

Genetische Variation und Plastizität des Blattaustriebs von Herkünften der Rot-Buche

Silvio Schüler*, Mirko Liesebach** und Georg von Wühlisch**

Zusammenfassung

Der Blattaustrieb von Laubbäumen bestimmt die Sensibilität von Bäumen gegenüber Spätfrösten und deren Produktivität. Daher stellt sich die Frage ob und wie Baumpopulationen mit Veränderungen des genetisch kontrollierten Blattaustriebs auf den Klimawandel reagieren können, und ob Herkünfte aus anderen Teilen des Verbreitungsgebietes möglicherweise besser für die Zukunft geeignet sind. In der vorliegenden Studie wurde der Blattaustrieb von sechs Herkünften der Buche auf zwei klimatisch unterschiedlichen Standorten in jeweils zwei aufeinanderfolgenden Jahren analysiert. Signifikante Unterschiede wurden zwischen den Herkünften, den Aufnahmejahren und den Versuchsflächen beobachtet. Trotz dieser Variation, zeigte sich eine hohe baumindividuelle Stabilität des Austriebs und eine hohe Stabilität auf Ebene der Herkünfte. Den frühesten Austrieb zeigten Herkünfte aus dem südöstlichen Teil des Verbreitungsgebietes und aus höheren Lagen. Ein Vergleich der Variationskoeffizienten der Herkünfte zeigt, dass alle Herkünfte eine ähnliche phänotypische Variation aufweisen, und daher ein intensives Selektionsereignis in der Elterngeneration als mögliche Ursache für die Austriebsunterschiede ausscheidet. Stattdessen scheinen die Austriebsunterschiede eher auf lokale Anpassung an die Bedingungen der Herkunftsorte zurückzuführen zu sein. Eine Varianzkomponentenanalyse zeigt, dass auf der wärmeren Versuchsfläche der Faktor Herkunft einen geringeren Beitrag zur Erklärung der Austriebsunterschiede liefert als auf der kälteren Fläche. Das bestätigt hypothetische Transfermodelle, nach denen der Transfer von Herkünften in wärmere Klimate die Unterschiede zwischen Herkünften verringert.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica L.*, Phänologie, Klimawandel, adaptive genetische Variation, Anpassung

Abstract

Variation in flushing time of European beech: effects of provenance, year and environment

The exact timing of bud burst is an important character of trees in temperate and northern forest ecosystems, because it defines the sensitivity for late frost events as well as the productivity and competitiveness of trees. Due to the strong genetic control and its triggering by meteorological factors, the timing of bud burst is considered to be affected by global warming, and question arise how tree populations react to increasing temperatures, if they are able to adapt and whether populations from other parts of a species distribution are more suitable for future climates. Here, we analyzed bud burst of six provenances of European beech on two sites with different climate conditions within two consecutive years. Significant variation in bud burst has been observed among provenances, observation years and trial sites. Nevertheless, a high stability of the flushing pattern of individual trees and provenance means were found. Generally, provenances from the southeastern part of the beech distribution and from higher altitudes flushed earlier. The coefficient of variation within provenances revealed a similar high variation at all provenances, suggesting that strong selection events in the trees parent population can be excluded. On the warmer trial site, differences among provenances were smaller and provenances explained a smaller part of the variation in flushing patterns. This confirms phenological models of provenance transfer, which predicted reduced among provenance variation in warmer environments.

Keywords: *Fagus sylvatica L.*, Phenology, Climate change, adaptive genetic variation, adaptation

* Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft, Institut für Waldgenetik, Hauptstr. 7, A-1140 Wien, Österreich

** Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Forstgenetik, Sieker Landstr. 2, 22927 Großhansdorf

Kontakt: silvio.schueler@bfw.gv.at

Einleitung

Bäume sind als langlebige ortsgebundene Organismen besonders vom Klimawandel betroffen, denn sie müssen innerhalb von ein bis zwei Baumgenerationen mit einem Temperaturanstieg von 2 bis 6 °C und regional sehr unterschiedlichen Niederschlagsänderungen zurecht kommen. Allerdings besitzen Bäume evolutionäre Mechanismen, die eine hohe Anpassungsfähigkeit ermöglichen. Dazu gehört eine überdurchschnittlich hohe genetische Vielfalt (Hamrick et al., 1992; Hamrick & Godt, 1996) und ein intensiver Genfluss über große Distanzen (Schueler & Schlünzen, 2006; Buschbom et al., 2011). Als besonders wichtig für die Anpassungsfähigkeit an den Klimawandel wird die genetische Vielfalt und Plastizität von adaptiven Merkmalen erachtet (Savolainen et al. 2007). Adaptive Merkmale sind diejenigen Eigenschaften einer Art, die eine hohe Korrelation mit den Umweltbedingungen einer Population aufweisen und als Ergebnis eines vorhergehenden Anpassungsprozesses angesehen werden (Kremer et al., 2012). Bei kurzfristigen Umweltänderungen, wie dem bereits stattfindenden Klimawandel, können sich adaptive Merkmale schnell als unangepasst erweisen (St. Clair & Howe, 2007). Daher ist ein Verständnis der adaptiven-genetischen Variation, deren Korrelation mit Umweltbedingungen und die Plastizität dieser Merkmale unabdingbar, um die Auswirkungen des Klimawandels auf einzelnen Baumpopulationen bzw. auf die mit diesen verbundenen Waldökosysteme abzuschätzen. Auch zur Einschätzung des seit einiger Zeit verstärkt diskutierten Transfers von Herkünften aus „südlicheren“ (und damit wärmeren) Gebieten der Baumartenverbreitung in nördlichere Anbaugebiete ist eine Kenntniss der adaptiven-genetischen Variation unumgänglich (Mátyás, 1994; Aitken et al., 2008). Zu den

