

Blütenfarbe bei Lärche und Fichte – Ein adaptiver Genmarker



Diplomarbeit an der Universität für Bodenkultur, Wien,
Institut für Waldbau in Zusammenarbeit mit dem
Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum
für Wald, Naturgefahren und Landschaft,
Institut für Forstgenetik

von
Karin Robitschek

Betreuer: Univ. Doz. DDr. Thomas Geburek

März / 2005



Inhaltsverzeichnis

1. EINLEITUNG	3
1.1 PROBLEMSTELLUNG	6
2. MATERIAL	8
2.1 ERHOBENE INVENTURDATEN	9
2.2 ABGELEITETE INVENTURDATEN	12
3. METHODE	14
3.1 EINFLUSS DER UMWELT AUF DEN FARBPOLYMORPHISMUS	14
3.1.1 H – TEST VON KRUSKAL UND WALLIS	15
3.1.2 CHI – QUADRAT - TEST (3X3 FELDERTAFELN) UND ÜBERPRÜFUNG AUF TREND	15
3.1.3 VERGLEICH DER REGRESSIONSKOEFFIZIENTEN	18
3.2 POPULATIONSGENETISCHE AUSWERTUNG	18
3.2.1 HARDY - WEINBERG - PROPORTIONEN	18
3.2.2 ALLELISCHER ABSTAND	19
3.2.3 ALLELISCHE DIFFERENZIERUNG	19
4. ERGEBNISSE	20
4.1 ERGEBNISSE DES UNGRUPPIERTEN DATENSATZES	20
4.2 ERGEBNISSE DES GRUPPIERTEN DATENSATZES	29
4.2.1 ERGEBNISSE DER LÄRCHE UND FICHTE	29
4.2.2 ERGEBNISSE DER ENTWICKLUNGSSTADIEN DER FICHTE	38
4.3 POPULATIONSGENETISCHE AUSWERTUNG	47
4.3.1 PRÜFUNG AUF HARDY – WEINBERG - PROPORTION	47
4.3.2 ALLELISCHER ABSTAND	49
4.3.3 ALLELISCHE DIFFERENZIERUNG	50
5. DISKUSSION	52
5.1 WAHL DER AUFNAHMEGRÖßEN	52
5.2 TEMPERATURHAUSHALTE IM ZAPFENINNEREN	54
5.3 EINFLUSSFAKTOR WÄRMESUMME	57
5.4 SELEKTIONSVORTEILE DER BLÜTENFARBEN	59
5.5 DIVERSITÄT MIT HILFE DER BLÜTENFARBE ALS GENMARKER	63
5.6 SCHLUSSFOLGERUNGEN	65

6. ZUSAMMENFASSUNG	67
7. LITERATURVERZEICHNIS	70
8. ABBILDUNGSVERZEICHNIS	77
9. TABELLENVERZEICHNIS	79
10. ANHANG	81
10.1 BEISPIEL FÜR DIE ERSTELLUNG DER 3X3 FELDERTAFELN	81
10.2 BERECHNUNGSBLATT ZUR PRÜFUNG AUF TREND	84
10.3 BERECHNUNG VON HARDY – WEINBERG - PROPORTIONEN	85

1. EINLEITUNG

Der Begriff Biodiversität wurde erstmals durch das Übereinkommen über die biologische Vielfalt – Biodiversitätskonvention (UNEP/CBD - CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY 1992) publik gemacht. Dieses ist das erste völkerrechtlich verbindliche Übereinkommen, welches die Erhaltung der genetischen Diversität und die Erhaltung der Arten- und Lebensraumvielfalt global und umfassend behandelt. Weiters wird darin auch die Nutzung biologischer Ressourcen bestimmt. Neben zahlreichen Konventionen, wie zum Beispiel der Alpenkonvention (ANONYMUS 1991), bestehen zusätzlich auch Protokolle, Netzwerke (Natura 2000) und Konferenzen (Forstministerkonferenzen), die sich immer wieder mit dem Bereich der Biodiversität befassen.

Biodiversität kennzeichnet die „Vielfalt des Lebens“ und wird bereits nach NORSE *et al.* (1986) in drei Ebenen unterteilt. Einerseits wird von der Artenvielfalt gesprochen, die für alle lebenden Organismen wichtig ist; andererseits auch von der Vielfalt der Lebensräume, die sich auf lokale, regionale und globale Ökosysteme bezieht. Die dritte Ebene wird durch die genetische Vielfalt innerhalb einer Art definiert.

Die genetische Diversität bezeichnet dabei die genetische Zusammensetzung von Organismengruppen. Diese entstehen aus der Evolution und sind daher die Konsequenz von Mutation, Selektion, Zufallsdrift und Migration sowie der Vermehrungsstruktur von Populationen. Auch der menschliche Einfluss durch gezielte Pflanzung und Züchtung spielt hierbei eine wesentliche Rolle. Die genetische Diversität charakterisiert das Ausmaß an Unterschieden im gesamten genetischen Material der untersuchten Populationen.

Da das Überleben von Populationen nicht nur von der Umwelt bestimmt wird, sondern zum Großteil auch von der genetischen Information abhängig ist, kommt dieser Ebene eine große Bedeutung zu. Eine Reduzierung der genetischen Vielfalt verringert die Anpassungsmöglichkeiten an eine sich ändernde Umwelt. Werden Populationen stark dezimiert, dann geht damit auch die genetische Variation verloren. Die Restpopulation enthält dann aufgrund zufälliger Verluste (genetische Drift) nicht mehr alle genetischen Typen. Dadurch steigt auch die Rate der Inzucht, da eine geringere Anzahl reproduktionsfähiger Individuen vorhanden ist. (DEGEN & SCHOLZ 1998, MÜLLER – STARCK & SCHUBERT 2000).

Die genetische Variation ist somit die wichtigste Grundlage, um bei Veränderungen der Umweltbedingungen eine Anpassungsfähigkeit einer Population zu gewährleisten. (GREGORIUS 1991)

Gegenwärtig gewinnt ein Monitoring von Biodiversität immer mehr an Bedeutung. Dabei wird Biodiversität messbar und vergleichbar gemacht. Dafür werden Indikatoren eingesetzt, die sensibel sind und möglichst früh auf Veränderungen reagieren. Sie sollen leicht in ihrer Anwendbarkeit, weit verbreitet über eine größere geographische Region und stressresistent sein. In weiterer Folge sollen Indikatoren zwischen natürlichen Zyklen und vom Mensch beeinflussten Vorgängen unterscheiden können, relevant für ökologische Vorgänge sein und kostengünstig zur Verfügung stehen (NOSS 1989).

Solche Indikatoren zeichnen sich im genetischen Bereich durch Marker aus. Die genetischen Marker geben einerseits indirekt auf phänotypischer Ebene und andererseits direkt auf DNA – Ebene Auskunft über genotypische Strukturen an den einzelnen Genorten. Sie können in drei Hauptgruppen unterteilt werden: morphologische Marker, biochemische Marker und DNA – Marker.

Erstmals befasst sich GREGOR MENDEL (1866) mit morphologischen Markern. Eine Voraussetzung für Mendels Arbeit war, dass es für Gene unterschiedliche Ausprägungsformen gibt. Diese werden heute Allele genannt. Er führte seine Experimente mit sorgfältig ausgewählten Merkmalen (Gestalt der reifen Samen, Farbe des Endosperms, Färbung der Samenschale, Form der reifen Hülsen, Farbe der unreifen Früchte, Stellung der Blüten, Achsenlänge) durch, um eine eindeutige Interpretation der Ergebnisse zu gewährleisten. Mit der Hilfe von Kreuzungsversuchen stellte er die drei Mendelschen Regeln auf die bis heute gültig sind.

In den 70iger Jahren des 20en Jahrhunderts wird erstmals mit biochemischen Isoenzymmarkern gearbeitet (BARTELS 1971, BERGMANN 1971, GLAUBITZ & MORAN 2000). Dadurch wird eine Vielzahl an genetischen Studien in Waldpopulationen ermöglicht (PAULE 1992). Isoenzyme sind verschiedene Formen eines Enzyms mit gleicher Funktion. Jedoch bestehen Unterschiede in der Primärstruktur. Eine Identifizierung wird durch Elektrophorese ermöglicht. Der Nachteil der Isoenzyme besteht aus ihrer begrenzten Anzahl, denn je Baumart stehen nur 20 bis 30 Loci zur Verfügung (GLAUBNITZ & MORAN 2000). Mitte der 80iger Jahre kam die rekombinierte DNA – Technik auf. Damit war nun der Nachweis genetischer Unterschiede direkt auf Ebene der Nukleinsäure möglich. Dies ermöglichte eine unbegrenzte Anzahl molekularer DNA – Marker.

Ein weiterer Vorteil besteht auch darin, dass diese Marker in jeder Zelle zu finden sind und sehr hohe Stabilität aufweisen. Daher bleiben die Sequenzen auch noch mehrere Jahrtausende intakt (CANO *et al.* 1993). DNA – Marker werden mit Hilfe der PCR (POLYMERASE CHAIN REACTION) untersucht (MULLIS & FALOONA 1987). Mit der Polymerase – Kettenreaktion lassen sich DNA – Fragmente im Reagenzglas in kurzer Zeit sehr stark vermehren und Primer (= DNA – Starter) anlegen. Somit können spezifische Zielsequenzen aus einem heterogenen DNA – Gemisch hergestellt werden. Dazu zählt auch der RFLP (RESTRICTION FRAGMENT LENGTH POLYMORPHISMS) - Marker. Dieser wurden bereits in den späten 70er Jahren entwickelt (BOTSTEIN *et al.* 1980).

In den letzten Jahren zählen die Mikrosatelliten zu den verbreitetsten DNA – Markern und werden am häufigsten angewendet. Mikrosatelliten – Marker wurden zuerst für das menschliche Genom (WEBER & MAY 1989) entwickelt. Erst später wurde der Marker dann auch für pflanzenbezogene Untersuchungen weiterentwickelt (MORGANTE & OLIVIERI 1993). Es sind nicht nur beide Allele eines Locus identifizierbar (kodominante Vererbung), sondern auch die hohe Variabilität (POWELL *et al.* 1996) stellt einen Vorteil da. Weiters sind auch molekulare Informationen über Struktur und Mutationen weitgehend bekannt. Zu den Mikrosatelliten – Markern zählen unter anderem die RAPD (RANDOM AMPLIFIED POLYMORPHIC DNA) und die AFLP (AMPLIFICATION FRAGMENT LENGTH POLYMORPHISM).

Um die genetische Diversität verschiedener Pflanzenspezies zu beschreiben, kann auch das Chloroplastengenom untersucht werden. Es wird maternal vererbt und hat eine geringe Mutationsrate. Eine Studie (DUTECH *et al.* 2000) zeigt die kombinierte Anwendung PCR mit RFLP bei der Population *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae). Dabei werden die Diversität in der Population, die genetische Diversität und die Differenzierung zwischen Populationen ermittelt. Eine aktuellere Arbeit (PASTORELLI *et al.* 2003) beschreibt die Verwendung geklonter Mikrosatelliten der europäischen Buche (*Fagus sylvatica* [L.]) und die Entwicklung eines Primers. Aufgrund der hohen Variation dieser Marker werden Studien bezüglich des Genflusses dieser Baumart ermöglicht.

Im Bereich der morphologischen Marker hat sich bisher in der Forschung relativ wenig getan. Bereits MENDEL (1866) arbeitete mit solchen morphologischen Markern. Dennoch fanden sie bisher kaum Anwendung, obwohl es relativ leicht ist solche Marker zu erstellen. Bei Waldbäumen bestehen allerdings nur wenige direkt sichtbare Merkmale, welche monogen kodiert werden (HATTEMER 1991).

1.1 PROBLEMSTELLUNG

Morphologische Marker mit hoher Heterabilität wurden bei Waldbäumen schon früh eingesetzt. Bereits 1974 wurde die Variation der Spaltöffnungszahlen als Marker für die Herkünften von *Picea abies* [L.] KARST. (MUHS *et al.* 1974) eingesetzt. Von den untersuchten Merkmalen zeigt die Spaltöffnungsdichte die geringste Variation zwischen den Bäumen. Weiters nimmt die Spaltöffnungsdichte von Norden nach Süden und von Osten nach Westen zu.

Bei der Lärche (*Larix decidua* [MILL.]) wurde die Länge der Stromatareihen als Unterscheidungsmerkmal herangezogen (MAIER 1992). Dabei wurde die Länge der Stromatareihen auf der Oberseite von Kurztrieb nadeln bei verschiedenen Herkünften gemessen. Die auf die Nadellänge bezogene Länge dieser Reihen ist provenienztypisch und weitgehend genetisch kontrolliert. Es zeigt sich dabei, dass sie mit der Seehöhe deutlich zunimmt. Eine Unterscheidung zwischen Tieflagenherkünften und Hochlagenherkünften ist möglich.

Bisher fanden morphologische Marker, d. h. morphologische Merkmale, welche monogen kodiert werden, kaum Anwendung. Morphologische Marker sind leicht erkennbar. Ein solcher Marker ist zum Beispiel die Blütenfarbe. Sie ist bei der jeweiligen Baumart mit freiem Auge erkennbar und kann somit bei einem Monitoring einfach aufgenommen werden. Vermutlich die ersten, welche die Blütenfarbe bei Waldbäumen als Genmarker experimentell erkannten, waren CARLISLE & TEICH (1970). Auch bei der Baumart *Picea abies* wurde die Blütenfarbe früh untersucht. Eine der ältesten Arbeiten ist jene von SÄTTLER (1952). Er beschreibt Spät- und Frühtreiber der Fichte. SÄTTLER (1952) beobachtete 20 Jahre lang seinen angelegten Versuch. Eine größere Anzahl von Fichten wurde mit einem grünen oder roten Ölfarbenpunkt, je nach entsprechender Blütenfarbe, versehen. In den darauffolgenden Jahren konnte dann festgehalten werden, dass die beobachteten Farben der Zapfen mit der des Ölfarbenpunktes übereinstimmen. Die Blütenfarbe der Fichte ändert sich demnach im Laufe der Jahre nicht.

Später wurde bei der Gattung *Pinus* anhand von Kreuzungsexperimenten die monogene Kontrolle der Blütenfarbe gezeigt (STEINHOFF 1974). Bei *Cryptomeria japonica* [D.] DON wird die Blütenfarbe vermutlich von zwei Genen gesteuert (TSURUMI *et al.* 1988).

Auch DENGLER (1955) beschäftigte sich in seiner Arbeit mit dem Zusammenhang zwischen Blütenfarbe und dem Austreiben der Fichte. Hier wurde ein Versuch mit Einzelstammnachzuchten von rot- und grünzapfigen früh- und spätaustreibenden Fichten angelegt und die Ergebnisse wurden anschließend von DENGLER selbst ausgewertet. Er tätigte seine Beobachtungen im Forst Seitenberg und Wolfsbruch (Glatzer Gebirge und dem Preuß). Ein Zusammenhang zwischen der Zapfenfarbe und dem Austriebstermin bestand nicht.

Die ersten, die die Blütenfarbe einer Baumart mit der Seehöhe einer Region in Verbindung bringen, sind STURGEON & MITTON (1980). Sie beschreiben in ihrer Arbeit, dass die rote Blütenfarbe bei *Abies concolor* [G.] vorwiegend in höheren Regionen vorkommt und daher mit der zunehmenden Seehöhe auch die Wahrscheinlichkeit steigt, eine rote Blütenfarbe anzutreffen. Die Blütenfarbe unterscheidet sich von den lokalen Populationen. Es herrscht ein großer Selektionsdruck, dem standgehalten werden muss, d. h. verschiedene physiologische und morphologische Eigenschaften beeinflussen somit das Überleben im frühen Stadium der Entwicklung.

Zusätzlich finden KOPPEL *et al.* (1987) heraus, dass auch betreffend Respiration und Photosynthese Unterschiede zwischen den beiden Blütenfarben bestehen. In den roten Blüten wurden höhere Temperaturen als in den grünen gemessen. Rote und grüne Blüten unterscheiden sich demnach nicht nur in der Wachstums-, sondern auch in ihrer Entwicklungsrate.

2. MATERIAL

Das Datenmaterial der nachstehenden Untersuchungen wurde vom Bundesamt und Forschungszentrum für Wald zur Verfügung gestellt. Die Daten wurden im Rahmen der ÖWI (*Österreichischen Waldinventur*) 2000/2002 erhoben und stehen als Grundlage verschiedener wissenschaftlicher Projekte zur Verfügung. Das Aufnahmegebiet erstreckt sich über das gesamte Bundesgebiet. Dabei werden auf fixen Probeflächen in regelmäßigen Abständen verschiedene Daten erhoben.

In der folgenden Arbeit werden Datensätze der europäischen Lärche (*Larix decidua* [MILL.]) und gewöhnlichen Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.) verwendet. Diese werden in weiterer Folge nur noch mit Lärche (steht für die europäische Lärche) und Fichte (für gewöhnliche Fichte) bezeichnet. Für die Auswertungen stehen Daten von 1523 Probeflächen mit 4210 Beobachtungen zur Verfügung, wobei 120 Probeflächen auf die Baumart Lärche und 1403 Probeflächen auf Fichte entfielen. Es ist dabei zu berücksichtigen, dass davon auf 68 Probeflächen sowohl Beobachtungen der Lärche, als auch Beobachtungen der Fichte getätigt wurden. Die Beobachtungszahl bei Lärche beträgt 258 Bäume und bei Fichte 3952 Bäume (Abbildung 1 & 2). Der Datensatz der Fichte wird jedoch zusätzlich in Daten mit Blüten oder stehenden Zapfen und in Daten mit liegenden, hängenden Zapfen unterteilt. Somit wird das Entwicklungsstadium berücksichtigt und in die Auswertungen miteinbezogen. Dabei entfallen von den 3952 Beobachtungen 889 Bäume auf die Blüte der Fichte und 3063 Bäume auf die Zapfen der Fichte.

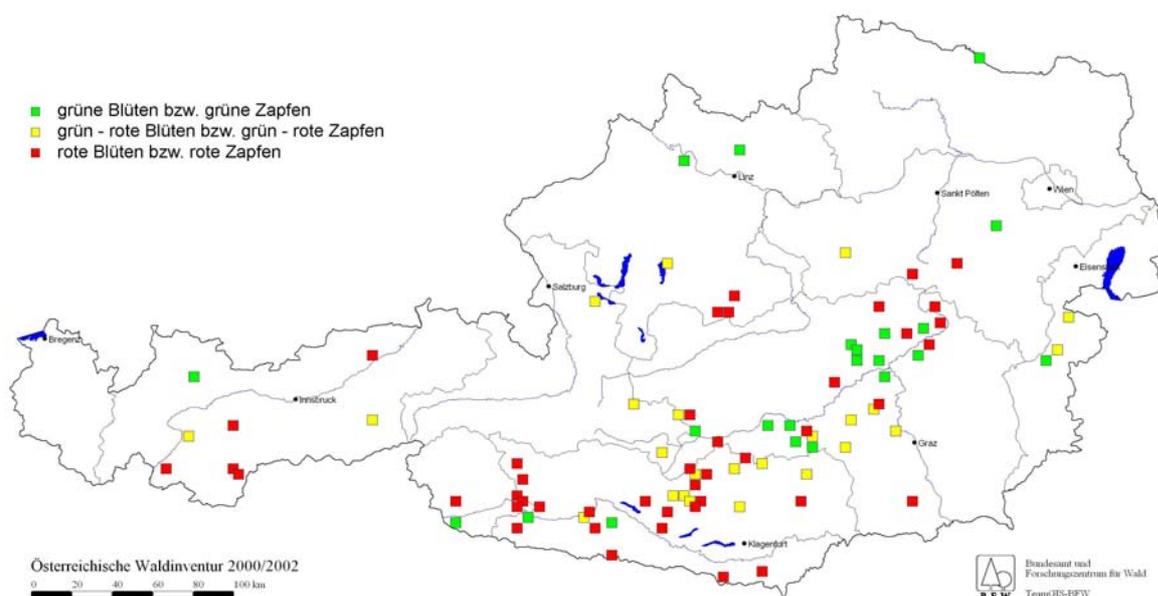


ABBILDUNG 1: Geografische Verteilung unterschiedlich blühender Lärchen bzw. Lärchen mit unterschiedlicher Zapfenfarbe.

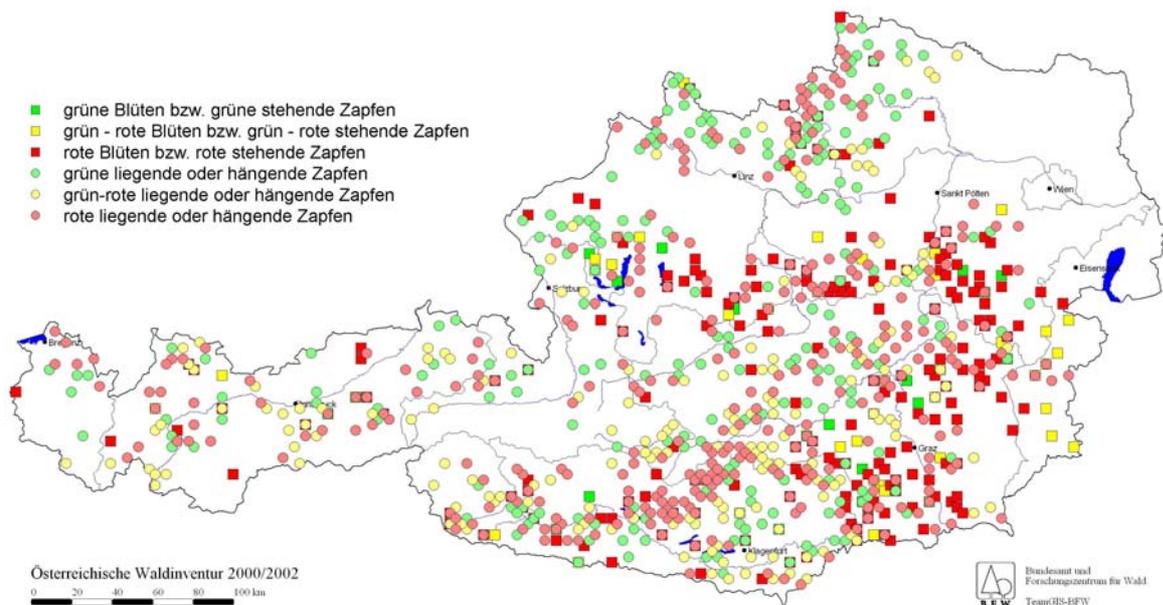


ABBILDUNG 2: Geografische Verteilung unterschiedlich blühender Fichten bzw. Fichten mit unterschiedlicher Zapfenfarbe.

Die Daten werden in zwei Hauptgruppen unterteilt: In jene Daten, die im Rahmen der Waldinventur erhoben wurden und solche, die mit Hilfe von Modellen abgeleitet werden können.

2.1 ERHOBENE INVENTURDATEN

Die erhobenen Inventurdaten werden direkt an den einzelnen Probeflächen ermittelt und für jeden Baum erhoben - zu diesen Daten zählen folgende:

- Blütenfarbe
- Seehöhe
- Wuchsgebiet
- Inklination
- Exposition

Die Blütenfarbe der weiblichen Blüten wird von jedem Probebaum angegeben, der in die Winkelzählprobe hineinfällt. Für die Lärche gilt die Differenzierung zwischen grünen Blüten bzw. Zapfen, grün - roten Blüten bzw. Zapfen und roten Blüten bzw. Zapfen (Abbildung 3 - 5).



ABBILDUNG 3: Grüne Blüten- und Zapfenentwicklung der Lärche aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002.



ABBILDUNG 4: Grün-rote Blüten- und Zapfenentwicklung der Lärche aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002.



ABBILDUNG 5: Rote Blüten- und Zapfenentwicklung der Lärche aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002.

Bei der Fichte wird, wie bereits erwähnt, ein Unterschied im Entwicklungsstadium gemacht. Daher wird zwischen grünen Blüten bzw. grünen stehenden Zapfen, grün-roten Blüten bzw. grün - roten stehenden Zapfen und roten Blüten bzw. roten stehenden Zapfen unterschieden. Weiters wird zwischen grünen liegenden oder hängenden Zapfen, grün - roten liegenden oder hängenden Zapfen und roten liegenden oder hängenden Zapfen differenziert (Abbildung 6).



ABBILDUNG 6: Blüten- und Zapfenentwicklung bei der Fichte aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002.

Unterschieden wurden die weiblichen Blüten von den männlichen dadurch, dass sie fast senkrecht an den Ästen und Zweigen stehen und sich mit zunehmendem Gewicht immer mehr nach unten neigen. An den Zweigunterseiten befinden sich die männlichen Blüten.

Zu jeder Beobachtung erfolgt in weiterer Folge die Angabe der jeweiligen Seehöhe. Diese wird gemessen und anschließend der entsprechenden Klasse zugeordnet. Wobei die Klasse 1 einer Klassenbreite von 0 bis 199 m entspricht und jede weitere Klasse immer mit einer Klassenbreite von hundert Metern festgelegt wird (z.B.: Klasse 2 kennzeichnet den Bereich von 200 bis 299 m).

Zusätzlich zu den bisherigen Größen wird auch das Wuchsgebiet jedes Baumes notiert. Die Zuteilung erfolgt nach KILIAN *et al.* (1994). Diese Naturraumgliederung nach verschiedenen waldökologischen Aspekten wurde für die Erstellung der Klassenbreite der physiologischen Höhenstufen herangezogen.

Die Inklination wird in Prozent angegeben. Die ersten beiden Klassen hatten eine Klassenbreite von 5 %, alle weiteren eine von 10 %. Bei der Aufnahme wird die durchschnittliche Hangneigung gemessen und der passenden Prozentskala zugeordnet.

Mit der Exposition wird festgehalten, ob sich der Probebaum auf einem Nordhang, Nordosthang, Osthang, Südosthang, Südhang, Südwesthang, Westhang oder Nordwesthang befindet bzw. ob dieser in der Ebene steht. Dieser Faktor ist für die Summe und Intensivität an Sonneneinstrahlung ausschlaggebend, die ein Baum pro Tag erhält.

2.2 ABGELEITETE INVENTURDATEN

Neben den erhobenen Inventurdaten werden auch abgeleitete Inventurdaten erhoben:

- Jahrestemperatur
- Julitemperatur
- Vegetationszeitlänge
- Vegetationszeittemperatur
- Wärmesumme
- Vegetationszeitniederschlag
- Jahresniederschlag

Diese können nur an jenen Probeflächen aufgenommen werden, auf denen Messstellen eingerichtet sind. Um die Daten für jede einzelne Beobachtung zu erhalten, ist es notwendig, diese mit Hilfe von klimatologischen Modellen (SCHADAUER 1997) zu berechnen. Dies ermöglicht es, zu allen Beobachtungen auch die zugehörigen Klimadaten zu schätzen.

Größen wie die Jahrestemperatur, die Julitemperatur und die Vegetationszeitlänge werden zum Teil von Messstationen geliefert. Für die restlichen Probeflächenpunkte werden die Daten durch Modelle ergänzt. Die Modellerstellung erfolgt dabei unter Berücksichtigung von Seehöhe und Wuchsgebiet.

Als Mitteltemperatur jener Tage die über 10° C Tagestemperatur erreichen, wird die Vegetationszeittemperatur definiert. Für die einzelnen Probebäume sind auch Wärmesumme gegeben, die aus der Multiplikation der durchschnittlichen Vegetationszeitlänge mit der Vegetationszeittemperatur entstehen. In den folgenden Auswertungen fließen daher die Größen, Vegetationszeitlänge und Vegetationszeittemperatur, nur in Form der Wärmesumme ein. Der Jahresniederschlag wird ebenfalls mit einem Modell ermittelt. Dieses Modell beinhaltet nicht nur die Bundesmeldenetzkoordinaten, sondern auch die Seehöhe. Es können aber in Summe mehr Ausgangsdaten in das Modell hineinfließen. Für die Niederschlagsmessungen stehen mehr Messstationen zur Verfügung als für die Messung von Temperaturwerten. Der Jahresniederschlag wird ebenfalls mit einem Modell ermittelt. Dieses Modell beinhaltet nicht nur die Bundesmeldenetzkoordinaten, sondern auch die Seehöhe. Es können aber in Summe mehr Ausgangsdaten in das Modell hineinfließen. Für die Niederschlagsmessungen stehen mehr Messstationen zur Verfügung als für die Messung von Temperaturwerten. Als letzte Größe der abgeleiteten Inventurdaten ist nun noch der Vegetationszeitniederschlag zu erwähnen. Zur Berechnung wird dafür ein Modell verwendet, das den Jahresniederschlag auf den Vegetationszeitniederschlag umrechnet.

3. METHODE

Die Auswertung des Datenmaterials erfolgt unter zwei Aspekten. Einerseits wird geprüft, welche Abhängigkeiten zwischen den erhobenen Merkmalsausprägungen und der Umwelt bestehen, andererseits wird die Merkmalsausprägung als Genmarker populationsgenetisch ausgewertet.

3.1 EINFLUSS DER UMWELT AUF DEN FARBPOLYMORPHISMUS

Im Materialteil dieser Arbeit wird zwischen erhobenen und abgeleiteten Inventurdaten unterschieden. Diese Unterscheidung ist bei der folgenden Auswertung von Bedeutung. Die erhobenen Inventurdaten werden durch Nominalvariable beschrieben. Das hat den Nachteil, dass die Nominalskala jene Skala ist, die den geringsten Informationsgehalt wiedergibt. Eine Nominalvariable besteht aus namentlichen, unterscheidbaren Ausprägungen. Somit kann nur eine Verschiedenheit zum Ausdruck gebracht werden. Eine Ableitung der Wertigkeit ist daraus nicht möglich.

