

# Holzqualität Weisstanne

## Zusammenhang zwischen postglazialer Rückwanderungsgeschichte und Borkebeschaffenheit

Abschlussbericht zuhanden des Bundesamtes für Umwelt BAFU

Birmensdorf, Dezember 2013



Catherine Folly  
Felix Gugerli  
Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL  
Zürcherstrasse 111  
8903 Birmensdorf

catherine.folly@wsl.ch  
felix.gugerli@wsl.ch





## Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung.....	1
Ausgangslage und Fragestellung.....	2
Ausgangslage.....	2
Fragestellung.....	4
Material und Methoden.....	5
Feldarbeit und Labor.....	5
Statistische Analysen.....	6
Resultate.....	7
Mikrosatelliten-Analyse.....	7
Zusammenhang genetischen Gruppen und Borkentypen.....	10
Diskussion.....	12
Fazit.....	14
Literatur.....	15
Glossar.....	16
Anhang.....	18
Beispiele Borkentypen – Verwandtschaftsgruppe.....	18
Labor Methoden.....	20
Rohdaten.....	22

Foto Titelseite: Borken von Weisstannen, aufgenommen während der Feldarbeit im Mai/Juni 2013 von Catherine Folly, Dino Wirz, Lucia Oeschger und Melody Schmid.

---

## Zusammenfassung

Laut erfahrenen Sägern existieren in der Schweiz zwei Typen von Weisstannen. Glatt-borkige mit guter Holzqualität und schuppige Individuen mit schlechter Holzqualität. Letztere geben erhöhten Ausfall während der Schnittholzproduktion. Ursache für dieses Phänomen könnten unterschiedliche Refugien während der letzten Eiszeit sein, in denen die Weisstannen-Populationen das damalige unwirtliche Klima Mitteleuropas überdauerten. Der vorliegende Bericht präsentiert eine molekular-genetische Untersuchung, die die Verwandtschaftsbeziehungen der Schweizer Weisstannen aufzeigt. Wir zeigen, wie sich die räumliche Verteilung und individuelle Ansprache von Genotypen und Borkenphänotypen zueinander verhalten.

Unsere Resultate zeigen, dass die Bestände in zwei genetische Verwandtschaftsgruppen eingeteilt werden können, eine westliche und eine östliche Gruppe. Die genaue Herkunft der Gruppen bleibt aber nach wie vor unklar und soll noch abgeklärt werden.

Zwischen dem Borkenphänotyp und der Zugehörigkeit zu einer der beiden genetischen Gruppen besteht kein Zusammenhang. Der Borkenbeschaffenheit könnten **adaptive**<sup>1</sup> genetische Merkmale zugrunde liegen, die wir mit unseren Methoden nicht aufzeigen können, oder es handelt sich um kleinstandörtliche Umweltfaktoren, die das Wachstum beeinflussen.

Aufgrund des fehlenden Zusammenhangs zwischen Verwandtschaftsgruppen und Borkenphänotypen konnte kein diagnostischer Test zur Früherkennung der zukünftigen Holzeigenschaften entwickelt werden. Die vorliegende Arbeit zeigt aber deutlich, dass die Weisstannenbestände der Schweiz eine klare räumliche Struktur aufweisen. Diese Erkenntnis dient als wichtige Grundlage bei der Erhaltung der genetischen Vielfalt und sollte auch bei allfälliger künstlicher Verjüngung und bei der Ausscheidung von Generhaltungsgebieten berücksichtigt werden.

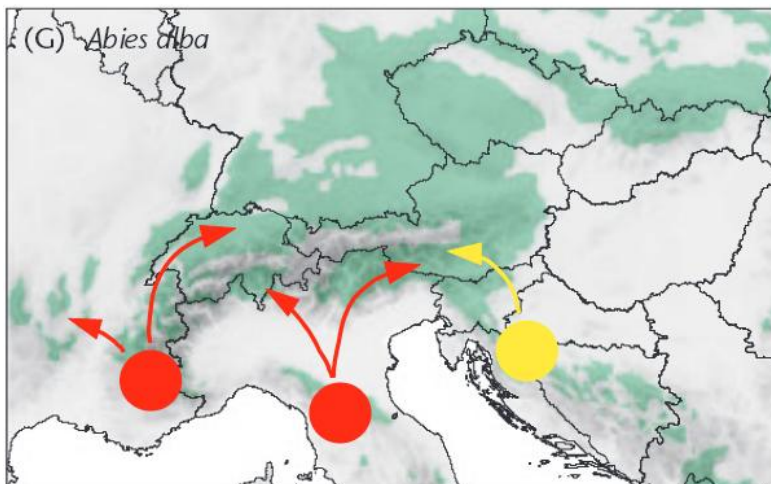
---

<sup>1</sup> Fett gedruckte Begriffe werden im Glossar erklärt

## Ausgangslage und Fragestellung

### Ausgangslage

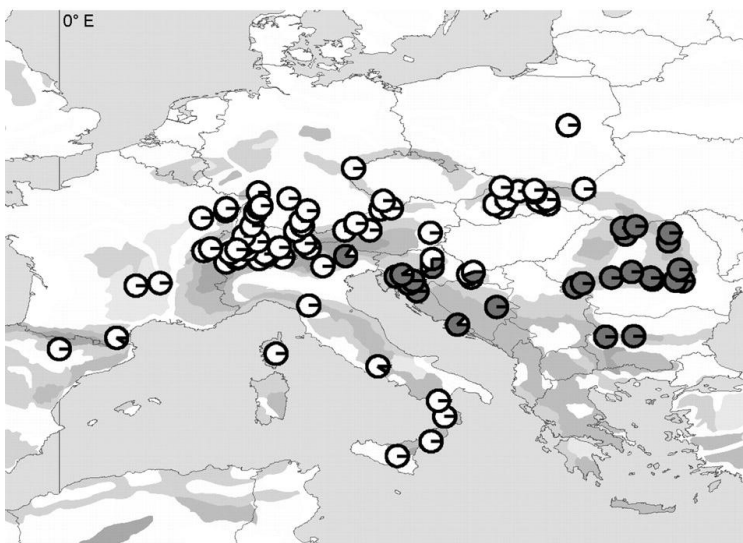
Mit 14% Anteil am gesamten Waldbestand ist die Weisstanne die dritthäufigste Baumart der Schweiz (Brändli 2010). Neben der Funktion in Schutzwäldern spielt die Weisstanne auch in der Holzindustrie eine wichtige Rolle. Heute wird 10% des Nadelrundholzes aus Weisstannen gewonnen. Im Gegensatz zur Fichte wurzelt die Tanne tief und ist dadurch besser vor Trockenheit und Sturmereignissen geschützt. Es ist zu erwarten, dass die Weisstanne dem zu erwartenden Klimawandel besser standhalten kann als die Fichte und sich daher ihr Anteil in der Holzwirtschaft weiter vergrössern wird. Eine breitere ökologische Nische als bisher angenommen wird auch durch aktuelle paläoökologische Untersuchungen gestützt (Tinner et al. 2013), wodurch der Weisstanne im Zuge der anhaltenden Klimaerwärmung durchaus grosses Potenzial zugestanden wird. Ein weiterer Vorteil der Weisstanne gegenüber der Fichte ist, dass sie auch im Mittelland heimisch ist und nicht mit Saatgut aus den Bergen angesät oder gepflanzt werden muss.



**Abbildung 1:** Aus pollen-analytischen und molekular-genetischen Untersuchungen abgeleitete Rückwanderung der Weisstanne in den Alpenraum nach der letzten Eiszeit (Gugerli and Sperisen 2010).

Stämme der Weisstanne weisen in der Verarbeitung durch Sägereien bezüglich ihrer mechanischen Leistungsfähigkeit und ihrer optischen Qualität unterschiedliche Eigenschaften auf. Erfahrene Säger sind davon überzeugt, dass **phänotypische** Unterschiede der Borke bei Stämmen, die ins Sägewerk eingeliefert werden, auf die unterschiedliche Holzeigenschaften schliessen lassen. Dies zeigt sich anhand der Menge an Ausschussproduktion, die bei grob-borkigen Stämmen deutlich höher liegt als bei glatt-borkigen Stämmen.