wichtigsten adaptiven Merkmalen von Bäumen in gemäßigten und nördlichen Breiten gehört die Steuerung der für den Baum nutzbaren Vegetationszeit, denn innerhalb der Wachstumsperiode sind sie für ungünstige Klimabedingungen (z. B. Kälte, Hitze, Trockenheit) besonders anfällig (z. B. Rathcke & Lacey, 1985). Zudem bestimmt diese Periode die Produktivität von Wäldern (z. B. Keeling et al., 1996; Kramer et al., 2000) und das Verbreitungsgebiet von Arten (Chuine & Beaubien, 2001). Der Beginn der Vegetationsperiode wird durch den Blattaustrieb festgelegt. Gerade für die frostempfindlichen Laubbäume sind späte Frostereignisse, die zum Beispiel in Mitteleuropa bis etwa Mitte Mai auftreten können, fatal (z. B. Dittmar et al., 2006; Ningre & Colin, 2007). Im ungünstigsten Fall wird die gerade frisch gebildete Blattmasse vollständig zerstört, der Baum muss seine gespeicherten Reserven erneut zur Blattbildung nutzen, bleibt dadurch im Wachstum zurück und verliert im Konkurrenzkampf mit nicht vom Frost geschädigten Bäumen. Andererseits würde eine Verzögerung des Wachstumsbeginns bis zur frostfreien Zeit eine deutlich kürzere Vegetationszeit und damit ebenfalls einen Konkurrenznachteil bedeuten. Daher ist eine optimale Anpassung des Austriebszeitpunktes von Baumpopulationen an die Bedingungen des jeweiligen Standortes unverzichtbar.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der adaptiven-genetischen Variation des Blattaustriebs innerhalb und zwischen Herkünften der Rot-Buche. Um die Plastizität der Herkünfte unter verschiedenen Umweltbedingungen zu erfassen, wurden die Erhebungen auf zwei Versuchsflächen durchgeführt. Bei der Auswahl von Herkünften wurde sowohl die weite geographische Verbreitung der Rot-Buche, als auch deren Vorkommen auf unterschiedlichen Seehöhen berücksichtigt.



Abbildung 1
Stadien zur Klassifizierung des Austriebs (Fotos: Liesebach)

Material und Methoden

Die Untersuchungen des Blattaustriebs erfolgten auf den zwei Versuchsflächen Gablitz (AT) und Schädttbek (DE) des Internationalen Buchenherkunftsversuchs (Wühlisch et al., 1998) an sechs Herkünften, welche ein breites Spektrum des natürlichen Verbreitungsgebietes der Rot-Buche umfassen (Liesebach M, 2012a). Für die Aufnahme des Austriebs wurde jeder Einzelbaum einer Herkunft anhand eines 7-stufigen Austriebschemas (Malaise, 1964) beurteilt (Abbildung 1):

- 1 – ruhende Winterknospen;
- 2 – Knospen anschwellend und verlängert;
- 3 – Knospen öffnen sich, erstes Grün sichtbar;
- 4 – die noch gefalteten, behaarten Blätter erscheinen;
- 5 – Blätter falten sich auf;
- 6 – Blätter geöffnet, aber noch faltig und blassgrün;
- 7 – Blätter vollständig entfaltet, glatt und dunkelgrün.

Erste Aufnahmen des Austriebs fanden im Frühjahr 2005 auf der Versuchsfläche Schädttbek an zwei Terminen statt. Nach Vereinbarung eines Kooperationsprojektes (Kriebitzsch et al., 2009) wurden die Aufnahmen 2006 auf beiden Versuchsflächen an neun Terminen in Gablitz und fünf Terminen in Schädttbek durchgeführt. Zusätzlich wurde 2007 in Gablitz erneut der Austrieb an 5 Terminen bestimmt, um auch für diesen Standort Ergebnisse eines zweiten Austriebsverlaufes zu erhalten. Einen Überblick über die Aufnahmetermine gibt Abbildung 2. Für die statistische Auswertung des Austriebs wurden die Diversität (Shannon Diversität, Shannon, 1948) der Austriebsstufen aller Einzelbäume für jeden Aufnahmetermin berechnet. Für Vergleiche zwischen Herkünften, Beobachtungsjahren und Versuchsflächen wurden ausschließlich die Termine berücksichtigt, an denen die höchste Austriebsdiversität berechnet wurde. Die Voraussetzungen für die Durchführung einer Varianzanalyse wurden durch Transformation der Daten mit einer Logarithmus-Funktion

erfüllt. Zur Prüfung der baumindividuellen Stabilität des Blattaustriebs wurden Korrelationen zwischen den Austriebsstadien der Einzelbäume der beiden Beobachtungsjahre für jede Versuchsfläche getrennt durchgeführt (Schädttbek, 2005 vs. 2006; Gablitz, 2006 vs. 2007). Anschließend wurde die Stabilität und Plastizität des Austriebs der verschiedenen Herkünfte durch Korrelationen zwischen den Herkunftsmittelwerten ermittelt und durch mehrfaktorielle Varianzanalysen (inklusive Interaktionen) auf signifikante Unterschiede zwischen Herkünften und Wiederholungen innerhalb der Flächen geprüft.

