

Schlussbericht

zum Verbundvorhaben



Thema:

GenMon – Einrichtung eines genetischen Monitorings für Buche und Fichte in Deutschland zur Bewertung der genetischen Anpassungsfähigkeit der Baumarten gegenüber Umweltveränderungen.

Datum der Veröffentlichung:

1. Juli 2021

Zuwendungsempfänger / Förderkennzeichen:

| | | |
|-----------------|--|-------------------|
| Teilvorhaben 1 | Bayerisches Amt für Waldgenetik (AWG), Teisendorf | 22WC409201 |
| Teilvorhaben 2 | Landesbetrieb Forst Brandenburg, Landeskompetenzzentrum Forst (LFE), Eberswalde | 22WC409202 |
| Teilvorhaben 3 | Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA), Freiburg | 22WC409203 |
| Teilvorhaben 4 | Landesforst Mecklenburg-Vorpommern (LFoA), Betriebsteil Forstplanung, Versuchswesen, Informationssysteme (FVI), Malchin | 22WC409204 |
| Teilvorhaben 5 | Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (NW-FVA), Göttingen | 22WC409205 |
| Teilvorhaben 6 | Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz (FAWF), Trippstadt | 22WC409206 |
| Teilvorhaben 7 | Staatsbetrieb Sachsenforst (SBS), Pirna OT Graupa | 22WC409207 |
| Teilvorhaben 8 | ThüringenForst, Forstliches Forschungs- und Kompetenzzentrum (FFK), Gotha | 22WC409208 |
| Teilvorhaben 9 | ISOGEN am Institut für Forstgenetik, Göttingen | 22WC409209 |
| Teilvorhaben 10 | Thünen-Institut für Forstgenetik, Großhansdorf | 22WC409210 |

Laufzeit:

13. Juni 2016 – 31. März 2020

Monat der Erstellung:

Oktober 2020

Autoren:

**Dr. Barbara Fussi,
Marco Kunz,
Ute Tröber,
Dr. Ludger Leinemann,
Prof. Dr. Ralf Kätzel,
Dr. Pascal Eusemann,
Dr. Heike Liesebach,
Frank Becker,
Dr. Oleksandra Kuchma,
PD Dr. Birgit Kersten,
Wolfgang Voth,
Manuel Karopka,
Dr. Aki M. Höltken,
Serge Havel,
Bernd Rose,
Dr. Heino Wolf,
Karina Kahlert,
Dr. Bernd Hosius**

Weitere an der Projektbearbeitung beteiligte Personen:

**Dr. Darius Kavaliauskas, Dr. Alwin Janßen, Dr. Monika Konnert,
Malte Mader, Dr. Niels Andreas Müller, Wolfgang Arenhövel,
Jacqueline Wegner, Mario Klein, Sven Merten, Jens Schmiedel,
Isabell Kolbe, Anna-Katerina Coker**

Technische Assistenz:

**Marie-Fee August, Barbara Buchwinkler, Susanne Nowak,
Ursula Franke, Miriam Schneider, Vivian Kuhlenkamp**

Inhaltsverzeichnis

| | |
|--|-----|
| Schlussbericht | 1 |
| I. Ziele und Aufgaben des Verbundprojektes | 4 |
| 1. Aufgabenstellung..... | 4 |
| 1.1 Hintergrund, Ziele und Aufgaben..... | 4 |
| 1.2 Planung und Ablauf | 5 |
| 2. Wissenschaftlicher und technischer Stand..... | 8 |
| 2.1 Forstgenetisches Monitoring | 8 |
| 2.2 Darstellung des Monitoringkonzeptes | 10 |
| 2.3 Auswahl der Baumarten im Projekt | 11 |
| 2.4 Auswahl der Versuchsflächen, Flächeneinrichtung und Beprobung..... | 12 |
| 2.5 Ausgangssituation zur Entwicklung adaptiver Marker bei der Buche | 13 |
| 3. Zusammenarbeit im Projektverbund | 14 |
| II. Ergebnisse | 15 |
| Arbeitspaket 1: Koordination und Datenbankmanagement | 15 |
| Arbeitspaket 2: Fortsetzung des Monitorings bei Buche auf bereits eingerichteten Flächen | 16 |
| Arbeitspaket 3: Neuanlage von Flächen zum genetischen Monitoring bei Buche..... | 28 |
| Arbeitspaket 4: Neuanlage von Flächen zum genetischen Monitoring bei Fichte | 37 |
| Arbeitspaket 5: Genetische Analysen | 52 |
| Arbeitspaket 6: Datenauswertung und Simulationsstudien..... | 58 |
| Arbeitspaket 7: Methodische Weiterentwicklungen | 97 |
| III. Zusammenfassung und Schlussfolgerung | 113 |
| IV. Zitierte Literatur | 115 |
| V. Verwertung | 121 |
| VI. Erkenntnisse von Dritten | 123 |
| VII. Veröffentlichungen | 124 |

Schlussbericht

I. Ziele und Aufgaben des Verbundprojektes

1. Aufgabenstellung

1.1 Hintergrund, Ziele und Aufgaben

Unsere Waldbaumarten unterliegen einer Vielzahl räumlich und zeitlich variierender biotischer und abiotischer Einflüsse (Umwelheterogenität). Aufgrund der Kombination aus Langlebigkeit und Ortsgebundenheit haben sich bei Waldbaumarten im Laufe der Evolution Mechanismen entwickelt, die auf verschiedenen Ebenen die Aufrechterhaltung von genetischer Variabilität gewährleisten (PETIT & HAMPE 2006). Genetische Studien belegen, dass nicht nur Baumarten und -populationen, sondern auch einzelne Bäume eine höhere individuelle genetische Vielfalt (Heterozygotiegrad) aufweisen als z.B. kurzlebige, krautige Pflanzen (HAMRICK & GODT 1989, 1996; MÜLLER-STARCK 1991). Diese Eigenschaft verleiht dem einzelnen Baum Plastizität gegenüber den vielen unterschiedlichen Umweltbedingungen, die während der insgesamt langen Lebensspanne (Ontogenese) auftreten können. So, wie die physiologische (plastische) Reaktionsfähigkeit einzelner Individuen an die vorgegebene Umwelt vom jeweiligen Genotyp abhängig ist, ist für die Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen eine hohe genetische Vielfalt auf Populationsebene notwendig, um auf großräumige und zeitlich langfristige Klima- und Umweltveränderungen reagieren zu können (BERGMANN & HOSIUS 1996). Genetische Vielfalt ist eine wesentliche Grundlage von Waldbaumpopulationen, um sich an Veränderungen der Umweltbedingungen aus eigener Kraft anzupassen. Vor diesem Hintergrund sind das Ausmaß und ggf. der Verlust an genetischer Vielfalt sowie Störungen im genetischen System wichtige Indikatoren zur Bewertung der räumlich und zeitlich variablen Anpassungsfähigkeit von Beständen.

Ziel des forstgenetischen Monitorings ist es, die genetische Variation und den Zustand des genetischen Systems sowie deren räumliche und zeitliche Veränderung anhand von Kriterien, Indikatoren und Verifikatoren zu erfassen. Das genetische Monitoring leistet dadurch einen essentiellen Beitrag, um die Wirkung von Einflussfaktoren auf die genetische Vielfalt und somit auf die Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen abschätzen und bewerten zu können (BLAG-FGR-Expertengruppe „Genetisches Monitoring“, ANONYMUS 2004). Einflussfaktoren können z.B. Klimawandel oder auch verschiedene waldbauliche Verfahren sein.

Um solche Entwicklungen zu beobachten, wurde für die beiden forstwirtschaftlich relevanten Baumarten Buche und Fichte ein deutschlandweites Netz, bestehend aus 24 Monitoringflächen eingerichtet. Auf jeder Fläche erfolgten populationsgenetische Untersuchungen an Altbäumen, Naturverjüngung und Samen. Hierfür wurden neutrale nukleare Kernmikrosatellitenmarker (nSSR) eingesetzt. Es wurden Indikatoren für genetische Prozesse (z. B. genetische Vielfalt, Diversität und Allelverteilung) berechnet. Ferner wurden aus genetischen Strukturen Informationen zur Bestandesgeschichte gewonnen.

Bestandteil des genetischen Monitorings waren auch phänologische Beobachtungen. An vorselektierten Individuen wurden Blattaustrieb, Blühintensität, Fruktifikation und Vitalität über bisher drei Beobachtungsjahre hinweg bonitiert. Mittels Datenlogger wurden auf allen Flächen stündliche Wetterdaten aufgezeichnet. Daraus lassen sich z.B. lokale abiotische Einwirkungen (z.B. Spätfröste) identifizieren, die Auswirkungen auf Vitalität und Reproduktionsgeschehen von Individuen nehmen. Darüber hinaus wurde das Saatgut der Bestände geprüft (Lebensfähigkeit, Keimprozent, Hohlkornanteil).

Zur Speicherung und Auswertung des Datenmaterials wurde eine Datenbank aufgebaut. Im Rahmen des Projekts wurde mit der Entwicklung anpassungsrelevanter Genmarker für die Buche begonnen.

Da die Spätfrosttoleranz ein entscheidendes Selektionskriterium im Klimawandel darstellt, wurden in Ergänzung zu den neutralen Mikrosatelliten mittels genomweiter Analysen SNP-Marker für das Merkmal „Blattaustrieb“ evaluiert.

Die Entwicklung solcher Marker und ihre Erprobung hinsichtlich möglicher Korrelationen mit phänologischen Merkmalen sollen künftig wesentlich zur Beurteilung der klimatischen Anpassungsfähigkeit von Waldbeständen beitragen.

1.2 Planung und Ablauf

1.2.1 Planung

Die Projektarbeiten wurden innerhalb des Gesamtverbundes in sieben Arbeitspakete untergliedert:

- AP1 Koordination und Datenbankmanagement
- AP2 Fortsetzung des Monitorings bei Buche auf bereits eingerichteten Flächen
- AP3 Neuanlage von Flächen zum genetischen Monitoring bei Buche
- AP4 Neuanlage von Flächen zum genetischen Monitoring bei Fichte
- AP5 Genetische Analysen (Buche und Fichte)
- AP6 Datenauswertung und Simulationsstudien
- AP7 Methodische Weiterentwicklungen

Das Balkendiagramm in Abbildung 1 zeigt die zeitliche Abfolge der Arbeitspakete im Gesamtverbund.

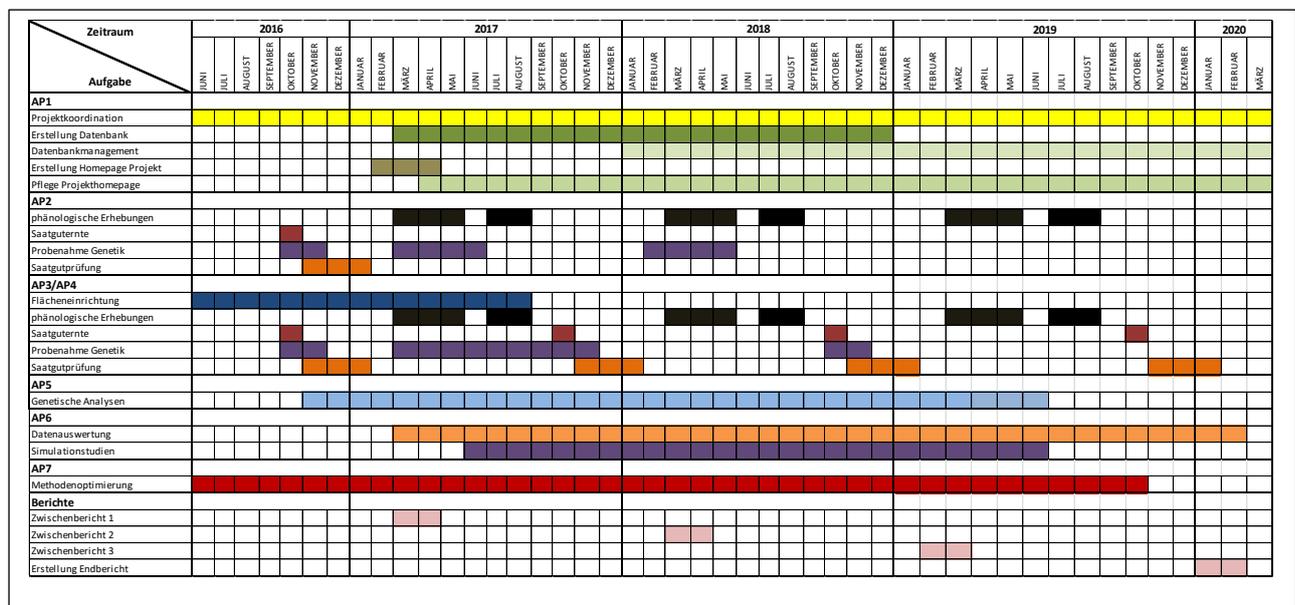


Abb. 1 Übersicht der zeitlichen Verteilung zur Abarbeitung der Arbeitspakete.

In Tabelle 1 ist die Arbeitsteilung zwischen den Teilvorhaben dargestellt.

Tab. 1: Übersicht der Aufgabenverteilung innerhalb der Arbeitspakete zwischen den Teilvorhaben

| Teilvorhaben | AP1 | AP2 | AP 3 | AP 4 | AP 5 | AP 6 | AP 7 |
|-------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|--|---|----------------------------|--|---------------------------------|
| Institut | Koordination und Datenbank-management | Fortsetzung Monitoring <i>Buche</i> | Neueinrichtung Monitoring <i>Buche</i> | Neueinrichtung Monitoring <i>Fichte</i> | Anzahl Genetische Analysen | Datenauswertung und Simulationsstudien | Methodische Weiterentwicklungen |
| 1 AWG | X | 1 | 1 | 1 | 9 | X | |
| 2 FVA | | | 1 | 2 | | | |
| 3 LFE | | 1 | 1 | 1 | | X | |
| 4 LFoA | | | 1 | | | | |
| 5 NW-FVA | | 3 | | 3 | 6 | | |
| 6 FAWF | | 1 | 1 | 1 | | | |
| 7 SBS | | 1 | 1 | 1 | 4 | | |
| 8 Thüringen Forst | | | 1 | 1 | | | |
| 9 ISOGEN | | | | | 5 | | |
| 10 Thünen | | | | | | X | X |
| Gesamt | | 7 | 7 | 10 | 24 | | |

1.2.2 Ablauf

Mit der Durchführung des Verbundprojektes konnte ab Eingang der Zuwendungsbescheide seitens der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE) in Bonn zum 13.06.2016 vorzeitig begonnen werden. Das Verbundprojekt wurde bis zum 30.09.2019 bewilligt. Aufgrund umweltabhängiger und witterungsbedingter Faktoren kam es zu zeitlichen Abweichungen bei der Probenbereitstellung und der Probenanalyse (z.B. notwendige Nachbeprobungen, Verzögerungen durch laborbedingte Analysewiederholungen). Weitere Verzögerungen haben sich bei der Entwicklung der Datenbank ergeben (sicherheitstechnische Abstimmungsprobleme zwischen dem Softwareentwickler und dem IT-Serverbetreiber, Tests und Behebungen von Softwarefehlern). Diese nicht vorhersehbaren Störungen haben zu einer verzögerten Bereitstellung der Arbeitsergebnisse für die weitere Auswertung geführt. Aufgrund dieser Situation wurde im Verbund eine Projektverlängerung bis zum 31.03.2020 beantragt, die mit Bescheiden vom 27.08.2019 von der Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) bewilligt wurde.

Ein vorzeitiger Maßnahmenbeginn war erforderlich, um die deutschlandweit sehr günstige Blüh- und Fruktifikationssituation bei der Buche für eine Samenernte im Spätsommer/Herbst des Jahres 2016 nutzen zu können.

Die Koordination hat ihre reguläre Tätigkeit mit der Einstellung eines Projektkoordinators zum 01.01.2017 aufgenommen. Basierend auf der „Anleitung zur Durchführung des genetischen Monitorings für bestandesbildende Baumarten“ (2008) erarbeitete die Koordination Vorlagen zur Flächeneinrichtung und Dokumentation und stellte weiterhin Boniturschemata für phänologische Beobachtungen in Form von Handlungsanweisungen bereit.

Damit konnte ein einheitliches Vorgehen aller Teilvorhaben im Gesamtverbund sichergestellt werden.

Zur Zusammenführung aller auf den einzelnen Flächen erhobenen Daten wurde über die Koordination eine internetbasierte Datenbank konzipiert, die im Dezember 2018 ihren Produktivbetrieb aufnahm. Sie stellt Daten für Auswertungszwecke an die Projektpartner bereit. Die Datenbank soll über das aktuelle Vorhaben hinaus eine Basis für genetisches Langzeitmonitoring in Deutschland bieten, auch für ein breiteres Spektrum an Monitoringflächen bzw. Baumarten.

Die Erfolgskontrolle im Projektverbund erfolgte durch regelmäßige Arbeitstreffen, bei denen Projektfortschritte analysiert, weitere Arbeitsschritte besprochen und die bereits erarbeiteten Ergebnisse zur Veröffentlichung vorbereitet wurden.

Um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse aus den umfangreichen genetischen Untersuchungen zu gewährleisten, wurde eine Laborarbeitsgruppe aus den vier daran beteiligten Projektpartnern und dem Thünen-Institut als Verantwortlichem für die Datenauswertung gebildet. Es wurden Standards für die genetischen Analysen vereinbart sowie Ringtests für beide Baumarten initiiert. Basierend auf den Ringtests wurde die finale Markerauswahl getroffen.

Das Probenmaterial von Altbäumen, Verjüngungspflanzen und Samen wurde auf Basis neutraler nuklearer Kernmikrosatelliten-Marker genetisch analysiert. Auf Grundlage durchgeführter Ringtests wurden 17 Marker für die Buche und 16 Marker für die Fichte ausgewählt. Basierend auf den Genotypen der Altbäume, der natürlichen Verjüngung und der Samen wurden Indikatoren für genetische Prozesse (z. B. genetische Vielfalt und Allelverteilung, effektive Populationsgröße) berechnet. Es wurden Elternschaftsanalysen und bestandesübergreifende populationsgenetische Auswertungen durchgeführt. Analysen der genetischen Strukturen in den Altbaumbeständen lieferten Hinweise auf die Verjüngungsphase der Monitoringflächen.

Phänologische Beobachtungen (Austriebsverlauf, Blühintensität und Ausmaß der Fruktifikation) sowie Vitalitätsbonituren wurden an ausgewählten Altbäumen und Verjüngungspflanzen über drei Beobachtungsjahre (2017 - 2019) durchgeführt. Die Ergebnisse wurden u.a. hinsichtlich der Verteilung der Bestände (geografischer Gradient, Höhenlage) und insbesondere im Hinblick auf Austriebsunterschiede sowie Spätfrostanfälligkeit ausgewertet.

Im Projekt wurde ferner Probenmaterial von früh- und spätreibenden Buchen aus den Monitoringflächen zur Erprobung und Validierung potenzieller adaptiver genetischer Marker (SNP) bereitgestellt. Die Arbeiten zur Entwicklung von anpassungsrelevanten Markern im Arbeitspaket 7 wurden jedoch durch erheblichen Personalmangel erschwert.

2. Wissenschaftlicher und technischer Stand

2.1 Forstgenetisches Monitoring

Der Einfluss verschiedener Umweltfaktoren auf unsere Waldökosysteme wird durch forstliche Monitoring-Programme erfasst, welche kontinuierliche Erhebungen zu Klima, Stoffhaushalt, Waldzustand oder zur Entwicklung der Artenvielfalt beinhalten. Der Zustand und die Veränderungen der genetischen Strukturen sind dabei bislang nur vereinzelt im Rahmen von stichprobenhaften Inventuren und Vergleichen von zwei Generationen zu einem bestimmten Zeitpunkt erfasst worden (JOLIVET et al. 2012, FUSSI et al. 2016, Eusemann et al. 2019, WOJACKI et al. 2019, EUSEMANN & LIESEBACH 2020 eingereicht). Im Gegensatz zum Stoff- und Energiehaushalt von Waldökosystemen wird die genetische Information überwiegend innerhalb von Reproduktionsgemeinschaften, nämlich den Populationen der jeweils beteiligten Arten weitergegeben. Da Anpassungsfähigkeit sowie Anpassungsprozesse der Populationen auf der Nutzung genetischer Variation basieren, ist es somit naheliegend, dass der Zustand eines Ökosystems nicht nur durch das Artenspektrum selbst, sondern auch durch den Zustand des genetischen Systems dieser Arten gegeben ist. Deshalb muss der nachhaltige Umgang mit Waldökosystemen im Hinblick auf sich ständig ändernde Umweltbedingungen auch deren genetische Variation (Vielfalt, Diversität, Differenzierung) berücksichtigen.

Anpassungsfähigkeit von Waldbaum-Populationen ist nur dann gegeben, wenn die Funktionsfähigkeit ihres genetischen Systems sichergestellt ist. Das genetische System umfasst

- a. diejenigen Mechanismen, die im Wesentlichen die Neukombination von Genen, deren Vermehrung sowie räumliche und zeitliche Ausbreitung (also Paarungs-, Reproduktions- und Genflusssysteme) gewährleisten, sowie
- b. die Verfügbarkeit genetischer Vielfalt als Selektionsbasis, um Veränderungen der oben genannten Mechanismen zur Erhaltung ihrer Funktionstüchtigkeit auch unter sich ändernden Umweltbedingungen zu ermöglichen (GREGORIUS & DEGEN 2007).

In Abbildung 2 ist die Funktionsweise von Anpassungsvorgängen (adaptives Rückkopplungsprinzip) in Populationen dargestellt. Dabei bilden die Umweltbedingungen die Systemeingaben, welche modifizierend oder auch adaptiv auf die Mechanismen des genetischen Systems einwirken können. Unter den jeweils aktuellen Umweltbedingungen wirken die genetischen Mechanismen auf die Verbesserung der Fitness einer Population hin. Durch die Änderung der Umweltfaktoren kann eine Änderung der Intensität und / oder Richtung der Wirkung genetischer Mechanismen erforderlich sein, um die Überlebensfähigkeit der Population zu gewährleisten.

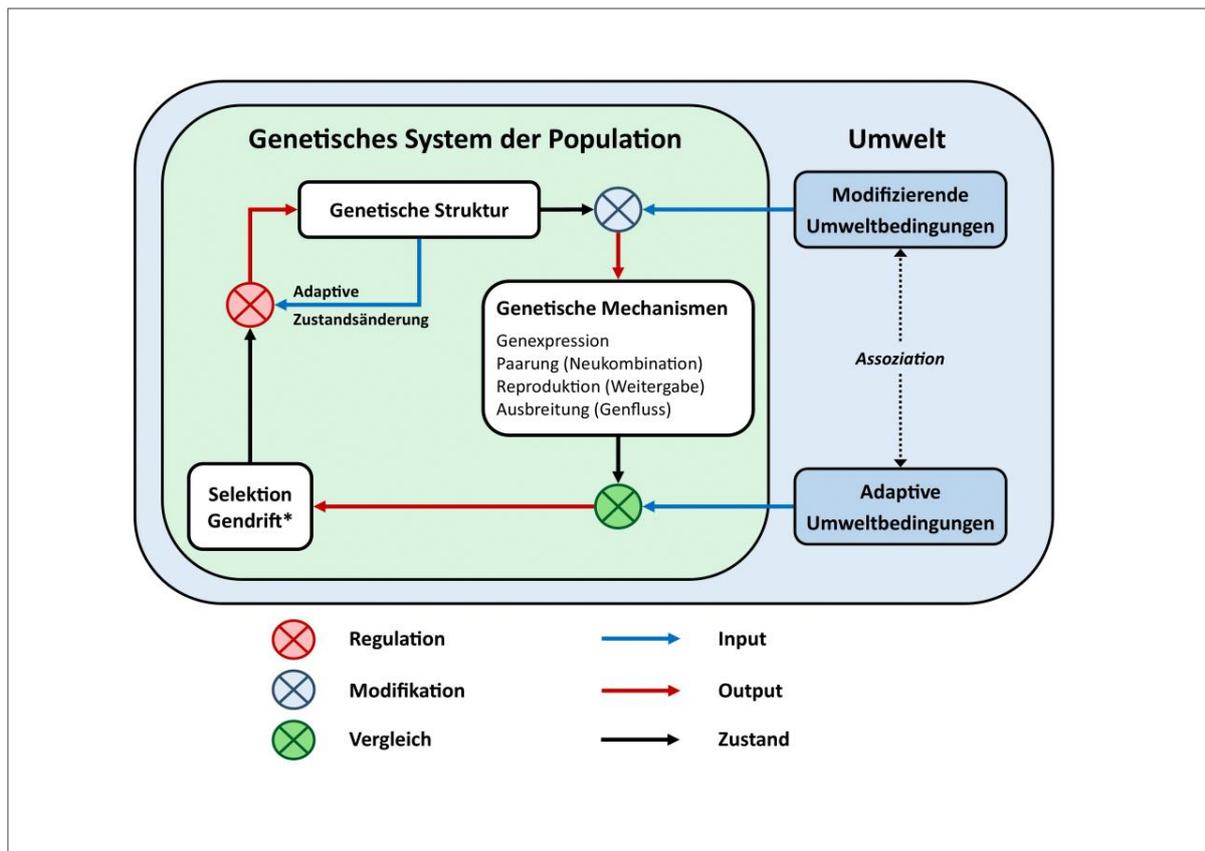


Abb. 2: Vorgang der Anpassung (Rückkopplungsprinzip) auf der Grundlage der Mechanismen des genetischen Systems und genetischer Prozesse wie z.B. Selektion und Gendrift auf Populationsebene (verändert nach SCHOPPA 2000, GREGORIUS 2001); *Gendrift = zufällige Veränderung der Häufigkeiten von genetischen Varianten (= Allelen) innerhalb des Genpools einer Population aus HÖLTGEN et al. 2020.

Es kann aber auch zu einer Überforderung dieses Selbstregulationssystems kommen, wenn sich Umweltveränderungen so rasch vollziehen, dass die adaptiven Rückkopplungsraten über die Mechanismen des genetischen Systems eine Optimierung der Strukturen nicht mehr sicherstellen. Durch epigenetische Veränderungen sind kurzfristige Anpassungsvorgänge möglich - über das Potenzial solcher epigenetischen Effekte für die genetischen Systeme von Baumpopulationen liegen aber bisher kaum Erkenntnisse vor (HÖNICKA und FLADUNG 2020).

Mit dem genetischen Langzeit-Monitoring wird das Ziel verfolgt, den Zustand und die räumlich-zeitlichen Veränderungen genetischer Systeme in Waldbaum-Populationen zu erfassen. Dazu sind Kriterien, Indikatoren und Verifikatoren festgelegt worden (siehe Abb. 3). Das Monitoring-Konzept verwendet vier Indikatoren (vgl. NAMKOONG et al. 1996, 2002, KONNERT et al. 2011, FUSSI et al. 2016):

- Level genetischer Vielfalt,
- Veränderung genetischer Vielfalt,
- Veränderungen im Paarungssystem sowie
- Genfluss innerhalb und zwischen Populationen

Verifikatoren (Feststellungsgrößen) dienen ihrer Quantifizierung. Dazu zählen verschiedene populationsgenetische Indices, räumlich-genetische Strukturen, Parameter zur Pollen- und Samenausbreitung, Keimprozent, Hohlkornanteile etc.

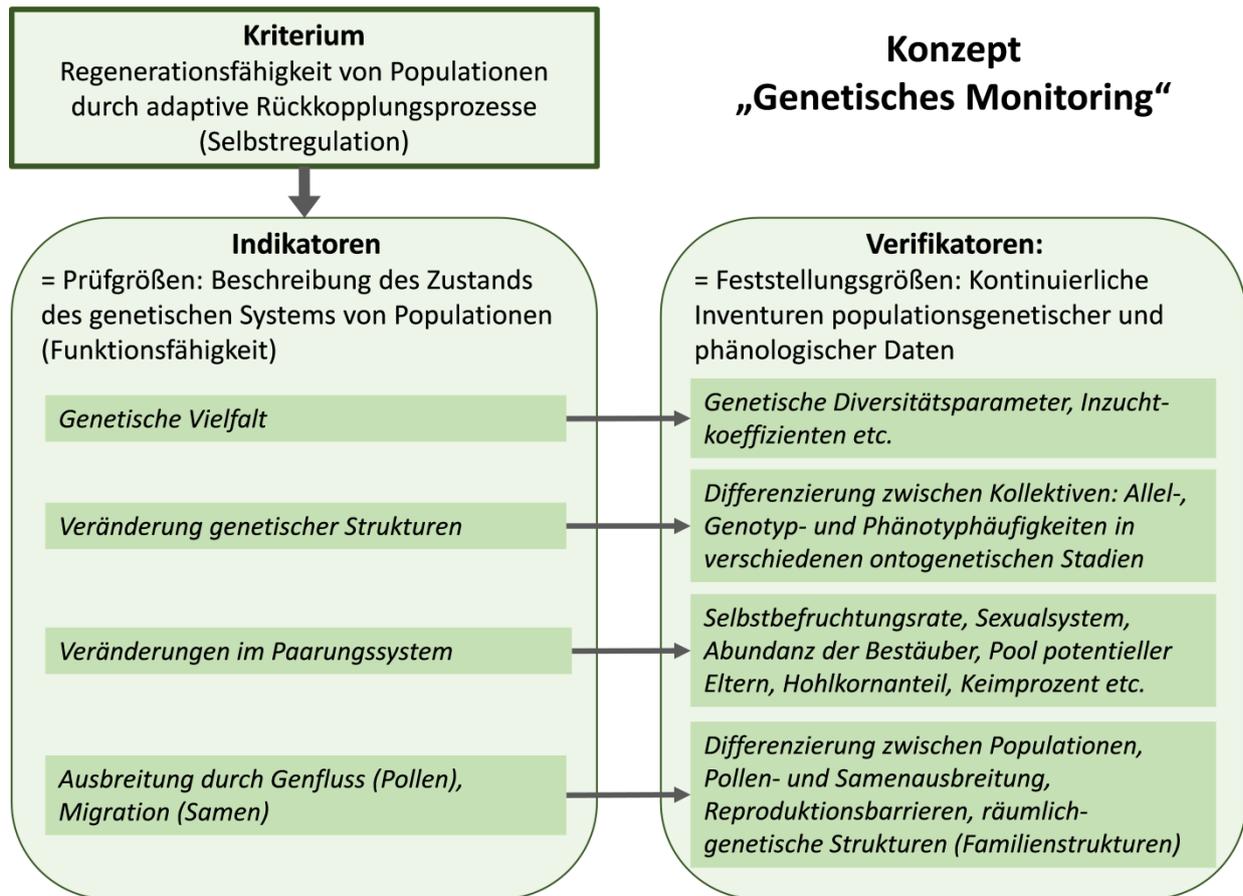


Abb. 3: Konzept des genetischen Monitorings basierend auf Indikatoren und Verifikatoren zur Beschreibung des Zustands und der Entwicklung genetischer Systeme von Populationen (NAMKOONG et al. 1996, 2002; KONNERT et al. 2011) aus HÖLTKEN et al. 2020.

2.2 Darstellung des Monitoringkonzeptes

Um die Veränderungen der genetischen Systeme verfolgen zu können, sind wiederholte Zustandserfassungen und das Studium von Zeitreihen notwendig. Dies kann durch ein genetisches Monitoring sichergestellt werden. Zur Umsetzung des „Konzeptes zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der forstlichen Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland“ (PAUL et al. 2000) erarbeitete die Expertengruppe „Genetisches Monitoring“ im Jahre 2004 im Auftrag der Bund-Länder-Arbeitsgruppe (BLAG) „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“ ein „Konzept zum genetischen Monitoring für Waldbaumarten in der Bundesrepublik Deutschland“ (ANONYMUS 2004). Viele der Projektpartner waren bei der Konzepterstellung beteiligt. Das Konzept beschreibt die wissenschaftlichen Grundlagen und die methodischen Mindestanforderungen eines Monitorings, aber auch Wege zur praktischen Umsetzung. Nach Bestätigung des Konzeptes durch die Waldbaureferenten der Bundesländer erarbeitete die gleiche Arbeitsgruppe einen Handlungsleitfaden für die Einrichtung und Durchführung des genetischen Monitorings in Deutschland, das u. a. einheitliche Flächengrundlagen sowie Erfassungs- und Auswertemethoden festlegte (KÄTZEL et al. 2005, KONNERT et al. 2011).

Die Erprobung im Feld erfolgte ab 2005 in zwei Pilotstudien für Rotbuche und Vogelkirsche, die von dem BMELV bzw. der BLE (Offenes Verfahren „Erfassung der genetischen Struktur wichtiger Waldbaumarten als Grundlage für ein genetisches Monitoring“) finanziert wurden. Bei dieser Gelegenheit wurden jeweils vier Flächen für Buche und vier Flächen für Vogelkirsche eingerichtet. Keine dieser Flächen ging aber über eine genetische Erstinventur hinaus (z.B. KONNERT und DIETRICH 2007, MAURER et al. 2007).

Auf Grundlage des bereits vorhandenen Handlungsleitfadens wurden Konzepte zur Flächeneinrichtung, und zur Bonitur von Phänologie und Vitalität für Buche erweitert und für Fichte erarbeitet (siehe die jeweiligen Handlungsanweisungen im Anhang).

2.3 Auswahl der Baumarten im Projekt

Für das genetische Monitoring wurden die Baumarten Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) und Gemeine Fichte (*Picea alba* (L.) KARST) ausgewählt.

Die Rotbuche ist die häufigste natürliche Laubbaumart in Deutschland und gehört zu den wirtschaftlich bedeutendsten Laubhölzern Europas. Da sie eine konkurrenzstarke Laubbaumart ist, wird die Baumart als besonders geeignet für den Umbau labiler Fichten- und Kiefernbestände eingestuft. Die Buche ist windblütig. Die natürliche Vermehrung erfolgt vorwiegend generativ. Die Früchte fallen oft in die Nähe der Mutterbäume, wodurch sich in der Verjüngung Familienstrukturen ergeben können (KONNERT et al. 2007). Sie wächst innerhalb ihres großen Verbreitungsgebietes unter sehr unterschiedlichen klimatischen Bedingungen, was auf eine Anpassung an lokale Bedingungen schließen lässt. Voraussetzung für die Fähigkeit zur Anpassung von Waldbäumen an veränderte Wuchsbedingungen ist eine hohe genetische Diversität. Die Rotbuche weist in den meisten Beständen eine hohe Variation ihrer Erbanlagen auf, (z.B. COMPS et al. 1990, KONNERT 1995). Daraus wird auf eine vergleichsweise hohe Anpassungsfähigkeit geschlossen.

Einzelne Untersuchungen zeigten zudem bei naturnaher Bewirtschaftung keine nennenswerten Veränderungen der genetischen Diversität von einer Generation zur nächsten (z.B. HUSSENDÖRFER und KONNERT 2000, FINKELDEY und ZIEHE 2004, BUITEVELD et al. 2007). In den letzten Jahren zeigt die Baumart aber vor allem im Süden des Verbreitungsgebietes zunehmend deutliche negative Reaktionen auf die sich verändernden Klimabedingungen (LEBOURGEOIS et al. 2005, HEWITT et al. 2011, PIOVESAN et al. 2008). In Teilen Mitteleuropas wurden als Folge der außergewöhnlichen Dürre- und Hitzewelle im Sommer 2003 Ausfälle von Naturverjüngung, erhöhte Mortalität, ein geringerer Zuwachs auf Grund von verminderter photosynthetischer Aktivität und ein höherer Schädlingsbefall beobachtet (CZAJKOWSKI et al. 2005, JUNG 2009). Gerade die Reaktions- und Anpassungsfähigkeit der Buche als bedeutendste Laubbaumart in Deutschland wird durch die Dürreperioden der Jahre 2018 und 2019 auf die Probe gestellt. Wenn auch regional sehr unterschiedlich, sind bei der bisher an die mitteleuropäischen Bedingungen besonders gut angepassten Buche vielerorts Vitalitätsschwächen und in der Folge komplexe Schäden und erhöhte Absterbeerscheinungen beobachtet worden (verursacht durch Rindenpilze, teilweise gefolgt von einem Befall von Borken- bzw. Prachtkäfern und anschließendem Befall mit Holzfäulepilzen). Da die Reaktionen der Buche zeitlich entkoppelt zu Witterungsextremen auftreten können, ist davon auszugehen, dass wesentliche Nachwirkungen der Jahre 2018 und 2019 vermutlich erst in den kommenden Jahren festzustellen sind (EICHHORN et al. 2019, ROHDE et al. 2019).

Die Fichte wurde ausgewählt, weil sie die häufigste Baumart der deutschen Forstwirtschaft ist. Das Vorkommen in Deutschland ist in einigen Regionen am klimatischen Nischenrand (KÖLLING 2007). Die schnellwachsende und ertragreiche Baumart wurde häufig außerhalb ihres natürlichen Areals in Reinbeständen angebaut. Der heutige Zustand der Fichtenwälder in Deutschland ist daher stark vom Menschen geprägt. Autochthone Fichtenbestände sind vergleichsweise rar, aber darum umso wertvoller. Aufgrund der unkontrollierten Verbreitung ist eine klare geographische Differenzierung in den genetischen Strukturen der Fichtenbestände heute nicht leicht zu erkennen. Herkunftsversuche, Frühtests und genetische Analysen (RUETZ und BERGMANN 1989, KONNERT 2002) haben aber eine klare Anpassung an die Höhenlage gezeigt (z.B. HOLZER 1975, NATHER und HOLZER 1979, HOLZER et al. 1982), die sich in stark genetisch kontrollierten Merkmalen wie Austriebsverhalten, Wuchsform (GEBUREK et al. 2007, CARÉ et al. 2020 a, b) etc. äußern.

Mit zunehmender Klimaerwärmung ist auch eine Verschiebung der Höhenzonen zu erwarten, die bei der Fichte mitbedacht werden muss. Die Fichte besitzt eine große Standortsamplitude. Sie besiedelt nahezu alle Böden. Hohe Anforderungen bestehen hinsichtlich der Wasserversorgung. Begrenzend sind ausgeprägte Sommerwärme und Dürre sowie Schädlingsbefall. Mit dem Klimawandel steigt in warm-trockenen Gebieten ihr Betriebsrisiko bis hin zum Totalausfall. Die Fichte ist daher nicht nur auf Grund ihrer forstwirtschaftlichen Bedeutung, sondern vor allem auf Grund ihrer hohen Klimasensibilität eine wichtige Indikatorbaumart für die selektive Wirkung von Witterungsextremen auf das genetische System. Ein intaktes Blüh- und Fruktifikationsgeschehen, verbunden mit einer vitalen und konkurrenzfähigen Naturverjüngung ist für die Gestaltung von Mischbeständen, in denen die Fichte in Zukunft ihre Chancen hat, wichtig.

2.4 Auswahl der Versuchsflächen, Flächeneinrichtung und Beprobung

Für die Buche wurden deutschlandweit 14 Monitoringflächen eingerichtet. Für die Fichte wurden 10 Monitoringflächen eingerichtet (Abb. 4).

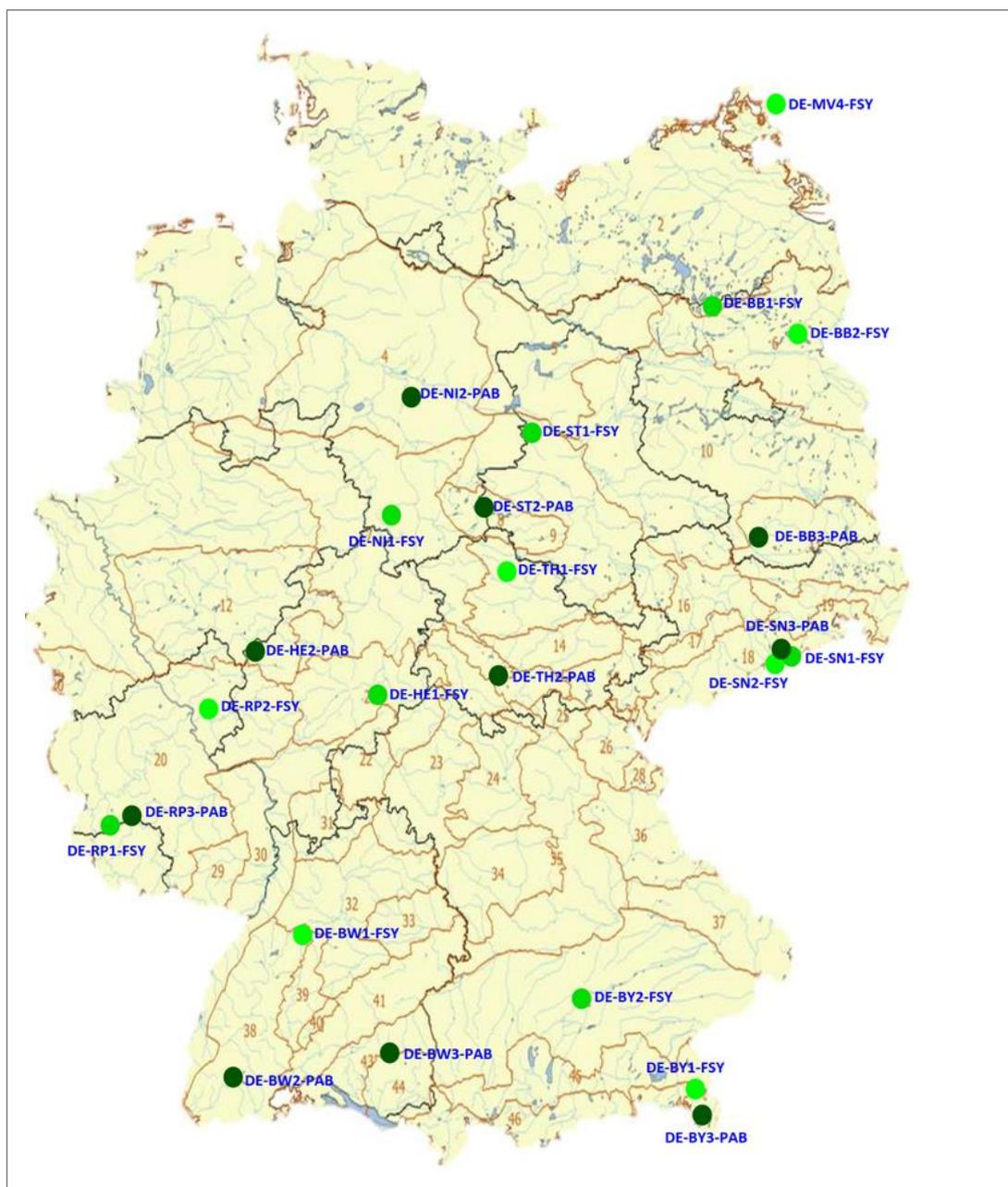


Abb. 4: Lage der Monitoringflächen für Buche und Fichte in Deutschland.

Aus Gründen der Vergleichbarkeit soll das genetische Monitoring nach einer baumartenspezifisch einheitlichen Methodik erfolgen. Jede dieser Flächen erstreckt sich über eine Gesamtfläche von ca. 4 ha. Innerhalb dieses Flächenbereichs sind drei Zonierungsbereiche abgegrenzt (siehe Abb. 5).

- (a) Kernfläche (zentraler Bereich von 50 x 50 m [0,25 ha])
- (b) Intensivfläche (Erweiterungsbereich um die Kernfläche von 100 x 100 m [1 ha])
- (c) Extensivfläche (Erweiterungsbereich um die Intensivfläche von 200 x 200 m [4 ha])

Auf jeder Monitoringfläche werden auf einer Fläche mit der Größe von einem Hektar (Intensivfläche) alle Altbäume (Vollaufnahme), 400 Verjüngungspflanzen und 400 Samen (von 20 Altbäumen) beprobt und genetisch analysiert. Weitere Details zur Flächeneinrichtung sind in den Handlungsanweisungen im Anhang zu finden.

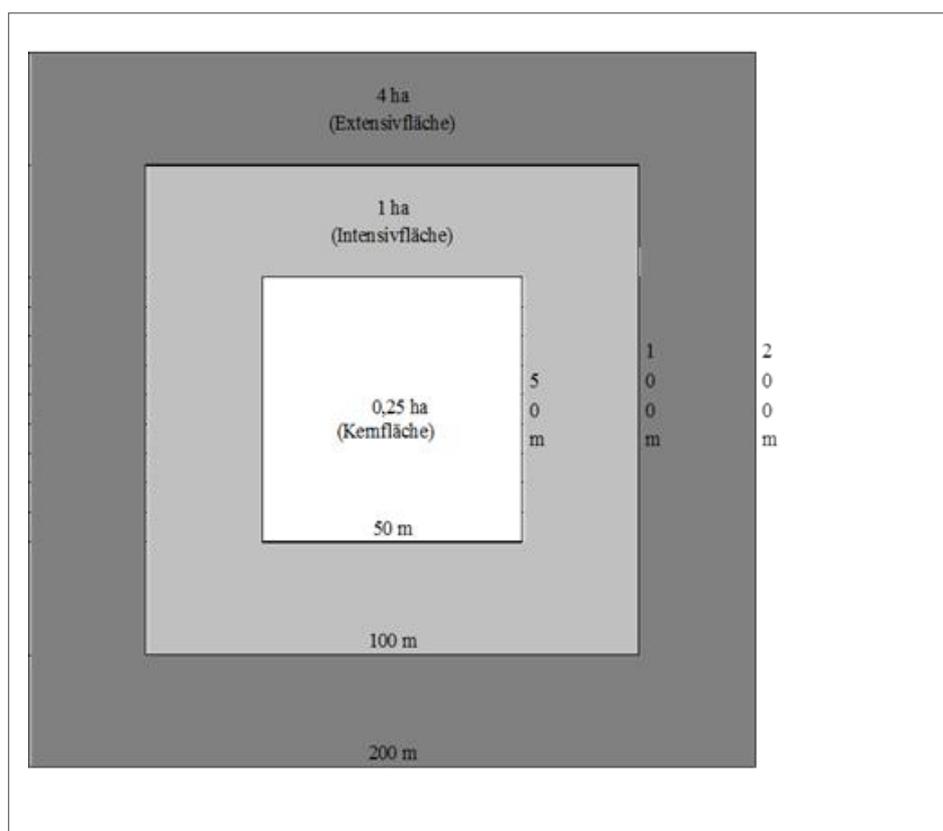


Abb. 5: Schematischer Aufbau der Monitoringflächen. Die Abgrenzung des zentralen Bereichs deckt sich mit der Level II Beobachtungsfläche.

2.5 Ausgangssituation zur Entwicklung adaptiver Marker bei der Buche

Im Gegensatz zu den im Monitoring verwendeten neutralen Markern spielten adaptive Marker bei der Buche eine noch geringe Rolle. Im Rahmen einer ersten genetischen Kartierung der Buche von SCALFI et al. (2004) wurden einige QTLs für Blattflächenmerkmale gefunden. Einen Hinweis gaben auch JUMP et al. (2006) mit einem AFLP-Locus, der eine Beziehung zum dendrochronologisch ermittelten Zuwachs in Abhängigkeit von der Temperatur in einer spanischen Population aufweist. Weiterführende Arbeiten dazu sind jedoch bisher nicht erschienen. Insgesamt 74 SNPs und InDels in 10 ausgewählten Kandidatengen untersucht SEIFERT et al. (2012), wobei Unterschiede zwischen Populationen gleichermaßen in potenziell adaptiven Genen und bei neutralen Markern gefunden wurden.

Die potenzielle Rolle von mehr als 500 SNPs in 53 Kandidatengenomen wurde von CSILLERY et al. (2014) bei der Selektion unter unterschiedlichen Umweltbedingungen untersucht.

Ein für die Anpassungsfähigkeit im Klimawandel wichtiges Merkmal ist die Spätfrostresistenz, die im engen Zusammenhang mit dem genetisch determinierten Austriebszeitpunkt steht (z. B. GÖMÖRY und PAULE 2011). Die Erfolgsaussichten, adaptive Marker zu finden, sind bei dem sog. Kandidatengen-Ansatz (MÜLLER et al. 2015) eher begrenzt, da mit den konventionellen Sequenzieretechniken nur punktuell im Genom nach merkmalsassoziierten Markern gesucht werden kann. Durch die technische Entwicklung der letzten Jahre sind Technologien zur Hochdurchsatz-Sequenzierung, wie „Next Generation Sequencing“ (NGS) so weit vorangeschritten, dass erfolgversprechende Ansätze zur Entwicklung adaptiver Marker bestehen. Dabei erfolgt eine genomweite Suche ohne vorherige Festlegung auf vermeintlich relevante Gene (SALGOTRA et al. 2014). Dieser experimentelle Ansatz rückt auch im internationalen Rahmen zunehmend in den Blickpunkt (LESUR et al. 2015).

3. Zusammenarbeit im Projektverbund

Durch die intensive Vernetzung der Projektpartner im Forschungsverbund wurden Synergien und die vorhandenen Kapazitäten im Bereich Forstgenetik effektiv genutzt. Die Zusammenarbeit wurde zwischen allen Verbundpartnern geleistet. Durch die sehr zahlreiche Teilnahme der Projektpartner an den regelmäßigen Arbeitstreffen konnten Probleme frühzeitig erkannt und behoben werden.

Zwischen den beteiligten Institutionen besteht eine langjährige Zusammenarbeit sowohl bilateral als auch im Rahmen von fachbezogenen Arbeitsgruppen (z.B. BLAG-FGR).

Aufgrund der zahlreichen Projektpartner war der Koordinationsaufwand im Gesamtprojekt erheblich und die Umsetzung der Aufgaben erfolgte teilweise zeitverzögert. Insgesamt gelangte das Projekt zu einem sehr erfolgreichen Abschluss.

II. Ergebnisse

Arbeitspaket 1: Koordination und Datenbankmanagement

Das AWG Teisendorf (Projektkoordinator) koordinierte im Projektzeitraum insgesamt 9 Projekttreffen zusammen mit den Partnern vor Ort und nahm an allen Treffen durch mindestens eine Person teil. Bei den Projekttreffen wurden Protokolle verfasst und den Partnern und dem Projektträger zur Verfügung gestellt.

Das Abschluss-Symposium mit sieben Vorträgen aus dem Projekt GenMon und 54 angemeldeten Teilnehmern wurde vom AWG Teisendorf organisiert.

Der Koordinator erstellte im Projektzeitraum

- Baumartenspezifische Handlungsanweisungen zur Einrichtung der Monitoringflächen in Kombination mit Anweisungen zur Probenahme für genetische Analysen
- Baumartenspezifische Handlungsanweisungen für Bonituren von Austriebsverlauf, Blühintensität, Einschätzung der Fruktifikation sowie Erfassung der Vitalität
- Projekthomepage
- Projektflyer
- Internetbasierte Datenbank

Die genauen Details zu diesem Arbeitspaket sind in Anhang Teil III aufgeführt.

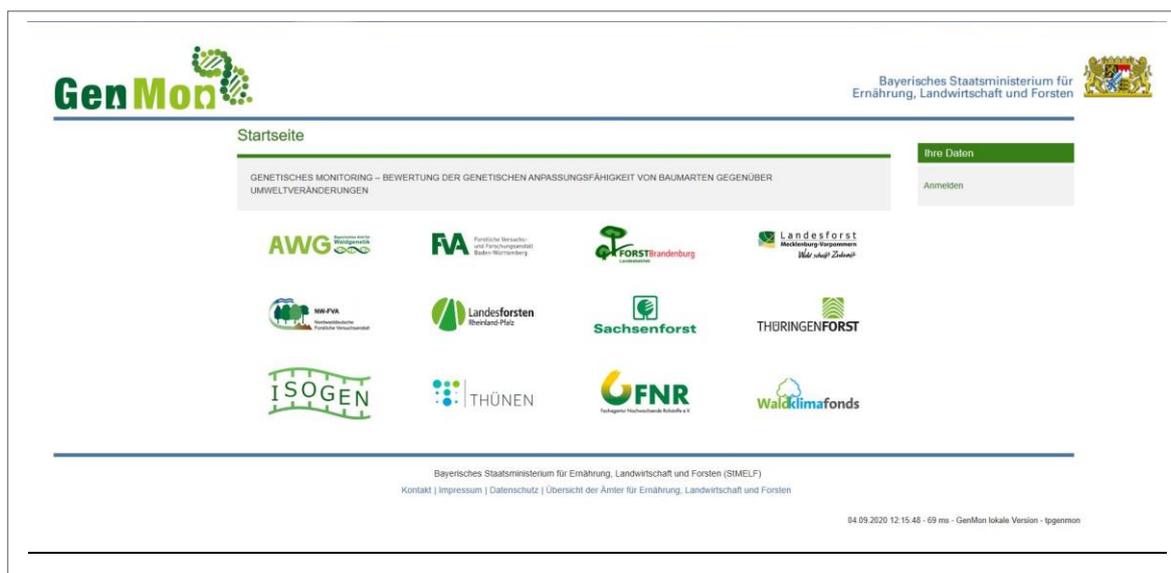


Abb. AP1-1: Startseite der Datenbank „GenMon“ (<https://www.stmelf.bayern.de/genmon/>)

Arbeitspaket 2: Fortsetzung des Monitorings bei Buche auf bereits eingerichteten Flächen

Brandenburg (DE-BB1-FSY, „Rheinsberg“)

Bei der Fläche „Rheinsberg“ handelt es sich um einen reinen Buchenbestand (Schattenblumen-Buchenwald). Hintergrund der Flächenauswahl war, dass es sich um eine Lever II Fläche handelt und dass genetische Voruntersuchungen die deutliche Unterscheidung des Bestandes von anderen westlichen Herkünften bescheinigt hat. Der Bestand ist 130 Jahre alt und ist Staatswald. Der Bestand befindet sich in der ökologischen Grundeinheit 02 (Mittelmecklenburger Jungmoränenland) und ist Teil des forstlichen Herkunftsgiets 810 02 (Ostsee Küstenraum). Die Monitoringfläche wurde im Jahr 2016 im Rahmen des Projektes eingerichtet und die Kernzone gezäunt. Der Bestand befindet sich 104 m über NN mit einem Jahresniederschlag von 578 mm und einer Jahresmitteltemperatur von 8,1 °C. Das geologische Ausgangssubstrat ist Sand mit dem Hauptbodentyp „Sand-Braunerde“.

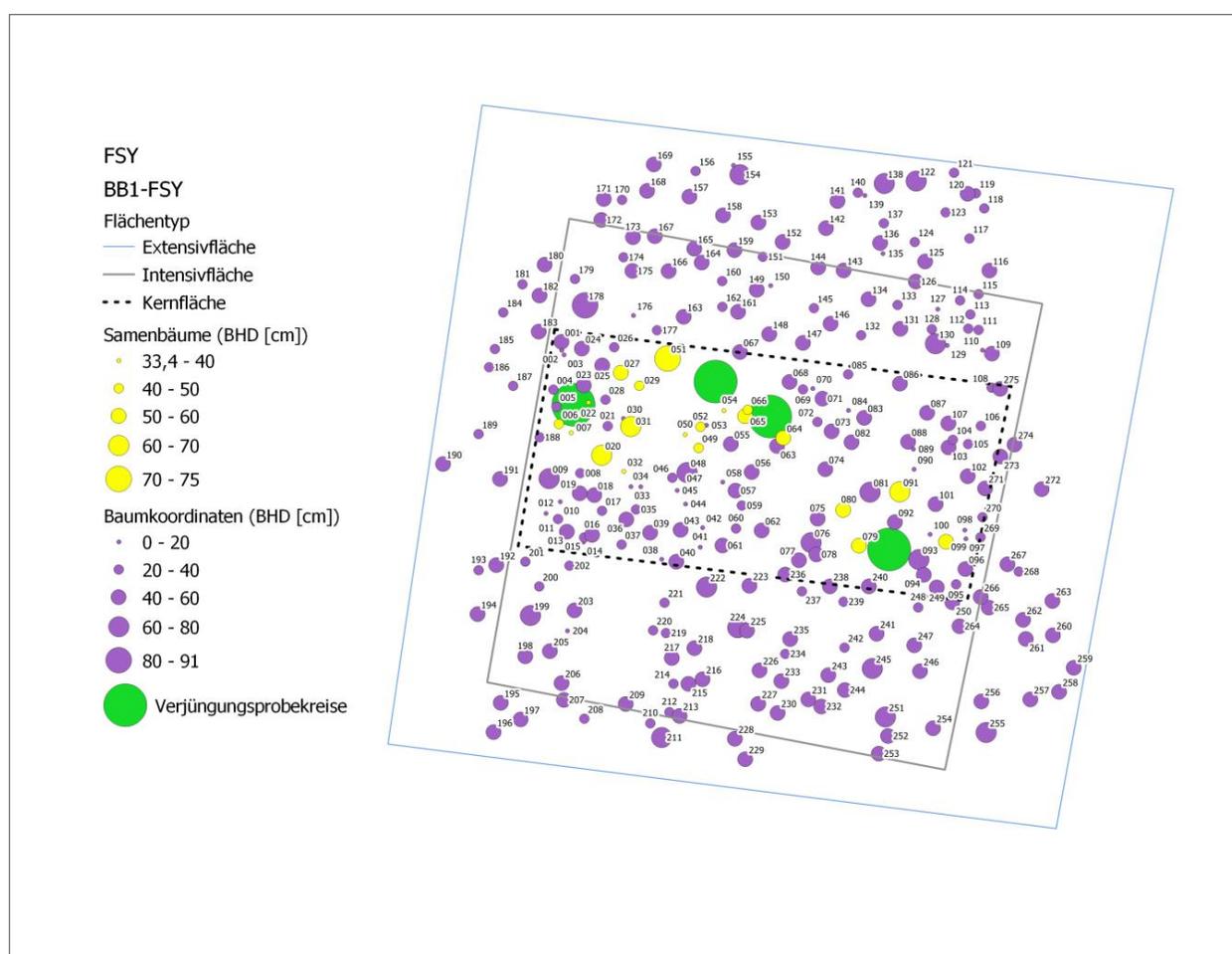


Abb. AP2-1: Stammverteilungsplan der Fläche BB1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Bayern (DE-BY2-FSY, „Kranzberger Forst“)

Die Fläche Freising/Kranzberger Forst wurde bereits im Jahr 2005, im Rahmen einer geförderten Pilotstudie zur Umsetzung des Konzepts für ein genetisches Monitoring eingerichtet. Die Fläche wurde im Projekt GenMon nach den Versuchsfächenvorgaben besichtigt und erneuert. Es handelt sich um eine Level-2-Dauerbeobachtungsfläche mit Waldklimastation im Staatswald. Eigentümer sind die Bayerischen Staatsforsten (BaySF), der Bestand wird unter wirtschaftlichen Gesichtspunkten bewirtschaftet. Der autochthone Buchen-Eichen-Mischbestand (2/3 Buche, 1/3 Stieleiche) befindet sich in nahezu ebener Lage auf einer Höhe von rund 500 m. Der Bestand stockt auf einer frischen, schluffigen, skelettarmen Braunerde aus Löss und Lösslehm mit mittlerer Nährkraft. Der Bestand befindet sich im Tertiären Hügelland (ökologische Grundeinheit 42) im Herkunftsgebiet 810 24 (Alpenvorland) Das durchschnittliche Bestandesalter beträgt 150 Jahre. Der mittlere Jahresniederschlag reicht von 750 bis 800 mm, bei einer Jahresdurchschnittstemperatur von 7,7 °C. Der Bestand stockt auf Braunerde über dem Ausgangsgestein Löss, Lösslehm und Obere Süßwassermolasse.

Als Kernfläche wurde die gezäunte Level-II-Fläche übernommen. Um diese herum wurden eine bereits eingerichtete Intensivfläche (1,00 ha) sowie ein äußerer Erweiterungsbereich übernommen. Vier Verjüngungskegel wurden markiert, verpflockt und eingemessen. Insgesamt sind über 300 Bäume markiert. Die Beerntung von 20 Samenbäumen fand im September 2016 statt.

