

Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weißtanne (*Abies alba* Mill.)

Von J. B. LARSEN

1 Einleitung

In der heutigen Waldschadensdiskussion nehmen die Krankheitserscheinungen der Weißtanne und die Versuche zur Ursachenforschung eine Sonderstellung ein. Berichte über Tannensterben gab es bereits im 16. Jahrhundert aus Thüringen und Sachsen. Obwohl es nicht möglich ist, die Symptome des damaligen Krankheitsverlaufes mit dem heutigen Tannensterben zu vergleichen und zu überprüfen, ist aus den Beschreibungen der Literatur seit etwa 1850 von Krankheitsbildern die Rede, die auch heute als Symptome des Tannensterbens gelten.

Erklärungsversuche dieser Krankheit sind dementsprechend vielfältig. So werden Faktoren wie Klima (Dürre, Winter- und Spätfrost), Bodeneigenschaften (Stauässe, Nährstoffmangel, Versauerung), Insekten (Tannentrieblaus, Tannentriebwickler), pathogene Pilze (Rotfäule, Halimasch), Bakterien, Viren, Immissionen über Luft (SO_2 , NO_x , O_3) und Boden (Saurer Regen, Schwermetalle) sowie falsche waldbauliche Behandlung zur Hypothesenbildung herangezogen. Wo früher die Versuche zur monokausalen Erklärung überwogen, herrscht heute allgemeine Einigkeit darüber, daß man es mit einem komplexen Zusammenwirken verschiedener Streßfaktoren zu tun hat. Tannensterben wird daher in der Literatur als „Komplexkrankheit“ bezeichnet. Diese Bezeichnung besagt aber im Klartext, daß, obwohl unser Wissen über Symptome und Krankheitsverlauf bereits sehr umfangreich und detailliert ist, die eigentlichen Hintergründe und Ursachen des Tannensterbens weiterhin ungeklärt sind. So schreibt SCHÜTT (1977): „... die über hundert Jahre zurückreichenden Bemühungen zur Lösung des Rätsels Tannensterben sind aber letzten Endes bisher erfolglos verlaufen“.

Die meisten Autoren geben sich mit der „Tatsache“ zufrieden, daß die Weißtanne besonders empfindlich gegenüber Streßfaktoren reagiert im Vergleich zu anderen Baumarten (VINCENT u. KANTOR 1971; LEIBUNDGUT 1974; FINK u. BRAUN 1978 a; MAYER 1979). Diese Einstellung hat sicherlich zu einer gedanklichen Einengung der bisherigen Tannensterbensforschung geführt, und das Interesse ist dementsprechend zunehmend auf die Symptomatik des Tannensterbens konzentriert worden.

Einen Weg zur erweiterten Ursachenforschung bietet meines Erachtens die folgende Fragestellung: Warum reagiert die mitteleuropäische Weißtanne besonders stark auf veränderte Umweltbedingungen; verstärkt heute, aber auch früher, bevor der Mensch als Umweltveränderer unsere Ökosysteme zusätzlich zu belasten begann? Ein solch eher ökologischer als pathologischer Forschungsansatz soll daher die Baumart und nicht ihre Krankheit ins Zentrum setzen; einen Ausgangspunkt dafür bilden neuere Untersuchungen über die Variation der Weißtanne (LARSEN u. SCHAAF 1985; LARSEN 1986), die ein ganz neues Gesamtbild dieser Baumart liefern.

2 Tannensterben

2.1 Symptome

Die Symptome des Tannensterbens umfassen sowohl die Krone als auch die Wurzel. Auffallend für den Beobachter sind die *Degenerationserscheinungen der Krone*. Die Anzahl der Nadeljahre-

gänge ist gering (BERCHTOLD et al. 1981) als Folge einer Verlichtung der Krone von unten nach oben sowie von innen nach außen (LARSEN 1981). *Nadelverfärbungen* sowie Trieb- und Nadelstauungen werden beobachtet (FINK u. BRAUN 1978 a; BERCHTOLD et al. 1981), und morphologische und anatomische Veränderungen der Nadeln kranker Bäume sind dementsprechend nachgewiesen worden (LEIBUNDGUT 1981). Im unteren Stammteil verläuft die Ausbildung von *Wasserreisern* (ROETHER 1979; JAWORSKI 1982).

Parallel dazu erfolgt ein *Rückgang des Zuwachses* sowohl in der Höhe (Storchennestkrone) als auch im Stammdurchmesser. Die Depression des Radialzuwachses setzt oft ein Jahrzehnt früher ein, bevor deutliche Kronenschäden zu sehen sind (BAUCH et al. 1979; WACHTER 1979; BERCHTOLD et al. 1981; ECKSTEIN et al. 1983; HURZELER 1983). Der Zuwachsrückgang zeigt sich dabei am deutlichsten in den basalen Stammabschnitten (KIENNEN u. SCHUCK 1983).

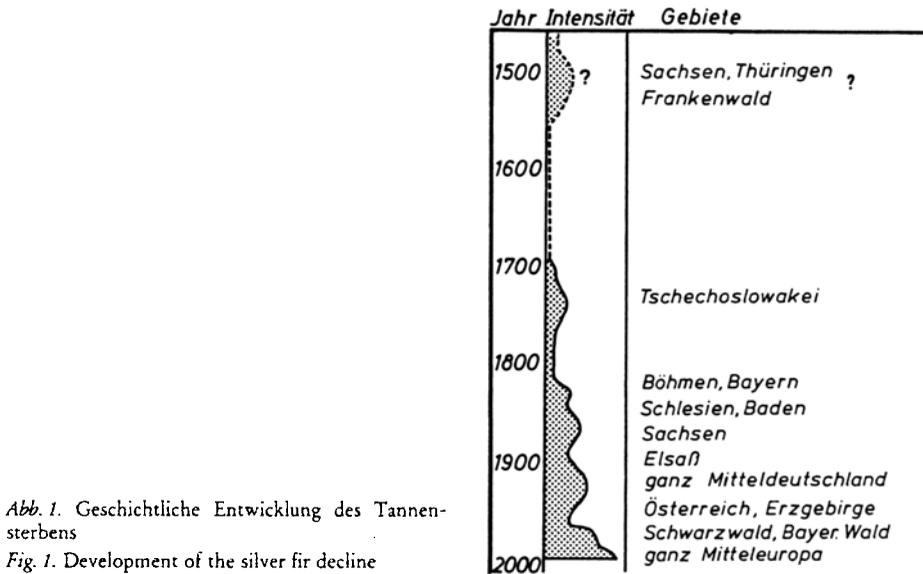
Eines der wichtigsten Krankheitssymptome ist der schon von NEGER (1908) beschriebene *pathologische Naßkern*: ein in den Grobwurzeln und an der Stammbasis unregelmäßig, braunrot-gefärbter Bereich, der meist von einer hellen Trockenzone und einem üblen Geruch gekennzeichnet ist (BAUCH et al. 1979; SCHÜTT 1981 a; SCHUCK 1982). Auch gesunde Tannen haben einen Naßkern, der aber im Gegensatz zum pathologischen regelmäßig rund, kleiner und meist geruchlos ist. Der pathologische Naßkern entwickelt sich aus Wunden des Wurzelsystems und ist stets von Bakterien begleitet (BAUCH et al. 1979; BRILL et al. 1981; LANG 1981; SCHÜTT 1981 a). Es konnte festgestellt werden, daß mit zunehmender Krankheitsentwicklung das Volumen des pathologischen Naßkerns zunimmt (BLÜMEL 1979) und daß dadurch mit einer zunehmenden Störung der Wasserleitfähigkeit des Stammes zu rechnen ist (SCHUCK 1981). Die Abgrenzung des Naßkerns durch Kompartimentbildung ist ein aktiver Prozeß und wird als bedeutsamer Resistenzmechanismus angesehen (SCHÜTT 1981 a; SCHUCK 1982).

Befallene Bäume leiden an krankhaften *Veränderungen des Feinwurzelsystems*: erhöhter Totwurzelanteil (BLASCHKE 1980, 1981 a u. c, 1982; REITER et al. 1983), reduziertes Regenerationsvermögen (BLASCHKE 1981 b) sowie Disharmonie und Verminderung des Mykorrhizabesatzes (BLASCHKE 1980 u. 1981 a u. b). In Verbindung mit Wurzelschäden werden Mykosen und Bakteriosen stets festgestellt. Eine Vielzahl von obligat biotrophen und parasitischen Wurzelpilzen sowie Bakterien sind nachgewiesen worden (SCHÜLER 1982; COURTOIS 1983). Bei den Pilzen scheinen hauptsächlich *Armillaria mellea* (SCHUCK et al. 1980) *Phytophthora* (BLASCHKE 1982) sowie *Heterobasidion annosum* (MORIONDO u. COVASSI 1981) an der Pathogenese beteiligt zu sein. Schäden am Feinwurzelsystem scheinen diesen neueren Untersuchungen nach eine zentrale Rolle in der Entwicklung des Krankheitsverlaufes zu spielen.

Ernährungsphysiologische Unterschiede sind auch nachgewiesen worden. Erkrankte Tannen sind meist durch eine verminderte Calcium- und eine mangelhafte Magnesiumversorgung gekennzeichnet (EVERS 1979; EVERS et al. 1979; BERCHTOLD et al. 1981; BAUCH u. SCHRÖDER 1982; ZECH u. POPP 1983; ZECH 1983). Häufig ist dagegen eine Mangananreicherung der Nadeln kranker Bäume zu beobachten (EVERS 1979 u. 1981; REITER et al. 1983).