Bei den abgeleiteten Inventurdaten werden die Merkmalsausprägungen nicht nur durch zugeordnete Zahlen zum Ausdruck gebracht, sondern es wird auch eine Verschiedenartigkeit aufgezeigt. Hierbei handelt es sich sowohl um mess- und quantifizierbare Unterschiede, als auch um eine Rangfolge. Daher werden sie als metrische Variable bezeichnet.

Für die statistische Auswertung ist es entscheidend, das Skalenniveau der vorkommenden Messdaten festzulegen. Höherwertige skalierte Merkmale können zwar in darunter liegende Skalen transformiert werden, dies ist aber immer mit einem Informationsverlust verbunden. Eine Transformation in die Gegenrichtung ist jedoch nicht möglich. Weiters nehmen auch die Anwendungsmöglichkeiten statistischer Analyseverfahren mit der Höhenwertigkeit der Skala zu.

3.1.1 H – TEST VON KRUSKAL UND WALLIS

Die Abhängigkeit zwischen dem Farbpolymorphismus und den Klimadaten werden nichtparametrisch geprüft. Der H – Test nach KRUSKAL UND WALLIS (1952) ermöglicht es, dass die Klimadaten als metrische Variable in der Form einfließen können, in der sie durch die Modellberechnungen zur Verfügung stehen. Der Farbpolymorphismus geht bei den Berechnungen als Nominalvariable ein. Die Klimadaten werden nicht in Gruppen zusammengefasst. Ein Informationsverlust wird so vermieden. Messwerte der Klimadaten werden der Größe nach aufsteigend geordnet und mit Rängen von 1 bis n versehen. Drei Gruppen werden nach dem Farbpolymorphismus gebildet. In weiterer Folge werden H – Werte berechnet und mit den kritischen Werten aus der Chi - Quadrat - Tabelle (FG = k-1) verglichen.

$$H = \left[\frac{12}{n(n+1)} \right] \times \left[\sum_{i=1}^k \frac{R_i^2}{n_i} \right] - 3(n+1)$$

H	Varianz der Stichprobenrandsummen
n	Anzahl der Beobachtungen
R	Variationsbreite / Rang
k	Zahl der Stichproben

Diese Auswertung erfolgt mit dem Statistikpaket SPSS Version 10.0 (Statistical Package for the Social Sciences).

3.1.2 CHI – QUADRAT - TEST (3X3 FELDERTAFELN) UND ÜBERPRÜFUNG AUF TREND

Die Abhängigkeit verschiedener Einflussfaktoren auf den Farbpolymorphismus wird durch den Chi – Quadrat – Test überprüft. Dieses Verfahren kann nicht nur bei den erhobenen Inventurdaten angewendet werden, sondern auch bei den abgeleiteten. Es ist notwendig, Gruppen ungefähr gleicher Größe zu erstellen, um die Daten vergleichbar zu machen.

Sowohl bei der Baumart Lärche als auch bei Fichte erfolgt die Einteilung der Gruppen nach den physiologischen Höhenstufen. Jedes Wuchsgebiet wird getrennt betrachtet und als separate Einheit angesehen.

Die Erstellung der physiologischen Höhenstufen wird durch die Zuordnung zu den Wuchsgebieten nach KILIAN *et al.* (1994) möglich. Beispielsweise erstreckt sich im Wuchsgebiet „9.2 Waldviertel“ der submontane Bereich von 250 bis 500 m, während dieser Höhengürtel im Wuchsgebiet „6.2 Klagenfurter Becken“ von 350 bis 700 m reicht. Entsprechend werden absolute Seehöhen in physiologische Höhenstufen transformiert und in submontan (sm), tiefmontan (tm), mittelmontan (mm), hochmontan (hm) und tiefsubalpin (ts) gegliedert. Nach der Ermittlung der physiologischen Höhenstufen ist für jede Baumart die Anzahl des Farbpolymorphismus je physiologischer Höhenstufe gegeben.

Da für eine Überprüfung auf Trend $n \times n$ Tafeln gegeben sein müssen, erfolgte die Erstellung von 3×3 Tafeln, bedingt durch die drei Farben grün, grün-rot und rot des Farbpolymorphismus. Um die Tafeln aller Einflussgrößen miteinander vergleichen zu können, war es notwendig, auch die anderen Einflussgrößen in jeweils drei Gruppen zu unterteilen. Die Beobachtungszahlen in den drei Farbgruppen sollten immer möglichst gleich groß sein (vgl. Tabelle 1).

TABELLE 1: Gruppen physiologischer Höhenstufen bei Lärche und Fichte.

Gruppen physiologischer Höhenstufen:	Physiologische Höhenstufe bei Lärche:	Physiologische Höhenstufe bei Fichte:
Gruppe 1:	sub-, tief-, mittelmontan	sub-, tiefmontan
Gruppe 2:	hochmontan	mittelmontan
Gruppe 3:	tiefsubalpin	hochmontan, tiefsubalpin

Basierend auf der Gruppenbesetzung der physiologischen Höhenstufen werden die erhobenen und abgeleiteten Inventurdaten gruppiert. Zunächst werden die Inventurdaten der Größe nach sortiert. Anschließend wird für die erste Gruppe der Inventurdaten dieselbe Anzahl an Beobachtungen verwendet, die der Besetzung der ersten Gruppe physiologischer Höhenstufen entspricht. Analog wird die Gruppenbesetzung der übrigen Inventurdaten vorgenommen. Somit bestehen für alle Daten 3×3 Tafeln gleicher Gruppenbesetzung bezüglich der Farbpolymorphismen grün, grün-rot und rot. Der Informationsverlust, der durch diese Gruppenbildung zustande kommt, ist unvermeidbar für den Vergleich der Daten. Ausgenommen von dieser Gruppenbildung sind die Expositionsdaten, da eine Größensortierung dieser Daten nicht möglich ist. Für diese Daten erfolgt folgende Gruppenbildung (vgl. Tabelle 2):

TABELLE 2: Gruppen der Expositionsdaten für 3x3 Tafeln bei Lärche und Fichte.

Gruppen der Expositionsdaten:	Neigungsrichtung von Süden nach Norden:	Neigungsrichtung von Osten nach Westen:
Gruppe 1:	Süden, Südost, Südwest	Osten, Nordost, Südost
Gruppe 2:	Osten, Westen, Ebene	Norden, Süden, Ebene
Gruppe 3:	Norden, Nordost, Nordwest	Westen, Nordwest, Südwest

Auch hier wird darauf geachtet, dass die Gruppenbesetzungen annähernd gleich sind. Weitere Erläuterungen zu den Gruppenbildungen sind im Anhang 8.1 dargestellt.

Nachdem die Gruppen für den Chi - Quadrat - Test erstellt sind, werden die erhobenen und abgeleiteten Inventurdaten hinsichtlich ihres Einflusses am Farbpolymorphismus analysiert.

Allgemein gilt:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(B_i - E_i)^2}{E_i}$$

k	Zahl der Stichproben
B	beobachtete Häufigkeit
E	erwartete Häufigkeit

Es werden die beobachteten Häufigkeiten mit den erwarteten Häufigkeiten verglichen und ein Chi – Quadrat – Wert ermittelt (vgl. SACHS 2004, *loc. cit.* 421 ff.). Der kritische Wert für den entsprechenden Freiheitsgrad aus der Tabelle (FG = r-1*c-1) dient dann als Grenzwert für den errechneten. Wobei r für die Anzahl der Reihen und c für die Anzahl der Spalten steht. Chi - Quadrat - Wert. Auch hier wurden die Berechnungen wieder mit SPSS durchgeführt. Bei signifikantem Chi – Quadrat – Wert erfolgt dann die Überprüfung auf Trend. Dabei wird der Chi – Quadrat – Wert in zwei Anteile zerlegt: Ein Anteil mit einem Freiheitsgrad entfällt auf die als linear ansteigend gedachten Häufigkeiten (Anteil der Regressionsgeraden) und der andere Anteil entspricht den Unterschieden zwischen den beobachteten Häufigkeiten und den als linear, ansteigend vorausgesetzten theoretischen Häufigkeiten (vgl. SACHS 2004, *loc. cit.* 604 ff.). Die Regression einer dieser Variablen auf die andere wird nach YATES (1948) geprüft. Es werden sowohl die Regressionskoeffizienten (b_{yx}, b_{xy}), als auch die zugehörigen Varianzen (V) beider Regressionskoeffizienten ermittelt.

$$\chi^2 = \frac{(b_{yx})^2}{V(b_{yx})} = \frac{(b_{xy})^2}{V(b_{xy})}$$

Anschließend wird die lineare Regression auf Signifikanz überprüft. Um das Ergebnis zu verdeutlichen, wird der Anteil der linearen Regression an der Gesamtvariation in Prozent angegeben. Im Anhang 8.2 sind weitere Erläuterungen zu finden.

3.1.3 VERGLEICH DER REGRESSIONSKOEFFIZIENTEN

Die Regressionskoeffizienten (z.B. b_{yx}^i und b_{yx}^j) der verschiedenen Einflussgrößen werden nach FAIRFIELD (1957) unter Verwendung der Standardnormalverteilung verglichen.

$$z = \frac{|b_{yx}^i - b_{yx}^j|}{\sqrt{V(b_{yx}^i) + V(b_{yx}^j)}}$$

3.2 POPULATIONSGENETISCHE AUSWERTUNG

Der Farbpolymorphismus ist ein genetisch morphologischer Marker, welcher sich auf die Blüten- und Zapfenfarbe bei Nadelbäumen bezieht (CARLISLE & TEICH 1970, STEINHOFF 1974, TSURUMI ET AL. 1988). Die Farben sind bei der jeweiligen Baumart mit freiem Auge erkennbar. Somit wird eine Differenzierung ermöglicht, die im Rahmen eines Monitoring durchführbar ist.

3.2.1 HARDY - WEINBERG - PROPORTIONEN

Durch die Häufigkeit von Genotypen und Allelen werden die genetischen Strukturen von Populationen charakterisiert. In unendlich großen Populationen mit Zufallspaarung (ohne Selektion, Mutation, zufällige Paarung, genetische Drift oder Genfluss) sind die Allel- und Genotyphäufigkeiten von einer zur nächsten Generation konstant (vgl. GÖSTA & EKBERG 2001, *loc. cit.* 39 ff.). Die Beziehung zwischen der Allel- und Genotyphäufigkeit wird durch das Hardy – Weinberg - Gesetz beschrieben.

$$p^2 + 2 * p * q + q^2 = 1$$

Basierend auf den beobachteten Genotyphäufigkeiten werden die Alleltypen geschätzt. Durch p und q werden nun in weiterer Folge die erwarteten Anteile an Homo- und Heterozygoten der Hardy – Weinberg - Proportionen berechnet. Um auf Signifikanz zu überprüfen, wird eine Chi – Quadrat - Auswertung vorgenommen, wobei ein Vergleich der beobachteten und erwarteten Werte erfolgt. Weitere Erläuterungen zur Berechnung von Hardy – Weinberg Proportionen sind im Anhang unter 8.3 zu finden.

3.2.2 ALLELISCHER ABSTAND

Der allelische Abstand d_0 (GREGORIUS 1974) zwischen zwei Populationen wird durch einen paarweisen Vergleich der Allele bestimmt. Der Wertebereich liegt zwischen Null und Eins, wobei der Wert Null bei genetischer Identität erreicht wird. Der maximale genetische Abstand (Wert Eins) wird für Populationen errechnet, welche keine gemeinsamen Allele aufweisen. Das Abstandsmaß wird nach

$$d_0 = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |x_i - y_i|$$

geschätzt. Dabei entsprechen die relativen Häufigkeiten des i -ten Allels in der x – ten Population x_i und die relativen Häufigkeiten des i -ten Allels in der y – ten Population y_i .

3.2.3 ALLELISCHE DIFFERENZIERUNG

Die allelische Differenzierung D_j (Gregorius & Roberds 1986) wird bei einem Vergleich von mehr als zwei Populationen verwendet. Sie ist ein Maß in welchem sich eine Population zur Summe der übrigen Populationen (Komplimentärpopulation) genetisch unterscheidet. Dieses Differenzierungsmaß basiert auf den allelischen Abständen, wobei eine der Allelfrequenzen der der Komplimentärpopulation entspricht.

Unterschiede in der Allelstruktur einer einzelnen Population zum gesamten Genpool werden quantitativ beschrieben:

$$D_j = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |x_i - \bar{y}_i|$$

Wieder entsprechen die relativen Häufigkeiten des i -ten Allels in der x – ten Population x_i . \bar{y}_i beschreibt die relative Häufigkeit des i -ten Allels in den y – ten Komplimentärpopulationen.

4. ERGEBNISSE

Die Präsentation der Ergebnisse erfolgt unter Berücksichtigung der zwei verschiedenen Auswerteverfahren, die in dieser Arbeit Anwendung finden. Bei der Auswertung des ungruppierten Datensatzes wird Informationsverlust vermieden, jedoch bleibt die Bandbreite der Auswertemethoden sehr gering. Es ist somit nur die statistische Belegung einer Abhängigkeit möglich. Wie hoch diese ist und in welchen Zusammenhang sie steht, kann nicht ermittelt werden. Aus diesem Grund erfolgt dann im Anschluss eine Auswertung mit einem gruppierten Datensatz. Diese ermöglicht die Berechnung von linearen Anteilen, sowie den Vergleich der Regressionslinien.

4.1 ERGEBNISSE DES UNGRUPPIERTEN DATENSATZES

Die Beobachtungszahlen der Inventurdaten von Lärche und Fichte wurden bereits im Materialteil festgehalten. In weiterer Folge werden die Datenangaben graphisch dargestellt (Abbildung 7 & 8).

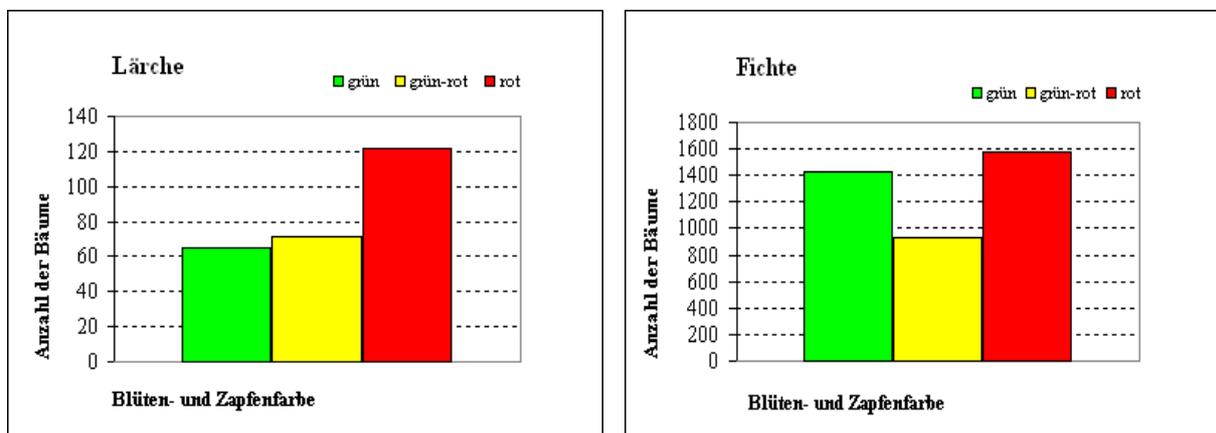


ABBILDUNG 7: Darstellung der Anzahl der Bäume in der jeweiligen Blütenfarbe bei Lärche und Fichte. Die Beobachtungssumme bei Lärche beträgt 258 Bäume. Davon entfallen 25 % der Beobachtungen auf die Farbe grün, 28 % auf grün-rot und 47 % auf rot. Bei Fichte fallen von 3952 Bäumen 36 % auf die Farbe grün, 24 % auf grün-rot und 40 % auf rot.

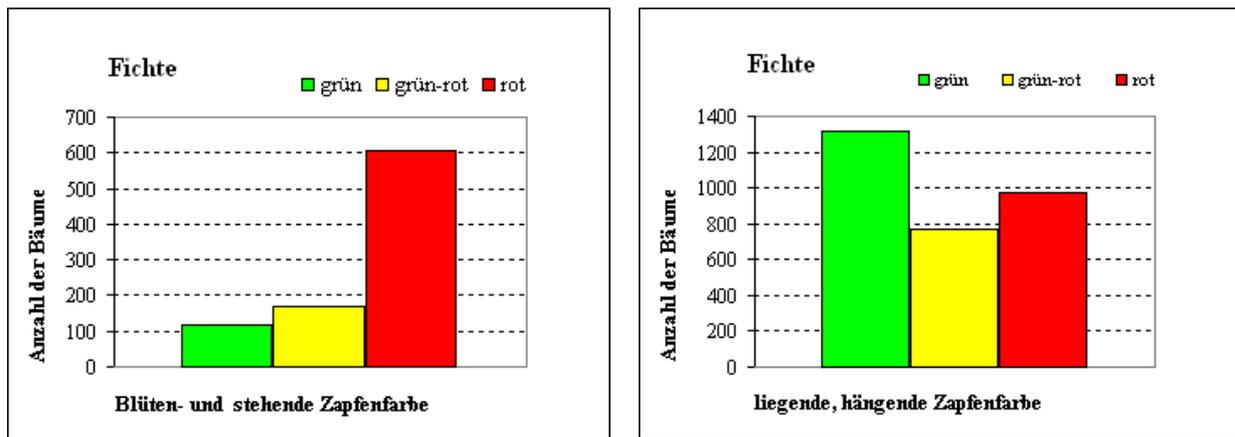


ABBILDUNG 8: Darstellung der Anzahl der Bäume in der jeweiligen Blütenfarbe bei Fichte. Die Beobachtungssumme beträgt bei Bäumen mit Blüte bzw. stehenden Zapfen 889 Bäume. Davon entfallen 13 % der Beobachtungen auf die Farbe grün, 19 % auf gelb und 68 % auf rot. Bei den Bäumen mit liegenden, hängenden Zapfen standen 3063 Beobachtungen zur Verfügung, wobei 43 % auf die Farbe grün entfallen, 25 % auf gelb und 32 % auf rot.

Auffällig ist dabei, dass die Farbe grün bei der Fichte in einem wesentlich höheren Anteil vertreten ist als bei der Lärche. Ausschlaggebend dafür ist der hohe Anteil der Blütenfarbe grün bei den liegenden, hängenden Zapfen der Fichte. Bei der Lärche hingegen überwiegt der Anteil der Blütenfarbe rot. Die Übergangsfarbe grün – rot (in den Abbildungen durch gelb gekennzeichnet) spielt jeweils nur eine untergeordnete Rolle.

Die Ausgangsfragestellung bezog sich auf die Abhängigkeit zwischen der Blüten- und Zapfenfarbe von der absoluten Seehöhe. Dazu wurden die Daten sortiert, ausgewertet und in Abbildungen zusammengefasst. Dabei wird berücksichtigt, dass die Beobachtungszahlen in den ersten Höhenstufen jeweils nur sehr gering ausfallen. Daher ist es notwendig, für die Abbildungen die ersten Höhenstufen zu einer Gruppe zusammenzufassen, um zu einer höheren Beobachtungszahl zu gelangen. Bei der Lärche werden alle Beobachtungen bis zu einer Seehöhe von 799 m zu einer Gruppe zusammengefasst und bei der Fichte (sowohl bei den Blüten bzw. stehenden Zapfen, als auch bei den liegenden, hängenden Zapfen) jeweils bis zu einer Seehöhe von 399 m (Abbildung 9 – 12).

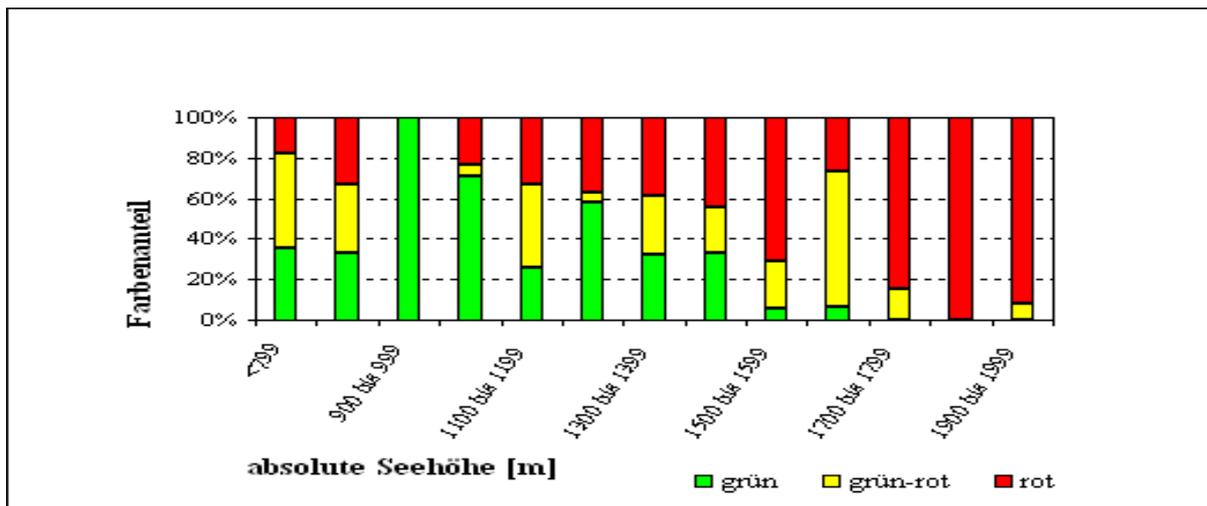


ABBILDUNG 9: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Lärche im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe.

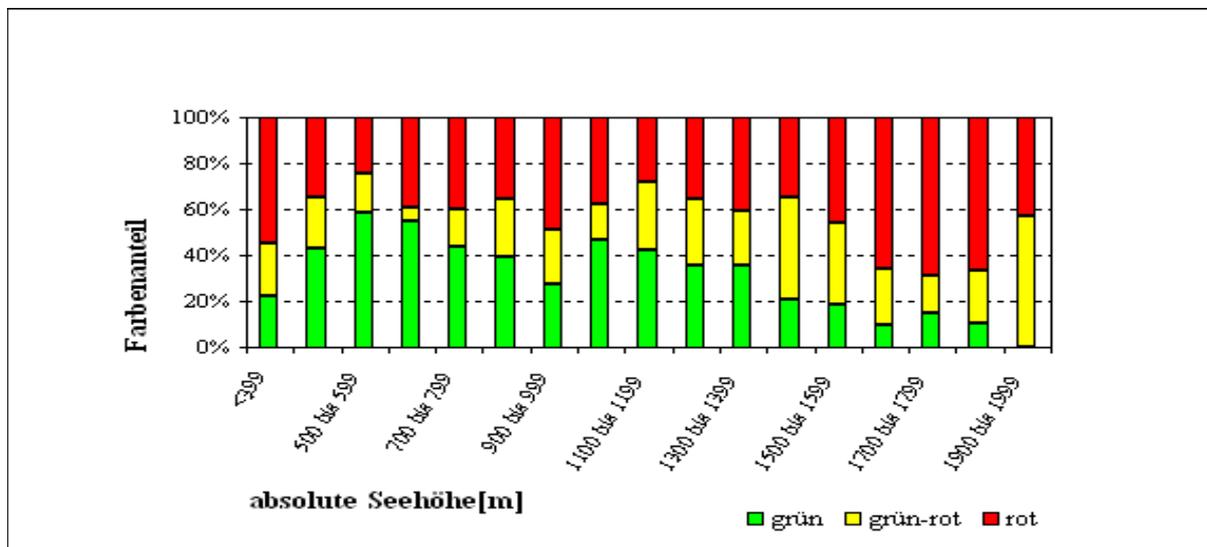


ABBILDUNG 10: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Fichte im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe.

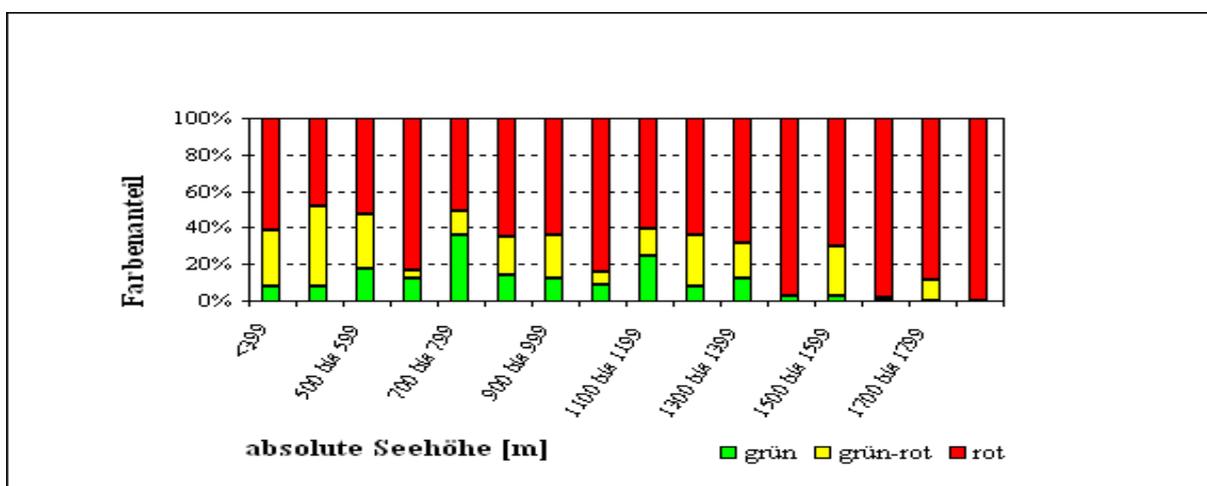


ABBILDUNG 11: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben (bei stehenden Zapfen) im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe bei Fichte.

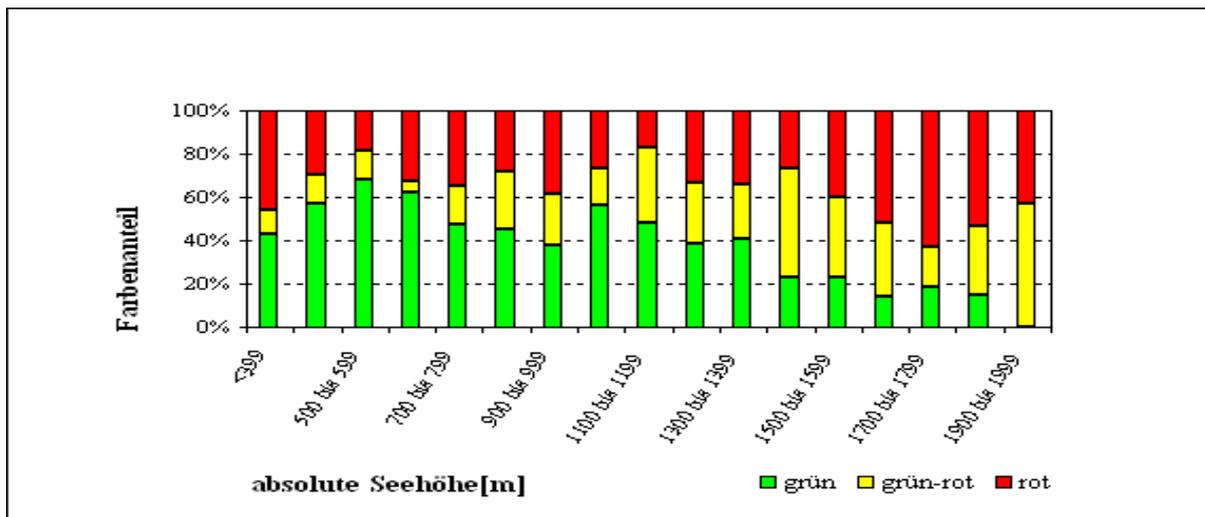


ABBILDUNG 12: Darstellung der Häufigkeiten in Prozent der liegenden, hängenden Zapfen der Fichte im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe bei Fichte.

Die Abbildungen zeigen, dass sowohl bei der Lärche als auch bei der Fichte eine Zunahme der roten Blüten- und Zapfenfarbenanteile mit steigender Seehöhe stattfindet. Dieser Trend lässt sich auch bei den beiden Entwicklungsstufen der Fichte feststellen. Wie bereits erwähnt, ist hier zusätzlich noch anzumerken, dass der grüne Anteil der liegenden, hängenden Zapfen weit über dem roten Anteil liegt. Ein linearer Verlauf der Blütenfarbenänderung ist bei der Lärche erst ab 999 m erkennbar. Bei der Baumart Fichte ist ebenfalls (sowohl bei den Blüten bzw. stehenden Zapfen, als auch bei den liegenden, hängenden Zapfen) eine Abnahme der Blütenfarbe grün in den hohen Lagen zu beobachten. Auffällig sind dabei die grünen liegenden, hängenden Zapfen, die noch in höheren Lagen vorkommen als die Blüten bzw. stehenden Zapfen der Fichte. Im Anschluss daran bestätigt eine Chi – Quadrat - Auswertung den Zusammenhang zwischen der Blütenfarbe und der absoluten Seehöhe (Tabelle 3).

TABELLE 3: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit zwischen absoluter Seehöhe und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche (3x13 Tafel) und Fichte (3x17 Tafel).

Baumart	χ^2	$\chi^2_{0,05}$	FG
Lärche	135,01	36,42	24
Fichte	475,46	46,19	32
Fichtenblüte	149,15	46,19	32
Fichtenzapfen	449,43	46,19	32

In der Tabelle 3 weisen die berechneten Chi - Quadrat - Werte auf eine Abhängigkeit zwischen der absoluten Seehöhe und der Blüten- und Zapfenfarbe einer Baumart. Der berechnete Chi - Quadrat - Wert übersteigt den Grenzwert um ein Vielfaches.