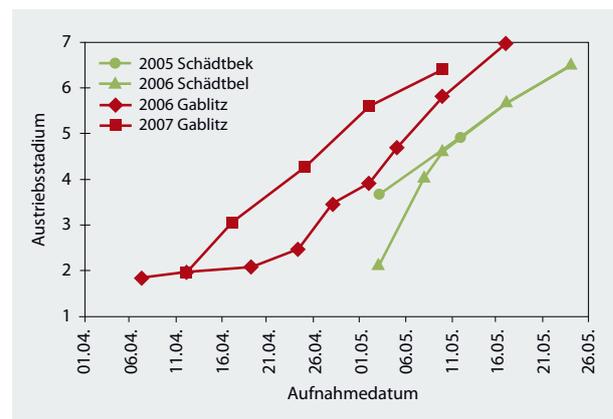


Abbildung 2
Vergleich des mittleren Austriebsverlaufs aller sechs Herkünfte auf den beiden Versuchsflächen (Gablitz /AT und Schädttbek /DE) und den Aufnahmejahren (2005 bis 2007)

Um die genetische Variation innerhalb der Herkünfte zu bestimmen, und zu prüfen, ob unterschiedliche Austriebsverläufe durch gerichtete Selektion beeinflusst sind, wurde für jede Herkunft der Variationskoeffizient an allen Aufnahmetermen je Jahr und Fläche berechnet. Diese Analyse soll

Tabelle 1

Bezeichnung und Lage der analysierten Herkünfte und der beiden Versuchsflächen. Nähere Details finden sich in Liesebach M (2012a)

Herkunft Nr.	Bezeichnung	Land	Geogr. Länge	Geogr. Breite	Seehöhe [m ü.NN]	N Gablitz	N Schädttbek
Herkünfte							
5	Anguiano	Spanien	02° 45' W	42° 15' N	950	88	89
44	Oderhaus	Deutschland	10° 50' O	51° 40' N	710	92	116
46	Gransee	Deutschland	13° 10' O	53° 00' N	70	100	96
109	Neuberg-Mürzsteg	Österreich	15° 28' O	47° 45' N	1050	109	98
110	Kladská	Tschechische Rep.	12° 37' O	50° 20' N	690	103	99
146	Beius-Bihor	Rumänien	22° 16' O	46° 41' N	295	107	96
Versuchsflächen							
	Gablitz	Österreich	16° 07' O	48° 15' N	350	599	-
	Schädttbek	Deutschland	10° 18' O	54° 18' N	40	-	594

N – Anzahl der analysierten Bäume pro Herkunft, bzw. Summen auf den Versuchsflächen

Hinweise auf ein wenige Generationen zurückliegendes Selektionsereignis (z. B. letale Spätfrostereignisse) oder auf eine geringe Diversität des Ausgangsbestandes (z. B. geringe Anzahl beernteter Mutterbäume) geben.

Ergebnisse

Der zeitliche Verlauf des Blattaustriebs weist große Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchsflächen, den Beobachtungsjahren und den verschiedenen Herkünften auf. Auf der österreichischen Fläche Gablitz war generell ein früherer Blattaustrieb zu beobachten, so hatten die untersuchten Bäume am 2.5.2007 bereits ein mittleres Stadium von 5,6 erreicht, während die Bäume in Schädtebek am 3.5.2005 bzw. 2006 erst ein mittleres Stadium vom 3,7 (2005) bzw. 2,1 (2006) erreicht hatten. Den unterschiedlichen Austriebsverlauf der einzelnen Herkünfte zeigt Abbildung 3. Für einen statistischen Vergleich der an unterschiedlichen Terminen und in unterschiedlicher Intensität durchgeführten Aufnahmen wurden die Ergebnisse derjenigen Termine verwendet, an denen die Bäume eine vergleichbar hohe phänotypische Diversität aufwiesen. Die phänotypische Diversität innerhalb eines Beobachtungszyklus schwankt im Austriebsverlauf stark, z. B. in Gablitz, 2006 zwischen 0,05 (12.04.) und 1,60 (02.05.). Trotz der sehr unterschiedlichen Beobachtungsintensität zwischen den Jahren und Flächen wurden in je-

dem Aufnahmezyklus vergleichbar hohe Diversitäten erreicht (Abbildung 4), so dass ein statistischer Vergleich für diese Termine gerechtfertigt ist. In Schädtebek liegen diese Werte bei 1,55 (2005) bzw. 1,59 (2006) während sie in Gablitz bei 1,60 (2006) bzw. 1,63 (2007) liegen.

Stabilität und Plastizität des Austriebes zwischen Individuen und Herkünften

Ein Vergleich zwischen den Austriebswerten der Einzelbäume sollte zeigen, wie stark der Austriebzeitpunkt genetisch/standörtlich fixiert ist. Die hoch signifikanten Korrelationen (Tabelle 2) zeigen, dass auf beiden Versuchsflächen der individuelle Austriebstermin in Relation zu den anderen Einzelbäumen überwiegend konstant ist.

Vergleicht man den mittleren Austriebsverlauf der einzelnen Herkünfte zwischen Versuchsflächen und Beobachtungsjahren so zeigen sich ebenfalls hoch signifikante Korrelationen (Tabelle 3). Allerdings sind auch kleinere Rangverschiebungen zu erkennen (Abbildung 5). Beispielsweise ist die österreichische Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) auf der Fläche Schädtebek im Jahr 2005 die bereits am weitesten ausgetriebene Herkunft, während 2006 die rumänische Herkunft Beius-Bihor /RO (146) schon weiter fortgeschritten ist. Ähnliche Rangverschiebungen sind auf der Fläche Gablitz zwischen den Herkünften Oderhaus /DE (44) und Kladská /CZ (110) zu beobachten (Abbildung 3).

