

# Genetische Struktur von Waldbäumen im Alpenraum als Folge (post)glazialer Populationsgeschichte

Felix Gugerli

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)\*

Christoph Sperisen

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

## Genetic structures of forest tree species in the range of the European Alps as a result of (post-)glacial population history

Fossil records (pollen, macroremains) and genetic structures based on molecular markers provide complementary data sets for elucidating the (post-)glacial histories of extant plant populations. Based on comparative studies using both data sources, this article focuses on the effects of postglacial recolonization on the genetic structures in common, widespread forest tree species in the Alpine range. We recall that at least at the continental level, the three large southern European peninsulas, Iberia, Italy and the Balkans, but also the Carpathians represented important refugial areas for many European tree species during the last glacial maximum. However, these refugia had a minimal impact on the recolonization of the Alpine range. In contrast, recent studies demonstrate that refugial areas in the proximity of the Alps, e.g. at their eastern and western ends, harbored prominent source populations of current occurrences of the dominant forest trees in the Alpine range. Furthermore, there is strong evidence that several species were able to maintain populations north of the Alps, such as in the Bohemian Massif. We advocate that the Alps did not necessarily represent a barrier to northward migration, since terrain for advancement from various refugia was available along the margins of this mountain range. Such migration patterns allowed diverged genetic lineages to meet, leading to increased genetic diversity in respective contact zones. This overview underlines how paleoecological and molecular genetic studies may complement each other to develop a more comprehensive vision of the postglacial history of forest trees in the Alpine range.

**Keywords:** forest trees, fossil pollen, genetic structure, macroremains, postglacial migration, refugial areas  
**doi:** 10.3188/szf.2010.0207

\* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail gugerli@wsl.ch

Als vor 30000 Jahren die Mammuts noch durch Mitteleuropa streiften, konnten sie sich kaum im Schutz des Waldes vor prähistorischen Jägern verbergen. Der heutige Alpenraum war fast komplett von Gletschern bedeckt, und der überwiegende Teil des umliegenden Tieflands entsprach einer Kältesteppe mit zumeist krautiger, niederwüchsiger Vegetation. Nur an lokal begünstigten Stellen konnten Reste von Wäldern oder kleine Baumgruppen überdauern. Als Folge der holozänen Erwärmung dehnten sich wie schon während früherer Warmphasen die Verbreitungsareale der Waldbaumarten aus. Neben dieser natürlichen Dynamik kam seit etwa 5000 Jahren auch die Wirkung menschlicher Tätigkeiten immer deutlicher in der Vegetationszusammensetzung der Wälder zum Ausdruck.

Die oben skizzierte, stark vereinfachte Vegetationsgeschichte nach der letzten Eiszeit wurde zumeist aufgrund fossiler Pollenfunde rekonstruiert. Dank der rasanten Entwicklung molekulargeneti-

scher Methoden können heutzutage neue Aspekte der postglazialen Geschichte aufgedeckt werden. Genetische Vielfalt und die räumlichen genetischen Strukturen der Pflanzenarten wurden massgeblich geprägt durch die Arealausbreitung und dadurch verursachte Schwankungen in den Populationsgrössen. Die Kombination dieser beiden voneinander unabhängigen Datengrundlagen – fossile Pflanzenteile und räumliche genetische Muster aufgrund molekularer Marker – erlaubt es, vertiefte Einblicke in die Prozesse zu gewinnen, die zur heutigen Vegetation und der darin enthaltenen genetischen Vielfalt und Struktur geführt haben.

Der vorliegende Artikel soll einerseits aufzeigen, welche Schlüsse aus Fossilfunden beziehungsweise genetischen Markern gezogen werden können hinsichtlich der Wirkung postglazialer Rückwanderung auf die genetische Struktur von Baumarten im Alpenraum, aber auch die Grenzen der Aussagekraft dieser Datengrundlagen beleuchten. Anderer-

seits soll ein Vergleich zwischen den Arten Gemeinsamkeiten wie auch artspezifische Eigenheiten der gefundenen genetischen Muster darlegen. Im Fokus stehen diejenigen Baumarten, welche auch in der Schweiz bedeutsam sind und für die fundierte Datengrundlagen aus dem Alpenraum verfügbar sind.

### **Fossile Belege postglazialer (Wald-)Geschichte**

Die quartäre Vegetationsgeschichte, welche die letzten etwa zwei Millionen Jahre und mehrere Zyklen von Vergletscherungen umfasst, war gekennzeichnet von Verschiebungen, Kontraktionen und Expansionen der Pflanzenareale. Die Anwesenheit bestimmter Pflanzenarten an einem Ort kann durch fossile Überreste, zumeist in Ablagerungen in Mooren oder Seen, eruiert werden. Im Fokus solcher Untersuchungen stehen Pollen, welche sehr beständig sind. In vielen Fällen kann Pollen zwar nur einer Gattung zugeordnet werden. Da aber einige der vegetationsgeschichtlich wichtigen Gehölze Mitteleuropas im Gebiet als jeweils einzige Art einer Gattung vorkommen, kann Pollen in diesen Fällen mit grosser Wahrscheinlichkeit einer bestimmten Art zugewiesen werden. Allerdings beschränkt sich das Pollenspektrum zumeist auf windbestäubte Arten, da von diesen, im Gegensatz zu insektenbestäubten Arten, Pollen in ausreichender Menge abgelagert wurde, um sie quantitativ analysieren zu können. Neben Pollen finden sich auch Makroreste wie Holz, Früchte oder Samen, die unter besonderen Bedingungen dem aeroben Abbau entgangen sind. Während Pollen zwar häufig vorkommt, er aber auch mobil und somit mit unscharfer räumlicher Auflösung behaftet ist, sind Makroreste verlässlichere Zeugen lokalen Vorkommens einer Art.

Aufgrund der schichtweise deponierten Pflanzenreste kann die Vegetationsgeschichte eines Orts abgelesen werden, mit den älteren Resten in unteren, den jüngeren in den oberen Ablagerungen. Dank physikalisch-chemischen Methoden können die jeweiligen Schichten relativ genau datiert werden. Somit lässt sich durch Integration über viele Bohrkerne innerhalb eines Gebiets die räumlich-zeitliche Entwicklung der Vegetation nachzeichnen.

Paläoökologische Studien erlauben es nicht nur, die Vegetation an einem Ort zu einem bestimmten Zeitpunkt zu rekonstruieren, sondern auch die Ausdehnung, insbesondere die Wanderungsrichtung, einer Art zu bestimmen und diese in einen zeitlichen Kontext zu stellen. So kann man auch die vermuteten Refugialgebiete, in denen Pflanzen die für ihre Ansprüche ungünstigen Klimaverhältnisse während der Eiszeiten überdauerten, räumlich eingrenzen.