Da Österreich unterschiedliche Klimazonen aufweist und daher auch in unterschiedliche Wuchsgebiete gegliedert ist, erfolgt die Einteilung der Daten (wie bereits erwähnt) in die physiologischen Höhenstufen. Durch diese Einteilung wird angestrebt, dass in jeder physiologischen Höhenstufe ähnliche klimatische Bedingungen vorherrschen (Abbildung 13 – 16).

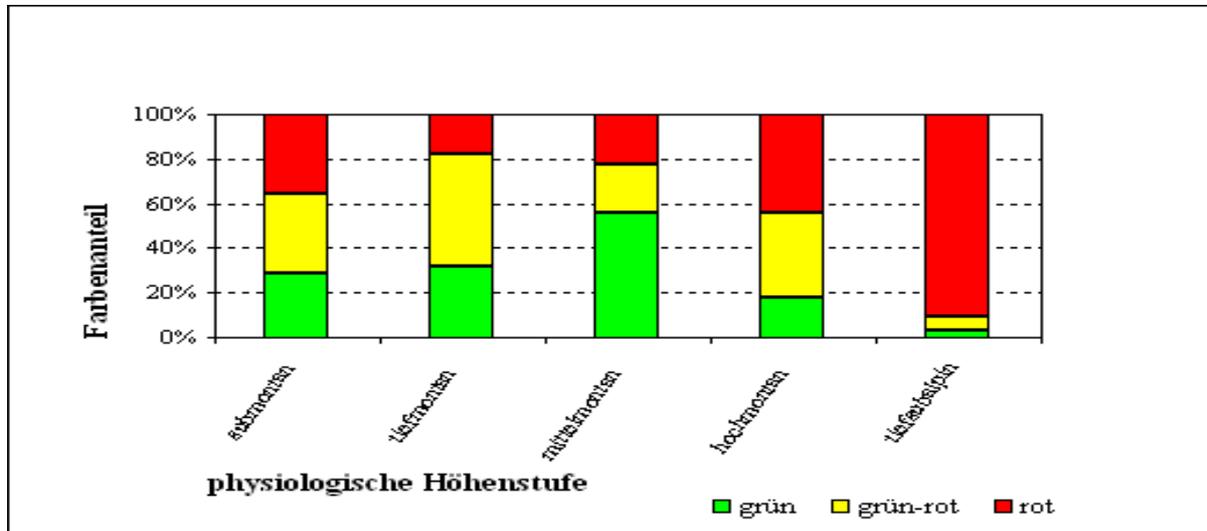


ABBILDUNG 13: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Lärche im Zusammenhang mit der physiologischen Höhenstufe.

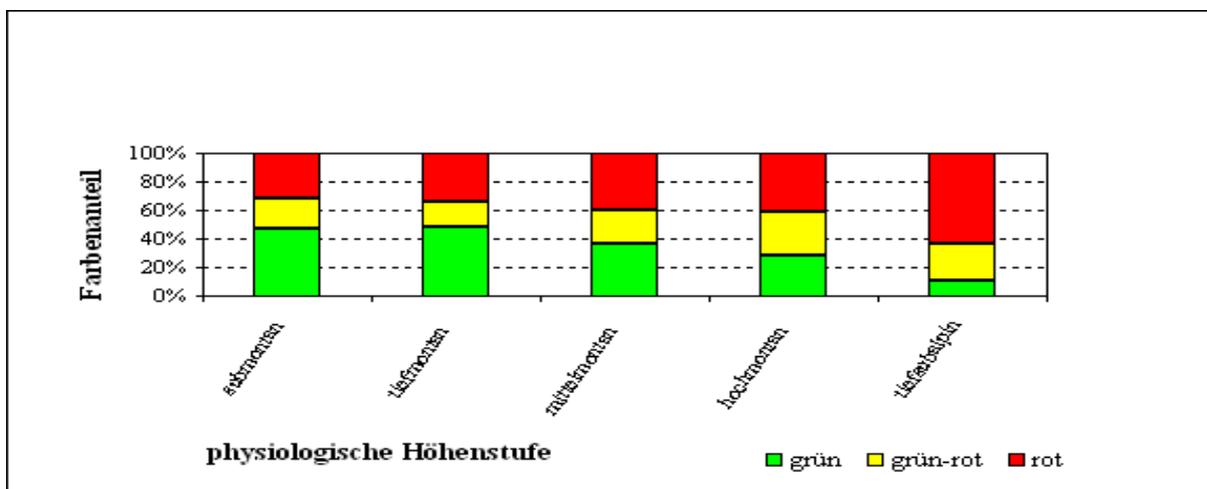


ABBILDUNG 14: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Fichte im Zusammenhang mit der physiologischen Höhenstufe.

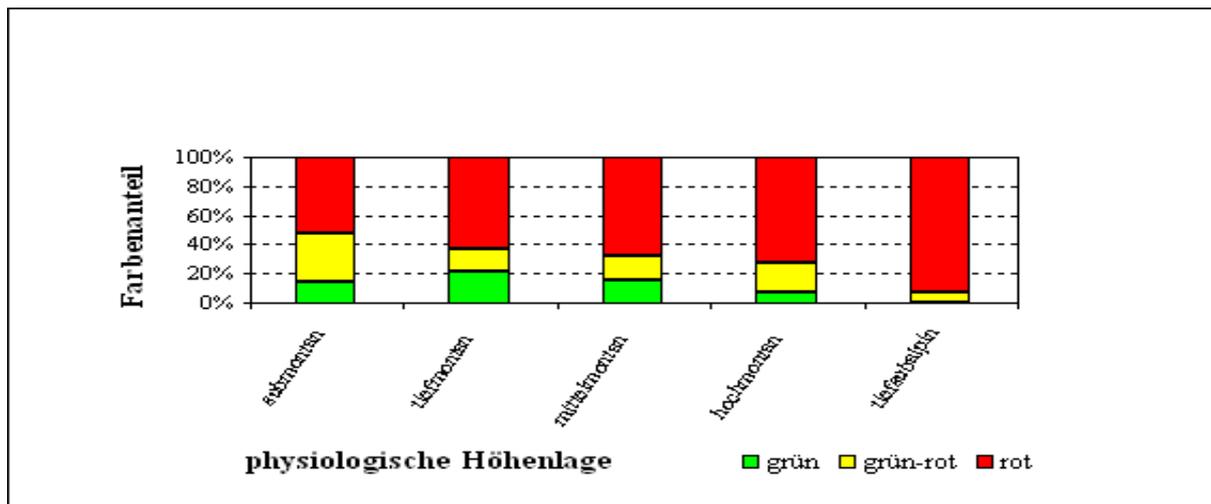


ABBILDUNG 15: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und stehenden Zapfenfarben im Zusammenhang mit der physiologischen Höhenstufe bei Fichte.

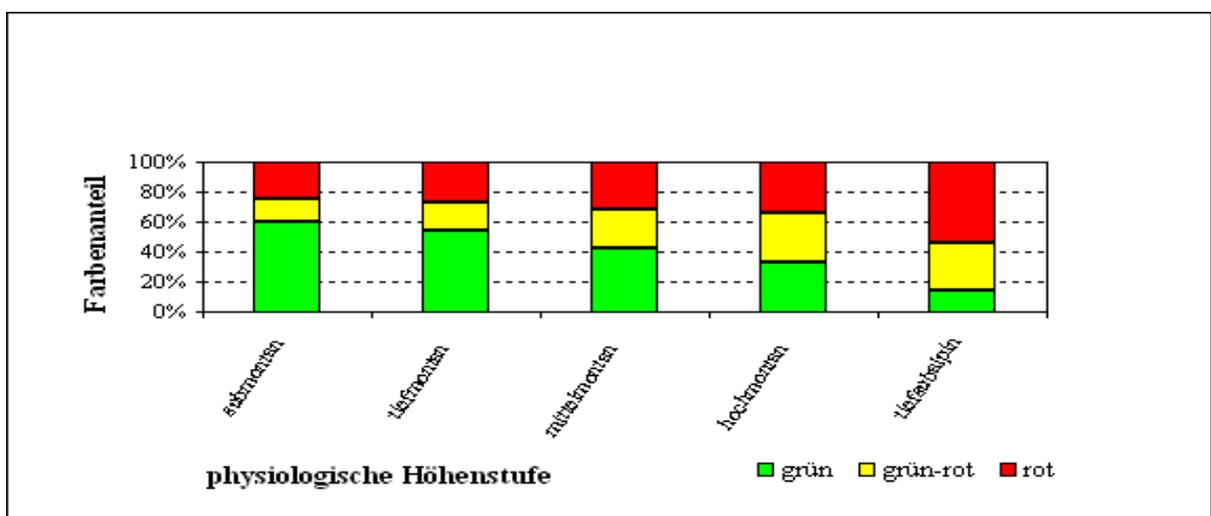


ABBILDUNG 16: Darstellung der Häufigkeiten der liegenden, hängenden Zapfen der Fichte im Zusammenhang mit den physiologischen Höhenstufen.

Bei den Blüten und Zapfen der Lärche ist eine Zunahme der Farbe rot von tiefmontan bis tiefsubalpin erkennbar, während im submontan alle Blütenfarben in fast gleich großen Anteilen vertreten sind. Anders hingegen ist es bei der Baumart Fichte. Hier zeigt sowohl die Gesamtauswertung, als auch bei den getrennten Gruppen der Fichte (Blüten bzw. stehende Zapfen und liegenden, hängende Zapfen) eine Zunahme des roten Anteils vom submontan bis hinauf ins tiefsubalpin bei einer gleichzeitigen Abnahme der Blütenfarbe grün in dieselbe Richtung. Eine auffällige Abweichung, wie es sie bei der Lärche gibt, kann hier nicht festgestellt werden. Jedoch wird auch hier wieder beobachtet, dass die Blütenfarbe grün bei den liegenden und hängenden Fichtenzapfen in wesentlich höheren Anteilen vorliegt, als bei den Fichtenblüten bzw. den stehenden Zapfen.

Daraus ist in weiterer Folge erklärbar, dass bei den Fichtenblüten und stehenden Zapfen im tiefsubalpin nur noch Blüten und Zapfen der Farbe rot beobachtet werden. Blüten und Zapfen der Farbe grün werden keine festgestellt.

Bei den liegenden, hängenden Zapfen ist der Anteil der grünen Blüten und Zapfen höher als bei den Blüten bzw. stehenden Zapfen der Fichte. Daher werden grüne liegende, hängende Zapfen auch noch im tiefsubalpin beobachtet, wenn auch ihr Anteil hier schon relativ gering ausfällt. In weiterer Folge wird dann der Zusammenhang zwischen physiologischer Höhenstufe und dem Farbenanteil wieder statistisch bestätigt (Tabelle 4).

TABELLE 4: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung (3x5 Tafel) beim Testen auf Abhängigkeit zwischen der physiologischen Höhenstufe und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche und Fichte.

Baumart	χ^2	$\chi^2_{8;0,05}$
Lärche	84,84	15,51
Fichte	345,84	15,51
Fichtenblüte	59,28	15,51
Fichtenzapfen	254,83	15,51

Wie bereits Tabelle 3, zeigt auch Tabelle 4, dass die berechneten Chi - Quadrat - Werte deutlich höher sind als die entsprechenden Grenzwerte. Daraus erfolgt nun die Bestätigung der Annahme, dass ein Zusammenhang zwischen der Blüten- und Zapfenfarbe und den physiologischen Höhenstufen besteht. Um die tatsächlichen Einflussgrößen genauer zu ermitteln, wurde angenommen, dass die Blütenfarbe mit der Temperatur bzw. den Wärmesummen in einem Zusammenhang stehen könnte. Da nun zwei verschieden skalierte Variablen gegeben waren (Blütenfarbe mit Nominalskala und Wärmesumme metrisch skaliert) und ein Informationsverlust vermieden werden soll, wird zur Berechnung der Abhängigkeit zwischen den beiden Größen der H – Test verwendet (Tabelle 5).

TABELLE 5: Ergebnisse des H - Tests bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen den Wärmesummen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche und Fichte.

Baumart	H	$\chi^2_{2;0,05}$
Lärche	64,46	5,99
Fichte	189,48	5,99
Fichtenblüte	58,49	5,99
Fichtenzapfen	223,21	5,99

Nachdem diese Haupteinflussfaktoren (absolute Seehöhe, physiologische Höhenstufe und Wärmesumme) auf ihre Abhängigkeit mit der Blüten- und Zapfenfarbe überprüft wurden, werden auch andere Faktoren auf ihre Abhängigkeit mit der Blüten- und Zapfenfarbe geprüft. Es ist anzunehmen, dass Einflussfaktoren wie die Exposition und Inklination nicht eine gleich große Rolle bei der Blüten- und Zapfenfarbenentwicklung spielen werden wie die Temperaturfaktoren, dennoch ist die Möglichkeit gegeben, dass sie einen Einfluss auf die Entwicklung haben können. Daher wird wieder der Chi – Quadrat - Test angewendet, um festzustellen, ob eine Abhängigkeit gegeben ist (Tabelle 6).

TABELLE 6: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen der Exposition / Inklination und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche (3x8 / 3x10 Tafel) und Fichte (3x9 / 3x11 Tafel).

Baumart	Blütenfarbe kreuztabelliert mit:	χ^2	$\chi^2_{0,05}$	FG
Lärche	Exposition	38,59	23,68	14
	Inklination	70,62	28,87	18
Fichte	Exposition	51,30	23,68	16
	Inklination	180,15	28,87	20
Fichtenblüte	Exposition	53,96	26,30	16
	Inklination	39,25	31,41	20
Fichtenzapfen	Exposition	45,33	26,30	16
	Inklination	200,81	31,41	20

Werden die Chi – Quadrat – Werte betrachtet, so kann festgestellt werden, dass auch diese Größen einen Einfluss auf die Blütenfarbenentwicklung haben können. Die berechneten Chi – Quadratwerte sind in diesem Fall nicht um ein Vielfaches größer als die Tabellenwerte (ausgenommen davon ist der Zusammenhang zwischen Fichtenzapfen und Inklination), jedoch weisen auch sie einen deutlichen Zusammenhang auf.

Zum Abschluss der Auswertung des ungruppierten Datensatzes werden nun auch die Klimadaten auf ihre Abhängigkeit von der Blüten- und Zapfenfarbe überprüft. Da es sich hierbei wieder um metrisch skalierte Daten handelt, wird der H – Test angewendet (Tabelle 7).

TABELLE 7: Ergebnisse der H - Test - Auswertung bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen den verschiedenen Klimadaten und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche und Fichte.

Baumart	Blütenfarbe kreuztabelliert mit:	H	$\chi^2_{2;0,05}$
Lärche	Jahrestemperatur	54,76	5,99
	Julitemperatur	58,98	5,99
	Jahresniederschlag	3,60	5,99
	Vegetationszeitniederschlag	28,80	5,99
Fichte	Jahrestemperatur	172,63	5,99
	Julitemperatur	175,63	5,99
	Jahresniederschlag	35,69	5,99
	Vegetationszeitniederschlag	24,90	5,99
Fichtenblüte und stehende Zapfen:	Jahrestemperatur	66,34	5,99
	Julitemperatur	64,12	5,99
	Jahresniederschlag	3,11	5,99
	Vegetationszeitniederschlag	82,15	5,99
Fichtenzapfen liegen, hängend:	Jahrestemperatur	216,03	5,99
	Julitemperatur	199,53	5,99
	Jahresniederschlag	28,06	5,99
	Vegetationszeitniederschlag	45,62	5,99

Anhand dieser Tabelle zeigt sich, dass die Blütenfarbe zu fast allen Klimadaten eine Abhängigkeit aufweist. Davon ausgenommen ist der Jahresniederschlag, der sowohl bei der Lärche, als auch bei den Fichtenblüten und stehenden Zapfen keinen Einfluss aufweist.

4.2 ERGEBNISSE DES GRUPPIERTEN DATENSATZES

Wie bereits im Methodenteil erwähnt, wird der gesamte Datensatz in nahezu gleich große Gruppen aufgeteilt (bezogen auf die Beobachtungszahlen). Durch die Gruppierung ist nicht nur ein Vergleich der Daten möglich, sondern gleichzeitig werden auch Unregelmäßigkeiten ausgeschaltet. Diese Auswertungen werden für beide Baumarten und auch für die Entwicklungsstufen der Fichte durchgeführt.

4.2.1 ERGEBNISSE DER LÄRCHE UND FICHTE

Zu Beginn erfolgt die Darstellung der einzelnen Einflussgrößen in Abhängigkeit mit der Blütenfarbe. Für jede mögliche Einflussgröße wird der Farbenanteil je Gruppe angegeben und in einem Diagramm abgebildet (Abbildung 17a, b & 18a, b).

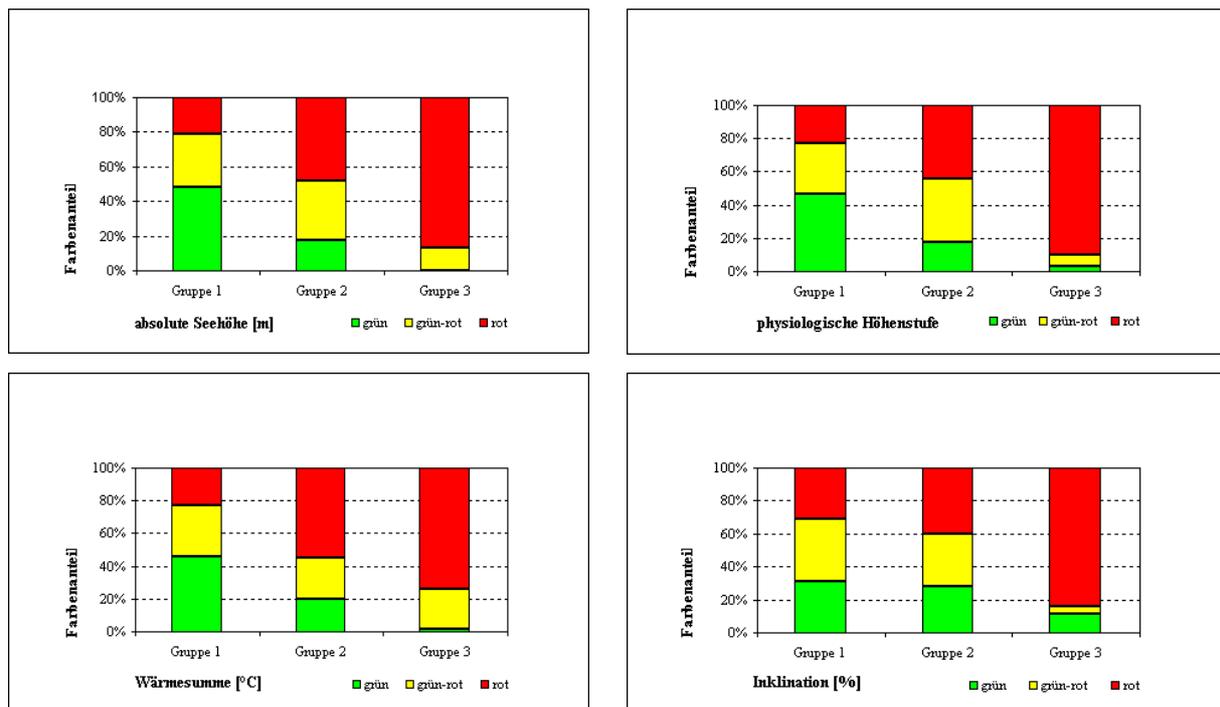


ABBILDUNG 17A: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.

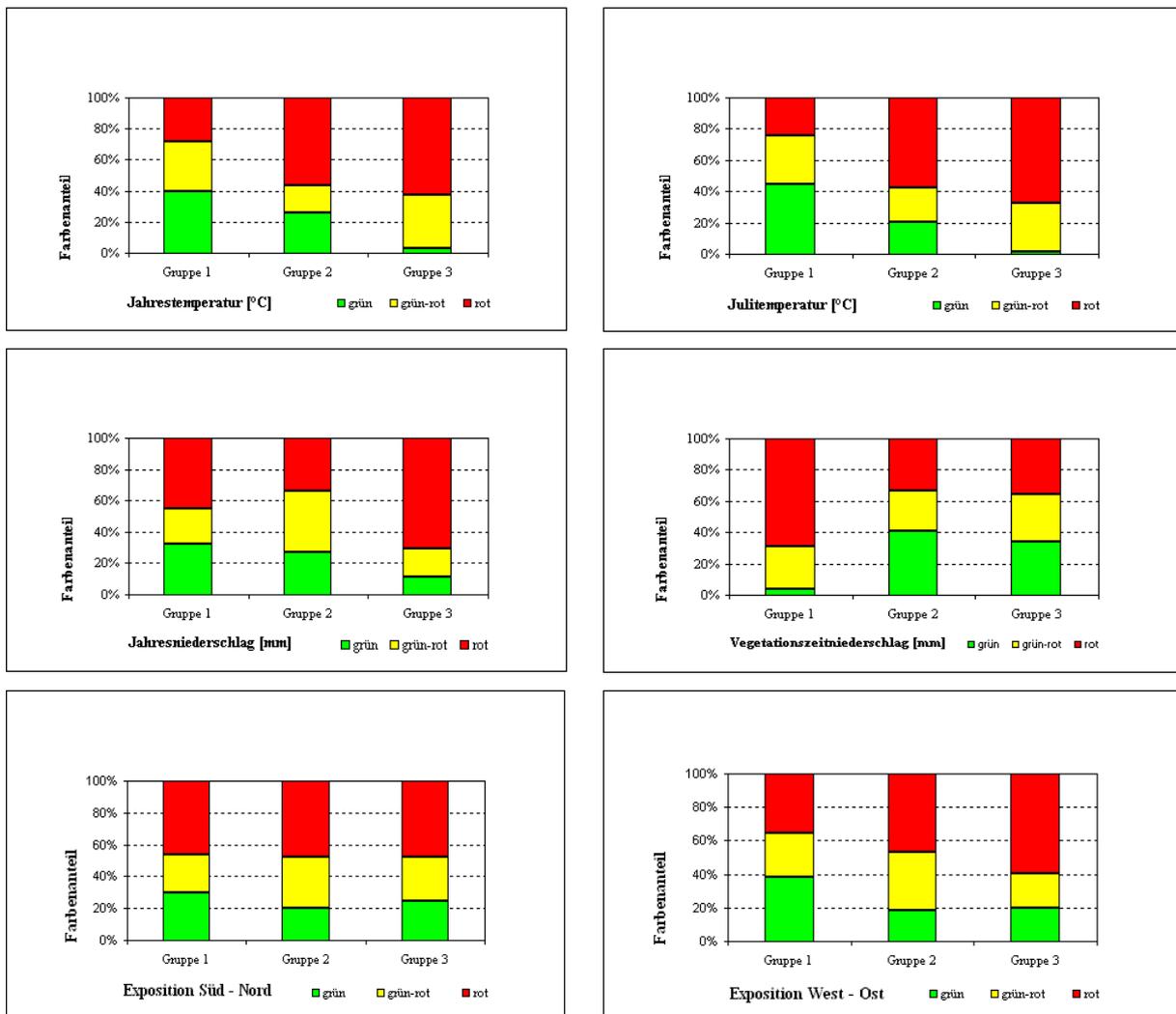


ABBILDUNG 17B: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.

Einflussgrößen wie zum Beispiel die physiologischen Höhenstufen, absolute Seehöhe, Wärmesumme, Inklination, Jahres- und Julitemperatur weisen bei der Lärche einen linearen Trend auf. In den tieferen Lagen findet man hauptsächlich die Blüten- und Zapfenfarbe grün vor und in den höheren Lagen kann die Blüten- und Zapfenfarbe rot beobachtet werden. Abweichungen vom Trend gab es beim Jahres- und Vegetationszeitniederschlag. Getrennt von den anderen Einflussgrößen zu betrachten sind die Auswertungen der Exposition. Diese unterscheiden sich von der Anzahl der Beobachtungen in den einzelnen Gruppen, wobei die Exposition von Westen nach Osten ebenfalls einen Trend zeigt. Je weiter man in den Osten kommt, umso mehr steigt die Wahrscheinlichkeit, dort rote Blüten- bzw. Zapfenfarben anzutreffen.

Bei der Neigungsrichtung sortiert von Süden nach Norden ist jedoch kein linearer Trend erkennbar. Allgemein ist festzustellen: Je niedriger die Temperatur ist, umso höher ist die Wahrscheinlichkeit, die Blüten- und Zapfenfarbe rot anzutreffen. Jedoch fällt gleichzeitig mit der Steigung der Niederschlagsmengen der grüne Anteil der Blütenfarben. Es wird ebenfalls aufgezeigt, dass mit zunehmender Inklination der rote Anteil ebenfalls zunimmt. Die Abbildungen der Baumart Fichte zeigen ein ähnliches Bild, jedoch sind in Summe mehr Beobachtungen der Blütenfarbe grün gemacht worden.

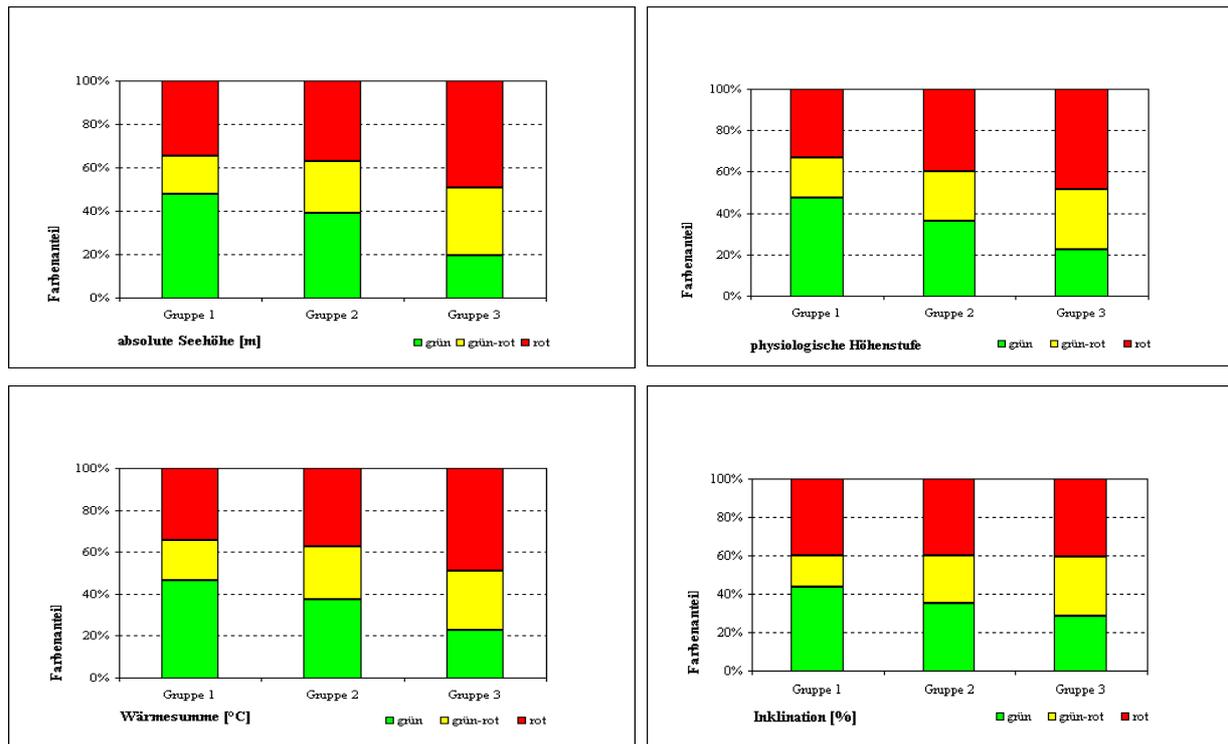


ABBILDUNG 18A: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.

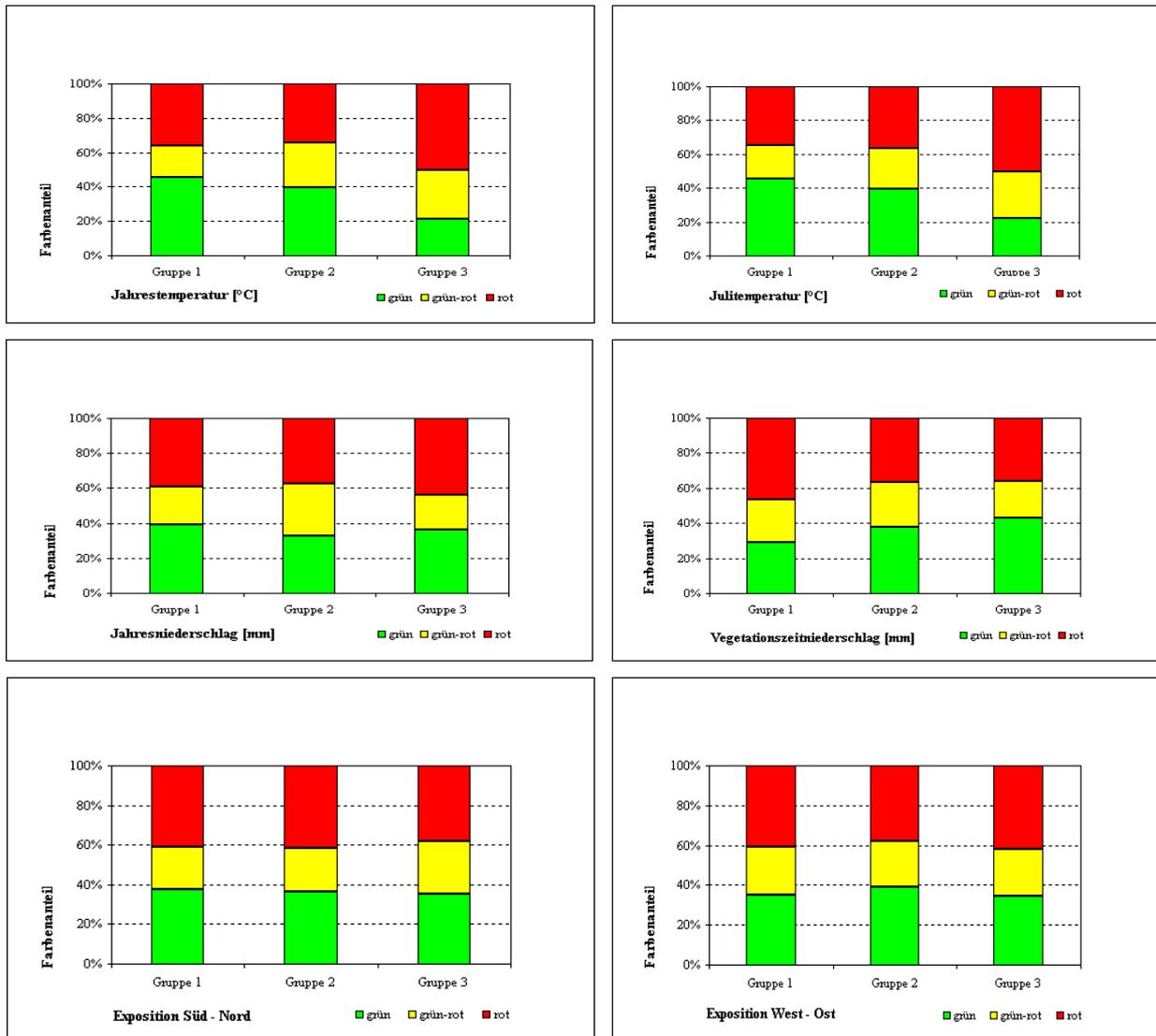


ABBILDUNG 18B: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.

