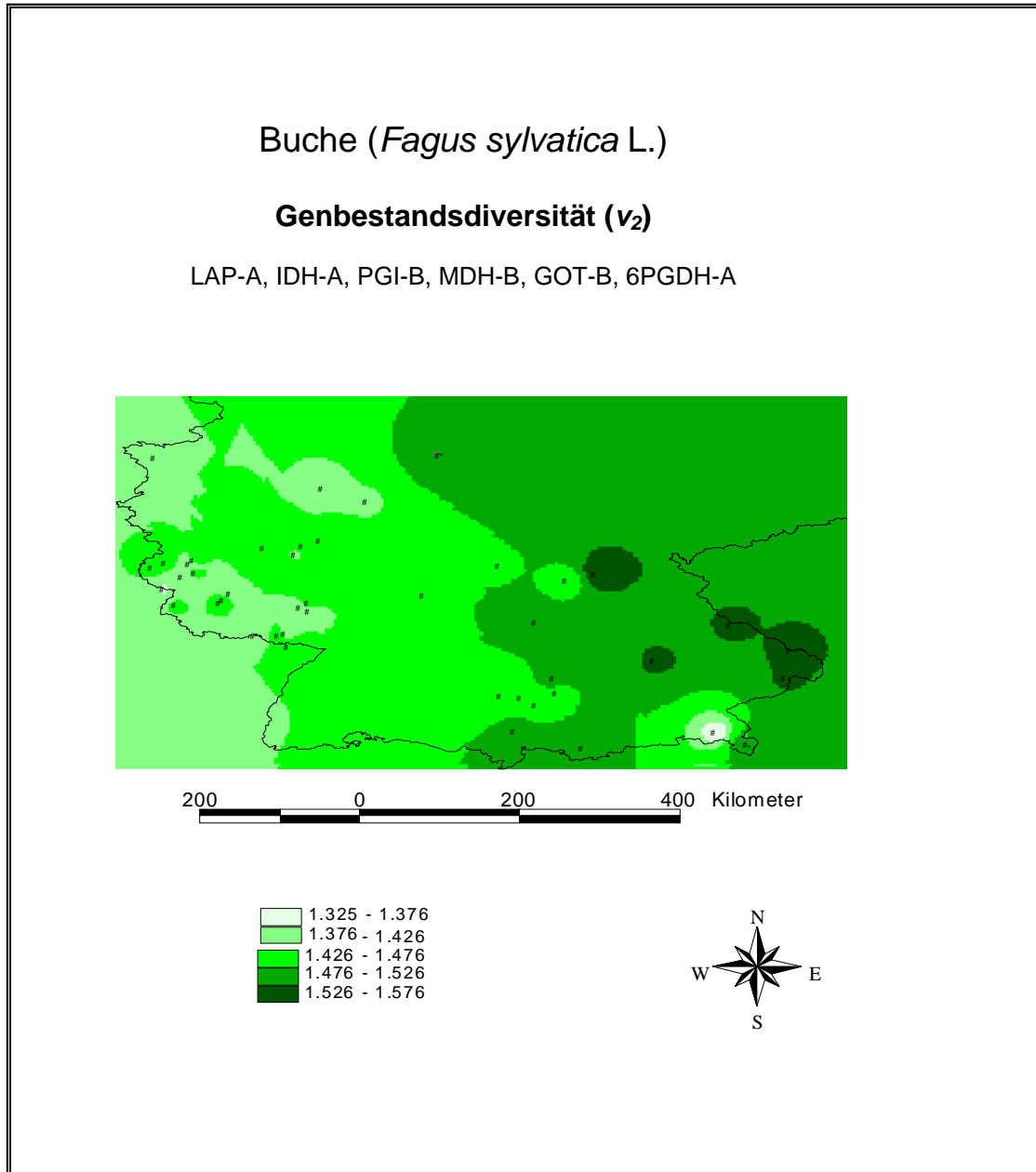


Abb. 4: Karte der inter- und extrapolierten Genbestandsdiversität (v_2) (6 Isoenzym-Genloci) für Buche in West-, Mittel- und Süddeutschland. Die schwarzen Punkte kennzeichnen 48 Buchenpopulationen in Deutschland (Datenquelle vgl. Text). Mit zunehmender Helligkeit der Schraffur nimmt die Diversität ab.

Innerhalb des Wertebereichs $v_2 = 1,325 \dots 1,576$ zeigt Abb. 4 einen von (Süd-)Ost nach (Nord-)West gerichteten Trend der Abnahme der Diversität. Abbildung 5 zeigt diesen Sachverhalt in dreidimensionaler Form anschaulich.

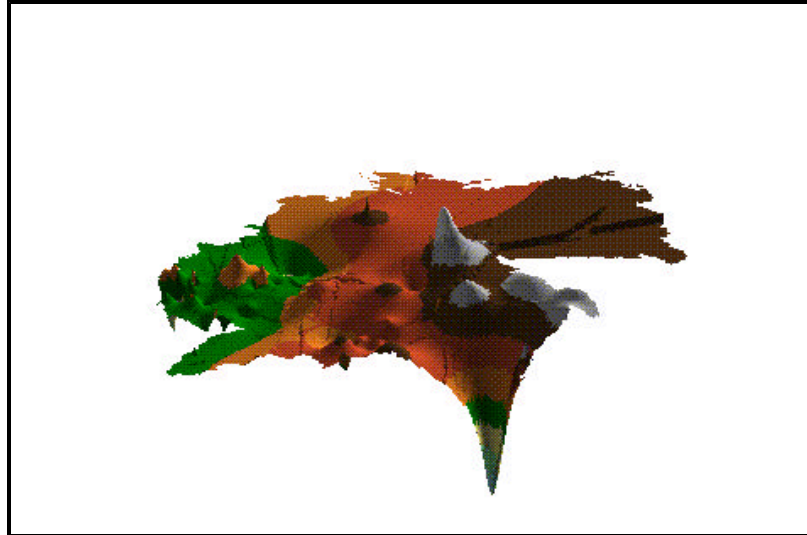


Abb. 5: 3-D-Visualisierung der inter- und extrapolierten Genbestandsdiversität (v_2) (6 Isoenzym-Genloci; Datenquelle vgl. Text) für Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland (Ansicht aus Südost).

Nachfolgend werden auf der Grundlage der großgeographischen Verteilung genetischer Parameter der Anpassung am Beispiel der untersuchten rezenten Buchenpopulationen Hypothesen über mögliche Ursachen von Musterbildung formuliert. Dabei soll vorrangig zwischen *historischen* und *rezenten* Ursachen der beobachteten Musterbildung unterschieden werden (Grundhypothese I, II). Im Rahmen der jeweiligen Grundhypothese sind mögliche Ursachen und Bedingungen (z.B. Refugien, Wanderung, Wanderungswege) zu spezifizieren (Sub-Hypothesen A, B, C). Im Folgenden wird zu untersuchen sein, inwiefern Hinweise zur Bestätigung wald- bzw. forsthistorischer Einflüsse angeführt werden können. Darüber hinaus wird die Hypothesenbildung durch die Hinzunahme weiterer genetischer Parameter sukzessiv erweitert.

- I. Die Musterbildung der Verteilung genetischer Diversität heutiger Buchenpopulationen wird bestimmt durch spezifische Eigenschaften der postglazialen Einwanderung und Ausbreitung:
 - A. Postglaziale Einwanderung und Ausbreitung der Buche in Deutschland durch einen Hauptstrom von (Süd-)Osten (über den Ostalpenweg bzw. die Karpaten); Abnahme der Diversität ist *wanderungsbedingt*.¹⁵
 - B. Postglaziale Einwanderung und Ausbreitung der Buche in Deutschland durch einen Hauptstrom von (Süd-)Westen (über den Westalpenweg bzw. über Frankreich); Zunahme der Diversität ist *wanderungsbedingt*.
 - C. Postglaziale Einwanderung und Ausbreitung der Buche in Deutschland durch zwei Hauptströme von (Süd-)Osten und (Süd-)Westen mit unterschiedlicher Diversität; letzterer zeichnet sich infolge geringerer Anzahl ursprünglicher Refugien oder infolge spezifischer ökologischer Bedingungen dieser Refugien oder des Wanderungsweges durch geringere Diversität aus. Das Ausmaß der Diversität ist damit *im weiteren Sinne wanderungsbedingt*; maßgeblich ist die durch Refugialsituationen und Wanderungs-

¹⁵ Dieses Einwanderungs- und Ausbreitungsverhalten der Buche wird durch Ergebnisse der Palynologie (z. B. FRENZEL & GLIEMEROTH 1995) unterstützt (vgl. Abb. 6).

bedingungen bestimmte Ausgangsdiversität eines Ausbreitungsstroms bei Einwanderung in das heutige deutsche Gebiet.

- II. Die Musterbildung der Verteilung genetischer Diversität heutiger Buchenpopulationen wird nicht oder nur indirekt durch die postglaziale Einwanderung und Ausbreitung bestimmt:
- A. Das Ausmaß genetischer Diversität ist allein Folge *rezent* adaptiv wirksamer, ökologischer (Wuchs-)Bedingungen.
 - B. Das Ausmaß genetischer Diversität ist Folge der *im Zeitraum seit der postglazialen Re-Etablierung* wirksamen adaptiven Anforderungen (z. B. durch klimatische oder forstgeschichtliche Einflüsse). Unter sonst gleichen Bedingungen ist allein die Dauer der adaptiven Anforderungen maßgeblich.

Palynologische Untersuchungen legen eine Wiederbesiedlung des deutschen Gebietes durch einen Hauptstrom von (Süd-)Osten nahe (vgl. Abbildung 6).

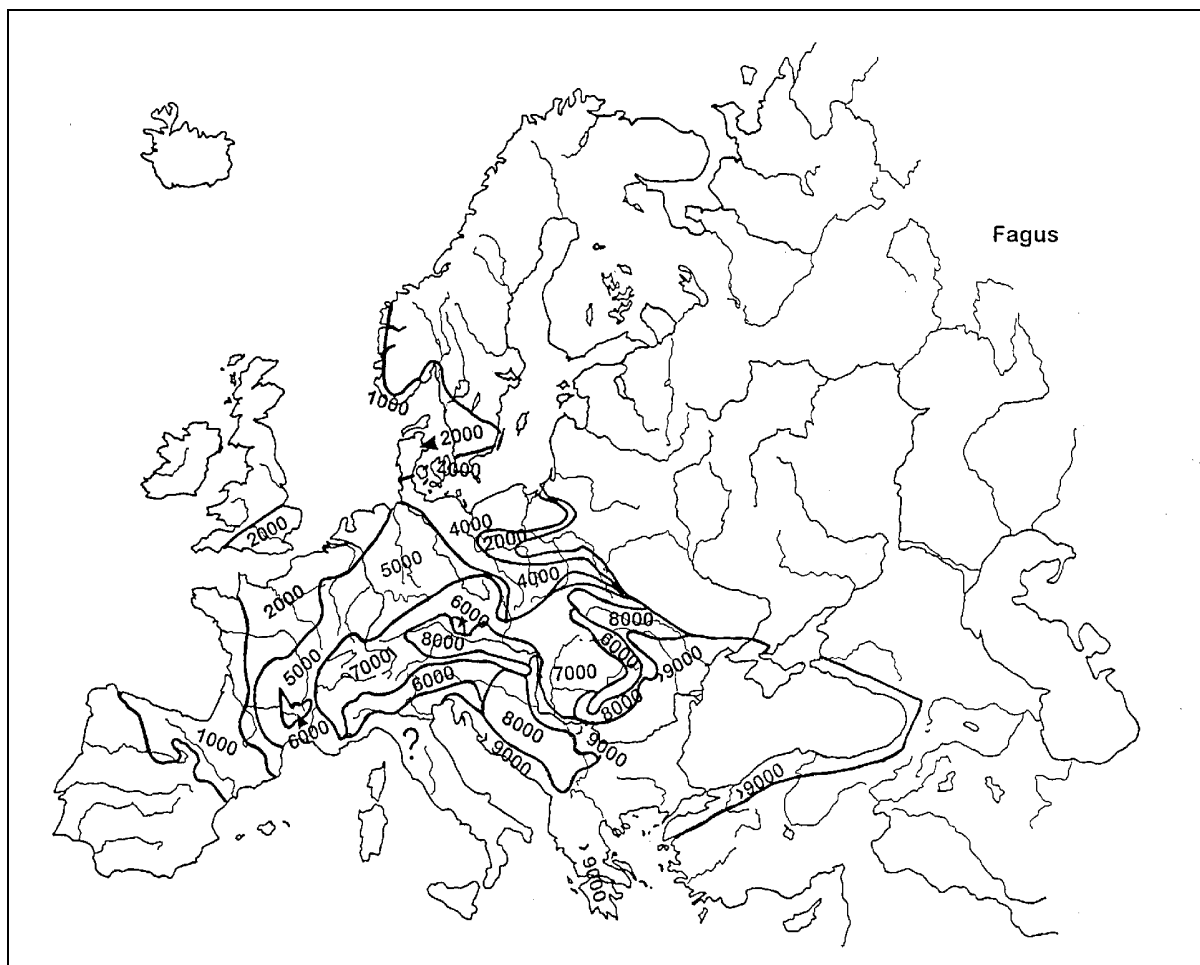


Abb. 6: Nacheiszeitliche Rückwanderung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) gemäß palynologischer Befunde (aus: FRENZEL & GLIEMEROTH 1995).

Sofern der auf Extrapolation von einzelbestandesweisen Inventurergebnissen basierende, dargestellte Trend grundsätzlich abzusichern ist, muß der Einfluß regionaler und lokaler Erscheinungen auf die großgeographische Verteilung berücksichtigt werden. Es stellt sich also die Frage, inwiefern ein konsistenter, großgeographischer Trend postuliert werden kann, oder dieser eher Folge disjunkter, regio-

naler und/oder lokaler Einflüsse ist. Die Beantwortung dieser Frage gibt weitere Hinweise auf ein mögliches Verwerfen einer der Grund-Hypothesen I oder II.

Überregionale klimatische Bedingungen dürften sich geographisch eher kontinuierlich verändern, regional sind aber starke Abweichungen in adaptiven Einwirkungen, z.B. als Belastung durch Schadstoff-Immissionen, möglich. Hier wäre also zu klären, welche Umweltbedingungen geographisch kontinuierlich adaptiv diversitätsverringend wirken könnten. Auch bestimmte forstgeschichtliche Entwicklungen erscheinen nach dem heutigen Kenntnisstand eher regional von Bedeutung. So war z. B. auf regionaler Ebene die Betriebsart Niederwald im Mittelalter und auch später insbesondere in Westdeutschland weit verbreitet (vgl. Anhang 1). Infolge anhaltender Reduktionen der reproduktionseffektiven Populationsgrößen der Buchen-Populationen in diesen Regionen erscheint eine driftbedingte genetische Erosion denkbar. Abbildung 7 zeigt die Verbreitung des Niederwaldes in Deutschland im Jahre 1927.

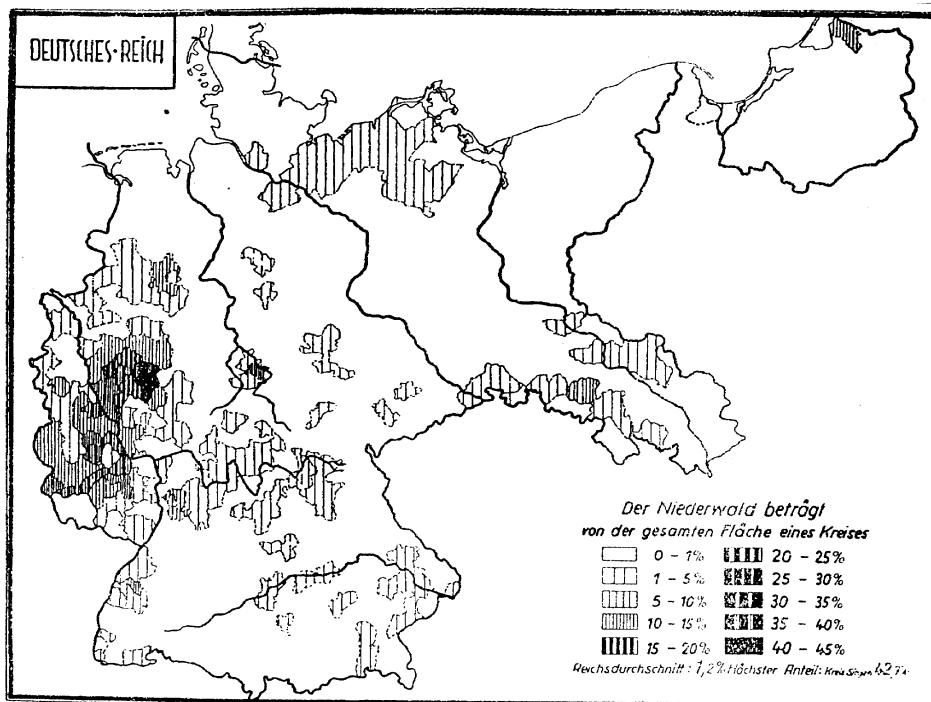


Abb. 7: Verbreitung des Niederwaldes in Deutschland 1927 (aus: MÜLLER-WILLE 1938).

Lokale, starke Abweichungen (Ausreißer) vom Trend sind durch deutliche, subregionale Abweichungen der ökologischen Bedingungen (spezifische lokale Anpassungen) oder durch künstliche Bestandesbegründung mit nicht autochthonem oder qualitativ unzureichendem Material (Frage der Saatgutherkunft bzw. -gewinnung) zu erklären. Untersuchungen zur genetischen Differenzierung und Abstammungsgeschichte können Hinweise auf die Herkunft nicht autochthonen Materials geben.

Abbildung 8 zeigt geographische Muster der Subpopulationsdifferenzierung (D_j) bei der Buche. Auch hier zeigt sich für den Variationsbereich $D_j = 0,008, \dots, 0,146$ ein klarer (Süd-)Ost-(Nord-) West-Trend abnehmender Differenzierung, d.h. mit verringerter Diversität geht eine Zunahme der Repräsentativi-

tät der genetischen Zusammensetzung von Populationen in bezug auf die des Gesamtkollektivs einher. Dies führt zur Konkretisierung der oben genannten Hypothesen.

- I. Die Musterbildung der Verteilungen genetischer Diversität und Subpopulationsdifferenzierung heutiger Buchenpopulationen wird bestimmt durch spezifische Eigenschaften der postglazialen Einwanderung und Ausbreitung:
 - A. Postglaziale Einwanderung und Ausbreitung der Buche in Deutschland durch einen Hauptstrom von (Süd-)Osten (über den Ostalpenweg bzw. die Karpaten); Abnahme der genetischen Diversität und Differenzierung ist *wanderungsbedingt*.
 - B. Postglaziale Einwanderung und Ausbreitung der Buche in Deutschland durch einen Hauptstrom von (Süd-)Westen (über den Westalpenweg bzw. über Frankreich); Zunahme der genetischen Diversität und Differenzierung ist *wanderungsbedingt*.
 - C. Postglaziale Einwanderung und Ausbreitung der Buche in Deutschland durch zwei Hauptströme von (Süd-)Osten und (Süd-)Westen mit unterschiedlicher genetischer Diversität und Differenzierung; letzterer zeichnet sich infolge geringerer Anzahl ursprünglicher Refugien oder infolge spezifischer ökologischer Bedingungen dieser Refugien oder des Wanderungsweges durch geringere Diversität aus. Das Ausmaß der Diversität ist damit *im weiteren Sinne wanderungsbedingt*; maßgeblich ist die durch Refugialsituationen und Wanderungsbedingungen bestimmte Ausgangsdiversität eines Ausbreitungsstroms bei Einwanderung in das heutige deutsche Gebiet.

- II. Die Musterbildung der Verteilung genetischer Diversität und Subpopulationsdifferenzierung heutiger Buchenpopulationen wird nicht oder nur indirekt durch die postglaziale Einwanderung und Ausbreitung bestimmt:
 - A. Das Ausmaß genetischer Diversität und Differenzierung ist allein Folge *rezent* adaptiv wirksamer, ökologischer (Wuchs-)Bedingungen.
 - B. Das Ausmaß genetischer Diversität und Differenzierung ist Folge der *im Zeitraum seit der postglazialen Re-Etablierung* wirksamen adaptiven Anforderungen (z. B. durch klimatische oder forstgeschichtliche Einflüsse). Unter sonst gleichen Bedingungen ist allein die Dauer der adaptiven Anforderungen maßgeblich.

Das Ausmaß der Differenzierung von Populationen wird vorrangig mit der räumlichen Verteilung adaptiver Anforderungen des für Veränderungen der genetischen Struktur zu Verfügung stehenden Zeitraumes und mit dem antagonistisch wirkenden, homogenisierenden Einfluß von Genfluß in Verbindung gebracht. In dieser Hinsicht ist z. B. der graphisch konsistent abgebildete, positive Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der genetischen Differenzierung von Populationen und dem Zeitraum seit der postglazialen Re-Etablierung (vgl. Hypothesen 1.1 und 2.2) erklärbar. Die durch geographische Trends nahegelegte positive Korrelation zwischen genetischer Diversität und Subpopulationsdifferenzierung widerspricht dagegen der theoretischen Erwartung und muß weiter untersucht werden.

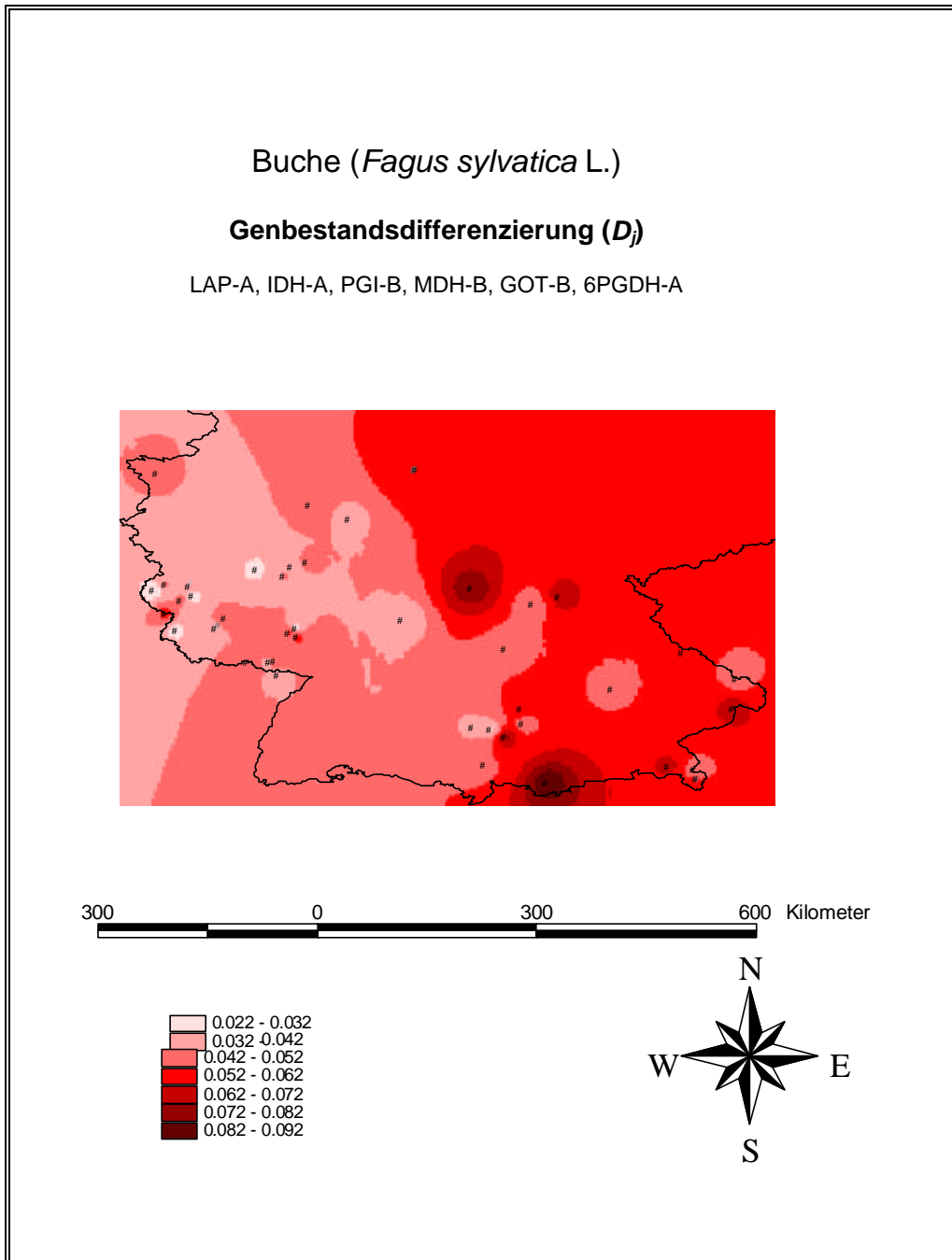


Abb. 8: Karte der inter- und extrapolierten Genbestand-Subpopulationsdifferenzierung (D_i) (6 Isoenzym-Genloci) für Buche in West-, Mittel- und Süddeutschland. Die schwarzen Punkte kennzeichnen 48 Buchenpopulationen in Deutschland (Datenquelle vgl. Text); die Helligkeit der Schraffur nimmt mit abnehmender Differenzierung zu.

Darüber hinaus wird deutlich, daß - hier im Fall der Buche - weder nicht anthropogener noch anthropogener Genfluß zu einer gänzlichen Homogenisierung der genetischen Strukturen von Buchenpopulationen in Deutschland geführt hat.

Hinweise auf anthropogenen Genfluß (Verfrachtung von Pflanz-/Saatgut; Bestandesbegründung mit nicht autochthonem Pflanz-/Saatmaterial)) geben lokale Ausreißer in bezug auf den Haupttrend. Im Unterschied zur Diversität kann das Ausmaß der Differenzierung auch Hinweise auf die Herkunft von verfrachtetem Material geben. In bezug auf die Ursachen der Ausbildung großräumiger gegenüber regionaler Muster gelten auch für die Subpopulationsdifferenzierung die obigen Erläuterungen.

Ein Beispiel des Nutzens geographischer Darstellungen für das Erkennen von Mustern genetischer Verteilungsparameter lieferte auch die einzellocusweise Untersuchung. In der Abbildung 9 wird - auf der Grundlage des o. g. Satzes von 48 Buchen-Populationen - für den Genlocus IDH-A eine Karte der extrapolierten relativen Äquität (e) gezeigt. Es wurde eine positive und sehr straffe ($r = 0.98$) Korrelation zwischen der relativen Äquität (e) und Subpopulationsdifferenzierung (D_j) festgestellt (vgl. Abbildung 10), d. h. mit zunehmender Unterschiedlichkeit der allelischen Strukturen vom Gesamtkollektiv nimmt auch deren Nähe zur Gleichverteiltheit zu.

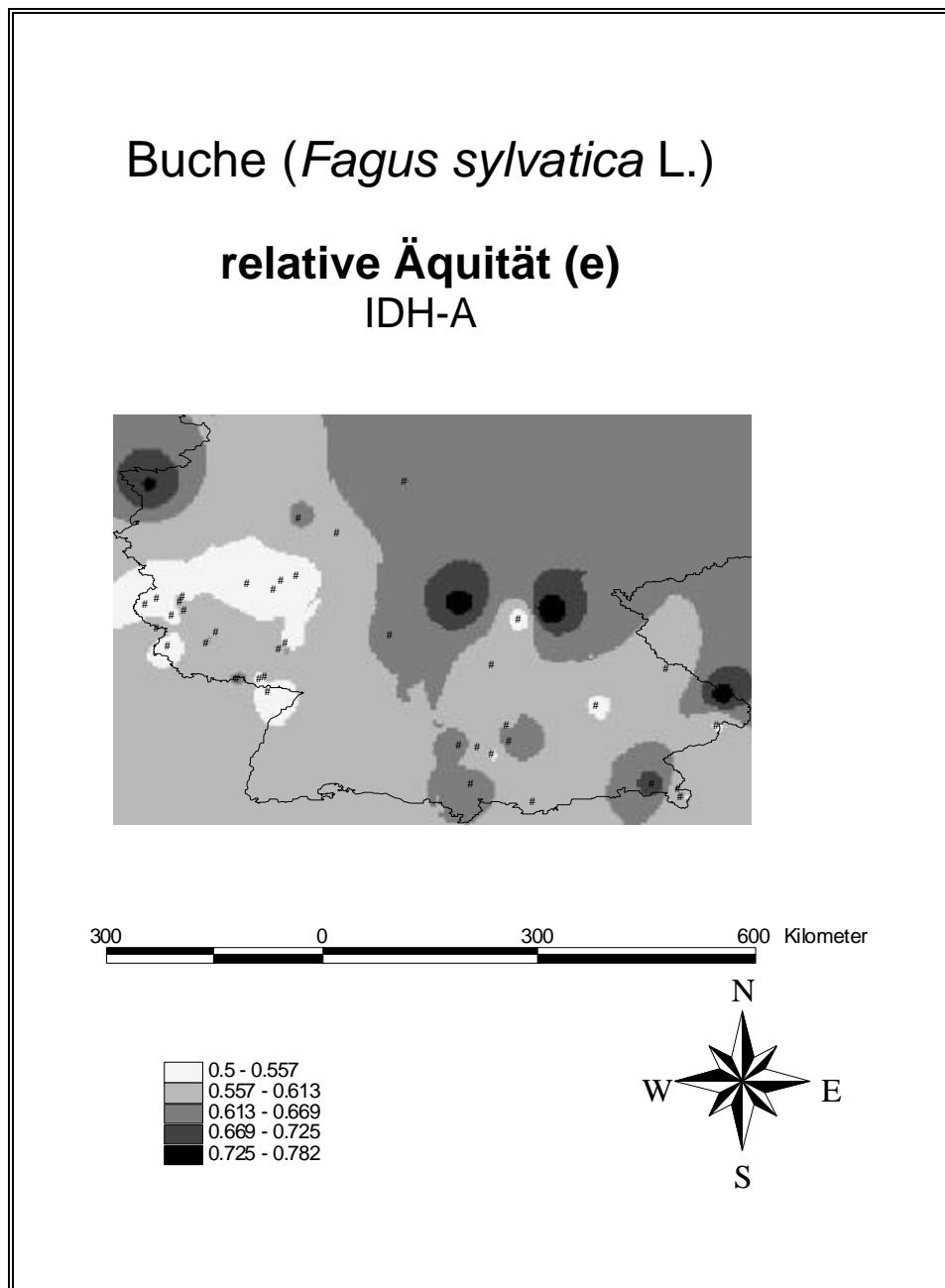


Abb. 9: Karte der intra- und extrapolierten relativen Äquität (e) für Genlocus IDH-A bei 48 Buchenpopulationen in Deutschland (Datenquelle vgl. Text). Mit zunehmender Helligkeit der Schraffur nimmt die Äquität ab.

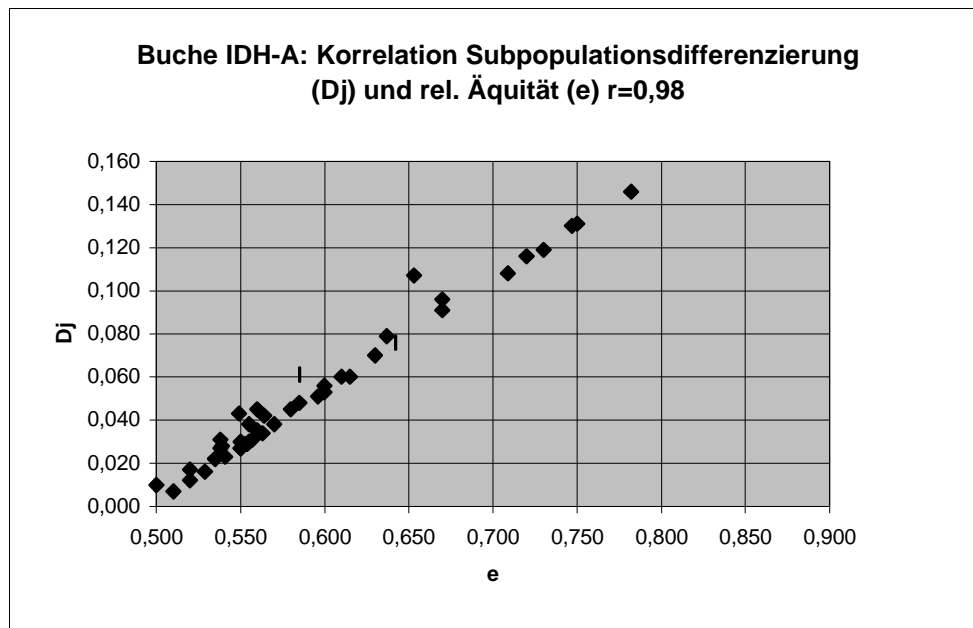


Abb. 10: Korrelation zwischen der relativen Äquität (e) und Subpopulationsdifferenzierung (D_j) für Buche am Genlocus IDH-A (48 Populationen, Datenquelle vgl. Text).

Es kann somit festgestellt werden, daß - zumindest für einzelne Genorte - Regionen, die aufgrund hoher Repräsentativität in bezug auf das Gesamtkollektiv u.a. für Zwecke der Generhaltung von Bedeutung sind, der driftbedingten Gefahr des Verlustes seltener Typen besonders unterliegen können.

4.2.2 Differenzierungsanalyse für die Identifikation von Genzentren

Genzentren können als Ausschnitte (Gebietsteile) eines Bezugsgebiets verstanden werden, in welchen die Variation des Bezugsgebietes hinsichtlich der genetischen Typen (möglichst weitgehend) repräsentiert ist. Repräsentativität betrifft Qualität und Quantität der Typen mit unterschiedlichen Gewichten, wobei die Qualität der Variation Vollständigkeit anstrebt. Daher sind Differenzierungsbetrachtungen immer unverzichtbar und Diversitätsbetrachtungen nicht immer ausreichend.

Neben dem hier verfolgten Konzept der Repräsentativität für Typen und Häufigkeiten (Maß: Differenzierung D_j) sind auch andere Konzepte im Zusammenhang mit Genzentren denkbar: Überrepräsentation der seltenen Typen („Raritätensammlung“; Maß: Vielfalt) sowie Gleichmäßigkeit aller Typen (Maße: Diversität und Äquität). Die Unterschiede tragen den verschiedenen Aspekten der Seltenheit Rechnung. So können Typen in allen bzw. vielen Populationen vertreten sein, hier jedoch selten; andererseits können Typen nur in wenigen Populationen vertreten sein, dort jedoch häufig (vgl. Klassifikation nach BROWN 1978). Während die Überrepräsentation seltener Typen v. a. auf den Schutz gefährdeter Typen abzielt, wird mit der differenzierungsbasierten Repräsentativität die weitgehende Erfassung aller Anpassungsträger, die das derzeitige Überleben sichern, verfolgt. Durch geeignete Anordnung der Einzeldifferenzierungen D_j des untersuchten Kollektivs kann das entstehende Differenzierungsmuster Hinweise auf Formen der Differenzierung geben, welche u. a. im Zusammenhang mit der adaptiven Differenzierung, der Identifikation von Genzentren sowie der Ausweisung und Steuerung von Genressourcen von Bedeutung sind.

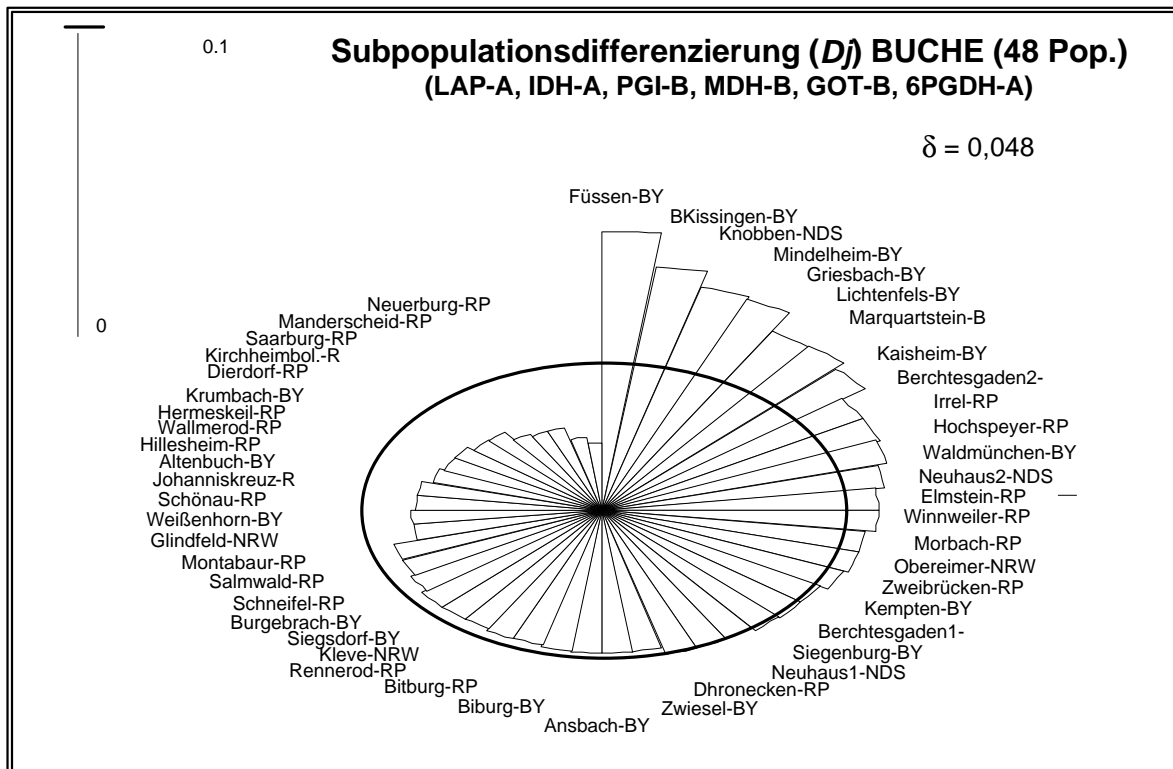


Abb. 11: Anordnung der Einzeldifferenzierungen D_j („Differenzierungsschnecke“) für den Genbestand LAP-A, IDH-A, PGI-B, MDH-B, GOT-B, 6PGDH-A von 48 Populationen der Buche in Deutschland.

Wie Abbildung 11 zeigt, weisen für den ausgewählten Datensatz die Populationen Neuerburg, Manderscheid und Saarburg (westliches Rheinland-Pfalz) die geringste Differenzierung D_j und damit die höchste Repräsentanz für das betrachtete Kollektiv auf.

Zur Verteilung genetischer Variation innerhalb und zwischen den Populationen kann festgestellt werden: Das mittlere Ausmaß der Differenzierung und damit der Anteil der Variation zwischen den Populationen beträgt 4,8 % (δ ; veranschaulicht in Abb. 10 durch den inneren Kreis). Entsprechend beträgt der Anteil der Gesamtvariation, welcher im Mittel auf die einzelnen Populationen entfällt, 95,2 % ($1 - \delta$).

Im Hinblick auf die Erfassung und Ausweisung von Genressourcen ist das Ausmaß der Differenzierung im Gesamtkollektiv entscheidend. Mit zunehmender Uniformität des Differenzierungsmusters (alle D_j annähernd gleich und damit gleich δ) müssen immer mehr und letztlich alle Populationen als Genressourcen oder bei der Etablierung eines Genzentrums aus Einzelpopulationen berücksichtigt werden. Das Differenzierungskonzept mit dem Maß D_j ist daneben auch für die Steuerung bzw. Überwachung (Monitoring) von Genressourcen geeignet: Die Eigenschaft einer Region als Genzentrum oder einer Population als Genressource (Identität) kann in bezug auf die Entwicklung dieser Eignung neben absoluten Veränderungen auch relativ zu umgebenden Populationen (z.B. relativer Verlust genetischer Variation) fortlaufend überwacht werden und die Folgen von Steuerungsmaßnahmen können beurteilt werden.

4.3 Klärung des Einflusses der Wanderungsgeschichte auf heutige genetische Strukturen: Abstammungsrekonstruktion (Phylogenetik, Phylogeographie)

Auf der Ebene der Population können nacheiszeitliche Wiederbesiedlungen bzw. Rückwanderungen aufgefaßt werden als genealogisch kontinuierliche und kohärente Abfolge von Populationen in Zeit und Raum. Aus genealogischer Kontinuität folgt, daß gegenwärtig existierende Populationen miteinander verwandt sind, weil sie von gemeinsamen Vorfahren-Populationen abstammen, welche wiederum unterschiedliche Grade an Ähnlichkeit zu ihren Nachfahren-Populationen aufweisen. Diese Ähnlichkeit kann verbunden sein mit räumlicher Nähe zwischen den Vorfahren-Populationen und ihren Nachfahren. Für eine sinnvolle Übersetzung des phylogenetischen Konzepts der anagenetischen und kladogenetischen Evolution in eine genealogische Differenzierung zwischen Populationen muß eine sorgfältige Auswahl der Merkmale erfolgen, auf deren Basis die genealogische bzw. phylogenetische Rekonstruktion erfolgt.

Ausgehend von den eiszeitlichen Refugien erfolgte die Wiederbesiedlung durch voneinander abstammende, verbliebene und gewanderte Einheiten. Als Ursachen möglicher, wanderungsbedingter Folgen für heutige genetische Strukturen bieten sich folgende zwei Erklärungsmöglichkeiten an:

1. Zum einen ist denkbar, daß die an einem Ort verbliebenen Einheiten eine größere Konstanz bestimmter Merkmale (geringerer anagenetischer Wandel) aufweisen als weitergewanderte Einheiten. Die Weiterwanderung wäre also mit größerer Veränderung dieser Merkmale verbunden gewesen (Anpassungserfordernis an neu entstandene Nischen) als der rein örtliche Wandel im Fall verbliebener Populationen (zeitliche Differenzierung der Umwelt geringer als räumliche).
2. Zum anderen ist vorstellbar, daß den verbliebenen Populationen im Vergleich zu weiterwandernden Einheiten mehr Zeit für die Entwicklung spezieller Anpassungen und damit deutliche adaptive Differenzierung trotz vergleichsweise geringer räumlicher Umweltdifferenzierung zur Verfügung stand. Es müßte also eine Beziehung zwischen dem Zeitraum seit Etablierung und dem Ausmaß (regionaler) adaptiver Differenzierung bestehen.

In jedem Fall liegen aufgrund der raum-zeitlichen Nischendynamik im Holozän diese Anpassungen (als Merkmalsausprägungen infolge des Weiterwanderns bzw. des Verbleibens) entlang der Wiederbesiedlungspfade unterschiedlich lange zurück. Es muß also letztlich nach einem raum-zeitlichen Gradienten bestimmter Merkmale bzw. ihrer Ausprägungen gesucht werden.

Sofern nachweisbare Wirkungen quartärer Geschichte vorliegen sollten, ist also zu erwarten, daß genetische Merkmale entlang von Wanderungswegen gefunden werden könnten, welche aufgrund der phylogenetischen bzw. genealogischen Geschichte der Populationen voneinander ableitbar wären. Voraussetzung hierfür ist allerdings die räumlich genealogische Kontinuität von Populationen als Einheiten der Anpassung und Evolution. Der Nachweis der Existenz bzw. der Gestörtheit von Abstammungsverhältnissen im Untersuchungszusammenhang wäre geeignet, Einsichten über heutige Anpassbarkeit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen zu erbringen.

Hinsichtlich der aufzudeckenden Abstammungsverhältnisse erscheinen insbesondere zwei Gesichtspunkte von Bedeutung:

- Dimension *Zeit*: Fortgesetzte genealogische Prozesse im Zeitablauf sollten sich in charakteristischen Strukturen von Stammbäumen (Stammbaum-Topologie der Abstammungsbeziehungen zwischen Vorfahren und rezenten Populationen) ausdrücken. Solche Topologien könnten dann Hinweise auf Folgen der Wanderungsgeschichte für die Veränderung der genetischen Strukturen von Waldbaumpopulationen geben. Können indes solche wanderungsspezifischen Stammbaum-Topologien nicht gefunden werden, liegt der Verdacht stark überprägender forsthistorischer Einflüsse nahe.
- Dimension *Raum*: Fortgesetzte genealogische Prozesse im Raum sollten sich - bei ungestörter, genealogischer Kontinuität der Populationen - durch eine Übereinstimmung der geographischen Position der Populationen und ihrer Positionen in den Stammbäumen widerspiegeln. Solche räumlichen Anordnungen, die mit palynologische Daten (Einwanderungsrichtung, Alter) verglichen werden können, sind geeignet, Vorstellungen über Wanderungswege zu konkretisieren bzw. abzusichern. Nichtkompatible Anordnungen der Populationen legen forsthistorische Einflüsse als Diskontinuität der autochthonen Evolution durch künstliche Begründung (Saat, Pflanzung, Verfrachtung) nahe und könnten Hinweise auf den möglichen Ursprung dieser Materials geben.

Vor diesem Hintergrund würde es möglich, den Begriff der Autochthonie inhaltlich zu präzisieren und seine Bedeutung für die Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen herauszustellen (vgl. Kap. 4.6).

Es wurden phylogenetische bzw. kladistische Methoden¹⁶ (distanzbasierte Verfahren sowie Parsimony- und Kompatibilitätsmethoden) auf Datensätze von Allelhäufigkeiten inventierter Populationen - hier dargestellt zunächst für Buchen-Populationen in Deutschland¹⁷ - angewendet. Dabei wurde zurückgegriffen auf sogenannte phänetische Methoden, die eine Klassifikation auf der Basis der Gesamtähnlichkeit zwischen rezenten Einheiten (abstands- bzw. distanzbasierte Methoden) durch numerische Verfahren anstrebt. Grundlegende methodische Aspekte der Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen, z. B. das Prinzip der phyletischen Additivität in der distanzbasierten phylogenetischen Rekonstruktion, sowie Beschreibungen einzelner Rekonstruktionsverfahren sind im Anhang 4 dargestellt.

4.3.1 Phylogeographie der Buche (*Fagus sylvatica*)

Die Abbildungen 12, 13 und 14 stellen die Ergebnisse der Rekonstruktionen nach FITCH & MARGOLIASH (1967), Neighbor-joining (SAITOU & NEI, 1987) sowie Distance-Wagner-Methode (FARRIS, 1972; SWOFFORD, 1981) für den Genort IDH-A dar. Eine geographische Übersicht der Lage der untersuchten Populationen¹⁸ sowie die tabellarische Zusammenstellung der berechneten Daten enthält Anhang 2.

¹⁶ Unter Verwendung der Software-Pakete PHYLIP (Phylogeny Inference Package) V3.57c (FELSENSTEIN 1995) und BIOSYS-II (SWOFFORD 1997)

¹⁷ Datenquelle vgl. Kap. 3.2 und Anhang 2

¹⁸ SH = Schleswig-Holstein, NDS = Niedersachsen, NRW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, BY = Bayern.

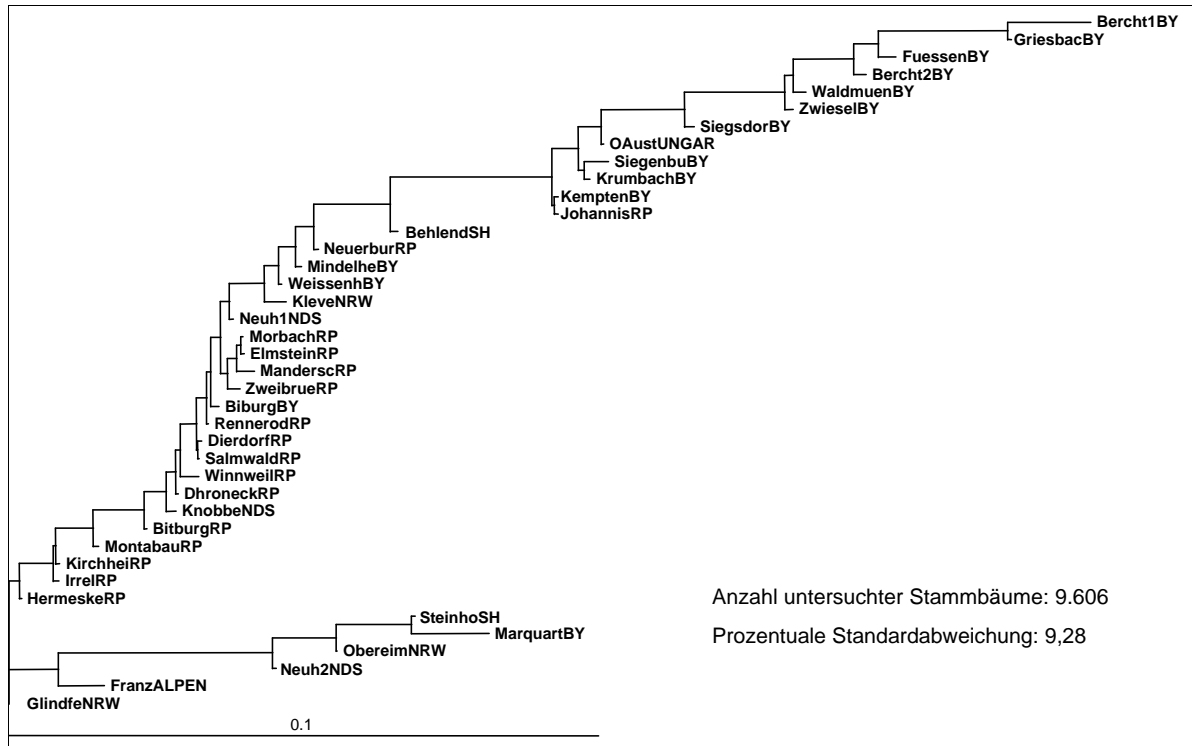


Abb. 12: Phylogenetische Rekonstruktion für Buche in Deutschland (40 Populationen) nach Fitch & Margoliash (1967). Untersuchtes Merkmal: Genetische Distanzen (d_0 nach Gregorius, 1974) der Allelverteilungen am Genort IDH-A.

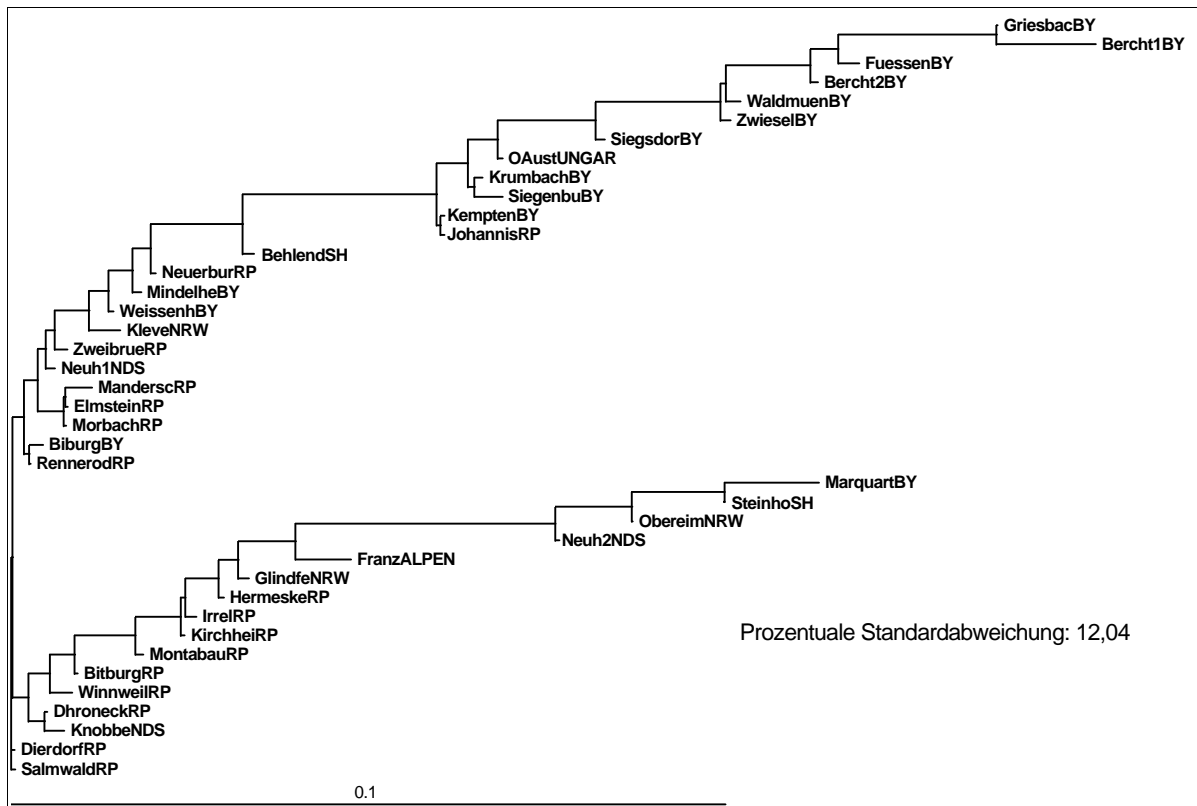


Abb. 13: Phylogenetische Rekonstruktion für Buche in Deutschland (40 Populationen) nach Neighbor-joining (Saitou & Nei, 1987). Untersuchtes Merkmal: Genetische Distanzen (d_0 nach Gregorius, 1974) der Allelverteilungen am Genort IDH-A.