### **Molekulare Marker: Eigenschaften und Aussagemöglichkeiten**

Die Untersuchung räumlicher Muster genetischer Vielfalt von (Pflanzen-)Arten begann damit, dass Varianten von Enzymen des Primärstoffwechsels (Isoenzyme) als Hinweis auf Beziehungen zwischen Individuen oder Populationen gedeutet wurden. Diese Marker geben auch Hinweise auf Prozesse wie Genfluss oder Inzucht. Ein nächster Meilenstein, nämlich die Vervielfältigung einzelner Abschnitte des Erbguts (DNA) im Reagenzglas dank der Polymerase-Kettenreaktion (engl. PCR; Mullis & Faloona 1987), eröffnete neue Möglichkeiten populationsgenetischer Untersuchungen. Damit stand eine Fülle verschiedener molekularer Marker zur Verfügung, um auf DNA-Ebene die Verwandtschaftsbeziehungen heutiger Bestände zu ergründen und Rückschlüsse auf historische und demografische Prozesse zu ziehen. Da DNA-Marker Auskunft über genetische Strukturen und die räumlichen Beziehungen von Verwandtschaftslinien, nicht aber über die Wanderungsrichtung geben können, dienen sie als willkommene Ergänzung zu den Befunden aus fossilen Pflanzenresten.

Studien zur genetischen Struktur von Baumarten basieren zumeist auf Variation in der Chloroplasten-DNA (cpDNA), die soweit bekannt bei allen hiesigen Laubbaumarten einzig von der Mutter an alle ihre Nachkommen weitervererbt wird (Petit & Vendramin 2007). Analog zur Weitergabe des (väterlichen) Familiennamens bleibt so die mütterliche Verwandtschaft über viele Generationen erkennbar, und nur seltene «Schreibfehler» während der DNA-Replikation führen zu neuen Varianten. Da diese mütterliche DNA ausschliesslich durch Samen ausgebreitet wird, sind cpDNA-Marker geeignet, um die räumliche Ausbreitung einer Art und ihrer genetischen Linien nachzuvollziehen. Bei Nadelbäumen hingegen wird die cpDNA über die Väter vererbt, d.h. in erster Linie durch Pollen ausgebreitet (Petit & Vendramin 2007). Deshalb behilft man sich bei den Koniferen wo möglich mit der mütterlich vererbten Mitochondrien-DNA (mtDNA), die aber weniger Variation aufweist und deshalb oft nicht informativ ist.

Molekulare Marker, wie sie heute vielfach verwendet werden, erlauben also die Beschreibung von genetischen Mustern und Verwandtschaftsbeziehungen, welche oft durch Samen- und Pollenausbreitung geformt werden. Die Zuordnung zu Refugialgebieten und die Wanderungsrichtung können jedoch nur indirekt aus der genetischen Struktur eruiert werden. Was sich mit diesen molekularen Markern ebenfalls nicht ergründen lässt, ist das Anpassungspotenzial oder die Fitness von Individuen oder Populationen (Holderegger et al 2006). Denn viele dieser Marker gelten als neutral, sie sind also nicht der natürlichen Selektion unterworfen. Selektive Marker sind für Waldbäume bisher nur wenige

beschrieben und auf Modellbaumarten wie die Pappel beschränkt (Grattapaglia et al 2009). Für die nachfolgenden Ausführungen muss zudem betont werden, dass genetische Vielfalt in neutralen und solche in selektiven Markern keinen direkten Zusammenhang zeigen (Gugerli 2009).

## Rückwanderungsgeschichte ausgewählter Baumarten

So wie jede Baumart ihre ökologischen Eigenheiten aufweist, hat sie auch ihre eigene Geschichte, die wiederum wesentlich von den artspezifischen Merkmalen geprägt worden ist. Entsprechend veränderte sich auch die Baumartenzusammensetzung eines Ortes über die Zeit. Beispielsweise breitete sich die Buche erst relativ spät im Schweizer Mittelland und im Jura aus. Dank ihrer grossen Konkurrenzkraft unter den wärmer werdenden Verhältnissen erlangte sie aber innert kurzer Zeit eine ausgeprägte Dominanz (Magri et al 2006). Ebenso wurde die früher häufigere Arve im subalpinen Vegetationsgürtel durch die nachfolgende Fichte verdrängt. Letztere wurde mit dem im Altholozän (ab ca. 8000 Jahre vor heute) zunehmend ozeanischen Klima konkurrenzkräftiger und verdrängte die Arve zumeist auf Gebiete mit lokal extremen Standortverhältnissen (Furrer 1955).

Der Einfluss des Menschen auf die Baumartenzusammensetzung hat sich vorwiegend regional ausgewirkt. Während der Jungsteinzeit (ca. 11 000 bis 4000 v. Chr.) wurde nur kleinflächig gerodet, was beispielsweise der Fichte in der Schweiz ermöglichte, sich lokal anzusiedeln und sich dank ihrer Konkurrenzfähigkeit auszubreiten (Markgraf 1970). Ausgeprägt wirkte die sesshaft gewordene bronze- und eisenzeitliche Bevölkerung auf den Wald, indem sie ab zirka 2000 v. Chr. grossflächige Gebiete durch Brandrodung urbar machte. Während des Hochmittelalters sowie bedingt durch die zunehmende Industrialisierung in der zweiten Hälfte des zweiten Jahrtausends nach Christus wurde massiv Holz genutzt, was vielerorts zu Knappheit dieser vielfältig nutzbaren Ressource führte. Gewisse Arten wurden gefördert, andere verdrängt, und Saatgut wurde gelegentlich weiträumig transferiert – Prozesse, die teilweise auch heute noch ablaufen. Solche Effekte sind in regionalen Studien erkennbar (Mátyás et al 2002), aber die grossräumigen genetischen Muster blieben dennoch zumeist erhalten (König et al 2002).

Die grösstenteils natürliche Dynamik der Baumartenverschiebungen hatte eine unterschiedliche Wirkung auf die artspezifischen genetischen Strukturen. Dennoch finden sich auch Gemeinsamkeiten in den grossräumigen genetischen Mustern von Baumarten des Alpenraums, wie sie ähnlich auch für alpine Pflanzenarten beschrieben wurden (Alvarez et al 2009). Im Folgenden werden einige

prominente Beispiele illustriert (Abbildung 1, Tabelle 1), welche nicht nur mit molekularen Methoden gut untersucht, sondern auch direkt mit Befunden aus fossilen Belegen in Bezug gesetzt wurden. Auch wird versucht, die gefundenen Muster, zusammen mit weiteren Beispielen häufiger Baumarten des Alpenraums (Tabelle 1), zu einem Gesamtbild von der Wirkung postglazialer Rückwanderung auf die genetische Struktur zu integrieren.