Ein möglicher Grund für die unterschiedliche Ausprägung der Borke könnten unterschiedliche Verwandtschaftsgruppen sein. Solche genetischen Gruppen sind dadurch entstanden, dass Weisstannen-Populationen die letzte Eiszeit in unterschiedlichen Refugialgebieten überdauert haben. Somit waren die Populationen über hunderte von Generationen räumlich getrennt und haben sich unabhängig voneinander entwickelt. Mit Pollenanalysen und genetischen Untersuchungen wurden die Rückwanderungen der wichtigsten Waldbaumarten im Alpenraum in verschiedenen Studien analysiert (Gugerli and Sperisen 2010). Abbildung 1 zeigt mögliche Einwanderungsrouten der Weisstanne in die Schweiz. Diese Studien wurden meist grossräumig angelegt und untersuchten Populationen in ganz Europa. Unter anderem fanden Liepelt et al. (2002) heraus, dass sich die Weisstannen in Europa in zwei Hauptgruppen einteilen (Abb. 2).



**Abbildung 2: Weisstannen Populationen in ganz Europa, die sich in einem Genort in den Mitochondrien unterscheiden. Die Kuchendiagramme zeigen die Anteile mit welchen die Populatione zur Mitteleuropa Gruppe (weiss) oder zur Südost Europa Gruppe (grau) gehören.**

Diese Gruppen unterscheiden sich in einem bestimmten **Genort** in der **Mitochondrial DNA**, die ausschliesslich von der Mutter durch Samen weitergegeben wird. Samen werden weniger weit ausgebreitet als Pollen, daher ist die Grenze zwischen den Verwandtschaftsgruppen sehr scharf und es existiert kaum Durchmischung. Dies wird von einer detaillierten Untersuchung der Kontaktzone in den Karpaten bestätigt (Gömöry et al. 2012). Eine Studie zur genetischen Struktur der Weisstanne in der Schweiz wurde vor 20 Jahren durchgeführt (Hussendörfer 1999). Mit der damals verwendeten Methodik konnten aber keine klar abgegrenzten Verwandtschaftsgruppen definiert werden. Auch über die Herkunft verschiedener Population konnte keine eindeutige Aussage gemacht werden.

## Fragestellung

In der Schweiz existieren zwei verschiedene Phänotypen der Weisstanne. Aufgrund der **postglazialen** Einwanderungsgeschichte der Weisstanne liegt der Verdacht nahe, dass die Weisstannenbestände in der Schweiz verschiedene Migrationshintergründe haben. Dies könnte sich am Phänotyp der Weisstanne, in unserem Fall der Borkenbeschaffenheit und der damit einhergehenden Holzeigenschaften, widerspiegeln. Folgende Fragen werden in diesem Bericht behandelt:

- Kann man die Individuen anhand ihrer genetischen Merkmale in verschiedene genetische Verwandtschaftsgruppen einteilen?
- Weisen diese genetischen Gruppen in ihrer geografischen Verteilung ein strukturiertes Muster auf?
- Lässt sich das Muster mit der postglazialen Einwanderungsgeschichte der Weisstanne erklären?
- Lassen sich diese genetischen Gruppen den unterschiedlichen Borkentypen zuordnen?
- Ist es möglich, einen molekular-genetischen Test zu entwickeln, mit dem die Herkunft frühzeitig diagnostiziert werden kann?

Unabhängig von den Resultaten, die wir erhalten, kann kein direkter Zusammenhang zwischen den von uns beschriebenen genetischen Unterschieden und dem Zustand der Borke gezogen werden. Die untersuchten DNA-Abschnitte haben keine bekannte Funktion, d.h. sie werden nicht in **Aminosäuren** und **Proteine** übersetzt (=nicht-codierende DNA-Sequenzen) und werden als neutral bezeichnet. Deshalb haben verschiedene Varianten dieser neutralen DNA-Abschnitte keinen Einfluss aufs Individuum, weder im Aussehen noch in anderen Eigenschaften wie zum Beispiel Anpassung oder Wachstum. Es kann aber ermittelt werden, welche Individuen nahe miteinander verwandt sind. So können Verwandtschaftsbeziehungen aufgezeigt werden, die durchaus mit phänotypischen Unterschieden gekoppelt sein können.

## Material und Methoden

### Feldarbeit und Labor

Im Mai und Juni 2013 wurden 29 Weisstannenbestände à 15 oder 16 Individuen in der ganzen Schweiz beprobt (Tab. 1). Es handelt sich um Bestände, die gemäss früheren, forst-historischen Abklärungen als **autochthon** gelten und somit die natürliche Geschichte der Wiederbesiedlung der Weisstanne nach den Eiszeiten widerspiegeln sollten (Hussendörfer 1999). Die Bestände sind ebenfalls in die Untersuchung von quantitativ-genetischen Unterschieden bei der Weisstanne einbezogen, welche im Rahmen des BAFU-WSL-Forschungsprogramms "Wald und Klimawandel" an der WSL durchgeführt wird.



**Abbildung 3: Beispiele von Weisstannen mit einer glatten (links) und einer schuppigen (rechts) Borke. Fotos dieser Art wurden von allen beprobten Bäumen gemacht.**

Nebst den Gewebeproben (ein Zweig mit Nadeln oder in wenigen Fällen **Kambium**-Stückchen) wurde die Beschaffenheit der Borke (glatt, intermediär oder schuppig) sowie der Brusthöhendurchmesser (BHD) aufgenommen. Abbildung 3 zeigt je einen Baum mit glatter und schuppiger Borke. Diese beiden Beispiele stellen Extremformen dar, es wurden aber auch viele Zwischenstadien gefunden. Auf Bestandesebene wurden die Anteile der Borkentypen aller Bäume geschätzt. Bei dieser Einschätzung wurde nur zwischen glatt und schuppig unterschieden.

Das **Erbgut** von 437 Bäumen wurde im Labor isoliert. Für die genetischen Analysen verwendeten wir zwei Arten von molekularen Markern: **nukleäre** und **Chloroplasten-Mikrosatelliten**. Insgesamt standen uns 11 nukleäre und 2 Chloroplasten-Mikrosatelliten-Marker von früheren Arbeiten zur Verfügung (Vendramin et al. 1999, Hansen et al. 2005, Cremer et al. 2006). Mit einem Mitochondrien Marker (Liepelt et al. 2002) konnte überprüft werden, ob beprobte Individuen wirklich autochton sind. Individuen aus Mitteleuropa müssen ein bestimmtes **Allel** tragen. Ansonsten wäre das Individuum aus Südost Europa eingeführt worden und müsse aus der Studie ausgeschlossen werden. Die genaue Methode wird im Anhang beschrieben.

Tabelle 1: Liste der Standorte der Probeentnahmestellen

Populations Nummer	X-Koordinate	Y-Koordinate	Ort	Lokalname	Kanton
1	739273	271726	Güttingen	Bruderhau Nr. 12	TG
2	585244	244866	Bassecourt	Le Rosireux	JU
3	633777	235987	Vordemwald	Unterswald	AG
4	666655	231427	Beinwil	Groderwald	AG
5	726744	244097	Oberhelfenschwil	Oberwald	SG
6	570823	223464	Cormoret	Forêt Noire	BE
7	627754	222061	Madiswil	Hunze	BE
8	657889	206083	Schwarzenberg	k.A.	LU
9	695466	205221	Muotatal	Brandwald	SZ
10	718294	216709	Näfels	Schwämmli	GL
11	831600	203050	Tschlin	Martina S-chalun Abt. 81	GR
12	539101	196499	Couvet (Nordhang)	Bois de Sagneule	NE
13	624500	193300	Signau	Knubel	BE
14	750117	180643	Prüz	Tschitga	GR
15	772413	199216	Jenaz	Litziwald	GR
16	503092	161236	Le Chenit (Le Brassus)	Le Grand Risoux	VD
17	566558	165499	Maules	k.A.	FR
18	587500	174500	Oberschrot	Fuchslöcher	FR
19	639192	164923	Lütschental	Platzwald	BE
20	573244	127643	Gryon	Le Luissalet	VD
21	609605	125393	Sierre	Ochsenboden Beauregard	VS
22	585961	146317	Gstaad (Saanen)	Erlenvoorschess	BE
23	700680	148320	Prato (Leventina)	Fauro di S. Giorgio	TI
24	761884	132472	Bondo	Bosch Tens	GR
25	803740	127679	Poschiavo (Le Prese)	Al Fop	GR
26	573914	104980	Martigny	Ban des Aiguilles	VS
27	684312	121239	Vergeletto	Piano della Cascine	TI
28	703228	116416	Locarno (Cardada)	Miranda	TI
29	730600	113900	Sant'Antonio	k.A.	TI