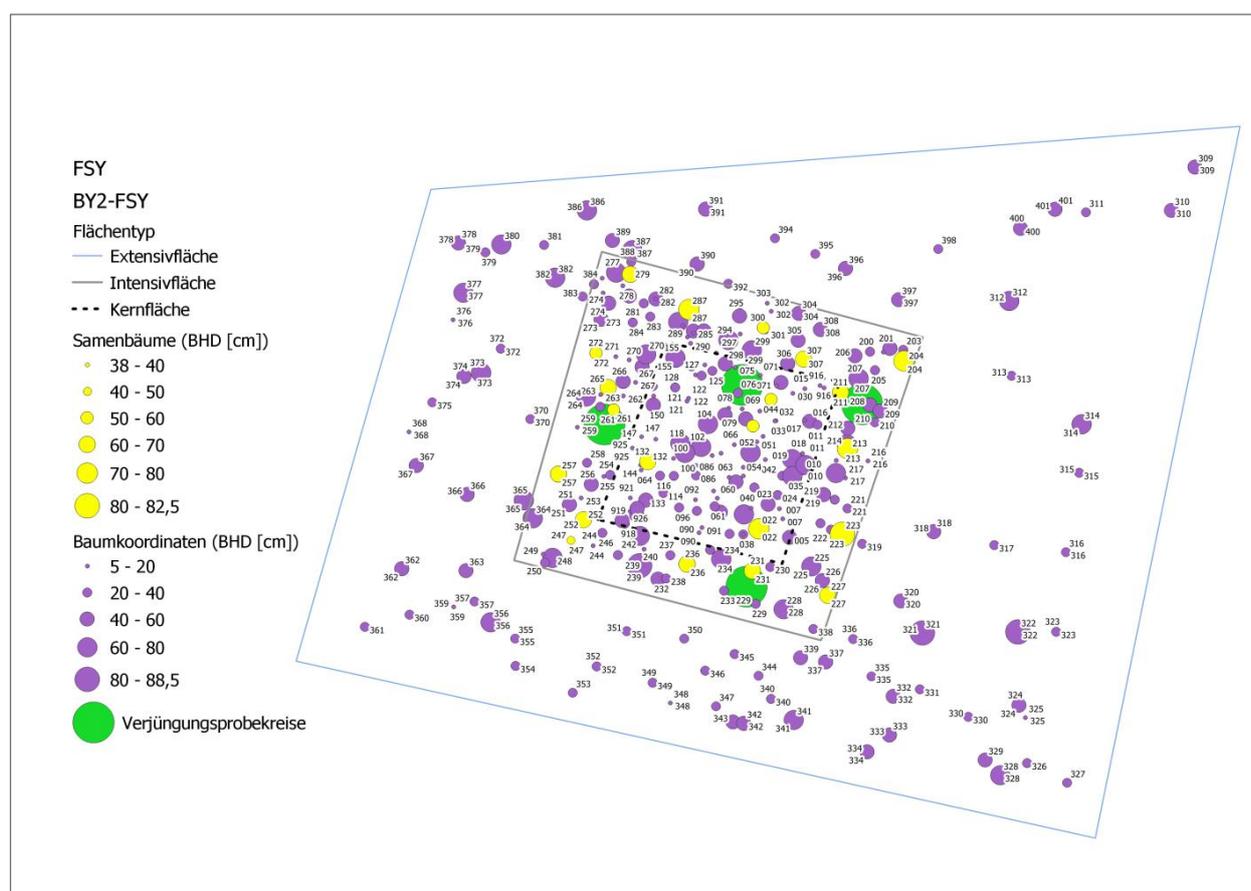


Abb.AP2-2: Stammverteilungsplan der Fläche BY2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Rheinland-Pfalz (DE-RP1-FSY, „Himbeerberg“)

Schon 1998 wurde im Rahmen einer Vorstudie „Genetisches Langzeitmonitoring der Buche im Naturwaldreservat Himbeerberg“ die Monitoringfläche für Buche im Naturwaldreservat Himbeerberg angelegt und untersucht. Die Ergebnisse und die Fläche wurden dann im Rahmen der von der BLE 2005 - 2008 geförderten Pilotstudie zur Umsetzung des Konzepts für ein genetisches Monitoring übernommen.

Es handelt sich hier um einen ca. 150jährigen Buchen-Eichen-Mischbestand (ca. 91 % Buche, 7 % Fichte; 2% Traubeneiche) im Herkunftsgebiet „810 08 (Rheinisches und Saarpfälzer Bergland, montane Stufe“, Wuchsbezirk „Hoch- und Idarwald“). Die im Staatswald des Forstamtes Saarburg liegende Fläche ist eine Naturwaldreservatsfläche mit zahlreichen vegetations- und standortkundlichen Untersuchungen, sodass eine Vielzahl von Vergleichsparametern zur Verfügung steht. Das Klima ist subatlantisch, mit einem Jahresmittel der Lufttemperatur von 8 °C und einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von ca. 1.000 mm pro Jahr.

Bereits 1998 erfolgte eine Vollaufnahme der Buchen-Altbestände im Bereich der Kernflächen des NWR (insgesamt 212 Buchen) sowie des Vergleichsbestands (insgesamt 181 Buchen) mit einer einzelbaumweisen Probenahme von Blattruheknospen und genetischer Charakterisierung der Bäume mittels Isoenzymanalyse. 1999 wurde auch die Naturverjüngung der Buche beprobt und genetisch analysiert.

2005 wurden die Flächen in die Umsetzung des Konzepts für ein Genetisches Monitoring übernommen. Es wurden folgende Schwerpunkte untersucht:

- Genetische Variation innerhalb der Altbestände
- Genetische Unterschiede zwischen Altbeständen und der Verjüngung
- Genetische Unterschiede während der Entwicklungsstadien
- Paarungssystem und Pollenausbreitung
- Vaterschaftsanalyse und Pollenverbreitung
- Blattaustriebs- und Blühphänologie
- Saatgutprüfung 2006

Im Rahmen des GenMon Projekts wurde zunächst damit begonnen, die Flächeneinrichtung zu überprüfen. Im Herbst 2016 (Wiederholung 2018) wurden von 20 Samenbäumen gezielt Samen und Material für genetische Proben genommen und eine über die Fläche verteilte Mischprobe von Bucheckern gewonnen. Hinzu kamen Proben von jeweils 50 Bäumen in 4 Verjüngungskegeln sowie von weiteren 100 und Bäumen pro Fläche, soweit sie vorhanden waren. Alle Proben wurden zur Analyse an den Kooperationspartner AWG versandt. Die Rekonstruktion der vorhandenen Stammbußkoordinaten aller Bäume auf der Versuchsfläche erwies sich als problematisch, weil die vorliegenden Daten aus der Aufnahme 2005 unvollständig und fehlerhaft waren. Mit erheblichem Aufwand konnten die vorhandenen Datenlücken weitestgehend geschlossen werden. 2017 wurde mit phänologischen Erhebungen auf der Fläche begonnen, die 2018 und 2019 wiederholt wurden. Seit 2017 sind 2 Datenlogger installiert, die zweimal jährlich ausgelesen werden.

Hessen (DE-HE1-FSY, „Schönbuche“)

Das Naturwaldreservat „Schönbuche“ befindet sich etwa 13 km südwestlich der Stadt Fulda. Das 1988 ausgewiesene Totalreservat umfasst etwa 28 ha. Naturräumlich gehört der Bestand zum unteren Vogelsberg, nimmt jedoch innerhalb dieser von Basalt geprägten Gegend als überwiegend bewaldetes Buntsandsteingebiet (Mittlerer Buntsandstein) eine Sonderstellung ein. Bei 7 °C Jahresmitteltemperatur fallen im langjährigen Mittel 776 mm Niederschlag, davon 325 mm in der Vegetationsperiode.

Vorherrschender Bodentyp auf den im unteren Teil überwiegend frischen, am Oberhang meist mäßig frischen, ostexponierten Hangstandorten ist die Braunerde, die in größeren Teilbereichen Podsolierungsmerkmale aufweist.

Die Vegetation entspricht den bodensauren Buchenwaldgesellschaften (Lebensraumtyp Hainsimsen-Buchenwald = Luzulo-Fagetum, siehe Tab. AP2-1).

Tab. AP2-1: Flächen-, Klima- und Standortparameter der GenMon-Fläche „Schönbuche“

| Flächenparameter | | Klima- und Standortparameter | |
|-----------------------------|---|------------------------------|---|
| Flächencode | DE-HE1-FSY | Höhenlage | 370 bis 455 m ü.NN |
| Bewirtschaftung | Keine (Naturwaldreservat) | Jahresniederschlag | 776 mm |
| Level II-Fläche | Nein | Jahresmitteltemperatur | 7,8 °C |
| Ökolog. Grundeinheit | 21 | Geolog. Ausgangssubstrat | Mittl. Buntsandstein |
| Forstliches Herkunftsgebiet | 810 09 / 10 Harz, Weser und hessisches Bergland | Hauptbodentyp | Braunerde, teilweise schwach podsoliert |
| Bestandesalter | 120 – 180 Jahre | Natürliche Waldgesellschaft | Luzulo-Fagetum |

Die Bestockungsgeschichte des Naturwaldreservats lässt sich mithilfe der Forsteinrichtungswerke bis in das frühe 19. Jahrhundert zurückverfolgen. Bereits 1823 war das Gebiet durchgehend mit Buche bestockt und wurde im Hochwaldbetrieb bewirtschaftet. Die Verjüngung der Buche wurde in den 1830er Jahren eingeleitet. Aufgrund der auf Teilflächen unzureichenden natürlichen Buchenverjüngung unter Schirm, wurden ab 1838 zusätzlich Bodenbearbeitungsmaßnahmen und Buchensaaten durchgeführt (vgl. BLICK et al. 2011). Hinweise, inwieweit die Monitoringfläche aus natürlicher bzw. künstlicher Verjüngung (Saat bzw. Pflanzung) hervorgegangen ist, werden erst die populationsgenetischen Analysen in diesem Projekt ergeben.

Heute befindet sich der Buchenbestand in der Monitoring-Fläche teilweise in der einsetzenden, teilweise aber auch schon der fortgeschrittenen Zerfallsphase mit beginnender Verjüngung (Lückendynamik). Einige Bäume, an denen auch Saatgutbeprobungen während der Projektlaufzeit durchgeführt wurden, sind bereits abgängig.



Abb. AP2-3: Buchenbestand Schönbuche
(links: erkennbare Zerfallsstadien; rechts: Entnahme von Saatgutproben im Mastjahr 2016)

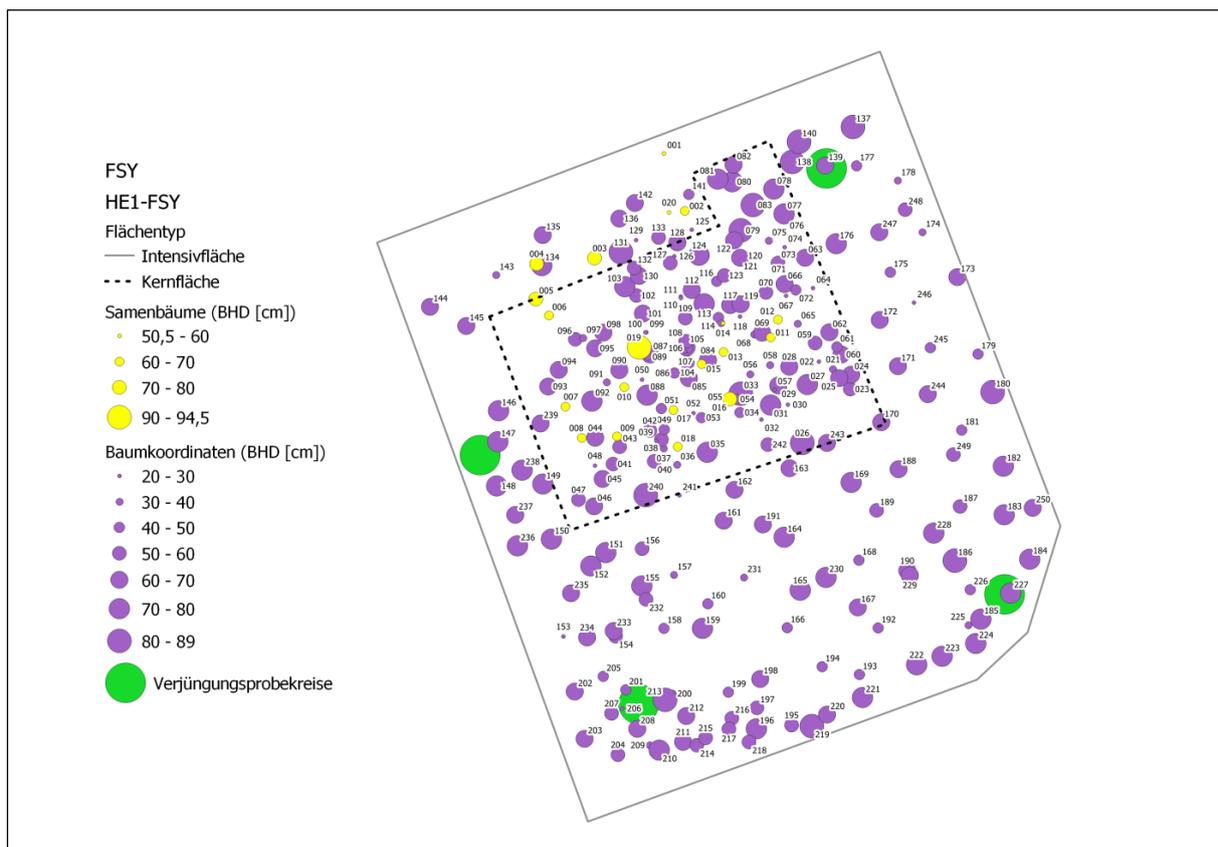


Abb. AP2-4: Stammverteilungsplan der Fläche HE1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Sachsen (DE-SN1-FSY, „Weichholdswald“)

Die Monitoringfläche DE-SN1-FSY Weichholdswald liegt in der Naturwaldzelle „Weichholdswald“, die im Jahr 2002 im seit 1958 bestehenden NSG „Weichholdswald“ ausgewiesen wurde und ist Teil des gleichnamigen FFH-Gebietes. Sie befindet sich im Sächsischen Forstbezirk Bärenfels im Waldteil H des Landeswald-Reviere Hirschsprung, Abt. 308, 309

Die Fläche ist dem Wuchsgebiet „Erzgebirge“, Wuchsbezirk „Nordabdachung des Osterzgebirges“ zuzuordnen. Der Höhenrahmen liegt zwischen 550 und 675 m ü. NN und wird den mittleren feuchten Berglagen mit feuchtem Klima (Mf) zugeordnet. Die mäßig bis stark geneigten Hänge des Weichholdswaldes sind in der Hauptsache Nord bis Nord Ost exponiert. Das Klima weist eine kontinentale Tönung mit Jahresniederschlägen von 850 - 900 mm und Jahresdurchschnittstemperaturen von 5,5 - 7,0 °C auf, es wird der Bärenfelder Makroklimaform zugeordnet.

Das Grundgestein im Weichholdswald ist Granitporphyr, aus dem sich die Lokalbodenform Hirschsprunger-Granitporphyr-Braunerde (HiGp) herleitet. Die Nährkraft- und Feuchtestufe der Braunerden ist zu etwa gleichen Anteilen K1 und K2, also kräftige frische (K1) bis mittelfrische (K2) Standorte. Die natürliche Waldgesellschaft bildet hier der Hainsimsen-Buchenwald. Relativ hohe Buchenanteile im Weichholdswald sind bis zurück ins 16. Jahrhundert beschrieben. Es gibt Hinweise, dass der Wald durch den Bergbau stark in Anspruch genommen war und dass Teile des Gebietes zeitweise als Acker genutzt worden sind (Reinholz 1941, Forsteinrichtung 1921). Die derzeitige Bestockung der Monitoringfläche besteht überwiegend aus fast gleichaltriger, etwa 160jähriger Buche mit geringer Beimischung von Bergahorn und Ulme.

Die Monitoringfläche SN1 wurde im Pilotprojekt zum genetischen Monitoring 2005 bis 2007 eingerichtet. Entsprechend dem Konzept des genetischen Monitorings besteht sie aus der Kern- und Intensivfläche mit Vollaufnahme aller Altbäume sowie einer Erweiterungsfläche. Die geforderte Zäunung der Kernfläche fand allerdings nicht statt, da in der Intensivfläche bereits eine gezäunte Geobotanische Waldkundliche Repräsentationsfläche (GWR) mit einer Größe von 30 x 70m existierte. Dieser Zaun war kurz vor Beginn des Projekts GenMon entfernt worden. Aufgrund der fast flächendeckend sehr dichten Verjüngungsschicht wurde auf die Errichtung eines neuen Zaunes verzichtet.

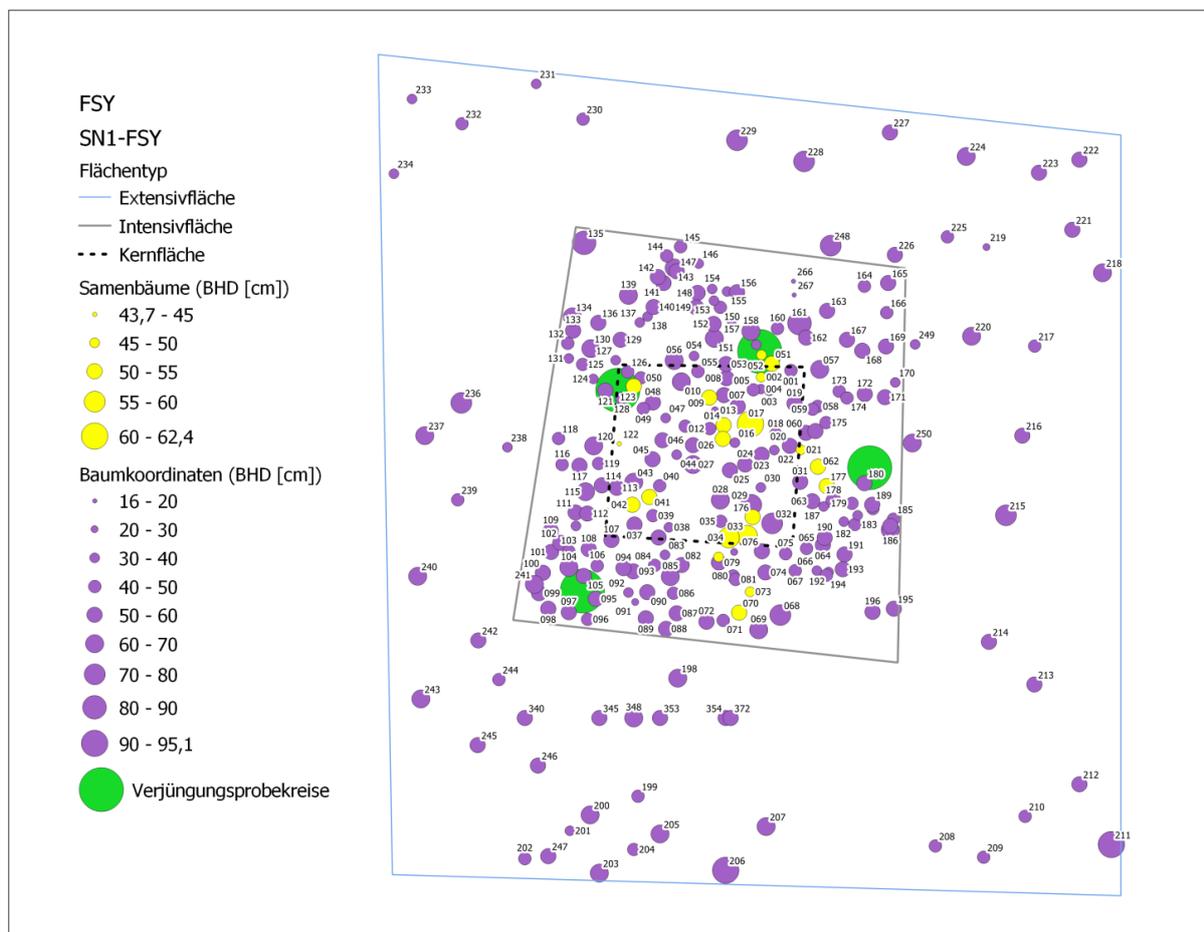


Abb. AP2-5: Verteilung der untersuchten Altbäume und Verjüngungskegel in der Monitoringfläche SN1 Weicholdswald. Dargestellt ist die Vollaufnahme innerhalb der Intensivfläche mit Kernzone und von ausgewählten Bäumen der Erweiterungsfläche. Die verteilt über die ganze Fläche beprobten 200 Verjüngungspflanzen sind nicht abgebildet

Die im Pilotprojekt ausgewiesenen Altbäume wurden vollständig und die Verjüngungspflanzen zum Teil wiederaufgenommen. Die Markierungen waren 2012 erneuert worden und gut lesbar. In drei der vier Verjüngungskegel wurden fehlende Individuen durch neue ersetzt, ein Verjüngungskegel (Verjüngungskegel 2) musste ganz neu ausgewiesen werden. Die 200 Pflanzen aus der flächigen Verjüngung wurden neu ausgewählt.

Die 20 im Pilotprojekt ausgewählten Samenbäume sind noch vorhanden und konnten im Rahmen des vorgezogenen Maßnahmenbeginns im September 2016 beerntet werden. Über die Gesamtfläche von 4 ha wurde im Oktober 2016 eine Saatgutprobe gesammelt und dem AWG Teisendorf zur Saatgutprüfung übermittelt.

Tab. AP2-2: Anzahl der für genetische Analysen gewonnenen Proben

| | Altbäume | Verjüngung | | Samen |
|-------------------|----------|-------------|---------|-------|
| | | Probekreise | flächig | |
| Probenzahl | 257 | 200 | 200 | 400 |

Von August bis September 2017 erfolgte die Entnahme von Probenmaterial für die genetischen Untersuchungen. Von Pflanzen der Naturverjüngung wurden Blätter, bei Altbäumen in der Regel Splintholz durch eine kleine Bohrung im wurzelnahen Bereich entnommen. Das Bohrloch wurde mit LacBalsam der frunol delicia GmbH sorgfältig verschlossen, um den Eintritt von Keimen und Pilzen zu vermeiden. Sofern bei einzelnen Altbäumen tiefhängende Blätter vorhanden waren, wurden diese als Probenmaterial bevorzugt gewonnen. Sämtliches Probenmaterial wurde mit Silica-Gel getrocknet, in der Genbank in Graupa eingelagert und steht auch nach Beendigung des Projekts zur Verfügung.

Die phänologischen Beobachtungen des Blattaustriebs, der Blühintensität, der Vitalität und der Fruktifikation an den Samenbäumen wurden entsprechend der Handlungsanweisungen der Projektkoordination in den Jahren 2017, 2018 und 2019 durchgeführt. Die Bonituren im Frühjahr wurden jeweils durch denselben Dienstleister realisiert. Die Einschätzung der Vitalität und der Fruktifikation wurde jeweils im August mit geschultem eigenem Personal durchgeführt. Die optionale Austriebsbonitur in der Verjüngung erfolgte aus Kapazitätsgründen nicht.

Entsprechend der Handlungsanweisungen wurden zwei Multi-Datenlogger VOLTCRAFT DL-121TH in der Fläche zur Erfassung von Temperatur und Luftfeuchte installiert und die Daten mindestens halbjährlich ausgelesen. Aufgrund technischer Probleme entstand trotzdem eine Datenlücke vom 03.02. bis 06.03.2019, in der beide Logger nicht aufgezeichnet haben.

Sachsen-Anhalt (DE-ST1-FSY, „Nievoidhagen“)

Das Naturwaldreservat Nievoidhagen ist seit 1999 aus der Nutzung genommen und befindet sich im Forstamt Haldensleben, Revier Hösingen (Mitteldeutsches Tief- und Hügelland). Die Fläche ist vollständig von Wald umgeben.

Tab. AP2-3: Flächen-, Klima- und Standortparameter der GenMon-Fläche „Nievoidhagen“

| Flächenparameter | | Klima- und Standortparameter | |
|-----------------------------|--|------------------------------|--|
| Flächencode | DE-ST1-FSY | Höhenlage | 142 bis 148 m ü.NN |
| Bewirtschaftung | Keine (Naturwaldreservat) | Jahresniederschlag | 619 mm |
| Level II-Fläche | Nein | Jahresmitteltemperatur | 9,2 °C |
| Ökolog. Grundeinheit | 09 | Geolog. Ausgangssubstrat | Unterer bis mittl. Buntsandstein, pleistozäne Sanddecken |
| Forstliches Herkunftsgebiet | 810 06 Mitteldeutsches Tief- und Hügelland | Hauptbodentyp | Braunerde, teilweise Pseudovergleyt |
| Bestandesalter | 82 – 120 Jahre | Natürliche Waldgesellschaft | Gallio-odorati-Fagetum; Gallio-Fagetum circeaetosum |

Das Gebiet befindet sich im Mosaikbereich Eschenröder Buntsandstein-Platte, die als geologisches Ausgangsmaterial unteren bis mittleren Buntsandstein mit pleistozänen Sanddecken hat. Die Geländeausformung ist eben, die Höhenlage des gesamten Naturwaldes liegt zwischen 120 und 158 m ü. NN, die der GenMon-Fläche 142 - 148 m ü.NN. Der nährstoffreiche Standort ist feucht bis vorratsfrisch mit teilweise Staunässe im Unterboden. Der Bodentyp ist eine Braunerde mit leichter Pseudovergleyung im Untergrund. Haupthumusform ist der typische Moder.

Der Bestand setzt sich im Wesentlichen aus Rein- und Mischbeständen von Buche, Esche, Stieleiche und Roterle zusammen (Abb. AP2-6). Als Nebenbaumarten treten Gemeine Birke und Fichte auf. Die vorherrschende Vegetationsgesellschaft ist der Waldmeister-Buchenwald (Gallio-odorati-Fagetum), welcher sowohl in seiner typischen als auch in einer feuchteren Ausbildung als Hexenkraut-Waldmeister-Buchenwald (Gallio-Fagetum circeaetosum) auftritt.



Abb. AP2-6: Buchenbestand Nievoidhagen

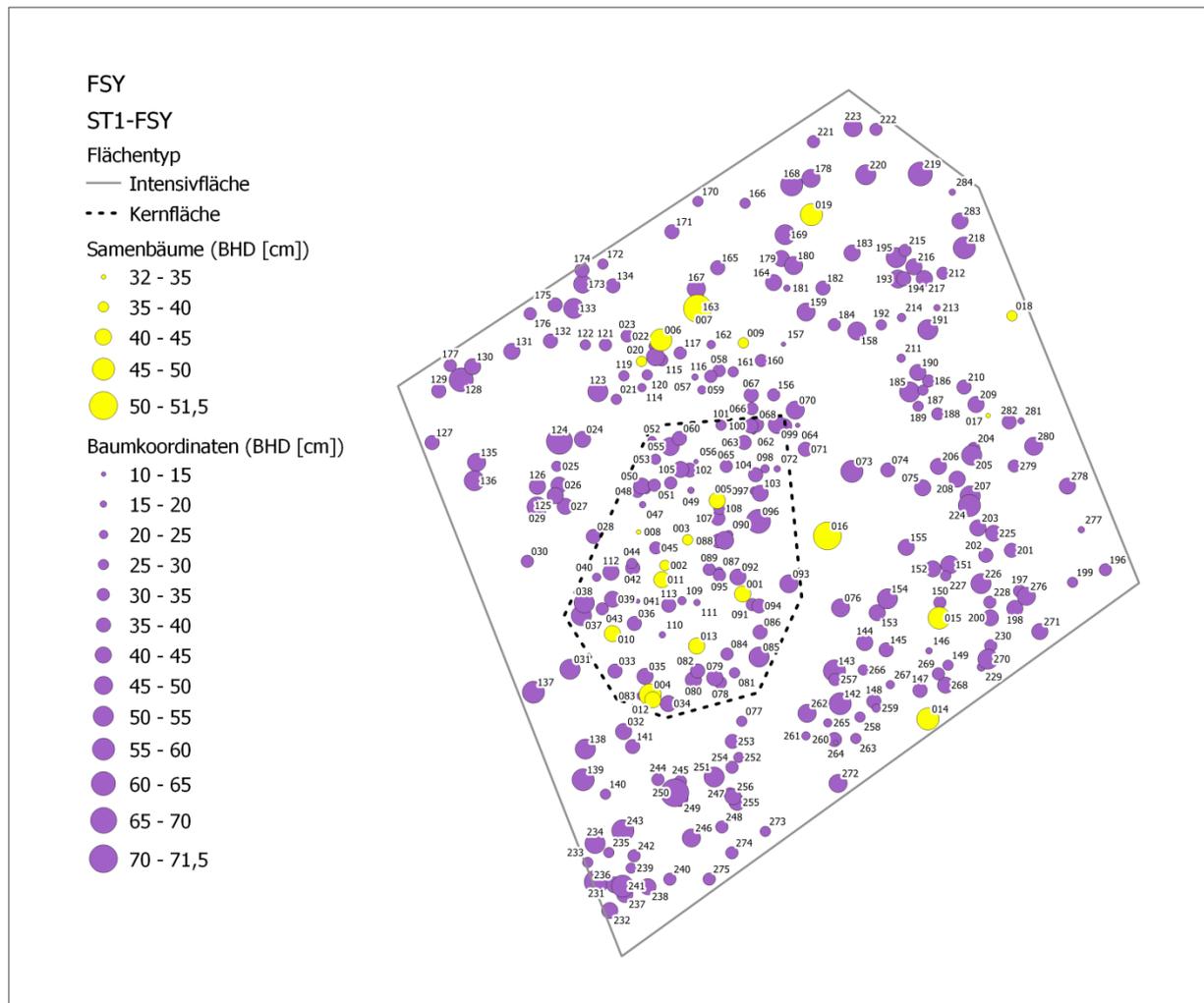


Abb. AP2-7: Stammverteilungsplan der Fläche ST1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten, BHD und beernteten Samenbäumen

Niedersachsen (DE-NI1-FSY, „Limker Strang“)

Der Naturwald Limker Strang wurde 1972 mit einer Größe von 20,5 ha im niedersächsischen Forstamt Dassel ca. 7 km nördlich von Uslar ausgewiesen (Daten siehe Tab. AP2-4). Ausgangsmaterial für die Bodenbildung ist der Mittlere Buntsandstein. Die Ablagerung von unterschiedlich mächtigen Lössdecken und die Fließerdynamik haben die Bodenbildung modifiziert. Heute dominieren im Naturwald mittel- bis tiefgründige, podsolige Braunerden im Aluminium-Eisen-Pufferbereich mit der Humusform Moder.

Tab. AP2-4: Flächen-, Klima- und Standortparameter der GenMon-Fläche „Limker Strang“

| Flächenparameter | | Klima- und Standortparameter | |
|-----------------------------|---|------------------------------|---|
| Flächencode | DE-NI1-FSY | Höhenlage | 385 bis 420 m ü.NN |
| Bewirtschaftung | Keine (Naturwaldreservat) | Jahresniederschlag | 1.029 mm |
| Level II-Fläche | Nein | Jahresmitteltemperatur | 7,3 °C |
| Ökolog. Grundeinheit | 07 | Geolog. Ausgangssubstrat | Mittl. Buntsandstein, Pleistozän |
| Forstliches Herkunftsgebiet | 810 09 / 10 Harz, Weser und hessisches Bergland | Hauptbodentyp | Braunerde, teilweise schwach podsoliert |
| Bestandesalter | 161 – 200 Jahre | Natürliche Waldgesellschaft | Luzulo-Fagetum |

Die Wasserversorgung ist als frisch bis vorratsfrisch und die Nährstoffversorgung als mesotroph einzustufen. Er ist ein typisches Beispiel für die im Solling weit verbreiteten pflanzenartenarmen Hainsimsen-Buchenwälder (Luzulo-Fagetum, GERLACH 1970, WECKESSER 2003, WECKESSER & SCHMIDT 2004) der submontanen Stufe des südniedersächsischen Berglandes. Der Naturwald liegt auf der Nordabflachung des Großen Steinbergs im Höhenbereich zwischen 385 und 420 m ü. NN.

Durch den Orkan am 13. November 1972 wurde das Kronendach des unmittelbar vorher ausgewiesenen Naturwaldes durch Einzel- und Gruppenwürfe erneut stark aufgerissen. Die geworfenen und angeschobenen Buchen wurden damals geerntet. Das Windwurfholz eines wenige Jahre später im Februar 1976 folgenden Sturms ist hingegen im Naturwald verblieben.



Abb. AP2-8: Buchenbestand „Limker Strang“ in der Zerfallssphase mit Lückendynamik (links: Verjüngungskegel; rechts: entstandene Lücke nach Zusammenbruch eines Altbaumes)

Der Naturwald Limker Strang ist Gegenstand einer detaillierten Untersuchung der natürlichen Lückendynamik in Buchenwäldern. Eine Luftbildzeitreihe hat gezeigt, dass sich das Kronendach im Limker Strang nach den Stürmen der 1970er Jahre bis zum Jahr 2004 wieder weitgehend geschlossen hatte. Auch die Februarstürme Vivian und Wiebke (1990) führten zu keiner wesentlichen Vergrößerung der vorhandenen Lücken. Erst nach dem Trockenjahr 2003 kam es – z. T. in Verbindung mit den Stürmen Kyrill (2007) und Emma (2008) – wieder zu einer verstärkten Lückenbildung durch die Buchen-Komplexkrankheit. Heute befindet sich der Buchenbestand Limker Strang in der Zerfallsphase mit Verjüngungsdynamik in Bestandeslücken.

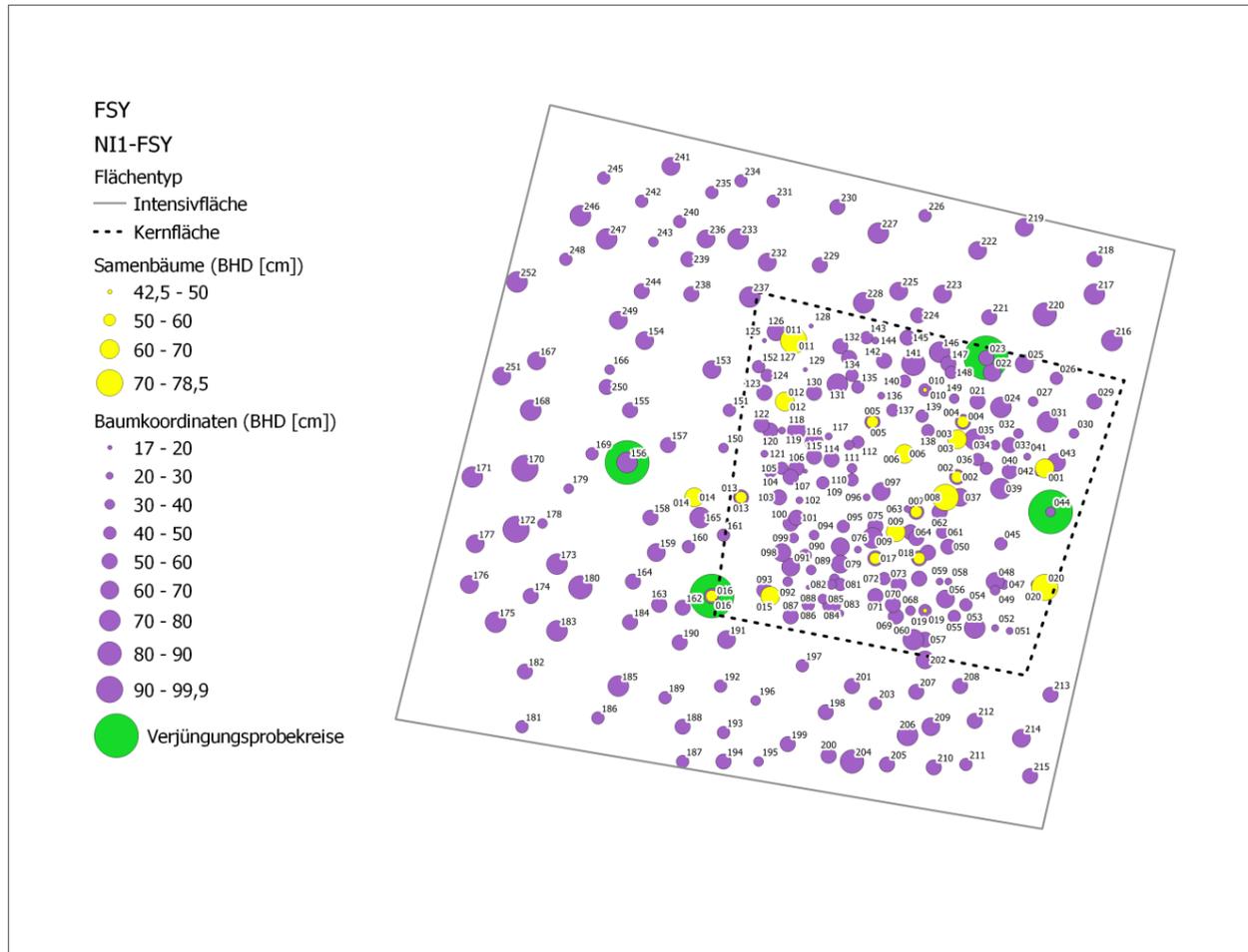


Abb. AP2-9: Stammverteilungsplan der Fläche NI1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Arbeitspaket 3: Neuanlage von Flächen zum genetischen Monitoring bei Buche

Brandenburg (DE-BB2-FSY, „Angermünde“)

Bei der Fläche „Angermünde“ handelt es sich um einen reinen Buchenbestand (Fluttergras-Buchenwald im Komplex mit Perlgras-Buchenwald). Hintergrund der Flächenauswahl war, dass es sich um ein Naturschutzgebiet und UNESCO Weltnaturerbe Fläche „Grumsin“ handelt und keine Bewirtschaftung stattfindet. Der Bestand war bei Einrichtung 175 Jahre alt. Der Bestand befindet sich in der ökologischen Grundeinheit 06 (Ostmecklenburger-Nordbrandenburger Jungmoränenland) und ist Teil des forstlichen Herkunftsgebiets “810 04“ (Nordostbrandenburgisches Tiefland). Die Monitoringfläche wurde im Jahr 2016 im Rahmen des Projekts eingerichtet und die Kernzone gezäunt. Der Bestand befindet sich 106 m über NN mit einem Jahresniederschlag von 550 mm und einer Jahresmitteltemperatur von 8,2 °C. Das geologische Ausgangssubstrat ist Geschiebemergel mit kleinflächigem pleistozänem Sand und den Hauptbodentypen „Tieflehm-Fahlerden“ und „Parabraunerden“.

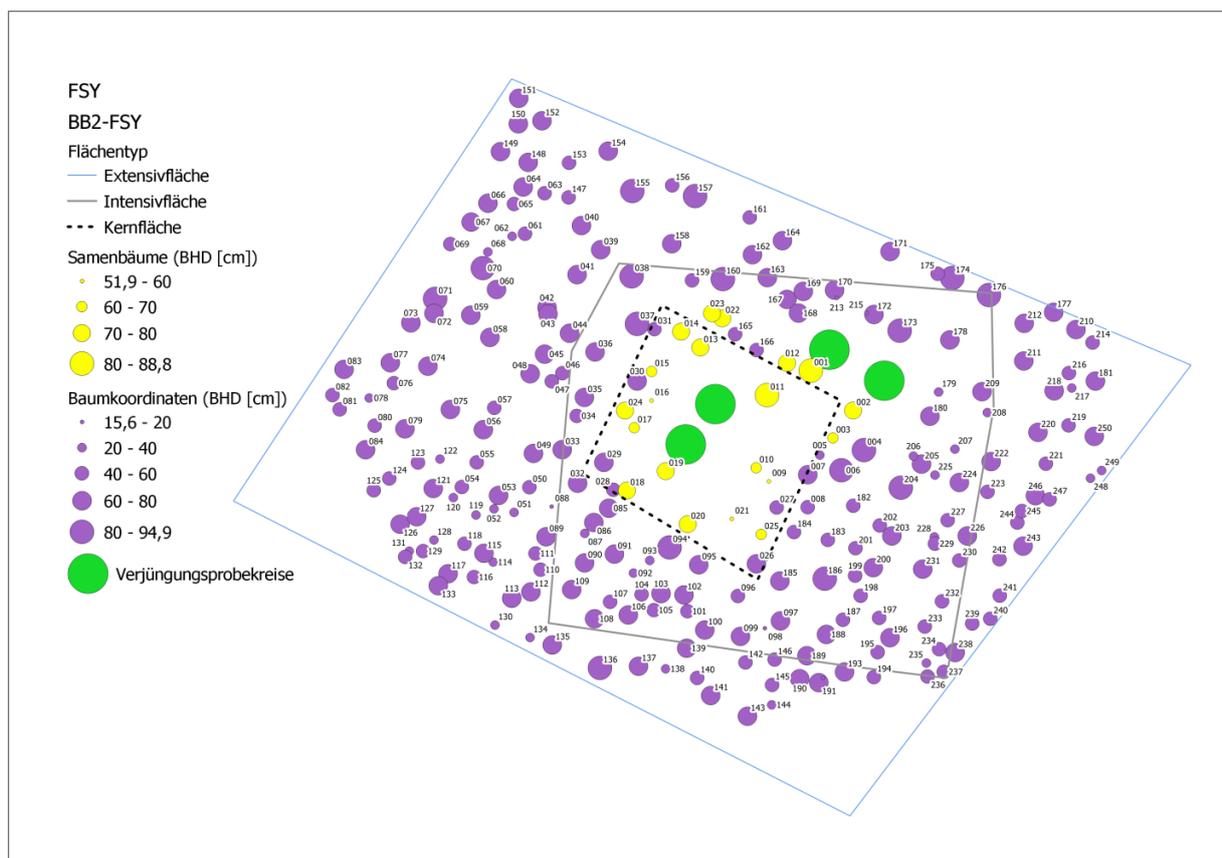


Abb. AP3-1: Stammverteilungsplan der Fläche BB2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Bayern (DE-BY1-FSY, „Adlgass“)

Bei der Fläche Adlgass/Inzell handelt es sich um einen reinen Buchenbestand im Wuchsgebiet "Bayerische Alpen". Die Fläche in den Alpen wurde gewählt, da diese im Klimawandel besonders betroffen sein werden. Es wird mit einem starken Anstieg der Jahresmitteltemperatur um 3 bis 4°C gerechnet. Die temporäre Schneezone soll auf über 1.200 m ansteigen. Ferner wird eine Zunahme von Felsstürzen und Gerölllawinen prognostiziert. Es wird mit einer Verschiebung der heutigen Vegetationszonen und der Veränderung der Artenzusammensetzung gerechnet. Im Vergleich mit anderen Baumarten gibt es bisher nur sehr wenige Untersuchungen zur genetischen Variation der Buche im Alpenbereich, obwohl sie eine prägende Baumart des Bergmischwaldes ist.

Eine Buchen-Monitoringfläche wurde bei Adlgaß/Inzell eingerichtet. Es handelt sich um einen autochthonen Buchenbestand (über 90 % Buche), der von den BaySF (Forstbetrieb Ruhpolding) unter forstwirtschaftlichen Gesichtspunkten bewirtschaftet wird. Die Intensivfläche befindet sich auf einem mehr oder weniger unebenen nach Nordwest abfallenden Plateau. Ein Teil der Erweiterungsfläche fällt sehr steil in gleicher Richtung ab. Der Gesamtbestand befindet sich in einer Höhe zwischen 1.050 – 1.100 m und stockt auf einer sehr frischen, teilweise pseudovergleyten Braunerde-Rendzina aus Schluff über sandigem Lehm. Das Ausgangssubstrat ist Lockermoräne (Carbonatgestein). Das Bestandesalter wird auf 85 bis 120 Jahre geschätzt. Der Jahresniederschlag beträgt 1.750 - 2.000 mm bei einer Jahresdurchschnittstemperatur von 5,7 °C.

Es wurde eine Kernfläche (ca. 0,25 ha), eine Intensivfläche (1,00 ha) und die Gesamtfläche mit ca. 4,00 ha verpflockt und markiert. Es erfolgte keine Zäunung der Intensivfläche, da dies aufgrund der zu erwartenden Schneelagen nicht sinnvoll erschien. Vier Verjüngungskegel wurden markiert, verpflockt und eingemessen. Insgesamt wurden 333 Bäume markiert. Die Beerntung von 20 Samenbäumen fand im September 2016 statt. Über die Gesamtfläche von 4 ha wurde im Oktober 2016 eine Saatgutprobe gesammelt und am AWG Teisendorf zur Saatgutprüfung eingelagert.

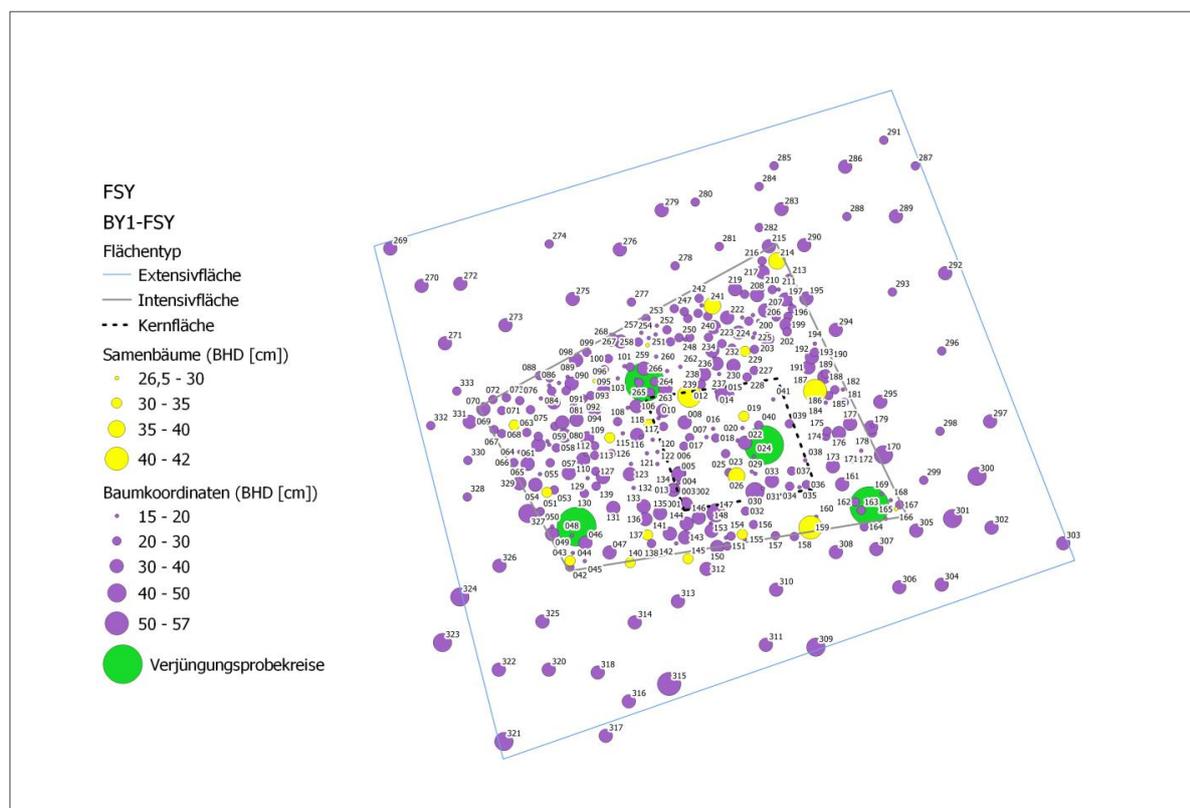


Abb. AP3-2: Stammverteilungsplan der Fläche BY1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Baden-Württemberg (DE-BW1-FSY, „Zimmeracker“)

Die Buchen-Monitoring Fläche der FVA Baden-Württemberg liegt im Bannwald „Zimmeracker“ im Waldgebiet „Hagenschieß“ bei Pforzheim. (Gauß-Krüger – Rechtswert 3481626, - Hochwert 5412078); sie liegt im Wuchsgebiet 3 „Schwarzwald“, Wuchsgebiet 3/02 „Hagenschieß“. Die Fläche liegt ca. 500 m ü. NN auf der Hochfläche des „Scheiterhaukopfes“. Ausgangsgestein ist Buntsandstein, der von Lößlehm überlagert ist. Die Fläche ist weitgehend eben, teils minimale Neigung bis 2 %, nordost-exponiert.

Im Bereich der Monitoringfläche liegen folgende Baumartenzusammensetzung vor: Rotbuche 70 % (dominierende Waldgesellschaft), Fichte 10 %, Weißtanne 10 %, Bergahorn und Esche jeweils ca. 5 %. Das durchschnittliche Alter der Oberschicht ist ca. 130-jährig. Die natürliche Waldgesellschaft ist Hainsimsen-Buchenwald mit Tanne.

Das Klima ist atlantisch geprägt. Der lokale Jahresdurchschnittsniederschlag (Wetterstation Pforzheim I-springen) liegt bei ca. 760 mm/Jahr. Die Jahresdurchschnittstemperatur lag zwischen 1961 und 1990 bei 9,04 °C, in den Jahren 1990 – 2018 hingegen um ca. 1 °C höher bei 10,05 °C.

Die Auswahl dieser Buchenfläche erfolgte aufgrund der Lage in einem Bannwaldgebiet. Es findet keine Bewirtschaftung statt. Somit entstand keine Konkurrenzsituation zu einer möglichen wirtschaftlichen Nutzung und der Erhalt der Altbäume für Monitoringzwecke war gesichert.

Auf das Einzäunen der Kern- und Intensivfläche wurde in Absprache mit dem Revierleiter verzichtet. Im Bereich des Bannwaldes gilt der Grundsatz auf störende, prozessbeeinflussende Faktoren weitestgehend zu verzichten. Deshalb sind die Samen- und Probestämme entsprechend dezent, im Regelfall abseitig der Laufwege markiert.

Die Einrichtung der Buchen-Monitoring-Fläche Zimmeracker erfolgte ab Herbst 2016. Für weitere Einzelheiten wird auf den Abschnitt 1.2. des 1. Zwischenberichtes verwiesen.

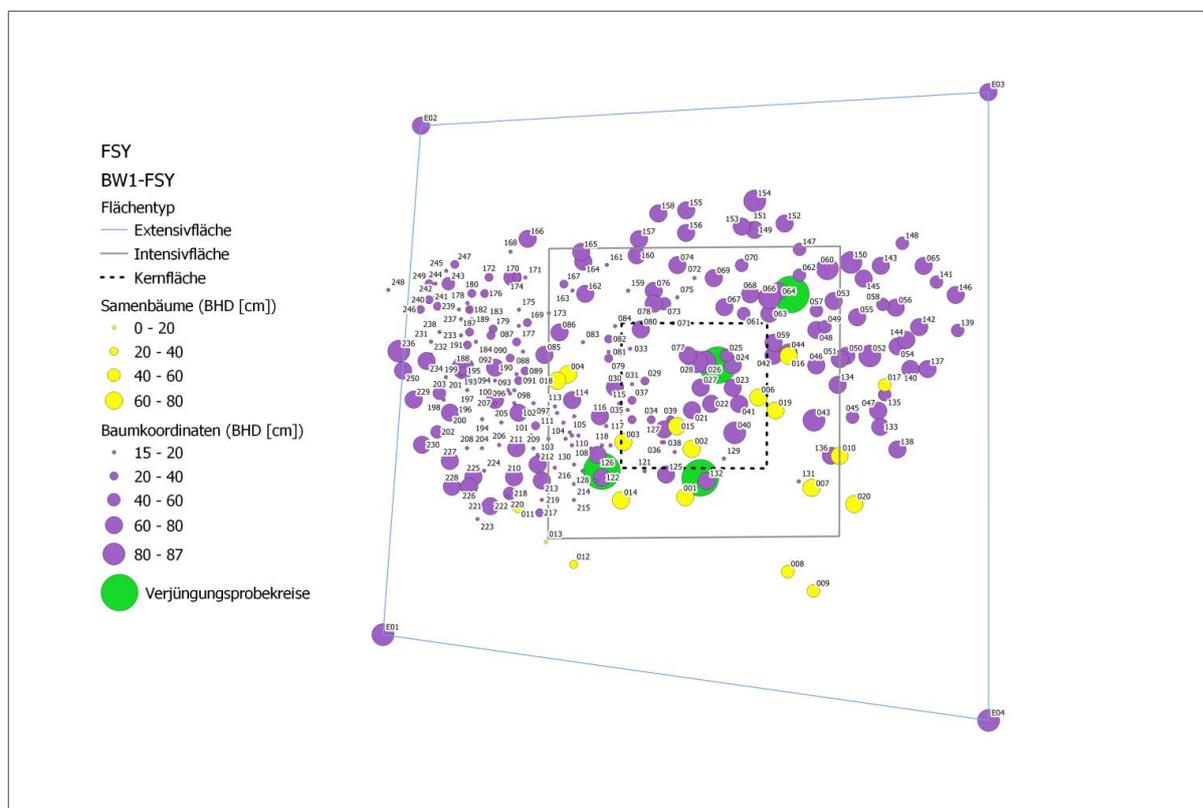


Abb. AP3-3: Stammverteilungsplan der Fläche BW1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Sachsen (DE-SN2-FSY, „Hemmschuh“)

Als Monitoringfläche SN2 wurde ein Teil der Naturwaldzelle Hemmschuh ausgewählt, der seit 1958 unter Naturschutz steht. Sie liegt im Wuchsgebiet Erzgebirge und dort im Wuchsbezirk „Östliches Oberes Erzgebirge“ in einer Höhenlage von 700 m ü. NN bis 830 m ü. NN.

Klimatisch gehört das Gebiet des Hemmschuh zur Schellerhauer Makroklimaform, in der bei zunehmender Kontinentalität des Klimas nach Osten hin Niederschläge von 900 - 1000 mm erreicht werden. Die Jahresdurchschnittstemperaturen liegen zwischen 4 und 5,5 °C.

Die Monitoringfläche befindet sich im Forstbezirk Bärenfels, Revier Rehefeld, Abt. 263. Auf einer 1 ha großen Kernfläche der Naturwaldzelle waren bereits von allen Altbäumen die Koordinaten und Baumparameter durch das Referat Waldbau des SBS erfasst und die Bäume sind nummeriert. Diese Fläche wurde als Intensivfläche für das genetische Monitoring übernommen. Neben ganz wenigen Fichten standen auf diesem Hektar zu Projektbeginn 547 Rotbuchen-Altbäume, die alle in die Untersuchung einbezogen wurden. Entsprechend erfolgte in der Erweiterungsfläche keine Probenahme für genetische Untersuchungen.

Aufgrund des dichten Altbestandes befindet sich die Naturverjüngung sowohl in Bezug auf Häufigkeit als auch auf Höhe noch in der Anfangsphase. In der Intensivfläche erfolgte eine Auswahl von 4 Verjüngungskegeln, in denen von je 50 Pflanzen Proben entnommen wurden sowie von 200 repräsentativ über die Fläche verteilten Verjüngungspflanzen.

Auf der Fläche wurden 20 Samenbäume ausgewählt und im Rahmen eines vorgezogenen Maßnahmenbeginns im September 2016 beerntet. Über die Gesamtfläche von 4 ha wurde im Oktober 2016 eine Saatgutprobe gesammelt und an das AWG Teisendorf zur Saatgutprüfung geschickt. Abweichend von der Handlungsanweisung wurde die Kernzone nicht gezäunt.

Die Probenahme in der Naturverjüngung erfolgte in Form von Blättern. Die Altbäume wurden entweder durch Entnahme von Splintholz oder von erreichbaren Blättern beprobt.

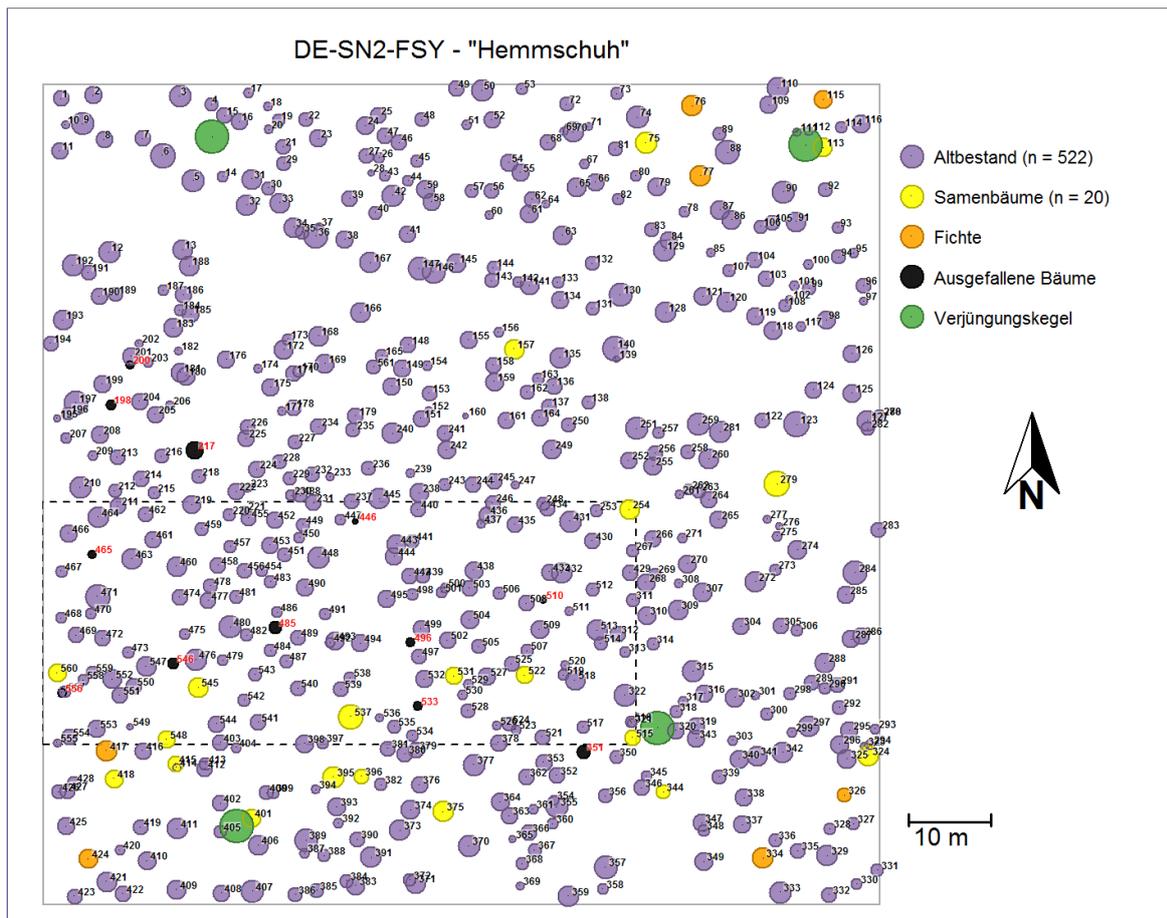


Abb. AP3-4: Stammverteilungsplan der Fläche SN2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten, BHD und bearbeiteten Samenbäumen

Tab. AP3-1: Anzahl der für genetische Analysen gewonnenen Proben

| | Verjüngung | | Samen | |
|------------|---------------------|-------------|-------|---------|
| | Intensivfläche 1 ha | Probekreise | | flächig |
| Probenzahl | 546 | 200 | 200 | 400 |

Die phänologischen Beobachtungen des Blattaustriebs, der Blühintensität, der Vitalität und der Fruktifikation an den Samenbäumen wurden entsprechend der Handlungsanweisungen der Projektkoordination in den Jahren 2017, 2018 und 2019 durchgeführt. Die Bonituren im Frühjahr wurden jeweils durch denselben Dienstleister realisiert. Die Einschätzung der Vitalität und der Fruktifikation wurde jeweils im August mit geschultem eigenem Personal durchgeführt. Die optionale Austriebsbonitur in der Verjüngung erfolgte aus Kapazitätsgründen nicht.

