

# INHALT

1	Phylogenie, Taxonomie und Verbreitung der Gattung <i>Picea</i> .. .. .	1
1.1	Die systematische Stellung der Koniferen. Von D. VOGELLEHNER .. .. .	1
1.1.1	Einleitung .. .. .	1
1.1.2	Die Koniferen im System der Höheren Pflanzen .. .. .	1
1.1.2.1	Die Kormophyten .. .. .	1
1.1.2.2	Die Cycadophytina .. .. .	2
1.1.2.3	Die Coniferophytina .. .. .	2
1.1.3	Phylogenetische Probleme der Koniferenorganisation .. .. .	4
1.1.3.1	Die ältesten Koniferen: Voltziales, Lebachiaceae .. .. .	4
1.1.3.2	Frühmesozoische Zwischengruppe: Voltziales, Voltziaceae .. .. .	5
1.1.3.3	Die „modernen“ Koniferen: Pinales .. .. .	6
1.1.4	Zusammenfassung und Abschluß .. .. .	8
1.2	Taxonomie und natürliche Verbreitung der Gattung <i>Picea</i> .. .. .	9
1.2.1	Taxonomische Eingliederung und Beschreibung der Gattung <i>Picea</i> .. .. .	9
1.2.2	Ausscheidung der Arten der Gattung <i>Picea</i> .. .. .	12
1.2.3	Index der Art-Synonyme .. .. .	16
1.2.4	Beschreibung und Verbreitung der Fichtenarten .. .. .	18
1.2.4.1	<i>Picea abies</i> .. .. .	18
1.2.4.1.1	<i>Picea obovata</i> als Kaltklimarasse der <i>P. abies</i> und geographische Varietät in Sibirien .. .. .	21
1.2.4.2	<i>Picea asperata</i> .. .. .	29
1.2.4.3	<i>Picea bicolor</i> .. .. .	33
1.2.4.4	<i>Picea brachytyla</i> .. .. .	35
1.2.4.5	<i>Picea breweriana</i> .. .. .	37
1.2.4.6	<i>Picea chihuahuana</i> .. .. .	40
1.2.4.7	<i>Picea crassifolia</i> .. .. .	42
1.2.4.8	<i>Picea engelmannii</i> .. .. .	44
1.2.4.9	<i>Picea gemmata</i> .. .. .	49
1.2.4.10	<i>Picea glauca</i> .. .. .	50
1.2.4.11	<i>Picea glehnii</i> .. .. .	55
1.2.4.12	<i>Picea hirtella</i> .. .. .	57
1.2.4.13	<i>Picea jezoensis</i> .. .. .	57
1.2.4.14	<i>Picea koraiensis</i> .. .. .	63
1.2.4.15	<i>Picea koyamai</i> .. .. .	67
1.2.4.16	<i>Picea likiangensis</i> .. .. .	68
1.2.4.17	<i>Picea mariana</i> .. .. .	72
1.2.4.18	<i>Picea maximowiczii</i> .. .. .	79
1.2.4.19	<i>Picea mexicana</i> .. .. .	80
1.2.4.20	<i>Picea meyeri</i> .. .. .	81
1.2.4.21	<i>Picea montigena</i> .. .. .	82
1.2.4.22	<i>Picea morrisonicola</i> .. .. .	85
1.2.4.23	<i>Picea neoveitchii</i> .. .. .	85
1.2.4.24	<i>Picea omorika</i> .. .. .	87

1.2.4.25	<i>Picea orientalis</i>	89
1.2.4.26	<i>Picea polita</i>	93
1.2.4.27	<i>Picea pungens</i>	95
1.2.4.28	<i>Picea purpurea</i>	97
1.2.4.29	<i>Picea rubens</i>	101
1.2.4.30	<i>Picea schrenkiana</i>	103
1.2.4.31	<i>Picea shirasawae</i>	108
1.2.4.32	<i>Picea sitchensis</i>	110
1.2.4.33	<i>Picea smithiana</i>	116
1.2.4.34	<i>Picea spinulosa</i>	119
1.2.4.35	<i>Picea tianschanica</i>	121
1.2.4.36	<i>Picea wilsonii</i>	124
1.2.5	Horizontale und vertikale Verbreitung der Fichtenarten	125
1.3	Verwandschaftliche Beziehungen der Fichtenarten	140
1.3.1	Einteilung der Gattung <i>Picea</i> in Sektionen nach morphologischen und anatomischen Nadel- und Zapfenmerkmalen	140