Auch hier weisen Größen wie die physiologische Höhenstufe, die absolute Seehöhe und die Wärmesumme einen linearen Trend auf. Auch bei der Inklination ist wieder eine Abnahme der Blütenfarbe grün in den höheren Lagen zu verzeichnen. Die Ergebnisse der Jahres- und Julitemperatur sind einander sehr ähnlich. Der Jahresniederschlag scheint wenig Einfluss auf die Bildung der Blütenfarbe zu haben und der Vegetationszeitniederschlag weist einen gegenläufigen Trend zu den anderen Hauptgrößen auf. Größen wie die Exposition von Süden nach Norden bzw. Westen nach Osten spielen keine wesentliche Rolle.

Nachdem die graphischen Darstellungen und Auswertungen der Baumarten Lärche und Fichte beendet sind, erfolgt die statistische Analyse, um die graphischen Ergebnisse zu festigen. Dazu wird mit dem Statistikprogramm SPSS ein Chi – Quadrat – Test mit allen möglichen Einflussgrößen durchgeführt (Tabelle 8 & 9). Damit soll aufgezeigt werden, mit welcher Einflussgröße nun die Blütenfarbe in Zusammenhang steht.

TABELLE 8: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung (3x3 Tafel) bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen verschiedenen Einflussfaktoren und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche.

Baumart	Blütenfarbe kreuztabelliert mit:	χ^2	$\chi^2_{4;0,05}$
Lärche	absoluter Seehöhe	80,82	9,49
	physiologischer Seehöhe	82,75	9,49
	Wärmesumme	54,62	9,49
	Inklination	46,19	9,49
	Jahrestemperatur	39,98	9,49
	Julitemperatur	49,85	9,49
	Jahresniederschlag	25,84	9,49
	Vegetationszeitniederschlag	45,28	9,49
	Exposition Süd/Nord	2,25	9,49
	Exposition West/Ost	16,60	9,49

Werden nun die Ergebnisse der Chi – Quadrat – Auswertung betrachtet, dann ist bei der Einflussgröße Exposition Süd/Nord keine Signifikanz aufzuweisen. Der berechnete Chi – Quadrat – Wert liegt weit unter dem der Tabelle. Somit ist keine Abhängigkeit zwischen der Blütenfarbe und dem Expositionsverlauf von Süden nach Norden gegeben.

Es ist jedoch zu bedenken, dass die Aufteilung der Beobachtungen bei der Exposition nicht die gleiche wie bei den anderen Einflussgrößen ist. Dennoch wird die graphische Darstellung durch die statistische Auswertung bestätigt. Alle anderen Faktoren haben einen Einfluss auf die Bildung der Blütenfarbe.

TABELLE 9: Ergebnisse der Chi – Quadrat Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit (3x3 Tafel) zwischen den verschiedenen Einflussfaktoren und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte.

Baumart	Blütenfarbe kreuztabelliert mit:	χ^2	$\chi^2_{4;0,05}$
Fichte	absoluter Seehöhe	215,97	9,49
	physiologischer Seehöhe	182,96	9,49
	Wärmesumme	172,55	9,49
	Inklination	90,00	9,49
	Jahrestemperatur	143,39	9,49
	Julitemperatur	127,72	9,49
	Jahresniederschlag	42,03	9,49
	Vegetationszeitniederschlag	31,76	9,49
	Exposition Süd/Nord	13,21	9,49
	Exposition West/Ost	7,53	9,49

Bei der Baumart Fichte weist der Einfluss der Exposition West/Ost keinen Einfluss auf die Blütenfarbenbildung auf. Der Chi – Quadrat – Wert liegt unter dem der Tabelle. (Auch hier gilt wieder, dass sich die Beobachtungszahlen der Expositionen von den anderen Gruppen unterscheiden). Alle anderen Einflussgrößen haben mehr oder weniger einen Einfluss auf die Bildung der Blütenfarbe bei der Fichte.

Um die Ergebnisse der Chi – Quadrat – Auswertung in einen Zusammenhang zu bringen, werden alle Ergebnisse, die eine Abhängigkeit aufweisen, einer Trendanalyse unterzogen. Dabei geht es um die Berechnung des linearen Anteils der Regression an der Gesamtvariation. Mit diesem Verfahren kann aufgezeigt werden, welche der Einflussfaktoren in welchem Ausmaß eine Annäherung an den linearen Trend aufweisen. Somit wird zum ersten Mal eine Gruppierung der Einflussgrößen möglich. Nachdem die Berechnungen beendet sind, wird der Anteil der linearen Regression an der Gesamtvariation in Prozent umgerechnet, um einen eindeutigen Überblick über die Ergebnisse zu erhalten. Anschließend werden diese Ergebnisse dann in einer Abbildung verarbeitet, um die Analysen zu veranschaulichen (Abbildung 19 & 20).

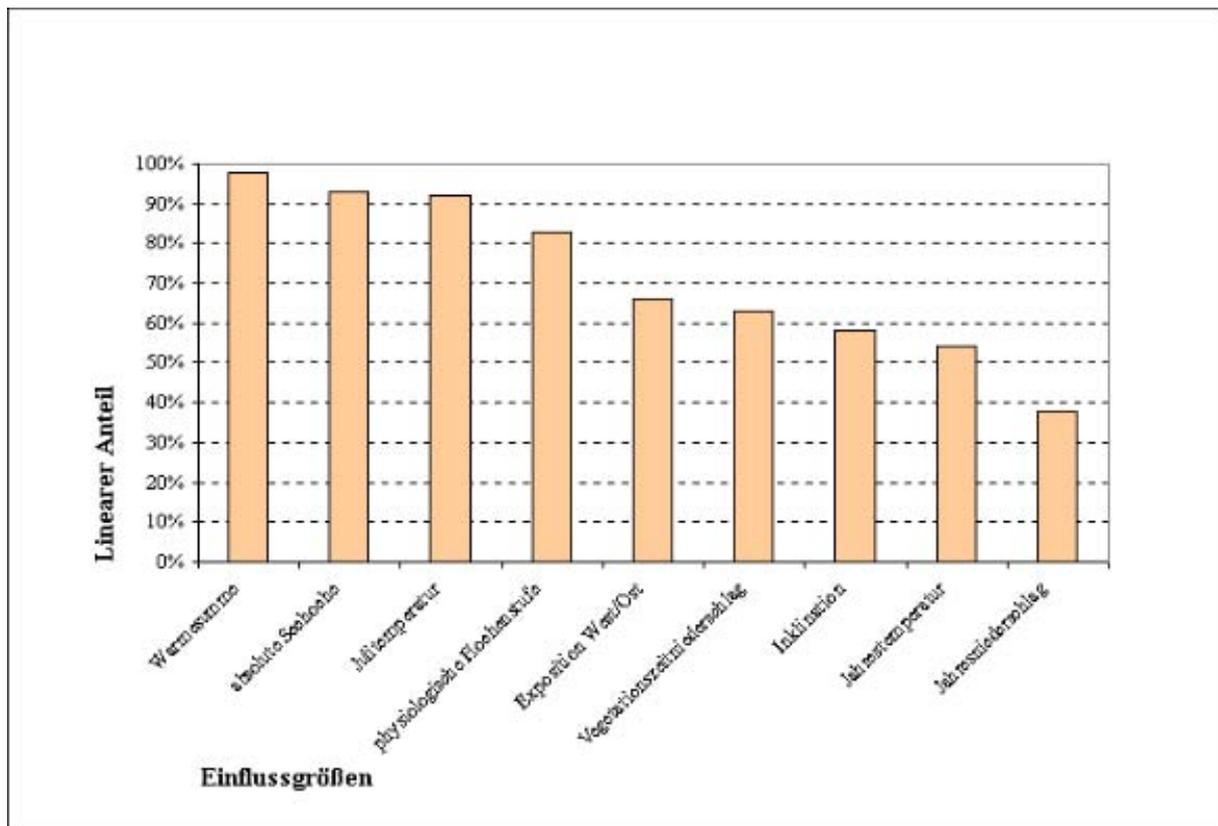


ABBILDUNG 19: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche.

Wird diese Abbildung genauer betrachtet, dann kann man die Einflussfaktoren in zwei Gruppen unterteilen. Die erste Gruppe besteht aus der Wärmesumme (98 %), absoluten Seehöhe (93 %), Julitemperatur (92 %) und physiologischen Höhenstufe (83 %), wobei sich die prozentuellen Anteile an einer linearen Regression untereinander nur sehr gering von einander unterscheiden. In Summe haben diese Einflussfaktoren jeweils einen relativ hohen linearen Anteil an der Gesamtvariation. Die zweite Gruppe, bestehend aus der Exposition von West nach Ost (66 %), dem Vegetationszeitniederschlag (53 %), der Inklination (58 %), der Jahrestemperatur (54 %) und des Jahresniederschlages (38 %), hat jeweils einen geringeren linearen Anteil an der Gesamtvariation. Jedoch auch innerhalb der zweiten Gruppe sind die Abweichungen des linearen Anteils untereinander nur sehr gering. Durch den geringeren linearen Anteil wird angenommen, dass ihr Einfluss auf die Bildung der Blüten- und Zapfenbildung um einiges geringer ausfällt als bei der ersten Gruppe. Ein weiterer wichtiger Punkt, der ebenfalls noch angemerkt werden sollte, ist jener, dass die Einflussgrößen der ersten Gruppe eigentlich nur aus Temperaturfaktoren bestehen. Dies ist also auch gleichzeitig eine Bestätigung der Hypothese, dass die Bildung der Blütenfarbe temperaturabhängig ist.

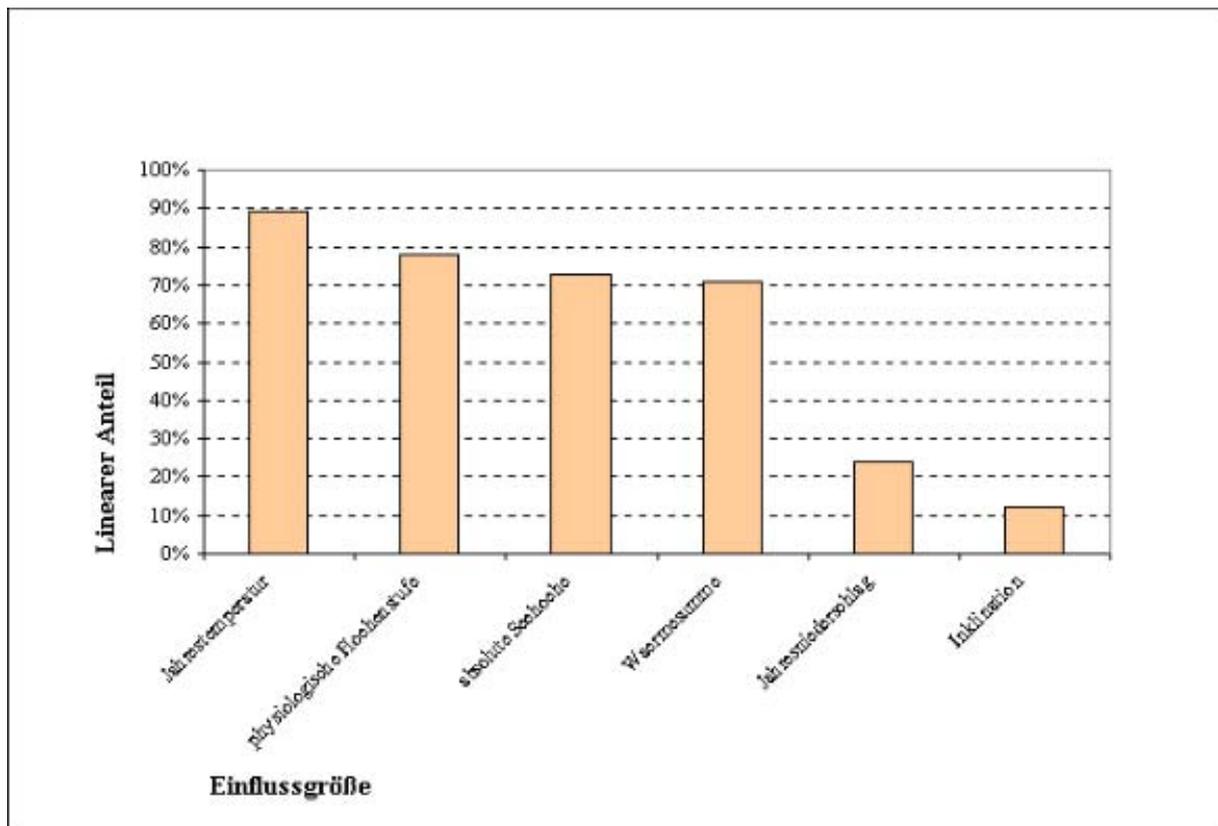


ABBILDUNG 20: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte.

Auch anhand dieser Abbildung ist die Unterteilung in zwei Gruppen möglich. Die erste besteht aus der Jahrestemperatur (89 %), den physiologischen Höhenstufen (78 %), der absoluten Seehöhe (73 %) und der Wärmesumme (71 %). Darauf folgt die zweite Gruppe mit den Einflussgrößen Jahresniederschlag (24 %) und Inklination (12 %). Die beiden Expositionsgrößen werden hier nicht mehr erwähnt, da die Exposition West/Ost bereits bei der Chi – Quadrat – Auswertung ein nicht signifikantes Ergebnis hatte und Süd/Nord bei der Berechnung auf Trend keine Signifikanz aufwies. Die Größen Vegetationszeitniederschlag und Julitemperatur werden aus den Auswertungen genommen, da der lineare Anteil der Regression höher war als der berechnete Chi – Quadrat – Wert.

Da die verschiedenen Regressionslinien eng nebeneinander liegen, werden diese noch miteinander verglichen und untereinander auf Signifikanz überprüft. Es soll festgestellt werden, welche Einflussfaktoren einander ähnlich sind und welche für sich selbst stehen. Dazu müssen nicht nur die Steigungen berechnet werden, sondern auch die Varianzen der Steigungen. Anschließend werden dann die Ergebnisse in einer Kreuztabelle dargestellt (Tabelle 10 & 11).

TABELLE 10: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der Lärche (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%).

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
1. Wärmesumme		n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	n.s	**
2. absolute Seehöhe			n.s	n.s	***	***	**	*	***
3. Julitemperatur				n.s	***	***	n.s	n.s	**
4. physiologische Höhenstufe					***	***	*	*	***
5. Exposition West/Ost						n.s	***	***	***
6. Vegetationszeitniederschlag							***	***	***
7. Inklination								n.s	n.s
8. Jahrestemperatur									*
9. Jahresniederschlag									

Diese Übersicht zeigt uns das auf, was bereits aus Abbildung 19 abgelesen werden konnte. Alle Einflussfaktoren, bei denen die Temperatur eine wesentliche Rolle spielt, liegen nebeneinander und weisen keine Signifikanz auf. Hingegen weichen Einflussfaktoren wie die Exposition von Westen nach Osten, der Vegetationszeitniederschlag und der Jahresniederschlag teilweise sehr stark von den temperaturabhängigen Einflussfaktoren ab. Auch untereinander gibt es innerhalb dieser Gruppe immer wieder signifikante Abweichungen. Somit ist die Vermutung, dass die Wärmesumme der Hauptfaktor bei der Bildung der Blüten- und Zapfenfarbe der Lärche ist, bestätigt.

TABELLE 11: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der Fichte (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%).

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. Jahrestemperatur		n.s	n.s	n.s	***	***
2. physiologische Höhenstufe			n.s	n.s	***	***
3. absolute Seehöhe				n.s	***	***
4. Wärmesumme					***	***
5. Jahresniederschlag						*
6. Inklination						

Auch hier zeigt sich wieder dasselbe Bild wie bei der Lärche. Die ersten vier Größen der Trendanalyse unterscheiden sich untereinander nicht. Unterschiede gibt es nur in Hinblick auf den Jahresniederschlag und die Inklination. Diese stehen in keinem Zusammenhang mit den Temperaturgrößen und auch nicht zueinander.

4.2.2 ERGEBNISSE DER ENTWICKLUNGSSTADIEN DER FICHTE

Nachdem die Auswertergebnisse der Fichte bereits ausführlich dargestellt worden sind, erfolgt nun die Erläuterung der Ergebnisse der Entwicklungsstadien der Fichte bezogen auf eine 3x3 Tafel. Es wird noch einmal darauf hingewiesen, dass ein Unterschied zwischen Fichtenblüten bzw. stehenden Zapfen und liegenden, hängenden Fichtezapfen gemacht wird. Die Entwicklungsstufe Fichtenblüte bzw. stehende Zapfen kann hierbei auch als erste Entwicklungsstufe bezeichnet werden und die liegenden, hängenden Zapfen als zweite Entwicklungsstufe. Eine Differenzierung der Entwicklungsstadien ist notwendig, da die Ergebnisse Unterschiede aufweisen.

Zu Beginn wurden auch hier wieder Diagramme erstellt, die einen ersten Eindruck über die 3x3 Tafeln der Fichtenblüten und stehenden Zapfen geben sollen (Abbildung 21a, b).

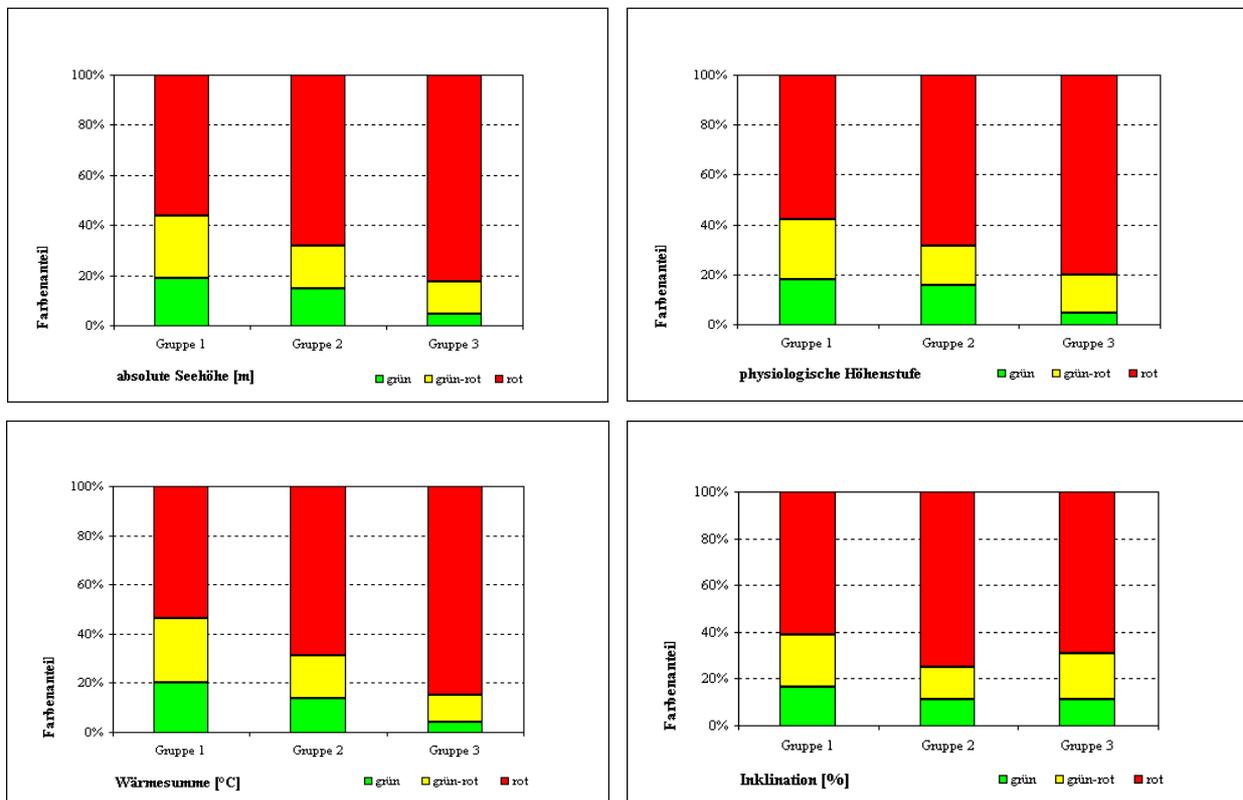


ABBILDUNG 21A: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der Blüten- und stehenden Zapfenfarbe bei Fichte.

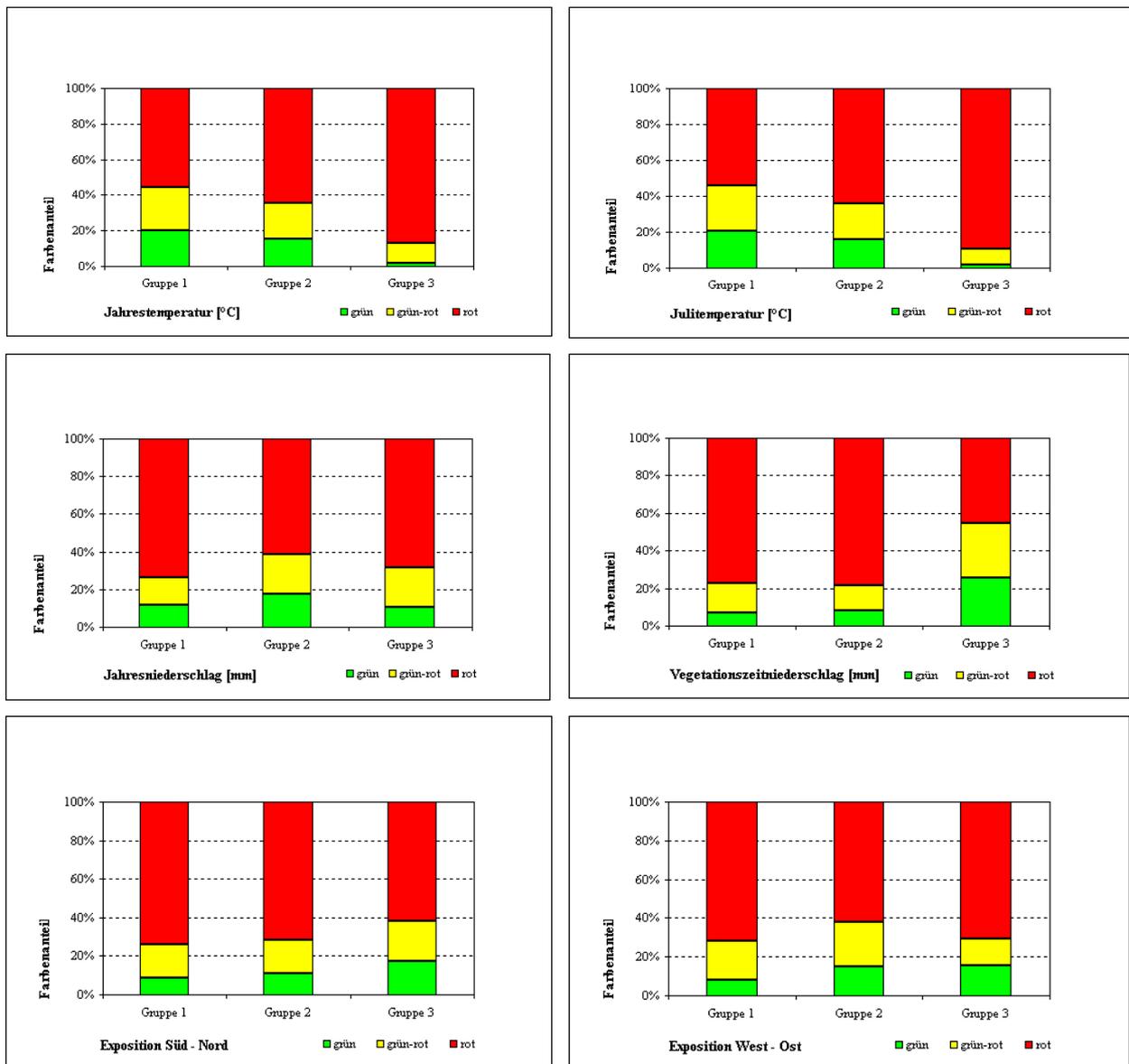


ABBILDUNG 21B: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der Blüten- und stehenden Zapfenfarbe bei Fichte.

Die Einflussgrößen absolute Seehöhe, physiologische Höhenstufe, Wärmesumme, Jahrestemperatur, Julitemperatur und der Expositionsverlauf von Süden nach Norden weisen eine Zunahme der Blütenfarbe rot auf. Je größer die Seehöhe bzw. je weiter man in den Norden kommt, umso wahrscheinlicher ist es, dort die Blüten- und stehende Zapfenfarbe rot anzutreffen. Gleichzeitig bedingt dies eine Zunahme der Farbe grün, je höher die Temperaturen sind. Der Vegetationszeitniederschlag weist mit zunehmendem Niederschlag eine Abnahme der roten Blüten- und stehenden Zapfenfarbe auf. Der Jahresniederschlag sowie die Inklination und die Exposition West/Ost hingegen ließen keinen linearen Verlauf erkennen.

Im Vergleich dazu sollen nun die folgenden Abbildungen des zweiten Entwicklungsstadiums der Fichte (Zapfenfarbe der liegenden, hängenden Zapfen) betrachtet werden (Abbildung 22a, b). Es sei genommen, dass, wie bereits erwähnt, der grüne Anteil in Summe überwiegt.

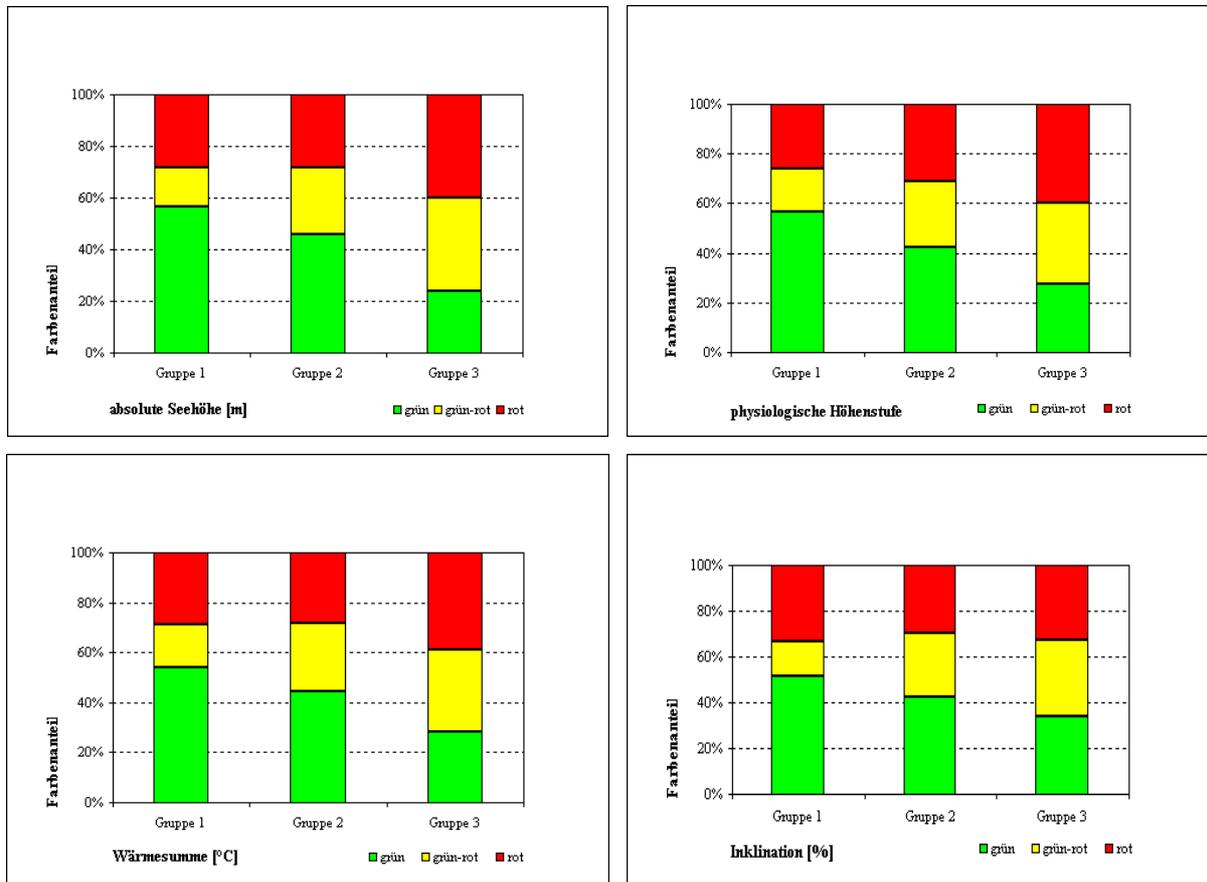


ABBILDUNG 22A: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der liegenden, hängenden Zapfenfarbe der Baumart Fichte.