2.2. Geschichtliche Entwicklung und heutige Verbreitung

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, hat die Tanne Mitteleuropas eine lange Krankheitsgeschichte. Zusammenstellungen der geschichtlichen Entwicklung des Tannensterbens findet man bei WIEDEMANN (1927), MEYER (1957 a), WACHTER (1978) sowie CRAMER (1984); diese Publikationen haben über 300 Hinweise auf Tannensterben in den Wäldern Mitteleuropas verarbeitet. In Anlehnung an MAYER (1979) ist in Abbildung 1 versucht worden, graphisch einen geschichtlichen Überblick zu geben, indem die Intensität und die Verbreitung des Tannensterbens von 1500 bis heute aufgrund der Literaturhinweise aufgeführt sind. Eine solche Darstellung beinhaltet selbstverständlich ein großes Maß an Unsicherheit, besonders was die Angaben der Intensität betrifft. In diesem Jahrhundert ist ein ständig wachsendes Interesse an dem Zustand der Wälder im Vergleich zu früheren Zeiten zu verzeichnen, und diese Tatsache muß bei einer Literaturoswertung über einen so langen Zeitraum Berücksichtigung finden. So werden



heute sicherlich Krankheitserscheinungen registriert, die in den vergangenen Jahrhunderten nicht gesehen wurden oder keine Niederschrift fanden.

Die Hinweise auf einen Tannenrückgang im Frankenwald, Thüringen und Sachsen Anfang und Mitte des 16. Jahrhunderts sind nicht so genau beschrieben worden, daß sie als gesicherte Hinweise auf das Tannensterben gelten könnten. Erst seit Ende des 17. Anfang des 18. Jahrhunderts häufen sich die Mitteilungen und Beschreibungen der Degenerationserscheinungen so, daß man von Tannensterben im heutigen Sinne sprechen kann.

Seit Anfang des 19. Jahrhunderts ist ein kontinuierlicher Strom von Tannensterbenberichten in der forstlichen Literatur Zentraleuropas zu verzeichnen. Das Tannensterben ist demnach nie völlig erloschen, sondern weist nur Schwankungen in der Intensität und der geographischen Ausbreitung auf. Man kann lediglich von einem Wechsel zwischen Degenerations- und Erholungsphasen sprechen. Seit Ende des vorigen Jahrhunderts ist aber bei gleichbleibender Tendenz zur Schwankung eine starke Zunahme sowohl in der Intensität als auch in der geographischen Ausbreitung des Tannensterbens zu beobachten.

Während die Degenerationserscheinungen früher hauptsächlich ein Problem am Nordrand des Verbreitungsgebietes der Tanne waren, ist das Tannensterben heute über den größten Teil des natürlichen Areals verbreitet. Berichte über Tannensterben in der Neuzeit gibt es aus Polen (SCHÜTT 1978; SIERPINSKI 1981; JAWORSKI 1982), CSSR (KORPEL u. VINS 1973; SCHÜTT 1978; MALEK 1981; KRAMER 1982; KOSUT 1985; KORPEL 1985), Süddeutschland (WACHTER 1979; KÖNIG 1979; WAGNER 1981; SEITSCHKEK 1981; SCHRÖTER 1981 sowie 1983 a, b), Österreich (SCHÜTT 1978) und der Schweiz (LEIBUNDGUT 1974; HURZELER 1983; SCHWEINGRUBER et al. 1983). Aus Frankreich wird über Tannensterben im Jura, in den Vogesen und in der Normandie gemeldet (SCHÜTT 1978); aus dem Zentralmassiv und den Pyrenäen liegen keine Meldungen über den Gesundheitszustand der Tanne vor. Berichte über Tannensterben kommen aus Nord- und Mittelitalien (SCHÜTT 1978; MORIONDO u. COVASSI 1981). Das Tannenvorkommen in Süditalien/Calabrien ist aber durch Beobachtungen des Verfassers sowie nach KRAMER (1984) völlig frei vom Tannensterben. Auch die Tanne Korsikas zeigt keine Symptome (MAYER u. KLEINE 1984). Im Südosten des Verbreitungsgebietes ist eine Abnahme des Tannensterbens in Richtung Süden zu verzeichnen: Während KRAMER (1982) vom Tannensterben in den Nordkarpaten berichtet, werden die Tannenbestände der Ost- und Südkarpaten als weitgehend gesund eingestuft (VINCENT u. KANTOR 1971; ENESCU 1985). Dementsprechend ist Tannensterben in Nord-

jugoslawien (Serbien, Kroatien) verbreitet, während die südjugoslawischen Tannenbestände (Mazedonien) durch gute Gesundheit und Vitalität gekennzeichnet sind (BRINAR 1973; KRAMER 1982; HORVAT-MAROLT u. KRAMER 1982; HORVAT-MAROLT 1985). Auch in Bulgarien ist Tannensterben ein unbekanntes Phänomen (DOBRINOV u. GAGOV 1985; KRAMER 1985). Die Abbildung 2 stellt das natürliche Verbreitungsgebiet der Tanne sowie die heutige Verbreitung des Tannensterbens graphisch dar.

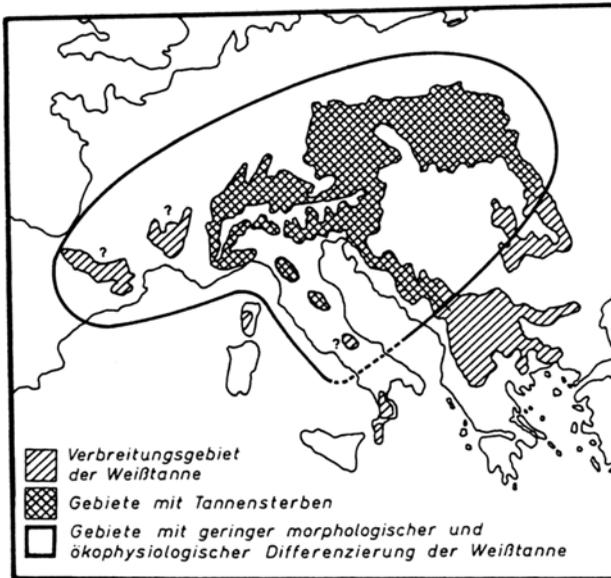


Abb. 2. Geographischer Zusammenhang zwischen Verbreitung des Tannensterbens und Provenienzvariation der Tanne

Fig. 2. Geographical relationship between the distribution of decline and provenance variation in silver fir

Außerhalb des natürlichen Areals der Tanne tritt Tannensterben in Nordwestdeutschland (KRAMER 1982) und Dänemark (LARSEN 1981) auf. Im Gegensatz dazu wird über eine gute Gesundheit der Tanne des Baltikums berichtet (BALUT 1985; GUNIA 1985). Tannenbestände an der Westküste Süd- und Mittelnorwegens zeigen auch eine erstaunliche Vitalität und keine Symptome des Tannensterbens (OPSAHL 1954; NEDKVITNE 1966; HAVERAAEN 1984, pers. Mitt.).

2.3 Bisherige Hypothesen

In der gesamten Palette der Hypothesen zum Tannensterben nehmen die *Witterungseinflüsse* den größten Raum ein. Seit Anfang der Ursachenforschung um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ist wiederholt auf warm-trockene Witterung als auslösender Faktor hingewiesen worden. In der neueren Literatur werden Trockenheitseinwirkungen u. a. von EVERS et al. (1979), WACHTER (1979), LEIBUNDGUT (1981), CRAMER (1984), CRAMER und CRAMER-MIDDENDORF (1984) sowie WEGMANN (1984) zur Hypothesenbildung herangezogen. Dementsprechend vermutet LARSEN (1981) einen Zusammenhang zwischen Trockenresistenz und Resistenz gegenüber Tannensterben verschiedener Herkünfte der Tanne. ECKSTEIN et al. (1983) schließen jedoch aufgrund von Jahrringmessungen Trockenjahre als krankheitsauslösend aus. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen Trockenheit und Tannensterben zu bestehen scheint; als alleinige Ursache des Tannensterbens können Dürrejahre aber nicht gelten. Auch Frost und Temperaturstürze sind als krankheitsverursachend benannt worden (MEYER 1957 b; SIERPINSKI 1981; CRAMER u. CRAMER-MIDDENDORF 1984; WEGMANN 1981). Von WACHTER (1979) und LEIBUNDGUT (1981) wird auf hohe Wintertemperaturen als möglicher mitverantwortlicher Faktor des Tannensterbens hingewiesen. Witterungseinflüsse

in Form von warm-trockenen Jahren gehen in die ökosystemare Hypothese des Tannensterbens von ULRICH (1981) als versauerungsschubauslösend indirekt ein.

Über die mögliche Beteiligung anthropogener Luftverschmutzung am Tannensterben ist seit Anfang des Jahrhunderts diskutiert worden (NEGER 1908; FUNK 1924). In der letzten Zeit ist diese *Immissionshypothese* verstärkt aufgegriffen und ausgebaut worden. So wird die Tanne als empfindlichste einheimische Baumart gegen SO_2 -Immissionen angesehen (WENTZEL 1980), und eine Reihe von Autoren weisen auf die gasförmigen Schadstoffe (SO_2 , NO_x sowie Photooxidantien) als Hauptursache des Tannensterbens hin (WENTZEL 1980 u. 1985; ROETHER 1979; KRAMER 1982; MIES u. ZÖTTL 1982; SCHÖPFER u. HRADETZKY 1984). Durch die meist sehr geringe Schadstoffanreicherung in den Assimilationsorganen kranker Bäume kann nach SCHÖNBORN und WEBER (1981) sowie BERCHTOLD et al. (1981) das Tannensterben nicht allein durch SO_2 -Immissionen erklärt werden. Sublethale SO_2 -Konzentrationen können aber vielleicht die Frost- und Trockenresistenz der Tanne herabsetzen und so indirekt von Bedeutung sein (SCHÖNBORN u. WEBER 1981; MITSCHERLICH 1983). Eine Abnahme der Trockenresistenz nach SO_2 -Begasung ist dementsprechend unter Laborbedingungen nachgewiesen worden (LARSEN, unveröffentlicht). Die vorher erwähnte ökosystemare Hypothese von ULRICH (1981) macht die zunehmende Bodenversauerung durch die sauren Niederschläge als auslösender Faktor verantwortlich. Demnach lösen die durch die Versauerung freiwerdenden Al-Ionen Wurzelschäden aus; die geschädigten Wurzeln stellen die Eingangspforten für die den Naßkern auslösenden Bakterien dar (siehe auch MATZNER et al. 1985). Die Gültigkeit dieser Al-Toxizität-Hypothese werden jedoch von mehreren Autoren bezweifelt (EVERS 1981; BERCHTOLD et al. 1981; BAUCH u. SCHRÖDER 1982; REITER et al. 1983). Die auf bestimmten Standorten durch die Bodenversauerung verschlechterte Mg-Versorgung scheint auch eine Rolle beim Tannensterben zu spielen (BERCHTOLD et al. 1981; ZECH u. POPP 1983); dementsprechend wird von einer Revitalisierung nach einer Mg-Düngung erkrankter Tannenbestände im Frankenwald berichtet (ZECH 1983).