1.3.2	Kreuzungsfähigkeit und Phylogenie der Fichtenarten	146
1.3.3	Introgressive Hybridisation zwischen Fichtenarten	152
1.3.4	Chemotaxonomische Untersuchungen	158
1.3.5	Ergebnisse paläobotanischer Forschung	159
1.3.6	Zusammenfassung	163
2	Natürliche und künstliche Verbreitung der <i>Picea abies</i>	164
2.1	Verbreitungsgeschichte	164
2.1.1	Der Weg der Fichte von dem Ort ihres Ursprungs nach Europa	164
2.1.2	Wanderbewegungen der Fichte in den Warmzeiten des Eiszeitalters (Tegelen-, Waal-, Cromer-, Holstein- und Eem-Interglazial)	167
2.1.3	Wanderbewegungen der Fichte in Europa während der Interstadiale der letzten Eiszeit (Brörup- und Odderade-Nordhastedt-Interstadial)	170
2.1.4	Die Rückwanderung der Fichte von den europäischen Refugien nach der letzten Eiszeit (Weichsel-Würm-Eiszeit)	170
2.1.4.1	Die europäischen Refugien der Fichte während der letzten Eiszeit	172
2.1.4.2	Verbreitungsgeschichte der Fichte im nördlichen Europa	173
2.1.4.3	Verbreitungsgeschichte der Fichte in den Mittelgebirgen	175
2.1.4.4	Verbreitungsgeschichte der Fichte im Alpenraum. Von F. KRAL	180
	Einwanderung der Fichte in den Schwarzwald 185	
2.1.4.5	Lokale Verbreitungsgeschichte der Fichte in den Berchtesgadener Kalkalpen und den Berner Voralpen	186
2.1.5	Wanderbewegungen der Fichte in Sibirien	187
2.2	Das natürliche Verbreitungsgebiet	189
2.2.1	Unterlagen zur Erfassung der natürlichen Verbreitung der Fichte	189
2.2.2	Das Problem der fichtenfreien Streifen	191
2.2.2.1	Die Mittelpolnische Disjunktion	191
2.2.2.2	Die Mittelkarpatische Disjunktion	194
2.2.2.3	Der fichtenfreie Streifen in Südbayern und Österreich	195
2.2.3	Gliederung des Verbreitungsgebietes	197
2.2.4	Das mittel- und südosteuropäische Fichtengebiet	198
2.2.4.1	Westliches Alpengebiet, Jura und Schwarzwald	198
2.2.4.1.1	Die Frage der natürlichen Verbreitung der Fichte in den Vogesen	203
2.2.4.2	Südabfall der Alpen und Apennin	205
2.2.4.3	Nördliches Alpenvorland und östliches Alpengebiet	207
2.2.4.4	Balkanhalbinsel	209

2.2.4.5 Ost- und Südkarpaten .. .. .	212
2.2.4.6 Herzynisches Verbreitungsgebiet und Nordwestkarpaten .. .. .	215
2.2.5 Das nordosteuropäische Fichtengebiet .. .. .	223
2.2.5.1 Skandinavien .. .. .	223
2.2.5.2 Baltisch-russisches Verbreitungsgebiet .. .. .	226
2.2.6 Das sibirische Fichtengebiet .. .. .	227
2.2.7 Die vertikale Verbreitung .. .. .	235
2.3 Die künstliche Verbreitung .. .. .	243
2.3.1 Die Verbreitung der Fichte in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen bis zum Ende des 18. Jahrhunderts .. .. .	243
2.3.1.1 Allgemeine Entwicklung des Waldes unter dem Einfluß des Menschen ..	243
2.3.1.2 Stellung der Fichte in den Wäldern Mitteleuropas vor den großen Rodungsperioden .. .. .	244