Entsprechend der Handlungsanweisungen wurden zwei Multi-Datenlogger VOLT-CRAFT DL-121TH in der Fläche zur Erfassung von Temperatur und Luftfeuchte installiert und die Daten mindestens halbjährlich ausgelesen.

Mecklenburg-Vorpommern (DE-MV1-FSY, „Jasmund“)

Der ausgewählte Buchenwald liegt auf der Halbinsel Jasmund im Nordosten der Insel Rügen, in der Stubbnitz. Der Wald befindet sich auf der Rügener Kreide. Sie gehört geologisch zur Hemmoor-Formation der Schreiekreide-Gruppe (Rügen-Member). Das Rügen-Member fällt chronostratigraphisch in das späte untere bis späte obere Untermaastricht, vor ca. 70 Mio. Jahren. Das dort vorherrschende gemäßigt maritime Klima der West-Ostsee wird teils durch den Charakter des montan-winterkalten Klimas überlagert. Der Jahresniederschlag beträgt bis zu 800 mm. Der Waldboden besteht aus Kalkrendzina und Sand-Braunerde mit lehmigem Substrat (Geschiebemergel, Geschiebelehm).

Auf Jasmund reichen die Bemühungen um die nachhaltige Waldnutzung bis ins 16. Jahrhundert zurück. Bereits 1586 wurde eine erste Holzordnung erlassen (Provinzialrecht Neuvorpommern und Rügen), die in der Zeit nach dem 30jährigen Krieg auch von den Schweden (Schwedenzeit, 1648 – 1815) umgesetzt wurde. Es wird vermutet, dass in dieser Zeit das Gebiet aus forstwirtschaftlichen Gründen gezielt wiederbewaldet wurde. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts drohte die Zerstörung des Küstenbereichs durch den Kreideabbau. Um dies zu verhindern, wurde 1929 das „Naturschutzgebiet Jasmund“ per Polizeiverordnung ausgewiesen. 1986 wurde das „Naturschutzgebiet Quollitz“ im Westteil des heutigen Nationalparks eingerichtet. 1990 – im Zuge des Nationalparkprogramms der ehemaligen DDR – wurde auch dort der Nationalpark Jasmund ausgewiesen.

Die Buchenwälder im äußersten Norden Mecklenburg-Vorpommerns erschienen für die Auswahl einer Fläche hervorragend geeignet, auch um sie ggf. im Kontrast zu den südlicher gelegenen Buchenwäldern des Projekts darzustellen. Da der ausgewählte Bestand seit nunmehr 30 Jahren nicht bewirtschaftet wird, ist eine Beobachtung natürlicher Selektions- und Anpassungsprozesse möglich. Das Wuchsgebiet, in dem sich der Wald befindet, ist das Mecklenburg-Westvorpommersche Küstenland. Die natürliche Waldgesellschaft ist der Baltische Waldgersten-Buchenwald, das Herkunftsgebiet der Ostsee-Küstenraum. Der etwa 170jährige Buchenwald ist aus Naturverjüngung entstanden und wird als autochthon eingestuft.

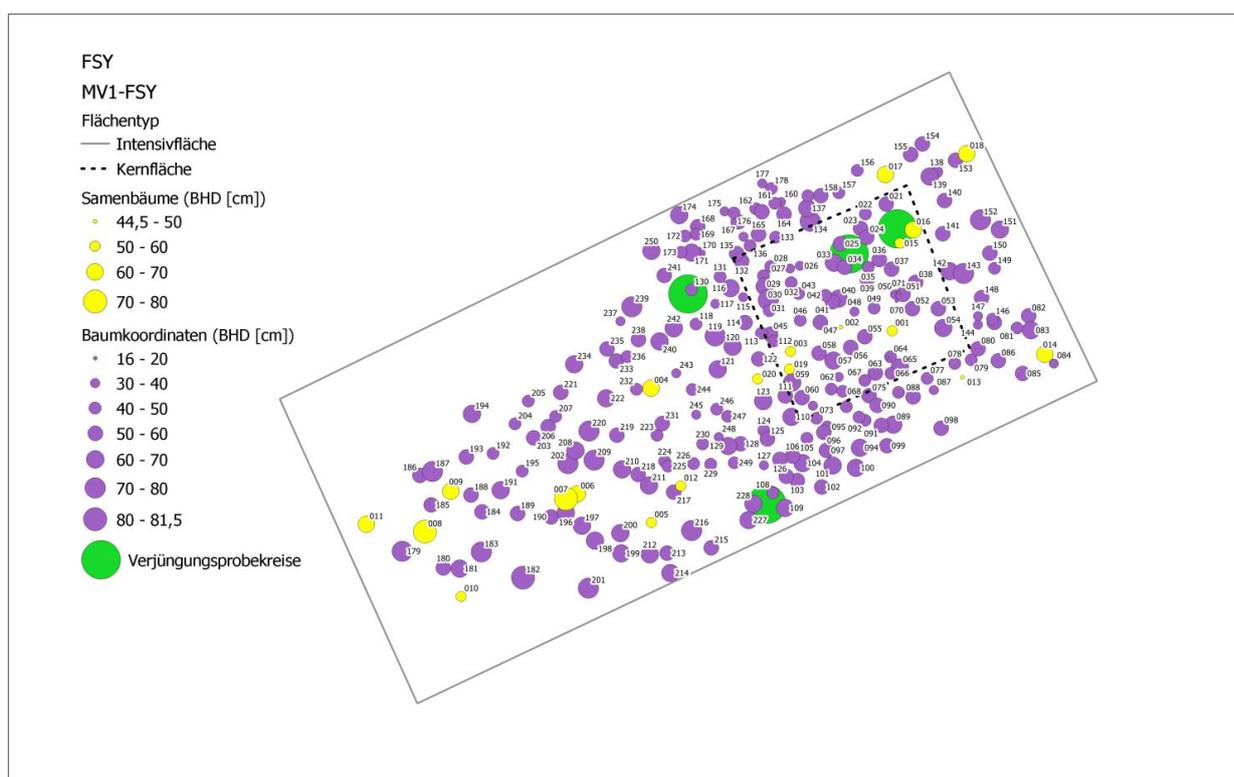


Abb. AP3-5: Stammverteilungsplan der Fläche MV1 mit Baumkoordinaten und BHD, beernteten Samenbäumen und Naturverjüngungskreisen

Thüringen (DE-TH1-FSY, „Possen“)

Die GenMon-Fäche Possen liegt im Staatswald Thüringens im Wuchsgebiet 16.02 Nordthüringer Trias-Hügelland, Wuchsbezirk Hainleite auf 420 m ü. NN und schließt die Hauptmessstation Possen ein. Diese gehört zum Netz der Level II-Flächen.

Die potenzielle natürliche Waldgesellschaft ist der Waldmeister-Buchenwald. Der Buchenbestand war zu Beginn der Anlage der Monitoringfläche (2016) 81 Jahre alt.

Das geologische Ausgangssubstrat ist Muschelkalk (i. e. S. Kalktone der Ceratitenschichten). Der Hauptbodentyp ist Deckschlufflehm-Braunerde.

Die Klimadaten gelten für die sog. Possen-Makroklimaform. Legt man den Zeitraum 1971 - 2000 zugrunde, befindet sich die Fläche im für Thüringen definierten Klimabereich 34 "mäßig warm-frisch" mit einer Vegetationszeitdauer von 140 bis 165 Tagen und einer klimatischen Wasserbilanz von 0 bis 12,5 mm/Monat in der Vegetationszeit. Für die Mitte dieses Jahrhunderts wird der Übergang in den Klimabereich 33 "mäßig warm - sommertrocken" prognostiziert und damit eine Verlängerung der Vegetationszeit um 10 bis 15 Tage, die Verringerung der klimatischen Wasserbilanz um 10 bis 20 mm/Monat in der Vegetationszeit, ein Temperaturanstieg um 1,4 °C im Jahresdurchschnitt, eine Verringerung des durchschnittlichen Jahresniederschlages um 20 mm bzw. des Niederschlages in der Vegetationszeit um 40 bis 50 mm.

Die Einrichtung der Monitoringfläche (Einmessen der Fläche, Einmessen der Bäume und Verjüngungskegel, ertragskundliche Aufnahme) wurde 2016 begonnen und September 2017 abgeschlossen. Die Kernfläche der Monitoringfläche ist die 0,25 ha große bereits gezäunte Level-II-Fläche.

Im Frühjahr 2017 erfolgte die Ausweisung von vier Verjüngungskegeln, in denen von je 50 Individuen Proben entnommen wurden. Mit der gleichen Methode wurden 200 repräsentativ über die Fläche verteilte Verjüngungspflanzen beprobt.



Abb. AP3-6: Buchenbestand 'Possen' (links: Level II Fläche; rechts: Naturverjüngung)

Die Beprobung der 374 Altbäume wurde im Mai/Juni 2018 abgeschlossen. Die Probennahme innerhalb der Kernfläche wurde im randnahen Bereich mit Schrotschüssen realisiert, während im Inneren der Level-II-Fläche Baumsteiger zum Einsatz kamen.

Bereits am 22.09.2016 wurde die Beerntung der 20 ausgewählten Samenbäume durchgeführt. Das Einsammeln der Bucheckern per Hand über die gesamte Versuchsfläche erfolgte am 04.10.2016. Sowohl die vom Baum geernteten als auch die auf der Fläche eingesammelten Bucheckern wurden an das AWG Teisendorf versandt.

Die Ansprache des Blattaustriebs, der Blühintensität, der Vitalität und der Fruktifikation an den Samenbäumen wurden entsprechend den geltenden Handlungsanweisungen in den Jahren 2017, 2018 und 2019 realisiert. Die Bonituren im Frühjahr wurden in allen Aufnahmejahren durch denselben Dienstleister durchgeführt. Die Einschätzung der Vitalität und der Fruktifikation wurde jeweils im Rahmen der Ansprache der Level II-Fläche im August mit über Jahre erfahrenerm eigenem Personal durchgeführt. Temperatur- und Luftfeuchtedaten dieser Fläche werden aus der Level-II-Erhebung zur Verfügung gestellt.

Die optionale Austriebsbonitur in der Verjüngung erfolgte aus Kapazitätsgründen nicht.

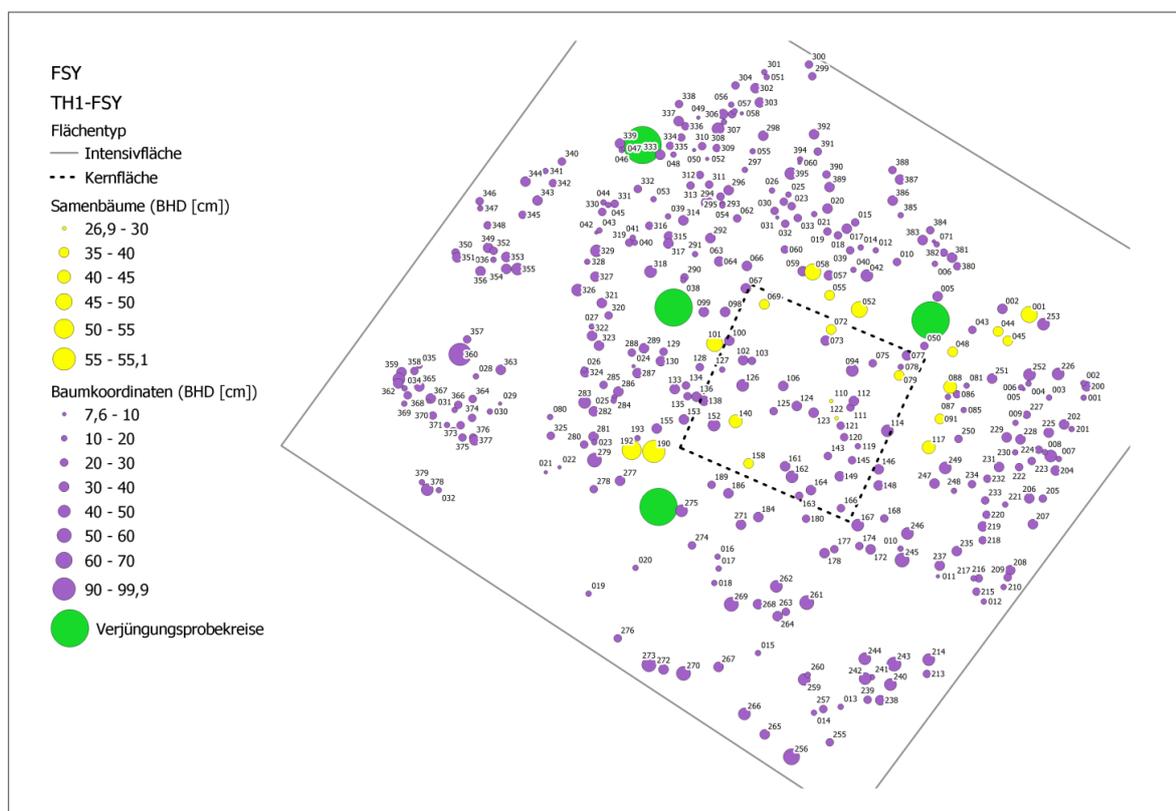


Abb.AP3-7: Stammverteilungsplan der Fläche TH1 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Rheinland-Pfalz (DE-RP2-FSY, „Neuhäusel“)

Eine neue Monitoringfläche wurde im Staatswald des Forstamtes Neuhäusel eingerichtet. Die Fläche ist besonders interessant, weil sie im Rahmen des Forest Focus (DE2003-2004) C2 Projekts „Erfassung und Monitoring der genetischen Diversität in Buchenpopulationen von Level II-Flächen“ genetisch untersucht worden ist. Die damals gewonnenen Ergebnisse könnten in einer Art Zeitreihe mit aktuellen Ergebnissen des Genetischen Monitorings verknüpft und zu weitreichenderen Rückschlüssen führen. Hinzu kommt, dass auf dieser Fläche (EU-Fläche 704) ein umfangreiches Messprogramm (Kronenzustand, Klima und Witterung, Waldwachstum, Luftschadstoff-Deposition, IRC-Luftbilder, Bodenwasser, Nährstoffversorgung, Streufall, Bodenzustand, Critical Loads, Bodenvegetation, Baumflechten, Ozonschäden) durchgeführt wird, das zahlreiche Querverbindungen zulässt.

Bei der Fläche handelt es sich um einen Buchenreinbestand im Herkunftsgebiet 810 07 (Rheinisches und Saarpfälzer Bergland, submontane Stufe), Wuchsbezirk „Niederer Westerwald“ mit einer mittleren Jahrestemperatur von 8,1° C und einem mittleren Jahresniederschlag von 956 mm pro Jahr. Als geologische Besonderheit ist die teilweise mächtige Bims-Überlagerung zu erwähnen.

Bereits im Herbst 2016 (Wiederholung 2018) wurden von 20 Samenbäumen gezielt Samen geerntet und Material für genetische Proben genommen und eine über die Fläche verteilte Mischprobe von Bucheckern gewonnen. Im Frühjahr 2017 wurde die Probenahme durch die Beprobung von je 50 Bäumen aus den 4 Verjüngungskegeln sowie von weiteren 200 Jung-Bäumen, verteilt auf der Fläche, ergänzt. Phänologische Erhebungen erfolgten 2017, 2018 und 2019.

Ebenfalls im Jahr 2017 hat ein Unternehmen die waldwachstumskundlichen Daten und die Stammfußkoordinaten von 230 Bäumen erfasst. Dabei wurde auch Material für genetische Untersuchungen gewonnen. Über die erfassten Daten könnte ein Abgleich mit Altdaten aus dem Forest Focus (DE2003-2004)-Projekt durchgeführt werden.

Arbeitspaket 4: Neuanlage von Flächen zum genetischen Monitoring bei Fichte

Brandenburg (DE-BB3-PAB, „Schönborn“)

Bei der Fläche „Schönborn“ handelt es sich um einen Kiefern-Fichtenwald (Pfeifengras-Kiefern-Fichtenwald). Hintergrund der Flächenauswahl war, dass es sich um ein Naturschutzgebiet und um einen Saatguterntebestand handelt. Des Weiteren besteht der Bestand vermutlich aus autochthoner Tieflandsfichte. Der Oberstand ist ca. 150 Jahre alt und ist Staatswald. Der Bestand befindet sich in der ökologischen Grundeinheit 11 (Düben-Niederlausitzer Altmoränenland) und ist Teil des forstlichen Herkunftsgebiets 840 03 (Niederlausitz). Die Monitoringfläche wurde im Jahr 2016 im Rahmen des Projekts eingerichtet und die Kernzone gezäunt. Der Bestand befindet sich 100 m über NN mit einem Jahresniederschlag von 563 mm und einer Jahresmitteltemperatur von 8,7 °C. Das geologische Ausgangssubstrat ist Sand mit dem Hauptbodentyp „Sand-Graugley“.

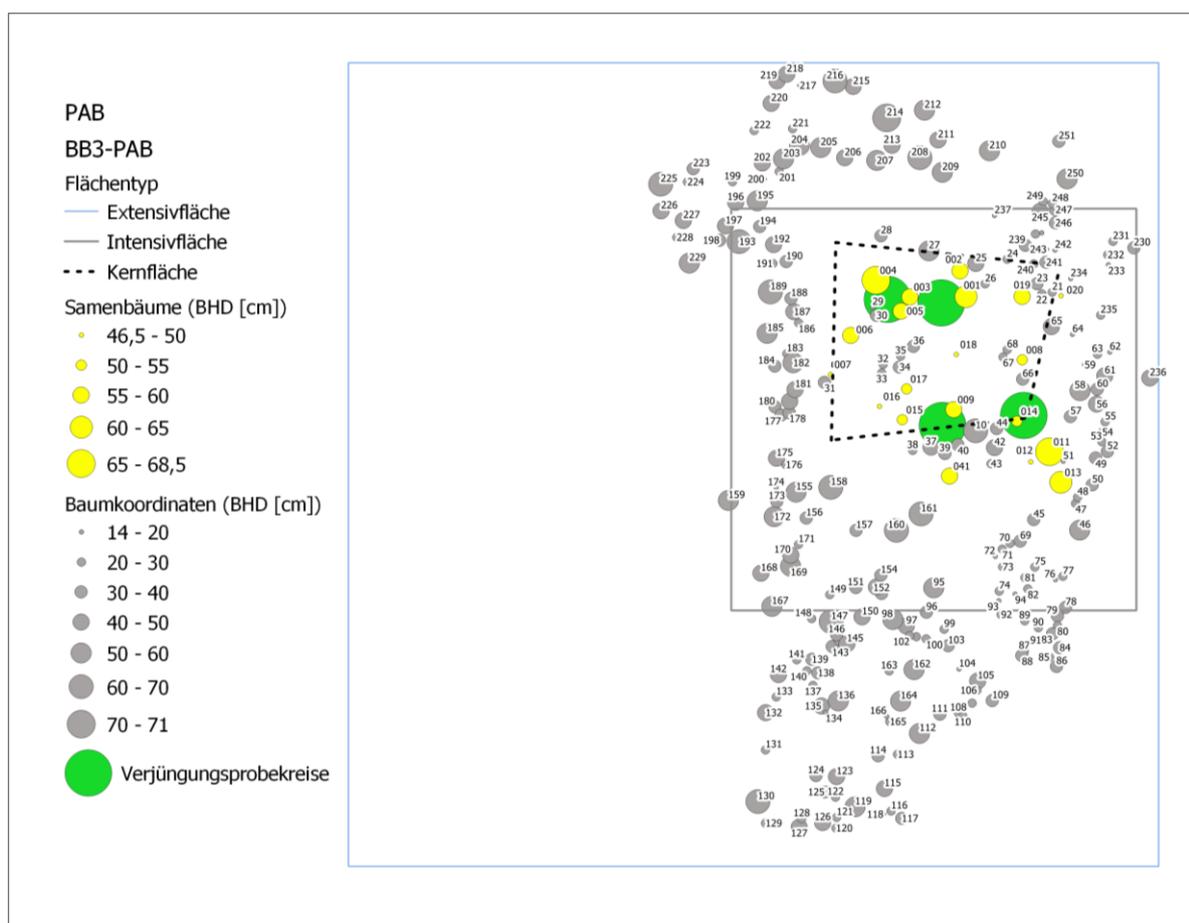


Abb. AP4-1: Stammverteilungsplan der Fläche BB3 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beernteten Samenbäumen und Naturverjüngungskreisen

Baden-Württemberg (DE-BW2-PAB, „Schussenried“)

Als Monitoringstandort für die Fichte wurde in Baden-Württemberg der Bestand „Riedschachen“ bei Bad Schussenried ausgewählt, Waldbesitzart ist Staatswald. Der Bestand liegt im Wuchsgebiet 7 (Südwestdeutsches Alpenvorland), südlich des Naturschutzgebietes Federseeried. Zuständige Verwaltungseinheit war die UFB Biberach (vor Forstreform) in Oberschwaben, Dist. 42, Abt. 2. Die Höhe ü. NN beträgt 580 m, der Bestand ist eben, ohne jegliche Hangneigung. Die mittlere Jahrestemperatur der Region liegt bei 8,5 °C. Die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge (Jahre 1979 bis 2019) liegt bei 924 mm.

Der Fichten-Anteil im Bestand liegt bei ca. 95 %, die restlichen 5 % sind eingestreute Buchenvorkommen. Der Bestand wurde 1987 als Fichtenerntebestand zur Gewinnung ausgewählten Vermehrungsgutes zugelassen (Registerzeichen 084 840 27 645 2, Herkunftsgebietskennziffer 840 27). Als Begründungsjahr des Bestandes wird ein Zeitraum zwischen 1810 und 1920 angegeben. Der Fichtenbestand wurde in diesem Zeitraum auf einem Hochmoorboden in Zersetzung erstaufgeforstet. Diese Begründungsart ist für viele Fichtenbestände Oberschwabens regionaltypisch. In den vermutlich 40er/50er Jahren wurden Teile des Bestandes als Bannwald ausgewiesen, heute aber nicht mehr als solcher geführt. Die Auswahl des Bestandes Riedschachen erfolgte, weil er für die komplette Region Oberschwaben mit der Wirtschaftsbaumart Fichte als regionaltypisch betrachtet werden kann. Zudem ist die wirtschaftliche Nutzung durch die aktive Nutzung als Saatguterntebestand deutlich eingeschränkt.

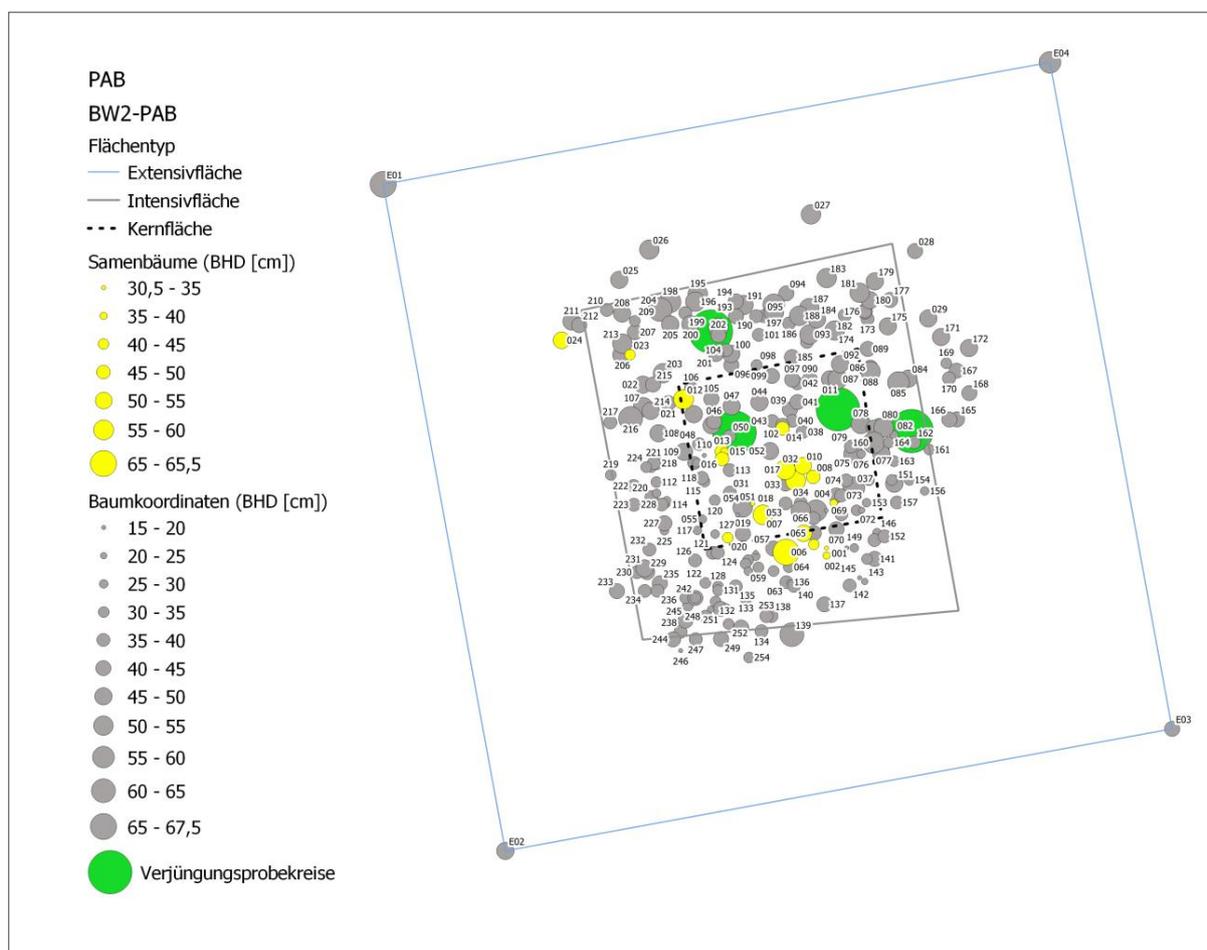


Abb. AP4-2: Stammverteilungsplan der Fläche BW2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Baden-Württemberg (DE-BW3-PAB, „Feldberg“)

Als weiterer Fichten-Monitoringbestand wurde der Bestand „Seewald“ im Gebiet des Feldberges im Hochschwarzwald ausgewählt, Wuchsgebiet 3, Schwarzwald. Waldbesitzart ist Staatswald, die Fläche liegt im Verwaltungsbereich des Forstamtes Breisgau-Hochschwarzwald, Kirchzarten (vor Reform). Der Bestand stockt in hochmontaner Lage zwischen 1.250 und 1.350 m ü. NN. Die Jahresdurchschnitts-Temperatur (mittel zwischen 1981 und 2010) liegt bei 3,9 °C. Das Klima ist subatlantisch geprägt. Der Jahresdurchschnitts-Niederschlag liegt bei 1.637 mm. Ein großer Teil der Niederschläge erfolgt als Schnee in den Wintermonaten. Die Fläche ist in Hanglage mit geschätzt 10 bis 25 % nordexponiert. Schneereste können sich daher, je nach Wetterbedingungen, bis in den Juni halten. Koordinaten (Dezimalgrade): 47.861833; 8.041775

Der Bestand ist überwiegend mit Fichte bestockt, Begleitbaumarten sind vereinzelt Tanne, Bergahorn, Buche, Eberesche und Weichlaubhölzer. Die Bodenvegetation ist mit einem hohen Anteil an Heidelbeere und Sphagnumtorfmoosen sehr moorig ausgeprägt. Die Böden sind frische lehmig-grusige Winterhänge, humose Braunerden, teilweise blocküberlagert. Der Bestand enthält einen hohen Anteil autochthoner Hochlagenfichten (genetisch nachgewiesen) und war bis 2016 als Erntebestand zur Gewinnung ausgewählten Vermehrungsgutes zugelassen (Herkunftsgebiet 840 24).

Dieser Aspekt war auch ausschlaggebend für die Auswahl dieser Fläche als Monitoringbestand. Obwohl Wirtschaftswald, war der Einschlag von Nutzholz aufgrund der Nutzung als Erntebestand autochthoner Hochlagenfichte nahezu komplett ausgesetzt. Das gesamte Feldberggebiet steht aufgrund seiner subalpinen Vegetation unter Naturschutz und ist das älteste Naturschutzgebiet Baden-Württembergs. Nach Ausweisung des Biosphärengebiets Feldberg wurde der Bestand „Seewald“ unter Bannwaldstatus gestellt. Dadurch sind jetzt auch offiziell keine Ernten von Vermehrungsgut für forstwirtschaftliche Zwecke mehr zugelassen. Der Bestand liegt zudem im Bereich der Auerhuhn-Biotope des Feldberggebiets. Die Errichtung von Kontrollzäunen um Kern- und Intensivzone war daher auf dieser Fläche nicht möglich.

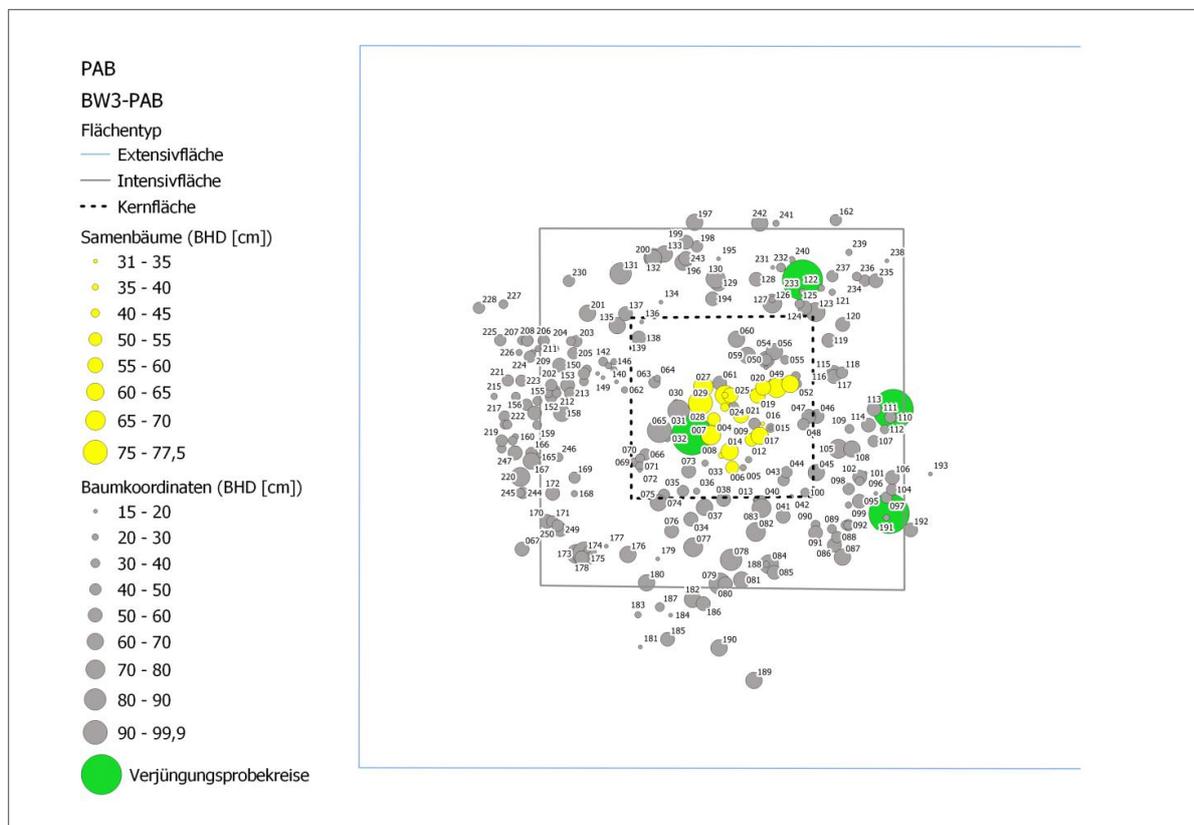


Abb.AP4-3: Stammverteilungsplan der Fläche BW3 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Bayern (DE-BY3-PAB, „Ramsau-Eckaualm“)

Als Versuchsstandort für die Fichte wurde ein Bestand in der Kernzone des Nationalparks Berchtesgaden in der Nähe zur Eckaualm bei Ramsau gewählt. In diesem Bereich findet keine Bewirtschaftung statt. Auch bei etwaigem Borkenkäferbefall wird nicht eingegriffen. Sowohl das Alter des Altbestandes als auch das Vorhandensein von Naturverjüngung erfüllen die Anforderungen des forstgenetischen Monitoringkonzepts. Mit der Nationalparkverwaltung wurde vereinbart, dass langfristige Beobachtungen auch nach Projektende durch eigenes Personal fortgeführt werden. Der Bestand befindet sich in der ökologischen Grundeinheit 46 (Bayerische Alpen) im forstlichen Herkunftsgebiet 840 29 (Alpen, montane Stufe 900 bis 1.300 m). Die natürliche Waldgesellschaft ist ein Hochgebirgswald mit Fichte, Buche und Tanne. Die Fläche liegt auf 1.050 – 1.100 m. Der Jahresniederschlag beträgt über 2.000 mm bei einer Jahresmitteltemperatur von 4,9 °C. Das geologische Ausgangssubstrat ist die Lockermoräne (Carbonat) und Dachsteinkalk mit der Bodenaufgabe Rendzina, und Braunerde-Rendzina.

Die Alpen sind vom Klimawandel besonders betroffen. Es wird mit einem starken Anstieg der Jahresmitteltemperatur um 3 bis 4 °C gerechnet. Die temporäre Schneezone soll auf über 1.200 m ansteigen. Ferner wird eine Zunahme von Felsstürzen und Gerölllawinen prognostiziert. Man rechnet mit einer Verschiebung der heutigen Vegetationszonen und der Veränderung der Artenzusammensetzung. Die Fichte wird auch in Zukunft eine führende und bestandsbildende Baumart des Bergmischwaldes bleiben und nach einigen Prognosen in Lagen über 1.000 m sogar von einer Erwärmung profitieren.

Im Projekt wurde die Versuchsfläche eingemessen sowie sämtliche Altbäume und Verjüngungspflanzen markiert. An allen Altbäumen wurden der BHD und die Kraft'sche Klasse erhoben. Es wurden 35 potenzielle Samenbäume vorausgewählt, an denen in 2017 bis 2019 phänologische Beobachtungen gemacht wurden. Im Herbst 2018 wurden von 20 Altbäumen Zapfen geerntet, geklenget und für die genetische Untersuchung eingelagert. Ein Teil des Saatguts wurde an ISOGEN zur Saatgutprüfung versandt.

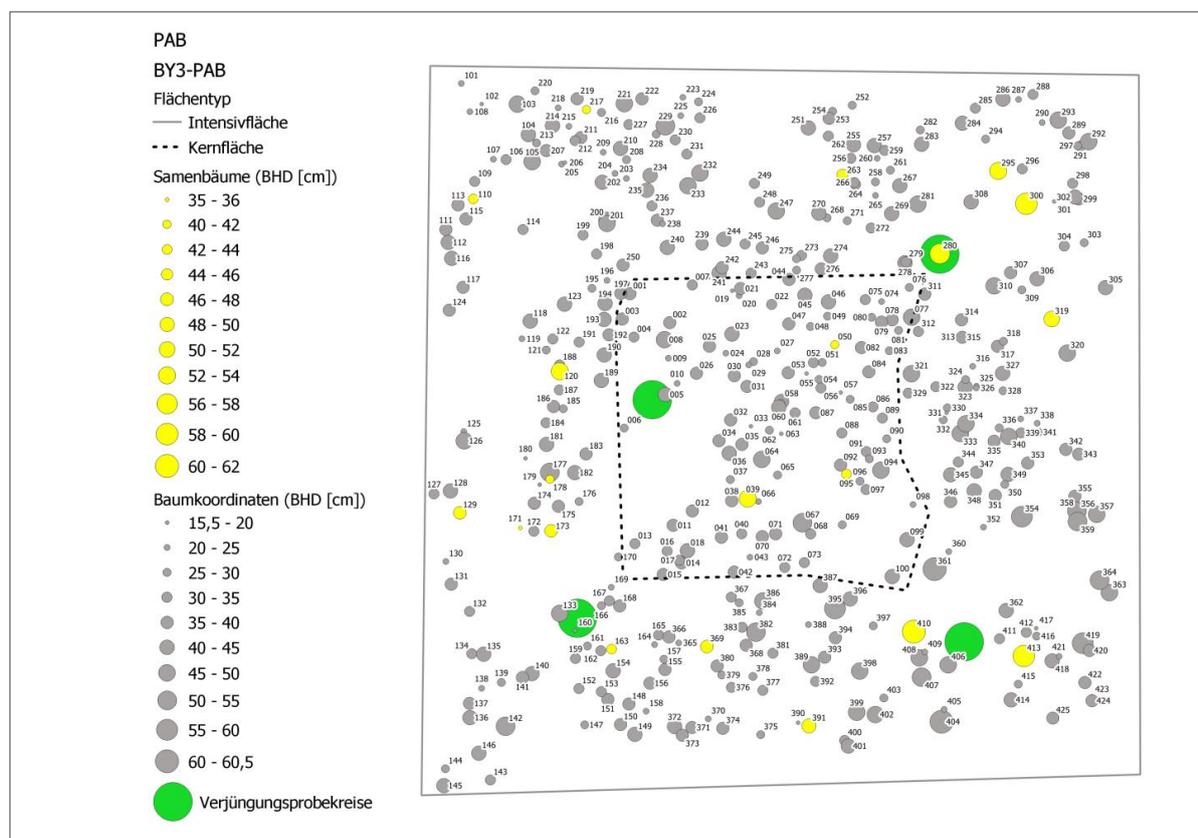


Abb. AP4-4: Stammverteilungsplan der Fläche BY3 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beereteten Samenbäumen und Naturverjüngungskreisen

Hessen (DE-HE2-PAB, „Zackenbruch“)

Der Zackenbruch wurde 1996 als Naturwaldreservat ausgewiesen und liegt im nordhessischen Hügelland. In dem relativ homogen aufgebauten Reinbestand dominierte noch im Auswahljahr 2016 die ca. 100-jährige Fichte mit nur geringen Anteilen von Europäischer Lärche, Douglasie, Eberesche und Sandbirke (Daten in Tabelle AP4-1).

Tab. AP4-1: Flächen-, Klima- und Standortparameter der GenMon-Fläche `Zackenbruch`

| Flächenparameter | | Klima- und Standortparameter | |
|-----------------------------|--|------------------------------|---|
| Flächencode | DE-HE2-PAB | Höhenlage | 544 bis 573 m ü. NN |
| Bewirtschaftung | Keine (Naturwaldreservat) | Jahresniederschlag | 981 mm |
| Level II-Fläche | Nein | Jahresmitteltemperatur | 7,3 °C |
| Ökolog. Grundeinheit | 12 | Geolog. Ausgangssubstrat | Devon |
| Forstliches Herkunftsgebiet | 840 04 Nördl. hessisches Schiefergebirge | Hauptbodentyp | Braunerde, teilweise schwach podsoliert |
| Bestandesalter | ca. 100 Jahre | Natürliche Waldgesellschaft | Luzulo-Fagetum |

Zu Beginn der Arbeiten zum genetischen Monitoring im Jahre 2017 waren neben sehr dichten, ausgedünkelten Teilen des Altbestandes nur wenige gruppen- bis horstweise Ausfälle durch den Borkenkäfer zu verzeichnen. Auch ohne Pflegeeingriffe und Entnahme der Käferbäume war dieser Bestand bis dahin, entgegen aller Erwartungen, erstaunlich stabil geblieben. In den entstandenen Lücken fand sich ein reichliches Aufkommen an Naturverjüngung, während im dichten Altbestand kaum Bodenvegetation zu beobachten war (siehe Abb. AP4-5). Bis zum Jahr 2020 hat sich die Situation allerdings drastisch verändert. Bis zum Ende des Monitoring-Projekts ist der gesamte Fichtenbestand aufgrund von Borkenkäferbefall abgängig.



Abb. AP4-5: Der Fichtenbestand im Zackenbruch
(links: Käferloch im Jahr 2017 umgeben von Alt-Fichten; rechts: vollständige Auflösung des Altbestands mit teilweise flächendeckender Fichtenverjüngung)

Der hier ausgewählte Monitoring-Bestand im Zackenbruch stellt zwar keinen naturnahen Bestand dar, ist aber schon seit den 90er Jahren als Totalreservat aus der Bewirtschaftung genommen, um die potenzielle Entwicklung ohne menschliche Einflussnahme zu untersuchen. Die natürliche Waldgesellschaft wird dem Hainsimsen-Buchenwald zugeordnet (vgl. HÖLTKEN et al. 2017)

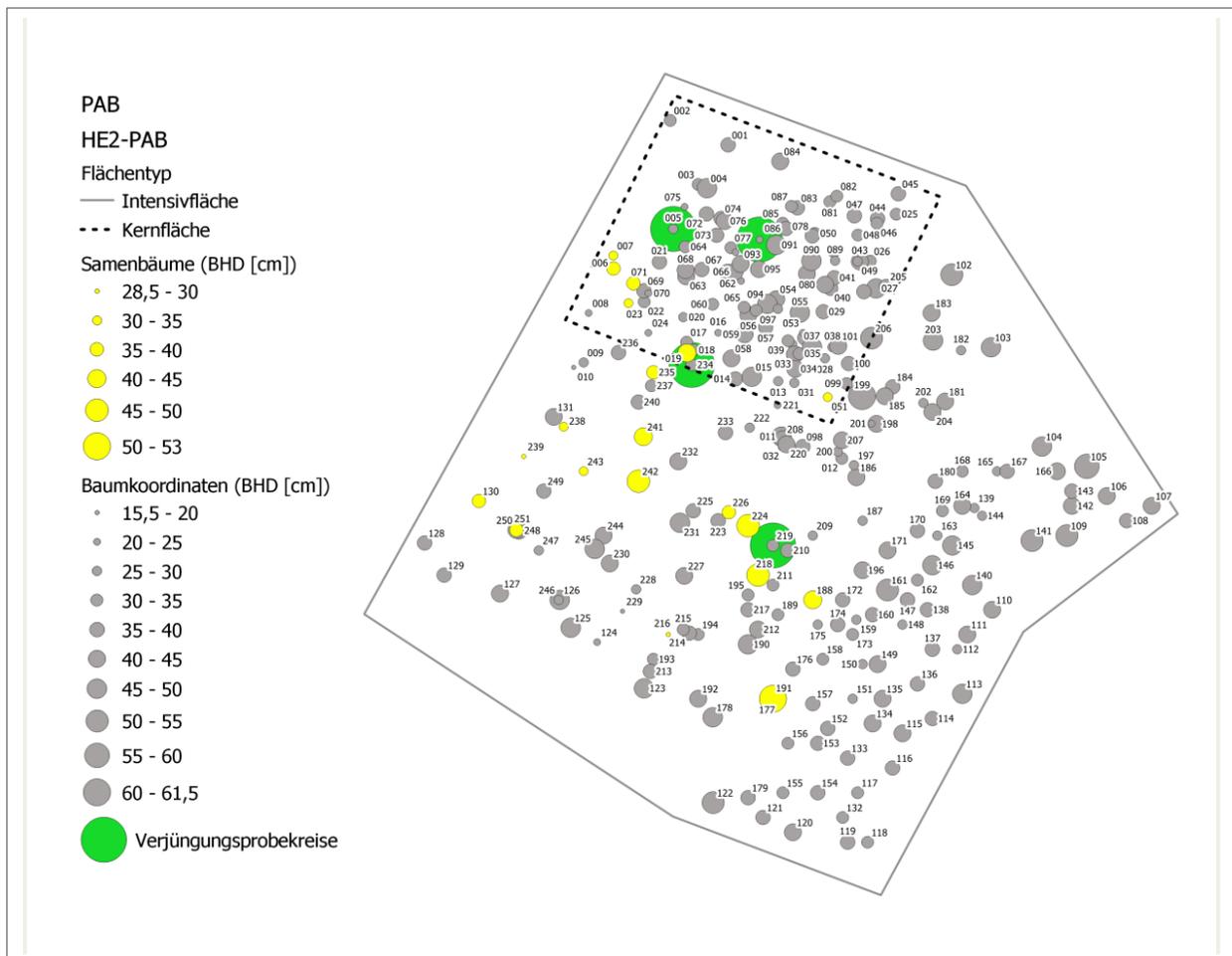


Abb. AP4-6: Stammverteilungsplan der Fläche HE2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Niedersachsen (DE-NI2-PAB, „Kienmoor“)

Das Kienmoor befindet sich im norddeutschen Tiefland in einem geschlossenen Waldgebiet der Südheide nördlich von Hannover und wurde bereits 1972 als Naturwaldreservat ausgewiesen (Bestandesdaten siehe Tabelle AP4-2). Die zunächst 3,6 ha große Fläche wurde im Jahr 1991 um eine östlich angrenzende Fläche auf insgesamt rund 17 ha erweitert.

Tab. AP4-2: Flächen-, Klima- und Standortparameter der GenMon-Fläche `Kienmoor`

| Flächenparameter | | Klima- und Standortparameter | |
|-----------------------------|--------------------------------------|------------------------------|---|
| Flächencode | DE-NI2-PAB | Höhenlage | 42 bis 43 m ü. NN |
| Bewirtschaftung | Keine (Naturwaldreservat) | Jahresniederschlag | 680 mm |
| Level II-Fläche | Nein | Jahresmitteltemperatur | 8,9 °C |
| Ökolog. Grundeinheit | 05 | Geolog. Ausgangssubstrat | Holozän |
| Forstliches Herkunftsgebiet | 840 01 Ostniedersächsisches Tiefland | Hauptbodentyp | Podsol, Niedermoore |
| Bestandesalter | 41 - 120 Jahre | Natürliche Waldgesellschaft | Molinio-Quercetum robori, teilweise Molino-Piceetum |

Trotz des einzel- bis horstweisen Ausfalls von Fichten durch Borkenkäfer oder Sturm wird dieser Naturwald durch einen ungleichaltrigen und stark strukturierten Fichtenbestand geprägt. Einige Fichten haben ein stattliches Alter erreicht (190 Jahre). Im Naturwald herrschen überwiegend schwach mesotrophe Niedermoore vor, die sich auf einem Untergrund von Talsanden gebildet haben. Der hohe Bodenfeuchtegehalt sorgt für eine rasche Zersetzung des Totholzes. Deshalb spielt die Moderholzverjüngung, die bisher vor allem aus höheren Gebirgslagen bekannt ist, eine besondere Rolle für die hier reichlich auftretende Fichtenverjüngung (Abb. AP4-7).



Abb. AP4-7: Moderholzverjüngung (= Kadaververjüngung) der Fichte im Naturwald Kienmoor

Zur Frage, welche Rolle die Fichte in der natürlichen Walddynamik einnimmt, kommt dem Naturwald Kienmoor eine wichtige Weiserfunktion zu. Bisher ist der Status der Fichte im Kienmoor allerdings noch nicht eindeutig geklärt. Zwar sprechen viele Hinweise für ein autochthones Vorkommen der Fichte, aber das Bemühen, eindeutige Belege zu finden, scheiterte an schwer durchführbaren pollenanalytischen Untersuchungen. Schon 1649 wird in einer Waldbeschreibung der Vogtei Burgwedel der Forstort „Arenß Nest“ als Gehege mit Nadelholzvorkommen beschrieben und 1724 werden in einem Forstregister Tannen, Fuhren und Ellern (Fichten, Kiefern und Erlen) angegeben. Nach alten Einrichtungswerken war die Fichte schon lange vor den großen Aufforstungsperioden hier bestandesbildend (vgl. MEYER et al. 2006). Die populationsgenetischen Untersuchungen des GenMon-Projekts könnten bezüglich dieser Fragestellungen weitere wichtige Hinweise liefern.

Auch vegetationskundliche Untersuchungen lassen die Frage aufkommen, inwiefern es sich bei dem Fichtenbestand um ein exklavenhaftes, extrazonales Vorkommen handelt. Das Kienmoor wird nach der Waldbiotopkartierung im Wesentlichen der natürlichen Waldgesellschaft des Pfeifengras-Moorbirken-Stieleichenwaldes (*Molinio-Quercetum roboris*) zugeordnet, es enthält aber auch charakteristische Züge eines Pfeifengras-Kiefern-Fichtenwaldes (*Molinio-Piceetum*). In der Baumschicht dominieren Fichte (*Picea abies*), Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*), Moorbirke (*Betula pubescens*) und gelegentlich Stieleiche (*Quercus robur*) und Schwarzerle (*Alnus glutinosa*). Die Bodenvegetation ist eine Kombination aus Pfeifengras (*Molinia caerulea*), Beersträuchern (*Vaccinium spp.*) und Torfmoosen (*Sphagnum spp.*).

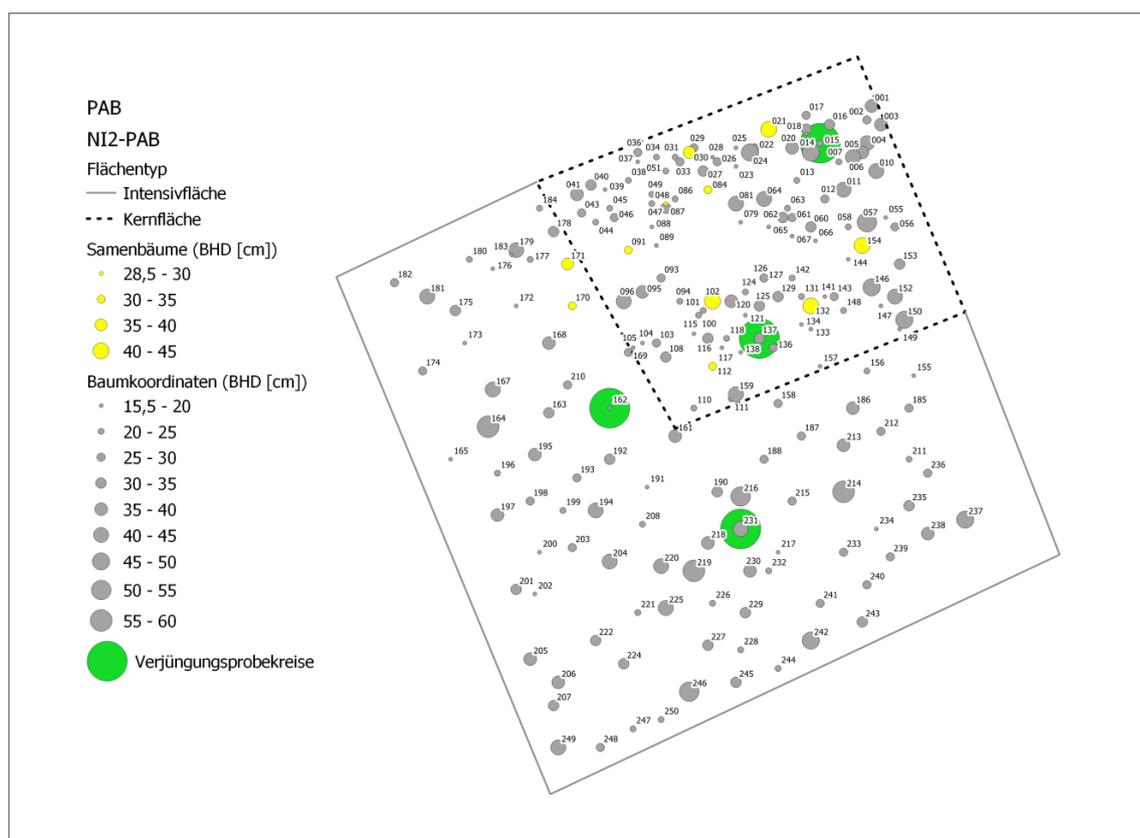


Abb. AP4-8: Stammverteilungsplan der Fläche NI2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Rheinland-Pfalz (DE-RP3-PAB, „Hermeskeil“)

Die Fichte wächst in Rheinland-Pfalz außerhalb ihres natürlichen Areals. Zahlreiche Untersuchungen prognostizieren, dass die Fichte aufgrund des Klimawandels auf vielen heutigen Standorten keine Überlebenschance mehr hat. Umso interessanter wird es sein zu beobachten, mit welchen Anpassungsstrategien die Fichte auf den zunehmenden Klimastress reagiert und wie diese sich möglicherweise genetisch abbilden. Das genetische Monitoring bei der Fichte dient hier als Frühwarnsystem für sich verändernde Waldökosysteme und bietet die Option für waldbauliche Entscheidungshilfen zur Erhaltung der Fichte auf noch geeigneten Standorten in der Zukunft.

Die Monitoringfläche der Fichte liegt im Hunsrück in Wuchsbezirk Hoch- und Idarwald auf durchschnittlich 635 m über NN. Es handelt sich um ein 91-jähriges (2015) geschlossenes Fichtenaltholz mit stark geschädigten Bestandesteilen. Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 6,9 °C. Durchschnittlich fallen im Jahr knapp 1.200 mm Niederschlag.

Auch diese Fläche ist eine Level II Fläche (EU 701) mit einem umfangreichen Messprogramm (Kronenzustand, Klima und Witterung, Waldwachstum, Luftschadstoff-Deposition, IRC-Luftbilder, Bodenwasser, Nährstoffversorgung, Streufall, Bodenzustand, Critical Loads, Bodenvegetation, Baumflechten, Ozonschäden), was zahlreiche Querverbindungen ermöglicht.

Die Fläche wurde schon 2016 gemäß den Vorgaben eingemessen und verpflockt. Die gezielte Zapfenernte von 20 Samenbäumen und die Gewinnung einer über die ganze Fläche verteilten Mischprobe an Zapfen erfolgten im Winter 2016/2017. Leider war die Qualität des daraus gewonnenen Saatguts unzureichend, sodass die Zapfen-Probennahme 2018 wiederholt werden musste. Von allen Mutterbäumen wurde auch Material für genetische Untersuchungen entnommen und an den Kooperationspartner AWG versandt. Darüber hinaus wurden seit 2017 phänologische Daten erhoben. Wie auch auf den anderen Flächen wurden durch ein Unternehmen von 230 Bäumen waldwachstumskundliche Daten erhoben und von jedem Baum die Lagekoordinaten erfasst. Auch wurde Material für genetische Untersuchungen von jedem Altbaum und der Verjüngung gewonnen.

Sachsen (DE-SN3-PAB, „Altenberg“)

Als Monitoringfläche SN3 wurde ein Fichtenbestand im Forstbezirk Bärenfels, Revier Hirschsprung, Abt. 425, ausgewählt, in dem sich seit 2011 die Level-II-Fläche Altenberg befindet. Sie liegt im Wuchsgebiet „Erzgebirge“ und dort im Wuchsbezirk „Nordabdachung des Osterzgebirges“. In einer Höhe von 745 m ü. NN ist die Fläche im Grenzbereich eines südlich exponierten Hanges und der Kammlage zwischen Waldylle und Oberbärenburg gelegen und weist ein mittelfeuchtes Klima auf. Bei einem Jahresniederschlag von 900 – 1.000 mm herrscht eine Jahresmitteltemperatur zwischen 4 - 7,5 °C.

Das Grundgestein unter der Beobachtungsfläche ist Rhyolith, aus dem sich die Lokalbodenform Altenberger Porphy-Podsol (Al. P5) ableitet. Die Nährkraft- und Feuchtestufe wird mit TZ2 als ziemlich arm und mäßig frisch eingestuft. Der Bestand wurde 1890 mit unbekanntem Material künstlich begründet.

Seit der Begründung der Level-II-Fläche im Jahre 2000 wurde eine einmalige Durchforstung im Jahr 2015 vorgenommen. Dabei wurden auf der Fläche von insgesamt 300 Bäumen 100 entnommen. Trotz dieser Maßnahme stehen die Bäume immer noch sehr dicht und lassen eine hohe intraspezifische Konkurrenz vermuten. Außerhalb der Intensivfläche wurden seit 2000 in mehreren Eingriffen Bäume entnommen, so dass sich hier eine lichtere Struktur ergibt, in der sich Naturverjüngung entwickelt.

Die Einrichtung der Monitoringfläche erfolgte im Zeitraum von April bis September 2017. Die Kernfläche der Monitoringfläche ist mit einer Fläche von 60 x 60 m größer als in der Handlungsanweisung vorgesehen. Dies resultiert aus der Nutzung der vorhandenen und bereits gezäunten Level-II-Fläche als Kernfläche (siehe Abb. AP4-9).

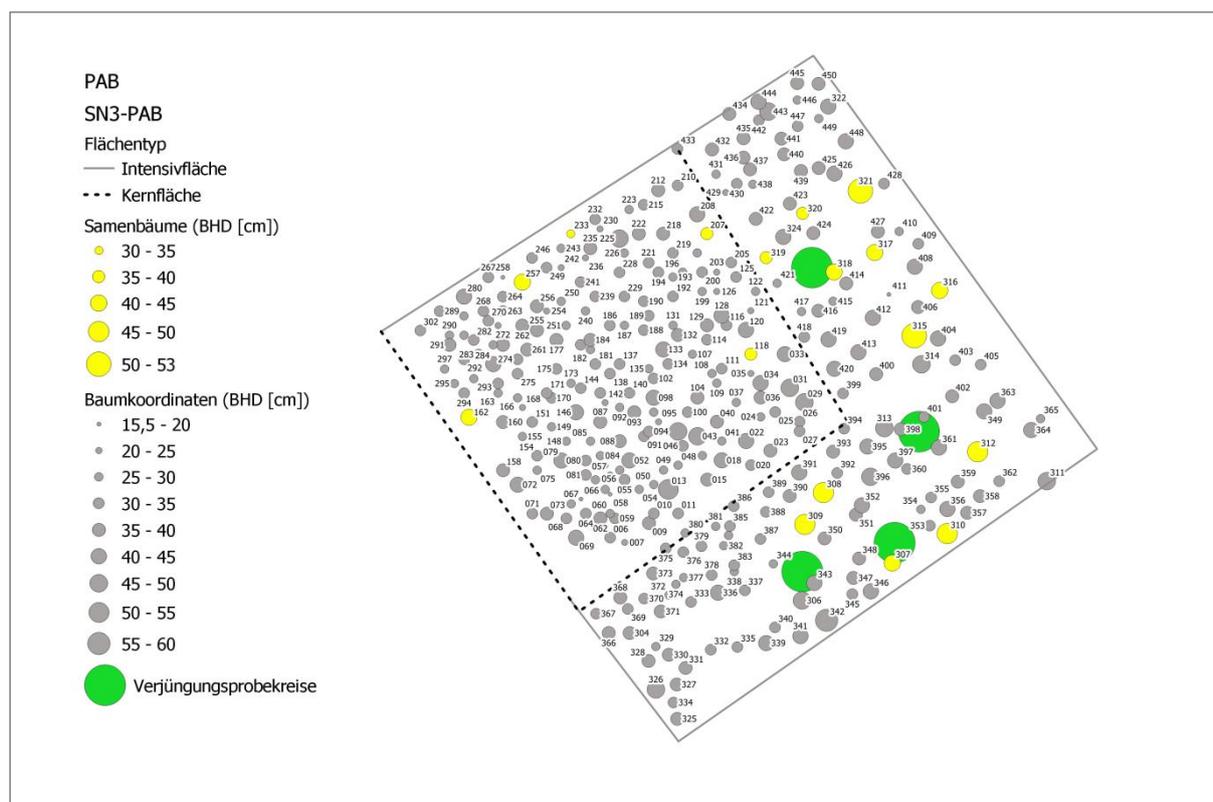


Abb. AP4-9: Stammverteilungsplan der Fläche SN3 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Im August 2017 erfolgte die Ausweisung von vier Verjüngungskegeln, in denen von je 50 Individuen Proben (jeweils ein kleiner Zweig mit ca. 30 Nadeln) entnommen wurde. Mit der gleichen Methode wurden 200 repräsentativ über die Fläche verteilte Verjüngungspflanzen beprobt.