Angesichts der geographischen Verbreitung und zeitlichen Variation des Tannensterbens, das eher als eine Folge von Explosionen, die periodisch mehr oder weniger in ganz Mitteleuropa gleichzeitig ausbrechen (MALEK 1981), sind *Epidemie-Hypothesen* des Tannensterbens aufgestellt worden. So schreiben FINK und BRAUN (1978 a und b) die epidemische Erkrankung der Weißtanne einem noch unbekanntem biotischen Pathogen zu und formulieren eine Virose-Hypothese. Auch von KANDLER (1985) und NIENHAUS (1985) wird auf die Möglichkeiten einer Erkrankung durch Viren und andere primitive Mikroorganismen hingewiesen. Bisher fehlt aber jeder Nachweis solcher pathogenen Mikroorganismen im Zusammenhang mit dem Tannensterben.

Wiederholt wird in der Literatur auf die Bedeutung der *waldbaulichen Behandlung* der Tanne als krankheitsauslösend aufmerksam gemacht. Nach KORPEL und VINS (1973) stellt die Mißachtung der Ökologie der Tanne eine große Gefahr für diese Baumart dar. Übermäßige Durchlichtung (SIERPINSKI 1981) sowie mangelhafte Durchforstung (NEGER 1908; MEYER 1957 a; KONOPKA 1985) wirkt beides krankheitsfördernd. Nach KOSUT (1985) entwickelt sich das Tannensterben nur langsam und immer einzelbaumweise im Naturwald, während es im Wirtschaftswald schnell, intensiv im Sinne einer Kalamität verläuft. Über die Bedeutung des Waldbaus besteht aber auch kein Konsens: Nach LEIBUNDGUT (1981) lassen die Ursachen des Tannensterbens sich nicht durch der Tanne entsprechende Waldbauverfahren ausschalten, und „viele Demonstrationsbeispiele der hohen Schule der Waldbaukunst sind durch die Walderkrankung teilweise existentiell bedroht“ (SCHÖPFER u. HRADETZKY 1984). Obwohl von mehreren Autoren die Beteiligung von Tannentrieblaus und -triebwickler hervorgehoben wird (KORPEL u. VINS 1983; SIERPINSKI 1981), können nach EICHHORN (1981) Insekten nicht die primäre Ursache des Tannensterbens sein. Tierische Schaderreger treten nach KÖNIG (1979) meist erst in der Endphase der Erkrankung stärker in Erscheinung.

Die vielen Versuche zur monokausalen Erklärung des Tannensterbens haben jedoch zu keinen befriedigenden Ergebnissen geführt. Die meisten Hypothesen gehen daher heute davon aus, daß das Tannensterben durch ein komplexes Zusammenwirken verschiedener Stressoren

zustandekommt. Jede Umweltbelastung natürlichen oder anthropogenen Ursprungs kann deswegen für eine Ursachendiagnose einbezogen werden. Das Tannensterben wird als *Komplexkrankheit oder Kettenkrankheit* bezeichnet (SCHÜTT 1977; MAYER 1979; SIERPINSKI 1981; COURTOIS 1983). Alle Schadeinwirkungen lösen früher oder später eine Mykose in den Wurzeln aus (COURTOIS 1983); auch BLASCHKE (1980), ULRICH (1981) sowie SCHÜTT (1981 c) nehmen an, daß Schäden im Feinwurzelbereich ganz vorn in der Kette des Schadensablaufs stehen (darunter sind nach MEYER [1985] auch Störungen der Mykorrhiza-Symbiose zu sehen). Schäden und Störungen führen zu erschwerter Wasser- und Nährstoffaufnahme und zur Ausbildung eines pathologischen Naßkerns. Eine Störung der Wasserversorgung folgt (LEIBUNDGUT 1981; SCHÜTT 1981 b und c; MITSCHERLICH 1983), und der Baum befindet sich dann in der Verfall-Spirale einer Abbaukrankheit nach MANION (1981). Die Frage nach den auslösenden Ursachen des Tannensterbens bleibt aber vorerst unbeantwortet (SCHÜTT 1981 b). Gerade diese zentrale Frage soll durch eine Analyse und Diskussion der Ökologie und der Genökologie der Tanne hier Beantwortung finden.

3 Ökologie und Genökologie der Tanne

3.1 Ökologische Besonderheiten

In der waldbaulichen Literatur Mitteleuropas wird die Tanne als unentbehrlicher ökologischer und bestandesstruktureller Stabilisator des Gebirgswaldes angesehen (MAYER 1979). Trotz dieser ökologischen Vorzüge weist die Tanne im natürlichen Verbreitungsgebiet außer dem Tannensterben eine Reihe von Besonderheiten auf, die die Bewirtschaftung dieser Baumart sehr schwierig macht. Schon DENGLER (1912) weist auf den im Vergleich zur Fichte viel engeren Spielraum der Temperatursprüche der Tanne hin, und auch MEYER (1979) bestätigt der Tanne eine geringe ökologische Amplitude und eine relativ geringe Milieuanpassungsfähigkeit. Diese geringe Anpassungsfähigkeit der mitteleuropäischen Tanne wird von LARSEN (1981) besonders hervorgehoben; dabei konnte selbst nach drei Generationen Weißtannenbau in Dänemark keine Anpassung des ursprünglich eingeführten Materials durch intensive waldbauliche Behandlung festgestellt werden.

Diese geringe ökologische Amplitude und fehlende Anpassungsfähigkeit hat dazu geführt, daß die Weißtanne als „Mimose“ unter den Baumarten bei den Waldbauern bekannt ist (VINCENT u. KANTOR 1971; LEIBUNDGUT 1974; FINK u. BRAUN 1978 a; WACHTER 1979; WENTZEL 1980); bereits WIEDEMANN (1927) bezeichnet die Tanne als die unzuverlässigste von unseren Baumarten. Interessant ist es aber auch, daß, während die Tanne in ganz Mitteleuropa waldbaulich sehr problematisch ist, sie weit außerhalb des natürlichen Areals an der Westküste Norwegens hoch bis zum 66. Breitengrad eine erstaunliche Vitalität und Wuchskraft aufweist und ist dort durch eine reichliche Verjüngung gekennzeichnet (OPSAHL 1954; LØFTING 1959; EGGLI 1961; NEDKVITNE 1966; HAVERAAEN 1984, pers. Mitt.). Es scheint fast so, daß die Tanne weit im Norden ein ökologisches Optimum gefunden hat. Auch die guten Erfahrungen mit dem Tannenbau der küstennahen Gebiete Nordeuropas gehören in dieses Bild hinein (OPPERMANN 1915; GERLACH-PARSOW 1934; SCHMIDT 1951; RÖHRIG 1954; OLBERG u. RÖHRIG 1955; LØFTING 1959; LINES 1960; HENRIKSEN 1971; KRAMER 1979; BALUT 1985; GUNIA 1985).

3.2 Variation der Tanne

Die ersten Provenienzversuche der Tanne wurden von ENGLER (1905) in der Schweiz mit einheimischen Herkunftsorten durchgeführt; dabei konnten keine wesentlichen herkunftsbedingten Unterschiede im Wachstum, Frostresistenz und Austriebsverhalten festgestellt werden. Fast alle späteren Publikationen über die Variation der Tanne weisen auf die im Vergleich zu anderen Baumarten erstaunlich geringe Provenienzvariation hin (LØFTING 1954; MEYER 1957 a; HUBER u. KOHN 1963; ARBEZ 1969; MARCET 1971 u. 1972; VINCENT u. KANTOR 1971; GUNIA et al.

1972; KRAL 1980 a u. b; KORPEL u. PAULE 1984; KRAL u. MAYER 1985; ENESCU 1985; PAULE et al. 1985). Dadurch ist allmählich die Überzeugung erlangt, daß die Gleichförmigkeit ein Charakteristikum der Tanne ist. Mit den Untersuchungen von LARSEN und SCHAAF (1985) sowie LARSEN (1986) ist ein ganz neues Gesamtbild der Weißtanne entstanden; die geringe Variabilität und morphologische Gleichförmigkeit kennzeichnet demnach nur die mittel- und westeuropäische Tanne. Die Tanne Calabriens (Süditalien) weist dagegen eine ungeheure Variation auf; eine Variation, die durch die geographische Lage des Herkunftsortes weitgehend zu erklären ist und auf eine ausgeprägt ökologische Anpassungsfähigkeit hinweist (LARSEN 1986, siehe dabei besonders die Abbildungen 2, 4 und 5). Daß die Anpassungsfähigkeit weit über die Grenzen Calabriens reicht, zeigen die hervorragende Massenleistung und Stabilität calabrischer Provenienzen in Norditalien (PAVARI 1951) und Dänemark (LØFTING 1977; LARSEN 1981). Eine große Individualvariation der calabrischen Tanne ist entsprechend von GIANNINI (1973) und LØFTING (1977) in Provenienzversuchen beobachtet worden, und NITZELIUS (1968) sowie KRAMER (1984) berichten über die große morphologische Differenzierung der Tanne in Calabrien. Die Grenze zwischen der sehr variablen calabrischen Tanne und der gleichförmigen Tanne Mitteleuropas scheint nach LARSEN (1986) durch Mittelitalien zu laufen.