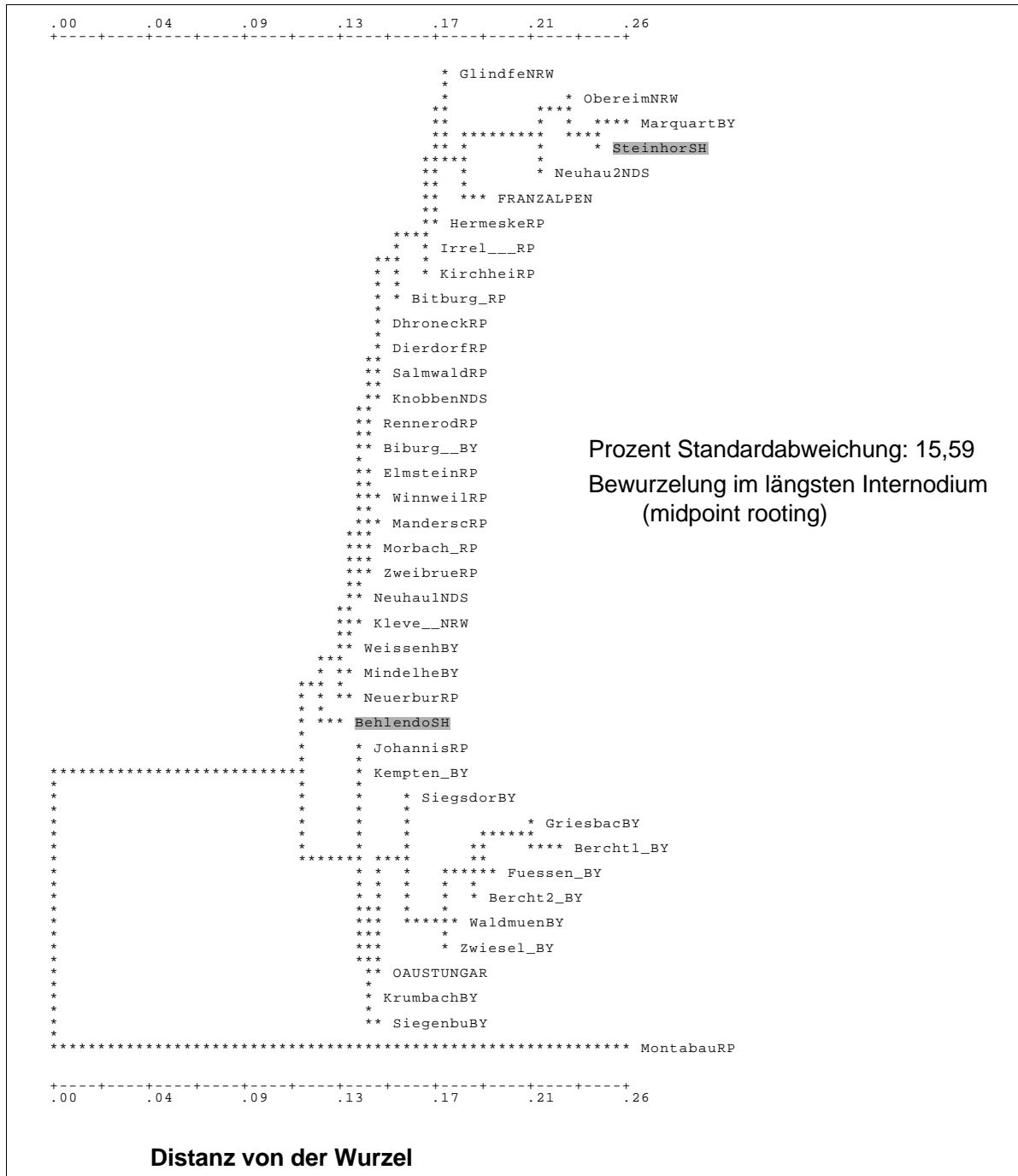


Abb. 14: Phylogenetische Rekonstruktion für Buche in Deutschland (40 Populationen) nach Distance-Wagner-Methode (FARRIS, 1972; SWOFFORD 1981). Untersuchtes Merkmal: Genetische Distanzen (d_0 nach GREGORIUS, 1974) der Allelverteilungen am Genort IDH-A.

Die Ergebnisse zeigen unterschiedliche Effekte der anagenetischen und kladogenetischen Evolution zwischen Populationen (Verbindungen zwischen inneren Knoten als Vorfahren und Verbindungen zwischen Vorfahren und gegenwärtigen Populationen). In bezug auf den räumlichen Bereich der Populationen in den Stammbäumen sind einerseits gewisse Übereinstimmungen mit geographischer Nachbarschaft, andererseits aber auch deutliche Abweichungen festzustellen.

Alle Abbildungen zeigen eine frühe Aufspaltung zweier Hauptgruppen der Abstammung. An diesen Sachverhalt können Hypothesen über verschiedene Haupteinwanderungsströme (östlich bzw. westlich

der Alpen) geknüpft werden. Zu beachten ist jedoch, daß alle Verfahren einen unbewurzelten Stammbaum erzeugen, so daß weder der gemeinsame Vorfahre beider Gruppen noch die Richtung der Abstammung eindeutig identifiziert wird.

Bezüglich der Topologie fallen stark unterschiedliche Internodienlängen zwischen den Vorfahren (Nodien) sowie zwischen den Nodien und OTUs auf. Während erstere als Ausmaß wanderungsbedingter Modifikation in der Vorfahrenschaft (kladogenetischer Wandel) verstanden werden können, können zweitere als eher anagenetischer Wandel nach Verbleiben am Standort interpretiert werden. Von Letzteren sind einige graphisch kaum darstellbar, andere hingegen sehr deutlich. Dies könnte im Zusammenhang mit regionalen Abzweigungen der Wanderungseinheiten vom Hauptausbreitungsstrom oder mit lokaler Differenzierung aufgrund spezieller standörtlicher Bedingungen und/oder forstgeschichtlicher Einflüsse stehen. Hinsichtlich der Internodienlängen zwischen den Nodien sind sowohl Bereiche mit sehr geringen Abständen als auch mit überdurchschnittlich großen Abständen festzustellen. Geringere Längen der Internodien zeigen eine relativ enge, abstammungsbedingte Verwandtschaft der verbundenen rezenten OTUs (Populationen) an. Hier könnte entweder ein geringer wanderungsbedingter, kladogenetischer Wandel (z.B. infolge geringer adaptiver Herausforderungen; „Go“-Verhalten) oder auch Hybridisierung infolge des Zusammentreffens verschiedener Ausbreitungsströme ursächlich sein. Größere Internodienlängen und damit eine relativ weitere Verwandtschaft können durch einen stärkeren kladogenetischen Wandel bedingt sein, z.B. infolge höherer adaptiver Anforderungen („Stop“-Verhalten) oder der Aufspaltung von Ausbreitungsströmen. Hierbei muß methodisch auch die unterschiedliche geographische Verteilung der Dichte der Versuchsbestände in Betracht gezogen werden.

Hinsichtlich des Aspektes der räumlichen Anordnung der Populationen in der Phylogenie zeigen sich zum Teil Kompatibilitäten mit der tatsächlichen regionalen Lage der rezenten Populationen und auch im Hinblick auf die palynologisch nahegelegte Haupt-Einwanderungsrichtung. Alle angewandten Verfahren weisen tendenziell zwei Abstammungsgruppen auf: eine eher südöstliche und eine überwiegend (süd-)westliche Gruppierung. Dies gilt z.B. für die Gruppierung der bayrischen Populationen Siegenburg, Siegsdorf, Füssen und Zwiesel, wobei diese Region palynologisch als Haupt-Einwanderungspforte (Ostalpen-Weg) betrachtet wird. Eine weitere, relativ konsistente Abstammungsgruppe bilden die rheinland-pfälzischen Populationen, die wiederum von den weiter nördlich gelegenen nordrhein-westfälischen (Glindfeld, Obereimer) Populationen sowie einer niedersächsischen Population (Neuhaus2) getrennt werden. Inwieweit die Abstammungsverhältnisse westlicher Populationen durch einen möglichen Wanderungsstrom über die Schweiz bzw. Frankreich (Westalpenweg) beeinflusst werden, kann noch nicht abschließend geklärt werden. Hinsichtlich der Untersuchungsbestände Behlendorf und Steinhorst ist auffällig, daß lediglich die Population Steinhorst konsistent gruppiert wird. Weitere Ausreißer gegenüber dem allgemeinen Trend (vgl. z.B. Marquartstein, Bayern = *MarquartBY*) legen forstgeschichtliche Einflüsse in Form künstlicher Bestandesbegründung mit nicht autochthonem Pflanz-/Saatgut nahe, wobei die verwandtschaftliche Nähe Hinweise auf den möglichen Ursprung dieses Materials geben kann.

In einem weiteren Schritt wurde untersucht, inwieweit sich die räumlichen Übereinstimmungen nach geographischer und phylogenetischer Position auch unter Einbezug einer breiteren Merkmalsbasis reproduzieren lassen. Hierzu wurden 7 Populationen ausgewählt und auf der Grundlage der Genbestands-Abstände (LAP-A, IDH-A, 6PGDH-A, PGM-A, GOT-B, PGI-B, SKDH-A; Distanzmaß d_0 , GREGORIUS 1974) untersucht (vgl. Abbildung 15).

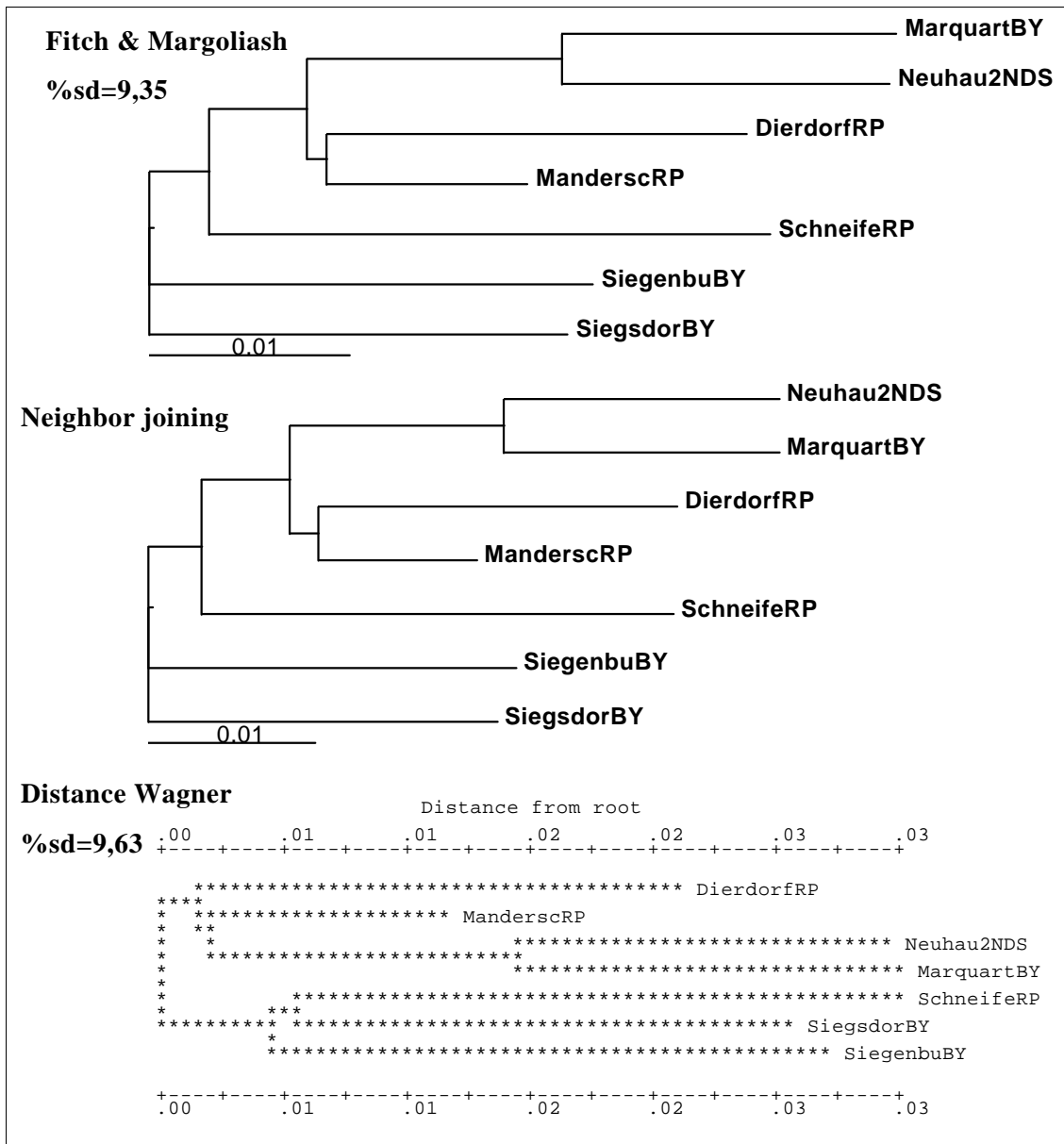


Abb. 15: Phylogeographie der Buche in Deutschland (7 Populationen) nach FITCH & MARGOLIASH (1967), Neighbor-joining (SAITOU & NEI 1987) sowie Distance-Wagner-Methode (FARRIS 1972; SWOFFORD 1981). Untersuchtes Merkmal: Genbestandsdistanzen (LAP-A, IDH-A, 6PGDH-A, PGM-A, GOT-B, PGI-B, SKDH-A; Distanzmaß d_0 , GREGORIUS 1974).

Die aus den Verfahren resultierenden Stammbäume nach FITCH & MARGOLIASH und Neighbor-joining weisen eine identische Topologie auf. Die bayrischen Populationen Siegenburg und Siegsdorf sind am nächsten verwandt mit dem allen Populationen gemeinsamen Vorfahren. Konsistent erscheint auch die Anordnung der rheinland-pfälzischen Populationen, die wiederum näher verwandt sind mit dem gemeinsamen Vorfahren als die niedersächsische Population. Die bayrische Population *Marquartstein* weist - wie schon bei den lediglich auf den Genort IDH-A gestützten Rekonstruktionen - wiederum eine deutliche Abweichung zwischen geographischer und phylogenetischer Position auf (auch im Fall des Distanz-Wagner-Stammbaums). Der Verdacht einer (historischen) Verfrachtung dieser Population wird also erhärtet, wobei die Verwandtschaft mit der niedersächsischen Population (*Neuhaus*) einen Hinweis auf eine mögliche Ursprungsregion gibt. Abbildung 16 zeigt diesen Sachverhalt unter Berücksichtigung der phylogenetischen Beziehungen und geographischen Position der Populationen.

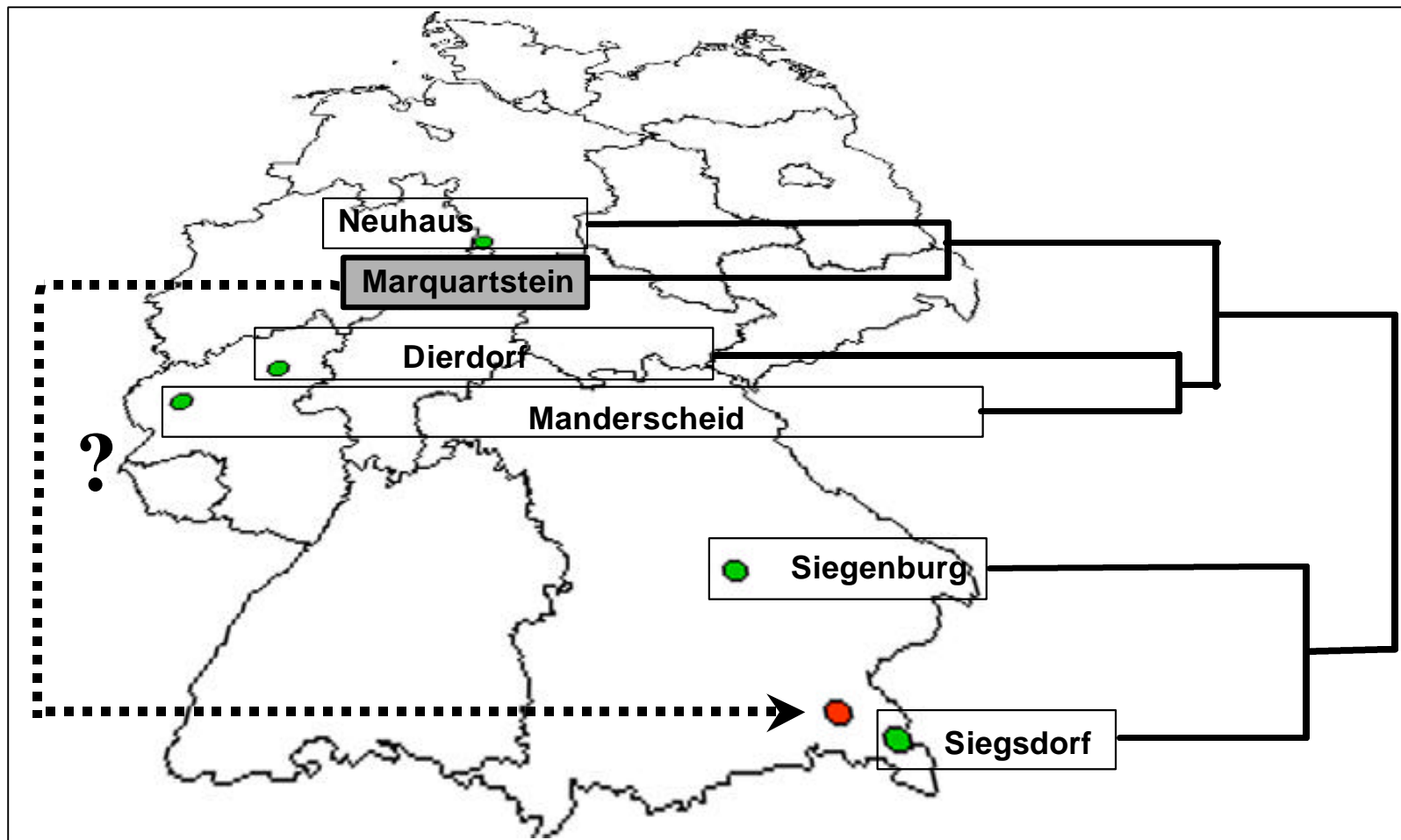


Abb. 16: Konsistenz und Abweichung zwischen geographischer und phylogenetischer Position am Beispiel von 6 deutschen Buchenpopulationen (auf der Grundlage von Genbestandsdistanzen an 7 Genloci nach FITCH & MARGLIASH 1967; Datenquelle vgl. Text). Inkompatible Anordnungen (hier die bayrische Population Marquartstein) legen forsthistorische Verfrachtungsereignisse und damit Störungen der Autochthonie nahe.

Der Verdacht, daß die bayrische Buchenpopulation Marquartstein nicht autochthon sein könnte, wurde inzwischen durch die bayrischen Landesforstverwaltung bekräftigt (KONNERT, pers. Mitt.). Damit könnte sich die angewendete Methodik generell zur Klärung von Fragen der Autochthonie empfehlen (vgl. Kap. 4.6).

Weiterhin wurde geprüft, inwieweit Verfahren merkmalsbasierter Klassen phylogenetischer Methoden (vgl. SUDHAUS & REHFELD 1992) im Untersuchungszusammenhang anwendbar sind. Derartige Verfahren basieren im Unterschied zu distanzbasierten Verfahren auf der An- oder Abwesenheit qualitativer Merkmale und werden in die Klassen der maximalen Sparsamkeit (parsimony) bzw. Kompatibilität (compatibility) unterteilt. Da im Untersuchungszusammenhang im Fall der verwendeten deutschen Buchenpopulationen keine geeigneten qualitativen Merkmale (etwa unterschiedliche bzw. private Isoenzym-Allele) vorlagen, wurde ein derartiges Merkmal ersatzweise konstruiert. Ausgehend von dem jeweiligen arithmetischen Mittelwert der Allele mit der höchsten Varianz an mehreren, einbezogenen Genorten wurde geprüft, ob das Merkmal durch Überschreiten dieses Mittelwertes vorliegt (0, 1 Kodierung). Die Ergebnisse (Abb. 23 sowie eine kurze Beschreibung der Verfahren) sind in Anhang 4 dargestellt. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Anwendung beider Verfahren jeweils drei optimale, jedoch topologisch unterschiedliche Phylogenien erbrachte. Auf der Grundlage des verwendeten Merkmals führte die Anwendung merkmalsbasierter Verfahren also zu keiner eindeutigen Lösung.

4.3.2 Systemanalytische Eigenschaften einiger Klassen phylogenetischer Rekonstruktionsverfahren

Phylogenetische Rekonstruktionen sind aus systemanalytischer Sicht nur dann sinnvoll, wenn sie zu prüfaren Hypothesen und Schätzungen führen. Hierbei bilden induzierte Annahmen über die Art der phylogenetischen Beziehungen die in Modellform zu präzisierende Hypothese, und die einzelnen Beziehungen sind Gegenstand der Schätzung. Die unterschiedlichen Rekonstruktionsverfahren können als Algorithmen verstanden werden, welche der *Modellkalibrierung* dienen. Gemäß den Modellvorgaben und den aktuellen Beobachtungen bestimmen sie die freien Parameterwerte. Ihr eigentliches Ziel sollte daher eine Minimierung der Diskrepanz zwischen aktuellen und modellierten Beobachtungen im Rahmen der zulässigen freien Modellparameter sein. Nur unter dieser Voraussetzung wäre ein Test des phylogenetischen Modelles möglich. Die Rekonstruktion selbst stellt sich systemanalytisch als eine *Schätzung der Phylogenie* dar.

Phyletische Additivität in distanzbasierten Rekonstruktionsverfahren

Im Zentrum distanzbasierter phylogenetischer Modellierung steht hier das Prinzip der phyletischen Additivität in dichotomen Verzweigungen unter Abwesenheit von Reversion, Homoplasie und Hybridisierung. *Freie Parameter* dieses Modells sind die von der Anzahl berücksichtigter OTUs abhängigen möglichen Topologien und die Internodienlängen. Die phyletischen Distanzen zwischen den OTUs können durch Vorgabe phänetischer Distanzen als aktuelle Beobachtungen modelliert werden (definierte Modell-Szenarien). Abweichungen zwischen aktuellen und modellierten Beobachtungen müssen durch Diskrepanzmaße (Unterschied zwischen phyletischen und phänetischen Distanzen; z.B. Maß nach Fitch & Margoliash) quantifiziert werden. Die Vielzahl von Rekonstruktionsverfahren die-

nen dann als unterschiedliche Algorithmen der Modellkalibrierung (Bestimmung der freien Parameterwerte) mit dem Ziel, die Diskrepanz zwischen den aktuellen und modellierten Beobachtungen zu minimieren.

Unabhängig von den jeweils verwandten Rekonstruktionsverfahren kann grundsätzlich jedes vorliegende Phylogramm (Topologie und Internodienlängen eines Stammbaums) durch Vergleich der phyletischen mit den phänetischen OTU-Distanzen auf Übereinstimmung mit dem Modell der phyletischen Additivität geprüft werden. Die Falsifikation des Modells auf der Grundlage der graduellen Abweichung phyletischer und phänetischer Distanzen ist allerdings lediglich mit einem solchen Rekonstruktionsverfahren möglich, welches eine mögliche, phyletisch additive Rekonstruktion auch stets realisiert. Ein erster Überblick auf theoretische Herleitungen vorliegender Rekonstruktionsmethoden legt den Schluß nahe, daß diese systemanalytisch erforderliche Eigenschaft - i.d.R. aufgrund fehlender Modellspezifikationen - nicht durchgängig nachweisbar ist.

Die systemanalytischen Eigenschaften weiterer Klassen phylogenetischer Rekonstruktionsverfahren (distanzbasierte Rekonstruktionsverfahren ohne Modellspezifikation; Verfahren der sparsamsten Rekonstruktion, *parsimony*; Enkapsis, *compatibility*) sind in Anhang 4 dargestellt.

Die verbleibende Unsicherheit der phylogenetischen Verfahren aus systemanalytischer Sicht zeigt sich offensichtlich auch in der Tatsache, daß häufig (auch in dieser Arbeit) auf gleiche Datensätze unter derselben Fragestellung eine vergleichende Anwendung mehrerer phylogenetischer Methoden, die in größere Programmpaketen bereitgestellt werden, realisiert wird. Dabei ist aus systemanalytischer Sicht insbesondere unbefriedigend, daß nicht wenige Autoren die Vertrauenswürdigkeit des Endergebnisses nach dem *consensus tree*-Verfahren (SWOFFORD et al. 1996) aus den Einzelergebnissen postulieren. Nach den in dieser Arbeit angestellten, grundsätzlichen Überlegungen zur phylogenetischen Rekonstruktion erscheint aus systemanalytischer Sicht nur ein solches Verfahren letztlich sinnvoll, das die enkapsische Zerlegung einer Menge von OTUs auf der Basis der elementaren phylogenetischen Beziehung, der Verwandtschaftsbeziehung zwischen jeweils drei OTUs, erlaubt. Die Entwicklung eines solchen phylogenetischen Rekonstruktionsverfahrens ist dringend zu empfehlen.

4.4 Gefahrenpotential des Verlustes genetischer Variation durch forstliche Auswahlvorgänge (Betriebsarten und -formen, Pflegemaßnahmen)

Im forstgeschichtlichen Rahmen hat der Mensch in den Wäldern stets eine zielorientierte Holznutzung verfolgt. In Abhängigkeit der jeweiligen sozio-ökonomischen und technischen Bedingungen erfolgte die Auswahl der zu nutzenden Bäume nach unterschiedlichen Zielmerkmalen (z. B. Fertilität, Qualität). Dies rechtfertigt eine Auseinandersetzung mit möglichen genetischen Folgen dieser forstlichen Auswahlvorgänge.

4.4.1 Positive und negative phänotypische Selektion: Differentielle Entnahme nach Zielmerkmalen

Forstwirtschaftliche, bestandesbezogene Maßnahmen als künstliche, phänotypisch gerichtete Viabilitätsselektion auf die vorhandenen genotypischen Strukturen (vgl. RAJORA 1999) gehen prinzipiell

mit **positiver** und/oder **negativer** selektierender Wirkung auf Waldbaum-Populationen einher. Der Bezug auf die Eigenschaften einer solchen Selektion („positiv“ und „negativ“) ergibt sich im Hinblick auf die forstwirtschaftlich angestrebten Zielmerkmale (v. a. Parameter der Wüchsigkeit und Stammqualität).

Positive Selektion: Entnahme ungeeigneter (nicht dem Zielmerkmal entsprechender) Typen; sie bedingt eine relative Zunahme der geeigneten Typen.

Negative Selektion: Entnahme der geeigneten Typen mit der Folge einer relativen Abnahme geeigneter Typen.

Die verschiedenen Formen der „Vornutzung“ (Pfleßmaßnahmen wie Läuterung, Durchforstung) stellen regelmäßig positive Selektionsvorgänge dar. Die eigentlich angestrebte **Nutzung der Träger von Zielmerkmalen** (Endnutzung, Zielstärkennutzung) bedeutet dagegen eine negative Selektion.

Voraussetzung dauerhafter evolutionärer Auswirkung dieser Selektionsformen ist die genealogische Kontinuität der behandelten Bestände (wiederholte Generationen der Population bzw. des Bestandes infolge Naturverjüngung sowie Saat/Pflanzung aus bestandeseigenem Vermehrungsgut). Das potentielle Ausmaß evolutionärer Auswirkungen ergibt sich gemäß dem Umfang, in welchem die Individuen bis zum Zeitpunkt ihrer Selektion (Entnahme) zur Nachkommenschaft der Population beigetragen haben. Die Bedeutung der Heritabilität der Zielmerkmale und deren Vererbungsmodus werden in Kap. 4.4.4 aufgegriffen.

Der **Fortbestand der genetischen Information des geeigneten Typs** ist in einer Population im allgemeinen dann nicht gefährdet, wenn

1. das Ausmaß positiver Selektion dasjenige negativer Selektion überschreitet, und
2. bis zur Nutzung (Entnahme) des geeigneten Typs dieser ausreichend reproduziert (Bewahrung ausreichender Repräsentanz der gesamten genetischen Variation in der Population).

Da beide Selektionsformen (im Laufe des Bestandeslebens) immer gemeinsam zur Anwendung kommen, darf ihr Ausmaß in der Summe gewisse Grenzwerte nicht überschreiten, um einer zu starken Reduktion der zukünftig reproduktionseffektiven Populationsgröße vorzubeugen.

Diese Sichtweise legt nahe, Auswirkungen forstlicher (selektiver) Maßnahmen auf die genetische Variation beurteilen zu können durch:

1. das Verhältnis zwischen positiver und negativer Selektion (Anzahl entnommener Individuen sowie deren reproduktivem Erfolg) sowie
2. die Auswirkungen auf die reproduktionseffektive Populationsgröße.

4.4.2 Betriebsarten und -formen

Betriebsart Hochwald

Zielmerkmale: Qualität, Wüchsigkeit (Vitalität), (Stabilität, Abstand).

a) Schlagweiser Hochwald mit Naturverjüngung (z.B. Schirmschlag)

- Vornutzung durch Entnahme der nicht zielgemäßen Bestandesmitglieder (positive Selektion).

- Selektionsform in der Endnutzungs- und Verjüngungsphase: Die verbliebenen Bestandesmitglieder können einer negativen Selektion dadurch unterliegen, daß die den Zielmerkmalen besonders entsprechenden Mitglieder *als erste entnommen* werden und damit die Gefahr besteht, daß diese den *geringsten Beitrag zur Verjüngung* liefern. Die zuletzt entnommenen Mitglieder des Altbestandes würden auf diese Weise einen überproportionalen Anteil an der Verjüngung stellen. Für diesen Aspekt läßt sich eine historische Trendverschiebung feststellen, indem v.a. durch die Anwendung der Zielstärkennutzung (Element des Plenterwaldes) in Wäldern mit altersklassenweisem Aufbau (also ohne plenterwaldtypische Bestandesstrukturen) im Waldbau zunehmend Bedeutung gewinnt. Daneben wird die für die aufeinanderfolgenden Jahre der Verjüngung maßgeblichen *reproduktionsineffektiven Populationsgröße* schrittweise verringert (Altersklassen räumlich getrennt). Verjüngung auf nicht zur Endnutzung vorgesehenen Flächen bleibt im Rahmen der weiteren Bestandesbehandlung i.d.R. unberücksichtigt.
- Die potentielle reproduktionseffektive Populationsgröße kann darüber hinaus durch Mangel an Vertikal-Strukturen (Einschichtigkeit) und weitständige Bestandesbehandlung (geringe Stammzahlhaltung) weiter abgesenkt werden. Beteiligt an der Reproduktion ist bei Gleichaltrigkeit lediglich ein einziges selektives Stadium (ontogenetische Phase).

b) Plenterwald

- Das Ausmaß positiver Selektion ist abhängig von der Bestandesstruktur (Plenter-Gleichgewicht). Negative Selektion erfolgt im Rahmen der Zielstärkennutzung. Eine ausreichende Verjüngung vor Entnahme der geeigneten Typen ist aufgrund variierender Bestandesstrukturen wahrscheinlicher als bei altersklassenweisen Bestandesstrukturen.
- Über die Jahre bleibt die reproduktionseffektive Populationsgröße aufgrund überlappender Generationen (zeit-räumliche Einheit der Alterklassen) annähernd gleich.

Betriebsart Niederwald

- Besondere Zielmerkmale: Ausschlagfähigkeit, Schnellwüchsigkeit.
- Selektionsform: Ausschließlich positive Selektion (Ersatz/Verdrängung nicht ausreichend ausschlagfähiger und/oder langsamwüchsiger Individuen). Sofern das Reproduktionsalter nicht erreicht wird, ohne evolutionäre Konsequenzen (vegetative Verjüngung bei Umtriebszeiten von 10 bis max. 30 Jahren).
- Besonderer Aspekt der genealogischen Kontinuität: Dauerhafter Erhalt („Einfrieren“) genotypischer Strukturen durch vegetative Verjüngung.

Betriebsart Mittelwald

- Besondere Zielmerkmale: a) Hauschicht: vgl. Niederwald; b) Oberholz (aus Stockausschlag, Pflanzung oder Naturverjüngung): Mastertrag (Fruktifikation, Kronenform).
- Selektionsform: Zur Hauschicht vgl. Niederwald (Ersatz aus Naturverjüngung des Oberholzes); Oberholz: Unter dem Vorrang der Mastnutzung gegenüber Holzerzeugung überwiegt positive Selektion (geringe Bestandesdichte für Kronenausbildung erforderlich; Absenken der intraspezifischen Konkurrenz); Zielmerkmal positiv korreliert mit der Wahrscheinlichkeit für reproduktiven Erfolg (Reproduktionsanteil).
- Reproduktionseffektive Populationsgröße (N_e): Sofern Individuen aus der Hauschicht nicht an der Reproduktion beteiligt sind, ist N_e gegenüber dem Schlagweisen Hochwald abgesenkt (systemimmanente, geringe Bestandesdichte im Oberholz), allerdings sind infolge der

manente, geringe Bestandesdichte im Oberholz), allerdings sind infolge der Ungleichaltrigkeit des Oberholzes (überlappende Generationen) verschiedene selektive Stadien beteiligt.

4.4.3 Forstliche Auswahl in der Bestandespflege (Läuterung, Durchforstung)

Innerhalb der Bestandesentwicklung im Vorfeld der Verjüngung werden die Eigenschaften der verbleibenden Bäume durch die *Konkurrenzsituation in Jungbestandsphasen* und durch die *Durchforstungsweise* bestimmt.

Die weitgehende Einschichtigkeit (Gleichaltrigkeit) des Jungwuchses im schlagweisen Hochwald führt zu starker *intraspezifischer Konkurrenz* mit der Folge einer *Selektion auf beschleunigten Höhenwuchs*. Letzteres ist ein forstliches Zielmerkmal, welches allerdings durch die Schaffung einschichtiger Bestände allein noch nicht Gegenstand positiver oder negativer Selektion ist. Erst wenn die Förderung des Höhenwachstums unterschiedlich ausfallen sollte, können natürliche oder künstliche Bestandesabgänge selektiv stattfinden. Diese Abgänge bestehen überwiegend aus im Wachstum zurückgebliebenen Individuen, so daß die damit einhergehende Selektion als positiv einzustufen ist. In Mischbeständen droht bei fehlender zeitlicher und/oder räumlicher Verteilung der Verjüngung infolge interspezifischer Konkurrenz zwischen den beteiligten Baumarten Entmischung.

Pflegeeingriffe (Läuterungen und Durchforstungen) dienen der gezielten Reduktion der Populationsgröße, der Auswahl und Förderung derjenigen Kollektive von Bestandesmitgliedern, die dem Zieltyp besonders entsprechen (dies führt zu dem in der Verjüngungsphase verbliebenen Genbestand auf Bestandesebene) und der Steuerung der vertikalen und horizontalen Bestandesstrukturen (u.a. Dichte, Mischung, soziologische Differenzierung).

Die in jungen Bestandesaltern angewendeten *schematischen Pflegeverfahren* (Reihenentnahmen) stellen lediglich *selektionsneutrale Reduktionen der Bestandesdichten* dar.

Merkmal *selektiver Pflegeeingriffe* ist dagegen eine *gerichtete Entnahme von Bestandesmitgliedern nach ihren individuellen Eigenschaften*. Im Laufe der Bestandespflege wird dasjenige Kollektiv von Bestandesmitgliedern ausgewählt, das dem Zieltyp besonders entspricht. Dieses ausgewählte Kollektiv stellt in der Folge bei der Bestandesverjüngung den verbliebenen Genbestand auf Bestandesebene dar. Grundsätzlich wirken derartige Pflegeeingriffe als *künstliche, phänotypisch gerichtete Viabilitätsselektion* auf die vorhandenen genotypischen Strukturen in dem Maße, in dem diese Merkmale genetisch kontrolliert werden (Heritabilität). Darüber hinaus wird der natürlich ablaufende Selektionsprozeß insbesondere dann modifiziert, wenn die Zielmerkmale Vitalität und Qualität der jeweils verbleibenden Individuen negativ korrelieren („Protzenaushieb“).

Pflegeeingriffe stellen Maßnahmen der **positiven Selektion** dar. Die Stärke dieser positiven Selektion bis zur Bestandesverjüngung wird im Rahmen des Durchforstungsregimes unterschiedlich gestaltet.

- **Starke positive Selektion:** Konsequente Negativauswahl (d.h. dem Zieltyp, v.a. in der Höhenwuchsleistung bzw. bestandessoziologischen Stellung und Stammqualität, nicht entsprechende Individuen). Dies ist insbesondere bei der *starken Niederdurchforstung*, die auch zur Ausbildung

einschichtiger Bestände führt, sowie bei *Pflegeregimen mit früher Festlegung der Z-Bäume* der Fall.

- **Eingeschränkte positive Selektion:** Infolge der Beschränkung auf die Entnahme von Individuen in der herrschenden Bestandesschicht bei der *Hochdurchforstung*. Durch die angestrebte Ausbildung eines Zwischen- und Unterstandes (Vertikalstruktur) bleiben hier insbesondere wuchsunterlegene Individuen (länger) erhalten. Dasselbe gilt auch für Pflegeregime mit beschränkter Intensität (Durchforstungsstärke), die das *Z-Baum-Anwärter-Prinzip* verfolgen.

4.4.4 Gerichtete oder stabilisierende Selektion?

Voraussetzung für direkte genetische Auswirkung selektiver, forstlicher Eingriffe ist, daß die Variation der selektierten Zielmerkmale genetisch kontrolliert ist (Heritabilität).

Dann bestimmt der *Vererbungsmodus* (der Weitergabe- und Genwirkungsmodus des Merkmals) darüber, ob die Selektion gerichtet oder stabilisierend wirkt.

Gerichtete Selektion eines Zielmerkmals: Die angestrebte Ausprägung des Merkmals (Zieltyp) wird überwiegend bedingt durch *homozygote Besetzung der beteiligten Genloci*. Folge: Verlust der genetischen Polymorphismen an den beteiligten Loci und Verringerung der Merkmalsvariation im Laufe der Generationen.

Stabilisierende Selektion bei überwiegend heterozygoter Besetzung der den Zieltyp bestimmenden Genloci hat dagegen eine dauerhafte Erhaltung der genetischen Polymorphismen als auch der Merkmalsvariation zur Folge.

4.5 Wild und Jagd – ökosystemare Zusammenhänge

4.5.1 Problemstellung

Der Waldvegetation kommt funktionell die Primärproduktion im Waldökosystem zu. Es stellt sich die Frage, wozu darüber hinaus Pflanzenfresser (Herbivore) und deren Räuber (fleischfressende Prädatoren, Carnivore) im System benötigt werden bzw. welche unverzichtbaren Funktionen ihnen zukommen. Welche ökosystemare Rolle spielt die Jagd durch den Menschen, und welche Einflüsse hat sie historisch entfaltet (vgl. Anhang 1)?

4.5.2 Ökosystemare Selbstregulation der Stetigkeit von Nährstoffkreisläufen durch obligatorische Abhängigkeiten der funktionellen Ebenen

Ökosystemar sind Herbivore und Carnivore wesentlich für die *Stabilisierung der Nährstoffkreisläufe*, deren *Stetigkeit* die Voraussetzung für eine dauerhafte Existenz der Primärproduzenten ist. Störungen wirken sich in Unstetigkeiten der Nährstoffkreisläufe aus. Alle Reaktionen, welche das Auftreten solcher Unstetigkeiten verhindern, können als stabilisierend angesehen werden. Die Stabilisierungen wirken Störungen entgegen und erhalten letztlich das gesamte System.

Die Funktion der Herbivoren

Herbivore werden benötigt, um die Stetigkeit der Stoffkreisläufe - unabhängig von der Geschwindigkeit dieser Kreisläufe - zu sichern (Ausgleichsfunktion), indem Pflanzen nicht erst nach deren Tod, sondern bereits zeitlich gestreckt, während der gesamten Lebensspanne anteilig wieder den Stoffkreisläufen zugeführt werden (Stützungs- und Pufferfunktion neben den Reduzenten, Makro- und Mikrozersetzern, zur Schließung der Stoffkreisläufe). Anderenfalls wäre es grundsätzlich möglich (bei begrenztem Nährstoffangebot), daß aufgrund des zunehmenden Abbaues des Nährstoffvorrates und der Bindung von Nährstoffen in der lebenden Pflanzendecke durch die Verzögerung der Nährstoffrückführung Verjüngungsprozesse nicht mehr ablaufen können und dies ebenfalls zu Entkopplungen (Unstetigkeiten) führt. Die Wirkung der Herbivoren besteht also einerseits in der permanenten Rückführung der Nährstoffe in den Nährstoffvorrat und damit zu einer gleichmäßiger verfügbaren Nährstoffbasis für die Primärproduzenten, andererseits in einer Einschränkung ihrer Vermehrungsmöglichkeiten.

Die Funktion der Carnivoren

Grundsätzlich besteht jedoch die Gefahr der Ressourcen-Übernutzung durch Herbivore. Durch eine unregelmäßige Vermehrung der Herbivoren (Überschießen) könnte die Existenz der Primärproduzenten gefährdet werden. *Carnivore* - ihrerseits ohne direkte Nutzungsbeziehung zu den Primärproduzenten - sind in einem rückgekoppelten Selbstregulationsmechanismus einerseits Kontrolleure der Bestandesdichte der Pflanzenfresser, andererseits in ihrem eigenen Vorkommen von deren Populationsdynamik vollständig abhängig. Weitere regulierende Systemelemente, z.B. Hyper-Carnivore, sind für den Systemerhalt deshalb nicht erforderlich.

Dieses ökosystemare Selbstregulationssystem ermöglicht im Wege obligatorischer Abhängigkeiten seiner funktionellen Ebenen letztlich die Stetigkeit der Nährstoffkreisläufe und sichert damit über die Rückkopplungsmechanismen die Existenz von Primärproduzenten, Herbivoren und Carnivoren in Zeit und Raum.

4.5.3 Anthropogene Störung der waldökosystemaren Selbstregulation

Das Selbstregulationssystem von Waldökosystemen wurde jedoch anthropogen stark gestört. Die Bejagung und letztlich Ausrottung der obligaten, carnivoren Prädatoren der Pflanzenfresser Reh- und Rotwild (Wolf, Luchs, Bär) führte im Verbund mit anderen Einflußfaktoren (z.B. Randlinienvermehrung in Landschaft, jagdliche Hege) zur Übervermehrung dieser Pflanzenfresser (OTTO 1994). Damit wurde der systemimmanente, selbstregulatorische Mechanismus durch Ausschaltung einer funktionellen Ebene stark modifiziert. Die Übervermehrung (vgl. Anhang 1) führte zu einem verstärkten Verbißdruck auf die Primärproduzenten, deren Zusammensetzung und Regeneration bis heute gestört wird.

4.6 Autochthonie: Begriff und populationsgenetische Implikationen

In forsthistorischem Kontext kam es bereits ab dem 14./15. Jh. zu einem ausgedehnten Saat- und Pflanzguthandel und -transport, insbesondere im Zusammenhang mit der Begründung von Nadelholz-

beständen, so daß viele der heutigen Waldbaumpopulationen nach anthropogener Verfrachtung ihre Standorte erst in erster oder zweiter Generation bestocken (z. B. IMMEL 1933, KREMSER 1984; vgl. Anhang 1). In Anbetracht dieser starken forsthistorischen Einflüsse auf die Verbreitung bzw. Kontinuität von Waldbaumpopulationen kommt heute dem Begriff der Autochthonie im Waldbau und der Erhaltung forstlicher Genressourcen große Bedeutung zu (ANONYMUS 1979; BEHM et al. 1997). Bislang mußten verlässliche Nachweise der Autochthonie von Waldbaumpopulationen im Rahmen gezielter, intensiver forsthistorischer Recherchen (vgl. z. B. BÜRGI 1998, PFÜLLER & GÜRTH 1996; SCHAAL 1994) oder auch kombinierter forsthistorisch-pollenanalytische Verfahren (z. B. KRAL 1991) erfolgen.

Der Begriff der Autochthonie wird im allgemeinen als *Bodenständigkeit* (am Standort entstanden) aufgefaßt. Eine diese Grundauffassung widerspiegelnde Begriffsdefinition, welche die präzise Ableitung populationsgenetischer Auswirkungen von Autochthonie ermöglicht, scheint bislang jedoch nicht formuliert worden zu sein. Von einer solchen operationalen Definition darf erwartet werden, daß sie hilft, die Entwicklung von effizienten Indikatoren der Autochthonie zu erleichtern.

4.6.1 Definition

Autochthonie: Angepaßtheit einer Population an regelmäßig auftretende Umweltbedingungen. Die Forderung der Regelmäßigkeit von Umweltbedingungen ist zumeist nur unter örtlicher Konstanz der Population erfüllbar.

4.6.2 Erläuterung der Definition

Bodenständigkeit bezieht sich auf örtliche Besonderheiten, auf welche sich Populationen über lange Zeit eingerichtet haben. Diese Besonderheiten bestehen in den an diesem Ort regelmäßig auftretenden Umweltbedingungen, denen die Populationen ausgesetzt sind. Zur Regelmäßigkeit zählen neben zeitlich konstanten oder sich konstant wiederholenden Bedingungen auch chaotisch variierende, solange sich die Variation in hinreichend engen Grenzen hält. Letztendlich äußert sich hierin eine gewisse *Vorhersagbarkeit* der Bedingungen.

Diese Vorhersagbarkeit der Umweltbedingungen ist eine entscheidende Voraussetzung für die Entwicklung von Mechanismen, welche der *Streßverringering* und damit einer Verringerung der Beeinträchtigung von Lebensfunktionen auf Populationsebene dienen. Angepaßtheit ist dann erreicht, wenn die verbliebene Beeinträchtigung ein unbegrenztes Überleben der Population unter ihren regelmäßigen Umweltbedingungen ermöglicht. Je umfangreicher einer Population die Entwicklung von Mechanismen der Streßverringering gelingt, umso höhere Angepaßtheit an ihre Umweltbedingungen hat sie erreicht.

4.6.3 Wie kann Autochthonie entstehen?

Anpassung durch Streßverringering auf Populationsebene ist nur evolutionär (über Generationen) möglich. Das Erreichen des Ziels der Angepaßtheit kann dann mit der weitgehenden Abwesenheit von

Streß festgestellt werden. Der in diesem Sinne erfolgreiche Prozeß der Anpassung setzt verlässliche Zielvorgaben und damit Regelmäßigkeit (also Vorhersagbarkeit) der Umweltbedingungen voraus. Anpassung an sich unbegrenzt chaotisch verhaltende (und damit völlig unvorhersagbare) Umweltbedingungen ist nicht möglich. Die Rate sich regelmäßig verändernder Umweltfaktoren ist ebenfalls eine Umweltbedingung. Eine zunehmende Geschwindigkeit der Veränderung kann nämlich zu einem *adaptiven Nachlauf* (adaptive Diskrepanz resultierend aus dem Verhältnis zwischen der Geschwindigkeit der Umweltveränderung und der Anpassungsgeschwindigkeit) führen, der das Erreichen von Angepaßtheit dauerhaft verhindert (Überforderung der Anpassungsmechanismen). Als Beispiel hierfür kann die global beschleunigte Klimaerwärmung herangezogen werden, die eine gerichtete Veränderung bewirkt, welche Dauerstreß infolge anhaltenden Anpassungsdefizits verursacht (permanenter adaptiver Nachlauf und damit Verlust der Autochthonie).

4.6.4 Welche Beziehung besteht zwischen Autochthonie und Stabilität?

Angepaßtheit, also die weitgehende Abwesenheit von Streß und der damit verbundenen Beeinträchtigungen bestimmter Lebensfunktionen, ist zum einen eine wichtige Bedingung für die *Regenerationsfähigkeit* und damit die Widerstandsfähigkeit gegenüber *Störungen*¹⁹. Voraussetzung für Regenerationsfähigkeit ist natürlich die *Intaktheit des genetischen Systems*. Autochthonie erhöht folglich die Stabilität von Populationen gegenüber Störungen.

Zum anderen stellt sich die Frage der Bedeutung von Autochthonie für zukünftig sich über reine Störungen hinaus verändernde Umweltbedingungen. Die hierfür benötigte evolutionäre Anpassungskapazität²⁰ würde unter den regelmäßigen Umweltbedingungen als genetische Last (suboptimale Varianten unter den gegebenen Umweltbedingungen) wirken. Kann also Autochthonie die Fähigkeit erhöhen, genetische Last zu ertragen und somit die Verfügbarkeit zukünftig anpassungsrelevanter, genetischer Information zu sichern? Die Antwort ist offensichtlich positiv, wenn nicht der höchst unwahrscheinliche Fall eintritt, daß die als adaptive Last wirkenden Gene zugleich auch das Streß-Niveau des genetisch unbelasteten Populationsteils drastisch erhöhen. Somit erhöht Autochthonie auch die Stabilität einer Population gegenüber dauerhaften Veränderungen der regelmäßigen Umweltbedingungen.

¹⁹ *Störungen* sind außenbürtige Einwirkungen auf ein System, die zum einen nur auf den Systemzustand gerichtet sein können und in diesem Falle die Rückkopplungsmechanismen des Systems nicht modifizieren. Bei nicht zu starken Störungen ist deshalb immer eine Rückkehr zum Ausgangszustand möglich. Zum anderen können vorübergehend wirkende Störungen auch die Rückkopplungsmechanismen beeinträchtigen, ohne sie zu modifizieren. Nach Abklingen der Störung verschwindet die Beeinträchtigung. Übermäßige Störungen können allerdings die Rückkopplungsmechanismen und folglich die Systemintegrität zerstören (Populationsextinktion). Folglich steigt die Angepaßtheit an die regelmäßigen Umweltbedingungen in dem Ausmaß, in welchem Störungen ohne wesentliche Beeinträchtigung der Systemintegrität stattfinden können.

²⁰ Außenbürtige Einwirkungen, welche die Rückkopplungsmechanismen des Systems modifizieren, stellen *Fremdregulationen* dar. Die damit einhergehenden Zustandsveränderungen können nicht mehr rückgängig gemacht werden. Fremdregulation (Änderungen in den regelmäßigen Umweltbedingungen) erfordert *Anpassungsfähigkeit*, um bei modifizierten Rückkopplungsmechanismen die Systemintegrität aufrecht zu erhalten und damit Angepaßtheit an die veränderten Einwirkungen zu erreichen. Anpassungsfähigkeit bzw. Anpassungskapazität findet sich im Ausgangszustand des Systems sowie in den von der Modifikation nicht betroffenen Komponenten der Rückkopplungsmechanismen.

Damit gelangt man schließlich zu der Frage, welche Faktoren (über die Autochthonie hinaus) die aktive *Erhaltung evolutionärer Anpassungskapazität* gewährleisten. Hier sind vor allem *Metapopulationsstrukturen* mit ihren charakteristischen Aufteilungen des Genflusses innerhalb und zwischen Teilpopulationen von entscheidender Bedeutung. Genfluß wird einerseits durch die Ausbreitungsmechanismen (Emigration) von Populationen ermöglicht. Andererseits zügeln spezielle Mechanismen der Isolation (begrenzte Migrationsfähigkeit, Asynchronie der Geschlechtsreife, partielle Inkompatibilitäten etc.) den freien Genfluß. Auf diese Weise entsteht als Teil des genetischen Systems ein balanciertes *Genflußsystem*, welches die Voraussetzungen für eine lokale genetisch adaptive Differenzierung unter hinreichend geringer genetischer Belastung und damit letztlich für die Entwicklung von *differenzierter Autochthonie* (an unterschiedliche Bedingungen angepaßte Populationen) schafft.

Differenzierte Autochthonie in Kombination mit einem balancierten Genflußsystem stellt sich nun als ein wesentlicher Mechanismus für die Erhaltung evolutionärer Anpassungskapazität sowohl in jeder einzelnen Population als auch in der Metapopulation als Ganzes dar. Darüber hinaus verringert eine derart organisierte Metapopulation das Ausmaß genetischer Last gegenüber einer einzigen, nicht differenzierten Population, ohne dadurch evolutionäre Anpassungskapazität einzubüßen.

4.6.5 Welche Faktoren führen zum Verlust von Autochthonie?

- Abbruch der räumlichen genealogischen Kontinuität (Extinktion durch Kalamitäten, Kahlschlag, interspezifische Konkurrenz u.a.),
- künstliche Bestandesverjüngung (mit nicht autochthonem Saat-/Pflanzmaterial),
- Verlust der Angepaßtheit im Fall nicht vorhersehbarer Umweltveränderungen (Überschreiten des Pufferungsbereichs, gerichtete Veränderungen),
- genetische Überfrachtung (Hybridisierung mit benachbarten nicht autochthonen oder adaptiv differenzierten Populationen bei nicht ausreichender Inkompatibilität).

4.6.6 Wie kann Autochthonie festgestellt werden?

Angesichts der elementaren Bedeutung der Autochthonie für die Stabilität von Populationen erhält die Beurteilung der Autochthonie konkreter Populationen große Bedeutung. Aus den Erläuterungen zur Definition und den Eigenschaften der Autochthonie leiten sich als wesentlich zu beurteilende Aspekte (i) die Regelmäßigkeit der Umweltbedingungen, (ii) die Dauer ihrer Wirkung und (iii) das erreichte Ausmaß an Angepaßtheit (bzw. Streßfreiheit) ab. In vollem Umfange ist natürlich keiner dieser Aspekte zu beurteilen. Allerdings lassen sich die notwendigen populationsgenetischen Folgen von Autochthonie kennzeichnen und zur Beurteilung heranziehen.

Der dritte Aspekt der Bodenständigkeit - der ja immer von den beiden anderen Aspekten abhängt - ist besonders stark von dem Ausmaß der Abstimmung der anpassungsrelevanten Merkmale aufeinander geprägt. Die hierfür notwendige genomische Reorganisation kann unterschiedliche Zeiträume erfordern. Unter regelmäßigen Umweltbedingungen kann jedoch zumindest davon ausgegangen werden, daß das Maß der Abstimmung - und damit die Angepaßtheit - kontinuierlich mit der Zeit zunimmt.