Die Beprobung der Altbäume fand zu unterschiedlichen Zeitpunkten statt. Die Probennahme innerhalb der Kernfläche wurde im randnahen Bereich mit Schrotschüssen realisiert, während im Inneren der Level-II-Fläche Baumsteiger zum Einsatz kamen. Die Altbäume außerhalb der Kernfläche wurden über die Entnahme von Spintholz beprobt, wie es bereits für die Buchenflächen SN1 und SN2 beschrieben wurde. Die Beprobung der Altbäume war im Juni 2018 abgeschlossen.

Da die phänologischen Aufnahmen vor der Samenernte beginnen mussten, wurden vorab 30 Bäume als potenzielle Erntekandidaten bestimmt, von denen entsprechend der Einschätzung der Fruktifikation im Herbst des Jahres 2018 20 Bäume als Samenbäume definiert wurden. Je Baum wurden dabei etwa 20 Zapfen entnommen und geklenget, die Samen entflügelt und aufgereinigt. Ein Teil des Saatguts wurde dem Projektpartner ISOGEN zur Saatgutprüfung zur Verfügung gestellt und ein weiterer Teil wird für genetische Untersuchungen verwendet. Die restlichen Samen werden beim SBS eingelagert und stehen für weiterführende Untersuchungen zur Verfügung.

Die phänologischen Aufnahmen werden weiterhin an allen noch vorhandenen Erntekandidaten durchgeführt. Die Beobachtungen des Blattaustriebs, der Blühintensität, der Vitalität und der Fruktifikation an den Samenbäumen wurden entsprechend der Handlungsanweisungen der Projektkoordination in den Jahren 2017, 2018 und 2019 durchgeführt. Die Bonituren im Frühjahr wurden jeweils durch denselben Dienstleister realisiert. Die Einschätzung der Vitalität und der Fruktifikation wurde jeweils im August mit geschultem eigenem Personal durchgeführt. Die Daten der Temperatur und Luftfeuchte dieser Fläche werden aus der Level-II-Erhebung zur Verfügung gestellt.

Späne aus Splintholzbohrungen der Altbäume wurden auf Silica getrocknet. Zweige und Nadeln von Altbäumen und Naturverjüngung werden bei -20 °C gelagert werden. Alle Proben stehen auch nach Projektende zur Verfügung.

Sachsen-Anhalt (DE-ST2-PAB, „Brocken-Osthang“)

Der Bestand auf dem Brocken befindet sich mitten im 1990 gegründeten `Nationalpark Harz´ und stellt einen typischen hochmontanen/subalpinen Fichtenwald dar (rund 1.050 m ü.NN). Als FFH-Lebensraumtyp `montane, bodensaure Fichtenwälder´ ist die besondere Bedeutung dieses Waldbildes für das Ökosystem Hochharz hervorzuheben, denn für andere Baumarten wie die Rotbuche oder den Bergahorn ist die Jahresmitteltemperatur von unter 4 °C zu niedrig, so dass die Fichte hier die Klimax-Baumart darstellt. Die hier auftretende Vegetationsgesellschaft entspricht dem *Vaccinio-* bzw. dem *Calamagrostio villosae-Piceetum* (Daten siehe Tabelle AP4-3).

Tab. AP4-3: Flächen-, Klima- und Standortparameter der GenMon-Fläche `Brocken´

| Flächenparameter | | Klima- und Standortparameter | |
|-----------------------------|-----------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Flächencode | DE-ST2-PAB | Höhenlage | 1.036 bis 1.065 m ü.NN |
| Bewirtschaftung | Keine (Nationalpark) | Jahresniederschlag | 1.800 mm |
| Level II-Fläche | Nein | Jahresmitteltemperatur | 3,5 °C |
| Ökolog. Grundeinheit | 08 | Geolog. Ausgangssubstrat | Granit-Blockhalden |
| Forstliches Herkunftsgebiet | 840 10 Harz, hochmontane Stufe | Hauptbodentyp | Staanasser Podsol (Staugleye) |
| Bestandesalter | Keine Angabe (stark strukturiert) | Natürliche Waldgesellschaft | Calamagrostio villosae-Piceetum |

Auch wenn in einigen Bestandesteilen die phänotypisch charakteristischen Hochlagenfichten mit schmaleren Kronen und herabhängenden Ästen anzutreffen sind, stellt sich dennoch die Frage, wie anthropogen beeinflusst die Fichtenbestände im Hochharz tatsächlich sind. Denn bei Aufforstungen seit dem 18. Jahrhundert wurden selbst bis in größere Höhenlagen meist ungeeignete Tieflagen-Herkünfte verwendet, so dass großflächig Altersklassenforste entstanden, die nur schlecht an die extremen klimatischen Verhältnisse angepasst sind. Verstärkt durch anthropogene Säureeinträge bieten diese Fichtenforste deshalb schon seit den 1980er Jahren erhebliche Angriffsmöglichkeiten für den Borkenkäfer. Dies ist in den Hochlagen unserer Mittelgebirge (vgl. Bayerischer Wald, Erzgebirge) aber ein typisches Bild. Insbesondere nach den klimatisch extremen Jahren 2018 und 2019 sind ein großer Teil der Fichtenflächen im Harz ausgefallen. Die populationsgenetischen Untersuchungen des GenMon-Projektes könnten zur Klärung der Autochthoniefrage heutiger Fichtenvorkommen im Hochharz wichtige Hinweise liefern.

In dem hier ausgewählten Bestand hat der Borkenkäfer bis heute vergleichsweise geringfügige Schäden verursacht. Dieser Bestand liegt klimatisch oberhalb der „Kalamitätsgrenze“, so dass auf den Kern- und Intensivflächen eine ausreichende Anzahl an Altbäumen sowie Naturverjüngung vorgefunden werden konnten (Abb. AP4-10). Allerdings konnten in diesem Hochlagenbestand nicht alle Daten erfasst bzw. die Probenentnahmen nicht in der Art erfolgen wie vorgesehen. Beispielsweise konnten aufgrund der sehr spärlichen Verjüngung keine Verjüngungskegel (laut Handbuch `Genetisches Monitoring´) identifiziert werden. Deshalb wurde die Naturverjüngung auf der ganzen Fläche erfasst, um das geforderte Mindestmaß an Individuen überhaupt beproben zu können. Die Zapfenernte erfolgte im Gegensatz zu den anderen Fichtenbeständen nicht im Jahr 2018, denn erst im Jahr 2019 konnte erstmalig eine schwache Fruktifikation der Fichte auf dem Brocken festgestellt werden. Auch konnte keine Erfassung der KRAFTSchen Klassen erfolgen, da aufgrund der extremen klimatischen Verhältnisse bei einem Großteil der Bäume Kronenbrüche zu verzeichnen waren und da auch wegen der geringen Bestandesdichte Konkurrenzindices keinen Sinn machten.

Die Klimadatenlogger wurden nicht wie in den anderen Monitoringbeständen üblich, auf einem Holzpflock angebracht, sondern - aufgrund hoher Schneedecken im Winter und aufgrund des teilweise nah anstehenden Ausgangsgesteins (Granit) - in deutlich über 2 m Höhe am Stamm im Schattenbereich von Altfichten.



Abb. AP4-10: Fichten knapp unterhalb der „Kampfzone“ auf dem Brocken (links: BHD-Messung im GenMon-Bestand durch eine Mitarbeiterin der NW-FVA; rechts: sehr lichter Bestandsteil mit geringer Dichte)

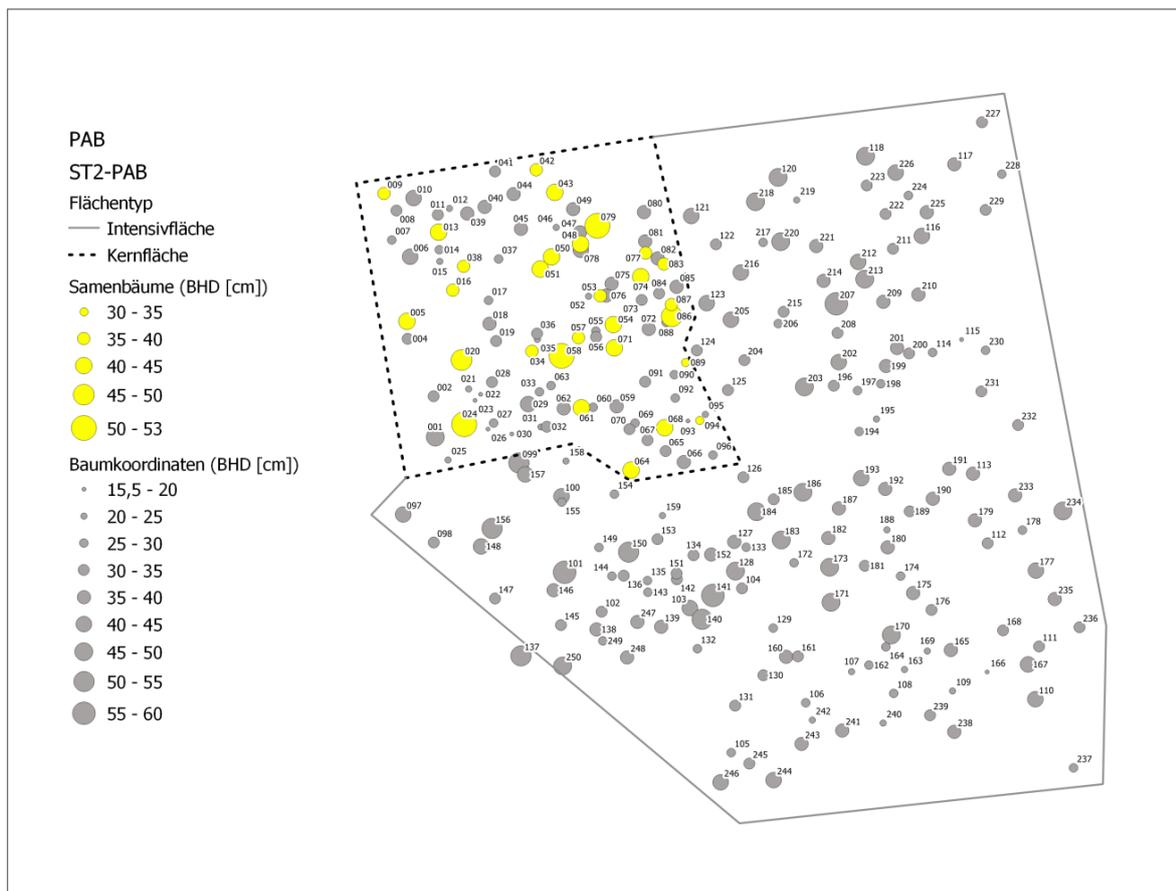


Abb. AP4-11: Stammverteilungsplan der Fläche ST2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten, BHD, beernteten Samenbäumen

Thüringen (DE-TH2-PAB, „Eisenberg“)

Die GenMon-Fäche Eisenberg liegt im Staatswald Thüringens im Wuchsgebiet 16.08 Thüringer Gebirge, Wuchsbezirk Mittlerer Thüringer Wald auf 875 m ü. NN und schließt die Hauptmessstation Eisenberg ein. Diese gehört zum Netz der Level II-Flächen. Die potenzielle natürliche Waldgesellschaft ist der Hainsimsen-(Tannen-)Fichten-Buchenwald. Der Fichtenbestand war im Jahr der Anlage der Monitoringfläche (2017) 84 Jahre alt.

Das geologische Ausgangssubstrat ist die Rotliegend-Formation (i. e. S. Kickelhahn-Rhyolit der Ilmenau Formation). Der Hauptbodentyp ist Porphyrit-Braunerde.

Die Klimadaten gelten für die sog. Schmücke-Makroklimaform. Legt man den Zeitraum 1971 - 2000 zugrunde, befindet sich die Fläche im für Thüringen definierten Klimabereich 26 "mäßig kühl - sommerfrisch" mit einer Vegetationszeitdauer von 110 bis 140 Tagen und einer klimatischen Wasserbilanz von > 25 mm/Monat in der Vegetationszeit. Für die Mitte dieses Jahrhunderts wird der Übergang in den Klimabereich 25 "mäßig kühl - sehr frisch" prognostiziert und damit eine Verlängerung der Vegetationszeit um 17 Tage, die Verringerung der klimatischen Wasserbilanz um 20 mm/Monat in der Vegetationszeit, ein Temperaturanstieg um 1,5 ° C im Jahresdurchschnitt und eine Verringerung des durchschnittlichen Jahresniederschlages um 25 mm bzw. des Niederschlages in der Vegetationszeit um 65 mm.

Die Einrichtung der Monitoringfläche (Einmessen der Fläche, Einmessen der Bäume und Verjüngungskegel, ertragskundliche Aufnahme) wurde 2016 begonnen und im September 2017 abgeschlossen. Die Kernfläche der Monitoringfläche ist die 0,25 ha große bereits gezäunte Level-II-Fläche.

Im Frühjahr 2017 erfolgte die Ausweisung von vier Verjüngungskegeln, in denen von je 50 Individuen Proben entnommen wurden. Mit der gleichen Methode wurden 200 repräsentativ über die Fläche verteilte Verjüngungspflanzen beprobt. Die Beprobung der Altbäume für genetische Untersuchungen wurde im Juni 2018 abgeschlossen.

Da die phänologischen Aufnahmen vor der Samenernte beginnen mussten, wurden vorab 30 Bäume als potenzielle Erntekandidaten bestimmt. Eine Zapfen- bzw. Saatguternte war bisher nicht möglich.

Die Ansprache des Nadelaustriebs, der Blühintensität, der Vitalität und der Fruktifikation an den Samenbäumen wurden entsprechend den geltenden Handlungsanweisungen in den Jahren 2017, 2018 und 2019 realisiert. Die Bonituren im Frühjahr wurden in allen Aufnahmejahren durch denselben Dienstleister durchgeführt. Die Einschätzung der Vitalität und der Fruktifikation wurde jeweils im Rahmen der Ansprache der Level II-Fläche im August mit über Jahre erfahrenem eigenem Personal durchgeführt. Temperatur- und Luftfeuchtedaten dieser Fläche werden aus der Level-II-Erhebung zur Verfügung gestellt.

Die optionale Austriebsbonitur in der Verjüngung erfolgte aus Kapazitätsgründen nicht.



Abb. AP4-12: Fichtenbestand „Eisenberg“ in Thüringen (links: Level II Fläche, rechts: Naturverjüngung)

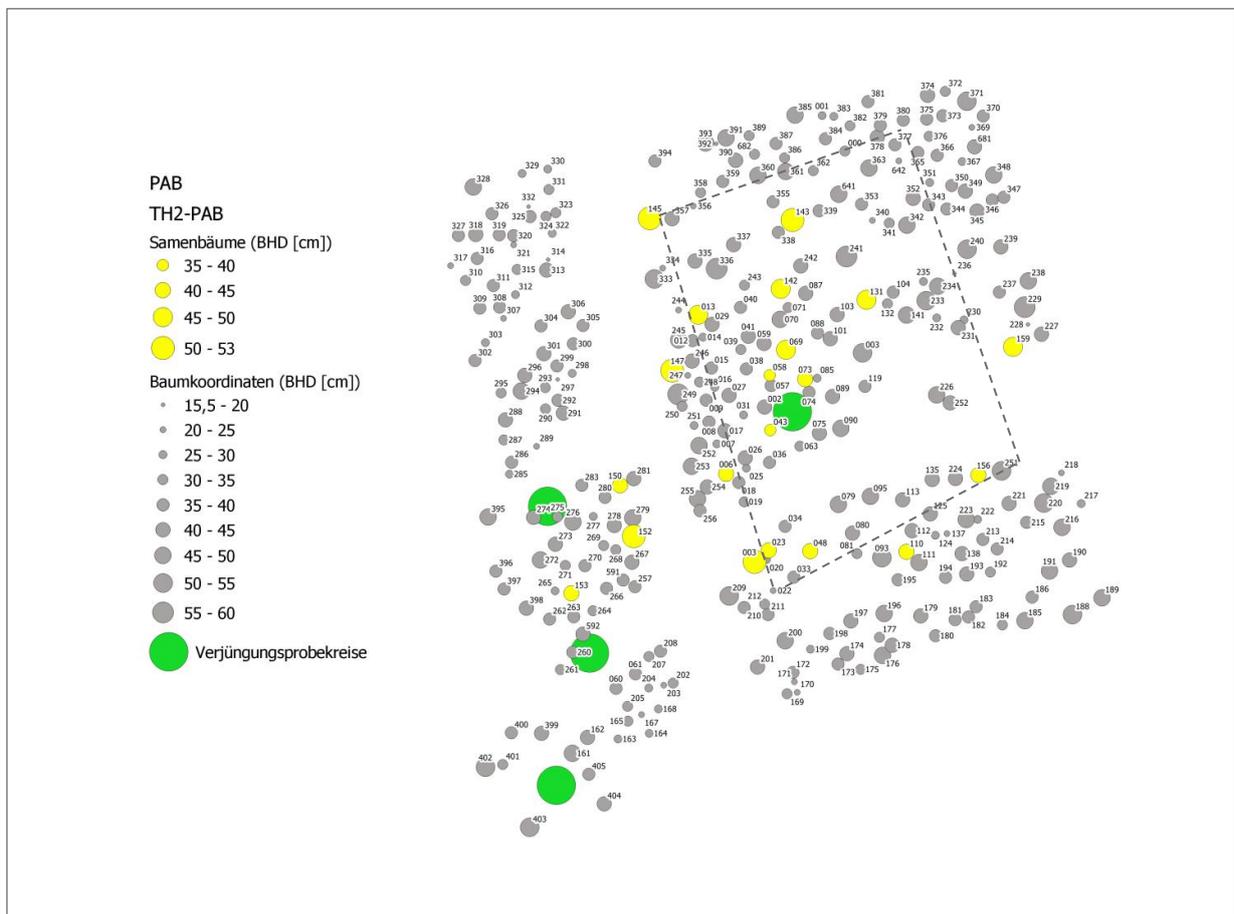


Abb. AP4-13: Stammverteilungsplan der Fläche TH2 mit Flächengrenzen, Baumkoordinaten und BHD, beerntete Samenbäume und Naturverjüngungskreise

Arbeitspaket 5: Genetische Analysen

Insgesamt wurden im Projekt 25.846 Proben in den Laboren von vier Projektpartnern genetisch analysiert (Tab. AP5-1). Die eingesetzten Methoden sind für Buche und Fichte detailliert beschrieben (s.u.).

Tab. AP5-1 Übersicht aller genetisch analysierten Proben

| Monitoringfläche | Altbäume | Verjüngung | Samen | Labor | Baumart |
|------------------|----------|------------|-------|--------|----------|
| DE-SN1-FSY | 257 | 400 | 400 | SBS | Rotbuche |
| DE-SN2-FSY | 546 | 400 | 400 | SBS | Rotbuche |
| DE-SN3-PAB | 347 | 400 | 400 | SBS | Fichte |
| DE-RP3-PAB | 250 | 400 | 400 | SBS | Fichte |
| DE-BB3-PAB | 251 | 400 | 248 | Isogen | Fichte |
| DE-BW2-PAB | 257 | 400 | 400 | Isogen | Fichte |
| DE-BW3-PAB | 252 | 400 | 400 | Isogen | Fichte |
| DE-TH2-PAB | 322 | 400 | x | Isogen | Fichte |
| DE-BB1-FSY | 274 | 400 | 400 | Isogen | Rotbuche |
| DE-BB2-FSY | 250 | 400 | 399 | AWG | Rotbuche |
| DE-BW1-FSY | 250 | 400 | 379 | AWG | Rotbuche |
| DE-BY1-FSY | 331 | 403 | 400 | AWG | Rotbuche |
| DE-BY2-FSY | 281 | 400 | 399 | AWG | Rotbuche |
| DE-MV4-FSY | 250 | 400 | 399 | AWG | Rotbuche |
| DE-RP1-FSY | 242 | 400 | 398 | AWG | Rotbuche |
| DE-RP2-FSY | 255 | 400 | 399 | AWG | Rotbuche |
| DE-TH1-FSY | 362 | 400 | 400 | AWG | Rotbuche |
| DE-BY3-PAB | 425 | 400 | 400 | AWG | Fichte |
| DE-HE1-FSY | 250 | 400 | 958 | NW-FVA | Rotbuche |
| DE-NI1-FSY | 252 | 200 | 898 | NW-FVA | Rotbuche |
| DE-ST1-FSY | 264 | 400 | 458 | NW-FVA | Rotbuche |
| DE-HE2-PAB | 251 | 414 | 200 | NW-FVA | Fichte |
| DE-NI2-PAB | 250 | 318 | 366 | NW-FVA | Fichte |
| DE-ST2-PAB | 258 | 200 | 283 | NW-FVA | Fichte |

Zu Beginn des Projektes wurden für beide Baumarten Ringtests zwischen den Laboren durchgeführt, um Marker auszuwählen, die bei einem hohen Informationsgehalt stabile, zwischen den Laboren vergleichbare Ergebnisse liefern.

Da für die Analysen unterschiedliche Sequenziersysteme (ABI und Beckman) verwendet wurden, war der Ringtest darüber hinaus erforderlich, um die Messung der Fragmentlängen zwischen den beiden Systemen zu prüfen und zu kalibrieren. Vielfach wurde eine exakte Übereinstimmung der Messwerte beobachtet, vereinzelt wurden auch Abweichungen bis zu 10 Basenpaaren festgestellt. Soweit diese konstant waren, wurden entsprechende Bewertungsregeln für die beiden Systeme festgelegt, so dass in jedem Fall eine übereinstimmende vergleichbare Analyse möglich war.

Die abschließende Angleichung fand dabei nach Abschluss der Genotypisierungen unter Verwendung der vollständigen Datensätze statt. Hierfür wurden die Genotypentabellen mit der Software GenAIEx (PEAKALL & SMOUSE, 2012) analysiert und zunächst für jeden Bestand und jeden Marker eine separate Liste der vorhandenen Allele erstellt. Diese wurden abgeglichen und bei Abweichungen unter Verwendung der im Ringtest erarbeiteten Bewertungsregeln korrigiert. Der so erzeugte vereinheitlichte Datensatz wurde abschließend mit derselben Methode getestet, um im Laufe der automatisierten Fragmentlängen Anpassung eventuell aufgetretene Fehler und Artefakte zu identifizieren. Der angepasste und auf Homogenität kontrollierte Konsensdatensatz erlaubt den Vergleich zwischen verschiedenen Beständen und wurde als Basis für die weiteren populationsgenetischen Auswertungen verwendet (Tab. AP5-3 und AP5-7).

Für die Extraktion der DNA wurde die in jedem Labor übliche Methode (DNeasy Plant Kit der Fa. Qiagen, Plant kit für InnuPure C16 von Analytik Jena, CTAB- Methode nach DOYLE and DOYLE 1987) verwendet.

○ **Labormethodik Buche**

Gemeinsam wurden von der Laborgruppe Marker ausgewählt, mit denen bereits Erfahrungen verschiedener Partner vorlagen. Im Rahmen eines vom AWG geleiteten Ringversuchs mit 30 identischen Proben in allen beteiligten Laboren wurden die Marker getestet. Die Analyseergebnisse zeichneten sich durch eine sehr gute Übertragbarkeit zwischen verschiedenen Laboren und eine hohe Reproduzierbarkeit aus. Schwierig auszuwertende Muster wurden gemeinsam anhand von Beispielen geklärt, so dass in Zukunft einheitlich damit umgegangen werden kann. Für die Reihenuntersuchung wurden 17 Marker ausgewählt, die in zwei Multiplexen mit 8 bzw. 9 Markern (nach EUSEMANN et al. 2017) analysiert werden konnten (Tab. AP5-2).

Tab. AP5-2: getestete und ausgewählte SSR-Marker für Buchenanalysen

| Multiplex Beckman | Marker | Farbmarkierung | | Längen- bereich | Quelle |
|----------------------|----------------|----------------|---------|--------------------|------------------------|
| | | für Beckman | für ABI | | |
| MP1 | sfc_0036 | BMN-6 | HEX | 99-113 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | FS1_15_F | Cy5 | ROX | 95-139 | PASTORELLI et al. 2003 |
| | sfc_1143 | DY-751 | 6-FAM | 100-136 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | csolfagus_29_F | BMN-6 | HEX | 137-165 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | csolfagus_19_F | DY-751 | 6-FAM | 156-186 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | csolfagus_05_F | Cy5 | ROX | 161-177 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | csolfagus_06_F | BMN-6 | 6-FAM | 204-224 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | FCM5 | Cy5 | 6-FAM | 281-329 | TANAKA et al. 1999 |
| MP2 | DUKCT_A_0 | Cy5 | ROX | 75-95 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | FS1_03 | BMN-6 | HEX | 86-166 | PASTORELLI et al. 2003 |
| | EEU75_A_0 | DY-751 | 6-FAM | 93-113 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | EMILY_A_0 | DY-751 | 6-FAM | 145-155 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | EJV8T_A_0 | Cy5 | ROX | 146-158 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | ERHBI_A_0 | DY-751 | 6-FAM | 160-168 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | concat14_A_0 | Cy5 | ROX | 179-203 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | DZ447_A_0 | DY-751 | 6-FAM | 188-196 | LEFÈVRE et al. 2012 |
| | DE576_A_0 | BMN-6 | HEX | 216-240 | LEFÈVRE et al. 2012 |

Für die PCR-Reaktionen wurden zunächst 20 µl-Ansätze mit je 10 µl Qiagen Multiplex PCR Master Mix 2x, je 1 µl der beteiligten Marker bei einer Konzentration von 2 µM je Primerpaar und 1 µl DNA abgestimmt. Laborspezifisch kam es im Laufe der Reihenuntersuchungen zu leichten Anpassungen. Die Amplifikation erfolgte mit folgendem PCR-Programm: 15 min 95 °C / 30x (30 sec. 94 °C, 90 sec. 55 °C, 60 sec. 72 °C) / 30 min 60 °C.

Die abschließende Angleichung fand wie im einleitenden Abschnitt beschrieben statt. Die endgültigen vereinheitlichten Allelleiter für alle verwendeten Marker sind in Tabelle AP5-3 dargestellt.

Tab. AP5-3: Vereinheitlichte Allelleiter Buche

| SFC36 | FS115 | SF1143 | FA29 | FA05 | FA19 | FA06 | MFC05 | DUKCT | EEU75 | EMILY | EJV8T | ERHBI | CON14 | DZ447 | DE576 |
|-------|-------|--------|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 91 | 82 | 101 | 124 | 158 | 149 | 197 | 219 | 76 | 88 | 133 | 137 | 156 | 169 | 173 | 219 |
| 93 | 94 | 105 | 130 | 160 | 151 | 199 | 221 | 80 | 90 | 139 | 141 | 157 | 171 | 175 | 222 |
| 95 | 96 | 107 | 132 | 162 | 157 | 201 | 277 | 82 | 92 | 141 | 143 | 158 | 173 | 185 | 225 |
| 97 | 98 | 109 | 134 | 164 | 159 | 203 | 279 | 84 | 94 | 143 | 145 | 160 | 175 | 189 | 228 |
| 99 | 100 | 111 | 136 | 166 | 161 | 205 | 281 | 86 | 96 | 145 | 147 | 161 | 179 | 190 | 231 |
| 101 | 102 | 113 | 138 | 168 | 163 | 207 | 283 | 88 | 98 | 147 | 149 | 162 | 180 | 191 | 234 |
| 103 | 104 | 115 | 140 | 170 | 165 | 209 | 285 | 89 | 100 | 149 | 151 | 164 | 181 | 192 | 237 |
| 105 | 106 | 117 | 141 | 172 | 166 | 211 | 287 | 90 | 102 | 151 | 153 | 166 | 183 | 193 | 240 |
| 107 | 108 | 118 | 142 | 174 | 167 | 213 | 289 | 92 | 104 | 153 | 155 | 168 | 189 | 194 | |
| 109 | 110 | 119 | 144 | 176 | 169 | 214 | 291 | 94 | 105 | 155 | 161 | 174 | 193 | 195 | |
| 110 | 112 | 120 | 146 | | 170 | 215 | 293 | 96 | 106 | 157 | 163 | 176 | 195 | 197 | |
| 111 | 114 | 121 | 148 | | 171 | 217 | 295 | 98 | 108 | 159 | | 178 | 197 | 199 | |
| 113 | 115 | 123 | 150 | | 173 | 218 | 297 | 100 | 110 | 161 | | 180 | 198 | 219 | |
| 115 | 116 | 125 | 156 | | 175 | 219 | 299 | 102 | 112 | 162 | | 192 | 199 | | |
| 119 | 118 | 127 | 158 | | 177 | 221 | 301 | 104 | 114 | 163 | | | 201 | | |
| | 120 | 128 | | | 179 | 223 | 303 | 108 | 116 | 169 | | | 202 | | |
| | 122 | 129 | | | 181 | 225 | 305 | 114 | | 177 | | | 203 | | |
| | 124 | 131 | | | 183 | | 307 | | | 179 | | | 205 | | |
| | 126 | 133 | | | 185 | | 309 | | | 183 | | | 207 | | |
| | 128 | 134 | | | 187 | | 311 | | | 184 | | | 234 | | |
| | 130 | 135 | | | 189 | | 313 | | | 185 | | | | | |
| | 132 | 137 | | | | | 314 | | | | | | | | |
| | 134 | 139 | | | | | 315 | | | | | | | | |
| | 136 | 141 | | | | | 317 | | | | | | | | |
| | 138 | 143 | | | | | 319 | | | | | | | | |
| | 140 | 145 | | | | | 321 | | | | | | | | |
| | 142 | 147 | | | | | 323 | | | | | | | | |
| | 144 | 149 | | | | | 325 | | | | | | | | |
| | 146 | | | | | | 327 | | | | | | | | |
| | 150 | | | | | | 329 | | | | | | | | |
| | | | | | | | 331 | | | | | | | | |
| | | | | | | | 333 | | | | | | | | |
| | | | | | | | 349 | | | | | | | | |

o Labormethodik Fichte

Im Projekt wurde die Mehrzahl der Fichtenproben durch die Fa. ISOGEN analysiert. Im Rahmen eines Ringtests mit den Projektpartnern AWG, Thünen, NW-FVA und SBS wurden 32 Fichtenproben, die vom AWG bereitgestellt wurden, analysiert. Insgesamt wurden 22 SSR-Primerpaare (Mikrosatelliten) getestet (WS00716.F13, WS0092.M15, WS0022.B15, WS0073.H08, WS00111.K13, UAPgGT8, UAPsTG25, PGL13, WS0046.M11, WS0032.M17, WS0092.A19, PA44, PA51, EATC1E3, SPAG2, EATC2G05, WS0016.09, SPAGC1, EATC1B2, paGB3, SpAGG3, paGB8).

Nach einem Treffen der Laborgruppe am 10.10.2017 und am 14.01.2018 wurde ein Satz von 17 Primern, die in 5 Multiplexen kombiniert waren, zur weiteren Analyse ausgewählt. Bei einem Multiplex handelt es sich in diesem Zusammenhang um eine Zusammenstellung von Primerpaaren, die in einer PCR-Reaktion amplifiziert werden können. Um die Effizienz der Analysen zu steigern und damit auch die Kosten im Rahmen der beantragten Mittel zu halten, sollte die Anzahl der Multiplexe verringert werden.

Dazu führte das SBS-Labor Gradienten-PCR-Tests durch. Damit konnte die Anzahl der Multiplexe (MP1 und MP2) auf zwei mit jeweils 8 Primerpaaren reduziert werden (Tab. AP5-4).

Tab. AP5-4: Die im Rahmen des Projekts für die Analysen verwendeten Primer mit ihren Bezeichnungen, dem Längenbereich der beobachteten Fragmente in Basenpaaren (bp) und der zugrunde liegenden Literatur.

| Multiplex Beckman | Marker | Farbmarkierung | | Länge (bp) | Literatur |
|-------------------|------------|----------------|--------------|------------|---|
| | | für ABI | für Beckmann | | |
| MP1 | UAPsTG25 | FAM | BMN-6 | 94 -102 | HODGETTS et al. (2001, <i>P. glauca</i>) |
| | SpAGG3 | HEX | DY-751 | 100-150 | PFEIFFER et al. (1997) |
| | paGB3 | ROX | Cy5 | 110-140 | BESNARD et al (2003) |
| | WS0073.H08 | FAM | DY-751 | 181-237 | RUNGIS et al. (2004) |
| | UAPgGT8 | ROX | Cy5 | 198-236 | HODGETTS et al. (2001, <i>P. glauca</i>) |
| | WS0092.A19 | HEX | BMN-6 | 218-238 | RUNGIS et al. (2004) |
| | WS0032.M17 | HEX | DY-751 | 261-264 | RUNGIS et al. (2004) |
| | PA44 | FAM | Cy5 | 273-303 | FLUCH et al. (2011) |
| MP2 | WS0022.B15 | FAM | DY-751 | 162-214 | RUNGIS et al. (2004) |
| | WS0046.M11 | FAM | DY-751 | 231-243 | RUNGIS et al. (2004) |
| | PA51 | FAM | Cy5 | 124-145 | FLUCH et al. (2011) |
| | EATC1E3 | ROX | DY-751 | 121-175 | SCOTTI et al. (2002) |
| | SPAG2 | FAM | Cy5 | 88-122 | PFEIFFER et al. (1997) |
| | EATC2G05 | HEX | BMN-6 | 194-262 | SCOTTI et al. (2002) |
| | SPAGC1 | HEX | BMN-6 | 70-123 | PFEIFFER et al. (1997) |
| | EATC1B2 | ROX | Cy5 | 194-228 | SCOTTI et al. (2002) |

Die Zusammenstellung der PCR-Ansätze für die Multiplexe MP1 und MP2 ist in den Tabellen AP5-5 und AP5-6 im Detail (pro Probe) dargestellt.

Tab. AP5-5: PCR mix - MP1

| | µl (pro Probe) |
|--|----------------|
| MM (Qiagen Multiplex PCR Master Mix 2x) | 7,5 |
| UAPsTG25 | 0,54 |
| SpAG G3 | 0,54 |
| paGB3 | 0,26 |
| WS0073.H08 | 0,6 |
| UAPgGT8 | 0,5 |
| WS0092.A19 | 0,5 |
| WS0032.M17 | 0,5 |
| Pa44 | 0,2 |
| dd H2O (RNase-frei) | 3,36 |
| DNA | 0,5 |

Die Amplifikation für den Multiplex 1 erfolgte mit folgenden Einstellungen: 15 min 95 °C/ 30x (30 sec. 94 °C, 90 sec. 55 °C, 30 sec. 70 °C) / 30 min 60 °C. Die Markerlösungen (F- und R-Primer in einer Lösung) haben jeweils eine Konzentration von 2 µM.

Tab. AP5-6: PCR mix - MP2

| | µl (pro Probe) |
|--|----------------|
| MM (Qiagen Multiplex PCR Master Mix 2x) | 7,5 |
| SPAGC1 | 0,5 |
| SPAG2 | 0,4 |
| Pa51 | 0,3 |
| EATC1E3 | 0,4 |
| WS0022.B15 | 0,54 |
| EATC2G05 | 0,6 |
| EATC1B2 | 0,2 |
| WS0046.M11 | 0,4 |
| dd H2O (RNase-frei) | 3,66 |
| DNA | 0,5 |

Die Amplifikation für den Multiplex 2 erfolgte mit folgendem Programm: 15 min 95 °C/ 30 x (30 sec. 94 °C, 90 sec. 58 °C, 30 sec. 70 °C) / 30 min 60 °C. Die Markerlösungen (F- und R-Primer in einer Lösung) haben jeweils eine Konzentration von 2 µM.

Beide Multiplexe wurden wiederum in allen beteiligten Laboren getestet. Nach der finalen Auswertung wurde das Primerpaar UAPsTG25 von den Analysen ausgeschlossen, da es als einziges methodische Artefakte zeigte, die nicht konsistent auszuwerten waren.

Die abschließende Angleichung fand wie im einleitenden Abschnitt beschrieben statt. Die endgültigen vereinheitlichten Allelleitern für alle verwendeten Marker sind in Tabelle AP5-7 dargestellt.

Tabelle AP5-7: Vereinheitlichte Allelleitern Fichte

| SPAGG3 | PAGB3 | WSH08 | UAPG8 | WSA19 | WSM17 | PA44 | SPAGC1 | SPAG2 | PA51 | EA1E3 | WSB15 | EA2G05 | EA1B2 | WSM11 |
|--------|-------|-------|-------|-------|-------|------|--------|-------|------|-------|-------|--------|-------|-------|
| 104 | 104 | 186 | 193 | 207 | 249 | 265 | 44 | 88 | 121 | 118 | 159 | 193 | 177 | 218 |
| 106 | 110 | 200 | 195 | 211 | 261 | 277 | 74 | 90 | 123 | 124 | 167 | 196 | 186 | 226 |
| 108 | 112 | 204 | 197 | 213 | 264 | 281 | 76 | 92 | 126 | 127 | 177 | 202 | 188 | 228 |
| 110 | 114 | 208 | 199 | 217 | 267 | 283 | 78 | 94 | 129 | 130 | 179 | 205 | 195 | 230 |
| 112 | 116 | 210 | 201 | 219 | 270 | 285 | 80 | 96 | 132 | 133 | 181 | 211 | 198 | 232 |
| 114 | 118 | 212 | 203 | 221 | | 287 | 82 | 98 | 141 | 136 | 183 | 214 | 201 | 236 |
| 116 | 120 | 214 | 205 | 222 | | 289 | 84 | 100 | 147 | 139 | 185 | 217 | 204 | |
| 118 | 122 | 216 | 207 | 223 | | 293 | 86 | 102 | | 142 | 187 | 220 | 207 | |
| 120 | 124 | 218 | 209 | 225 | | 295 | 88 | 104 | | 145 | 189 | 223 | 213 | |
| 122 | 126 | 220 | 211 | 227 | | 301 | 90 | 106 | | 148 | 191 | 226 | 216 | |
| 124 | 128 | 222 | 213 | 229 | | | 92 | 108 | | 160 | 193 | 229 | 219 | |
| 126 | 130 | 242 | 215 | 231 | | | 94 | 110 | | 163 | 195 | 232 | 228 | |
| 128 | 132 | 244 | 217 | 233 | | | 96 | 112 | | 166 | 197 | 235 | | |
| 130 | 134 | | 219 | 235 | | | 98 | 114 | | 169 | 199 | 238 | | |
| 132 | 136 | | 221 | 237 | | | 100 | 116 | | 172 | 201 | 241 | | |
| 134 | 138 | | 223 | 239 | | | 102 | 118 | | 175 | 203 | 244 | | |
| 136 | 140 | | 225 | 241 | | | 104 | 120 | | 177 | 205 | 247 | | |
| 138 | 142 | | 227 | 249 | | | 106 | 122 | | | 207 | 250 | | |
| 140 | 144 | | 229 | 251 | | | 108 | 124 | | | 209 | 253 | | |
| 142 | 150 | | 231 | | | | 110 | 132 | | | 211 | 256 | | |
| 144 | | | 233 | | | | 112 | 140 | | | 213 | 259 | | |
| 146 | | | 235 | | | | 114 | | | | 215 | 262 | | |
| 148 | | | 237 | | | | 116 | | | | 217 | 265 | | |
| 150 | | | 239 | | | | 118 | | | | | 268 | | |
| 152 | | | 241 | | | | 120 | | | | | 271 | | |
| 154 | | | 243 | | | | 122 | | | | | | | |
| 156 | | | 245 | | | | 124 | | | | | | | |
| 162 | | | 247 | | | | 126 | | | | | | | |
| 166 | | | 249 | | | | 128 | | | | | | | |
| | | | 251 | | | | | | | | | | | |
| | | | 253 | | | | | | | | | | | |
| | | | 255 | | | | | | | | | | | |
| | | | 257 | | | | | | | | | | | |
| | | | 259 | | | | | | | | | | | |
| | | | 261 | | | | | | | | | | | |
| | | | 263 | | | | | | | | | | | |
| | | | 265 | | | | | | | | | | | |
| | | | 267 | | | | | | | | | | | |
| | | | 269 | | | | | | | | | | | |
| | | | 271 | | | | | | | | | | | |
| | | | 275 | | | | | | | | | | | |
| | | | 277 | | | | | | | | | | | |
| | | | 279 | | | | | | | | | | | |
| | | | 291 | | | | | | | | | | | |
| | | | 297 | | | | | | | | | | | |

Arbeitspaket 6: Datenauswertung und Simulationsstudien

1. Bundesweite Bewertung der Austriebsphänologie

Das Merkmal Blattaustrieb ist genetisch stark festgelegt. Daher kann es als Basis für langfristige Beobachtungen dienen. Durch die Beobachtung des Zeitpunkts und des Verlaufs in unterschiedlichen Jahren und unter unterschiedlichen standörtlichen Bedingungen und über einen Vergleich der Eigenschaften von Individuen bzw. Populationen können langfristig Rückschlüsse auf den Klimawandel vollzogen werden.

Folgende Fragen sollen hier im Detail für beide Baumarten erörtert werden

- Unterscheidet sich der Austriebszeitpunkt in den Beständen? Sind die Unterschiede über die Jahre konstant? Bleibt die Rangfolge konstant?
- Wie beeinflussen extreme Wetterereignisse die Austriebsphänologie (z.B. Spätfrost)?
- Ist die zeitliche Abfolge des Austriebs bei Individuen eines Bestandes über die Jahre konstant?
- Wie lang ist die Phase von Austriebsbeginn zu Austriebsende auf den unterschiedlichen Flächen in den verschiedenen Jahren?

Rotbuche

Die mittleren Austriebstermine (Zeitpunkt der Blattentfaltung) der Buchenbestände waren in 2018 und 2019 deutlich früher erreicht als im Jahr 2017 in allen beobachteten Beständen. Im Mittel über alle Bestände ist der Termin um 18 Tage (zu 2018) und um 16 Tage (zu 2019) früher erreicht.

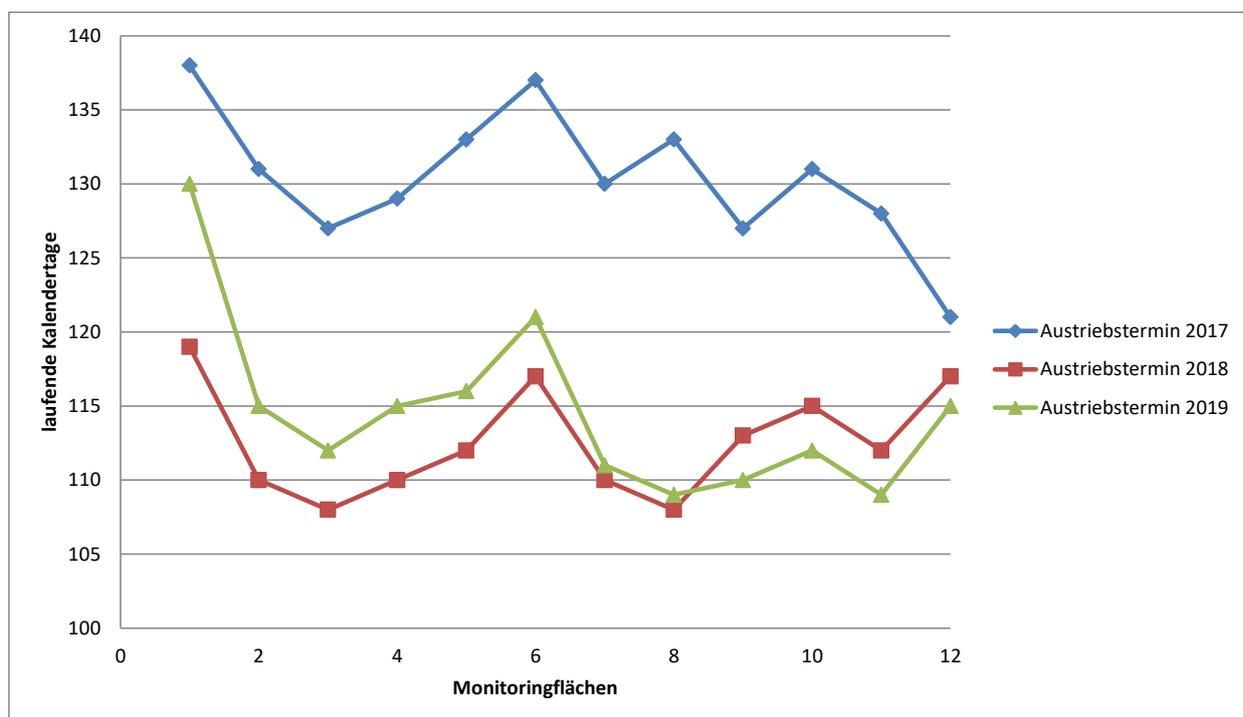


Abb. AP6-1 Mittlere Austriebstermine (Blattentfaltung) für 12 Buchenbestände über die drei Beobachtungsjahre (Reihenfolge der Bestände von Süd-West nach Nord-Ost: DE-BY1-FSY, DE-BY2-FSY, DE-BW1-FSY, DE-HE1-FSY, DE-SN1-FSY, DE-SN2-FSY, DE-TH1-FSY, DE-NI1-FSY, DE-ST1-FSY, DE-BB1-FSY, DE-BB2-FSY, DE-MV4-FSY)

Die Rangfolge der Bestände bezüglich ihres Austriebstermins ist in Abbildung AP6-2 dargestellt. Rang 1 bezeichnet den am frühesten, Rang 12 den am spätesten austreibenden Bestand. Bei der Buche fällt eine relativ starke Änderung der Rangfolgen insgesamt auf. Bei den in 2017 am frühesten austreibenden Beständen (MV4, ST1, BW1) kommt es in den Folgejahren zu deutlichen Rangfolgeänderungen. Nur die spät austreibenden Bestände (BY1, SN2) sind in allen drei Jahren die spätesten.

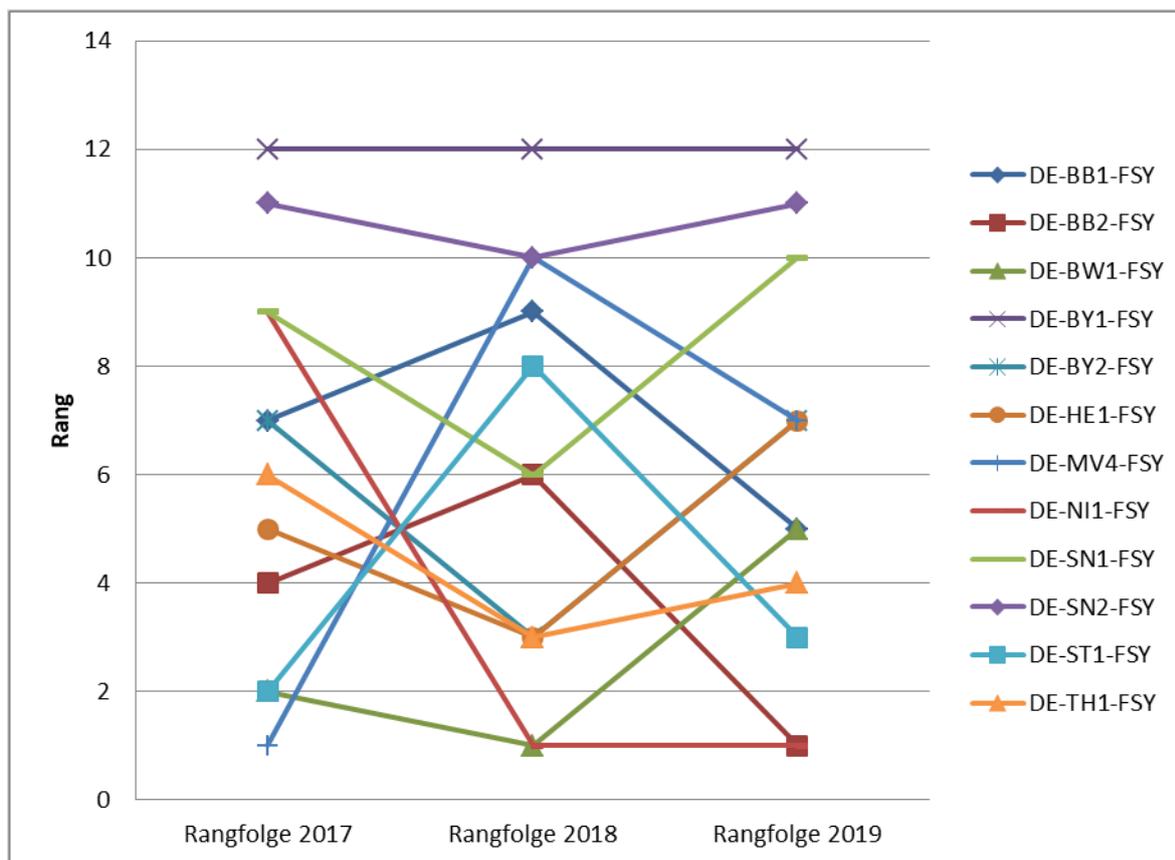


Abb. AP6-2 Rangfolge der Buchenmonitoringbestände bezüglich ihrer mittleren Austriebstermine (Blattentfaltung)

Der Temperaturverlauf während des Blattaustriebs war in den drei Beobachtungsjahren unterschiedlich. Im Jahr 2017 konnten in sechs von 12 Beständen Temperaturen unter 0 °C verzeichnet werden. Dabei trat das Frostereignis in drei Beständen (BB1, BB2 und SN1) nach Austriebsbeginn auf. Auf der Fläche BB2 fand nach dem Austriebstermin erneut ein Frostereignis statt.

Im Jahr 2018 trat in keinem Bestand Frost während des Blattaustriebs auf.

Im Jahr 2019 sank die Temperatur während der Austriebsbonitur in neun Beständen unter 0 °C. In vier Beständen (BB2, BY1, NI1, ST1) trat Frost nach dem Austriebsbeginn auf. In fünf Beständen (BB1, BB2, BY1, SN1, SN2) trat Frost nach dem Austriebstermin (Blattentfaltung) auf und in vier Beständen (BB1, HE1, NI1, SN2) trat Frost nach dem Austriebsende auf. In allen anderen Beständen trat Frost noch vor dem Austriebsbeginn auf.

Der Bestand MV1 war der Einzige, auf der während der gesamten Austriebsbeobachtung kein Frost zu verzeichnen war.

Beispielhaft werden die Austriebsverlaufskurven (Mittelwerte über die beobachteten Bäume) für den Bestand BY1 in Abbildung AP6-3 für drei Jahre dargestellt. Im Jahr 2017 war der mittlere Austriebstermin später als in den anderen Jahren. In 2018 hat der Austrieb am frühesten begonnen.

Im Jahr 2019 lag der Austriebstermin zwischen den beiden anderen Jahren. Bemerkenswert in 2019 sind zwei Frostereignisse. Das erste zwischen Tag 124 - 127 und das zweite zwischen Tag 133 - 135. Beide Frostereignisse führten zu einer Abflachung der Kurve. In 2017 und 2018 gab es keine Frosttage während des Blattaustriebs im Bestand BY1.

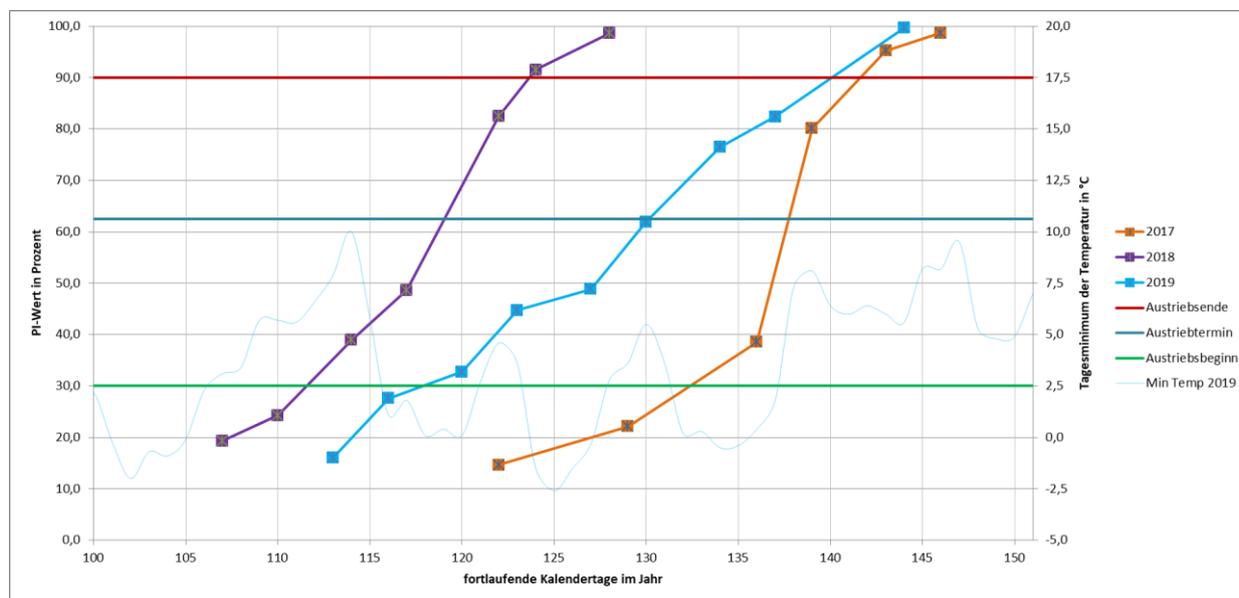


Abb. AP6-3: Mittlerer Austriebsverlauf der Altbäume im Bestand BY1 (Adlgaß) über die drei Beobachtungsjahre

In Abbildung AP6-4 ist die zeitliche Abfolge des Austriebs der einzelnen Altbäume für den Bestand BB1 dargestellt. Als Zeitpunkt für die Beurteilung der Rangfolge wurde jener Kalendertag gewählt an dem der erste Baum den Austriebstermin (PI=62,5) überschritten hatte. Es gibt eine Gruppe von Bäumen, die eher früher und eine Gruppe, die eher später austreiben. Bis auf einige Ausreißer (Baum A-006 und A-054), die im Jahr 2018 die Gruppe wechseln, bleiben die Gruppen relativ konstant.

In Abbildung AP6-5 ist die zeitliche Abfolge des Austriebs der einzelnen Altbäume für den Bestand BB2 dargestellt. Die Rangfolge wechselt in den Jahren sehr stark. Auffällig ist Baum A-010, der in 2017 auf Rang 20 und in 2018 auf Rang 2 liegt. Baum A-016 liegt am konstantesten zwischen Platz 4 und 3 in allen Jahren. In Abbildung AP6-6 ist die Rangfolge für 39 Pflanzen aus der Naturverjüngung im Bestand BB2 dargestellt. Auch in der Naturverjüngung scheint sich kein eindeutiger Trend festmachen zu lassen.

Zum Vergleich wurde in Abbildung AP6-7 die Rangfolge für den Bestand BY1 erstellt. In BY1 sind die Änderungen der Rangfolge etwas stärker ausgeprägt als im Bestand BB1, aber weniger stark als im Bestand BB2.

Als Ursache von unterschiedlichen Rangfolgen des Austriebses könnte die Ausprägung von unterschiedlichen klimatischen Bedingungen auf den Flächen sein. So könnten Bäume auf Flächen, die dem Klimawandel stärker ausgesetzt sind, auch extremer auf die Veränderungen reagieren.

Die Verschiebungen in der Rangfolge des Blattaustriebs von einzelnen Bäumen zeigen, dass die individuelle Plastizität gegenüber Witterungseinflüssen als Komplex von Reaktionen auf viele unterschiedliche Faktoren zu sehr variablen Merkmalsausprägungen führen kann.

