

**Autochthone Weißtannenvorkommen in den Schluchten  
Fränkischer Keupergebiete. Diskussionsbeitrag zu deren  
genetischer Struktur, Artenausstattung, waldbaulicher  
Behandlung und Kartierung in Natura 2000**

*Autochthone beech forests in gorges of Franconian keuper. Genetic structure, species inventory, silvicultural development and mapping in Natura 2000*

Martin FEULNER & Monika KONNERT

**Abstract**

*The landscape of the Franconian keuper is rich of gorges with a cool and wet microclimate. *Abies alba* is a regular component in the gorge forests, being associated with montane plant species. Vegetation relevés using the method of Braun-Blanquet show the floristic relationship with an *Abies alba*-rich *Galio-Fagetum* and the *Vaccinio-Abietetum*. Genetic analyses using Isoenzyme markers indicate the autochthony of *Abies alba*. The genetic structure in the two different study regions is discussed with respect to the clinal variation of silver fir in Bavaria.*

*The difficulty is discussed to include the investigated fir communities to protected plant communities in the sense the European Natura 2000 program, mainly because of their high proportion of spruce (*Picea abies*) in the canopy.*

**Keywords:** *Abies alba*, genetic structure, autochthony, Northern Bavaria, Natura 2000

**Zusammenfassung**

Im Fränkischen Keuper gibt es in 2 etwa 100 km voneinander entfernt gelegenen Gebieten, dem Spalter Hügelland und dem Obermain-Hügelland, reizvolle Bachschluchten, in denen man reiche Tannenvorkommen vorfindet, die im Falle der obermainischen Rhätschluchten viele montane Arten auf-

weisen, und im Falle der mittelfränkischen Bachklingen buchenwaldähnliche Mischwälder bilden. Die von WALENTOWSKI et al. (2004) beschriebene hohe Artendiversität und der damit verbundene Wert von Tannenwaldgesellschaften zeichnet auch die untersuchten Bestände aus.

Es werden die Ergebnisse von Isoenzymanalysen präsentiert, aufgrund derer die Tannenvorkommen als autochthon eingestuft werden können. Die genetische Struktur der Tannenpopulationen wird im Vergleich der beiden Gebiete dargestellt. Vegetationskundlich sind die Bestände schwer einzuordnen, da Arten aus den Nadelwäldern, den Buchenwäldern sowie den Erlen-Ulmen-Auwäldern miteinander vergesellschaftet sind. Als potentiell natürliche Vegetation ist ein tannenreiches Galio-Fagetum oder Luzulo-Fagetum (Spalt) bzw. ein Vaccinio-Abietetum (Obermain) anzunehmen.

Im Untersuchungsgebiet sind eine Reihe von Keuperschluchten als Natura 2000 Gebiete ausgewiesen. Es wird auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die der aktuell hohe Fichtenreichtum für die Natura 2000-Lebensraumtypenkartierung der Bestände bedeutet, sowie für einen Schutz und Erhalt der Bestände plädiert.

**Stichwörter:** *Abies alba*, genetische Struktur, Autochthonie, Nordbayern, Natura 2000

## 1. Einleitung

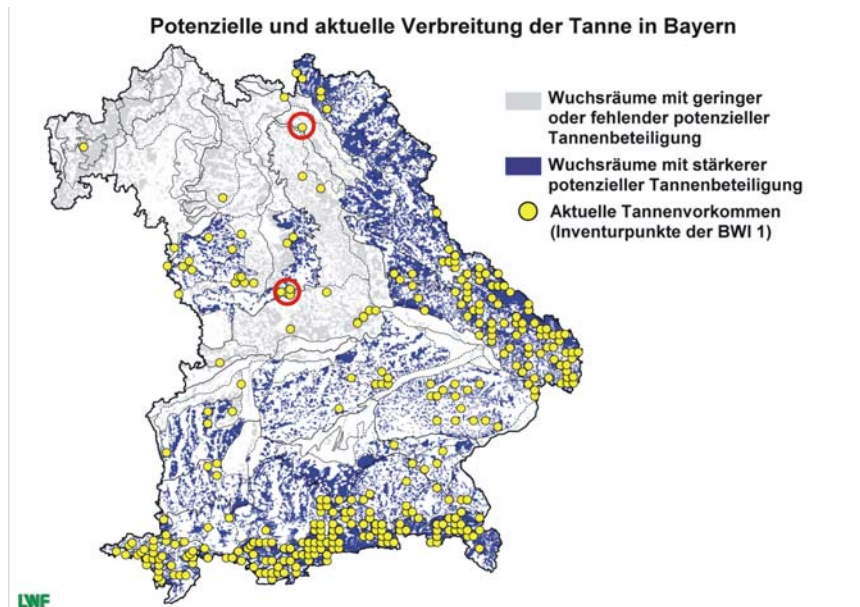
Die Weißtanne (*Abies alba* L.) kommt in Bayern vor allem in den montanen Höhenstufen der Alpen und der höheren Mittelgebirge vor und ist bzw. war dort Hauptbaumart der Mischwälder. In den Hügelländern unterhalb einer Höhe von 500 m über NN kann die Tanne jedoch ebenfalls verschiedene Waldgesellschaften als Nebenbaumart begleiten oder sogar sehr lokal als Hauptbaumart auftreten.

Bei Tannenvorkommen in den Hügelländern, in denen von Natur aus die Buche dominiert (vgl. WALENTOWSKI et al. 2004), handelt es sich meist um Sonderstandorte. Insbesondere wechselfeuchte oder schattig-luftfeuchte Standorte werden von Tannen bevorzugt eingenommen (vgl. ELLENBERG 1996, WALENTOWSKI et al. 2004). Dies gilt auch für die Tannenvorkommen des Spalter Hügellandes in Mittelfranken und des nördlichen Obermainhügellandes westlich Bayreuth im Regierungs-Bezirk Oberfranken. Gemeinsam ist den beiden Gebieten das Vorkommen von tief in den Keuper eingeschnittenen Bachschluchten wie dem Schnittlinger Loch oder dem Teufelsgraben, die überregional reizvolle Ausflugsziele darstellen. Diese Schluchten sind Refugien für montane Pflanzenarten, und sie besitzen eine hohe Artendiversität. Bemerkenswert sind die ausgedehnten

Tannenvorkommen, die in dieser Dichte und floristischen Ausstattung außerhalb der Schluchten in diesen Naturräumen fehlen (vgl. KÖLLING & BORCHERT 2004, FEULNER 2003).

Für Mittelfranken haben genetische Untersuchungen gezeigt, dass in den untersuchten Schluchten autochthone Reliktvorkommen der Tanne auftreten, deren genetische Struktur teilweise stark durch Drifteffekte (zufallsmäßige Veränderung der genetischen Zusammensetzung) infolge eines starken Rückgangs des Populationsumfangs beeinflusst ist. Daneben gibt es auch Vorkommen, die mit Sicherheit nicht autochthon sind (KONNERT unveröffentlicht, KONNERT & HUSSENDÖRFER 2004).