## Statistische Analysen

Genetische Vielfalt, ausgedrückt als **Allelreichtum**, und **Inzuchtkoeffizient ( $F_{IS}$ )** wurden mit den Programmen Fstat (Goudet 1995), Arlequin (Excoffier et al. 2005) und Genepop (Raymond and Rousset 1995) berechnet. Eine **Varianzanalyse** (ANOVA und Tukey-Test) wurde mit der Software R (R Development Core Team 2008) durchgeführt. Die genetische Struktur aufgrund der nukleären Markern mit dem Programm STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) analysiert. In dieser Methode wird mit einem speziellen Algorithmus berechnet, mit welcher Wahrscheinlichkeit Individuen aufgrund ihrer genetischen Fingerabdrücke einer von mehreren Verwandtschaftsgruppen zugehören und wieviel Gruppen am wahrscheinlichsten sind (durchgeführt mit dem Programm STRUCTURE). Die Daten wurden mit der Software CLUMPP (Jakobsson and Rosenberg 2007) zusammengefasst und die Graphiken (Abb. 4) mit DISTRUCT (Rosenberg 2004) gezeichnet. Die Einteilung in Verwandtschaftsgruppen der Chloroplasten-Marker und deren räumliche Verbreitung wurden mit der Methode **SAMOVA** (Spatial analysis of molecular variance) durchgeführt (Dupanloup et al. 2002).

## Resultate

Alle beprobten Individuen konnten anhand des Mitochondrien-Markers der Mitteleuropa-Population zugeordnet werden.

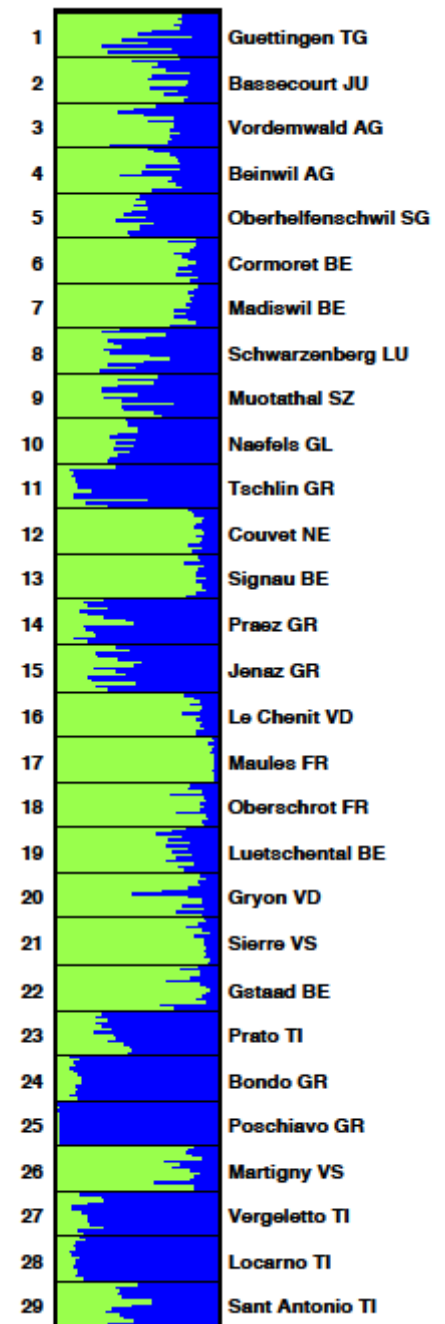
## Mikrosatelliten-Analyse

Die folgenden Resultate beziehen sich bis auf weiteres auf die nukleären Mikrosatelliten-Marker, die Resultate zu den Chloroplasten-Markern werden weiter unten dargelegt. Der Inzucht-koeffizient ( $F_{IS}$ ) wurde für jeden Marker separat berechnet (Tab. 2). Positive Werte deuten auf Inzucht hin. Sind einzelne Werte zu hoch, kann der entsprechende Marker nicht verwendet werden, weil dieser Genort zu häufig im **homozygoten** Zustand erscheint und somit die Resultate verfälscht werden. Ursache dafür sind jedoch technische Belange. Aus diesem Grund wurden die Marker SF239, SF324 und SFg6 für die weiteren Analysen nicht mehr berücksichtigt.

**Tabelle 2: Alle analysierten nukleären Marker und deren Inzucht-koeffizienten ( $F_{IS}$ -Werte). Marker mit zu hohen Werten (kursiv) wurden in den weiteren Analysen nicht berücksichtigt.**

Locus	$F_{IS}$
NFF3	-0.0234
NFF7	0.0380
NFH15	0.1099
NFH3	0.0914
SF1	-0.0199
SF239	<i>0.5925</i>
SF324	<i>0.7198</i>
SF333	0.3431
SFb4	0.2167
SFb5	0.0975
SFg6	<i>0.7309</i>

Die Daten der Clusteranalyse (Analyse von Verwandtschaftsgruppen mit STRUCTURE; Pritchard et al. 2000) deuten auf eine Einteilung der Schweizer Weisstannen in zwei Verwandtschaftsgruppen hin (Abb. 4). Zirka die Hälfte der Populationen können relativ klar einer Gruppe zugeordnet werden. Bei den restlichen Populationen besteht eine gemischte Zugehörigkeit, d.h. die Individuen besitzen genetische Fingerabdrücke, die sich nicht klar einer der beiden Gruppen zuordnen lässt. Deutlich wird auch, dass Individuen innerhalb einer Population alle zu etwa gleichen Teilen der einen oder andern (oder beiden) Gruppe zugeordnet werden, die verwandtschaftliche Zugehörigkeit also ein für jeden Bestand charakteristisches Bild zeigt. Zudem weisen die beiden Gruppen ein klares geographisches Muster auf (Abb. 5). Daraus schliessen wir, dass es sich um zwei



**Abbildung 4: Zuordnung der Weisstannen zu zwei Verwandtschaftsgruppen (grün und blau) aufgrund der genetischen Fingerabdrücke. Jeder Balken entspricht einem Individuum. Der Anteil des Balkens in einer bestimmten Farbe entspricht der Wahrscheinlichkeit, mit der das Individuum zu der jeweiligen Gruppe gehört.**

räumlich strukturierte Gruppen handelt, welche sich dort, wo sie aneinander stossen, über Generationen hinweg durchmischen haben. Die vorwiegend blaue Gruppe ist hauptsächlich im östlichen und südlichen Untersuchungsgebiet zu finden, während die grün dominierten Bestände vornehmlich in der Westschweiz liegen. Ursache für dieses Muster dürfte die postglaziale Rückwanderung ins Gebiet der heutigen Schweiz sein (s. Diskussion).