Entsprechend darf die Herausbildung charakteristischer genomischer Assoziationen (ZIEHE 1998) erwartet werden, die sich in der Zeit nur noch unwesentlich verändern. Zur Überprüfung können Multilocus-Untersuchungen mit speziellen Assoziationsmaßen (GREGORIUS 1998b) in aufeinanderfolgenden Generationen oder auch ontogenetischen Phasen (Altbestand-Saatgut-Sämling-Keimling-Jungwuchs) eingesetzt werden. Solche *Charakteristika der genomischen Assoziation* bieten sich also als *strukturelle genetische Indikatoren* für Autochthonie an.

Die Beurteilung des zweiten Aspektes der Bodenständigkeit, welche vor allem die für Anpassungsprozesse an regelmäßige Umweltbedingungen verfügbare Zeit betrifft, muß sich mit der Rekonstruktion des Zeitpunktes befassen, zu welchem die Population begründet wurde. Abgesehen von rezenten Begründungen (für die Autochthonie ohnehin nicht vorliegen kann) sind absolute Zeitangaben, etwa anhand geeigneter Fossilien, kaum jemals möglich. Datierungsversuche sind daher vornehmlich auf relative Angaben beschränkt, welche sich aus dem Vergleich zwischen Populationen ergeben. Die Feststellung eines größeren Alters einer Population im Vergleich zu einer anderen ist wiederum nur sinnvoll, wenn sich zwischen den Populationen Abstammungsverhältnisse rekonstruieren lassen. Hier kann auf die Prinzipien der *phylogenetischen Rekonstruktion* mit einer reichen Palette von Verfahren zurückgegriffen werden (vgl. Kap. 4.3 und Anhang 4).

Dabei steht in Mitteleuropa die postglaziale Rückwanderungsgeschichte der Waldbaumarten im Vordergrund, da die Wiederbesiedlung als primäre Referenz der Autochthonie in Zeit und Raum herangezogen werden muß. Der Bezug zur phylogenetischen Rekonstruktion wird deutlich, wenn die postglaziale Rückwanderung als eine in Zeit und Raum genealogisch kontinuierliche Abfolge von sich verzweigenden Populationen betrachtet wird. Vergleiche der geographischen Lage von Populationen mit ihren Positionen innerhalb der rekonstruierten Abstammungsverhältnisse (im Phylogramm, Zugehörigkeit zu monophyletischen Gruppen) können sowohl relative Ausmaße als auch Störungen der Autochthonie offenlegen. Hierdurch werden also *historisch genetische Indikatoren* der Autochthonie verfügbar (vgl. Kap. 4.3).

Mit der Analyse von Charakteristika der genomischen Assoziation und der phylogenetischen Rekonstruktion stehen damit zumindest zwei effiziente populationsgenetische Werkzeuge für die Beurteilung der Autochthonie zur Verfügung.

4.7 Ausbreitung von Waldbaumarten und Stabilität von Waldökosystemen

4.7.1 Einflüsse auf Ausbreitung in der Wald- und Forstgeschichte

Im Hinblick auf die Ableitung von Handlungsempfehlungen für die Steuerung von Waldökosystemen in Anbetracht prognostizierter Klimaänderungen (LINDNER 1999) kommt der Frage, inwieweit Gleichgewichtszustände zwischen der Vegetation und dem Klima postuliert werden können, große Bedeutung zu.

Paläobotanische Untersuchungen im mitteleuropäischen Raum ermöglichen die Darstellung des Vordringens (Mengen Zunahme) bzw. Rückzugs (Ausdünnens) einzelner Taxa (vgl. Abbildung 17), wobei eine erhebliche raum-zeitliche Dynamik der Gehölzvergesellschaftung deutlich wird. Nach GLIEMEROTH (1995) muß ab dem Neolithikum von einem zunehmenden, überlagernden menschlichen Einfluß auf diese Veränderungen ausgegangen werden.

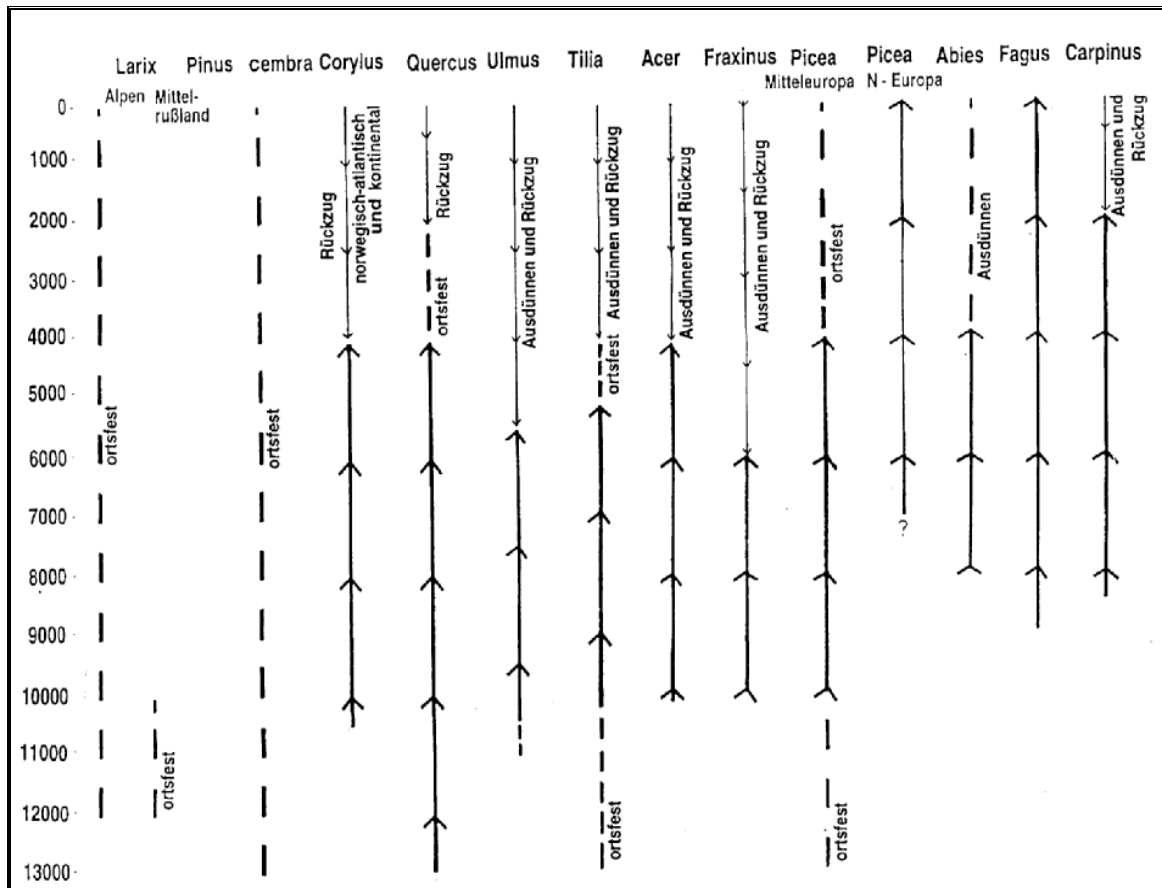


Abb. 17: Grundzüge der Arealveränderungen wichtiger Gehölzsippen im Spät- und Postglazial (aus: FRENZEL & GLIEMEROTH 1995).

FRENZEL & GLIEMEROTH (1995) vergleichen den Beginn des Auftretens kontinuierlicher Pollen-Nachweise von Baumgattungen an über 700 mitteleuropäischen Lokalitäten mit wichtigen globalen und regionalen Klimaschwankungen. Die Autoren kommen zu dem Schluß, daß es „keine klaren Beziehungen zwischen der Geschwindigkeit und Art der Ausbreitung einzelner Gehölztaxa und dem Klima während des Holozäns gegeben hat“. Die Autoren können nachweisen, daß die Übergänge von einem vorherrschenden Vegetationstyp zum nächsten offenbar viele Jahrhunderte bis mehr als ein Jahrtausend beanspruchten. Dieses Ergebnis deuten die Autoren im Sinne einer (sehr) eingeschränkten Bedeutung des Klimas für Veränderungen der Vegetation, deren Wirkung durch (nicht weiter ausgeführte) Regelmechanismen der Vegetation stark verzögert wurden. Dies legt den Schluß nahe, daß Aufbau und Verbreitung der größeren, flächendeckenden Waldvegetationstypen im Holozän v.a. von systeminternen ökologisch-genetischen Bestimmungsgründen, Einwanderungs- bzw. Ausbreitungsmöglichkeiten, Einwanderungszeiten und Lage der kaltzeitlichen Refugien stärker abhängig waren als vom Klima und seinen Veränderungen. Nach den in Abbildung 17 dargestellten paläobotanischen Befunden zeigt sich zudem, daß die Verbreitung der meisten europäischen Baumgattungen seit mehreren Jahrtausenden rückläufig ist und sich lediglich Fichte (*Picea*) und Buche (*Fagus*) weiterhin in Ausbreitung befinden.

Tabelle 14 zeigt für die wichtigsten Vertreter von Baumgattungen eine Auswahl ökologischer Faktoren, die im Rahmen der Einwanderungs- bzw. Ausbreitungsgeschichte von Bedeutung sind. Wesentliche Bestimmungsgründe für das autökologische Ausbreitungsvermögen dürften u. a. das Blühreifeal-

ter, Höchstalter, Verbreitungsvektoren von Pollen und Diasporen sowie die Standortansprüche darstellen. Für die telokratischen Baumgattungen (*Abies*, *Picea*, *Fagus*, *Carpinus*) kommt LANG (1994) auf dieser Grundlage zu dem Schluß, daß die Ursache ihrer nacheiszeitlichen Verbreitung - im Unterschied zur stärkeren Klimasteuerung bei den proto- und auch mesokratischen Baumgattungen - vorrangig ihre Ausbreitungsökologie ist. Im Fall der Buche als telokratischer Baumart wird somit deutlich, daß

- die Dauer zwischen der Einwanderung und der Durchsetzung (Massenausbreitung) an vielen Standorten besonders hoch ist,
- die rekonstruierte geringe Wanderungsgeschwindigkeit erhebliche Verzögerungen gegenüber den klimatisch möglichen Grenzen verursachte sowie
- die Ausbreitung durch die Mitwirkung des Menschen (Samentransport, Auflichten von Wäldern) - wie vermutlich auch im Fall anderer Baumarten mit genießbaren, größeren Samen - offenbar stark unterstützt wurde (FRENZEL, 1987; FRENZEL, 1993).

Abb. 18 stellt die ausbreitungsrelevanten anthropogenen Eingriffe in forsthistorischem Kontext (bis zum 18. Jahrhundert) dar. Nach BONN & POSCHLOD (1998) ist davon auszugehen, daß die Vielfalt der Waldnutzungen bis zur Einführung der geregelten, modernen Forstwirtschaft überwiegend günstige Bedingungen für die Ausbreitung aller Waldpflanzentypen bot. Die Durchsetzung der planmäßigen Forstwirtschaft - verbunden mit zunehmend reiner Hochwaldwirtschaft in altersklassenweisen Beständen, künstlicher Bestandesbegründung oder gesteuerter Naturverjüngung und Ausweitung von standortsfremden Fichten- und Kiefernwäldern auf über 50 % der Waldfläche (ELLENBERG 1986; MANTTEL 1990) - führte zu einer starken Beeinträchtigung der natürlichen waldökosystemaren Dynamik sowie einem drastischen Rückgang ausbreitungsrelevanter Prozesse (z. B. MALANSON & CRAINS 1997). Als Folge dieser Veränderungen im Verbund mit der beschränkten Ausbreitungsfähigkeit vieler krautiger Waldpflanzenarten können heute sogenannte „historisch alte Wälder“ durch deren Vorkommen indiziert werden (z. B. WULF 1994, 1997).

Faktoren des nacheiszeitlichen Einwanderungs- und Ausbreitungsverhaltens einiger wichtiger Baumarten in Mitteleuropa										
Gattung	Wichtige Arten	Stellung in der mitteleuropäischen Waldfolge	Klima-Ansprüche	Licht-Ansprüche	Verbreitung Pollen / Diasporen	Blühreife (a)	Höchstalter (a)	Wandergeschwindigkeit W (m/a)	Verbreitungssprünge V (km)	Menschliche Nutzung
Betula	<i>*pendula</i>	protokratisch	spätfrosthart, Pionier	Lichtholz	Wind, A	10-12/20-30	120	250-<2000	2,5-<20(3)	Brennholz
Pinus	<i>*sylvestris</i>	protokratisch	klimavag, Pionier	Lichtholz	Wind, A	10-20/30-40	500	1500	15-60(2)	Nutz- und Bauholz
Quercus	<i>robur</i> <i>petraea</i>	beide: mesokratisch	sommerwarm, subkontinental spätfrostempfindlich	beide: Licht- bis Halbschatt-holz	Wind, Z	30-60/80	500-1000	5-500	2,2-15(10-30)	beide: Bau-, Nutz- und Brennholz; Eichelmast, Gerbrinde
Fraxinus	<i>excelsior</i>	mesokratisch	spätfrostempfindlich	Halbschatt-holz	Wind, A	25/40	250-350	200-500	5-12,5	Nutzholz, Laubfutter
Picea	<i>abies</i>	telokratisch	frosthart	Halbschatt-holz	Wind, A	30-40/60-70	400	60-500	1,8-15	Bauholz
Abies	<i>alba</i>	telokratisch	spätfrostempfindlich	Schattkeimer, Schattholz	Wind, A	30 / 60-70	300-800	40-300	1,2-9(8)	Bauholz
Fagus	<i>sylvatica</i>	telokratisch	spätfrostempfindlich	Schattholz	Wind + Insekten, Z	40-50 / 60-80	600-900	175-350	7-14(10)	Nutzholz, Brennholz

Tab. 14: Auswahl wichtiger Faktoren des nacheiszeitlichen Einwanderungs- und Ausbreitungsverhaltens einiger wichtiger Baumarten in Mitteleuropa (verändert nach GLIEMEROTH 1995 und LANG 1994). Erläuterungen: * Pionierart (Blühreife < 20 Jahre). Verbreitungsmodus Diasporen: A Anemochor, Z Zoochor. Bei der Blühreife beziehen sich die Zahlen vor bzw. hinter dem Strich auf das Blühalter im Freiland bzw. im Bestand. Wandergeschwindigkeit W ist eine Funktion des Blühreifealters B und der Verbreitungssprünge V der Diasporen nach der Formel $W = V/B$. Aus dem bekannten Blühreifealter einer Art und ihrer empirisch ermittelten nacheiszeitlichen Wandergeschwindigkeit lassen sich dann die ehemaligen Verbreitungssprünge ableiten (rezente Beobachtungen in Klammern).

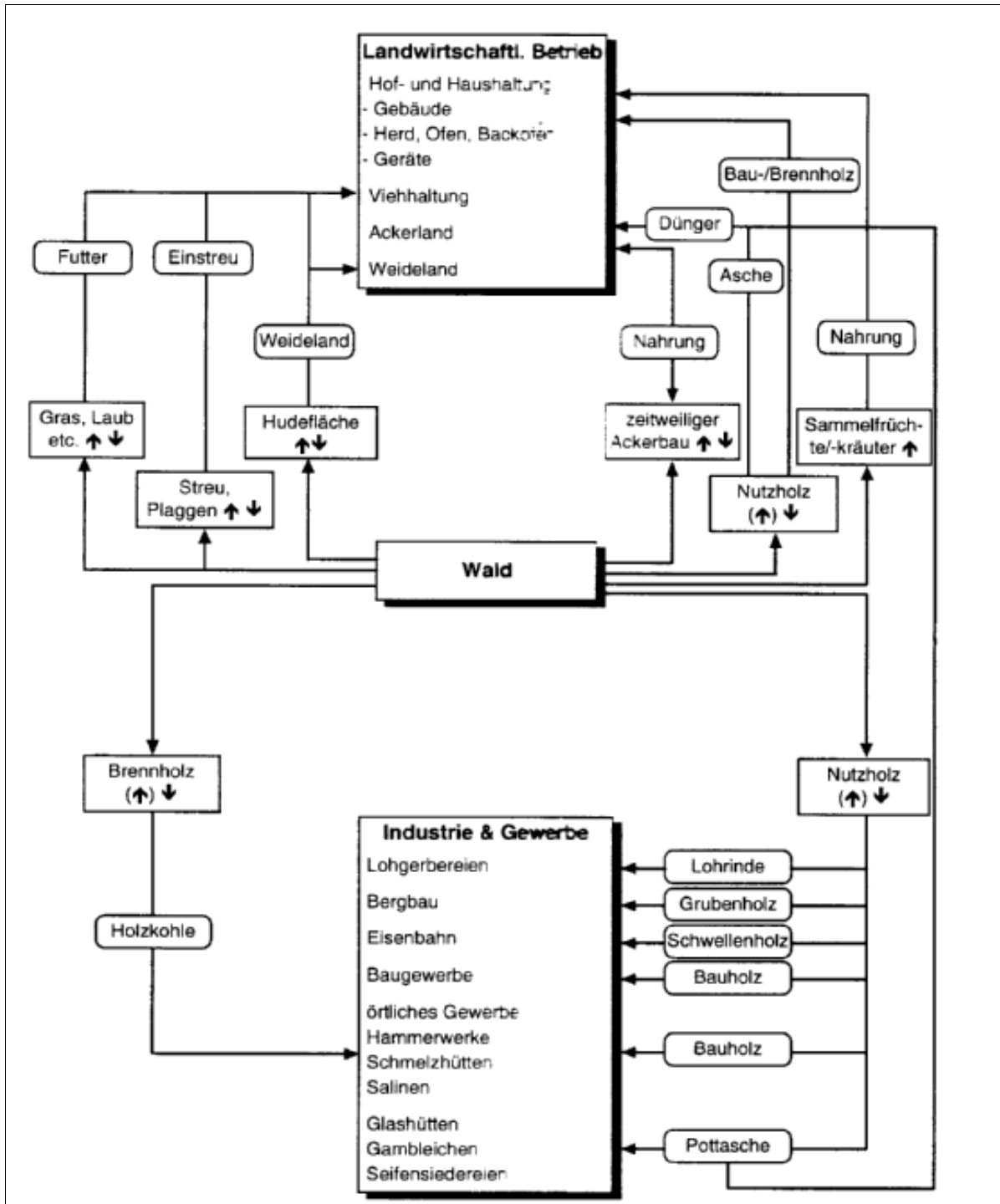


Abb. 18: Schematische Darstellung der Waldfunktionen bis zum 18. Jahrhundert (aus: BONN & POSCHLOD 1998, verändert nach SELTER 1995). ↑: Nutzungsform mit Ausbreitungsrelevanz; (↑): Nutzungsform mit vereinzelter, zufallsbedingter Ausbreitungsrelevanz (z. B. zufällige Diasporenverschleppung); ↓: Nutzungsform mit Bedeutung für die Etablierung.

4.7.2 Ökologisch-genetische Bedeutung von Ausbreitung

Ausbreitung beruht auf Genfluß (in haploider bzw. als Migration in diploider Phase im Pollen- bzw. Samenstadium), der als Mechanismus des genetischen Systems die raum-zeitliche Verbreitung genetischer Information bewerkstelligt. Genfluß zwischen Populationen sichert die Aquisition und damit

Verfügbarkeit genetischer Variation in der aufnehmenden Population als eine der Voraussetzungen für erfolgreiche Anpassungsprozesse (vgl. Kap. 3.2.3).

Ausbreitung bzw. Migration ist ein wesentlicher Faktor der Erhaltung evolutionärer Anpassungskapazität (GREGORIUS 1994). Von maßgeblicher Bedeutung sind hier die charakteristischen Aufteilungen des Genflusses innerhalb und zwischen Teilpopulationen unter Metapopulationsstrukturen. Genfluß wird einerseits durch die Ausbreitungsmechanismen (Emigration) von Populationen ermöglicht. Andererseits limitieren spezielle Mechanismen der Isolation (begrenzte Migrationsfähigkeit, Asynchronie der Geschlechtsreife, partielle Inkompatibilitäten etc.) den freien Genfluß. Auf diese Weise entsteht als Teil des genetischen Systems ein balanciertes Genflußsystem, welches die Voraussetzungen für eine lokale, genetisch adaptive Differenzierung unter hinreichend geringer genetischer Belastung und damit letztlich für die Entwicklung von an unterschiedliche Bedingungen angepaßte Populationen schafft.

Ein balanciertes Genflußsystem stellt sich damit als ein wesentlicher Mechanismus für die Erhaltung evolutionärer Anpassungskapazität sowohl in jeder einzelnen Population als auch in der Metapopulation als Ganzes dar. Darüber hinaus verringert eine derart organisierte Metapopulation das Ausmaß genetischer Last gegenüber einer einzigen, nicht differenzierten Population, ohne dadurch evolutionäre Anpassungskapazität einzubüßen. Neben der Reproduktion sind also Faktoren, die die Verbreitung genetischer Information (Genflusses innerhalb und zwischen Populationen) bewerkstelligen, eine wesentliche Determinante der waldökosystemaren Selbstregulation. Sie sichern die raum-zeitliche Verfügbarkeit genetischer Vielfalt für die Stabilisierung von Populationen und Arten gegenüber wechselnden adaptiven Anforderungen.

Wenn die Operationsbedingungen der Genflußmechanismen des genetischen Systems beeinträchtigt sind, werden adaptive Änderungen der genetischen Strukturen in Populationen erschwert (vgl. Kap. 3.2.3). Derartige Beeinträchtigungen sind im Zusammenhang mit der eiszeitlichen Verdrängung und Überdauerung in Refugien (z. B. Fragmentierung und starke, gerichtete Selektionsdrücke), aber auch im Zusammenhang mit der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung (z. B. Stop-and-Go-Verhalten, interspezifische Konkurrenz im Rahmen der mitteleuropäischen Waldfolge) nachweisbar (vgl. Kap. 4.1).

In forstgeschichtlichem Kontext sind neben der Reduktion und Fragmentierung der Waldfläche die waldbaulichen Maßnahmen zur Intensivierung der geregelten Forstwirtschaft (z. B. Konzentration auf wenige Hauptbaumarten, altersklassenweise Bewirtschaftung in getrennten Generationen, Begrenzung des Reproduktionszeitraumes, künstliche Bestandesbegründung, direkte oder indirekte Beeinträchtigung der Lebensbedingungen biotischer Vektoren) mit einer Beeinträchtigung der natürlichen raum-zeitlichen Dynamik in Waldökosystemen und somit einer Beeinträchtigung der balancierten Genflußsysteme vieler Waldbaumpopulationen verbunden. In Abhängigkeit von der Verbreitung und Reproduktions- bzw. Ausbreitungsökologie der mitteleuropäischen Baumarten muß also mit Beeinträchtigungen der Angepaßtheit und Erhaltung von Anpassungskapazität gerechnet werden. Darüber hinaus muß fraglich bleiben, ob mit der im Zusammenhang mit der Klimaerwärmung prognostizierte Zunahme der Bedeutung der Eiche in mitteleuropäischen Waldökosystemen (LINDNER 1999) ausreichende Anpassungsfähigkeit als Voraussetzung entsprechender Ausbreitungsvorgänge gegeben ist.

5. Integration bestandesgeschichtlicher Untersuchungen

Einen weiteren Bestandteil dieser Arbeit bilden bestandesgeschichtliche Recherchen, die im Rahmen der projektübergreifenden, interdisziplinären Untersuchungen und Auswertungen im o. g. Verbundforschungsprojekt (SCHOLZ & DEGEN 1999) erfolgten. Die zentrale Schnittstelle in diesem Verbundprojekt bildeten die beiden gemeinsamen Untersuchungsbestände, die Eichen-Buchen-Altbestände „Behlendorf“ (Stadtforstamt Lübeck, Betriebsbezirk Behlendorf, Unterabteilung 66b) und „Steinhorst“ (Kreisforsten Herzogtum Lauenburg, Revierförsterei Steinhorst Unterabteilung 143b). Um grundsätzlichen Fehleinschätzungen der in den übrigen Teilprojekten untersuchten Einflußfaktoren auf die genetische Vielfalt sowie die Vielfalt auf Artenebene vorzubeugen, wurden Untersuchungen zur Forstorts- und Bestandesgeschichte dieser Flächen mit einbezogen. Hierdurch sollte im Rahmen dieser Arbeit u. a. Angaben zum Alter, der Art der Bestandesbegründung, Vorbestand, Durchforstungs- und Endnutzungsregime sowie weiteren forstgeschichtlichen Einflüsse erarbeitet werden. Eine Beschreibung der aktuellen Gegebenheiten dieser Untersuchungsflächen geben DEGEN et al. (1999) und v. OHEIMB et al. (1999).

5.1 Forstgeschichtliche Recherchen zu den Untersuchungsflächen (FoÄ Lübeck und Farchau)

Hierzu erfolgten zunächst Informationstreffen mit den jeweiligen Leitern der Forstämter und den zuständigen Revierleitern. Verschiedene Quellen zur regionalen und lokalen Forstgeschichte konnten somit bereits im Vorfeld der Vor-Ort-Archivstudien gesichtet und ausgewertet werden. Zum späteren Zeitpunkt erfolgten jeweils 1-wöchige Aufenthalte zur weiteren Ermittlung von Quellen in den Forstämtern, Revierförstereien und Stadt- bzw. Kreisarchiven. Neben der Auswertung entsprechender Forstarchivalien wurden Befragungen und Forstortsbesichtigungen unternommen. Nachfolgend werden die bestandesbezogenen Ergebnisse in kurzer Form dargestellt (vgl. auch Abbildungen 19 und 20).

5.1.1 Stadtforstamt Lübeck, Betriebsbezirk Behlendorf, Versuchsfläche UAbt. 66b

Der Bestand ist den historischen Forstorten *Großer* und *Kleiner Moorberg* und *Oben dem See* zuzuordnen.

Großer Moorberg: Vorbestand aus Buchen-Naturverjüngung, ca. 1790-1820 Schirmverjüngung und Räumung, aus vormaligem Eichen-Buchen-Mischbestand. *Kleiner Moorberg*: Vormals hutewaldartiger Buchen-Eichen-Bestand, 1759 Inzuschlaglegung und Eichen-Buchen-Saat sowie starker Anflug von Hainbuche (später Weichholznutzung, später Anteile aus Stockausschlag), Rückgang des Eichen-Anteils. *Oben dem See*: Bis 1789 landwirtschaftliche Ackerfläche mit Restbäumen. 1789-1792 erfolgte Eichen-Saat; Buche und Hainbuche aus Naturverjüngung.

Anmerkungen: Intensive Weide- und Mastnutzung; Herkunft des Eichen- und Buchen-Saatguts nicht klärbar (mutmaßlich aus Behlendorfer Revier bzw. Lübecker Stadtforsten); Anteile von Naturverjüngung durch Überhalt (Bestand, Randstreifen); Nachweise für Durchforstungen seit 1819, schwach Durchforstungsintensität (außer in Kriegszeiten) mit langanhaltender Förderung qualitativ guter Eiche.

5.1.2 Kreisforsten Hzgt. Lauenburg, Rfö. Steinhorst, Versuchsfläche UAbt. 143b

Historischer Forstort: *Stubbener Zuschlag*

Die Alt-Eichen befinden sich überwiegend konzentriert in einem ehemaligen Zuschlag (alter Wall im Gelände erkennbar). Künstliche Begründung durch Saat (und/oder Heisterpflanzung) zwischen 1740-1777. Jüngere Eichen vermutlich aus Auspflanzung von Bestandeslücken (Eichen-Überhalt).

Buche entstand überwiegend aus Naturverjüngung im Schirmschlagverfahren (ca. 1850-1880), Anteile von Pflanzung jedoch möglich. Andere Laubbaum-Arten (Hainbuche, Esche, Kirsche, Roterle) aus Naturverjüngung, insbesondere bei Hainbuche Wiederaustrieb nach Stockausschlag möglich (höheres tatsächliches Alter).

Anmerkungen: Alter Waldstandort (gemäß Kurhannoverscher Landesaufnahme von 1777); im 18. Jh. degradiert durch übermäßige Holz-, Weide- und Streunutzung; Saat- bzw. Pflanzgut mutmaßlich aus lokaler Sammlung bzw. Pflanzgärten der Dorfschaft (vgl. Hannoversche Forstordnung 1689); Nachweise für Durchforstungen zugunsten qualitativ guter Eichen spätestens seit 1840.

5.2 Bestandesgeschichte und genetische Untersuchungen im Geographischen Informationssystem (GIS)

Im Forschungsverbundprojekt war der Verfasser im Rahmen dieser Arbeit über die bestandesgeschichtlichen Recherchen hinaus an folgenden Arbeitsschritten der projektübergreifenden Auswertung beteiligt:

1. Integration aller vorhandenen Daten in die ACCESS-Datenbank (Bestandesgeschichte und forsthistorische Karten);
2. Verknüpfung der Datenbank mit einem geographischen Informationssystem (GIS) und Darstellung der erarbeiteten Daten in Form verschiedener thematischer Karten;
3. GIS-Abfragen zur Identifikation verschiedener, *historisch definierter Teilpopulationen* (mit unterschiedlicher Bestandesgeschichte) und Berechnung möglicher genetischer Unterschiede zwischen diesen Teilpopulationen (vgl. Abbildungen 19 und 20).

Durch die integrative Auswertung von Daten gegenwärtiger populationsgenetischer Eigenschaften und forstgeschichtlicher Entwicklungen der gemeinsamen Versuchsbestände kann nunmehr ausgeschlossen werden, daß genetische Unterschiede zwischen Teilpopulationen der Buchen und Eichen (vgl. DEGEN et al. 1999) durch eine unterschiedliche Bestandesgeschichte verursacht worden sind.

- a) In „Behlendorf“ wurde festgestellt, daß sich nur wenige Buchen und Eichen vom Hauptteil der Versuchsfläche in der Bestandesgeschichte unterscheiden (vgl. Abb. 19). Ein Vergleich der genetischen Strukturen vor dem Hintergrund unterschiedlicher Bestandesbegründung in der Vergangenheit unter vergleichbaren ökologischen Bedingungen (in derselben Versuchsfläche) mußte jedoch aufgrund fehlender statistischer Absicherbarkeit unterbleiben.
- b) Dagegen konnten in „Steinhorst“ durch Verschneidung der Themen im GIS (vgl. Abb. 20) zwei etwa ähnlich große Teilpopulationen der Eichen mit zumindest deutlich zeitlicher Abweichung der Bestandesbegründung identifiziert werden. Der Standort der älteren Eichen deckt sich mit der Lage eines ehemaligen Zuschlags, während die jüngeren Eichen sich außerhalb desselben befinden. Die

geringen genetischen Unterschiede zwischen diesen Teilpopulationen werden mit zumindest teilweiser Verwandtschaft erklärt.

Ein weiteres Beispiel für indirekten Nutzen bei der Integration verschiedener Informationsebenen desselben Untersuchungsobjektes besteht in der Kompatibilität der forstgeschichtlichen Ergebnisse hinsichtlich der Bestandesbegründung und der Untersuchung der räumlichen, genetischen Strukturen der Buchen und Eichen in den gemeinsamen Versuchsflächen.

Im Fall der Buchen konnte durch DEGEN et al. (1999) in beiden Beständen räumliche Autokorrelationen der Genotypen (Abweichungen von zufälliger räumlicher Verteilung) und damit Familienstrukturen nachgewiesen werden. Ausschließliche Naturverjüngung der Buchen in Steinhorst sowie Mischung aus Naturverjüngung und Saat in Behlendorf gehen mit einer in beiden Fällen gegebenen, im zweiten Fall jedoch geringeren, räumlichen Autokorrelation einher.

Im Fall der Eichen kann die genetische Ähnlichkeit zwischen den Untersuchungsbeständen mit der Verwendung lokalen Saatgutes begründet werden, wofür durch diese Arbeit Hinweise zur Verfügung gestellt wurden. Das Fehlen genetischer räumlicher Autokorrelationen²¹ bestätigt sich in den Befunden einer künstlichen Bestandesbegründung der Eichen in beiden Beständen.

Die diesbezüglichen Ergebnisse und Schlußfolgerungen von DEGEN et al. (1999) konnten somit durch die Befunde dieser Arbeit zusätzlich abgesichert werden.

²¹ Die einzige Ausnahme findet sich in Behlendorf in der Entfernungsklasse 10 m; vgl. DEGEN et al. (1999).

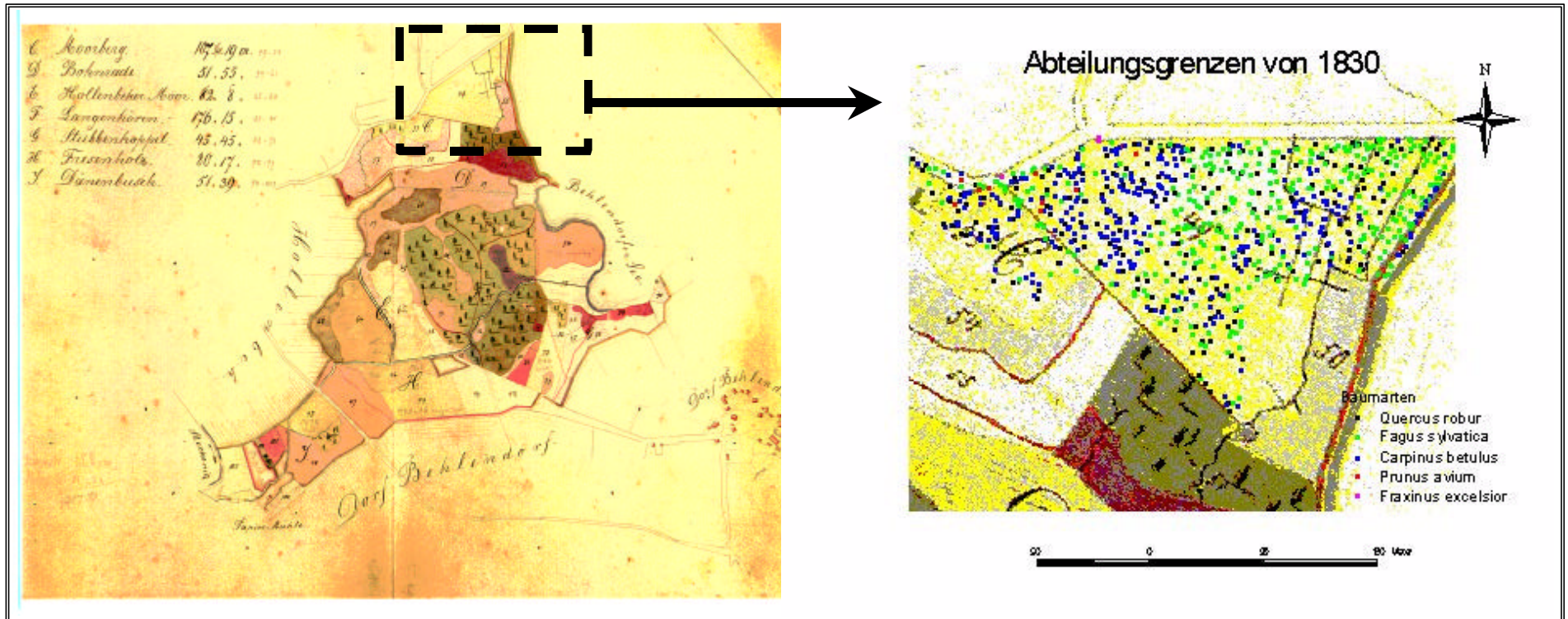


Abb. 19: Historische Forstortskarte Behlendorf (Stadtforst Lübeck) von 1830 (*links*) sowie GIS-Karte der von DEGEN et al. (1999) untersuchten Bäume unter Verschneidung mit der forsthistorischen Bestandeskarte von 1830 (*rechts*).

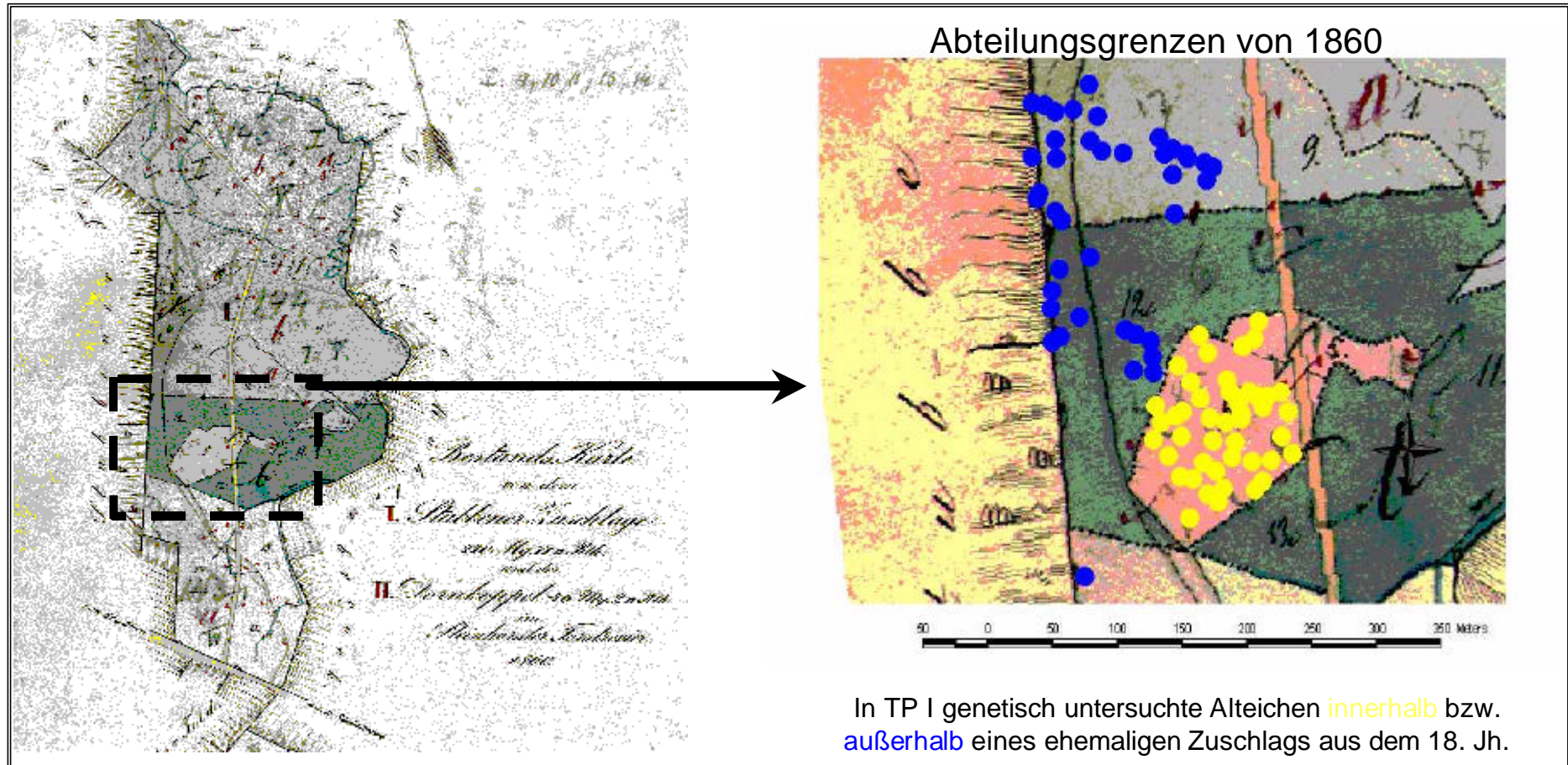


Abb. 20: Historische Forstortskarte „Stubbener Zuschlag“ (Kreisforst Hrzgt. Lauenburg) von 1860 (*links*) sowie GIS-Karte der von DEGEN et al. (1999) untersuchten Bäume unter Verschneidung mit der forsthistorischen Bestandeskarte von 1860 (*rechts*).

6. Schlußfolgerungen und Handlungsempfehlungen

6.1 Schlußfolgerungen

6.1.1 Bewertung wald- und forstgeschichtlicher Einflüsse

Die qualitative Bewertung wald- und forstgeschichtlicher Einflüsse auf den aktuellen genetischen Zustand von Waldbaumpopulationen kann auf der Grundlage der Analyse von Beeinträchtigungen der Anpassungsprozesse erfolgen. Im einzelnen (vgl. Kap. 4.1) wurden diesbezüglich die eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien, die nacheiszeitliche Rückwanderung sowie die forsthistorisch bedeutsamen „Eingriffe“ in Form von Niederwald-, Mittelwald- und Plenterwaldnutzung, die Nutzungsarten im schlagweisen Hochwald, wie Femel- und Schirmschlag sowie Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung, der Wildverbiss sowie die landwirtschaftlichen Waldnutzungen Waldweide, Schweinemast und Streunutzung analysiert. Tabelle 15 gibt einen zusammenfassenden Überblick über die Auswirkungen dieser Einflüsse auf die Beeinträchtigung von Anpassungsprozessen in Form der Betroffenheit genetischer Operationen sowie die Verfügbarkeit genetischer Variation.

Historische Entwicklung / Nutzungsart	Verfügbarkeit genetischer Variation	Betroffene genetische Operationen*				
		P	D	S	M	G
Eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien	–	X	X	X	(X)	X
Nacheiszeitliche Ausbreitung (Rückwanderung)	+/-	X	X	X	(X)	X
Betriebsart Niederwald	+/-	X	X	X		X
Betriebsart Mittelwald	+/-	X		X		
Betriebsart Hochwald: Plenterwald	+			X		
Schweinemast	–	X	X	X		X
Waldstreunutzung	–	X	X	X		X
Waldweide (ohne Schweinemast)	–	(X)	X	X		X
Wildverbiss	–	(X)	X	X		X
Schlagweiser Hochwald: Femelschlag	-/+	X	X	X		X
Schlagweiser Hochwald: Schirmschlag	-(+)	X	X	X		X
Schlagweiser Hochwald: Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung	–		X	X		X

Tab. 15: Beeinträchtigung von Anpassungsprozessen in Waldbaumpopulationen in wald- bzw. forstgeschichtlichem Kontext gemäß der Auswirkung als Betroffenheit der genetischen Operationen und Verfügbarkeit genetischer Variation. * Genetische Operationen: P = Paarung, D = Genetische Drift, S = Selektion, M = Mutation, G = Genfluss.

Auf der Grundlage von Erfordernissen für erfolgreiche Anpassungsprozesse sowie genetischer Voraussetzungen für den nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen belegt die Analyse eine baumartenweise von der jeweiligen Ökologie und der anthropogenen Nutzungsgeschichte abhängige erhebliche Beeinträchtigung der Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit gegenwärtiger Waldbaumpopulationen durch diverse historische Beeinträchtigungen der selbstregulatorischen Regenerationsmechanismen sowie ihrer genetischen Grundlagen. Diese Beeinträchtigungen wurden letztlich durch die anthropogen bedingten Waldflächenverluste (Rückgang des Flächenanteil von 90-100% auf ca. 20-

30%), die nachhaltige Veränderung der Umweltbedingungen (z. B. atmosphärische Schadstoffe, Klimaveränderungen) sowie den Verlust genetischer Information (z. B. Reduktion der Anzahl und Größe von Populationen) verursacht.

Die Einzelergebnisse legen nahe, daß insbesondere der mesoevolutionäre Prozeß der eiszeitlichen Verdrängung und Überdauerung in Refugien sowie die mikroevolutionär wirksamen Nutzungen Kahl-schlag mit künstlicher Verjüngung, die landwirtschaftlich motivierten Waldnutzungen Waldweide, Schweinemast und Waldstreunutzung sowie der Wildverbiss bei dauerhaft überhöhten Wildbeständen ein hohes historisches Beeinträchtigungspotential aufweisen. Die Einzelergebnisse können als Grundlage für die weitere raum-zeitliche Modellierung genetischer Strukturen von Waldbaumpopulationen dienen.

6.1.2 Nachhaltiger Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen

Voraussetzung für den nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen bildet ihre Regenerationsfähigkeit unter Erhalt der Identität (Eigenheit) und Integrität (Funktionsfähigkeit). Die Regenerationsfähigkeit basiert auf der Funktionsfähigkeit ihrer Selbstregulationsmechanismen (Rückkopplungen). Im Zentrum ihrer Indikation stehen letztlich die Voraussetzungen erfolgreicher Anpassungsprozesse: Intaktheit der Mechanismen des genetischen Systems, Realisierung der externen Operationsbedingungen der Mechanismen sowie die Verfügbarkeit (Existenz und Aquisition) genetischer Variation für die Veränderung der Mechanismen. Auf dieser Grundlage gelten für die Wertung der Nachhaltigkeit der untersuchten forsthistorischen Einwirkungen die Feststellungen unter Kap. 6.1.1 entsprechend. Je intensiver und lang anhaltender die adaptiven Selbstregulationsmechanismen von Waldbaumpopulationen gestört wurden, desto stärker wurde das Prinzip der Nachhaltigkeit verletzt.

Für die Indikation der bis in die Gegenwart reichenden Beeinträchtigung der adaptiven Selbstregulationsmechanismen von Waldbaumpopulationen können praktikable Verifikatoren aus wald- und forst-historischer Sicht (z. B. diversitätsbestimmende, rückwanderungsspezifische Merkmale, räumliche genealogische Kontinuität, Populationsgrößen, Erhalt der Metapopulation; vgl. Kap. 3.2.2) angewendet werden.

6.1.3 Nacheiszeitliche Wanderungswege und Genzentren

Zonen, in denen sich Ausbreitungswege getroffen haben (aus einem oder mehreren Glazial-Refugien), müssen höhere genetische Variation aufweisen. Dabei ist v. a. die qualitative Inklusion aller genetischen Typen der beteiligten Verbreitungsströme entscheidend (Genzentrum). Diese **Genzentren** dienen nicht nur als Quellen hoher innerartlicher genetischer Variation. Aufgrund der adaptiven Prozesse, die in diesen Zentren bereits stattfanden, stellen die dortigen Populationen im Fall genealogischer Kontinuität darüber hinaus auch hohe genetische Anpassungskapazitäten zur Verfügung. Solche Gebiete können mit genetischen Differenzierungsuntersuchungen identifiziert werden (vgl. Kap. 4.2.2). Bei Baumarten mit mehreren Haupteinwanderungsströmen (z. B. Eiche) können palynologische Erkenntnisse Hinweise geben, in welchen Regionen gezielt untersucht werden muß.

Die **Identifikation solcher Gebiete** kann deshalb wertvolle Hinweise u.a. für die genetische Anreicherung von Waldbaumpopulationen (Neubegründung), die Ausweisung genetischer Ressourcen sowie zur Abgrenzung von Herkunftsgebieten geben.

6.1.4 Stop-and-Go-Verhalten bei der Rekolonisation; Historische Sukzession der Baumarten in den Waldökosystemen (mitteleuropäische Waldfolge)

Die intra- und interspezifische genetische Gesamtvariation in Ökosystemen ist bei begrenztem Raum und konstanten Umweltbedingungen grundsätzlich beschränkt (Artenvielfalt und mögliche innerartliche genetische Variation). Es ist deshalb anzunehmen, daß eine erforderliche Voraussetzung für die Stabilität von Waldökosystemen die geeignete Aufteilung inter- und intraspezifischer Variation ist.

Eine positive Regelung dieses Verhältnisses kann eine Voraussetzung für die Ausbreitung von Arten darstellen („Stop-and-Go“-Verhalten): Ein Mangel an intraspezifischer Variation kann die Verbreitungsfähigkeit einer Art beschränken („Stop“). Mit einer erfolgreichen Einwanderung („Go“) können pro- oder antibiotische Wirkungen auf die vorhandenen Arten entfaltet werden. Im Fall probiotischer Wirkungen führt die Einwanderung zu einer Stabilitätserhöhung, die ein **verringertes Ausmaß intraspezifischer Variation** oder eine Besiedlung neuer Nischen der beteiligten Arten ermöglicht (z.B. Reduzierung von Streß, Verbesserung der Stoffkreisläufe durch Streuabbau). Im Fall antibiotischer Wirkungen führt die Einwanderung, z.B. durch Konkurrenz, zu reduzierter intraspezifischer Variation durch Verringerung der Populationsgrößen der vorhandenen Arten und gleichzeitig zu erhöhten adaptiven Anforderungen (Streß). Dies stellt für die in der historischen Sukzession betroffenen Arten (mitteleuropäische Waldfolge im Vorfeld der Buche, insbesondere seltenere Baumarten) ein grundsätzliches Gefährdungspotential dar. Entfragmentierung der Verbreitung, entsprechende Populationsgrößen und ausreichender Genfluß zwischen Populationen erhöhen die intraspezifische Variation und dienen der Förderung der Verbreitungsfähigkeit dieser Arten. Derartige Maßnahmen unterstützen angesichts drastischer Veränderungen der Lebensbedingungen deshalb die Stabilität von Waldökosystemen.

Die momentan angestrebte **Erhöhung der interspezifischen Variation** (Artenvielfalt) darf jedoch nicht über ein gewisses Maß hinaus auf Kosten der intraspezifischen Variation (adaptive Potentiale) erfolgen, da sonst **genetische Anpassungskapazitäten der Arten** gefährdet werden. Ausschlaggebend sind hier die biotischen Wechselbeziehungen bzw. die Möglichkeiten, diese zu steuern.

6.1.5 Ausbreitung von Arten und Etablierung stabiler Waldökosysteme

Die von Seiten der Paläobotanik nahegelegten, hohen postglazialen Wanderungsgeschwindigkeiten (Maximalwerte bis 500 Meter/Jahr bzw. 10 Kilometer/Generation bei Eiche; vgl. LANG 1994) sind ohne die Beteiligung biotischer Vektoren nicht denkbar.

- a) **Diffusive Verbreitungen (Nahtransporte)** dienen der allmählichen Erweiterung von Waldökosystemen. Für die Neu-/Wiederbesiedlung entfernter Habitats ist **Migration**, also der Ferntransport von Saatgut, erforderlich. Derart entstandene „Vorposten“ vor der Ausbreitungsfrente müssen - bedingt durch Drifteffekte - mittels eines ausreichenden Polleneintrags (Genfluß) mit genetischer Variation versorgt werden. Wesentlich für die Verbreitungskapazität von Arten ist deshalb die Relation zwischen Saatgut- und Pollenverbreitungspotential.

b) Die historischen Migrationen der Baumarten legen im Falle biotischer Vektoren (z.B. Vogelarten, wie Eichel-, Tannenhäher, Fichten-Kreuzschnabel) **koevolutionäre Beziehungen** nahe (z. B. QUESTIAU et al. 1999). Für die Ausbreitung von Baumarten sind deshalb deren eigene Potentiale (Variabilität), die demographischen Strukturen sowie die ökologischen Ansprüche der biotischen Vektoren in Wechselbeziehung zueinander maßgeblich.

Aufgrund sich ständig ändernder Umweltbedingungen und insbesondere der Vernichtung und des Entstehens von Lebensräumen ist eine notwendige Bedingung für die Etablierung stabiler Waldökosysteme die **ständige Ausbreitung von Arten** (Unterschied zwischen Naturverjüngung und künstlicher Bestandesbegründung!) und der **Erhalt permanenten, balancierten Genflusses**. Aus letzterem ergeben sich durch Forstwirtschaft und Raumplanung zu berücksichtigende Anforderungen an demographische Strukturen der Waldbaumpopulationen. Angesichts heutiger Fragmentierung ist ein bloßer Nutzungsverzicht in Wäldern (Totalschutzgebiete) zur Etablierung stabiler Waldökosysteme in Zeiten unsicherer Entwicklung der Umweltverhältnisse deshalb möglicherweise **nicht** ausreichend. Die Ausbreitungspotentiale von waldökosystemaren Schlüsselarten sowie die **koevolutionären Wechselbeziehungen** zwischen Baumarten und ihren biotischen Vektoren, die zu einer ständigen Verbreitung genetischer Information führen, müssen verstanden und berücksichtigt werden. **Implikationen für den Naturschutz** ergeben sich diesbezüglich z. B. in den Bereichen Schutzgebietskonzepte und Artenschutz.

6.1.6 Phylogenetische Biogeographie der Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Für den Genort IDH-A zeigen die Phylogramme der abstands-basierten Verfahren für 40 Populationen eine frühe Aufspaltung in 2 Haupt-Abstammungsfolgen (Topologie). Innerhalb der Genealogien variiert die Internodienlänge erheblich (kladogenetische Vorgänge; Enge der abstammungsgeschichtlichen Beziehungen). Dies deutet auf z. T. erhebliche wanderungsbedingte Modifikationen hin. Ursächlich könnte das Ausmaß adaptiver Anforderungen während der Wanderung („Stop- and Go“-Verhalten) sein. Hybrid-Regionen sowie eine weitere Auf-/Abspaltung von Ausbreitungsströmen können vorerst nicht ausgeschlossen werden.

Anagenetische Prozesse als Entwicklung am Ort verbliebener Populationen scheinen gegenüber wanderungsbedingten, kladogenetischen Prozessen eher untergeordnet (Längenvergleich). In abweichenden Einzelfällen können spezielle Anpassungen, regionale Verzweigung der Wanderungströme oder forsthistorische Einflüsse ursächlich sein.

Die räumlich orientierte Betrachtung zeigt eine gewisse Konsistenz der Gruppierung geographisch benachbarter Populationen (Großregionen). Konsistenz der relativen geographischen Lage kann als Autochthonie interpretiert werden. Inkompatible Einordnungen weisen dagegen auf Verfrachtungsvorgänge hin. Neuzeitliche Verfrachtungen können häufig durch gezielte, intensive forsthistorische Untersuchungen belegt werden.

