

Wo finden wir Alternativherkünfte der Buche für den Klimawandel?

Buchenherkünfte aus anderen Regionen Europas bieten die Chance, heimische Wälder mit Saat- und Pflanzgut anzureichern, das an die zu erwartende Klimaerwärmung besser angepasst ist. Die spezifischen Eigenschaften der in Europa in Fülle vorhandenen Ökotypen können über spezielle Nischenmodelle abgeschätzt werden. Der Einsatz neuer Methoden in der Herkunftsforschung beschleunigt die dringend nötige Identifikation klimaplastischer Alternativherkünfte.

TEXT: KARL-HEINZ MELLERT, ALWIN JANSSEN, MUHIDIN ŠEHO

Die Buche ist die wichtigste heimische Laubbaumart Deutschlands und wurde bis vor Kurzem noch als „sichere Bank“ im Klimawandel angesehen [1-3]. Die gravierenden Trockenschäden der letzten Jahre, die nicht nur in den bekannterweise anfälligen Nadelholzbeständen, sondern auch bei der Buche eingetreten sind, haben die Forstwirtschaft aufgeschreckt und werfen die Frage auf, ob heimische Herkünfte in Zeiten des Klimawandels tatsächlich noch die beste Wahl darstellen. In zahlreichen Herkunftsversuchen für unterschiedliche Baumarten konnte nachgewiesen werden, dass die Herkunft eine wichtige Rolle für die Anpassung an neue Standorts- und Umweltbedingungen spielen kann [4-16]. Im interdisziplinären Forschungsprojekt sensFOR-clim, in dem Institutionen aus vier Bundesländern zusammenarbeiten (das Bayerische Amt für Waldgenetik [AWG], die Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg [FVA], Sachsenforst, Thüringenforst und die Technische Universität München), wird die Klimasensitivität von Forstgenressourcen in einem durch Nischenmodelle definierten Klimagradien untersucht. Die Studie bezieht sich auf die Hauptbaumarten des herzynischen Bergmischwaldes, dessen zentrale Baumart neben Fichte und Weißtanne die Buche darstellt. In diesem Beitrag wird insbesondere auf die Identifikation von angepassten Buchenherkünften mithilfe von Nischenmodellen eingegangen und gezeigt, wie verschiedene Methoden für eine umfassende Bewertung der Klimasensitivität von Forstgenressourcen kombiniert werden.

Die Buche ist nach der letzten Eiszeit aus Glazialrelikten nach Zentral-europa zurückgewandert. Durch die prähistorischen Wanderwege der Buche und den dabei erfolgten Genaustausch einerseits sowie durch die Isolation von Populationen andererseits haben sich durch Selektion und Anpassung mannigfaltige Ökotypen (syn. Herkünfte, Provenienzen) der Buche

mit unterschiedlichen Spezialisierungen herausgebildet [17]. Die spezifischen Eigenschaften der Fülle vorhandener Ökotypen (veranschaulicht durch farbige Kurven in Abb. 1) können über spezielle Nischenmodelle [18] abgeschätzt werden. Herkömmliche Nischenmodelle bilden dies nur unzureichend ab (schwarze Kurve in Abb. 1). Unter der Vielzahl von Buchenpopula-