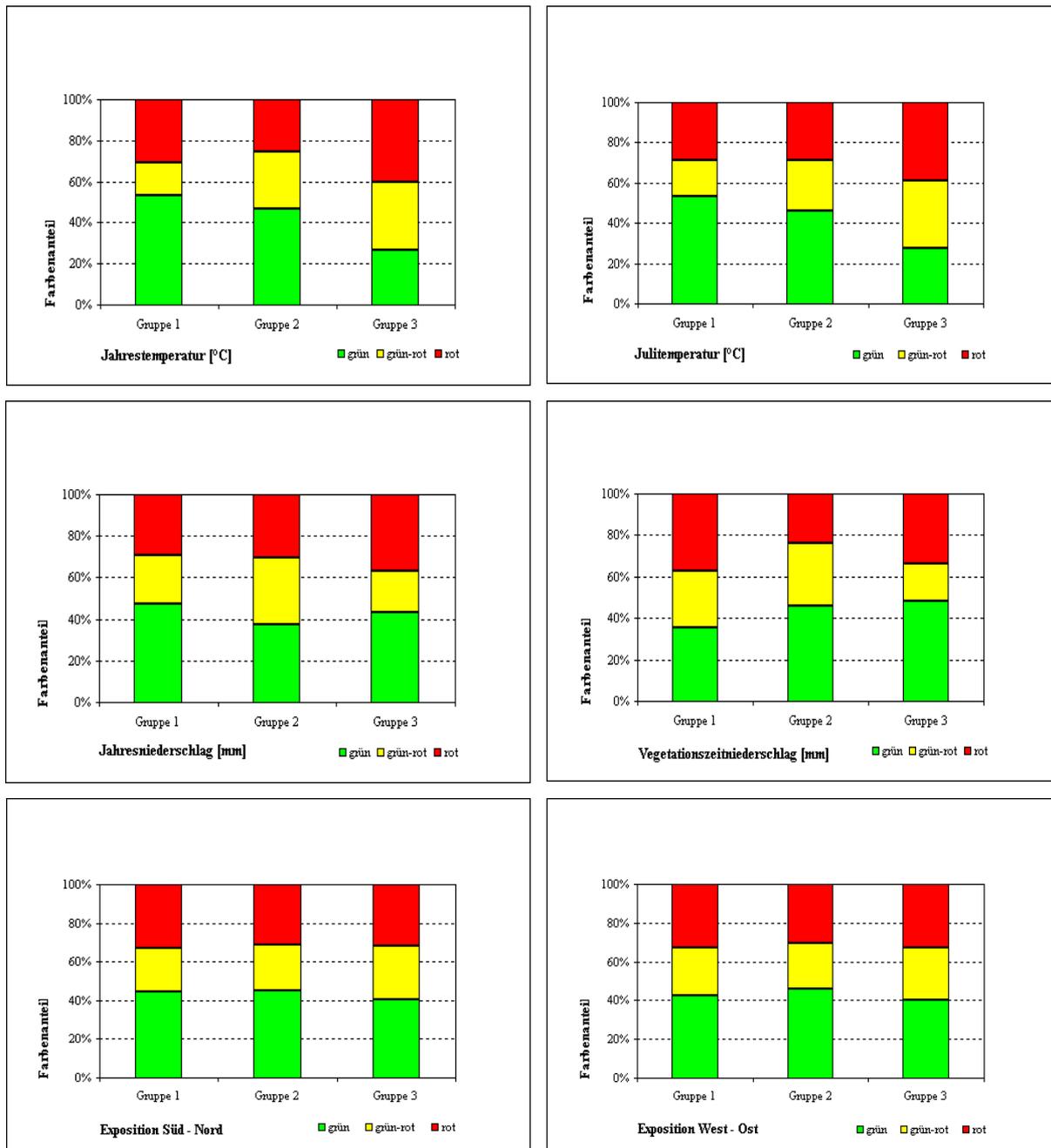


ABBILDUNG 22B: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der liegenden, hängenden Zapfenfarbe der Baumart Fichte.

Anders als bei den Blüten bzw. stehenden Zapfen der Fichte lassen hier die Einflussfaktoren der Exposition von Süden nach Norden bzw. von Westen nach Osten keine Vorhersagen des Trends zu. Die Einflussgrößen, bei denen die Temperatur eine wesentliche Rolle spielt, zeigen auch hier wieder einen linearen Trend auf. Der Jahresniederschlag weist in diesem Entwicklungsstadium ebenfalls keinen Trend auf und der Vegetationszeitniederschlag nur einen geringen Trendverlauf.

Im Anschluss daran werden die Daten statistisch analysiert und in tabellarischer Form zusammengefasst. Wieder werden die berechneten Chi – Quadrat – Werte mit den Grenzwerten aus der Tabelle verglichen und auf ihre Signifikanz hin überprüft (Tabelle 12 & 13).

TABELLE 12: Ergebnisse der Chi – Quadrat Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit (3x3 Tafeln) zwischen den verschiedenen Einflussfaktoren und der Blüten- und stehenden Zapfenfarbe bei Fichte.

Baumart	Blüten- und stehende Zapfenfarbe kreuztabelliert mit:	χ^2	$\chi^2_{4;0,05}$
Fichtenblüte und stehende Zapfen	absoluter Seehöhe	217,15	9,49
	physiologische Höhenstufe	208,11	9,49
	Wärmesumme	237,00	9,49
	Inklination	202,74	9,49
	Jahrestemperatur	228,21	9,49
	Julitemperatur	235,38	9,49
	Jahresniederschlag	210,82	9,49
	Vegetationszeitniederschlag	166,65	9,49
	Exposition Süd/Nord	14,84	9,49
	Exposition West/Ost	16,39	9,49

TABELLE 13: Ergebnisse der Chi – Quadrat Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit (3x3 Tafeln) zwischen den verschiedenen Einflussfaktoren und der liegenden, hängenden Zapfenfarbe bei Fichte.

Baumart	Liegende, hängende Zapfenfarbe kreuztabelliert mit:	χ^2	$\chi^2_{4;0,05}$
liegende, hängende Fichtenzapfen	absoluter Seehöhe	246,92	9,49
	physiologische Höhenstufe	179,46	9,49
	Wärmesumme	151,74	9,49
	Inklination	114,97	9,49
	Jahrestemperatur	189,54	9,49
	Julitemperatur	149,73	9,49
	Jahresniederschlag	56,41	9,49
	Vegetationszeitniederschlag	80,50	9,49
	Exposition Süd/Nord	12,21	9,49
	Exposition West/Ost	6,98	9,49

Werden nun die beiden Tabellen betrachtet dann ist festzustellen, dass alle Einflussgrößen einen gewissen Einfluss auf die Blüten- und stehende Zapfenfarben der Fichte haben. Bei den liegenden, hängenden Zapfenfarben der Fichte jedoch weist die Exposition von Westen nach Osten keine Signifikanz auf. Sowohl beim ersten als auch beim zweiten Entwicklungsstadium zeigt sich, dass der Chi – Quadrat – Wert der restlichen Exposition signifikant ist.

In weiterer Folge wird auch bei diesem Datensatz eine Trendanalyse durchgeführt, um den linearen Anteil der Regression an der Gesamtvariation zu ermitteln. Das Ziel war es wieder, eine mögliche Gruppierung der Einflussfaktoren für das jeweilige Entwicklungsstadium der Fichte zu erhalten (Abbildung 23 & 24). Anschließend erfolgt dann der Vergleich der beiden Stadien. Es gilt jedoch anzumerken, dass die Einflussgröße Exposition Westen/Osten nicht in die Trendanalyse der liegenden/hängenden Fichtenzapfen miteinbezogen werden kann, da sie ja bereits bei der Chi – Quadrat – Auswertung nicht signifikant gewesen ist.

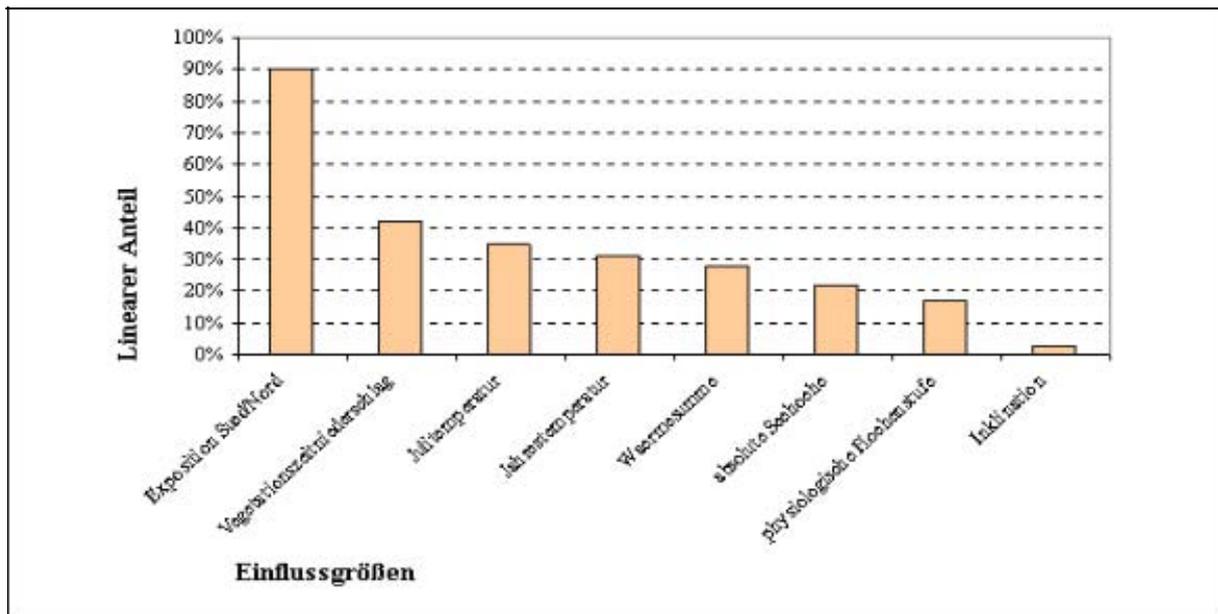


Abbildung 23: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die Blüten- und stehende Zapfenfarbe bei der Fichte.

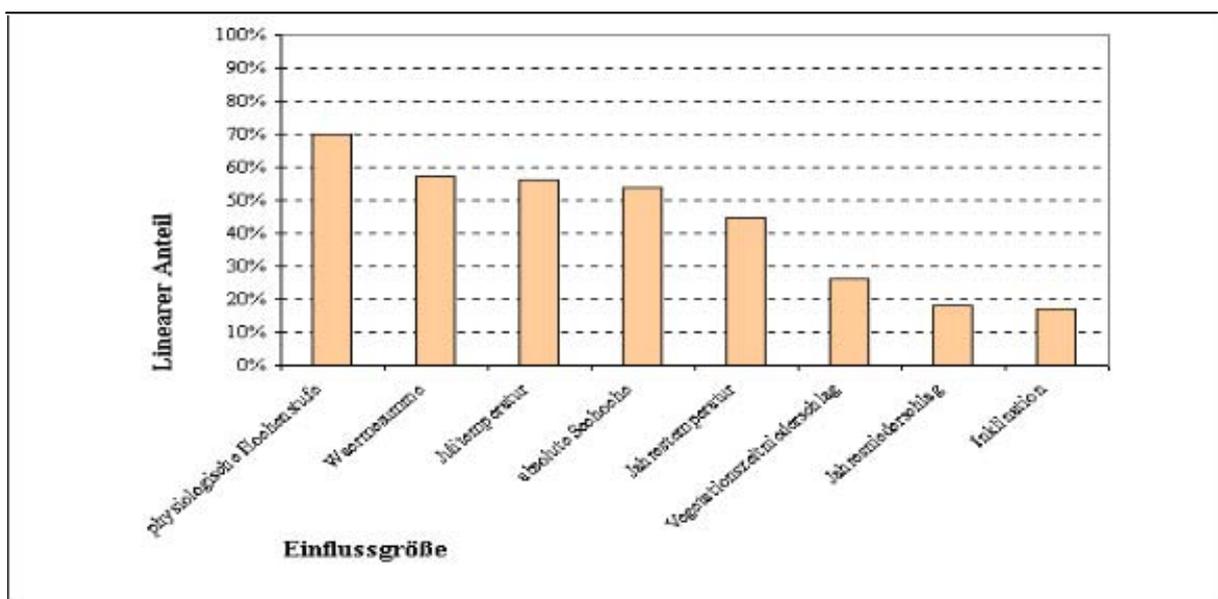


ABBILDUNG 24: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die liegende, hängende Zapfenfarbe bei der Fichte.

Betrachtet man die Abbildung 23, dann muss hier angeführt werden, dass bei der Trendanalyse der Daten der Fichtenblüten bzw. stehenden –zapfen zwei Einflussfaktoren, der Jahresniederschlag und die Exposition von Westen nach Osten, weggefallen sind. Diese ergeben nämlich keine Signifikanz. Es wird also kein linearer Trend beobachtet. Daher erscheinen diese beiden Größen auch nicht in dieser Abbildung. Das auffälligste an der Graphik ist, dass bei der Exposition von Süd/Nord ein linearer Anteil an der Gesamtvariation von 90 % gegeben ist. In keinen bisherigen Auswertungen hat die Exposition Süd/Nord je so einen hohen linearen Anteil vorweisen können.

Im Gegensatz zur Auswertung der Lärche hat auch der Vegetationszeitniederschlag einen relativ hohen linearen Anteil von 42 %, gefolgt von der Julitemperatur (35 %), Jahrestemperatur (31 %), Wärmesumme (28 %), absoluten Seehöhe (22 %), physiologischen Seehöhe (17 %) und Inklination (3 %). Im Gegensatz zur Lärchenauswertung spielt hier die Wärmesumme eher im mittleren Bereich eine Rolle. Hier lassen sich also deutliche Unterschiede im Bezug auf die Lärche erkennen.

Die Abbildung 24 hingegen kommt den Analysen der Baumart Lärche schon wieder näher und unterscheidet sich daher von den Analysen der Fichtenblüten bzw. stehenden –zapfen. Auch hier ist bei der Trendanalyse eine Einflussgröße weggefallen, nämlich die Exposition von Süden nach Norden. Diese erweist sich als nicht signifikant und zeigt daher keinen linearen Trend auf. Den höchsten linearen Anteil der Regression an der Gesamtvariation zeigt sich bei der physiologischen Höhenstufe (70 %). Gefolgt von der Wärmesumme (57 %), Julitemperatur (56 %), absoluten Seehöhe (54 %), Jahrestemperatur (45 %), Vegetationszeitniederschlag (26 %), Jahresniederschlag (18 %) und Inklination (17 %). Wie bereits bei der Lärche sind auch hier wieder zwei Hauptgruppen zu unterscheiden, nämlich die erste, in der der Faktor Temperatur mit den Einflussgrößen physiologische Höhenstufe, Wärmesumme, Julitemperatur, absolute Seehöhe und Jahrestemperatur die Hauptrolle spielt. Die zweite Gruppe setzt sich dann aus dem Vegetationszeitniederschlag, Jahresniederschlag und der Hangneigung zusammen. Somit kann auch bei dem Datensatz der liegenden, hängenden Fichtenzapfen der Temperaturfaktor als Hauptfaktor betrachtet werden.

Zusammenfassend werden die Trendauswertungen nun noch in Form einer Übersichtstabelle (Tabelle 14) dargestellt. Diese soll veranschaulichen, welche Einflußfaktoren bei welcher Baumart bzw. in welchem Entwicklungsstadium eine Rolle spielt.

TABELLE 14: Vergleich der linearen Anteile (in Prozent) bei Lärche und Fichte der verschiedenen Einflussfaktoren auf die Blüten- und Zapfenfarbe. (* Kennzeichnet jene Daten, die während der Berechnung des linearen Anteils aufgrund der NICHT Signifikanz wegfielen).

Einflussfaktoren	Lärche	Fichte	Blüten und stehende Zapfen der Fichte	liegende, hängende Zapfen der Fichte
absolute Seehöhe	93%	73%	22%	54%
physiologische Seehöhe	83%	78%	17%	70%
Wärmesumme	98%	71%	28%	57%
Jahrestemperatur	54%	89%	31%	45%
Julitemperatur	92%	*	35%	56%
Exposition Süd - Nord	*	*	90%	*
Exposition West - Ost	66%	*	*	*
Inklination	58%	12%	3%	17%
Jahresniederschlag	38%	24%	*	18%
Vegetationszeitniederschlag	63%	*	42%	26%

Nach der Analyse des Trends wurden dann wieder die Steigungen und deren Variation berechnet. Anhand von Kreuztabellen erfolgt dann der Vergleich der einzelnen Geraden zueinander (Tabelle 15 & 16).

TABELLE 15: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der Blüten bzw. stehenden Zapfen bei Fichte (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%).

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
1. Exposition Süd/Nord		***	***	***	***	***	***	***
2. Vegetationszeitniederschlag			***	***	***	***	***	***
3. Julitemperatur				n.s	n.s	n.s	*	***
4. Jahrestemperatur					n.s	n.s	*	***
5. Wärmesumme						n.s	n.s	***
6. absolute Seehöhe							n.s	***
7. physiologische Höhenstufe								**
8. Inklination								

TABELLE 16: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der liegenden, hängenden Zapfen bei Fichte (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%).

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
1. physiologische Höhenstufe		n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***
2. Wärmesumme			n.s	n.s	n.s	***	***	***
3. Julitemperatur				n.s	n.s	***	***	***
4. absolute Seehöhe					n.s	***	***	***
5. Jahrestemperatur						***	***	***
6. Vegetationszeitniederschlag							***	***
7. Jahresniederschlag								n.s
8. Inklination								

Anhand der Kreuztabelle (Tabelle 15) zeigt sich für die Blüten- und Zapfenfarben der Baumart Fichte, dass sich die Einflussgrößen Exposition Süd/Nord, Vegetationszeitniederschlag und Inklination signifikant von den anderen Faktoren unterscheiden. Die Einflussfaktoren hingegen, die im Zusammenhang mit Temperaturwerten stehen, liegen wieder eng beisammen und weisen keine Unterschiede auf.

Anders ist es jedoch bei der Kreuztabelle der liegenden, hängenden Zapfenfarben (Tabelle 16). Diese gleicht der der Lärche. Auch hier sind jene Einflussgrößen, die den Temperaturfaktor beinhalten, getrennt von den Faktoren, die diesen nicht beinhalten. Größen wie der Vegetationszeitniederschlag, Jahresniederschlag und die Inklination differenzieren sich hier deutlich.

4.3 POPULATIONSGENETISCHE AUSWERTUNG

4.3.1 PRÜFUNG AUF HARDY – WEINBERG - PROPORTION

Die Überprüfung des Datensatzes auf Hardy – Weinberg (HW) - Proportionen erfolgt sowohl bei der Baumart Lärche als auch bei der Fichte. Es wurde angenommen, dass die Blütenfarbe bei Lärche und Fichte jeweils monogen vererbt wird und die Merkmalsausprägung intermediär ist (Phänotyp grün = Genotyp GG; Phänotyp grün - rot = Genotyp GR; Phänotyp rot = Genotyp RR). Die beobachteten Genotypfrequenzen wurden mit den Hardy – Weinberg - Proportionen anhand des Chi – Quadrat Test verglichen (Tabelle 17). Eine Aufteilung in verschiedenen Populationen erfolgt aufgrund der drei Blütenfarben grün, grün – rot und rot.

TABELLE 17: Ergebnisse der Prüfung auf Hardy – Weinberg - Proportion bei Lärche und Fichte. Der Grenzwert für den Chi – Quadrat Test lautet: $\chi^2_{1;0,05} = 3,84$

Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche:	GG	GR	RR	Total
beobachtet	65	71	122	258
Erwartet nach HW	39	123	96	258
x²				46,35
Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte:	GG	GR	RR	Total
beobachtet	1433	937	1582	3952
Erwartet nach HW	915	1973	1064	3952
x²				1089,42
Blüten und stehende Zapfen bei Fichte:	GG	GR	RR	Total
beobachtet	117	167	605	889
Erwartet nach HW	45	311	533	889
x²				191,59
Liegende, hängende Zapfen bei Fichte:	GG	GR	RR	Total
beobachtet	1316	770	977	3063
Erwartet nach HW	945	1512	606	3063
x²				736,91

Vergleicht man alle vier berechneten Chi – Quadrat – Werte mit deren aus der Tabelle, dann kann festgestellt werden, dass sie sich signifikant von dem Tabellenwert unterscheiden.

Im Anschluss an diese allgemeine Analyse erfolgt eine ausführlichere Auswertung bezogen auf die physiologischen Höhenstufen. Sowohl bei der Lärche, als auch bei der Fichte werden die Hardy – Weinberg - Proportionen errechnet (Tabelle 18), wobei bei der Fichte auch für die jeweiligen Entwicklungsstufen eine Analyse durchgeführt wird.

TABELLE 18: Untersuchungsergebnisse der Berechnungen nach Hardy – Weinberg bei Lärche und Fichte. Die Populationen wurden nach den drei Blütenfarben grün, grün – rot und rot zusammengestellt und durch die physiologische Höhenstufe in Gruppen unterteilt. Der Grenzwert für den Chi – Quadrat Test lautet: $\chi^2_{1;0,05} = 3,84$

Baumart / Lage:		GG	GR	RR	Total
Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche: sm, tm, mm	beobachtet	46	30	23	99
	Erwartet nach HW	38	47	14	99
	x²				13,62
hm	beobachtet	17	37	43	97
	Erwartet nach HW	13	45	39	97
	x²				3,06
ts	beobachtet	2	4	56	62
	Erwartet nach HW	0	8	54	62
	x²				Kein Ergebnis
Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte: sm, tm	beobachtet	694	278	484	1456
	Erwartet nach HW	477	712	267	1456
	x²				539,63
mm	beobachtet	463	304	504	1271
	Erwartet nach HW	298	634	339	1271
	x²				343,44
hm, ts	beobachtet	275	355	594	1224
	Erwartet nach HW	167	571	486	1224
	x²				175,55
Blüten und stehende Zapfen der Fichte: sm, tm	beobachtet	59	80	191	330
	Erwartet nach HW	30	138	162	330
	x²				58,32
mm	beobachtet	45	46	197	288
	Erwartet nach HW	16	104	168	288
	x²				89,92
hm, ts	beobachtet	13	41	217	271
	Erwartet nach HW	4	59	208	271
	x²				26,13
Liegende, hängende Zapfen der Fichte: sm, tm	beobachtet	635	198	293	1126
	Erwartet nach HW	478	511	137	1126
	x²				420,93
mm	beobachtet	418	258	307	983
	Erwartet nach HW	304	485	194	983
	x²				214,82
hm, ts	beobachtet	262	314	377	953
	Erwartet nach HW	184	470	299	953
	x²				105,21

Auch bei dieser Auswertung müssen die Chi – Quadrat – Werte wieder mit einem vorgegebenen Grenzwert verglichen werden. Alle Werte bis auf den im hochmontanen Bereich der Lärche sind höher als der Grenzwert. Somit liegt in Summe ebenfalls wieder eine Signifikanz vor, die darauf schließen lässt, dass die Populationen aus keiner gemeinsamen Grundgesamtheit bestehen. Die Werte der Lärche bzw. der Blüten und stehenden Zapfen der Fichte liegen zumindest in der Nähe des Grenzbereiches und daher ist hier ein Unterschied zu den zwei restlichen Datensätzen gegeben, da diese den Grenzbereich sehr hoch überschreiten.

4.3.2 ALLELISCHER ABSTAND

Wie bereits im Methodenteil erwähnt liegen die Ergebnisse dieser Auswertungen zwischen Null und Eins. Dabei drückt Null eine vollkommene genetische Identität aus. Je näher die Ergebnisse bei Eins liegen, umso größer ist der genetische Abstand der Populationen. In dieser Arbeit wird der genetische Abstand der Baumart Lärche und Fichte berechnet. Bei der Fichte werden zusätzlich auch die beiden Entwicklungsstufen getrennt von einander untersucht. Der allelische Abstand bezog sich auf die physiologischen Höhenstufen (Abbildung 25 & 26). Dabei wird die Gruppeneinteilung der 3x3Tafeln wieder verwendet.

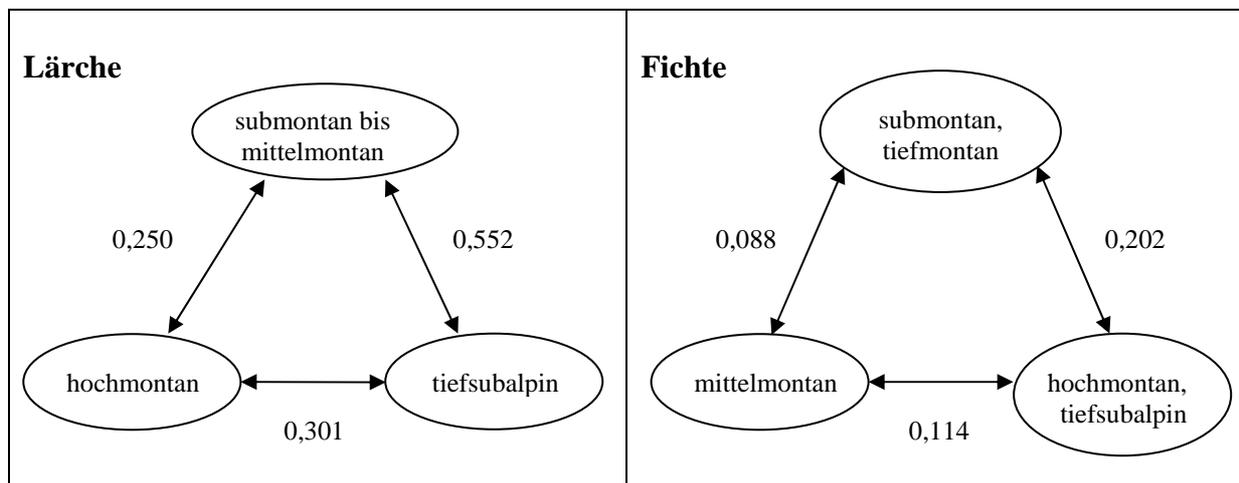


ABBILDUNG 25: Allelischer Abstand bei den Baumarten Lärche und Fichte zwischen den physiologischen Höhenstufen.

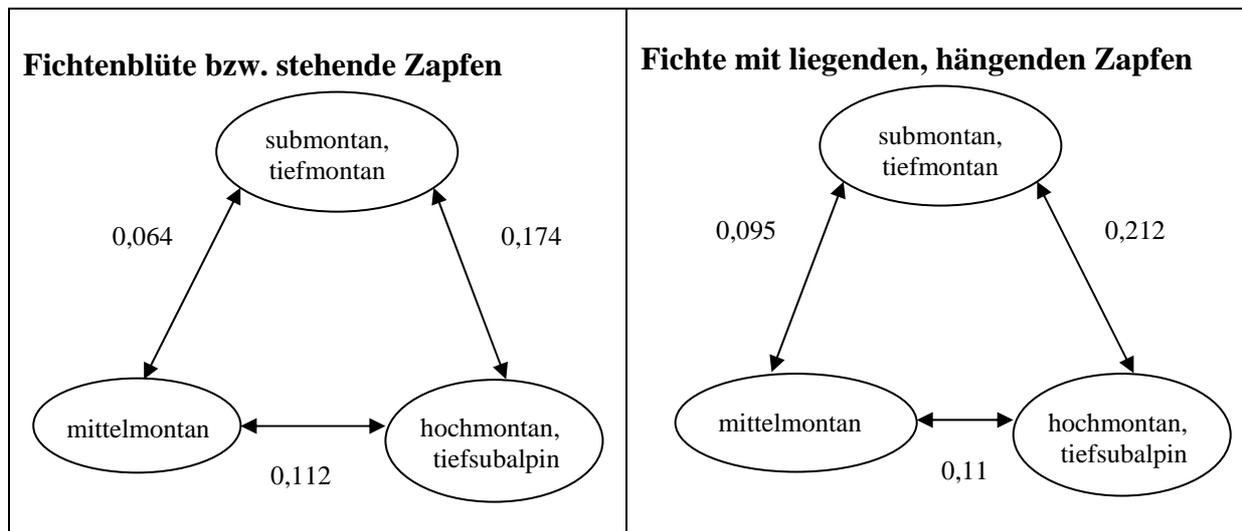


ABBILDUNG 26: Allelischer Abstand der Fichte zwischen den physiologischen Höhenstufen.

Vergleicht man die allelischen Abstände der Lärche mit denen der Fichte, kann festgestellt werden, dass die Abstände der Lärche größer sind als die der Fichte. Während die allelischen Abstände der Lärche zwischen 0,250 und 0,552 variieren, sind die ermittelten Abstandswerte für die Fichte wesentlich geringer und schwanken zwischen 0,065 und 0,212 (Abbildung 26).