Die Ergebnisse der einzellocusweisen Betrachtung gelten tendenziell auch bei Berücksichtigung des Genbestands über 7 Isoenzym-Genloci (LAP-A, IDH-A, 6PGDH-A, PGM-A, GOT-B, PGI-B, SKDH-A). Eine weitere Wertung der Ergebnisse bei der Buche wird ermöglicht durch 1. den relativen Ver-

gleich mit den Rekonstruktionen bei anderen Hauptbaumarten, 2. Klärung offener, methodischer Fragen bzw. 3. Entwicklung eines systemanalytischen Rekonstruktionsverfahrens.

6.1.7 Systemanalytische Eignung phylogenetischer Rekonstruktionsverfahren

Distanzbasierte Verfahren (Modell der phyletischen Additivität)

Die Verfahren sind Algorithmen, die der Modellierung dienen (Anpassung der freien Parameter). Das hierbei verfolgte Ziel besteht in der Minimierung der Diskrepanz zwischen aktuellen und modellierten Beobachtungen. Diskrepanzmaße ermöglichen den Test. Die erhaltene Rekonstruktion kann als systemanalytische Schätzung der Phylogenie betrachtet werden.

Parsimony (Modell sparsamster Evolution)

Die „modellierte“ Ursache-Wirkungsbeziehung besteht in der „Sparsamkeit der Evolution“ (Induktion fraglich!). Die Minimierung evolutionärer Modifikationen ist kein Diskrepanzmaß, so daß Modellkalibrierung und Test nicht erfolgen können. Die Verfahren stellen damit eher eine Datentransformation ohne eindeutige Lösung dar.

Kompatibilität (Enkapsis-Modell)

Das Ziel besteht hier in der Bestimmung des größten Satzes von kompatiblen Merkmalen (enkaptischer Merkmalsatz). Diese Maximierung ist jedoch kein Diskrepanzmaß und kann zu mehreren, nicht eindeutigen Lösungen führen.

Aus systemanalytischer Sicht erscheint nur ein solches Verfahren zur phylogenetischen Rekonstruktion letztlich sinnvoll, welches die enkaptische Zerlegung einer Menge von OTUs auf der Basis der elementaren phylogenetischen Beziehung, der Verwandtschaftsbeziehung zwischen jeweils drei OTUs, erlaubt und zu testbaren Hypothesen führt. Die Entwicklung eines solchen phylogenetischen Rekonstruktionsverfahrens ist dringend zu empfehlen.

6.1.8 Gefahrenpotential des Verlustes genetischer Variation durch forstliche Auswahlvorgänge

In forsthistorischer Sicht waren grundsätzlich alle Waldökosysteme von starker negativer Selektion betroffen, solange im Zusammenhang mit der Nutzung die Bestandesverjüngung aus forstlicher Unkenntnis oder auch vorsätzlich nicht in Betracht gezogen wurde. Dies betrifft grundsätzlich die Phasen der Übernutzung der Wälder, insbesondere auch im Zusammenhang mit anderen die natürliche Verjüngung ver-/behindernden Nutzungen oder Einflüssen (z. B. Waldweide, Wildverbiß). Die Zeitdauer dieser Übernutzungen mit starker negativer Selektion dürfte sich - regional differenziert - vom 14./15. Jh. bis zur Durchsetzung der geregelten Forstwirtschaft (sofern mit Naturverjüngung arbeitend) erstrecken. Besonders gravierend wirkten in diesem Zusammenhang großflächige gewerbliche, merkantilistische und kriegsbedingte Exploitationen (Nachweise über immense Kahlschläge im Mittelalter und der frühen Neuzeit, z. B. im Harz oder Schwarzwald, bei denen einzelne, nicht verwertbare Individuen zur Aussamung belassen wurden). Letztlich waren alle heutigen forstlichen Hauptbaumarten von derartigen Maßnahmen betroffen. Es liegt jedoch nahe, daß die Einwirkungen bei beiden Eichen-

Arten, der Tanne sowie Fichte besonders intensiv erfolgten. Im Fall gerichteter Selektion wäre hiermit ein historisch bedingter Verlust genetischer Variation verbunden.

Forstlichen Bestandespflegemaßnahmen dürfte im forsthistorischen Kontext eher eine untergeordnete Bedeutung zukommen, da - abgesehen von lokalen oder regionalen Einzelfällen - eine flächendeckende forstliche Bestandespflege erst in der zweiten Hälfte des 19. Jh. einsetzte. Zudem wurden diese Maßnahmen lange Zeit mit überwiegend geringer Eingriffsintensität umgesetzt.

Für gegenwärtige und zukünftige forstliche Auswahlmodi können folgende Schlußfolgerungen gezogen werden:

1. Die für die forstliche Nutzung maßgeblichen (Ziel-)Merkmale müssen hinsichtlich ihrer genetischen Grundlage (Vererbungsmodus) untersucht werden (z.B. Prüfung durch Vergleich der Variabilität von Nachkommenschaften unterschiedlicher (Phäno-)Typen).
2. Als Ansatz für eine Prüfungsmethode auf mögliche Auswirkungen forstlicher Maßnahmen im Sinne positiver/negativer Selektion ist die Reproduktion maßgeblich (Was wurde reproduziert? Welche Genotypen und Allele? Wurde ausreichende Variation an den Genloci erhalten?). Während ein Verlust an genetischer Variation auf gerichtete Selektion hindeutet, kann der Erhalt mit balancierender Selektion in Zusammenhang stehen. Bei variabler (multifunktionaler) Nutzung mit Selektion auf unterschiedliche Zieltypen in verschiedenen Beständen ist die Möglichkeit eines Ausgleichs durch Immigration (Genfluß) zu berücksichtigen.
3. Es sollten grundsätzlich nur solche Ausprägungen als Zieltyp zugelassen werden, welche eine stabilisierende Selektionsform ermöglichen (hoher Heterozygotiegrad des Zieltyps).
 - ⇒ Im Fall **stabilisierender Selektion** ergibt sich im Hinblick auf den Erhalt von Zieltypen ein **Erfordernis der Bestandespflege**: Aufgrund der variationserhaltenden Wirkung kann die Selektionsintensität über die Generationen nicht reduziert werden, wenn der Zieltyp nicht einen gewissen Anteil an der Merkmalsvariation unterschreiten soll (Erhalt der Gesamtvariation).
 - ⇒ Im Fall lang anhaltender **gerichteter Selektion** droht dagegen infolge potentiell unbeschränkter Anhäufung des Zieltyps ein **dauerhafter Verlust genetischer Variation** (des Zielmerkmals und des assoziierten genetischen Hintergrundes). Diese Folge kann in ihrer Wirkung durch zunehmende Absenkung der Selektionsintensität (Verringerung der Pflegeintensität) abgemildert werden.
4. **Bestandespflege und Betriebsform**: Im Rahmen forstlicher Bestandesbehandlungskonzepte muß eine - abhängig von der ontogenetischen Phase - hinreichend **niedrige Selektionsintensität** (Anteil der selektiv entnommenen Bestandesmitglieder), insbesondere bei positiver Selektion (Negativauswahl) angestrebt werden, um Populationsreduktionen zu vermeiden, welche zu nicht kompensierbaren Verlusten im genetischen Hintergrund führten. Stattdessen sollte die natürliche Bestandesdifferenzierung und -strukturierung berücksichtigt und eine frühe Festlegung von Zielbäumen vermieden werden. Es sollten Bestandesstrukturen und Behandlungskonzepte angestrebt werden, welche die ausreichende Reproduktion der zu entnehmenden Träger von Zielmerkmalen sichern (Ungleichaltrigkeit, Strukturvielfalt, Belassen eines Teils solcher Individuen als Überhalt, Altholzrest o.ä.). Eine **großflächige Uniformität der Bewirtschaftungsweise von Wäldern** sollte vermieden werden. Die zur Zeit von vielen waldbaulichen und forstökonomischen Autoren empfohlene **Zielstärkennutzung** muß deshalb - insbesondere bei nicht vorhandener bzw. unzureichender Ver-

jüngung der zielstarken Bäume - als besonders kritisch im Sinne der Erhaltung genetischer Variation betrachtet werden.

5. Erhalt eines hohen **Ausmaßes genetischer Gesamtvariation in Anbetracht globaler Umweltveränderungen**: Die unter Punkt 2 und 3 genannten Aspekte sind in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung, da infolge veränderter und verstärkter Anpassungserfordernisse bisher einseitig geförderte Genotypen zukünftig versagen könnten. Es muß deshalb berücksichtigt werden, daß sich - abhängig von der ontogenetischen Phase - eine frühe Ausprägung von Zielmerkmalen in der weiteren Bestandesentwicklung als nachteilig, und damit irreführend, erweisen könnte.

6.1.9 Forstliche Bewirtschaftung und Diskontinuität der Regeneration

Jede Diskontinuität der Verjüngung beschränkt die Möglichkeit der Weitergabe von Information über erfolgreiche Anpassungsprozesse und behindert damit fortwährende Anpassung an die jeweils aktuellen Umwelтанforderungen. Je kürzer die Verjüngungszeiträume im Wirtschaftswald sind und je geringer der Anteil an der Mast beteiligter Bäume ist, desto geringer ist auch die Wahrscheinlichkeit, daß die volle genetische Information weitergegeben wird (vgl. HUSSENDÖRFER & MÜLLER-STARK 1997; ROTACH 1994). Alle zwischenzeitlich ausfallenden Individuen (Genotypen) können dann zum Genbestand der nächsten Generation auch jene Information nicht mehr beisteuern, welche ein Überleben vorangegangener Umweltansprüche ermöglichte. Bei akuten, schädigenden Umwelteinwirkungen oder -veränderungen besteht bei kontinuierlicher Verjüngung für betroffene Individuen die Möglichkeit, noch vor ihrem Ausscheiden genetische Information an die Nachkommen weiterzugeben (was die adaptive Kapazität der Nachkommenschaft erhöht). Folglich kann in diesem Fall eine Anpassung an rasche Umweltveränderungen bei kontinuierlicher Verjüngung schneller erfolgen.

Der Plenterwald ist die einzige forstliche Betriebsform mit kontinuierlicher Verjüngung auf ganzer Fläche (bei einzelstammweiser Nutzung). Er sichert i.d.R. ein kleinflächiges Mosaik ökologisch verschiedener Anwuchs- und Entwicklungsbedingungen. Bei der in den Landesforstverwaltungen zunehmend angestrebten Plenterung in Beständen aus schlagweisem Hochwald (Zielstärkennutzung) muß beachtet werden, daß die Zielstärken-Bäume (nachweislich) hinreichend mit ihrer Nachkommenschaft in der Verjüngung vertreten sind.

Von den Betriebsformen im schlagweisen Hochwald ist das Femelschlagverfahren hinsichtlich Anpassung an die Reproduktionsbedingungen das variabelste Verfahren. Insbesondere bei freier (d.h. zeitlich und räumlich gestaffelter) Hiebsführung mit ausgedehnten Verjüngungszeiträumen (30-50 Jahre) kann eine zeitlich relativ kontinuierliche Verfügbarkeit genetischer Variation für Anpassungsprozesse erreicht werden. Die Verjüngungsbedingungen sollten möglichst heterogen gestaltet werden, um ungleichförmige Strukturen im Jungbestand zu erzielen und kleinstandörtliche Variation zu erhalten oder zu fördern.

Eine Konzentration der Verjüngung auf ein oder wenige Samenjahre beim Saum- und Schirmschlagverfahren („Verjüngung aus einem Guß“) ergibt annähernd gleichaltrige und wenig strukturierte Verjüngungen, die die zeitliche Variation des Genbestandes nur ausschnittsweise enthalten. Die zeitlich konzentrierte, meist große Selektionsbasis (hohe Individuendichte im Jungwuchs) enthält nicht die genetische Information der von der Fruktifikation ausgeschlossenen Bäume. Aus der Sicht des Schutzes

genetischer Ressourcen können die Bedingungen durch eine erhöhte Anzahl fruktifizierender Bäume (Besamungshiebe), räumlich heterogene Hiebsführung (Lichtungshiebe) und längere Verjüngungszeiträume (Räumungshiebe) verbessert werden.

6.1.10 Wild und Jagd

In Abwesenheit obligater, carnivorer Prädatoren kommt der menschlichen Jagdausübung die alleinige Steuerungs- und Kontrollfunktion über die Pflanzenfresser zu. Im Spannungsfeld jagdhistorischer Traditionen sowie jagdrechtlicher und jagdpolitischer Entwicklungen konnte die praktische Jagdausübung ihrer Aufgabe in Hinsicht auf die ökosystemare Steuerungs- und Kontrollfunktion über mehrere Jahrhunderte (bzw. Baumgenerationen) meistens nicht ausreichend nachkommen. Dies ist im wesentlichen auch darauf zurückzuführen, daß der Mensch als Prädator des pflanzenfressenden Wildes niemals obligat in selbstregulatorische Rückkopplungsprozesse von Waldökosystemen eingebunden war. Da seine Existenz im allgemeinen jedoch von der des Waldes abhängig ist, müssen die systeminternen Selbstregulationsmechanismen wiederhergestellt werden. Diese ökologische Argumentation begründet die Wiederansiedlung carnivorer Prädatoren des Reh- und Rotwildes - wo immer möglich - als Maßnahme zur Stabilisierung, zum Schutz und zur nachhaltigen Nutzung von Waldökosystemen. Die Jagdausübung sollte darüber hinaus zukünftig konsequent und flächendeckend an in obigem Sinn ökosystemar relevanten Regulationssurrogaten (z. B. Weiser der Verbißbelastung) ausgerichtet werden.

6.1.11 Autochthonie

Bislang ist der Autochthonie-Begriff kaum auf seine evolutionsbiologischen und populationsgenetischen Implikationen hin untersucht worden. So mußte folglich auch unklar bleiben, welche konkreten Bezüge der Autochthonie zur Stabilität und damit letztlich zur Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit der Populationen bestehen.

Die mit Autochthonie verbundene Angepaßtheit ist das Ergebnis evolutionärer Streßverminderung und erhöht daher die Stabilität der Populationen gegenüber (vorübergehenden) Störungen. Autochthonie verbessert ebenso die Voraussetzungen für Stabilität gegenüber dauerhaften Veränderungen der regelmäßigen Umweltbedingungen. Dies geschieht im Verbund mit einem ausbalancierten Genflußsystem, welches lokale adaptive Differenzierung ermöglicht und zugleich die Verteilung evolutionärer Anpassungskapazität auf die Subpopulationen einer Metapopulation regelt.

Diese Auswirkungen der Autochthonie gestatten ihre Erkennbarkeit und Beurteilung im Einzelfall mit Hilfe struktureller (genomische Assoziation) und historischer (phylogeographische Rekonstruktion; vgl. Kap. 4.3) genetischer Indikatoren. Die derart gewonnenen Ergebnisse können bzgl. der in Frage stehenden Waldbaumpopulationen eine wichtige Entscheidungshilfe für einen nachhaltigen Waldbau und den Schutzes von Genressourcen in Wäldern geben.

6.1.12 Rezedente Waldbaumarten

Rezedente, das heißt i.d.R. seltene, nicht oder selten bestandesbildende, zertreute Verbreitung aufweisende Baumarten (z: B. Wildobst-Arten, Esche, Ahorn-, Ulmen-, Linden-Arten) waren von den neuzeitlichen Veränderungen des Waldes besonders betroffen. Während ihre Aus- bzw. Verbreitung über

das Mittelalter und die frühere Neuzeit im Rahmen von Nieder- und Mittelwaldwirtschaft gefördert worden sein dürfte (KÜSTER 1996), führten die Intensivierungen im Rahmen der geregelten Forstwirtschaft zur Auslöschung vieler lokaler und regionaler Vorkommen. Infolge ihrer geringen Populationsgrößen besteht allein schon aus Gründen interspezifischer Konkurrenz permanente Gefahr lokaler Extinktionen.

Rezedente Baumarten tragen substantiell zur Biodiversität in vielen Waldökosystemen bei. Im Hinblick auf ihre ökosystemare Funktion kommt ihnen vermutlich eine Schlüsselrolle zu. Kennzeichnend ist ihre Fähigkeit, Waldöffnungen (Löcher, Freiflächen) schnell zu besiedeln und dadurch bis zum Zeitpunkt der Verdrängung durch dominante Baumarten die Kontinuität der Nährstoffkreisläufe zu gewährleisten (z. B. Zersetzbarkeit ihres Detritus). Diese Eigenschaften dürften unverzichtbar sein für die Stabilität von Waldökosystemen gegenüber Störungen geringen und größeren Ausmaßes, v. a. auch im Hinblick auf prognostizierte Klimaveränderungen. Der verstärkte Schutz rezedente Waldbaumarten sind deshalb von besonderer Bedeutung für den Schutz und die nachhaltige Nutzung von Biodiversität in Wäldern.

6.2 Handlungsempfehlungen

6.2.1 Integrierte waldbauliche Behandlung von Wirtschaftswäldern

Der Schutz waldökosystemarer Ressourcen kann grundsätzlich unter Ausschluß forstlicher Bewirtschaftung (Totalschutzgebiete) oder integriert im Rahmen einer angepaßten Nutzungsstrategie in bewirtschafteten Wäldern erfolgen. In beiden Fällen müssen die in Kapitel 3.3 (nachhaltiger Umgang mit Ressourcen) dargestellten, grundsätzlichen Voraussetzungen für einen nachhaltigen Umgang mit genetischen Ressourcen gegeben sein. In Anbetracht gravierender forstgeschichtlicher Einflüsse sowie rezenter (auch externer) Beeinträchtigung sind Maßnahmen des Totalschutzes nicht immer unbedingt zielführend (Beispiel: driftbedingte Verluste genetischer Variation infolge geringer Populationsgrößen bei nicht dominanten Arten). Für die Gewährleistung einer flächendeckenden Umsetzung der forstlichen Implikationen ist eine entsprechende Anpassung der gesetzlichen Regelungen im Forst- und Umweltrecht und der relevanten Förderrichtlinien anzustreben.

Die Erhaltung der Selbstregulations- und Selbstorganisationsmechanismen von Waldökosystemen bei gleichzeitiger forstlicher Nutzung ist dauerhaft nur im Rahmen einer standortsgemäßen, naturnahen Waldbewirtschaftung möglich (vgl. auch MÜLLER 1993). Eine solche Bewirtschaftungsweise muß u. a. durch Dauerbestockung, Erhaltung bzw. Wiederherstellung der Baumartenmischung entsprechend der natürlichen Waldgesellschaft(en), vertikal und horizontal gestufte Bestandesstrukturen, gestufte Altersstruktur und somit heterogene Entwicklungsbedingungen charakterisiert sein.

Eine kahlschlagfreie Bewirtschaftung (*Dauerbestockung*) ermöglicht örtliche genealogische Kontinuität (Erhalt bzw. Aufbau von Autochthonie), vermeidet eine Entkopplung des Stoff-, Energie- und Informationshaushaltes und ist Voraussetzung für eine natürliche Vegetationsentwicklung.

Die obigen Ausführungen zur Bedeutung der Rückkopplung im Rahmen der Reproduktionssysteme für adaptive Vorgänge zeigen, daß *vertikal und horizontal gestufte Bestandesstrukturen* für die Sicherung des kontinuierlichen Fortbestands der Waldgesellschaft in allen ihren Aufbauformen erforderlich sind. Die waldbaulichen Pflege- und Nutzungskonzepte sollten deshalb auf die Förderung einer unregelmäßigen, geklumpten Verteilung der Bäume in allen Entwicklungsstufen sowie Erhaltung bzw.

Schaffung einer ausgeglichenen Verteilung verschiedener Bestandesentwicklungsphasen (Textur), deren Flächenanteile sich an der Dauer der Entwicklungsphasen zu orientieren haben, abgestellt werden.

Die möglichst vollständige Weitergabe der genetischen Information an die Folgegeneration unter gleichzeitiger, fortwährender Anpassung an die jeweils aktuellen Umwelanforderungen muß das Ziel der Naturverjüngung sein. Zur Erreichung dieser Ziele sollten *Naturverjüngungen kontinuierlich* oder zumindest in *gestaffelten, langen Verjüngungszeiträumen* erfolgen. Die fortwährende potentielle Beteiligung fruktifizierungsfähiger Bäume sollte durch geeignete Maßnahmen, z. B. die Ausdehnung des Nutzungsalters und Bestandesstrukturierung, sichergestellt werden.

Heterogene Umweltbedingungen (z.B. Keimbett-, Belichtungsverhältnisse, Konkurrenzvegetation) im Laufe der Waldentwicklung vermindern die Gefahr einseitig gerichteter Selektion und erhöhen die Wahrscheinlichkeit des Erhalts der genetischen Variation. Kleinflächiger Wechsel von Standorts- und Bestandesverhältnissen (Beachtung kleinstandörtlicher Variation, stufige Mischbestandsstruktur) erhöht die Vielfalt der räumlich und zeitlich wirkenden Umwelanforderungen und fördert durch ständige Nutzung der Anpassungskapazität die Erhaltung der langfristigen Anpassungsfähigkeit der Baumpopulationen.

Künstliche Verjüngungen (Pflanzungen, Saaten) sollten nur in Ausnahmefällen, wo natürliche Verjüngung - auch über sukzessionale Waldentwicklung - nicht (mehr) möglich ist und alle Förderungs- und Sicherungsmaßnahmen erfolglos geblieben sind, erfolgen. Aus genetischer Sicht sollte der Verwendung lokal geworbener Wildlinge verstärkte Beachtung zukommen. Aufgrund des höheren Selektionspotentials sind Saaten gegenüber Pflanzungen vorzuziehen (ZIEHE et al. 1995). Das Vermehrungsgut ist nach genetischen Kriterien auszuwählen (Herkunft, Beerntungsmodus) und sollte auf Waldstandorten unter natürlichen Bedingungen angezogen werden (Verzicht auf Sortierung). Ausreichend hohe Populationsdichten sind sicherzustellen (Saatgutmengen bzw. Pflanzanzahlen). Beisaaten oder -pflanzungen mit autochthon gewonnenem und genetisch überprüfem Vermehrungsgut können in Sonderfällen lokaler genetischer Verarmung relevant sein.

Vorhandene Wälder mit naturnaher Bestockung (Baumartenzusammensetzung, Bestandaufbau, Waldentwicklungsphasen), nachgewiesen oder mutmaßlich autochthone Wälder und Waldrelikte, historisch alte Wälder (WULF 1994, 1997), seltene Waldgesellschaften, Populationen am Rande des Verbreitungsgebietes ihrer Art, auf Sonderstandorten mit extremen Umweltbedingungen oder mit phänotypischen Besonderheiten sowie isolierte Restpopulationen seltener Baumarten sind generell als potentielle Erhaltungseinheiten anzusehen und für verstärkte Maßnahmen zum Schutz genetischer Ressourcen zu sichern (ZIEHE et al. 1989; LÜPKE 1993; ZIEHE & GREGORIUS 1996).

Infolge historischer Waldfragmentierungen (sowie der Verfrachtung von Saat- und Pflanzgut) wurden die Genflußsysteme bei vermutlich allen Waldpflanzenarten gestört. Die lokale adaptive Differenzierung von Teilpopulationen als wesentliches Agens der Erhaltung genetischer Variation und Anpassungsfähigkeit wurde damit lang anhaltend erschwert. Eine geeignete Waldvermehrung sollte zukünftig diesen Aspekt bei der Wahl potentieller Aufforstungsstandorte berücksichtigen. Einen weiteren Aspekt stellt hier die Wiederbegründung von Wald insbesondere auf besseren (v.a. gute Nährstoff-

und Wasserversorgung) Standorten dar, die mit einer relativen Senkung der Belastungen durch externe Umwelthanforderungen verbunden ist. Seit dem Beginn menschlicher Rodung bis in die Gegenwart wurde der Wald v.a. in diesem Bereich höherer Standortsqualität verdrängt (z. B. WULF & SCHMIDT 1996).

Die kontinuierliche Waldverjüngung bzw. natürliche Sukzession als wesentlicher selbstregulatorischer Rückkopplungsprozess von Waldökosystemen kann nur durch eine konsequente und andauernde Senkung der Verbißbelastung infolge überhöhter Reh- und Rotwildbestände sichergestellt werden.

Zur Umsetzung einer genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung muß die Erforschung der raumzeitlichen Entwicklung genetischer Strukturen in Wäldern als Landschaftselementen vertieft werden. Dies setzt die Einrichtung genetischer Langzeit-Beobachtungsflächen in Wäldern zwingend voraus.

6.2.2 Möglichkeiten der Stützung von Anpassungsfähigkeit

Langfristig besteht die Notwendigkeit zur Erarbeitung eines Indikations- und Verifikationssystems von Selbst- und Fremdregulation genetischer Systeme von Populationen. Angesichts der dargestellten forstgeschichtlichen Einflüsse (Verluste genetischer Variation, Beeinträchtigung genetischer Operationen) kann es dagegen dringend erforderlich sein, *ad hoc* steuernde Maßnahmen zur Stützung der Anpassungsfähigkeit von Waldbaum-Populationen an die zu erwartenden Umweltbedingungen *in situ* zu ergreifen.

Ausgehend von dieser Sachlage, erscheinen die folgenden beiden grundsätzlichen Steuerungsansätze unumgänglich:

1. Kompensation neuer Anpassungsanforderungen durch Steuerung geeigneter abiotischer und biotischer Umweltvariablen (z. B. Düngung, Maßnahmen zur Sicherung der Naturverjüngung, Bestandsaufbau, Artenspektrum);
2. Mobilisierung der latenten oder Erweiterung der vorhandenen operierenden genetischen Anpassungskapazität.

Die Steuerung von Umweltvariablen ist i.d.R. energieintensiv und in ihren ökosystemaren Auswirkungen nur begrenzt überschaubar. Derartige Maßnahmen sollten folglich nur dann angewandt werden, wenn ein eindeutig positiver Zusammenhang mit dem Erhalt bzw. der Wiederherstellung der Selbstregulationsmechanismen von Waldökosystemen nach wissenschaftlichem Kenntnisstand gegeben ist. Dies trifft v.a. auf Maßnahmen zu, welche die örtliche genealogische Kontinuität von Populationen nicht einschränken und damit insbesondere als wesentliche Voraussetzung für evolutionäre Anpassung die Funktionsfähigkeit der Reproduktionssysteme beachten (Sicherung der Naturverjüngung z. B. durch Bodenverwundung, Zäunung, Steuerung der Konkurrenzvegetation; Veränderung demographischer Strukturen wie z. B. Populationsgrößen und -dichten, Altersklassenaufbau etc.). Besonders fragwürdig sind also Maßnahmen zur Veränderung des natürlichen Standortes und der Umbau des Artenspektrums. Letzteres sollte als Notmaßnahme betrachtet werden, wenn außenbürtige Umweltveränderungen die adaptive Kapazität der Schlüsselarten überfordern. Überforderungen können durch eine Überlastung des Puffervermögens der anderen Mitglieder des Artenspektrums (z. B. Schädigung der Mykorrhiza) oder aber durch die Begünstigung von zuvor nur in Schach gehaltenen Antagonisten

(z. B. des verbeißenden Schalenwildes durch Entfernung seiner Prädatoren) erfolgen. Die Nutzung der Selbstregulationsmechanismen von Waldökosystemen in Form sukzessionaler Prozesse oder eine Verbesserung der Bedingungen für Genfluß zwischen Populationen (Defragmentierung, Schutz bzw. Förderung biotischer Vektoren etc.) sollte hier Vorrang haben.

Mit Maßnahmen zur Mobilisierung oder Erweiterung der genetischen Anpassungskapazität von Populationen soll der Erhalt der arttypischen Funktionen innerhalb des Ökosystems (auch unter Modifikationen) unterstützt werden. Derartige Maßnahmen sind zu einer möglichst langfristigen Sicherung dieser bisher nur in Teilen bekannten Funktionen im Falle weniger drastisch und schnell verlaufender Umweltveränderungen sinnvoll. Sind allerdings gerade diese arttypischen Funktionen nicht angepaßt oder nicht anpassungsfähig, ist eine Änderung des Artenspektrums (eine Sukzession also) unausweichlich. Eine Mobilisierung der latenten genetischen Anpassungskapazität kann v.a. durch waldbauliche Maßnahmen ermöglicht werden, welche die allgemeine Fruchtbarkeit (weibliche und männliche Fertilität) erhöhen, die durchschnittlichen Generationsintervalle ohne Verlust wesentlicher Merkmale der Altersklassenstruktur verkürzen oder die Samen- und Pollenverbreitung und damit über vermehrte Fremdbefruchtung die Rekombinantenbildung fördern.

6.3 Weiterer Forschungsbedarf

6.3.1 Indikation der Nachhaltigkeit des Umgangs mit Waldökosystemen

Für einen nachhaltigen Umgang mit den genetischen Ressourcen der Waldökosysteme ist - wie oben gezeigt - die Sicherung bzw. die Wiederherstellung der Funktionsfähigkeit aller im Wirkungsumfeld betroffenen Selbstregulationsmechanismen (Kriterium der Regenerationsfähigkeit) unabdingbar. Diese sind durch die genetischen Systeme aller betroffenen Populationen bestimmt. Voraussetzung für den Erfolg der durch diese Mechanismen vermittelten Anpassungsprozesse ist wiederum natürlich die Verfügbarkeit ausreichender genetischer Variation in den jeweiligen Populationen. Forstwirtschaftliche Maßnahmen und zukünftig zu entwickelnde waldbauliche Strategien müssen deshalb auf dieses Ziel ausgerichtet sein, um als nachhaltig gelten zu können.

Für die Gewährleistung der Nachhaltigkeit des Umgangs mit (Wald-)Ökosystemen und deren genetischen Ressourcen muß ein Kriterium-Indikator-Verifikator-System entwickelt und installiert werden, welches das Kriterium der Regenerationsfähigkeit in geeigneter Weise indiziert und ein sachgerechtes Instrumentarium an Korrekturmaßnahmen enthält. Grundlagen eines solchen Systems sowie entsprechende Verifikatoren aus historischer Sicht wurden in diesem Teilprojekt erarbeitet.

Die Forschung über anthropogene Formen der Beeinflussung der genetischen Systeme vor allem von Schlüsselarten in Waldökosystemen sowie über Wege zur Wiederherstellung und Stärkung ihrer Funktionstüchtigkeit könnte an praktischer Bedeutung erheblich gewinnen, wenn sie sich konsequenter auf dieses Ziel hin ausrichtete. Bereits vorhandene Vorschläge zur Indikation der Nachhaltigkeit der Waldbewirtschaftung müssen sich daran messen lassen, inwiefern die dargestellten Voraussetzungen durch genetische Indikatoren bzw. Verifikatoren (oder geeignete Surrogate) berücksichtigt werden.

6.3.2 Autochthonie von Waldbaumpopulationen

Im Rahmen der langfristigen Entwicklung biologischer Vielfalt wird der Autochthonie (Bodenständigkeit) biologischer Systeme entscheidende Bedeutung für deren Stabilität und Anpassungsfähigkeit zuerkannt. Aufgrund dieser Referenz- bzw. Indikatorfunktion für die Stabilität von Ökosystemen erlangt die Befassung mit der Autochthonie große Bedeutung für den Schutz und die nachhaltige Nutzung biologischer Vielfalt in Wäldern im allgemeinen sowie den Waldbau im besonderen (u. a. Waldumbau, forstliches Saat- und Pflanzgut). Hierbei sind grundsätzlich über die Ebene der Population hinaus auch die Ebenen der Art und des Ökosystems angesprochen. Im Rahmen dieser Arbeit konnten nicht nur Einschätzungen über forstgeschichtliche Einflüsse auf die aktuell gegebene Autochthonie forstlicher Hauptbaumarten behandelt, sondern auch erste Ansätze zur Bearbeitung dieses Fragenkomplexes bereitgestellt werden. Zur Beantwortung des Fragenkomplexes sollten diese Ansätze im interdisziplinären Rahmen ausgebaut werden.

Ogleich entsprechende Bezüge für die Verwendung autochthonen Waldbaumpopulationen vorliegen, z. B. in der forstlichen Saat- und Pflanzgut-Gesetzgebung (ANONYMUS 1979) und dem Schutz von Waldgenressourcen (BEHM et al. 1997), stehen geeignete, praktikable Verfahren zur **Feststellung von Autochthonie** kaum zur Verfügung. Bisherige Angaben zur Autochthonie – sofern nicht nach intensiven forsthistorischen Untersuchungen – beruhen i.d.R. auf oft unsicheren historischen Quellen, sofern diese überhaupt (kurzfristig) verfügbar sind. Nach Einschätzung des Verfassers dürfte hier nur ein interdisziplinärer Ansatz, der wald-/forsthistorische, abstammungsgeschichtliche Rekonstruktionen (Phylogeographie) mit gezielten populationsgenetischen Erhebungen verbindet, weitere Aufklärung erbringen.

Weiterhin ist zu klären, welche Bedingungen bei der Erhaltung, Ausbreitung und Verbringung von autochthonen Populationen zu beachten sind und welche Möglichkeiten hierfür bestehen. Ohne Methoden der Feststellung von Autochthonie sowie gezielter, vergleichender genetischer Untersuchung sind Aussagen hierzu bisher kaum möglich. Die Beantwortung der Frage hat jedoch angesichts der großen Bedeutung der Autochthonie für die Stabilität von Waldökosystemen in Anbetracht zu erwartender, zukünftiger Umweltveränderungen wesentliche Bedeutung u. a. für die Effektivität waldbezogener Schutzmaßnahmen und das forstliche Saat- und Pflanzgutwesen. In diesem Rahmen sind neben forsthistorischen Verfrachtungen auch die rezente Verwendung nicht heimischer Herkünfte sowie fremdländischer Arten von Bedeutung.

Die Feststellungen des weiteren Forschungsbedarfs lassen sich subsumieren unter dem Problemfeld „raum-zeitliche Entwicklung genetischer Strukturen in Ökosystemen“. Die zukünftige Bearbeitung dieses Themas setzt u. a. sowohl den Einbezug retrospektiver Entwicklungen als auch wiederholte genetische Inventuren hinsichtlich der Bewertung aktueller Eingriffe bzw. Einflüsse voraus.

7. Ausblick

Diese Arbeit konnte dazu beitragen, erste Einblicke in die historisch bedingte Begrenzung der aktuellen Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen als den wesentlichen Elementen der Biodiversität von Waldökosystemen zu gewinnen. Im Hinblick auf die prognostizierten, rapiden Klimaveränderungen und den bestehenden internationalen Verpflichtungen zum Schutz der Biodiversität sind hier jedoch weitere Forschungsanstrengungen erforderlich.

In Anbetracht des gegenwärtig bedenklichen Stabilitätszustands der Waldbestände scheint das bisher nur spärlich ausgeprägte Bewußtsein für waldgeschichtliche Folgewirkungen auf die genetische Basis von Waldbaumpopulationen jedoch zu wachsen. Weitere Anstrengungen im Rahmen einer verantwortungsvollen Umweltforschung sollten deshalb verstärkt interdisziplinär und unter Einbindung retrospektiver (umweltgeschichtlicher) Forschung erfolgen.

8. Zusammenfassung

Problemstellung und Forschungsziel

Infolge den Schutz der Wälder betreffender, internationaler Abkommen ist ein erheblicher Bedarf an Entscheidungshilfen in bezug auf die Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt in Wäldern erwachsen. In Anbetracht weltweiter Gefährdung der Wälder und prognostizierter globaler Klimaveränderungen stellt sich hinsichtlich der Ebene der genetischen Vielfalt die Frage, inwieweit gegenwärtige Waldbaumpopulationen Angepaßtheit und ausreichende Anpassungsfähigkeit aufweisen und welche diesbezüglich fördernden Maßnahmen gegebenenfalls ergriffen werden sollten.

In der Wald- und Forstgeschichte Mitteleuropas interferieren seit Jahrtausenden die anthropogenen Einwirkungsfaktoren eng mit nicht anthropogenen (geoökologischen, „natürlichen“) Faktoren bezüglich der dynamischen Veränderung der Umwelt, wobei in forstgeschichtlichem Kontext anthropogene Steuerungseinflüsse die natürlichen Faktoren zunehmend überlagerten.

Auf der alleinigen Grundlage vergleichender Untersuchungen gegenwärtig existierender Waldbaumpopulationen können jedoch historisch bedingte Konsequenzen für deren gegenwärtige Angepaßtheit und die Verfügbarkeit ausreichender Anpassungsfähigkeit nicht beurteilt werden. Erst der explizite Einbezug zusätzlicher Informationen über die anpassungsrelevante Vorgeschichte unserer Waldbaumarten ermöglicht eine Einschätzung des in dem gegenwärtigen genetischen Zustand als Ergebnis von Umwelt- und Nutzungseinflüssen enthaltenen Potentials für zukünftige Anforderungen. Eine derart abgesicherte Einschätzung kann zur weiteren Verdeutlichung der aktuellen Situation führen, die für weitreichende Entscheidungen der Umweltsteuerung, z. B. Nutzungs- und Schutzmaßnahmen in Waldökosystemen, Voraussetzung ist.

Die Aufgabenstellung dieser Arbeit besteht vor diesem Hintergrund in der interdisziplinären Untersuchung von Konsequenzen wald- bzw. forstgeschichtlicher Entwicklungen für die aktuelle genetische Zusammensetzung von Waldbaumpopulationen in Mitteleuropa. Das Ziel dieser Arbeit besteht darin, aus verfügbaren Informationen über wald- und forstgeschichtliche Entwicklungen systemanalytischen Ansprüchen genügende Hypothesen über mögliche Auswirkungen auf den gegenwärtigen genetischen Zustand von Waldbaumpopulationen in Mitteleuropa zu erarbeiten, sowie Entscheidungshilfen im Bereich der Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt in Wäldern abzuleiten.

Anwendung und Entwicklung von Methoden

Das Vorhaben, wald- und forsthistorische Entwicklungen in bezug auf die Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit gegenwärtiger Waldbaumpopulationen zu beurteilen, erfordert einen neuartigen, interdisziplinären und systemanalytisch orientierten Untersuchungsansatz. Darüber hinaus muß ein methodisch begründeter Zugang zur Bewertung entwickelt werden.

Im Untersuchungszusammenhang ist die Induktion von Hypothesen über Ursache-Wirkungs-Beziehungen von zentraler Bedeutung. Ausgehend von der Ermittlung und Beschreibung wald- und forsthistorischer Entwicklungen wird geprüft, inwieweit diese in qualitativem Zusammenhang mit der Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit heutiger Waldbaumpopulationen stehen.

Auf der Grundlage einer systemorientierten Charakterisierung von offenen dynamischen Systemen, von Anpassung sowie der Bedeutung von Populationen im Kontext ökosystemarer Anpassungsprozesse wird es möglich, *Anpassungsvorgänge auf der Ebene von Populationen, deren Mechanismen und ihre Funktionsbedingungen* (Erfüllung der Operationsbedingungen der Mechanismen des genetischen Systems) zu beschreiben und Auswirkungen wald- und forsthistorischer Prozesse auf heutige Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit in bezug auf künftige Umweltaforderungen einzuschätzen.

Im Hinblick auf forstgeschichtliche sowie aktuelle Waldnutzungen ist darüber hinaus die Bewertung ihrer *Nachhaltigkeit* von aktuellem Interesse. Hierzu werden genetische Voraussetzungen für einen nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen sowie Möglichkeiten zur Indikation aus ökologisch-genetischer Sicht bestimmt.

Zum Zwecke der Hypothesenbildung in bezug auf wald- und forsthistorische Einwirkungen werden - unter Verwendung populationsgenetischer Datensätze am Beispiel der Baumart Buche (*Fagus sylvatica* L.) - für die Darstellung der *räumlichen Verteilung genetischer Parameter* sowie zur *Rekonstruktion der Abstammungsverhältnisse von Waldbaumpopulationen im Raum* ein geographisches Informationssystem sowie phylogenetische bzw. phylogeographische Methoden angewandt. Weiterhin werden ausgewählte forstgeschichtliche Probleme wie die Wirkung forstlicher Auswahlvorgänge, die Rolle des Wildverbisses sowie der Autochthonie und Ausbreitung von Waldbaumpopulationen im Hinblick auf die Problemstellung analysiert.

Ergebnisse und Schlußfolgerungen

Die qualitative *Bewertung wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen* auf den aktuellen genetischen Zustand von Waldbaumpopulationen kann auf der Grundlage der Analyse von Erfordernissen für erfolgreiche Anpassungsprozesse sowie genetischer Voraussetzungen für den nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen erfolgen. Im einzelnen werden diesbezüglich die eiszeitliche Verdrängung und Überdauerung in Refugien, die nacheiszeitliche Rückwanderung sowie die forsthistorisch bedeutsamen „Eingriffe“ in Form von Niederwald-, Mittelwald- und Plenterwaldnutzung, die Nutzungsarten im schlagweisen Hochwald wie Femel- und Schirmschlag sowie Kahlschlag mit künstlicher Verjüngung, der Wildverbiss sowie die landwirtschaftlichen Waldnutzungen Waldweide, Schweinemast und Streunutzung analysiert. Die Analyse belegt insgesamt eine - baumartenweise von der jeweiligen Ökologie und der anthropogenen Nutzungsgeschichte abhängige - erhebliche Beeinträchtigung der Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit gegenwärtiger Waldbaumpopulationen durch diverse historische Beeinträchtigungen der selbstregulatorischen Regenerationssmechanismen sowie ihrer genetischen Grundlagen. Diese Beeinträchtigungen wurden letztlich durch die anthropogen bedingten Waldflächenverluste (Rückgang des Flächenanteil von 90-100% auf ca. 20-30%), die nachhaltige Veränderung der Umweltbedingungen (z. B. atmosphärische Schadstoffe, Klimaveränderungen) sowie den Verlust genetischer Information (z. B. Reduktion der Anzahl und Größe von Populationen) verursacht.

Die angewendete Methodik und die Ergebnisse können als Grundlage für die weitere raum-zeitliche Modellierung genetischer Strukturen von Waldbaumpopulationen dienen.

Voraussetzungen für den *nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen* werden aufgezeigt. Im Zentrum ihrer Indikation stehen letztlich die Voraussetzungen erfolgreicher Anpassungsprozesse: Intaktheit der Mechanismen des genetischen Systems, Realisierung der externen Operationsbedingun-

gen der Mechanismen sowie die Verfügbarkeit (Existenz und Aquisition) genetischer Variation für die Veränderung der Mechanismen. Mögliche Verifikatoren aus wald- und forsthistorischer Sicht werden genannt und die untersuchten forsthistorischen Einwirkungen im Hinblick auf Nachhaltigkeit eingeschätzt.

Die Anwendung des geographischen Informationssystems (Darstellung der *räumlichen Verbreitung genetischer Parameter*) sowie phylogenetischer bzw. phylogeographischer Methoden (*Rekonstruktion der Abstammungsverhältnisse von Waldbaumpopulationen* im Raum) ermöglichen die Hypothesenbildung in bezug auf Auswirkungen nacheiszeitlicher Wiederbesiedlung, die nacheiszeitlichen Einwanderungswege, forstgeschichtliche Einwirkungen auf die genetische Variation sowie Störungen der Autochthonie rezenter Waldbaumpopulationen. Die am Beispiel der Baumart Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf der Grundlage von Isoenzym-Genorten durchgeführten Untersuchungen erbrachten u.a. die Ergebnisse eines gemäß der potentiellen Haupteinwanderungsrichtung von Südost nach Nordwest gerichteten Trends abnehmender genetischer Diversität und Differenzierung, einer räumlichen Übereinstimmung von Gebieten geringerer genetischer Variation und der historischen Verbreitung des Niederwaldes sowie Hinweise auf eingeschränkte Angepaßtheit infolge forsthistorischer Verfrachtung von Waldbaumpopulationen.

Nach den in dieser Arbeit angestellten, grundsätzlichen Überlegungen zur phylogenetischen Rekonstruktion erscheint aus systemanalytischer Sicht nur ein solches Verfahren letztlich sinnvoll, das die enkaptische Zerlegung einer Menge von OTUs auf der Basis der elementaren phylogenetischen Beziehung, der Verwandtschaftsbeziehung zwischen jeweils drei OTUs, erlaubt. Die Entwicklung eines solchen phylogenetischen Rekonstruktionsverfahrens ist dringend zu empfehlen.

Forstgeschichtlich waren Waldbaumpopulationen aller Waldökosysteme in bezug auf die jeweiligen forstlichen Zielmerkmale starker *negativer und/oder positiver Selektion* ausgesetzt. Die Erhaltung eines hohen Ausmaßes genetischer Gesamtvariation erfordert zukünftige forstliche Bewirtschaftungskonzepte, die eine niedrige, insbesondere positive Selektionsintensität aufweisen, eine frühe Festlegung von Zielbäumen vermeiden und unbedingt die ausreichende Verjüngung der Träger der Zielmerkmale (Zielstärkennutzung!) zusichern.

Jede *Diskontinuität der Verjüngung* beschränkt die Möglichkeit der Weitergabe von Information über erfolgreiche Anpassungsprozesse und behindert fortwährende Anpassung an die jeweils aktuellen Umweltbedingungen. Die in forsthistorischem Kontext bzw. bis in die Gegenwart angewandten Betriebsarten und Verjüngungsformen weisen dieses Merkmal in unterschiedlichem Maße auf. Geringste Beeinträchtigungen waren bzw. sind mit dem Plenter- und Femelschlagbetrieb verbunden.

In forsthistorischer Zeitspanne bis in die Gegenwart behindern bzw. gefährden *überhöhte Wildbestände* (Reh-, Rotwild) durch Verbiß und selektive Entmischung die Selbstregulationsmechanismen von Waldbaumpopulationen sowie letztlich von Waldökosystemen.

Der (differentiellen) *Autochthonie* von Waldbaumpopulationen kommt große Bedeutung zu für die Indikation deren Stabilität und Anpassungsfähigkeit. Kahlschlagswirtschaft im Verbund mit der Verfrachtung von Saat- und Pflanzgut haben seit Jahrhunderten – bei den Baumarten in unterschiedlichem Ausmaß - zu Störungen und Verlust von Autochthonie geführt. Die Identifikation autochthoner Wald-

baumpopulationen erscheint jedoch interdisziplinär mit Hilfe historischer genetischer Indikatoren (phylogeographische Rekonstruktion) möglich.

Rezedente, d.h. seltene bzw. zerstreute Verbreitung aufweisende Baumarten (nicht-dominante Baumarten, u.a. Wildobstarten, Ulmen) waren von waldgeschichtlichen und jüngeren forstgeschichtlichen Entwicklungen besonders negativ betroffen. Infolge ihres Beitrags zur Biodiversität der Wälder und ihrer waldökosystemaren Funktionen erhält der Schutz ihrer genetischen Ressourcen besondere Bedeutung.

Im Rahmen waldökosystemarer Forschungen ist die *Integration forstorts- bzw. bestandesgeschichtlicher Untersuchungen* dringend zu empfehlen.

Handlungsempfehlungen

In bezug auf den *nachhaltigen Umgang mit Waldökosystem-Ressourcen* basiert die nachhaltige Waldbewirtschaftung auf der Erhaltung der Regenerationsfähigkeit der Waldökosysteme und daher auf dem Erhalt der Eigenheit und Funktionsfähigkeit der Selbstregulationsmechanismen. Hierfür sind aus genetischer Sicht folgende Maßnahmen unverzichtbar: Die *integrierte waldbauliche Behandlung von Wirtschaftswäldern* (u.a. kahlschlagfreie Bewirtschaftung, Orientierung an natürlichen Waldgesellschaften, vertikal und horizontal gestufte Bestandesstrukturen, kontinuierliche Verjüngung, Förderung natürlicher Sukzession), der *verstärkte Schutz genetischer Ressourcen im Wald* (u.a. seltene Baum- und Straucharten bzw. Waldgesellschaften, autochthone Waldbaumpopulationen, historisch alte Wälder), *Waldvermehrung* (Defragmentierung, höhere Standortsqualität), die *Minderung des Wildverbisses* sowie die Einrichtung von *genetischen Langzeit-Beobachtungsflächen* in Wäldern. Darüber hinaus muß selbstverständlich die maximal mögliche *Senkung externer, schädlicher Einflüsse* auf Waldökosysteme (z.B. Schadstoffeinträge) erreicht werden.

Möglichkeiten der *Stützung der Anpassungsfähigkeit an künftige Umweltbedingungen in situ* bestehen einerseits in der *Steuerung von Umweltvariablen* und andererseits in der *Mobilisierung der latenten und operierenden Anpassungskapazität*. Erstere umfassen z. B. Veränderungen des natürlichen Standorts oder den Umbau des Artenspektrums. Derartige Maßnahmen sind energieintensiv, in ihren ökosystemaren Auswirkungen aufgrund fehlender Rückkopplung nur begrenzt überschaubar, und sollten deshalb auf dringende Erhaltungsmaßnahmen beschränkt werden. Zweitere dienen dem Erhalt arttypischer Funktionen innerhalb von Waldökosystemen und nutzen bzw. fördern deren Selbstregulationsmechanismen. Hierzu gehören u. a. die Kontinuität der Reproduktion, Erhöhung der Anzahl fruktifizierender Individuen, Erhöhung der Fremdbefruchtungsanteile (Defragmentierung) sowie Förderung der natürlichen Sukzession.

Im Hinblick auf die Erhaltung und nachhaltige Nutzung von Waldökosystem-Ressourcen besteht dringender Forschungsbedarf vor allem bzgl. der *Indikation und Verifikation der genetischen Nachhaltigkeit der Waldbewirtschaftung* sowie der *Identifikation der Autochthonie* von Waldbaumpopulationen. Beide Forschungsfelder basieren auf der Analyse der raum-zeitlichen Entwicklung genetischer Strukturen in Waldökosystemen als Landschaftselementen. Hierzu konnten bereits Vorarbeiten erbracht werden.

9. Literatur

- ANONYMUS 1979: Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut. Bundesgesetzblatt Teil I, 1242-1262, geändert 1995 durch Art. 22 G 780-8/I, BGBl. I, 2018.
- ANONYMUS 1997a: Biologische Vielfalt in Ökosystemen - Konflikt zwischen Nutzung und Erhaltung. Schriftenreihe des Bundesministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. Reihe A: Angew. Wiss., Heft 465, 421 S.
- ANONYMUS 1997b: Erhaltung biologischer Vielfalt. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg. 352 S.
- AVISE, J.C. 1998: The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* 4, 371-379.
- BARADAT, P.; ADAMS, W.T.; MÜLLER-STARCK, G. (eds) 1995: Population genetics and genetic conservation of forest trees. Kluiver, Amsterdam. 378 S.
- BEHM, A.; BECKER, A.; DÖRFLINGER, H.; FRANKE, A.; KLEINSCHMIT, J.; MELCHIOR, G.H.; MUHS, H.-J.; SCHMITT, H.P.; STEPHAN, B.R.; TABEL, U.; WEISGERBER, H.; WIDMAIER, T. 1997: Concept for the conservation of forest genetic resources in the federal republic of Germany. *Silvae Genetica* 46, 24-34.
- BERG, E.; KUHLMANN, F. 1993: Systemanalyse und Simulation. Ulmer Verlag, Stuttgart. 344 S.
- BERGMANN, F.; GREGORIUS, H.-R.; LARSEN, J.B. 1990: Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*) – are they related to the species' decline? *Genetica* 82, 1-10.
- BONN, S.; POSCHLOD, P. 1998: Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. Quelle & Meyer, Wiesbaden, 404 S.
- BOROWSKY, P.; VOGEL, B.; WUNDER, H. 1989: Einführung in die Geschichtswissenschaft I. Grundprobleme, Arbeitsorganisation, Hilfsmittel. Opladen, 267 S.
- BOYLE, T.J.B.; BOYLE, C.E.B. (eds.) 1994: Biodiversity, Temperate Ecosystems, and Global Change. NATO ASI Series, Vol. 120.
- BOYLE, J.B.; BOONTAWEE, B. (eds.) 1995: Measuring and Monitoring Biodiversity in Tropical and Temperate Forests. CIFOR, Bogor.
- BROWN, A.H.D. 1978: Isozymes, Plant Population Genetic Structure and Genetic Conservation. *Theor. Appl. Genet.* 52, 145-157.
- BÜRGI, M. 1998: Bestandesgeschichte des Bülacher Hards - was bringt der Einsatz von GIS? *Schweiz. Z. Forstwes.* 4, 263-283.
- BURSCHEL, P.; HUSS, J. 1987: Grundriß des Waldbaus. Parey Verlag, Hamburg, Berlin. 352 S.
- COMPS, B.; THIEBAUT, B.; PAULE, L.; MERZEAU, D.; LETOUZEY, J. 1990: Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations. *Heredity* 65, 407-417.