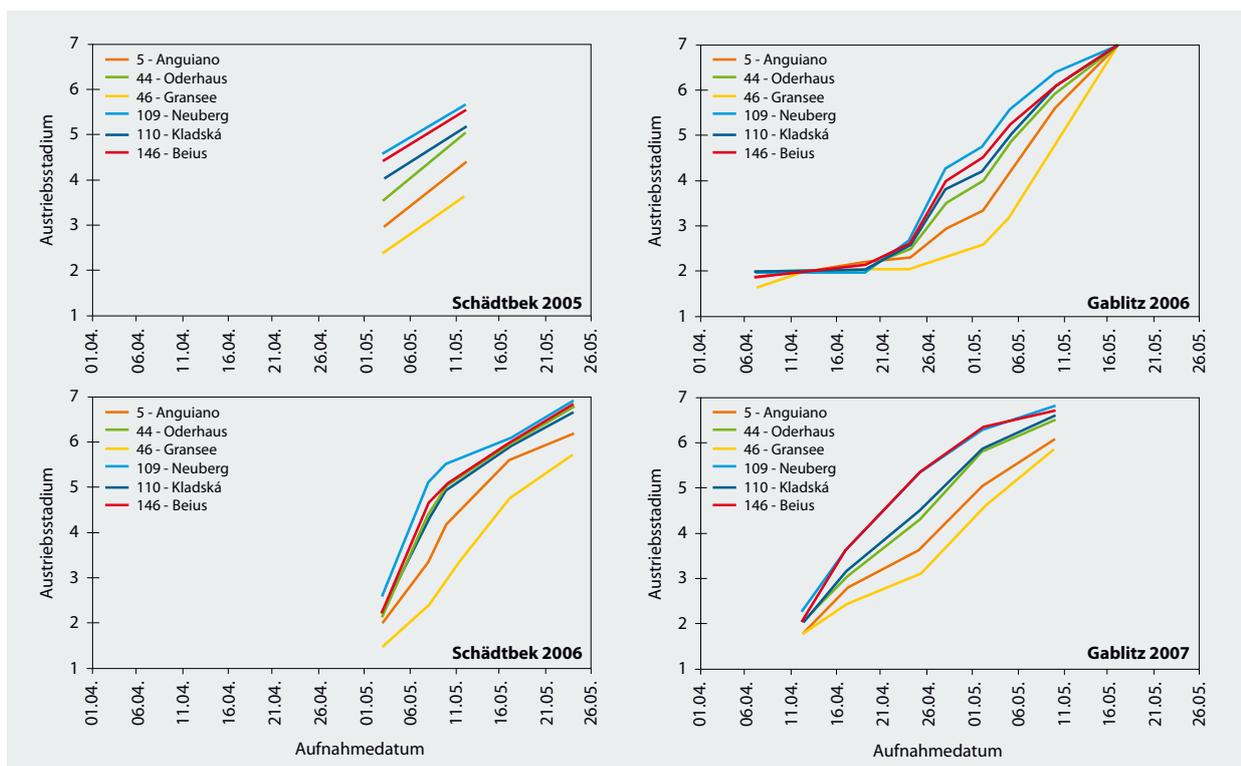


Abbildung 3

Mittlere Austriebstadien der Herkünfte an den verschiedenen Aufnahmeorten und -terminen

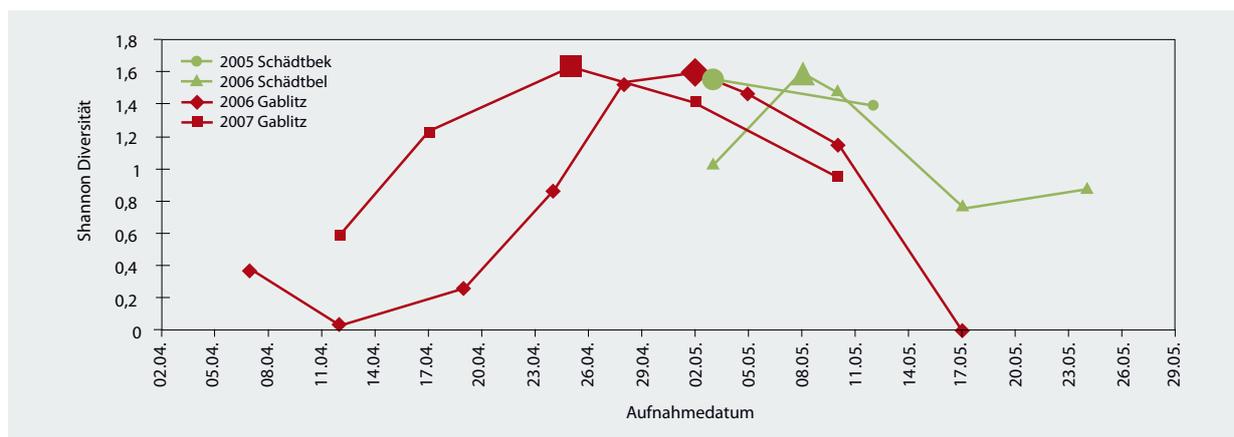


Abbildung 4

Beobachtungsschema und die phänotypische Diversität der Austriebsstadien an den Aufnahmetermi- nen. Für den statisti- schen Vergleich zwischen Herkunft, Beobachtungsjahren und Versuchsflächen wurden die Daten der Beobachtungstermi- ne mit der höchsten Diversität genutzt (große Symbole).

Tabelle 2

Korrelationen des Austrieb von Einzelbäumen aufgenom- men in jeweils zwei aufeinander folgenden Jahren

	r	N
Schädtkbek 2005 vs. 2006	0,7973*	581
Gablitz 2006 vs. 2007	0,8225*	599

r – Pearsons Korrelationskoeffizient; N-Anzahl der Bäume
* – p-Werte der Korrelationen < 0,01

Tabelle 3

Korrelationen des mittleren Austrieb von Herkunft, zwis- chen den beiden Versuchsflächen und den verschiedenen Aufnahmejahren

Vergleiche	r	N
Gablitz 2006 vs. Gablitz 2007	0,9904*	6
Gablitz 2006 vs. Schädtkbek 2005	0,9882*	6
Gablitz 2006 vs. Schädtkbek 2006	0,9920*	6
Gablitz 2007 vs. Schädtkbek 2005	0,9907*	6
Gablitz 2007 vs. Schädtkbek 2006	0,9781*	6
Schädtkbek 2005 vs. Schädtkbek 2006	0,9661*	6

r – Pearsons Korrelationskoeffizient; N-Anzahl der Herkunft
* – p-Werte der Korrelationen < 0,01

Unterschiede zwischen Herkunft

Generell sind die österreichische Herkunft Neuberg-Mürz- steg /AT (109), die rumänische Herkunft Beius-Bihor /RO (146) und die tschechische Herkunft Kladská /CZ (110) die am frühesten austreibenden Herkunft. Knapp dahinter folgt die aus höheren Lagen stammende deutsche Herkunft Oder- haus /DE (44), während die spanische Herkunft Anguiano /ES (5) und die deutsche Tieflagenherkunft Gransee /DE (46) mit