Auch im Südosten des Areals weist LARSEN (1986) eine zunehmende Variabilität der Tanne Richtung Süden nach. In Jugoslawien ist vom Norden (Serbien, Kroatien) nach Süden (Ostmontenegro, Mazedonien) eine Zunahme der Variabilität und Vitalität nachgewiesen (HORVAT-MAROLT u. KRAMER 1982; HORVAT-MAROLT 1985; KRAMER 1985); und DOBRINOV und GAGOV (1985) berichten über die große Variation der Tanne Bulgariens. Entsprechend der Zunahme der Variation ist auch ein Zuwachs der ökologischen Amplitude zu verzeichnen; so liegt der Tannenhöhengürtel in Nordjugoslawien zwischen 800 und 1200 m über NN, während er in Südjugoslawien eine Ausdehnung zwischen 800 und 1200 m ü. NN hat (HORVAT-MAROLT 1985). Daß auch im Südosten des Areals eine gewisse Anpassungsfähigkeit der Tanne zu verzeichnen ist, wird durch die relativ guten Erfahrungen mit zwei Provenienzen aus diesem Gebiet in dänischen Provenienzversuchen belegt (LARSEN 1981).

3.3 Resistenzunterschiede gegenüber Tannensterben

Eine Reihe von Untersuchungen zur Ursachenforschung des Tannensterbens befaßt sich mit Vergleichen zwischen phänotypisch kranken und gesunden Bäumen gleicher Standorte. Die Aussagefähigkeit solcher Untersuchungen ist jedoch begrenzt, da es nicht möglich ist festzustellen, ob die beobachteten Unterschiede genetisch, standörtlich oder zufällig sind. Weiterhin ist es meist nicht möglich, zwischen primären und sekundären Stressoren zu unterscheiden.

Erst die Ergebnisse von LARSEN (1981), die die ertragskundliche und gesundheitliche Entwicklung verschiedener Tannenprovenienzen über einen Zeitraum von 45 Jahren in zwei Provenienzversuchen in Dänemark darstellen, geben Hinweise darauf, daß provenienzbedingte Unterschiede in der Anfälligkeit gegenüber Tannensterben existieren. Dabei sind die Provenienzen aus Calabrien (Süditalien) und aus Südjugoslawien (Mazedonien) durch völlig gesunde Bäume mit tiefen und dicht benadelten Kronen gekennzeichnet, während alle Provenienzen aus dem zentralen und westlichen Teil des Verbreitungsgebietes (CSSR, BRD, Schweiz, Norditalien, Österreich und Frankreich) vom Erscheinungsbild des Tannensterbens geprägt sind; eine Zwischenstellung in bezug auf Gesundheit nimmt dabei eine Provenienz aus den Nordkarpaten Rumäniens ein (siehe Photos bei LARSEN 1981).

Der im Jahre 1925 in Vallombrosa bei Firenze/Italien angelegte Provenienzversuch (siehe PAVARI 1951), der neben 13 mittel- und norditalienischen sowie sechs zentraleuropäischen Provenienzen auch eine Provenienz aus Calabrien enthält, wurde im Sommer 1984 vom Verfasser besucht, um den gesundheitlichen Zustand zu begutachten. Dabei konnte ein den dänischen Versuchen entsprechendes Bild festgestellt werden. Die calabrische Provenienz war durch eine viel dichtere Benadelung und tiefere Kronen gekennzeichnet gegenüber allen übrigen Provenienzen, die mäßige bis starke Nadelverluste von unten nach oben und von innen nach außen

aufwiesen. Selbst die örtliche Provenienz Vallombrosa zeigte gegenüber der calabrischen Herkunft deutliche Vitalitätsverluste.

Obwohl diese Ergebnisse nur durch Beobachtungen in drei Provenienzversuchen ermittelt sind, kann wegen der Einheitlichkeit in Kombination mit der großen geographischen Breite der Versuche (Dänemark, Norditalien) eine höhere Resistenz oder geringere Anfälligkeit der calabrischen Tanne gegenüber Tannensterben im Vergleich zur mitteleuropäischen Tanne angenommen werden.

4 Hypothese und Diskussion

Die Tatsache, daß die geographische Verbreitung des Tannensterbens weitgehend mit dem Gebiet übereinstimmt, in dem die Tanne kaum Variation aufweist und durch eine geringe ökologische Amplitude gekennzeichnet ist (siehe Abb. 2), führt zu der Annahme, daß *der Hintergrund des Tannensterbens auf eine ungenügende genetische Variation und daher fehlende Anpassungsfähigkeit zurückzuführen ist*. Diese Hypothese wird dadurch unterstützt, daß die Tanne aus Gebieten, die eine große Variation dieser Baumart aufweisen (Calabrien, Südjugoslawien, Bulgarien) nicht nur in ihrer Heimat, sondern auch beim künstlichen Anbau in Gebieten mit Tannensterben eine überragende Gesundheit zeigt.

Die Ursachen für das festgestellte geographische Variationsmuster der Tanne und damit auch für die angenommene genetische Einengung müssen in dem Refugialverhalten während der letzten Eiszeit und der Rückwanderungsgeschichte demnach zu suchen sein. Man nimmt heute an, daß die Tanne die letzte Vereisung in Süd- und Mittelitalien überdauert hat. Ein früher oft vermutetes Refugium in den Pyrenäen ist bisher noch nicht nachgewiesen und scheint wegen der Einheitlichkeit der west- und mitteleuropäischen Tannenprovenienzen (LARSEN 1981, 1985) eher unwahrscheinlich. Das von BOTTEMA (1974) durch Pollenuntersuchungen festgestellte Tannenrefugium Nordgriechenlands ist eher *Abies cephalonica* zuzuschreiben und nicht wie oft in der Literatur angenommen *Abies alba*. Pollen von den beiden Arten sind nicht zu unterscheiden (EISENHUT 1961; BEUG, pers. Mitt.), und BOTTEMA (1974) erwähnt bei seinen Untersuchungen nur die Gattung *Abies*. Nachgewiesene Refugien der *Abies alba* während der letzten Kaltzeit befanden sich demnach in Mittel- und Süditalien; am besten belegt ist das von GRÜGER (1977) erwähnte Refugium in Südcabrien (Canolo Nuovo, 900 m ü. NN), und auch ein Refugium bei den Pontinischen Sümpfen südlich von Rom ist nachgewiesen worden (TONGIORGI 1936).

Die Rückwanderung ist dann seit Ende der Eiszeit vor etwa 12 000 Jahren durch den Apennin und die Alpen bis in die Gebirgsregionen Ost-, Zentral- und Westeuropas erfolgt (LANGER 1963; ZOLLER 1974; KRAL 1974, 1979, 1980 a u. b).

Entgegen früherer Annahmen war Südeuropa den neuesten Kenntnissen nach während der Eiszeit wegen Trockenheit weitgehend baumlos (FRENZEL 1968; BEUG 1975 u. 1977). Die Refugien unserer Baumarten bestanden daher nicht aus großen zusammenhängenden Waldgebieten, sondern eher aus vereinzelter Bäumen, Baumgruppen und Waldinseln, die als isolierte Reste einer ehemals zonalen Waldvegetation aufzufassen sind (BEUG 1977). Wir müssen daher annehmen, daß mehrere voneinander geographisch getrennte Tannenrefugien am Ende der letzten Vereisung in Süd- und Mittelitalien vorhanden waren. Nach GRÜGER (1977) hatte Calabrien während der Eiszeit von allen Orten im Mittelmeergebiet die höchsten Niederschläge und damit die besten Bedingungen für Baumwuchs. Die plötzlichen Klimaverschlechterungen, die die ältere und jüngere Tundrazzeit mit sich brachte, hatte die Tanne Calabriens unter Beibehaltung ihrer vollen genetischen Variation durchstehen können; erstens wegen der allgemein günstigeren klimatischen Bedingungen dort, zweitens wegen der nur wenige Kilometer vom Meer entfernten fast 2000 m hohen Gebirge, die bei kurzfristigen Klimaveränderungen sehr schnelle Wanderungen in klimatisch jeweils günstigere Zonen ermöglichten. So wäre die große Variabilität der calabrischen Tanne, die in ihrer genetischen Vielfalt und Anpassungsfähigkeit eher der Weißtanne Europas vor der letzten Vereisung entspricht, zu erklären. Die Refugial-

population, die die Rückwanderung durch den Apennin nach Mitteleuropa vollzog, müßte der Hypothese nach nördlich von Calabrien gelegen haben. Sie konnte sich wegen der ausgeprägten Trockenheit nur unter besonders günstigen Bodenverhältnissen (gute Wasserversorgung) behaupten und wäre eher als stationär zu betrachten. Während der vorher erwähnten Klimaverschlechterungen am Ende der Eiszeit (Spätwürm) konnte sie nicht „ausweichen“ und eine starke einseitige Selektion und damit verbundene Einengung der genetischen Vielfalt wäre anzunehmen. Dabei könnte eine Verringerung der Refugialpopulation auf wenige Individuen mit darauffolgender Möglichkeit zur genetischen Drift vermutet werden. Die gefundene sehr geringe Variation und die Tatsache, daß die Tanne nördlich von Calabrien sich seit der Eiszeit nur wenig ausdifferenziert hat, deutet auf eine solche primäre Selektion und Einengung der Refugialpopulation hin.

Durch die Selektion wäre die Refugialpopulation so stark eingengt und spezialisiert worden, daß sie nicht die notwendig genetische Vielfalt (Flexibilität) hatte, um sich an die zeitliche und räumliche Umweltheterogenität des nacheiszeitlichen Mitteleuropas anzupassen. Die in Kapitel 3.1 erwähnte erstaunliche Vitalität angepflanzter Tannen an der Westküste Mittelnorwegens, über 1500 km nördlich der Nordgrenze der natürlichen Verbreitung, könnte einen Hinweis darauf geben, daß dort oben die mitteleuropäische Tanne erst richtig zur Entfaltung kommt, weil sie eben schon am Anfang der Rückwanderung auf ähnliche klimatische Verhältnisse spezialisiert war.