Für das Obermaingebiet lagen bislang keine Untersuchungen zur genetischen Variation der Tanne vor. Deshalb wurden im Rahmen dieser Arbeit zwei typische „Schluchtpopulationen“ untersucht. Die Autochthonie der Tanne und das Ausmaß an genetischer Diversität der Tannenpopulationen ist nicht nur bedeutsam für die waldbauliche Behandlung sowie für naturschutzfachliche Aspekte, sondern auch ganz besonders aktuell bezüglich der Natura 2000-Lebensraumtypenkartierung, die gegenwärtig im Gange ist. Aufgrund der geologischen Gemeinsamkeiten werden die Tannenbestände beider fränkischer Keupergebiete exemplarisch als Vertreter im Hügelland in einer Zusammenschau behandelt.



**Abb. 1:** Lage der Untersuchungsgebiete (rot umrandet) und Verbreitung der Weißtanne in Bayern nach der Bundeswaldinventur I 1986-1990 (aus KÖLLING et al. 2004).

## 2. Methode

### 2.1 Vegetationserfassung

Um die Vegetation der Schluchten zu erfassen, wurden Vegetationsaufnahmen nach BRAUN-BLANQUET (1964) angefertigt. Die Aufnahme­flächen wurden nach Homogenität des Vegetationsaufbaues ausgewählt. Die Aufnahme­fläche betrug 225 m<sup>2</sup>. Es wurde zur Deckung die erweiterte Braun-Blanquet-Skala verwendet (r = 1 Individuum; + = <1% Deckung, 2 - 5 Individuen; 1 = <5 % Deckung, <50 Individuen; M = 2m = <5 % Deckung, >50 Individuen; A = 2a = 5 - 12,5 % Deckung; B = 2b = 12,6 - 25 % Deckung; 3 = 26 - 50 % Deckung; 4 = 50 - 75 % Deckung; 5 = 75 - 100 % Deckung; Tab. 1; vgl. DIERSCHKE 1994). Gehölze wurden in Schichten aufgenommen (B1 = 12-15 m; B2 = 8-12 m; S = 80 cm-7 m; K = <80 cm). Die Arten sind nach OBERDORFER (1992) benannt. Die pflanzensoziologische Zuordnung erfolgt ebenfalls nach OBERDORFER (1992).

### 2.2 Genetische Untersuchungen

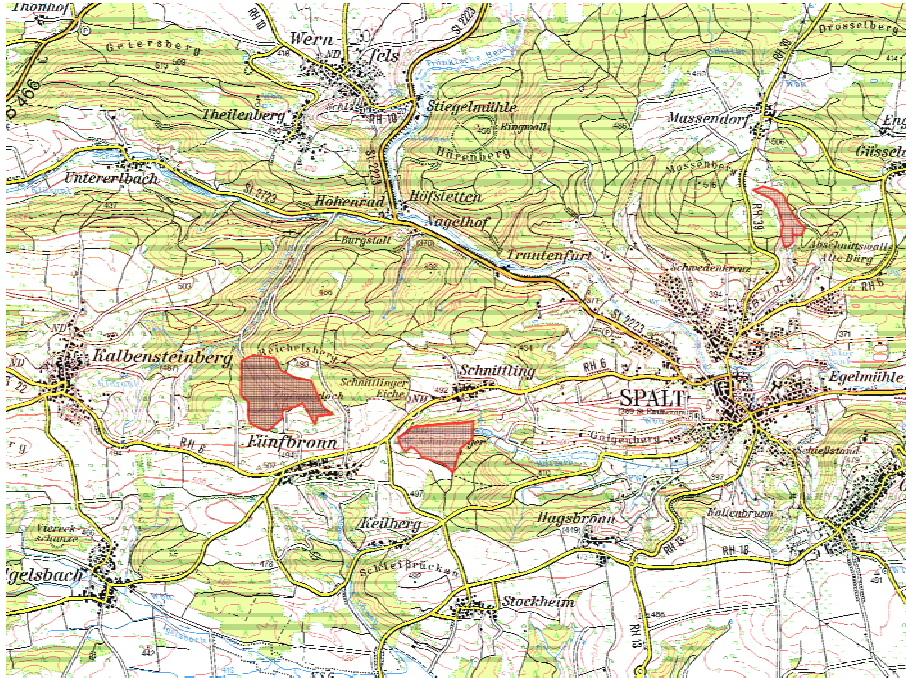
Zur Klärung der Autochthoniefrage der Tanne in den Rhätschluchten des Obermain-Hügellandes wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit die Tannenvorkommen in den ca. 300 m voneinander entfernt liegenden Schluchten „Teufelsloch“ und „Aftergraben“ auf ihre genetische Struktur hin untersucht. Mittels Isoenzymanalysen wurden die genetischen Strukturen an 16 Enzym-Genorten für jeweils 50 Individuen (Naturverjüngung) bestimmt und daraus die genetische Diversität der Populationen berechnet. Gleichzeitig wurde der beobachtete Heterozygotiegrad (Anteil heterozygoter oder gemischterbigiger Individuen unter den untersuchten) bestimmt und der F-Wert berechnet. Letzterer gibt an, ob und wie der beobachtete Anteil heterozygoter Individuen von dem unter natürlichen Gleichgewichtsbedingungen erwarteten abweicht. F ist gleich Null, wenn beobachteter und erwarteter Heterozygotiegrad gleich sind. Bei positiven F-Werten ist in der Population ein Defizit an heterozygoten Individuen bzw. ein Überschuss an Homozygoten. Bei negativen F-Werten sind in der Population mehr Heterozygote als unter Gleichgewichtsbedingungen erwartet (z.B. HATTEMER et al. 1993).

### 2.3 Die Untersuchungsgebiete (UG)

Das Spalter Hügelland ist etwa 30 km südöstlich von Nürnberg gelegen und bildet einen an Schluchten reichen Naturraum um die Ortschaft Spalt (TK 25 6831) (Abb. 1 und 2). Hierzu gehören die Massendorfer Schlucht, das Zigeunerloch sowie das Schnittlinger Loch. Alle liegen in einer Meereshöhe zwischen und 400 m und 420 m. Geologisch dominiert hier der obere Burg-

