

Forstpflanzenzüchtung für die Praxis

**6. Tagung der Sektion
Forstgenetik/Forstpflanzenzüchtung
vom 16. bis 18. September 2019 in Dresden**

Tagungsband

Mirko Liesebach (ed.)

Thünen Report 76

Bibliografische Information:
Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikationen in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet unter www.dnb.de abrufbar.

Bibliographic information:
The Deutsche Nationalbibliothek (German National Library) lists this publication in the German National Bibliography; detailed bibliographic data is available on the Internet at www.dnb.de

Bereits in dieser Reihe erschienene Bände finden Sie im Internet unter www.thuenen.de

Volumes already published in this series are available on the Internet at www.thuenen.de

Zitationsvorschlag – Suggested source citation:

Liesebach M (ed) (2020) Forstpflanzenzüchtung für die Praxis : 6. Tagung der Sektion Forstgenetik/Forstpflanzenzüchtung vom 16. bis 18. September 2019 in Dresden : Tagungsband. Braunschweig: Johann Heinrich von Thünen-Institut, 296p, Thünen Rep 76, DOI:10.3220/REP1584625360000

Die Verantwortung für die Inhalte liegt bei den jeweiligen Verfassern bzw. Verfasserinnen.

The respective authors are responsible for the content of their publications.



THÜNEN

Thünen Report 76

Herausgeber/Redaktionsanschrift – *Editor/address*

Johann Heinrich von Thünen-Institut
Bundesallee 50
38116 Braunschweig
Germany

thuenen-report@thuenen.de
www.thuenen.de

ISSN 2196-2324

ISBN 978-3-86576-209-2

DOI:10.3220/REP1584625360000

urn:nbn:de:gbv:253-202003-dn062169-3

Der IUFRO-Fichtenherkunftsversuch von 1964/68 – Eine erste abschließende Auswertung der deutschen Flächen nach Herkunftsgruppen

KATHARINA J. LIEPE, HANNAH S. MITTELBERG und MIRKO LIESEBACH

Zusammenfassung

Stürme, Trockenheit und Borkenkäferbefall - das bestehende Waldbild ändert sich gerade gravierend. Insbesondere die Fichte wird aufgrund ihrer Empfindlichkeit gegenüber diesen Kalamitäten als Verlierer im Klimawandel gehandelt. Aus ökonomischer Sicht ist sie jedoch schwer durch andere Baumarten zu ersetzen. Ihre gute Holzqualität sowie der zuverlässige und schnelle Zuwachs lassen sie beim Anbau auf ihren ökologischen Ansprüchen angemessenen Standorten voraussichtlich auch zukünftig eine wichtige waldbauliche Rolle spielen. Umso mehr gilt es bei der Wahl des Pflanzenmaterials ein genaues Augenmerk auf das genetische Potential der Herkünfte hinsichtlich ihrer Produktivität, aber auch der ihrer Lebensfähigkeit unter zu erwartenden Klimabedingungen zu legen.

Der IUFRO-Fichtenherkunftsversuch von 1964/68 ist eine der größten Versuchsserien, die unsere Vorgänger angelegt haben. 1.100 Saatgutquellen, aufgeteilt in 11 Kohorten zu je 100 Stück, wurden in 21 Experimenten in 13 Ländern ausgebracht. Drei davon liegen in Deutschland. Überleben und Wachstum wurden somit in gleichmäßigen Abständen auf 33 Einzelflächen erhoben. Zwischen den Merkmalen Brusthöhendurchmesser (BHD) und Höhe bzw. 8 Altersstufen besteht eine starke Korrelation, welche die Frühselektion als adäquates Bewertungsverfahren bei der Fichte bestätigt. Auf einer undurchforsteten Fläche lag diese bei maximalem Altersunterschied von Höhe mit 7 Jahren zu BHD mit 51 Jahren immer noch bei $r = 0,76$. Herkünfte aus der herzynisch-karpatischen Rückwanderungslinie zeichnen sich durch geringe Mortalität sowie kurzfristig überlegenes und langfristig positives Wachstum aus. Eine aktive Einbringung von Herkünften aus Karpaten und Beskiden ist bei der Bestandesbegründung in Erwägung zu ziehen.

Schlüsselworte: *Picea abies*, Merkmals-Korrelation, nacheiszeitliche Rückwanderung, Frühselektion

Abstract

The IUFRO Norway spruce trial series from 1964/68 – a first final analysis of the German trial sites based on provenance groups

Storms, drought, bark beetle attacks – the face of our forests is changing drastically. Especially, Norway spruce is a designated loser with climate change due to its vulnerability to such calamities. From an economic point of view, it is however hard to sacrifice this species in favor of other alternatives. Due to an excellent wood quality, paired with a reliable and fast growth increment, it will likely proceed to play an important role on remaining sites appropriate to its ecological requirements. Reproductive material for reforestation should therefore be selected for its genetic potential towards productivity but likewise ability to survive under future climate.

The IUFRO-Norway spruce provenance trial 1964/68 is one of the largest trial series that have been established in the past. 1.100 seed sources, separated into 11 blocks of 100 each, were planted in 21 Experiments across 13 countries. Three of them are located in Germany. On a total of 33 individual sites survival and growth were assessed in recurring intervals. A strong correlation between the growth

parameters height and diameter at breast height (DBH) was observed across eight age classes, supporting the sensitivity of early selection in Norway spruce. On a completely unthinned site the correlation coefficient was strong, even between earliest height at age 7 and latest DBH measurement at age 51 with $r=0,76$. Provenances originating from the hercyno-carpathian domain do have superior short term and positive long-term growth. Assisted migration of these seed sources from the Carpathians and Beskids should be considered for future forest plantations.

Keywords: *Picea abies*, trait correlation, postglacial migration, early selection

Einleitung

Nicht erst seit den 1950er Jahren, aber seitdem besonders intensiv und international gefördert, haben Forstgenetiker große systematische Versuche angelegt, um vererbare Unterschiede zwischen Populationen unterschiedlichen Ursprungs zu untersuchen. Ziel war die Maximierung der Produktivität gepflanzter Wälder durch Nutzung des am besten geeigneten Vermehrungsgutes. Darüber hinaus haben sich diese Versuche zu Testlaboren des im Klimawandel zu erwartenden Wachstums entwickelt (MATYAS 1994). Durch den Test von Herkünften, eingesammelt in Beständen unterschiedlichster klimatischer Bedingungen und angepflanzt an klimatisch unterschiedlichen Orten, können Herkunftsversuche Anpassung bzw. Fehlanpassung derselben unter realistischen Anbaubedingungen aufzeigen.