- COMPS, B.; MATYAS, C.; LETOUZEY, J.; GEBUREK, T. 1998: Genetic variation in beech populations (*Fagus sylvatica* L.) along the Alpine Chain and in the Hungarian Basin. *Forest Genetics* 1, 1-9.
- DEGEN, B. 1992: Vergleich der genetischen Struktur verschiedener Entwicklungsstadien innerhalb und zwischen drei Buchenbeständen in Nordrhein-Westfalen. Diplomarbeit, Forstl. Fakultät der Universität Göttingen. 76 S.
- DEGEN, B.; SCHOLZ, F. 1998: Spatial genetic differentiation among populations of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Western Germany as identified by geostatistical analysis. *Forest Genetics*, 3, 191-199.
- DEGEN, B.; LLAMAS, L.; SCHOLZ, F. 1999: Erarbeitung von Entscheidungshilfen für eine nachhaltige Forstwirtschaft zum Schutz der genetischen Vielfalt von Waldbaum- und Waldstraucharten. IN: SCHOLZ, F.; DEGEN, B. (Hrsg.) 1999 (*im Druck*).
- DEMESURE, B.; COMPS, B.; PETIT, R.J. 1996: Chloroplast DNA Phylogeography of the Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 6, 2515-2520.
- DOMINIK, K.C.F. 1995: Lexikon für den Waldbau. Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup. 395 S.
- DUMOLIN-LAPEGUE, S.; DEMESURE, B.; FINESCHI, S.; LE CORRE, V.; PETIT, R.J. 1997: Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146, 1475-1487.
- ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. 1980: *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process: Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia Press, New York.
- ELLENBERG, H. 1986: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer Verlag, Stuttgart. 4. Aufl., 989 S.
- FARRIS, J.S. 1967: The meaning of relationship and taxonomic procedure. *Syst. Zool.* 16, 44-51.
- FARRIS, J.S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Amer. Nat.* 106: 645-668.
- FELSENSTEIN, J. 1988: Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Annual Review of Genetics* 22, 521-565.
- FELSENSTEIN, J. 1995: PHYLIP (Phylogeny Inference Package) V3.57c, University of Washington, Seattle.
- FERRIS, C.; OLIVER, R.P.; DAVY, A.J.; HEWITT, G.M. 1993: Native oak chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Molecular Ecology* 2, 337-344.
- FERRIS, C.; KING, R.A.; VÄINÖLÄ, R. HEWITT, G.M. 1998: Chloroplast DNA recognizes three refugial sources of European oaks and suggests independent eastern and western immigrations to Finland. *Heredity* 80, 584-593.
- FIRBAS, F. 1949, 1952: *Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen*. 2 Bände. Fischer Verlag, 480 und 256 S.

- FITCH, W.M.; MARGOLIASH, E. 1967: Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279-284.
- FRENZEL, B. 1987: Grundprobleme der Vegetationsgeschichte Mitteleuropas während des Eiszeitalters. *Mitt. Naturf. Ges. Luzern* 29, 99-122.
- FRENZEL, B. 1993: Ökologische Konsequenzen der Entwicklung vom Wald zum Forst in Mitteleuropa. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 7, 141-159.
- FRENZEL, B.; GLIEMEROTH, A.K. 1995: Zur Vegetationsgeschichte Mitteleuropas. *Angewandte Landschaftsökologie* 4, 15-50. BfN, Bonn-Bad Godesberg.
- GEBUREK, T. 1998: Forstgenetische Aspekte der Strasbourg- und Helsinki-Resolutionen. S.64-76 IN: GEBUREK, T.; HEINZE, B. (Hrsg.) 1998.
- GEBUREK, T.; MÜLLER, F.; SCHULTZE, W. 1994: Klimaänderungen in Österreich - Herausforderung an Forstgenetik und Waldbau. *Schriftenreihe d. Forstl. Bundesversuchsanstalt, Wien*. Heft 81.
- GEBUREK, T.; HEINZE, B. (Hrsg.) 1998: Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald - Normen, Programme, Maßnahmen. *Ecomed, Landsberg*.
- GILLET, E.M. 1994: GSED Genetic Structures from Electrophoresis Data - Version 1.1 - User's Manual. Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, 49 S.
- GLIEMEROTH, A.K. 1995: Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22000 Jahre in Europa. *Fischer Verlag*, 252 S.
- GREGER, O. 1992: Erfassung von Relikten des autochthonen Fichtenvorkommens im Hochharz. *Aus dem Walde – Mitteilungen der Niedersächsischen Landesforstverwaltung* 44, 1-319.
- GREGORIUS, H.-R. 1974: Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der Abstandsmessung. *Silvae Genetica* 23, 22-27.
- GREGORIUS, H.-R. 1978: The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math. Biosci.* 41: 253-271.
- GREGORIUS, H.-R. 1980: The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Biometrics* 36, 643-652.
- GREGORIUS, H.-R. 1987: The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. *Theor. Appl. Genetics* 74: 397-401.
- GREGORIUS, H.-R. 1988: The meaning of genetic variation within and between subpopulations. *Theor. Appl. Genetics* 76: 947-951.
- GREGORIUS, H.-R. 1991: Gene conservation and the preservation of adaptability. S. 31-47 IN: SEITZ, A.; LOESCHKE, V. (eds.) 1991.
- GREGORIUS, H.-R. 1993: Systemeigenschaften der Anpassung. *Göttingen Research Notes in Forest Genetics* 16, 1-25.

- GREGORIUS, H.-R. 1994: Strategies for conserving genetic diversity in the face of global change. S. 157-181 In: BOYLE, T.J.B.; BOYLE, C.E.B. 1994.
- GREGORIUS, H.-R. 1995: Measurement of genetic diversity with special reference to the adaptive potential of populations. S. 145-175 In: BOYLE, J.B.; BOONTAWEE, B. 1995.
- GREGORIUS, H.-R. 1996: The contribution of the genetics of populations to ecosystem stability. *Silvae Genetica* 45(5-6): 2267-271.
- GREGORIUS, H.-R. 1997: Genetische Grundlage der Ökosystemstabilität. *Forstw. Cbl.* 116: 29-38.
- GREGORIUS, H.-R. 1998a: The system analytical approach to the study of hypothesis. Vorabdruck verfügbar unter <http://www.uni-forst.gwdg.de/forst/fg/index.htm> (publications).
- GREGORIUS, H.-R. 1998b: Measuring associations between two loci. *Acta Biotheoretica* 46, 89-98.
- GREGORIUS, H.-R. 1999: Sustainable treatment of resources: Its genetic basis. Vortrag IUFRO-Tagung „Genetic response of forest systems to changing environmental conditions – analysis and management. 12.-17. 09. 1999, Freising, Deutschland.
- GREGORIUS, H.-R.; ROBERDS, J.H. 1986: Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genetics* 71, 826-834.
- GREGORIUS, H.-R.; BERGMANN, F. 1995: Analysis of isozyme genetic profiles observed in forest tree populations. S. 79-96 IN: BARADAT et al. 1995
- HASEL, K. 1985: *Forstgeschichte*. Parey Verlag, 258 S.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W.; SHERMAN-BROYLES, S.L. 1992: Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6, 95-124.
- HATTEMER, H.H.; BERGMANN, F.; ZIEHE, M. 1993: *Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft*. JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- HAUSRATH, H. 1982: *Geschichte des deutschen Waldbaus von seinen Anfängen bis 1850*. Universitätsverlag Freiburg, 321 S.
- HENNIG, W. 1982: *Phylogenetische Systematik*. Parey, Hamburg und Berlin. 246 S.
- HERZOG, S. 1996: Genetic inventory of European oak populations: consequences for breeding and gene conservation. *Ann. Sci. For.* 53, 783-793.
- HEWITT, G.M. 1996: Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 3, 247-276.
- HILLIS, D.M.; MORITZ, G.; MABLE, B.K. (eds.) 1996: *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 655 S.
- HUSSENDÖRFER, E.; MÜLLER-STARCK, G. 1997: Genetische Aspekte der dauerwaldartigen Waldwirtschaft. *Der Dauerwald* 16, 55-69.

- IBRAHIM, K.M.; NICHOLS, R.A.; HEWITT, G.M. 1996: Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansions. *Heredity* 77, 282-291.
- IMMEL, R. 1933: Beiträge zur Frühgeschichte der Nadelholzkultur und der Holzartenverbreitung in Hessen. Diss. Univ. Gießen, Phil. Fak. Abdruck in: *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 109, 173-186 und 219-230.
- JÄGER, H. 1994: Einführung in die Umweltgeschichte. Wiss. Buchges., Darmstadt. 245 S.
- KING, R.A.; FERRIS, C. 1998: Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 9, 1151-1161.
- KONNERT, M. 1993: Untersuchungen über die genetische Variation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Bayern. *Algem. Forst- und Jagdzeitg.* 164, 162-169.
- KONNERT, M. 1995: Investigations on the Genetic Variation of Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Bavaria. *Silvae Genetica* 44, 5-6, 346-350.
- KONNERT, M.; BERGMANN, F. 1995: The geographical distribution of genetic variation of Silver fir (*Abies alba* Mill.) in relation to its migration history. *Plant Syst. Evol.* 196, 19-30.
- KRAL, F. 1991: Die Anwendung der Pollenanalyse im Rahmen forstlicher Fragestellungen. Veröffentlichung des Institutes für Waldbau an der Universität für Bodenkultur in Wien. 78 S.
- KREMER, A.; ZANETTO, A. 1997: Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. II: Multilocus pattern of variation. *Heredity* 78, 476-489.
- KREMSER, W. 1984: Zur Frühgeschichte des Eichenanbaus in Niedersachsen. *Rothenburger Schriften* 61, 7-88.
- KÜSTER, H. 1996: Auswirkungen von Klimaschwankungen und menschlicher Landschaftsnutzung auf die Arealverschiebung von Pflanzen und die Ausbildung mitteleuropäischer Wälder. *Forstw. Cbl.* 115, 301-320.
- LAGERCRANTZ, U.; RYMAN, N. 1990: Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution* 44, 38-53.
- LANG, G. 1994: Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Fischer Verlag, 462 S.
- LARSEN, A.B. 1996: Genetic Structure of Populations of Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Denmark. *Scand. J. For. Res.* 11, 220-232.
- LE CORRE, V.; MACHON, N.; PETIT, R.; KREMER, A. 1997a: Colonization with long-distance seed dispersal and genetic structure of maternally inherited genes in forest trees: a simulation study. *Genet. Res., Camb.*, 69, 117-125.
- LE CORRE, V.; DUMOLIN-LAPEGUE, S.; KREMER, A. 1997b: Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: the role of history and geography. *Molecular ecology* 6, 519-529.

- LE CORRE, V.; ROUSSEL, G.; ZANETTO, A.; KREMER, A. 1998: Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. III. Patterns of variation identified by geostatistical analyses. *Heredity* 80, 464-473.
- LEONARDI, S.; MENOZZI, P. 1994: Genetic variability of *Fagus sylvatica* L. in Italy: the role of postglacial recolonization. *Heredity* 75, 35-44.
- LINDNER, M. 1999: Klimaeinflüsse auf Wachstum und Verbreitung von Waldbäumen. *AFZ/Der Wald* 11, 561-571.
- LÖCHELT, S.; FRANKE, A. 1995: Bestimmung der genetischen Konstitution von Buchen-Beständen (*Fagus sylvatica* L.) entlang eines Höhen transektes von Freiburg auf den Schauinsland. *Silvae Genetica* 44, 5-6, S. 312-318.
- LÜPKE, B. v. 1993: In situ-Erhaltung: Möglichkeiten der Integration in den praktischen Forstbetrieb. *Forstarchiv* 64, 73-78.
- MALANSON, G.P.; CAIRNS, D.M. 1997: Effects of dispersal, population delays, and forest fragmentation on tree migration rates. *Plant Ecology* 131, 67-79.
- MANTEL, K. 1990: *Wald und Forst in der Geschichte*. Schaper Verlag, Alfeld. 517 S.
- MESAROVIC, M.D. 1968: *System Theory and Biology*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York. 403 S.
- MORITZ, C.; FAITH, D.P. 1998: Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Molecular Ecology* 4, 419-429.
- MÜLLER, F. 1993: Auswahl und waldbauliche Behandlung von Gen-Erhaltungswäldern. Schriftenreihe der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Nr.73, Wien.
- MÜLLER-STARCK, G. (Hrsg.) 1996: *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. Ecomed, Landsberg.
- MÜLLER-STARCK, R. 1996: Genetische Aspekte der Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Begebenheiten. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen, Reihe A, Band 135*.
- MÜLLER-WILLE, W. 1938: *Der Niederwald im Rheinischen Schiefergebirge*. Westfälische Forschungen. 1. Band. Münster, Westfalen.
- NAMKOONG, G.; BOYLE, T.; GREGORIUS, H.-R.; JOLY, H.; SAVOLAINEN, O.; RATNAM, W.; YOUNG, A. 1996: *Testing Criteria and Indicators for Assessing the Sustainability of Forest Management: Genetic Criteria and Indicators*. CIFOR, Bogor, Indonesia. Working Paper No.10.
- NORDDEUTSCHE NATURSCHUTZAKADEMIE (Hrsg.) 1994: *Bedeutung historisch alter Wälder für den Naturschutz*. NNA, Schneverdingen. 7 Jg., Heft 3.
- OHEIMB, G. v.; ELLENBERG, H.; HEUVELDOP, J.; KRIEBITZSCH, W.U. 1999: Einfluß der Nutzung unterschiedlicher Waldökosysteme auf die Artenvielfalt und –zusammensetzung der

- Gefäßpflanzen und der Baum- Strauch- und Krautschicht unter besonderer Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes und des Verbißdruckes durch Wild. IN: SCHOLZ, F.; DEGEN, B. (Hrsg.) 1999 (*im Druck*).
- OHLSON, M.; TRYTERUD, E. 1999: Long-term spruce forest continuity – a challenge for a sustainable Scandinavian forestry. *Forest Ecology and Management* 124, 27-24.
- OTTO, H.J. 1994: *Waldökologie*. Ulmer Verlag, Stuttgart. 391 S.
- PAGE, R.D.M. 1996: TREEVIEW. An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Application in the Biosciences* 12, 357-358.
- PETIT, R.J.; DEMESURE, B.; PINEAU, E.; KREMER, A. 1995: Genetische Differenzierung in lokalem und kontinentalem Ausmaß bei europäischen Eichenarten: Die Bedeutung geschichtlicher Faktoren. *Mitteilungen aus der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz, Trippstadt*. Nr.34: 22-37.
- PFÜLLER, H.-G.; GÜRTH, P. 1996: Warum früher alles besser lief – Bestandesgeschichtliche Untersuchungen zur Tannennaturverjüngung am Südwestabfall des Schwarzwaldes. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 166, 45-54.
- QUESTIAU, S.; GIELLY, L.; CLOUET, M.; TABERLET, P. 1999: Phylogeographical evidence of gene flow among Common Crossbill (*Loxia curvirostra*, Aves, Fringilidae) populations at the continental level. *Heredity* 83, 196-205.
- RAJORA, O.P. 1999: Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theor. Appl. Genetics* 6, 954-961.
- RÖHRIG, E.; GUSSONE, H.A. [begr. von DENGLER, A.] 1990: *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. 2. Band, 6. Aufl. Parey, Hamburg und Berlin. 314 S.
- ROTACH, P. 1994: Genetische Vielfalt und praktische forstliche Tätigkeit: Probleme und Handlungsbedarf. *Schweiz. Z. Forstwes.* 12, 999-1020.
- ROZSNYAY, Z.. 1994: Mit den Bandkeramikern begann die Forstgeschichte Mitteleuropas. *Forst und Holz* 9, 227-230.
- SAITOU, N.; NEI, M. 1987: The Neighbor-joining Method: A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406-425.
- SCHAAL, R. 1994: Waldgeschichtliche Erhebungen im Forstbezirk Münsingen als Beitrag zur Waldbauplanung. *Mitt. Verein forstl. Standortskd. Forstpflanzenzücht.* 37, 61-65.
- SCHOLZ, F. 1997: Genetische Vielfalt in Waldökosystemen. S. 109-126 In: ANONYMUS 1997a.
- SCHOLZ, F.; DEGEN, B. (Hrsg.) 1999: Wichtige Einflußfaktoren auf die Biodiversität von Wäldern. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft*. Heft 195. Verlag M. Wiedebusch, Hamburg (*im Druck*).
- SCHOLZ, F.; GREGORIUS, H.-R.; RUDIN, D. (Hrsg.) 1989: *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*. Springer-Verlag, Berlin, New York.

- SEGERSTRÖM, U. 1997: Long-term dynamics of vegetation and disturbance of a southern boreal spruce swamp forest. *J. Vegetation Science* 8, 295-306.
- SEITZ, A.; LOESCHKE, V. (eds.) 1991: Species conservation: A Population-Biological Approach. Birkhauser, Basel Boston Berlin.
- SELTER, B. 1995: Waldnutzung und ländliche Gesellschaft. Landwirtschaftlicher „Nährwald“ und neue Holzökonomie im Sauerland des 18. und 19. Jahrhunderts. *Forschungen zur Regionalgeschichte* 13, 482 S.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. 1981: Biometry. Second edition. W. Freeman, San Francisco.
- SPERISEN, C.; BÜCHLER, U.; MATYAS, G. 1998: Genetic variation of mitochondrial DNA reveals subdivision of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). IN: KARP, A.; ISAAC, P.G.; INGRAM, D.S. (eds.) 1998: Molecular Tools for Screening Biodiversity. Chapman & Hall, London.
- STARKE, R.; HATTEMER, H.H.; ZIEHE, M.; VORNAM, B.; TUROK, J.; HERZOG, S.; MAURER, W.; TABEL, U. 1995: Genetische Variation an Enzym-Genloci der Buche. *Allg Forst- u. J.-Ztg.*, 166, 8, S. 161-167.
- SWOFFORD, D.L. 1981: On the utility of the distance Wagner procedure. IN: FUNK, V.A.; BROOKS, D.R. (eds.): *Advances in Cladistics*; W. Hennig Society, New York Botanical Garden, New York.
- SWOFFORD, D.L.; OLSON, G.J.; WADDELL, P.J.; HILLIS, D.M. 1996: Phylogenetic reconstruction. S. 407-514 In: HILLIS, D.M.; MORITZ, G.; MABLE, B.K. 1996
- SWOFFORD, D.L. 1997: BIOSYS-II – A computer program for the analysis of allelic variation in Genetics. Urbana, Illinois.
- SUDHAUS, W.; REHFELD, K. 1992: Einführung in die Phylogenetik und Systematik. G. Fischer, Stuttgart. 241 S.
- TABERLET, P.; FUMAGALLI, L.; WUSTSAUCY, A.G.; COSSON, J.F. 1998: Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 4, 453-464.
- TATENO, Y.M.; NEI, M.; TAJIMA, F. 1982: Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. I. Distantly related species. *J. Mol. Evol.* 18, 387-404.
- TOUMI, L.; LUMARET, R. 1998: Allozyme variation in cork oak (*Quercus suber* L.): the role of phylogeography and genetic introgression by other Mediterranean oak species and human activities. *Theoretical and Applied Genetics* 4, 647-656.
- TUROK, J. 1995: Genetische Untersuchungen bei der Buche. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen. Band 8.

- VENDRAMIN, G.G.; DEGEN, B.; PETIT, R.J.; ANDIDEI, M.; MADAGHIELE, A.; ZIEGENHAGEN, B. 1999: High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europe. *Molecular Ecology* 7, 1117-1126.
- VORNAM, B.; HERZOG, S. 1996: cpDNA-Polymorphismus bei der Buche. *Allg.Forst-u.J.Ztg.*, 6, 121-126.
- VYSNY, J.; SHVADCHAK, I.; COMPS, B.; GÖMÖRY, D.; PAULE, L. 1995: Genetic Diversity and Differentiation of Beech Populations (*Fagus sylvatica* L.) in Western Ukraine. *Russian Journal of Genetics* 11, 1309-1319.
- WATSON, D.F.; PHILIP, G.M. 1985: A refinement of Inverse Distance Weighted Interpolation. *Geo-Processing* 2, 315-327.
- WILEY, E.O. 1981: *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley, New York. 367 S.
- WILSON, E.O. (Hrsg.) 1992: *Ende der biologischen Vielfalt?* Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg Berlin New York. 557 S.
- WULF, M. 1994: Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel „historisch alter Wälder“. S. 3-14 In: *NORDDEUTSCHE NATURSCHUTZ- AKADEMIE* 1994.
- WULF, M. 1997: Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *J. Vegetation Science* 8, 635-642.
- WULF, M.; SCHMIDT, R. 1996: Die Entwicklung der Waldverteilung in Brandenburg in Beziehung zu den naturräumlichen Bedingungen. *Beitr. Forstwirtsch. Landsch.ökol.* 3, 125-131.
- ZANETTO, A.; ROUSSEL, G.; KREMER, A. 1994: Geographic variation based of interspecific differentiation between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Forest Genetics* 1, 111-123.
- ZIEGENHAGEN, B.; KORMUTAK, A.; SCHAUERTE, M.; SCHOLZ, F. 1995: Restriction site polymorphism in chloroplast DNA of silver fir. *Forest Genetics* 2, 99-107.
- ZIEHE, M. 1998: *Genomische Assoziation durch Selbst- und Fremdbefruchtung und ihre Bedeutung für die Interpretation genetischer Strukturen am Beispiel der Buche (Fagus sylvatica L.)*. Habilitationsschrift, Univ. Göttingen. 95 S.
- ZIEHE, M.; GREGORIUS, H.-R. 1996: Beurteilung der Gefährdung genetischer Ressourcen anhand von Streßmerkmalen. S. 300-317 in MÜLLER-STARCK, G. 1996.
- ZIEHE, M., GREGORIUS, H.-R.; GLOCK, H.; HATTEMER, H.H.; HERZOG, S. 1989: Gene resources and gene conservation in forest trees: General concepts. S. 173-185 in SCHOLZ et al. 1989.
- 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, Trippstadt*. Nr.34: 180-201.

ANHANG

Anhang 1:

Kurzbeschreibungen von wald- und forstgeschichtlichen Entwicklungen

Anhang 2:

Erzeugte Daten

Anhang 3:

Multimediale Visualisierung der Forschungsergebnisse zur EXPO 2000

Anhang 4:

Phylogenetische Rekonstruktion

Anhang 5:

Glossar

ANHANG 1

Kurzbeschreibungen von wald- und forstgeschichtlichen Entwicklungen

Die folgende Kurzdarstellung dient der Beschreibung wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen. Sie basiert nach Sachverhalt und Auffassung auf einer Auswahl bedeutsamer Werke zur Wald- (Quartärforschung) und Forstgeschichte^{22, 23}. Die vorgenommene Gliederung ergab sich im Rahmen des „Begleitprojektes“ zur multimedialen Visualisierung der Ergebnisse des o.g. Verbundprojektes (SCHOLZ & DEGEN 1999) zur EXPO 2000 (vgl. Anhang 3).

EINFÜHRUNG IN DIE WALDGESCHICHTE.....	112
VEGETATIONSGESCHICHTE DER LETZTEN 20.000 JAHRE IM ÜBERBLICK.....	113
NACHEISZEITLICHE RÜCKWANDERUNG MITTELEUROPÄISCHER HAUPTBAUMARTEN.....	115
MERKMALE DER NACHEISZEITLICHEN RÜCKWANDERUNG EINIGER WICHTIGER BAUMARTEN.....	116
URSACHEN NACHEISZEITLICHER EINWANDERUNGS- UND AUSBREITUNGSMUSTER EINIGER WICHTIGER BAUMARTEN.....	118
BEGINN DER FORSTGESCHICHTE MITTELEUROPAS.....	120
MITTELALTERLICHE UND NEUZEITLICHE ANTHROPOGENE WALDRESSOURCENNUTZUNG BIS ZUM 19. JAHRHUNDERT: WALDFLÄCHE.....	122
MITTELALTERLICHE UND NEUZEITLICHE ANTHROPOGENE WALDRESSOURCENNUTZUNG BIS ZUM 19.JAHRHUNDERT: PRODUKTE DES WALDES.....	126
WALD UND GESELLSCHAFT.....	129
WILD UND JAGD IM MITTELALTER UND IN DER NEUZEIT.....	133
GEREGELTE FORSTWIRTSCHAFT.....	135

²² **Paläobotanik, Waldgeschichte:**

FIRBAS (1949, 1952), GLIEMEROTH (1995) und LANG (1994).

²³ **Forstgeschichte:**

HASEL (1985), HAUSRATH (1982) und MANTEL (1990).

Einführung in die Waldgeschichte

Erdgeschichte (=Geschichte des Lebens)

Vor etwa 4,6 Milliarden Jahren entstand unser Planet. Bis zum Kambrium vor ca. 570 Mio. Jahren, das entspricht 87% der Erdgeschichte, bildete sich die Erdkruste, und es entstanden erste Lebensformen als Prokaryonten, später eukaryontische Algen sowie die Tierwelt der Meere. Mit Beginn des Kambriums setzte die Besiedlung des Landes ein. Im Paläophytikum herrschten zunächst Farnpflanzen vor, während im Mesophyticum die Gymnospermen Dominanz erlangten. Seit etwa 130-90 Mio. Jahren, in der Kreidezeit, entfalteten sich in explosionsartiger Vervielfältigung der Sippen die Angiospermen. Mit Beginn des Quartärs vor 2,4 Mio. Jahren setzten ausgeprägte Kalt- oder Eiszeiten ein. Seit etwa 10.000 Jahren, dem Beginn der Nacheiszeit (Holozän, Postglazial), greift der Mensch in den Naturhaushalt ein. Die Einwirkungen des Menschen auf seine belebte und unbelebte Umwelt nehmen mit steigender Bevölkerungsdichte und kulturtechnischer Entwicklungsstufe in Mitteleuropa insbesondere in den letzten 2000 Jahren dramatisch zu.

Vor dem Eiszeitalter (Tertiär)

Die Entwicklung der Vegetation im Tertiär, also vor 63 - 2 Mio. Jahren, war durch die allmähliche Verdrängung vorherrschender immergrüner (sub-)tropischer Gehölze durch sommergrüne Bäume gemäßigter Klimate aus dem Norden geprägt. Diese Entwicklung war vor allem Folge zunehmender Abkühlung des Klimas, begleitet von zunehmenden Klimaschwankungen. Neben den erdgeschichtlich älteren Gymnospermen waren zu Beginn des Tertiärs die großen Gruppen der Angiospermen mit den meisten der heutigen Familien und Gattungen bereits herausgebildet. Ab dem jüngeren Tertiär (Miozän, 26-12 Mio. J. v. h.) nahm der Anteil heutiger Arten stark zu, während bis zum Anfang des Pliozäns viele der subtropischen Sippen erloschen. Gegen Ende des Tertiärs bzw. vor dem Beginn des Eiszeitalters (Pleistozäns) vor rd. 2,5 Mio. Jahren war in Europa eine sehr artenreiche warm-gemäßigte Gehölzflora verbreitet, die sich neben den heute in Mitteleuropa noch vorhandenen Baumgattungen (u. a. *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Betula*, *Carpinus*, *Quercus*, *Fagus*, *Tilia*, *Ulmus*) aus einer Vielzahl weiterer Baumgattungen zusammensetzte, die heute nur noch in Nordamerika und Ostasien vorkommen (z. B. *Tsuga*, *Hamamelis*, *Eucommia*).

Das Eiszeitalter (Pleistozän)

Das Pleistozän (die letzten 2,4 Mio Jahre) war gekennzeichnet durch vielfache, starke klimatische Schwankungen: Wechsel zwischen (mindestens 12) Kaltzeiten (Glaziale) und Warmzeiten (Interglaziale), wobei das Ausmaß des Temperaturabfalls vom Alt- über das Mittel- zum Jungpleistozän deutlich zunahm. Seit etwa dem Mittelpleistozän wiesen die Kaltzeiten eine Dauer von 100.000 Jahren, die Warmzeiten eine Dauer von ca. 15.000 Jahren auf. Während der Kaltzeiten kam es zu kontinentalen Vergletscherungen (nordische Inlandvereisung in Nordeuropa und Britische Inseln; südlichere Hochgebirge wie Alpen, Karpaten und Pyrenäen), die im Maximum ca. zwei Drittel des europäischen Festlandes bedeckten.

Die europäische Vegetation war durch die pleistozänen Klimaschwankungen dramatischen Veränderungen unterworfen. Während v. a. in den jüngeren Kaltzeiten die Baumarten nur in kleinen, isolierten Populationen in Süd- und Südosteuropa überdauerten, also größere geschlossene Waldflächen nicht existierten, drangen die Wälder in den Warmzeiten in den Norden Europas vor. Bei diesen nahezu zyklischen Prozessen der Verdrängung und Wiederausbreitung gelang es immer weniger Baumarten

bzw. -gattungen, verlorene Areale wiederzubesiedeln. Diese Entwicklung führte zu der heutigen relativen Artenarmut mitteleuropäischer Gehölze gegenüber klimatisch vergleichbaren geographischen Breiten in Nordamerika und Asien.

Das Holozän (Postglazial, Nacheiszeit)

Das Holozän, mit dessen Beginn die Wiederbewaldung Mitteleuropas einsetzte, umfaßt die letzten 10.000 Jahre. Nach maximaler Eisausdehnung vor ca. 20.000 Jahren setzte eine allmähliche Klimaerwärmung ein. Während im Spätglazial (15.000 - 10.000 v.h.) weite Teile Mitteleuropas noch waldfrei waren, setzte in Süd- und Südosteuropa die Rückwanderung der ersten Baumgattungen ein. Die nacheiszeitliche Vegetationsentwicklung Mitteleuropas umfaßte in den Grundzügen folgende Phasen: bereits im Spätglazial Birken-Kiefern-Wälder bis in das Präboreal (Vorwärmezeit), im Boreal über Atlantikum bis ins Subboreal Eichen-Mischwälder, seit ca. 3.000 Jahren Dominanz von Buchen-Tannen-Wäldern.

In der ersten Hälfte des Holozäns wanderten neolithische Bauernkulturen (Bandkeramiker) von Südosten nach Nordwesteuropa ein. Durch Acker- und Viehwirtschaft begannen nennenswerte menschliche Einflüsse auf die Waldvegetation (Rodungen, lokale Holznutzung und Waldweide), die - ausgehend von den Altsiedlungsgebieten - bis zur Gegenwart nahezu stetig zugenommen haben.

Vegetationsgeschichte der letzten 20.000 Jahre im Überblick

Vegetation Europas um 20.000 v.h. (vor heute)

- Zeitliche Einordnung: Das letzte Stadial des Pleniglazials (Weichsel-Eiszeit) umfaßte den Zeitraum zwischen 25.000-15.000 v.h., direkt vor Beginn des Spätglazials (ab 15.000 v.h.).
- Klima: Ausgeprägt kontinentales Klima; Sommertemperaturen ähnlich wie heute, jedoch sehr kalte Winter mit Permafrost-Bedingungen. Eiszeitliche Vergletscherung Europas erreicht max. Ausdehnung um 20.000 v.h..
- Vegetation: Vegetationsformen in Europa mit Anpassung an extrem kalte Winter und trockenes Klima (Tundren, Steppentundren und Steppen). Diese Formen ähneln Formen der heutigen Südrandlage des nordeuropäischen Inlandeises (z. B. Grönland, Island mit Zwergstrauch-Gesellschaften und offenen Schutt-/Geröllfluren). In Mitteleuropa zwischen vergletscherten Alpen und nordeuropäischem Inlandeis: waldlose Tundravegetation mit Steppenpflanzen (*Artemisia* u.a.; Steppentundren, Dryasfluren). In Südeuropa: weitgehend waldlos, *Artemisia*-Steppen in tieferen Lagen, in Gebirgen in mittlerer Höhenstufe kleine, voneinander isolierte Gehölzrefugien (Waldinseln, glaziale Überdauerungsgebiete).

Vegetation Europas um 10.000 v.h.

- Um 15.000 v.h. (Wende Weichsel-Pleniglazial zu Spätglazial): Die Eismassen zogen sich in Nord- und Nordwest-Europa nach max. Ausdehnung um 20.000 v.h. zunehmend zurück. Aufgrund des niedrigen Meeresspiegels waren England, Wales und Schottland noch mit dem Kontinent verbunden sowie Teile der Adria, Ägäis und Biskaya meerfrei. Vermutlich erste lokale Ausbreitungsvorgänge bei Baumarten aus glazialen Refugialgebieten in Süd-/Südost-Europa, daneben vermutlich auch thermisch anspruchslosere Nadelbaumarten in Randbereichen der Alpen und Karpaten. In Südeuropa bis südliches Mitteleuropa: baumlose Steppentundren (*Artemisia*, *Ephedra*, Gräser); im nördlichen Mitteleuropa: baumlose Tundra.
- Zeitliche Einordnung: Beginn des Holozäns (ca. 11.000 astronomische Jahre, 9.000 v.Chr.)

- Klima: Seit 15.000 v.h. nahezu kontinuierlicher Temperaturanstieg. Ausnahme: Jüngere Dryas (11.-10.000 v.h.) mit Klimarückschlag in Nord-/Nordwest-Europa, Stillstand der Gletscherschmelze bzw. Wiedervordringen des Eises. Im Holozän ab 10.000 v.h. rascher Temperaturanstieg bis ins Atlantikum (5000 v.h.) auf Werte, die über den heutigen liegen.
- Vegetation: Vor dem Holozän seit der Alleröd-Zeit (12.-11.000 v.h.) im eisfreien Mitteleuropa boreale Kiefer- und Kiefern-Birken-Wälder. Der rasche Temperaturanstieg ab 10.000 v.h. induziert umfangreiche Pflanzenwanderungen in Europa. Zustand in Süd-/Südost-Europa: Waldsteppen sommergrüner Laubholzsippen; zunehmende Entwicklung zu Eichen-dominierten Laubmischwäldern. Zustand in Mitteleuropa: Kiefernwälder mit Birke; baumfreie Tundren auf den Britischen Inseln und am Rand des nordischen Inlandeises.
- Mensch: In Mitteleuropa mesolithische Sammler und Jäger in kleinen Populationen mit nur geringen Einwirkungen auf die Vegetation.

Vegetation Europas um 5.000 v.h.

- Zeitliche Einordnung: Boreal 9.-8.000 v.h., Atlantikum 8.-5.000 v.h., Subboreal 5.-2.500 v.h.. (5.800 astronomische Jahre, also ca. 3.800 v.h.).
- Klima: Thermischer Höhepunkt der nacheiszeitlichen Erwärmung zum Ende des Atlantikums bereits überschritten. Kühler und trockener.
- Vegetation: Seit dem Boreal und Atlantikum aus Süden Vordringen thermisch anspruchsvollerer sommergrüner Laubwaldgesellschaften nach Mitteleuropa und nördlichem Skandinavien. Kiefer- und Kiefern-Birken-Wälder weitgehend nach Nordeuropa abgedrängt, daneben vereinzelte isolierte Restvorkommen in Mitteleuropa („Reliktföhrenwälder“). In Mitteleuropa Dominanz lichtbedürftiger Laubbaumarten in wechselnden Anteilen (u.a. Eiche, Ulme, Linde, Esche, Ahorn, Hasel). Einsetzen der allmählichen Ausbreitung von schattenertragenden Baumarten (Buche, Fichte, Tanne) aus Süd-/Südost-Europa zuungunsten (unter Verdrängung) der Lichtbaumarten.
- Mensch: Fortsetzung der Ausbreitung neolithischer Bauernkulturen über SO-Europa nach NW-Europa. Der Wald in Süd- und Mitteleuropa ist bereits in den Altsiedlungsgebieten (v.a. fruchtbare Ebenen) von Rodungsinseln („Siedlungskammern“) durchzogen. Die Zurückdrängung des Waldes in Mitteleuropa ist insgesamt jedoch noch bescheiden.

Heutige (potentiell) natürliche Vegetation

- Problem der Definition: Die heutige natürliche Vegetation entspricht einer gedachten Pflanzendecke, wie sie sich ohne Eingriffe des Menschen darstellen würde. Die heutige potentiell natürliche Vegetation entspricht einer gedachten Pflanzendecke, wie sie sich unter Einbeziehung menschlicher Eingriffe in der Vergangenheit nach deren Aufhören in der Gegenwart darstellen würde. Beide Begriffe sind hypothetische Konstruktionen einer nur von natürlichen Klima- und Bodenfaktoren abhängigen Vegetationsgliederung.
- Starke Unterschiede zwischen dieser hypothetischen Konstruktion und der aktuellen, realen Vegetation. Zustand des Waldes in seiner Quantität (räumliche Verbreitung) und Qualität (Struktur, Zusammensetzung) in der europäischen Kulturlandschaft nach jahrtausendelanger menschlicher Beeinflussung und jahrhundertelanger intensiver Umgestaltung durch den Menschen.
- Vegetation: 5 Haupt-Vegetationszonen mit jeweils vorherrschenden Pflanzenformationen. A) Arktische und alpine Zone mit baumloser Zwergstrauch-, Rasen- und Hochstauden-Vegetation. B) Boreale Zone mit immergrünen Nadelwäldern. T) Temperierte Zone mit sommergrünen Breitlaub-

wäldern. M) Mediterrane Zone mit immergrünen Hartlaubwäldern. P) Pannonische-pontisch-anatolische Zone mit Waldsteppen, Steppen und Halbwüsten.

Nacheiszeitliche Rückwanderung mitteleuropäischer Hauptbaumarten

***Abies* (Tanne)**

Wanderung: Die Rückwanderung der Tanne aus ihren eiszeitlichen Refugien setzte im südöstlichen Mittelmeerraum um 11.000 v.h., im Apennin und in den Pyrenäen um 10.000 v.h. ein. Für die Besiedlung eines Areals bis nach Mittelfrankreich, Mitteldeutschland und Mittelpolen benötigte *Abies* ca. 7.000 Jahre. Bis 8.000 v.h. wanderte *Abies* vorrangig nördlich der Karpaten und beiderseits des Donautales von Südost nach Nordwest, später in nördlicher Richtung. Bereits 6.000 v.h. stieß *Abies* regional an ihre Ausbreitungsgrenzen. Die maximale Gesamtausbreitung wurde um 3.000 v.h. erreicht.

Rückzug (Vergleich max. Ausdehnung der 1. Spuren mit rezenter natürlicher Verbreitung): Ungarische und südrussische Steppengebiete sowie Arealgrenze in West-, Mittel- und Osteuropa seit 3.000 v.h.

Massenausbreitung: Südlich der Alpen und auf der südöstlichen Balkanhalbinsel ab 10.000 v.h., zwischen 8.000 und 7.000 v.h. im nördlichen Alpenvorland und von dort die nächsten 4.000 Jahre nach Norden voranschreitend. Im nördlichen und nordwestlichen Einwanderungsgebiet kommt es nicht mehr zu einer Massenausbreitung.

Mensch: Starke Flächenverluste durch Übernutzungen seit dem Mittelalter („Holländer-Holzhandel“), Umwandlung von Tannenwäldern in Fichtenwälder sowie starke Disposition gegenüber Schadstoff-Immissionen.

***Picea* (Fichte)**

Wanderung: Neben einem südosteuropäischen Refugialraum verfügte *Picea* (vermutlich) über ein zweites Refugium im Südural, aus dem *Picea* jedoch erst später die Einwanderung nach Europa antrat als aus dem südosteuropäischen Refugium. Die Einwanderungsrichtung von *Picea* verläuft hauptsächlich von Ost nach West und ist durch häufige regionale Stops gekennzeichnet. Die Einwanderung der Fichte aus Südosteuropa begann bereits um 14.000 v.h. Bis 9.000 v.h. erreichte die Fichte eine Ausbreitungslinie Poebene – Donau-Oberlauf - Mittelpolen. In den anschließenden 9.000 Jahren (bis 2.000 v.h.) besiedelte die Fichte einerseits im Norden fast ganz Skandinavien, erreichte im Westen aber lediglich die Westalpen, den Rhein und das norddeutsche Tiefland. Die Fichte scheint sich (neben der Buche) als einzige Baumart nach wie vor in Ausbreitung zu befinden.

Rückzug (Vergleich max. Ausdehnung der 1. Spuren mit rezenter natürlicher Verbreitung): Nordgrenze in kontinentalen Gebieten Skandinaviens und Rußlands, Halbwüsten und Steppen Südrußlands und Südspaniens.

Massenausbreitung: Vor 10.000 v.h. in Südosteuropa und fortgesetzt bis 1.000 v.h. in Mitteleuropa nach Westen. Zusätzlich ab 6.000 v.h. aus dem Refugium im Südural in nordwestlicher Richtung nach Skandinavien. Zwischen diesen beiden Gebieten verbleibt ein Gürtel von Norddeutschland, Südschweden und Nordpolen, in dem *Picea* nicht zur Massenausbreitung kommt.

Mensch: Stark positive Effekte auf Ausbreitung und Vorkommen durch künstliche Anpflanzungen in den letzten Jahrhunderten (stark gestörtes rezentes Areal). Starke Verbreitung von Samen- und Pflanzmaterial. Geschätzt als raschwüchsiges Bauholz.

Quercus (Eiche)

Wanderung: Die Eiche hielt sich während der Kaltzeiten der Eiszeit im gesamten Mittelmeerraum in dort vorherrschenden Steppen und lichten Hainen auf. Seit ca. 12.000 v.h. wanderte *Quercus* sehr rasch auf breiter Front von Süden her nach Norden in Mittel- und Nordeuropa ein. Eine zeitliche Verzögerung von ca. 2.000 Jahren trat in Süddeutschland, der Slowakei, der Tschechei und Südpolen auf. Schon um 9.000 v.h. erreichte *Quercus* die Westgrenze des Kontinents (GB, IRL) und breitete sich bis zum Wärmeoptimum im Atlantikum um 7.000 v.h. weiter nach Skandinavien und Rußland aus.

Rückzug (Vergleich max. Ausdehnung der 1. Spuren mit rezenter natürlicher Verbreitung): Nordgrenze in kontinentalen Gebieten Skandinaviens und Rußlands, Halbwüsten und Steppen Südrußlands und Südspaniens.

Massenausbreitung: Vor 10.000 v.h. in Südeuropa, bereits um 9.000 v.h. im nördlichen Alpenvorland und weiteren 1.000 Jahren fingerförmig in Mitteleuropa nach Norden. Letzte Massenausbreitung in Irland, Dänemark und Südschweden um 5.000 v.h.

Mensch: Überwiegend positive Effekte auf historische Ausbreitung. Geschätzter Baum als Nutz- und Bauholz, für die Eichelmast, Gewinnung von Gerberlohe und Verwendung im Niederwaldbetrieb. Flächenverluste durch Übernutzung, Degradation sowie Umwandlung in Nadelwälder.

Fagus (Buche)

Wanderung: Die Buche trat die Rückwanderung aus ihrem Refugialgebiet in SO-Europa (Balkan) sowie eventuell im Apennin (Italien) nach Mitteleuropa um 9.000 v.h. neben der *Carpinus* (Hainbuche) als letzte Baumgattung an. Die Buche erreichte ca. um 5.000 v.h. Elbe und Weser. Von dort aus ist eine weitere östlich (nach Polen und Südschweden) und westlich (nach Frankreich, Südengland und Nordspanien) gerichtete Ausbreitung anzunehmen.

Rückzug (Vergleich max. Ausdehnung der 1. Spuren mit rezenter natürlicher Verbreitung): Steppen Südrußlands.

Massenausbreitung: Für die Gebiete Mittel- und Norddeutschlands sowie Südschwedens brauchte *Fagus* mehr als 2.000 Jahre, um zur Massenausbreitung zu kommen. In anderen Gebieten waren hierfür nur wenige 100 Jahre erforderlich. An der Nordgrenze des Areals und jüngst besiedelten Gebieten kam *Fagus* nicht mehr zur Massenausbreitung.

Mensch: Geschätztes Nutz- und Brennholz, Waldweide (Schweinemast). Große Flächenverluste durch Degradierung und Umwandlung in Nadelwälder (Fichte, Kiefer) in den letzten Jahrhunderten.

Merkmale der nacheiszeitlichen Rückwanderung einiger wichtiger Baumarten

Anfang und Ende der Ausbreitung (in ersten Spuren) einer Baumgattung

Beginn der Einwanderungsbewegung: Ab 16.000 v.h. *Alnus*, gefolgt von *Picea* ab 14.000 v.h. Ab 13.000 v.h. *Ulmus*, 1000 Jahre später bei *Quercus*, *Tilia* und *Fraxinus*.

Relativ späte Einwanderung von *Abies* und *Acer* (11.000 v.h.) sowie *Taxus* und *Carpinus* (10.000 v.h.). Als letzte Baumgattung begann *Fagus* mit einer Ausbreitung der 1. Spuren aus den eiszeitlichen Refugien ab 9.000 v.h.

Die Zeitdauer zwischen dem Anfang und dem Ende der Wanderbewegung der ersten Spuren bei den einzelnen Baumgattungen ist unterschiedlich: Sehr lange bei *Picea* (14.000 v.h. bis 0), lange (trotz des späten Beginns der Rückwanderung) bei *Fagus* (9.000 v.h. bis 1.000 v.h.), relativ kurzer Zeitraum von 3000 Jahren bei *Ulmus* und *Quercus*. Es liegen Hinweise vor, wonach die Wanderung bei *Picea*, *Fa-*

gus und *Carpinus* möglicherweise noch nicht abgeschlossen ist. Bei *Abies* und *Acer* hört die Ausbreitung der ersten Spuren bereits um 3'000 v.h. auf.

„Stop and Go“ - Bewegungen bei den einzelnen Baumgattungen

Phänomen: Ausgehend von einer bestimmten Verbreitung einer Gattung zu einem bestimmten Zeitpunkt, erfolgt die Weiterwanderung in den nächsten Zeitebenen vielfach nur in bestimmten Teilgebieten des bisher eingenommenen Areals, während in anderen Teilbereichen die Vorwärtsbewegung für mehr oder weniger lange Zeit stoppt und die Weiterwanderung erst später wieder aufgenommen wird. Dieses Phänomen läßt sich bei allen Baumgattungen bei der Rückwanderung nach Mittel- und Nordeuropa in mehr oder minder starkem Maße feststellen.

Gemeinsame Tendenzen der Baumgattungen für Gesamteuropa:

- a) Überwiegendes „Go“-Verhalten zwischen 7.000 bis 5.000 v.h (Mitte Atlantikum bis Mitte Subboreal, Verschlechterung des Klimas nach dem Klimaoptimum des Atlantikums);
- b) Überwiegendes „Stop“-Verhalten zwischen 13.000 bis 11.000 v.h. in Zentraleuropa.

Verhalten einzelner Baumgattungen am Beispiel von *Fagus*:

Nach dem vollständigen Erreichen Zentraleuropas von Süden um 5.000 v.h. stoppte die Weiterwanderung an der Westgrenze des Areals und wurde dort erst um 2.000 v.h. wieder aufgenommen, während die Weiterwanderung nach Nordeuropa nicht unterbrochen wurde. Einwanderungsbewegungen nach Mittel- und Nordeuropa mit häufigen, längeren Stops zeigt *Picea*. Demgegenüber verläuft die Rückwanderung von *Quercus* zügig.

Ausdehnungs-, Stillstands- und Rückzugsmuster der Baumgattungen

Der Vergleich der rezenten Arealkarten der Baumgattungen mit der maximalen Ausdehnung der Areale der 1. Spuren der Baumgattungen (Annahme: Areal der ersten Spuren einer Baumgattung entspricht ihrer ehemaligen Verbreitungsgrenze) zeigt folgende Übereinstimmungen:

- Rückzug an den Arealgrenzen, insbesondere an der jeweiligen Nordgrenze,
- Rückzug aus den kontinentalen Steppen Süd-Rußlands und der Ukraine.

Daneben sind folgende Aspekte von Bedeutung:

- *Abies* und *Acer* (sowie bereits früher *Fraxinus*) zeigen um 3.000 v.h. einen jähen Übergang von Ausbreitungsbewegung und Rückzug ohne zwischengeschaltete Stillstands-Phase an den Arealgrenzen. Neben der menschlichen Nutzung als Werk-, Bau- und Nutzholz kann hierfür auch der postulierte subatlantische Klimasturz ursächlich gewesen sein.
- *Picea* sowie in Teilen *Fagus* und *Carpinus* sind die einzigen Baumgattungen, die noch in Ausbreitung befindlich zu sein scheinen.
- Hinsichtlich des Rückzugs und der Stillstandsphasen fällt eine gewisse Uneinheitlichkeit auf. Gegen eine alleinige Steuerung durch großklimatische Ereignisse spricht der unterschiedliche Zeitpunkt sowie eine fehlende Übereinstimmung mit bekannten Klimaveränderungen. Beispiele (E = Ende der Ausbreitung, S = Stillstand, R = Rückzug) : *Ulmus* E 8.000 v.h., nachfolgend 2000 Jahre S, dann R; *Quercus* E 7.000 v.h., folgend 1.000 S, dann R; *Tilia* E 6.000 v.h., folgen 2.000 Jahre S, dann R.

Anfang und Ende der Massenausbreitung

Beginn: Um 11.000 v.h. *Corylus*, *Tilia* und *Ulmus*, ab 10.000 v.h. *Abies*, *Alnus*, *Picea* und *Quercus*, später (8.000 v.h.) *Fagus*.

Die zeitliche Häufung der ersten beiden Gruppen liegt im Übergangsbereich vom Spätglazial zum Holozän. Hauptursache dürfte die Klimaerwärmung und einsetzende Bodenentwicklung sein.

Corylus, *Tilia* und *Ulmus* zeigen ein Ende ihrer Massenausbreitung bereits um 6.000 v.h., *Alnus* und *Quercus* ca. 1.000 Jahre später (Klimaverschlechterung nach holozänem Wärmeoptimum im Atlantikum?). *Abies* um 3.000 v.h. (subatlantischer Klimasturz?) sowie *Fagus* und *Picea* 2.000 bzw. 1.000 v.h. (menschliche Nutzung?).

Ursachen nacheiszeitlicher Einwanderungs- und Ausbreitungsmuster einiger wichtiger Baumarten

Nach ihrem zeitlichen Auftreten in der Rückwanderung (mitteleuropäische Waldfolge) werden die Baumarten in 3 Gruppen eingeteilt:

1. Protokratisch: Besiedlung des heutigen Areals größtenteils bereits im Spätglazial (sofern eisfrei): *Pinus sylvestris*, *Betula*.
2. Mesokratisch: Einwanderung und Besiedlung in den ersten Jahrtausenden des Holozäns: *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Fraxinus* u.a..
3. Telokratisch: Einwanderung insbesondere in den westlichen und nördlichen Teil des heutigen Areals erst in der 2. Hälfte des Holozäns: *Abies*, *Picea*, *Fagus*.

Als steuernde Faktoren der nacheiszeitlichen Rückwanderung und Besiedlung in Zeit und Raum (Arealgeschichte der Baumarten) wurden bisher im wesentlichen vier Ursachenkomplexe diskutiert: Refugialsituation und Wanderung, Wettbewerb, Klima und Mensch.

Artspezifisches Wanderungsverhalten

Das realisierte Wanderungsverhalten dürfte maßgeblich bestimmt gewesen sein durch einerseits *Anzahl und Lage der Refugien* und andererseits artspezifische Bestimmungsgründe des *Ausbreitungsvermögens*.

Refugialsituation

Der paläobotanische Nachweis eiszeitlicher Gehölzrefugien ist aus verschiedenen Gründen problematisch. Es wird übereinstimmend davon ausgegangen, daß die Baumarten die Stadiale der letzten Eiszeit in kleinen, zerstreuten und voneinander isolierten Populationen in Südwest-, Süd- und Südosteuropa überdauerten. Topographisch lagen solche Refugien vornehmlich im submontanen Gebirgsbereich sowie in Flußniederungen. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über mögliche eiszeitliche Refugien (aus: GLIEMEROTH 1995, S.147).

Refugium	Baumgattungen
Iberische Halbinsel	<i>(Acer)</i> , <i>Alnus</i> , <i>(Fraxinus)</i> , <i>Quercus</i>
Italien	<i>(Abies)</i> , <i>Acer</i> , <i>(Carpinus)</i> , <i>(Corylus)</i> , <i>(Fagus)</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Tilia</i>
Südfrankreich	<i>Acer</i> , <i>Quercus</i>
Ostrand der Alpen	<i>Acer</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Tilia</i>
Balkan-Halbinsel	<i>Abies</i> , <i>Acer</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Fagus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Quercus</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i>

(Fortsetzung nächste Seite)

Refugium	Baumgattungen
Nördliche Umrandung des Schwarzen Meeres	(<i>Acer</i>), <i>Alnus</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Fagus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Quercus</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i>
Türkei	<i>Abies</i> , <i>Acer</i> , <i>Alnus</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Fagus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i>
Mittelrußland	<i>Alnus</i> , <i>Picea</i>

Tab. 16: Mögliche Glazialrefugien von Baumgattungen (nach GLIEMEROTH 1995).

Refugien werden hier als Gebiete verstanden, von denen aus die erste größere Wanderbewegung der ersten Spuren der einzelnen Baumgattungen palynologisch zu erfassen ist.

Zur Refugialsituation der Gehölze läßt sich im Überblick feststellen:

- in den einzelnen eiszeitlichen Refugien sind meist mehrere Baumgattungen vertreten gewesen. Die Baumgattungen in denselben Refugien zeigen meist einen unterschiedlichen Beginn der Rückwanderung und verschiedene Rückwanderungsgeschwindigkeiten.
- Die eiszeitlichen Refugien lagen v. a. in Südwest-, Süd- und Südosteuropa. Es muß davon ausgegangen werden, daß solche Refugialräume klimatisch begünstigt waren und eine gewisse Habitatsvielfalt aufweisen mußten. Die meisten eiszeitlichen Refugien lagen in gebirgigen Gebieten mit dem Schwerpunkt in der submontanen Stufe. Ferner werden Refugialbereiche im nicht vergletscherten Umfeld der zentraleuropäischen Gebirge (z. B. Alpen, Karpaten) vermutet.
- In einigen der Refugien treten zahlreiche Baumgattungen auf, in anderen Refugien können nur einzelne Baumgattungen nachgewiesen werden. Ursächlich hierfür dürften die „Auswanderungswege“ zu Beginn der letzten Eiszeit aus Europa sowie die (aut-)ökologischen Ansprüche der Baumgattungen und ihre Konkurrenzkraft in der Refugialsituation gewesen sein.