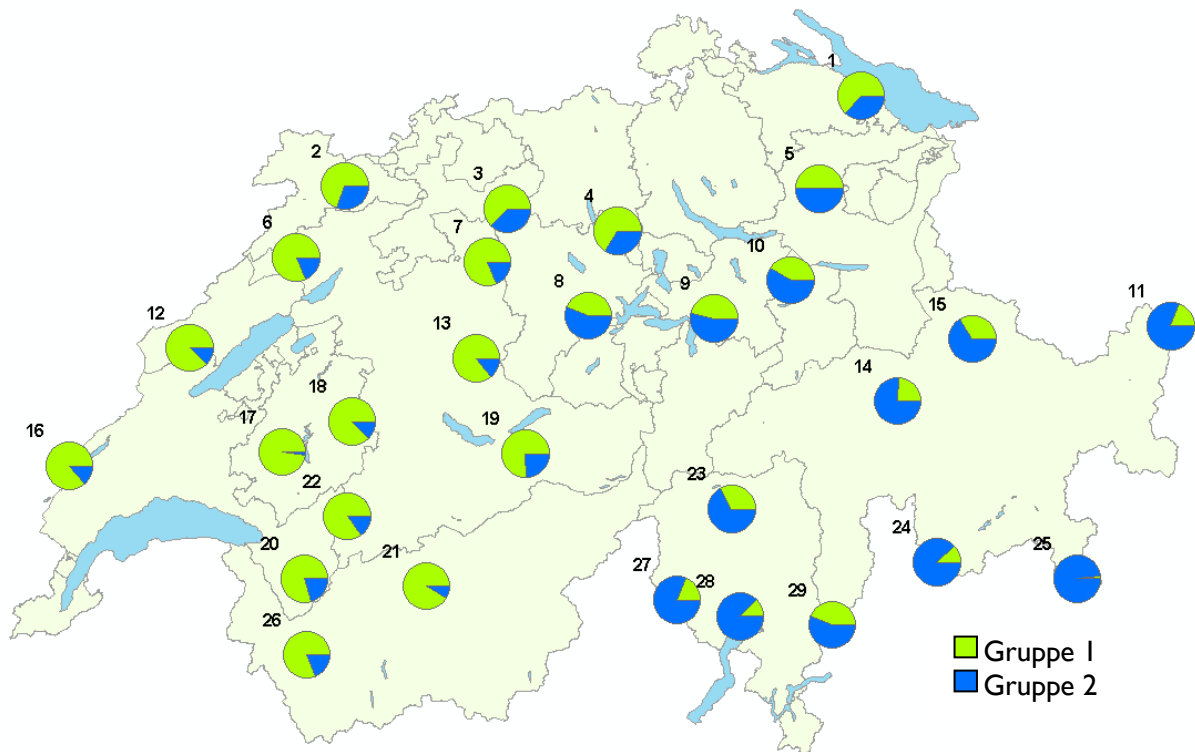


Abbildung 5: Beprobte Weisstannen-Populationen in der Schweiz. Die Kuchendiagramme zeigen die Anteile, mit welchen eine Population zur jeweiligen genetischen Verwandtschaftsgruppe gehört.

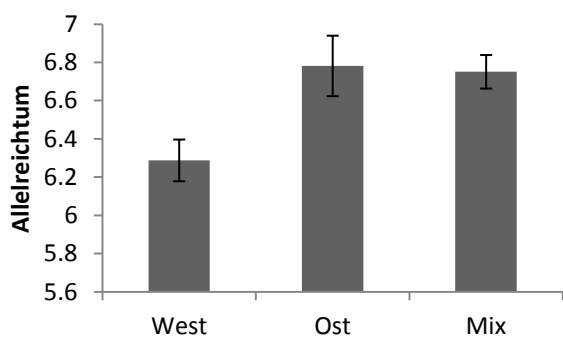
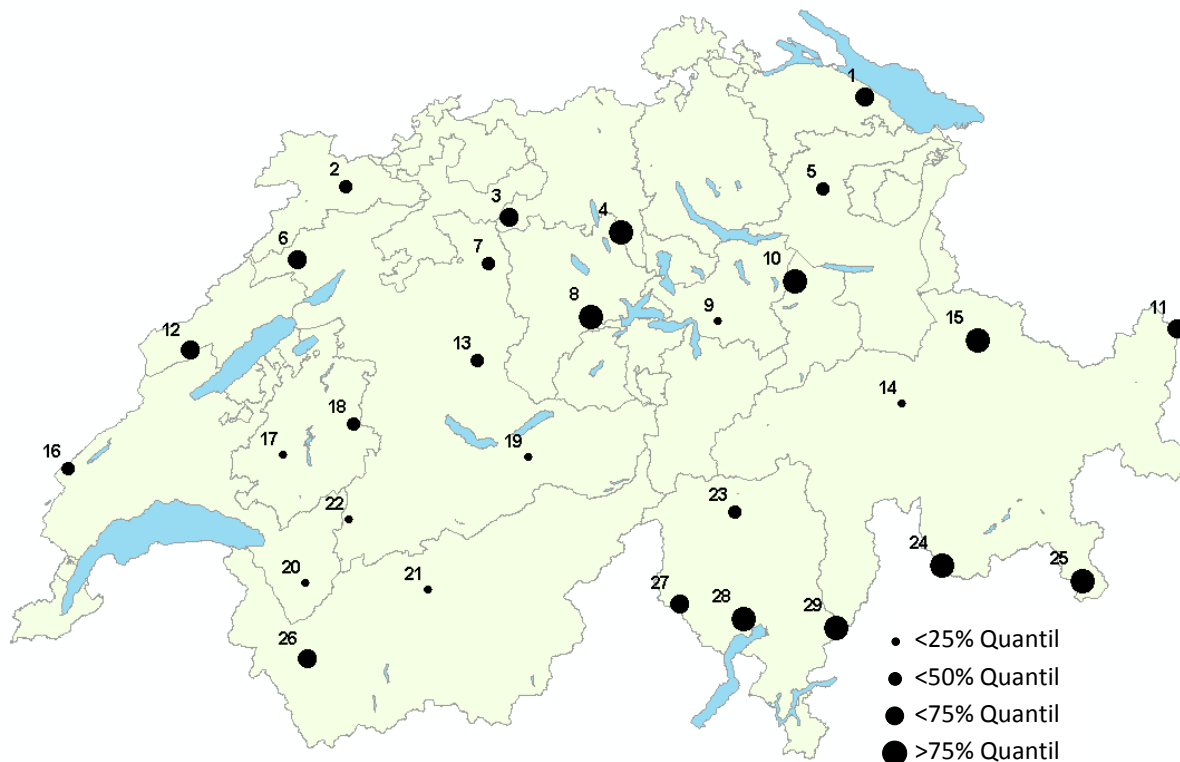


Abbildung 6: Durchschnittlicher Allelreichtum der Populationen die aufgrund ihrer Gruppen Zuordnung entweder der West-Gruppe oder Ost-Gruppe angehören (Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit zur Gruppe 1 resp. Gruppe 2 ist höher als 75%). In der Mix-Gruppe werden alle Populationen zusammengefasst, die man nicht eindeutig zuordnen konnte (Wahrscheinlichkeit kleiner als 75%). Die Fehlerbalken zeigen den Standard-Fehler an.

Für Abbildung 6 werden die genetischen Verwandtschaftsgruppen zusammengefasst. Populationen mit einem höheren Anteil als 75% an Gruppe 1 werden als West-Gruppe (12 Populationen), diejenigen mit einem Anteil von mehr 75 % an Gruppe 2 als Ost-Gruppe bezeichnet. Alle Populationen mit Anteilen zwischen 25 und 75% (11 Populationen), werden in der Mix-Gruppe zusammengefasst. Die Abbildung zeigt die genetische Vielfalt, ausgedrückt als Allelreichtum, in den drei Gruppen West, Ost und Mix. Dieser ist in der West-Gruppe signifikant tiefer als in den anderen beiden Gruppen. Die Mix-Gruppe hat ungefähr den gleichen Wert wie die Ost-Gruppe. Populationen im Westen sind folglich genetisch weniger divers als Populationen aus dem Osten.

Noch deutlicher ist das in Abbildung 7 dargestellt, wo der Allelreichtum, abgebildet in **Quantilen**, von jeder Population ersichtlich ist. Vor allem Populationen in den westlichen (Vor-)Alpen besitzen eine tiefere genetische Vielfalt als die restlichen Schweizer Populationen. Bestände im Süden und im Südosten weisen zusammen mit einigen Populationen im Mittelland die höchste genetische Vielfalt auf.