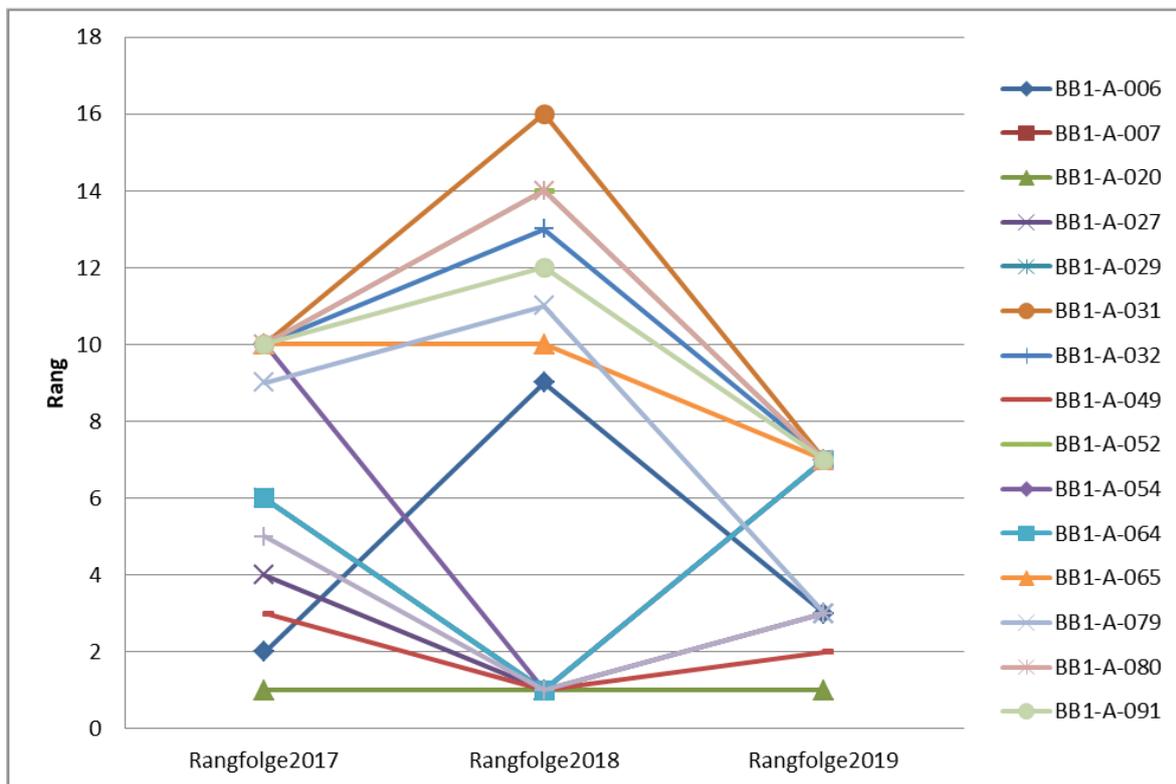


Abb. AP6-4 Rangfolge des Austriebs der 20 Altbäume für den Bestand BB1 für die drei Beobachtungsjahre

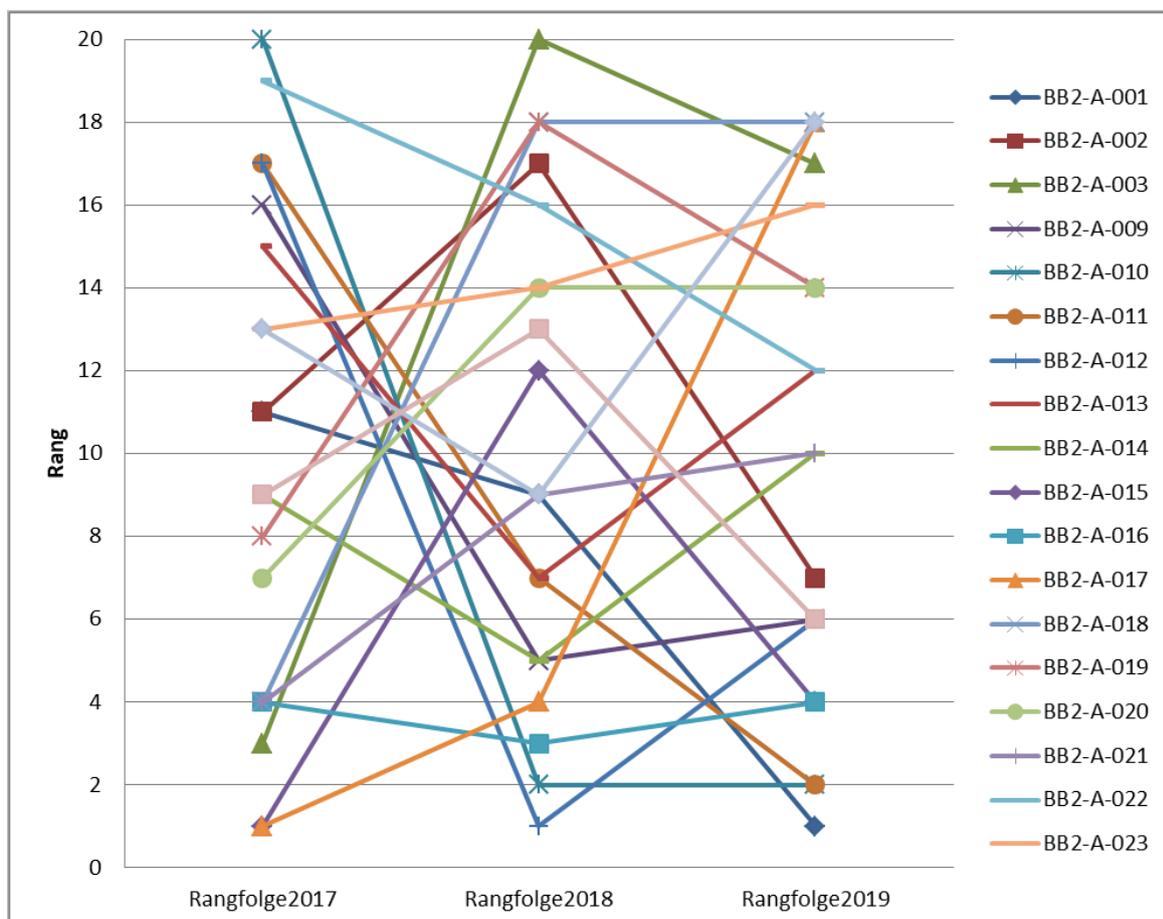


Abb. AP6-5 Rangfolge des Austriebs der 20 Altbäume für den Bestand BB2 für die drei Beobachtungsjahre

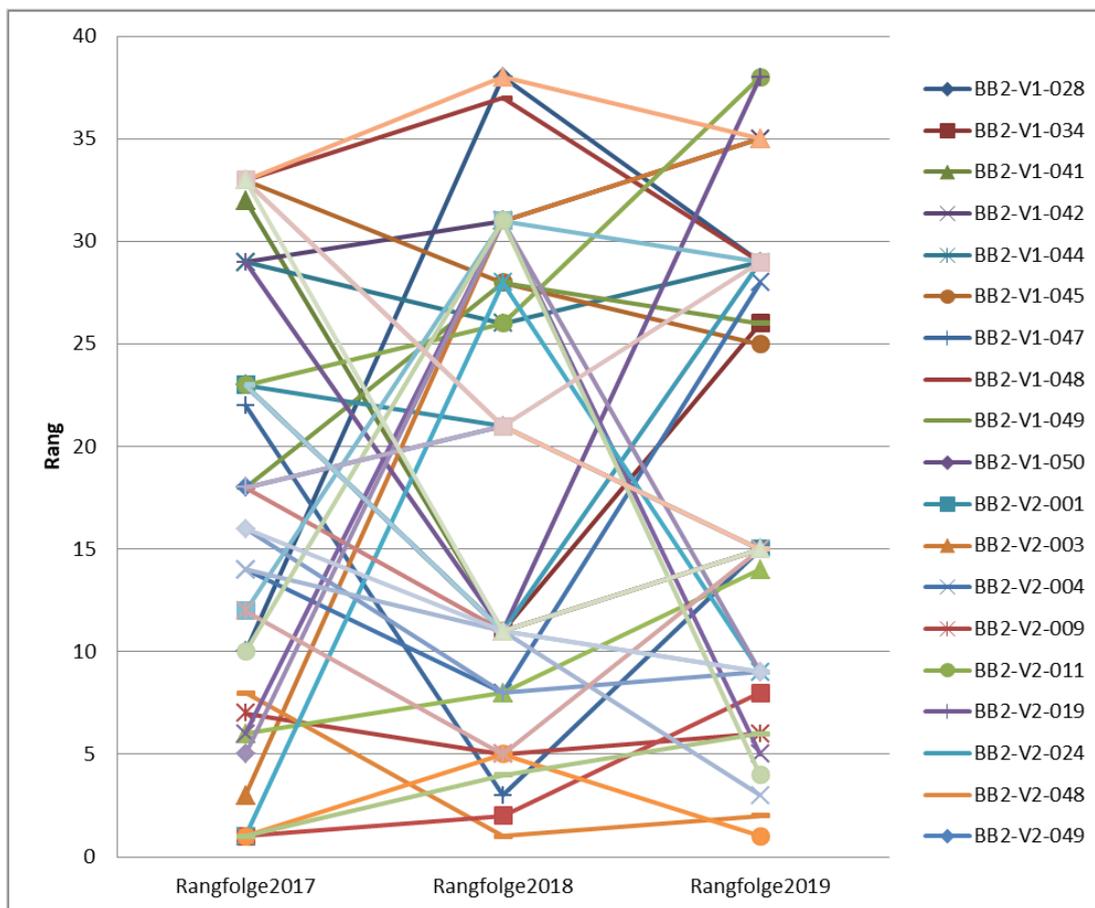


Abb. AP6-6: Rangfolge des Austriebs der 39 beobachteten Pflanzen der Naturverjüngung für den Bestand BB2 für die drei Beobachtungsjahre

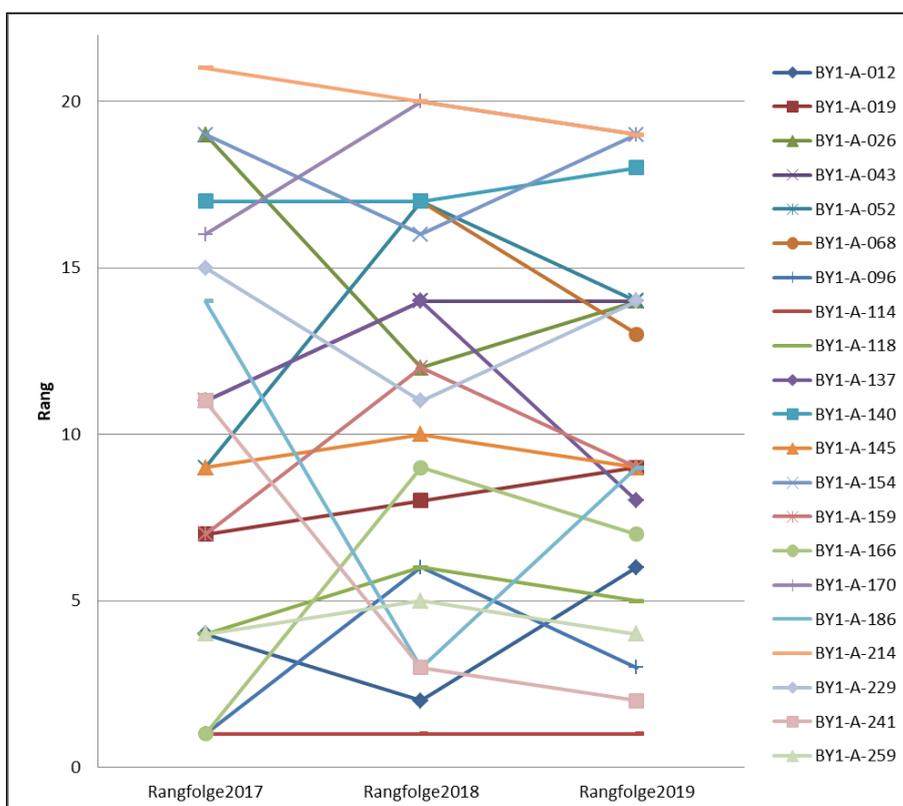


Abb. AP6-7: Rangfolge des Austriebs der 21 Altbäume für den Bestand BY1 für die drei Beobachtungsjahre

Die Dauer der Austriebsphase wurde für alle drei Beobachtungsjahre in Abbildung AP6-8 dargestellt.

Die Dauer wurde berechnet als Anzahl der Tage zwischen dem Austriebsbeginn (PI=30) und dem Austriebsende (PI=90) vom Mittelwert über alle Bäume einer Fläche.

Im Jahr 2017 dauerte diese Phase zwischen 7 (SN2) und 25 (MV4) Tagen (MW=15,3 Tage).

Im Jahr 2018 war die kürzeste Austriebsphase mit 6 (BW1) bis 21 (MV4) Tagen (MW=10,8 Tage) zu verzeichnen.

Im Jahr 2019 lag die Dauer des Austriebs im Mittel ähnlich wie in 2017 (MW=15,9 Tage) zwischen 7 (BW1) und 22 (BY1) Tagen.

Die deutlichsten Unterschiede zwischen den Jahren wurden in den Beständen BB2, BW1, BY1, HE1, NI1, SN2 und ST1 detektiert.

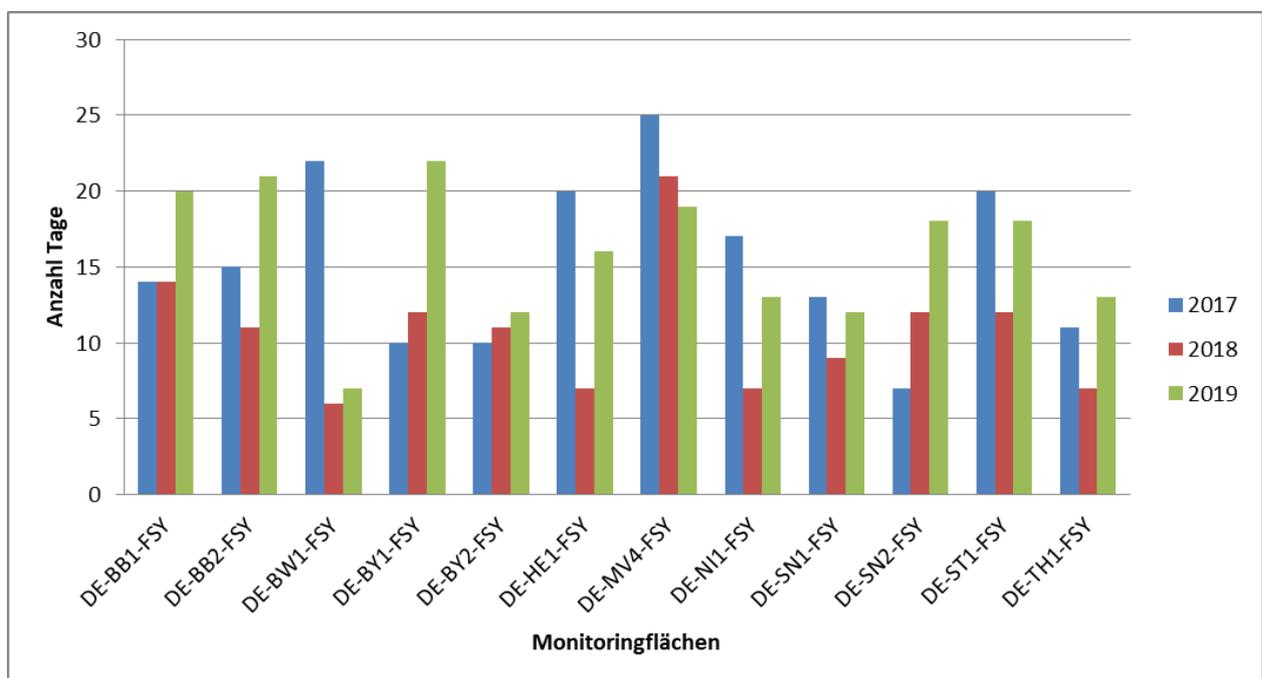


Abb. AP6-8: Dauer des Austriebs in 12 Buchenbeständen für die drei Beobachtungsjahre

Fichte

Die mittleren Austriebstermine der Fichtenbestände waren in 2018 deutlich früher erreicht als in den Jahren 2017 und 2019 in allen beobachteten Beständen. Im Mittel über alle Bestände ist der Termin um 10 Tage (zu 2017) und um 15 Tage (zu 2019) früher erreicht.

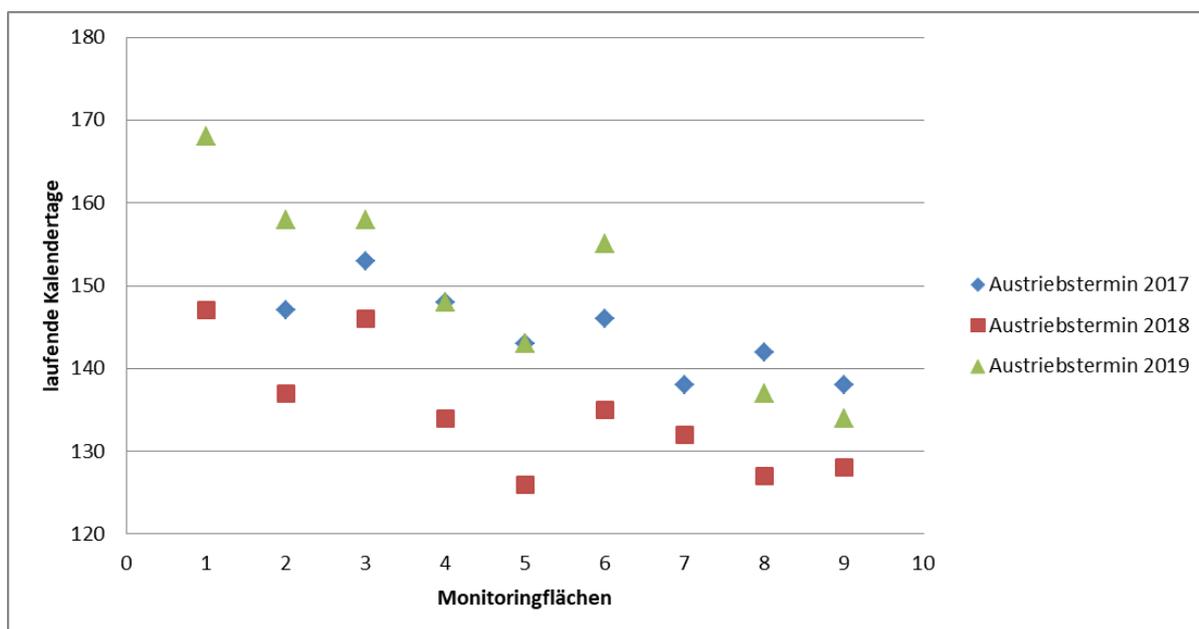


Abb. AP6-9: Mittlere Austriebstermine für 9 Fichtenbestände über die drei Beobachtungsjahre (Reihenfolge der Bestände nach Höhenlage: DE-BW3-PAB, DE-BY3-PAB, DE-ST2-PAB, DE-SN3-PAB, DE-BW2-PAB, DE-TH2-PAB, DE-HE2-PAB, DE-BB3-PAB, DE-NI2-PAB)

Bei der Fichte traten weniger starke Rangfolgeänderungen bezüglich des Austriebstermins über die drei Beobachtungsjahre auf als bei der Buche. Früher austreibende Bestände (NI2, HE2, BB3) und später austreibende Bestände (SN3, BW3) blieben eher konstant.

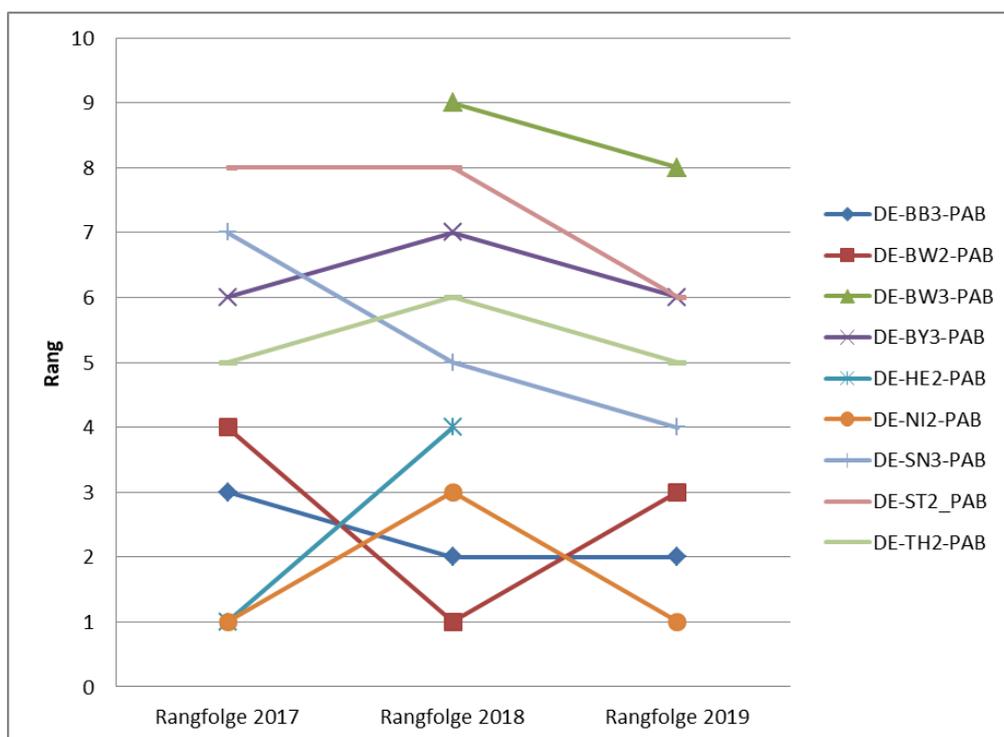


Abb. AP6-10: Rangfolge der Fichtenbestände bezüglich ihrer mittleren Austriebstermine

Bei der Fichte traten im Vergleich zur Buche deutlich weniger Frostereignisse während der Austriebsbeobachtungen auf. Der Temperaturverlauf während des Blattaustriebs war unterschiedlich in den drei Beobachtungsjahren. Im Jahr 2017 konnte in drei von vier Beständen, für die Temperaturdaten in diesem Jahr verfügbar waren, Frost verzeichnet werden. Dabei trat der Frost in einem Bestand (BB3) nach Austriebsbeginn auf, in zwei Beständen (SN3, TH2) trat der Frost vor Austriebsbeginn auf und im Bestand BY3 trat kein Frost auf.

Im Jahr 2018 stehen für neun Bestände Temperaturdaten zur Verfügung. In einem Bestand (NI2) trat Frost nach dem Austriebsbeginn auf, im Bestand ST2 noch vor dem Austrieb und in allen anderen Beständen trat kein Frost auf.

Im Jahr 2019 stehen für sechs Monitoringflächen Temperaturdaten zur Verfügung. Dabei war zu beobachten, dass die Temperatur auf allen Flächen während der Austriebsbonitur unter 0 °C fiel. Jedoch war auf drei Flächen im Mittel das Stadium des Austriebsbeginns noch nicht erreicht. Auf den anderen drei Flächen (BB3, NI2, SN3) trat Frost nach dem Austriebsbeginn auf.

Beispielhaft werden die Austriebsverlaufskurven (Mittelwerte über die beobachteten Bäume) für die Bestände BB3 in Abbildung AP6-11 für drei Jahre dargestellt. Im Jahr 2017 war der mittlere Austriebstermin später als in den anderen Jahren. In 2018 hat der Austrieb am frühesten begonnen. Im Jahr 2019 lag der Austriebstermin zwischen den beiden anderen Jahren. Frostereignisse traten in 2017 und 2019 auf. In 2017 trat Frost zwischen Tag 114 und 116 und zwischen Tag 119 und 120 auf. In beiden Perioden ist eine Abflachung der Kurve und damit eine Verzögerung des Austriebs zu beobachten. Das in 2019 auftretende Frostereignis zwischen den Tagen 126 und 127 hatte einen ähnlichen Effekt.

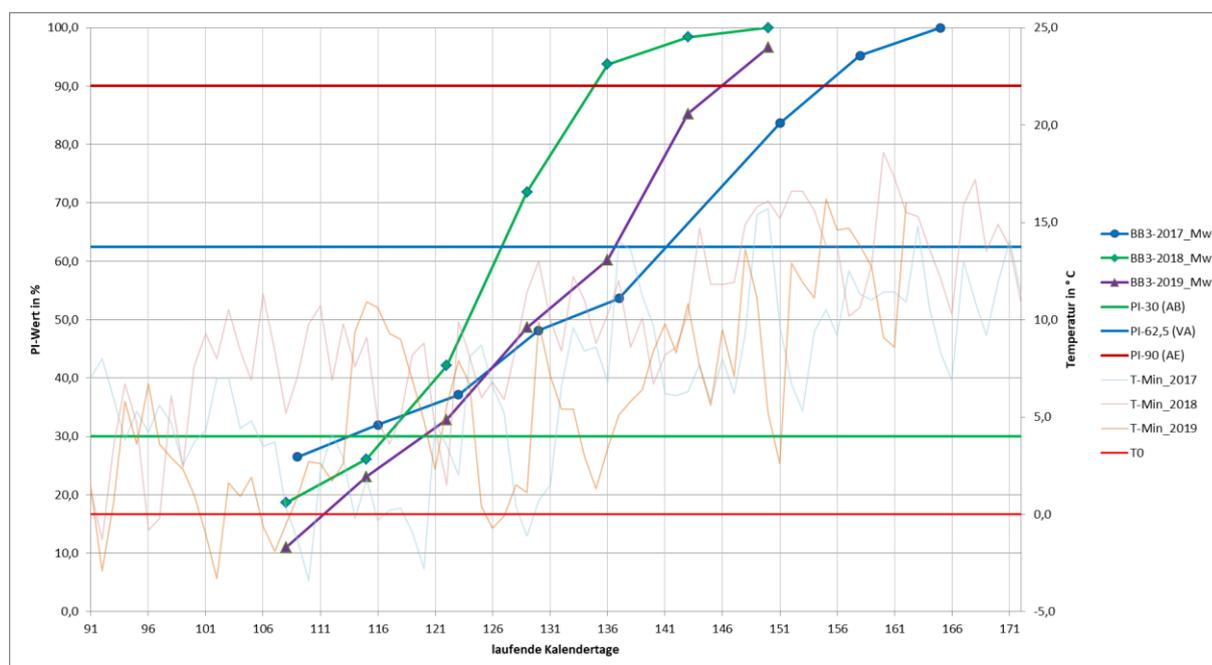


Abb. AP6-11: Mittlerer Austriebsverlauf der Altbäume im Bestand BB3 (Schönborn) über die drei Beobachtungsjahre

Die Dauer der Austriebsphase wurde für alle drei Beobachtungsjahre in Abbildung AP6-12 dargestellt.

Die Dauer wurde berechnet als Anzahl der Tage zwischen dem Austriebsbeginn (PI=30) und dem Austriebsende (PI=90) vom Mittelwert über alle Bäume einer Fläche.

Im Jahr 2017 dauerte diese Phase zwischen 13 (SN3) und 41 (BB3) Tagen (MW=23,9 Tage).

Im Jahr 2018 war die kürzeste Austriebsphase mit 8 (BW3) bis 39 (NI2) Tagen (MW=20,3 Tage) zu verzeichnen.

Im Jahr 2019 lag die Dauer des Austriebs im Mittel ähnlich wie in 2017 (MW=24,1 Tage) zwischen 13 (BW1) und 40 (BY1) Tagen. Damit lag die Austriebsphase insgesamt deutlich über jener der Buche und unterschied sich zwischen den Jahren im Mittel nicht so stark. In den Beständen BB3, HE2 und NI2 unterschieden sich die Austriebsphasen in den unterschiedlichen Jahren sehr deutlich.

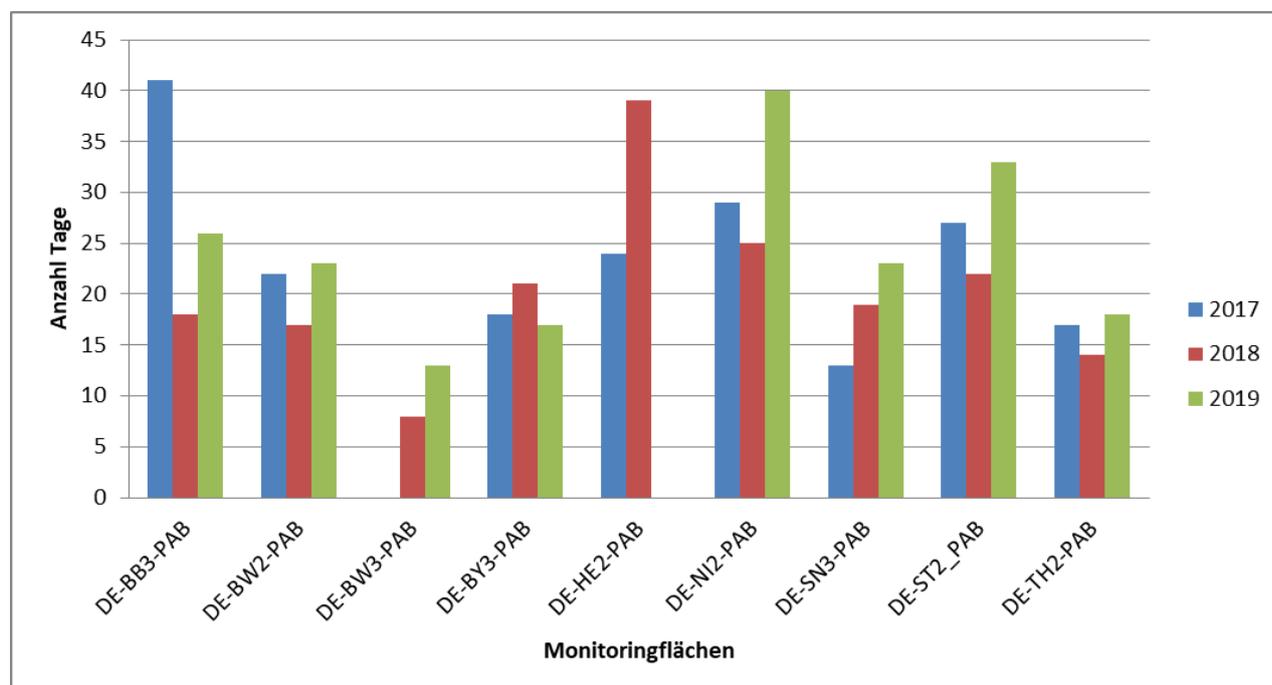


Abb. AP6-12: Dauer des Austriebs auf neun Buchenflächen für die drei Beobachtungsjahre

2. Bundesweite Bewertung der Blühphänologie und Fruktifikation

○ Blühphänologie

Die Blühphänologie wurde in 4 Stufen erhoben (s. Anhang „Handlungsanweisung Blühbonitur“). Der Median über alle Bäume wurde als Bestandeswert errechnet und in Tabelle AP6-1 für Buche und in Tabelle AP6-2 für Fichte dargestellt. Die Fichte zeigt eine deutlich stärkere Blüte in 2018 als in den anderen Jahren in den meisten Beständen. Bei der Buche zeigt sich kein einheitlicher Trend über die Bestände und Jahre.

Die Bestände BB1, BB2 und MV4 zeigten eine stärkere Blüte im ersten und dritten Beobachtungsjahr. In den anderen Beständen war meist nur ein starkes Blühjahr zu beobachten. Zwei Bestände zeigten eine schwache Blüte in allen drei Jahren (BY1, HE1, ST1).

Tab. AP6-1: Vergleich der mittleren Blühintensität von 13 Buchenbeständen in den drei Untersuchungsjahren 2017 – 2019

| Monitoringfläche | 2017 | 2018 | 2019 |
|-----------------------------|------|------|------|
| DE-BB1-FSY (Rheinsberg) | 3 | 1 | 3 |
| DE-BB2-FSY (Angermünde) | 2 | 1 | 2 |
| DE-BW1-FSY (Zimmeracker) | k.A. | 4 | 1 |
| DE-BY1-FSY (Adlgass) | 1 | 1 | 1 |
| DE-BY2-FSY (Freising) | 1 | 3 | 1 |
| DE-HE1-FSY (Schönbuche) | 1 | 1 | 1 |
| DE-MV4-FSY (Jasmund) | 3 | 1 | 4 |
| DE-NI1-FSY (Limker Strang) | 1 | 2 | 2 |
| DE-RP1-FSY (Himbeerberg) | 1 | 3 | 1. |
| DE-SN1-FSY (Weichholdswald) | 1 | 2 | 1 |
| DE-SN2-FSY (Hemmschuh) | 1 | 1 | 3 |
| DE-ST1-FSY (Nievoldhagen) | 1 | 1 | 1 |
| DE-TH1-FSY (Possen) | 1 | 1 | 2 |

Boniturskala: 0 - kein Blühen, 1 - geringes Blühen, 2 - mäßiges Blühen, 3 - mittleres Blühen, 4 - volles Blühen

Die Fichtenbestände zeigten meist nur ein starkes Blühjahr über den Beobachtungszeitraum. Drei Bestände zeigten eine schwache Blüte in allen drei Jahren (BB3, ST2, TH2). Im Bestand HE2 fand in 2019 keine Beobachtung mehr statt, da der Altbestand aufgrund von zu wenigen Bäumen aufgelöst wurde.

Tab. AP6-2: Vergleich der mittleren Blühphänologie von neun Fichtenbeständen in den drei Untersuchungsjahren 2017 – 2019

| Monitoringfläche | 2017 | 2018 | 2019 |
|------------------------------|------|------|-----------|
| DE-BB3-PAB (Schönborn) | 2 | 2 | 2 |
| DE-BW2-PAB (Schussenried) | 3 | 4 | 1 |
| DE-BW3-PAB (Feldberg) | k.A. | 3 | 1 |
| DE-BY3-PAB (Ramsau-Eckaualm) | 1 | 4 | 1 |
| DE-HE2-PAB (Zackenbruch) | 1 | 3 | aufgelöst |
| DE-NI2-PAB (Kienmoor) | 3 | 4 | 2 |
| DE-SN3-PAB (Altenberg) | 2 | 3 | 1 |
| DE-ST2-PAB (Brocken-Osthang) | 1 | 1 | 2 |
| DE-TH2-PAB (Eisenberg) | 1 | 2 | 1 |

Boniturskala: 0 - kein Blühen, 1 - geringes Blühen, 2 - mäßiges Blühen, 3 - mittleres Blühen, 4 - volles Blühen

○ **Fruktifikationsintensität**

Die Fruktifikation wurde einmal im Sommer (Ende Juli/Anfang August) anhand von vier Stufen erhoben (s. Anhang „Handlungsanweisung Fruktifikationsintensität“). Für die Darstellung der Bestandeswerte wurde der Median über alle Beobachtungsbäume im jeweiligen Bestand berechnet und in Tabelle AP6-3 für Buche und in Tabelle AP6-4 für Fichte dargestellt.

Bei der Buche zeigt sich eine etwas stärkere Fruktifikation in 2018 als in den anderen Jahren. Meistens zeigt sich nur ein oder kein stärkeres Fruktifikationsjahr im jeweiligen Bestand über den Beobachtungszeitraum. Die Samen für die genetischen Analysen wurden im Jahr 2016 gesammelt, hier war in den meisten Beständen eine starke Samenausbildung zu verzeichnen.

Die Fichte zeigte eine starke Fruktifikation in 2018 auf den meisten Beständen. Im Bestand BW3 und TH2 fand keine nennenswerte Fruktifikation im Beobachtungszeitraum statt.

Tab. AP6-3: Vergleich der mittleren Fruktifikationsintensität von 12 Buchenbeständen in den drei Untersuchungsjahren 2017 – 2019

| Monitoringfläche | 2017 | 2018 | 2019 |
|-----------------------------|------|------|------|
| DE-BB1-FSY (Rheinsberg) | 1 | 1 | k.A. |
| DE-BB2-FSY (Angermünde) | 1 | 1 | k.A. |
| DE-BW1-FSY (Zimmeracker) | 1 | k.A. | 1 |
| DE-BY1-FSY (Adlgass) | 1 | 1 | 1 |
| DE-BY2-FSY (Freising) | 1 | 3 | 1 |
| DE-HE1-FSY (Schönbuche) | 1 | 1 | 1 |
| DE-MV4-FSY (Jasmund) | 2 | 1 | 3 |
| DE-NI1-FSY (Limker Strang) | 1 | 2 | 2 |
| DE-SN1-FSY (Weichholdswald) | 1 | 3 | k.A. |
| DE-SN2-FSY (Hemmschuh) | 1 | 3 | 1 |
| DE-ST1-FSY (Nievoldhagen) | 1 | 1 | 1 |
| DE-TH1-FSY (Possen) | 1 | 1 | 2 |

Boniturskala 0 - keine Fruktifikation; 1 - geringe Fruktifikation; 2 - mäßige Fruktifikation, 3 - mittlere Fruktifikation, 4 - starke Fruktifikation

Tab. AP6-4: Vergleich der mittleren Fruktifikationsintensität von neun Fichtenbeständen in den drei Untersuchungsjahren 2017 – 2019

| Monitoringfläche | 2017 | 2018 | 2019 |
|------------------------------|------|------|-----------|
| DE-BB3-PAB (Schönborn) | 2 | 1 | k.A. |
| DE-BW2-PAB (Schussenried) | 1 | 2 | k.A. |
| DE-BW3-PAB (Feldberg) | 1 | 1 | 1 |
| DE-BY3-PAB (Ramsau-Eckaualm) | 1 | 4 | 1 |
| DE-HE2-PAB (Zackenbruch) | 1 | 2 | aufgelöst |
| DE-NI2-PAB (Kienmoor) | 1 | 3 | 1 |
| DE-SN3-PAB (Altenberg) | 2 | 3 | 1 |
| DE-ST2-PAB (Brocken-Osthang) | 1 | 1 | 2 |
| DE-TH2-PAB (Eisenberg) | 1 | 1 | 1 |

Boniturskala 0 - keine Fruktifikation; 1 - geringe Fruktifikation; 2 - mäßige Fruktifikation, 3 - mittlere Fruktifikation, 4 - starke Fruktifikation

Der Zusammenhang der Blüh- und Fruktifikationsintensität wird für die Buche (Abb. AP6-13) und Fichte (Abb. AP6-14) dargestellt. Bei der Buche kommt es in den Beständen BB1, BB2, BW1 und MV4 trotz relativ starker Blüte nur zu geringer Fruchtausbildung.

Bei der Fichte kommt es in den Beständen BW2, BW3 und NI2 zu einem Rückgang der Fruktifikationszahlen im Vergleich zur Blüte. Extremwetterereignisse während der Blüte oder fehlende Niederschläge im Sommer haben sich wahrscheinlich negativ auf die Fruchtausbildung ausgewirkt.

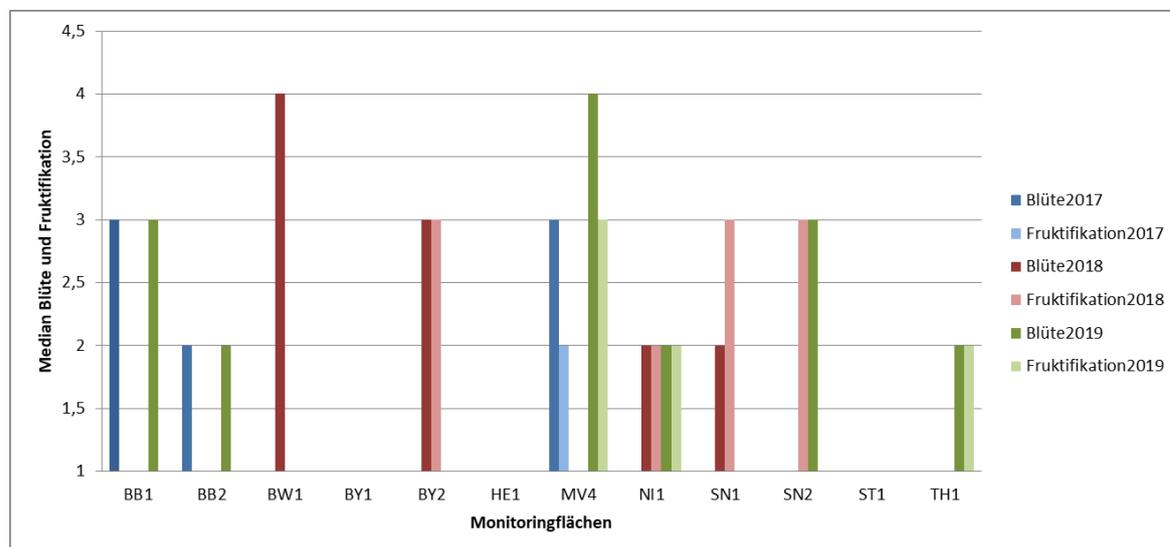


Abb. AP6-13: Zusammenhang zwischen der Blüh- und Fruktifikationsintensität bei der Buche

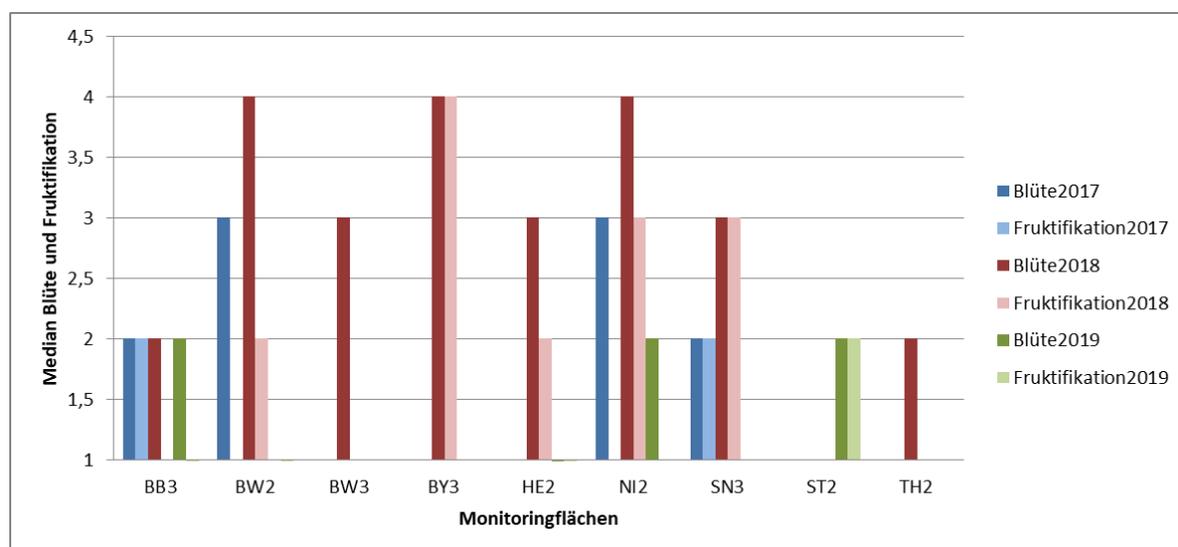


Abb. AP6-14: Zusammenhang zwischen der Blüh- und Fruktifikationsintensität bei der Fichte

3. Bundesweite Vitalitätsbewertung

Eine wichtige Einflussgröße für die Dynamik genetischer Populationsstrukturen ist der Verlust von Individuen, die damit für immer aus dem Reproduktionsprozess ausscheiden. Häufig geht dem Tod von Baumindividuen ein über mehrere Vegetationsperioden anhaltender Vitalitätsverlust voraus (Ausnahmen z.B. Absterben durch Sturm, Feuer).

Ein im forstlichen Monitoring etablierter Indikator für den Vitalitätszustand von Gehölzen ist deren Kronenzustand, der während der Vegetationsperiode in prozentualen Kronenverlichtungsstufen für die jeweils 20 ausgewählten Samenbäume abgeschätzt wurde.

Rotbuche

○ Räumliche und zeitliche Dynamik der Kronenverlichtung

Grundsätzlich lag die durchschnittliche Kronenverlichtung der Buchen im dreijährigen Beobachtungszeitraum (2017 - 2019) deutlich über den Werten der bundesweiten Waldzustandserhebung (WZE, Level 1). Gemittelt über die Beobachtungsjahre lag die Kronenverlichtung nur bei fünf Beständen unterhalb von 25 % (BB1, MV4, BY1, BB2, BY2). Besonders kritisch war der Vitalitätszustand bei den Buchen der Bestände BW1, ST1 und HE1 mit Werten >40 %. Allerdings haben sich die Verlichtungsgrade im Gegensatz zu dem allgemeinen Trend bei den Beständen HE1 und teilweise bei NI1 etwas verbessert.

Unter dem Einfluss der Trockenheit der Jahre 2018/19 verschlechterten sich die Werte um durchschnittlich 5 %. Dies trifft insbesondere für das Aufnahmejahr 2019 zu, wo der Anteil höherer Verlichtungsstufen deutlich zu nimmt (Tab. AP6-5).

Tab. AP6-5: Vergleich der mittleren Kronenverlichtung (mKV) der 12 Buchenbestände in den drei Untersuchungsjahren 2017 - 2019

| Fläche | mKV_17 | mKV_18 | mKV_19 | Mittel | Trend |
|-------------|--------|------------|--------------------|--------|-------|
| BB2-FSY | 16,0 | 15,0 | 24,3 | 18,4 | - |
| MV4-FSY | 19,0 | 21,0 | 24,8 | 21,6 | - |
| BY1-FSY | 22,6 | 19,3 | 28,4 | 23,4 | - |
| BB1-FSY | 20,0 | 18,8 | 34,0 | 24,3 | -- |
| BY2-FSY | 25,7 | 26,2 | 21,2 | 24,4 | + |
| SN1-FSY | 26,5 | 36,5 | „etwas schlechter“ | 31,5 | -- |
| TH1-FSY | 30,3 | 30,0 | 39,3 | 33,2 | - |
| SN2-FSY | 29,5 | 36,5 | 37,3 | 34,4 | - |
| NI1-FSY | 44,8 | 34,8 | 36,0 | 38,5 | + |
| HE1-FSY | 46,6 | 37,8 | 36,3 | 40,2 | ++ |
| ST1-FSY | 40,3 | Ausreißer* | 40,5 | 40,4 | +/- |
| BW1-FSY | 51,0 | 45,5 | 72,5 | 56,3 | --- |
| Mittel | 31,0 | 29,2 | 35,9 | | - |
| WZB Bund ** | 22,5 | 25,1 | | | - |

KV = 18 %

Auf der Ebene der Einzelbäume traten im Jahr 2019 verstärkt Buchen mit einer Kronenverlichtung über 75 % auf. Nur fünf Bäume des Gesamtkollektivs hatten bei Aufnahmebeginn 2017 einen Blattverlust < 5 %, der sich stetig verschlechterte. Die starke Abnahme der Kronenblattmasse während des Untersuchungszeitraumes zeigt der prozentuale Anteil der bonitierten Kronenverlichtungsstufen (Abb. AP6-15).

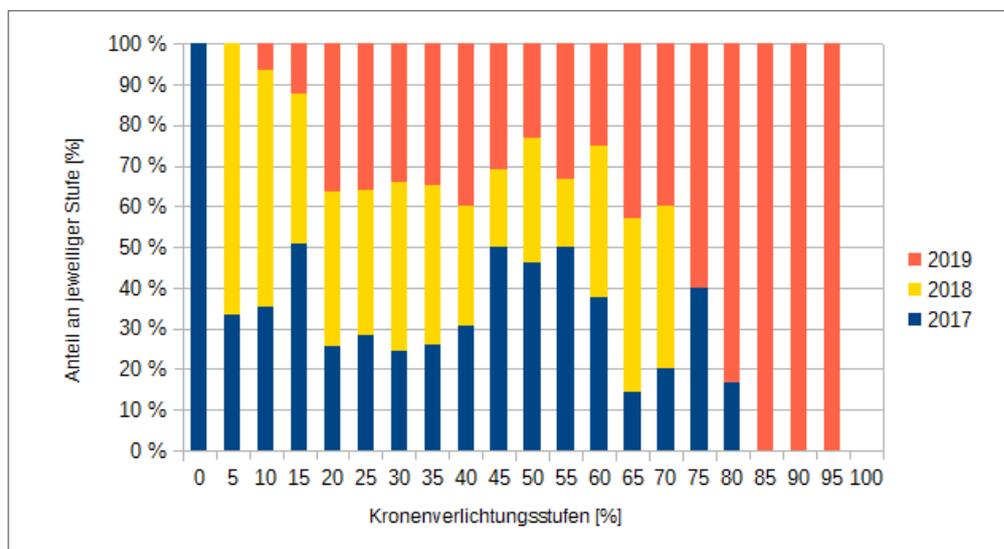
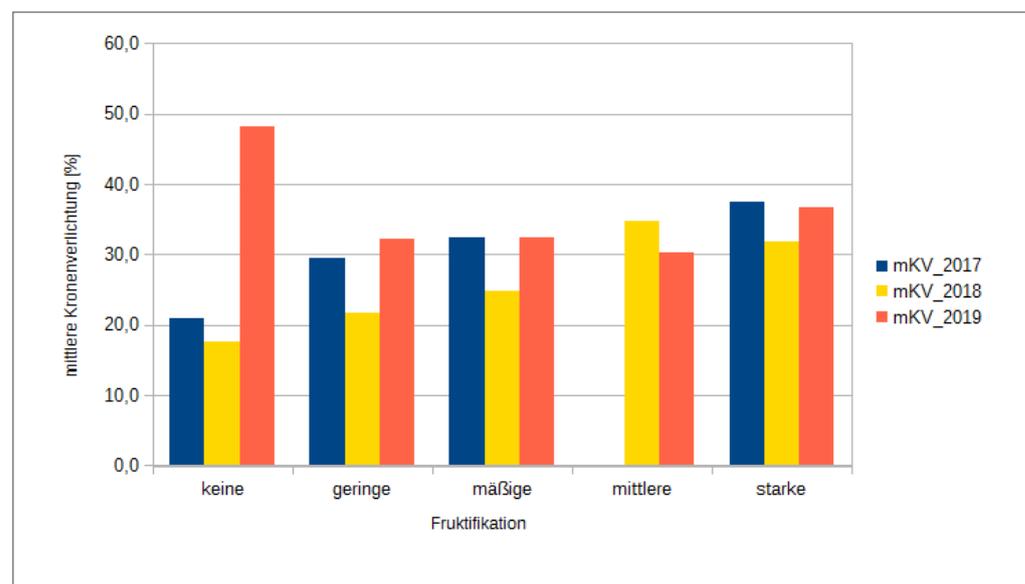


Abb. AP6-15: Prozentualer Anteil der Einzelbäume zu den Kronenverlichtungsstufen differenziert nach Untersuchungsjahren

o Einfluss der Fruktifikation auf den Kronenzustand

Das Kronenbild der Buchen wird teilweise durch die Intensität der Fruktifikation überlagert. Im Jahr 2019 entwickelten die Bäume auf den meisten Flächen eine starke Mast, die den Einfluss der Trockenheit noch verschärfte. Allerdings bildet der Datensatz den Einfluss der Mast auf die Kronenverlichtung nur tendenziell ab. In den Jahren 2017 und 2018 haben Bäume ohne Fruchtbehang auch die geringste Kronenverlichtung. Dieses Verhältnis drehte sich jedoch im Trocken- und Mastjahr 2019 um: Buchen mit der höchsten Kronenverlichtung fruktifizierten auch nicht mehr! Bei den fruktifizierenden Bäumen korrespondiert die Kronenverlichtung mit der Stärke der Fruktifikation (Abb. AP6-16).



Abhängigkeit von der Fruktifikation

○ Einfluss der Standortfaktoren auf den Kronenzustand

Bei einem bundesweiten Monitoring ist zu beachten, dass die zu vergleichenden Buchenbestände unter unterschiedlichen Standortsbedingungen aufwachsen. Betrachtet man die Basenstufe der 12 Buchenbestände, so stocken acht Bestände auf basenarmen und jeweils zwei Bestände auf mäßig basenreichen sowie basen- und kalkreichen Standorten. Für das niederschlagsreiche Jahr 2017 bestätigt sich der Trend, dass mit zunehmender Trophiestufe der Belaubungsanteil zunimmt. Auf einem höheren Niveau des Blattverlusts zeigt sich auch, dass in den beiden Trockenjahren 2018 und 2019 Buchen auf den basenarmen Standorten einen höheren Blattverlust aufweisen (Abb. AP6-17). Die beiden vitalsten Buchenbestände BB2 und MV4 wachsen ebenfalls auf (mäßig) basenreichen Standorten.

Der mittlere Jahresniederschlag der Standorte beeinflusst die mittlere Kronenverlichtung in unterschiedlicher Weise. Auf zwei unterschiedlichen Verlichtungsniveaus (2017) nahm der Blattverlust tendenziell mit zunehmendem langjährigem Jahresniederschlag zu. Da auf den Monitoringflächen nicht die aktuellen Niederschläge gemessen wurden, können keine Aussagen zum jeweils aktuellen Niederschlagsmangel im Vergleich zum langjährigen Mittel gemacht werden. Diese relativen Wasserschwan- kungen würden ggf. den Vitalitätsverlust besser erklären (Abb. AP6-18a).

Deutlicher zeigen sich daher die Zusammenhänge zwischen der Abweichung der Jahresmitteltemperatur vom langjährigen Jahresmittel und der mittleren Kronenverlichtung. In allen Untersuchungsjahren stieg die Kronenverlichtung mit zunehmend positiver Wärmeabweichung gegenüber dem langjährigen Mittelwert (Abb. AP6-18b).

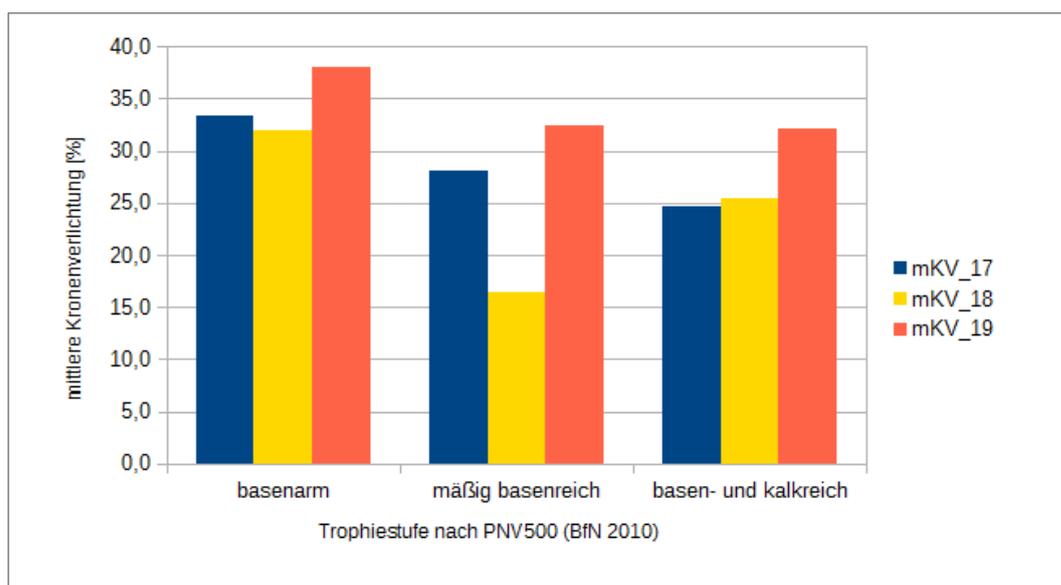


Abb. AP6-17: Prozentuale Anteile der mittleren Kronenverlichtung differenziert nach Untersuchungsjahren in Abhängigkeit der Trophiestufen der Standorte

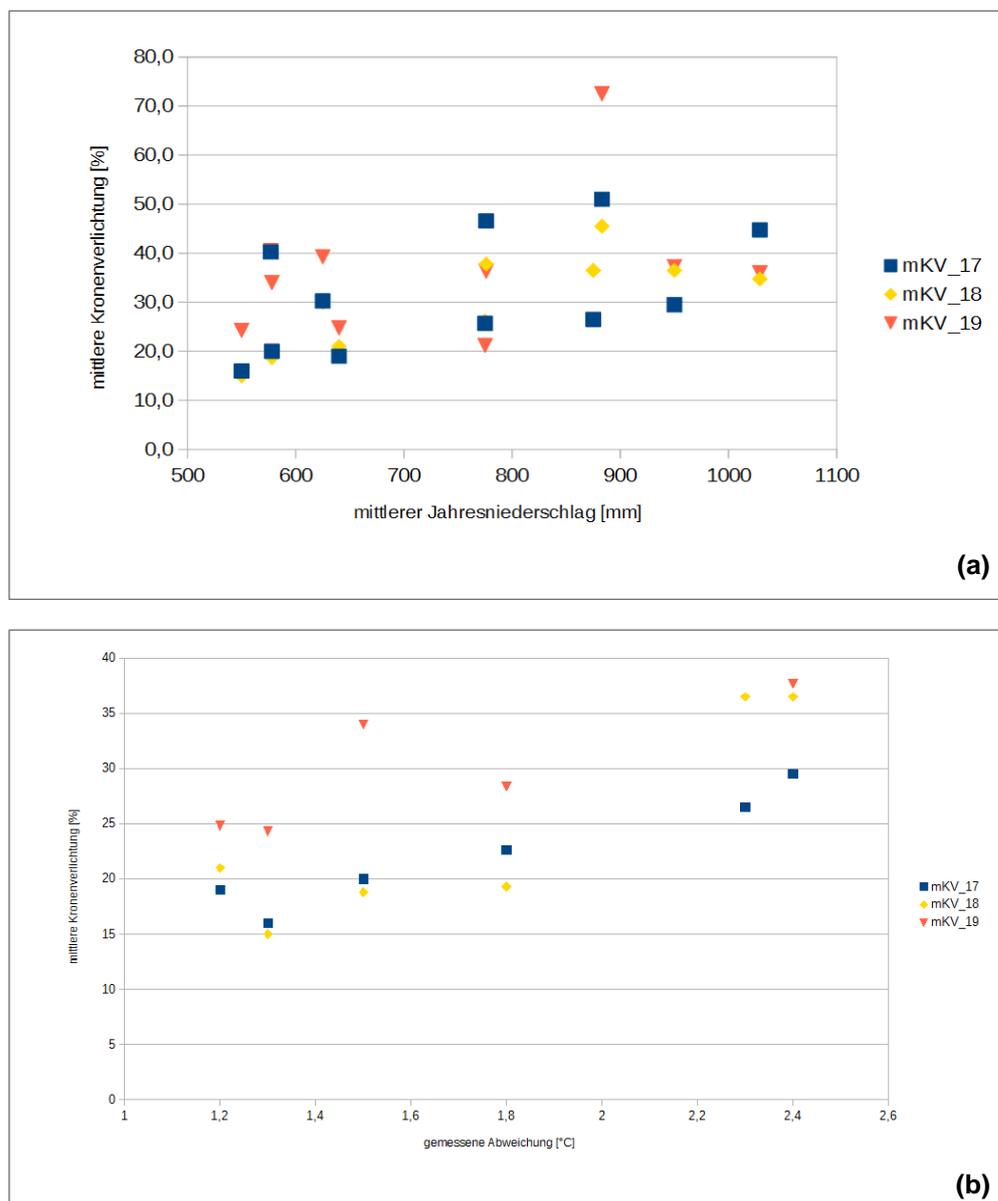


Abb. AP6-18: Beziehungen zwischen der mittleren Kronenverlichtung der Bestände und dem mittleren Jahresniederschlag (a) und Abweichung der Jahresmitteltemperatur vom langjährigen Jahresmittel (b) differenziert nach Untersuchungsjahren

Fichte

○ Räumliche und zeitliche Dynamik der Kronenverlichtung

Stärker als bei der Buche nahm der Vitalitätszustand der Fichtenbestände während des Untersuchungszeitraumes ab. Während im Jahr 2017 noch drei Bestände (TH2, SN3, BW2) eine durchschnittliche Kronenverlichtung < 25 % aufwiesen (nur drei Fichten des Gesamtkollektivs n = 682 hatten Nadelverluste < 5 %), waren es ab dem Trockensommer 2018 nur noch die Bestände aus Thüringen und Sachsen. Infolge des bereits 2018 einsetzenden Buchdruckerbefalls war sowohl der durchschnittliche Nadelverlust als auch die Mortalität der Altbäume auf den beiden Flächen BB3 und HE2 dramatisch. Dagegen verbesserte sich der Vitalitätszustand der Bestände ST2, BY3 und NI2 im Beobachtungszeitraum, allerdings auf einem hohen durchschnittlichen Nadelverlustniveau zwischen 29 % und 40 %.

Im Beobachtungszeitraum erhöhte sich der mittlere Nadelverlust aller Fichten von 38,7 % (2017) auf 53,4 % (2019), damit nahm die Kronenverlichtung im Untersuchungszeitraum um fast 15 % zu. Wie auch bei der Buche lag die mittlere Kronenverlichtung der GenMon-DBF deutlich über den Werten der bundesweiten Waldzustandsansprachen (WZE; Level 1) (Tabelle AP6-6, Abb. AP6-19).

Tab. AP6-6: Vergleich der mittleren Kronenverlichtung der Fichtenbestände in den drei Untersuchungsjahren 2017 - 2019

| Fläche | mKV_17 | mKV_18 | mKV_19 | Mittel | Trend |
|--------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------|
| TH2-PAB | 22,2 | 18,2 | 20,0 | 20,1 | + |
| SN3-PAB | 24,7 | 24,3 | 17,5 | 22,2 | + |
| BW2-PAB | 24,1 | 27,9 | k.A. | 26,0 | - |
| ST2-PAB | 42,7 | 17,5 | 28,0 | 29,4 | ++ |
| BY3-PAB | 33,1 | 29,9 | 27,4 | 30,1 | + |
| NI2-PAB | 49,8 | 38,0 | 39,1 | 42,3 | ++ |
| BB3-PAB | 25,0 | 30,3 | 100,0 | abgestorben | --- |
| BW3-PAB | 49,8 | 44,8 | 62,2 | 52,3 | -- |
| HE2-PAB | 60,0 | 93,0 | 100,0 | abgestorben | --- |
| Mittel | 38,7 | 38,2 | 53,4 | | -- |
| WZB Bund ** | 19,7 | 21,5 | | | - |

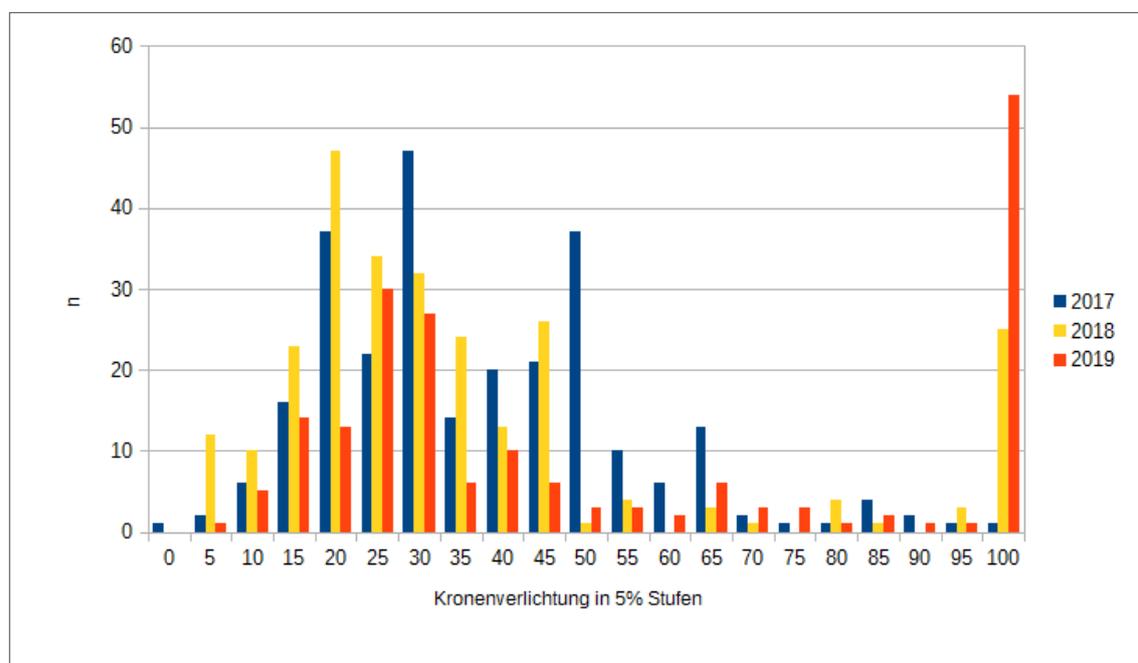


Abb. AP6-19: Häufigkeit der Zuordnung der Einzelbäume (n=682) zu den Kronenverlichtungsstufen in den drei Untersuchungsjahren 2017 - 2019

○ Einfluss der Fruktifikation auf den Kronenzustand

Für die Trockenjahre 2018/19 bestätigte sich der auch bei der Buche beobachtete Befund, dass Bäume mit hohem Nadelverlust (> 50 %) auch nicht fruktifizieren. Für alle anderen Fruktifikationsstufen (gering -> stark) bestanden keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen dem Zapfenbehang und dem Nadelverlust.