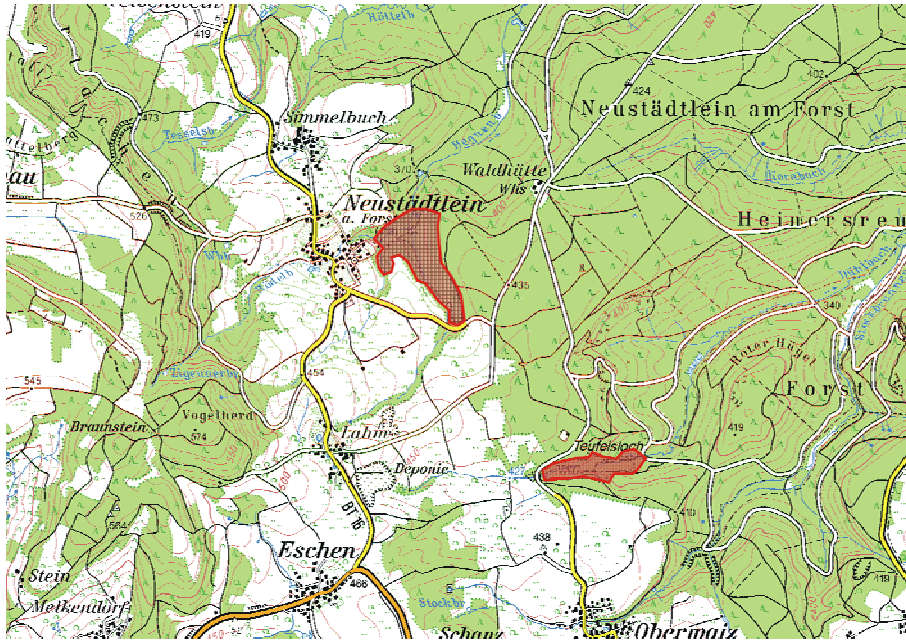
sandstein, in den zahlreiche Bäche eine Reihe von tief eingeschnittenen Schluchten gegraben haben, deren Grund von wasserstauenden Schichten des Feuerletten gebildet werden.

Hiervon etwa 100 km im Nordosten gelegen gibt es auch im Obermain-Hügelland an der Grenze zur Frankenalb Schluchten zwischen 380 m und 410 m über NN (TK 25 6034; etwa 15 km westlich von Bayreuth) (Abb. 1 und Abb. 3). In Entsprechung zum Spalter Hügelland bildet der Feuerletten die Sohle der Schluchten, die Flanken werden von Rhätsandstein aufgebaut.



**Abb. 2:** Spalter Hügelland, TK 25, Blatt 6831: Massendorfer Schlucht, Schnittlinger Loch und Zigeunerloch.

Wiedergabe der Kartengrundlage mit freundlicher Genehmigung des Bayerischen Landesamtes für Vermessung und Geoinformation; ©TK 25 Blatt 6831; Landesamt für Vermessung und Geoinformation; 2007.



**Abb. 3:** Obermain-Hügelland, TK 25, Blatt 6034/3,4: Rhätschluchten Aftergraben und Teufelsloch.

Wiedergabe der Kartengrundlage mit freundlicher Genehmigung des Bayerischen Landesamtes für Vermessung und Geoinformation; ©TK 25 Blatt 6034; Landesamt für Vermessung und Geoinformation; 2007.

## 2.4 Standort

Im Keuper bilden wasserstauende Schichten des Feuerletten sowie tonige Zwischenschichten des Burg- bzw. Rhätsandsteins wechselfeuchte Standorte aus, welche die Vitalität der Buche reduzieren, für die Tanne aber vorteilhaft sind. Zudem herrscht in engen Schluchten ein kühleres und feuchteres Klima. Es kommt häufiger zu Kaltluftabflüssen oder zur Ausbildung von Kaltluftseen, der Schnee bleibt länger liegen (vgl. FEULNER 2004). Das abweichende Mikroklima belegen auch eine Reihe von Pflanzenarten, die sonst eher montan vorkommen, z.B. in den höheren Lagen des Fichtelgebirges.

## 2.5 Flora der Rhätsandsteinschluchten

Schon im 19. Jahrhundert waren die Schluchten des Obermainhügellandes, die reich an seltenen Moosen sind, Gegenstand für die Kryptogamen-

forschung von WALTHER & MOLENDO (1886). Durch HERTEL (1974) konnten allein im Aftergraben 77 Moosarten nachgewiesen werden. Unter dieser außerordentlichen Artenfülle sind sehr viele montane sowie Rote Liste-Arten (*Amphidium mougeotii*, *Hylocomium brevirostre*, *Schistidium rivulare*).

VOLLRATH (1955/57) weist in seiner Flora des Fichtelgebirges und angrenzender Gebiete für die Rhätschluchten viele montane Arten aus, so *Alnus incana*, *Blechnum spicant*, *Circaea alpina*, *Huperzia selago*, *Prenanthes purpurea* und als „bemerkenswertes Sondergut, den Schluchten am westlichen Jurarand fehlend“, *Aruncus dioicus*, *Lonicera nigra* und *Ribes alpinum*. Des weiteren kommen als bemerkenswerte Arten die Alpen-Heckenrose (*Rosa pendulina*), Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* im Teufelsloch und Aftergraben (vgl. HORN & ELSNER 1998, FEULNER unver.), sowie die Tannenmistel (*Viscum abietis*) vor.

Im Spalter Hügelland fehlen montane Arten, die Schluchten sind sehr farnreich. Früher war die Tanne in Mittelfranken weitaus häufiger (HORNDASCH 1993). Vor allem die starke Nutzung als Bauholz, aber auch waldbauliche Eingriffe und die hohe Wilddichte führten zu dem starken Tannenrückgang (z.B. WALDHERR 1996).

### 3. Ergebnisse

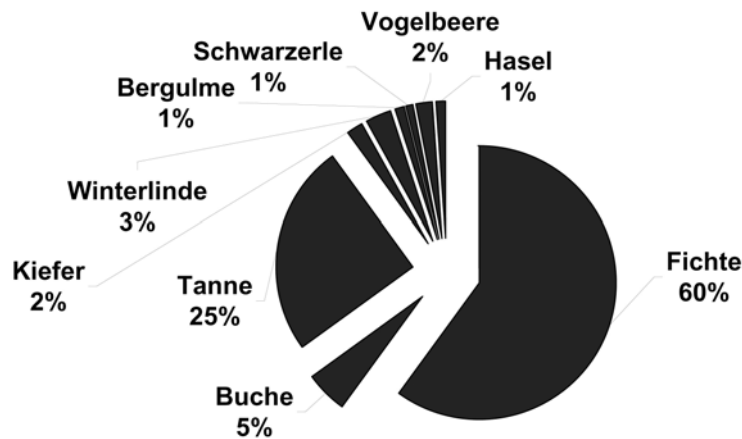
#### 3.1 Aktuelle und potenziell natürliche Vegetation

Aufgrund der besonderen edaphischen sowie klimatischen Gegebenheiten sind in den Schluchten eigenartige Waldgesellschaften mit Beteiligung der Tanne ausgebildet.