Der IUFRO-Fichtenherkunftsversuch von 1964/68 ist eine der umfangreichsten internationalen Versuchsserien, die in der Vergangenheit angelegt wurden (KRUTZSCH, 1974). Drei der insgesamt 21 Experimente mit 1.100 Herkünften (Abbildung 1a), eingesammelt überwiegend im mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet der Fichte, wurden in Deutschland angelegt (Abbildung 1b). Eine abschließende Auswertung der Ergebnisse der 33 deutschen Einzelflächen mit je 100 Herkünften steht bisher noch aus, ist aber hinsichtlich der aktuellen Waldschadensproblematik der Baumart Fichte von besonderer Relevanz. Der Klimawandel – dessen Begriff Klimaänderungen im Sinne einer Änderung der Mittelwerte oder auch anderer statistischer Kenngrößen (u. a. Streuung und Extrema) der einzelnen Klimaparameter einschließt – wird für den Wald zunehmend prekär. Insbesondere in den letzten beiden Jahren zeigte sich die Problematik im Waldzustand durch verheerende Folgen der Trockenheit und Sturmereignisse (FNR 2019). Großflächige Sturmwürfe oder Käferbefall – insbesondere bei Reinkulturen der Fichte – nahmen zu. Trotz ihrer verzeichneten, dramatischen Mortalität ist die Fichte für viele Akteure aus der Forstwirtschaft und Forschung aufgrund ihrer großen ökonomischen Bedeutung nicht aus dem Baumartenportfolio wegzudenken (POLLEY et al. 2015). Um auf dem stark schrumpfenden Anteil der für ihren Anbau geeigneten Fläche (KÖLLING et al. 2009; THURM et al. 2018). Überleben und Produktivität zu gewährleisten, ist die Ermittlung geeigneter Herkünfte deshalb von besonderer Bedeutung.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist ein erster Beitrag zur abschließenden Auswertung der deutschen Flächen des IUFRO-Fichtenherkunftsversuchs. Auf Basis wiederholter Aufnahmen von Höhe und Durchmesser wird das Wuchsverhalten unterschiedlicher Metapopulationen evaluiert.

Material und Methoden

Die Herkunftseignung der Fichte (*Picea abies* Karst.) wird im Folgenden auf Basis des IUFRO-Fichtenherkunftsversuch von 1964/68 (ursprünglich auch bezeichnet als *International Provenance Trial of Norway Spruce*, später Name geändert), initiiert durch die *International Union of Forest research Organizations* (Abk. IUFRO) untersucht. Auf den Vorschlag von OLOF LANGLET (Royal College of Forestry, Stockholm, Schweden) wurde der Versuch 1959 initiiert. 1960 bis 1961 wurden ca. 1.600 unterschiedliche Absaaten eingesammelt. Nach einheitlicher Aussaat am damaligen Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbek und anschließender Verschulung durch die Baumschule Pein & Pein in Halstenbeck wurde 1968 Material von 1.100, in ausreichender Zahl vorhandenen Herkünften an 13

Länder verteilt (Abbildung 1a). Insgesamt wurden 21 Experimente (EXP) angelegt, drei davon in Deutschland. In sogenannten Kohorten wurden jeweils 100 Herkünfte nach dem Prinzip einer randomisierten Auswahl aus einer stratifizierten Grundgesamtheit ausgewählt. Dabei sollte jede Kohorte Proben aus allen Herkunftsregionen aufweisen, wodurch sich für die Mittelwerte der Kohorten gleiche Erwartungswerte ergeben. Unterschiede in den beobachteten Mittelwerten sind somit auf Standortunterschiede zurückzuführen. Insofern können Feldversuche nicht nur einzeln ausgewertet, sondern auch verglichen werden (LIESEBACH et al. 2010). Die einzelnen Versuchsfelder wurden einheitlich im Design einer randomisierten vollständigen Blockanlage mit Einzelbaumparzellen in 20-facher Wiederholung angelegt. Die Pflanzabstände betragen 2 x 2 m. Mangels ausreichend großer Flächen zur Anlage aller 11 Kohorten am selben Ort wurden die deutschen Experimente an 5 bis 9 unterschiedlichen Orten ausgepflanzt (Abbildung 1b).

Alle Versuchsfelder wurden regelmäßig parallel zueinander gemessen. Bis zum Alter von 16 Jahren wurde in 3-jährigen Abständen die Höhe gemessen, anschließend wurde zur Messung des Brusthöhendurchmessers gewechselt. Der Abstand zwischen den einzelnen Datenerhebungen wurde zunächst auf fünf, später auf 10 Jahre erhöht.

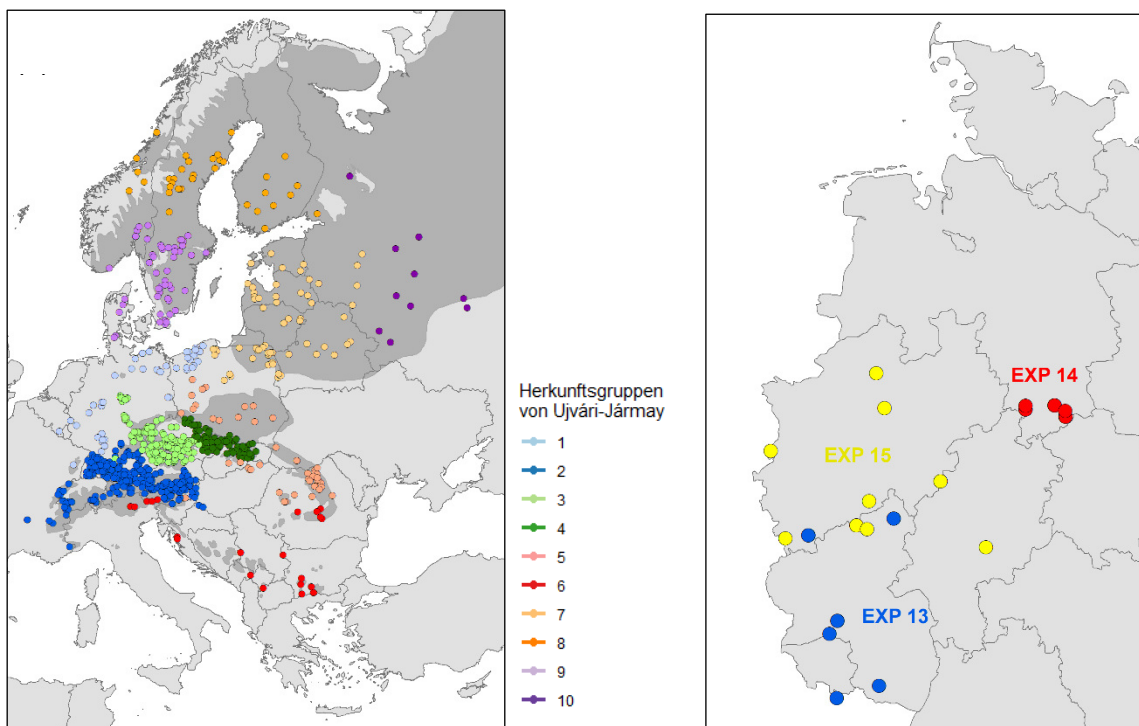


Abbildung 1: Einsammlungsorte der 1.100 im Versuch getesteten Fichtenherkünfte (links) gruppiert gemäß der Einteilung von UJVÁRI-JÁRMAY et al. (2016). Dahinter gelegt ist das natürliche Verbreitungsgebiet nach EUFORGEN. Lage der Flächen der drei deutschen Experimente (rechts).

Die dargestellten Ergebnisse basieren auf Standardmethoden der Varianzanalyse, wobei die Herkunftseignung nicht für die große Zahl an individuellen Herkünften, sondern auf Basis aggregierter Herkunftsgruppen nach UJVÁRI-JÁRMAY et al. (2016) dargestellt wird. Die Aggregation der Herkünfte wurde gewählt, um die vorliegenden Daten Kohorten übergreifend auszuwerten und eine Aussage bezüglich der Eignung von Metapopulationen ähnlicher Anpassung anstelle einzelner Provenienzen zu treffen. Folgendes statistische Modell liegt der Analyse zugrunde:

$$y = G + E + GxE + E(Wdh)$$

wobei y = die unterschiedlichen Wachstumsmerkmale (Höhe oder BHD) und G = die 10 Herkunftsgruppen nach UJVÁRI-JÁRMAY et al. (2016) repräsentiert. Die Umweltkomponente E setzt sich zusammen aus 33 Einzelflächen, welche sich aus der Kombination der Experimente und den Kohorten (3 x 11) ergeben. $G \times E$ ist die Interaktion zwischen Herkunftsgruppe und Experiment-Kohorten-Kombination. Diese ist der Genotyp-Umwelt-Interaktion gleichzusetzen. Darüber hinaus wurde der Effekt der Wiederholung innerhalb der einzelnen Umwelten $E(Wdh)$ hinzugefügt.