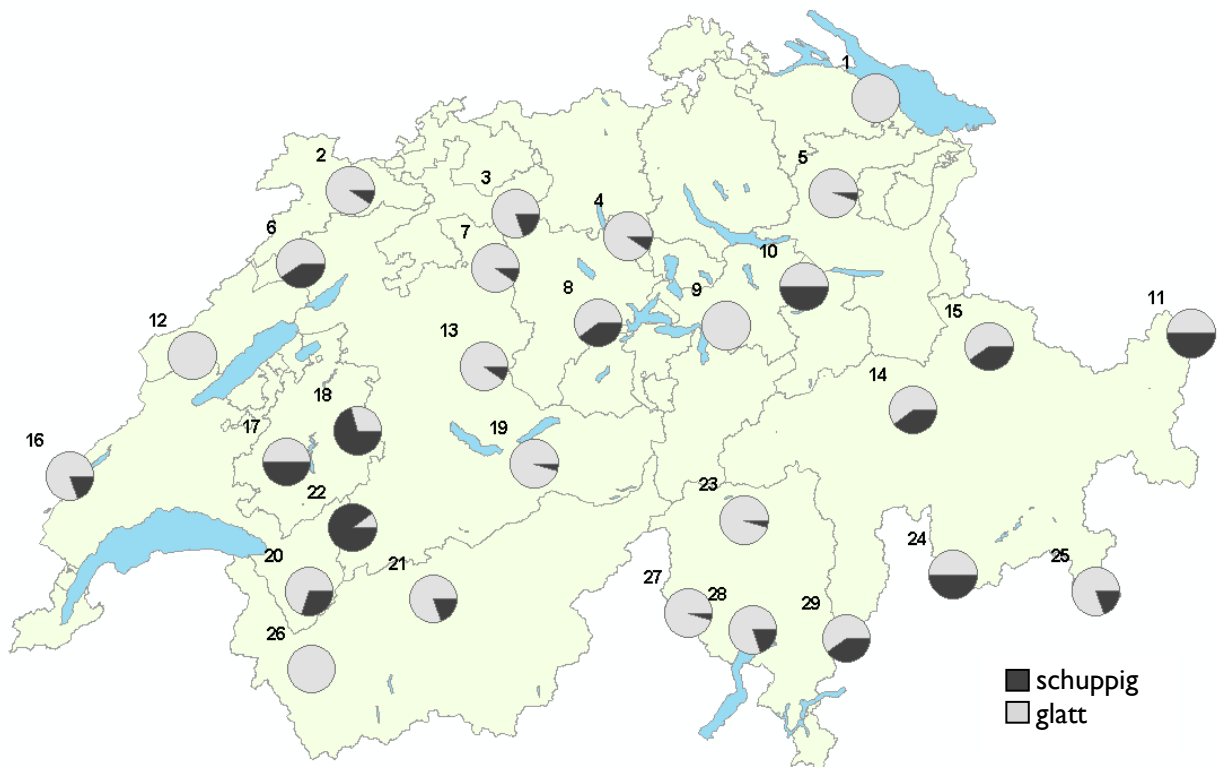


**Abbildung 7: Geografische Verteilung de genetischen Vielfalt, angegeben in Quantilen des Allelreichtums.**

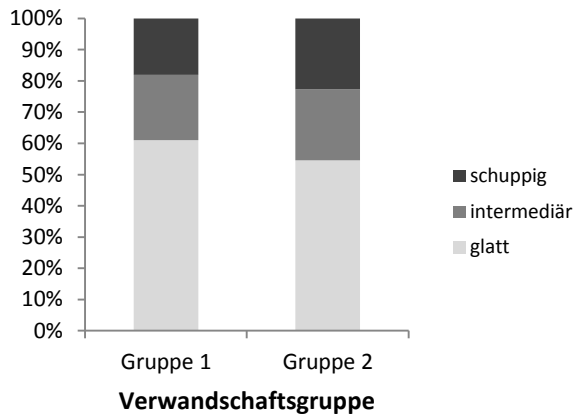
Die Analyse der Chloroplasten-Marker ergab keine eindeutigen Resultate. Die Individuen wurden aufgrund ihrer genetischen Fingerabdrücke des Chloroplasten-Genoms wiederum in zwei Gruppen eingeteilt. Die Populationen 18 (Oberschrot), 23(Prato) und 27 (Vergeletto) bilden eine Gruppe und alle restlichen Populationen bilden die andere Verwandtschaftsgruppe. Diese Gruppierung ist jedoch statistisch nicht signifikant und diese Einteilung ergibt sich kein geographisches Muster. Die Variation der Chloroplasten-Marker ist ausserordentlich hoch. Es wurden 49 Varianten (**Haplotypen**) gefunden. Dementsprechend sind die jeweiligen Haplotyp-Frequenzen relativ tief, was die Charakterisierung einer räumlichen Struktur erschwert. Es wurden auch keine privaten Haplotypen gefunden, d. h. Haplotypen, die ausschliesslich in einer Verwandtschaftsgruppe vorkommen.

## Zusammenhang genetischen Gruppen und Borkentypen

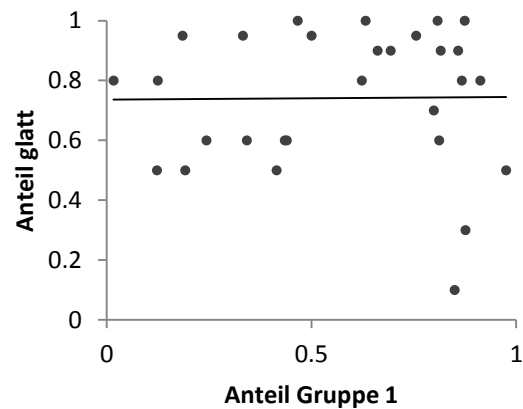
Abbildung 8 zeigt die Verteilung der Weisstannen-Populationen in der Schweiz und deren Anteile an glatter und schuppiger Borke. Obwohl kein offensichtliches Muster erkennbar ist, kann man doch einiges aus dieser Karte schliessen. Die glatte Borke kommt häufiger vor als die schuppige. In der Nähe des "Röstigrabens" fanden wir die Populationen mit dem höchsten Anteil an Individuen mit schuppiger Borke (Populationen in der Nähe von Gstaad und im deutschfreiburger Oberland). Im Kanton Graubünden ist die Verteilung von glatten und schuppigen Individuen mehr oder weniger ausgeglichen, in der restlichen Schweiz enthalten die Populationen mehrheitlich Weisstannen mit glatter Borke. Ein Grossteil der beprobten Bäume sind zwischen 20 und 80 cm dick. Einzelne haben einen BHD bis zu 150 cm. Von den insgesamt 437 beprobten Individuen sind über die Hälfte (263) glatt, während 95 als intermediär und 79 als schuppig klassiert wurden. Bei den dünnen, jungen Bäumen (20-30cm) ist der Anteil an glatter Borke mit 93% höher als der durchschnittliche Anteil von 60%. Es scheint jedoch kein genereller Zusammenhang zwischen Stammdurchmesser und Borkenbeschaffenheit vorzuliegen, weil alle Borkentypen in sämtlichen Grössengruppen vorkommen. Die meisten Bestände weisen alle Borkentypen auf.



**Abbildung 8: Verteilung der beiden Borkentypen der Weisstanne an allen Probestandorten aufgrund der groben Bestandesschätzung. Die Kuchendiagramme zeigen den Anteil von glatter (hellgrau) und schuppiger (dunkelgrau) Borke innerhalb einer Population.**



**Abbildung 9:** Anteile der verschiedenen Borkentypen (schuppig, intermediär, glatt) innerhalb der zwei genetischen Verwandschaftsgruppen.



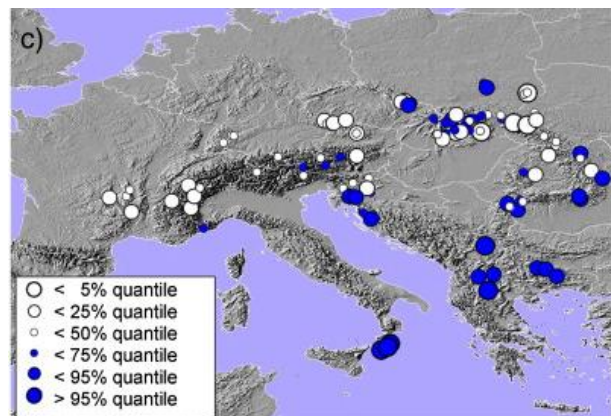
**Abbildung 10:** Anteil glatter Individuen innerhalb der Populationen, aufgetragen gegen der Zuordnungswahrscheinlichkeit zur genetischen Gruppe I. Die Linie verdeutlicht den fehlenden linearen Trend.

Abbildung 9 zeigt, wie die Anteile der Borkenkategorien (glatt, intermediär, schuppig) innerhalb der beiden Verwandschaftsgruppen verteilt sind. 173 Individuen konnten der Verwandschaftsgruppe I und 88 der Verwandschaftsgruppe 2 zugeordnet werden. Populationen mit unklarer Gruppenzuordnung werden in dieser Grafik nicht miteinbezogen. Zwischen den genetischen Gruppen sind die Individuen mit glatter, intermediärer resp. schuppiger Borke etwa gleich stark vertreten. In Abbildung 10 werden der Anteil an glatten Individuen in den Beständen und der Anteil an der genetischen Gruppe I der Bestände gegeneinander aufgetragen. Die flache **Regressionsgerade** zeigt den fehlenden Zusammenhang zwischen Borkentyp und genetischer Gruppenzugehörigkeit auf. Ausführliche Beispiele auf Populations- und Individuenebene sind im Anhang ersichtlich.