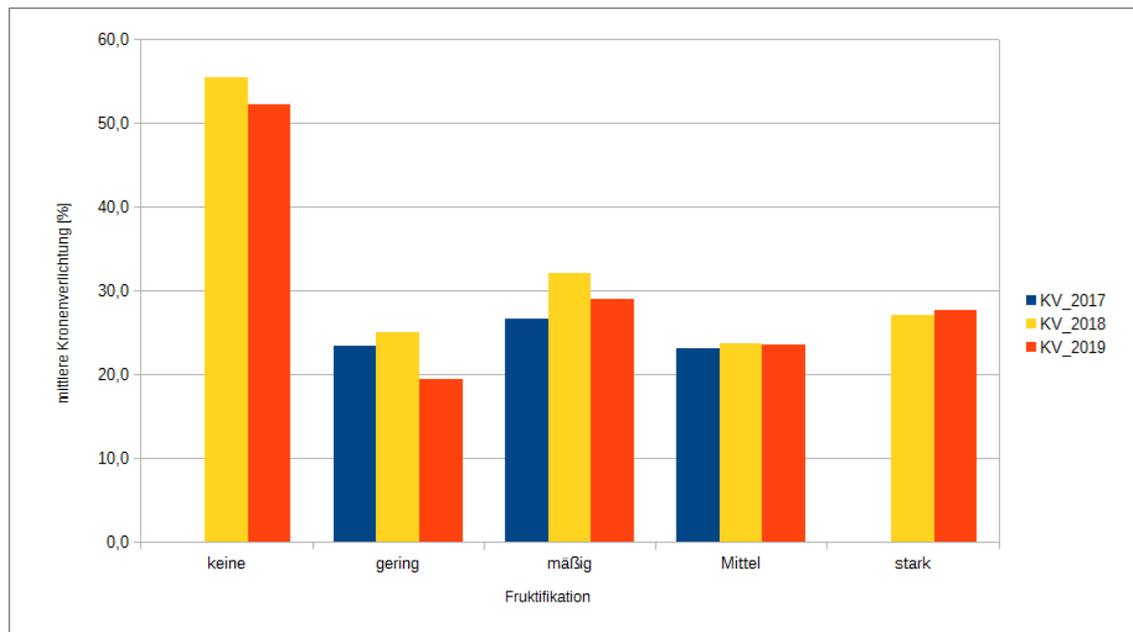


Abb. AP6-20.: Prozentuale Anteile der mittleren Kronenverlichtung differenziert nach Untersuchungsjahren in Abhängigkeit von der Fruktifikation

○ Einfluss der Standortfaktoren auf den Kronenzustand

Der Vitalitätsverlust der Fichte wird häufig mit der mangelnden Standortanpassung begründet. Vor diesem Hintergrund wurden die Standorte der GenMon-Flächen mit der Einordnung in die potenziell natürliche Vegetation der Biotopkartierung verglichen. Bei den meisten Beständen gehört die Fichte in Mischung zur natürlichen Waldgesellschaft. Bei drei Flächen (BW2, HE2, NI2) passt die Bestockung nicht zur potenziellen natürlichen Vegetation (Tab. AP6-7). Allerdings gehören die Bestände SN3 und BW2 zur vitalsten Gruppe (s.o.). Nur im trockenen Sommer 2019 wirkte sich die Basenstufe auf die mittlere Kronenverlichtung aus. Bei basenreichen Standorten war der mittlere Nadelverlust um 6 Prozentpunkte geringer (Abb. AP6-21).

Der Datensatz lässt kaum Zusammenhänge zwischen der mittleren Kronenverlichtung und dem mittleren Jahresniederschlag der Standorte bzw. der Abweichung der Jahresmitteltemperatur vom langjährigen Jahresmittel erkennen. Der deutlichste Einfluss der Wasserversorgung auf den Standorten zeigte sich auf den extremen Standorten, z.B. dem großen Nadelverlust auf der trockensten Fläche BB3 und höchsten Benadelungsdichte bei 2.000 mm langjährigem Niederschlag (BY3). Andererseits lassen sich auch gegensätzliche Beispiele finden. Wie bei der Buche muss auch hier darauf hingewiesen werden, dass auf den Monitoringflächen nicht der aktuelle Niederschlag gemessen wurde und daher die tatsächliche Wasserversorgung nicht bewertet werden kann (Abb. AP6-22a).

Ähnlich indifferent sind die Zusammenhänge zwischen der Abweichung der Jahresmitteltemperatur vom langjährigen Jahresmittel und der mittleren Kronenverlichtung. Trotz größter Abweichung (2,4 Grad) war der Nadelverlust des Bestandes BY3 am geringsten. Bei Abweichungen um ca. 2 Grad schwanken die mittleren Nadelverluste zwischen 20 - 100 %.

Übereinstimmend in allen Untersuchungsjahren haben die Fichtenbestände mit der geringsten Temperaturabweichung auch die geringste Kronenverlichtung (Abb. AP6-22b).

Tab. AP6-7: Zuordnung der Fichten-Dauerbeobachtungsflächen zur Klassifizierung der pnV

| Fläche | PNV | match* |
|----------------------------|---|--------|
| DE-BB3-PAB Schönborn | Pfeifengras-Kiefern-Fichtenwald | 2 |
| DE-BW2-PAB Schussenried | Seggen-Schwarzerlenwald; gebietsweise im Komplex mit Traubenkirschen-Schwarzerlen-Eschenwald oder Hainmieren-Schwarzerlen-Auenwald | 0 |
| DE-BW3-PAB Feldberg | Hainsimsen-Fichten-Tannen-Buchenwald im Komplex mit Waldmeister-Fichten-Tannen-Buchenwald und Alpenmilchlattich-Bergahorn-Buchenwald; Örtlich mit Bergulmen-Bergahorn- u. Fichten-Ebereschen-Blockwald, Waldfreier Fels- und Schutt-Vegetation basenreicher Standorte | 2 |
| DE-BY3-PAB Eckaualm | Hainlattich-Fichten-Tannen-Buchenwald; Örtlich mit Bergulmen-Bergahorn-Blockwald und Alpenmilchlattich-Bergahorn-Buchenwald | 2 |
| DE-HE2-PAB Zackenbruch | Typischer Hainsimsen-Buchenwald | 0 |
| DE-NI2-PAB Kienmoor | Pfeifengras-Moorbirken-Stieleichenwald | 1 |
| DE-SN3-PAB Altenberg | Wollreitgras-Fichten-Buchenwald | 2 |
| DE-ST2-PAB Brocken-Osthang | Wollreitgras-Fichtenwald; Örtlich mit Blaubeer-Fichtenwald | 2 |
| DE-TH2-PAB Eisenberg | Wollreitgras-Fichten-Tannen-Buchenwald; Örtlich mit Torfmoos-Fichtenwald | 2 |

*match: 2 = hohe Übereinstimmung der Baumartenzusammensetzung der Monitoringfläche mit der pnV,
1 = teilweise Übereinstimmung
0 = keine Übereinstimmung)

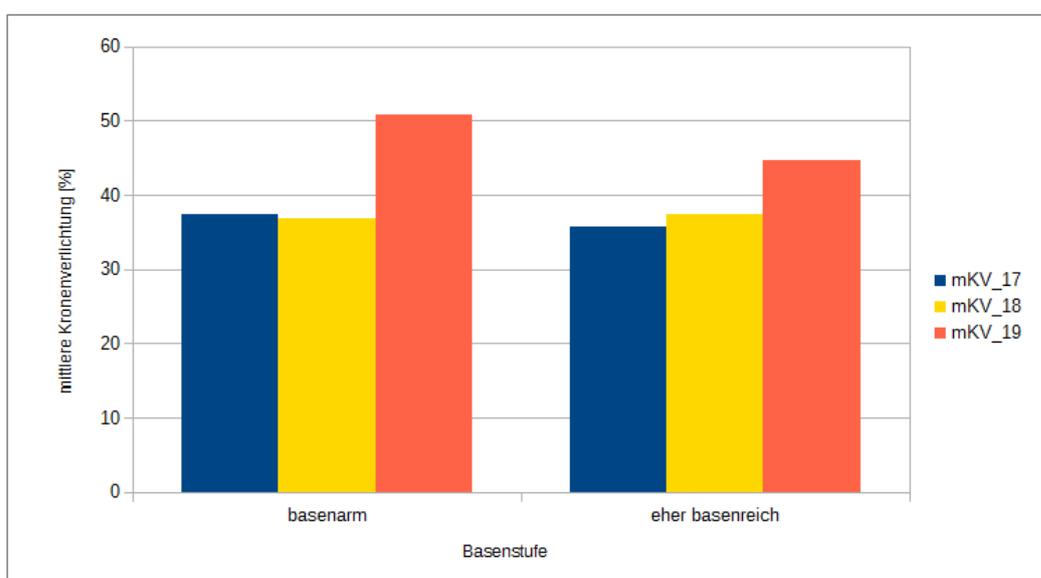


Abb. AP6-21: Prozentuale Anteile der mittleren Kronenverlichtung differenziert nach Untersuchungsjahren in Abhängigkeit von der Basenstufe der Standorte

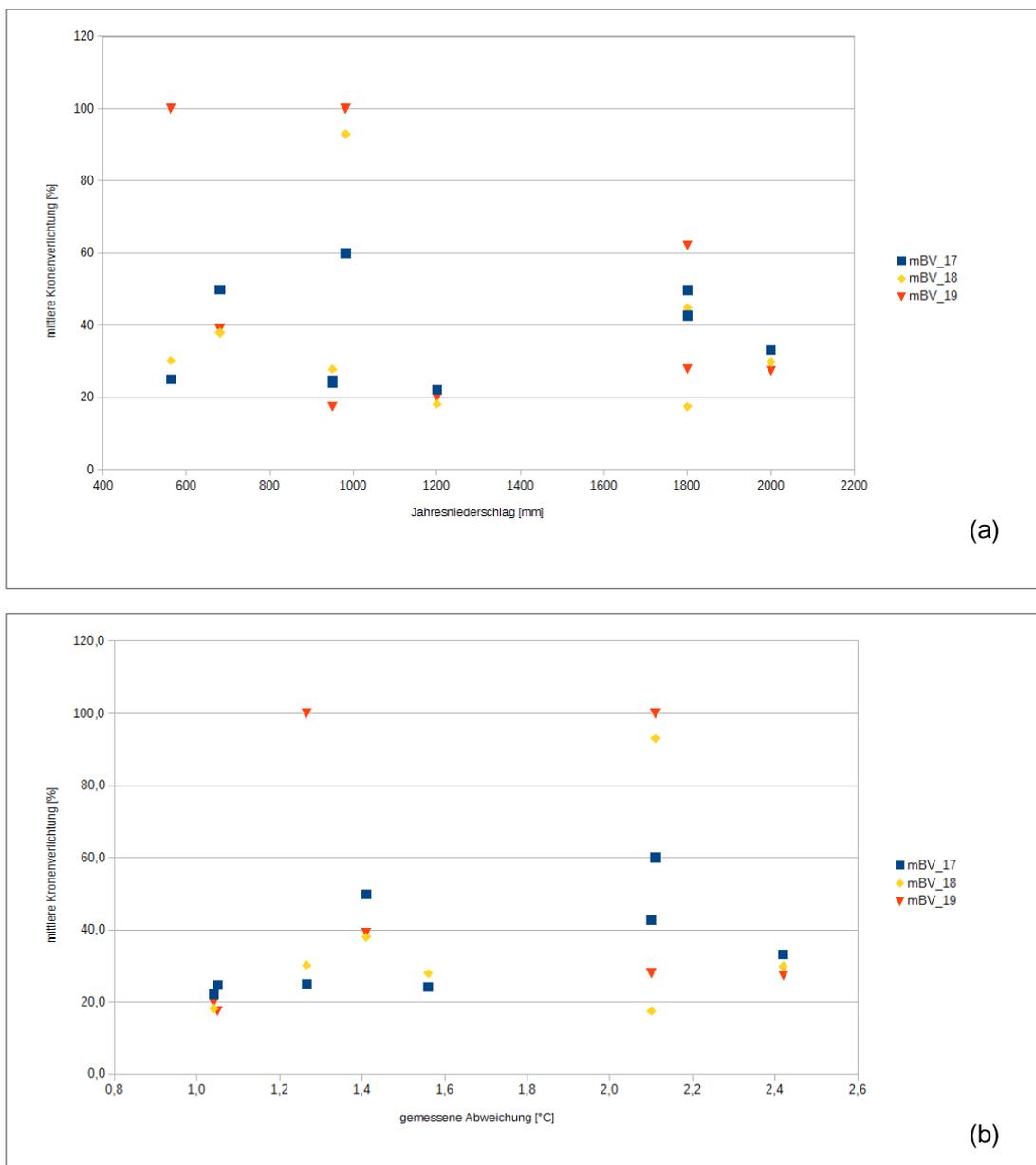


Abb. AP6-22: Beziehungen zwischen der mittleren Kronenverlichtung der Bestände und dem mittleren Jahresniederschlag (a) sowie der Abweichung der Jahresmitteltemperatur vom langjährigen Jahresmittel (b) differenziert nach Untersuchungsjahren

4. Saatgutprüfung

Die forstliche Saatgutprüfung ist ein Standardverfahren, um die äußere Qualität des Saatguts zu bestimmen. Dabei werden folgende Parameter bestimmt: Reinheit, Tausendkorngewicht und Lebensfähigkeit als Anteil lebensfähiger Samen je kg Saatgut. Die Untersuchung erfolgte nach den ISTA-Regeln (ISTA 2014).

Rotbuche

Bei der Buche wurden Samen über den gesamten Bestand vom Boden gesammelt und als Mischprobe untersucht. Es wurden Samenpartien aus allen 14 angelegten Buchen-Monitoringflächen mittels Tetrazoliumtest untersucht. Die technische Reinheit war mit über 99 % in allen Partien sehr hoch.

Das Tausendkorngewicht variierte stark zwischen den Partien und lag zwischen 192,11 g (RP1) und 386,15 g (BB1). Der Anteil lebensfähiger Samen (Tetrazoliumtest) variierte zwischen 72 % (BB2) und 92 % (NI1). Anhand der Ergebnisse der 14 Saatgutpartien zeigen sich deutliche Unterschiede beim Saatgutgewicht und dem Anteil lebender Keime. Gründe für eine geringere potenzielle Keimfähigkeit können in der Witterung im Jahresverlauf (trockener Sommer) oder in ungünstigen Bestäubungsverhältnissen während der Blüte zu finden sein.

Tab. AP6-8: Saatgutprüfung bei den Rotbuchen-Flächen

| Partie | Einwaage | | Wasser- gehalt (%) | Rein- heit (%) | TKG (g) | Tetra- zolium lebend (%) | Le- bende Keime (Stk) | |
|------------|----------------------|-----------------------|--------------------------|----------------------|------------|-----------------------------------|--------------------------------|-------|
| | vor Reinigung (g) | nach Reinigung (g) | | | | | | |
| DE-BB1-FSY | Rheinsberg | 2.680,0 | 2.379,0 | 34,3 | 99,71 | 386,15 | 82 | 2.130 |
| DE-BB2-FSY | Angermünde | 2.653,0 | 2.397,0 | 22,3 | 99,75 | 312,66 | 72 | 2.313 |
| DE-BW1-FSY | Zimmeracker | 1.613,0 | 1.482,0 | 25,1 | 99,87 | 233,20 | 88 | 3.779 |
| DE-BY2-FSY | Freising | 1.685,0 | 1.524,0 | 12,3 | 99,96 | 256,48 | 84 | 3.284 |
| DE-BY1-FSY | Adlgass | 861,1 | 746,3 | 12,2 | 99,98 | 227,89 | 83 | 3.641 |
| DE-HE1-FSY | Schönbuche | 925,0 | 873,7 | 14,9 | 99,95 | 218,59 | 89 | 4.058 |
| DE-MV4-FSY | Jasmund | 2.437,0 | 2.209,0 | 12,0 | 99,98 | 227,91 | 55 | 2.435 |
| DE-NI1-FSY | Limker Strang | 476,6 | 438,4 | 14,7 | 99,97 | 210,67 | 92 | 4.378 |
| DE-RP1-FSY | Himbeerberg | 3.442,0 | 3.244,0 | 10,8 | 99,77 | 192,11 | 89 | 4.635 |
| DE-RP2-FSY | Neuhäusel | 2.978,0 | 2.680,0 | 11,3 | 99,72 | 219,87 | 85 | 3.937 |
| DE-SN1-FSY | Weichholdswald | 1.814,0 | 1.707,0 | 11,8 | 99,72 | 246,19 | 91 | 3.676 |
| DE-SN2-FSY | Hemmschuh | 1.740,0 | 1.646,0 | 13,3 | 99,99 | 240,47 | 80 | 3.337 |
| DE-ST1-FSY | Nievoldhagen | 563,8 | 485,6 | 15,4 | 100,00 | 250,65 | 87 | 3.484 |
| DE-TH1-FSY | Possen | 501,0 | 449,5 | 14,4 | 99,96 | 208,75 | 77 | 3.687 |

Fichte

Bei der Fichte wurden Zapfen von jedem Erntebaum innerhalb eines Bestandes zu einer Mischprobe zusammengesamt. Es wurden Samenpartien aus sechs Fichten-Monitoringflächen mittels Keimprüfung untersucht. Bei der Fläche BB3 waren nicht genug Samen für die Saatgutprüfung vorhanden. Die technische Reinheit lag zwischen 95 % und 99 %. Das Tausendkorngewicht variierte zwischen 5,85 g (BW3) und 7,98 g (BW2). Die Anzahl lebender Keime variierte zwischen 19.270 Stk/kg (ST2) und 117.924 Stk/kg (NI1).

Anhand der Ergebnisse der sechs Saatgutpartien zeigen sich deutliche Unterschiede im Anteil lebender Keime. Die Gründe für eine geringere Keimfähigkeit könnten in der Witterung im Jahresverlauf (trockener Sommer) oder in ungünstigen Bestäubungsverhältnissen während der Blüte zu finden sein.

Tab. AP6-9: Saatgutprüfung bei den Rotbuchen-Flächen

| Partie | | Eingangsgewicht (geflügelt) (g) | Wassergehalt (%) | Reinheit (%) | TKG (g) | Lebende Keime (Stk) |
|------------|------------------|------------------------------------|---------------------|-----------------|------------|------------------------|
| DE-RP3-PAB | Hermeskeil* | 139,0 | 6,6 | 95,37 | 7,37 | 96.389 |
| DE-BW2-PAB | Schussenried | 252,8 | 7,7 | 99,00 | 7,98 | 100.500 |
| DE-BW3-PAB | Feldberg | 166,6 | 7,0 | 99,00 | 5,85 | 117.924 |
| DE-BB3-PAB | Schönborn | nicht genügend Samen | - | - | - | - |
| DE-SN3-PAB | Altenberg | 177,3 | 7,5 | 99,00 | 6,11 | 113.362 |
| DE-BY3-PAB | Ramsau-Eckaualm | 250,2 | 7,8 | 99,00 | 7,06 | 102.843 |
| DE-ST2-PAB | Brocken-Osthang* | 7,5 | 7,7 | 97,81 | 6,22 | 19.270 |

*DE-RP3-PAB Hermeskeil: 29 % der reinen Samen sind geflügelt

*DE-ST2-PAB Brocken-Osthang: 20 % der reinen Samen sind geflügelt

5. Genetik

Die genetischen Analysen wurden in zwei Ansätzen durchgeführt: vergleichend für alle Bestände jeweils einer Baumart gemeinsam und separat auf Ebene der Einzelbestände.

Die vergleichende Analyse ermöglicht eine Einschätzung der deutschlandweiten genetischen Diversität und eine Beurteilung der genetischen Variation von Einzelbeständen in diesem großräumigen Kontext. Die drei Kohorten Altbaumbestand, Naturverjüngung und Saatgut wurden hierbei getrennt analysiert. Dies ermöglicht den direkten Vergleich der genetischen Diversität aller Bestände auf diesen drei Ebenen. Gleichzeitig lassen sich Rückschlüsse zur Übertragung der genetischen Diversität von der Altbaumgeneration in die Folgegeneration ableiten und zwischen den Beständen vergleichen. Das Ausmaß der genetischen Variation wird mit verschiedenen in der Populationsgenetik üblichen Parametern beschrieben, die als Mittelwerte über alle verwendeten Marker berechnet werden. Zusätzlich werden über Multilocus-Genotypen ermittelte Verwandtschaftsstrukturen genutzt, um daraus abgeleitete effektive Populationsgrößen einzubeziehen.

Die individuelle Analyse einzelner Bestände liefert Erkenntnisse zu Paarungssystem und Genfluss auf den Monitoringflächen und ermöglicht eine Rekonstruktion der Begründungsphase des Altbaumbestands. Die Rekonstruktion der Begründungsphase erfolgt durch die Identifikation von Geschwisterfamilien, reproduktiver Einheiten und räumlich-genetischer Strukturen im Altbaumbestand. Für die Untersuchungen zum Paarungssystem und zum Genfluss werden Eltern-Nachkommen-Beziehungen rekonstruiert. Auf Basis dieser Daten erfolgt die Berechnung des Anteils am Reproduktionsgeschehen teilnehmender Altbäume, des individuellen reproduktiven Erfolgs der Altbäume, des Anteils von Samen und Pollen, die von außerhalb des Bestands eingetragen werden. Die Einbeziehung geographischer Koordinaten für Altbäume und Verjüngung ermöglicht darüber hinaus eine Berechnung der Ausbreitungsdistanzen von Samen und Pollen. Die Einbeziehung von Kraft'scher Klasse und Brusthöhendurchmesser der Altbäume ermöglicht die Analyse des Zusammenhangs zwischen diesen Faktoren und dem reproduktiven Erfolg der Altbäume.

Folgende Fragen sollen im Detail erörtert werden:

- Weisen die Bestände überregionale genetische Strukturen auf?
 - Lässt sich für jede Fläche die Verjüngungsphase des aktuellen Altbestandes rekonstruieren?
 - Wie groß sind die Ausbreitungsdistanzen von Pollen und Samen?
 - Wie hoch ist der Genfluss und welche Rolle spielen Pollen- und Sameneintrag von außen?
 - Nehmen alle Altbäume am Reproduktionsgeschehen teil?
 - Ist der individuelle reproduktive Erfolg aller Altbäume gleich?
 - Ist der reproduktive Erfolg an die soziale Stellung oder die Größe gebunden?
 - Unterscheidet sich die genetische Diversität der Altbaubestände zwischen den Flächen?
 - Wird die genetische Diversität vollständig in die Folgegeneration übertragen?
- **Überregionale genetische Strukturen der Altbestände**

In einem ersten Schritt wurden die Altbestände einer genetischen Clusteranalyse mit der Software STRUCTURE unterzogen. In Bezug auf die Monitoringflächen ermöglicht dies eine Einschätzung, auf wie viele Ursprungspopulationen die 14 Buchen- und 10 Fichtenbestände zurückgehen. Bei bestandsbildenden, windbestäubten Baumarten können auch räumlich weit getrennte Bestände Einheiten derselben Großpopulation darstellen. Gleichzeitig können durch langjährigen überregionalen Saatguttransfer Populationsstrukturen großräumig verändert und verwischt werden. Die Analyse der zugrundeliegenden genetischen Strukturen ermöglicht hierbei eine Beurteilung, ob einzelne Bestände jeweils eigene Populationen darstellen und voneinander abgegrenzt werden können oder einer zusammenhängenden Population angehören.

Für die in Deutschland fast flächendeckend natürlich auftretende Buche werden dabei kleinräumigere und besser definierte Strukturen erwartet als für die Fichte, deren Vorkommen in weiten Teilen Deutschlands auf menschliche Verbringung zurückgeht und durch langjährigen europaweiten Saatguttransfer geprägt ist.

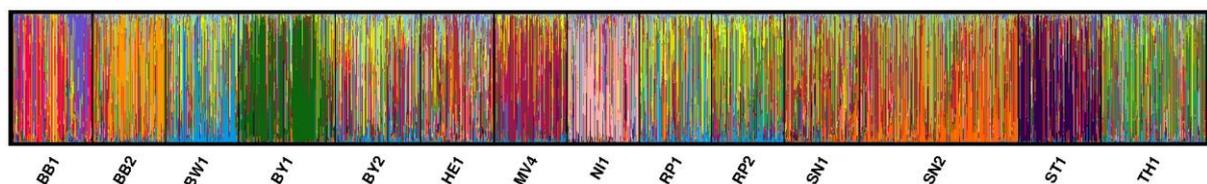


Abb. AP6-23: Genetische Strukturierung der Buchenbestände basierend auf einer Annahme von 14 Populationen

Wie erwartet sind die meisten Buchenbestände genetisch klar definiert und deutlich voneinander abgegrenzt (Abb. AP6-23). Am deutlichsten definiert sind die Bestände BB1, BB2, BY1, MV4, NI1, SN1, SN2 und ST1. Während BB1, BB2, BY1, MV4 und ST1 jeweils eigene Populationen repräsentieren, gehören SN1 und SN2 einer gemeinsamen Population an. Deutlich komplexer präsentiert sich der genetische Hintergrund der Bestände BW1, BY2, HE1, RP1, RP2 und TH1. Trotz der größeren Komplexität zeigen die Bestände BW1, BY2, HE1 und TH1 jeweils eigene genetische Signaturen. RP1 und RP2 können wiederum einer gemeinsamen Population zugerechnet werden.

Trotz bedeutender genetischer Komplexität der einzelnen Populationen können alle Monitoringbestände klar bestimmten Populationen zugeordnet werden, wobei sich RP1/RP2 und SN1/SN2 jeweils als Elemente derselben Großpopulation präsentieren. Damit entsprechen die genetischen Strukturen der Bestände dem Bild einer sich kleinräumig verjüngenden Art mit großräumigem Genflusspotential. Die kleinräumige Verjüngung erzeugt hierbei individuelle lokale genetische Strukturen, während großräumiger Genfluss den genetischen Zusammenhang räumlich ausgedehnter Einheiten gewährleistet und vollkommen abgegrenzte Strukturen in lokalen Populationen verhindert.

Deutlich anders präsentiert sich das Bild bei den Monitoringbeständen der Fichte (Abb. AP6-24). Bei generell deutlich höherer genetischer Komplexität werden hier lediglich die Bestände BB3, BW3 und NI2 als populationsbasierte genetische Einheiten erkannt. Bemerkenswerterweise werden alle diese drei Bestände als autochthone Fichtenvorkommen angesehen. Diese Annahme wird durch die genetische Clusteranalyse gestützt. Sämtliche verbleibenden Monitoringflächen zeigen bei hoher genetischer Komplexität der Bestände keine weitere Differenzierung.

Damit zeichnen die Fichtenflächen das Bild einer Art, deren überregionale populationsgenetische Strukturen maßgeblich durch menschliche Aktivitäten geprägt sind: wenige lokale, abgrenzbare Populationen stehen einer Vielzahl an Beständen entgegen, deren Populationsstrukturen völlig aufgelöst sind und sich nicht abgrenzen lassen. Dabei ist für BB3, BW3 und NI2 denkbar, dass hier ein ursprünglich stärkeres Signal durch Genfluss aus benachbarten Beständen aus nichtregionalen Quellen verwischt wird.

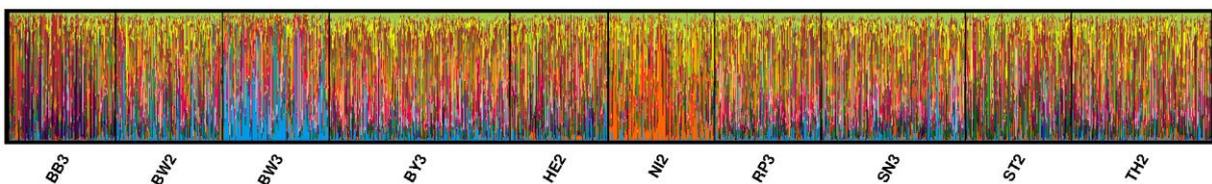


Abb. AP6-24: Genetische Strukturierung der Fichtenbestände basierend auf einer Annahme von 10 Populationen

o **Rekonstruktion der Verjüngungsphase der Altbestände**

Um den historischen Hintergrund der untersuchten Populationen zu erhellen, wurden in einem nächsten Schritt die genetische Struktur und die Familienstruktur der Altbaumbestände aller Monitoringflächen analysiert. Nahezu alle Wälder in Deutschland sind durch menschliche Nutzung geprägt. Die konkrete Form kann dabei erheblich schwanken: Die untersuchten Bestände können ursprünglich künstlich oder natürlich verjüngt worden sein. Künstlich verjüngte Bestände können dabei auf Saatgut nur weniger Erntebäume zurückgehen, auf Saatgut zahlreicher Erntebäume oder auf Saatgutmischungen unterschiedlicher Erntebestände. Naturverjüngte Bestände können sich sehr kleinräumig verjüngt haben, wie etwa im Plenterwaldbetrieb unter Vorhaltung zahlreicher potenzieller Samenbäume oder sehr großflächig, wie etwa im Großschirmschlagverfahren unter Vorhaltung nur weniger Samenbäume. Alle diese Bewirtschaftungs- und Verjüngungsverfahren hinterlassen genetische Signaturen, die über die gesamte Lebensdauer des Altbaumbestands hindurch nachweisbar bleiben. Die Auswertung der genetischen Strukturen ermöglicht den Nachweis dieser Signatur und damit eine Rekonstruktion der Verjüngungsphase des aktuellen Altbaumbestands.

Die Begründungsweise eines Bestands hat Auswirkungen nicht nur auf die genetische Diversität und Struktur des begründeten Bestands, sondern auch noch auf die genetische Diversität und Zusammensetzung der Folgegeneration.

Die Rekonstruktion der Verjüngungsphase der Altbestände ist damit eine wichtige Voraussetzung für die Interpretation der vorhandenen genetischen Diversität in und zwischen verschiedenen Monitoringbeständen sowie zwischen verschiedenen Generationen eines Bestands.

Abschließend wurden die Altbestände auf räumlich-genetische Strukturen getestet. In naturverjüngten Beständen bilden sich räumlich-genetische Strukturen durch vorwiegend im Nahbereich erfolgende Samenausbreitung. Hierdurch entsteht eine positive räumlich-genetische Korrelation im Nahbereich, d.h. Bäume in geringer räumlicher Entfernung zeigen größere genetische Ähnlichkeit als im bestandsweiten Mittel. Gleichzeitig ist die genetische Ähnlichkeit entfernt stehender Bäume geringer als durchschnittlich zu erwarten. Bei Pflanzung oder Saat werden verwandte Pflanzen oder Samen zufällig auf der Fläche ausgebracht. Hierdurch entstehen zufällige räumliche Strukturen. In solchen Beständen entspricht die genetische Ähnlichkeit zwischen Bäumen unabhängig von der räumlichen Entfernung immer etwa dem bestandsweiten Mittelwert.

Die Kombination dieser drei Ansätze erlaubt Rückschlüsse auf die Verjüngungsphase eines Bestandes:

- (1) In naturverjüngten Beständen können Familien identifiziert werden, deren Mitglieder immer räumlich gruppiert wachsen, der gesamte Bestand repräsentiert eine einzige Fortpflanzungsgemeinschaft und zeigt eine ausgeprägte positive räumlich-genetische Struktur im Nahbereich sowie eine negative Struktur im Fernbereich.
- (2) Künstlich verjüngte Bestände besitzen je nach Ausgangsmaterial unterschiedlich viele Familien, die Familienmitglieder wachsen in zufälliger räumlicher Verteilung und es existieren keine räumlich-genetischen Strukturen. Es können zahlreiche Fortpflanzungsgemeinschaften identifiziert werden, wenn das Saatgut aus verschiedenen Quellen gemischt wurde oder nur eine einzige, wenn das Saatgut aus einem einzigen Erntebestand gewonnen wurde.

Dieser kombinierte analytische Ansatz wurde auf die Altbestände aller Monitoringflächen angewendet. Für einige der Flächen ist die Art der Begründung bekannt. Diese konnten daher verwendet werden, um die Analyse und die Schlussfolgerungen zu kalibrieren. Eine Rekonstruktion der Verjüngungsphase war somit für fast alle Flächen möglich. In den Tabellen AP6-10 (Buche) und AP6-11 (Fichte) sind die wesentlichen Ergebnisse und die aus dieser resultierenden rekonstruierten Verjüngungsform dargestellt.

Tab. AP6-10: Rekonstruktion der Verjüngungsphase der aktuellen Buchenaltbestände

| Bestand | Räumlich-genetische Strukturen | Anzahl reproduktiver Einheiten | Verjüngungsform | |
|---------|--------------------------------|--------------------------------|--|-----------------------|
| | | | Rekonstruiert | Dokumentarisch belegt |
| DE-BB1 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-BW1 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-BY1 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-SN1 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-SN2 | Ja | 1 | Natürlich | Schirmschlagbetrieb |
| DE-TH1 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-ST1 | Ja | 1 | Natürlich oder künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-BY2 | Ja | 1 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | Pflanzung |
| DE-BB2 | Ja | 12 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-HE1 | Ja | 1 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-MV4 | Ja | 1 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-NI1 | Ja | 1 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-RP1 | Ja | 9 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-RP2 | Ja | 1 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |

Im Abschnitt „Effektive Populationsgröße“ ist dargestellt, inwieweit die Begründungsart eines Bestandes Auswirkungen auch noch auf die genetische Zusammensetzung der Folgegeneration hat.

Alle Buchenaltbestände zeigen aktuell deutliche Zeichen natürlicher Verjüngung, wobei für einige Bestände eine ursprüngliche künstliche Begründung nachgewiesen werden konnte. Die genetische Signatur eines gepflanzten und später in Naturverjüngung übergegangenen Bestands konnte gesichert werden durch die Bestände BB2 und RP1, die aufgrund des Vorhandenseins mehrerer reproduktiver Einheiten im Bestand nur auf künstliche Verjüngung zurückgehen können sowie den Bestand BY2, für den eine Begründung durch Pflanzung dokumentarisch belegt ist. Naturverjüngung im Schirmschlagbetrieb ist dokumentarisch belegt für den Bestand SN2 und anhand der genetischen Strukturen zweifelsfrei nachweisbar für die Bestände BB1 und TH1. Diese Bestände dienen daher als Grundlage zur Einordnung der verbleibenden Bestände mit unbekannter Verjüngungsgeschichte.

Die große Zahl an Buchenflächen, die auf Naturverjüngung zurückgehen und der deutliche Übergang der übrigen Bestände von ursprünglich künstlicher Verjüngung zu Naturverjüngung entsprechen den Erwartungen für die Buche und stehen in deutlichem Gegensatz zur Situation der Fichtenflächen.

Lediglich zwei Fichtenbestände (BB3 und BW3) weisen keinerlei Hinweise auf Kunstverjüngung auf und können im aktuellen Altbestand als naturverjüngt betrachtet werden. In beiden Fällen handelt es sich hierbei um als autochthon betrachtete Bestände. Wie bereits die oben beschriebene Clusteranalyse stützt auch dieses Ergebnis die Einschätzung zumindest insofern als es für beide Bestände ein bereits seit mehreren Generationen andauerndes Vorkommen am Untersuchungsstandort belegt.

Tab. AP6-11: Rekonstruktion der Verjüngungsphase der aktuellen Fichtenaltbestände

| Bestand | Räumlich-genetische Strukturen | Anzahl reproduktiver Einheiten | Verjüngungsform | |
|---------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|
| | | | Rekonstruiert | Dokumentarisch belegt |
| DE-BB3 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-BW3 | Ja | 1 | Natürlich | |
| DE-BW2 | Nein | 3 | Künstlich | Pflanzung |
| DE-BY3 | Nein | 24 | Künstlich | |
| DE-HE2 | Nein | 22 | Künstlich | |
| DE-RP3 | Nein | 2 | Künstlich | |
| DE-SN3 | Nein | 3 | Künstlich | |
| DE-TH2 | Nein | 1 | Künstlich | |
| DE-NI2 | Ja | 15 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |
| DE-ST2 | Ja | 24 | Künstlich + spätere Naturverjüngung | |

Der Großteil der Fichtenflächen geht eindeutig auf Kunstverjüngung zurück. In den meisten Fällen wurden hierbei Saatgutmischungen aus mehreren Quellen genutzt. Zumindest für den Bestand BW2 ist eine ursprüngliche künstliche Begründung auch dokumentarisch bestätigt. Der Bestand dient somit als unabhängiger Beleg für die aus den genetischen Strukturen abgeleitete Rekonstruktion ausschließlich durch Kunstverjüngung geprägter Bestände.

In zwei Fällen weisen die Bestände Signaturen von Naturverjüngung anschließend an die zweifelsfreie ursprüngliche Kunstverjüngung auf. Die durch die Clusteranalyse gestützte Annahme, dass es sich auch bei NI2 um einen autochthonen Fichtenbestand handelt, wird dabei durch den Nachweis der Kunstverjüngung nicht grundsätzlich widerlegt. Die Strukturanalysen können belegen, dass der Bestand auf eine Pflanzung unter Verwendung mehrerer Saatgutquellen zurückgeht. Eine Aussage darüber, woher das verwendete Material stammt, kann diese Analysemethode dabei nicht treffen. Die Möglichkeit einer Pflanzung unter Verwendung autochthonen Saatguts bleibt somit explizit bestehen.

○ **Ausbreitungsdistanzen von Pollen und Samen**

Um die Ergebnisse zum Genfluss von außerhalb der Monitoringflächen besser interpretieren zu können und das Ausmaß innerhalb der Flächen zu bewerten, wurde auf der Basis der identifizierten Eltern-Nachkommen-Beziehungen Bestäubungs- und Samenausbreitungsdistanzen ermittelt.

Da die konkrete geographische Lage aller Altbäume und der Verjüngungskegel bekannt ist, kann hieraus die räumliche Entfernung zwischen bekannten Eltern und Nachkommen berechnet werden. Für einen Teil der Jungpflanzen konnten beide Eltern identifiziert werden, für einen anderen Teil nur jeweils ein einzelner Elternteil. Es ist nicht möglich, aus dieser Konstellation zu ermitteln, welcher Elternteil Samen- bzw. Pollenelter darstellt. Aufgrund des höheren Ausbreitungspotentials von Pollen gegenüber Samen in beiden Arten wurde daher bei zwei identifizierten Eltern der Baum mit der geringeren Entfernung zur Jungpflanze als Samenelter angenommen. Die Pollenausbreitungsdistanz entspricht der Bestäubungsdistanz und entspricht dem Abstand zwischen den beiden identifizierten Eltern. In Fällen, in denen lediglich ein Elternbaum identifiziert werden konnte, wurde dieser als Samenelter angenommen und von einer Bestäubung von außerhalb der Monitoringfläche ausgegangen.

Dieser Ansatz führt vermutlich zu einer leichten Überschätzung der mittleren Samenausbreitungsdistanz. In Fällen, in denen Jungpflanzen nahe der Grenze der Untersuchungsfläche stehen, ist es denkbar, dass sie auf Samen zurückgehen, die von jenseits der Flächengrenze eingetragen wurden. Ein auf der Untersuchungsfläche, eventuell weit entfernt stehender, identifizierter Elternbaum wird in diesem Fall als Samenelter angenommen, auch wenn der echte Samenelter deutlich näher an der Jungpflanze, aber außerhalb der Flächengrenzen zu finden ist. Eine solche nicht auszuschließende Ungenauigkeit in der Zuordnung führt allerdings nur zu einer leichten Überschätzung der Samenausbreitungsdistanzen in Bezug auf Mittelwert und eventuell Median. Die Form der Ausbreitungskurven in den Abbildungen AP6-25 und AP6-26 bleibt hiervon fast gänzlich unberührt.

Zur Berechnung der Bestäubungsdistanzen wurde darüber hinaus auch das Saatgut der Einzelbaumabsaaten verwendet. Bei bekanntem Mutterbaum wurde hier die Distanz zum identifizierten zweiten Elternbaum als Bestäubungsdistanz berechnet. Da bei dem gezielt geernteten Saatgut der Samenelter unzweifelhaft feststand, handelt es sich in allen diesen Fällen um echte Bestäubungsdistanzen. Da die Samen der Einzelbaumabsaaten vom Baum und also noch vor ihrer Ausbreitung geerntet wurden, ging das Saatgut nicht in die Auswertung zu den Samenausbreitungsdistanzen ein.

Da die Auswertungen auf Saatgut und etablierter Naturverjüngung basieren, handelt es sich bei den hier gezeigten Daten um realisierte Ausbreitungsdistanzen. Diese können von Werten, die mittels Samen- und Pollenfallen ermittelt werden, abweichen. Insbesondere bei den Samenausbreitungsdistanzen spielen neben dem eigentlichen Ausbreitungspotential auch zusätzliche ökologische Faktoren eine Rolle, so etwa die Verfügbarkeit geeigneter Keimbetten oder die Fähigkeit, im Schatten des eigenen Elternbaums zu wachsen.

Im Folgenden werden die über den gesamten Datensatz ermittelten Ausbreitungsdistanzen dargestellt.

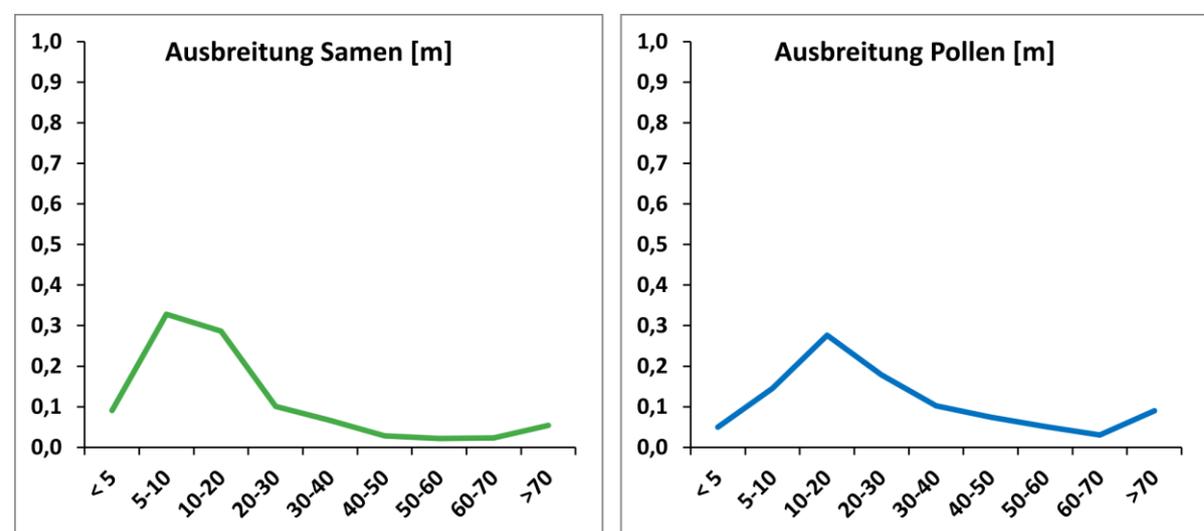


Abb. AP6-25: Über den gesamten Datensatz gemittelte Ausbreitungsdistanzen von Samen (links) und Pollen (rechts) auf den Buchenflächen.
X-Achse: Distanzklasse [m],
Y-Achse: Anteil der jeweiligen Distanzklasse an sämtlichen Ausbreitungsereignissen.

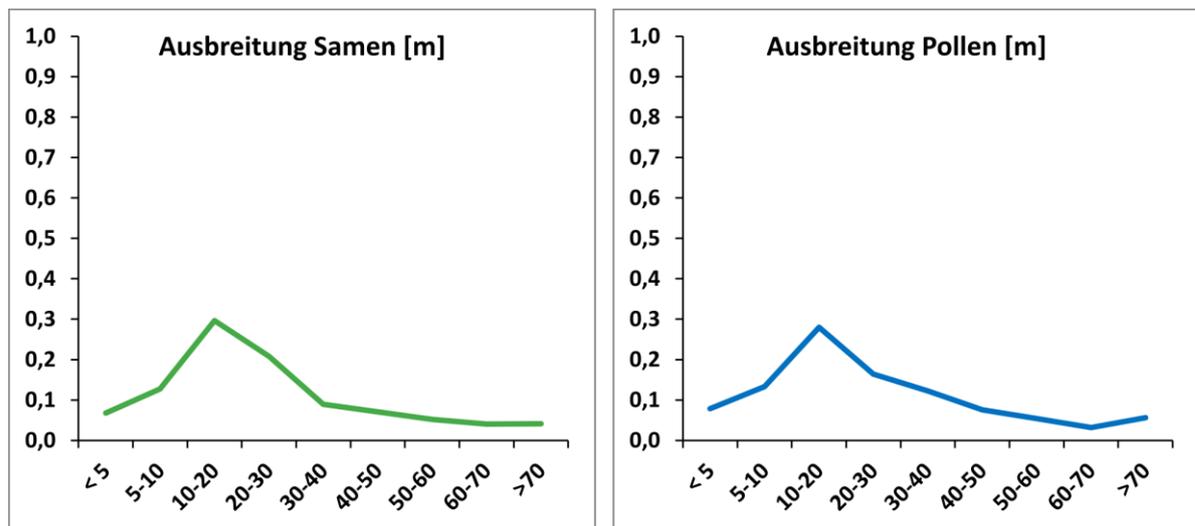


Abb. AP6-26: Über den gesamten Datensatz gemittelte Ausbreitungsdistanzen von Samen (links) und Pollen (rechts) auf den Fichtenflächen.

X-Achse: Distanzklasse [m],

Y-Achse: Anteil der jeweiligen Distanzklasse an sämtlichen Ausbreitungsereignissen.

Bei beiden Baumarten erfolgt sowohl die Samen- als auch die Pollenausbreitung zum weitaus überwiegenden Teil im Nahbereich (Abbildungen AP6-25 und AP6-26).

Für beide Arten ist dabei erwartungsgemäß die Ausbreitungskurve des Pollens flacher und weist einen ausgeprägten breiten Tail auf, zeigt also mehr Ausbreitungsereignisse in höheren Distanzklassen. Dies entspricht den Erwartungen bei einer windbestäubten Baumart, auch bei der Fichte mit ihren ausbreitungsstarken windverbreiteten Samen. Anteilsmäßig finden bei beiden Arten die meisten Bestäubungen im Bereich 10 – 20 m statt. Bei der Buche liegt der Mittelwert der Pollenausbreitung über alle Bestände bei 29,5 m. Bei der Fichte liegt der Mittelwert bei 26,5 m. Das etwas höhere Fernausbreitungspotential ist auch am breiteren Tail der Ausbreitungskurve in Abbildung AP6-23 zu sehen. Ursache hierfür ist möglicherweise der leichtere Pollen der Buche oder die weiter unten diskutierte räumliche Heterogenität der Monitoringflächen.

Ein deutlicherer Unterschied zeigt sich bei den Samenausbreitungsdistanzen. Auch hier liegt der Peak der Ausbreitungskurven jeweils im Nahbereich. In beiden Fällen fallen die Kurven bereits in mittleren Distanzklassen deutlich ab. Die Hauptausbreitung findet dabei bei der Buche im Distanzbereich 5 – 10 m statt und bei der Fichte im Bereich 10 – 20 m. Die Ausbreitungskurve der Fichte zeigt hier einen deutlich breiteren Tail, weist also erwartungsgemäß mehr Fernausbreitungsereignisse auf als die Buche. Für die Buche liegt der Mittelwert der Samenausbreitung über alle Bestände bei 21,7 m. Für die Fichte liegt der Mittelwert bei 25,9 m.

Insgesamt schwanken die Ausbreitungsdistanzen zwischen den Monitoringflächen bei der Buche stärker als bei der Fichte. Zunächst überrascht auch, dass die schwersamige Buche erheblich höhere maximale Ausbreitungsdistanzen aufweist als die leichtsamige windverbreitete Fichte. Dieses unerwartete Ergebnis hat allerdings keine biologische Grundlage, sondern erklärt sich aus der unterschiedlichen Bestandsstruktur der zwei Baumarten und dem Sampling-Design der Studie. Auf allen Monitoringflächen wurden Vollaufnahmen der 1ha-Intensivflächen durchgeführt. Insgesamt wurden pro Fläche mindestens 250 Altbäume beprobt. Wenn diese Zahl auf der Intensivfläche nicht erreicht wurde, wurden zusätzliche Bäume der Extensivfläche beprobt, bis die Stichprobe von 250 Bäumen erreicht war.

Auf den Fichtenflächen wurden durch hohe Stammdichte die 250 Bäume in fast allen Fällen bereits auf der 1ha-Intensivfläche erreicht.

Für die Buchenflächen war dies nur bei SN2, ST1 und TH1 der Fall. Auf den restlichen Flächen war eine Einbeziehung der Extensivfläche zur Erreichung der Minimalstichprobe notwendig. Die maximalen Entfernungen zwischen Altbäumen sind daher bei der Fichte deutlich geringer als bei der Buche. Diese Einschränkung hat dabei keinen Einfluss auf den Verlauf der Ausbreitungskurven. Hier ist nur der Distanzklassenbereich bis 70 m notwendig, um das klare Ausbreitungsmaximum im Nahbereich und den deutlichen Abfall bereits in mittleren Distanzbereichen darzustellen.

Bei der Buche können einzelne der maximalen Samen-Ausbreitungsereignisse auch auf die weiter oben beschriebene Schwierigkeit der Zuordnung von Samen- und Pollenelter zurückgehen und fälschlich als Samenausbreitung kategorisiert sein. Das würde allerdings lediglich die errechneten Mittelwerte und Mediane verändern. Der Verlauf der Ausbreitungskurve bleibt hiervon ebenfalls nahezu unberührt. Die oben getroffenen Schlussfolgerungen bleiben daher sowohl im Vergleich der Flächen einer Art als auch im Vergleich beider Arten weiterhin gültig.

○ **Genfluss von außerhalb der Monitoringflächen**

Externer Genfluss über den Eintrag von Pollen und Samen von außerhalb der Monitoringflächen spielt bei beiden Arten, auf allen Flächen und in allen Nachkommen-Kohorten eine bedeutsame Rolle.

Das Ausmaß des Polleneintrags folgt dabei für alle Flächen fast durchgängig dem Muster Saatgut < Verjüngungskegel < Naturverjüngung. Für den Sameneintrag gilt entsprechend Verjüngungskegel < Naturverjüngung. Einzelne Flächen können in unterschiedlichem Maße von dieser Regel abweichen. Die Hierarchie ergibt sich dabei aus dem Versuchsaufbau und der begrenzten Ausbreitungsdistanz sowohl für Pollen als auch für Samen mit einem deutlichen Maximum im Nahbereich. Für das Saatgut wurden 20 ausgewählte Bäume direkt beerntet. Die Verjüngungskegel stellen vier separate, aber räumlich stark konzentrierte Gruppen von Jungpflanzen dar. Die Mischprobe der Naturverjüngung wurde schließlich über die gesamte Intensivfläche gleichmäßig verteilt beprobt. Alle Monitoringflächen stellen Ausschnitte größerer Bestände dar, die Grenzen der Monitoringflächen sind daher keine biologischen Bestandsgrenzen. Hieraus ergeben sich für jede der drei Kohorten unterschiedlich stark ausgeprägte Randeffekte. Das Saatgut der Erntebäume geht zum überwiegenden Teil auf Bestäubung durch direkt benachbarte Bäume zurück. Dadurch ist hier der Pollenanteil von außerhalb der Monitoringfläche relativ gering. Die Pflanzen der Verjüngungskegel stammen bedingt durch die geringen Samenausbreitungsdistanzen zu großen Teilen von Bäumen der direkten Umgebung ab. Diese wurden wiederum überwiegend von ebenfalls direkt benachbarten Bäumen bestäubt. Die Mischprobe der Naturverjüngung schließlich wurde auf der gesamten Intensivfläche gesammelt, also auch nahe der Flächengrenzen, daher finden sich hier die höchsten Anteile an eingetragenen Samen und Pollen.

Bei der Buche liegt der durchschnittliche Polleneintrag über alle Flächen und Kohorten hinweg bei 71 %. Bei einer Streuung von 40 - 70 % liegt der Mittelwert des Saatguts bei 55 % Bestäubung durch externe Väter. Für die Verjüngungskegel beträgt die Streuung 55 - 96 % und der Mittelwert 79 %. Die Mischprobe der Naturverjüngung streut von 66 - 95% mit einem Mittelwert von 81 %. Der durchschnittliche Sameneintrag ist erwartungsgemäß deutlich geringer und liegt für den Gesamtdatensatz aller Flächen und Kohorten bei 35 %. Hier liegen die Streuung der Verjüngungskegel bei 3 - 69 % und der Mittelwert bei 32 %. Für die Mischprobe liegen die Streuung bei 9 - 76 % und der Mittelwert bei 37 %.

Der Samen- und Polleneintrag folgt auf den Fichtenflächen dem gleichen Muster. Insgesamt liegen die Genflussraten von außerhalb der Monitoringflächen höher als bei den Buchenflächen.

Der durchschnittliche Polleneintrag über alle Flächen und Kohorten beträgt hier 82 %. Für das Saatgut beträgt die Streuung 40 – 90 % und der Mittelwert 69 %. Für die Verjüngungskegel beträgt die Streuung 62 - 96 % und der Mittelwert 86 %. Die Mischprobe der Naturverjüngung schließlich streut von 65 - 99 % bei einem Mittelwert von 89 %. Der durchschnittliche Sameneintrag ist trotz der ausbreitungsstarken Samen auch hier erwartungsgemäß deutlich geringer und liegt für den Gesamtdatensatz aller Flächen und Kohorten bei 46 %. Hier liegen die Streuung der Verjüngungskegel bei 17 - 64 % und der Mittelwert bei 42 %. Für die Mischprobe liegen die Streuung bei 15 - 80 % und der Mittelwert bei 50 %.

Die hohen Eintragsraten charakterisieren sämtliche Monitoringflächen als Ausschnitte größerer reproduktiver Einheiten. Das entspricht den Erwartungen bei diesen zwei bestandsbildenden windbestäubten Baumarten. Die hierdurch realisierte hohe räumliche Konnektivität zeigt sich auch in der durch die STRUCTURE-Analyse nachgewiesenen hohen genetischen Komplexität der Bestände.

○ **Anteil reproduzierende Altbäume und individueller reproduktiver Erfolg**

Wichtige Kenngrößen zur Bewertung des genetischen Systems in Populationen sind der Anteil reproduzierender Individuen und der individuelle reproduktive Erfolg, also die Verteilung der Nachkommenzahl pro Individuum. Diese zwei Faktoren beeinflussen weitere populationsbiologische Parameter und sind daher wichtig für die korrekte Interpretation experimentell gewonnener Daten.

Für beide Arten fällt auf, dass nur eine Minderheit der Altbäume tatsächlich am Reproduktionsgeschehen beteiligt ist. Für den Großteil der Bäume lassen sich keine Nachkommen nachweisen. Sowohl für Buche als auch für Fichte liegt der flächenübergreifende Mittelwert der reproduzierenden Altbäume bei lediglich 31 % des Gesamtaltbestandes. Auf den einzelnen Buchenflächen liegt der Anteil dabei bei 16 – 46 %, auf den Fichtenflächen bei 18 – 40 %.

Auch der individuelle reproduktive Erfolg, also die Anzahl an Nachkommen pro Baum, zeigt eine ausgeprägt asymmetrische Verteilung. Bei Buche produzieren im Mittel 80 % (Streuung 74 – 89 %) der Bäume ein bis drei Nachkommen. Lediglich durchschnittlich 20 % der Bäume produzieren vier und mehr Nachkommen. Dennoch stellt diese Minderheit an Elternbäumen mit im Durchschnitt 51 % (Streuung 37 - 61 %) einen überproportional hohen Anteil der beprobten Naturverjüngung.

Die Werte für die Fichte liegen in vergleichbaren Bereichen. Hier produzieren im Mittel 83 % (Streuung 74 – 95 %) der Bäume ein bis drei Nachkommen. Lediglich 17 % produzieren vier und mehr Nachkommen. Der Anteil der Nachkommen dieser verhältnismäßig wenigen produktivsten Elternbäume ist mit durchschnittlich 37 % (Streuung 13 – 60 %) deutlich weniger stark ausgeprägt als bei der Buche. Dies erklärt sich aus dem etwas niedrigeren Anteil produktiver Elternbäume und der geringeren maximalen Anzahl an Nachkommen.

Es ist möglich, dass die Stärke der Asymmetrie im individuellen reproduktiven Erfolg durch die Art der Probennahme (vier lokal konzentrierte Verjüngungskegel und eine relativ kleine Stichprobe flächiger Naturverjüngung) in Verbindung mit der nachgewiesenen räumlich begrenzten Samen- und Pollenausbreitung überschätzt wird. Es ist daher denkbar, dass die Asymmetrie im individuellen reproduktiven Erfolg in Bezug auf die gesamte Naturverjüngung weniger stark ausfällt, als in der untersuchten Stichprobe. Dass der beobachtete Effekt kein reines Artefakt der Probennahme ist, sondern das tatsächliche Reproduktionsgeschehen widerspiegelt, zeigt der im folgenden Teilkapitel dargestellte Zusammenhang zwischen reproduktivem Erfolg und sozialer Stellung bzw. Größe.

○ Reproduktiver Erfolg und soziale Stellung / Größe

Für die Charakterisierung des genetischen Systems ist nicht nur die Frage bedeutsam, welcher Anteil der potenziellen Elternbäume einer Population auch tatsächlich an der Reproduktion beteiligt ist. Wichtig ist darüber hinaus, welche konkreten Faktoren die Wahrscheinlichkeit auf reproduktiven Erfolg eines Individuums erhöhen oder verringern. Zur Untersuchung dieser Frage standen für nahezu sämtliche Monitoringflächen vollständige Daten zu Kraft'scher Klasse und Brusthöhendurchmesser (BHD) als Proxies für soziale Stellung und Größe aller Bäume zur Verfügung.

Zur Untersuchung eines möglichen Zusammenhangs zwischen sozialer Stellung bzw. Größe und reproduktivem Erfolg wurden Kraft'sche Klasse und Brusthöhendurchmesser der Altbäume mit Nachkommen und der Altbäume ohne Nachkommen miteinander verglichen, mittels Mann-Whitney-U-Test auf Unterschiede getestet und abschließend die Effektstärke nach Cohen berechnet.