Nischenmodell zur Buche

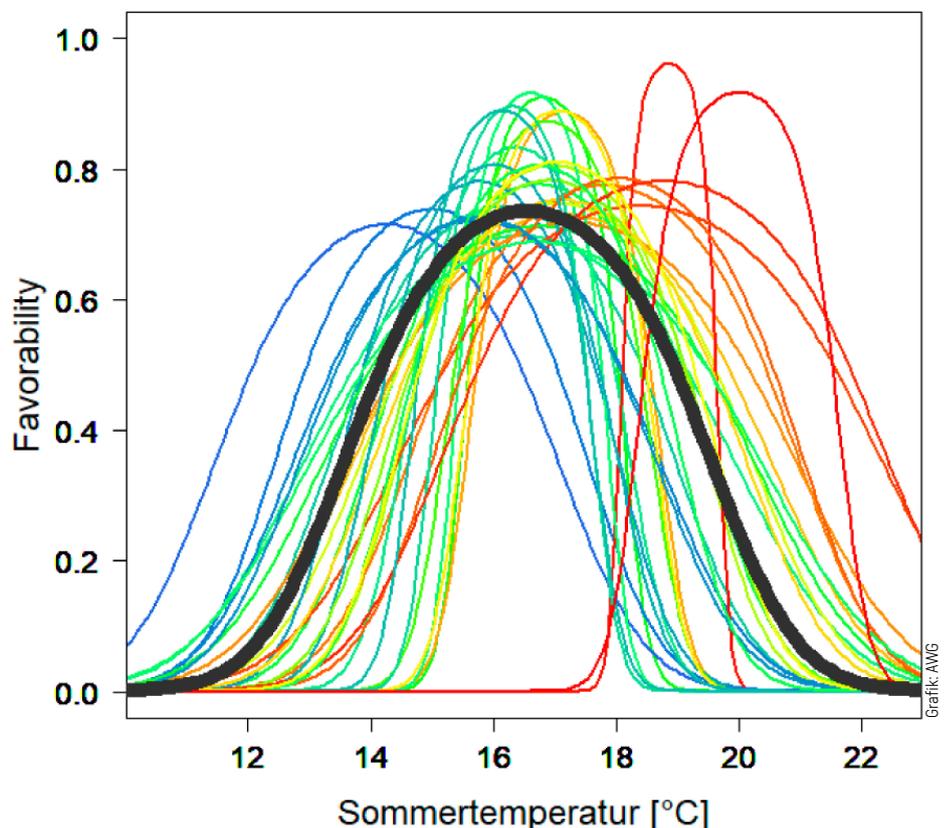


Abb. 1: Gesamtresponse der Standortseignung (Favorability) der Buche (schwarz) entlang des Temperaturgradienten (Sommer) und Differenzierung von Ökotypen nach Herkunftsregionen (s. Abb. 2)

„Autochthone Herkünfte, die auch mit einem künftig wärmeren und trockeneren Klima gut zurechtkommen, wären die ideale Option.“

KARL-HEINZ MELLERT

tionen in Europa existieren daher viele bisher unentdeckte Ökotypen, die für den klimaangepassten Waldumbau in Deutschland hochinteressant wären. Herkünfte aus wärmeren Regionen bieten die Chance, heimische Wälder fit für den Klimawandel zu machen [19] und mit Genotypen anzureichern (assisted gene flow [20], die an die Effekte der Klimaerwärmung wie verstärkten Trockenstress besser angepasst sind.

Herkunftsregionen der Buche

Wir orientieren uns bei Gliederung der Herkunftsregionen an der Karte der natürlichen Vegetation Europas [41]. Die Vegetationseinteilung folgt primär floristischen Einheiten, wobei die Vegetationsgeschichte sowie die naturräumliche Gliederung berücksichtigt wurde. Sie bildet damit eine gute Basis für eine grobe Einteilung von Herkunftsregionen auf europäischer Ebene. Die europäischen Buchenwälder wurden in gut 30 Einheiten zusammengefasst [21], auf die hier Bezug genommen wird. Für die detaillierte Beschreibung der Grundlagen wird auf diese Arbeiten verwiesen. In Abb. 2 sind die Sommertemperaturen (Durchschnitt der Monate Juni bis August, Tjja) in den so abgegrenzten Herkunftsregionen dargestellt. Bereits dieser eine Parameter zeigt die deutliche Differenzierung des europäischen Klimas im Areal der Rotbuche (Abb. 3). Neben dem Winter- und Spätfrost gelten Trockenheit und Dürre