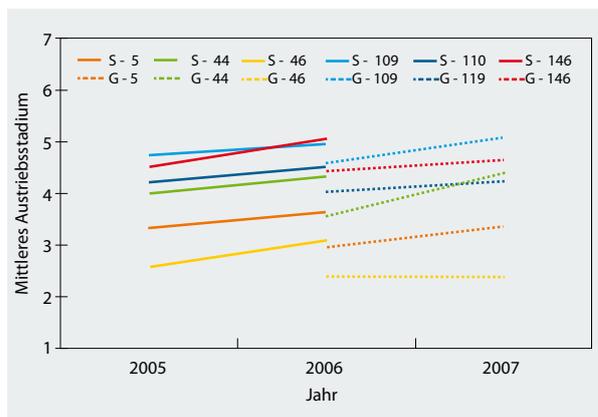


Abbildung 5

Mittleres Austriebsstadium der sechs analysierten Herkunft auf den beiden Versuchsflächen (G – Gablitz, Österreich; S – Schädtkbek, Deutschland) in den drei Beobachtungsjahren

Abstand am spätesten austreiben. Mehrfaktorielle Varianz- analysen zeigen für alle Versuchsflächen/Jahre signifikante Unterschiede zwischen den Herkunft und den 3 Wieder- holungen je Fläche (Tabelle 4). Dabei bilden die Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) u Beius-Bihor /RO (146), sowie Kladská /CZ (110) und Oderhaus /DE (44) je eine homogene Gruppe, während die Herkunft Anguiano /ES (5) und Gran- see /DE (46) sich signifikant von allen anderen Herkunft unterscheiden (Tabelle 5).

Die große Bedeutung der Herkunft für den Austriebszeit- punkt wird auch in der Varianzkomponentenzerlegung be- stätigt. Für diese Analyse wurden die Buchenherkunft und die Wiederholung auf der Fläche als zufällige Faktoren be- trachtet. Auf der Fläche Schädtkbek erklärt die Herkunft 45 bis 49 % der beobachteten Variation, während die Wiederhol- ung auf der Fläche nur für 1 bis 4 % verantwortlich ist (Abbil- dung 6). Etwa die Hälfte der Variation des Austriebs (50 bis 51 %) lässt sich auf andere zufällige Effekte, inklusive der Variation innerhalb von Herkunft und Wiederholungen

Tabelle 4

Mehrfaktorielle Varianzanalyse auf Unterschiede zwischen Herkünften (HK) und Wiederholungen (WH) sowie Interaktionen

Effekt	SQ	FG	MQ	F	P
Schädtbek 2005					
HK	5,474	5	1,095	82,72	< 0,000
WH	0,311	2	0,155	11,73	< 0,000
HK*WH	0,108	10	0,011	0,81	0,615
Schädtbek 2006					
HK	7,558	5	1,512	96,58	< 0,000
WH	0,213	2	0,106	6,81	0,001
HK*WH	0,256	10	0,026	1,64	0,093
Gablitz 2006					
HK	5,088	5	1,018	60,75	< 0,000
WH	0,516	2	0,258	15,39	< 0,000
HK*WH	0,238	10	0,024	1,42	0,167
Gablitz 2007					
HK	3,686	5	0,737	51,66	< 0,000
WH	1,044	2	0,522	36,59	< 0,000
HK*WH	0,505	10	0,050	3,54	< 0,000
<small>SQ – Quadratsumme; FG – Freiheitsgrade; MQ – mittlere Quadratsumme; F – F-Wert; P – Signifikanzniveau</small>					

Tabelle 5

Multipler Vergleich der Austriebsmittelwerte der Herkünfte (Tukey-Test)

Herkunft	Homogene Gruppen			
	2	1	4	3
46				****
5			****	
44		****		
110		****		
146	****			
109	****			

zurückführen. Auf der Versuchsfläche Gablitz ist dieser unbestimmte Anteil der Variation in beiden Beobachtungsjahren deutlich höher (57 bis 59 %). Zudem sind hier der Effekte der Herkünfte weit geringer (28 bis 36 %) und der Effekt der Wiederholungen höher (4 bis 10 %).

Variation innerhalb der Herkünfte

Aufgrund der signifikanten Unterschiede zwischen den Herkünften wurde geprüft, wie groß die Unterschiede im Austriebsverlauf innerhalb einzelner Herkünfte sind. Für diese Analyse konnten ausschließlich die Daten der Versuchsfläche Gablitz im Jahr 2006 verwendet werden, denn nur eine hohe

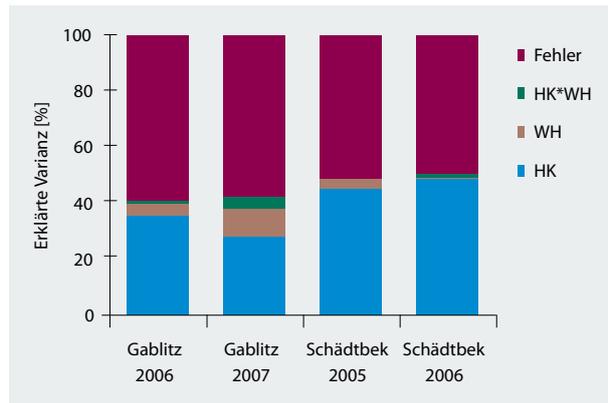


Abbildung 6

Schätzung der Varianzkomponenten des Blattaustriebs für die beiden Versuchsflächen und Aufnahmejahre. Als erklärende zufällige Variable wurden die Herkunft (HK) und die Wiederholung auf der Fläche (WH) berücksichtigt.