Eine solche im gesamten mitteleuropäischen Raum nicht angepaßte und nicht anpassungsfähige Baumart muß daher zwangsläufig mit Degenerationserscheinungen – sprich Tannensterben – reagieren, sobald eine oder mehrere Umweltfaktoren sich stark verändern wie zum Beispiel Klima, waldbauliche Behandlung, chemischer Bodenzustand, Immissionsbelastung.

Die größere Variabilität und Anpassungsfähigkeit der südosteuropäischen Tanne, die offensichtlich auch mit einer höheren Widerstandskraft gegenüber Tannensterben verbunden ist, wäre durch die introgressive Hybridisierung mit *Abies cephalonica* zu erklären. In diesem Gebiet zwischen Südgrenze der *Abies alba* und Nordgrenze der *Abies cephalonica* (Bulgarien, Südjugoslawien und Nordgriechenland) sind alle Übergangsformen der beiden Arten (*Abies borisii regis*) zu finden (MATTFELD 1925 u. 1930; MAYER 1981; HORVAT-MAROLT 1985; GAGOV 1985), und gerade diesen Hybriden wird eine hohe Variabilität und Vitalität bescheinigt (HORVAT-MAROLT u. KRAMER 1982; KRAMER 1984; GAGOV 1985 sowie GAUDLITZ 1985). Darauf, daß der Einfluß der *Abies cephalonica* weiter im Norden als bisher vermutet zu erwarten ist, deuten die von ENESCU (1985) an rumänischen Tannen festgestellten, für die *Abies cephalonica* typischen einzelnen Stomatareihen der Nadeloberseite, hin. Die Hybridisierung zwischen der eingengten *Abies alba* und der *Abies cephalonica* bewirkt eine kräftige Erhöhung der genetischen Vielfalt, und mit nach Norden abnehmendem Einfluß der *Abies cephalonica* nimmt das Tannensterben dementsprechend durch Jugoslawien und Rumänien zu. So wäre auch in diesem Teil der Tannenverbreitung das Tannensterben durch Unterschiede in der genetischen Variation zu erklären.

Der Grund, warum die sehr konkurrenzfähige calabrische Tanne nach der Eiszeit nicht nach Norden gewandert ist und die Besiedlung der gesamten mittel- und osteuropäischen Gebirgsregionen einer eingengten und hochspezialisierten nördlicher gelegenen Refugialpopulation überließ, ist in der Topographie Süditaliens zu suchen: Zwischen den südlichen Abruzzen und Calabrien bildet der Apennin keine zusammenhängende Gebirgskette, auf der eine nacheiszeitliche Rückwanderung möglich gewesen wäre. Mit der ausklingenden Würmkaltzeit wurde die calabrische Tanne in die Gebirge Süditaliens verdrängt und blieb dort bis heute isoliert; während die Tanne des nördlicheren Refugiums durch den Apennin freie Bahn für die Wiederbesiedlung Mitteleuropas hatte. Daß diese spezialisierte und wenig konkurrenzfähige Refugialpopulation eine so relativ große Verbreitung gewinnen konnte, liegt sicherlich in der Tatsache, daß die dort von der Tanne belegte ökologische Nische von keiner anderen Nadelbaumart beansprucht wird.

Diese Hypothese des ursächlichen Hintergrundes für das Tannensterben vereinbart die mei-

sten bisherigen Erklärungsversuche dieser Komplexkrankheit und bietet zusätzlich eine Erklärung dafür, weshalb die Tanne bei den Waldbauern als „Mimose“ unter unseren Baumarten bezeichnet wird. Folglich wird auch eine Erklärung dafür gegeben, warum die Tanne Mitteleuropas als erste Baumart auf die zunehmende Belastung der Umwelt durch unsere Industriegesellschaft reagiert und seit über 100 Jahren als „Bioindikator“ für Luftverschmutzung im Walde betrachtet wird.

Um diese Theorie des Tannensterbens in das Konzept einer Abbaukrankheit nach MANION (1981) einzuordnen, ist die postulierte genetische Einengung und daher fehlende Flexibilität und Anpassungsfähigkeit als zugrundeliegender, stets vorhandener „prädisponierender Stressor“ zu betrachten, der die Tanne a priori für jeden „auslösenden Stressor“ sensibilisiert.

Abschließend muß betont werden, daß diese Hypothese aufgrund der ersten Ergebnisse eines umfangreichen Untersuchungsprogramms aufgestellt worden ist. Weitere Untersuchungen über die geographische Variation der Tanne sowie gezielte Versuche zur Hypothesenprüfung laufen bereits; deren Ergebnisse werden entscheidend sein für die Aufrechterhaltung bzw. den Weiterausbau der hier skizzierten Hypothese zur Klärung des Tannensterbens.

5 Aspekte für die Tannenwirtschaft

Diese Erklärung des Tannensterbens stellt die Tannenwirtschaft Mitteleuropas vor eine in der Tat ganz neue Fragestellung: Können die Probleme der Tanne durch den Anbau calabrischer Provenienzen vermindert werden und wie sollte man in der Praxis vorgehen? Bevor im größeren Umfang damit angefangen wird, Tannensaatgut aus Calabrien zu importieren, müßte sichergestellt werden, daß das Material über eine ausreichende Winterfrosthärte verfügt. Nach LARSEN (1986) werden calabrische Provenienzen unterhalb etwa 1400 m NN in Zentral- und Westeuropa kaum Verwendung finden wegen einer zu geringen Winterfrosthärte. Hochlagenherkünfte (oberhalb etwa 1500 m ü. NN) dürften aber in der Winterfrosthärte kaum der westeuropäischen Tanne nachstehen. Vorsicht ist aber geboten, und die Frage der Frosthärte bedarf einer weiteren Überprüfung in Feldversuchen. Bedenken können auch geäußert werden bezüglich einer möglichen unzureichenden Schattentoleranz der calabrischen Tanne. Untersuchungen von GIANNINI (1973) sowie MAGNUSSEN (1980) deuten jedoch darauf hin, daß sich die calabrische und die mitteleuropäische Tanne in dieser wichtigen ökologischen Eigenschaft nicht unterscheiden. Eine weitere wichtige Voraussetzung ist eine zuverlässige Beerntung der geeigneten Bestände in Calabrien.

Beim Tannenbau außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes ist die Frage nach geeigneten Herkünften stets aktuell gewesen. Die guten Erfahrungen mit der Tanne Calabriens in Provenienzversuchen (LARSEN 1981) haben dazu geführt, daß Herkünfte aus diesem Gebiet für den Anbau in Dänemark besonders empfohlen und verwendet werden (LARSEN 1983). Ähnliche Überlegungen zur Provenienzwahl werden auch in Nordwestdeutschland angestellt.

Die Frage nach der Einbürgerung der calabrischen Tanne innerhalb der natürlichen Tannenverbreitung in Mitteleuropa ist etwas komplexer. Weil die Tanne hier hauptsächlich natürlich verjüngt wird, ist eine freie Wahl der Herkunft meist nicht möglich. Ein eher konservatives Verhalten bei der Provenienzwahl in diesen naturnahen Wirtschaftsformen ist sicherlich geboten. Um die möglichen Vorteile der calabrischen Tanne zu nutzen, ohne dabei ein zu großes Risiko einzugehen, könnte folgendes Modellverfahren versucht werden: In der Verjüngungsphase sollte ein gewisser Prozentsatz (etwa 20 %) calabrischer Tannen mit eingebracht werden sowohl in künstlich angelegten Kulturen als auch durch Einpflanzung in Naturverjüngungen. Die weitere Entwicklung und Selektion sollten dann der Natur (Klima, Pathogene) und dem Forstmann (Wuchsverhalten, Qualität) überlassen werden. Erweist sich die calabrische Tanne auf den betreffenden Standorten auf Dauer gesundheitlich und entwicklungsmäßig als überlegen, wird sie am Endbestand und so auch bei der Verjüngung entsprechend beteiligt sein und damit nach einer Feldprüfung über die gesamte Umtriebszeit ihre besser angepaßten Erbeigen-

schaften weiterführen. Die heimische Tanne würde dabei in dem Umfang erhalten bleiben, in dem sie sich in der Konkurrenz mit der calabrischen Tanne behaupten könnte. Ein solch „naturgemäßes“ Verfahren ist wenig kostenaufwendig, beinhaltet kaum Risiken und würde, falls die calabrische Tanne sich bewährt, durch ein einmaliges Eingreifen eine dauerhafte Abhilfe bringen.

Zusammenfassung

Nach einer Darstellung des aktuellen Wissenstandes über das Tannensterben wird geschlußfolgert, daß die eigentlichen Hintergründe und Ursachen dieser Komplexkrankheit weiterhin ungeklärt sind.

Ausgehend von neueren Untersuchungen zur Analyse der Provenienzvariation der Tanne (LARSEN 1986), festgestellten Provenienzunterschieden im Tannensterben (LARSEN 1981) sowie der heutigen Verbreitung des Tannensterbens und ökologischer Besonderheiten der Tanne werden folgende Feststellungen gemacht: 1. Die geographische Verbreitung des Tannensterbens stimmt weitgehend mit dem Gebiet überein, in dem die Tanne kaum eine Provenienzvariation aufweist und durch eine geringe ökologische Amplitude gekennzeichnet ist. 2. Dagegen zeigt die Tanne aus Gebieten, die eine große Variation dieser Baumart aufweisen (Calabrien, Südjugoslawien, Bulgarien), nicht nur in ihrer Heimat, sondern auch beim künstlichen Anbau in Gebieten mit Tannensterben eine überragende Gesundheit und Anpassungsfähigkeit.

Dies führt zu der Hypothese, daß der Hintergrund des Tannensterbens auf eine ungenügende genetische Variation und daher fehlende Anpassungsfähigkeit zurückzuführen ist.

Die Ursache dieser fehlenden Variation und Anpassungsfähigkeit der Tanne wird diskutiert und in einer starken Selektion und genetischer Einengung der Refugialpopulation vor oder am Anfang der Rückwanderung am Ende der letzten Eiszeit gesehen.