Ausbreitungsvermögen

Als bestimmende Faktoren für diesen Ursachenkomplex werden zumeist folgende Merkmale angesehen: (Minimales) Blühreifealter, Höchstalter, Verbreitungsvektoren der Pollen und Samen, Standortansprüche (Klima, Licht, Boden).

Auf die historische Wandergeschwindigkeit kann geschlossen werden durch Identifikation von Einwanderungsorten und Datierung sowie des erforderlichen Zeitbedarfs für die Überwindung der entsprechenden Distanzen gemäß $W = V/B$, wobei W = Wandergeschwindigkeit (m/a), V = Verbreitungssprünge (km), B = Minimales Blühreifealter (a).

Ein Vergleich historischer (rekonstruierter) und rezenter (beobachteter) Verbreitungssprünge erlaubt die Gewichtung der Ursache „Ausbreitungsvermögen“:

- $V_{\text{rezent}} > V_{\text{historisch}}$: Eine höhere potentielle Wanderungsgeschwindigkeit ist gegeben; andere Faktoren sind maßgeblich (z.B. Klima).
- $V_{\text{rezent}} < V_{\text{historisch}}$: Eine geringere potentielle Wanderungsgeschwindigkeit ist gegeben; dies deutet insbesondere im Fall der protokratischen Baumgattungen (*Pinus*, *Betula*) auf eine weitere Streuung (bisher nicht entdeckter) eiszeitlicher Refugien, die eine schnelle Wiederbesiedlung ermöglichen.
- $V_{\text{rezent}} = V_{\text{historisch}}$: Die Wanderungsökologie ist maßgebliche Ursache der Verbreitung; Beispiel hierfür ist eine gegenwärtig noch unvollständige, nicht durch klimatische Bedingungen gebremste Wanderung, wie sie anscheinend im Fall von *Fagus* und *Picea* vorliegt.

Wettbewerb: Konkurrenten am zu besiedelnden Standort

Zu unterscheiden ist der Nachweis der örtlichen Anwesenheit (Erreichen eines Gebietes in ersten Spuren) und die Massenausbreitung an diesem Standort. Bei den Baumgattungen/-arten dauerte dieser Schritt unterschiedlich lange (erforderliche Anzahl Generationen). Die Konkurrenzbedingungen waren im Spätglazial und im Holozän unterschiedlich.

- Bei den protokartischen Gehölzen sind Unterschiede nicht feststellbar: *Pinus* und *Betula* als Pioniere (erste Waldbildner, Lichtbaumarten) in offenen Landschaften ohne Gehölzkonkurrenz.
- Bei den mesokratischen Gehölzen geringe Unterschiede: *Quercus* u.a. als Licht-/Halbschattbäume mußten lediglich die konkurrenzschwachen Pioniere verdrängen.
- Bei den telokratischen Gehölzen ist ein Zeitbedarf von bis zu 2.000 Jahren (und mehr) festzustellen: Die Halbschatt-/Schattbaumarten Tanne, Fichte und Buche mußten sich im Wettbewerb mit ökologisch stabileren, konkurrenzstärkeren mesokratischen Waldgesellschaften durchsetzen.

Klima

Fortlaufende Klimaänderungen in den letzten 20.000 Jahren können ein weiterer Ursachenkomplex für die europäische Waldentwicklung darstellen. Übereinstimmend wird davon ausgegangen, daß diese bestimmend für das Auslösen der Gehölzwanderungen waren. In bezug auf die mitteleuropäische Grundfolge (*Betula-Pinus*, *Corylus-Quercetum mixtum*, *Fagus-Abies*) ist festzustellen:

- Die protokratischen und mesokratischen Baumgattungen (*Pinus*, *Betula*, *Quercus* u.a..) sind beim Vorrücken ihrer Arealgrenzen nicht oder nur wenig hinter den klimatisch möglichen Grenzen zurückgeblieben.
- Bei den telokratischen Baumgattungen verzögert sich die Ausbreitung - vermutlich aufgrund geringerer Wanderungsgeschwindigkeit - gegenüber den klimatisch möglichen Grenzen. Bei *Fagus* und *Picea* liegen Hinweise für unvollständige Wanderung vor.

Mensch

Grundsätzlich sind positive und negative Auswirkungen menschlicher Aktivitäten auf die Ausbreitung und das Vorkommen von Baumarten denkbar. Ersteres ergibt sich infolge von Samenverschleppung sowie aktiver Förderung (Anbau); zweiteres ergibt sich infolge selektiver (Über-)Nutzung.

Zunächst läßt sich eine räumliche und zeitliche Koinzidenz der Ausbreitung (in bezug auf Hauptrichtung und zeitlichen Ablauf) neolithischer Bauernkulturen und einiger Baumarten feststellen. Am wahrscheinlichsten gilt, daß der Mensch als sekundärer Ausbreitungsfaktor gewirkt hat. Dies erstreckt sich auf den Transport bzw. die Verschleppung von größeren Baumsamen (z. B. eßbare Früchte von *Corylus*; aber auch *Fagus* und *Quercus*). Zum anderen können neolithische Auflichtungen des Waldes die Ausbreitung insbesondere von *Fagus* begünstigt haben.

Beginn der Forstgeschichte Mitteleuropas

Der Anfang der Forstgeschichte soll durch den Beginn nennenswerter menschlicher Einflußnahme auf den mitteleuropäischen Wald definiert werden (ROZSNYAY 1994). Nach neuesten Erkenntnissen ist dies die Siedlung neolithischer Bauernkulturen um 6.000-5.000 v. Chr. („Neolithische Revolution“). Hierzu muß geklärt werden, worin die Art und Weise der Einflußnahme dieser Kulturen auf den Wald bestand. Darüber hinaus wird die Zeitdauer deutlich, in der der Mensch den Wald in Mitteleuropa beeinflusst.

In der Alt- und Mittelsteinzeit (Paläo-/Mesolithikum) lebte der Mensch in Mitteleuropa in kleinen Gruppen nomadisierender Sammler und Jäger. Bedeutende anthropogene Einflüsse auf die Vegetation werden nicht postuliert.

Erste nennenswerte anthropogene Einwirkungen auf den Wald in Mitteleuropa, und damit der Beginn der Forstgeschichte, zeigen sich im Rahmen der Landnahme durch neolithische Bauernkulturen (Bandkeramiker) im 6. Jahrtausend v.Chr. Der Umgang mit Getreide und Haustieren begründete die landwirtschaftliche Produktion und die Bildung fester Siedlungen und damit den Übergang vom nomadisierenden Sammler und Jäger zum sesshaften Bauerntum („Neolithische Revolution“). Durch die jungsteinzeitliche Waldrodung und Waldweide begann die anthropogene Veränderung von Waldfläche und Waldaufbau zu einem Zeitpunkt, zu dem die natürliche Waldgeschichte (Rückwanderung der Baumarten) in Mitteleuropa noch nicht abgeschlossen (Buche, Hainbuche, Tanne) war.

Die Besiedlung des heutigen Deutschlands erfolgte seit ca. 5.700 v. Chr., zunächst durch die sogenannten Bandkeramiker („bandverzierte“ Keramiken als Leitfossil), aus Südost kommend und nach Nordwest gerichtet. Dabei wurden bereits bemerkenswerte Bevölkerungsdichten erreicht (100 Siedlungen zwischen Köln und Aachen; nach LÜNING (zit. In ROZSNYAY 1994) rd. 360.000 Einwohner, d.h. 1,5 Einw./km²; nach ABEL (zit. In ROZSNYAY 1994) 5.500 Jahre später (500 n. Chr.) ca. 2,4 Einw./km²). Die Siedlungen konzentrierten sich in den sogenannten Ur- bzw. Frühsiedlungsgebieten, v.a. in klimatisch begünstigten Löß-Regionen mit hoher Bodenfruchtbarkeit.

Die Umwelt der neolithischen Siedler

Die neolithische Besiedlung fällt in die Klimaphase des „Mittleren Atlantikums“ (holozänes Klimaoptimum, 1-3 Grad wärmer als heute). Sie erstreckte sich auf klimatisch begünstigte Standorte mit bester Bodenfruchtbarkeit (Braun- /Schwarzerden mit Löß) in planarer bis koliner Höhenstufe und Wassernähe (Flußläufe). Da Mitteleuropa zu dieser Zeit überwiegend von Eichenmischwäldern bestockt war, mußten die Siedlungs- und Ackerflächen durch Rodung gewonnen werden. Diese lichten Eichenmischwälder boten günstige Voraussetzungen für Siedlung und Waldweide wegen ihrer großen Vegetationsvielfalt (Gräser, Kräuter, Sträucher sowie andere Baumarten neben der Eiche: Birke, Kiefer, Ahorn-Arten, Kirsche, Pappel, Weide, Hasel u. a.). Die Buche, Hainbuche, und Tanne hatten jedoch zu dieser Zeit das Gebiet noch nicht wiederbesiedelt.

Nutzung des Waldes durch die Bandkeramiker

Die waldbezogenen Nutzungen erfolgten zum Zwecke des Siedlungsbaus, der Werk- und Brennholzversorgung sowie der Landwirtschaft und Viehzucht. Man geht dabei von einem Rodungsbedarf für Siedlungs- und Ackerbaufläche von ca. 1,8 ha je Hof aus. Die Rodungen erfolgten mit Steinäxten und -beilen unter Belassung der Stöcke, z.T. auch als Brandrodung. Dabei entstanden Ackerflächen mit niederwaldartiger Nebennutzung (Ausschläge). Rekonstruktionen ergaben, daß Fällungen bis 30 cm Stammumfang durchgeführt wurden, stärkere Stämme jedoch durch Ringelung abgetötet wurden. Aufgrund minimaler Transportkapazitäten dürfte in Siedlungsnähe vorwiegend eine einzelstammweise Nutzung („Plenterbetrieb“) erfolgt sein.

Über den Bereich der Holznutzung hinaus wurde das Nutzvieh (Rind, Schaf, Schwein und Ziege) durch Waldweide und Laubgewinnung (Viehfutter durch Schneiteln von Bäumen) ernährt. Daneben erfolgten Nebentätigkeiten als Sammler und Jäger, die mit Verbreitung von Früchten (Beeren von Sträuchern, Eicheln, Haselnüsse, Kirschen, Birnen) verbunden war.

Durch Rodung und verschiedene Nutzungen war also bereits ein Einfluß auf die Waldfläche sowie die Zusammensetzung des Waldes gegeben. Rekonstruktionen in Lößgebieten in den alten Bundesländern ergaben eine mutmaßliche Verringerung der Waldfläche um ca. 5% durch handkeramische Rodungen. Die Einflußnahme v.a. durch Waldweide war möglicherweise noch größer. Sie führte zur Auflichtung der Eichenmischbestände und zur Förderung des Arteninventars, vermutlich auf Kosten der Linde. Bei allgemein geringer Siedlungskonstanz konnte jedoch der Wald über lange Zeit vorübergehend verlorene Flächen wiederbesiedeln.

Mittelalterliche und neuzeitliche anthropogene Waldressourcennutzung bis zum 19. Jahrhundert: Waldfläche

Im Verlauf der nacheiszeitlichen Wiederbewaldung war das deutsche Gebiet nahezu vollständig bewaldet worden. Der Beginn nennenswerter Rodungen von Wald fällt zusammen mit der Besiedlung durch jungsteinzeitliche Bauernkulturen (vgl. Abschnitt „Beginn der Forstgeschichte“). Von nun an wurde der Wald zurückgedrängt, um die frei werdenden Flächen für Landwirtschaft, Siedlung, Gewerbe und später auch Verkehrswege zu nutzen. Die verbliebene Waldfläche wird neben forstlichen Nutzungen stets auch landwirtschaftlich und jagdlich genutzt.

Rodung des Waldes: Wettbewerb um den Raum

Man geht davon aus, daß bis 500 n. Chr. etwa 25% des Waldes, vornehmlich in den Frühsiedlungsgebieten und in Süd- und Südwestdeutschland unter römischem Einfluß, gerodet waren (Waldanteil 75%). Innerhalb von ca. 800 Jahren (2-3 Baumgenerationen) wurde dieser Waldanteil auf ca. 25% reduziert und im Hinblick auf die Feld-Wald-Verteilung unsere heutige Kulturlandschaft ausgeformt. Bevölkerungswachstum und damit steigender Flächenbedarf für Siedlung und Landwirtschaft führten zwischen 500 n. Chr. (Ende der Völkerwanderung, Beginn der Fränkischen Zeit) bis 1300 (Ende des Hochmittelalters) zu intensiven Rodungswellen. Ausgehend von den Siedlungsgebieten im 6./7. Jh. erfolgten Rodungen im fränkischen Landausbau entlang der Flußtäler zunehmend in Randgebieten der großen Waldregionen (8./9. Jh.). Seit ca. 1.000 n. Chr. löste stärkeres Bevölkerungswachstum (Landhunger zur Ernährungssicherung) weitere große Rodungswellen aus. Die Rodungen erstreckten sich in den Norden und Osten und betrafen zunehmend auch bisher unberührte Waldregionen (v.a. Mittelgebirgsbereich). Deren höhere Lagen waren schließlich intensiv im 12./13. Jh. von Rodungen betroffen.

Im Spätmittelalter, um 1350, erreichte die Bevölkerung mit 13-15 Mio. den höchsten Stand des Mittelalters. Nachfolgend kam es infolge u. a. von Seuchen zu einem Bevölkerungsrückgang, der zu einem Stillstand der Rodungen und dem stellenweisen Wiedervordringen des Waldes, v.a. um aufgegebene Siedlungen (Wüstungen) im Mittelgebirgsbereich, führte.

Damit war bereits im 14. Jh. die heutige Landschaft im Hinblick auf den Waldanteil und die Wald-Feld-Verteilung im wesentlichen ausgeprägt. Aus dem Wald mit eingestreuten Rodungsinselfen waren Waldinseln in einer Agrarlandschaft geworden (unter etwa heutiger Wald-/Feldverteilung). Der größte Anteil der verbliebenen Waldflächen fällt seither zusammen mit dem Mittelgebirgsbereich.

In der Neuzeit standen bis zum 18. Jh. örtlichen Rodungen, vorzugsweise zur Förderung landesherrlicher Betriebe wie Glashütten oder Eisenhütten in Montangebieten, lokale Wiederbewaldungen gegenüber. Der Dreißigjährige Krieg im 17. Jh. führte über einen drastischen Bevölkerungsrückgang zu einer

Entlastung des Rodungsdruckes, wenngleich es aufgrund späterer Wiederbesiedlung nicht zu einer effektiven Waldflächenzunahme kam.

Zu Beginn des 19. Jh. führten die gesellschaftspolitischen Veränderungen (Agrarreform, Rodungsfreiheit) zu erneuten Rodungen von Waldflächen. Allerdings ermöglichten produktionstechnische Fortschritte (z.B. Stallhaltung) und verstärkte Konkurrenzbedingungen in der Landwirtschaft (z.B. Woll-Importe) den zeitgleichen Beginn der umfassenden Wiederaufforstung ehemaliger landwirtschaftlicher Flächen (Ödland, Grenzertragsböden). So ging in Deutschland zwischen 1883 und 1935 die landwirtschaftliche Fläche um ca. 1.800.000 ha zurück, während die Waldfläche durch Aufforstungen um ca. 550.000 ha anstieg.

Für das 20. Jh. läßt sich trotz positiver Verschiebung des Flächenverhältnisses von Forst- und Landwirtschaft nur ein geringer Netto-Anstieg des Waldflächenanteils feststellen. Nach wie vor werden erhebliche Waldflächen für Industrie, Verkehr und städtische Siedlung gerodet. Demgegenüber stehen zunehmende Wiederaufforstungen, jedoch vorzugsweise in ohnehin relativ walddreichen, ländlichen Regionen.

Nutzung der verbliebenen Waldfläche durch Landwirtschaft und Jagd

Die Jagd

Die Jagd ist neben der Imkerei die älteste menschliche Waldnutzungsform. Ausgehend von natürlichen, geringen Wilddichten wird angenommen, daß die Jagd bis ins Mittelalter keine wesentliche, unmittelbare Einwirkung auf den Wald hatte. Die Beeinflussung des Waldes beginnt mit der herrschaftlichen Reservierung des Jagdrechts im Mittelalter. Seitdem hat die Ausrottung natürlicher Räuber und die jagdliche Überhege des pflanzenfressenden Wildes (insbesondere Reh- und Rotwild) häufig zu überhöhten Wilddichten geführt, als deren Folgen - v.a. durch den Verbiß der Baumverjüngung - sich beträchtliche Einwirkungen auf Wald- und Forstwirtschaft eingestellt haben (nähere Angaben im Abschnitt „Wild und Jagd“).

Der Wald im Dienst der Landwirtschaft

Der Nährwald: Die landwirtschaftliche Bedeutung des Waldes

Bevölkerungswachstum bei gleichbleibender agrarischer Produktivität erforderte, neue agrarische Fläche durch Rodungen der Wälder zu gewinnen (Parallelen zu heutigen Entwicklungsländern sind evident!). Neben den rodungsbedingten, langanhaltenden Flächenverlusten des Waldes (Acker- und Grünland) wurde aber auch der verbliebene Wald für Zwecke der Ernährungssicherung (Waldfeldbau, Waldweide und Streunutzung) und Holznutzung zunehmend intensiver genutzt. Obgleich vom hölzernen Zeitalter gesprochen wird, diente der verbliebene Wald über lange Zeit v.a. als Nährwald, war also erforderlicher Bestandteil der Landwirtschaft zur Existenzsicherung der Bevölkerung. Der Druck der Ernährungssicherung bei einer steigenden Bevölkerungszahl war jedoch mit zunehmend negativen Auswirkungen auf den Wald verbunden.

Die Aufhebung der engen Verflechtung zwischen Landwirtschaft und Waldnutzung im 19. Jh. war eine der Vorbedingungen zur Einführung einer geregelten Forstwirtschaft. Sie wurde eingeleitet durch gesellschafts- bzw. agrarpolitische Veränderungen (Agrarreform) in Verbindung mit produktionstechnischen Fortschritten in der Landwirtschaft (u.a. Futterpflanzen, Stallhaltung, Düngemittel), auf deren Grundlage die allmähliche Ablösung von landwirtschaftlichen Nutzungsrechten im Wald im 19. Jh. möglich wurde.

Waldweide: Großviehweide

Bis zur Einführung der Stallhaltung erfolgte die Fütterung von Rindern, Pferden, Schafen und Ziegen durch Eintrieb in den Wald. Die Waldweide umfaßte die Gras- und Laubweide im Wald mit Rindvieh, Schafen, Ziegen, Pferden (Großviehweide) usw. durch Aufnahme von krautigen Pflanzen, Baumfrüchten sowie Blättern, Zweigen, Knospen und Rinde von Bäumen und Sträuchern, insbesondere von deren Jungwuchs. Eine besondere Form der Waldweide ist die Schweinemast, d.h. der Eintrieb von Hausschweinen in den Wald zur Nutzung der Waldfrüchte.

Die Waldweide als landwirtschaftliche Nutzung des Waldes reicht zurück in die Zeit erster Besiedlung durch neolithische Bauernkulturen. Der Waldweide kam aufgrund nicht hinreichender Weide- und Fütterungsmöglichkeiten bei steigenden Bevölkerungs- und Viehbestandszahlen zunehmende Bedeutung bei der Nutzung des Waldes zu. Erst die Einführung landwirtschaftlicher Futterpflanzen und der Stallhaltung sowie die Ablösung der Waldweiderechte im 19. Jh. drängte den Einfluß dieser Art der Nutzung auf den Wald zurück.

Waldweide: Schweinemast

Bis zur Einführung des Kartoffelanbaus und der Stallhaltung im 18./19.Jh. wurden Hausschweine in Eichen- und Buchen-Mischwälder eingetrieben. Der Mast durch Aufnahme von Eicheln, Bucheckern und anderen Baumfrüchten kam seit dem Mittelalter aus ernährungswirtschaftlichen Gründen überragende Bedeutung in der Waldnutzung zu. So wurden beispielsweise im Lushardwald bei Bruchsal in einem gutem Mastjahr bis zu 20.000 Schweine auf 60 km² (3,3 Schweine/ha) eingetrieben. Die Schweinemast war gebunden an lichte Laubwälder mit älteren, großkronigen Individuen „fruchttragender“ Baumarten (v.a. Eiche, Buche sowie Hasel, Wildobst, Vogelbeere etc.) und sicherte bzw. förderte über lange Zeit deren (anthropogene) Verbreitung.

Aufgrund der bedeutenden Funktion der Schweinemast für die Ernährungssicherung der Bevölkerung erfolgten bereits frühe mittelalterliche Regelungen in Wald- und Forstordnungen. Hierbei wurde z. B. der Beginn und die Dauer des Eintriebs, die Zahl der einzutreibenden Tiere und deren Aufsicht sowie Fällungsverbote für „fruchttragende“ Bäume geregelt. Mit dem gebührenpflichtigen Recht der Schweinemast wurden im Mittelalter erste Einnahmen aus der Waldnutzung erzielt. Lange Zeit wurde der Wald danach bewertet, wieviel Schweine in ihm durch Aufnahme von Eicheln und Bucheckern gemästet werden konnten, und nicht - wie heute - nach seinem Holzvorrat. So überstiegen die Einnahmen aus Schweinemast bis in die Neuzeit die Erträge aus der Holznutzung im allgemeinen deutlich.

Futterlaubgewinnung

Seit frühgeschichtlicher Zeit wurde zur zusätzlichen Fütterung des Viehs v. a. im Winter bis in das 19. Jh. die Gewinnung von Laub im Wald durchgeführt. Hierbei erfolgte die Laubnutzung nach zwei Verfahren: Beim „Laubstreifen“ wurde das Laub der Zweige vieler Baum- und Straucharten abgestreift und anschließend getrocknet und gespeichert; beim „Schneiteln“ wurden dagegen junge, belaubte Baum- und Strauchäste geschnitten oder abgebrochen (z. B. Weiden- oder Hainbuchen-Kopfholzbetrieb). Für Zwecke der Futterlaubgewinnung wurden unter den Baumarten insbesondere Ulme, Esche, Hainbuche, Weide u.a. genutzt.

Waldfeldbau

Die Produktivität der mittelalterlichen Äcker war sehr begrenzt (Ertrag ca. das Dreifache des Gesäten). Wenn eine weitere Produktivitätssteigerung nicht erzielt werden konnte, weiteres Waldland zur Ro-

dung nicht zur Verfügung stand und die Bevölkerung weiter zunahm, mußte der Wald zwischenzeitlich auch als Acker dienen. Dies wurde ermöglicht durch die Eigenschaft des Wiederaustriebs bei vielen Laubbaum- und Straucharten (z.B. Eiche, Buche, Esche, Hasel) nach Abtrieb in jüngerem Alter („Ausschlag aus dem Stock“). Der Waldfeldbau bestand in einer vorübergehenden Inanspruchnahme der Waldflächen für den Getreideanbau. Über lange Zeit erfolgte der Waldfeldbau ungeregelt, d.h. auf gerodeten Flächen wurde unter Belassen der Stöcke die Bodendecke abgebrannt und 1-3jährige Getreidesaat durchgeführt (slash-and-burn). Infolge schneller Bodenermüdung wurden die Flächen aufgegeben und vom Wald wiederbesiedelt. In historischer Zeit ging man zunehmend dazu über, bessere Standorte nach Waldrodung permanent landwirtschaftlich zu nutzen. Daneben erfolgte über lange Zeit eine „geregelt Wald-Feldwirtschaft“ als kombinierte land- und forstwirtschaftliche Nutzung des Waldes. Hierbei wurde i.d.R. im Rahmen der Niederwaldwirtschaft die Holznutzung mit vorübergehendem Getreideanbau und der Waldweide verbunden.

Bei der geregelten Niederwaldwirtschaft seit dem späteren Mittelalter wurde ein regelmäßiger Laubholz-Ausschlagwald (meist Niederwald, seltener Mittelwald) mit landwirtschaftlicher Zwischenkultur (Getreidesaat) und Waldweide verbunden. Nach dem Abtrieb des Nutzholzes erfolgte das Abbrennen der Bodendecke entweder ganzflächig oder - nach Abschälen des Bodenüberzugs - stellenweise. Die Asche wurde zur schnellen Düngung auf der Fläche verteilt und ein 1-3jähriger Getreideanbau unter Schonung der Stöcke durchgeführt. Nach dem Wiederaustrieb der Laubholz-Stöcke (notfalls unter zusätzlicher Eichensaat oder -pflanzung) konnte die Fläche ab dem 3. Jahr für die Waldweide verwendet werden. Je nach örtlichen Nutzungsbedürfnissen erfolgte die landwirtschaftliche Mehrfachnutzung im Rahmen der Umlaufzeiten zwischen Abtrieben des Holzes alle ca. 7-20 Jahre.

In verschiedenen regionalen Abwandlungen war diese Bewirtschaftungsform besonders stark in Mittelgebirgen (z.B. Siegerland, Spessart, Odenwald, Bayerischer Wald, Eifel, Schwarzwald) verbreitet. Aber auch in Verbindung mit dem Hochwaldbetrieb kam es zur landwirtschaftlichen Zwischennutzung. Hierbei wurde - i.d.R. nach Kahlschlag - bei der künstlichen Bestandesbegründung Getreidesaat unter landwirtschaftlicher Bodenbearbeitung eingebracht.

Als integrierte landwirtschaftliche Mehrfachnutzung des Waldes wurde der Waldfeldbau (zusammen mit der Produktion von Holzkohle und Eichenrinde zur Gerbstoffgewinnung) bis zum Ende des 19. Jh. durchgeführt und wurde in den Notzeiten der beiden Weltkriege kurzfristig wieder aufgenommen.

Streu- und Plaggennutzung

Die Nutzung der Waldbodenstreu wurde mit dem Anstieg der Viehbestände und der allmählichen Einführung der Winterstallhaltung im ausgehenden Mittelalter eine wichtige landwirtschaftliche Waldnutzungsform. Hierbei diente die Streu der Viehlagerstätte und Düngerbeschaffung (Stallmist zur Düngung der Felder). Später wurde mit der Einführung der Kartoffel sowie dem Klee als Futterpflanze auch die Sommerstallhaltung des Viehes möglich. Dies führte jedoch nicht zu einer Entlastung des Waldes (Waldweide), sondern zu einer weiteren Verschärfung. Die erforderliche Einstreu wurde durch die verstärkte Nutzung der Streu und des Auflagehumus des Waldbodens gewonnen. In Ödland- und Heideregionen wurde der gesamte Oberboden als Plaggen genutzt. Dies hatte die Entkopplung des Nährstoffkreislaufes im Wald durch Nährstoff-Export in landwirtschaftliche Ackerflächen zur Folge. Ein Beispiel hierfür stellt die Waldvernichtung und Heideausbreitung im nordwestdeutschen Tiefland dar. Zu den Holzübernutzungen der Lüneburger Saline kamen im 17. Jh. die Schafweide (ca. 0,5 Mio. Schafe weideten um 1800 in diesem Gebiet) und die Streu- bzw. Plaggennutzung hinzu, gefördert durch die merkantilistische Agrar- und Gewerbepolitik (Wollproduktion). In diesem Teil des König-

reiches Hannover sank der Waldteil unter 10%, Waldverjüngung konnte nicht mehr erfolgen. Der verbliebene Wald bestand zunehmend aus Kiefer, statt wie bisher aus Eiche und Buche. Eine vergleichbare Entwicklung des Waldes erfolgte auch in anderen Regionen Deutschlands, z. B. in der Oberpfalz.

Zeidlerei (Wald-Imkerei): Gewinnung von Honig und Wachs

Bis in die Neuzeit war Honig der einzige Süßstoff und das Wachs wertvoller Rohstoff für Kerzen u.v.m.. Die Imkerei mit Wildbienen („Zeidlerei“) wurde bis in das 19. Jh. hinein regional systematisch (z.B. im Nürnberger Reichswald, Oberpfalz, Fichtelgebirge) betrieben und brachte große Erträge ein. Die Zeidlerei war an das Vorkommen lichter Mischwälder gebunden. Neben ihrer Funktion als Nektarquelle dienten v.a. starke Bäume (Linde, Salweide, Kiefer, Eiche) nach künstlicher Aushöhlung der Ansiedlung von Wildbienenvölkern. Der Einfluß der Zeidlerei auf den Wald erlosch mit dem Import von Rohrzucker bzw. der gewerblichen Stearin-Produktion.

Mittelalterliche und neuzeitliche anthropogene Waldressourcennutzung bis zum 19. Jahrhundert: Produkte des Waldes

Der Wald war bis zum Beginn der Nutzung fossiler Brennstoffe im 19. Jh. (Ende des hölzernen Zeitalters) lebensnotwendig für die Versorgung und kulturelle Entwicklung der Bevölkerung Mitteleuropas (landwirtschaftliche Nutzung, Baustoff, Brennstoff). Die Formen der Nutzung hingen u.a. von gesellschaftlichen Entwicklungen, dem technologischen Fortschritt und v. a. dem Bevölkerungswachstum ab. Die Holznutzung führte mit Zunahme des Holzbedarfs lokal bereits im Mittelalter, jedoch weitverbreitet bis zum 18. Jh. zu Waldzerstörungen und -devastierungen in erheblichem Ausmaß. Dieser Waldzustand - bei weiter steigendem Holzbedarf - bildete die Grundlage zur Zeit des Beginns der geregelten Forstwirtschaft.

Das hölzerne Zeitalter

Man spricht vom hölzernen Zeitalter deshalb, weil Holz ein lebensnotwendiger Roh-, Bau- und Werkstoff sowie die einzige Energiequelle bis zum Beginn der „echten“ Eisenzeit im 19. Jh. war. Der jährliche Holzbedarf pro Kopf im Hochmittelalter wird als etwa 6-8 mal so hoch wie der heutige geschätzt (6-8 m³/a; heute 1 m³ Rohholzäquivalente/a). Es kann davon ausgegangen werden, daß um die Mitte des 14. Jh. der Holzbedarf der Bevölkerung durch die Produktion der Wälder noch befriedigt werden konnte. Erste Zeugnisse lokaler Holzverknappung oder Holznot, und damit das Bewußtsein von der Endlichkeit des Waldes, kommen mit dem Ende der großen Rodungen bereits im 13. Jh. auf.

Bäuerliche Waldbewirtschaftung

Bis zum 13./14.Jh., also bis zum Aufkommen der großen Konkurrenten um die Waldnutzung (Städte und Großgewerbe), wurde der Wald weitverbreitet nach bäuerlichem Bedarf genutzt. Je nach Region und Produktionsziel entstanden dabei die Waldformen Hutewald (Mast-/Weidewald, Hochwald), Nieder- und Mittelwald sowie der Plenterwald.

Der **Hutewald** (Hochwald) bestand v.a. aus für die Waldweide wesentlichen, fruchttragenden Baumarten, v.a. der Eiche, wobei der lichte Wald aus starken und großkronigen Bäumen mit großer Mastproduktion und reicher Bodenflora zusammengesetzt sein sollte.

Niederwälder (Ausschlagswälder) waren die Energiewälder des Mittelalters. Sie lieferten schwaches Brennholz, das auch zur Produktion von Holzkohle verwandt wurde. Sie bestanden aus wiederaustrei-

benden Laubbaumarten, die in 10-30jährigem Turnus geschlagen wurden. Im *Mittelwald* wurden einzelne Austriebe nicht genutzt oder zusätzlich Bäume gepflanzt, so daß neben dem Unterholz eine Oberholzschrift heranwuchs, die zusätzlich Bau- und Werkholz liefern konnte.

In Regionen, in denen Nadelbäume, die die Fähigkeit des Wiederausschlag nicht besitzen, vorkamen, nutzten die Bauern den Wald einzelstammweise nach jeweiligem Bedarf (*Plenterwald*).

Harz, Teer, Pech, Lindenbast und Gerberlohe

Harz, Pech und Teer wurden von Boots- und Schiffsbauern sowie Küfern in großen Mengen benötigt. Der Rohstoff, das Baumharz der Kiefer, wurde deshalb v. a. in Kiefernwald-Gebieten durch Rindeneinschnitt gewonnen. Dem Rindenbast der Linde kam im Mittelalter die gleiche Rolle zu wie später dem Sisal. Die Rinde von Eichen (v.a. im Niederwald) und Fichten waren bis ins 19. Jh. Rohstoff zur Gewinnung der Stoffe zum Gerben von Leder.

Großverbraucher von Waldprodukten

Städte und Großgewerbe begannen ab dem 14. Jh. andere Anforderungen an den Wald zu stellen: Zum einen sollte die flächenbezogene Holzmasse möglichst groß sein, zum anderen sollte dieser Vorrat im Wege des Kahlschlags genutzt werden. Im Verbund mit der Flößerei und Trift wurden Großkahlschläge eingeführt. Darüber hinaus wurde erstmals, u. a. aus transport- und verarbeitungstechnischen Gründen, das Nadelholz von Fichte, Tanne und Kiefer dem Holz der Laubbäume vorgezogen.

Städtischer Holzverbrauch

Im 12. und 13. Jh. wurden in starkem Maße Städte gegründet, die sich zunehmend zu Zentren des Gewerbes, des Handels und der Verwaltung entwickelten und Macht und Reichtum gewannen. Man schätzt für das Hochmittelalter einen Anteil von ca. 20% der Bevölkerung in ca. 4.000 Städten und Märkten (München, Frankfurt ca. 10.000 Einw., Köln größte Stadt mit ca. 30.000 Einw.). Die wachsenden Städte wiesen einen immensen Holzverbrauch auf. Sie waren überwiegend aus Holz gebaut, brannten wiederholt ab und wurden wiederholt neu aufgebaut (Bsp: 7 Großfeuer in Worms von 1221-1298). Daneben verbrauchten die einfachen Feuerungs- und Heizsysteme riesige Mengen von Holz (Schätzung: bei 1,5 m³ Brennholz-Verbrauch je Einw. und Jahr Gesamtsumme ca. 4 Mio. m³ Holz = 1/7 des heutigen Einschlags der BRD). Hinzu kommen der Holz- und Energiebedarf von Gewerbe und Handwerk.

Das Verfügen über Holzvorräte war jedoch nicht nur ein rechtliches Problem, sondern v.a. aus Sicht der lokalen Holzversorgung ein **Transportproblem**. Die schwache Infrastruktur und unzureichende Transporttechnik sowie der Kostenaufwand verhinderten den Holztransport über längere Strecken. Entferntere Holzvorräte wurden zunehmend durch Wassertransport erschlossen. Im 13. Jh. entstand die Flößerei (zusammengebundenes Stammholz; Flöße dienten gleichzeitig als Transportmittel für weitere Waldprodukte) auf größeren Flüssen sowie die Trift (ungeordneter Transport von Stammabschnitten in Bächen). Von nun an konnten größere Städte über Rhein, Main, Weser, Elbe und Donau mit ihren breiteren Nebenflüssen mit Holz und Waldprodukten aus den vorher weitgehend unberührten Mittelgebirgsbereichen (z.B. Schwarzwald, Fichtelgebirge, Harz) versorgt werden. Mit der Einführung dieser Transporttechnik begann auch die Exploitation der *Eiben*bestände, insbesondere der Alpen, deren elastisches Holz für die Herstellung von Bögen und Armbrust großen Wert hatte.

Waldverbrauch durch Eisen- und Salzgewinnung und Glasherstellung

Bereits zu keltischen und römischen Zeiten wurde Bergbau betrieben, Metalle verhüttet, Salz und Glas hergestellt. Diese Gewerbe entwickelten sich jedoch mit dem Bevölkerungsanstieg und dem Aufblü-

hen von Wirtschaft und Handel schnell zu vorkapitalistischen Großunternehmen, deren Produktivität vorrangig vom Holz und Wasser zur Energiegewinnung und vom Transport abhing. Zwei Beispiele für die Bindung der **Eisen- und Salzproduktion** an den Wald bzw. sein Holz in jener Zeit:

a) Oberpfalz als „Ruhrgebiet des Mittelalters“: Waffenschmiede des Heiligen Römischen Reiches. Jahresproduktion 1387: 2.000 Tonnen Eisen durch 77 Eisenhämmer, um 1480: 10.000 Tonnen Eisen durch 200 Eisenhämmer. Für die Gewinnung 1 Tonne Eisen wurde Holzkohle aus ca. 50 m³ Holz benötigt. Die Leistungsfähigkeit der Wälder in der Oberpfalz war überfordert, seit Mitte des 16. Jh. mußte die Produktion gedrosselt werden; später erfolgte der Niedergang. Weitere Regionen der Eisenproduktion im Mittelalter: Böhmen, Tirol, Steiermark, Harz, Siegerland.

b) Salzgewinnung der Lüneburger Saline: Zur Salzgewinnung wurde salzhaltiges Wasser in großen Sudpfannen eingedampft. Bereits um 1350 betrug die jährliche Produktion der Lüneburger Saline 30.000 Tonnen Salz. Der hierzu erforderliche jährliche Holzeinsatz wird auf 250.000-300.000 m³ geschätzt, wobei das Holz von 14-17 km² Wald allein für die Befuerung der Sudpfannen erforderlich waren. Die heutige Lüneburger Heide, die damals noch Wald war, entstand als Folge der mittelalterlichen Salzproduktion.

Daneben setzte die große Produktion von **Glas** ein, insbesondere in denjenigen Regionen, die weder Erz noch Salz liefern konnten (z. B. Bayrischer Wald, Spessart, Hessisches Bergland, Schwarzwald). Hierzu waren große Mengen Holz zur Befuerung der Schmelzöfen sowie ein weiteres Holzprodukt, **Pottasche**, als Schmelzmittel erforderlich. Pottasche - oder Kali - war u.a. erforderlich für die Glasmelze, Seifensiederei und Tuchfärberei und konnte bis in das 19. Jh. nur aus Holzasche gewonnen werden. Da die Öfen der Glashütten zur Schmelze 20-30 Stunden befeuert werden mußten und Pottasche mit einem Massenanteil von ca. 25% zugeführt werden mußte (Volumenanteil Pottasche an einem m³ Holz: 0,05-1,5 Tausendstel) wurden für die Glas- und Pottascheherstellung enorme Mengen an Holz verbraucht, wobei alles Holz vom Reisig bis zum starkem Altbaum verwendet wurde.

Merkantilistische Holznutzung

In der Wiederaufbauphase nach Ende des Dreißigjährigen Krieges (1648) bildeten sich durch die steigende Nachfrage nach Holz und anderen Waldprodukten durch große Städte, Großgewerbe und die seefahrenden Kolonialmächte, v.a. Endland und Holland, überregionale Märkte bei steigenden Preisen. Das merkantilistische Verbot des Exports von Rohstoffen wurde im Falle von Holz umgangen, indem das geschlagene Holz als bearbeitetes Produkt deklariert wurde. In der Folge wurden hohe staatliche Einnahmen erzielt, in dem die Wälder, v.a. entlang großer Flüsse wie Rhein, Donau, Main, Elbe und Weser, für Exploitationen durch Holzhandelskompanien für Exportzwecke freigegeben wurden. Das von den Holzhandelskompanien eingeschlagene Holz, insbesondere Fichten-, Tannen- und Eichenstarkholz für Bau- und Schiffsbauzwecke, wurde durch Trift und v.a. Flößerei (Hauptflöße mit bis zu 30.000 m³ Holz) flußabwärts an die Bestimmungsorte transportiert. Die Waldnutzungen im Rahmen des überregionalen Holzhandels erfolgten vielfach sehr waldschädlich, z. B. in Form von Großkahlschlägen oder regionaler Übernutzung einzelner Arten (v.a. Tanne im Schwarzwald, Eiche u. a. in der Rheinebene, der Pfalz und im Odenwald). Im Rahmen der merkantilistischen Agrar- und Handelspolitik waren hiervon alle Waldgebiete im Einzugsbereich großer, aber auch kleinerer Flüsse betroffen. Lediglich Wälder, die der Versorgung landesherrlicher Großgewerbe (Bergwerke, Metallverhüttung, Salinen) dienten, wurden nach dem Ziel einer nachhaltigen Holzversorgung bewirtschaftet. Entsprechende Bestimmungen, u. a. über die Ordnung des Holzeinschlags und die künstliche Be-

standesverjüngung, wurden z. B. bei der Metallgewinnung im Harz und der Salzproduktion im nördlichen Alpenvorland umgesetzt.

Für die 150- bis 200jährigen Periode vom Ende des Dreißigjährigen Krieges bis zum Mitte des 19. Jh. wird der Wald vielfach als ausgeplündert und in Auflösung begriffen beschrieben. Weitere Flächenverluste des Waldes waren mit der weitverbreiteten Zunahme von Heide und Ödland verbunden.

Wald und Gesellschaft

Zwischen Waldzustand und gesellschaftlicher Entwicklung bestanden und bestehen komplexe Interaktionen. Zentral hierbei erscheinen insbesondere das Bevölkerungswachstum (Holzbedarf), wirtschafts- und sozialpolitische Entwicklungen und der technologische Fortschritt. Die Nutzungsweisen im Wald waren geprägt durch unterschiedliche Nutzungsinteressen (z.B. bäuerliche Nutzung, großgewerbliche Nutzung), deren wirtschaftspolitische Regelung nicht nur erhebliche Folgen für den Wald, sondern auch für die gesellschaftliche Entwicklung hatte. Ausgehend von mittelalterlichen Meldungen lokaler Holznot wurde im Rahmen des zunehmenden Holzbedarfs und der damit verbundenen Nutzungskonflikte nach Regulativen einer nachhaltigen Waldnutzung gesucht. Im allgemeinen kann festgestellt werden, daß die Diskrepanz zwischen derartigen Bemühungen und dem Nutzungsdruck und dem damit verbundenen Waldzustand insbesondere in der 150-200jährigen Phase zwischen dem Ende des Dreißigjährigen Krieges bis zum Beginn der geregelten Forstwirtschaft um 1800-1850 stetig zunahm. Im Rahmen heutiger internationaler Schutzbemühungen für den Wald sollte deshalb nicht in Vergessenheit geraten, daß der damals verbliebene Waldanteil neben naturräumlichen Eigenschaften (Klima, Böden) v.a. durch den technologischen Fortschritt, die Ausbeutung fossiler Energieträger (Nutzung erdgeschichtlich alter Wälder!), Import von Holz und Waldprodukt-Substituten im Verbund mit einer zunehmenden Demokratisierung und Liberalisierung des Gesellschaftswesens bewahrt werden konnte.

Fränkische Landnahme und Einforstungen

Ausgehend von der Völkerwanderungszeit (ca. 300-500 n. Chr.) bildete sich aus altem germanischen Volksbrauch und dem übernommenen römischen Recht eine Feudalgesellschaft im Fränkischen Reich (Merowinger, Karolinger) heraus. In dieser von der agrarischen Bodennutzung abhängigen Gesellschaft mit räumlich stark begrenzten Märkten war der Besitz von Land Voraussetzung zur Herrschaftssicherung. Die Frankenkönige setzten römisches Recht durch, indem sie bisher herrenloses Land (Niemandland) für sich beanspruchten (im Gegensatz zur „gemeinfreien“ Nutzung nach germanischem Recht). Die Nutzungsrechte wurden durch Bannlegung (Einforstung) derartiger Gebiete (i.d.R. größere Waldgebiete) für die Könige reserviert. Dieser Vorgang wurde zu einem entscheidenden Entwicklungsinstrument jener Zeit (Bindung des Adels und der Kirche für Zwecke der Verwaltung, des Militärs und Landausbaus durch Lehen und Schenkungen) und war darüber hinaus eine Voraussetzung für die Erhaltung großer Waldgebiete (z.B. Harz, Spessart, Nürnberger Reichswald, Schönbuch, Soonwald u.v.m.) bis in die Gegenwart. Grundherren mit nahezu alleiniger Verfügungsgewalt über Grund und Boden waren also die Könige, der Adel und die Kirche.

Vom Nährwald zum Wirtschaftsfaktor

Bis zum 13./14.Jh. wurde der Wald überwiegend nach bäuerlichem Bedarf genutzt. Neben den rodnungsbedingten Flächenverlusten des Waldes wurde allerdings auch der verbliebene Wald zum Zwecke der Ernährungssicherung und Holznutzung zunehmend intensiver genutzt. Obgleich vom „hölzer-

nen Zeitalter“ gesprochen wird, diente der verbliebene Wald über lange Zeit bis in die Neuzeit v.a. als Nährwald, war also erforderlicher Bestandteil der Landwirtschaft zur Existenzsicherung der Bevölkerung.

Obwohl der Wald seit dem Hochmittelalter nur noch einen Flächenanteil von ca. 25-30 % aufwies, hätte er vermutlich seine Rohstoff- und Ernährungssicherungsfunktion für die bäuerliche Bevölkerung - bei weiteren Verbrauchsbeschränkungen - vermutlich noch lange Zeit erfüllt. Zu dieser Bevölkerungsgruppe kamen jedoch mit den Städten, Bergwerken, Salinen und Glashütten Konkurrenten um die Holznutzung auf, deren Verbrauch immens war. Dieses löste eine Kette von Folgereaktionen aus, deren Ursprung in der sprunghaft steigenden Wertschätzung des Holzes, die sich in einer entsprechenden Preisentwicklung niederschlug, bestand. Die verschiedenen Ansprüche von Bauern und Großverbrauchern an den Wald bekamen große Bedeutung zu dem Zeitpunkt, zu dem das Holz als Handelsgut und Energiequelle großgewerblicher Produktion einen Wert erhielt und sich Märkte entwickelten und Preise bildeten.

Bäuerliche und großgewerbliche Nutzungskonkurrenten

Erstmals wurde das Waldprodukt Holz Voraussetzung für den Reichtum der Grundherren, weil der Wald nicht mehr vorrangig für bäuerliche Waldweide, sondern sein Holz für die Produktion von Silber, Salz, Eisen, Kupfer, Glas genutzt wurde. Die Einschränkung der bäuerlichen Waldnutzungen führte zu erheblichen sozial- und wirtschaftspolitischen Verwerfungen (Bauernaufstände, Bauernkrieg 1525). Die Großverbraucher von Waldprodukten, die Städte und Großgewerbe, begannen andere Anforderungen an den Wald zu stellen: Zum einen sollte die flächenbezogene Holzmasse möglichst groß sein, zum anderen sollte dieser Vorrat im Wege des Kahlschlags genutzt werden. Im Verbund mit der Flößerei und Trift wurden Großkahlschläge eingeführt. Darüber hinaus wurde erstmals, u. a. aus transport- und verarbeitungstechnischen Gründen, das Nadelholz von Fichten, Tanne und Kiefer dem Holz der Laubbäume vorgezogen.

Um die bäuerlichen Nutzungen im Wald zugunsten großgewerblicher Waldnutzungen zurückdrängen zu können, war die Modifikation der Besitz- und Nutzungsrechte im Wald erforderlich. Die Niederschlagung der daraus resultierenden Bauernaufstände bahnte schließlich den Weg zu einer durch landesherrliche Forstordnungen geregelten Nutzung des Waldes im absolutistischen Staat des 17. und 18. Jh.

Holznot induziert Bemühungen um nachhaltige Waldbewirtschaftung

Im Spätmittelalter ergab sich hinsichtlich der Holzversorgung und des Waldzustandes ein recht heterogenes Bild: Während weite Teile des waldreichen Mittelgebirgsraums bisher nur wenig angetastet waren und in vielen Gebieten eine gleichgewichtige Nutzung und Erzeugung von Holz gegeben war, mehrten sich die Beispiele lokaler und regionaler Holznot. Letzteres induzierte erste Bemühungen zu einer Waldnutzung, die dauerhaft eine ausreichende Versorgung mit Holz und anderen Leistungen des Waldes sichern sollte. Hierbei ist zu bedenken, daß ausreichende Kenntnisse zur Ermittlung von Holzwuchs und Holznutzung als Voraussetzung einer nachhaltigen Holznutzung erst frühestens ab der 2. Hälfte des 18. Jh. vorlagen.

- Nieder- und Mittelwaldwirtschaft als erste planmäßige und nachhaltige Holzertragsregelung (Waldnutzungssystem): Jährlich konstante Holznutzungsmengen sicherte die Schlägeinteilung im Ausschlagswald, in dem - orientiert an der Umtriebszeit - nur jeweilige Flächenanteile genutzt wurden.

- Künstliche Waldverjüngung: Im Hoch- bzw. Weidewald wurde die Verjüngung der Eiche (und Buche) künstlich gesichert durch Pflanzung oder Saat. Forstrechtliche Schutzbestimmungen und Verpflichtung zur Neupflanzung von „fruchttragenden“ Baumarten (v.a. Eiche, auch Buche) reichen zurück bis ins Mittelalter. Die verfahrenstechnischen Probleme bei der künstlichen Verjüngung der Nadelbaumarten wurden erstmals 1369 durch P. Stromeir im Nürnberger Reichswald überwunden. In der Folge setzte sich sein Saatverfahren zur Verjüngung von Fichte und Kiefer durch und wurde zur Abwehr lokaler Holznot zunehmend angewendet; es bildete bereits zu diesem Zeitpunkt die Grundlage für die Veränderung der natürlichen Baumartenzusammensetzung im mitteleuropäischen Wald bis in unser Jahrhundert.
- Auch Teile der Verwaltungen von Großgewerben (v.a. Bergwerke, Salinen) suchten nach Wegen, ihre betriebliche Holzversorgung langfristig zu sichern. Maßgeblich hierfür waren entsprechende Organisationsformen (Kontrollfunktion), Instruktionen (Holznutzungsordnungen) und erstmals Nutzungspläne. Beispiele sind die Reichenhaller Saline und der Bergbau des Harzes. Die Maßnahmen waren bereits geprägt durch das Bemühen um Sicherung des späteren Grundsatzes der Nachhaltigkeit in der Forstwirtschaft.

Frühe Forstgesetzgebung

Bereits im Mittelalter wurden von Grundherren und Markgenossenschaften für ihren Wald Waldordnungen (Weistümer) aufgestellt, die die jeweiligen Gebote und Verbote der Waldnutzung regelten. Mit der ersten Hälfte des 16. Jh. wurden von den Landesherren Forstordnungen verfügt, deren Bestimmungen jedoch erstmals für alle Wälder im Herrschaftsgebiet galten. Diese Forstordnungen - mehr oder minder motiviert durch die Angst vor Holznot - dienten als rechtlicher Hebel für Waldnutzungs-vorschriften der Landesherren und für ihre Durchsetzung. Sie enthielten i.d.R. Rodungsverbote (als Vorbehaltsregelung) und Aufforstungspflichten (z. B. die Nutzung lediglich der durch Förster markierten Bäume, das Nachpflanzen von Eichen sowie das Belassen von Samenbäumen auf Holzeinschlagsflächen), Beschränkungen der Waldweide (u.a. Beschränkungen der Zahl der Weidetiere und der Weidezeit, Verbot der Waldweide von Ziegen und Schafen, Ausschluß von Jungwäldern) sowie vielfache Vorschriften zur Begrenzung des Holzverbrauchs. Zur Durchsetzung dieser Bestimmungen wurden erhebliche Strafen angedroht.

Vermutlich haben die Forstordnungen einerseits den Niedergang der Wälder bis zum Dreißigjährigen Krieg aufhalten können, andererseits jedoch lokales, gemeinrechtliches Verantwortungsbewußtsein zugunsten von eigennützlichem Bestreben zerschlagen. Insgesamt zeigen die aufgeführten, bis in das Mittelalter zurückreichenden Versuche das zunehmende Bemühen um Walderhaltung, wenngleich offensichtlich in der Phase zwischen 1500 bis 1800 Anspruch der Walderhaltung und die Realität des Waldzustandes zunehmend divergierten.

Absolutismus und Merkantilismus

Das Ereignis des Dreißigjährigen Krieges (1618-1648) verschüttete die bisherigen Ansätze zur Walderhaltung und veränderte die Richtung der weiteren Entwicklung des Waldes. Die Bevölkerungszahl war von ca. 16 Mio. auf ca. 10 Mio. reduziert (und damit geringer als 1350), Handel und Gewerbe weitgehend erloschen. Der reduzierte Holzverbrauch und die dezimierten Viehbestände ermöglichten dem Wald eine kurze Regenerationsphase (Reduktion von Holzbedarf, Weidevieh- und Wildbeständen).

Zu dem Verlust von Erfahrung und Organisation der erhaltenden Waldnutzung trat jedoch – als Ausdruck der Bedeutung der Jagd im feudalen, absolutistischen Staat – die **Übergabe von Macht und**

Verantwortung im Wald an Jagdpersonal, soweit die Wälder nicht unmittelbar der Versorgung von landesherrlichen Großgewerben dienten. Die Entwicklung einer eigenständigen Forstwirtschaft wurde für 200 Jahre unterbunden. Zusammen mit der bäuerlichen Waldweide führte die **Übervermehrung von Rot- und Rehwild** durch Verbiß zur Verhinderung weiterer Waldverjüngung und damit zur zunehmenden Verlichtung und Devastierung der Wälder. Durch den selektiven Wildverbiß wurde in vielen Regionen die Entwicklung vom Laub- zum Nadelwald eingeleitet.

Nach Ende des Dreißigjährigen Krieges wurden zur Finanzierung des Wiederaufbaues in den absolutistischen, deutschen Territorialstaaten neue Wege der Staatsfinanzierung gesucht. In der Folge setzte sich hier der **Merkantilismus** als Wirtschaftspolitik durch. Hauptaufgabe war die Stärkung der staatlichen Finanzkraft und das allgemeine Wirtschafts- und Bevölkerungswachstum. In seinem Zentrum stand die Förderung von Gewerbe und Manufakturen, u.a. durch Gewährung von Monopolen und Schutz gegen äußere Konkurrenz durch Einfuhrzölle. Rohstoffe sollten nicht exportiert, sondern inländisch veredelt und gewinnbringend gehandelt werden. In der Phase der merkantilistischen Wirtschaftspolitik der absolutistischen Staaten bis zum Ende der 2. Hälfte des 18. Jh. wurde die Walderschließung, der Flußtransport sowie der Export von Holz und Waldprodukten meist durch große Holzhandelskompanien stark ausgebaut. Der Merkantilismus war deshalb – entweder ohne Bemühen oder mit uneffektivem Bemühen hinsichtlich der Regeneration der Wälder - mit einer forcierten Devastierung und Zerstörung des Waldes in vielen Regionen verbunden.