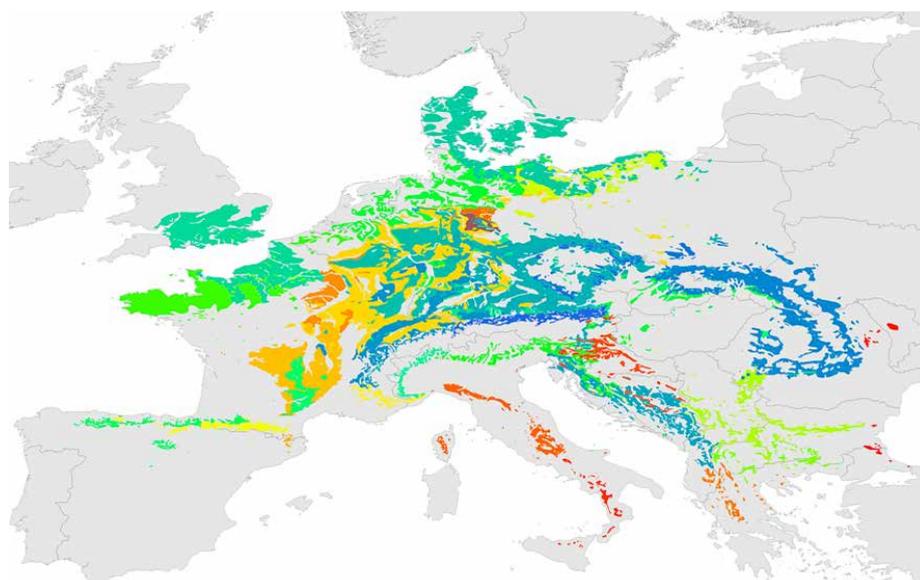


Abb. 2: Differenzierung des Buchenareals nach Herkunftsregionen; Farbgebung nach den mittleren Sommertemperaturen (s. Abb. 3)

Quelle: AWG

während der Vegetationsperiode als der wichtigste begrenzende Faktor für die potenzielle Verbreitung der Buche [22-25].

In Abb. 3 ist das Klima in den Herkunftsgebieten der Buche in Europa anhand der Prädiktoren Sommertemperaturen (Tjja), Minimumtemperaturen im Winter (Tmin) und Sommerniederschläge (Pjja) dargestellt. Diese drei Parameter erfassen wesentliche kli-

матические Limitierungen für die Verbreitung von Baumarten [26] und erlauben gleichzeitig noch eine übersichtliche Darstellung. Bei der Temperatur variiert das Klimaregime in den europäischen Buchenwäldern deutlich und weist beim Mittelwert (Median) einen Schwankungsbereich von 5,6 °C bei der Sommertemperatur in den Monaten Juni, Juli und August (Tjja) auf. Bei den Minimumtemperaturen im Januar (Tmin) betragen die Unterschiede sogar 9 °C. Die Sommerniederschläge variieren im Mittel um 375 mm. Das Gesamtspektrum der Werte, symbolisiert durch die Antennen („Whiskers“) der Boxplots, ist in einigen Gebieten eng gesteckt. In anderen Regionen umfasst es einen sehr weiten Bereich, der auf einen unterschiedlich großen Selektionsdruck und eine entsprechende Toleranz der entsprechenden Herkünfte hindeutet. Die besonders große Bandbreite der Werte in Gebirgen verdeutlicht, warum innerhalb größerer Herkunftsregionen gewöhnlich noch eine Differenzierung nach Höhenlage erfolgen muss. In diesem Artikel wird aus Gründen der Übersichtlichkeit aber auf eine weitere Verfeinerung verzichtet. Die Daten werden zunächst auf der Ebene der Herkunftsregion analysiert.

Gezielte Vorauswahl alternativer Herkünfte

Die Vorauswahl von alternativen Herkünften soll am Beispiel zentraleuro-

Schneller ÜBERBLICK

- » **Nischenmodelle zeigen** die große Bandbreite der Klimaanpassung von Buchenherkünften in Europa
- » **Aus der Fülle vorhandener Ökotypen** können gezielt Populationen aus warm-trockenen Herkunftsregionen für den Anbau und die Anreicherung des heimischen Genpools ausgewählt werden, z. B. mösische, subpannonisch-illyrische und südostalpine Herkünfte
- » **Bestimmte „heimische“ Herkünfte** bergen zudem bisher ungenutzte Anpassungspotenziale an den Klimawandel
- » **Generalisten, ob heimisch oder nicht heimisch**, können neuerdings mit Genanalysen identifiziert werden

Heimische und nicht heimische Buchenherkünfte

Tab. 1: Schema zur Reaktion von heimischen und nicht heimischen Herkünften in Transfersversuchen