Für beide Arten existiert sowohl innerhalb fast aller einzelnen Monitoringbestände als auch über alle Flächen hinweg ein ausgeprägter Zusammenhang zwischen reproduktivem Erfolg und sozialer Stellung bzw. Größe auf Einzelbaumebene.

Bei der Buche fällt der Anteil reproduzierender Bäume im flächenübergreifenden Mittel stetig von 51 % in der Kraft'schen Klasse 1 auf 3 % in Klasse 5. Vergleichbare Verteilungen finden sich auch für die meisten Einzelflächen. Bemerkenswert ist hierbei zum einen der hohe Anteil nichtreproduzierender Bäume auch in Klasse 1 sowie die Beobachtung, dass selbst gänzlich dominierte, unterständige Bäume der Klasse 5 zu geringen Anteilen am Reproduktionsgeschehen beteiligt sind. Während die soziale Stellung daher einen Eindruck darüber vermittelt, welche Bäume den größten Beitrag zur nachfolgenden Generation leisten, ist eine konkrete Identifizierung reproduktiv erfolgreicher Bäume nicht möglich.

Umgekehrt steigt der Anteil von 0 % in der Größenklasse bis 10 cm BHD auf 58 % in der Größenklasse bis 80 cm BHD. Auch hier finden sich auf den meisten Einzelflächen vergleichbare Verteilungen. Ab dieser Klasse steigt der Anteil reproduzierender Bäume nicht mehr weiter an, sondern verharrt bei 55 – 60 %. Dies kann möglicherweise durch die abnehmende Stichprobengröße erklärt werden. In der Größenklasse bis 70-80 cm finden sich noch insgesamt 212 Altbäume. In den Klassen 80-90 cm sowie über 90 cm sinkt die Anzahl jeweils auf 46 und 11 Altbäume. Während daher in den letzten zwei Klassen Stichprobeneffekte nicht ausgeschlossen werden können, ist das Plateau über die letzten drei Größenklassen doch auffällig. Möglicherweise spielen hier bereits auch Alterseffekte eine Rolle. In diesem Fall sprächen die Daten eher gegen die Hypothese, dass Bäume in der altersbedingten Absterbephase ihre Ressourcen schwerpunktmäßig in die Reproduktion investieren. Die Ergebnisse des Projekts liefern damit mögliche Anhaltspunkte für eine weitergehende Bearbeitung dieser noch nicht abschließend geklärten reproduktionsökologischen Frage.

Die für die Buche beschriebenen Zusammenhänge finden sich in erstaunlich ähnlicher Form auch für die Fichte. Für diese Art fällt der Anteil reproduzierender Bäume im flächenübergreifenden Mittel stetig von ebenfalls 51 % in der Kraft'schen Klasse 1 auf 15 % in Klasse 5. Der für die Buche beobachtete Trend eines hohen Anteils nichtreproduzierender Bäume in Klasse 1 und gleichzeitig eines vergleichsweise hohen Anteiles reproduzierender Bäume in Klasse 5 zeigt sich hier noch verstärkt.

Auch die Fichte zeigt einen klaren Anstieg von 0 % reproduzierender Bäume in der Größenklasse bis 10 cm BHD auf 100 % in der Größenklasse über 80 cm BHD. Ein Stagnieren in den oberen Größenklassen wie bei der Buche ist hier nicht zu beobachten. Auch hier ist zu beachten, dass die Daten der Klassen 80-90 cm und über 90 cm nur vier bzw. zwei Bäume beinhalten. Ähnliche Verteilungen finden sich für beide Parameter auch für die meisten Einzelflächen.

○ **Genetische Diversität – Buche**

Die genetische Variation bewegt sich in allen Beständen auf einem vergleichbaren und relativ hohen Niveau. Es sind keine ausgeprägten Unterschiede zwischen den verschiedenen Beständen zu beobachten. Das gleiche gilt für die drei untersuchten Kohorten Altbäume, Saatgut und Naturverjüngung. Die genetische Variation bewegt sich in allen drei Kohorten auf dem gleichen Niveau. Ein Trend der Zu- oder Abnahme genetischer Diversität vom Altbaumbestand in die Folgegeneration ist nicht vorhanden.

An der im Vergleich zur erwarteten Heterozygotie leicht niedrigeren beobachteten Heterozygotie und dem Fixierungsindex leicht über null lässt sich erkennen, dass sich die Bestände nicht völlig im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden. Die wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist ein geringer Anteil an Selbstbestäubungen und das Vorhandensein von Familienstrukturen in allen Kohorten. Hierfür spricht auch, dass die genannten Effekte in der Reihenfolge Altbäume – Naturverjüngung – Saatgut zunehmen. Dies entspricht den Erwartungen, da in dieser Reihenfolge die Familienstrukturen aus dem Samplingschema technisch bedingt zunehmen: Die Altbäume verteilen sich gleichmäßig auf die gesamte Bestandsfläche. Die Hälfte der Naturverjüngung wurde in vier räumlich eng begrenzten Verjüngungskegeln gesammelt. Das Saatgut schließlich stammt von 20 Altbäumen, stellt also 20 Halbschwisterfamilien dar.

Das Fehlen von Unterschieden zwischen den Beständen und Kohorten zeigt sich deutlich. Unterschiede finden sich bei der absoluten Anzahl an Allelen pro Locus. Diese Unterschiede nivellieren sich bereits bei der Betrachtung der effektiven Anzahl an Allelen pro Locus. Seltene Allele haben auf diesen Schätzer nur einen geringen Einfluss, die effektive Anzahl an Allelen bildet somit die häufig auftretenden Allele ab. Die beobachtete Nivellierung und die Beobachtung, dass die effektive Anzahl an Allelen nur etwa 43 % der absoluten Anzahl beträgt, weist also auf eine relativ hohe Zahl seltener Allele hin, die jeweils nur in wenigen Individuen vertreten sind. Diese seltenen Allele zeigen sich noch in der absoluten Anzahl an Allelen und verursachen hier die beobachteten Unterschiede zwischen den Beständen und insbesondere zwischen den Kohorten innerhalb eines Bestandes durch stochastische Prozesse. Diese führen dazu, dass einzelne Allele nicht von der Altbaumgeneration in die Folgegeneration transportiert werden oder in der Altbaumgeneration nicht auftretende Allele von außerhalb des Bestands in die Folgegeneration eingetragen werden. Damit stehen die beobachteten Unterschiede nicht für qualitative oder quantitative Unterschiede zwischen den Beständen, sondern illustrieren vielmehr die populationsbiologischen Prozesse innerhalb naturverjüngender Bestände.

Auf Basis der erwarteten Heterozygotie schließlich zeigen sich keinerlei Unterschiede zwischen den Beständen und Kohorten mehr. Hieraus lässt sich schließen, dass es keine Veränderung in den Allelfrequenzen zwischen den Beständen oder von der Eltern- in die Folgegeneration gibt.

Auf Grundlage der üblichen populationsgenetischen Parameter präsentieren sich die Bestände also sehr einheitlich sowohl in der räumlichen als auch in der zeitlichen Dimension. Die fehlenden Unterschiede zwischen den Generationen illustrieren dabei deutlich, dass die Monitoringflächen Ausschnitte größerer reproduktiver Einheiten darstellen und derzeit keiner genetischen Drift unterliegen. Ein Verlust von Allelen auf der Fläche kann in dieser Situation immer durch Genfluss von außen ausgeglichen werden.

○ Genetische Diversität – Fichte

Die Fichtenbestände präsentieren sich hinsichtlich der populationsgenetischen Parameter sehr ähnlich wie die Buchenbestände.

Die genetische Variation bewegt sich in allen Beständen auf einem vergleichbaren Niveau. Es sind keine ausgeprägten Unterschiede zwischen den verschiedenen Beständen zu beobachten. Das gleiche gilt für die drei untersuchten Kohorten Altbäume, Saatgut und Naturverjüngung. Die genetische Variation bewegt sich in allen drei Kohorten auf dem gleichen Niveau. Ein genereller Trend der Zu- oder Abnahme genetischer Diversität vom Altbaumbestand in die Folgegeneration ist nicht vorhanden.

An der im Vergleich zur erwarteten Heterozygotie niedrigeren beobachteten Heterozygotie und dem Fixierungsindex über null lässt sich erkennen, dass auch die Fichtenbestände sich nicht völlig im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden. Dieser Effekt ist in den Fichtenbeständen variabler und stärker ausgeprägt als in den Buchenbeständen. Im Gegensatz zu den Buchenbeständen nehmen die genannten Effekte tendenziell in der umgekehrten Reihenfolge zu: Saatgut – Naturverjüngung – Altbäume. Dies und die Variabilität der Parameter lassen sich potenziell mit Unterschieden in der Bestandsbegründung erklären.

Im Gegensatz zu den stark durch natürliche Verjüngung geprägten Buchenbeständen gehen die meisten Fichtenaltbestände auf künstliche Begründung zurück. Dies führt zu unterschiedlichen genetischen Strukturen im Altbaumbestand und kann sich noch auf die Folgegeneration auswirken. Ebenso wie bei der Buche haben die beobachteten Trends allerdings keine statistische Aussagekraft und sollten nicht überbewertet werden.

Ebenfalls sehr ähnlich den Ergebnissen in den Buchenbeständen zeigt sich das Fehlen ausgeprägter Unterschiede zwischen den Beständen und Kohorten. Die ausgeprägtesten Unterschiede finden sich auch bei der Fichte bei der absoluten Anzahl an Allelen pro Locus.

Diese Unterschiede nivellieren sich auch hier wieder bei der Betrachtung der effektiven Anzahl an Allelen pro Locus. Seltene Allele haben auf diesen Schätzer nur einen geringen Einfluss, die effektive Anzahl an Allelen bildet somit die häufig auftretenden Allele ab. Die beobachtete Nivellierung und die Beobachtung, dass die effektive Anzahl an Allelen nur etwa 39 % der absoluten Anzahl beträgt weist also auf eine relativ hohe Zahl seltener Allele hin, die jeweils nur in wenigen Individuen vertreten sind. Diese seltenen Allele zeigen sich noch in der absoluten Anzahl an Allelen und verursachen hier die beobachteten Unterschiede zwischen den Beständen und insbesondere zwischen den Kohorten innerhalb eines Bestandes durch stochastische Prozesse. Diese führen dazu, dass einzelne Allele nicht von der Altbaumgeneration in die Folgegeneration transportiert werden und in der Altbaumgeneration nicht auftretende Allele von außerhalb der Fläche in die Folgegeneration eingetragen werden. Damit stehen die beobachteten Unterschiede nicht für qualitative oder quantitative Unterschiede zwischen den Beständen, sondern illustrieren vielmehr die populationsbiologischen Prozesse innerhalb naturverjüngender Bestände. Auch hierin ähneln die Fichtenbestände trotz der oben erwähnten unterschiedlichen Begründungsgeschichte deutlich den Buchenbeständen.

Auf Basis der erwarteten Heterozygotie schließlich zeigen sich keinerlei Unterschiede zwischen den Beständen und Kohorten mehr. Hieraus lässt sich schließen, dass es keine Veränderung in den Allelfrequenzen zwischen den Beständen oder von der Eltern- in die Folgegeneration gibt.

Wie für die Buche kann auch für die Fichtenbestände geschlossen werden, dass sie sich auf Grundlage der üblichen populationsgenetischen Parameter sehr einheitlich sowohl in der räumlichen als auch in der zeitlichen Dimension darstellen.

Auch die Fichtenflächen stellen Ausschnitte größerer reproduktiver Einheiten dar und unterliegen derzeit keiner genetischen Drift. Ein Verlust von Allelen auf der Fläche kann in dieser Situation immer durch Genfluss von außen ausgeglichen werden.

○ **Effektive Populationsgröße**

In den auf Mittelwerten über die analysierten Marker basierenden üblichen populationsgenetischen Parametern sind keine Unterschiede zwischen den Monitoringflächen und den Generationen nachweisbar. Dies ist allerdings auch Folge der repräsentativen Stichprobengrößen und der für bestandsbildende windbestäubte Baumarten typischen geringen Selbstungsrate. Deshalb spiegeln diese Parameter eher die Markereigenschaften wider und weniger den genetischen Zustand der untersuchten Bestände. Mittelwerte über die analysierten Marker allein sind aus diesem Grund nicht informativ genug.

Zusätzlich wurde daher die demographische und markerbasierte effektive Populationsgröße N_e berechnet. Das theoretische Konzept der effektiven Populationsgröße beruht darauf, dass in einer idealisierten Population die effektive Größe gleich der Zensusgröße ist. In der Praxis ist die effektive Größe jedoch meist kleiner, was z. B. an Schwankungen in der Populationsgröße, unausgeglichenem Geschlechterverhältnis, der schwankenden Anzahl an Nachkommen oder mehr oder weniger engen Verwandtschaftsbeziehungen liegen kann.

Die effektive Populationsgröße kann über demographische Eigenschaften sowie mit markerbasierten Methoden geschätzt werden. Darüber hinaus ist es ein weiterer Vorteil dieses Parameters, dass er unabhängig vom Markertyp durch zuverlässige Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse ermittelt werden kann.

Im Gegensatz zu den klassischen populationsgenetischen Parametern zeigen sich bei Betrachtung der effektiven Populationsgröße erhebliche Unterschiede zwischen den Beständen und Generationen. Bei der Buche liegt die effektive Populationsgröße bei den Altbeständen in den meisten Fällen in einem ähnlichen Bereich. Eine bemerkenswerte Abweichung stellt der Brandenburger Bestand BB1 dar, der nur eine sehr geringe N_e aufweist. Im Mittel liegt die effektive Populationsgröße der Altbestände bei 148. Eine etwas geringere N_e und deutlich größere Schwankungen zwischen den Beständen zeigt die Naturverjüngung. Die effektive Populationsgröße im Saatgut schließlich liegt mit im Mittel 60 und nur geringen Schwankungen zwischen den Beständen erheblich unter den Werten für Altbaumbestand und Naturverjüngung.

Ein ähnliches Bild ergibt sich bei den Fichtenbeständen. Mit im Mittel 228 ist die effektive Populationsgröße der Altbestände im Vergleich der drei Kohorten am höchsten. Gleichzeitig liegt sie damit deutlich über den Werten der Buchenbestände. Während es keine Ausreißer wie den Buchenbestand BB1 gibt, schwankt die effektive Populationsgröße zwischen den Fichtenaltbeständen stärker als zwischen den Buchenaltbeständen. Auch bei den Fichtenbeständen liegt die effektive Populationsgröße der Naturverjüngung leicht unterhalb der der Altbestände (im Mittel 219). Auch hier liegt der Wert deutlich oberhalb der Buchennaturverjüngung. Die effektive Populationsgröße des Saatguts hingegen ist mit im Mittel 61 nahezu identisch mit der im Buchensaatgut. Auch bei der Fichte ist somit ein extremer Abfall der effektiven Populationsgröße im Saatgut zu beobachten.

Die auffällig geringe effektive Populationsgröße des Altbaumbestands der Monitoringfläche BB1 erklärt sich aus der Verjüngungsphase des Bestands, der auf sehr wenige Gründungsindividuen zurückgeführt werden kann. Achtzig Prozent aller 274 Altbäume dieser Fläche gehen dort wahrscheinlich auf lediglich zehn Samenbäume zurück.

Damit weist die geringe effektive Populationsgröße hier auf einen ausgeprägten genetischen Flaschenhalseffekt hin.

Die Abweichungen in der effektiven Populationsgröße zwischen Altbestand und Naturverjüngung bzw. Saatgut sowie die Schwankungen der Werte zwischen den Beständen innerhalb einer Nachkommenkohorte lassen sich durch eine Kombination populationsbiologischer Prozesse und technischer Aspekte der Probenahme erklären. Insbesondere die Verjüngungskegel sind durch ausgeprägte Familienstrukturen charakterisiert, viele Verjüngungskegel werden durch Nachkommen weniger Elternbäume dominiert. In schwächerem Maße gilt dasselbe für die Mischproben, für die eine gänzlich homogene Verteilung auf den Monitoringflächen nicht für alle Flächen im gleichen Maß vorlag. Hieraus resultiert die im Vergleich zu den Altbäumen etwas geringere effektive Populationsgröße. Hinzu kommen die unterschiedlichen Genflussraten in den verschiedenen Beständen und die unterschiedliche Anzahl an Reproduktionsereignissen auf den Flächen. Aus der flächenspezifischen Kombination dieser drei Faktoren ergeben sich die beobachteten Unterschiede zwischen den untersuchten Beständen.

Die genannten Faktoren wirken auch in den Saatgutproben und erzeugen hier eine erhebliche Absenkung der effektiven Populationsgröße im Vergleich zum Altbestand. Die Absaaten der 20 Erntebäume stellen 20 Halbgeschwisterfamilien und ein einziges Reproduktionsereignis dar.

Trotz hoher Genflussraten und zahlreicher Pollenspender herrschen in den Saatgutproben daher immer sehr enge Verwandtschaftsverhältnisse und ausgeprägte Familienstrukturen. Diese führen zu den beobachteten sehr geringen effektiven Populationsgrößen und stellen genetische Flaschenhalseffekte dar. Eine Beerntung von nur 20 Bäumen führt aus diesen Gründen unweigerlich zu einer genetischen Verarmung im gewonnenen Saatgut.

Das Verhältnis von effektiver Populationsgröße und Zensusgröße N_e/N ist ein wichtiger Kennwert für die Bewertung des genetischen Zustands von Populationen und wird unter anderem verwendet, um den Bedrohungsgrad von Arten und die Überlebensfähigkeit von Populationen einzuschätzen. Seine Größenordnung ist vom zugrundeliegenden Reproduktionssystem abhängig. Einfluss haben dabei etwa begrenzte Pollen- und Samenausbreitungsdistanzen, Ausgewogenheit der Familiengrößen, Anteil nichtreproduzierender Individuen oder überlappende Generationen. Ebenso wirken anthropogene Faktoren wie Bewirtschaftung, künstliche Verjüngung oder Fragmentierung. Bei überlappenden Generationen wird eine langfristige Annäherung an den Wert $N_e/N=0,5$ erwartet. Damit kann der Kennwert beispielsweise zur Bewertung der Naturnähe, der Intaktheit populationsbiologischer Prozesse oder als Warnsystem zur Anzeige möglicherweise kritischer genetischer Populationsstrukturen angewandt werden.

Für die Mehrheit der Altbestände liegt der Wert nahe bei oder über 0,5. Ausnahmen bilden die Bestände BB1, SN2 und TH1. Alle diese drei Bestände weisen in der Auswertung der genetischen Strukturen Zeichen für natürliche Verjüngung unter Reduktion der Anzahl der für die Verjüngung verfügbaren Samenbäume auf. Im Mittel liegen die Buchenaltbestände mit $N_e/N = 0,52$ nahe am erwarteten langfristigen Wert. Wie schon für die effektive Populationsgröße gezeigt, liegen die Werte der Naturverjüngung mit im Mittel $N_e/N = 0,45$ leicht unterhalb des Altbaumbestands aber in einer vergleichbaren Größenordnung und ebenfalls nahe am langfristig erwarteten Wert. Die leicht geringeren Werte sowie die Schwankungen zwischen den Monitoringflächen gehen dabei auf die oben beschriebenen Faktoren zurück. Die Saatgutproben fallen mit im Mittel $N_e/N = 0,21$ auf nur noch etwa 40 % des Elternbestands ab. Auch hier liegt die Begründung in den weiter oben genannten Faktoren.

Für die Fichtenbestände können vergleichbare Zusammenhänge gefunden werden. Eine bemerkenswerte Abweichung stellen die fast durchgängig deutlich oberhalb $N_e/N = 0,5$ liegenden Werte dar.

Der Mittelwert in den Altbeständen beträgt hier 0,79. Dies liegt vermutlich in der künstlichen Verjüngung, in den meisten Fällen mit Saatgut aus mehreren Quellen begründet. Durch entsprechende Erntemethoden und die Verwendung von Saatgutmischungen aus mehreren Jahrgängen oder Beständen kann die effektive Populationsgröße über das Niveau in naturverjüngenden Beständen gehoben werden. Auch in den Fichtenbeständen liegt N_e/N mit durchschnittlich 0,77 nur leicht unterhalb der Altbestände. Trotz der in Altbeständen und Naturverjüngung im Schnitt deutlich höheren Werte ist N_e/N im Saatgut mit 0,22 fast identisch mit den Werten der Buche. Damit reduziert sich der Wert für die Fichte auf nur noch 28 % im Vergleich zum Altbaumbestand. Auch hier gelten die weiter oben dargelegten Faktoren, die durch die Beerntung von nur 20 Bäumen zu einer in beiden Baumarten vergleichbaren Reduktion der genetischen Diversität führen.

Die Dynamik von N_e/N über Generationen hinweg unter Berücksichtigung der rekonstruierten Verjüngungsphase der Altbestände ergibt eine vereinfachte Klassifikation der Monitoringflächen in vier Szenarien. Die Hauptkategorien „ursprünglich natur- und kunstverjüngte Flächen“ können dabei weiter differenziert werden in „Erhalt, Verlust und Zunahme von N_e/N “ als Maß genetischer Diversität beim Generationswechsel von Altbaumbestand zu Naturverjüngung.

Die Daten zeigen, dass sowohl im Fall von ursprünglich naturverjüngten als auch von gepflanzten Altbeständen die genetische Diversität in den meisten Fällen in der nächsten Generation auf einem vergleichbaren Niveau erhalten bleibt und in seltenen Fällen sogar noch zunimmt. Der Erhalt der genetischen Diversität im ersten Fall kann durch ausreichend große, nicht isolierte Populationen erklärt werden, in denen genetische Drift und Genfluss von außen keinen maßgeblichen Einfluss auf die genetischen Strukturen ausüben.

Die Zunahme genetischer Diversität im zweiten Fall kann nur durch Genfluss von außerhalb erklärt werden. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Fläche BB1, deren Altbestand durch eine sehr reduzierte Anzahl von möglicherweise lediglich zehn Samenbäumen begründet wurde. Die hierdurch äußerst reduzierte effektive Populationsgröße wurde in der Folgegeneration durch Genfluss von außerhalb ausgeglichen und liegt in der Naturverjüngung nahe am Mittelwert aller Bestände. Für die Fläche RP3, die aus zwei Quellen begründet wurde, gilt eine vergleichbare Dynamik. Hier wird die im Altbestand durchschnittlich hohe genetische Diversität noch weiter angehoben.

Weniger eindeutig verhält es sich bei den Szenarien, die durch einen Verlust genetischer Diversität vom Altbestand zur Naturverjüngung gekennzeichnet sind. Bei gepflanzten Beständen mit hoher Ausgangsdiversität stellt dies vermutlich den natürlichen Prozess der Annäherung an den langfristig erwarteten Wert nahe 0,5 dar. Erklärbar ist die beobachtete Dynamik darüber hinaus beispielsweise durch geringe Populationsgrößen, fehlenden Genfluss oder eine Abnahme in der Anzahl reproduzierender Altbäume. Die Dynamik kann ebenso als ausgeprägter Selektionseffekt im Zusammenhang mit derzeit stattfindenden lokalen Anpassungsprozessen interpretiert werden. Eine abschließende Beantwortung dieser Frage ist im Rahmen des genetischen Monitorings nicht möglich. Mit der Möglichkeit, den Zustand des genetischen Systems zu bewerten, stellt das Monitoring jedoch ein wichtiges Werkzeug dar, Bestände mit Hinweisen auf Drift- oder Adaptationsprozesse zu identifizieren um diese in Folgeuntersuchungen gezielt zu analysieren.

Als Folgerung der Daten kann für beide Arten verallgemeinernd geschlossen werden, dass bei Naturverjüngung die Übertragung der genetischen Diversität zwischen den Generationen gewährleistet ist, solange die Elternpopulation groß genug und nicht isoliert ist.

Die Ergebnisse zeigen weiterhin, dass die Verjüngungsform einen maßgeblichen Einfluss auf die genetische Diversität des resultierenden Bestandes hat.

Altbestände, die auf Pflanzungen aus mehreren Saatgutquellen zurückgehen, zeigen in vielen Fällen eine überdurchschnittlich hohe effektive Populationsgröße. Dies ist eine direkte Folge der Saatgutmischung und der daraus resultierenden Reduktion der Verwandtschaftsstrukturen.

Bestände, die auf Naturverjüngung unter starker Reduktion der Anzahl an Samenbäumen, etwa in Schirmschlagverfahren zurückgehen, zeigen im Gegensatz hierzu deutlich reduzierte effektive Populationsgrößen. Kleinräumig naturverjüngte Bestände sortieren sich zwischen diesen zwei Extremen ein.

Aus diesem Muster darf nicht vorschnell auf eine generelle Überlegenheit von Kunstverjüngung gegenüber Naturverjüngung geschlossen werden. Hier stehen sich die beiden Komponenten genetische Vielfalt und lokale Anpassung gegenüber. Ein naturverjüngter Bestand repräsentiert immer auch einen fortlaufenden Anpassungsprozess an die lokalen Umweltbedingungen. Diesen Selektions- und Anpassungsprozess müssen gepflanzte Bestände nach ihrer Begründung für den jeweiligen Standort und die dort herrschenden Umweltbedingungen erstmalig durchlaufen. Die initial hohe genetische Diversität erhöht dabei die Aussicht auf Erfolg und kann in Folgegenerationen erhalten bleiben oder abnehmen. Hieraus ergeben sich unmittelbar Schlussfolgerungen für die genetisch nachhaltige Bewirtschaftung für Buche und Fichte sowie weitere bestandsbildende, windbestäubte Baumarten.

In naturverjüngenden Beständen, insbesondere wenn sich diese bereits seit mehreren Generationen natürlich verjüngen, sollte ein Fokus auf dem Erhalt der vorhandenen genetischen Strukturen liegen. Dies erfolgt beispielsweise durch komplexe, kleinräumige Verjüngung bei Einzelstammnutzung bzw. durch Einbeziehung einer möglichst hohen Zahl an Samenbäumen in sonstigen Verjüngungsverfahren.

Eine starke Reduktion der Samenbäume stellt einen genetischen Flaschenhals dar, dessen Auswirkungen in Folgegenerationen nur durch Genfluss von außerhalb des betroffenen Bestandes mehr oder weniger ausgeglichen werden können.

Bei Kunstverjüngung sollte der Fokus auf einer möglichst hohen genetischen Diversität des verwendeten Saatguts liegen. Eine hohe Ausgangsdiversität ermöglicht die Selektion angepasster Genotypen und schafft die Voraussetzungen für eine weitergehende Anpassung an den Standort in Folgegenerationen, sofern der gepflanzte Bestand anschließend in Naturverjüngung übergeht. Genetisch verarmtes Saatgut bietet hierbei nur eingeschränktes Selektions- und Anpassungspotential und kann in Folgegenerationen nur durch externen Genfluss aufgewertet werden.

Vor diesem Hintergrund sollte die erhebliche Reduktion der effektiven Populationsgröße im Saatgut als deutliches Warnsignal für die Saatgutproduktion verstanden werden. Die Ergebnisse belegen populations- und artübergreifend, dass eine Beerntung von lediglich 20 Bäumen die genetische Diversität des Elternbestands nicht erfassen kann. Die allelische Vielfalt ist zwar in Anzahl und Häufigkeitsverteilung annähernd repräsentiert, aber da durch die geringe Anzahl an Halbgeschwisterfamilien diese Allele immer wieder in denselben Kombinationen vorkommen, ist eine genetische Verarmung des gewonnenen Saatguts die Folge.

Eine verbesserte Erfassung der genetischen Diversität des Altbestands und eine Erhöhung der genetischen Diversität im Saatgut könnte dabei durch Anpassungen der Mindestanforderungen an Erntebestände, Erntebaumzahl und Saatgutmischungen relativ leicht erreicht werden:

- (1) Größere Saatgutbestände, beispielsweise durch Erhöhung der Mindestbaumzahl von 40 auf 100 erhöhen die genetische Diversität des Saatgutbestands

- (2) Eine größere Anzahl und eine gleichmäßigere räumliche Verteilung von Erntebäumen, beispielsweise durch Erhöhung der Mindestzahl auf 30 oder 40 gleichmäßig verteilte Bäume, verbessern die Erfassung der im Saatgutbestand vorhandenen genetischen Diversität
- (3) Die Mischung von Saatgut mehrerer Jahrgänge kann die genetischen Strukturen denen von Naturverjüngungen annähern, was zumindest für die Fichte in Betracht kommt. Eine Mischung von Saatgut mehrerer Erntebestände hat denselben Effekt und kann ebenfalls diskutiert werden.

6. Zusammenfassung der wichtigsten populationsgenetischen Erkenntnisse aus dem GenMon-Projekt

Die in den Monitoringflächen für Buche und Fichte beobachtete annähernd vollständige Übertragung der genetischen Diversität vom Altbestand auf die Naturverjüngung beruht auf großen Altbaumpopulationen von deutlich mehr als 250 Bäumen, von denen jedoch nur ca. ein Drittel reproduziert. Der Verlust an Allelen bezogen auf eine abgegrenzte Untersuchungsfläche wird durch Genfluss von außen wieder ausgeglichen, wenn der Altbestand nicht isoliert ist. Die Verjüngung geschieht zum erheblichen Teil sehr kleinräumig, ist aber immer kombiniert mit einem gewissen Anteil an größeren Ausbreitungsdistanzen von Pollen und auch Samen. Trotz unterschiedlich großer individueller Beiträge von Altbäumen zur Nachkommenschaft existieren vielfältige Kombinationen verschiedener Eltern, die bei einer Saatguternte von nur 20 Bäumen nicht erreicht werden kann. Diese Konstellation im Reproduktionsverhalten ermöglicht eine generationenübergreifende Stabilität der genetischen Diversität und muss als charakteristisch für bestandsbildende windbestäubte Baumarten angesehen werden.

Arbeitspaket 7: Methodische Weiterentwicklungen

1. Erstellung einer Referenzsequenz für *Fagus sylvatica*

Ein geeignetes Individuum für die Erstellung einer Referenzsequenz sollte genetisch repräsentativ für Mitteleuropa sein. Für die Auswahl wurden deshalb Erhebungen und Daten aus einem früheren Projekt genutzt, die mit Material von einem 25 Jahre alten Buchen-Herkunftsversuch auf der Fläche Schädtkbek (Schleswig-Holstein) gewonnen wurden. Das Referenzindividuum stammt aus einer Absaat der Herkunft Gransee (Brandenburg), die im Zentrum des natürlichen Verbreitungsgebiets der Buche liegt und ein ca. 200 Jahre alter Saatguterntebestand der Kategorie „Ausgewählt“ ist. Das ausgewählte Individuum ist ein guter genetischer Repräsentant von Buchenpopulationen aus Deutschland, Tschechien und Österreich (LIESEBACH H. et al. 2015). Von diesem Baum wurde Knospenmaterial entnommen, um DNA nach einem Standardprotokoll zu extrahieren.

Es wurden insgesamt drei NGS-Sequenzierungen durchgeführt (GATC Biotech AG): Illumina HiSeq (150bp Paired End; 26x Readabdeckung); Illumina MiSeq (300bp Paired End; 24x), SMRT PacBio (6x). Alle Reads der HiSeq- und MiSeq-Sequenzierungen wurden jeweils mit der CLC Genomics Workbench assembliert. Die besten Assemblierungen resultierten in 296,652 Contigs mit einem N50 von 2,951bp für die HiSeq-Sequenzierung, sowie in 279,689 Contigs mit einem N50 von 4,734bp für die MiSeq-Sequenzierung. Basierend auf den langen PacBio-Reads (Subread-N50 von ca. 5kb), wurden die MiSeq-Contigs in einem iterativen Ansatz zu Scaffolds verlängert (CLC Genomics Workbench). Es liegen 83,054 Scaffolds mit einem N50 von 20,357bp vor, die unter Anwendung verschiedener bioinformatischer Methoden noch weiter vereinigt werden können.

Da in der Zwischenzeit die genomische Referenzsequenz einer Buche öffentlich verfügbar wurde (MISHRA et al. 2018), die aus weniger Scaffolds (6,491) mit einer deutlich größeren N50-Länge (145 kb) als die eigene besteht, wurde diese als Referenz für die weiteren bioinformatischen Analysen im Rahmen der Markerentwicklung verwendet.

Die eigenen Sequenzdaten wurden zusätzlich dafür benutzt, erstmalig das komplette Chloroplastengenom der Baumart *Fagus sylvatica* zu erstellen, zu annotieren und zu publizieren (MADER et al. 2019). Das Chloroplastengenom der Buche ist 158.462 bp lang und enthält 131 Gene einschließlich 83 proteinkodierender Gene, 40 tRNA-Gene und 8 rRNA-Gene (Abb. AP7-1). Das vollständige Mitochondriengenom der Buche mit 504.715 bp Länge wurde ebenfalls assembliert und annotiert, und eine entsprechende Publikation ist 2020 eingereicht worden (MADER et al. 2020).

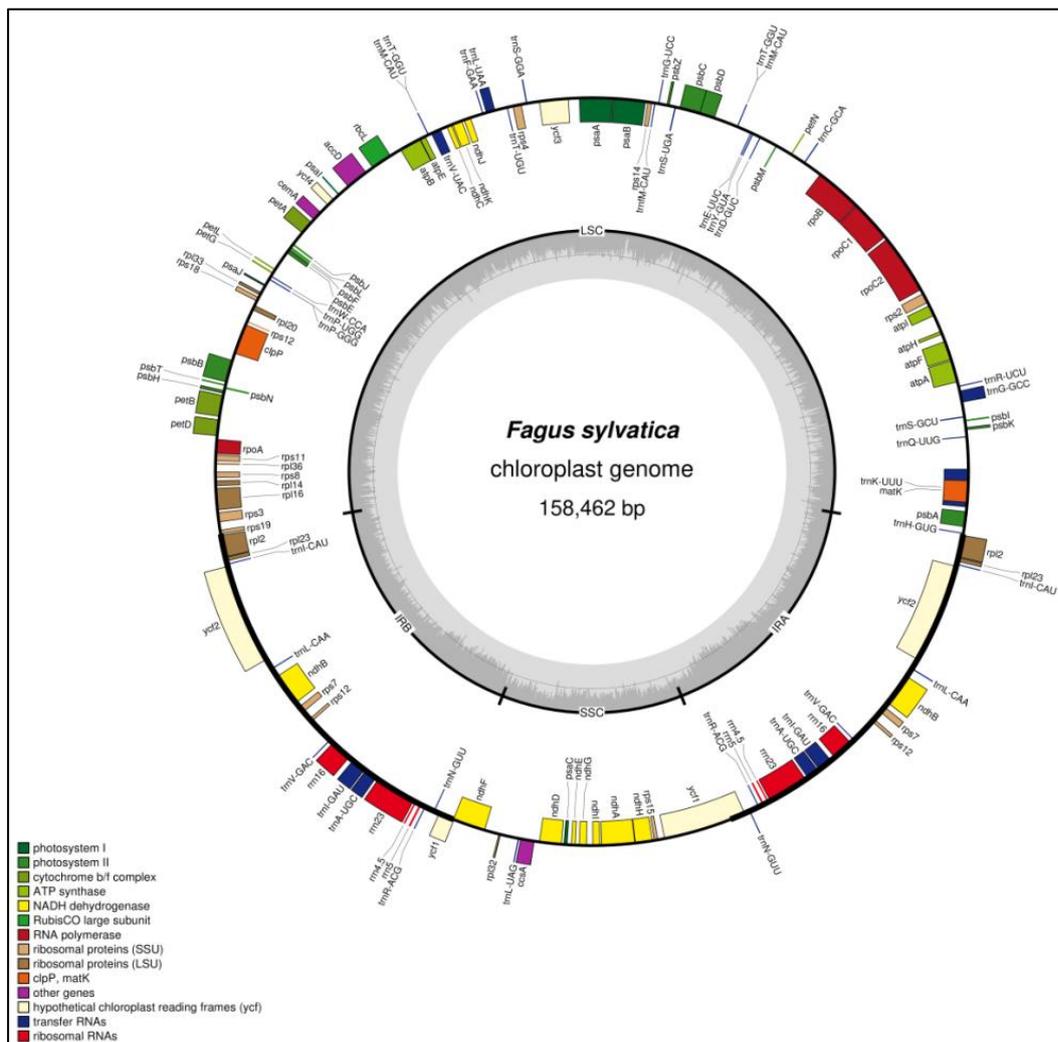


Abb. AP7-1: Genkarte des kompletten Chloroplastengenoms von *Fagus sylvatica* L. (MADER et al. 2019)

2. Auswahl von Material zur Marker-Entwicklung für das Merkmal Austriebstermin

Im Frühjahr 2016 wurden während des Blattaustriebs im Buchen-Herkunftsversuch Schädtker Bonituren durchgeführt, um Individuen, die sehr früh bzw. sehr spät austreiben, für die spätere Probenahme zu markieren. Die Versuchsfläche gehört zu einer internationalen Serie, die 1993/1995 vom Thünen-Institut für Forstgenetik initiiert wurde (LIESEBACH M. 2012). Da die angestrebten adaptiven Marker für das Merkmal Austriebstermin später für die Charakterisierung von Buchen in Deutschland eingesetzt werden sollen, wurden nur Prüfglieder des Herkunftsversuchs in Betracht gezogen, die aus Mitteleuropa stammen. Regionale und demographische Effekte sollten die Markerentwicklung möglichst nicht beeinflussen. Darüber hinaus wurden je Herkunft nur zwei Buchen ausgewählt (je eine früh und eine spät treibende), um in den beiden zu bildenden Pools potenzielle Verwandtschaften zu vermeiden, die eine Markerentwicklung stören könnten. Die Abbildungen AP7-2 und AP7-3 zeigen Beispiele mit jeweils benachbart stehenden früh und spät treibenden Individuen derselben Herkunft. Im Sommer 2016 wurde von insgesamt 28 markierten Bäumen (14 früh treibend und 14 spät treibend) Blattmaterial geerntet und portionsweise für eine spätere DNA-Extraktion eingefroren.



Abb. AP7-2: Herkunft 75 Spangenberg (Hessen), Bonitur am 6. Mai 2016 (Foto H. Liesebach)



Abb. AP7-3: Herkunft 29 Lensahn (Schleswig-Holstein), Bonitur am 6. Mai 2016 (Foto H. Liesebach)

3. Gewinnung von NGS-Rohdaten von extrem früh und extrem spät austreibenden Buchen

Die DNA der 14 früh- bzw. spätaustreibenden Buchen wurde nach einem Standardprotokoll extrahiert und dann zur Analyse in zwei Pools vereinigt (Pools kontrastierender Phänotypen: früh bzw. spät austreibend). Die beiden Pools wurden mit Illumina HiSeq 150bp Paired End jeweils mit 42 x Read-Abdeckung sequenziert (Fa. GATC Biotech). Nach einer ersten Begutachtung der gelieferten Rohdaten wurde entschieden, die bisher erreichte Readabdeckung noch zu erhöhen. Es erfolgte eine Nachsequenzierung der Pools mit jeweils 42 x (Fa. GATC Biotech), um eine sicherere Markerentwicklung zu ermöglichen. Insgesamt lagen für jeden Pool Illumina-Rohdaten mit einer Readabdeckung (haploide Genomcoverage) von etwa 84 x für die weiteren bioinformatischen Analysen vor.

Im Rahmen einer gemeinsamen Datennutzung mit dem ebenfalls vom Waldklimafonds geförderten Projekt „Herkunft Europa“ wurden später weitere NGS-Sequenzdaten aus Einzelproben der 28 ausgewählten Probenbäume generiert, ohne Pools zu bilden. Hierfür wurde das Verfahren der ddRAD-Sequenzierung der Firma Floragenex eingesetzt. Bei der ddRAD-Sequenzierung werden über das gesamte Genom verteilt nur solche Teilbereiche des Genoms sequenziert, welche sich benachbart zu Schnittstellen eines definierten Restriktionsenzymes befinden. Anschließend erfolgt eine SNP-Detektion in diesen mit hoher Coverage sequenzierten Bereichen. Mit diesen zusätzlichen ddRAD-Daten aus Einzelproben sollte die Chance zum Auffinden potenziell geeigneter Marker erhöht werden.

4. Entwicklung von potenziell für das Merkmal Austriebstermin relevanten SNP-Markern

○ DNA-Sequenzen von zwei DNA-Pools

Zur Entwicklung potenzieller Marker für den Austriebszeitpunkt der Buche wurden die Sequenzdaten der beiden Pools aus jeweils 14 früh- bzw. spätaustreibenden Buchen bioinformatisch ausgewertet. Die NGS-Daten der beiden Pools wurden parallel gegen die ungeordnete Scaffoldsequenzen des Referenzgenoms von MISHRA et al. (2018) gemappt; anschließend wurden 6.8 Millionen SNPs detektiert (Abbildung AP7-4). Dann wurden an allen SNP-Positionen die Allelfrequenzen des jeweiligen alternativen Allels zwischen den beiden Pools verglichen (Abbildung AP7-5). Insgesamt wurden 6.800 Top-SNPs identifiziert, welche die höchsten Allelfrequenzdifferenzen (berechnet nach RIES et al. 2016) zwischen den beiden Pools zeigen (Top 0.01 %-SNPs). Mit Hilfe eines sogenannten Genomscans (nach SOYK et al. 2017) wurden 9 genomische Regionen als Top-Scaffolds identifiziert und graphisch dargestellt, welche eine Anreicherung von Top-SNPs zeigen (Abbildung AP7-6).

Insgesamt konnten 764 Top-SNPs aus 9 Top-Scaffolds, weitere 350 Top-SNPs aus 14 zusätzlichen Scaffolds, die sogenannte Top-20-SNP-windows enthalten und einige Top-SNPs in Kandidatengenomen gelistet und mit einer Rangfolge versehen werden. Diese sind potenziell für die spätere Markervalidierung interessant.

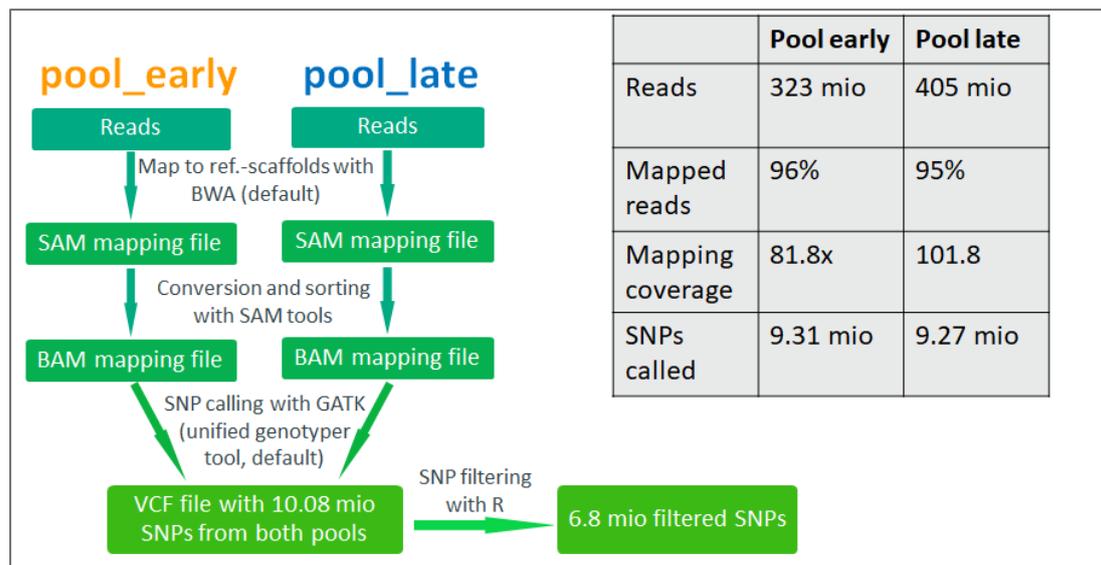


Abb. AP7-4: Schema der genomweiten SNP-Detektion von 2 kontrastierenden Pools mit einer bioinformatischen Analyse-Pipeline, modifiziert nach SOYK, MÜLLER et al. (2017)

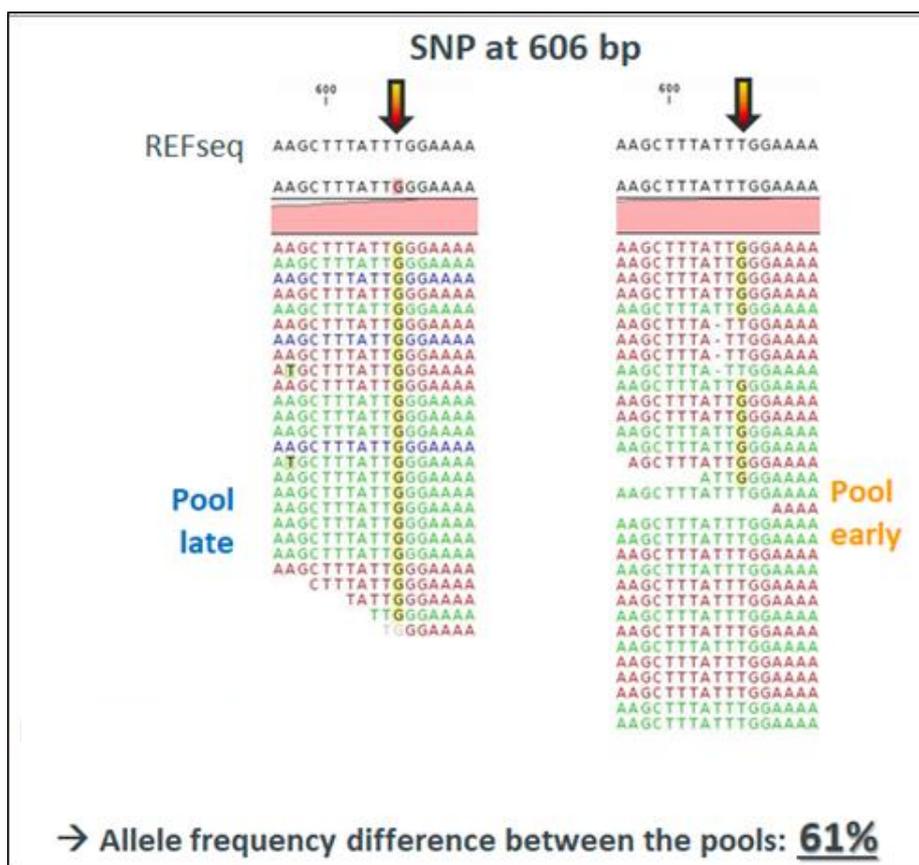


Abb. AP7-5: Schematische Darstellung zur Ermittlung der Allelfrequenzdifferenz von 0,61 zwischen den beiden Pools bei einem der Top-SNPs; REFseq: Referenzsequenz.

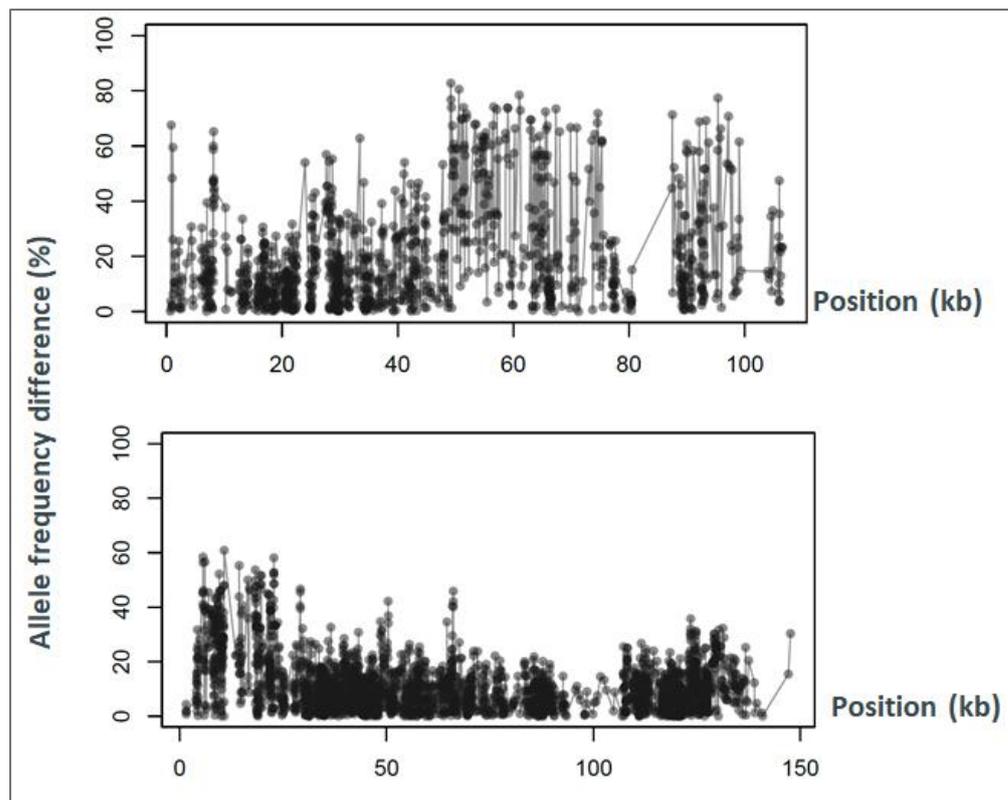


Abb. AP7-6: Genomscans von Top-Regionen zweier Top-Scaffolds (sc1458 and sc944) mit den Allelfrequenzdifferenzen aller enthaltenen SNPs (schwarze Punkte) zwischen den beiden Pools der früh- und spätreibenden Buchen auf der y-Achse und der jeweiligen SNP-Position auf der x-Achse

o DNA-Sequenzen von 28 einzelnen Individuen

Eine SNP-Auswahl erfolgte darüber hinaus auf der Grundlage von Daten aus der zusätzlichen ddRAD-Sequenzierung ausgewählter Individuen (siehe oben). Insgesamt wurden 7.576 SNPs in 54 Buchen detektiert, wobei 7.554 davon in den 28 Proben für die Markerentwicklung für frühen und späten Austrieb polymorph waren. Diese SNPs sind auf 1.148 Scaffolds des Buchenreferenzgenoms verteilt, wobei bis zu 45 SNPs auf einem Scaffold lokalisiert waren.

Exakte Tests für jeden Marker auf Basis der absoluten Allel- und Genotypenhäufigkeiten wurden durchgeführt, um potenziell relevante Marker mit signifikanten Häufigkeitsunterschieden zwischen den beiden Gruppen „früh“ und „spät“ zu finden. Hier wurden alle Marker einbezogen, unabhängig von der Anzahl der Allele, und auch solche, die keine SNPs sind sondern Indels. Die Abbildung AP7-7 zeigt alle p-Werte aufgetragen gegen den genetischen Abstand (berechnet für Allelhäufigkeiten, nach GREGORIUS & ROBERDS 1986) zwischen den beiden Pools. Dabei werden nichtadjustierte exakte p-Werte verwendet. Der mittlere genetische Abstand über alle Marker beträgt 0,0782. Insgesamt 152 Marker haben signifikante p-Werte ($p < 0,05$) bei den Allelhäufigkeitsverteilungen. Diese sind auf 76 Scaffolds verteilt und kommen für eine Markervalidierung in Betracht. Eine strengere Auswahl kann getroffen werden, wenn zusätzlich auch signifikant unterschiedliche Genotypenhäufigkeiten einbezogen werden. Dann verbleiben noch 92 Marker verteilt auf 46 Scaffolds. Für diese 92 Marker beträgt der mittlere genetische Abstand zwischen den Pools 0,3092.

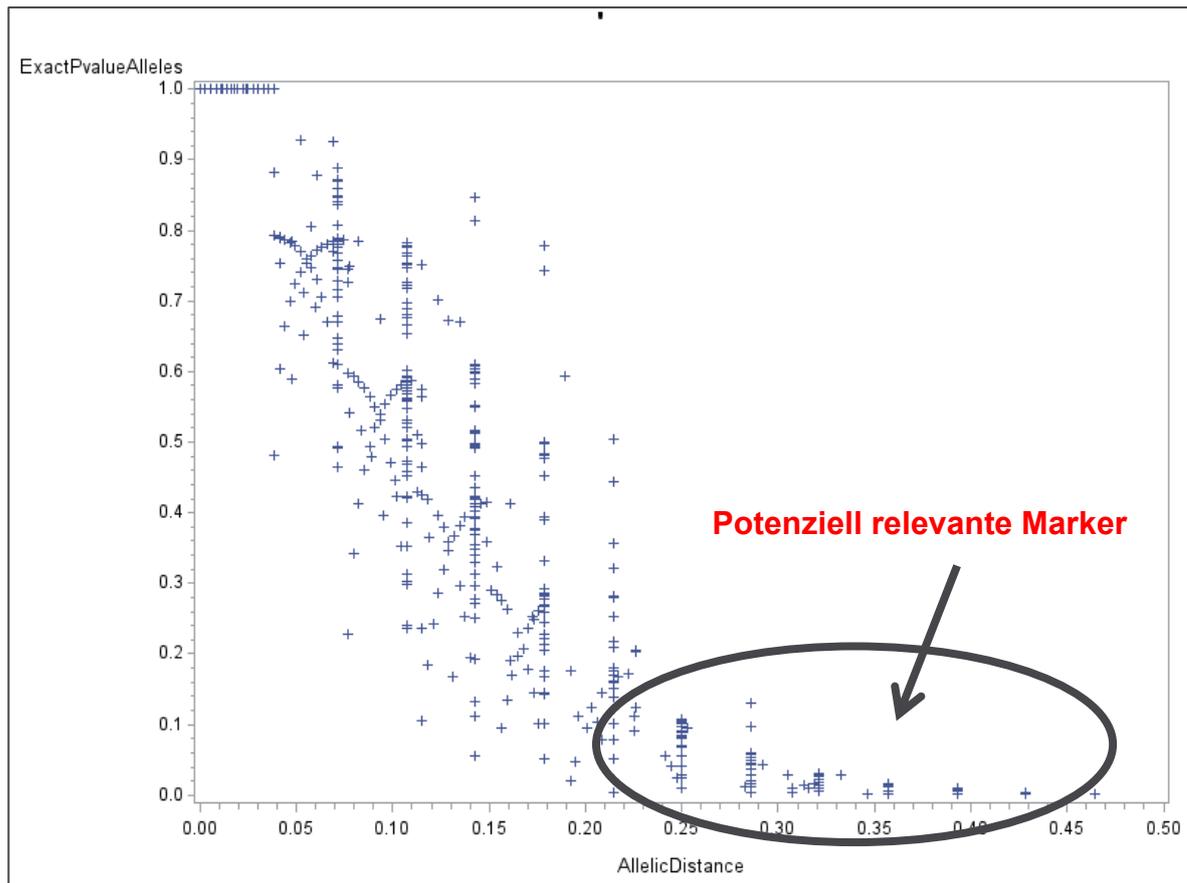


Abb. AP7-7: Ergebnisse der ddRAD-Sequenzierung von 28 Buchen von 2 Pools (früh- und spätaustreibend): p-Werte aufgetragen gegen den genetischen Abstand (berechnet für Allelhäufigkeiten)

5. Auswahl von Individuen zur Markervalidierung

Von der Versuchsfläche Schädtkbek standen neben den 28 Bäumen, die zur Markarentwicklung eingesetzt wurden, noch Proben von weiteren 8 phänotypisierten Bäumen zur Verfügung. Von den Projektpartnern konnten DNA-Proben von 51 ausgewählten Bäumen von den Monitoringflächen zur Verfügung gestellt werden. Von diesen Bäumen hatten sich in den Boniturjahren 2017, 2018 und 2019 22 Bäume als deutlich frühtreibend und 29 Bäume als deutlich spätreibend dargestellt. Damit standen insgesamt 87 Individuen, davon 59 für die Markervalidierung zur Verfügung.

6. Genotypisierung der Validierungsproben an ausgewählten potenziellen Markern

Das ursprünglich geplante Massarray-Verfahren konnte nicht eingesetzt werden, da die flankierenden Bereiche der zu testenden SNPs unerwartet häufige Sequenzvariationen zeigten. Es ist damit nicht mehr geeignet, gut funktionierende Primer für PCR-Multiplexe zu generieren. Deshalb wurde zunächst begonnen, einige ausgewählte SNPs mit der konventionellen Sanger-Sequenzierung zu analysieren, bis später das neue sogenannte "Targeted Genotyping by Sequencing" (SeqSNP)-Verfahren der Firma LGC Berlin (<https://www.lgcgroup.com/>) getestet werden konnte.

○ Sanger-Sequenzierung

Für die Validierung von Kandidaten-SNPs erfolgte zunächst ein Primerdesign, wobei das gewünschte PCR-Produkt den zu genotypisierenden SNP in einem ausreichenden Abstand vom Rand einschließen und eine Länge von ca. 300 –700 bp haben sollte, um zur Sanger-Sequenzierung geeignet zu sein. Nach der Prüfung der Spezifität der PCR-Produkte und der Abschätzung einer ausreichenden DNA-Menge mittels Agarosegel-Elektrophorese wurden die DNA-Amplifikate zur Sequenzierung an die Fa. StarSeq geschickt. Die Daten wurden anschließend mit der SeqMan-Software ausgewertet und die detektierten SNPs wurden in einer Datenbank dokumentiert. Mit Sanger-Sequenzierung erfolgte eine Genotypisierung ausgewählter Individuen an 67 SNP-Positionen, wobei 3.550 Genotypinformationen insgesamt ermittelt wurden. Zu verschiedenen Zeitpunkten wurden Zwischenauswertungen durchgeführt, damit sich der Aufwand für größere Stichprobenumfänge mit mehr Validierungsproben auf die erfolgversprechendsten SNPs konzentrieren kann. Für die abschließende Statistik standen insgesamt 2.020 genotypisierte SNPs zur Verfügung (29 SNPs von im Mittel 70 Individuen).

○ Targeted Genotyping by Sequencing mittels SeqSNP

SeqSNP ermöglicht eine gezielte Genotypisierung mittels Hochdurchsatz-Sequenzierung (NGS unter Verwendung von Illumina), wobei bevorzugt Teilbereiche des Genoms sequenziert werden, welche die vorselektierten SNPs enthalten. Diese genomischen Teilbereiche werden vor der Sequenzierung (bei der Herstellung der Sequenzierbibliothek) durch Verwendung von DNA-Sonden (Oligos) angereichert, welche spezifisch für die jeweiligen SNP-flankierenden Regionen sind. Mit diesem Verfahren können Hunderte bis Tausende von SNPs parallel in 96 oder mehr Proben kostengünstig analysiert werden, wobei das beste Preis-Leistungsverhältnis erzielt werden kann, wenn eine Mikrotiterplatte mit 96 Proben an 500 SNPs genotypisiert wird.

Die Auswahl der 500 SNPs für diese Analyse erfolgte schrittweise nach verschiedenen Kriterien. Einbezogen werden sollten solche SNPs, die nach Ranglisten als potenziell relevant aus der Sequenzierung der beiden DNA-Pools und aus den ddRAD-Sequenzierungen von 28 Einzelproben stammen. Besondere Berücksichtigung fanden dabei solche Marker, die bereits bei den Sanger-Sequenzierungen erfolgreich getestet wurden oder die auf denselben Scaffolds lagen wie in Publikationen erwähnte Marker (z. B. MÜLLER et al. 2015) oder Gene, die in *Populus trichocarpa* SNPs enthalten, welche signifikant mit Blattaustrieb assoziiert waren (McKOWN et al. 2018). Bei der SNP-Auswahl wurden auch weitere potenzielle Kandidatengene berücksichtigt (u.a. TYLEWICZ et al. 2018; YORDANOV et al. 2014). Ein zusätzliches Kriterium ist die Analysierbarkeit mit dem gewählten SeqSNP-Verfahren. Die von der Fa. LGC Berlin eingesetzte spezielle Software entwickelte 40 Nukleotide lange Oligos für 1.006 potenziell zu analysierende SNPs, einschließlich Informationen zu deren Spezifität in Bezug auf das gegebene Referenzgenom.