Anzahl an Aufnahmetermenen gewährleistet, dass die tatsächliche Variation innerhalb der Herkünfte auch beobachtet werden kann. Für diese Daten schwankt der Variationskoeffizient der Herkünfte in Abhängigkeit vom Aufnahmetermin zwischen 0 (zu Beginn und am Ende der Beobachtungen) und 0,33 im Mittel aller Herkünfte (Abbildung 7). Alle Herkünfte weisen zumindest an einem Aufnahmetermin einen vergleichbar hohen Variationskoeffizienten von im Mittel 0,29 auf. Den höchsten Variationskoeffizienten weist die am spätesten austreibende Herkunft Gransee /DE (46) auf, die niedrigste Streuung die Herkunft Beius-Bihor /RO (146).

Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde die genetische Diversität des Blattaustriebs der Rot-Buche in zwei verschiedenen Umwelten untersucht. Beim Vergleich des Austriebsverlauf in zwei aufeinanderfolgenden Jahren zeigte sich sowohl auf der Ebene der einzelnen Individuen als auch auf der Ebene der Herkünfte eine hohe Stabilität. Dies bestätigt die bereits in früheren Untersuchungen an Buche und anderen Baumarten festgestellte hohe genetische Kontrolle des Merkmals Blattaustrieb. Zum Beispiel kann die Heritabilität (im engeren Sinne) von Laubbaumarten – geschätzt in Einzelbaumnachkommenschaften – Werte bis zu 0,7 erreichen (Billington & Pelham, 1991; Howe et al., 2000). Auch die große Variation im Blattaustrieb zwischen Buchenherkünften wurde bereits mehrfach beschrieben (z. B. Burger, 1933; Rodenwald, 1949; Visnjic & Dohrenbusch, 2004; Jazbec et al., 2007; Wolf, 2008, 2011) und war Anlaß für Korrelationen mit der Seehöhe der Herkünfte und deren Breitengrad. Dabei konnten Muhs (1985), von Wühlisch et al. (1995) und Chmura & Rozkowski (2002) zeigen, dass Herkünfte aus dem südlichen und östlichen Teil des Verbreitungsgebiets sowie Herkünfte aus höheren Lagen im Vergleich zu Herkünften aus West- und Nordeuropa und Tieflagen signifikant früher austreiben. Diese Unterschiede wurden in der vorliegenden Studie erneut be-

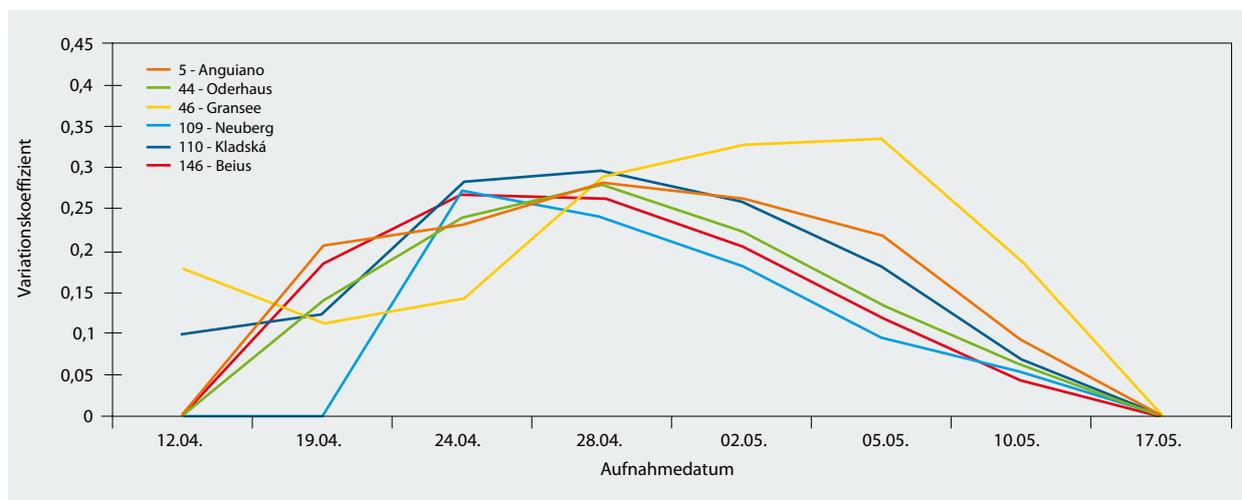


Abbildung 7

Variation des Austriebsverlaufes innerhalb der Herkünfte an den verschiedenen Aufnahmetermen in Gablitz 2006. Die Werte des ersten Aufnahmeterrin (7.4.2006) sind nicht dargestellt, da einige Bäume/Herkünfte bereits am ersten Termin das Stadium 2 erreicht hatten und deshalb die Varianz im Vergleich zum geringen Mittelwert überproportional hoch ausfällt.

stätigt, denn die aus höheren Lagen im Osten Österreichs stammende Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) und die rumänische Beius-Bihor /RO (146) trieben signifikant früher aus, während die spanische Herkunft Anguiano /ES (5) und die aus dem deutschen Tiefland stammende Gransee /DE (46) zuletzt den Blattaustrieb beendeten.