Herkunft	Fall	Aktuelles Klima		Klimaerwärmung	
		angepasst	nicht angepasst	angepasst	nicht angepasst
autochthone Herkunft	1	X			X
nicht heimische Herkunft aus warmer Region	2		X	X	
nicht heimische Herkunft aus warmer Region	3	X		X	
autochthone Herkunft	4	X		X	

päischer (Mittel-)Gebirgswälder gezeigt werden, deren Baumarten im Fokus dieser Studie stehen. Buchenherkünfte aus diesen Gebieten sind durch Anpassungen an tiefe Januartemperaturen, mäßig warme Sommer (grün bis blaugrün in Abb. 2) und meist relativ hohe Sommerniederschläge geprägt (Abb. 3). Für den Klimawandel wären Herkünfte mit wärmeren und trockeneren Sommern interessant. Wie geeignete Ersatzherkünfte gezielt vorausgewählt werden, kann anhand des Streudiagramms in Abb. 4 veranschaulicht werden. Im Diagramm sind Minimumtemperaturen im Winter gegen die Sommertemperatur aufgetragen. Der Sommerniederschlag wird durch die Blasengröße repräsentiert. Ausgehend von einer Zielregion mit heute noch kühlerem

Klima (im Diagramm links) sollten geeignete alternative Herkünfte, die an ein künftig wärmeres Klima gut angepasst sind, weiter rechts im Diagramm liegen (siehe Pfeile). Die Blasengröße (P_{jja}) sollte maximal gleich oder kleiner sein, sodass von einer Anpassung an warm-trockene Bedingungen ausgegangen werden kann. Zwar werden nach den Klimamodellen auch die Wintertemperaturen steigen [27], idealerweise sollten die alternativen Herkünfte aber eine möglichst tiefe Minimumtemperatur im Winter ertragen. Diese Anforderung ergibt sich aus der Erfahrung der letzten Jahre, in denen sich gezeigt hat, dass trotz extrem warmer und trockener Sommer in unseren Gebirgswäldern im Jahresverlauf immer noch mit sehr niedrigen Tempe-

raturen gerechnet werden muss. (Sub-) Atlantische Herkünfte, die an eher milde Winter angepasst sind, werden daher von der Auswahl ausgeschlossen.

Bei der Annahme einer Temperaturerhöhung um 2 °C erscheinen für den nordalpischen Bereich Buchenherkünfte aus den südostalpischen Buchenwäldern als analoge Herkunftsregion interessant (Abb. 4, blauer Pfeil). Der Blick auf die mittleren Klimaverhältnisse der entsprechenden Herkünfte offenbart jedoch, dass die Anpassung an geringere Niederschläge (-120 mm) und höhere Sommertemperaturen (+2,3 °C) womöglich auch mit einer geringeren Anpassung an tiefe Temperaturen erkaufte wird (Abb. 4). Dies legen zumindest die Mittelwerte nahe. Ein Blick auf die unteren Temperaturextreme (Abb. 3) zeigt jedoch, dass im Bereich der südostalpischen Herkünfte genauso tiefe Temperaturen vorkommen wie in den Nordalpen (> -9 °C). Eine entsprechende Anpassung kann also angenommen werden.

Als weiteres Beispiel seien die mitteleuropäisch-herzynischen Buchenwälder genannt. Klimatische Analogien zu den in den südostdeutschen Mittelgebirgen angesiedelten Buchenwäldern finden sich in den subpannonisch-illyrischen Buchenwäldern