In Anlehnung an MANION (1981) ist die postulierte genetische Einengung und daher fehlende ökologische Flexibilität der mitteleuropäischen Tanne als zugrundeliegender „prädisponierender Stressor“ zu betrachten, der die Tanne a priori für jeden „auslösenden Stressor“ sensibilisiert.

Abschließend werden Möglichkeiten, Probleme und Vorgehensweisen zur Einbringung der calabrischen Tanne in die Forstwirtschaft Mitteleuropas diskutiert.

Summary

Silver fir decline:

*A new hypothesis concerning this complex decline syndrome in *Abies alba* (Mill.)*

The present knowledge and concepts concerning the decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) are reviewed. Although many contributing factors are pointed out, there is no answer yet to the question on its real background and causes.

The paper deals with this central question; and, by comparing ecology and geographic variation of the species with the distribution and variation by provenances in the dieback, two main conclusions are drawn: 1. The geographic distribution of dieback is closely related to that part of the natural range where the species is characterized by almost no variation between provenances and a small ecological adaptability. 2. In contrast no signs of dieback are reported from regions where silver fir shows a pronounced variation between seed sources and a high adaptability even when planted far outside the natural range.

This leads to the hypothesis that *the decline of silver fir is basically caused by insufficient genetic variation in turn which causes lack of adaptability.*

The reason for this reduced variation and adaptability is discussed and explained by a severe pressure of directional selection in addition to the possibilities of genetic drift as a response to extreme climatic conditions (short growing season, frost, winter drought) in the refugial population during the last glacial period before migrating back into central Europe. In order to apply

this theory to the concept of decline syndrome (MANION 1981), the reduced genetic variation and adaptability is proposed to be the main predisposing factor exerting a permanent stress on silver fir and thereby predisposing it to other factors (incidants) such as frost, drought, pollution, and other abiotic and biotic stresses.

Finally the possibilities of increasing genetic variation and ecological adaptability of silver fir in central Europe are discussed.

Literatur

- ARBEZ, M., 1969: Etude comparative en pépinière de quelques provenances françaises de sapin pectine (*Abies alba* Mill.). Premier aperçu de la variabilité intraspécifique et mise au point sur le «sapin de L-aude». Ann. Sci. forest., 26, 475–509.
- BAUT, S., 1985: Die räumliche Verteilung der Samenbasis der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Polen. Schr. Forstl. Fak. Göttingen, 80, 13–21.
- BAUCH, J.; KLEIN, P.; FRÜHWALD, A.; BRILL, H., 1979: Alterations of wood characteristics in *Abies alba* Mill. due to fir-dying and considerations concerning its origin. Eur. J. For. Path., 9, 321–331.
- BAUCH, J.; SCHRODER, W., 1982: Zellulärer Nachweis einiger Elemente in den Feinwurzeln gesunder und erkrankter Tannen (*Abies alba* Mill.) und Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.). Forstwiss. Cbl., 101, 285–294.
- BERCHTOLD, R.; ALCUBILLA, M.; FOERST, K.; REHFUESS, K. E., 1981: Standortskundliche Studien zum Tannensterben: Kronen- und Stammerkmale von Probestämmen aus fünf bayerischen Beständen. Eur. J. For. Path., 11, 233–243.
- BERCHTOLD, R.; ALCUBILLA, M.; EVERS, F. H.; REHFUESS, K. E., 1981: Standortskundliche Studien zum Tannensterben: Nadel- und bastanalytischer Vergleich zwischen befallenen und gesunden Bäumen. Forstwiss. Cbl., 100, 236–253.
- BEUG, H.-J., 1975: Chances of climate and vegetation belts in the mountains of mediterranean Europe during the Holocene. Biuletyn Geol., 19, 101–110.
- BEUG, H.-J., 1977: Waldgrenzen und Waldbestand in Europa während des Eiszeitalters. Göttinger Universitätsreden, 61, 1–23.
- BLASCHKE, H., 1980: Feinwurzeluntersuchungen und biotische Aktivitäten in der Rhizosphäre von Tannensterben befallenen *Abies alba* – Beständen. Eur. J. For. Path., 10, 181–185.
- 1981 a: Veränderungen bei der Feinwurzelentwicklung in Weißtannenbeständen. Forstwiss. Cbl., 100, 190–195.
- 1981 b: Rhizographische Untersuchungen an Feinwurzelssystemen aus verschiedenen *Abies alba* – Beständen Bayerns. Eur. J. For. Path., 11, 87–97.
- 1981 c: Schadbild und Ätiologie des Tannensterbens II. Mykorrhizastatus und pathogene Vorgänge. Eur. J. For. Path., 11, 375–379.
- 1982: Schadbild und Ätiologie des Tannensterbens III. Das Vorkommen einer Phytophthora-Fäule an Feinwurzeln der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). Eur. J. For. Path., 12, 232–238.
- BLÜMEL, U., 1979: Untersuchungen über den Naßkern als Symptom des Tannensterbens. Dipl.-Arbeit, Forstw. Fak. Uni. München.
- BRILL, H.; BOCK, E.; BAUCH, J., 1981: Über die Bedeutung von Mikroorganismen im Holz von *Abies alba* Mill. für das Tannensterben. Forstwiss. Cbl. 100, 195–206.
- BRINAR, M., 1973: Primerjalno testiranje jelovik provenienc glede nekaterih fizioloških značilnosti jelke na slovenskom ozamlju. Zbornik, Ljubljana, 12, 87–140.
- BOTTEMA, S., 1974: Late-Quaternary vegetation history of north-western Greece. Proefschrift Univ. Groningen.
- CRAMER, H. H., 1984: Über die Disposition mitteleuropäischer Forsten für Waldschäden. Pflanzenschutznachrichten Bayer, 37, 97–207.
- CRAMER, H. H.; CRAMER-MIDDENDORF, M., 1984: Untersuchungen über Zusammenhänge zwischen Schadensperioden und Klimafaktoren in mitteleuropäischen Forsten seit 1851. Pflanzenschutznachrichten Bayer, 37, 208–334.
- COURTOIS, H., 1983: Die Pathogenese des Tannensterbens und ihre natürlichen Mechanismen. Allg. Forst- u. Jagdztg., 154, 93–97.
- DENGLER, A., 1912: Untersuchungen über die natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiete einiger forstlich und pflanzengeographisch wichtigen Holzarten in Nord- und Mitteldeutschland. III Die Horizontalverbreitung der Weißtanne (*Abies pectinata* DC). Mitt. forstl. Versuchsw. Preußens, J. Neumann, Neudamm, 115–121.
- DOBRIKOV, I.; GAGOV, V., 1985: Possibilities for the Silver Fir (*Abies alba* Mill.) genetic resources preservation in the Rila Mountain – Bulgaria. Schr. Forstl. Fak. Göttingen, 80, 272–277.
- ECKSTEIN, D.; ANIOL, R. W.; BAUCH, J., 1983: Dendroklimatologische Untersuchungen zum Tannensterben. Eur. J. For. Path., 13, 279–288.
- EGGLI, W., 1961: Betrachtungen über den Zuwachs der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Südschweden. Medd. St. Skogsf. Ins., 50, 1–41.