Die große zeitliche Variation des Blattaustriebs zwischen Flächen und Aufnahmejahren zeigt allerdings auch die hohe Plastizität der Rot-Buche, denn an einem Standort kann sich der Austrieb, je nach Witterungsverlauf, um 7 und mehr Tage (Liesebach M 2012b) verschieben. Zwischen den beiden Versuchsflächen beträgt der Unterschied im Blattaustrieb bis zu 10 Tagen. Als wichtigster Faktor für den Blattaustrieb von Laubbäumen wird vor allem der Temperaturverlauf im Winter und Frühjahr angesehen (e.g. Murray et al., 1989; Chuine et al., 2000). Für die Rot-Buche konnte Kramer (1994) zeigen, dass Modelle, die ausschließlich die Temperaturentwicklung als erklärende Variable berücksichtigen, eine bessere Anpassung an phänologische Beobachtungen ermöglichen als Modelle, die auch die Photoperiode verwenden. Auf der anderen Seite zeigen physiologische Untersuchungen, dass im Gegensatz zu anderen Laubbaumarten bei der Rot-Buche auch die Länge der Photoperiode und die Länge der Winterruhe wichtige Rollen spielen. So treiben Bäume, die keine oder nur eine kurze Winterruhe unter normalen Wintertemperaturen verbracht haben, signifikant später aus als Bäume mit langer Winterruhe (Heide 1993a, Heide 1993b, Falusi & Calamassi 1996). Zudem verkürzt eine längere Photoperiode (Langtag) die Dauer bis zum Blattaustrieb gegenüber Kurztagbedingungen bis zur Hälfte und hat einen signifikanten Effekt auf die Geschwindigkeit des Blattaustriebs (Heide 1993b). Ob die in der vorliegenden Studie beobachteten Unterschiede im Austriebsverlauf zwischen Flächen und Jahren auf Unterschiede in der Winterruhe, den Tageslängen oder dem Temperaturverlauf zurückzuführen sind, kann derzeit allerdings nicht beantwortet werden.

Schätzungen der phänotypischen Diversität innerhalb der Herkünfte zeigen nur geringfügige Unterschiede zwischen den Herkünften und widerlegen die Hypothese, dass ein hoher Selektionsdruck durch ein ausgeprägtes Spätfrostereignis in der Elterngeneration zum späteren Austrieb geführt hat. Zudem deuten die relativ ähnlichen Variationskoeffizienten darauf hin, dass keine offensichtlichen Einschränkungen der genetischen Vielfalt vorliegen, wie sie beispielsweise durch die Beerntung von nur wenigen Saatgutmutterbäumen gegeben sein könnten. Das deckt sich mit den bekannten Informationen von der Saatgutbeschaffung, wonach mindestens 10 (Herkunft Anguiano /ES [5]) bis 20 Mutterbäume (andere Herkünfte) beerntet wurden (Liesebach M, 2012a). Nur für die Herkunft Gransee /DE (46) gibt es keine dezidierten Angaben. Interessanterweise weist gerade diese, am spätesten austreibende Herkunft aus tieferen Lagen die höchste Vielfalt auf und zeigt damit, dass die anzutreffenden Austriebsunterschiede auf lokale Anpassungen über mehrere Generation zurückzuführen sind. Das steht im Widerspruch zur populationsgenetischen Analyse der Herkünfte mit 8 nuklearen Mikrosatellitenmarkern im vorliegenden Heft. Liesebach H. (2012) hat für die spanische Anguiano /ES [5] und die deutsche Gransee /DE (46) eine geringere genetische Vielfalt und eine geringere Heterozygotie beobachtet. Von der Samenernte der Herkünfte ist zudem bekannt, dass die Herkünfte Anguiano und Gransee während einer Halbmast beerntet wurden, während die anderen vier Herkünfte aus einer Vollmast stammen (Liesebach M, 2012a). Das diese geringe genetische Vielfalt zu einer hohen phänotypischen Vielfalt im Austriebsverhalten führt, könnte dadurch erklärt werden, dass bei einer Halbmast die Anzahl an Pollenspendern größer ist und dadurch die Variation innerhalb der frei abgeblühten Mutterbaumnachkommenschaften verbreitert wurde. Dagegen könnten bei einer Vollmast wenige Väter überproportional stark zur Bestäubung beitragen.

Für eine Beurteilung der Auswirkungen des Klimawandels auf den Austriebszeitpunkte und die Reihenfolge der Herkünfte, gibt die Schätzung der Varianzkomponenten wichtige Hinweise. Sie zeigt, dass bei nahezu gleichbleibender Austriebsreihenfolge am wärmeren Standort Gablitz der Faktor Herkunft eine geringere Rolle spielt als am kälteren Standort Schädtebek. Das bestätigt die von Chuine et al. (2000) aus phänologischen Modellen abgeleiteten hypothetischen Herkunftstransfers. Chuine et al. (2000) entwickelte auf Temperatursummen basierende phänologische Modelle zum Blühzeitpunkt von sechs Laubbaumarten aus tieferen Lagen. Angewandt auf einen potentiellen Transfer der Populationen in andere Klimate zeigte sich, dass beim Transfer nach Süden die Unterschiede zwischen Herkünften im Blühzeitpunkt abnahmen. Ebenso könnte die Klimaerwärmung dazu führen, dass lokale Anpassungen der Austriebsphänologie in Zukunft weniger stark ausgeprägt sind.

Ob mit dem früheren Austrieb in einer wärmeren Umwelt allerdings auch das Risiko von Schäden durch Spätfrost steigt, wird vermutlich vor allem vom jeweiligen Standort und dem Zeitpunkt des Spätfrostes abhängen. Kreyling et al. (2012) konnten beispielsweise in einem Herkunftsvergleich zeigen, dass ein schnellerer Austrieb durch höhere Temperaturen in der Austriebsphase die eintretenden Frostschäden durchaus reduzieren kann. Dabei waren vor allem die sich gerade im Austrieb befindenden Pflanzen (vgl. Stadien 4 bis 6) stark von Frostschäden betroffen, während die bereits vollständig ausgetriebenen Bäume kaum Schäden aufwiesen. Obwohl dies sicher auch von der Dauer und der Minimaltemperatur des Frostereignisse abhängt, lässt sich daraus folgern, dass Frostschäden nicht ausschließlich von einseitigen Schwellenwerten der Blattentwicklung bestimmt werden (Kreyling et al., 2012). Exakte Prognosen über die Auswirkungen des Klimawandels auf Austriebsphänologie und Frostschädigungen sind mit den derzeit vorliegenden Informationen noch nicht möglich. Neben dem noch fehlenden Verständnis der komplexen Wechselwirkung von Temperatursummen und Photoperiode sind auch die derzeit eingesetzten Klimamodelle wenig geeignet, die Wahrscheinlichkeit von Spätfrostereignissen auf Tagesbasis für regionale bzw. lokale Ebenen vorherzusagen.