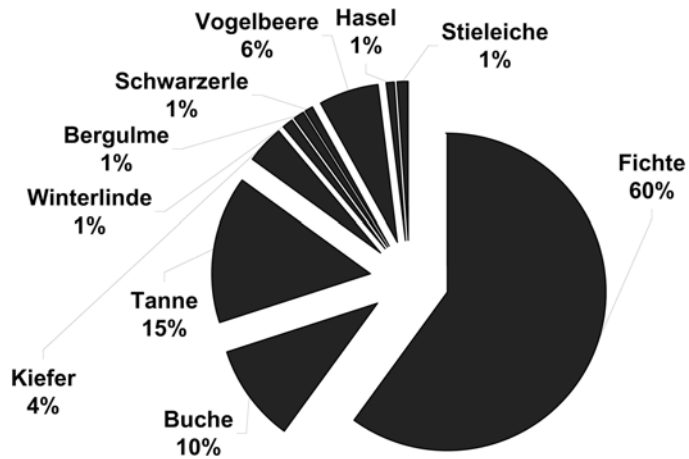
Als potentiell natürliche Vegetation kann man für die Schluchten ein montan geprägtes tannenreiches *Galio-Fagetum* (Spalt) oder ein *Vaccinio-Abietetum* (Obermain) annehmen. Trotz der Vorkommen einiger Edellaubbäume handelt es sich potenziell-natürlich nicht um Schluchtwaldgesellschaften (*Tilio-Acerion*).

Aktuell wird die Baumschicht von der Fichte dominiert, gefolgt von Tanne, Buche, Erle, Esche, Winterlinde und Bergulme (vgl. Tab. 1; Abb. 3, 4). An dieser Baumartenverteilung wird eine floristische Mischsituation deutlich, indem sich Laub- und Nadelwaldarten mit Arten feuchter Bachauen treffen. Auffällig ist das fast völlige Fehlen von Bergahorn, der nicht von Natur aus zur Ausstattung der Baumschicht gehört.

### Baumartenverteilung im Hauptbestand des Galio-Fagetum



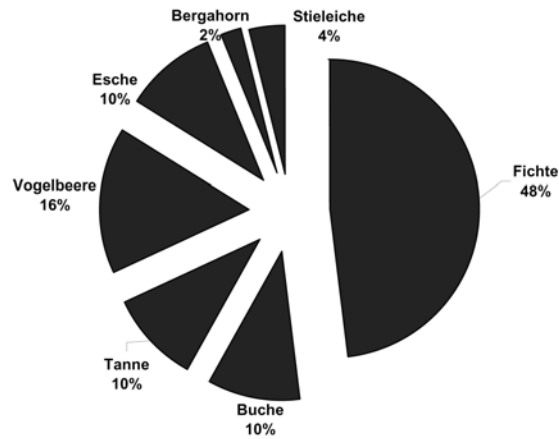
### Baumartenverteilung im Hauptbestand des Vaccinio-Abietetum



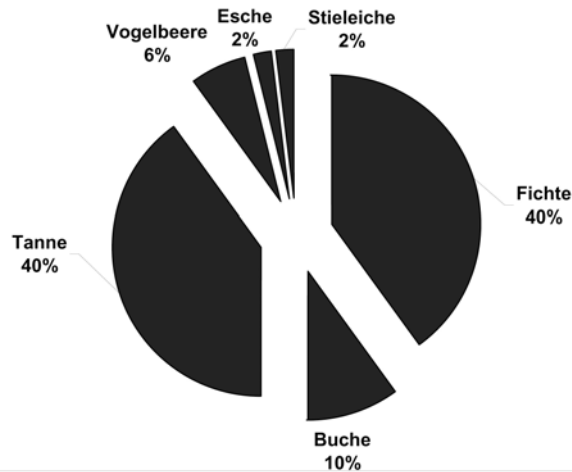
**Abb. 3:** Baumartenverteilung im Waldmeister-Buchenwald und Preiselbeer-Tannenwald in 5 Tannenbeständen (Massendorfer Schlucht, Schnittlinger Loch, Aftergraben, Teufelsloch) im Spalter- und Obermain-Hügelland



### Baumartenverteilung in der Vorausverjüngung (60% der Fläche) im Galio-Fagetum



### Baumartenverteilung in der Verjüngung (90% der Fläche) im Vaccinio-Abietetum



**Abb. 4:** Prozentuale Baumartenverteilung in der Verjüngung des Waldmeister-Buchenwald (G a l i o - F a g e t u m) und Preiselbeer-Tannenwald (V a c c i n i o - A b i e t e t u m) in 5 Tannenbeständen (Massendorfer Schlucht, Schnittlinger Loch, Aftergraben, Teufelsloch) im Spalter- und Obermain-Hügelland.

Entsprechendes gilt für die Krautschicht. Neben typischen Buchenwaldarten wie Waldmeister (*Galium odoratum*), Nickendes Perlgras (*Melica nutans*), Waldschwingel (*Festuca altissima*) sind Nadelwaldarten wie *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium annotinum*, *Bazzania trilobata*, *Pleurozium schreberi* sowie Arten des A l n o - U l m i o n-Verbandes vertreten.

Die floristische Misch- und Übergangssituation macht die pflanzensoziologische Einordnung der Bestände nicht einfach und man wird der Mannigfaltigkeit und der Zwischenstellung der Gesellschaften nicht immer gerecht. Trotzdem ist die formale Einordnung für naturschutzfachliche Fragen wichtig, insbesondere für die Einstufung im Sinne von Natura 2000-Gebieten.

Die Waldbestände des Spalter Hügellandes können trotz der forstlich bedingten Fichtendominanz pflanzensoziologisch als farnreiches Galio-Fagetum angesprochen werden (Tab. 1/Aufnahmen 1-3). Auch in den Obermain-Schluchten kann stellenweise ein montanes Galio-Fagetum (= „Festuco altissimae-Fagetum“) angetroffen werden, wie es etwa auch im nahegelegenen Frankenwald vorkommt (vgl. OBERDORFER 1992; Tab.1/4, 5). Durch Arten wie die Schwarze Heckenkirsche (*Lonicera nigra*) oder *Rosa pendulina* sind darüber hinaus Anklänge an die montanen Abieteten vorhanden.

Nadelwaldgesellschaften (*Vaccinio-Piceetea*) können in den Rhätsandsteinschluchten des Obermainhügellandes ausgeschieden werden. Im Naturschutzgebiet Teufelsloch kommt der Beerstrauch-Tannen-Fichtenwald (*Vaccinio-Abietetum*) vor (Tab. 1/6-10). Hier fallen die Buchenwaldarten aus, typische Nadelwaldarten wie *Lycopodium annotinum* und *Vaccinium myrtillus* bilden die Bodenvegetation der fichtenreichen Bestände.

### 3.2 Autochthonie (Ursprünglichkeit) und genetische Variation der Tannenvorkommen im Obermaingebiet

Um die Autochthonie und die genetische Variation der Tannenvorkommen im Obermainhügelland zu klären (die Tannenvorkommen aus Mittelfranken sind bereits bearbeitet, KONNERT unpubl.), wurden 16 Enzymgenorte untersucht. Fünf Enzymgenorte (GOT-A, 6-PGDH-B, PGI-A, PGI-B und PGM-B) zeigten keine Variation. Die Verteilung der Genvarianten in den Populationen (Allelstrukturen) für die 11 variablen Genorte sind in Tabelle A eingetragen. Nur am Genort LAP-A sind die genetischen Strukturen der beiden Vorkommen statistisch signifikant (95 % Niveau) unterschiedlich.