## Diskussion

Die Weisstannen-Populationen in der Schweiz lassen sich aufgrund der in dieser Arbeit verwendeten molekularen Marker (nukleäre Mikrosatelliten) in zwei genetische Verwandtschaftsgruppen einteilen. Wir schliessen daraus, dass diese beiden Gruppen, wie ursprünglich vermutet, die letzte Eiszeit voneinander getrennt überdauerten. Durch die Wiedereinwanderung nach dem Gletscherrückzug kamen die beiden Gruppen im Bereich der Zentralschweiz wieder in Kontakt und begannen sich zu vermischen. Da über die Hälfte der beprobten Individuen nicht deutlich einer der beiden Gruppen zugeordnet werden konnte, nehmen wir an, dass die Durchmischung bereits relativ weit fortgeschritten ist. Dass es keine scharfe Grenze zwischen den Verwandtschaftsgruppen gibt, könnte eine Erklärung dafür sein, dass frühere Studien in der Schweiz mit weniger hoch auflösenden genetischen Markern (Hussendörfer 1999, Burga and Hussendörfer 2001) keine deutliches Muster ausmachen konnten. Über die genaue Herkunft der genetischen Verwandtschaftsgruppen können wir bisher keine Aussagen machen. Die West-Gruppe könnte sowohl aus Frankreich wie auch aus Italien stammen, die Ost-Gruppe könnte ebenfalls aus Italien oder allenfalls aus dem Balkan stammen. Dies wurde auch von Hussendörfer (1999) vorgeschlagen und soll in einer Folgeuntersuchung noch geklärt werden.

Das Muster des der genetischen Vielfalt (Allelreichtum) in der Schweiz stimmt mit dem von Liepelt (2009) vorgeschlagenen Muster in Europa überein, welches jedoch auf andern molekularen Markern beruht.. Abbildung 11 zeigt die Verteilung des Allelreichtums über das gesamte Verbreitungsgebiet der Weisstanne. Populationen in den französischen Alpen weisen eine kleinere genetische Vielfalt auf als Populationen östlich der Schweiz (Österreich). In Kontaktzonen zweier Gruppen aus verschiedenen Refugien ist der Allelreichtum erhöht, während er mit zunehmender Distanz zum Refugium abnimmt (Liepelt et al. 2009). Ersteres wird von der vorliegenden Untersuchung in der Schweiz bestätigt. In der Kontaktzone (Zentralschweiz) finden sich Populationen mit dem höchsten Allelreichtum (Abb. 7).



**Abbildung 11: Verteilung der genetischen Vielfalt (Allelreichtum bei Isoenzymen) in Weisstannen in Europa, angegeben in Quantilen (Liepelt et al. 2009).**

Die Chloroplasten-Marker sind weniger differenziert als die nukleären Marker. Durch die hohe Variabilität der Marker und die gleichmässige Verteilung der Haplotypen weisen die untersuchten Populationen keine hohen Haplotyp-Frequenzen auf. Dadurch werden die Bedingungen für eine Signifikanz in statistischen Analysen nicht erfüllt.

Die Ursache für die verschiedenen Borkentypen konnten wir anhand der verwendeten molekular-genetischen Merkmale nicht herausfinden. Insbesondere liess sich unsere Hypothese, dass die unterschiedlichen Borkentypen mit den genetischen Verwandtschaftsgruppen korrelieren, nicht bestätigen. Somit war es auch nicht möglich, einen Diagnose-Test zu entwickeln. Unsere Resultate stellen das Phänomen der unterschiedlichen Borkentypen jedoch nicht in Frage. Vielmehr ist es möglich, dass dieses phänotypische Merkmal durch Gene bestimmt wird, welche mit den Verwandtschaftsbeziehungen, wie wir sie bestimmen konnten, nichts zu tun haben. Es besteht auch die Möglichkeit, dass die Wuchsform und somit auch die Borkenform von den mikrostandörtlichen Umweltbedingungen abhängig ist. Diese Umweltbedingungen müssten jedoch sehr kleinräumig strukturiert sein, da innerhalb fast aller Populationen verschiedene Borkentypen vorkommen.

## Fazit

Aufgrund ihrer genetischen Fingerabdrücke konnten die Weisstannen der Schweiz in zwei Verwandtschaftsgruppen eingeteilt werden. Ungefähr die Hälfte der Individuen weisen eine gemischte Herkunft auf. Es besteht ein Zusammenhang der räumlich-genetischen Struktur mit der Einwanderungsgeschichte der Weisstanne nach der letzten Eiszeit, das heisst die Weisstannenbestände in der heutigen Schweiz stammen vermutlich aus zwei unterschiedlichen glazialen Refugialgebieten. Die Herkunft der Populationen, bzw. um welche Refugialgebiete es sich handeln könnte, kann mit dieser Studie nicht geklärt werden. Dafür müssten Populationen jenseits der Schweizer Grenze, vor allem in den Regionen der damaligen Refugien, beprobt werden und mit den gleichen genetischen Methoden untersucht werden. Dies soll in Zusammenarbeit mit der Universität Marburg (S. Liepelt) erarbeitet werden.

Weisstannen wurden bisher noch nie auf dieser kleinräumigen Skala und mit so hoher genetischer Auflösung untersucht. Somit darf das Resultat als sehr verlässlich und aussagekräftig gewertet werden. Klar wird auch, dass Borkentyp und (neutrale) genetische Struktur nicht direkt miteinander zusammenhängen, sondern andere Gründe für diese Merkmalsausprägung verantwortlich sind. Allerdings ist es sowohl technisch wie auch finanziell sehr aufwendig, alternative Erklärungen für die Ursache des untersuchten Phänomens zu untersuchen, unabhängig davon, ob es sich um genetische oder umweltbedingte Ursachen handelt.

Dennoch zeigen die vorliegenden Resultate, dass die Weisstannenbestände in der Schweiz die postglaziale Geschichte gut abbilden. Diesen Umstand gilt es zu berücksichtigen bei der künstlichen Verjüngung, d.h. Saatgut oder Pflanzen sollten nicht überregional ausgebracht werden. Auch im Hinblick auf die Ausscheidung von Generhaltungsgebieten sollte diesem natürlichen Muster entsprochen werden.

Dank: Ein grosser Dank geht an den BAFU Wald- und Holzforschungsfond für die finanzielle Unterstützung der vorliegenden Arbeit. Ein herzlicher Dank geht an alle, die an der Feldarbeit mitgeholfen haben, vor allem Dino Wirz, Lucia Oeschger und Melody Schmid, aber auch an Karin Moosbrugger, Marco Gees und Christian Rellstab. René Graf hat uns sowohl im Feld wie auch im Labor vielseitig unterstützt. Ein weiterer Dank geht an die Firma Tschopp Holzindustrie AG Buttisholz, Pirmin Jung und Proholz Lignum Luzern, welche die Studie initiiert und tatkräftig mitgetragen haben.

---

## Literatur

- Brändli, U.-B. R. 2010. Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der dritten Erhebung 2004-2006. Birmensdorf, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern.
- Burga, C. A. and E. Hussendörfer. 2001. Vegetation history of *Abies alba* Mill. (silver fir) in Switzerland - pollen analytical and genetic surveys related to aspects of vegetation history of *Picea abies* (L.) H. Karsten (Norway spruce). *Vegetation History and Archaeobotany* **10**:151-159.
- Cremer, E., S. Liepelt, F. Sebastiani, A. Buonamici, I. M. Michalczyk, B. Ziegenhagen, and G. G. Vendramin. 2006. Identification and characterization of nuclear microsatellite loci in *Abies alba* Mill. *Molecular Ecology Notes* **6**:374-376.
- Dupanloup, I., S. Schneider, and L. Excoffier. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* **11**:2571-2581.
- Excoffier, L., G. Laval, and S. Schneider. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics* **1**:47-50.
- Gömöry, D., L. Paule, D. Krajmerova, I. Romsakova, and R. Longauer. 2012. Admixture of genetic lineages of different glacial origin: a case study of *Abies alba* Mill. in the Carpathians. *Plant Systematics and Evolution* **298**:703-712.
- Goudet, J. 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* **86**:485-486.
- Gugerli, F. and C. Sperisen. 2010. Genetische Struktur von Waldbäumen im Alpenraum als Folge (post)glazialer Populationsgeschichte. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **161**:207-215.
- Hansen, O. K., G. G. Vendramin, F. Sebastiani, and K. J. Edwards. 2005. Development of microsatellite markers in *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach and cross-species amplification in the *Abies* genus. *Molecular Ecology Notes* **5**:784-787.
- Hussendörfer, E. 1999. Genetic variation of silver fir populations (*Abies alba* Mill.) in Switzerland. *Forest Genet* **6**:101-113.
- Jakobsson, M. and N. A. Rosenberg. 2007. CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* **23**:1801-1806.
- Liepelt, S., R. Bialozyt, and B. Ziegenhagen. 2002. Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**:14590-14594.
- Liepelt, S., R. Cheddadi, J.-L. de Beaulieu, B. Fady, D. Gömöry, E. Hussendörfer, M. Konnert, T. Litt, R. Longauer, R. Terhürne-Berson, and B. Ziegenhagen. 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) - A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* **153**:139-149.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**:945-959.
- Raymond, M. and F. Rousset. 1995. GENEPOP (Version-1.2) - Population-genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**:248-249.
- Rosenberg, N. A. 2004. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes* **4**:137-138.
- Tinner, W., D. Colombaroli, O. Heiri, P. D. Henne, M. Steinacher, J. Untenecker, E. Vescovi, J. R. M. Allen, C. Gabriele, M. Conedera, F. Joos, A. F. Lotter, J. Luterbacher, S. Samartin, and V. Valsecchi. 2013. The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs* **83**:419-439.
- Vendramin, G. G., B. Degen, R. J. Petit, M. Anzidei, A. Madaghiele, and B. Ziegenhagen. 1999. High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europe. *Molecular Ecology* **8**:1117-1126.