Ergebnisse

Die Etablierung der 33 Einzelflächen verlief erfolgreich. In Bezug auf die Flächen war die Mortalität bis zum Alter 21, bis zu dem keinerlei forstliche Eingriffe stattgefunden hatten, mit 7-29 % gering. Lediglich zwei Flächen bildeten mit ca. 50 % Ausfall Ausnahmen dieser Regel. Bei differenzierter Betrachtung nach Herkunftsgruppen verzeichnet Gruppe 8 aus dem Norden Skandinaviens mit 67 % die geringste Überlebensrate, gefolgt von Gruppe 10 mit aus dem Nordosten mit 76 % (Tabelle 1).

Tabelle 1: Überleben [%] im Alter von 21 Jahren

EXP	Herkunftsgruppen von UJVÁRI-JÁRMAY									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
13	86	86	86	88	85	85	85	62	81	76
14	83	82	84	83	84	80	85	74	82	82
15	83	81	81	81	79	75	79	66	77	72
Im Mittel	84	83	84	84	83	80	83	67	80	76

Mithilfe von Varianzanalyse wurde das Wachstum auf den unterschiedlichen Flächen miteinander verglichen. Von den erklärten Varianzfaktoren hat die Umwelt mit Ausnahme des Durchmessers im Alter 21 den größten Einfluss, gefolgt vom Effekt der Herkunftsgruppen (Tabelle 2). Dieser steigt zunächst auf ein Maximum von 11,2 % im Alter 21 an, um dann mit dem Einsetzen forstlicher Eingriffe wieder zu sinken. Bei der letzten Erhebung im Alter von 51 Jahren erreicht die Varianzkomponente der Herkunft mit 6,2 % den geringsten Wert. Der Designeffekt der Wiederholung ist bei allen Aufnahmen vorhanden, steigt bei den Höhenmessungen ebenfalls an, um bei denen des BHD wieder abzusinken. Die Interaktion ist gleichbleibend gering mit etwas über 1 %, aber für alle Merkmale signifikant. Allen Aufnahmen gemein ist die mit 58,1 bis 75,1 % hohe, im Residual verbleibende, nicht erklärbare Varianz.

Aufgrund der signifikanten Interaktion ist der Effekt der Herkunftsgruppen grundsätzlich nicht über die verschiedenen Experimente und Flächen hinweg gemeinsam zu betrachten, sondern getrennt für jede einzelne Kombination. Exemplarisch ist dies im Folgenden anhand zweier Merkmale für Kohorte 6 beschrieben (Abbildung 2). Herkunftsgruppe 8, die nördlichste aus Skandinavien ist im Alter 16 auf allen drei Flächen signifikant allen anderen Gruppen in der Höhenwuchsleistung unterlegen. Auch im Alter von 39 Jahren weist sie den geringsten Mittelwert auf. Herkunftsgruppe 5 aus den Karpaten zeigt in der Jugend die beste Höhenwuchsleistung und ist dabei signifikant besser als die vier schlechtesten Herkunftsgruppen auf EXP 13 sowie die sechs schlechtesten Herkunftsgruppen auf EXP 14 und 15. Gefolgt wird sie von Herkunftsgruppe 4 aus den Beskiden. Im höheren Alter lassen sich signifikante Unterschiede nur noch bedingt bestätigen. Auf der Fläche von EXP 13, welche bis dahin zwei konsequente Niederdurchforstungen erfahren hat, bestehen aufgrund des großen Konfidenzintervalls keinerlei signifikante Unterschiede mehr. Auf EXP 14 und EXP 15 weisen die Herkünfte aus den Beskiden weiterhin ein überlegenes Wachstum auf und sind damit auf beiden Flächen den vier schlechtesten Gruppen 2, 6, 8

und 9 überlegen. Herkünfte aus den Karpaten fallen auf EXP 13 und 14 leicht zurück. Auf EXP 15 bleiben sie Spitzenreiter. Herkunftsgruppe 1, die Herkünfte zusammenfasst, welche im Nordwesten außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes durch den Menschen eingebracht und dort beerntet wurden (ihr Ursprung ist in den meisten Fällen unbekannt), legt zu und ist auf EXP 13 und 14 im Durchschnitt sogar besser als die Spitzenreiter. Allerdings ist diese Herkunftsgruppe, nicht unerwartet, relativ heterogen und weist ein großes Konfidenzintervall auf.

Tabelle 2: Varianzkomponenten der erhobenen Wachstumsmerkmale

Alter /Merkmalerhebung	Varianzkomponenten [%]							
	7	10	13	16	21	29	39	51
Ursache der Variation	H70	H73	H76	H79	BHD84	BHD92	BHD02	BHD14
Gruppe nach UJVÁRI-JÁRMAY (G)	8,8	7,4	8,5	10,4	11,2	10,4	7,4	6,2
Umwelt (E)	21,8	27,2	24,7	18,7	10,4	10,4	15,5	21,4
Interaktion (GxE)	1,4	1,5	1,3	1,3	1,4	1,1	1,1	1,4
Wdh in E	4,1	5,7	6,6	7,1	4,7	2,9	2,7	3,1
Residual	64,0	58,1	59,0	62,5	72,2	75,2	73,2	67,9