- EICHHORN, O., 1981: Zoologische Aspekte des Tannensterbens. Forstwiss. Cbl., 100, 270–275.
- EISENHUT, G., 1961: Untersuchungen über die Morphologie und Ökologie der Pollenkörner heimischer und fremdländischer Waldbäume. Forstwissenschaftliche Forschungen. Beiheft zum Forstwiss. Cbl. Nr. 15.
- ENESCU, V., 1985: Die Weißtanne in Rumänien – Verbreitung und Entwicklung, Variabilität und Züchtung. Schr. Forstl. Fak. Göttingen, 80, 115–119.
- ENGLER, A., 1905: Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Mitt. Schw. Anst. Forstl. Versuchswesen, 8, 81–235.
- EVERS, F. H., 1979: Ernährungszustand gesunder und erkrankter Tannenbestände. Forst- u. Holzwirt, 34, 366–369.
- 1981: Ergebnisse ernährungkundlicher Erhebungen zur Tannenerkrankung in Baden-Württemberg. Forstwiss. Cbl., 100, 253–265.
- EVERS, S. F.; BERWIG, W.; KÖNIG, E.; LIPPARDT, M.; MUHLHÄUSER, G.; STUMMER, G., 1979: Untersuchungen zur Tannenerkrankung. Allg. Forstztg., 34, 565–568.
- FINK, S.; BRAUN, H. J., 1978 a: Zur epidemischen Erkrankung der Weißtanne *Abies alba* Mill. I. Untersuchungen zur Symptomatik und Formulierung einer Virose – Hypothese. Allg. Forst- u. Jagdztg., 149, 145–150.
- 1978 b: Zur epidemischen Erkrankung der Weißtanne *Abies alba* Mill. („Tannensterben“). II Vergleichende Literaturbetrachtungen hinsichtlich anderer „Baumsterben“. Allg. Forst- u. Jagdztg., 149, 184–195.
- FRENZEL, B., 1968: Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Erdwiss. Forschung, Bd. I, Wiesbaden.
- FUNK, 1924: Zur Frage des Tannensterbens in Mitteldeutschland. Ber. Ver. Thür. Forstw., 49–54.
- GAGOV, V., 1985: Different Origins Silver Fir (*Abies alba* Mill.) Growth Study in Provenance trials. Schr. Forstl. Fak. Gö., 80, 278–286.
- GAUDLITZ, G., 1985: Merkmale und Eigenschaften luxurierender Tannenbastarde. Schr. Forstl. Fak. Gö., 80, 222–238.
- GERLACH-PARSONS V. E., 1934: Alte Weißtannen in Pommern. Mitt. dt. dendrol. Ges., 46, 188.
- GIANNINI, R., 1973: Behavior of Silver-Fir seedlings from different provenances under Various Degrees of Shading. l'Italia For. e. Montana, 28, 20–26.
- GRÜGER, E., 1977: Pollenanalytische Untersuchungen zur würemzeitlichen Vegetationsgeschichte von Kalabrien (Süditalien) Flora, 166, 475–489.
- GUNIA, S., 1985: Einige Bemerkungen über die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) nördlich des natürlichen Verbreitungsgebietes in Polen. Schr. Forstl. Fak. Gö., 80, 7–12.
- GUNIA, S.; DUE, J. E.; KRAMER, W., 1972: Die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) im Nordosten ihres natürlichen Verbreitungsgebietes. Ergebnisse von Beobachtungen in der Volksrepublik Polen. Forstarchiv, 43, 84–91.
- HENRIKSEN, H. A., 1971: Betragtninger vedrørende hedeskovens foryngelse. Dansk Skovforenings Tidsskrift, 56, 1–29.
- HORVAT-MAROLT, S., 1985: Die Variabilität der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Jugoslawien. Schr. Forstl. Fak. Gött., 80, 93–101.
- HORVAT-MAROLT, S.; KRAMER, W., 1982: Die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Jugoslawien. Forstarchiv, 53, 172–180.
- HUBER, B.; KOHN, H., 1963: Zur Frage der Unterscheidbarkeit physiologischer Rassen bei *Abies alba*. Forstwiss. Cbl., 82, 207–220.
- HURZELER, H., 1983: Untersuchungen über den Gesundheitszustand der Weißtanne im Kanton Thurgau. Schweiz. Z. Forstw., 134, 1005–1007.
- JAWORSKI, A., 1982: Fir regression in Polish mountain areas. Eur. J. For. Path., 12, 143–159.
- KANDLER, O., 1985: „Waldsterben“ Immissions – versus Epidemie – Hypothese. In: Waldschäden 1985. Oldenburg Verlag (im Druck).
- KIENEN, L.; SCHUCK, H. J., 1983: Untersuchungen über die Zuwachsentwicklung bei erkrankten Tannen. Eur. J. For. Path., 13, 289–295.
- KÖNIG, E., 1979: Entwicklungstendenzen bei der Tannenerkrankung. Forst- u. Holzw., 34, 361–366.
- KONOPKA, J., 1985: Resistenz von Tannenstangenhölzern gegen abiotische schädliche Faktoren. Schr. Forstl. Fak. Gö., 80, 36–46.
- KORPEL, S., 1985: Änderungen des Tannenvorkommens und -zustandes in der Slowakei in Bezug zu dem Waldsterben. Schr. Forstl. Fak. Gö., 80, 22–33.
- KORPEL, S.; PAULE, L., 1984: Beitrag zum Studium der geographischen Variabilität der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) aufgrund eines Provenienzversuches mit tschechoslowakischen und polnischen Provenienzen. Silvae Genetica, 33, 177–182.
- KORPEL, S.; VINS, B., 1973: Die Weißtanne im Waldbau der Tschechoslowakei. Schweiz. Z. Forstw., 124, 105–123.
- KOSUT, M., 1985: Über das Erkranken und Absterben der Weißtanne in naturwaldähnlichen Beständen der Slowakei. Schr. Forstl. Fak. Gö., 80, 34–35.
- KRAL, F., 1974: Zur Frage der Tanneneinwanderung in den Ostalpen. Vorträge der Tagungen der Arbeitsgemeinschaft für forstliche Vegetationskunde, Wien, 4.
- 1979: Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalysen. Wien.
- 1980 a: Untersuchungen zur physiologischen Charakterisierung von Tannenprovenienzen. 3. Tannensymposium Wien, 139–157.

- 1980 b: Waldgeschichtliche Grundlagen für die Ausscheidung von Ökotypen bei *Abies alba*. 3. Tannensymposium Wien, 158-168.
- KRAL, F.; MAYER, H., 1985: Ergebnisse vergleichender Resistenzuntersuchungen an Tannenherkünften. Schweiz. Z. Forstw., 136, 41-48.
- KRAMER, W., 1979: Zur Herkunftsfrage der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) Forstarchiv, 50, 153-160.
- 1982: Das Tannensterben. Forstarchiv, 53, 128-132.
- 1984: Die Weißtanne - (*Abies alba* Mill.) in Kalabrien. Beobachtungen und Eindrücke. Forstarchiv, 55, 96-99 u. 150-155.
- 1985: Die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) am Südrand ihres natürlichen Verbreitungsgebietes. Schr. Forstl. Fak. Göt., 80, 102-114.
- LANG, K. J., 1981: Anatomische Befunde im Naßkernbereich der Wurzel von *Abies alba*. Forstwiss. Cbl., 100, 180-183.
- LANGER, H., 1963: Einwanderung und Ausbreitung der Weißtanne in Süddeutschland. Forstwiss. Cbl., 82, 33-52.
- LARSEN, J. B., 1981: Waldbauliche und ertragskundliche Erfahrungen mit verschiedenen Provenienzen der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Dänemark. Forstwiss. Cbl., 100, 275-287.
- 1983: Danske Skovtraer, raceforhold, frøforsyning og proveniensvalg. Dansk Skovf. Tidsskr., 68, 1-100.
- 1986: Die geographische Variation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). I. Wachstumsentwicklung und Frostresistenz. Forstwiss. Cbl., 105, 396-406.
- LARSEN, J. B.; SCHAAF, W., 1985: Erste Ergebnisse des Weißtannenprovenienzversuches von 1982. Schr. Forstl. Fak. Göttingen, 80, 209-221.
- LEIBUNDGUT, H., 1974: Zum Problem des Tannensterbens. Schweiz. Z. Forstw., 125, 479-484.
- 1981: Zum Problem des Tannensterbens. Schweiz. Z. Forstw., 132, 847-856.
- LINES, R., 1960: Common Silver fir in Britain. Scott. For., 14, 20-30.
- LÖFTING, E. C. L., 1954: Danmarks Aedelgranproblem. I. del: Proveniensvalg. Forstl. Forsøgsv. Danm., 21, 337-381.
- 1959: Danmarks Aedelgranproblem. II. del: Dyrkningsbetingelser for *Abies alba* (Mill.) og *Abies Nordmanniana* (Spach.) i Danmark. Forstl. Forsøgsv. Danm., 26, 1-249.
- 1977: Danmarks Aedelgranproblem. III. del: Lokalklimaets indflydelse på proveniensvalg og dyrkning. Forstl. Forsøgsv. Danm., 35, 69-134.
- MAGNUSSEN, S., 1980: Wachstumsreaktion junger Weiß- und Küstentannen verschiedener Herkünfte auf Beschattung. Dissertation, Forstl. Fak. Göttingen, 1-153.
- MALEK, J., 1981: Problematik der Ökologie der Tanne (*Abies alba* Mill.) und ihres Sterbens in der ČSSR. Forstwiss. Cbl., 100, 170-174.
- MANION, P. D., 1981: Decline disease of complex biotic and abiotic origin. In: Tree disease concepts. Prentice Hall, 324-339.
- MARCEY, E., 1971: Versuche zur Dürresistenz inneralpiner „Trockentannen“ (*Abies alba* Mill.) 1. Mitteilung. Schweiz. Z. Forstw., 122, 117-135.
- 1972: Versuche zur Dürresistenz inneralpiner „Trockentannen“ (*Abies alba* Mill.) 2. Mitteilung. Schweiz. Z. Forstw., 123, 763-766.
- MATZNER, E.; ULRICH, B.; MURACH, D.; ROST-SIEBERT, K., 1985: Zur Beteiligung des Bodens am Waldsterben. Forst- u. Holzwirt, 40, 303-307.
- MAITTFELD, J., 1925: Zur Kenntnis der Formenkreise der europäischen und kleinasiatischen Tannen. Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem, 229-246.
- 1930: Über hybridogene Sippen der Tanne. Bibliotheca botanica, 100, 1-84.
- MAYER, H., 1979: Zur waldbaulichen Bedeutung der Tanne im mitteleuropäischen Bergwald. Forst- u. Holzwirt, 34, 333-343.
- 1981: Mediterran-montane Tannenarten und ihre Bedeutung für Anbauversuche in Mitteleuropa. Cbl. f. d. ges. Forstw., 98.
- MAYER, H.; KLEINE, M., 1984: Die korsische Trockentanne. Festschrift Beih. Zeitschr. Schweiz. Forstverein, 72, 1-10.
- MEYER, H., 1957 a: Beitrag zur Frage der Rückgängigkeitserscheinungen der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) am Nordrand ihres Naturareals. Archiv. f. Forstw., 6, 719-787.
- 1957 b: Die Bedeutung von Klimaextremen für die Frostresistenz der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in ihrem nördlichen Randgebiet. Forst- u. Jagdztg., 7, 11-15.
- MEYER, F. H., 1985: Die Rolle des Wurzelsystems beim Waldsterben. Forst- u. Holzwirt, 40, 351-358.
- MIES, E.; ZÖTTL, H. W., 1982: Zur Standortabhängigkeit der Tannenerkrankung im Südschwarzwald. Allg. Forstzeitschrift, 43, 1296-1298.
- MITSCHERLICH, G., 1983: Untersuchung über die Reaktion kranker Altannen auf die Witterung. Allg. Forst- u. Jagdztg., 154, 101-105.
- MORONDO, F.; COVASSI, F., 1981: Tannensterben in Italien. Forstwiss. Cbl., 100, 168-170.
- NEDKVITNE, K., 1966: Dyrkning av edelgran (*Abies alba* Mill.) i Vest-Norge. Ei vurdering av dyrkningsvaerdien til *Abies alba* for skogbruget i Vest-Norge. Medd. Vestland. Fors. Stn., 12, 127-219.
- NEGER, F. W., 1908: Das Tannensterben in den sächsischen und anderen deutschen Mittelgebirgen. Tharandter Forstl. Jhb. 58, 201-225.