4.3.3 ALLELISCHE DIFFERENZIERUNG

Hierbei ist nicht die Unterscheidung von einer Population zu einer anderen von Bedeutung, sondern die Unterscheidung von einer Population zu den restlichen Populationen. In diesem Fall werden die Gruppen, die miteinander verglichen werden, nach der physiologischen Seehöhe aufgeteilt. Bei der Lärche wird der submontane bis mittelmontane Bereich mit dem hochmontanen bzw. tiefsubalpinen Bereich verglichen. Anders erfolgt die Aufteilung bei der Fichte. Hier wird der submontane/tiefmontane Bereich mit dem mittelmontanen bzw. mit dem hochmontanen/tiefsubalpinen Bereich verglichen (Abbildung 27).

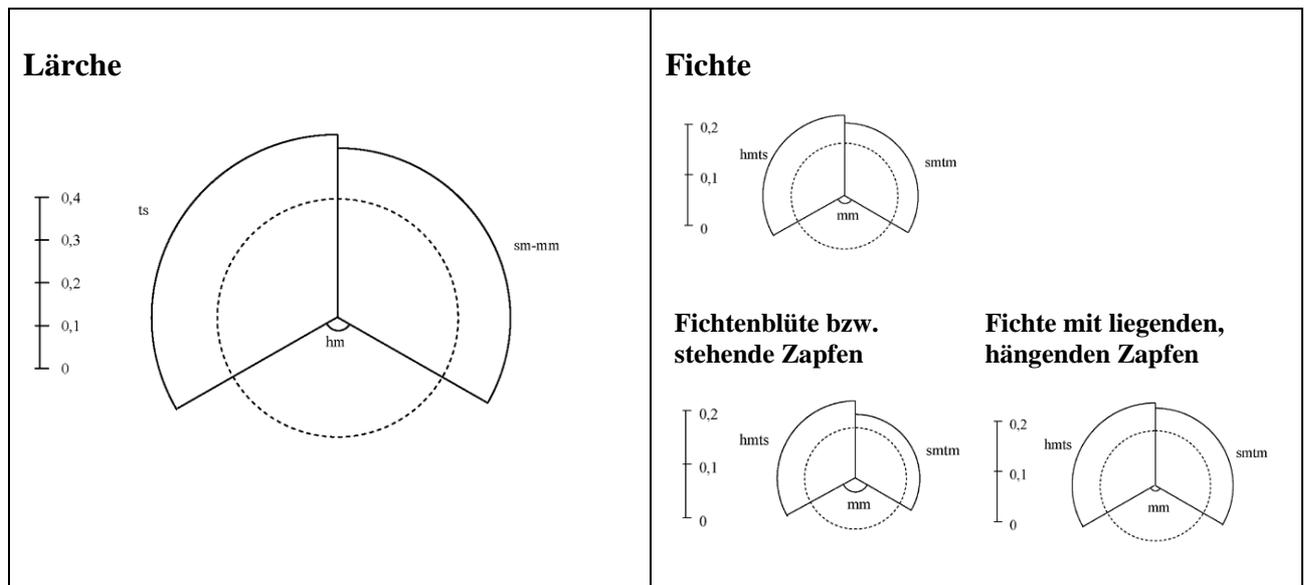


ABBILDUNG 27: Allelische Differenzierung bei den Baumarten Lärche und Fichte. Es wurde der gleiche Maßstab verwendet.

Bei der Lärche konnte festgestellt werden, dass der mittlere Bereich der physiologischen Seehöhe, der hochmontane Bereich, sehrwohl eine geringe allelische Differenzierung zum submontanen bis mittelmontanen, als auch zum tiefsubalpinen Bereich aufweist.

Die gleiche Feststellung kann auch bei der Fichte getätigt werden, wobei der mittelmontane Bereich eine geringe allelische Differenzierung zum submontanen/tiefmontanen und zum hochmontanen/tiefsubalpinen Gebiet aufweist. Damit wird bestätigt, dass die oberen und unteren Bereiche jeweils eine hohe allelische Differenzierung aufweisen. Werden die beiden Entwicklungsstufen der Fichte noch miteinander verglichen, dann lässt sich erkennen, dass die allelische Differenzierung bei der Fichtenblüte bzw. stehenden Zapfen etwas geringer ausfällt als bei den liegenden, hängenden Zapfen.

5. DISKUSSION

5.1 WAHL DER AUFNAHMEGRÖßEN

Bereits vor der Inventuraufnahme 2000/2002 erfolgte die Überlegung, welche Aufnahmegrößen für verschiedene Fragestellungen relevant sein könnten. Während der statistischen Auswertungen musste jedoch festgestellt werden, dass nicht alle Aufnahmegrößen optimal gewählt waren. Fast alle Daten wurden mit Hilfe eines Klassensystems aufgenommen und zugeordnet. Eine Klassenbreite für die einzelnen Größen war bereits zum Aufnahmezeitpunkt vorgegeben. Daher standen die Daten dann in Form von Gruppen zur Verfügung. Diese waren nominal skaliert und beschränkten die Auswertemöglichkeiten auf den Chi – Quadrat – Test und die Berechnung des linearen Anteils. Da die abhängige Variable der Berechnungen eine Nominalvariable gewesen ist, war die Berechnung einer Regressionsanalyse nicht möglich. Somit wären durch eine Datenaufnahme mit metrisch skalierten Einheiten andere Auswerteverfahren möglich gewesen, wie zum Beispiel die Berechnung einer Regression. Die Regressionsanalyse bestätigt nicht nur eine Abhängigkeit, sondern ermöglicht auch die Untersuchung auf einen Zusammenhang. Auch Kausalanalysen und die Überprüfung des Einflusses weiterer Variablen wären möglich gewesen.

Um die Eingangsgrößen in metrisch skaliert Form zu erhalten, sind die Absolutgrößen der Daten notwendig. Diese Angaben sind sowohl bei der Inklinatation als auch bei der Seehöhe möglich. Bei der Haupteingangsgröße dieser Arbeit, der Blütenfarbe, ist die Aufnahme des Datenmaterials in metrisch skaliert Form jedoch nicht einfach. Eine Möglichkeit, diese Daten aufzunehmen, besteht nicht in den Farben grün, grün – rot, rot so wie diese für das freie Auge sichtbar sind, sondern könnte mit der Angabe von Wellenlängen erfolgen. Das sichtbare Licht liegt zwischen 390 und 780 nm und reicht von den Farben Rot bis Violett. Die Wellenlänge des grünen Farbbereiches liegt zwischen 490 und 570 nm. Der rote Bereich deckt eine Bandbreite von 620 bis 780 nm ab. Die Übergangsfarbe grün-rot würde somit in den Bereich zwischen 570 bis 620 nm fallen. Somit wäre es theoretisch möglich, auch bei der Blütenfarbe absolute Werte anzugeben, um metrisch skalierte Einheiten zu erhalten.

Es existieren jedoch noch keine Messgeräte, die beim Anvisieren der Blüte die Wellenlänge feststellen. Erhebungen in dieser Form sollen nicht nur kostengünstig sondern auch ohne großen Zeitaufwand möglich sein.

Wie bereits am Beginn der Arbeit erwähnt, gingen die Klimadaten durch Aufzeichnungen von Messstationen in die Inventuraufnahme ein. Da sich die Messstationen nicht immer auf den Inventurpunkten befanden, wurden die fehlenden Daten mit Hilfe von klimatologischen Modellen ergänzt. Von jedem Inventurpunkt, von dem Wuchsgebiet, Seehöhe, Exposition und Neigung bekannt waren, konnten die fehlenden Klimadaten ergänzt werden (SCHADAUER 1997). Diese Daten standen dann in Form eines metrischen Skalenniveaus zur Verfügung. Dennoch war auch hier die Berechnung einer Regressionsanalyse nicht möglich, denn die abhängige Variable „Blütenfarbe“ ist noch immer nominal skaliert. Dieser Datensatz hatte den Vorteil, dass ein H – Test durchgeführt werden konnte, jedoch brachte dieser keine zusätzlichen Informationen. Ein Nachteil ist darin zu sehen, dass in die modellierten Klimadaten weder Exposition noch Inklination einfließen. Das wäre insofern von Bedeutung gewesen, da zum Beispiel die Durchschnittstemperatur an einem Tag am Südhang wesentlich höher ist als am Nordhang. Weiters unterscheidet sich auch die Länge der Sonneneinstrahlung je nach Exposition. An einem Osthang ist die Sonneneinstrahlung kürzer und weniger intensiv als an einem Südhang. Es ist somit nicht nur die Erwärmung des Bodens und der Luft davon abhängig, sondern auch die Assimilation wird davon beeinflusst. Um also exakte, vergleichbare Ergebnisse erhalten zu können, wäre es in Zukunft wichtig, Größen wie Exposition und Inklination in klimatologischen Modellen zu berücksichtigen. Ein weiterer Nachteil solcher Modelle besteht darin, dass Werte, die einmal abgeleitet werden, nicht für weitere Modellberechnungen verwendet werden können. In diesem Fall wurden zur Berechnung der einzelnen Niederschlagswerte Werte aus Messstationen herangezogen und die fehlenden Daten mit Hilfe eines Modells ermittelt. Für den Vegetationszeitniederschlag wurde der Jahresniederschlag umgerechnet.

Ein weiterer wichtiger Punkt, der bei der Diskussion der Auswerteergebnisse ebenfalls zu berücksichtigen ist, ist die Aufnahme der Daten über einen Zeitraum von zwei Jahren. Im Rahmen der Waldinventur 2000/2002 wird die Blütenentwicklung über einen längeren Zeitraum hinweg aufgenommen, da nicht alle Daten zum selben Zeitpunkt erhoben werden können.

Daher wird die Blütenfarbenentwicklung auch in unterschiedlichen Entwicklungsstadien aufgenommen. Der bessere Vergleich wäre dann gegeben, wenn die zu vergleichenden Blütenfarben zum selben Zeitpunkt erhoben worden wären. Weiters ist bei einem Vergleich der Baumarten Lärche und Fichte zu beachten, dass sich die Gesamtbeobachtungszahlen von einander sehr unterscheiden. Während bei Lärche 258 Beobachtungen vorliegen, sind es bei Fichte 3952. Dieser Unterschied ist bei einem direkten Vergleich zwischen den beiden Baumarten zu berücksichtigen.

5.2 TEMPERATURHAUSHALTE IM ZAPFENINNEREN

Bisher wurden noch nicht viele Untersuchungen bezüglich der Bedeutung der Temperatur im Zapfeninneren durchgeführt. Dennoch geben einige Arbeiten Hinweise darauf, dass der Temperaturhaushalt eine wichtige Rolle spielt. In der Arbeit von STURGEON & MITTON (1980) wurde bereits festgehalten, dass die Zahl der roten Blüten mit zunehmender Seehöhe bei *Abies concolor* steigt. Dies wird nicht nur darauf zurückgeführt, dass die Temperaturen mit zunehmender Seehöhe abnehmen und somit die roten Blüten eine thermoregulatorische Funktion haben. Auch die Vegetationszeit, die in höheren Lagen kürzer ist als in tieferen, könnte Einfluss darauf haben. Es besteht die Möglichkeit, dass der Frost bis in den Juni hineinreicht und bereits auch ab Anfang September wieder mit diesem zu rechnen ist. Weiters absorbieren rote Blüten mehr Sonneneinstrahlungen, die dann in Wärme umgewandelt werden. Grundsätzlich wurden in der Arbeit von STURGEON & MITTON (1980) in den roten Blüten höhere Temperaturen gemessen als in grünen (Abbildung 28).

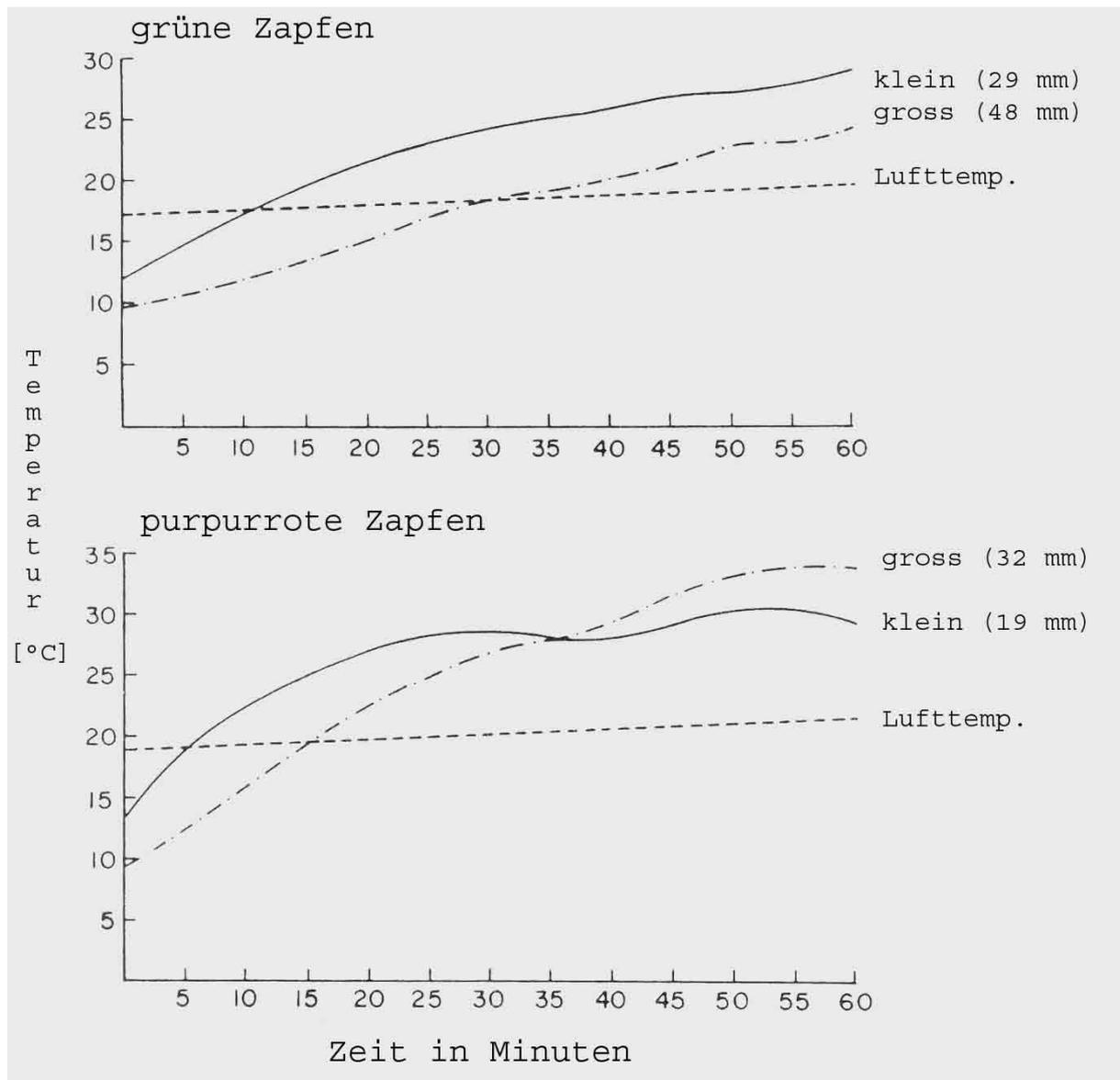


ABBILDUNG 28: Innere Zapfentemperatur bei *Abies concolor* für kleine bzw. große Zapfen mit unterschiedlicher Farbe (aus STURGEON & MITTON 1980, verändert).

Daher wurde darauf geschlossen, dass die phänologische und zeitliche Entwicklung der Pflanzenfunktionen temperaturabhängig ist. Frostfreie Tage im August fördern die Blütenentwicklung bei *A. concolor*. Frost kann nicht nur bestimmte Funktionen einschränken, sondern auch schädlich für die Entwicklung sein.

KOPPEL *et al.* (1987) untersuchten die Funktionen bei *Picea abies* in den Lagen ab 180 m Seehöhe. Dabei wurde festgestellt, dass es keine Unterschiede beim Chlorophyllgehalt von grünen und roten Blüten gibt. Unterschiede ergaben sich nicht nur in der besseren Photosynthese bei roten Blüten, sondern auch in der Wachstumsrate und Entwicklung. Rote Blüten vollziehen die Entwicklung schneller als grüne Blüten.

Außerdem ist eine höhere Respiration gegeben. Die initiale Wachstumsphase ist höher, aber beginnt erst etwas später im Sommer. Weiters ist auch die Refixationskapazität bei grünen Blüten höher als bei roten.

Über die Entwicklungsfaktoren der Zapfenentwicklung ist nur wenig bekannt. FREIBMUTH & GUTTENBERGER (1999) konnten bei *Picea abies* feststellen, dass für die Zellteilung in erster Linie Licht nötig ist. In fortgeschrittenen ontogenetischen Stadien ist der Einfluss der Temperatur bedeutsam. In einer Arbeit von ZASADA (1988) wurden Unterschiede in der Samenentwicklung zwischen höheren und niedrigeren Höhenstufen vor allem bei der Befruchtung festgestellt. Sowohl die Samenreifung als auch Samenverbreitung waren davon aber nicht betroffen. Die Entwicklung der Bäume hängt also nicht nur von der Temperatur, sondern auch von der Verfügbarkeit anderer Ressourcen ab. Von der Befruchtung bis zur Verbreitung sind niedrige Temperaturen und insbesondere Frost schädlich, da nicht nur die Samen geschädigt werden, sondern auch die Entwicklung verlangsamt wird (BERGMAN 1981).

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass die Temperatur im Zapfeninneren eine wichtige Rolle spielt. Von ihr hängen wichtige Funktionen im Inneren einer Blüte bzw. eines Zapfens ab. Sie ist nicht nur für eine frühe Öffnung der Blüte und einer frühen Verbreitung der Samen notwendig, sondern auch für die Photosyntheseproduktion. Es ist anzunehmen, dass die Temperatur hauptsächlich über einen bestimmten Zeitraum eine wesentliche Rolle spielt. Vor allem der Knospenaustrieb hängt von der Temperatursumme und der Zahl der Frosttage ab (HEIDE 1993). Da der Frost im Bereich der Blütenentwicklung als kritische Umweltbedingung zu sehen ist, muss dieser wenn möglich zu den kritischen Zeiten vermieden werden. Dafür könnte es die unterschiedlichen Blütenfarben geben.

Um die geringere Temperatur in höheren Lagen zu kompensieren, werden rote Blüten entwickelt, die mehr Strahlung absorbieren können und somit gleichzeitig auch mehr Wärme erzeugen. Somit wird für eine entsprechende Wärme zur Blütenentwicklung gesorgt.

Der limitierende Faktor ist dabei nicht die zu hohe Wärmesumme, sondern die zu geringe. Für die Pflanzenentwicklung spielt Hitze eine untergeordnete Rolle – zumindest in dem betreffenden Temperaturbereich. Frost hingegen stellt ein sehr hohes Risiko dar. Rote Blüten haben im Zapfeninneren eine höhere Temperatur als grüne. Werden diese also in die Tieflage verfrachtet, dann erhöht sich zwar die Temperatur, diese wirkt sich aber nicht nachteilig auf die Entwicklung auf.

Wenn aber grüne Blüten in die Hochlagen verfrachtet werden, dann erfolgt eine Temperaturabnahme im Zapfeninneren, was in weiterer Folge zu einem erhöhten Frostrisiko führt. Dies erklären die Beobachtungen, dass rote Blüten auch in Tieflagen zu beobachten waren, während grüne Blüten in Hochlagen nicht oder zumindest nur sehr selten beobachtet werden konnten.

5.3 EINFLUSSFAKTOR WÄRMESUMME

Wärmesummenberechnungen sind auf unterschiedliche Art und Weise möglich, sodass bisher keine allgemein gültige Form existiert. Daher unterscheiden sich Berechnungen von Wärmesummen in der Literatur des öfteren voneinander und sind miteinander nicht direkt vergleichbar. Am häufigsten wird die Addition der Tagesmitteltemperaturen $>0^{\circ}$, $>5^{\circ}$, $>7^{\circ}$ und $>10^{\circ}$ C seit Jahresbeginn oder Vegetationsbeginn verwendet oder es werden Stundentemperatursummen $>5^{\circ}$ C ab Vegetationsbeginn gebildet (HARLFINGER & KNEES 1999).

In der vorliegenden Arbeit wird die Wärmesumme durch die Multiplikation der durchschnittlichen Vegetationszeitlänge mit der Vegetationszeittemperatur geschätzt. Dafür ist zusätzlich eine Minimalgrenze von 10° C vorgegeben.

Die Auswertungen dieser Arbeit ergibt, dass die Wärmesumme einen Einfluss auf die Bildung der Blüten- und Zapfenfarbe hat. Bei der Lärche wurde ein linearer Anteil von 98% ermittelt, bei der Fichte hingegen beträgt dieser Anteil 78%. Untersucht man die Fichte auf ihr Entwicklungsstadium hin getrennt, dann ergibt sich bei der Fichte mit Blüten und stehenden Zapfen ein Anteil von 28%, die liegenden, hängenden Zapfen hingegen haben bereits einen Anteil von 57%.

Diese Ergebnisse zeigen, dass die Wärmesumme eine wichtige Rolle beim Farbpolymorphismus spielt. Bei der Lärche dürfte dieser Selektionsvorteil von größerer Bedeutung sein als bei der Fichte. Das könnte dadurch bedingt sein, dass die Fichte von den Temperaturverhältnissen weniger stark abhängig ist und verhältnismäßig geringe Ansprüche an die Wärme stellt (ZOLLER 1981). Vermutlich benötigt die Fichte nur in der Anfangsphase für die Öffnung der Blüten und Verbreitung eine bestimmte Temperatur.

In dieser ersten Phase ist die Fichte empfindlich gegen Frost. Später nimmt diese Empfindlichkeit immer mehr ab. Weiters kann die Lärche bis zu einer Seehöhe von 2300 m (im Westen Österreichs) reichen und übertrifft somit die Verbreitungshöhe der Fichte. Daher ist bei der Lärche eine Anpassung an fehlende Wärme notwendig. Rote Strobili ermöglichen die Speicherung höherer Wärmesummen. Somit beeinflussen thermoregulatorische Funktionen das Reproduktionspotenzial über die Samenbildung (SCHMIDT 1991). Es ist eine frühere Öffnung der weiblichen Reproduktionsorgane bei Sonneneinstrahlung für anfliegende Pollen möglich und somit auch eine frühere Samenreife. Die unterschiedlichen linearen Anteile bei den beiden Entwicklungsstufen der Fichte sind vermutlich darauf zurückzuführen, dass die Wärme, auch wenn sie bei der Fichte nur eine geringe Rolle spielt, in der späteren Entwicklungsphase mehr Bedeutung hat als am Beginn.

Weiters sind in der vorliegenden Arbeit auch die Ergebnisse des Anteils des linearen Trends der einzelnen Einflussfaktoren bei Lärche und Fichte zu diskutieren. Beobachtet man die Diagramme von Lärche und Fichte, dann ist eindeutig erkennbar, dass die Wärme (Temperatur) bzw. Wärmesumme den Haupteinflussfaktor bilden. Weniger wichtig sind Faktoren wie Inklination, Niederschläge und Exposition. Wichtig ist jedoch jene Beobachtung, dass sich die Entwicklungsstadien der Fichte voneinander unterscheiden. Während bei den liegenden, hängenden Zapfen der Fichte ebenfalls der Temperaturfaktor die wichtigste Rolle spielt, sind Einflussgrößen wie Exposition Süd/Nord und der Vegetationszeitniederschlag bei den stehenden Blüten und Zapfen von höherer Bedeutung. Der hohe lineare Anteil an der Exposition bei den stehenden Blüten und Zapfen weist ebenfalls darauf hin, dass im Anfangsstadium der Entwicklung Wärme bzw. eine gewisse Sonneneinstrahlung notwendig ist.

Interessant wäre auch noch eine weitere Wärmesummenberechnung auf ein zweite Art gewesen, um die beiden dann miteinander zu vergleichen. Vielleicht wäre durch die Aufnahme der 14 – Uhr Temperatur (mit Minimum- und Maximumgrenzen), wie beispielsweise bei der Wärmesummenermittlung der Österreichischen bodenkundlichen Gesellschaft (HARLFINGER & KNEES 1999), auch bei der Fichte ein höherer linearer Anteil realisiert worden.

ROSS (1990) beobachtete bei seinen Untersuchungen, dass die Blütenfarbe bei *Picea glauca* [Moench] Voss auch in Abhängigkeit der Wärmesummen betrachtet werden muss. Er stellte in weiterer Folge fest, dass die männlichen Blüten für die Entwicklung höhere Wärmesummen benötigen als die weiblichen Blüten. Der Unterschied zwischen Tag- und Nachttemperatur bei den weiblichen beträgt bis zu 10° C und bei den männlichen bis zu 5° C.

5.4 SELEKTIONSVORTEILE DER BLÜTENFARBEN

Die Ergebnisse dieser Arbeit weisen darauf hin, dass Selektionsvorteile unterschiedlicher Blütenfarben gegeben sind. Dies zeigt der eindeutige Trend, dass grüne Blüten in den Tieflagen und rote Blüten in den Hochlagen vorkommen.

JENKINS (1983) stellt in einer Untersuchung fest, dass nicht das visuelle Auftreten der Blüten und Zapfen eine große Rolle spielt, sondern die Temperatur um und in dem Blüten- bzw. Zapfenbereich. Es wurde der Befall des Mountain Pine Cone Beetle an *Pinus monticola* Douglas ex [D.] Don untersucht. *Conophthorus ponderosae* Hopkins (= *C. monticolae* Hopkins) ist ein zapfenbohrender Käfer, der seine Eier im Zapfen ablegt. Immer wieder kommt es vor, dass dieser Käfer in Amerika große Schäden anrichtet. In manchen Jahren werden bis zu 80% der Zapfen geschädigt. Da die Temperatur, wie bereits erwähnt, bei den roten Blüten und Zapfen wesentlich höher ist als bei den grünen Blüten und Zapfen (STURGEON AND MITTON 1980), sind rote für dieses Schadinsekt sehr attraktiv (HENSON 1962). Die Untersuchung ergab ferner, dass von den roten Zapfen 32,36 % und von den grünen Zapfen hingegen nur 22,99 % befallen wurden (JENKINS 1983).

Es ist nahe liegend, einen balancierten Selektionsdruck anzunehmen. Ein Zapfen benötigt eine bestimmte Temperatur, um sich zu entwickeln. Diese wird in höheren Lagen mit der roten Blütenfarbe erzielt. Jedoch sind diese Bäume dann anfälliger für Schädlinge. Daher versucht die Population diese Anfälligkeit - dort wo es möglich ist - zu kompensieren; vor allem in den Tieflagen, da es dort wärmer als in den Hochlagen ist.

Ein weiterer Selektionsvorteil ist darin zu sehen, dass bei roten Blüten im Inneren eine höhere Temperatur auftritt als bei grünen Blüten. Dies ist unter anderem aufgrund der besseren Absorption der Strahlung möglich. Das heißt, dass die roten Blüten in Tieflagen zu „heiß“ werden würden und somit gleichzeitig geschädigt werden können. Grüne Blüten hingegen werden nicht so heiß und ermöglichen dadurch eine bessere Entwicklung. Wenn tatsächlich ein bestimmter Temperaturspielraum herrschen muss, damit eine optimale Embryoentwicklung stattfinden kann, dann sind auch die roten Blüten in den Hochlagen von Vorteil. Diese ermöglichen nämlich die Vermeidung von Frostschädigung. Interessant wäre es gewesen, wenn aus dem vorhandenen Datensatz eine Optimaltemperatur für die Blütenentwicklung ableitbar gewesen wäre. Leider war dies nicht möglich. Über eine optimale Temperatur für die Blütenbildung ist nichts bekannt, zumindest waren intensive Literaturrecherchen der Verfasserin erfolglos.

Wie die Ergebnisse der stehenden Blüten und Zapfen und der liegenden, hängenden Zapfen der Fichte zeigen, ist ein Unterschied in der Farbentwicklung zu beobachten. In beiden Entwicklungsstufen nimmt die Anzahl der roten Blüten und Zapfen mit zunehmender Seehöhe zu. Jedoch ist zu beobachten, dass im früheren Entwicklungsstadium bei den stehenden Blüten und Zapfen generell eine hohe Anzahl an roten Blüten und Zapfen vorhanden ist. Hingegen nimmt die Anzahl der grünen liegenden, hängenden Zapfen (späteres Entwicklungsstadium) bei Fichte zu. Daher ist eine Weiterentwicklung der roten Zapfen zu grünen Zapfen denkbar. Dies würde wiederum darauf hinweisen, dass das spätere Entwicklungsstadium von Blüten und Zapfen der Fichte dann nicht mehr so frostempfindlich ist und auch tiefere Temperaturen die Entwicklung nicht mehr beeinflussen können.

Ein weiterer Aspekt, ergibt sich aus den Abbildungen 9 & 10 (auf Seite 22). Betrachtet man die Blütenfarbe in Abhängigkeit von der Seehöhe bei Lärche (Abbildung 9), dann lässt sich erst ab der Seehöhe 900 bis 999 m eindeutig der Trend der zunehmenden roten Blüten- und Zapfenfarbe erkennen. Bis 899 m sind alle Blütenfarben relativ gleichmäßig verteilt. Diese Unregelmäßigkeit in den Tieflagen könnte auf allochthones Material zurückgeführt werden. Betrachtet man nun die Abhängigkeit der Blüten- und Zapfenfarbe bei der Fichte (Abbildung 10), dann ist hier kein eindeutiger Trend feststellbar. Das ist ein Hinweis darauf, dass in Österreich viele Herkünfte allochthonen Ursprungs verwendet wurden (GEBUREK, in Druck), jedoch nicht nur in der Tieflage wie bei Lärche, sondern auch in den Hochlagen. Dies könnte dazu geführt haben, dass im Bereich der Verwendung von Herkünften aus den tieferen Lagen in den Hochlagen das „natürliche“ Muster nicht mehr vorhanden ist.