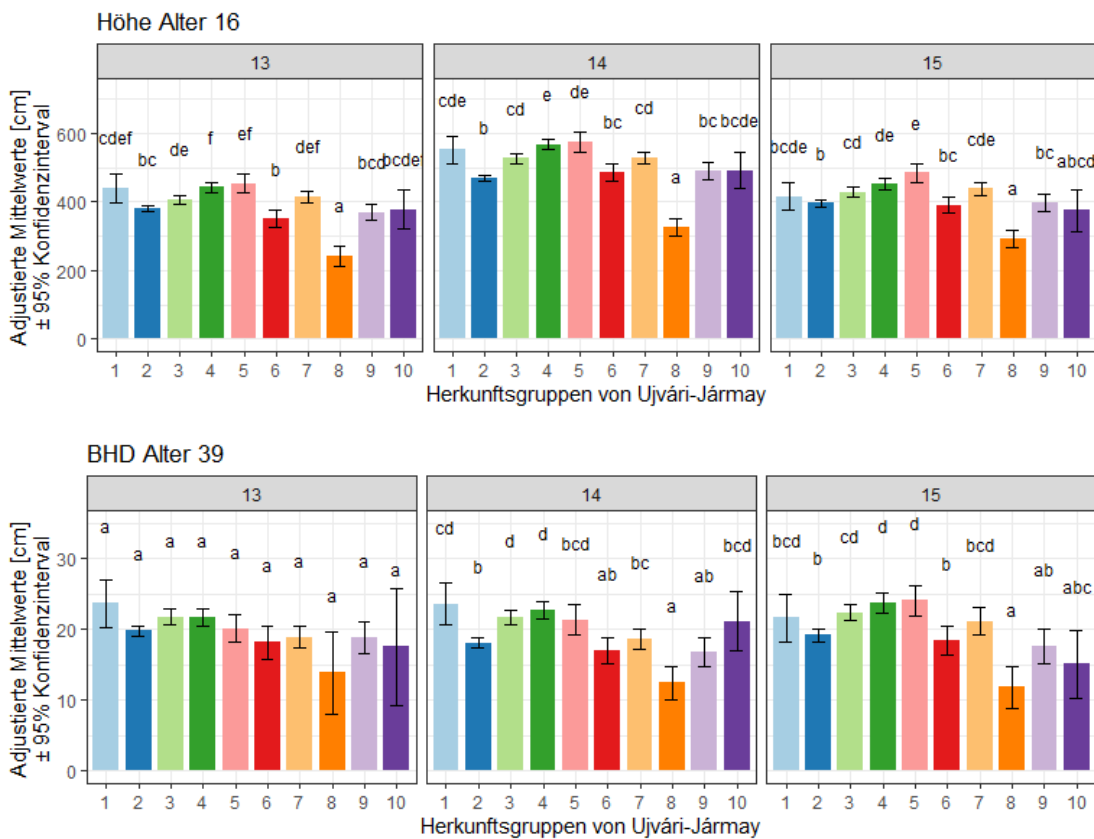


Abbildung 2: Unterschiede in der Wuchsleistung der 10 Herkunftsgruppen für die Höhe im Alter 16 (oben), sowie den Durchmesser im Alter 39 (unten), exemplarisch aufgezeigt für Kohorte 6. Mittelwerte, die mit einem gemeinsamen Buchstaben versehen sind, sind laut Tukey-Test nicht signifikant voneinander verschieden.

Die Unterschiede zwischen den Herkunftsgruppen sind in den anderen 10 Kohorten ähnlich der hier gezeigten Ergebnisse für Kohorte 6. Herkunftsgruppen aus dem Norden der Verbreitung (8, 9, 10) weisen auf fast allen Flächen ein unterdurchschnittliches Wachstum auf, Schlusslicht ist flächenübergreifend Gruppe 8. Wohingegen die Herkünfte aus den Karpaten (5) und Beskiden (4), sowie dem Böhmer Wald (3) im Vergleich zum Versuchsflächenmittel stets positiv abschneiden.

Abbildung 3 zeigt den Zusammenhang zwischen Wachstum und der geographischen Breite des Einsammlungsortes der Herkünfte für Kohorte 6. Flächen- als auch Merkmalsübergreifend ist ein quadratischer Zusammenhang zur geographischen Breite erkennbar. Herkünfte der gering wüchsigsten Gruppen 6 aus den zerstückelten Vorkommen am südlichen Rand des Verbreitungsgebietes, sowie 8 aus dem äußersten Norden Skandinaviens siedeln sich eng an den Enden der Kurve an. Zwischen 65° und 53° n.Br. ist die Abhängigkeit des Wachstums von der Breite besonders deutlich, mit jedem Schritt nach Süden wird das Wachstum besser. Im Bereich zwischen 46° und 50° n.Br. streuen die Herkünfte in ihrer Leistung allerdings deutlich. Davon ist insbesondere Herkunftsgruppe 2 betroffen, welche Alpen und Voralpenraum bis hin zu Schwarzwald und Schwäbischer Alb beinhaltet, und entsprechend durch ein Höhengefälle von 200 bis 1.600 m ü. NN. geprägt ist. Auch in Herkunftsgruppen 3 und 4 ist der Einfluss der Höhenlage erkennbar, allerdings, auch aufgrund der engeren geographischen Begrenzung der Gruppe, weniger ausgeprägt. Im Alter von 39 Jahren hat die Streuung der Herkunftsmittel um die angepasste Kurve zugenommen, dennoch ist der quadratische Verlauf mit dem aus dem Jugendalter vergleichbar. EXP 13 weist die gleichmäßigste Durchmesserverteilung auf, die Kurve verläuft deutlich flacher als auf den anderen beiden Flächen. Eine konsequente Niederdurchforstung, bei der herkunftsübergreifend die schwachwüchsigsten Exemplare entnommen wurden, ist vermutlich die Ursache dafür.

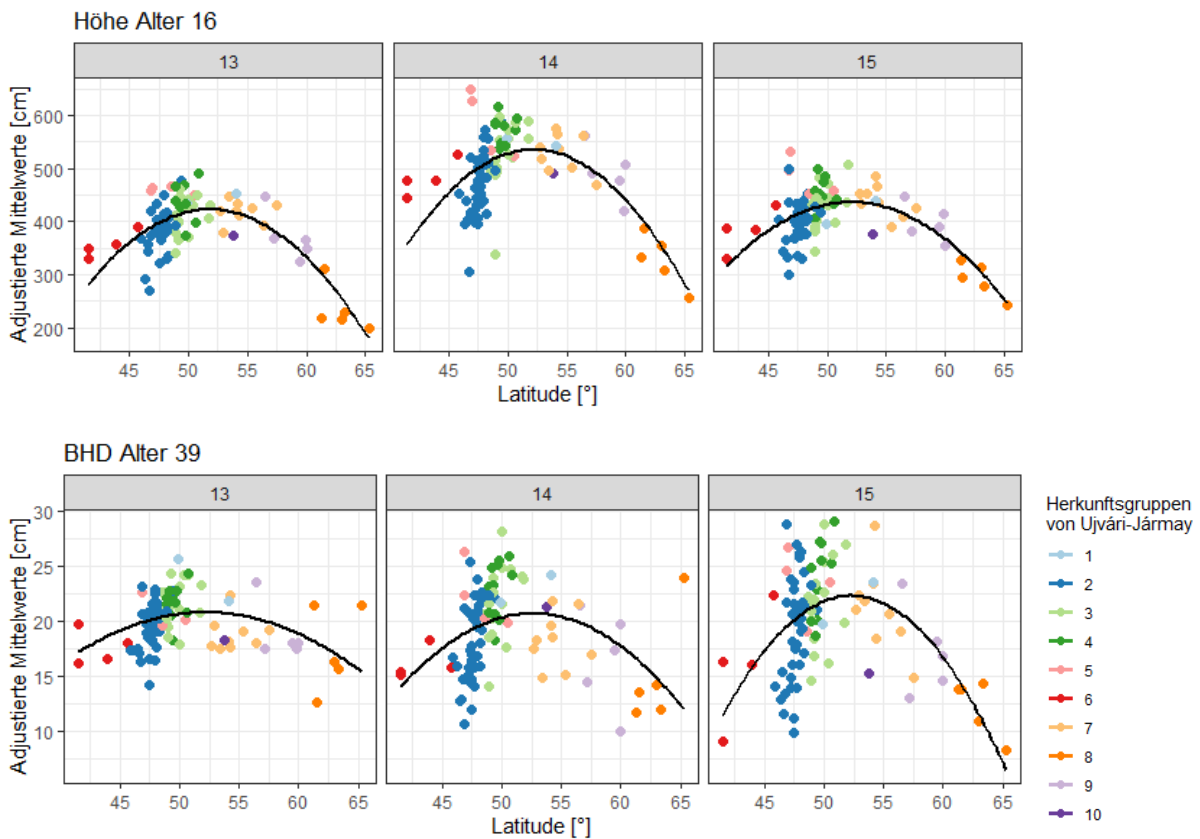


Abbildung 3: Wuchsverhalten (Höhe im Alter 16 [oben] und Durchmesser im Alter 39 [unten]) gegenüber der geographischen Breite (Latitude) der Einsammlungsorte der Herkünfte dargestellt für Kohorte 6