2.3.1.3 Die Waldentwicklung im Mittelalter und ihre Bedeutung für den spätmittelalterlichen Fichtenvorstoß .. .. .	244
2.3.1.4 Frühe Fichtenanbauten im mitteleuropäischen Raum .. .. .	246
2.3.1.5 Die Frage des Klimaeinflusses auf die Fichtenvorstöße des 16. und 17. Jahrhunderts .. .. .	247
2.3.2 Der Anbau der Fichte im 19. und 20. Jahrhundert .. .. .	252
2.3.2.1 Voraussetzungen für die Großaufforstungen mit Fichte im 19. Jahrhundert	252
2.3.2.2 Der Anbau der Fichte in Europa .. .. .	256
2.3.2.2.1 Deutschland .. .. .	256
2.3.2.2.2 Schweiz .. .. .	264
2.3.2.2.3 Österreich .. .. .	265
2.3.2.2.4 Frankreich, Belgien, Luxemburg .. .. .	266
2.3.2.2.5 Holland .. .. .	268
2.3.2.2.6 Großbritannien .. .. .	268
2.3.2.2.7 Irland .. .. .	271
2.3.2.2.8 Dänemark .. .. .	272
2.3.2.2.9 Norwegen .. .. .	272
2.3.2.2.10 Island .. .. .	274
2.3.2.2.11 Ungarn .. .. .	274
2.3.2.2.12 Rumänien .. .. .	274
2.3.2.2.13 Übriges Europa .. .. .	274
2.3.2.3 Fichtenanbauten außerhalb Europas .. .. .	276
2.3.2.3.1 Nordhemisphäre .. .. .	276
2.3.2.3.2 Südhemisphäre .. .. .	278
2.3.2.3.3 <i>Picea abies</i> in Arboreten und Botanischen Gärten .. .. .	279
3 Morphologie und Ökologie der <i>Picea abies</i> .. .. .	281
3.1 Morphologische Variabilität .. .. .	282
3.1.1 Einführung .. .. .	282
3.1.2 Krone .. .. .	287
3.1.2.1 Variation der Kronenform .. .. .	287
3.1.2.2 Verbreitung und Entstehung der Kronenformen .. .. .	288
3.1.2.3 Kronenform und Resistenzeigenschaften .. .. .	293
3.1.2.3.1 Schnee und Eis .. .. .	293
3.1.2.3.2 Kälte und Frost .. .. .	293
3.1.2.3.3 Trockenheit .. .. .	294
3.1.2.4 Kronenform und Verzweigungsform .. .. .	295
3.1.3 Verzweigung .. .. .	295
3.1.3.1 Variation der Verzweigungsform .. .. .	295

3.1.3.2	Verbreitung und Entstehung der Verzweigungsformen .. .. .	296
3.1.3.3	Verzweigungsform und Wachstum .. .. .	300
3.1.3.4	Verzweigungsform und Holzeigenschaften .. .. .	302
3.1.3.5	Verzweigungsform und Wurzelbildung .. .. .	302
3.1.3.6	Verzweigungsform und Resistenzeigenschaften .. .. .	303
3.1.3.6.1	Schnee und Eis .. .. .	303
3.1.3.6.2	Kälte und Frost .. .. .	305
3.1.3.6.3	Trockenheit .. .. .	305
3.1.3.6.4	Wind und Sturm .. .. .	305
3.1.3.6.5	Rotfäule .. .. .	305
3.1.3.6.6	Rauch .. .. .	305
3.1.3.6.7	Insekten .. .. .	306
3.1.3.7	Kombination der Verzweigungsform mit anderen morphologischen Eigenschaften .. .. .	306
3.1.4	Benadelung und Triebbehaarung .. .. .	306
3.1.4.1	Benadelung .. .. .	306
3.1.4.2	Triebbehaarung .. .. .	307
3.1.5	Zapfen .. .. .	308
3.1.5.1	Zapfengröße und -stärke .. .. .	308
3.1.5.2	Zapfenfarbe .. .. .	309
3.1.5.3	Zapfenschuppenform .. .. .	310
3.1.5.3.1	Variation der Zapfenschuppenform .. .. .	310
3.1.5.3.2	Verbreitung der Zapfenschuppenformen .. .. .	311
3.1.5.3.3	Kombination der Zapfenschuppenform mit forstlichen Werteigenschaften .. .. .	314