Nachdem die Auswertungen das Ergebnis brachten, dass die Wahrscheinlichkeit, mit zunehmender Seehöhe rote Blüten anzutreffen, sehr hoch ist, wurde die Frage nach einem Bewertungsmassstab für die Blütenentwicklung gestellt. In erster Linie kamen folgende zwei Fragen auf:

- 1) Gibt es eine bestimmte Temperatur bzw. Mindesttemperatur, die für die Blüten- und Zapfenentwicklung von Bedeutung ist?
- 2) Gibt es einen bestimmten Abschnitt in der Vegetationszeit (z.B.: erstes Drittel oder erste Hälfte der Vegetationszeit), der ausschlaggebend für die Blüten- und Zapfenentwicklung ist?

Aufgrund des vorhandenen Datenmaterials ist jedoch die Beantwortung dieser Fragen nicht zufriedenstellend. Wie die Auswertung der Literaturrecherchen zeigt, könnte eine bestimmte Mindesttemperatur bei der Blüten- und Zapfenentwicklung von Bedeutung sein. Vor allem Frost im Anfangsstadium der Blütenentwicklung kann sich sehr negativ auf die Weiterentwicklung auswirken. Die Auswertungen lassen darauf schließen, dass die Lärche während der gesamten Blüten- und Zapfenentwicklung von der Temperatur abhängig ist. Hingegen zeigt sich bei der Fichte, dass diese eventuell nur im Anfangsstadium eine bestimmte Mindesttemperatur benötigen könnte. Genaue Mindesttemperaturwerte können jedoch weder aus Literatur, noch aus der vorliegenden Arbeit abgeleitet werden.

Interessant wäre es gewesen, konkrete Temperaturwerte bzw. signifikante Tage der Vegetationszeit zu ermitteln. Leider standen nur Durchschnittstemperaturen für diese Untersuchung zur Verfügung.

Weiters wurden Modelle verwendet, um die Temperaturwerte für jeden Baum des Datensatzes zu vervollständigen. Wie bereits erwähnt, flossen in diese Modelle jedoch weder die Inklination noch die Exposition ein. Beide Größen haben einen wesentlichen Einfluss auf die Bildung der durchschnittlichen Temperaturwerte. Die Intensität, der Einfallswinkel, aber auch die Dauer der Sonneneinstrahlung sind wichtige Faktoren für eine durchschnittliche Tagestemperatur.

Grundsätzlich ermöglichen die Auswertungen dieser Arbeit jedoch eine Feststellung der negativen und positiven Einflussfaktoren bezogen auf die Blüten- und Zapfenentwicklung. An erster Stelle der negativen Größen steht der Frost. Dieser schädigt nicht nur die Eizelle, sondern kann auch die Blüten und Zapfenbildung beeinträchtigen. Ferner kann sich Schädlingsbefall negativ auf die Entwicklung auswirken (OWENS & MORRIS 1998). Als positive Einflussfaktoren sind all jene Größen zu nennen, die in Zusammenhang mit der Temperaturbildung stehen. Bei der Lärche ist das allen voran die Wärmesumme. Diese hat den Haupteinfluss, gefolgt von der absoluten Seehöhe, Julitemperatur, physiologischen Höhenstufe und der Exposition. Bei der Fichte ändern sich die Verhältnisse diesbezüglich ein wenig. Bei den stehenden Blüten und Zapfen besteht das Haupteinflussmerkmal aus der Exposition Süd/Nord. Erst in weiterer Folge sind Temperaturgrößen wie die Julitemperatur und Wärmesumme oder absolute Seehöhe und physiologische Seehöhe zu nennen.

Zusammenfassend können folgende Selektionsvorteile hervorgehoben werden:

- Rote Blüten bzw. Zapfen können die Strahlung besser absorbieren und haben daher eine höhere Temperatur im Inneren. Daher sind sie weniger frostanfällig.
- Gleichzeitig haben grüne Blüten bzw. Zapfen den Vorteil, dass sie in den tieferen Lagen, wo eine höhere Umgebungstemperatur gegeben ist, im Inneren kühler sind. Somit kann eine Schädigung durch Überhitzung vermieden werden.
- Weiters bieten grüne Blüten bzw. Zapfen einen besseren Schutz gegen den Befall von zapfenbohrenden Käfern, da sie durch die geringere Umgebungstemperatur des Zapfens weniger Tiere anlocken.
- Bei der Fichte ist eine Entwicklung von roten zu grünen Zapfen erkennbar, sobald für die Weiterentwicklung nicht mehr so viel Wärme benötigt wird.

Populationen versuchen mit Hilfe des Einsatzes der Blütenfarbe, Vor- und Nachteile im Gleichgewicht zu halten.

5.5 DIVERSITÄT MIT HILFE DER BLÜTENFARBE ALS GENMARKER

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, ist es sehr schwierig, Diversität zu messen. Dabei ist zu beachten, dass die innerartliche Biodiversität in der Regel nur indirekt messbar ist. Es sind genetische Marker oder Genmarker dazu notwendig. Diese Marker sollen wenn möglich nicht nur leicht zu erheben sein, sondern auch nur geringe Kosten verursachen. Die Blütenfarbe dient somit als Genmarker, der auf DNA – Ebene Auskunft über genotypische Strukturen gibt.

In dieser Arbeit wird die Blütenfarbe als Genmarker eingesetzt. Da die genetische Kontrolle der Blüten- bzw. Zapfenfarbe nicht anhand von kontrollierten Kreuzungen erhoben wurde bzw. dazu keine experimentellen Ergebnisse vorliegen, liegt im strengen Sinne nur ein putativer Marker vor. Innerhalb der Gattung *Pinus* haben STEINHOFF (1974) und CARLISE & TEICH (1970) gezeigt, dass die Blütenfarbe durch ein einzelnes Gen mit zwei Allelen gesteuert wird.

Sowohl bei Lärche, als auch bei Fichte waren die ermittelten allelischen Abstandsmaße in Vergleich zu isoenzymatischen Studien (z. B. GEBUREK 1999) oder Studien basierend auf Kernmikrosatelliten (z. B. GEBUREK *et al.* 1998) sehr groß.

Da die bisher eingesetzten Marker (Isoenzyme und DNA – Polymorphismen) bei Lärche und Fichte ausschließlich selektionsneutral sind, verwundert dieser Befund nicht. Auffällig ist, dass bei den meisten Vergleichen der beobachteten genotypischen Strukturen mit der entsprechenden Hardy – Weinberg – Proportion signifikante Defizite des Heterozygotenanteils zu beobachten waren. Zwar sind grundsätzlich bei Waldbaumpopulationen keine Hardy – Weinberg - Gleichgewichte zu erwarten, die Abweichungen waren jedoch teilweise erheblich.

Dies könnte einerseits darauf zurückzuführen sein, dass verfälschte Ergebnisse in die Auswertungen eingegangen sind. Die Blüten- und Zapfenfarben sollten eigentlich im jeweiligen Trakt bestimmt werden. Jedoch war es oft sehr schwierig, die Blütenfarben eines Baumes zu bestimmen, vor allem dann, wenn dieser in der Ebene stand. Sobald die Bäume im steileren Gelände standen, war dies eine Erleichterung für das Personal, welches die Inventurdaten aufnahm, da eine bessere Sicht auf die Blüten gegeben war. Oft hatten die Beobachter das Problem, Farben nicht eindeutig zu erkennen.

Konnte man die Blütenfarbe im jeweiligen Trakt absolut nicht erkennen, sah man sich die Blütenfarben der Bäume außerhalb des angrenzenden Traktes an. Dies war vielleicht eine der Ursachen. Verfälschte Daten sind eingegangen und haben somit zu verfälschten Ergebnissen geführt.

Eine weitere Ungenauigkeit kann auch auf den Auswertevorgang zurückgeführt werden. Im ersten Schritt wurden die Hardy – Weinberg - Proportionen für eine Österreichische Gesamtpopulation berechnet. In Anbetracht dessen sollte jedoch angemerkt werden, dass es im Prinzip gar nicht möglich ist, dass die Lärche bzw. Fichte von Osten Österreichs bis Westen bzw. Norden bis Süden jeweils eine panmiktische Population bilden. In weiterer Folge wurden die Populationen in kleineren geographisch zusammenhängenden Einheiten analysiert, basierend auf den physiologischen Höhenstufen. Es konnte aber in dieser Gliederung die West – Ost Verbreitung (distanzmäßig) nicht berücksichtigt werden. Es war auch nicht möglich, kleinere, komplexere Einheiten zu wählen, da für diese die einzelnen Beobachtungszahlen nicht ausreichten.

Betrachtet man nun die Auswertung der Hardy – Weinberg - Proportionen im Bezug auf die physiologische Seehöhe, dann zeigen uns die Ergebnisse der Lärche, dass sehr wohl ein Trend zu einer gemeinsamen Grundgesamtheit vorliegt.

Im submontanen / tiefmontanen / mittelmontanen Bereich wurde zwar eine Signifikanz festgestellt, jedoch ist der Wert im Vergleich zur Fichte wesentlich geringer. Der hochmontane Bereich der Lärche ergibt bei der populationsgenetischen Auswertung keine Signifikanz. Eine Auswertung des tiefsubalpinen Bereiches der Lärche konnte nicht durchgeführt werden, da in diesem Fall die Beobachtungszahlen der grünen bzw. grün – roten Blütenfarben zu gering ausgefallen sind.

Anders sind die Ergebnisse der Fichte zu betrachten. Hier ist in jedem Bereich eine hohe Signifikanz gegeben. Auch wenn man die Daten der stehenden Blüten und Zapfen getrennt von den liegenden, hängenden Zapfen betrachtet ändert sich das Bild nicht. Es ist in diesem Fall anzumerken, dass die stehenden Blüten und Zapfen jeweils kleinere signifikante Werte ergeben als die Datenauswertung der liegenden, hängenden Zapfen. Dies ändert jedoch nichts an der Signifikanz. Auch hier ist die Anzahl der heterozygoten Beobachtungen geringer als die der Erwartung nach Hardy – Weinberg. Gründe dafür könnten wieder in den verfälschten Beobachtungen bzw. in der Art der Auswertung liegen.

5.6 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Aus den Ergebnissen und Beobachtungen der Arbeit lassen sich auch wichtige Schlussfolgerungen für die forstliche Praxis ableiten.

Die richtige Herkunftswahl spielt eine große Rolle bei der künstlichen Verjüngung. Es muss darauf geachtet werden, dass die Pflanze den Ansprüchen auf dem jeweiligen Standort gewachsen ist. Organismen bilden Mechanismen aus, um ein Gleichgewicht der negativen und positiven Einflussfaktoren herzustellen. Betrachtet man die Selektionsvorteile und auch die Selektionsnachteile der jeweiligen Blütenfarbe, so wird anhand des Farbpolymorphismus deutlich, dass sich Bäume an den jeweiligen Standort anpassen, um eine optimale Entwicklung leisten zu können.

Daher ist es sinnvoll, solche Herkünfte für Neuaufforstungen auszuwählen, die bereits dem Standort entsprechend genetische Eigenschaften aufweisen. Wird eine grün blühende Fichte in Hochlagen gepflanzt, so ist es nicht verwunderlich, wenn die Blüten- und Zapfenentwicklung träge ist bzw. ganz aus bleibt. Aber nicht nur eine fehlende oder zumindest eingeschränkte Reproduktion wird die Folge sein, auch das vegetative Wachstum ist nicht an die betreffende Höhenlage angepasst. Die Kosten steigen und der Ertrag fällt. Leider ist im Saatgut bzw. Pflanzgut die Eigenschaft einer späteren Blütenfarbe nicht sichtbar. Eine richtige Artenwahl erhöht langfristig nicht nur den Ertrag, sondern ermöglicht der Pflanze auch eine bestmögliche Entwicklung.

In weiterer Folge kann diese Arbeit auch als Grundlage für zukünftige weiterführende Arbeiten dienen. Im Rahmen neuer Datenerhebungen wäre die Auswertung bzw. Berechnung einer bestimmten Temperatur bzw. Mindesttemperatur von Bedeutung. Aber auch die Feststellung einer Maximaltemperatur für die Blüten- und Zapfenentwicklung ist bedeutsam. Ab welchem Zeitpunkt wird die Entwicklung durch Überhitzung bzw. Frost geschädigt bzw. behindert? In diesem Zusammenhang kann auch die Frage bezüglich des für die Pflanzen wichtigen Abschnittes in der Vegetationszeit geklärt werden. Ist nur der erste Abschnitt der Vegetationszeit für die Blüten- und Zapfenentwicklung bedeutsam oder die gesamte Vegetationszeit?

Auch ein Einfluss der UV-Strahlung auf die Blüten- und Zapfenfarbenentwicklung bei Waldbäumen kann gegeben sein. Bisher wurden diesbezüglich noch keine Untersuchungen angestellt. Im GSF Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit GmbH, am Institut für Biochemische Pflanzenpathologie, wurden erste Arbeiten zu Schutzmechanismen von Waldbäumen gegen erhöhte UV - B - Strahlung durchgeführt. Dabei wurde festgestellt, dass Nadelbäume auf zunehmende UV - B - Strahlung mit einer verstärkten Flavonoidenproduktion reagieren (HELLER *et al.*, ohne Jahresangabe). Es besteht also weiters die Möglichkeit, dass auch die Blüten und Zapfen mit einem Mechanismus auf die Blüten- und Zapfenfarbenbildung reagieren.

Als weiterer Arbeitsansatz ist die Forschung im Bereich genetischer Marker denkbar. Bisher ist es nicht möglich, Saatgut zu untersuchen (auf die Blütenfarbe hingehend) und anhand der Gene festzustellen, in welcher Lage (Tief- oder Hochlage) ein Anbau sinnvoll wäre. Derzeit ist solch eine Untersuchung sehr zeitaufwendig und verursacht sehr hohe Kosten. Die Pflanzen werden in Pflanzenwuchskammern angezogen und ihre Relationsnorm bestimmt (z. B.: SCHULTZE 1998). Von Vorteil wäre hierbei jedoch, genetische Marker zu finden, die die Blüten- bzw. Zapfenfarbe des Baumes kodieren.

Bisher geht die Kenntnis bezüglich der Lichtwahrnehmung auf das Wissen von KENDRICK & KRONENBERG (1994) zurück. Sie kamen zu der Erkenntnis, dass die Lichtwahrnehmung bei Pflanzen mit Hilfe von drei Photorezeptoren, die im ultravioletten, blauen und rot/dunkelroten Spektralbereich arbeiten, erfolgt. Die Rezeptoren sind nicht nur für die Überwachung des Lichteinfalls verantwortlich (Überprüfung, ob Licht vorhanden ist oder nicht), sondern sie überprüfen die spektrale Qualität, die Richtung, die tägliche Dauer und die Lichtqualität. 1959 wurden Phytochrome von BUTLER *et al.* als solche Photorezeptoren identifiziert. Es gibt mehrere Gene der Phytochrome, die jeweils unterschiedliche Eigenschaften und Funktionen aufweisen. Eine ausführliche Einführung bezüglich Phytochromen und ihrer Funktionen und Eigenschaften findet sich in der Arbeit von BRÜCKER (2003). Beispielsweise wurde das Phytochrom A bisher nur in Angiospermen gefunden und macht die Hauptmasse des Phytochrompools in dunkeladaptierten Zellen aus. Weiters wird es schnell über den Ubiquitin - Weg proteolytisch wieder abgebaut (SHANKLIN *et al.*, 1987). Es gibt auch Phytochrome die die Blütenbildung (BORTHWICK *et al.*, 1952a) oder auch die Samenkeimung (BORTHWICK *et al.*, 1952b) steuern. Daraus ergibt sich ein Arbeitsansatz für die Forschung, bei dem Phytochrome als genetische Marker benutzt werden können, um somit die Blütenfarbe eines Baumes zu kodieren. Bisher wurde in diesem Bereich noch nicht gearbeitet.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Anhand des morphologischen Markers der Blütenfarbe wurden die beiden Baumarten Lärche und Fichte auf eine genetische Differenzierung untersucht. Die Rohdaten für die Untersuchung stammen aus der Waldinventur 2000/2002. Diese wurden flächendeckend für ganz Österreich erhoben. Die Einmaligkeit der Untersuchung liegt darin, dass zum ersten Mal die Blüten- und Zapfenfarbe anhand einer großen Stichprobenmenge bei Lärche und Fichte untersucht wurde. Verwendet wurden Datensätze der Lärche (*Larix decidua* [Mill.]) und der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.). Es standen dafür 1523 Probeflächen mit 4210 Beobachtungen zu Verfügung. Dabei entfielen 120 Probeflächen auf die Baumart Lärche und 1403 Probeflächen auf die Fichte. Zu berücksichtigen ist, dass davon an 68 Probeflächen sowohl Beobachtungen der Lärche als auch der Fichte getätigt wurden. Die Beobachtungszahl bei Lärche liegt bei 258 Bäumen und bei Fichte bei 3952 Bäumen. Zusätzlich wurde der Datensatz der Fichte auch noch in „Blüten oder stehende Zapfen“ und „liegende, hängende Zapfen“ unterteilt. Dabei entfallen von den 3952 Beobachtungen 889 Bäume auf die Blüten und stehenden Zapfen der Fichte und 3063 Bäume auf die liegenden, hängenden Zapfen der Fichte.

Gezeigt hat sich bei der Auswertung eine Abhängigkeit der Blütenfarbe von der Seehöhe. Mit zunehmender Seehöhe steigt die Wahrscheinlichkeit rote Blüten und Zapfen anzutreffen. In diesem Zusammenhang kann von einer Thermoregelung bei der Blüten- und Zapfenentwicklung ausgegangen werden. In weiterer Folge wurde die Bildung der Blütenfarbe auch auf weitere Einflussfaktoren hin untersucht (Tabelle 14).

TABELLE 14: Vergleich der linearen Anteile (in Prozent) bei Lärche und Fichte der verschiedenen Einflussfaktoren auf die Blüten- und Zapfenfarbe. (* Kennzeichnet jene Daten, die während der Berechnung des linearen Anteils aufgrund der NICHT Signifikanz wegfielen).

Einflussfaktoren	Lärche	Fichte	Blüten und stehende Zapfen der Fichte	liegende, hängende Zapfen der Fichte
absolute Seehöhe	93%	73%	22%	54%
physiologische Seehöhe	83%	78%	17%	70%
Wärmesumme	98%	71%	28%	57%
Jahrestemperatur	54%	89%	31%	45%
Julitemperatur	92%	*	35%	56%
Exposition Süd - Nord	*	*	90%	*
Exposition West - Ost	66%	*	*	*
Inklination	58%	12%	3%	17%
Jahresniederschlag	38%	24%	*	18%
Vegetationszeitniederschlag	63%	*	42%	26%

Tabelle 14 lässt erkennen, dass die Haupteinflussfaktoren von den Temperaturgrößen gebildet werden. Abweichungen diesbezüglich können nur bei den Blüten und stehenden Zapfen der Fichte festgestellt werden. Hier spielt die Exposition Süd – Nord eine wesentliche Rolle. Das zeigt aber ebenfalls, dass die Wärme einen wesentlichen Einfluss auf die Blüten- und Zapfenbildung hat.

Die Berechnung der Hardy – Weinberg – Proportionen im Bezug auf die physiologische Seehöhe lässt darauf schließen, dass die Fichten aus keiner gemeinsamen Grundpopulation stammen. Bei der Lärche hingegen sind Hinweise auf eine gemeinsame Grundgesamtheit im hochmontanen Bereich gegeben. Im submontanen / tiefmontanen / mittelmontanen Bereich gibt es keinen Hinweis auf eine gemeinsame Grundpopulation, jedoch könnte dies auf allochthone Bestände zurückgeführt werden. Bei der Berechnung der allelischen Abstände wurden die Abstände der Populationen bei Lärche zwischen submontan bis mittelmontan, hochmontan und tiefsubalpin und bei Fichte zwischen submontan / tiefmontan, mittelmontan und hochmontan / tiefsubalpin berechnet. Während die allelischen Abstände bei Lärche zwischen 0,250 und 0,552 variieren, sind die ermittelten Abstandswerte für Fichte wesentlich geringer und schwanken zwischen 0,064 und 0,212. Bei der allelischen Differenzierung wurde festgestellt, dass die jeweils mittlere Lage bei Lärche (hochmontan) und Fichte (mittelmontan) jeweils eine hohe Differenzierung zu der höheren und tieferen Lage aufweist. Damit wurde bestätigt, dass die oberen und unteren Bereiche jeweils eine hohe allelische Differenzierung aufweisen.

Naheliegender ist, dass Populationen auf einen balancierten Selektionsdruck hinarbeiten. Damit sollen Vor- und Nachteile verschiedener Einflüsse im Gleichgewicht gehalten werden. Daher ergeben sich sowohl für rote, als auch für grüne Blüten und Zapfen Selektionsvorteile. Rote Blüten bzw. Zapfen sind weniger frostanfällig. Sie können die Strahlung besser absorbieren und haben somit eine höhere Temperatur im Inneren. In diesem Zusammenhang sind auch die grünen Blüten bzw. Zapfen zu betrachten. Diese haben im Inneren geringere Temperaturen und sind somit besser an die höheren Umgebungstemperaturen in tieferen Lagen angepasst. Eine Schädigung durch Überhitzung kann damit vermieden werden. Gleichzeitig bieten grüne Blüten bzw. Zapfen einen besseren Schutz gegen den Befall von zapfenbohrenden Käfern, denn höhere Temperaturen im Inneren der Blüten und Zapfen würden diese vermehrt anlocken. Dadurch wäre dann eine höhere Befallswahrscheinlichkeit gegeben.

Die Ergebnisse und gewonnenen Kenntnisse dieser Arbeit, ermöglichen nicht nur Schlussfolgerungen für die forstliche Praxis, sondern dienen auch als Arbeitsansatz für weitere Forschungsarbeiten. Das Hauptaugenmerk zukünftiger Arbeiten liegt in der Erforschung bestimmter Temperaturen bzw. Mindesttemperaturen / Maximaltemperaturen für die Blüten- und Zapfenentwicklung. Aber auch der Einfluss der UV – Strahlung auf die Entwicklung könnte untersucht werden. Ein weiterer Ansatzpunkt für folgende Arbeiten liegt in der Erstellung eines genetischen Markers, der die Blüten- bzw. Zapfenfarbe kodiert und somit erkennbar wird, wo es günstig ist das vorhandene Saatgut einzusetzen. Vielleicht sogar mit der Hilfe von Phytochromen.

7. LITERATURVERZEICHNIS

- ANONYMUS 1991: Übereinkommen zum Schutz der Alpen (Alpenkonvention). <http://www.are.admin.ch/are/de/raum/alpenkonvention/> (Abruf 07.03.2005).
- BARTELS, H. 1971: Genetic control of multiple esterases from needles and macrogametophytes of *Picea abies*. *Planta* 99: 283 – 289.
- BERGMANN, F. 1971: Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym – Identifizierung. I. Möglichkeiten für genetische Zertifizierung von Forstsaatgut. *AFZ* 142: 278 – 280.
- BERGMANN, F. 1981: Seed availability, cone collection, and natural regeneration. in: Murray, M. (Hrsg). *Forest regeneration at high latitudes: experience from northern Sweden*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW – 132: 21 – 23.
- BINELLI, G. & BUCCI, G. 1994: A genetic linkage map of *Picea abies* Karst., based on RAPD markers, as a tool in population genetics. *Theor. Appl. Genet.* 88: 283 – 288.
- BORTHWICK, H. A., HENDRICKS, S. B. & PARKER, M. W. 1952A: The reaction controlling floral initiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 38: 929 – 934.
- BORTHWICK, H. A., HENDRICKS, S. B., PARKER, M. W., TOOLE, E. H. & TOOLE, V. K. 1952B: A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 38: 662 – 666.
- BOTSTEIN, D., WHITE, R. L., SKOLNICK, M. & DAVIS, R. W. 1980: Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Amer. J. Hum. Gen.* 32: 314 – 331.
- BRÜCKER, G. 2003: Zell- und molekularbiologische Untersuchungen zum Photo- und Polarotropismus in den Moosen *Ceratodon purpurens* und *Physcomitrella patens*. FU Berlin, digitale Dissertation. <http://www.diss.fu-berlin.de/2003/149/> (Abruf 07.03.2005).
- BUCCI, G. & MENOZZI, P. 1995: Genetic variation of RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 95: 643 – 654.
- BUCCI, G., KUBISIAK, T., NANCE, W. & MENOZZI, P. 1997: A population “consensus”, partial linkage map of *Picea abies* Karst. Based on RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 95: 643 – 654.

- BUTLER, W. L., NORRIS, K. H., SIEGELMAN, H. W. & HENDRICKS, S. B. 1959: Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 45: 1703 – 1708.
- CANO, R., POINAR, H., PIENIAZEK, N. ACRA, A. & POINAR, G. 1993: Amplification and Sequencing of DNA from 120-135-million-year-old weevil. *Nature* 363: 536 – 538.
- CARLISLE, A. & TEICH, A. H. 1970: The Hardy – Weinberg law used to study inheritance of male inflorescence color in a natural Scots pine population. *Can. J. Bot.* 48: 997 – 998.
- DEGEN, B. & SCHOLZ, F. 1998: Ecological genetics in forest ecosystems under stress as analysed by the simulation eco – gene. *Chemosphere* 36: 819 – 824.
- DENGLER, A. 1955: Über den Zusammenhang zwischen Blütenfarbe und Austreiben bei der Fichte. in: *Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin (Hrsg). Arch. Forstw. Band 4, Heft 1: 1 – 4.*
- DUTECH, C., MAGGIA, L. & JOLY, H. I. 2000: Chloroplast diversity in *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a neotropical forest tree. *Molec. Ecology.* 9: 1427 – 1432.
- ECHT, C., DE VERNO, L., ANZIDEI, M. & VENDRAMIN, G. 1998: Chloroplast microsatellites reveal population genetic diversity in red pine. *Genome* 39: 1102 – 1108.
- FAIRFIELD, S. H. 1957: On comparing contingency tables. *The Philippine Statistician* 6: 71 – 81
- FREIBMUTH, D. & GUTTENBERGER, H. 1999: Mitotic Index and Influence of Environmental Conditions in the Megagametophyte of *Picea abies*. Department of Plant Physiology, University of Graz. Special issue: “Plant Physiology” Vol. 39: 139-142.
- GEBUREK, TH., MOTTINGER – KROUPA, S., MORGANTE, M. & BURG, K. 1998: Genetic variation of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) populations in Austria. II microspatial patterns derived from nuclear sequence tagged microsatellite sites. *Forest Genetics* 5: 231 – 237.
- GEBUREK, TH. 1999: Genetic variation of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) populations in Austria. III microspatial allozyme patterns of high elevation populations. *Forest Genetics* 6: 201 – 211.
- GEBUREK, TH.: Genetic diversity in forest trees– its importance and potential human impact. in: Geburek, Th. & Turok, J. (eds): *Conservation and Management of forest genetic resources in Europa.* Arbora Publishers, Zvolen. in Druck.

- GLAUBITZ, C. & MORAN, G. 2000: GENETIC TOOLS: The use of biochemical and molecular markers. in: Youg A., Boshier D. & Boyle T. (Hrsg). Forest conservation genetics: principles and practice. CSIRO Publishing, Collingwood and CABI Publishing, Wallingford: 39 – 59.
- GÖSTA, E. & EKBERG, I. 2001: An Introduction to Forest Genetics. SLU Repro, Uppsala: 39 - 41
- GREGORIUS, H. R. 1974: Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Genetic* 23: 2 – 27.
- GREGORIUS, H. R. 1991: Limitations of gene markers as applied to the characterization of plant mating systems. in: Fineschie, S., Malvolti, M., Cannata, F. & Hattemer, H. (Hrsg). Biochemical markers in the population genetics of forest trees. SPB Academic Publishing: 129 – 141.
- GREGORIUS, H. R., ROBERDS, J. H. 1986: Measurement of Genet. differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genet.* 71: 826 – 834.
- HARLFINGER, O. & KNEES, G. 1999: Klimahandbuch der österreichischen Bodenschätzung. Mitteilung der Österreichischen bodenkundlichen Gesellschaft 58: 54 – 61.
- HATTEMER, H. H. 1991: Genetic analysis and population genetics. in: Fineschi, S., Malvolti, M., Cannata, F. & Hattemer, H. (Hrsg). Biochemical markers in the population genetics of forest trees. SPB Academic Publishing: 5 – 22.
- HATTEMER, H. H., STEINER, W., KOWNATZKI, D. 1990: Genetic Markers in Birch. *Silvae Genetica* 39: 45 – 50.
- HEGI, G. 1981: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Conert H. J., Hamann, U., Schultze – Motel, W., Wagenitz, G. (Hrsg.). Pteridophyta, Spermatophyta. Band 1: Gymnospermae, Angiospermae. Monocotyledoneae 1: 45 – 71.
- HEIDE, O. M. 1993: Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiol. Plant.* 88: 531 – 540.
- HELLER, W., ROTHENBURGER, J. & SANDERMANN, H.: Einfluss von UV – B – Strahlung auf die Schirmpigmente der Buche (*Fagus sylvatica* L.). GSF Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit GmbH. Institut für Biochemische Pflanzenpathologie. ohne Jahresangabe, http://www.bayforklim.uni-muenchen.de/symposium/u_11.htm (Abruf 07.03.2005).
- HENNING, W. 1998: Genetik: 686 – 687.