### Eichen (*Quercus* spp.)

Keine andere Artengruppe wurde bisher auf populationsgenetischer Ebene so intensiv untersucht wie die der sommergrünen Eichen Europas. Dies zeigt sich eindrücklich anhand der Studie zur postglazialen Geschichte dieser Arten, wozu über 2600 Populationen mit mehr als 12 000 Bäumen auf ihre cpDNA-Variation hin überprüft wurden (Petit et al 2002b) – ein Meilenstein in der Untersuchung molekularer Marker im Hinblick auf die räumliche genetische Struktur in Bezug zur nacheiszeitlichen Rückwanderung in Europa.

Die dichte Beprobung des gesamten Verbreitungsareals von acht nahe verwandten Eichenarten zeigt ein ausgesprochen deutliches räumliches Muster der Vorkommen einzelner Verwandtschaftslinien, unabhängig von der Artzugehörigkeit (Petit et al 2002b). Das Muster deutet auf ein eiszeitliches Überdauern der Eichen auf den drei südeuropäischen Halbinseln Iberien, Italien und (Ost-)Balkan hin (Petit et al 2002a). Die Zuordnung stimmt gemäss Brewer et al (2002) und van der Knaap et al (2005) nicht nur mit den Pollendaten überein, sondern passt auch zu den von Ersteren modellierten Klimaverhältnissen während des letzten Gletscherhöchststands und zu den ökologischen Ansprüchen der Eichen. Die zumeist kleinen Refugialvorkommen, die in den südlichsten Gebieten lokalisiert wurden, waren vermutlich während der Zwischeneiszeiten sowie nach dem letzten Gletscherhöchststand genetisch nicht vollständig isoliert, weshalb gemeinsame Rückwanderungsrouten von ansonsten separierten Verwandtschaftslinien gefunden wurden (Petit et al 2002a).

Im Alpenraum herrschen heute zwei Verwandtschaftslinien der cpDNA mit Herkunft aus Italien und dem Balkan vor. Diese sind entsprechend ihrem Ursprung hauptsächlich in westlichen beziehungsweise östlichen Regionen des Alpenbogens zu finden (Csaikl et al 2002; Abbildung 1C). Vermutlich wurden die Eichen nach einer ersten Ausbreitungswelle nochmals aus dem Alpenraum zurückgedrängt (Jüngere Dryas, ca. 11 000 v. Chr.), und sie besiedelten den Alpenbogen erneut von sekundären Refugien aus (Petit et al 2002a; Abbildung 1C). Es gilt als gesichert, dass die italienische Linie die Alpen von Süden nach Norden überqueren konnte, mit vermutetem Übergang beim Simplonpass (Mátyás & Sperisen 2001). Die Alpen wirkten also nicht als die landläu-

Art	Datenbasis		Refugialgebiete; markant erkennbare Prozesse	Ausbreitung (Pollen/Samen)	Quellen
	Molekulare Marker	Fossildaten berücksichtigt			
<i>Quercus</i> spp.	cpPCR-RFLPs	(X)	Iberien, <b>Italien, Balkan</b> ; Migration westwärts aus Balkan auf Alpennordseite, Durchquerung der Alpen von S nach N	Wind/Tiere	Brewer et al 2002, Csaikl et al 2002, Mátyás et al 2002, Mátyás & Sperisen 2001, <b>Petit et al 2002a, Petit et al 2002b</b> , van der Knaap et al 2005
<i>Fagus sylvatica</i>	cpSSRs/ PCR-RFLPs Isoenzyme	X	Karpaten/Apuseni-Gebirge, (N-)Balkan, Iberien, Italien, <b>O-Alpenraum, Westalpen</b> ; Schwemme aus Slowenien, zusätzlich S-Migration aus N-Alpengebiet?	Wind/Tiere	Demesure et al 1996, <b>Magri et al 2006</b> , van der Knaap et al 2005
<i>Picea abies</i>	mtVNTRs cpSSRs Isoenzyme	X	Moskauer Becken, Karpaten, <b>zentral-europäische Refugien (O-Alpen, Dinarische Alpen, Böhmisches Massiv)</b> ; Flaschenhalseffekt in W-Alpen während W-Migration	Wind/Wind	Bucci & Vendramin 2000, Gugerli et al 2001, Lagercrantz & Ryman 1990, Latałowa & van der Knaap 2006, Sperisen et al 2001, <b>Tollefsrud et al 2008</b> , van der Knaap et al 2005
<i>Pinus sylvestris</i>	mtDNA	X	Kleinasien, (Iberien), Balkan, <b>Italien</b> , ungarische Tiefebene, Donaubecken, <b>periglaziale Refugien um Alpenraum</b> ; Besiedlung vorwiegend aus Ostalpen und vermutlich aus verschiedenen Randalpengebieten, italienischer Haplotyp in Südalpen	Wind/Wind	<b>Cheddadi et al 2006</b> , Pyhäjärvi et al 2008, Soranzo et al 2000
<i>Abies alba</i>	mtDNA cpSSRs Isoenzyme	X	Pyrenäen/Kantabrien, S- und N-/W-Balkan, evtl. <b>Slowenische/Dinarische Alpen. N-Apennin und/oder Seealpen</b> ; (i) massive N-/W-Migration aus N-Apennin, (ii) (zusätzlich) SW-alpines Refugium in Seealpen mit perialpiner Ausbreitung und Eindringen in Alpenraum	Wind/Wind	Konnert & Bergmann 1995, Liepelt et al 2002, <b>Liepelt et al 2009</b> , van der Knaap et al 2005
<i>Alnus glutinosa</i>	cpPCR-RFLPs	–	Balkan, regional Korsika, S-Italien, Iberien, Türkei, <b>Karpaten</b> ; vermutlich gesamter Alpenraum aus Karpaten besiedelt	Wind/Wind	King & Ferris 1998
<i>Betula pendula</i>	cpSSRs/ PCR-RFLPs	–	(unklare Refugien); Separierung in 2 evolutionäre Linien, ähnlich <i>P. abies</i>	Wind/Wind	Maliouchenko et al 2007, Palmé et al 2003
<i>Fraxinus excelsior</i>	cpSSRs/ PCR-RFLPs	–	Karpaten/Apuseni-Gebirge, (N-)Balkan, Iberien, <b>Italien um Alpen herum (v.a. SO)</b> , evtl. <b>Dinarische Alpen</b> ; Besiedlung von SO-alpinen/dinarischen Refugien bzw. aus italienischem Refugium westlich um oder über Alpen	Wind/Wind	Heuertz et al 2004
<i>Populus nigra</i>	cpPCR-RFLPs	–	Iberien, <b>Italien, Balkan</b> ; Ausbreitung vermutlich aus Italien entlang Alpen ostwärts, aus Balkan nordwärts (O-Alpen)	Wind/Wind	Cottrell et al 2005
<i>Pinus cembra</i>	cpSSRs	–	<b>Karpaten, periglazial um Alpenraum</b> ; Besiedlung aus O-Randalpen	Wind/Tiere	Gugerli et al 2009, Höhn et al 2009
<i>Pinus mugo</i>	cpSSRs	–	<b>Pyrenäen, periglazial um Alpenraum</b> ; Besiedlung aus W-/O-Randalpen	Wind/Wind	Heuertz et al 2010