Zur Einschätzung der Entwicklung der Wuchsleistung über 8 Erhebungszeitpunkte hinweg wurden die adjustierten Mittelwerte in Abbildung 4 als Z-Score skaliert dargestellt. So lässt sich trotz zunehmender Höhe bzw. Durchmessers der relative Unterschied zwischen den einzelnen Merkmalen unterschiedlichen Alters vergleichen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Flächen bis zum Alter von 29 Jahren, mit Ausnahme der Anlage von Rückegassen auf EXP 14 keinerlei forstliche Eingriffe erfahren haben. Die danach teilweise sprunghaften Rangverschiebungen (z. B. Gruppe 10 auf EXP 14) können dem Ansatz der Niederdurchforstung geschuldet sein, bei dem gezielt die schwachwüchsigsten Individuen entnommen werden. Die nördlichste Herkunftsgruppe 8 ist über alle Erhebungen hinweg deutlich unterlegen und kann für den Anbau im Westen Deutschlands als ungeeignet definiert werden. Herkunftsgruppen 1, 3, 4, 5 weisen in der Jugend ein Wachstum über dem Versuchsmittel (0-Linie) auf und bleiben trotz Rangverschiebungen bis ins höhere Alter besser als das Versuchsmittel. Insbesondere Gruppe 5 fällt im Höhenwachstum durch ihre Vorwüchsigkeit auf. Auf EXP 14 und 15 bleibt sie bis zum Schluss unter den ersten beiden Rängen, wohingegen sie auf EXP 13 überholt wird. Eine konstant positive Leistung hat auch Gruppe 4 aus den Beskiden (dunkelgrün).

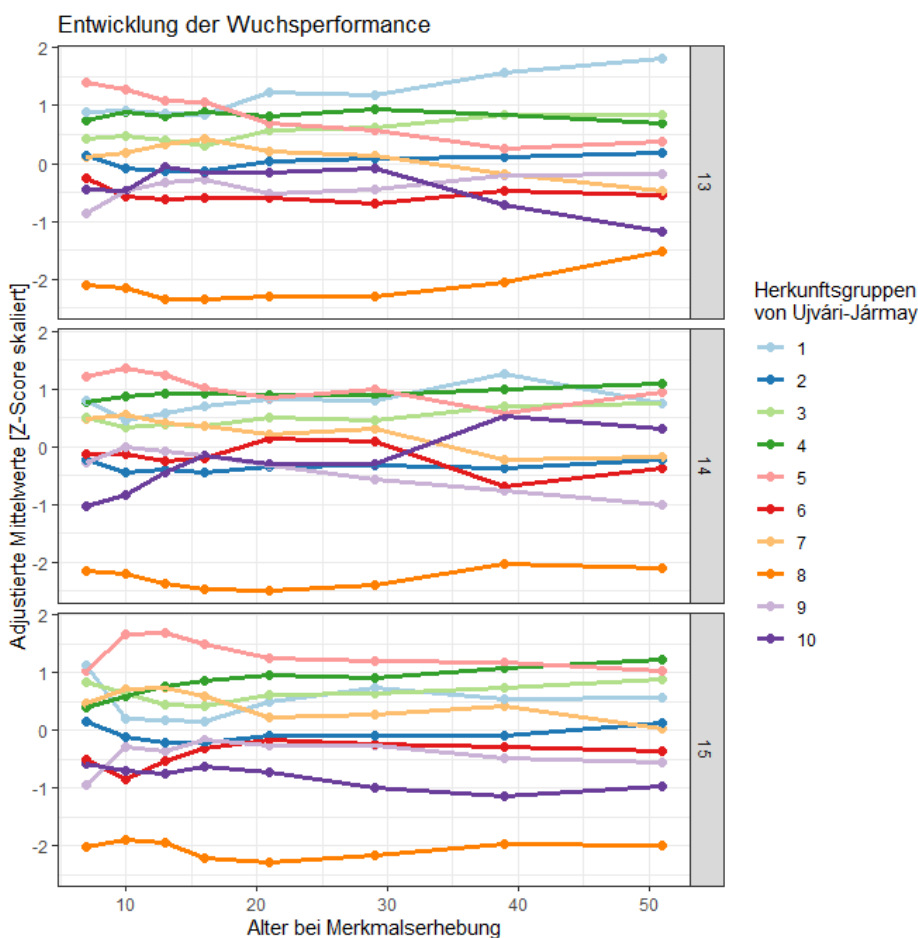


Abbildung 4: Entwicklung der adjustierten Mittelwerte je Herkunftsgruppe für als Z-Score skaliert über acht Zeitpunkte zwischen 7 und 51 Jahren, d.h. 4 x Höhe und 4 x BHD für die Flächen von Kohorte 6.

Die Korrelation zwischen den adjustierten Mittelwerten der je vier Erhebungen von Höhe und BHD einzelner Herkünfte, in diesem Fall nicht der 10 Gruppen nach (UJVÁRI-JÁRMAY et al. 2016), sondern für die 100 Herkünfte in Kohorte 6, ist bis zum Einsetzen forstlicher Eingriffe auf allen drei Flächen mit einem Korrelationskoeffizienten von $> 0,85$ zwischen der Höhe im Alter von 10 Jahren und dem BHD im Alter von

29 Jahren hoch (Tabelle 3a, b, c). Die Koeffizienten der dazwischen liegenden Merkmalspaare sind noch höher. Mit Einsetzen forstlicher Eingriffe nimmt die Korrelation etwas ab, liegt aber selbst bei der Höhe 16 im Vergleich zum BHD 51 noch bei $> 0,6$, bzw. BHD 21 zu BHD 51 bei $> 0,7$ (Tabelle 3). Darüber hinaus sind in Tabelle 3d Merkmalskorrelationen auf Fi44, einer bis zur letzten Messung komplett undurchforstet gebliebenen Fläche dargestellt. Die Beziehung zwischen den Merkmalen ist hier noch enger, selbst zwischen der letzten Messung des BHD und den vier Erhebungen der Höhe liegt der Koeffizient bei $0,75$.

Tabelle 3: Merkmalskorrelation auf Basis der Herkunftsmittel für die drei Versuchsflächen von Kohorte 6 (a, b, c), sowie eine Versuchsfläche aus Kohorte 7 (d), wobei letztere bis zum Alter 51 undurchforstet geblieben ist. Korrelationskoeffizienten nach Einsetzen der Durchforstung sind farbig hinterlegt. Auf Fläche Fi61 von EXP 14 wurden bereits vor der Messung im Alter 29 Rückegassen angelegt (b), wohingegen Fi49 und Fi71 derselben Kohorte bis zu diesem Zeitpunkt noch ohne Eingriff waren (a, c). Von Alter 7 bis 16 wurde die Höhe, danach der BHD gemessen.