- HENSON, W. R. 1962: Laboratory studies on the adult behavior of *Conophthorus coniperda* Schwarz (Coleoptera: Scolytidae) III. Flight. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 55: 524 – 530.
- JENKINS, M. J. 1983: Relationship Between Attacks by the Mountain Pine Cone Beetle (Coleoptera: Scolytidae) to Clone and Cone Color in Western White Pine. *Environ. Entomol.* 12: 1289 – 1292.
- KENDRICK, R. E. & KRONENBERG, G. H. M. 1994: *Photomorphogenesis in Plants*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- KILIAN, W., MÜLLER, F., & STARLINGER, F. 1994: Die forstlichen Wuchsgebiete nach waldökologischen Gesichtspunkten. *Ber. Forstl. Bundes – Versuchsanst. Wien* 82: 5 – 14.
- KOPPEL, A., TROENG, E. & LINDER, S. 1987: Respiration and photosynthesis in cones of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Trees - Structure and Functions.* 1: 123 – 128.
- KRUSKAL, W.H., WALLIS, W.A. 1952: Use of ranks in one - criterion variance analysis. *J. Amer. Statist. Assoc.* 47: 583 – 621 und 48: (1953) 907 – 911.
- MAIER, J. 1992: Provenance differences in the length of the stomata rows in *Larix decidua*. *Flora – Jena* 186: 169 – 176.
- MENDEL, G. 1866: Versuche über Pflanzenhybriden. *Verh. Naturforsch. Ver. in Brünn* 4: 3 – 47.
- MORGANTE, M. & OLIVIERI, A. M. 1993: PCR – amplified microsatellites as markers in plant genetics. *The Plant Journal* 3: 175 – 182.
- MORGANTE, M., FELICE, N. & VENDRAMIN, G. 1998: Analysis of hypervariable chloroplast microsatellites in *Pinus halepensis* reveals a dramatic genetic bottleneck. in: Karp, A., Isaac, P. & Ingram, D. (Hrsg). *Molecular tools for screening biodiversity. Plants and animals*. Chapman and Hall, London: 407 – 412.
- MÜLLER – STARCK, G. 1989: Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of *Fagus sylvatica* L. in: Scholz, F., Gregorius, H. – R., Rudin, D. (Hrsg). *Genetic Aspects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*: 127 – 142.
- MÜLLER – STARCK, G. & ZIEHE, M. 1991: Genetic Variation in populations of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., and *Q. petraea* Iebl. in Germany. in: Müller – Starck & Ziehe, M. (Hrsg). *Genetic Variation in European Populations of Forest Trees*. J. D.: 125 – 140.

- MÜLLER – STARCK, G. & SCHUBERT, R. 2000: Genetic markers as a tool for bioindication in forest ecosystems. in: Young A., Boshier D. & Boyle T. (Hrsg). Forest Conservation Genetics: Principles and Practice. CABI Publ. Oxford: 227 – 237.
- MUHS, H. J., SCHMIDT - VOGT, H. & SCHWAIER, G. 1974: Die Variation der Spaltöffnungszahlen zwischen Herkünften von *Picea abies* (L.) Karst. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 145: 240 – 243.
- MULLIS, K. & FALOONA, F. 1987: Specific synthesis of DNA invitro via polymerase catalyse chain reaction. Methods Enzymol. 155: 355 – 350.
- NAMKOONG, G., BARNES, R. D. & BURLEY, J. 1980: A philosophy of breeding strategy for tropical forest trees. Tropical Forestry Papers, 16. Commonwealth Forestry Institute, Oxford University, Oxford.
- NORSE, E. A., ROSENBAUM, K. L., WILCOVE, D. S., ET AL. 1986: Conserving biological diversity in our national forests. The wilderness Society, Washington, D. C.
- NOSS R. F. 1989: Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. Conservation Biology 4: 355 – 364.
- OWENS, J. N. & MORRIS S. J. 1998: Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*); Can. J. For. Res. 25: 1146 – 1163.
- PAGLIA, G., OLIVIERI, A. & MORGANTE, M. 1998: Towards second – generation STS (sequenze – tagged sites) linkage maps in conifers: a genetic map of Norway spruce (*Picea abies* K.). Molecular and General Genetics 258: 466 – 478.
- PASTORELLI, R., SMULDERS, M. J. M., VANT´T WESTENDE, W. P. C., VOSMAN, B., GIANNINI, R. VETTORI, C., VENDRAMIN, G. G. 2003: Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. Molecular Ecology Notes.
- PAULE, L. 1992: BIBLIOGRAPHY: Isoenzymes and forest trees (Part 2). Techn. Univ. Zvolen.
- POWELL, W., MACHRAY, G. & PROVAN, J. 1996: Polymorphism revealed by simple sequence repeats. Trends in Plant Sci 1: 215 – 222.
- ROSS, ST. D. 1990: Effect of heat sums and of heat applied separately to shoots and roots on flowering in potted *Picea glauca* grafts. Can. J. For. Res. 21: 672 – 679.
- SACHS, L. 2004: Angewandte Statistik – Anwendung statistischer Methoden: 421 – 422 & 604 – 607.
- SAETTLER, R. 1952: Spät- und Frühreiber der Fichte. Wald 2: 377.

- SCHADAUER, K. 1997: Oberhöhenbonität und Standort der Fichte nach Daten der Österreichischen Forstinventur. Mitt. Forstl. Bundes – Versuchsanst. Wien 1999 171: 1 – 134.
- SCHEEPERS, D., ELOY, M. & BRIQUET, M. 1997: Use of RAPD patterns for clone verification and in studying provenance relationships in Norway spruce (*Picea abies*). Theor. Appl. Genet. 94: 480 – 485.
- SCHMIDT, P. A. 1991: Beitrag zur Kenntnis der in Deutschland anbaufähigen Fichten (Gattung *Picea abies* Dietr.). Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 80: 7 - 72.
- SCHOLZ, F. & BERGMANN, F. 1984: Selection pressure by air pollution as studied by isozyme – gene – systems in Norway spruce exposed to sulphur dioxide. *Silvae Genetica* 33: 238 – 241.
- SCHULTZE, U. 1998: Untersuchungen der Angepaßtheit von Fichtensämlingen an die Seehöhe. FBVA Berichte 103: 39.
- SCOTTI, I., MAGNI, F., FINK, R., POWELL, W., BINELLI, G. & HEDLEY, P. 2000: Microsatellite repeats are not randomly distributed within Norway spruce (*Picea abies* K.) expressed sequences. *Genome* 43: 41 – 46.
- SHANKLIN, J., JABBEN, M. & VIERSTRA, R. D. 1987: Red light – induced formation of ubiquitin – phytochrome conjugates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 359 – 363.
- STEINHOFF, R. J. 1974: Inheritance of cone color in *Pinus monticola* *Journal of Heredity* 65: 60 – 61.
- STURGEON, K. B. & MITTON, J. B. 1980: Cone color polymorphism associated with elevation in white fir, *Abies concolor*, in southern Colorado. *Amer. J. Bot.* 67: 1040 – 1045.
- TSURUMI, K., OHBA, K. & MURAI, M. 1988: Inheritance of cone color in sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don). *Journal of the Japanese Forestry Society.* 70: 371 – 374.
- UNEP/CBD [UNITED NATIONS ENVIRONMENTAL PROGRAMME – CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY] 1992: Convention on biological diversity <http://www.biodiv.org/convention/articles.asp?lg=0> (Abruf 07.03.2005).
- VENDRAMIN, G., LELLI, L., ROSSI, P. & MORGANTE, M. 1996: A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. *Mol. Ecol.* 5: 595 – 598.
- VENDRAMIN, G. & ZIEGENHAGEN, B. 1997: Characterisation and inheritance of polymorphic plastid microsatellites in *Abies*. *Genom* 40: 857 – 864.

- VENDRAMIN, G., DEGEN, B., PETIT, R., ANZIDEI, M., MADAGHIELE, A. & ZIEGENHAGEN, B. 1999: High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europa. *Mol. Ecol.* 8: 1117 – 1126.
- VENDRAMIN, G., ANZIDEI, M., MADAGHIELE, A., SPERISEN, C. & BUCCI, B. 2000: Chloroplast microsatellite analysis reveals the presence of population subdivision in Norway spruce (*Picea abies* K.). *Genome* 43: 68 – 78.
- WEBER, J. L. & MAY, P.E. 1989: Abundant class of human DNA polymorphism which can be typed using the polymerase chain reaction. *American Journal of Human Genetics* 44: 388 – 396.
- YATES, T. 1948: The analysis of contingency tables with groupings based on quantitative characters. *Biometrika* 35: 176 – 181 [vgl. auch 39 (1952): 274 – 289 sowie insbesondere *Journal of the Royal Statistical Society A* 147 (1984): 426 – 463 und *Biometrics* 43 (1987): 51 – 53.
- ZASADA, J. C. 1988: Embryo growth in Alaskan white spruce seeds. *Can. J. For. Res.* 18: 64 - 67
- ZIEGENHAGEN, B., SCHOLZ, F., MADAGHIELE, A. & VENDRAMIN, G. 1998: Chloroplast microsatellites as markers for paternity analysis in *Abies alba*. *Can. J. For. Res.* 28: 317 – 321.
- ZIEHE, M. & HATTEMER, H. H. 1989: Genetische Variation und Züchtung von Waldbäumen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 159: 88 – 92.
- ZOLLER, H. 1981: *Picea abies* in: Conert, H. J., Hamann U., Schultze-Motel, W. & Wagenitz, G. (Hrsg). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band 1 Gymnospermae, Angiospermae, Monocotyledoneae 1: 45 – 62.

8. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Geografische Verteilung unterschiedlich blühender Lärchen bzw. Lärchen mit unterschiedlicher Zapfenfarbe. -----	8
Abbildung 2: Geografische Verteilung unterschiedlich blühender Fichten bzw. Fichten mit unterschiedlicher Zapfenfarbe. -----	9
Abbildung 3: Grüne Blüten- und Zapfenentwicklung der Lärche aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002. -----	10
Abbildung 4: Grün-rote Blüten- und Zapfenentwicklung der Lärche aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002. -----	10
Abbildung 5: Rote Blüten- und Zapfenentwicklung der Lärche aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002. -----	10
Abbildung 6: Blüten- und Zapfenentwicklung bei der Fichte aus dem Vorgabeheft der Waldinventur 2000/2002. -----	11
Abbildung 7: Darstellung der Anzahl der Bäume in der jeweiligen Blütenfarbe bei Lärche und Fichte. Die Beobachtungssumme bei Lärche beträgt 258 Bäume. Davon entfallen 25 % der Beobachtungen auf die Farbe grün, 28 % auf grün-rot und 47 % auf rot. Bei Fichte fallen von 3952 Bäumen 36 % auf die Farbe grün, 24 % auf grün-rot und 40 % auf rot. -----	20
Abbildung 8: Darstellung der Anzahl der Bäume in der jeweiligen Blütenfarbe bei Fichte. Die Beobachtungssumme beträgt bei Bäumen mit Blüte bzw. stehenden Zapfen 889 Bäume. Davon entfallen 13 % der Beobachtungen auf die Farbe grün, 19 % auf gelb und 68 % auf rot. Bei den Bäumen mit liegenden, hängenden Zapfen standen 3063 Beobachtungen zur Verfügung, wobei 43 % auf die Farbe grün entfallen, 25 % auf gelb und 32 % auf rot. -----	21
Abbildung 9: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Lärche im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe.-----	22
Abbildung 10: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Fichte im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe.-----	22
Abbildung 11: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben (bei stehenden Zapfen) im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe bei Fichte. -----	22
Abbildung 12: Darstellung der Häufigkeiten in Prozent der liegenden, hängenden Zapfen der Fichte im Zusammenhang mit der absoluten Seehöhe bei Fichte. -----	23
Abbildung 13: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Lärche im Zusammenhang mit der physiologischen Höhenstufe. -----	24
Abbildung 14: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und Zapfenfarben bei Fichte im Zusammenhang mit der physiologischen Höhenstufe. -----	24
Abbildung 15: Darstellung der Häufigkeiten der Blüten- und stehenden Zapfenfarben im Zusammenhang mit der physiologischen Höhenstufe bei Fichte. -----	25
Abbildung 16: Darstellung der Häufigkeiten der liegenden, hängenden Zapfen der Fichte im Zusammenhang mit den physiologischen Höhenstufen. -----	25
Abbildung 17a: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.-----	29
Abbildung 17b: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.-----	30

Abbildung 18a: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.-----	31
Abbildung 18b: Darstellung der Abhängigkeit zwischen möglichen Einflussgrößen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte. Die Angabe der Anteile der Blüten- und Zapfenfarbe der einzelnen Gruppen erfolgte in Prozent.-----	32
Abbildung 19: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche. -----	35
Abbildung 20: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte. -----	36
Abbildung 21a: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der Blüten- und stehenden Zapfenfarbe bei Fichte.-----	38
Abbildung 21b: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der Blüten- und stehenden Zapfenfarbe bei Fichte.-----	39
Abbildung 22a: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der liegenden, hängenden Zapfenfarbe der Baumart Fichte.-----	40
Abbildung 22b: Darstellung der Abhängigkeit zwischen den einzelnen Einflussgrößen und der liegenden, hängenden Zapfenfarbe der Baumart Fichte.-----	41
Abbildung 23: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die Blüten- und stehende Zapfenfarbe bei der Fichte.---	43
Abbildung 24: Darstellung des linearen Anteils (in Prozent) an der Gesamtvariation der möglichen Einflussgrößen auf die liegenden, hängenden Zapfenfarbe bei der Fichte.--	43
Abbildung 25: Allelischer Abstand bei den Baumarten Lärche und Fichte zwischen den physiologischen Höhenstufen.-----	49
Abbildung 26: Allelischer Abstand der Fichte zwischen den physiologischen Höhenstufen.	50
Abbildung 27: Allelische Differenzierung bei den Baumarten Lärche und Fichte. Es wurde der gleiche Maßstab verwendet.-----	51
Abbildung 28: Innere Zapfentemperatur bei <i>Abies concolor</i> für kleine bzw. große Zapfen mit unterschiedlicher Farbe (aus Sturgeon & Mitton 1980, verändert). -----	55
Abbildung 29: Einteilung der Exposition für die 3x3 Tafel. Diese ist sowohl für Baumart Lärche als auch für Fichte gültig. -----	83

9. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Gruppen physiologischer Höhenstufen bei Lärche und Fichte.-----	16
Tabelle 2: Gruppen der Expositionsdaten für 3x3 Tafeln bei Lärche und Fichte.-----	17
Tabelle 3: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit zwischen absoluter Seehöhe und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche (3x13 Tafel) und Fichte (3x17 Tafel).-----	23
Tabelle 4: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung (3x5 Tafel) beim Testen auf Abhängigkeit zwischen der physiologischen Höhenstufe und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche und Fichte.-----	26
Tabelle 5: Ergebnisse des H - Tests bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen den Wärmesummen und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche und Fichte. -----	26
Tabelle 6: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen der Exposition / Inklination und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche (3x8 / 3x10 Tafel) und Fichte (3x9 / 3x11 Tafel).-----	27
Tabelle 7: Ergebnisse der H - Test - Auswertung bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen den verschiedenen Klimadaten und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche und Fichte. -----	28
Tabelle 8: Ergebnisse der Chi – Quadrat - Auswertung (3x3 Tafel) bei der Prüfung auf Abhängigkeit zwischen verschiedenen Einflussfaktoren und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Lärche. -----	33
Tabelle 9: Ergebnisse der Chi – Quadrat Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit (3x3 Tafel) zwischen den verschiedenen Einflussfaktoren und der Blüten- und Zapfenfarbe bei Fichte. -----	34
Tabelle 10: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der Lärche (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%). -----	37
Tabelle 11: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der Fichte (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%). -----	37
Tabelle 12: Ergebnisse der Chi – Quadrat Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit (3x3 Tafeln) zwischen den verschiedenen Einflussfaktoren und der Blüten- und stehenden Zapfenfarbe bei Fichte. -----	42
Tabelle 13: Ergebnisse der Chi – Quadrat Auswertung beim Testen auf Abhängigkeit (3x3 Tafeln) zwischen den verschiedenen Einflussfaktoren und der liegenden, hängenden Zapfenfarbe bei Fichte. -----	42
Tabelle 14: Vergleich der linearen Anteile (in Prozent) bei Lärche und Fichte der verschiedenen Einflussfaktoren auf die Blüten- und Zapfenfarbe. (* Kennzeichnet jene Daten, die während der Berechnung des linearen Anteils aufgrund der NICHT Signifikanz wegfielen).-----	45
Tabelle 15: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der Blüten bzw. stehenden Zapfen bei Fichte (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%). -----	45
Tabelle 16: Überprüfung auf Signifikanz beim Vergleich der Regressionslinien der liegenden, hängenden Zapfen bei Fichte (* = Wahrscheinlichkeit von 95%; ** = Wahrscheinlichkeit von 99%; *** = Wahrscheinlichkeit von 99,9%). -----	45
Tabelle 17: Ergebnisse der Prüfung auf Hardy – Weinberg - Proportion bei Lärche und Fichte. Der Grenzwert für den Chi – Quadrat Test lautet: $\chi^2_{1;0,05} = 3,84$ -----	47

Tabelle 18: Untersuchungsergebnisse der Berechnungen nach Hardy – Weinberg bei Lärche und Fichte. Die Populationen wurden nach den drei Blütenfarben grün, grün – rot und rot zusammengestellt und durch die physiologische Höhenstufe in Gruppen unterteilt.

Der Grenzwert für den Chi – Quadrat Test lautet: $\chi^2_{1;0,05} = 3,84$ -----**48**

Tabelle 19: Ausgangsklassen der physiologischen Höhenstufen bei der Lärche. -----**81**

Tabelle 20: Neu entstandene Klassen der physiologischen Höhenstufen für die 3x3Tafeln. -**81**

Tabelle 21: Unsortierte Jahresniederschlagsmenge der Baumart Lärche. -----**82**

Tabelle 22: Sortierte Jahresniederschlagsmengen der Baumart Lärche. -----**82**

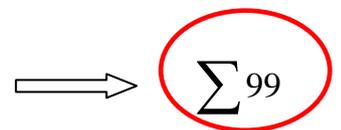
10. ANHANG

10.1 BEISPIEL FÜR DIE ERSTELLUNG DER 3x3 FELDERTAFELN

Das Beispiel bezieht sich auf die Beobachtungszahlen bei der Lärche. In dieser Ausgangstabelle werden die Beobachtungen der drei Farbpolymorphismen auf die physiologischen Höhenstufen aufgeteilt. Um jedoch zu einer 3x3 Tafel zu gelangen, müssen die fünf Klassen auf drei reduziert werden. Es wurde bei der Zusammenlegung darauf geachtet, dass die neuen drei Klassen ca. die gleiche Beobachtungszahl haben (Tabelle 19).

TABELLE 19: Ausgangsklassen der physiologischen Höhenstufen bei der Lärche.

Baumart	Lage	grün	grün - rot	rot	Summen
Lärche	Submontan	4	5	5	14
	Tiefmontan	7	11	4	22
	Mittelmontan	35	14	14	63
	Hochmontan	17	37	43	97
	Tiefsubalpin	2	4	56	62
Summen		65	71	122	258



Aus der Zusammenlegung der ersten drei Klassen entstand nun eine gemeinsame Klasse. Daraus ergibt sich die folgende 3x3 Tafel (Tabelle 20):

TABELLE 20: Neu entstandene Klassen der physiologischen Höhenstufen für die 3x3Tafeln.

Baumart	Lage	grün	grün - rot	rot	Summen
Lärche	Sub-, Tief-, Mittelmontan	46	30	23	99
	Hochmontan	17	37	43	97
	Tiefsubalpin	2	4	56	62
Summen		65	71	122	258

Die nun bestehenden Beobachtungssummen der 3x3 Tafeln werden auf alle anderen Einflussvariablen umgelegt: Zum Beispiel werden die Daten des Jahresniederschlages, die zum Beispiel in der folgenden Form vorliegen (es wird ein Teilausschnitt in Tabelle 21 aufgezeigt), nicht nach dem Farbpolymorphismus, sondern nach der Menge des Jahresniederschlages geordnet.

TABELLE 21: Unsortierte Jahresniederschlagsmenge der Baumart Lärche.

Jahresniederschlag	Blütenfarbe
913	2
978	2
1167	2
1055	2
881	2
940	2
1183	2
953	2
1125	2
974	2
974	2
1088	2
980	2
881	2

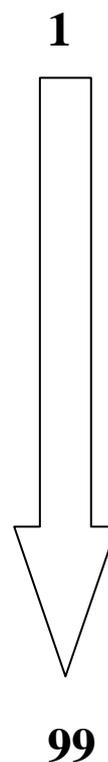
Blüten- und Zapfenfarbe:
2 = grün
3 = grün - rot
4 = rot

Nach der Sortierung von geringen Mengen an Niederschlag nach großen Mengen erhält man folgende Tabelle (auch hier wird wieder nur ein Ausschnitt in Tabelle 22 abgebildet):

TABELLE 22: Sortierte Jahresniederschlagsmengen der Baumart Lärche.

Jahresniederschlag	Blütenfarbe
515	2
755	3
755	3
776	2
779	3
829	3
829	4
830	3
830	3
833	3
833	3
833	3
833	3
846	4

Blüten- und Zapfenfarbe:
2 = grün
3 = grün - rot
4 = rot



Von dieser Sortierung ausgehend wurden nun die Klassen gebildet. Die ersten 99 Beobachtungen (siehe Beobachtungszahlen bei physiologischen Höhenstufen) bilden die erste Klasse. Anschließend wurden die nächsten 97 Beobachtungen für die zweite Klasse zusammengefasst und der Rest der Beobachtungen bildet die dritte Klasse. Nach diesem System werden die Klassen für alle Einflussfaktoren gebildet.

Ausgenommen von dieser 3x3 Tafelbildung waren die Beobachtungen der Exposition. Hier kann nicht von der physiologischen Seehöhe ausgegangen werden, da eine Größensortierung nicht möglich ist. Daher geht man von den Expositionen direkt aus (Abbildung 29):

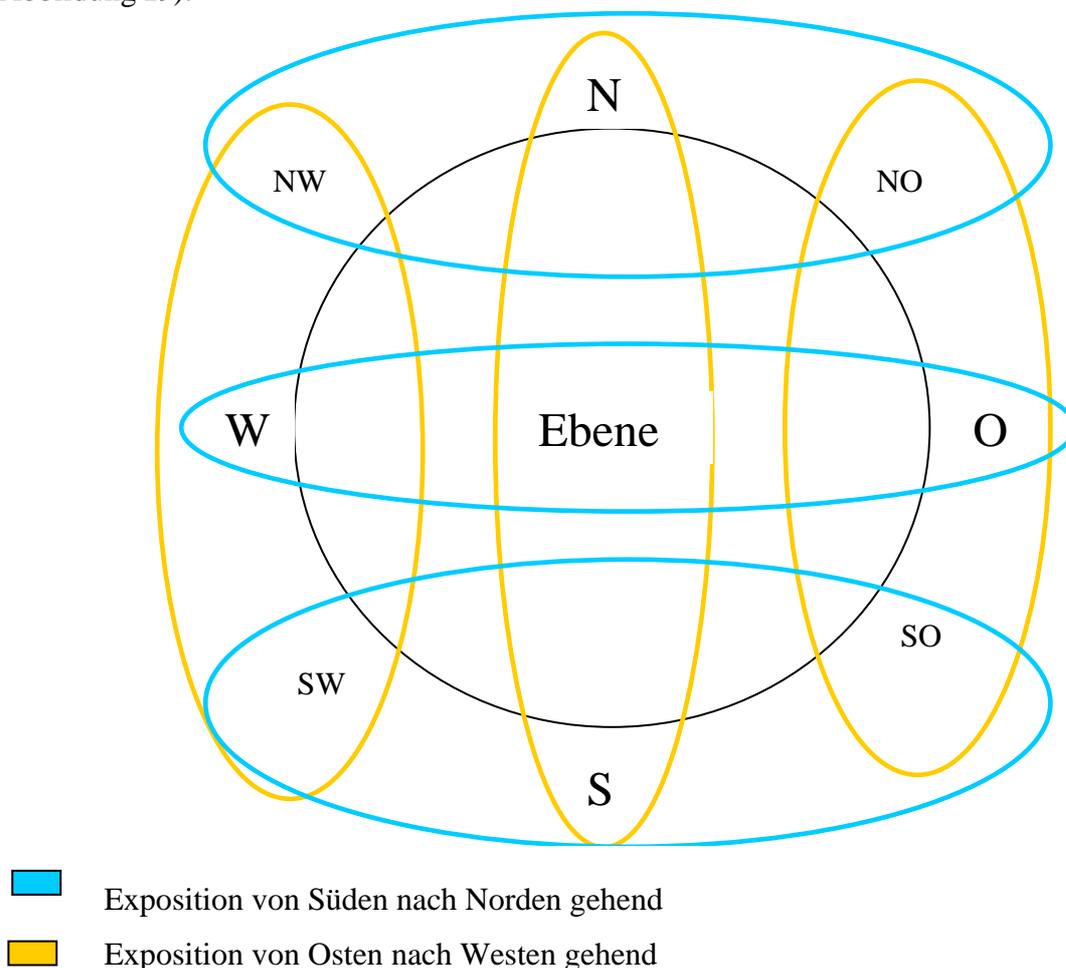


ABBILDUNG 29: Einteilung der Exposition für die 3x3 Tafel. Diese ist sowohl für Baumart Lärche als auch für Fichte gültig.

Wie diese Graphik zeigt, werden die jeweilig zusammengehörigen Expositionen in eine Klasse zusammengefasst. Dabei ist es auch hier so, dass die Beobachtungszahlen der einzelnen Klassen ziemlich ausgeglichen sind. Diese Aufteilung der Neigungsrichtung gilt sowohl bei Lärche als auch bei Fichte.

10.2 BERECHNUNGSBLATT ZUR PRÜFUNG AUF TREND

Prüfung auf Trend

bei Lärche zwischen Blütenfarbe und absoluter Seehöhe.

y/x	-1	0	1	ni		ni*y	ni*y ²
1	48	30	21	99		99	99
0	17	33	47	97		0	0
-1	0	8	54	62		-62	62
n*j	65	71	122	258		37	161
n*jx	-65	0	122	57			
n*jx ²	65	0	122	187			

x-y	nDiag	nDiag*(x-y)	nDiag*(x-y) ²
-2	48	-96	192
-1	47	-47	47
0	54	0	0
1	55	55	55
2	54	108	216
Insgesamt	258	20	510

Werte der 3x3 Tabelle
zwischen Blütenfarbe und
absoluter Seehöhe!

$$\sum (x-y)^2 = \sum nDiag \cdot (x-y)^2 - \frac{[\sum nDiag \cdot (x-y)]^2}{\sum nDiag} = 510 - \frac{(20)^2}{258} = 508,450$$

$$\sum x^2 = \sum njx^2 - \frac{(\sum njx)^2}{\sum nj} = 187 - \frac{57^2}{258} = 174,407$$

$$\sum y^2 = \sum n jy^2 - \frac{(\sum n jy)^2}{\sum nj} = 161 - \frac{37^2}{258} = 155,694$$

$$\chi^2 = \frac{(byx)^2}{V(byx)} = \frac{[(174407+155694-508450)/(2*174407)]^2}{155694/(258*174407)} = 75,5553307$$

$$\chi^2 = \frac{(bxy)^2}{V(bxy)} = \frac{[(174407+155694-508450)/(2*155694)]^2}{174407/(258*155694)} = 75,5553307$$

Variationsursache	χ^2	FG
Lin. Reg	75,5553307	1
Abweichung	5,2646693	3
Gesamtvar.	80,82	4

Der lineare Anteil beträgt **93%** .

10.3 BERECHNUNG VON HARDY – WEINBERG - PROPORTIONEN

Das folgende Beispiel zur Berechnung von Hardy – Weinberg - Proportionen bezieht sich auf Daten der Lärche. Die Ausgangsdaten sind folgende:

Lärche:	Grün (GG)	Grün-Rot (GR)	Rot (RR)	Total (T)
Beobachtung	65	71	122	258

Zuerst werden die Eingangsgrößen p und q berechnet.

$$p = \frac{2 * GG + GR}{2 * T} \qquad q = \frac{2 * RR + GR}{2 * T}$$

Im Anschluss daran erfolgt die Berechnung der Proportionen mit Hilfe der Formel

$$p^2 + 2 * p * q + q^2 = 1$$

Lärche:	Grün (GG)	Grün-Rot (GR)	Rot (RR)	Total (T)
Erwartung nach Hardy-Weinberg	p ²	p*q	q ²	1
	0,15	0,48	0,37	1
Angabe in Anzahl	39	123	96	258

Um nun die erwarteten Proportionen nach Hardy – Weinberg wieder in Anzahlen von Beobachtungen auszudrücken, müssen die Proportionen mit der Gesamtbeobachtungszahl der Baumart Lärche (258 Stück) multipliziert werden.

Weiters erfolgt die statistische Auswertung durch einen Chi – Quadrat - Test. Dabei fließen die Beobachtungen der Ausgangsdaten und die Erwartungen nach Hardy – Weinberg in folgende Formel ein:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(B_i - E_i)^2}{E_i}$$

k	Zahl der Stichproben
B	beobachtete Häufigkeit der Ausgangsdaten
E	erwartete Häufigkeit nach Hardy - Weinberg

Lärche:	Grün (GG)	Grün-Rot (GR)	Rot (RR)	Total (T)
Berechneter χ^2	17,33	21,98	7,04	46,35

Verglichen wird der Chi – Quadrat – Wert mit dem Grenzwert aus der Tabelle $\chi^2_{1;0,05} = 3,84$.