**Tab 1** Untersuchungen zur genetischen Struktur von Waldbäumen im Alpenraum im Zusammenhang mit postglazialer Rückwanderung und Populationsgeschichte. Berücksichtigt wurden diejenigen publizierten Studien, welche in der Schweiz häufig vorkommende Arten und Proben aus dem Alpenraum beinhalten. Molekulare Marker: cp: Chloroplasten-DNA; mt: Mitochondrien-DNA; VNTR: variable number of tandem repeats (> 6 Basenpaare lange DNA-Motive mit variabler Anzahl Motivkopien); SSRs: simple sequence repeats (1–6 Basenpaare lange DNA-Motive mit variabler Anzahl Motivkopien); PCR-RFLP: polymerase chain reaction – restriction fragment length polymorphism (Unterschiede in DNA-Sequenz und/oder -Länge aufgrund von enzymatisch geschnittenen, amplifizierten DNA-Fragmenten). Refugialgebiete: Einfluss von Refugialpopulationen auf heutige Vorkommen im Alpenraum (fett: markant; kursiv: durch Pollen-Genfluss). Quellen: Ergiebigste Quellen sind fett geschrieben.



fig vermutete Barriere auf dem Rückwanderungsweg von Süden nach Norden. Einflüsse iberischer Herkunft sind im Alpenraum kaum auszumachen und dürften wohl eher auf menschlichen Samentransfer zurückzuführen sein (Mátyás et al 2002).

#### **Rotbuche (*Fagus sylvatica*)**

Eine weitere umfangreiche Arbeit zu fossilen Pollen- und Makrorestvorkommen in Kombination mit vielfältigen molekulargenetischen Daten (Magri et al 2006) ergänzte eine frühere Studie über die genetische Struktur der Buche aufgrund von cpDNA (Demesure et al 1996). Aufgrund der neusten Erkenntnisse überdauerte auch die Buche die letzte Eiszeit in den drei klassischen Refugialgebieten der südeuropäischen Halbinseln Iberien, Italien und Balkan. Diese Herkünfte waren aber bei der Besiedlung Mitteleuropas nicht von Bedeutung. Den Alpenraum erreichte die Rotbuche hauptsächlich von Refugialgebieten im Ostalpenraum und in den französischen Westalpen (Magri et al 2006; Abbildung 1D). Die Besiedlung der Nordalpen dürfte als Folge der West-Ausbreitung aus dem ostalpinen Refugialraum entlang dem Nordalpenrand erfolgt sein (Magri et al 2006, van der Knaap et al 2005). Zwar deuten Isoenzym-Marker auf Böhmen/Mähren als mögliches Refugialgebiet der Buche nördlich der Alpen hin (Magri et al 2006), aber eine Ausbreitung in Richtung Süden in den Alpenraum fand wohl nicht statt.

#### **Fichte (*Picea abies*)**

Die mütterlich vererbte mtDNA der Fichte weist in ihrem Verbreitungsgebiet zwei genetische Linien auf, welche in natürlichen Beständen eine klare räumliche Trennung zeigen (Sperisen et al 2001). Eine Linie verweist auf ein pollenanalytisch abgeleitetes Glazialrefugium im Bereich des Moskauer Tieflandes, woher die Fichte gemäss fossilen Pollen- und Makrorestfunden Skandinavien, das Baltikum und angrenzende Gebiete bis zur polnischen Disjunktion (Latałowa & van der Knaap 2006, Schmidt-Vogt 1974) besiedelt hat (Tollefsrud et al 2008). Das zentral- und südeuropäische Fichtenareal wurde von der zweiten Verwandtschaftslinie besetzt. Die Herkunft dieser Linie weist auf verschiedene Refugialgebiete hin, so die Karpaten und den südöstlichen Alpenraum, die dinarische Gebirgsregion, Gebirgsregionen in Bulgarien, aber auch das Böhmisches Massiv in Verbindung mit den nördlichen Randalpen (Abbildung 1E). Diese klare Trennung der beiden Verwandtschaftslinien ist auch in Zellkern-DNA ersichtlich, parallel dazu zeigen quantitative Merkmale dieselbe Differenzierung (Collignon et al 2002, Heuertz et al 2006, Lagercrantz & Ryman 1990). Sie dürfte sich somit über mehrere glaziale Zyklen herausgebildet haben (Tollefsrud et al 2008).

In der genetischen Struktur der Fichtenpopulationen des Alpenraums ist die Besiedlungsdyna-

mik deutlich abgebildet. Während die Populationen des Ostalpenraums eine grosse Vielfalt mitochondrialer Varianten aufweisen, kommt in den Westalpen fast ausschliesslich ein einziger Typ von mtDNA vor. Dieses Muster kam vermutlich durch einschneidende Gründereffekte im Verlauf der Rückwanderung zustande, wodurch die im Refugialgebiet vorhandene genetische Vielfalt verloren ging (Gugerli et al 2001, Tollefsrud et al 2008). Ein ähnliches, wenn auch nicht derart markantes Bild zeigt die Verteilung der cpDNA-Variation der Arve (*Pinus cembra*) in den Schweizer Alpen (Gugerli et al 2009). In beiden Arten deuten die Befunde aus fossilen Pflanzenresten auf eine klare Ausrichtung der Rückwanderungswege von Ost nach West hin (Burga & Perret 1998, van der Knaap et al 2005) und dienen somit als Indiz für die populationsdynamische Erklärung der beobachteten genetischen Struktur.