Für die Allele LAP-A3, LAP-A5, GOT-C3, IDH-B3 und IDH-B4 werden auch Vergleichswerte aus anderen Regionen Bayerns angegeben. Diese Allele zeigen klinale Variationen und sind für die Klärung der Autochthoniefrage wichtig. Der Allelverteilung nach sind die Obermainischen Vorkommen zwi-

schen den Vorkommen in Nordostbayern (Frankenwald-Fichtelgebirge) und den Vorkommen aus Mittelfranken einzuordnen.

**Tab. 1:** Allelhäufigkeiten (in Prozent) für die Tannenvorkommen "Aftergraben" und "Teufelsloch". Zum Vergleich sind für einige Allele die mittleren Werte aus drei Regionen Bayerns angegeben (KONNERT 1996, ASP Teisendorf; interne Gutachten unveröffentlicht).

Genort	Allel	Aftergraben	Teufelsloch	Nordostbayern (Mittel)	Mittelfranken (Mittel)	Alpen (Mittel)
FEST-B	B1	74,5	72,6			
	B2	25,6	27,4			
LAP-A	A3	81,3	97,0	5,0	80,0	35,0
	A5	18,7	3,0	95,0	20,0	65,0
LAP-B	B1	20,0	13,0			
	B2	37,0	35,0			
	B3	28,0	31,0			
	B4	15,0	21,0			
GOT-B	B2	98,0	98,0			
	B3	2,0	2,0			
GOT-C	C1	5,9	85,0			
	C2	85,3	12,0			
	C3	8,8	3,0	9,0	20,0	25,0
MNR-B	B2	2,0	3,0			
	B3	98,0	97,0			
IDH-A	A1	8,0	11,0			
	A3	75,0	74,0			
	A4	17,0	15,0			
IDH-B	B3	20,2	16,7	10,0	20,0	50,0
	B4	79,8	83,3	90,0	80,0	50,0
6PGDH-A	A2	46,0	36,0			
	A3	54,0	64,0			
PGM-A	A2	97,0	99,0			
	A3	3,0	1,0			
MDH-A	A1	98,0	95,0			
	A2	2,0	5,0			

Das Vorkommen „Aftergraben“ hat eine ca. 1,5 mal höhere Diversität als das Vorkommen „Teufelsloch“ (vgl. Tab. B). Auch der Anteil heterozygoter Individuen ist bei diesem Vorkommen mit 16 % etwas höher. Beide Vorkommen weisen einen Überschuss an Homozygoten auf. Dieser ist ebenfalls etwas höher im Vorkommen Teufelsloch.

Die genetische Diversität beider Tannenvorkommen ist etwas geringer als die der übrigen Vorkommen aus dem Spalter Hügelland und aus Mittelfranken allgemein. Sie ist aber etwas höher als die der geographisch sehr nahen Vorkommen im Frankenwald und Fichtelgebirge. Unter den bayerischen Tannenvorkommen haben letztere die geringste Diversität (KONNERT & HUSSENDÖRFER 2004). Der genetische Abstand zwischen den beiden Vorkommen beträgt 3 % und ist als gering einzustufen.

**Tab. 2:** Genetische Diversität, Heterozygotie und F-Werte in den beiden Tannenvorkommen. Zum Vergleich sind auch mittlere Werte aus drei anderen Regionen Bayerns eingetragen.

Untersuchtes Vorkommen	Region (mittlerer Wert)	Diversität $v_{gam}$	Heterozygotiegrad beobachtet (%)	F-Index
Aftergraben		70,0	16,3	10,3
Teufelsloch		47,0	13,2	13,1
	Nordostbayern	35,0	13,0	
	Mittelfranken	85,0	15,0	
	Alpen	120,0	24,0	

#### 4. Diskussion

Aufgrund ihrer Unzugänglichkeit sind die engen Schluchten im Spalter Hügelland und Obermainland für eine reguläre Forstwirtschaft wenig geeignet und beherbergen eine totholzreiche Artengemeinschaft, in der auch die Tanne vorkommt. Für diese Baumart gibt es inzwischen detaillierte Kenntnisse zur genetischen Variation im gesamten Verbreitungsgebiet (siehe z.B. BERGMANN 1990, BREITENBACH-DORFER et al. 1992, KONNERT 1992, Giannini et al. 1994, HUSSENDÖRFER 1997, FADY et al. 1999, LONGAUER et al. 2003, GÖMÖRY et al. 2004), die bei der Klärung der Autochthoniefrage herangezogen werden können. Diese Untersuchungen zeigen einige genetische Besonderheiten der Weißtanne, wie arealspezifische Genvarianten und klinale Veränderungen der Häufigkeiten bestimmter Genvarianten und damit der genetischen Diversität mit der geographischen Länge und/oder Breite (z.B. BREITENBACH-DORFER et al. 1992, KONNERT & BERGMANN 1995, HUSSENDÖRFER & KONNERT 2004). Als ursächlich dafür werden die Rückwanderungsgeschichte nach der letzten Eiszeit (die Tanne überlebte nur in

einigen inselartigen Refugien in Südeuropa und ist von dort auf mehreren Wegen nach Mitteleuropa zurückgewandert (z.B. KONNERT & BERGMANN 1995, LIEPELT et al. 2006), die waldbauliche Behandlung und die Anpassung an lokale Umweltbedingungen (z.B. KONNERT et al. 2003) gesehen.

In Bayern wurden bislang mehr als 50 Tannenpopulationen auf ihre genetische Variation hin untersucht (KONNERT 1993, 1996, 2003). Zu diesen gehören Bestände aus den Alpen und Ostbayerischen Mittelgebirgen, aber auch Vorkommen aus Regionen, in denen die Tanne nur selten zu finden ist, wie Mittelfranken oder das Tertiäre Hügelland.

Vier Tannen-Populationen aus dem Spalter Hügelland, allerdings nicht aus Schluchtlagen, wurden bislang am Bayerischen Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht in Teisendorf untersucht (KONNERT unveröffentlicht). Bei diesen fanden sich nur Genvarianten, die nach bisherigem Kenntnisstand für die Tanne in diesem Gebiet erwartet werden. Auch war die genetische Differenzierung zwischen den vier Vorkommen vergleichsweise gering. Deshalb wurde angenommen, dass diese Vorkommen mit großer Wahrscheinlichkeit autochthon, d.h. ursprünglich, sind. Die genetische Diversität war bei zwei Vorkommen relativ hoch, bei den anderen beiden aber so gering, dass von genetischer Einengung gesprochen werden muss. Dafür werden vor allem Drifteffekte, d.h. zufallsverteilte Verluste an genetischer Variation infolge starken Rückgangs des Populationsumfanges, verantwortlich gemacht.