(a) Fi49 – Kohorte 6, EXP 13										(b) Fi61 – Kohorte 6, EXP 14									
Alter	7	10	13	16	21	29	39	51		Alter	7	10	13	16	21	29	39	51	
7	1.00	0.91	0.86	0.85	0.85	0.84	0.59	0.61		7	1.00	0.90	0.89	0.89	0.89	0.87	0.74	0.67	
10		1.00	0.95	0.95	0.90	0.87	0.60	0.61		10		1.00	0.96	0.94	0.89	0.86	0.74	0.64	
13			1.00	0.98	0.93	0.89	0.62	0.62		13			1.00	0.98	0.93	0.91	0.79	0.69	
16				1.00	0.93	0.91	0.64	0.62		16				1.00	0.95	0.94	0.80	0.69	
21					1.00	0.98	0.78	0.73		21					1.00	0.96	0.84	0.74	
29						1.00	0.81	0.75		29						1.00	0.87	0.79	
39							1.00	0.88		39							1.00	0.86	
51								1.00		51								1.00	

(c) Fi71 – Kohorte 6, EXP 15										(d) Fi44 – Kohorte 7, EXP 13 (ohne forstliche Eingriffe)									
Alter	7	10	13	16	21	29	39	51		Alter	7	10	13	16	21	29	39	51	
7	1.00	0.79	0.70	0.69	0.71	0.73	0.71	0.60		7	1.00	0.91	0.88	0.85	0.86	0.84	0.85	0.76	
10		1.00	0.92	0.92	0.88	0.87	0.76	0.57		10		1.00	0.98	0.95	0.89	0.87	0.85	0.75	
13			1.00	0.96	0.89	0.87	0.76	0.60		13			1.00	0.98	0.90	0.89	0.87	0.76	
16				1.00	0.94	0.93	0.80	0.63		16				1.00	0.91	0.89	0.87	0.75	
21					1.00	0.98	0.85	0.69		21					1.00	0.98	0.95	0.83	
29						1.00	0.87	0.72		29						1.00	0.97	0.87	
39							1.00	0.85		39							1.00	0.92	
51								1.00		51								1.00	

Diskussion

Ein großer Verdienst unserer Vorgänger ist die Wiederbestockung großräumig entwaldeter Flächen. In diesem Zuge wurde die Fichte aufgrund ihrer positiven Eigenschaften der hohen Produktivität und Holzqualität, aber insbesondere auch weil zeitnah und einfach ausreichend Saatgut geerntet und Pflanzen in riesigen Mengen angezogen werden konnten, vielerorts ausgebracht (JANSEN et al. 2017). Dabei ist sie weit über ihr potenziell natürliches Verbreitungsgebiet hinaus vielfach auf Standorten außerhalb ihrer ökologischen Nische gepflanzt worden. Historisch bedingt sind die Bestände meist gleichaltrig und in

Reinkultur zu finden, was an den aktuell gravierenden Sturm- und Trockenheitsschäden sowie damit einhergehenden Käferkalamitäten zu spüren ist. Die Forstwirtschaft hat diese Problematik schon länger erkannt, der Waldumbau ist bereits in allen Waldbauprogrammen der Länder festgeschrieben und im Prozess der Umsetzung (z.B. AßMANN et al. 2016 für eine Evaluierung nach bereits 25 Jahren). Dies zeigt sich auch im Rückgang der Baumartenanteile der Fichte zwischen der zweiten und dritten Bundeswaldinventur. Sie verlor ca. 242.000 ha und damit etwa 8 % an Fläche (BMEL 2016, SCHMITZ et al., 2005). Hitze- und Trockenheitsrekorde der letzten Jahre haben die Aktivitäten des Waldumbaus allerdings mit ihren gravierenden Folgen überrollt und stellen die Forstwirtschaft aktuell vor große Herausforderungen (BMEL 2019, FNR 2019).

Bei ernsthafter Berücksichtigung der ökologischen Nische der Fichte, ist die Zahl der zukünftig für den Fichtenanbau noch geeigneten Standorte zunehmend eingeschränkt (KÖLLING et al. 2009; THURM et al. 2018). Unter den zu erwartenden Klimabedingungen verschiebt sich die für ihren Anbau geeignete Fläche zurück in Richtung des natürlichen Verbreitungsgebietes (LIEPE et al. *in prep*). Darüber hinaus bedarf es einer genauen Beurteilung potentieller Standorte hinsichtlich der zu erwartenden Wasserverfügbarkeit (FALK et al. 2008).

Waldbaulich steht außer Frage, dass die Fichte zukünftig nicht mehr in Reinkultur, sondern besser in Mischung mit anderen Baumarten stattfinden sollte. Dies trägt maßgeblich zur Bestandes-stabilisierung und Steigerung der Biodiversität, aber auch zur Produktivität bei, was nicht nur ökologisch, sondern auch monetär positive Auswirkungen hat (BIBER et al. 2013). Insbesondere auf Standorten ärmerer Nährstoffversorgung kann beispielsweise eine Mischung von Fichte und Buche in gleichen Anteilen zu einer Produktivitätssteigerung von bis zu +146 % führen (PRETZSCH et al. 2010).

Über die Baumartenmischung hinaus sollte die Wahl der geeigneten Provenienz bei der Bestandesbegründung Beachtung finden, dabei ist durchaus auch die Einbringung von nicht lokalen Herkünften eine Option, welche Stabilität (Tab. 1, geringe Mortalität) und eine hohe Wuchsleistung verspricht (Abb. 2 und 4). Die vorliegende Auswertung des IUFRO-Fichtenherkunftsversuches von 1964/68 nach Herkunftsgruppen zeigt, dass insbesondere Herkünfte aus Karpaten und Beskiden flächenübergreifend besonders positiv abschneiden. Dieselbe Beobachtung wurde auch von UJVÁRI-JÁRMAY et al. (2016) oder COLLIGNON et al. (2002) gemacht. Letztere haben durch die Kombination quantitativer Merkmale (Mortalität, Austrieb, Höhe, Durchmesser, Holzdichte) und molekulargenetisch bestimmter Variation geographische Muster der eiszeitlichen Rückwanderung bestätigt, die bereits SCHMIDT-VOGT (1977) als wahrscheinliche Muster betrachtet hat. Bei der Fichte geht man nicht von einem gemeinsamen Verbreitungsgebiet, sondern von drei unterschiedlichen Linien der eiszeitlichen Rückwanderung aus: der baltischen Domäne mit ihrem Refugium bei Moskau in Russland, der herzynisch-karpatischen Domäne mit Refugium am Fuß der Karpaten in Rumänien und der alpinen Domäne mit ihrem Refugium in den Dinarischen Alpen im ehemaligen Jugoslawien (SCHMIDT-VOGT 1977; TABERLET et al. 1998). Diese drei Domänen haben sich nach der Eiszeit getrennt voneinander entwickelt und weisen entsprechend unterschiedliche adaptive Merkmale auf. Die baltische Domäne ist auch auf Basis von Pollenfunden und molekulargenetisch klar differenzierbar, wohingegen alpine und herzynisch-karpatische Domäne in Teilen überlappen (RAPD, COLLIGNON et al. 2002; mtDNA, TOLLEFSRUD et al. 2008). Letztere haben sich im Laufe der Rückwanderung getroffen, und gemischt, wohingegen die baltische Domäne mit Ausnahme der rezenten anthropogenen Translokation klar von den anderen getrennt geblieben ist (DERING & LEWANDOWSKI 2009).

Sowohl die positiv abschneidenden Herkunftsgruppen aus Beskiden und Karpaten, als auch des Böhmer Waldes bis in den Harz sind mit großer Wahrscheinlichkeit der herzynisch-karpatischen Domäne zuzuordnen, welche sich von ihrem eiszeitlichen Refugium am Fuß der Karpaten in Rumänien von Osten nach Westen ausgebreitet hat (COLLIGNON et al. 2002; SCHMIDT-VOGT 1977; TOLLEFSRUD et al. 2008). Dies schlägt sich in den beobachteten Wuchsunterschieden und deren Korrelation mit geographischen und klimatischen Parametern nieder (LIEPE et al. *in prep*). Herkünfte aus Skandinavien und dem Baltikum eignen sich generell weniger für den Anbau im Westen Deutschlands. Insbesondere die nördlichsten Herkünfte (Gruppe 8) haben im Vergleich einen höheren Ausfall und mit Abstand die schlechteste