Danksagung

Für die Mitarbeit bei der Aufnahme des Austriebs möchten wir uns bedanken bei Michael Mengl, Lambert Weißenbacher und Thomas Thalmayr (alle BFW Wien), sowie Renate Rietz, Heidi Heuer und Manfred Radies (Thünen-Institut für Forstgenetik, Großhansdorf).

Literatur

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation : climatic changes outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95-111
- Billington HL, Pelham J (1991) Genetic variation in the date of budburst in Scottish birch populations : implications for climate change. *Funct Ecol* 5:403-409
- Burger H (1933) Dänische und schweizerische Buchen. *Schweiz Z Forstwes* 1:46-52
- Buschbom J, Yanbaev Y, Degen B (2011) Efficient long-distance gene flow into an isolated relict oak stand. *J Hered* 102(4):464-472
- Chmura DJ, Rożkowski R (2002) Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genet* 51:123-127
- Chuine I, Belmonte J, Mignot A (2000) A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *J Ecol* 88:561-570
- Chuine I, Beaubien EG (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecol Lett* 4:500-510
- Dittmar C, Fricke W, Elling W (2006) Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Eur J Forest Res* 125:249-259
- Falusi M, Calamassi R (1996) Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Ann Sci For* 53:967-979
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6:95-124
- Hamrick JL, Godt, MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil Trans Royal Soc London Ser B* 351:1291-1298
- Heide OM (1993a) Day length and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiol Plant* 88:531-540
- Heide OM (1993b) Dormancy release in beech buds (*Fagus sylvatica* L.) requires both chilling and long days. *Physiol Plant* 89:187-191
- Howe GT, Saruul P, Davis J, Chen THH (2000) Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F2 family of hybrid poplars. *Theor Appl Genet* 101:632-642
- Jazbec A, Šegotić K, Ivanković M, Marjanović H, Perić S (2007) Ranking of European beech provenances in Croatia using statistical analysis and analytical hierarchy process. *Forestry* 80:151-162
- Keeling CD, Chin JFS, Whorf TP (1996) Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO2 measurements. *Nature* 382:146-149
- Kramer K (1994) Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica* L. *J Appl Ecol* 31:171-181
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal temperate and Mediterranean forests ecosystems : an overview. *Int J Biometeorol* 44:67-75
- Kremer A, Ronce O, Robledo-Arnuncio JJ, Guillaume F, Bohrer B, Nathan R, Bridle JR, Gomulkiewicz R, Klein EK, Ritland K, Kuparinen A, Gerber S, Schueler S (2012) Long distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecol Lett* 15:378-392
- Kreyling J, Thiel D, Nagy L, Jentsch A, Huber G, Konnerth M, Beierkuhnlein C (2012) Late frost sensitivity of juvenile *Fagus sylvatica* L. differs between southern Germany and Bulgaria and depends on preceding air temperature. *Eur J For Res* 131:717-725
- Kriebitzsch W-U, Beck W, Liesebach M, Müller J, Schmitt U, Veste M (2009) Anpassungsfähigkeit von Provenienzen der Rot-Buche an Klimabedingungen. In: Freibauer A, Osterburg B (eds) *Aktiver Klimaschutz und Anpassung an den Klimawandel – Beiträge der Agrar- und Forstwirtschaft* : 15.-16. Juni 2009 Braunschweig ; Tagungsband. Braunschweig : vTI, p 74
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. *Landbauforsch* 62(4):221-236
- Liesebach M (2012a) Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. *Landbauforsch* 62(4):159-168

- Liesebach M (2012b) Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. *Landbauforsch* 62(4):179-192
- Malaisse F (1964) Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentales : Note 4: Quelques observations phénologiques de hêtraies en 1963. *Bull Soc Bot Belg* 97:85-97
- Mátyás C (1994) Modeling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiol* 14:797-804
- Muhs H-J (1985) International provenance trial of beech 1983/85. *Mitt Bundesforschungsanst Forst-Holzwirtsch* 150:99-104
- Murray MB, Cannell MGR, Smith RI (1989) Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *J Appl Ecol* 26:693-700
- Ningre F, Colin F (2007) Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann For Sci* 64:79-86
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann Rev Ecol Syst* 16:179-214
- Rodenwald U (1949) Die spätreibende Buche. *Forstwiss Centralbl* 68:151-161
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Ann Rev Ecol Syst* 38:595-619
- Schueler S, Schlünzen KH (2006) Modelling of oak pollen dispersal on the landscape level with a mesoscale atmospheric model. *Environ Model Assess* 11:179-194
- Shannon CE (1948) The mathematical theory of communication. In: Shannon CE, Weaver W (eds) *The mathematical theory of communication*. Urbana : Univ Illinois Pr, pp 3-91
- St. Clair JB, Howe GT (2007) Genetic maladaptation of coastal Douglas fir seedlings to future climates. *Global Change Biol* 13:1441-1454
- Visnjic VC, Dohrenbusch A (2004) Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). *Allg Forst Jagdzeitg* 175:101-108
- Wolf H (2008) Rot-Buche – Plastizität im Klimawandel. *AFZ Wald* 63(20):1096-1099
- Wolf H (2011) Austrieb und Trockentoleranz von Rotbuchen-Herkünften (*Fagus sylvatica* L.) unter sich ändernden Klimabedingungen. *Mitt Forschungsanst Waldökol Forstwirtschaft* 11(69):64-78
- Wühlisch G von, Krusche D, Muhs HJ (1995) Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica* 44:343-346
- Wühlisch G von, Liesebach M, Muhs H-J, Stephan R (1998) A network of international beech provenance trials. In: Turok J, Kremer A, de Vries S (eds) *First EUFORGEN Meeting on Social Broadleaves : Bordeaux, France, 23-25 October 1997*. Rome : IPGRI, pp 164-172