Klimatische Amplitude von Buchenherkunftsregionen in Europa

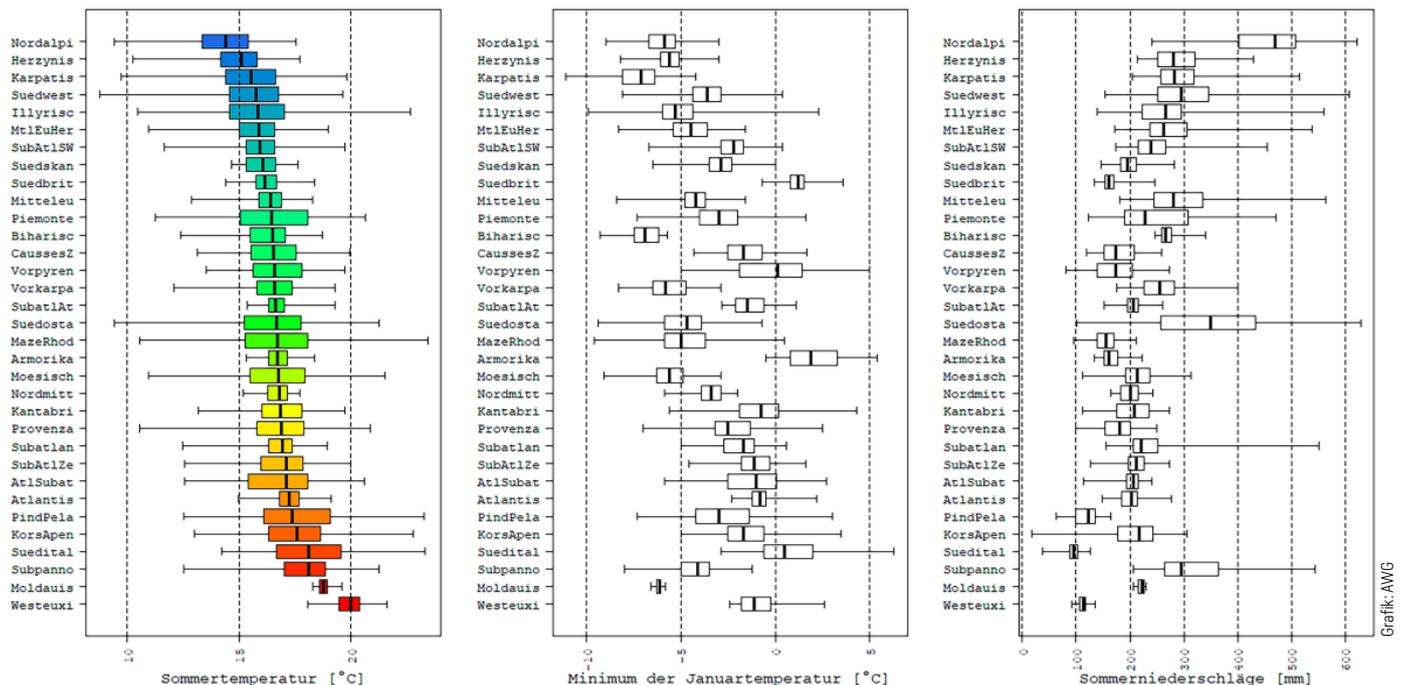


Abb. 3: Sommertemperatur [°C] (T_{jja}), Minimumtemperaturen im Winter [°C] (T_{min}) und Sommerniederschläge [mm] (P_{jja})

dern (Abb. 4, roter Pfeil), die sich wie im vorherigen Beispiel ebenfalls südlich der Alpen befinden. In diesen Wäldern sind die Sommerniederschläge allerdings tendenziell etwas höher als in den südostdeutschen Mittelgebirgen. Ein interessantes analoges Herkunftsgebiet für die herzynischen Buchenwälder im Gebirgsbogen vom Böhmerwald zum Altvatergebirge bilden die mösische Buchenwälder in SO-Europa (Abb. 4, grüner Pfeil). Auch für die westlich vorgelagerten mitteleuropäisch-herzynischen Buchenwälder ist diese Region als Quelle von alternativen Herkünften interessant. Das Verbreitungszentrum dieser Wälder liegt zwar nur bei geringfügig höheren Sommertemperaturen, aber wie das Temperaturspektrum zeigt (Abb. 3), kommen dort deutlich wärmere Sommer und deutlich geringere Niederschläge vor als im Zielgebiet, sodass von einer geringen Trockenstressanfälligkeit der mösischen Herkünfte ausgegangen werden kann. Gleichzeitig gedeihen diese Herkünfte unter tiefen Wintertemperaturextremen (Abb. 3) und weisen damit offenbar einen breiten Toleranzbereich auf.

Aus Nischenmodellen über Analogieschlüsse hergeleitete wärme- und trockenheitstolerante Herkünfte bieten zielgerichtete Wahlmöglichkeiten für die Anpassung von Beständen an den Klimawandel. Ganz ähnliche Methoden werden für die Auswahl von Alternativbaumarten angewendet [28]. Die Identifikation von potenziell geeigneten Herkünften ist aber nur der erste Schritt in einer Reihe von Untersuchungen, die zur Bereitstellung von klimaplastischem forstlichen Vermehrungsgut notwendig sind.