Faktoren der Rettungen des Waldanteils

In bezug auf die 2. Hälfte des 18. Jh. erscheint es selbst unter optimistischen Annahmen über Waldfläche, Waldzustand und Holzverbrauch als äußerst fraglich, ob die Wälder selbst bei konstanter Bevölkerungszahl dauerhaft hätten fortexistieren können. Indes ist in diesem Zeitraum ein weiterer Bevölkerungsanstieg zu verzeichnen (um 1750 ca. 18 Mio, um 1800 ca. 25 Mio. Einwohner), der im weiteren Verlauf noch deutlich zunimmt. Folgende gesellschafts- und wirtschaftspolitischen, technologischen und letztlich forstlichen Faktoren stehen im Zusammenhang mit der Verhinderung der totalen Waldzerstörung:

- Aufklärung und Rationalismus: Freiheit und Gleichheit der Bürger; Folge: Überwindung der ständischen bzw. zünftischen, feudalen Gesellschaftsordnung durch den liberalen Staat, Mediatisierung, Bauernbefreiung, Säkularisation;
- Liberalisierung der volkswirtschaftlichen Ordnung: Freiheit und Sozialbindung des Eigentums;
- Fortschritte in Naturwissenschaft und Technik: u.a. Energiegewinnung aus fossilen Brennstoffen (Kohle, Torf, Öl), Dampfmaschine, Produktivitätssteigerung in der Land- und Ernährungswirtschaft.

Diese Rahmenbedingungen verursachten für die Waldbewirtschaftung einschneidende Veränderungen. Als Voraussetzung für die Durchsetzung einer geregelten Forstwirtschaft wurde einerseits die Waldbesitzverteilung reformiert und das Eigentum am Wald neu geordnet. Andererseits gelang durch die voranschreitende Ablösung vorwiegend landwirtschaftlich motivierter Waldnutzungsrechte („Purification“) die Trennung von Forst- und Landwirtschaft und damit die Sicherung der alleinigen Verfügungsrechte der Waldbesitzer.

Geregelte Forstwirtschaft

Im Rahmen der geregelten Forstwirtschaft wurden aus ökonomischen Motiven und z. T. standörtlichen Zwängen in ca. 150 Jahren die Anteile von Laub- und Nadelholzbäumen umgekehrt, der Anteil der

Reinbestände sowie die künstliche Bestandesbegründung durch Pflanzung erheblich ausgeweitet. Die Ausrichtung und Praxis der Forstwirtschaft des 19. Jh. mit ihren Folgen für die heutigen Waldökosysteme stehen im Kontext der Erhaltung der biologischen Vielfalt in der Kritik. Es muß jedoch auch bedacht werden, daß sich eine in bezug auf das damalige Hauptkriterium der Holzproduktion planmäßige und nachhaltige Forstwirtschaft durchgesetzt hatte und daß dadurch in gut einem Jahrhundert aus zerstörten und degradierten Wäldern wieder Hochwälder mit einer heute dreifachen Massenproduktion und fünffachen Nutzholzausbeute entstanden sind.

Einfluß der Weltkriege

Zwischen 1914 und 1950 war die Waldbewirtschaftung kriegsbedingten Zielen und Folgen ausgesetzt. Im Ersten Weltkrieg und den nachfolgenden Hunger- und Inflationsjahren mußte der Wald ohne zusätzliche Holzeinfuhren den gesamten Bedarf decken. Anstatt, wie von zahlreichen Vertretern der Forstwirtschaft gefordert, eine naturgemäßere Waldwirtschaft einführen zu können, wurden die aufgebauten Holzvorräte überwiegend im Kahlschlag-Verfahren abgebaut. Unter dem nationalsozialistischen Regime wurde der Wald einer staatlichen Planwirtschaft mit Preisbindung auf geringem Niveau und einer vorgeschriebenen Holzeinschlagsmenge unterworfen. Dabei wurden, insbesondere mit Beginn des Zweiten Weltkrieges, Holzmengen genutzt, die um das Zweifache über der nachhaltigen Leistungsfähigkeit der Wälder lagen. Bis schließlich 1952 der Holzpreis wieder freigegeben wurde und die nachhaltige Forstwirtschaft wieder aufgenommen werden konnte, mußte der Wald zusätzlich zu erheblichen Holznutzungen im Rahmen von Reparationsleistungen an die Siegermächte sowie zur Energiegewinnung der notleidenden Bevölkerung dienen.

Der erneute Wiederaufbau der Waldes sowie seine weitere nachhaltige Bewirtschaftung in den nachfolgenden Jahren wurde auf der Grundlage von Waldgesetzen des Bundes und der Länder durchgeführt. Seit den 70er Jahren hat sich in der Waldbewirtschaftung die Lehre von den Vielfachfunktionen des Waldes (Nutz-, Schutz- und Erholungsfunktion) und ein zunehmend stärkerer Einfluß der naturgemäß orientierten Waldbewirtschaftung mit Renaissance der Laubbaumarten, Mischbestandswirtschaft und der Naturverjüngung durchgesetzt. Als Nettoimportland für Holz importiert Deutschland heute jedoch noch immer ca. 20% seines Holzbedarfs (in Rohholzäquivalenten incl. Zellstoff) aus dem Ausland, wobei im Falle der borealen und tropischen Region häufig Primär- oder naturnahe Sekundärwälder betroffen sind.

Wild und Jagd in Mittelalter und Neuzeit

Im Vergleich zu weitgehend ungestörten Waldökosystemen gelten Störungen durch hohe Wildbestände (v. a. Reh- und Rotwild) in mitteleuropäischen Wäldern als eine der gravierendsten Veränderungen. Diese Störungen bestehen v. a. in der Verarmung der Biodiversität auf Artenebene infolge von selektivem Äsungsverhalten. Wissenschaftlich sind enge Beziehungen zwischen der Höhe der Wildbestände und dem Zustand der Waldvegetation nachgewiesen worden. Zu hohe Dichten der Schalenwildarten Reh und Rotwild führen durch Wildverbiß von jungen Bäumen zur selektiven Entmischung der Waldverjüngung (bevorzugter Verbiß von Mischbaumarten z. B. Tanne, Ahorn, Esche, Eiche, Hainbuche, Vogelbeere) und können im Extremfall die natürliche Waldverjüngung vollständig verhindern.

Die Vegetationsverarmung zieht auch eine Verarmung nachfolgender, abhängiger ökologischer Ketten (z. B. Insekten) nach sich. Es muß davon ausgegangen werden, daß mit diesem störungsbedingten Biodiversitätsverlust eine gravierende Destabilisierung der Waldökosysteme verbunden ist. Die Ursa-

chen überhöhter Wildbestände sind im allgemeinen anthropogenen Ursprungs: Kulturlandschaft (Randlinienvermehrung, Äsungsverbesserung), Aussterben natürlicher Prädatoren (Wolf, Luchs) sowie Überhege des Wildes (Jagdausübung).

Die Geschichte unserer Wälder ist aufgrund der engen Verknüpfung mit der Geschichte des Wildes und der Jagd ohne deren Kenntnis kaum nachvollziehbar.

Aus forstgeschichtlicher Sicht ist festzustellen, daß überhöhte Wildbestände zur Verarmung unseres heutigen Waldes beigetragen haben: In Form einer schleichenden Entmischung der Waldverjüngung auf Kosten vieler Laubbaumarten und indirekter Förderung von Fichten und Kiefern einerseits, andererseits durch Blockade der natürlichen Waldverjüngung, was die Forstwirtschaft meist veranlaßte, derartige Bestände in der Folgezeit kahlschlagweise zu nutzen und künstlich zu verjüngen. Durch Entmischung bedingte Verluste an Biodiversität in der Verjüngungsphase können bei (noch heute überwiegenden) altersklassenweisen Waldstrukturen häufig erst im Rahmen der nächsten Waldgeneration ausgeglichen werden und sind deshalb für diesen Zeitraum (100-200 Jahre) meist festgeschrieben. Starker Wildverbiß be- bzw. verhindert in vielen Regionen bis zur Gegenwart eine naturnahe Waldbewirtschaftung mit natürlicher Waldverjüngung.

Es lassen sich - stark vereinfacht - folgende historische Phasen charakterisieren, in denen der zunehmende Einfluß des Wildes bzw. seine Zurückdrängung entscheidenden Anteil am Waldzustand und Einfluß auf die Wahl der Mittel bei den von der Forstwirtschaft eingeleiteten Walderneuerungsmaßnahmen hatte:

- **Phasen der Übervermehrung** von Reh und Hirsch:

- Zeit des feudalen Jagdrechts (ab ca. 800 n. Chr. - 1789/1848), vermutlich mit Unterbrechungen im Rahmen größerer Kriege: Beginn mit den Einforstungen des vormals herrenlosen Waldes durch die fränkischen Könige, die sich damit auch die Bejagung des „Hochwildes“ (z. B. Rotwild) vorbehielten. Die „niedere Jagd“ (z. B. Rehwild) wurde zumeist auf den lokalen Adel übertragen. Die hergebrachte, freie Jagd nach germanischem Recht fand hiermit ihr Ende. Nach 1648 kulminierte die Jagdleidenschaft der absolutistischen Herrscher als feudalem Gesellschafereignis derart, daß überwiegend Jagdpersonal für die Verwaltung der Wälder (sofern sie nicht der Versorgung von merkantilistischen Großgewerben wie z. B. Salinen und Bergwerken dienten) eingesetzt wurde. Diese Entwicklung verhinderte den Ausbau einer eigenständigen Forstwirtschaft für die folgenden zwei Jahrhunderte. Zum einen wurden walderhaltende bzw. -verbessernde Maßnahmen nicht mehr fortgeführt oder behindert, zum anderen wurde die Eingliederung der Waldbewirtschaftung in die merkantilistische Wirtschaftspolitik nicht umgesetzt. Die mit der feudalen Jagdausübung verbundene Überhege des Wildes führte neben erheblichen sozialen Spannungen (bäuerliche Jagdfrenddienste, Wildschäden in Feldern) zur zunehmenden Entmischung und Verlichtung der Wälder.
- Seit Anfang des 20. Jh. bis zum Ende des 2. Weltkrieges: Seit der 2. Hälfte des 19. Jh. wurde die Idee der Hege vermehrt propagiert, die den Jäger nicht nur als Erbeuter, sondern auch als Beschützer des jagdbaren Wildes betrachtete. Um 1900 wurden in Jagdgesetzen Schonzeiten festgelegt und die Erlegung weiblicher Tiere eingeschränkt. Mit dem Reichsjagdgesetz von 1934 wurde schließlich eine staatlich gelenkte und kontrollierte Hege eingeführt, die u.a. die Pflicht zur Fütterung in Notzeiten vorschrieb.

- **Phase der Zurückdrängung des Wildbestandes** (1789/1848 - ca. 1985/1900): Ende des feudalen Jagdregimes. Jedem wurde das Jagdrecht auf eigenem Grund und Boden eingeräumt. Die Bedeutung der Jagd im Interessenfeld der Land- und Forstwirtschaft wurde zurückgedrängt. Die Existenz vieler der aus Naturverjüngung stammenden, heutigen Buchen-Altbestände werden auf diese kurze Phase der Entspannung des Verbißdrucks zurückgeführt.

Geregelte Forstwirtschaft

Ausgehend vom Waldzustand vor Beginn der modernen Forstwirtschaft – sind die wesentlichen Faktoren für das Handeln der modernen Forstwirtschaft im 19. und 20. Jahrhundert und deren Folgen für den Aufbau und die Zusammensetzung des deutschen Waldes von Bedeutung. Dabei sind die Begründung von Forstwissenschaft und –verwaltung, das Gebot der auf den Holzvorrat bezogenen nachhaltigen Waldnutzung, die Veränderungen der Holz-Nachfrage, die Veränderung der Baumartenanteile und des Altersklassenaufbaues in Verbindung mit der sich durchsetzenden Betriebsart Hochwald als schlagweiser Altersklassenwald herausgestellt worden. Es wird deutlich, daß die moderne Forstwirtschaft der letzten 200 Jahre einerseits erhebliche Leistungen erbracht (Nachhaltigkeit der Holznutzung, mehrfache Ertragssteigerung, Wiederbewaldung), andererseits den verbliebenen Wald gravierend künstlich beeinflußt und gestaltet hat.

Der Waldzustand bei Beginn der Forstwirtschaft im 18. Jh.

Im 18. Jh. war der Wald im Hinblick auf seinen Holzvorrat auf dem schlechtesten Zustandsniveau angelangt, wenngleich regional und örtlich Unterschiede bestanden. Bevölkerungswachstum, landesherrliche Großgewerbe, Holzexport und beginnende Industrialisierung erforderten steigende Mengen an Holz und Holzkohle, die den Holzzuwachs der devastierten Wälder zunehmend überstieg. Die Exploitation in den Hochwäldern im Mittelgebirgsbereich sowie die Übernutzungen in den noch weit verbreiteten Mittel- und Niederwäldern führten im Verbund mit Waldweide und Wildverbiß zu einer zunehmend geringeren Waldverjüngung. Der Anteil ehemaliger Waldfläche, der zu Ödland, Blößen und geringem Weideland degradiert worden war, nahm stetig zu (z. B. im bayrischen Spessart 1814 25% Blößen und Krüppelwald; im Nürnberger Reichswald waren 1790 nur zwei Bestände über 90 Jahre alt). Insgesamt war die Ausgangssituation zu Beginn der geregelten Forstwirtschaft also geprägt durch Holznot einerseits und ein starkes Überwiegen devastierter, aber noch im Sekundärnaturwaldstadium erhaltener Wälder mit hohem Anteil von Laubbäumen andererseits.

Überblick über die geregelte Forstwirtschaft

Der verbliebene Wald erfuhr ab Mitte des 18. Jh. bis zum Wirtschaftswald des 20. Jh. wesentliche Veränderungen in Aufbau und Zusammensetzung. Aus dem vielfach devastierten, aber noch naturnahen Wald war ein gepflegter Kunstwald geworden. In unserem Jahrhundert weist er einen hohen Anteil von Nadelbäumen und Reinbeständen auf und ist meist flächenweise gleichaltrig. Seine vielfach künstlich durch Saat und Pflanzung begründeten Bestände lösten ehemals devastierte und kahlgeschlagene Hochwälder ab oder entstammen aus der Umwandlung von Nieder- und Mittelwäldern. Die Bestände des neuen Waldes sind anfälliger gegenüber Kalamitäten (Insekten-, Brand- und Sturmschäden), aber sie liefern ein Mehrfaches der ursprünglichen Holzerträge. In diesem Wald wurde das Gebot der geregelten Forstwirtschaft, nicht mehr Holz zu nutzen als nachwächst (klassische **forstliche Nachhaltigkeit**), frühzeitig durchgesetzt.

Die Renaissance im Wald

Eingebettet in die gesellschaftspolitische Entwicklung (vgl. Abschnitt „Wald und Gesellschaft“) und konfrontiert mit devastierten Wäldern und steigendem Holzbedarf setzte sich zwischen 1750 und 1850 die Forstwirtschaft als eigenständiger Wirtschaftszweig durch. Ihr Ziel war der Wiederaufbau des Waldes in Form hochproduktiver und ertragbringender Wälder, die in bezug auf den Holzzuwachs nachhaltig genutzt werden sollten. Wichtige begleitende und förderliche Entwicklungen hierbei waren u.a.:

- Ausbildung von Fachpersonal (Begründung und Ausbau der forstwissenschaftlichen Ausbildung) und Aufbau forstlicher Verwaltungsorganisationen (Forstverwaltungen, z.B. Preußen, Bayern);
- Abnahme der Waldweide durch Fortschritte in der Landwirtschaft (Stallhaltung) und Ablösung von Holz- und Streunutzungsrechten sowie Waldweiderechten (Purification);
- Senkung des Verbißdruckes durch Reh- und Rotwild durch Bestandsreduktionen nach Ende der feudalen Jagd (nach 1848);
- Infrastruktur und Handel: Ausweitung von Holzmärkten, Ausbau der Transportkapazitäten (Eisenbahn), Import von Holz;
- Verschiebungen in der Holzverwendung, Holznachfrage und Holzpreisrelation:
 - Vom Brennholz zum Nutzholz (Bau- und Industrieholz): 1800: 90% Brennholz, 1850: ca. 75%, 1900: knapp 50%, heute: weniger als 10%;
 - Vom Laubholz zum Nadelholz: Vom energiereichem Laub-Brennholz zum leichteren Nadelholz als Bau- und Grubenholz;
 - (Nadel-)Bauholzpreise mehrfach so hoch wie Brennholzpreise.

Zu Beginn der Aufbauarbeit um 1800 bestand zunächst die forstliche Zielvorstellung in möglichst hoher Holzproduktion mit ausreichenden Umtriebszeiten für Starkholz. Im Vorfeld der Holzmarktveränderungen (Holznachfrage, Holzpreise) setzte man zunächst weiterhin auf Laubbaumbestände (Brennholzproduktion).

Ursachen des Wandels der Waldbestockung

a) Geplante Begründung bzw. Bewirtschaftung von Laub- bzw. Mischwäldern nicht mehr möglich (ökologische Zwangslage):

Bei der Neubegründung von Wald auf Acker-, Heide-, Hutungs- und Ödlandflächen sowie in devastierten Wäldern, die weitverbreitet vorlagen, herrschen abiotische (Frost, Sonne, Dürre, Bodenzustand) und biotische (Konkurrenz anderer Pflanzen, Verbiß durch Vieh und Wild) Bedingungen, die nur von robusten Baumarten mit Pioniereigenschaften erduldet werden. Hierzu gehören Fichte und Kiefer, nicht aber Buche und Eiche. Das Ausmaß an Devastierung bzw. Zerstörung der Wälder im 18. Jh. erlaubte die Walderhaltung, -wiederherstellung und -mehrung häufig nur durch den Anbau von Nadelbaumbeständen.

b) Begründung bzw. Bewirtschaftung von Laub- bzw. Mischwäldern möglich, jedoch nicht zielgerecht (wirtschaftliche Motive):

Zu Beginn des 18. Jh. wurde die Forstwirtschaft erstmals in ihrer Geschichte ein selbständiger Wirtschaftszweig. Die Verfahren und Ziele ihrer Produktion orientierten sich zunehmend an dem Markt, auf dem die Nachfrage durch Interessen im Rahmen der Industriellen Revolution bestimmt waren. Aufgrund steigender Holzpreise wurden v.a. Fichten- und Kiefernholz nachgefragt. Die Umstellung

auf vermehrten Anbau von Nadelbaumarten zu Lasten von Buche und Eiche wurde durch deren Überlegenheit in der volumenbezogenen Wuchseistung und Nutzholzausbeute beschleunigt.

Ab etwa 1820 wurde im Geiste des Wirtschaftsliberalismus die forstwirtschaftliche Theorie der **Bodenreinertragslehre** verbreitet, welche das Ziel der Erwirtschaftung der maximalen Rente aus dem Waldboden verfolgte. Diese Lehre faßte den Holzvorrat als Kapital und den jährlichen Holzzuwachs als dessen Rente (Verzinsung) auf. Bei bekanntem Holzvorrat und –zuwachs konnte somit berechnet werden, mit welcher Baumart und Produktionszeit die höchste Bodenrente (Kapitalverzinsung) erreicht werden konnte. Unter erheblichen internen Auseinandersetzungen in der forstlichen Fachwelt erlangte diese Lehre in Teilen der Forstwirtschaft als genereller Wirtschaftsmaßstab große Bedeutung. Die qualitativen Konsequenzen der Umsetzung der Bodenreinertragslehre bestanden im Umbau des vorhandenen Waldes in relativ vorratsarme Nadelbaum-Reinbestände (Fichte, Douglasie, Kiefer) mit kurzen Produktionszeiträumen von ca. 60-90 Jahren, die im Kahlschlag genutzt und durch Pflanzung künstlich neu begründet werden sollten.

Im Gegenzug formierten sich diejenigen Förster und Forstwissenschaftler, die nicht bereit waren, diese Konsequenzen mitzutragen. Ihre wirtschaftliche Auffassung drückten sie in der „Gegenlehre“ der **Waldreinertragslehre** aus, die den baren Überschuß der Einnahmen über die Ausgaben des Betriebes maximieren wollte. Gemäß ihrer Maxime galten stärkeres Holz und längere Produktionszeiten als optimal, so daß Laubbaum-Bestände (Buche, Eiche) wirtschaftlich konkurrenzfähig blieben. Zudem wurden aufgrund geringerer Belastung durch Naturgefahren und besserer Ausnutzung der standörtlichen Variation Mischbestände und deren Naturverjüngung vorgezogen.

Die große Umstellung vom Sekundärwald zum „gepflegten Försterwald“

Waldbau und Forsteinrichtung (Waldinventur und Nutzungsplanung) setzten die neuen Erkenntnisse der aufkeimenden Forstwissenschaft sowie die ökonomischen Ziele in die forstliche Praxis um. Der Wald sollte optimal als Hochwald in Form des schlagweisen Altersklassenwaldes bewirtschaftet werden. Die einfache künstliche Nadelholzverjüngung (Fichte, Kiefer) - zunächst als Saat, später als Pflanzung – begünstigten diesen Wandel.

Die Einbringung des Nadelholzes

Ausgehend von den Anfängen des verbreiteten Anbaues von Nadelbaumarten schon im 16. und 17. Jh. in Bergbaugebieten (u.a. Oberpfalz, Thüringer Wald, Sachsen, Württemberg), wurde ab 1750 zur systematischen Nadelholzeinbringung die Nadelholzsatz bzw. -pflanzung angewandt (Fichte und Kiefer, später auch Lärche und die fremdländischen Nadelbaumarten Strobe und Douglasie). Die Fichte wurde zunächst hauptsächlich in den Mittelgebirgen West- und Mitteldeutschlands in ehemaligen Buchengebieten angebaut. Ab Mitte des 19. Jh. im Zuge der Bodenreinertragslehre hielt sie vermehrt auch Einzug in den tieferen Lagen („Verfichtung“). Die Kiefer wurde v.a. in tieferen Lagen und den nord- und nordostdeutschen Heide- und Sandgebieten hauptsächlich in ehemaligen Eichengebieten angebaut. Der zeitliche Schwerpunkt der Ausweitung bei Fichte und Kiefer lag im 19. Jh..

Einführung von fremdländischen Baumarten

Höhere Ertrags- und Stabilitätserwartungen führten ab Anfang des 18. Jh. zur Einfuhr überseeischer Baumsämereien (v.a. aus Nordamerika) und zu deren lokalem Anbau, der ab Mitte des 19. Jh. stärker ausgedehnt wurde (u.a. Weymouthkiefer, Douglasie, Sitkafichte, Robinie, Roteiche, Küstentanne und Japanische Lärche).

Das Schicksal der Laubbaumarten im 19. Jh.

Wesentlichen Einfluß auf Erhaltung und Förderung der Buche im schlagweisen Hochwaldbetrieb hatte das Verfahren der Schirmschlagverjüngung, welches seit dem Ende des 18. Jh. angewandt wurde. Dieses Verfahren sicherte vielmals die natürliche Verjüngung der verbliebenen Buchenbestände nicht nur im Hochwald, sondern verhalf auch zur Ausweitung der Buchenfläche im Rahmen der Überführung von Nieder- und v.a. Mittelwäldern.

Die Anteilsflächen der Eiche, jahrhundertlang „Brotbaum“ der bäuerlichen Waldbewirtschaftung, wie auch die ihrer Begleiter Esche, Ulme, Linde und Wildobst-Baumarten wurden v. a. durch Umwandlung oder Überführung der Nieder- und Mittelwälder reduziert.

Die langfristige Veränderung der Baumarten

Verteilung von Laub- und Nadelholz im Vergleich von 1300 und 1900

Man geht davon aus, daß die Laubbaumarten im Gebiet Deutschlands zu Beginn der geschichtlichen Zeit bis in das Spätmittelalter einen Flächenanteil von ca. 70% aufwiesen. Zum Beginn des 20. Jh. hatten sich jedoch die Flächenanteile der Laub- und Nadelbaumarten im Wald umgekehrt (1913: 30% Laubbaumarten, 70% Nadelbaumarten). Wesentliche Anteile dieser Veränderungen gehen zurück auf die Umwandlung übernutzter Wälder und Aufforstungen von Weideland im Rahmen der zunehmenden Durchsetzung der geregelten Forstwirtschaft seit ca. 1750. So stieg z.B. in Preußen der Nadelbaumanteil zwischen 1740 und 1883 von 50% auf 80%. Zwischen 1883 und 1913 sank der Laubbaumanteil im Gebiet des Deutschen Reiches weiter von ca. 35% auf ca. 30%, vorwiegend als Folge der Umwandlung von Nieder- und Mittelwäldern.

Veränderung der Baumartenanteile im 19. und 20. Jh.

(bezogen auf das Gebiet der alten Bundesländer)

Die weitere starke Zunahme des Nadelbaumanteils von ca. 60% auf nahezu 70% geht v.a. auf die Erhöhung des Fichtenanteils zurück, der von 33,1% im Jahr 1900 auf 40,4% im Jahr 1961 (68% der Nadelbaumfläche) anstieg. Der Anteil der Tanne wurde halbiert (1900: 4,7%; 1961: 2,4%) und erfuhr später infolge des Waldsterbens weitere Flächenverluste. Während der Anteil der Kiefer fast stagnierte (26-27%), wurde der Anbau von Lärche (0,2% auf 1,2%) und Douglasie ausgeweitet.

Die Verringerung der Flächenanteile der Laubbaumarten erfolgte v.a. zu Lasten der Buche und sonstigen Hartlaubhölzer (Esche, Ulme, Hainbuche), deren Anteil sich von 1883-1961 von 28% auf ca. 21% verminderte. Der Anteil der Eiche im Hochwald stieg von 5,6% auf 7,4%, v.a. durch Überführung und Umwandlung von Eichen-Niederwald in Eichen-Hochwald. Da aber gleichzeitig auch der Mittel- und Niederwald, der zu einem hohem Prozentsatz aus Eiche bestand, stark zurückging, hat sich insgesamt der Eichen-Anteil an der gesamten Waldfläche zunehmend verringert. Der deutsche Wald, i.d.R. als schlagweiser Altersklassenwald, besteht also seit dem letzten Jahrhundert überwiegend aus den Nadelbaumarten Fichte und Kiefer.

Diese generelle Entwicklung verlief regional z.T. unterschiedlich. So betrug der Laubbaumanteil in Westdeutschland (NRW, Hessen, Rheinland-Pfalz und Saarland) aufgrund des hier regional sehr hohen Niederwaldanteils 1883 noch 71% und wurde nachfolgend, v.a. durch verstärkten Anbau der Fichte, auf 40% reduziert. Im nordwestdeutschen Raum wurden zuerst Heiden und Ödland ab Mitte des 18. und besonders im 19. Jh. mit Kiefer aufgeforstet, während die vorhandenen Laubwälder zunächst im wesentlichen unverändert blieben. Erst mit der später einsetzenden Umwandlung der Laub- in Nadelholzwälder erfolgte in verstärktem Maße der Anbau von Fichte und anderem Nadelbaumarten, wobei

auch ein Teil der Kiefern-Bestände, v.a. auf besseren Standorten, in zuwachskräftigere Fichten-Bestände umgewandelt wurde. In Süddeutschland (Bayern, Baden-Württemberg) stieg der bereits frühzeitig hohe Nadelbaum-Anteil (1883: 70%) weiter an (1961 75%).

Die langfristigen Veränderungen der forstlichen Betriebsarten

Einher mit der Veränderung der Baumartenanteile im Wald des 19. und 20. Jh. geht auch die Veränderung der Betriebsarten.

Die forstlichen Betriebsarten vor 1883

Die im Mittelalter weitverbreiteten Waldformen des Nieder- und Mittelwaldes als bäuerliche Waldnutzungsformen nahmen seit dem 17. Jh. ab. Für das 18. Jh. geht man von einem noch ausgewogenen Verhältnis der Flächenanteile von Nieder-, Mittel- und Hochwald aus. Durch Übernutzungen des Oberholzes in den Mittelwäldern (v.a. Eiche) und dem Rückgang der Schweinemast ergab sich zunächst ein Zuwachs der Niederwaldfläche. Die zunehmende Durchsetzung der geregelten Forstwirtschaft führte jedoch seit der 2. Hälfte des 18. Jh. zur Umwandlung der übernutzten Nieder- und Mittelwälder in Hochwälder, v.a. in Form der Saat bzw. Pflanzung von Nadelbaumbeständen.

Entwicklung der Betriebsarten zwischen 1883 und 1961

Die einst weitverbreiteten Waldformen des Nieder- und Mittelwaldes sowie des Plenterwaldes (als ursprünglich bäuerliche Waldnutzungsformen) nahmen im 19. und 20. Jh. weiterhin stark zugunsten des schlagweisen Hochwaldes ab. Die Fläche der Nieder- und Mittelwälder fiel von 18% auf 5%, vorzugsweise bereits bis zum Beginn des 1. Weltkrieges. Die Plenterwaldfläche, 1913 noch ca. 10%, reduzierte sich bis 1961 auf 1%, wobei zumeist nur kleinflächige Bauernwälder in Süddeutschland verblieben. Entsprechend wurde in diesem Zeitraum der Flächenanteil des schlagweisen Hochwaldes von 82% auf 95% ausgebaut. Diese Entwicklung der Betriebsartenanteile setzte sich auch weiterhin fort.

Der Altersklassenaufbau des Waldes

Die schlag- bzw. flächenweise Nutzung des Waldes im Rahmen der geregelten Forstwirtschaft seit ca. 1800 führte zu seinem alterklassenweisen Aufbau. Die Bemühungen der geregelten Forstwirtschaft um eine auf den Holzvorrat bezogene nachhaltige Holznutzung bis zum Beginn des 1. Weltkrieges zeigten Altersklassenstatistiken. Orientiert an den geplanten Nutzungszeiträumen (Umtriebszeiten) lag zu diesem Zeitpunkt im Hochwald (und auch getrennt nach Laub- und Nadelbaumbeständen) bereits wieder ein nahezu ausgeglichenes Altersklassenverhältnis vor.

Der Altersklassenaufbau zeigte 1961 ein starkes Überwiegen der jüngsten Altersklassen im Hochwald als Folge kriegsbedingter Übernutzungen und Reparationshiebe, wobei hiervon insbesondere die Nadelbaumarten (Fichte, Kiefer) betroffen waren.

Die Altersklassenverteilung im schlagweisen Buchen-Hochwald wies 1961 (bei einer Umtriebszeit von 140 Jahren) trotz der kriegsbedingten Reparationshiebe ein nahezu ausgeglichenes Altersklassenverhältnis auf. Die älteren Altersklassen stammen aus umfangreichen Begründungen i.d.R. auf dem Wege des Großschirmschlagverfahrens zwischen 1790-1880.

Im Hinblick auf die Baumartenanbaupolitik zwischen 1850 und 1950 bei der Neubegründung von Hochwald zwischen 1850 und 1950 sank der Anteil der Laubbaumarten zunehmend (Eiche von 6% auf 3%, Buche von 27% auf ca. 11%), dagegen stieg der Anteil der Nadelbaumarten stark an (Fichte von 35% auf ca. 50%, Kiefer von 30% auf ca. 35%).

Auswirkungen der modernen Forstwirtschaft

Wie oben dargestellt, ist die jüngste Geschichte der Forstwirtschaft verbunden u.a. mit der Umkehrung des Verhältnisses von Laub- und Nadelwald, der Veränderung der natürlichen Verbreitungsareale der Baumarten, dem Anbau importierter, fremdländischer Baumarten, dem Umbau von Mischbeständen in Reinbestände sowie mit der überwiegenden Gleichaltrigkeit der Bestände bei altersklassenweisem Aufbau des Waldes. Andererseits ist der Wandel vom devastierten, naturnahen Wald zum gepflegten Produktionsforst auch verbunden mit der Durchsetzung seiner nachhaltigen Holznutzung (Holzvorrat) und einer starken Steigerung der Massenleistung und Nutzholzausbeute.

Aufgrund der häufigen Kalamitäten und dem Mangel an Stabilität, insbesondere der Nadelbaumbestände, sowie des Wissens um kaum abschätzbare Gefahren für die Waldökosysteme wird seit den siebziger Jahren zunehmend eine naturnähere Forstwirtschaft angestrebt.

ANHANG 2
Erzeugte Daten

Bestand Nr.	Forstamt	Geographische Länge	Geographische Breite	Diversität v_2 (LAP-A, IDH-A, PGI-B, MDH-B, GOT-B, 6-PGDH-A)	Differenzierung D_j (LAP-A, IDH-A, PGI-B, MDH-B, GOT-B, 6-PGDH-A)	Relative Äquität e (IDH-A)
1	Obereimer (NRW)	8,20	51,26	1,401	0,050	0,622
2	Kleve (NRW)	6,31	51,68	1,420	0,045	0,730
3	Glindfeld (NRW)	8,69	51,07	1,418	0,038	0,569
4	Schönau (RP)	7,81	49,01	1,448	0,037	0,520
5	Elmstein-Süd (RP)	7,77	49,20	1,409	0,053	0,580
6	Johanniskreuz (RP)	7,71	49,18	1,444	0,037	0,539
7	Hochspeyer (RP)	8,06	49,51	1,419	0,057	0,560
8	Zweibrücken (RP)	7,43	49,18	1,406	0,050	0,630
9	Kirchheimbolanden (RP)	8,03	49,63	1,437	0,028	0,535
10	Winnweiler (RP)	7,95	49,56	1,418	0,053	0,600
11	Dhronecken (RP)	7,09	49,68	1,431	0,047	0,555
12	Hermeskeil (RP)	7,04	49,63	1,439	0,032	0,563
13	Morbach (RP)	7,16	49,76	1,410	0,052	0,615
14	Saarburg (RP)	6,55	49,60	1,436	0,028	0,538
15	Irrel (RP)	6,42	49,83	1,366	0,059	0,585
16	Manderscheid (RP)	6,76	50,06	1,439	0,024	0,600
17	Hillesheim (RP)	6,75	50,24	1,447	0,034	0,538
18	Bitburg (RP)	6,61	50,00	1,378	0,046	0,535
19	Salmwald (RP)	6,71	50,19	1,397	0,043	0,570
20	Neuerburg (RP)	6,28	50,13	1,446	0,022	0,554
21	Schneifel (RP)	6,43	50,21	1,451	0,044	0,510
22	Rennerod (RP)	8,16	50,51	1,427	0,046	0,550
23	Wallmerod (RP)	7,98	50,45	1,457	0,034	0,550
24	Dierdorf (RP)	7,54	50,40	1,469	0,029	0,500
25	Montabaur (RP)	7,89	50,33	1,422	0,043	0,555
26	Neuhaus-I (NDS)	9,52	51,75	1,480	0,049	0,670
27	Neuhaus-II (NDS)	9,50	51,74	1,466	0,055	0,541
28	Knobben (NDS)	9,51	51,73	1,550	0,076	0,709
29	Siegsdorf (BY)	12,95	47,75	1,473	0,045	0,585
30	Kaisheim (BY)	10,80	48,57	1,490	0,060	0,610
31	Mindelheim (BY)	10,61	48,19	1,465	0,075	0,549
32	Burgebrach (BY)	10,95	49,94	1,438	0,045	0,520
33	Griesbach (BY)	13,41	48,57	1,534	0,068	0,553
34	Marquartstein (BY)	12,62	47,80	1,324	0,066	0,720
35	Lichtenfels (BY)	11,28	50,05	1,576	0,068	0,782
36	Zwiesel (BY)	13,47	48,96	1,539	0,047	0,750
37	Altenbuch (BY)	9,34	49,73	1,474	0,035	0,642
38	Krumbach (BY)	10,44	48,29	1,476	0,032	0,557
39	Waldmünchen (BY)	12,80	49,30	1,533	0,055	0,564
40	Weißenhorn (BY)	10,21	48,32	1,429	0,038	0,637
41	Berchtesgaden-I (BY)	12,99	47,64	1,493	0,049	0,529
42	Bad Kissingen (BY)	10,19	50,16	1,473	0,081	0,747
43	Kempten (BY)	10,36	47,81	1,497	0,050	0,653
44	Ansbach (BY)	10,61	49,36	1,499	0,047	0,560
45	Berchtesgaden-II (BY)	12,98	47,63	1,551	0,060	0,596
46	Biburg (BY)	10,84	48,37	1,470	0,047	0,670
47	Siegenburg (BY)	11,93	48,82	1,537	0,049	0,550
48	Füssen (BY)	11,13	47,58	1,508	0,092	0,560

Tab. 17: Im Rahmen der Anwendung GIS-gestützter Analyse räumlicher Verteilung genetischer Parameter (Kap. 3.2) sowie phylogenetischer Methoden (Kap.3.3) verwendete Datensätze genetischer Inventuren (Allelhäufigkeiten) nach DEGEN (1992), MÜLLER-STARK, R. (1996), TUROK (1996) und KONNERT (1995). Für den Genbestand von 6 in den genannten Inventuren untersuchten Genloci (LAP-A, IDH-A, PGI-B, MDH-B, GOT-B, 6-PGDH-A) wurden die Diversität (v_2) und Differenzierung (D_j), sowie für den Genort IDH-A die relative Äquität (e) ermittelt. NRW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, NDS = Niedersachsen, BY = Bayern.

Anhang 2: Erzeugte Daten

<i>Population</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Glindfeld NRW	1	0.000									
Obereimer NRW	2	0.054	0.000								
Kleve NRW	3	0.051	0.105	0.000							
Elmstein RP	4	0.041	0.095	0.015	0.000						
Johanniskreuz RP	5	0.096	0.150	0.050	0.060	0.000					
Zweibruecken RP	6	0.044	0.098	0.010	0.005	0.055	0.000				
Kirchheim RP	7	0.011	0.065	0.040	0.030	0.085	0.033	0.000			
Winnweiler RP	8	0.034	0.088	0.025	0.010	0.070	0.015	0.023	0.000		
Dhronecken RP	9	0.030	0.084	0.021	0.012	0.066	0.014	0.024	0.013	0.000	
Hermeskeil RP	10	0.004	0.057	0.048	0.038	0.093	0.040	0.007	0.030	0.026	0.000
Morbach RP	11	0.042	0.096	0.014	0.001	0.059	0.004	0.031	0.011	0.012	0.038
Irrel RP	12	0.011	0.065	0.043	0.030	0.088	0.033	0.002	0.023	0.026	0.007
Manderscheid RP	13	0.042	0.096	0.019	0.004	0.064	0.009	0.031	0.008	0.014	0.038
Bitburg RP	14	0.026	0.080	0.025	0.015	0.070	0.017	0.015	0.007	0.009	0.023
Salmwald RP	15	0.034	0.088	0.017	0.008	0.062	0.009	0.026	0.011	0.004	0.031
Neuerburg RP	16	0.056	0.110	0.010	0.020	0.040	0.015	0.045	0.030	0.026	0.053
Rennerod RP	17	0.036	0.090	0.015	0.008	0.060	0.007	0.028	0.013	0.007	0.033
Dierdorf RP	18	0.034	0.088	0.017	0.008	0.062	0.010	0.025	0.010	0.004	0.030
Montabauer RP	19	0.019	0.072	0.035	0.023	0.080	0.025	0.008	0.015	0.019	0.015
Siegsdorf BY	20	0.116	0.170	0.075	0.085	0.025	0.080	0.110	0.095	0.086	0.113
Mindelheim BY	21	0.051	0.105	0.010	0.020	0.045	0.015	0.045	0.030	0.021	0.048
Griesbach BY	22	0.171	0.225	0.130	0.140	0.080	0.135	0.165	0.150	0.142	0.168
Marquartstein BY	23	0.080	0.026	0.131	0.121	0.176	0.124	0.091	0.114	0.110	0.084
Zwiesel BY	24	0.137	0.190	0.091	0.101	0.041	0.096	0.126	0.111	0.107	0.133
Krumbach BY	25	0.103	0.157	0.057	0.062	0.007	0.060	0.092	0.072	0.073	0.100
Waldmuenchen BY	26	0.140	0.193	0.093	0.099	0.043	0.096	0.128	0.109	0.110	0.136
Weissenhorn BY	27	0.047	0.101	0.010	0.016	0.049	0.011	0.041	0.026	0.017	0.043
Berchtesgad1 BY	28	0.185	0.239	0.144	0.154	0.094	0.149	0.179	0.164	0.155	0.181
Kempten BY	29	0.096	0.150	0.050	0.060	0.000	0.055	0.085	0.070	0.066	0.093
Berchtesgad2 BY	30	0.146	0.200	0.105	0.115	0.055	0.110	0.140	0.125	0.116	0.142
Biburg BY	31	0.036	0.090	0.015	0.010	0.060	0.008	0.030	0.015	0.007	0.033
Siegenburg BY	32	0.106	0.160	0.060	0.065	0.010	0.062	0.095	0.073	0.076	0.103
Fuessen BY	33	0.156	0.210	0.110	0.115	0.060	0.113	0.145	0.125	0.126	0.153
Neuhaus1 NDS	34	0.040	0.094	0.011	0.008	0.056	0.005	0.032	0.017	0.011	0.037
Neuhaus2 NDS	35	0.043	0.011	0.094	0.085	0.139	0.087	0.054	0.077	0.073	0.047
Knobben NDS	36	0.027	0.081	0.024	0.015	0.069	0.017	0.021	0.013	0.003	0.023
Behlendorf SH	37	0.067	0.121	0.026	0.036	0.029	0.031	0.061	0.046	0.037	0.063
Steinhorst SH	38	0.067	0.013	0.118	0.108	0.163	0.110	0.078	0.100	0.096	0.070
Franzoes.ALPEN	39	0.020	0.055	0.065	0.050	0.110	0.055	0.025	0.040	0.049	0.022
OstAustriaUNGARn	40	0.105	0.159	0.059	0.069	0.009	0.064	0.094	0.079	0.075	0.101

Tab. 18: Matrix genetischer Abstände (d_0 , GREGORIUS 1974) am Genlocus IDH-A von 40 deutschen Buchen-Populationen (*Fagus sylvatica* L.) als Merkmal in phylogenetischen Untersuchungen (vgl. Kap. 3.3, Abb. 11-13). Daten berechnet auf der Grundlage genetischer Untersuchungen von DEGEN (1992), DEGEN & SCHOLZ (1998), TUROK (1996), KONNERT (1995), MÜLLER-STARCK, R. (1996), COMPS et al. (1998). NRW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, NDS = Niedersachsen, BY = Bayern, SH = Schleswig-Holstein, Franzoes.Alpen und OstAustriaUngar = Populationsmittelwerte in den Gebieten Französische Alpen bzw. Ost-Österreich/Ungarisches Becken nach COMPS et al. (1998).

Anhang 2: Erzeugte Daten

<i>Population</i>	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Morbach RP	11	0.000									
Irrel RP	12	0.031	0.000								
Manderscheid RP	13	0.004	0.031	0.000							
Bitburg RP	14	0.016	0.017	0.016	0.000						
Salmwald RP	15	0.008	0.028	0.012	0.011	0.000					
Neuerburg RP	16	0.019	0.048	0.024	0.030	0.022	0.000				
Rennerod RP	17	0.008	0.030	0.012	0.013	0.002	0.020	0.000			
Dierdorf RP	18	0.008	0.028	0.012	0.010	0.001	0.023	0.003	0.000		
Montabauer RP	19	0.023	0.008	0.023	0.010	0.021	0.040	0.023	0.020	0.000	
Siegsdorf BY	20	0.084	0.113	0.089	0.095	0.084	0.065	0.082	0.085	0.105	0.000
Mindelheim BY	21	0.019	0.048	0.024	0.030	0.019	0.005	0.017	0.020	0.040	0.065
Griesbach BY	22	0.139	0.168	0.144	0.150	0.140	0.120	0.137	0.140	0.160	0.055
Marquartstein BY	23	0.122	0.091	0.122	0.106	0.114	0.136	0.116	0.114	0.099	0.196
Zwiesel BY	24	0.100	0.128	0.104	0.111	0.102	0.081	0.100	0.103	0.121	0.020
Krumbach BY	25	0.061	0.092	0.066	0.077	0.069	0.047	0.067	0.070	0.085	0.023
Waldmuenchen BY	26	0.098	0.128	0.102	0.113	0.105	0.083	0.103	0.106	0.121	0.023
Weissenhorn BY	27	0.015	0.043	0.019	0.026	0.015	0.009	0.013	0.016	0.036	0.069
Berchtesgad1 BY	28	0.153	0.181	0.157	0.164	0.153	0.134	0.151	0.154	0.174	0.069
Kempten BY	29	0.059	0.088	0.064	0.070	0.062	0.040	0.060	0.062	0.080	0.025
Berchtesgad2 BY	30	0.114	0.142	0.119	0.125	0.114	0.095	0.112	0.115	0.135	0.030
Biburg BY	31	0.010	0.033	0.014	0.015	0.005	0.020	0.002	0.005	0.025	0.080
Siegenburg BY	32	0.064	0.095	0.064	0.080	0.072	0.050	0.070	0.073	0.088	0.025
Fuessen BY	33	0.114	0.145	0.119	0.130	0.122	0.100	0.120	0.123	0.138	0.040
Neuhaus1 NDS	34	0.008	0.035	0.012	0.017	0.007	0.016	0.004	0.007	0.027	0.078
Neuhaus2 NDS	35	0.085	0.054	0.085	0.069	0.077	0.099	0.080	0.077	0.062	0.159
Knobben NDS	36	0.015	0.023	0.015	0.006	0.007	0.029	0.010	0.007	0.016	0.089
Behlendorf SH	37	0.035	0.063	0.039	0.046	0.035	0.016	0.033	0.036	0.056	0.049
Steinhorst SH	38	0.109	0.078	0.109	0.093	0.101	0.123	0.103	0.100	0.085	0.183
Franzoes.ALPEN	39	0.051	0.022	0.046	0.040	0.051	0.070	0.053	0.050	0.030	0.135
OstAustriaUNGARn	40	0.068	0.096	0.072	0.079	0.070	0.048	0.068	0.071	0.089	0.016

Tab. 18 (Fortsetzung): Matrix genetischer Abstände (d_0 , GREGORIUS 1974) am Genlocus IDH-A von 40 deutschen Buchen-Populationen (*Fagus sylvatica* L.) als Merkmal in phylogenetischen Untersuchungen (vgl. Kap. 3.3.1, Abb. 11-13). Daten berechnet auf der Grundlage genetischer Untersuchungen von DEGEN (1992), DEGEN & SCHOLZ (1998), TUROK (1996), KONNERT (1995), MÜLLER-STARCK, R. (1996), COMPS et al. (1998). NRW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, NDS = Niedersachsen, BY = Bayern, SH = Schleswig-Holstein, Franzoes.Alpen und OstAustriaUngar = Populationsmittelwerte in den Gebieten Französische Alpen bzw. Ost-Österreich/Ungarisches Becken nach COMPS et al. (1998).

Anhang 2: Erzeugte Daten

<i>Population</i>	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Mindelheim BY	21	0.000								
Griesbach BY	22	0.120	0.000							
Marquartstein BY	23	0.131	0.251	0.000						
Zwiesel BY	24	0.085	0.039	0.217	0.000					
Krumbach BY	25	0.052	0.078	0.183	0.039	0.000				
Waldmuenchen BY	26	0.088	0.042	0.220	0.005	0.036	0.000			
Weissenhorn BY	27	0.004	0.125	0.127	0.090	0.057	0.093	0.000		
Berchtesgad1 BY	28	0.134	0.014	0.265	0.053	0.092	0.055	0.138	0.000	
Kempten BY	29	0.045	0.080	0.176	0.041	0.007	0.043	0.049	0.094	0.000
Berchtesgad2 BY	30	0.095	0.025	0.226	0.014	0.053	0.016	0.099	0.039	0.055
Biburg BY	31	0.015	0.135	0.116	0.100	0.067	0.103	0.010	0.149	0.060
Siegenburg BY	32	0.055	0.080	0.186	0.041	0.005	0.039	0.059	0.094	0.010
Fuessen BY	33	0.105	0.025	0.236	0.020	0.053	0.017	0.109	0.039	0.060
Neuhaus1 NDS	34	0.013	0.133	0.120	0.096	0.063	0.099	0.009	0.147	0.056
Neuhaus2 NDS	35	0.094	0.215	0.037	0.180	0.146	0.183	0.090	0.228	0.139
Knobben NDS	36	0.024	0.144	0.107	0.110	0.076	0.113	0.020	0.158	0.069
Behlendorf SH	37	0.016	0.104	0.147	0.070	0.036	0.073	0.020	0.118	0.029
Steinhorst SH	38	0.118	0.238	0.013	0.203	0.170	0.206	0.113	0.252	0.163
Franzoes.ALPEN	39	0.070	0.190	0.081	0.151	0.112	0.149	0.066	0.204	0.110
OstAustriaUNGARn	40	0.054	0.072	0.185	0.032	0.006	0.035	0.058	0.085	0.009

<i>Population</i>	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Biburg BY	31	0.000								
Siegenburg BY	32	0.070	0.000							
Fuessen BY	33	0.120	0.055	0.000						
Neuhaus1 NDS	34	0.004	0.066	0.116	0.000					
Neuhaus2 NDS	35	0.080	0.149	0.199	0.084	0.000				
Knobben NDS	36	0.010	0.079	0.129	0.014	0.070	0.000			
Behlendorf SH	37	0.031	0.039	0.089	0.029	0.110	0.040	0.000		
Steinhorst SH	38	0.103	0.173	0.223	0.107	0.023	0.094	0.134	0.000	
Franzoes.ALPEN	39	0.055	0.110	0.165	0.057	0.044	0.046	0.086	0.068	0.000
OstAustriaUNGARn	40	0.068	0.010	0.051	0.064	0.148	0.078	0.038	0.171	0.119

Tab. 18 (Fortsetzung): Matrix genetischer Abstände (d_0 , GREGORIUS 1974) am Genlocus IDH-A von 40 deutschen Buchen-Populationen (*Fagus sylvatica* L.) als Merkmal in phylogenetischen Untersuchungen (vgl. Kap. 3.3, Abb. 11-13). Daten berechnet auf der Grundlage genetischer Untersuchungen von DEGEN (1992), DEGEN & SCHOLZ (1998), TUROK (1996), KONNERT (1995), MÜLLER-STARCK, R. (1996), COMPS et al. (1998). NRW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, NDS = Niedersachsen, BY = Bayern, SH = Schleswig-Holstein, Franzoes.Alpen und OstAustriaUngar = Populationsmittelwerte in den Gebieten Französische Alpen bzw. Ost-Österreich/Ungarisches Becken nach COMPS et al. (1998).

Anhang 2: Erzeugte Daten

<u>Population</u>	1	2	3	4	5	6	7
1 Dierdorf RP	*****						
2 Manderscheid RP	0.031	*****					
3 Schneifel RP	0.058	0.046	*****				
4 Neuhaus2 NDS	0.047	0.043	0.053	*****			
5 Siegsdorf BY	0.059	0.037	0.049	0.061	*****		
6 Siegenburg BY	0.045	0.043	0.057	0.073	0.043	*****	
7 Marquartstein BY	0.058	0.038	0.068	0.033	0.058	0.055	*****

Tab. 19: Matrix genetischer Abstände (d_0 , GREGORIUS 1974) an 7 Genloci (LAP-A, IDH-A, 6PGDH-A, PGM-A, GOT-B, PGI-B, SKDH-A) von 7 deutschen Buchen-Populationen (*Fagus sylvatica* L.) als Merkmal in phylogenetischen Untersuchungen (vgl. Kap. 3.3.1, Abb. 14-15). Daten berechnet auf der Grundlage genetischer Untersuchungen von TUROK (1996), KONNERT (1995), MÜLLER-STARCK, R. (1996).

ANHANG 3

Multimediale Visualisierung der Ergebnisse des Verbundprojektes

Um die wissenschaftlichen Ergebnisse dieser Arbeit und des Verbundprojektes (SCHOLZ & DEGEN 1999) sowie die hierin erarbeiteten Lösungsansätze zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt in Wäldern neben den betroffenen Entscheidungsträgern auch einer breiteren Öffentlichkeit zugänglich machen zu können, wurde im Mai 1998 beim Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (BML) das Projekt

„Interaktive Multimedia-Visualisierung als Methode der Analyse und Ergebnispräsentation im Anschluß an das BML-Verbundprojekt „Wichtige Einflußfaktoren auf die Biodiversität von Wäldern“ (96 HS 001 - 003) zur Weltausstellung EXPO 2000 in Hannover“

beantragt. Planung und Inhalt des Projektes wurden mit den Partnern im BML-Verbundvorhaben „Wichtige Einflußfaktoren auf die Biodiversität von Wäldern“ (96 HS 001-003) abgestimmt. Das Projekt wird z. Zt. vom BML gefördert.

Mit der Erstellung eines strukturgerechten Informations- und Präsentationssystems werden zwei Ziele verfolgt:

- (a) Die Bereitstellung eines wissenschaftlichen Instruments für eine geeignete Analyse und eine gesicherte Bewertung von Einflüssen auf komplexe Systemen (hier: Waldökosysteme), sowie
- (b) die Präsentation der umweltpolitisch relevanten Ergebnisse des Verbundvorhabens.