Leistung. Die südlichste Herkunftsgruppe 6, welche der alpinen Verbreitung zugeordnet wird, hat auf den deutschen Versuchsflächen ebenfalls schlecht abgeschnitten. Herkünfte aus Alpen und Voralpenraum inklusive Schwarzwald werden ebenfalls der dinarischen Domäne zugeordnet. In ihrer Gesamtheit ist diese Gruppe unterlegen (Abb. 2), allerdings wird in Abbildung 3 deutlich, dass innerhalb dieser Gruppe eine sehr große Streuung in der Wachstumsperformance vorliegt. Diese legt es nahe hier eine weitere Unterteilung vorzunehmen, beispielsweise in Anlehnung an SCHÜLER et al. (2013), welche sich allerdings nicht einfach gestaltet. Die Ursache dafür liegt in der topographischen Fragmentierung und in der hohen Intensität der historischen Verfrachtung von Saatgut. Eine Analyse historischer Quellen zur Rekonstruktion der Translokation unterschiedlicher Fichtenherkünfte im Rahmen mehrfacher Wiederbewaldungswellen durch JANSEN et al. (2017) zeigt die hohe Verfrachtung als auch Durchmischung von Herkünften unterschiedlicher Quellen. Insbesondere aus der alpinen und der herzynisch-karpatischen Domäne wurde Material in Deutschland, außerhalb der natürlichen Verbreitung der Fichte, zur Wiederaufforstung verwendet.

Offensichtlich hat die anthropogene Verfrachtung aber auch einen positiven Effekt. Herkunftsgruppe 1 umfasst den Westen und Norden Deutschlands, sowie den Nordwesten Polens, die darin enthaltenen Herkünfte sind entsprechend alle allochthon, d. h. nicht heimisch. Sie schneiden aber im Vergleich durchaus gut ab. Auch wenn in vielen Fällen nicht eindeutig geklärt werden kann, woher das Material dieser Bestände ursprünglich stammt (JANSEN et al. 2017), so war etwa die Hälfte der Ausgangsbestände innerhalb dieser Gruppe zum Zeitpunkt der Einsammlung phänotypisch als „anerkanntes“ Material ausgewiesen und somit positiv beurteilt worden. Darüber hinaus könnte bereits ein Anpassungsprozess an die örtlichen Bedingungen eingesetzt haben, der diese Herkünfte für den Anbau auf den deutschen Flächen der Versuchsserie, welche z. T. im ähnlichen klimatischen Raum liegen, prädisponiert hat.

Unabhängig von den aufgezeigten Schlussfolgerungen für die Herkunftswahl zeigt die vorliegende Analyse einen in der Herkunftsforschung immer wieder kontrovers diskutierten Aspekt auf: die Beziehung zwischen dem Wachstum in der Jugend und im höheren Alter, welche die Prüfdauer bedingt, nach der eine Aussage hinsichtlich der zu erwartenden Leistung zum Ende der Umtriebsdauer zulässt (ISIK et al. 2010). Im Idealfall ist die Korrelation zwischen der Performance zu unterschiedlichem Alter eng, was hier für die Fichte klar zu erkennen ist (Tab. 3). Anthropogene Eingriffe im Rahmen von Pflegeeingriffen und Durchforstung, sowie der Wechsel zwischen den Merkmalen Höhe und Durchmesser schwächen die Korrelation zwar geringfügig ab, was auch in den Sprüngen der Performance von Alter 29 zu Alter 39 in Abbildung 4 deutlich wird, allerdings lässt die bis zur letzten Datenerhebung vollständig undurchforstete Fläche Fi44 den Schluss zu, dass die Frühselektion bei der Fichte insgesamt zuverlässige Ergebnisse liefert. Der Korrelationskoeffizient von 0,75 zwischen jüngster Messung im Alter 7 und der letzten im Alter von 51 Jahren zeigt, dass eine Herkunftsselektion auf Basis des Jugendwachstums bei der Fichte bereits in diesem jungen Alter eine legitime Aussage auf die zu erwartende Performance im höheren Alter und damit voraussichtlich auch bis zum Ende der Umtriebszeit zulässt. Die Gegenüberstellung der Leistung nach Herkunftsgruppen über die verschiedenen Messungen hinweg zeigt außerdem, dass Gruppen, die im jungen Alter besser als das Versuchsmittel sind, bis ins hohe Alter im positiven Bereich bleiben.

Auf Basis dieser Auswertung lässt sich so noch keine Aussage treffen, inwieweit die positiv abschneidenden Herkunftsgruppen mit zunehmend trockeneren Bedingungen zurechtkommen. Allerdings haben die Herkünfte der am besten abschneidenden Gruppe 5 aus den Karpaten weniger Niederschlag im trockensten Monat des Jahres und damit eine intensivere Trockenperiode als die Herkünfte aus den Beskiden, dem Böhmer Wald oder dem Alpenraum. Die Trockenheitstoleranz unterschiedlicher Herkünfte wird aktuell im Projekt „Fichte-Trockenheit“ genau unter die Lupe genommen (LIESEBACH et al. 2018). Dafür wurden von über 500 Bäumen auf der hier genannten vollkommen undurchforsteten Versuchsfläche Fi44 Bohrkernsowie DNA-Proben genommen. Die genaue Untersuchung der Reaktion der Bäume auf Trockenstress soll dazu beitragen, im Genom potenzielle Marker zu identifizieren, welche an einer unterschiedlich stark ausgeprägten Trockenresistenz beteiligt sind.

Schlussfolgerung und Ausblick

Auf den deutschen Versuchsflächen des IUFRO-Fichtenherkunftsversuchs von 1964/68 haben sich insbesondere die Herkünfte der herzynisch-karpatischen Rückwanderungslinie aus den Beskiden und Karpaten als wuchsüberlegen gezeigt. Es wäre entsprechend bei zukünftigen Anbauten der Fichte im Sinne der Bestandesproduktivität durchaus sinnvoll eine Migration von Vermehrungsgut aus diesen Ursprungsgebieten zu unterstützen, wie sie im Endeffekt bereits in der Vergangenheit erfolgreich durchgeführt wurde. Darüber hinaus zeigen auch Populationen, die außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets (Gruppe 1, West- und Norddeutschland, sowie der Nordosten Polens) beerntet wurden ein gutes Wachstum. Es ist wahrscheinlich, dass diese Populationen von anthropogener Selektion profitiert haben, und darüber hinaus bereits innerhalb einer Generation einen Schritt in Richtung Anpassung an die klimatischen und standörtlichen Bedingungen in Westdeutschland getan haben. Nach Möglichkeit sollte dabei allerdings differenziert vorgegangen werden, indem vorwiegend solche Herkünfte verwendet werden, die sich in Vergleichsprüfungen besonders hervorheben.

Die enge Korrelation der Merkmale Höhe und Durchmesser zu unterschiedlichem Alter lässt darauf schließen, dass sich Beobachtungen aus dem Jugendalter bei der Fichte auf das spätere Alter übertragen lassen. Damit kann die differenzierte Auswahl auf Basis von Ergebnissen im Jugendalter gestützt werden.

Die Wuchsleistung aus dem Jugendalter geht aktuell gemeinsam mit den Ergebnissen aus 13 weiteren europäischen Experimenten in eine umfassende Auswertung mit ein mit dem Ziel eines merkmalsbasierten Verbreitungsmodells, welches das Wachstum mit dem Klima auf den unterschiedlichen Versuchsflächen und des Herkunftsortes in Bezug setzt (CHAKRABORTY et al., 2016, 2015; WANG et al., 2010). Das resultierende Modell dient der Definition zukünftig in Mitteleuropa für die Fichte noch geeigneter Klimabereiche und für eine differenzierte Empfehlung bezüglich der Herkunftswahl unter dem für die Zukunft prognostizierten Klima (LIEPE et al. *in prep*).