#### **Waldföhre (*Pinus sylvestris*)**

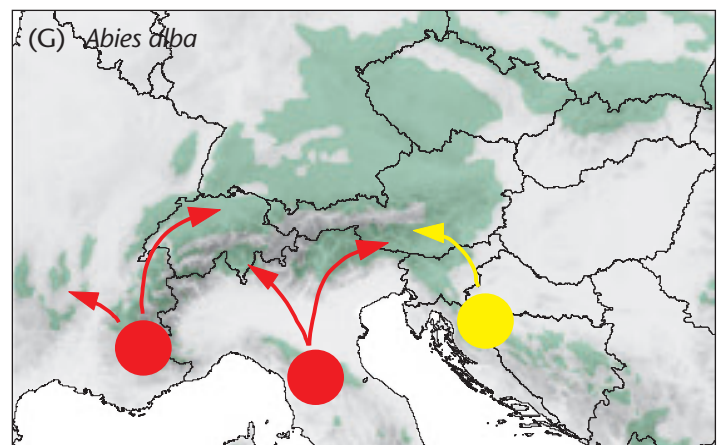
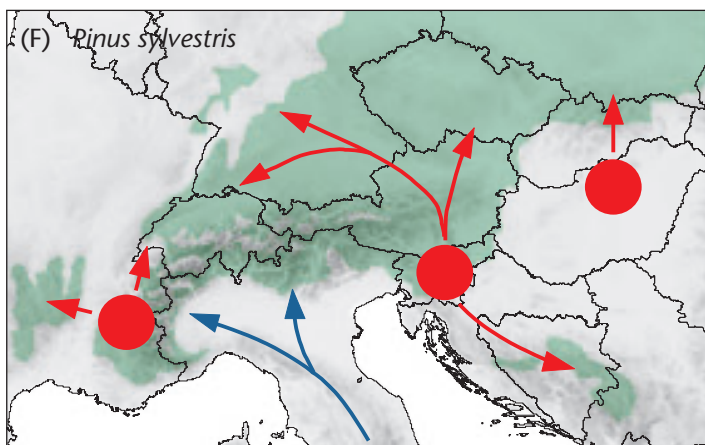
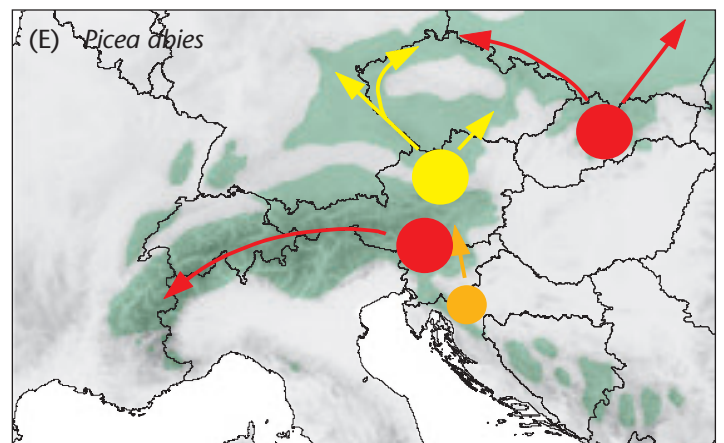
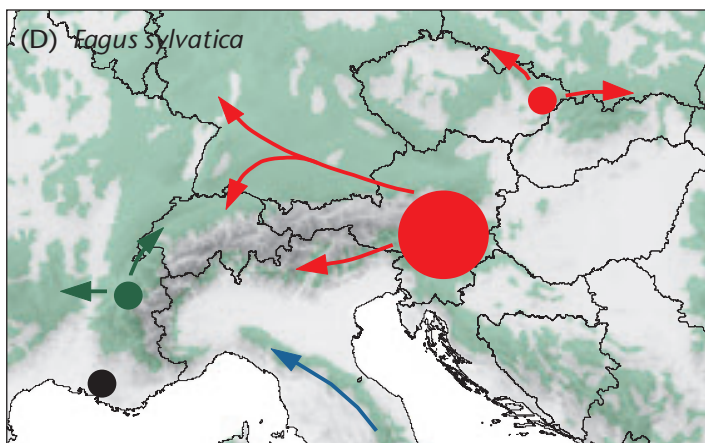
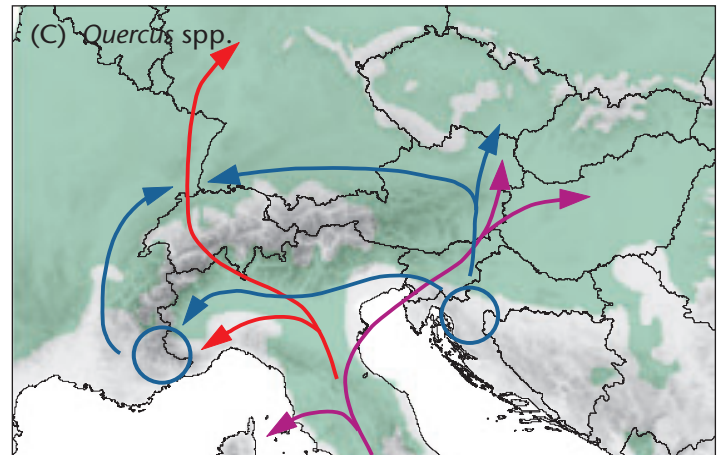
Vorweg muss darauf hingewiesen werden, dass der Pollen von Föhrenarten keine artspezifische Zuordnung zulässt, sondern nur die beiden Untergattungen unterschieden werden können. In Bezug auf die im Gebiet vorkommenden Föhrenarten heisst dies, dass Pollen von *P. cembra* gegenüber demjenigen von *P. sylvestris* und *P. mugo* s.l. abgrenzbar ist. Somit gewinnen molekulargenetische Marker zusätzlich an Wert, da diese artspezifisch sind und somit die Erkenntnisse aus Pollenfunden ergänzen können.

Laut Cheddadi et al (2006) deuten die Pollendaten, kombiniert mit ökologischen Befunden zur Rekonstruktion des früheren Verbreitungsgebiets, einmal mehr auf die drei südeuropäischen Halbinseln als wichtigsten Refugialgebieten der Waldföhre hin. Allerdings expandierten diese Bestände nicht in den mittel- und nordeuropäischen Bereich des heutigen Waldföhrenareals. Zusätzlich zu den mediterranen Halbinseln wird ein östliches Refugium, möglicherweise in den Karpaten, postuliert, welches für die Besiedlung von Nord- und Osteuropa wichtig war. Alle diese grösseren Refugialvorkommen dürften, mit einer Ausnahme (s. unten), nicht zur Wiederbesiedlung des Alpenraums beigetragen haben. Die heutigen Vorkommen der Waldföhre in den Alpen wanderten wohl grösstenteils aus den Ostalpen (Abbildung 1F), aber auch aus regionalen Vorkommen in Alpennähe in den Alpenraum ein. In den Südalpen ist jedoch aufgrund der mtDNA-Variation zusätzlich der Einfluss des italienischen Refugialgebiets erkennbar.