Auch im Obermain-Hügelland fanden sich nur Genvarianten, die aufgrund der Vorkenntnisse zur genetischen Variation der Tanne im gesamten Verbreitungsgebiet für diesen Bereich erwartet werden. Die Häufigkeiten der einzelnen Genvarianten passen in das allgemeine Bild über die genetische Variation der Tanne in dieser Region. Diese Feststellungen bekräftigen die Annahme der Autochthonie für diese Vorkommen.

Der leichte Homozygotenüberschuss bei beiden Vorkommen ist ein Hinweis auf die Anpassung der Tanne an die spezifischen Umweltbedingungen dieser Schluchten. Hier haben die „Spezialisten“ für kältere, wechselfeuchte Standorte wahrscheinlich einen Selektionsvorteil. Dass unter spezifischen Bedingungen die homozygoten, d.h. reinerbigen Individuen einen Selektionsvorteil haben können, zeigten auch die Untersuchungen von Tannen in mehreren Plenterwäldern (HUSSENDÖRFER & KONNERT 2000).

#### **4.1 Waldbauliche Behandlung der Schluchten in Franken; Schutzwürdigkeit der Schluchten; Tannenwälder in Natura 2000**

Es wäre wünschenswert, wenn in den tannenreichen Keuperschuchten künftig kaum mehr forstliche Nutzung stattfinden würde. Diese ist ohnehin sehr kostenintensiv. Da Naturschutzaspekte dagegen sprechen, sollten waldbauliche Eingriffe in den Schluchten unterbleiben.

Wie im Untersuchungsgebiet vielfach beobachtet wurde, versucht die forstliche Planung wohl in Anlehnung an einen Schluchtwald, auf den Feuerlettenböden einen Bergahornhauptbestand zu etablieren. Diese Baumart als Hauptbestand anzubauen sollte allerdings unterlassen werden, da diese ebenfalls die nährstoffreicheren Böden einnehmen kann, die der Tanne angesichts ihrer Seltenheit und Autochthonie vorbehalten sein sollte. Zudem fehlt der Bergahorn in Vegetationsaufnahmen von Tannengesellschaften im Fränkischen Keuper und somit ist seine natürliche Zugehörigkeit zu diesen Gesellschaften bisher zumindest zweifelhaft. Die wenigen nährstoffreicheren Schichten auf Feuerletten werden in diesem Naturraum wohl von Tanne und eventuell Bergulme eingenommen.

Es sollten in jedem Fall großflächige Auflichtungen vermieden werden, da die Weißtanne als Schattbaumart hier gegenüber den Fichtenkeimlingen benachteiligt werden würde, deren Samen im Waldboden mehr als vorrätig sind (vgl. SCHWITTER & HERRMANN 2006).

Etliche der Schluchten des Fränkischen Keuper sind Natura 2000-Gebiete, wie die hier behandelten Rhätschluchten. Natura 2000 bietet insbesondere für die Sicherung von seltenen Waldgesellschaften eine Chance. Die Tannenbestände der Hügelländer sind in ihrem Naturschutzwert unumstritten. Die Gesellschaften, die dem Galio-Fagetum zuzuordnen sind (Lebensraumtyp LRT 9130), stellen im Rahmen der FFH-Lebensraumtypenkartierung den Bearbeiter jedoch vor Schwierigkeiten, die durch den hohen anthropogen verursachten Fichtenanteil bedingt sind.

Im Hügelland darf der Nadelholzanteil nach der Kartieranleitung für die Lebensraumtypen nach Anhang I der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie in Bayern (vgl. LANG 2003) nicht mehr als 30 % betragen. Dieser Anteil wird in den behandelten Gebieten überall überschritten. Tannenvorkommen in nadelholzreichen Mischwäldern im Hügelland besitzen eine große Bedeutung als Refugium für Eiszeitreliktarten und sind häufig völlig isoliert auf Sonderstandorten zu finden. Leider werden sie durch diese Regelung abgewertet, weil sie für den LRT 9130 und LRT 9410 nicht in Betracht gezogen werden. Trotzdem sollten diese wertvollen Waldflächen als FFH-Lebensraumtyp kartiert werden können. Deshalb wäre eine Anpassung der Kartieranleitung

hier dringend angebracht, bevor (wie leider in letzter Zeit öfters zu konstatieren) forstwirtschaftlich großflächig in die Bestände eingegriffen wird.

## 4.2 Ausblick

Tannenreiche Wälder in den süddeutschen Hügelländern sind besondere Lebensräume, deren Erhalt sehr wichtig ist. Aus naturschutzfachlicher Sicht sollten Wälder mit Beteiligung der Tanne aufgrund ihrer floristischen Eigenarten und ihrer Bedeutung als Diasporenreservoir autochthoner Sippen vorrangig erhalten werden. Dabei ist es wichtig, solche Bestände auch für die Samengewinnung von Tanne zu sichern. Hier gibt es gegenwärtig schon Bemühungen im Spalter Hügelland (vgl. GRZIWA 2005).

Auch im Schwäbisch-Fränkischen Wald um Schwäbisch Hall finden sich Tannenbestände, die als autochthon gelten und ebenfalls besondere Waldgesellschaften darstellen (vgl. OBERDORFER 1992). Sie stehen dort in den steilen Schluchten des Schichtstufenlandes, den sogenannten „Klingen“ mit Tonsteinen als anstehendem Gestein. Viele dieser Hügelland-Tannenwälder sind noch wenig erforscht. Beispielsweise wurde erst kürzlich die Wanzenart *Actinonotus pulcher* in Mittelschwaben wieder entdeckt (MÜLLER & GOßNER 2004), die schwerpunktmäßig auf Tannen und Eichen vorkommt.

Hinsichtlich der waldbaulichen Behandlung von Tannenbeständen des Fränkischen Keuper gibt es sicherlich noch keinen Königsweg. Hier gute Lösungen zu finden und entsprechende Konzepte zu entwickeln wäre eine wichtige und bestimmt auch lohnenswerte Aufgabe für Fachleute in Waldbau und Naturschutz. Für das Spalter Hügelland wäre als Zielzustand ein tannenreiches Galio-Fagetum anzustreben. Für die Schluchten im Obermaingebiet sollten nadelholzdominierte Tannen-Fichten-Bestände mit nur geringer Laubholzbeimischung einen Erhalt der montanen Lokalfloora gewährleisten helfen.

## Dank

Für wertvolle Hinweise zum Vorkommen der Tanne sei Herrn Herbert KOLB (Forstamt Gunzenhausen) gedankt. Für Hinweise zum Manuskript danken wir Herrn Prof. Dr. Albert REIF (Freiburg).