3.1.6	Forstliche Bedeutung der morphologischen Variabilität von Krone, Verzweigung und Zapfen der Fichte .. .. .	316
3.1.7	Stamm und Rinde .. .. .	319
3.1.7.1	Stamm .. .. .	319
3.1.7.2	Rinde .. .. .	321
3.1.8	Wurzel .. .. .	322
3.1.8.1	Arteigene Wurzelbildung .. .. .	323
3.1.8.2	Wurzelbildung in Abhängigkeit von den Bodeneigenschaften .. .. .	325
3.1.8.3	Wurzelbildung in Abhängigkeit von der Baumkrone .. .. .	329
3.1.9	Cultivare .. .. .	330
3.2	Ökologisch-geographische Rassenbildung .. .. .	333
3.2.1	Einführung .. .. .	333
3.2.2	Fichtenherkunftsversuche im Freiland .. .. .	334
3.2.2.1	Versuche mit vorwiegend alpenländischen Herkünften .. .. .	334
3.2.2.1.1	Österreich .. .. .	334
3.2.2.1.2	Schweiz .. .. .	337
3.2.2.1.3	Frankreich .. .. .	341
3.2.2.2	Versuche mit vorwiegend mittel- und osteuropäischen Herkünften .. .. .	343
3.2.2.2.1	Deutschland .. .. . Herkunftsversuche von MÜNCH 343 · Fichtenherkunftsversuch Gahrenberg 344 · Herkunftsversuche von RUBNER 344 · Hes- sischer Fichtenherkunftsversuch 1959/60 346 · Nachkommen- schaftsprüfung des Instituts für Forstgenetik und Forstpflanzen- züchtung Schmalenbeck 347 · Fichtenherkunftsversuch BRD 1959/66 347	343
3.2.2.2.2	Polen .. .. .	352
3.2.2.2.3	ČSSR .. .. .	353

3.2.2.2.4	Rumänien .. .. .	354
3.2.2.2.5	Bulgarien .. .. .	355
3.2.2.3	Vergleiche skandinavischer Herkünfte mit Herkünften aus dem übrigen natürlichen Verbreitungsgebiet der Fichte .. .. .	355
3.2.2.3.1	Schweden .. .. .	356
3.2.2.3.2	Norwegen .. .. .	357
3.2.2.3.3	Finnland .. .. .	357
3.2.2.4	Herkunftsversuche in Ländern ohne natürliche Fichtenvorkommen ..	358
3.2.2.4.1	Dänemark .. .. .	358
3.2.2.4.2	Großbritannien .. .. .	359
3.2.2.4.3	Island .. .. .	359
3.2.2.5	Internationaler Fichtenherkunftsversuch der IUFRO .. .. .	360
3.2.2.5.1	Internationaler Fichtenherkunftsversuch 1938 .. .. .	360
	Finnland 360 · Schweden 360 · Norwegen 363 · Großbritannien 364 · Belgien 364 · Frankreich 365 · ČSSR 365 · Rumänien 366 · USA 366	
3.2.2.5.2	Internationaler Fichtenherkunftsversuch 1939 .. .. .	367
	Dänemark 367 · Kanada 367	
3.2.2.5.3	Internationaler Fichtenherkunftsversuch 1964/68 .. .. .	368
	Schweden 372 · Bundesrepublik Deutschland 376 · Großbritannien 377 · Österreich 377	
3.2.3	Sonstige Herkunftsvergleiche (experimentelle Untersuchungen) .. .. .	378
3.2.3.1	Vegetationsrhythmus .. .. .	378
3.2.3.2	Enzymaktivität und Gaswechsel .. .. .	379
3.2.3.3	Nährelementgehalt .. .. .	380
3.2.3.4	Reaktion auf Beschattung und Seitenlicht .. .. .	381
3.2.3.5	Trockenresistenz .. .. .	381
3.2.3.6	Sauerstoffbedürfnis der Wurzeln .. .. .	383
3.2.3.7	Resistenz gegen <i>Fomes annosus</i> .. .. .	384
3.2.3.8	Chromatographische Untersuchungen .. .. .	384
3.2.3.9	Genetische Untersuchungen mit Hilfe von Isoenzym-Identifizierung ..	384