#### **Weisstanne (*Abies alba*)**

Eine kürzlich publizierte Arbeit zu Pollen- und DNA-Daten der Weisstanne (Liepelt et al 2009) weist auf regionale Refugialgebiete in den Pyrenäen und im nordspanischen Kantabrien hin, ebenso im Bal-

Downloaded from [http://mehjdan.gilepress.com/sz/article-pdf/16/1/6/207/1965100/sz1\\_2010\\_0207.pdf](http://mehjdan.gilepress.com/sz/article-pdf/16/1/6/207/1965100/sz1_2010_0207.pdf) by guest on 03 August 2024



**Abb 1** Übersichtskarten zu den europäischen Gebirgssystemen und wichtigen Refugialgebieten (A, B) sowie schematische Darstellung der wichtigsten postglazialen Rückwanderungsrouten einiger häufiger Waldbaumarten des Alpenraums (C–G). Herkunft und Wanderungswege sind vereinfacht dargestellt, Farben widerspiegeln genetisch differenzierte evolutionäre Linien. Primärrefugien: ausgefüllte Kreise (aus Platzgründen z.T. nicht angezeigt, vgl. Text). Vermutete Sekundärrefugien: offene Kreise. Quellen: Petit et al (2002a, *Quercus* spp.), Magri et al (2006, *Fagus sylvatica*), Tollefsrud et al (2008, *Picea abies*), Cheddadi et al (2006, *Pinus sylvestris*), Liepelt et al (2009, *Abies alba*).

Downloaded from [http://mendenhall.allepress.com/sz/article-pdf/161/6/207/1965100/sz\\_2010\\_0207.pdf](http://mendenhall.allepress.com/sz/article-pdf/161/6/207/1965100/sz_2010_0207.pdf) by guest on 03 August 2024

kan und im dinarischen Gebirge. Diese Herkünfte blieben jedoch gemäss der räumlichen Verteilung verschiedener molekularer Marker ohne nennenswerte Auswirkungen auf den Alpenraum. Dieser scheint aus dem Nordapennin oder aus einem Refugium in den südwestlichen Seealpen durch die Weisstanne besiedelt worden zu sein (Abbildung 1G). Die Pollendaten lassen gemäss Liepelt et al (2009) ein Einwandern aus westlicher Richtung vermuten, möglicherweise über den Jura oder entlang dem Alpennordrand. Erst in den Ostalpen ist eine Kontaktzone zwischen dieser westlichen und einer vermutlich aus dem Balkan stammenden östlichen Verwandtschaftsgruppe erkennbar (Abbildung 1G).

Die auf den Alpenraum ausgerichtete Pollenanalyse von van der Knaap et al (2005) postuliert jedoch eine Süd-Nord-Hauptausbreitungsrichtung der Weisstanne, was in der Südschweiz (Tessin), aber nicht andernorts entlang dem Alpensüdrand erkennbar ist. Wie die Weisstanne in die zentralen Bereiche der Alpen eingedrungen ist, wo sie im Mittelholozän stellenweise häufig war (Tinner et al 1996), bleibt bisher unbekannt. Da die Weisstanne mesische Verhältnisse bevorzugt, dürften ökologische Einschränkungen verhindert haben, dass sich diese Baumart in den heute von Trockenheit geprägten inneren Alpentälern stark ausbreiten konnte.

### Allgemeine Muster oder artspezifische Struktur?

Aufgrund obiger Ausführungen und weiterer Studien (Tabelle 1) lassen sich gewisse Muster zum Einfluss postglazialer Rückwanderung auf die genetische Struktur von Baumarten im Alpenraum herauskristallisieren, welche Altbekanntes bestätigen, aber auch neue Erkenntnisse zutage fördern.

Zwar bestätigen sich die drei grossen südeuropäischen Halbinseln Iberien, Italien und der Balkan als wichtige eiszeitliche Refugialgebiete für die weitverbreiteten europäischen Baumarten. Allerdings expandierten diese Refugialpopulationen teilweise nur wenig, weshalb Mittel- und Nordeuropa, aber auch der Alpenraum nach der letzten Eiszeit von einigen Baumarten nicht durch Herkünfte aus diesen klassischen Refugien besiedelt wurden. Deutlich zeigt sich bei gewissen Arten der Einfluss von Herkünften aus den Karpaten beziehungsweise aus der ungarischen Tiefebene, wo Restpopulationen die Zeit der alpinen Vergletscherung überdauern konnten. Weniger bekannt, aber immer häufiger bestätigt, auch in Studien zu genetischen Mustern bei Tieren (Hofreiter & Stewart 2009, Stewart & Lister 2001), werden die Refugialgebiete im alpinen Randgebiet oder um die Alpen herum sowie nördlich der Alpen (Bhagwat & Willis 2008, Birks & Willis 2008), zum Beispiel das Böhmisches Massiv und Mähren.

In den letzten Jahren wurde auch erkannt, dass Gebirge in vielen Fällen nicht als Barriere auf die nacheiszeitlichen Wanderungswege von Baumarten wirkten. Was für die Pyrenäen weitgehend zutreffen mag, da dieser Gebirgszug im Osten und im Westen ans Meer grenzt, scheint für die Alpen zumindest für den Zeitraum der quartären Eiszeiten nicht zu gelten. Alternative Wanderungsrouten waren nördlich oder südlich entlang den Randalpen vorhanden, sodass Baumarten aus östlichen (Balkan, Karpaten, Ostalpenrand) oder westlichen (Südwestalpen) Refugialgebieten heraus ihre Verbreitungsareale ausdehnen oder verschieben konnten. Als Folge davon haben sich Wanderungsströme aus unterschiedlichen Refugialgebieten im Alpenraum getroffen. Die Alpen entfalteten demnach nicht eine Wirkung als Barriere, sondern eher als Auffangbecken, indem die Ausbreitungswellen kanalisiert und somit Verwandtschaftslinien vermischt wurden. Dies führte vielerorts, so auch nördlich der Alpen, zu erhöhter genetischer Vielfalt (Comps et al 2001, Petit et al 2003).