**Literatur**

- BERGMANN, F., GREGORIUS, H.-R., LARSEN, J.B. (1990): Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to the species decline? *Genetica* **82**: 1-10.
- BREITENBACH-DORFER, M., PINSKER, W., HACKER, R., MÜLLER, F. (1992): Clone identification and clinal allozyme variation in populations of *Abies alba* (MILL.) from the Eastern Alps (Austria). *Pl. Syst. Evol.* **181**:109-120.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- GIANNINI, R., PARDUCCI, L., ROSSI, P., VILLANI, F. (1994): Genetic structure and mating system of silver fir in the Campolino reserve (North Apennines, Italy). *J. Genet. & Berrd.* **48**: 335-338.
- ELLENBERG, H. (1996): Die Vegetation Mitteleuropas den Alpen. 5 Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1095 S.
- FADY, B., FOREST I., HOCHU, I., RIBIOLLET, A., DE BEAULIEU, J.L., PASTUZSKA, P. (1999): Genetic differentiation in *Abies alba* populations from south-eastern France. *Forest Genetics* **6**: 129-138.
- FEULNER, M. (2004): Managementplan für das FFH-Gebiet Rhätschluchten westlich Bayreuth, FFH-Gebietsnr. 6034-301. Unveröffl. Manuskript ehem. Forstdirektion Oberfranken.
- GÖMÖRY, D., LONGAUER, R., LIEPELT, S., BALLIAN, D., BRUS, R., KRAIGHER, H., PARPAN, V.I., PARPAN, T.V., PAULE, L., STUPAR, V.I., ZIEGENHAGEN, B. (2004): Variation patterns of mitochondrial DNA of *Abies alba* in suture zones of postglacial migration in Europe. *Acta Soc. Bot. Pol.* **73**: 203-206.
- GRZIWA, F. (2005): Untersuchungen von Weißtannenvorkommen im Spalter Hügelland zur Auswahl von Saatguterntebeständen. Diplomarbeit Fachhochschule Weihenstephan: 114 S.
- Hatterer, H. H., Bergmann, F., Ziehe, M. (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M. 492 S.
- KÖLLING, C., EWALD J., WALENTOWSKI, H. (2004): Lernen von der Natur: Die Tanne in den natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. *LWF Wissen* **45**: S. 24-29.
- LANG, A., WALENTOWSKI, H., LORENZ, W. (2003): Kartieranleitung für die Lebensraumtypen nach Anhang I der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie in Bayern. Augsburg (Landesamt für Umweltschutz) und Freising (Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft), 209 S. + Anh.
- LWF (2003): Arbeitsanweisung zur Fertigung von Managementplänen für FFH-Gebiete (Stand 12/03) - Freising, 33 S. +Anl.
- MÜLLER, J., GOßNER, M. (2004): Tierökologische Bedeutung der Weißtanne. *LWF Wissen* **45**: 74-77.
- MÜLLER-KROEHLING, S. (2002): Artenhandbuch der für den Wald relevanten Tier- und Pflanzenarten des Anhangs II der FFH-Richtlinie und des Anhangs I der Vogelschutz-Richtlinie. Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising, 116 S. + Anh.
- HERTEL, E. (1974): Epilithische Moose und Moosgesellschaften im nordöstlichen Bayern. *Beih. Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth* **1**: S.156-161.
- HORN, K., ELSNER, O. (1997): Neufunde von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* in Unter- und Oberfranken. *Ber. Naturf. Ges. Bamberg* **71**: 53-68.
- Horndasch, M. (1993): Die Weißtanne und ihr tragisches Schicksal im Wandel der Zeiten. Kessler Verlagsdruckerei, Bobingen: 334 S.
- HUSSENDÖRFER, E. (1997): Untersuchungen über die genetische Variation der Weisstanne (*Abies alba* MILL.) unter dem Aspekt der *in situ* Erhaltung genetischer Ressourcen in der Schweiz. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen **83**: 151 S.
- HUSSENDÖRFER, E., KONNERT, M. (2000): Untersuchungen zur genetischen Variation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Plenterwäldern im Vergleich zu Altersklassenwäldern. *Forstwiss. Cbl.* **119**: 208-225.
- KONNERT, M. (1992): Genetische Untersuchungen in geschädigten Weißtannenbeständen (*Abies alba* MILL.) Südwestdeutschlands. *Mitt. FVA Baden-Württemberg* **167**:119 S.
- KONNERT, M. (1993): Untersuchungen über die genetische Variation der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) in Bayern. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* **164**:162-169.
- KONNERT, M. (1996): Genetische Variation der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) in Bayern. *Mitteilungen der Landesanstalt f. Wald u. Forstwirtschaft Thüringen* **11**: 71-81.



- KONNERT, M. (2003): Untersuchungen zur genetischen Variation der Tannenvorkommen im Tertiären Hügelland. Unveröffentlichter Ergebnisbericht (unveröffentlicht des ASP Teisendorf).
- KONNERT, M., HUSSENDÖRFER, E. (2004): Genetische Variation der Weißtanne in Bayern. LWF-Wissen **45**: 30-32.
- KONNERT, M. & F. BERGMANN (1995): The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution* **196**: 19 – 30.
- KONNERT, M., HUSSENDÖRFER, E., MÜLLER-STARCK, G. (2003): Genetische Variation und Differenzierung bei Weißtanne und Lärche. *AFZ/Der Wald* **17**: 864-866.
- KÖLLING, C., BORCHERT, H. (2004): Gibt es eine Trockentanne im fränkischen Keuper? LWF-Aktuell **46**: 22-23.
- KÖLLING C., EWALD J., WALENTOWSKI, H. (2004): Lernen von der Natur: Die Tanne in den natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. LWF-Wissen **45**: S. 24-29.
- LIEPELT, S., CHEDADDI, R., DE BEAULIEU, J.-L., FADY, B., GÖMÖRY, D., HUSSENDÖRFER, E., KONNERT, M., LITT, TH., LONGAUER, R., TERHÜRNE-BERSON, R., ZIEGENHAGEN, B. (2006): Biogeography and evolutionary history of *Abies alba* Mill. - a synthesis based on paleobotany and genetics - *Journal of Quaternary sciences* (eingereicht).
- OSBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften Bd. 4: Wälder und Gebüsche, 2. Aufl.: 282 S. (Textband) + 580 S. (Tabellenband), Ulmer, Stuttgart.
- SCHÖNFELDER, P., BRESINSKY, A. (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. Ulmer, Stuttgart: 765 S.
- SCHWITTER, R., HERRMANN, B. (2006): Faktenblatt Weisstanne: <http://www.gebirgswald.ch/bilder/Pu-Ta3>. PDF - download vom 15.5.2006.
- VOLLRATH, H. (1955/57): Die Pflanzenwelt des Fichtelgebirges und benachbarter Landschaften in geobotanischer Schau - *Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth* **IX**: 56-213.
- WALENTOWSKI, H., GULDER, H. J., KÖLLING, C., EWALD, J., TÜRK, W. (2002): Natürliche Waldzusammensetzung Bayerns auf vegetations- und standortkundlicher Grundlage als Maßstab für das Leistungspotential der Natur. Neubearbeitung von FOERST & KREUTZER (1978). *Ber. LWF* **32**: 100 S.
- WALDHERR, M. (1996): Weißtannen-Verjüngungs- und Pflegeverfahren im Bayerischen Wald. *Mitteilungen der Landesanstalt f. Wald u. Forstwirtschaft Thüringen* **11**: 121-135.
- WALTHER, A., MOLENDI, L. (1868): Die Laubmoose Oberfrankens. Beiträge zur Pflanzengeographie und Systematik und zur Theorie vom Ursprunge der Arten. Leipzig.
- WALENTOWSKI, H., FISCHER, M., SEITZ, R. (2004): Fir-dominated forests in Bavaria, Germany. *Waldökologie-Online* 2, 2004.