---

## Glossar

<b>Adaptive Merkmale:</b>	Merkmal das für das Überleben und Fortpflanzung eines Individuums wichtig ist.
<b>Allel:</b>	Merkmalsausprägung an einem bestimmten <b>Genort</b> . Bei <b>Mikrosatelliten</b> stellen die unterschiedlich langen <b>DNA</b> -Abschnitte verschiedene Allele dar.
<b>Allelreichtum:</b>	Anzahl <b>Allele</b> , die an einem bestimmten <b>Genort</b> und in einer Population vorkommen.
<b>Aminosäuren:</b>	Bausteine für <b>Proteine</b>
<b>Autochton:</b>	Lokale Herkunft, die entweder natürlich entstanden ist oder aus lokalem Saatgut gegründet wurde.
<b>Chloroplasten:</b>	Bestandteile jeder Pflanzenzelle mit eigenem kleinen <b>Genom</b> . Chloroplasten werden nur von einem der beiden Eltern vererbt, bei Weisstannen wie bei den meisten Nadelhölzern vom Vater.
<b>DNA:</b>	Englische Abkürzung für Desoxyribonukleinsäure aus der das <b>Erbgut</b> gebaut ist
<b>Erbgut:</b>	Vererbare Information
<b>Genom:</b>	Gesamtheit des Erbguts eines Individuums
<b>Genorte:</b>	Bestimmter Abschnitt innerhalb des Genoms, der durch unterschiedliche <b>Allele</b> charakterisiert ist.
<b>Haplotyp:</b>	Bezeichnung für den <b>Genotyp</b> basierend auf der Kombination von <b>Allelen</b> auf dem <b>Chloroplasten-Genoms</b> .
<b>Homozygot:</b>	Reinerbigkeit. Wenn beide <b>Genorte</b> das gleiche <b>Allel</b> besitzen.
<b>Inzuchtkoeffizient:</b>	Misst den Grad an Inzucht anhand der Häufigkeit der <b>Homozygotie</b> .
<b>Kambium:</b>	Wachstumsschicht im Baumstamm.
<b>Mikrosatelliten:</b>	Spezielle <b>Genorte</b> auf der <b>DNA</b> . Diese Genorte zeichnen sich durch die mehrmalige Repetition kurzer Sequenz-Abschnitte (ein bis sechs Basenpaare) aus. Weil sie dadurch anfälliger auf Mutationen werden, sind sie variabler als das restliche <b>Genom</b> und können auch kleine Unterschiede zwischen Verwandtschaftslinien sichtbar machen.
<b>Mitochondrien:</b>	Bestandteile jeder Pflanzenzelle mit eigenem kleinen <b>Genom</b> . Chloroplasten werden nur von einem der beiden Eltern vererbt, bei Weisstannen wie bei den meisten Nadelhölzern von der Mutter.
<b>Nukleus (nukleär):</b>	Zellkern. Bestandteil jeder Zelle, welche den überwiegenden Teil des <b>Genoms</b> enthält. Das Zellkern-Genom ist in zwei vollständigen Kopien vorhanden, welche je von der Mutter und dem Vater vererbt werden.

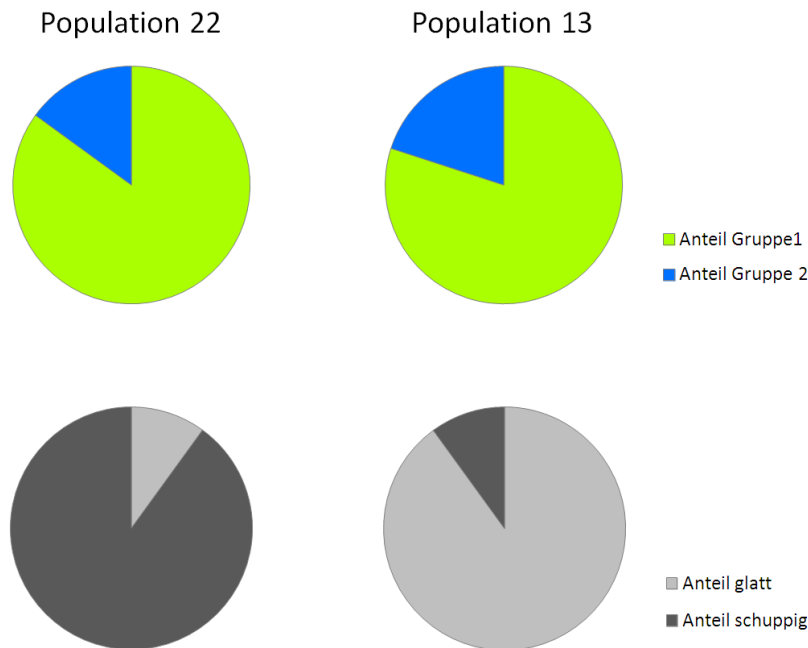
---

<b>Proteine:</b>	Eiweisse. Proteine sind für den Aufbau und den Erhalt eines Organismus unabdingbar.
<b>Quantil:</b>	Schwellwert in der Statistik: ein gewisser Anteil der Werte, z.B. 75% ist grösser als das 25%-Quantil.
<b>Regressionsgerade:</b>	Zeigt die Beziehung zwischen zwei Variablen auf. Positive Steigung zeigt positive Beziehung, negative Steigung zeigt negative Beziehung. Hat die Gerade keine Steigung, stehen die zwei Variablen in keiner Beziehung zueinander.
<b>SAMOVA:</b>	Abkürzung für Spatial Analysis of Molecular Variance. Methode zur Bildung von genetischen Verwandtschaftsgruppen anhand von <b>Haplotypen</b> der <b>Populationen</b> und deren geographischen Verteilung.
<b>Phänotyp:</b>	Erscheinungsbild, sichtbare Merkmale eines Organismus
<b>Population:</b>	Gruppe von Individuen einer Art, die zur gleichen Zeit am selben Ort leben
<b>Postglazial:</b>	nach der Eiszeit
<b>Varianzanalyse:</b>	Statistische Analyse die die Verteilung der Werte untersucht.