Alte Versuche – neue Erkenntnisse

Traditionell wurden geeignete Ökotypen der Buche mit Herkunftsversuchen (HKV) ohne Kenntnis der molekulargenetischen Grundlage ermittelt. Solche Anbauversuche liefern praxisnahe Ergebnisse, sind aber sehr langwierig und ähneln ohne Vorkenntnisse der sprichwörtlichen Suche nach der „Stecknadel im Heuhaufen“. Um bei der Suche klimaplastischer Herkünfte der Buche systematisch, zielgerichtet und damit effizient vorgehen zu können,

werden in sensFORclim unterschiedliche Methoden kombiniert:

1. *Studien zur Resilienz von Beständen gegenüber Trockenstress mit dendrochronologischen Methoden,*
2. *Studien zur physiologischen Reaktion von Altbäumen,*
3. *Studien zu deren Nachkommenschaft sowie*
4. *die Ergebnisse von Herkunftsversuchen.*

In Herkunftsversuchen werden nicht nur eine generelle standörtliche Eignung, sondern auch die Widerstandskraft gegenüber extremen Witterungsereignissen (z. B. Frost) und Schädlingen sowie die Leistung und Qualität von Ökotypen (Populationen) untersucht. Hier kann sich bei manchen Baumarten eine Überlegenheit der autochthonen Herkünfte im Heimatgebiet zeigen, mit Ausnahme von starkem Trockenstress durch hohe Temperaturen und Wassermangel (Tab. 1: Fall 1). Unter solchen Bedingungen schneiden südliche Herkünfte meist besser ab (Tab. 1: Fall 2). Die Erwartung aus Nischenmodellen, nämlich der einer optimalen Anpassung autochthoner Ökotypen an das Klima der Herkunftsregion, spiegelt sich also in den Ergebnissen der Herkunftsversuche. Insofern sollte schon bei der Wahl der Herkunftsregion auf die Abdeckung eines breiten Toleranzbereichs (Umweltgradienten) geachtet werden.

Autochthone Herkünfte, die auch mit einem künftig wärmeren und trockeneren Klima gut zurechtkommen, wären die ideale Option (Tab. 1, Fall 4). Bisher belegen nur wenige Herkunftsversuche die Existenz solcher spezieller Ökotypen, die als klimatische Generalisten bezeichnet werden können. Ein Beispiel hierfür ist die hochmontane Herkunft „Höllerbach“ aus dem Bayerischen Wald, die beim Anbau im warm-trockene Klima im HKV „Fruska Gora“ in Serbien im Bereich der mösischen Buchenwälder morphologische Anpassung an Trockenheit in Form skleromorpher Blätter zeigte [11] und sich damit als Generalist auswies. Ein weiteres Beispiel ist die Herkunft „Hinterstoder“ aus der nordalpinen Herkunftsregion, die gute Leistungen in dem wärmeren Versuchsort in Lillenthal am Kaiserstuhl erbringt [10].

Bei der gezielten Suche nach solchen Generalisten helfen auch neuere Erkenntnisse zur Genetik und Stammesgeschichte von Ökotypen der Buche.

Ergebnisse aus HKV lassen sich auch in Bezug auf das Schema in Tab. 1 und die hier vorgenommene Einteilung der Herkunftsregionen einordnen. Die südfranzösische Herkunft „Perche/Beleme“ (Herkunftsregion SubAtlZe, mittlere Tjja = 17,1 °C) ist ein Beispiel für den Fall 2 (Tab. 1), denn sie zeigt ein deutlich reduziertes Wachstum im Feldversuch in Fichtelberg im Fichtelgebirge (Bayern, Herkunftsregion MtlEuHer, mittlere Tjja = 15,9 °C) [10]. Hier zeigt sich, dass an warme Standorte angepasste Spezialisten für Trockenheit und Wärme heute (noch) keine gute Wahl für den Anbau in der kühleren Zielregion Fichtelberg sind.