submitted: 08.01.2007  
 reviewed: 08.03.2007/26.06.2007  
 accepted: 04.07.2007

## Autorenanschrift:

**Martin Feulner**  
 Neustädtlein 48  
 95488 Eckersdorf  
[Mmfeulner@gmx.de](mailto:Mmfeulner@gmx.de)

**Dr. Monika Konnert**  
 Bayerisches Amt für forstliche Saat und  
 Pflanzenzucht  
 Forstamtsplatz 1  
 83317 Teisendorf  
[Monika.Konnert@asp.bayern.de](mailto:Monika.Konnert@asp.bayern.de)

**Anhang**

**Tab. 3:** Waldgesellschaften mit Weißtanne in Schluchten des Burgsandsteins (Spalt) und Rhätsandsteins (Obermain) der fränkischen Keupergebiete

	Spalter Hügelland			Obermain-Hügelland								
	Gallo-Fagetum						Vaccinio-Abietetum					
<b>Aufnahme-Nr.</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>
Standort	Zigeunerloch	Schnittlinger Loch	Massendorfer Schlucht	Aftergraben	Aftergraben	Aftergraben	Aftergraben	Aftergraben	Teufelsloch	Teufelsloch	Teufelsloch	Aftergraben
Meereshöhe über NN	425	440	420	410	410	410	410	410	420	420	420	410
% Deckung B1	90	70	95	60	50	10	40	100	30	50	80	80
% Deckung B2	5	20	20							50	100	100
% Deckung S 1	10		10	80	10		40	40	10		90	
% Deckung S 2				30			20	80				70
% Deckung KG	10	20	5	40	80	70	40	10	80	10	30	20
% Deckung M	80	10	80	40	20	60	90	90	90	100	100	90
Arten-Zahl Gefäßpflanzen und Moose	17	20	15	22	19	22	30	10	20	16	19	23
<b>Baumarten</b>												
Fagus sylvatica	B1	1	2b	2b					+	+	1	
	B2		2b									2a
	S	1		2b	+		r				2a	
Abies alba	B1	2b	+	2b		+	r	1			1	1
	B2											3
	S		+	+	+		+			+	+	
Picea abies	B1	2b	1		1	a	+	3	3	+	1	3
	B2	+	+	+								a
	S	+	+	+	1		+	+		1	1	3
Pinus sylvestris	B1								2			a
	S						+					
Sorbus aucuparia	B2	+		2b	+	+	+	+	+	+	1	+
	S	+		+								+
Alnus glutinosa	B2			+	+	1						
	S					+		+				r
Fraxinus excelsior	B1			2b	+							
	S		+		+		+					

Ulmus glabra	B2		1					+											
Tilia cordata	B2						r												
	S						r	+											
Betula pubescens	B2											+							
Quercus petraea	S			+	+			r											
Acer campestre	B2		+																
<b>D Galio-Fagetum, Ausbildung mit Carpinus betulus</b>																			
Carpinus betulus	B2		+	2b															
	S		+																
<b>D Galio-Fagetum, Ausbildung mit Festuca altissima</b>																			
Festuca altissima						2m	3	4	4			a			+				1
<b>C, D Galio-Fagetum, Fagion, Fagetalia, Querco-Fagetea</b>																			
Mercurialis perennis		+	+	+	+	+	+	+	+										
Lamium galeobdolon		+	+			1	1	1	+										
Dryopteris dilatata		+	+	+	+				+	+		1							
Prenanthes purpurea		+	+	+	+	+				+									
Anemone nemorosa		+				+				+									+
Corylus avellana		+				2b	+			+									
Lathyrus vernus						r	+												
Dryopteris filix-mas				+					r										
Galium odoratum								1											
Melica nutans		+	+																
Gymnocarpium dryopteris									+									+	
<b>C, D Vaccinio-Abietetum, Piceetalia, Vaccinio-Piceetea</b>																			
Vaccinium vitis-idea										a	m	m	1	1					
Sphagnum div. spec.											4	1	+						1
Avenella flexuosa				+							1	1	m	1	1				
Bazzania trilobata		1	1	1							1	1	m	3	3				
Pleurozium schreberi			1								3		+	+	1				
Leucobryum glaucum											m		+	+	1				
Polytrichum formosum			1			+	+	+	+		3	+	1	2	a				
<b>Sonstige Begleiter und seltener vorkommende Arten</b>																			
Athyrium filix-femina		+	+	+	+	+			+		1	1	1	1	1				
Oxalis acetosella		+	+			1	1	b	m			m	m	m					1
Carex sylvatica		+	+	+			+	+						+	+				+
Eurhynchium striatum		1	1	1		b					1		+	1					1
Chrysosplenium alternifolium			+				1			+			+	+	+				
Lonicera nigra						+	+	+	+				+						1
Rubus frutic. + id.		+	+	+			+			1		1							a
Viscum album abietis		+					+			+									
Stellaria nemorum									b	1									
Chaerophyllum hirsutum		+	+				1												
Blechnum spicant							+												+
Molinia arundinacea												+							
Pyrola secunda												+							
Lonicera xylosteum								2a											
Hordelymus europaeus		+																	
Maianthemum bifolium										2m									
Prunus avium juv.							r												
Viburnum opulus							r												

Circaea lutetiana		+										
Circaea alpina				+								
Aruncus dioicus				+		+						
Aconitum variegatum									+			
Cardamine amara							+		+		+	
Angelica sylvestris						+	+					
Geranium robertianum						1	r		+		+	
Vaccinium myrtillus	+	+						1				a
Geum urbanum									+			
Crepis paludosa							+					
Caltha palustris									+			
Alliaria petiolata							+					
Urtica dioica					+		+					
Dicranum scoparium												+
Plagiomnium undulatum				b								+
Hylocomium splendens	2b							1			+	1
Hypnum cupressiforme			3							+		
Mnium hornum				b			1				+	+
Calluna vulgaris								1				
Lycopodium annotinum										1		
Barbilophozia attenuata												+
Carex remota											+	
Salix caprea				r								
Sambucus nigra					+							
Rosa pendulina								1				
Stachys sylvatica					+							
Luzula sylvatica	+											+

### Legende zur Vegetationstabelle

Aufnahme Nr. 1-3: G a l i o - F a g e t u m mit *Carpinus betulus*

Aufnahme Nr. 4-7: G a l i o - F a g e t u m mit *Festuca altissima* („Festuco altissimae-Fagetum“), aktuell fichtendominiert

Aufnahme Nr. 8-12: V a c c i n i o - A b i e t e t u m