## Anhang

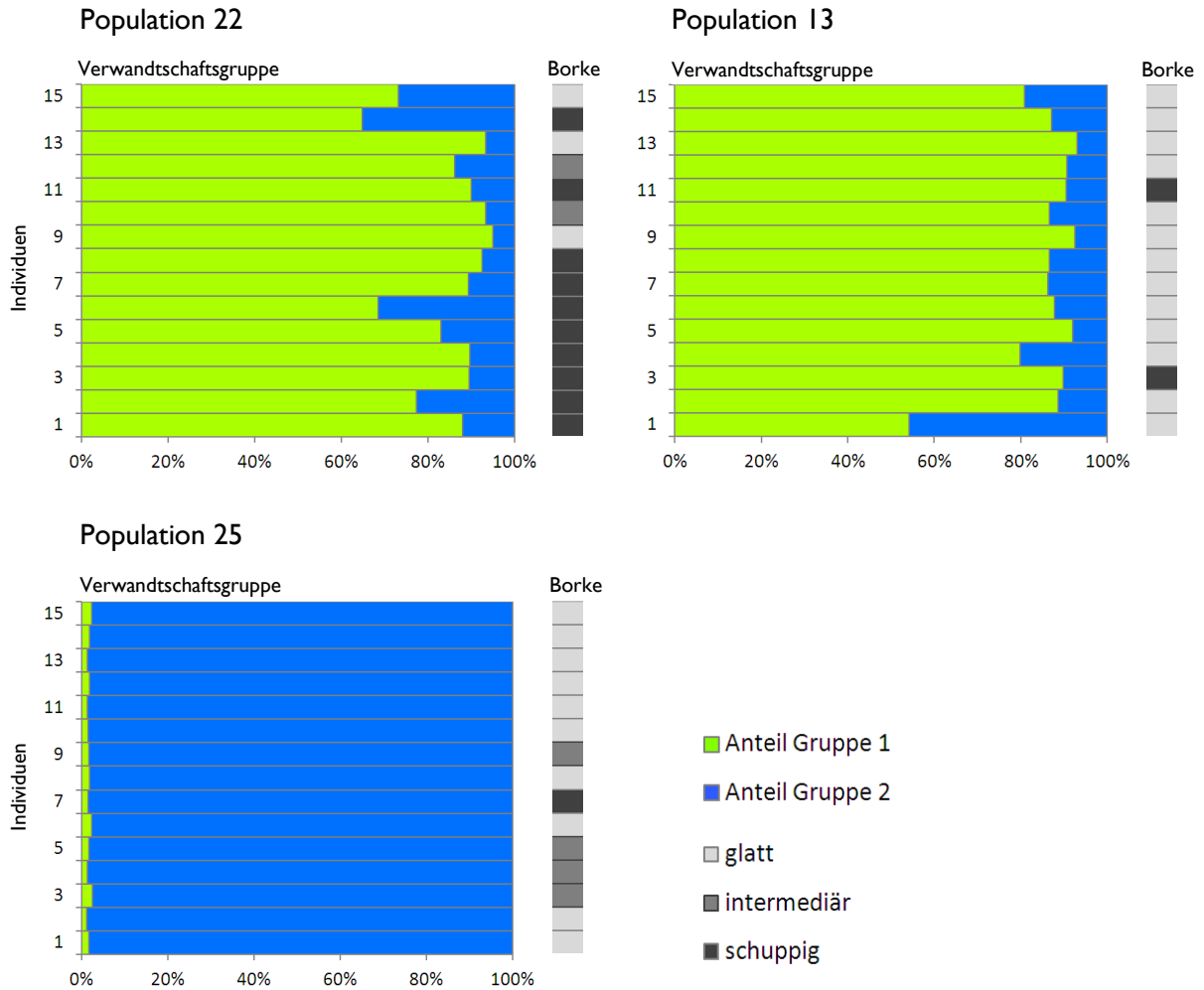
### Beispiele Borkentypen – Verwandtschaftsgruppe

Der fehlende Zusammenhang zwischen Borkentyp und Gruppenzugehörigkeit wird in den folgenden Abbildungen genauer erläutert. Als Beispiel werden die Populationen 22 und 13 detaillierter betrachtet (Abb. 12). Diese beiden Populationen gehören mit 85% resp. 80% Anteil der genetischen Gruppe 1 zur West-Gruppe. Während ihre Zuordnung zu den genetischen Verwandtschaftsgruppen fast identisch ist, unterscheiden sich die Borkenanteile deutlich.



**Abbildung 12: Gegenüberstellung von Population 22 (Gstaad) und 13 (Signau). Beide Populationen haben genetisch in etwa dieselbe Zusammensetzung (85 resp. 80% Anteil genetische Gruppe 1). Das Borkenbild hingegen ist in diesen Populationen gegenteilig. 90% der Weisstannen im Bestand in Gstaad weisen eine schuppige Borke auf, im Bestand in Signau sind nur 10% der Individuen schuppig.**

In Abbildung 13 werden dieselben Populationen auf der Ebene der Individuen betrachtet. Wie bei Abbildung 3 wird jedes Individuum von einem Querbalken repräsentiert. Obwohl die genetische Zuordnungen der Populationen 22 und 13 sehr ähnlich sind, unterscheiden sich die Borkentypen deutlich. Es ist auch klar ersichtlich, dass Individuen mit unterschiedlicher Borke sich in ihrer genetischen Gruppeneinteilung nicht unterscheiden müssen. Die Individuen 11 und 12 der Population 13 haben unterschiedliche Borkentypen, sind aber beide zu 90% der Gruppe 1 zugehörig. Betrachtet man eine mehrheitlich „blaue“ Population, also eine Population deren Anteil an der Gruppe 2 grösser ist als 75%, ergibt sich ein ähnliches Bild. Ein gutes Beispiel hierfür ist Population 25 (Abbildung 12). Die genetische Zuordnung dieser Population ergibt zu 98% die Gruppe 2. Auch in dieser Population sind die meisten beprobten Individuen (10) glatt, vier haben eine intermediäre Borke und ein Individuum ist schuppig, was in etwa der Borkenverteilung der Population 13 entspricht. Auch hier widerspiegelt die genetische Struktur die Borkenbeschaffenheit in keiner Weise.



**Abbildung 13: Detaillierte Ansicht der genetischen Gruppenzuordnung (blau/grün) und Borkenbeschaffenheit (Grautöne) der einzelnen Individuen der Populationen 22 (Gstaad), 13 (Signau) und 25 (Poschiavo).**

## Labor Methoden

**Tabelle 3: Auflistung der Mikrosatelliten-Marker und des Mitochondrien-Markers für Weisstanne, mit Angaben zu den Mischverhältnissen im Multiplex-PCR-Mix.**

Locus	Genom <sup>+</sup>	Farbe	Anzahl Grössenvarianten/Allele	PCR Multiplex	Primer Volumen	Konzentration	Referenz *
Pt30204	1	NED	16	Mix 4	0.4µL	5µM	1
Pt71936	1	FAM	8	Mix 4	0.1 µL	5µM	1
NFF3	2	VIC	12	Mix 3	0.4 µL	5µM	2
NFF7	2	FAM	22	Mix 3	0.4 µL	5µM	2
NFH15	2	FAM	17	Mix 2	0.7 µL	5µM	2
NFH3	2	NED	26	Mix 3	0.35 µL	5µM	3
SF1	2	FAM	6	Mix 1	0.4 µL	5µM	3
SF239	2	VIC	7	Mix 2	0.1 µL	10µM	3
SF324	2	NED	6	Mix 2	0.15 µL	10µM	3
SF333	2	VIC	6	Mix 2	0.1 µL	10µM	3
SFb4	2	FAM	15	Mix 2	0.35 µL	10µM	3
SFb5	2	PET	9	Mix 2	0.1 µL	10µM	3
SFg6	2	PET	6	Mix 1	0.25 µL	5µM	3
Nad 5-4	3	-	2	Mix 5	0.3 µL	5µM	4

+ 1=Chloroplasten DNA, 2=nukleäre DNA, 3=Mitochondrien DNA

\* 1=(Vendramin et al. 1999), 2=(Hansen et al. 2005), 3=(Cremer et al. 2006), 4=(Liepelt et al. 2002)

**Tabelle 4: PCR-Programme der vier Multiplex-PCRs für Weisstanne. Die PCRs wurden auf Veriti Thermozyklern (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) durchgeführt. Die Resultate wurden mit einem ABI 3730xl DNA Analyser (Applied Biosystems) analysiert und mit GeneMapper 3.7 (Applied Biosystems) ausgewertet.**

PCR-Methode:	Mix 1	PCR-Methode:	Mix 2
95°C	15min	95°C	15min
95°C	40s	95°C	40s
Tochdown 1 60°C-50°C	40s	Tochdown 2 65°C-55°C	40s
	10 cycles		10 cycles
72°C	50s	72°C	50s
95°C	40s	95°C	40s
50°C	1 min	55°C	1 min
	26 cycles		26 cycles
72°C	50s	72°C	50s
72°C	30 min	72°C	30min
10°C	∞	10°C	∞
PCR-Methode:	Mix 3	PCR-Methode:	Mix 4
95°C	15min	95°C	15min
95°C	1 min	95°C	1 min
58°C	1 min	55°C	1 min
	35 cycles		25 cycles
72°C	1 min	72°C	1 min
72°C	8min	72°C	30min
10°C	∞	10°C	∞

---

PCR-Methode:	Mix 5	
95°C	15min	
95°C	70s	
58°C	70s	30 cycles
72°C	90s	
94°C	30s	
53°C	90s	8 cycles
72°C	60s	
72°C	30min	
10°C	∞	