Die Unterlegenheit von einzelnen nicht heimischen Herkünften bei Wachstum und Wuchsform ist ein Befund, der sich in Herkunftsversuchen [29] und nicht nur in Bezug auf die Buche zeigt [30, 13, 9]. Der phylogenetische und ökophysiologische Hintergrund hierfür liegt darin, dass Baumpopulationen infolge der Anpassung an trockene Standorte Strategien entwickeln, die dem Überleben unter pessimalen Bedingungen dienen, mit dem Resultat, dass die Pflanze mehr Ressourcen in das Wurzel- als in das Sprosswachstum investiert, um den Bedarf an Wasser und Nährstoffen unter Mangelbedingungen zu decken. Damit sind ideale Stammformen, wie sie bei hoher Lichtkonkurrenz unter sonst weitgehend günstigen Standortbedingungen von Vorteil sind, bei solchen Anpassungstypen eher die Ausnahme als die Regel. Die traditionelle Empfehlung, bei der künstlichen Verjüngung von Beständen auf bewährte autochthone Herkünfte zu setzen, liegt daher aus Gründen der Qualität meist nahe.

Günstig wären aber trockentolerante Herkünfte, die auch unter humideren Bedingungen in Deutschland eine vergleichbare Leistung erbringen wie heimische Herkünfte (Fall 3, Tab. 1). Die Provenienz „Magyaregregy“ aus dem Bereich der mösischen Buchenwälder, die in Liliental ein überdurchschnittliches Wachstum zeigt [10], ist ein Beispiel hierfür, dass im Ursprungsgebiet deutlich niedrigere Sommerniederschläge als im Zielgebiet vorkommen

Vorauswahl geeigneter Buchen-Ersatzherkünfte

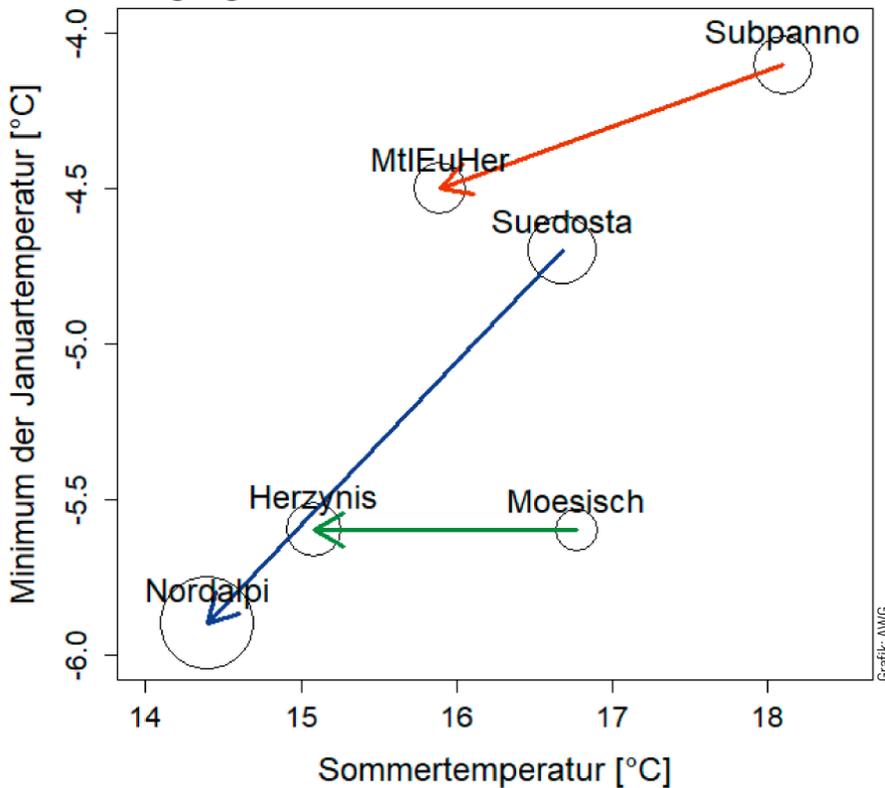


Abb. 4: Schema zur Vorauswahl geeigneter Ersatzherkünfte der Buche aus einer Kombination von Minimumtemperaturen im Januar mit den Sommertemperaturen [°C] und den Sommerniederschlägen [mm] (Blasengröße); Beispiele für wärmere Herkunftsregionen und Zielregionen mit einem Sommer-temperaturunterschied von etwa 2 °C sind mit farbigen Pfeilen verbunden, die auf das Zielgebiet zeigen.