3.2.4	Gesetzmäßigkeiten der ökologisch-geographischen Rassenbildung der Fichte nach dem Gesamtergebnis bisheriger Herkunftsversuche .. .. .	386
3.2.4.1	Wachstum .. .. .	386
3.2.4.1.1	Seehöhen-Variation .. .. .	386
3.2.4.1.2	Breiten- und Längengrad-Variation .. .. .	387
3.2.4.2	Vegetationsrhythmus .. .. .	389
3.2.4.2.1	Austrieb .. .. .	389
3.2.4.2.2	Austriebsgeschwindigkeit .. .. .	391
3.2.4.2.3	Austrieb und Wüchsigkeit .. .. .	392
3.2.4.2.4	Johannistriebbildung .. .. .	392
3.2.4.2.5	Wachstumsabschluß und Lignifikation .. .. .	392
3.2.4.3	Gaswechsel .. .. .	392
3.2.4.4	Nährelementgehalt .. .. .	393
3.2.4.5	Resistenzeigenschaften .. .. .	393
3.2.4.5.1	Frost .. .. .	394
3.2.4.5.2	Schnee und Eis .. .. .	394
3.2.4.5.3	Trockenheit .. .. .	395
3.2.4.5.4	Schattentoleranz .. .. .	396
3.2.4.5.5	Rotfäule .. .. .	396
3.2.4.5.6	Sauerstoffbedürfnis der Wurzeln .. .. .	397
3.2.4.5.7	Insekten .. .. .	397
3.2.4.6	Morphologische Eigenschaften .. .. .	397

3.2.4.7	Holzeigenschaften .. .. .	398
3.2.5	Adaption nicht bodenständiger Standortsrassen .. .. .	398
3.2.6	Einfluß von Klima, eiszeitlichem Refugium, Wanderweg im Postglazial und Konkurrenz auf die Rassenbildung der Fichte .. .. .	400
3.2.7	Zusammenfassung .. .. .	403
3.3	Ökologische Konstitution, Umweltansprüche und begrenzende Faktoren der Verbreitung	406
3.3.1	Einführung .. .. .	406
3.3.2	Klimatische Ansprüche .. .. .	407
3.3.2.1	Wärmebedarf .. .. .	407
3.3.2.2	Wasserbedarf .. .. .	410
3.3.3	Lichtbedarf .. .. .	418
3.3.4	Windempfindlichkeit .. .. .	420
3.3.5	Ansprüche an den Boden .. .. .	421
3.3.6	Zusammenwirken der Umweltfaktoren und physiologisches Optimum .. .. .	426
3.3.7	Begrenzende Faktoren der Verbreitung .. .. .	430
3.3.7.1	Begrenzende Faktoren im Westen des Verbreitungsgebietes .. .. .	431
3.3.7.1.1	Begrenzende Faktoren für die natürliche Verbreitung .. .. .	431
3.3.7.1.2	Begrenzende Faktoren für die künstliche Verbreitung .. .. .	436
3.3.7.2	Begrenzende Faktoren im Norden des Verbreitungsgebietes .. .. .	442
3.3.7.3	Begrenzende Faktoren im Osten des Verbreitungsgebietes .. .. .	447
3.3.7.4	Begrenzende Faktoren im Süden des Verbreitungsgebietes .. .. .	449
3.3.7.5	Begrenzende Faktoren in Hochlagen .. .. .	451
3.3.8	Umweltansprüche anderer Fichtenarten und Versuche einer ökologischen Einordnung .. .. .	461
3.3.8.1	Umweltansprüche anderer Fichtenarten .. .. .	461
3.3.8.2	Versuche einer ökologischen Einordnung .. .. .	463
3.3.9	Zusammenfassung .. .. .	464
4	Die Fichtenwaldgesellschaften in Europa. Von G. JAHN .. .. .	468
4.1	Vegetationskundliche Grundlagen .. .. .	468
4.1.1	Zur Methode und zum Begriff der Waldgesellschaft .. .. .	468
4.1.1.1	Definitionen .. .. .	472
4.1.2	Die Waldgesellschaft als Beziehungsgefüge .. .. .	474
4.1.2.1	Relative Standortskonstanz .. .. .	474
4.1.2.2	Geschichte .. .. .	475