Der Projektnehmer, das Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, konnte als Kooperationspartner das auf dem Gebiet der wissenschaftlichen Visualisierung komplexer ökologischer Zusammenhänge ausgewiesene Institut für den Wissenschaftlichen Film (IWF, Göttingen) gewinnen. Das IWF ist derzeit mit der Ausführung eines vom niedersächsischen Ministerium für Wissenschaft und Kunst bewilligten Multimedia-Projektes „Ökosystemforschung Wald“ auf der Basis der CD-ROM/DVD-ROM-Technologie befaßt, das zur EXPO 2000 präsentiert werden soll. Eine interaktive CD-ROM-Produktion mit ausgewählten Beispielen zur Waldökosystemforschung ist bereits verfügbar²⁴.

Die Einbindung einer Multimedia-Visualisierung des BML-Verbundprojektes als eigenständiges Modul der derzeit erstellten DVD-Präsentation „Waldökosystemforschung“ des Kooperationspartners IWF und die gemeinsame Vorstellung auf der EXPO 2000 stellen eine einmalige und besonders kostengünstige Möglichkeit zur Umsetzung der o. g. Ziele dar. Der bis zur EXPO 2000 vorliegende, abgegrenzte Präsentationsbereich kann darüber hinaus strukturell die Grundlage einer für die wissenschaftliche Analyse und Bewertung nutzbaren, eigenständigen Vollversion zur Thematik „Biodiversität von Wäldern“ bilden, die in einem möglichen Nachfolge-Projekt zu einem späteren Zeitpunkt in Angriff genommen werden kann.

²⁴ Internet-Demoversion unter <http://www.iwf.de>

Die Bearbeitung des Projektes wurde im September 1998 am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen aufgenommen. Die Laufzeit des Projektes beträgt 15 Monate. Im Rahmen mehrerer Koordinierungstreffen des Projektes wurde die inhaltliche Darstellung abgestimmt und die jeweiligen Arbeitsschritte der wissenschaftlichen Autoren (Bearbeiter HS96 001-003) und des Projektbearbeiters koordiniert.

Der Autor dieser Arbeit war an folgenden Arbeitsschritten beteiligt:

- Erstellung eines Grob- und Feindrehbuches zum Kompartiment „Biologische Vielfalt im Wandel der Zeit“,
- Suche und Auswahl von Bildquellen (Fotos, Dias, Grafiken),
- Bereitstellung und Aufbereitung von Ergebnissen des Teilprojektes (Texte, Tabellen, Abbildungen) sowie
- Erarbeitung textlicher Vorlagen für zusätzliche Bildschirme der DVD-Präsentation (z. B. deskriptive Teile zur Wald- und Forstgeschichte, vgl. Anhang 1).

Die Durchführung des Projektes zur interaktiven, multimedialen Visualisierung „Waldökosystemforschung“ zur EXPO 2000 ermöglicht dem BML, aufbauend auf den Inhalten und Ergebnissen des BML-Forschungsprojektes „Wichtige Einflußfaktoren auf die Biodiversität von Wäldern“ (96 HS 001-003),

1. die Information einer breiten, internationalen Öffentlichkeit über die Aktivitäten zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt von Wäldern sowie
2. die Bereitstellung einer ausbaufähigen Grundlage für ein interdisziplinäres, wissenschaftliches Informationssystem zur weiteren Untersuchung von Einflüssen auf die biologische Vielfalt von Waldökosystemen.

ANHANG 4

Phylogenetische Rekonstruktion

Grundlegende Aspekte der Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen

Die phylogenetische Rekonstruktion (vgl. SUDHAUS & REHFELD 1992) geht von Gruppen von rezenten OTUs²⁵ aus, in welchen kein Mitglied Vorfahre eines anderen ist. Die Untersuchungen zielen auf eine Rekonstruktion der Zugehörigkeit dieser OTUs zu unterschiedlichen Gruppen, die von derselben Ursprungspopulation abstammen. Basis hierfür bildet die Annahme, daß Ähnlichkeiten in bestimmten Eigenschaften dieser OTUs (hier: Existenz und Häufigkeit genetischer Typen) Schlüsse auf deren Verwandtschaft zulassen.

Die *Phylogenie* einer Gruppe (bzw. Phylogramme als deren Schätzung) von OTUs besteht aus allen Vorfahrenschaftsbeziehungen der Gruppenmitglieder. Zwei OTUs sind verwandt, wenn sie einen gemeinsamen Vorfahren besitzen. Eine Gruppe von OTUs ist *monophyletisch* (Sippe), wenn ihre Mitglieder die gesamte Nachfahrschaft eines bestimmten Vorfahren bilden (jüngster Vorfahre der Gruppe). Hybriden haben grundsätzlich zwei verschiedene Vorfahren. Die *Topologie einer Phylogenie* wird durch ihre monophyletischen Gruppen beschrieben.

Das Prinzip der phylogenetischen Rekonstruktion beruht auf der schrittweisen (i.d.R. paarweisen) Zusammenfassung nächster Verwandter zu monophyletischen Gruppen. Jede dieser Gruppen wird durch ihren *jüngsten gemeinsamen Vorfahren* vertreten (genau einer bei Ausschluß von Hybriden). Dieser jüngste gemeinsame Vorfahre bildet einen Knoten (*Nodium*) innerhalb der rekonstruierten Phylogenie. Verbindungen zwischen Knoten untereinander und zwischen Knoten und OTUs kennzeichnen Vorfahren-Nachfahren-Beziehungen und heißen *Internodien* (Äste). Bei paarweiser Gruppenbildung aus n OTUs entstehen immer $n-2$ Vorfahren. Nach Abschluß der Gruppierung sind zwei, alle OTUs umfassende monophyletische Gruppen mit ihren zugehörigen Nodien entstanden. Die Verbindung zwischen diesen letzten Knoten kann indeterminiert sein (*indeterminiertes Internodium*), wenn keine Vorfahren-Nachfahren-Beziehung besteht (unbewurzelte Stammbäume).

In der Abstammungsgeschichte zwischen OTUs sind *kladogenetische* und *anagenetische* Vorgänge zu unterscheiden. Basis bildet stets die Entstehung von Modifikationen (*Apomorphe*, abgeleitete Merkmale) aus Ursprungsformen (*Plesiomorphe*). Bei rein anagenetischer Entwicklung würde die Ursprungsform in allen Nachfahren durch ihre Modifikationen ersetzt (Erlöschen der Ursprungsform). Eine kladogenetischer Entwicklung ist dagegen durch die anhaltende Gleichzeitigkeit der Existenz (Koexistenz) von Ursprungsform und Modifikation in getrennten Gruppen von Nachfahren gekennzeichnet (Abzweigung von der Ursprungsform).

Voraussetzung für eine konsistente kladogenetische Entwicklung von Modifikationen ist, daß alle koexistierenden Modifikationen Ergebnis phylogenetischer Abzweigungen sind. Die Vorstellung fortschreitender und sich zunehmend differenzierender Veränderungen während der Evolution ist aber nur dann berechtigt, wenn *Reversionen* (Rückmodifikation zu früheren Modifikationen incl. der Ursprungsform) und *homoplastische* Entwicklungen (Auftreten gleicher Modifikationen in verschiedenen Abstammungslinien) ausgeschlossen werden.

²⁵ Operational taxonomic unit(s), verwendungsfähige taxonomische Einheit(en)

Wenn zusätzlich *Hybridisierung* ausgeschlossen wird, ist phyletische Additivität gegeben, d.h. der als Modifikationen gemessene Unterschied zwischen zwei Nachfahren ist gerade gleich der Summe solcher Unterschiede zwischen jedem der beiden Nachfahren und ihrem gemeinsamen Vorfahren.

Diese Betrachtung eröffnet die Vorstellung, daß von zwei rezenten OTUs eines vom anderen abstammen könnte, wobei eines der beiden OTUs eine größere Ähnlichkeit mit dem ihnen gemeinsamen Vorfahren zeigt. Sollte es also gelingen, diesen gemeinsamen Vorfahren anhand weiterer OTUs zu charakterisieren, so wäre es möglich zu entscheiden, welches OTU das ursprünglichere ist.

Das Prinzip der phyletischen Additivität in der distanzbasierten phylogenetischen Rekonstruktion

Idealfall der Rekonstruktion einer Phylogenie ist die *Gleichheit von phyletischen und phänetischen Distanzen* und damit die Vollständigkeit der phyletischen Additivität der Rekonstruktion: Die Summe der Distanzen zwischen zwei Nachfahren und ihrem gemeinsamen Vorfahren ist gleich der Distanz zwischen den Nachfahren.

Dieses Prinzip bildet die Grundlage zur Erweiterung der nur für OTUs definierten phänetischen Distanzen auf die Distanzbestimmung zwischen Knoten und OTUs (Internodien; phyletische Distanzen). Abbildung 20 stellt das Prinzip der phyletischen Additivität und additive Ergänzung schematisch dar: Gegeben seien drei OTUs A, B und C sowie ein hypothetischer Vorfahre X der OTUs A und B. Als Voraussetzung phyletischer Additivität werden Hybridisierung, Reversion und Homoplasie ausgeschlossen. Die zu bestimmenden Längen a , b , c bilden die determinierte Internodien zwischen A - X, B - X und das indeterminierte Internodium zwischen X - C.

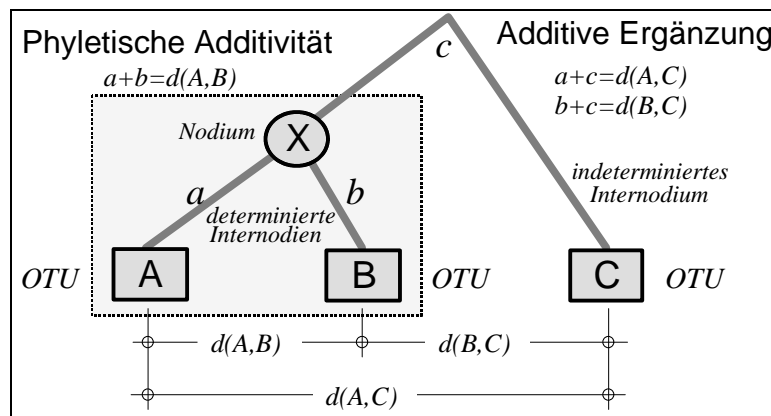


Abb. 22: Schematische Darstellung des Prinzips der phyletischen Additivität in der Phylogenetik

Bei gegebener phyletischer Additivität gilt (D ist ein Maß phänetischer Distanz):

$$a + b = D(A,B); a + c = D(A,C); b + c = D(B,C)$$

Die Lösung dieses Gleichungssystems ergibt für die Internodienlängen

$$a = \frac{1}{2}[D(A,B) + D(A,C) - D(B,C)],$$

$$b = \frac{1}{2}[D(B,A) + D(B,C) - D(A,C)] \text{ und}$$

$$c = \frac{1}{2}[D(C,A) + D(C,B) - D(A,B)].$$

Die derart ermittelten Internodienlängen dienen als additive Ergänzung der bekannten (phänetischen) Distanzen. Sie bilden die Voraussetzung für eine vollständig phyletisch additive Rekonstruktion eines

unbewurzelten Baumes. Das Distanzmaß D muß Eigenschaften einer Metrik aufweisen, um das Auftreten negativer Internodienlängen zu vermeiden.

Phylogenetische, distanzbasierte Rekonstruktionsverfahren

Neighbor joining-Methode (SAITOU & NEI 1987)

Für jedes Paar von OTUs wird ein Standardbaum konstruiert, welcher das Paar in einem Nodium und alle anderen OTUs ebenfalls in einem Nodium zusammenfaßt. Die beiden Nodien sind durch ein indeterminiertes Internodium verbunden. Für diesen Baum wird die *Internodiensumme* (Summe aller Verbindungsstrecken zwischen OTUs und Nodien sowie zwischen den Nodien) gebildet. Die Internodiensumme dient der Quantifizierung der Verwandtschaft der beiden herangezogenen OTUs. Das Paar stärkster Verwandtschaft (geringste Internodiensumme) bildet dann die erste Hierarchieebene (erste monophyletische Gruppe). Auf allen folgenden Hierarchieebenen wird die Distanz zwischen den gebildeten Gruppen durch die mittlere (phänetische) Distanz ihrer OTUs erklärt (in Anlehnung an das UPGMA-Verfahren; vgl. SOKAL & ROHLF 1981). Nach dieser Distanzmessung und dem Standardbaum-Prinzip wird sukzessiv die Verwandtschaft der jeweils verbliebenen OTUs bzw. OTU-Gruppen gebildet, bis die Gruppierung zur höchsten Hierarchiestufe abgeschlossen ist. Die Internodiensumme jeden Standardbaums entsteht aus einem Gleichungssystem, in welchem die phyletischen Distanzen gleich den phyletischen Distanzen gesetzt werden (Prinzip der phyletischen Additivität). Aufgrund der verbleibenden Abweichung werden die einzelnen Internodienlängen nach abgeschlossener Gruppierung gemäß der Methode der additiven Ergänzung von FITCH & MARGOLIASH (1967) ermittelt; hierdurch entsteht wieder ein unbewurzelter Baum.

Verfahren nach FITCH & MARGOLIASH (1967)

Die Gruppierungsmethode ist eine UPGMA und damit eine sequentielle, agglomerative, hierarchische, nicht überlappende (SAHN-)Gruppierungsmethode. Jeder Schritt der Gruppierung faßt zwei der in den vorangegangenen Schritten gebildeten Gruppen (einschließlich der noch nicht gruppierten OTUs) zu einer neuen Gruppe zusammen. Die Methode ist somit *progressiv*, da eine einmal gebildete Gruppe nicht in einem folgenden Schritt wieder aufgelöst wird. Die nach jedem Gruppierungsschritt vorhandenen Gruppen bilden jeweils eine *Hierarchieebene*. Die Distanzen zwischen den Gruppen einer Hierarchieebene sind gleich den mittleren Distanzen ihrer OTUs. Die beiden Internodienlängen (Astlängen) zwischen einem Vorfahren-Nodium und seinen beiden nächsten Nachfahren-Nodien werden dann gemäß dem oben erläuterten Prinzip der phyletischen Additivität und der additiven Ergänzung bestimmt: A und B bezeichnen nun die den beiden Nachfahren-Nodien entsprechenden OTU-Gruppen, und die dritte Gruppe C besteht aus allen anderen OTUs. Die Astlängen zwischen den OTU-Gruppen werden als das arithmetische Mittel der Abstände zwischen ihnen ermittelt. Damit sind die Astlänge a zwischen A und dem gemeinsamen Vorfahren X sowie die Astlänge b zwischen B und X gemäß den obigen Gleichungen bestimmt. Die Astlänge c des indeterminierten Internodiums zwischen X und C fungiert hier nur als Hilfsgröße, welche später keine weitere Verwendung mehr findet.

Da immer eine dritte Gruppe zur Bestimmung des gemeinsamen Vorfahren zweier Gruppen benötigt wird, schließt die oberste Hierarchieebene mit einem indeterminierten Internodium ab. Auf diese Weise entsteht also ein unbewurzelter Baum mit bekannten Internodienlängen. Insbesondere kann die „patristische Distanz“ (FARRIS 1967) oder besser die *phyletische Distanz* zwischen zwei OTUs aus

der Summe der Längen der Internodien bestimmt werden, welche die beiden OTUs verbinden. Der Vergleich zwischen phyletischer und phänetischer Distanz zweier OTUs gibt Auskunft darüber, wie weit sich der Idealfall der phyletischen Additivität auch auf höhere Hierarchieebenen (mit ihren zugehörigen Distanzmaßen) fortsetzt. Fitch und Margoliash benutzen ein bestimmtes Diskrepanzmaß zwischen phyletischen und phänetischen Distanzen für die Beurteilung der „Güte“ einer Rekonstruktion (*sd%*-Wert). Die Autoren benutzen dieses Diskrepanzmaß, um zwischen Rekonstruktionen zu unterscheiden, welche aus leichten Veränderungen der ursprünglichen UPGMA-Gruppierung entstehen. Die *Gleichheit von phyletischen und phänetischen Distanzen* und damit die *Vollständigkeit der phyletischen Additivität* der Rekonstruktion scheint ganz allgemein den Idealfall der Rekonstruktion einer Phylogenie zu kennzeichnen.

Distanzbasierte Wagner-Methode:

Diese von FARRIS (1972) stammende Methode unterscheidet sich von den vorangehenden grundsätzlich; sie ist *keine* SAHN-Gruppierungsmethode. In jedem Gruppierungsschritt wird einem in den vorangegangenen Schritten aufgebauten, unbewurzelten Baum ein weiteres (externes) OTU so hinzugefügt, daß wiederum ein unbewurzelter Baum entsteht. Der Prozeß beginnt mit dem OTU-Paar kleinster phänetischer Distanz und wird bis zur Integration aller OTUs fortgeführt. Er endet daher mit einem unbewurzelten Baum. Es ist hier durchaus die Regel, daß die Integration eines OTUs mit der weiteren Aufteilung von in den vorangegangenen Schritten bereits gebildeten Gruppen verbunden ist. Diese „retrogressive“ Gruppenbildung unterscheidet die Wagner-Methode von den SAHN-Methoden.

Die Integration eines externen OTUs geschieht durch seine Verbindung mit einem neuen Nodium, welches auf einem der vorhandenen Internodien plaziert ist. Hierfür kommen sowohl determinierte als auch indetermierte Internodien in Frage. Die Plazierung des Nodiums erfolgt gemäß der Methode der additiven Ergänzung (in Anlehnung an die obige Schreibweise und die dazugehörige Abbildung XX bezeichnen *A* und *B* die das Internodium begrenzenden Nodien bzw. OTUs, *X* das zu plazierende Nodium, *C* das externe OTU; die Distanz zwischen *A* und *B* ist durch die Internodienlänge gegeben; auf die Bestimmung der Distanzen zwischen *A* bzw. *B* und dem externen OTU *C* wird unten noch eingegangen). Die Länge der Verbindung zwischen dem plazierten Nodium und dem externen OTU (das *c* in der obigen Schreibweise) mißt die Stärke der Integration in den vorhandenen Baum bei Anbindung an das betrachtete Internodium. Die stärkste Anbindung des externen OTUs ist also für dasjenige Internodium erreicht, für welches der *c*-Wert minimal ist. Abschließend wird unter allen externen OTUs dasjenige ausgewählt und endgültig integriert, welches den kleinsten minimalen *c*-Wert zeigt. Dieser Prozeß wird wiederholt bis kein externes OTU mehr vorhanden ist.

Es ist nun noch die Distanz zwischen einem Nodium des Baumes und einem externen OTU zu bestimmen. Dies geschieht wiederum unter Anwendung des Prinzips der phyletischen Additivität auf die bekannte Länge der Verbindung (phyletische Distanz) zwischen dem Nodium und jedem seiner Nachfahren-OTUs und auf die phänetische Distanz zwischen einem solchen Nachfahren-OTU und dem externen OTU. Die Differenzen zwischen den einzelnen phänetischen Distanzen und der phyletischen Distanz werden dann für die Bestimmung der Distanz zwischen Nodium und externem OTU herangezogen. Bei Farris erfolgt dies in Form des Maximums der Differenzen, während TATENO et al. (1982) deren arithmetisches Mittel verwenden.

Beschreibung und Anwendung von Sparsamkeits- und Kompatibilitätsverfahren (parsimony, compatibility)

HENNIG (1982) hat offenbar erstmalig ein klar definiertes Verfahren zur Ableitung von Phylogenien entwickelt. Kennzeichen der Methode sind:

- Merkmale mit 2 Zuständen (0 und 1, an- bzw. abwesend),
- Für jedes Merkmal ist bekannt, welcher dieser Zustände ursprünglich („plesiomorph“ = 0) bzw. abgeleitet („apomorph“ = 1) ist, und
- Hennig untersucht jedes Merkmal auf die Existenz einer monophyletischer Gruppe hin. Hierbei werden 2 Annahmen gemacht: (1) Jeder abgeleitete Zustand ist nur einmal entstanden und (2) Unmöglichkeit für einen abgeleiteten Merkmalszustand, wieder zum ursprünglichen Merkmalszustand zurückzukehren (Ausschluß von Reversionen).

Die Hennig'sche Methode weist jedoch das Dilemma auf, das sehr wahrscheinlich der Fall eintritt, daß keine Phylogenie existiert, in der alle Gruppen monophyletisch sind. Hennigs Methode funktioniert also nur, wenn es zu keinem internen Datenkonflikt (fehlende Enkapsis, Inkompatibilität) kommt.

Es wurden nachfolgend zwei Hauptansätze entwickelt, um das Problem der Inkompatibilität zu lösen:

(1) Reversionen von Merkmalszustand 1 zum Merkmalszustand 0 bzw. das mehrfache Entstehen von Merkmalszustand 1 (mehrere gemeinsame Ursprünge) werden erlaubt; dann ist diejenige Phylogenie zu bestimmen, die die Anzahl dieser zusätzlichen Ereignisse minimiert. Dies stellt einen Kompromiß zwischen den Merkmalen dar, mit dem kein einzelnes Merkmal gänzlich kompatibel ist. Dieser Ansatz führt zu den **Parsimony-Verfahren**.

(2) Bestimmung des größten Satzes offensichtlich kompatibler Merkmale; ausschließlich deren Verwendung zur Rekonstruktion der Phylogenie. Man bestimmt hier diejenige Phylogenie, die vollständig kompatibel mit der Mehrheit der Merkmale ist, auch wenn die verbleibenden Merkmale inkompatibel sein können. Dieser Ansatz führt zur Gruppe der **Kompatibilitäts-Verfahren**.

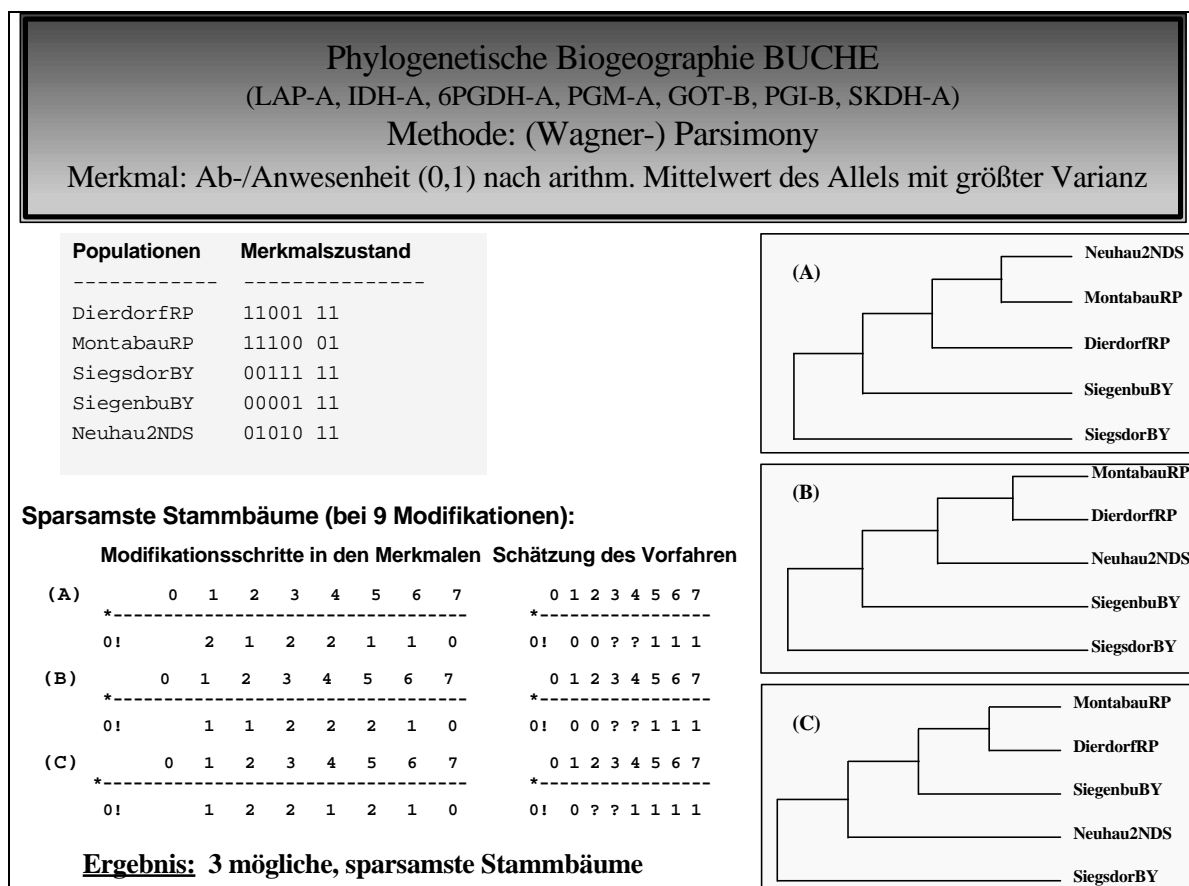
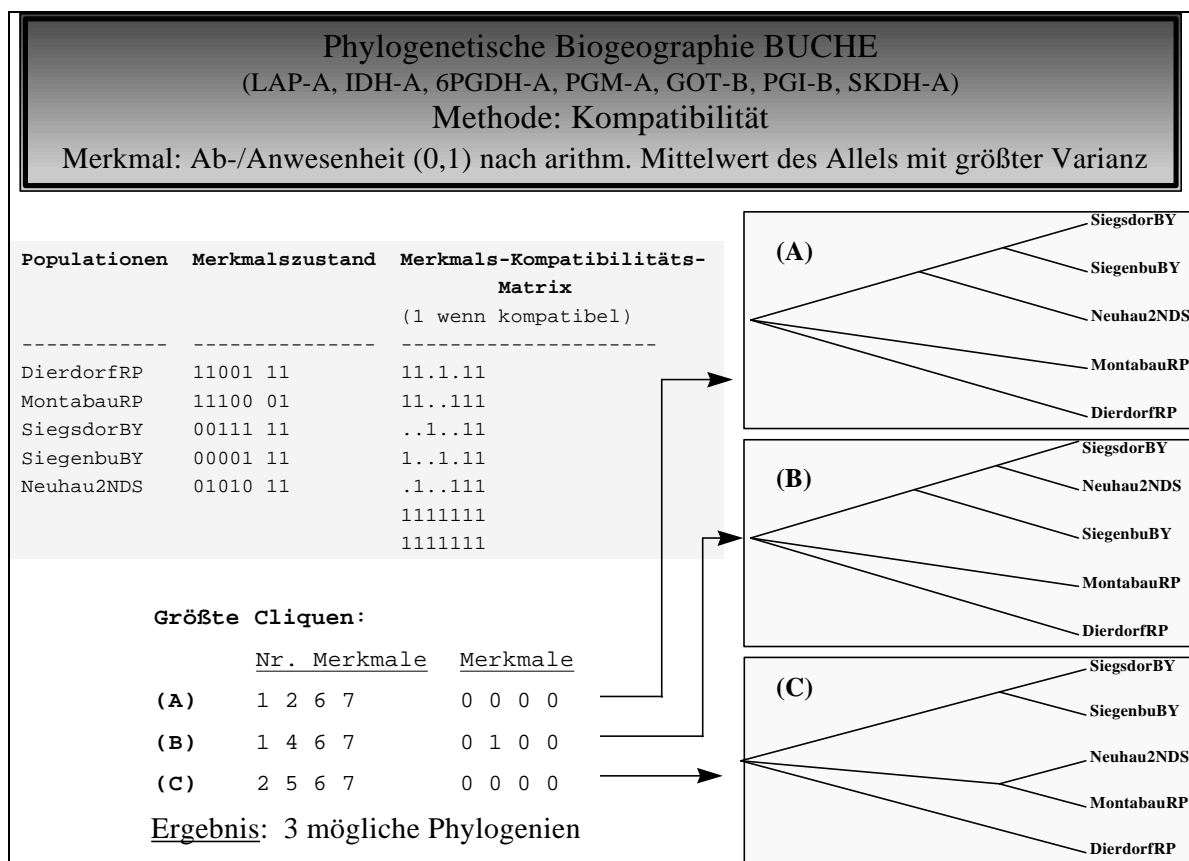


Abb. 23: Vergleichende Anwendung zweier Verfahrensklassen phylogenetischer Methoden (Kompatibilität und Wagner-Parsimony) am Genbestand von 7 deutschen Buchenpopulationen (Erläuterung vgl. Kap. 4.3.2).

Systemanalytische Eigenschaften einiger Klassen phylogenetischer Rekonstruktionsverfahren

Distanzbasierte Rekonstruktionsverfahren ohne Modellspezifikation

Für jedes gemäß dem Verfahren erstellte Phylogramm (beschrieben durch die Topologie und die Internodienlängen) können die mit der phyletischen Additivität korrespondierenden phänetischen Distanzen in Form der phyletischen Distanzen bestimmt werden. Damit kann jedes erstellte Phylogramm, unabhängig von dem erzeugenden Rekonstruktionsverfahren, auf seine Verträglichkeit mit dem Modell der phyletischen Additivität durch den Vergleich der phyletischen mit den phänetischen OTU-Distanzen geprüft werden.

Sollten die phyletischen von den phänetischen Distanzen zu stark abweichen, wäre dies natürlich noch kein ausreichender Grund, das Modell der phyletischen Additivität abzulehnen. Weitere Veränderungen des Phylogramms könnten zu einer ausreichenden Übereinstimmung von phyletischen mit phänetischen Distanzen führen. Lediglich ein Rekonstruktionsverfahren, welches immer die Möglichkeit einer phyletisch additiven Rekonstruktion aus den phänetischen Distanzen entdeckt, kann zur Falsifikation des additiven Modells herangezogen werden. Falls für ein Rekonstruktionsverfahren diese Eigenschaft (meist wegen fehlender Modellspezifikation) nicht nachgewiesen ist, besteht lediglich die Möglichkeit zu prüfen, ob das Verfahren bei phänetischen Distanzen aus beliebigen additiven Phylogrammen diese Phylogramme immer exakt reproduziert. Hier würden sich Monte Carlo Simulationen empfehlen.

Verfahren der sparsamsten Rekonstruktion (*parsimony methods*)

Die wesentlichen Verfahren dieser Klasse beziehen sich innerhalb der phylogenetischen Systematik auf die Ableitbarkeit von Merkmalszustände und arbeiten daher vornehmlich mit der An- und Abwesenheit systematisch relevanter Eigenschaften. Das Ziel ist, ein dichotomes Kladogramm zu finden, welches 1. die an einem gegebenen Satz von OTUs beobachteten Eigenschaften genau wiedergibt, in welchem 2. alle Vorfahren (Nodien) keine anderen als die an den OTUs beobachteten Eigenschaften besitzen und in welchem 3. bestimmte Formen der Veränderung von Eigenschaften zwischen Vorfahren und Nachfahren zugelassen und in ihrer Zahl auf ein Minimum beschränkt sind. Die Minimierung der Anzahl spezifizierter Merkmalsänderungen in einem Kladogramm bildet das Sparsamkeitskriterium (*minimum evolution*). Die Spezifikation der Änderung kann nur Homoplasien oder nur Reversionen oder beides zulassen.

Eine minimale systemanalytische Anforderung an das Verfahren wäre, daß es sich aus einem phylogenetischen Modell ableiten ließe, in welchem die beobachteten OTU-Eigenschaften gemäß dem obigen Sparsamkeitskriterium erzeugt werden. Das Sparsamkeitskriterium müßte dann als (induzierte) hypothetische Ursache-Wirkungsbeziehung des phylogenetischen Modells in Erscheinung treten (dies scheint das größte epistemologische Problem von Verfahren der sparsamsten Rekonstruktion zu sein). Die Minimierung der Summe aller Änderungen im Phylogramm wäre folglich eine Modelleigenschaft, die jedoch nicht beobachtbar ist. Insbesondere kann diese Summe nicht als ein Diskrepanzmaß zwischen irgendwelchen beobachtbaren Systemeigenschaften herangezogen werden. Sie hat also auch keinerlei Beziehung zu einem Prozess der Modellkalibrierung.

Vielmehr handelt es sich hier um ein Modell, welches bestimmte Eigenschaften (in Form von Kladogrammen) einer Beobachtung (Eigenschaften von OTUs) zum Ausdruck bringt. Solche Modelle

bewirken lediglich eine Datentransformation, ohne eine Hypothese über das Zustandekommen des Datensatzes zu beinhalten. Das Verfahren der sparsamsten Rekonstruktion kann also allenfalls als eine Datentransformation, nicht aber als Schätzung einer Phylogenie begriffen werden. Die derart vorgenommene Datentransformation ist nicht eindeutig, da sie verschiedene (sparsamste) Kladogramme zum selben Datensatz liefern kann. Eine systemanalytische Bedeutung erhält diese Transformation durch Untersuchungen, in welchen phylogenetische Modelle für die Erklärung beobachteter OTU-Eigenschaften und die Schätzung von Phylogenien verwandt werden. Die geschätzte Phylogenie kann dann mit Hilfe der Transformation darauf geprüft werden, ob sie die Bedingung der sparsamsten Evolution erfüllt.

Enkapsis (Kompatibilität) als phylogenetisches Modell

Der phylogenetischer Modellierungsansatz stellt hier die Enkapsis (Kompatibilität) von Merkmalssätzen und ihre Eigenschaft, monophyletische Gruppen zu definieren, dar. Es ist derjenige Satz enkaptischer Merkmalseigenschaften zu bestimmen, welcher dem Satz beobachteter OTU-Eigenschaften am nächsten kommt.

Liegt ein geeignetes Diskrepanzmaß zwischen diesen Matrizen vor (etwa in Form des Anteils der sich in beiden Matrizen unterscheidenden Einträge), so kann ein systemanalytischer Ansatz gefunden werden, indem man Enkapsis als Modell erklärt, alle enkaptischen Matrizen als modellierte Beobachtungen auffaßt, welche zugleich den Bereich der freien Parameterwerte bilden, und auf dieser Grundlage die Modellkalibrierung vornimmt. Modellierte Beobachtungen mit geringster Diskrepanz von der aktuellen Beobachtung (Matrix) stellen Schätzungen der Phylogenie dar, wenn diese Diskrepanz einen vorgegebenen kritischen Wert nicht überschreitet. Wird dieser Wert dagegen überschritten, so gilt das Enkapsis-Modell als abgelehnt. Andere als die in diesem Modell vorausgesetzten Kräfte (wie Homoplasie, Hybridisierung, Reversion) müssen dann zur Erklärung der Entwicklung des beobachteten Satzes von Merkmalen herangezogen werden.

Das Diskrepanzmaß, welches auf der Anzahl der Unterschiede zwischen den Einträgen zweier Matrizen aufbaut, gibt möglicherweise einige interessante Hinweise auf die Interpretation des Ergebnisses der Kalibrierung. Der verbleibende Unterschied zwischen der kalibrierten und der beobachteten Matrix kann als die Summe der noch notwendigen, die Enkapsis verletzenden evolutionären Veränderungen zur Erreichung des beobachteten Zustandes betrachtet werden. Die Veränderungen können folglich z.B. in Form von Reversionen oder homoplastischen Entwicklungen interpretiert werden. Ein weiterer interessanter Vergleich bietet sich mit der Anzahl der Änderungen an, welche sich in einem mit der Methode der sparsamsten Rekonstruktion ermittelten Kladogramm findet. Es wäre zu prüfen, ob die kalibrierten Kladogramme gerade den sparsamsten Rekonstruktionen entsprechen und ob diese wiederum die in den Beobachtungen enthaltenen größten Sätze kompatibler Merkmale umfassen.

Anhang 5

Glossar

A

Äquität (e)

Gleichhäufigkeit genetischer Typen gemessen als Komplement des kleinsten Abstandes von der Gleichverteilung. $e = 1$ bei Gleichverteilung der Typen; relative Äquität: Normierung auf $[0,1]$.

$$e = 1 - \frac{1}{2} \min_k \sum_i |p(i) - p_k(i)|$$

Sie korrespondiert mit der Gleichwichtigkeit der Effekte adaptiver Anforderungen. Weiser für die Gefahr des zufälligen Verlustes einzelner Typen (vgl. *Drift*).

Angepaßtheit

Ein System gilt als angepaßt an seine äußeren Bedingungen, wenn diese Bedingungen seine Identität und Integrität nicht beeinträchtigen.

Anpassung

Alle Prozesse, die der Erlangung und Erhaltung von Angepaßtheit an äußere Bedingungen dienen und mithin zur Sicherung der Systemidentität und Systemintegrität beitragen.

Anpassungsfähigkeit

Fähigkeit zur Erreichung von Angepaßtheit an gegebene äußere Bedingungen.

B

Betriebsart

Forstl. Bez. für die *Bewirtschaftungsart eines Waldes mit dem Ziel des Hochwaldes, Niederwaldes und Mittelwaldes* (DOMINIK 1995). Die verschiedenen Betriebsarten sind mit unterschiedlichen biologischen Eigenschaften, Waldstrukturen und Produktionszielen verbunden.

- Hochwald: Verjüngung aus generativem Vermehrungsgut, Produktionsziel qualitativ hochwertiges Starkholz;
- Niederwald: Verjüngung vegetativ (Stockausschlag), Saat und Pflanzung nur bei erforderlicher Ergänzung, Produktionsziel v.a. Brennholz, z. T. mit landwirtschaftlicher Zwischennutzung;
- Mittelwald: Kombination aus Hoch- und Niederwald, Produktionsziele: v.a. Brennholz in der Hauschicht, Waldweide (Mastnutzung) und Starkholzproduktion durch Überhalt.

Betriebsform

Forstl. Bez. für zwei Bewirtschaftungsformen der Betriebsart Hochwald: Schlagweiser Hochwald und Plenterwald. Im schlagweisen Hochwald sind bei flächenweiser Gleichaltrigkeit die Phasen der Verjüngung und der Pflege räumlich und zeitlich voneinander getrennt, während sie im Plenterwald bei Ungleichaltrigkeit auf der Gesamtfläche integriert erfolgen.

C

cpDNA

Extranukleares genetisches Material in Chloroplasten als die auf Photosynthese spezialisierten Zellorganellen bei Pflanzen. Vererbungs-

modus ist uniparantal (bei Angiospermen i.d.R. durch Samenerter, bei Gymnospermen durch Pollenerter).

D

Differenzierung

Ausmaß des Unterschiedes in der Zusammensetzung zwischen Populationen. Die Differenzierung zweier Populationen wird „Abstand“ genannt. In der Populationsgenetik geläufiges Abstandsmaß

$$d_0(p(1), p(2)) := \frac{1}{2} \sum_i |p_i(1) - p_i(2)|, \quad p_i(k) := \text{relative Häufigkeit des } i\text{-ten}$$

genetischen Typs in der n -ten Population.

Für mehrere Populationen:

$$D_j = d_0(p(j), \bar{p}(j)), \quad \text{mit } \bar{p}_i(j) := \sum_{k:k \neq j} p_i(k) \cdot \frac{c_k}{1 - c_j}, \quad c_k = \text{Anteil der}$$

k -ten Population an allen Populationen.

$$d = \sum_j c_j \cdot D_j$$

Die Differenzierung korrespondiert mit der adaptiven Differenzierung der Populationen besonders in solchen Fällen, in welchen hinreichender Genfluß zwischen den Populationen ohne adaptive Differenzierung ihre genetische Homogenisierung bewirken würde.

Diversität

Effektive Anzahl von Typen. In der Populationsgenetik gebräuchliche Diversitätsmaße:

$$v_2 = \frac{1}{\sum_i p_i^2}; \quad \text{in allg. Form: } v_a = \left(\sum_i p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}}, \quad 0 < a \neq 1$$

Indices von v bezeichnen unterschiedliche Kriterien der Effektivität; mit zunehmendem a erlangen die vorherrschenden Typen größeres Gewicht.

Sie korrespondiert über die operierende Anpassungskapazität mit der Vielfalt adaptiver Anforderungen.

Drift, genetische

Zufallsbedingte, genetische Strukturveränderung in Populationen infolge der Endlichkeit des Populationsumfangs. Bei Abwesenheit kompensierender Faktoren (Mutation, Genfluß) führt D. zum ungerichteten Verlust allelischer Variation und letztlich zur genetischen Fixierung. Einschlägig sind hier Flaschenhals- und Gründer-Effekte u. a. während der glazialen Überdauerung in Refugien und der postglazialen Rekolonisation (Waldgeschichte) sowie neuzeitliche Devastierung und Fragmentierung von Waldbeständen (Forstgeschichte).

E

F

Flaschenhals-Effekt

Zufällige Veränderungen der Allelhäufigkeiten incl. Verlust und Fixierung an allen Genorten (Drift) durch vorübergehend starke Reduktion der Populationsgröße. Auch nach Wiederanstieg des Populationsumfangs kann der Genbestand längere Zeit eingeschränkt bleiben.

Fremdregulation

Steuerung von Systemabläufen durch systemexterne Mechanismen. Systemexterne Mechanismen steuern die Abläufe unabhängig von diesen Abläufen und stehen daher in keiner Rückkopplungsbeziehung zum gesteuerten System. Im Gegensatz zur reinen Störung

bürtige Zustandsveränderung) greift Fremdregulation in Mechanismen (Relationen) des gesteuerten Systems ein und kann z.B. dessen Selbstregulationsmechanismen verändern. Die Gefahr des Identitätsverlustes erhöht sich bei Fremdregulation erheblich gegenüber reinen Störungen.

G

genealogische Kontinuität Zeitlich ununterbrochene Abstammungsfolge in Population als Einheiten der Evolution.

Genetisches System Gesamtheit aller Mechanismen, welche die Organisation, Expression, Erzeugung, Neu- bzw. Rekombination und Erhaltung von Erbinformationen sowie ihre Weitergabe über Generationen und Verbreitung in Zeit und Raum regeln.

Genzentrum Ausschnitt (Gebietsteil) eines Verbreitungsgebiets einer Art, in welchem die genische Variation des gesamten Verbreitungsgebietes (möglichst weitgehend) repräsentiert ist. Repräsentativität bezieht sich auf Qualität und Quantität der genetischen Typen. Genzentren als Orte umfassender genetischer Variation haben große Bedeutung u. a. für die Erhaltung und Behandlung genetischer Ressourcen. Ihre Identifikation kann durch Differenzierungsanalysen erfolgen.

Genfluß Verbreitung genetischer Information im Raum (bei Pflanzen über Pollen- und Samentransport wirksam werdend). Transport von genetischer Information zwischen Populationen, i.e.S. durch Gameten (haploide Phase; Pollen) bzw. durch *Migration* als Wanderungen der diploiden Phase (Verbreitung von Saatgut). Die Effektivität des Genflusses hängt v. a. vom relativen Aufkommen eingewanderter Zygoten bzw. eingeflogenen effektiven Pollens ab. Aufgrund von Selektion oder Drift entstehende genetische Differenzierung zwischen Populationen können durch Genfluß nivelliert werden.

Gründer-Effekt Etablierung einer neuen Population durch nur wenige Individuen (Gründer), welche nur einen Teil der gesamten genetischen Variation der Elternpopulation tragen. Die geringere Populationsgröße kann sich in zufälligen Veränderungen der Allelhäufigkeiten incl. Verlust und Fixierung auswirken (Drift); diese verursachen genetische Differenzierung der Gründerpopulation ggü. der Elternpopulation sowie eine Reduktion genetischer Variabilität.

H

I

J

K

L

M

mesokratisch Mittlere Zeitphase der nacheiszeitlichen Rückwanderung der Gehölzsippen im Holozän. Beteiligte Sippen: *Corylus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Alnus* u.a. (vgl. protokratisch, telokratisch)

Mutation Qualitative Veränderung genetischer Information. Einmalige oder

wiederholte (rekurrente) Veränderungen, z. B. eines Gens durch Punktmutation, erhöhen die genetische Variation und können einzelne Populationen einer Art von anderen differenzieren. Die Entwicklung und Verbreitung von Mutationen ermöglichen Aussagen über Abstammungsbeziehungen. Darauf aufbauende phylogenetische Methoden erlauben bei räumlichem Bezug Aussagen über die Verbreitungswege von Populationen.

N

Nachhaltigkeit

Unterschiedliche Definitionen:

- *Längere Zeit anhaltende Wirkung.* <Adj.> *nachhaltig: sich auf längere Zeit stark auswirkend* (DUDEN 1983).
- (Forstwirtschaft:) *Ein Bewirtschaftungsprinzip, das dadurch charakterisiert ist, daß nicht mehr Holz geerntet wird, als jeweils nachwachsen kann. Die Forderung der N. kann sich über die Holzerträge hinaus auf alle Funktionen des Waldes beziehen (ökologische Funktionen, Erholungsfunktionen)* (BROCKHAUS 1991).
- *... die Fähigkeit eines Forstbetriebs, dauernd und optimal Holznutzungen, Infrastrukturleistungen und sonstige Güter zum Nutzen der gegenwärtigen und zukünftiger Generationen hervorzubringen. Danach sind diejenigen Handlungen oder Leistungen nachhaltig, die dem Forstbetrieb diese Fähigkeit verschaffen und/oder dauernd erhalten* (SPEIDEL 1974).

Die N. des Umgangs mit einer Ressource ist gegeben, wenn dieser sich an der zukünftigen Verfügbarkeit aller betroffenen Ressourcen ausrichtet.

Systemorientierter Ansatz, der das Kriterium der Regeneration aller vom Umgang betroffenen Ressourcen durch Erhalt von Selbstregulationsmechanismen in den Mittelpunkt stellt. Für die Einrichtung und laufende Kontrolle eines nachhaltigen Umgangs mit Ressourcen wird ein geeignetes Kriterium-Indikator-Verifikator-System als unerlässlich erachtet.

O

P

Paarung

Binäre Relation zwischen Individuen. Bei Eukaryonten die paarweise Vereinigung unisexueller Individuen mit dem Ziel der sexuellen Reproduktion durch Zygotenbildung. Bei sexuell reproduzierenden Organismen unterscheidet man drei hauptsächliche Paarungssysteme: Zufallspaarung, genotypisch assortative Paarung und phänotypisch assortative Paarung. Paarungssysteme bestimmen die Ausbildung und Entwicklung der genetischen Struktur von Populationen.

Phylogenetik

Wissenschaft von der Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Entfaltung und Aufklärung der Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnisse.

pro- bzw. antibiotische Wirkungen

Wechselbeziehungen zwischen Organismen eines Ökosystems, welche zu einer Erhöhung bzw. Verminderung des Stresses sowie zur Effizienz des Einsatzes und zur Nutzung von Ressourcen führen können. In bezug auf das Konzept von Schlüssel- und Begleitarten in Ökosystemen können diese Wechselbeziehungen zu einer Erweiterung bzw. Verringerung der *Anpassungsfähigkeit* von Populationen

des die Identität des Ökosystems bestimmenden Schlüsselartenspektrums führen; sie haben deshalb Bedeutung für die Ökosystemstabilität.

protokratisch

Frühe Zeitphase der nacheiszeitlichen Rückwanderung der Gehölzsippen im Holozän. Beteiligte Gehölze: *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Pinus sylvestris* u.a. (vgl. mesokratisch, telokratisch)

Q

R

**Regeneration
einer Ressource**

Wiederherstellung eines Ausgangszustandes einer Ressource in Qualität und Quantität nach einer Veränderung. Regenerierbarkeit schließt neben Zustandsveränderungen der Ressource als Folge von Austrägen (Quellenfunktion) auch solche als Folge von Einträgen (Senkenfunktion) ein.

**Regenerationsmechanismen
einer Ressource**

Regeneration einer Ressource durch Prozesse der Selbstregulation über Rückkopplungen; Regeneration einer Ressource durch Prozesse der Fremdregulation in Form eines Ausgleichs von Ein- und Austrägen; da die ausgleichende Funktion nicht ohne eine Rückmeldung des Ressourcenzustandes an das fremdregulierende System wahrgenommen werden kann, dürften auch in diesem Falle übergeordnete Prozesse der Selbstregulation greifen.

**reproduktionseffektive
Populationsgröße (N_e)**

Maß für die tatsächlich zur Gesamtnachkommenschaft beitragende Anzahl von Individuen unter Berücksichtigung des relativen Ausmaßes, in dem die einzelnen Individuen beitragen. Trotz hoher Gesamtbeteiligung kann somit durch einen überproportionalen Beitrag nur weniger Individuen eine geringe r. P. zustande kommen. Die r. P. macht keine Aussage über die Größe der Nachkommenschaft.

reproduktive Isolation

Be- oder Verhinderung des reproduktiven Kontaktes zwischen Kollektiven gleicher biologischer Artzugehörigkeit. Solcherart isolierende Mechanismen verringern z.B. den Genaustausch zwischen Populationen und fördern auf diese Weise die Differenzierung ihrer Genbestände. Typische Formen sind geographische Isolation, demographische Isolation, ökologische Isolation und genetische Inkompatibilität. Die r. I. hat evolutionsbiologisch große Bedeutung für die Speziation und die Erhaltung für die genetische Integrität von Arten.

Ressource

Natürlich vorhandener Bestand von etwas, was für einen bestimmten Zweck, besonders zu Ernährung und zur wirtschaftlichen Produktion, [ständig] benötigt wird (DUDEN 1983).

In verallgemeinerter Form eher ein Vorrat verfügbarer Eigenschaften (gegenwärtig und zukünftig, materiell und immateriell).

S

Selbstregulation

Steuerung von Systemabläufen durch systeminterne Mechanismen. Systeminterne Mechanismen steuern Abläufe in Abhängigkeit von diesen Abläufen; sie erfordern daher Rückkopplung. Störungen (außenbürtige Zustandsveränderungen) der Abläufe beeinflussen diese Steuerungsmechanismen nicht.

Selektion

Unterschiede in der Viabilität bzw. Fertilität zwischen Trägern ver-

schiedener Merkmalsausprägungen. Genetische S. zeigt sich in genotypisch unterschiedlichen Überlebens- und Reproduktionserfolgen innerhalb einer Population (Replikationserfolg der Gene). Selektion entscheidet auch über das Schicksal neuentstandener (Mutation) und zugewanderter (Genfluß) genetischer Information. Art und Intensität des Selektionsdruckes kann Differenzierung genetischer Strukturen herbeiführen bzw. aufrechterhalten und zu geographisch spezifischen Anpassungen führen (vgl. u.a. Wanderungswege, forstliche *Betriebsarten* und *-formen*).

Stop-and-Go-Verhalten

Palynologisch nahegelegte Kontinuität bzw. Diskontinuität der postglazialen Einwanderungsbewegung der Baumarten in Mitteleuropa im Spätglazial und Holozän (räumlich-zeitliche Ausdehnung der ersten Einwanderungsspuren einer Baumgattung).

Nach GLIEMEROTH (1995) unterschiedliches Stop-and-Go-Verhalten der Baumgattungen ohne konsistenten Klimabezug. Aus populationsgenetischer Sicht könnten für dieses Verhalten der Aufbau und die Erhaltung von Anpassungskapazitäten in Zeit und Raum ursächlich sein.

Sustainable development
(umweltpolitisches Leitbild
Rio-Charta 1992)

Nachhaltige Entwicklung der Menschheit in ihren Aktivitäten, damit Notwendigkeiten und Zwänge der gegenwärtigen Entwicklung nicht die Bedürfnisse der zukünftigen Generationen unerfüllbar machen. Deshalb müssen alle Entwicklungen daraufhin geprüft werden, ob sie nicht nachhaltige oder irreversible Schäden in den Bereichen der Ökologie, der Ökonomie und der gesellschaftlichen Belange verursachen.

Bestandteile: Intergenerativer Aspekt, Versöhnung von Ökonomie und Ökologie, Berücksichtigung sozio-kultureller Aspekte.

T

telokratisch

Späte Zeitphase der nacheiszeitlichen Rückwanderung der Gehölzsippen im Holozän. Beteiligte Gehölze: *Abies alba*, *Picea abies*, *Carpinus betula*, *Fagus sylvatica* u.a. (vgl. protokratisch, mesokratisch).

U

V

W

X

Y

Z

Zuschlag

Forsthistorische Bezeichnung für den vorübergehenden Nutzungsausschluß von Waldweide, Schweinemast und Waldstreunutzung auf durch Gräben, Wälle oder ähnliches abgegrenzten bzw. gekennzeichneten Waldverjüngungsflächen (Naturverjüngung, Saat, Pflanzung).

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Name: Schoppa
Vorname: Frank Norman
Anschrift: Ludwig-Beck-Str.19, 37075 Göttingen
geboren am: 02.09.1963 in Braunschweig
Familienstand: verheiratet, zwei Kinder

Schulbildung:

1970 - 1974 Grundschule Braunschweig
1974 - 1976 Orientierungsstufe Braunschweig
1976 - 1983 Gymnasium Martino-Katharineum Braunschweig
Abschluß: Abitur

Zivildienst:

02/84 - 05/85 Kreiskrankenhaus Peine

Handwerkliche Berufsausbildung:

08/85 - 06/87 Ausbildung zum Tischler, Fa. Werbeteam, Braunschweig
07/87 - 08/88 Angestellt als Tischler in o. a. Betrieb

Hochschulausbildung:

10/83 - 02/84 Studium der Geschichte an der Techn. Universität Braunschweig
10/88 - 03/89 Praktikum in der Forstverwaltung der Stadt Göttingen
10/88 - 03/94 Studium der Forstwissenschaften an der Georg-August-Universität
Göttingen
Abschluß: Diplom-Forstwirt

Berufliche Tätigkeit:

04/92 - 03/93 Wiss. Hilfskraft am Institut für Forstbenutzung der Georg-August-Universität Göttingen
07/94 - 06/96 Referendariat für den Höheren Forstdienst im Land Niedersachsen
Abschluß: Assessor des Forstdienstes
07/96 - 09/96 Selbständig tätig als Forsteinrichter
seit 10/96 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Georg-August-Universität Göttingen