können (Abb. 3). Neben ihrer bekannten Trockentoleranz ist diese Form der Buche auch unempfindlich gegenüber Frost. Solche Befunde und der bereits dargestellte weite Toleranzbereich der mösischen Buchenwälder (Abb. 3) ist ein Hinweis für die potenzielle Bedeutung dieser Herkunftsregion als Quelle für Alternativherkünfte für eine breite Palette mitteleuropäischer Buchenstandorte.

Anpassung, Stammesgeschichte und Genetik

Inwieweit Anpassung, Genetik und stammesgeschichtliche Aspekte miteinander verwoben sind, zeigt das Beispiel der bereits genannten Mösischen Buche (nach dem antiken Moesiaca), die von einigen Experten als *Fagus sylvatica* ssp. *moesiaca* angesprochen

Literaturhinweise:

Download des Literaturverzeichnisses sowie einer Beschreibung der angewandten Methoden finden sich unter: www.forstpraxis.de/downloads

wird [31] und lange als Übergangsform der Orientbuche zur heimischen Rotbuche gesehen wurde [32, 33]. Im Gegensatz zur Krimbuche, bei der nach langer Trennung von Buchenarealen eine Rehybridisierung stattgefunden hat, geht man bei der Mösischen Buche nach neueren Erkenntnissen davon aus, dass sie sich in Kleinasien genetisch bereits sehr früh von der Orientbuche entfernt hat und es sich daher um eine sehr alte Form der Rotbuche (*Fagus sylvatica sensu stricto*) handelt [34]. Dies bedeutet, dass Anpassungsformen, wie sie in der Mösischen Buche zum Ausdruck kommen, im Genpool der Buche weiter verbreitet sein können als bisher angenommen. Zu dieser Sicht passen die oben bereits angesprochenen Befunde aus Herkunftsversuchen [10, 11]. Generell gilt Vermehrungsgut aus südosteuropäischen Buchenpopulationen als besonders interessant: Dieser Bereich gilt als ein wichtiges Refugium, aus dem die Buche nacheiszeitlich nach Zentraleuropa zurückgewandert ist, und zeichnet sich durch eine

besonders hohe genetische Vielfalt aus [35]. Gesondert müssen Populationen aus Bulgarien und Griechenland betrachtet werden, da diese aus anderen Refugien stammen und nicht in Zentraleuropa vertreten sind [17, 36].

Viele heimische Herkünfte besitzen dank ihrer breiten genetischen Basis ebenfalls ein hohes Potenzial, sich stetig anzupassen [37]. Als „Alternativherkünfte“ kommen daher aus prinzipiellen Erwägungen zunächst solche in Frage, die eine hohe genetische Vielfalt und Diversität aufweisen, weil diese bei den zu erwartenden Klimabedingungen eine erhöhte Klimaplastizität versprechen [38]. DOI et al. [39] zeigten in ihrer Studie auf, dass die Variationsbreite der phänologischen Reaktion auf Temperatur in Populationen einer Spezies mit abnehmender genetischer Vielfalt von Teilpopulationen einer Spezies rückläufig ist.

Neueste Entwicklungen in der Genforschung ermöglichen es überdies, trockenheitstolerantere Buchenherkünfte allein anhand von Genanalysen zu identifizieren [40]. Durch solche Fortschritte in den einzelnen Disziplinen sowie die Kombination moderner Methoden kann die Frage nach geeigneten Ersatzherkünften im Klimawandel immer präziser beantwortet werden.



Dr. Karl-Heinz Mellert

karlheinz.mellert@awg.bayern.de

ist wissenschaftlicher Mitarbeiter für das Projekt sensFORclim im Sachgebiet 3 „Erhalten und Nutzen forstlicher Genressourcen“ am Bayerischen Amt für Waldgenetik (AWG).

Dr. Alwin Janßen ist der Leiter des AWG.

Dr. Muhidin Šeho leitet das Sachgebiet 3 am AWG.