4.1.2.3	Konkurrenz .. .. .	476
4.1.2.4	Folgerungen für den Vergleich der Fichtenwaldgesellschaften .. .. .	477
4.1.3	Zur vertikalen und horizontalen Vegetationsgliederung .. .. .	478
4.2	Allgemeine Beschreibung und Systematik der Fichtenwaldgesellschaften .. .. .	480
4.2.1	Hauptverbreitung und Klimahinweise .. .. .	480
4.2.2	Vegetationskundliche Hauptmerkmale und Vergleich mit anderen Waldgesellschaften .. .. .	482
4.2.3	Bestandesstrukturelle Merkmale .. .. .	483
4.2.4	Stellung der Fichtenwälder im pflanzensoziologischen System .. .. .	484
4.3	Die Fichtenwaldgesellschaften in den einzelnen Hauptverbreitungsgebieten .. .. .	486
4.3.1	Das mittel- und südosteuropäische Areal .. .. .	486
4.3.1.1	Fichtenwaldgesellschaften der Alpen .. .. .	486
4.3.1.1.1	Westalpen, Jura und Schwarzwald .. .. .	489
Westalpen 490 · Jura 495 · Schwarzwald 496		
4.3.1.1.2	Schweizer Alpen .. .. .	498
4.3.1.1.3	Ostalpen .. .. .	503

## Inhalt

4.3.1.2 Fichtenwaldgesellschaften der Balkanländer .. .. .	513
4.3.1.2.1 Gebiet der illyrischen Buchenwaldzone (Dauergesellschaften) ..	515
Extrem bodensaure Standorte 515 · Die Fichtenwälder auf Kalk 516	
4.3.1.2.2 Gebiet der moesischen Buchenwaldzone .. .. .	516
4.3.1.2.3 Omorika-Fichtenwälder .. .. .	517
4.3.1.3 Fichtenwaldgesellschaften der Ost- und Südkarpaten .. .. .	518
4.3.1.4 Fichtenwaldgesellschaften im herzynisch-westkarpatischen Raum .. ..	521
4.3.1.4.1 Fichtenwaldgesellschaften der Westkarpaten und angrenzender Gebirge .. .. .	521
4.3.1.4.2 Herzynisch-sudetische Mittelgebirgs-Fichtenwaldgesellschaften	527
4.3.2 Das nordosteuropäische Areal .. .. .	538
4.3.2.1 Pflanzengeographische Übersicht .. .. .	538
4.3.2.2 Die Fichtenwaldgesellschaften .. .. .	540
4.3.2.2.1 Fichtenwälder der skandinavischen Florenprovinz .. .. .	540
Fichtenwaldgesellschaften Norwegens 540 · Gliederung der Fichtenwälder Schwedens 542 · Waldtypen Finnlands 544	
4.3.2.2.2 Fichtenwälder der boreorossischen Florenprovinz .. .. .	545
4.3.2.2.3 Fichtenwälder der sarmatischen Florenprovinz .. .. .	548
4.3.2.3 Zusammenfassung .. .. .	550
4.3.2.4 Vergleich mit mitteleuropäischen Fichtenwaldgesellschaften .. .. .	551
4.4 Zusammenfassung .. .. .	552
Literatur	
1.1 Die systematische Stellung der Koniferen .. .. .	561
1.2 Taxonomie und natürliche Verbreitung der Gattung <i>Picea</i> .. .. .	561
1.3 Verwandtschaftliche Beziehungen der Fichtenarten .. .. .	572
2.1 Verbreitungsgeschichte .. .. .	574
2.2 Das natürliche Verbreitungsgebiet .. .. .	580
2.3 Die künstliche Verbreitung .. .. .	587
3.1 Morphologische Variabilität .. .. .	592
3.2 Ökologisch-geographische Rassenbildung .. .. .	599
3.3 Ökologische Konstitution, Umweltansprüche und begrenzende Faktoren der Verbreitung	606
4 Die Fichtenwaldgesellschaften in Europa .. .. .	616
Sachregister .. .. .	630