- NIENHAUS, F., 1985: Zur Frage der parasitären Verseuchung von Forstgehölzen durch Viren und primitive Mikroorganismen. A. F. Z., 40, 119–124.
- NITZELIUS, 1968: *Abies*, a review of the firs in the mediterranean. Lustgärden, Nr. 49.
- OLBERG, A.; RÖHRIG, E., 1955: Waldbauliche Untersuchungen über die Weißtanne im nördlichen und mittleren Westdeutschland. Schr. Forstl. Fak. Göttingen, 12, 1–100.
- OPPERMANN, A., 1915: Edelgranens Vakst på Bornholm. Forstl. Forsögsv. Danm., 4, 24.
- OPSAHL, W., 1954: Edelgranen. Tidskrift for Skogsbruk (Norwegen), Nr. 62, 139–144.
- PAULE, L.; LAFFERS, A.; KORPEL, S., 1985: Ergebnisse der Provenienzversuche mit der Tanne in der Slowakei. Schr. Forstl. Fak. Göttingen, 80, 137–159.
- PAVARI, A., 1951: Esperienze e indagini su le provenienze e razze dell' *Abete bianco* (*Abies alba* Mill.). Publ. Staz. Sper. Selv., 8, 1–96.
- REITER, H.; ALCUBILLA, M.; REHFUESS, K. H., 1983: Standortkundliche Studien zum Tannensterben: Ausbildung und Mineralstoffgehalte der Wurzeln von Weißtannen in Abhängigkeit von Gesundheitszustand und Boden. Allg. Forst- u. Jagdztg., 154, 82–92.
- RÖHRIG, E., 1954: Tannenwirtschaft in Schleswig-Holstein. Forst- u. Holzwirt, 9, 380.
- ROETHER, V., 1979: Immissionen – Hauptursache für das Tannensterben. Holz-Zbl., 105, 99.
- SCHMIDT, G. D., 1951: Die Weißtanne in Ostfriesland. Forstwiss. Cbl., 70, 641–665.
- SCHÖNBORN, A. v.; WEBER, E., 1981: Untersuchungen über die Immissionsbelastung von Tannen- und Fichtennadeln im Bereich des Bayerischen Waldes. Forstwiss. Cbl., 100, 265–270.
- SCHÖPFER, W.; HRADETZKY, J., 1984: Der Indizienbeweis: Luftverschmutzung maßgebliche Ursache der Waldkrankung. Forstwiss. Cbl., 103, 231–248.
- SCHRÖTER, H., 1981: Das Tannensterben in Baden-Württemberg. Forstwiss. Cbl., 100, 161–168.
- 1983 a: Krankheitsentwicklung von Tannen und Fichten auf Beobachtungsflächen der FVA in Baden-Württemberg. Allg. Forstztg., 38, 648–649.
- 1983 b: Entwicklung des Gesundheitszustandes von Tannen und Fichten auf Beobachtungsflächen der FVA in Baden-Württemberg. Allg. Forst- u. Jagdztg., 154, 123–130.
- SCHUCK, H. J., 1981: Untersuchungen über die Wasserleitung in am Tannensterben erkrankten Weißtannen (*Abies alba* Mill.). Forstwiss. Cbl., 100, 184–189.
- 1982: Die Bedeutung des Naßkerns für das Tannensterben. Holz-Zentralblatt, 23.
- SCHUCK, H. J.; BLÜMEL, L.; GEIER, L.; SCHÜTT, P., 1980: Schadbild und Ätiologie des Tannensterbens I. Wichtung der Krankheits Symptome. Eur. J. For. Path., 10, 125–135.
- SCHUELER, G. W., 1982: Krankheitserscheinungen der Wurzeln von *Abies alba* Mill. und ihre Beziehung zum „Tannensterben“. Dissertation, Universität Freiburg.
- SCHÜTT, P., 1977: Das Tannensterben. Der Stand unseres Wissens über eine akute und gefährliche Komplexkrankheit der Weißtanne. Forstwiss. Cbl., 96, 177–186.
- 1978: Die gegenwärtige Epidemie des Tannensterbens. Ihre geographische Verbreitung im nördlichen Teil des natürlichen Areals von *Abies alba*. Eur. J. For. Path., 8, 187–190.
- 1981 a: Die Verteilung des Tannennaßkerns in Stamm und Wurzel. Forstwiss. Cbl., 100, 174–179.
- 1981 b: Ursachen und Ablauf des Tannensterbens – Versuch einer Zwischenbilanz. Forstwiss. Cbl., 100, 286–287.
- 1981 c: Erste Ansätze zur experimentellen Klärung des Tannensterbens. Schweiz. Z. Forstw., 132, 443–452.
- SCHWEINGRUBER, F. H.; KONTIC, R.; WINKLER-SEIFERT, A., 1983: Eine Jahrringanalytische Studie zum Nadelbaumsterben in der Schweiz. Eidg. Ans. forst. Versuchswesen, 253, 1–29.
- SEITSCHER, O., 1981: Verbreitung und Bedeutung der Tannenerkrankung in Bayern. Forstwiss. Cbl., 100, 138–148.
- STERPINSKI, Z., 1981: Rückgang der Tanne (*Abies alba* Mill.) in Polen. Eur. J. For. Path., 11, 153–162.
- TONGIORGI, E., 1936: Documenti per la storia della vegetazione della Toscana e del Lazio. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 43.
- ULRICH, B., 1981: Eine ökosystemare Hypothese über die Ursachen des Tannensterbens (*Abies alba* Mill.). Forstwiss. Cbl., 100, 228–236.
- VINCENT, G.; KANTOR, J., 1971: Das frühzeitige Tannensterben, seine Ursachen und Vorbeugung. Cbl. ges. Forstwesen, 88, 101–115.
- WACHTER, A., 1978: Deutschsprachige Literatur zum Weißtannensterben (1830–1978). Zeitschr. f. Pfl. Krankh. u. Pfl. Schutz, 85, 361–381.
- 1979: Untersuchungen zum Weißtannensterben in Baden-Württemberg. Allg. Forst- u. Jagdztg., 150, 196–203.
- WAGNER, F., 1981: Ausmaß und Verlauf des Tannensterbens in Ostbayern von 1975 bis 1980. Forstwiss. Cbl., 100, 148–160.
- WEGMANN, E., 1984: Mögliche klimatische Einflüsse beim Weißtannensterben. Schweiz. Z. f. Forstw., 135, 357–360.
- WENTZEL, K. F., 1980: Weißtanne – immissionsempfindlichste einheimische Baumart. Allg. Forstzeitsch., 35, 373–374.
- 1985: Hypothesen und Theorien zum Waldsterben. Forstarchiv, 56, 51–56.
- WIEMANN, E., 1927: Untersuchungen über das Tannensterben. Forstwiss. Cbl., 49, 759–780, 815–827 u. 845–853.

- ZECH, W., 1983: Kann Magnesium immissionsgeschädigte Tannen retten? A. F. Z., 38, 237.
 ZECH, W.; POPP, E., 1983: Magnesiummangel, einer der Gründe für das Fichten- und Tannensterben in NO-Bayern. Forstwiss. Cbl., 102, 50-55.
 ZOLLER, H., 1964: Zur postglazialen Ausbreitungsgeschichte der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in der Schweiz. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, 115, 681-699.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. J. BO LARSEN, Institut für Waldbau der Universität Göttingen, Büsgenweg 1, D-3400 Göttingen

Die geographische Variation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) Wachstumsentwicklung und Frostresistenz

Von J. B. LARSEN

1 Einleitung

Die geographische, genetische Variation der Weißtanne ist im Vergleich zu den anderen wichtigen Wirtschaftsbaumarten Europas wenig erforscht und heute noch weitgehend unbekannt. Gründe dafür gehen in die Anfänge der Provenienzforschung um die Jahrhundertwende zurück. Die ersten Versuche führte ENGLER (1905) mit einheimischen Provenienzen in der Schweiz durch und konnte nachweisen, daß die Tanne dort keine wesentliche herkunftsbedingte Variation im Wachstum, Austriebsverhalten und in der Frostresistenz besitzt. Diese Ergebnisse und die Tatsache, daß die Tanne innerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes fast ausschließlich natürlich verjüngt wird, hat dazu geführt, daß die Provenienzforschung dieser Baumart stark vernachlässigt wurde. Erst die Ergebnisse aus Provenienzversuchen in Italien und Dänemark aus den 20er und 30er Jahren (PAVARI 1951; LØFTING 1954 u. 1977; LARSEN 1981) weisen darauf hin, daß im Südosten und Süden des Verbreitungsgebietes Herkünfte mit von der mitteleuropäischen Tanne abweichenden Eigenschaften vorkommen. Die Beobachtungen von LARSEN (1981) über die größere Wüchsigkeit und vermutlich höhere Resistenz gegenüber dem Tannensterben der Tanne aus Süditalien (Calabrien) und Südjugoslawien haben zusätzlich das Interesse an der Erforschung der Variation der süd- und osteuropäischen Tanne wachsen lassen.

Beim 3. Tannensymposium in Wien 1980 wurde beschlossen, im Rahmen der IUFRO-Gruppe Ökosysteme einen Provenienzversuch hauptsächlich mit Herkünften aus dem Osten und Süden des Areals zu initiieren (LARSEN 1985). Durch zusätzliche Beerntungsaktionen der Bayer. Landesanstalt für Forstpflanzenzüchtung in Zentral- und Südosteuropa sowie der Forstlichen Versuchsanstalt Dänemarks in Calabrien konnte Saatgut für breit angelegte Provenienzuntersuchungen beschafft werden. Diese Untersuchungen sollten morphologische, phänologische sowie ökophysiologische Merkmale und deren Variation analysieren, um eine breitere Grundlage für die Beurteilung der Tanne, deren Anbauprobleme und -möglichkeiten zu liefern.

2 Material und Methode

2.1 Das Pflanzenmaterial

Das Versuchsmaterial geht aus Tabelle 1 hervor und umfaßt 38 Provenienzen. Die Provenienzen verteilen sich über das gesamte Verbreitungsgebiet der Weißtanne mit einem Schwerpunkt in Süditalien (Calabrien). Nur die Tanne aus dem nördlichsten Teil des natürlichen Areals (Polen) und aus Korsika ist dabei nicht repräsentiert (Abb. 1).