Die Art der Samen- und Pollenausbreitung und artspezifische ökologische Ansprüche dürften die Kontraktion, Expansion und Verschiebung der Verbreitungsgebiete von Pflanzenarten massgeblich beeinflusst und sich so auf die Musterbildung genetischer Struktur niedergeschlagen haben (Alvarez et al 2009). Trotz umfangreichen und detaillierten Datensätzen noch weitgehend unklar bleibt die kleinräumige Bestandesdynamik, welche im Lauf der Rückwanderungsgeschichte zu Besiedlungen, lokalem Aussterben und Neubesiedlung geführt hat (Metapopulationsdynamik). Die teilweise starken Klimaschwankungen nach dem letzten Gletscherstandmaximum (ca. 18 000 v. Chr.), zum Beispiel die massive Abkühlung während der Jüngeren Dryas, dürften vielerorts für die zeitweiligen Bestandsveränderungen ausschlaggebend gewesen sein (Brewer et al 2002, Petit et al 2002a). DNA-Untersuchungen an fossilen Pollen oder Makroresten, wie sie in den letzten Jahren vermehrt durchgeführt wurden (Gugerli et al 2005, Liepelt et al 2006), könnten zur Verbesserung der räumlich-zeitlichen Auflösung beitragen. Solche Untersuchungen sind vielversprechend, jedoch technisch aufwendig und stehen erst am Anfang.

Das entworfene Bild der Wirkung postglazialer Rückwanderung auf genetische Strukturen von Baumarten lässt teils klare Konturen erkennen, enthält aber auch ein gerüttelt Mass an Unschärfe und bedarf deshalb noch substanzieller Scharfzeichnung. Diese kann durch dichtere Beprobung, Untersuchung weiterer Baumarten oder vertiefte Erkenntnisse zur Interpretation von fossilen und molekulargenetischen Daten erreicht werden. Die verfügbaren Daten machen jedoch bereits deutlich, dass die postglaziale Kolonisierung des Alpenraums nicht einfach mit linearer Ausbreitung beschrieben werden kann. ■

Eingereicht: 3. November 2009, akzeptiert (mit Review): 24. März 2010



Wir danken Pim van der Knaap für wertvolle Hinweise. Finanzielle Unterstützung wurde durch das EU-Exzellenznetzwerk «Evoltree» und innerhalb des EU-Projekts «Fossilva» durch das Staatssekretariat für Bildung und Forschung gewährt (CT-99.0689-2).

## Literatur

- ALVAREZ N ET AL (2009) History or ecology? Substrate type as a major driver of spatial genetic structure in Alpine plants. *Ecol Lett* 12: 632–640.
- BHAGWAT SA, WILLIS KJ (2008) Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *J Biogeogr* 35: 464–482.
- BIRKS HJB, WILLIS KJ (2008) Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecol Div* 1: 147–160.
- BREWER S ET AL (2002) The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *For Ecol Manage* 156: 27–48.
- BUCCI G, VENDRAMIN GG (2000) Delineation of genetic zones in the European Norway spruce natural range: preliminary evidence. *Mol Ecol* 9: 923–934.
- BURGA CA, PERRET R (1998) Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter. Thun: Ott. 805 p.
- CHEDDADI R ET AL (2006) Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecol Biogeogr* 15: 271–282.
- COLLIGNON AM, VAN DE SYPE H, FAVRE JM (2002) Geographical variation in random amplified polymorphic DNA and quantitative traits in Norway spruce. *Can J For Res* 32: 266–282.
- COMPS B ET AL (2001) Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* 157: 389–397.
- COTTRELL JE ET AL (2005) Postglacial migration of *Populus nigra* L.: lessons learnt from chloroplast DNA. *For Ecol Manage* 206: 71–90.
- CSAIKL UM ET AL (2002) Chloroplast DNA variation of white oaks in the alpine region. *For Ecol Manage* 156: 131–145.
- DEMASURE B, COMPS B, PETIT RJ (1996) Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50: 2515–2520.
- FURRER E (1955) Probleme um den Rückgang der Arve (*Pinus cembra*) in den Schweizer Alpen. *Mitt Eidgenöss Forsch. anst Wald Schnee Landsch* 31: 669–705.
- GRATTAPAGLIA D, PLOMION C, KIRST M, SEDEROFF RR (2009) Genomics of growth traits in forest trees. *Curr Opin Pl Biol* 12: 148–156.
- GUGERLI F (2009) Können genetische Grundlagen zur nachhaltigen Waldnutzung beitragen? Birmensdorf: Eidgenöss Forsch. anst Wald Schnee Landsch, Forum für Wissen 2009: 103–109.
- GUGERLI F, PARDUCCI L, PETIT RJ (2005) Ancient plant DNA: review and prospects. *New Phytol* 166: 409–418.
- GUGERLI F, RÜEGG M, VENDRAMIN GG (2009) Gradual decline in genetic diversity in Swiss stone pine populations (*Pinus cembra*) across Switzerland suggests postglacial re-colonization into the Alps from a common eastern glacial refugium. *Bot Helv* 119: 13–22.
- GUGERLI F ET AL (2001) Haplotype variation in a mitochondrial tandem repeat of Norway spruce (*Picea abies*) populations suggests a serious founder effect during postglacial re-colonization of the western Alps. *Mol Ecol* 10: 1255–1263.
- HEUERTZ M ET AL (2004) Chloroplast DNA variation and post-glacial recolonization of common ash [*Fraxinus excelsior* L.] in Europe. *Mol Ecol* 13: 3437–3452.
- HEUERTZ M ET AL (2006) Multilocus patterns of nucleotide diversity, linkage disequilibrium and demographic history of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst). *Genetics* 174: 2095–2105.
- HEUERTZ M ET AL (2010) Phylogeographic structure but no subspecies differentiation in the mountain pine, *Pinus mugo* Turra species complex. *J Biogeogr* 37: 541–556.
- HOFREITER M, STEWART J (2009) Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Curr Biol* 19: R584–R594.
- HÖHN M ET AL (2009) Variation in the chloroplast DNA of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) reflects contrasting post-glacial history of populations from the Carpathians and the Alps. *J Biogeogr* 36: 1798–1806.
- HOLDEREGGER R, KAMM U, GUGERLI F (2006) Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecol* 21: 797–807.
- KING RA, FERRIS C (1998) Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Mol Ecol* 7: 1151–1161.
- KÖNIG AO ET AL (2002) Chloroplast DNA variation of oaks in western Central Europe and genetic consequences of human influences. *For Ecol Manage* 156: 147–166.
- KONNERT M, BERGMANN F (1995) The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Pl Syst Evol* 196: 19–30.
- LAGERCANTZ U, RYMAN N (1990) Genetic structure of Norway Spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution* 44: 38–53.
- LATAŁOWA M, VAN DER KNAAP WO (2006) Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. *Quaternary Sci Rev* 25: 2780–2805.
- LIEPELT S, BIALOZYT R, ZIEGENHAGEN B (2002) Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 14590–14594.
- LIEPELT S ET AL (2006) Authenticated DNA from ancient wood remains. *Ann Bot* 98: 1107–1111.
- LIEPELT S ET AL (2009) Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) – A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Rev Palaeobot Palyno* 153: 139–149.
- MAGRI D ET AL (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytol* 171: 199–221.
- MALIOUCHENKO O ET AL (2007) Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *J Biogeogr* 34: 1601–1610.
- MARKGRAF V (1970) Palaeohistory of the Spruce in Switzerland. *Nature* 228: 249–251.
- MÁTYÁS G, SPERISEN C (2001) Chloroplast DNA polymorphisms evidence for postglacial recolonisation of oaks (*Quercus* spp.) across the Swiss Alps. *Theor Appl Genet* 102: 12–20.
- MÁTYÁS G, BONFILS P, SPERISEN C (2002) Autochthon oder allochthon? Ein molekulargenetischer Ansatz am Beispiel der Eiche (*Quercus* spp.) in der Schweiz. *Schweiz Z Forstwes* 153: 91–96. doi: 10.3188/szf.2002.0091
- MULLIS KB, FALOONA FA (1987) Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase catalyzed chain reaction. *Meth Enzymol* 155: 335–350.
- PALMÉ AE ET AL (2003) Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Mol Ecol* 12: 201–212.