Danksagung

Unser Dank gilt zahlreichen Mitarbeitern am Thünen-Institut für Forstgenetik die an der Pflanzenanzucht, der Anlage der Versuchsflächen, ihrer langjährigen Betreuung und der Erhebung von Merkmalen beteiligt waren. Großer Dank gebührt darüber hinaus den Waldbesitzern für die Bereitstellung ihrer Waldflächen. Ohne Sie und Ihre Mitarbeit wären große Versuchsserien wie diese nicht zu realisieren.

Literatur

- ABMANN M, BÖCKEMANN T, FENNER S, HAUSKELLER H-M, KLEINSCHMIT W, MEYER P, OVERBECK M, PAMPE A, PETERIT A, SCHRÖDER M, SPELLMANN H, WEIGEL C, WOLLBORN P (2016) LÖWE - Langfristige ökologische Waldentwicklung. Aus dem Walde - Schriftenreihe Waldentwicklung in Niedersachsen 60.
- BIBER P, KNOKE T, PRETZSCH H (2013) Eine waldwachstumskundlich-ökonomische Simulationsstudie zu Effekten der Baumartenmischung Fichte-Buche Konzept und erste ertragskundliche Ergebnisse, in: Sektion Ertragskunde, Beiträge zur Jahrestagung 2013: 65–74.
- BMEL (2016) Ergebnisse der Bundeswaldinventur 2012. Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Referat 535, Berlin.
- BMEL (2019) Deutschlands Wald im Klimawandel. Eckpunkte und Maßnahmen. Diskussionspapier zum Nationalen Waldgipfel, 25.09.2019. Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Referat 513, Berlin.
- CHAKRABORTY D, WANG T, ANDRE K, KONNERT M, LEXER MJ, MATULLA C, SCHUELER S (2015) Selecting Populations for Non-Analogous Climate Conditions Using Universal Response Functions: The Case of Douglas-Fir in Central Europe. *PLoS One* 10, e0136357.
- CHAKRABORTY D, WANG T, ANDRE K, KONNERT M, LEXER MJ, MATULLA C, WEIBENBACHER L, SCHUELER S (2016) Adapting Douglas-fir forestry in Central Europe: evaluation, application, and uncertainty analysis of a genetically based model. *European Journal of Forest Research* 135, 919–936. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0984-5>

- COLLIGNON A-M, VAN DE SYPE H, FAVRE J-M (2002). Geographical variation in random amplified polymorphic DNA and quantitative traits in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 266–282.
- DERING M, LEWANDOWSKI A (2009) Finding the meeting zone: Where have the northern and southern ranges of Norway spruce overlapped. *Forest Ecology and Management* 259: 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.018>
- FALK W, DIETZ E, GRÜNERT S, SCHULTZE B, KÖLLING C (2008) Wo hat die Fichte genügend Wasser? *LWF aktuell* 66: 21–25.
- FNR (2019) Daten, Fakten & Hintergrundinformationen zur aktuellen Waldsituation. Nationaler Waldgipfel, 25.09.2019 in Berlin. Fachagentur für Nachwachsende Rohstoffe e. V., Gülzow-Prüzen.
- ISIK K, KLEINSCHMIT J, STEINER W (2010) Age-age correlations and early selection for height in a clonal genetic test of Norway spruce. *Forest Science* 56: 212–221. <https://doi.org/10.1093/forestscience/56.2.212>
- JANSEN S, KONRAD H, GEBUREK T (2017) The extent of historic translocation of Norway spruce forest reproductive material in Europe. *Annals of Forest Research* 74: 1–17. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0644-z>
- KÖLLING C, KNOKE T, SCHALL P, AMMER C (2009) Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. *Forstarchiv* 80: 42–54.
- KRUTZSCH P (1974) The IUFRO 1964-68 Provenance Test with Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Silvae Genetica* 23: 58–62.
- LIESEBACH H, HARTMANN M, LIESEBACH M, BOLTE A (2018) Genetisch verankerte Reaktion der Fichten auf Trockenstress? *AFZ - Der Wald* 9: 13–15.
- LIESEBACH M, RAU H-M, KÖNIG AO (2010) Fichtenherkunftsversuch von 1962 und IUFRO-Fichtenherkunftsversuch von 1972. Ergebnisse von mehr als 30-jähriger Beobachtung in Deutschland. Universitätsverlag Göttingen. Beiträge aus der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt Band 5, Göttingen, 467 p.
- MATYAS C (1994) Modeling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiology* 14, 797–804.
- POLLEY H, KROIHER F, RIEDEL T, SEINTSCH B, SCHMIDT U (2015) Buche und Fichte – beliebt und begehrt. *Johann Heinrich von Thünen-Institut, Braunschweig. Thünen à la carte* 3, 6 p. DOI:10.3220/CA1444828309000
- PRETZSCH H, BLOCK J, DIELER J, DONG PH, KOHNLE U, NAGEL J, SPELLMANN H, ZINGG A (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science* 67. <https://doi.org/10.1051/forest/2010037>
- SCHMIDT-VOGT H (1977) Die Fichte. Band 1: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften. Verlag Paul Parey, Hamburg & Berlin.
- Schmitz F, Polley H, Schwitzgebel F (2005) Die zweite Bundeswaldinventur–BW12: Der Inventurbericht. Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (BMELV), Bonn.
- SCHUELER S, KAPPELLER S, KONRAD H, GEBUREK T, MENGL M, BOZZANO M, KOSKELA J, LEFÈVRE F, HUBERT J, KRAIGHIER H, LONGAUER R, OLRİK DC (2013) Adaptive genetic diversity of trees for forest conservation in a future climate: A case study on Norway spruce in Austria. *Biodiversity and Conservation* 22, 1151–1166. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0313-3>
- TABERLET P, FUMAGALLI L, WUST-SAUCY AG, COSSON JF (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7, 453–464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- THURM EA, HERNANDEZ L, BALTENSWEILER A, AYAN S, RASZTOVITS E, BIELAK K, ZLATANOV TM, HLADNIK D, BALIC B, FREUDENSCHUSS A, BÜCHSENMEISTER R, FALK W (2018) Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest* 430, 485–497. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.028>
- TOLLEFSRUD MM, KISSLING R, GUGERLI F, JOHNSEN Ø, SKRØPPA T, CHEDDADI R, VAN DER KNAAP WO, LATAŁOWA M, TERHÜRNEBERSON R, LITT T, GEBUREK T, BROCHMANN C, SPERISEN C (2008) Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: Combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Molecular Ecology* 17, 4134–4150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03893.x>
- UJVÁRI-JÁRMAY É, NAGY L, MÁTYÁS C (2016) The IUFRO 1964/68 inventory provenance trial of Norway spruce in Nyírjes, Hungary - Results and conclusions of five decades. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 12. <https://doi.org/10.1515/aslh-2016-0001>
- WANG T, O'NEILL GA, AITKEN SN (2010) Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications* 20, 153–163. <https://doi.org/10.1890/08-2257.1>

Autoren

KATHARINA J. LIEPE, Dr. MIRKO LIESEBACH

Thünen-Institut für Forstgenetik, Sieker Landstraße 2, 22927 Großhansdorf
katharina.liepe@thuenen.de

HANNAH SUSANNE MITTELBERG

Georg-August-Universität Göttingen, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Büsgenweg 5,
37077 Göttingen



THÜNEN

Thünen Report 76

Herausgeber/Redaktionsanschrift

Johann Heinrich von Thünen-Institut

Bundesallee 50

38116 Braunschweig

Germany

www.thuenen.de

ISBN 978-3-86576-209-2