- PETIT R, VENDRAMIN GG (2007) Plant phylogeography based on organelle genes: an introduction. In: Weiss S, Ferrand N, editors. *Phylogeography of Southern European refugia – evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. Dordrecht: Springer. pp. 23–97.
- PETIT RJ ET AL (2002A) Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *For Ecol Manage* 156: 49–74.
- PETIT RJ ET AL (2002B) Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *For Ecol Manage* 156: 5–26.
- PETIT RJ ET AL (2003) Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300: 1563–1565.
- PYHÄJÄRVIT, SALMELA MJ, SAVOLAINEN O (2008) Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA variation. *Tree Genet Genomes* 4: 247–225.
- SCHMIDT-VOGT H (1974) Das natürliche Verbreitungsgebiet der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) in Eurasien. *Allg Forst- und Jagdztg* 145: 185–197.
- SORANZO N, ALIA R, PROVAN J, POWELL W (2000) Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provide new insights into postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Mol Ecol* 9: 1205–1211.
- SPERISEN C ET AL (2001) Tandem repeats in plant mitochondrial genomes: application to the analysis of population differentiation in the conifer Norway spruce. *Mol Ecol* 10: 257–263.
- STEWART JR, LISTER AM (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends Ecol Evol* 16: 608–613.
- TINNER W, AMMANN B, GERMANN P (1996) Treeline fluctuations recorded for 12 500 years by soil profiles, pollen and plant macrofossils in the Central Swiss Alps. *Arctic Alpine Res* 28: 131–147.
- TOLLEFSRUD MM ET AL (2008) Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Mol Ecol* 17: 3134–3150.
- VAN DER KNAAP WO ET AL (2005) Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15 000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. *Quat Sci Rev* 24: 645–680.

## Genetische Struktur von Waldbäumen im Alpenraum als Folge (post)glazialer Populationsgeschichte

Fossile Überreste (Pollen, Makroreste) und aufgrund von molekularen Untersuchungen festgestellte genetische Strukturen stellen komplementäre Datengrundlagen dar, um die (post)glaziale Geschichte von Pflanzenpopulationen nachzuzeichnen. Aufgrund vergleichender Studien, die beide Datenquellen verwenden, fokussiert die vorliegende Arbeit auf die Auswirkungen der nacheiszeitlichen Rückwanderung auf die genetische Struktur häufiger, weitverbreiteter Waldbaumarten im Alpenraum. Wir zeigen auf, dass zwar auf kontinentaler Ebene die drei grossen südeuropäischen Halbinseln (Iberien, Italien, Balkan) sowie die Karpaten während der letzten Eiszeit als wichtige Refugialgebiete für viele europäische Baumarten dienten. Diese Refugien waren aber von geringer Bedeutung für die Wiederbesiedlung des Alpenraums. Neuere Studien konnten hingegen zeigen, dass Refugialgebiete in der näheren Umgebung der Alpen, zum Beispiel am östlichen und westlichen Ende des Alpenbogens, Populationen von Waldbaumarten enthielten, welche als Herkünfte der heutigen Vorkommen im Alpenraum dienten. Zudem gibt es klare Hinweise darauf, dass mehrere Arten Populationen nördlich der Alpen aufrechterhalten konnten, beispielsweise im Böhmisches Massiv. Wir vertreten die Ansicht, dass die Alpen nicht zwingend als Barriere wirkten für die Migration in nördlicher Richtung, sondern dass während der Arealausdehnung aus verschiedenen Refugien Flächen entlang des Alpenrandes verfügbar waren. Solche Wanderungsrouten ermöglichten das Aufeinandertreffen unterschiedlicher genetischer Verwandtschaftslinien, weshalb in den jeweiligen Kontaktzonen erhöhte genetische Vielfalt gefunden wird. Diese Übersicht unterstreicht, wie sich paläoökologische und molekulargenetische Untersuchungen ergänzen können, um ein geschärftes Bild von der postglazialen Geschichte der Baumarten im Alpenraum zu zeichnen.

## Structure génétique des arbres forestiers dans l'arc alpin d'après l'histoire (post)glaciaire des populations

Les restes fossilisés (pollen, fragments) et la structure génétique définie grâce aux examens moléculaires livrent des données complémentaires pour retracer l'historique (post)glaciaire des populations végétales. Sur la base d'études comparatives, utilisant ces deux sources d'information, le présent travail se concentre sur les effets de la recolonisation postglaciaire sur la structure génétique des essences forestières communes et fréquentes dans l'arc alpin. Nous démontrons qu'au niveau continental, les trois grandes presqu'îles européennes (péninsule ibérique, Italie et Balkans) ont servi de refuge lors de la dernière ère glaciaire à un grand nombre d'essences européennes. Toutefois, ces refuges ont eu peu d'influence sur la recolonisation des Alpes. Des études récentes ont démontré que des refuges proches des Alpes, comme par exemple les extrémités est et ouest de l'arc alpin, contenaient des populations qui sont à la base des provenances des populations alpines actuelles. Il existe de plus des traces de plusieurs essences qui ont pu maintenir des populations au nord des Alpes, comme par exemple dans le massif de Bohême. Nous insistons sur le fait que les Alpes n'ont pas forcément constitué une barrière lors des migrations en direction du nord, mais que l'extension s'est faite à partir de refuges de plusieurs régions le long des Alpes. Ces cheminement ont permis la rencontre de lignées génétiques de différentes origines; raison pour laquelle on retrouve une variation génétique accrue aux points de croisements. Cet aperçu démontre aussi comment les études de paléocologie et de génétique moléculaire peuvent se compléter pour recréer de manière plus précise l'histoire postglaciaire des essences forestières dans l'espace alpin.