Die Ergebnisse des Oligodesigns der Fa. LGC sind in Tabelle AP7-4 zusammengefasst. Die Anzahl hochspezifischer Oligos ist bei SNPs aus ddRAD-Sequenzierung ca. viermal so hoch wie bei SNPs, die aus DNA-Pools mittels Genomscan ausgewählt wurden.

Das ist damit erklärbar, dass in die bioinformatische SNP-Selektion, die von der Firma Floragenex nach der ddRAD durchgeführt wurde, nur SNPs in spezifischen nichtrepetitiven genomischen Bereichen einbezogen wurden, wogegen im Rahmen des Genomscans SNPs im gesamten Genom erfasst wurden. (Beim Genomscan war nicht nur die Selektion einzelner SNPs von Interesse, sondern die Eingrenzung von oben genannten Topregionen unter Berücksichtigung aller SNPs). Bei einem Drittel der SNPs aus DNA-Pools konnten gar keine Oligos entwickelt werden. Unter Berücksichtigung aller Kriterien wurden dann 500 SNPs für die Analyse ausgewählt. Darunter befanden sich 436 SNPs aus der ddRAD-Sequenzierung und 64 aus der Sequenzierung der beiden Pools.

Tab. AP7-4: Oligodesign (der Fa. LGC) für ausgewählte SNP-Marker (zusammengefasst für den Plus und Minus-Strang)

| | Anzahl Marker | Oligodesign mit hoher (1) bis geringer (5) Spezifität | | | | | failed | |
|---------|---------------|---|-----|----|----|----|--------|--------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | |
| ddRAD | 486 | 813 | 64 | 23 | 10 | 10 | 11 | 2,3 % |
| Poolseq | 520 | 200 | 167 | 90 | 60 | 53 | 175 | 33,7 % |

Da insgesamt nur 87 zu analysierenden Proben zu Verfügung standen (siehe Tabelle AP7-5) und insgesamt 96 Probenslots für SeqSNP nutzbar waren, konnte bei 9 Proben durch doppelte Analyse die Reproduzierbarkeit des neuen Verfahrens eingeschätzt werden. Es wurde eine sehr gute Reproduzierbarkeit des SeqSNP-Verfahrens mit einer Fehlerrate von 0,38 % festgestellt.

Eine Probe (FASYL_559) hat keine Analysedaten geliefert. Acht Marker sind total ausgefallen und bei weiteren 6 Markern liegen nur Daten von 1-11 Individuen vor. Für 26 Marker waren alle analysierten Proben homozygot für das Referenzallel, obwohl zumindest in den Proben zur Markerentwicklung deutliche Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen den Gruppen vorhanden war. Dies könnte entweder auf Fehler bei der Markerentwicklung (z.B. Fehler bei der SNP-Detektion durch Mappingfehler, wie das Mappen unspezifischer Reads) oder Genotypisierungsfehler, z. B. das Nichterkennen von Heterozygoten oder die fehlerhafte Erfassung von anderen SNPs als den beabsichtigten SNPs zurückzuführen sein.

○ **Bewertung der Zuverlässigkeit verschiedener SNP-Genotypisierungsmethoden**

Im Projekt wurden insgesamt drei verschiedene SNP-Genotypisierungsmethoden verwendet, für die teilweise Daten von identischen Proben vorliegen. Diese sollten verglichen werden, um die Zuverlässigkeit der verschiedenen Methoden auch für zukünftige Forschungsvorhaben besser einschätzen zu können und auch Parametereinstellungen bei bioinformatischen Prozessen zu optimieren. Insgesamt konnten 71.853 paarweise Kombinationen von Markern und einzelnen Proben beurteilt werden (Tabelle AP7-5).

Tab. AP7-5: Verfügbare Daten für einen Vergleich zwischen verschiedenen SNP-Genotypisierungsmethoden

| | SeqSNP-Analyse | ddRAD neu: verbesserte Parameter- einstellungen | ddRAD alt: ursprüngliche Parameter- einstellungen und Filter | Sanger-Se- quenzierung |
|---|------------------------|---|--|---------------------------|
| Anzahl Marker | 500 | 7.554 | 2.996 | 67 |
| Anzahl Proben | 87 | 28 | 28 | 87 |
| Theoretische Anzahl von SNP-Genotypen | 43.500 (= 500 * 87) | 211.512 (= 7.554 * 28) | 83.888 (= 2.996 * 28) | 5.829 (= 67 * 87) |
| Anzahl experimentell er- fasster SNP-Genotypen | 40.103 | 211.272 | 83.540 | 3.256 |
| Anteil fehlender Daten | 7,8 % | 0,11 % | 0,41 % | 44,1 % * |

* Teilweise keine Analysen durchgeführt nach Zwischenauswertungen

Tab. AP7-6: Ergebnisse des Methodenvergleichs von verschiedenen Genotypisierungsmethoden für SNPs, die an identischen Proben analysiert wurden

| Methode | | Anzahl paar- weiser Ver- gleiche | Anzahl identischer Genotypen A = B | Anzahl verschiedener Genotypen A ≠ B | Überein- stimmung % | Ab-wei- chung % |
|----------|----------|--|--|--|---------------------------|-----------------------|
| A | B | | | | | |
| SeqSNP | ddRADneu | 8.037 | 7.639 | 398 | 95,05 | 4,95 |
| SeqSNP | ddRADalt | 11.883 | 10.961 | 922 | 92,24 | 7,76 |
| SeqSNP | Sanger | 1.687 | 1.534 | 153 | 90,93 | 9,07 |
| ddRADneu | ddRADalt | 4.8743 | 47.366 | 1.377 | 97,17 | 2,83 |
| ddRADneu | Sanger | 669 | 633 | 36 | 94,62 | 5,38 |
| ddRADalt | Sanger | 832 | 736 | 96 | 88,46 | 11,54 |

Das Ergebnis des Methodenvergleichs ist in Tabelle AP-6 dargestellt. Wenn die Sanger-Sequenzierung als zuverlässiges Standardverfahren betrachtet wird, weichen die mit dem ddRAD-Verfahren oder mit der SeqSNP-Genotypisierungsmethode gewonnenen Daten zu etwa 5 bis 12 % davon ab.

Die einzelnen DNA-Proben verhielten sich hinsichtlich der Häufigkeit von Nichtübereinstimmungen in Tabelle AP7-6 nicht einheitlich: Die Proben FASYL_21 und FASYL_25 zeigten 49 % bzw. 47 % Nichtübereinstimmungen zwischen SeqSNP und ddRADneu, während alle anderen 26 Proben bei Raten von unter 3 % lagen. Beim Vergleich ddRADneu und Sanger fiel die Probe FASYL_23 mit 61 % Nichtübereinstimmungen auf, während die anderen 27 DNA-Proben bei unter 10 % lagen. Beim Vergleich zwischen SeqSNP und Sanger-Sequenzierung hatten die Proben FASYL_21, FASYL_23, FASYL_25 und FASYL_530 deutlich häufigere Nichtübereinstimmungen als die übrigen Proben. Es konnten jedoch keinerlei Auffälligkeiten bei den routinemäßig erfassten Qualitätsparametern der vier DNA-Extrakte festgestellt werden. Ein erneuter Vergleich der SNP-Genotypisierungsmethoden ohne die vier offensichtlich qualitativ mangelhaften DNA-Proben zeigt die Tabelle AP7-7. Eine potenziell fehlerhafte Genotypisierung von SNPs bis zu ca. 6 % bleibt bestehen.

Tab. AP7-7: Ergebnisse des Methodenvergleichs von verschiedenen Genotypisierungsmethoden für SNPs, die an identischen Proben analysiert wurden (nach Korrektur; siehe oben)

| Methode | | Anzahl paarweiser Vergleiche | Anzahl identischer Genotypen A = B | Anzahl verschiedener Genotypen A ≠ B | Übereinstimmung % | Abweichung % |
|----------|----------|------------------------------|---------------------------------------|---|----------------------|-----------------|
| A | B | | | | | |
| SeqSNP | ddRADneu | 7.177 | 7.058 | 119 | 98,34 | 1,66 |
| SeqSNP | ddRADalt | 10.609 | 10.051 | 558 | 94,74 | 5,26 |
| SeqSNP | Sanger | 1.579 | 1.488 | 91 | 94,24 | 5,76 |
| ddRADneu | ddRADalt | 43.521 | 42.295 | 1.226 | 97,18 | 2,82 |
| ddRADneu | Sanger | 591 | 573 | 18 | 96,95 | 3,05 |
| ddRADalt | Sanger | 736 | 665 | 71 | 90,35 | 9,65 |

7. Datenauswertung zur Markervalidierung mit SeqSNP

Für alle Marker aus der SeqSNP-Analyse wurden die gefundenen Allelhäufigkeiten mit dem exakten Fisher-Test auf signifikante Unterschiede zwischen den beiden Gruppen früh- und spättreibend getestet (insgesamt 82 Proben, davon 36 früh- und 46 spättreibend, Tabelle AP7-6). Bei 34 Markern lagen entweder keine Variation oder keine Daten vor, so dass maximal 466 SNPs getestet werden konnten. Dabei wurden die Tests sowohl für den gesamten Datensatz als auch getrennt für die Proben aus der Markerentwicklung und für die Validierungsproben durchgeführt.

Die übliche Bewertung mit einer Signifikanzschranke von $p \leq 0,05$ kann jedoch bei so vielen Tests nicht zugrunde gelegt werden. Mit zunehmender Anzahl an einzelnen SNP-Markern, die getestet werden, steigt die Wahrscheinlichkeit, auch zufällig kleine p-Werte zu finden. Für das sog. multiple Testen sind in der Statistik verschiedene Verfahren zur Adjustierung von p-Werten entwickelt worden. Dazu gehören z. B. Methoden nach Bonferroni, Holm oder Hochberg, die sog. False Discovery Rate sowie Bootstrap- und Permutationsverfahren, die unterschiedlich konservativ sind. Im Zusammenhang mit SNP-Markern wird häufig die False Discovery Rate (FDR) verwendet.

Eine weitere Möglichkeit festzustellen, ob die für die einzelnen SNPs ermittelten p-Werte zufällig oder mit der Zuordnung zu den Gruppen früh- und spättreibender Individuen assoziiert sind, besteht in einem Vergleich mit Zufallsgruppen. Dazu wurden die insgesamt verfügbaren Proben unabhängig von ihrem Austrittsverhalten zufällig in zwei Gruppen entsprechend der Gruppengrößen (Tabelle AP7-8) eingeteilt, und dann die Allelhäufigkeitsverteilung zwischen diesen Zufallsgruppen auf signifikante Unterschiede geprüft. Dies wurde je 10mal unabhängig voneinander für die Proben aus der Markerentwicklung, für die Validierungsproben und für alle Proben wiederholt.

Zur graphischen Darstellung wurden die exakten p-Werte aller getesteten SNPs ranggeordnet (x-Achse) und ihr Betrag auf der y-Achse aufgetragen (blaue Symbole). Zur Beurteilung dieser exakten p-Werte wurden FDR-adjustierten p-Werte (grüne Linie) einbezogen. Außerdem wurden die Mittelwerte und Standardabweichungen der 10 Zufallsgruppierungen (graue Linien) und zusätzlich eine diagonal verlaufende Gerade in Rot eingezeichnet, die den „Erwartungs-p-Werten“ bei Gleichverteilung entspricht. Bei ausreichend großen Stichproben und wenn keine signifikanten Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeitsverteilungen der beiden Gruppen bestehen, sollten alle blauen Symbole im Bereich der grauen Linien und gleichzeitig nahe der roten Geraden liegen.

Tab. AP7-8: Übersicht zu den Stichprobenumfängen des Probenmaterials nach Korrekturen (ohne die Proben FASYL_21, FASYL_23, FASYL_25, FASYL_530, FASYL_559)

| | Herkunftsversuch Schädtkbek | | GenMon-Flächen | Gesamt |
|---------------------|-----------------------------|-------------------|--------------------|--------------------|
| | Markerentwicklung | Markervalidierung | Markervalidierung | |
| Frühtreibend | 11 (ohne 3) | 4 | 21 (ohne 1) | 36 (ohne 4) |
| Spättreibend | 14 | 4 | 28 (ohne 1) | 46 (ohne 1) |
| Gesamt | 25 (ohne 3) | 8 | 49 (ohne 2) | 82 (ohne 5) |

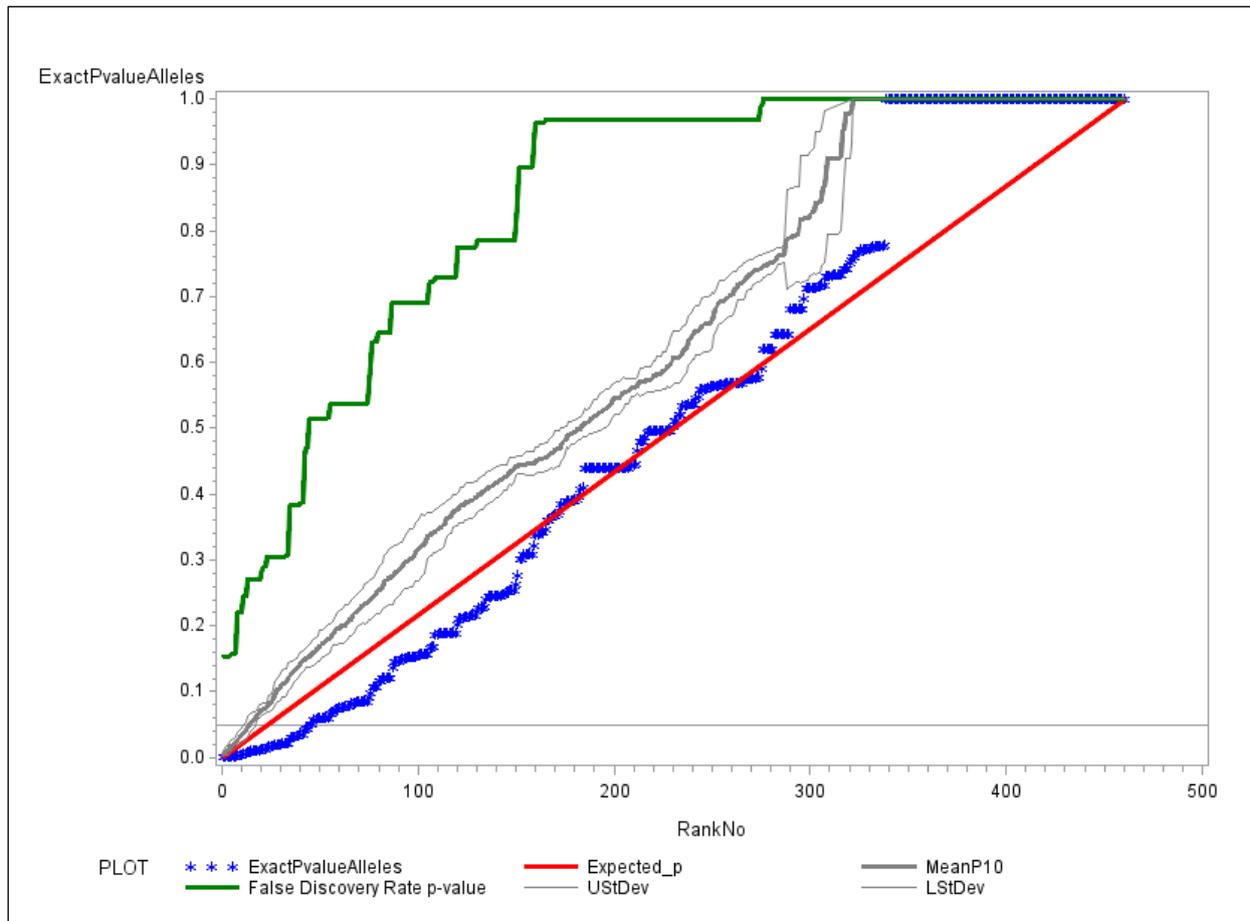


Abb. AP7-8: Vergleich der Allelhäufigkeitsverteilungen von 460 Markern aus der SeqSNP-Analyse zwischen zwei Gruppen (11 früh- und 14 spättreibenden Individuen, die zur Markerentwicklung eingesetzt wurden), weitere Erklärungen im Text

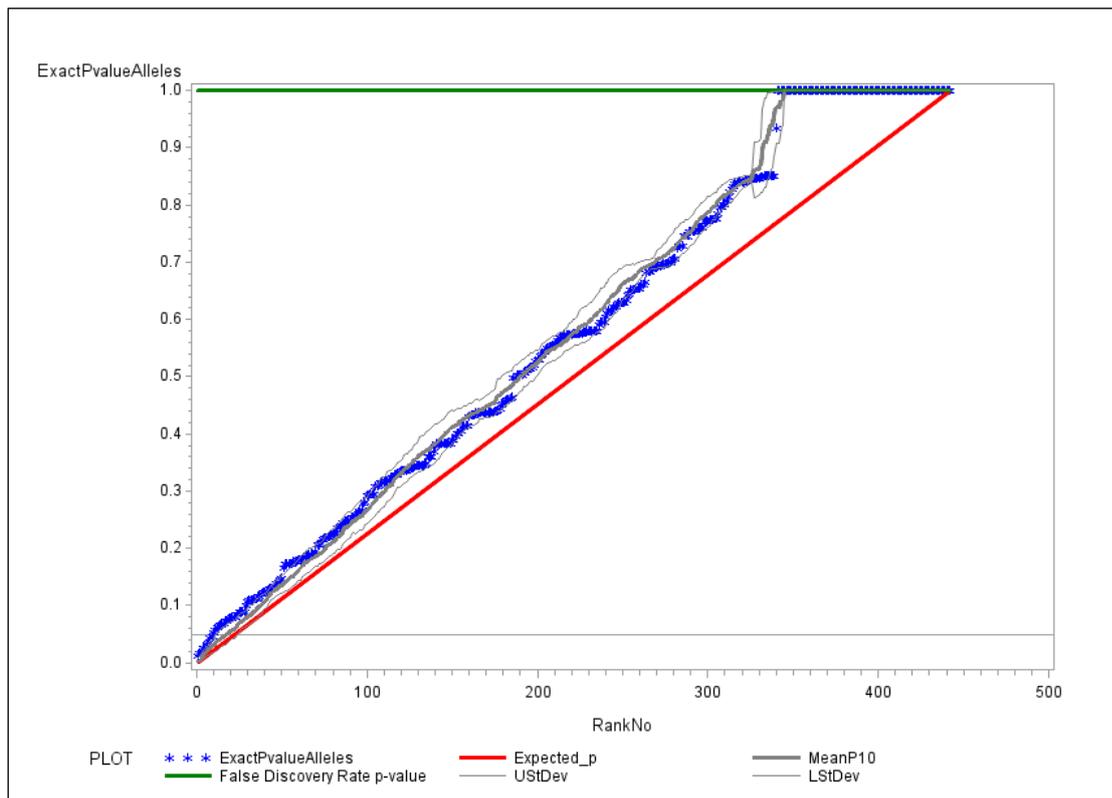


Abb. AP7-9: Vergleich der Allelhäufigkeitsverteilungen von 442 Markern aus der SeqSNP-Analyse zwischen zwei Gruppen (25 früh- und 32 spättreibenden Individuen, die zur Markervalidierung eingesetzt wurden), weitere Erklärungen im Text

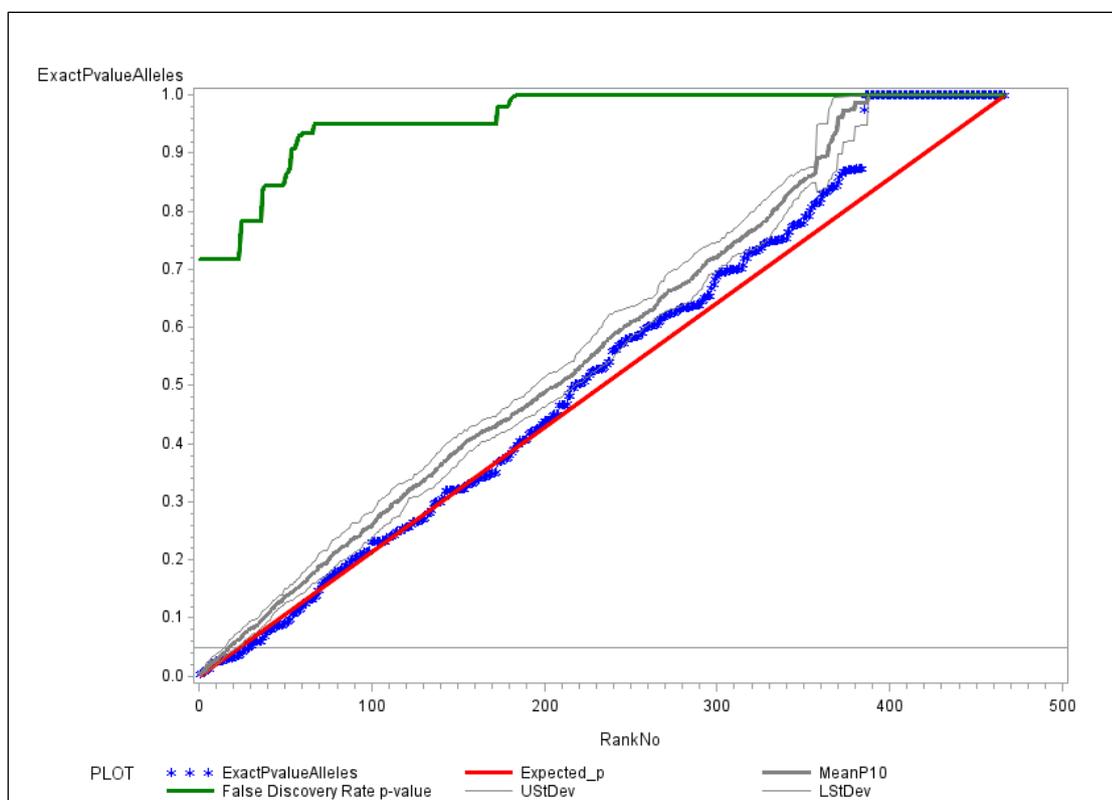


Abb. AP7-10: Vergleich der Allelhäufigkeitsverteilungen von 466 Markern aus der SeqSNP-Analyse zwischen zwei Gruppen (insgesamt verfügbare 36 früh- und 46 spättreibenden Individuen), weitere Erklärungen im Text

Die Abbildungen AP7-7, AP7-8 und AP7-9, jeweils für die Proben aus der Markerentwicklung, für die Validierungsproben und für den gesamten Datensatz, zeigen zunächst übereinstimmend, dass die analysierten Stichprobenumfänge zu klein waren. Dies ist daraus abzuleiten, dass die für Zufallsgruppierungen errechneten p-Werte (graue Linien) größer sind als die für eine Gleichverteilung erwarteten p-Werte (rote Diagonalen). Mit zunehmendem Stichprobenumfang wird die Differenz zwischen grauen und roten Linien jedoch etwas kleiner. Zu kleine Stichprobenumfänge sind außerdem daran zu erkennen, dass ein sprunghafter Anstieg und ein überproportional häufiges Vorkommen von exakten p-Werten = 1 (blaue Symbole) in allen 3 Graphiken zu verzeichnen ist.

In Abbildung AP7-7 ist zu sehen, dass bei der überwiegenden Zahl der Marker die exakten p-Werte aus dem Vergleich zwischen früh- und spätreibenden Buchen deutlich kleiner sind als bei zufällig gebildeten Gruppen. Das war zu erwarten, da die 500 Marker in der SeqSNP-Analyse aufgrund ihrer großen genetischen Distanz zwischen den zur Markerentwicklung eingesetzten Gruppen von zweimal 14 Individuen aus den sequenzierten Pools und den ddRAD-Daten vorausgewählt waren. Bei 338 Markern sind die exakten p-Werte kleiner als bei Zufallsgruppen und bei 137 Markern auch kleiner als die erwarteten p-Werte bei Gleichverteilung, wobei 44 Marker exakte p-Werte $\leq 0,05$ als formale Schranke haben. Bei angenommener Gleichverteilung wären nur 23 p-Werte $\leq 0,05$ zu erwarten gewesen.

Die Abbildung AP7-8 zeigt, dass für die Proben aus der Markervalidierung mit 25 früh- und 32 spätreibenden Individuen die ermittelten exakten p-Werte (blaue Symbole) für alle Marker im Bereich der Zufallsgruppierungen (graue Linien) liegen. Damit kann aus den vorliegenden Daten für keinen der getesteten Marker eine gesicherte Assoziation mit der Gruppenbildung nach Austriebstermin abgeleitet werden.

Die Abbildung AP7-9 zeigt das Ergebnis des Vergleichs der Allelhäufigkeitsverteilungen zwischen insgesamt 36 früh- und 46 spätreibenden Individuen für 466 Marker. Da sich das Material aus den Proben der Markerentwicklung und -validierung zusammensetzt, zeigt sich auch für die exakten p-Werte (blau) im Vergleich zu den grauen Linien (aus Zufallsgruppenbildung) und der roten Linien (Erwartungswert bei Gleichverteilung) ein Kurvenverlauf, der zwischen dem der Abbildungen AP7-7 und AP7-8 liegt.

Die in den drei Grafiken eingezeichneten FDR-adjustierten p-Werte (grüne Linien) sind für alle Marker deutlich größer als die Schranke von 0,05, was bedeutet, dass bei formaler Betrachtungsweise keine der 466 Nullhypothesen abgelehnt werden kann. Da dies auch für die Markerentwicklung zutrifft, muss die False Discovery Rate (wie auch alle anderen hier nicht gezeigten Standardverfahren der Adjustierung von p-Werten) als zu konservativ eingeschätzt werden.

Da der Austriebstermin ein polygen vererbtes Merkmal ist (für Pappel siehe MCKOWN et al. 2018), werden bei den einzelnen beitragenden Sequenzbereichen genetische Abstände erwartet, die zwar deutlich größer als der Mittelwert genetischer Abstände über alle Marker sind, aber trotzdem nicht extrem hoch. Obwohl mit den vorliegenden Daten keine gesicherten Marker für das Merkmal Austriebstermin bei der Buche genannt werden können, gibt es doch eine Liste mit erfolgversprechenden Kandidaten. Das sind Marker, die in beiden unabhängigen Probensets der Entwicklung und Validierung gleichgerichtete Allelhäufigkeitsunterschiede und relativ große allelische Abstände besitzen, obwohl diese im konservativen Sinn nicht statistisch abgesichert sind. Im Rahmen zukünftiger Untersuchungen mit erweitertem Probenmaterial sollten sie berücksichtigt werden.

8. Zusammenfassung adaptive Marker

Im Rahmen des großen Verbundprojekts GenMon konnte nur ein kleiner Teil der Kapazität, begrenzt auf ein begleitendes Arbeitspaket, für die Entwicklung potenziell adaptiver Marker für zukünftige Vorhaben zur Verfügung gestellt werden. Ausgewählt für dieses Arbeitspaket wurde das Merkmal Austriebszeitpunkt, das für seine relativ hohe Heritabilität bekannt ist, und die Baumart Buche wegen ihres im Vergleich zur Fichte wesentlich kleineren Genoms.

Als Anhaltspunkt für einen methodischen Minimalansatz zur Markerentwicklung diente die sog. Bulk segregant analysis (BSA), wobei in den hier untersuchten kontrastierenden Gruppen früh- und spät austreibender Buchen keine Populationsstruktur existierte. Eine Vollgeschwisterfamilie mit großer Individuenzahl als Nachkommenschaft eines Elternpaares mit frühem bzw. spätem Austrieb war nicht vorhanden. Das stellt einen erheblichen Unterschied zur klassischen QTL-Analyse und erst recht zu genomweiten Assoziationsstudien (GWAS) dar.

Zu Projektbeginn stand noch kein Referenzgenom für die Baumart Buche zur Verfügung. Dieses sollte deshalb im Rahmen dieses Projekts erstellt werden. Noch vor Abschluss dieser Arbeiten wurde aus einem anderen Konsortium ein schon fortgeschritteneres Referenzgenom publiziert (MISHRA et al. 2018). Die eigenen Arbeiten mit den gewonnenen Sequenzdaten haben sich danach auf die erstmalige Erstellung des kompletten Chloroplastengenoms (MADER et al. 2019) und des kompletten Mitochondriengenoms der Buche (MADER et al. 2020) konzentriert.

Zur Entwicklung von potenziell relevanten Markern war aus Kostengründen die Sequenzierung von zwei DNA-Pools - anstelle von Einzelproben - durchgeführt worden, die aus extrem früh bzw. extrem spät austreibenden Buchen gebildet wurden. Mit den nun vorliegenden Ergebnissen muss die Sequenzierung von Pools für ein polygen bedingtes Merkmal, an dem vermutlich auch bei Buche deutlich mehr Gene beteiligt sind (für Pappel siehe MCKOWN et al. 2018) als zuvor angenommen, als weniger geeignet bewertet werden und sollte zugunsten der Sequenzierung einzelner individueller DNAs aufgegeben werden.

Die hier mit einem anderen Forschungsprojekt („Herkunft Europa“, ebenfalls Waldklimafonds) gemeinsam genutzten Daten aus der ddRAD-Sequenzierung von Einzelproben haben nur einen im Vergleich zum Referenzgenom kleinen Teil abgedeckt, so dass auch dadurch die Chance begrenzt ist, relevante Marker zu finden.

Die ursprünglich zur Markervalidierung geplante Auswahl von mehreren hundert Individuen (Projektantrag AP7.5) aus den Monitoring-Flächen, deren Austriebsverhalten bonitiert wurde, konnte nicht realisiert werden, da nur eine sehr begrenzte Zahl an früh- bzw. spät austreibenden Buchen gefunden wurde (AP2 und AP3). Die zu geringe Probenzahl sowohl im Entwicklungssset als auch im Validierungssset bedingt eine zu geringe statistische Power. Unabhängig davon bleibt die Festlegung der Signifikanzschranken beim multiplen Testen eine schwierige Frage.

Trotz dieser Schwierigkeiten kann als vorläufiges Ergebnis dieses Teilprojekts eine Liste mit Markerkandidaten zur Verfügung gestellt werden, die mit einer großen Anzahl von Individuen weiter getestet werden sollten. Außerdem stehen die im Rahmen der Markerentwicklung identifizierten SNPs, die ja variable Positionen im Genom der Buche reflektieren, mit zugehörigen Informationen weiteren Projekten für andere Fragestellungen zur Verfügung.

Als positiv kann weiter vermerkt werden, dass ein sogar besser geeigneter und wesentlich effizienterer Ersatz für das ursprünglich geplante Massarray-Verfahren zur SNP-Genotypisierung gefunden und erfolgreich getestet werden konnte.

Das SeqSNP-Verfahren (eine Methode zum Targeted Genotyping by Sequencing) wurde erstmalig für Buche eingesetzt und kann für weitere Projekte als effiziente und kostengünstige Methode zur Genotypisierung von mindestens 96 Individuen für eine große SNP-Anzahl (Hunderte bis Tausende SNPs) empfohlen werden.

Der ebenfalls hier erstmalig durchgeführte Methodenvergleich von Sanger-Sequenzierung, ddRAD- und SeqSNP-Analyse gibt wichtige Hinweise zur Zuverlässigkeit von SNP-Genotypisierungen.

In zukünftigen Forschungsprojekten zur Entwicklung von genetischen Markern für phänotypische Merkmale muss von einer deutlich höheren Zahl zu analysierenden Individuen und damit verbundener deutlich höherer Sequenzierkapazität ausgegangen werden (VISSCHER et al. 2017).

Inzwischen werden für die Buche Projekte geplant, in denen z. B. 1.000 Individuen im Rahmen einer genomweiten Assoziationsstudie vollständig sequenziert und phänotypisch charakterisiert werden sollen (Projektskizze Müller, N.A.).

III. Zusammenfassung und Schlussfolgerung

Die genetische Vielfalt bildet die Grundlage für die Anpassungsfähigkeit und das Überleben von Baumarten unter sich ändernden Umweltbedingungen. Die prognostizierte globale Erwärmung wird in Zukunft zu extremen Wetterereignissen führen. Um Informationen über die langfristige Entwicklung der genetischen Systeme von Waldbaumpopulationen zu erhalten, muss daher dringend ein Überwachungssystem für waldbenetische Ressourcen eingerichtet werden.

Ziel des forstgenetischen Monitorings ist es, die genetische Variation und den Zustand des genetischen Systems sowie deren räumliche und zeitliche Veränderung zu erfassen. Es leistet dadurch einen essentiellen Beitrag, um die Wirkung von Einflussfaktoren auf die genetische Vielfalt und somit auf die Anpassungsfähigkeit von örtlichen Baumpopulationen abschätzen und bewerten zu können.

Basierend auf dem im Auftrag der Bund-Länder-AG „Forstgenetische Ressourcen und Forstsaatgutrecht“ entwickelten Konzept und Erfahrungen aus einer Pilotstudie zielte das Verbundvorhaben GenMon auf die Umsetzung dieser Grundlagen. Ein bundesweites Netz aus 14 Beständen für *Fagus sylvatica* L. und zehn Beständen für *Picea abies* [L.] Karst. konnte nach einheitlichen Vorgaben eingerichtet und die bestehenden Populationen morphologisch, genetisch und phänologisch beschrieben werden. Zudem wurden Witterungsdaten erfasst. Die vorliegenden Ergebnisse ermöglichen, den derzeitigen Zustand der Populationen zu beurteilen. Sie dienen zugleich als Basisdaten für die langfristige Beobachtung ihrer Entwicklung.

An über 25.000 Proben wurden hochvariable, reproduzierbare genetische Marker zur Beschreibung der Populationsstrukturen analysiert. Phänologische Beobachtungen zu Blattaustrieb, Blüte, Fruchtbildung und Vitalität erfolgten jährlich nach Handlungsanweisung. Alle Daten wurden in einer Datenbank gespeichert.

Die phänologischen Beobachtungen zeigten, dass sich die mittleren Austriebstermine deutlich unterscheiden: Bei Buche lagen sie 2018 und 2019 früher als 2017, bei Fichte 2018 früher als 2017 und 2019. Schäden durch Spätfröste während des Austriebs traten häufiger bei Buche als bei Fichte auf.

Der Vergleich der genetischen Variation lässt für Buche und Fichte die annähernd vollständige Übertragung der genetischen Diversität vom Altbestand auf die Naturverjüngung erkennen. In den großen Populationen von z.T. weit über 250 Altbäumen reproduzierte nur ca. ein Drittel, der drohende Verlust an Allelen wird jedoch durch Genfluss von außen wieder ausgeglichen, wenn der Altbestand nicht isoliert ist.

Die Verjüngung geschieht oft sehr kleinräumig, ist aber immer kombiniert mit einem gewissen Anteil an größeren Ausbreitungsdistanzen von Pollen und Samen. Trotz unterschiedlich großer individueller Beiträge von Altbäumen zur Nachkommenschaft existieren vielfältige Kombinationen verschiedener Eltern, die bei einer Saatguternte von nur 20 Bäumen nicht erreicht werden können. Diese Konstellation im Reproduktionsverhalten ermöglicht eine generationenübergreifende Stabilität der genetischen Diversität und muss als charakteristisch für bestandesbildende windbestäubte Baumarten angesehen werden.

Markerkandidaten für das Merkmal „Austriebszeitpunkt“ werden für die Buche zur Verfügung gestellt, die an einer größeren Anzahl von Individuen weiter getestet werden können. SNPs als identifizierte variable Positionen im Genom der Buche stehen für weitere Fragestellungen zur Verfügung.

Weitere Analysen werden künftig die Bewertung der Mechanismen ermöglichen, die die Produktion, Erhaltung und Weitergabe der genetischen Vielfalt gewährleisten. Dies bildet die Grundlage für ein Überwachungssystem zur Abschätzung und Bewertung der Anpassungsfähigkeit von Wäldern.

Die laufende Instandhaltung und regelmäßige Beobachtung der Flächen stellen eine besondere Herausforderung für die Zukunft dar, ist aber zugleich Voraussetzung für das Monitoring. Genetische Analysen sind nach einer bestimmten Zeit zu wiederholen bzw. für nachgewachsene Teile der Population zu ergänzen. Erst durch eine langfristige Perspektive mit periodischer Neubewertung des Zustandes der Populationen entwickelt sich das Potenzial, genetische Prozesse beobachten und einschätzen zu können, um Einfluss und mögliche Gefährdung durch verschiedene Umweltfaktoren zu beurteilen.

Um die Erkenntnisse aus dem genetischen Monitoring nutzbar zu machen, ist Wissenstransfer in die forstliche Praxis wie auch in die Politik erforderlich.

IV. Zitierte Literatur

- ANONYMUS (2004): Konzept zum genetischen Monitoring für Waldbaumarten in der Bundesrepublik Deutschland. <https://www.genres.de/fachgremien/blag-forstliche-genressourcen-forstsaatgutrecht/genetisches-monitoring/anleitung-zum-genetischen-monitoring/>
- BERGMANN, F.; HOSIUS, B. (1996): Genetische Variation innerhalb und zwischen Waldbaumarten: Biochemische und populationsgenetische Determinanten der Isoenzym polymorphismen. Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. *Ecomed-Verlagsgesellschaft, Landsberg*, S, 26-36.
- BESNARD, G.; ACHERE, V.; FAIVRE RAMPANT, P.; FAVRE, J.M.; JEANDROZ, S. (2003): A set of cross-species amplifying microsatellite markers developed from DNA sequence databanks in *Picea* (*Pinaceae*). *Molecular Ecology Resources*, 3:380-383.
- BLICK, T.; DIETZ, M.; DOROW, W.H.O.; KOPELKE, J.P.; MEYER, P.; SCHMIDT, M. (2011): Hessische Naturwaldreservate im Portrait – Schönbuche. Herausgeber: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (Göttingen) und Landesbetrieb Hessen-Forst (Kassel), www.nw-fva.de/fileadmin/user_upload/Sachgebiet/Waldnaturschutz_Naturwald/Schoenbuche_Internet.pdf
- BUITEVELD, J.; VENDRAMIN, G.G.; LEONARDI, S.; KRAMER, K.; GEBUREK, T. (2007): Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *Forest Ecol Manag* 247: 98-106.
- CARÉ, O.; GAILING, O.; MÜLLER, M.; KRUTOVSKY, K.; LEINEMANN, L. (2020a): Crown morphology in Norway spruce (*Picea abies* [KARST.] L.) as adaptation to mountainous environments is associated with single nucleotide polymorphisms (SNPs) in genes regulating seasonal growth rhythm. *Tree Genetics & Genomes*. 16. 4. 10.1007/s11295-019-1394-x.
- CARÉ, O.; GAILING, O.; MÜLLER, M.; KRUTOVSKY, K.V.; LEINEMANN, L. (2020b): Assoziation zwischen Kandidatengenen und der Kronenform der Fichte (*Picea abies* (L.) H. KARST.) zeigt die Klimaadaptation autochthoner Hochlagenbestände. In LIESEBACH M (ed.) Forstpflanzenzüchtung für die Praxis: 6. Tagung der Sektion Forstgenetik/Forstpflanzenzüchtung vom 16. - 18. September 2019 in Dresden: Tagungsband. Braunschweig: Johann Heinrich von Thünen-Institut, 296p. Thünen-Rep 76, DOI:10.3220/REP1584625360000. S. 73-84.
- COMPS, B.; THIÉBAUT, P.; PAULE, L.; MERZEAU, D.; LETOUZEY, J. (1990): Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations, *Genetics*, 79: 101–113.
- CSILLÉRY, K.; LALAGÜE, H.; VENDRAMIN, G.G.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; FADY, B.; ODDOU-MURATORIO, S. (2014): Detecting short spatial scale local adaptation and epistatic selection in climate-related candidate genes in European beech (*Fagus sylvatica*) populations. *Mol. Ecol.* 23: 4696-4708.
- CZAJKOWSKI, T.; KUHLING, M.; BOLTE, A. (2005): Impact of the 2003 summer drought on growth of beech sapling natural regeneration (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern Central Europe. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 176: 133-143.
- DOYLE, J.J.; DOYLE, J.L. (1987): A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19(1): 11-15.
- EICHHORN, J.; SUTMÖLLER, J.; SCHELER, B.; WAGNER, M.; DAMMANN, I.; MEESENBURG, H.; PAAR, U. (2019): Auswirkungen der Stürme und der Dürre 2018/2019 auf die Vitalität der Wälder Nordwestdeutschlands. In: Waldzustandsbericht 2019 für die Länder Sachsen-Anhalt, Hessen, Niedersachsen und Schleswig-Holstein.
- EUSEMANN, P.; PREUSS, A.; LIESEBACH, M.; LIESEBACH, H. (2017): Optimierte Saatgutqualität durch einzelbaumweise Beerntung. Eine Untersuchung an Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Forstarchiv* 88:1, 17-23.

- EUSEMANN, P.; PREUSS, A.; LIESEBACH, M.; LIESEBACH, H. (2019): Genetische Diversität im Vermehrungsgut der Rotbuche. AFZ-Der Wald: 35-37.
- EUSEMANN, P.; LIESEBACH, H. (2020): Small-scale genetic structure and mating patterns in an extensive sessile oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), eingereicht.
- FINKELDEY, R.; ZIEHE, M. (2004): Genetic implications of silvicultural regimes. For Ecol Manage 197: 231-244.
- FLUCH, S.; BURG, A.; KOPECKY, D.; HOMOLKA, A.; SPIESS, N.; VENDRAMIN, G.G. (2011): Characterization of variable EST-SSR markers for Norway spruce (*Picea abies* L.). BMC Research Notes 4: 401.
- FUSSI, B.; WESTERGRENN, M.; ARAVANOPOULOS, F.; BAIER, R.; KAVALIAUSKAS, D.; FINZGAR, D.; ALIZOTI, P.; BOZIC, G.; AVRAMIDOU, E.; KONNERT, M.; KRAIGHER, H. (2016): Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions. Environ Monit Assess 188:493; DOI 10.1007/s10661-016-5489-7.
- GEBUREK, T.; ROBITSCHKEK, K.; MILASOWSKY, N. (2007): A tree of many faces: Why are there different crown types in Norway spruce (*Picea abies*)? Flora 203:126-133.
- GERLACH, A. (1970): Wald- und Forstgesellschaften im Solling. Schriftenreihe f. Vegetationskunde 5. 79-98.
- GÖMÖRY, D.; PAULE, L. (2011): Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). Ann. For. Sci. 68: 975-984.
- GREGORIUS, H. R.; ROBERDS, J.H. (1986): Measurement of genetical differentiation among subpopulations. Theor. Appl. Genet. 71(6):826-834. <https://dx.doi.org/10.1007/bf00276425>
- GREGORIUS, H.R.; DEGEN, B. (2007): Monitoring genetischer Ressourcen - Prinzipien und Methoden. Agro-biodiversität 27:39-65.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J., (1989): Allozyme diversity in plant species. In Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Brown, Clegg, Kahler & Weir (eds.); Sunderland, MA: Sinauer, S. 43-63.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J., (1996): Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B 351:1291-1298.
- HEWITT, N.; KLENK, N.; SMITH, A.L. (2011): Taking stock of the assisted migration debate. Biological Conservation 144: 2560-2572.
- HODGETTS, R.B.; ALEKSIUK, M.A.; BROWN, A.; CLARKE, C.; MACDONALD, E.; NADEEM, S.; KHASA, D. (2001): Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species. Theor. App. Genet 102:1252-1258.
- HOENICKA, H.; FLADUNG, M. (2020): "Prägung": alternative Resistenzen für Baumarten. AFZ 5/2020: 12-15.
- HÖLTKEN, A.M.; MEYER, P.; SCHILLING, T.; SCHMIDT M. (2017): Hessische Naturwaldreservate im Portrait – Zackenbruch. Herausgeber: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt und Landesbetrieb Hessen-Forst, www.nw-fva.de/fileadmin/user_upload/Sachgebiet/Waldnaturschutz_Naturwald/NWRZackenbruch_Internet.pdf.
- HÖLTKEN, A.; EUSEMANN, P.; KERSTEN, B.; LIESEBACH, H.; KAHLERT, K.; KAROPKA, M.; KÄTZEL, R.; KUCHMA, O.; LEINEMANN, L.; ROSE, B.; TRÖBER, U.; WOLF, H.; VOTH, W.; KUNZ, M.; FUSSI, B. (2020): Das Verbundprojekt GENMON: Einrichtung eines genetischen Langzeit-Monitorings in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.). Thünen Report 76, 230 – 245.

- HOLZER, K. (1975): Zur Identifizierung von Fichtenherkünften (*Picea abies* (L.) Karst.). *Silvae Genetica* 24: 5-6.
- HOLZER, K.; TRANQUILLINI, W.; ZWERGER, P. (1982): Über das Wachstum von Fichtenklongruppen in verschiedenen Seehöhen. Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien, Informationsdienst, 213. Folge, 5 Seiten.
- HUSSENDÖRFER, E.; KONNERT, M. (2000): Untersuchungen zur Bewirtschaftung von Weißtannen- und Buchenbeständen unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Variation. *Forest Snow and Landscape Research* ISSN 1424-5108, Vol. 75, Issue 1-2, 187-204.
- JOLIVET, C.; HÖLTKEN, A.M.; LIESEBACH, H.; STEINER, W.; DEGEN, B. (2012): Mating patterns and pollen dispersal in four contrasting wild cherry populations (*Prunus avium* L.). *Eur J Forest Res* 131: 1055-1069.
- JUMP, A.S.; HUNT, J.M.; MARTINEZ-IZQUIERDO, J.A.; PENUELAS, J. (2006): Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Mol. Ecol.* 15: 3469-3480.
- JUNG, T. (2009): Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *Forest Pathology* 39: 73-94.
- KÄTZEL, R.; MAURER, W.D.; KONNERT, M., SCHOLZ, F. (2005): Genetisches Monitoring in Wäldern. *Forst und Holz*, 60. Jg. Nr. 5: 179-183.
- KONNERT, M. (1995): Investigations on the Genetic Variation of Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Bavaria. *Silvae Genetica* 44: 346 - 351.
- KONNERT, M. (2002): Genetische Untersuchungen im Nationalpark Berchtesgaden. *Forschung im Nationalpark Berchtesgaden von 1978 bis 2001*, Forschungsbericht 46: 49-55.
- KONNERT, M.; DIETRICH, H.-P. (2007): Umweltmonitoring nutzt genetische Informationen. *LWF aktuell* 57: 47-49.
- KONNERT, M.; HOSIUS, B.; HUSSENDÖRFER, E. (2007): Genetische Auswirkungen waldbaulicher Maßnahmen – Ergebnisse, Stand und Forschungsbedarf. *Forst und Holz* 1: 8-14.
- KONNERT, M.; MAURER, W.; DEGEN, B.; KÄTZEL, R. (2011): Genetic monitoring in forests – early warning and controlling system for ecosystemic changes. *iForest* 4:77-81.
- KÖLLING, Ch. (2007): Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. *AFZ-Der Wald*. 23: 1242-1245.
- LEBOURGEOIS, F.; BREDI, N.; ULRICH, E.; GRANIER, A. (2005): Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees Structure and Function* 19: 385-401.
- LEFEVRE, S.; WAGNER, S.; PETIT, R.J.; DE LAFONTAINE, G. (2012): Multiplexed microsatellite markers for genetic studies of beech. *Molecular Ecology Research*, DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.03094.x
- LESUR, I.; BECHADE, A.; LALANNE, C.; KLOPP, C.; NOIROT, C.; LEPLÉ, J-C.; KREMER, A.; PLOMION, C.; LE PROVOST, G. (2015): A unigene set for European beech (*Fagus sylvatica* L.) and its use to decipher the molecular mechanisms involved in dormancy regulation. *Mol. Ecol. Resour.* 15(5):1192-1204.
- LIESEBACH, M. (2012): Der Internationale Herkunftsversuch mit Rotbuche von 1993/95 – Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. *Landbauforsch. Appl. Agric. Forestry Res.* 62(4): 159-167.

- LIESEBACH, H.; EUSEMANN, P.; LIESEBACH, M. (2015): Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb von Prüfgliedern in Herkunftsversuchen - Beispiel Buche (*Fagus sylvatica* L.). Forstarchiv 86(6):174-182, <https://DOI:10.4432/0300-4112-86-174>
- MADER, M.; LIESEBACH, H.; LIESEBACH, M.; KERSTEN, B. (2019): The complete chloroplast genome sequence of *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae). *Mitochondrial DNA Part B*, 4(1), 1818-1819. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1612712>
- MADER, M.; SCHROEDER, H.; SCHOTT, T.; SCHÖNING-STIERAND, K.; LEITE MONTALVÃO, A.P.; LIESEBACH, H.; LIESEBACH, M.; FUSSI, B.; KERSTEN, B. (2020): Mitochondrial genome of *Fagus sylvatica* L. as a source for taxonomic marker development in the Fagales, 2020, *Plants* 9: 1274; doi:10.3390/plants9101274
- MCKOWN, A.D.; KLÁPŠTĚ, J.; GUY, R.D.; EL-KASSABY, Y.A.; MANSFIELD, S.D. (2018): Ecological genomics of variation in bud-break phenology and mechanisms of response to climate warming in *Populus trichocarpa*. *New Phytol.* 220(1):300-316. <https://doi.org/10.1111/nph.15273>
- MAURER, W.D.; KÄTZEL, R. (2007): Genetisches Monitoring forstlicher Genressourcen. *Agrobiodiversität* (F. Begemann et al., Hrsg.), Bd. 27 Monitoring und Indikatoren der Agrobiodiversität, 93-106.
- MEYER, P.; WEVELL VON KRÜGER, A.; STEFFENS, R.; UNKRIG, W. (2006): Naturwälder in Niedersachsen - Schutz und Forschung – Band 1 (Niedersächsisches Tiefland). Hrsg. Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Niedersächsische Landesforsten, 339 S.
- MISHRA, B.; GUPTA, D.K.; PFENNIGER, M.; HICKLER, T.; LANGER, E.; NAM, B.; PAULE, J.; SHARMA, R.; ULASZEWSKI, B.; WARMBIER, J.; BURCZYK, J.; THINES, M. (2018): A reference genome of the European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Gigascience* 7(6), giy063. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giy063>
- MÜLLER, M.; SEIFERT, S.; FINKELDEY, R. (2015): Identification of SNPs in candidate genes potentially involved in bud burst in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silv. Genet.* 64(1-6):1-20.
- MÜLLER, M.; SEIFERT, S.; FINKELDEY, R. (2015): A candidate gene-based association study reveals SNPs significantly associated with bud burst in European beech (*Fagus sylvatica* L.) *Tree Genetics & Genomes* 11, article number 116.
- MÜLLER-STARCK, G. (1991): Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. In: *Genetic Variation in European Populations of Forest Trees* (Müller-Starck G & Ziehe M, eds.), S. 20-37, J.D. Sauerländers Verlag, Frankfurt a.M.
- NAMKOONG, G.; BOYLE, T.H.B.; GREGORIUS, H.-R.; JOLY, H.; SAVOLAINEN, O.; RATNAM, W.; YOUNG, A. (1996): Testing Criteria and Indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators. Center of International Forestry Research (CIFOR). <https://doi.org/10.17528/cifor/000070>
- NAMKOONG, G.; BOYLE, T.J.B.; EL-KASSABY YOUSRY, A.; PALMBERG-LERCHE, C.; ERIKSSON, G.; GREGORIUS, H.-R.; JOLY, H.; KREMER, A.; SAVOLAINEN, O.; WICKNESWARI, R.; YOUNG, A.; ZEH-NLO, M.; PRABHU, R. (2002): *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management: Assessment and Monitoring of Genetic Variation.*, Publisher: Forest Genetic Resources Working Papers, Working Paper FGR/37E, Forest Resources Development Service, Forest Resources Division, Forestry Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO, Rome.
- NATHER, J.; HOLZER, K. (1979): Über die Bedeutung und die Anlage von Kontrollflächen zur Prüfung von anerkanntem Fichtensaatgut. Forstliche Bundesversuchsanstalt Wie, Informationsdienst, 181. Folge, 8 Seiten.

- PAUL, M.; HINRICHS, T.; JANSSEN, A.; SCHMITT, H.P.; SOPPA, B.; STEPHAN, B.R.; DÖRFLINGER, H. unter Mitarbeit von ARENHÖVEL, W.; FRANKE, A.; KÄTZEL, R.; KLEINSCHMIT, J.; MUHS, H.-J.; NATZKE, E.; RUETZ, W.; SCHILLING, W.; TABEL, U. (2000): [Bund-Länder-Arbeitsgruppe „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“] Konzept zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland. Sächsische Landesanstalt für Forsten [LAF] Pirna-Graupa (Hrsg), 66 S.
- PASTORELLI, R.; SMULDERS, M.J.M; VANT WESTENDE, W.P.C.; VOSMAN, B.; GIANNINI, R.; VETTORI, C.; VENDRAMIN, G.G. (2003): Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* and *Fagus orientalis*. *Molecular Ecology Notes* 3(1): 76-78.
- PEAKALL, R.; SMOUSE, P. (2012): GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* 28(19): 2537-2539.
<https://dx.doi.org/10.1093%2Fbioinformatics%2Fbts460>.
- PETIT, R. J.; HAMPE, A. (2006): Some evolutionary consequences of being a tree. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 187-214.
- PFEIFFER, A.; OLIVIERI, A.M.; MORGANTE, M. (1997): Identification and characterization of microsatellites in Norway spruce (*Picea abies* K.). *Genome* 40:411-419.
- PIOVESAN, G.; BIONDI, F.; DI FILIPPO, A.; ALESSANDRINI, A.; MAUGERI, M. (2008): Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14: 1265-1281.
- RIES, D.; HOLTGRÄWE, D.; VIEHÖVER, P.; WEISSHAAR, B. (2016): Rapid gene identification in sugar beet using deep sequencing of DNA from phenotypic pools selected from breeding panels. *BMC genomics*, 17(1), 236. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2566-9>
- ROHDE, M.; HURLING, R.; LANGER, G.; BUSSKAMP, J.; PLASIL, P. (2019): Insekten und Pilze. In: Waldzustandsbericht 2019 für die Länder Sachsen-Anhalt, Hessen, Niedersachsen und Schleswig-Holstein.
- RUETZ, W.F.; BERGMANN, F. (1989): Möglichkeiten zum Nachweis von autochthonen Hochlagenbeständen der Fichte (*Picea abies*) in den Berchtesgadener Alpen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 108, Heft 3, 164-174.
- RUNGIS, D.; BÉRUBÉ, Y.; ZHANG, J.; RALPH, S.; RITLAND, C.E.; ELLIS, B.E.; DOUGLAS, C.; BOHLMANN, J.; RITLAND, K. (2004): Robust simple sequence repeat markers for spruce (*Picea* spp.) from expressed sequence tags. *Theor Appl Genet* 109: 1283-1294. DOI 10.1007/s00122-004-1742-5.
- SALGOTRA, R.K.; GUPTA, B.B.; STEWART, C.N. Jr. (2014): From genomics to functional markers in the era of next-generation sequencing. *Biotechnol Lett.* 36(3):417-26.
- SCALFI, M.; TROGGIO, M.; PIOVANI, P.; LEONARDI, S.; MAGNASCHI, G.; VENDRAMIN, G.G.; MENOZZI, P. (2004): A RAPD, AFLP and SSR linkage map, and QTL analysis in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Theor. Appl. Genet.* 108: 433-441.
- SCOTTI, I.; PAGLIA, G.; MAGNI, F.; MORGANTE, M. (2002): Efficient development of dinucleotide microsatellite markers in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) through dot-blot selection. *Theor Appl Genet* 104:1035-1041.
- SEIFERT, S.; VORNAM, B.; FINKELDEY, R. (2012): DNA sequence variation and development of SNP markers in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Eur J Forest Res* 131: 1761-1770.

- SOYK, S.; MÜLLER, N.A.; PARK, S.J.; SCHMALENBACH, I.; JIANG, K.; HAYAMA, R.; ZHANG, L.; VAN ECK, J.; JIMÉNEZ-GÓMEZ, J.M.; LIPPMAN, Z. B. (2017): Variation in the flowering gene SELF PRUNING 5G promotes day-neutrality and early yield in tomato. *Nature Genetics*, 49(1), 162.
<https://doi.org/10.1038/ng.3733>
- TANAKA, K.; TSUMURA, Y.; NAKAMURA, T. (1999): Development and polymorphism of microsatellite markers for *Fagus crenata* and the closely related species, *F. japonica*. *Theoretical and Applied Genetics* 99: 11-15.
- TYLEWICZ, S.; PETTERLE, A.; MARTTILA, S.; MISKOLCZI, P.; AZEEZ, A.; SINGH, R.K.; IMMANEN, J.; MÄHLER, N.; HVIDSTEN T.R.; EKLUND D.M.; BOWMAN, J.L.; HELARIUTTA, Y.; BHALERAO, R. P. (2018): Photoperiodic control of seasonal growth is mediated by ABA acting on cell-cell communication. *Science* 360(6385):212-215. <https://doi.org/10.1126/science.aan8576>
- VISSCHER, P.M.; WRAY, N.R.; ZHANG, Q.; SKLAR, P.; MCCARTHY, M.I.; BROWN, M.A.; YANG, J. (2017): 10 Years of GWAS Discovery: Biology, Function, and Translation. *Am J Hum Genet.* 101(1):5-22.
<https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2017.06.005>
- WECKESSER, M. (2003): Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt. Guvillier Verlag Göttingen.
<https://cuvillier.de/de/shop/publications/3257>
- WECKESSER, M.; SCHMIDT, W. (2004): Gehen dem *Luzulo-Fagetum* die Trennarten verloren? Veränderungen der Bodenvegetation in bodensauren Buchenwäldern und Fichtenbeständen des Solling in mehr als drei Jahrzehnten. *Tuexenia* 24: 191-206.
- WOJACKI, J.; EUSEMANN, P.; AHNERT, D.; PAKULL, B.; LIESEBACH, H. (2019): Genetic diversity in seeds produced in artificial Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) stands of different size. *Forest Ecol. Manag.* 438: 18-24.
- YORDANOV, Y.S.; MA, C.; STRAUSS, S.H.; BUSOV, V.B. (2014): EARLY BUD-BREAK 1 (EBB1) is a regulator of release from seasonal dormancy in poplar trees. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111(27):10001-6.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1405621111>.

V. Verwertung

Das Forschungsprojekt diente als Startpunkt für die Etablierung eines genetischen Monitorings in Deutschland, zumindest für zwei Hauptbaumarten. Dementsprechend sind alle erarbeiteten Ergebnisse die Basis für zukünftige Arbeiten. Das von der Bund-Länder-AG (BLAG-FGR) „Forstgenetische Ressourcen und Forstsaatgutrecht“ erarbeitete Konzept einschließlich der Handlungsanweisung hat sich für bestandesbildende Hauptbaumarten grundsätzlich bewährt. Das gilt sowohl für die aufgenommenen Indikatoren als auch für die hierfür eingesetzten Methoden sowie Flächen- und Stichprobengrößen. Ein Anspruch des Projekts war es, evolutive Prozesse (z.B. Selektion, genetische Drift), die z.B. zu veränderten genetischen Strukturen zwischen den Generationsfolgen führen, „im Kleinen“ und in sehr kurzen Zeitabschnitten ereignisbezogen beobachten zu können. Hierbei können sich die Trockenjahre 2018/2019 und die Auswahl der sensitiven Baumarten Fichte/Buche als ein „Glücksfall“ für die zukünftige Anwendung des genetischen Monitorings erweisen, da bei Fortsetzung der Beobachtungen retrospektiv der Einfluss der Trockenjahre auf die Diversitätsstrukturen der Naturverjüngung abgelesen werden kann.

Aus dem Projekt bleiben neben den dokumentierten Ergebnissen materialisiert erhalten:

- eingerichtete Monitoringbestände
- Datenbank „GenMon“
- 25.000 DNA-Proben

Für die Fortschreibung des Verwertungsplanes ist die (extensive) Fortführung des Monitorings durch die Ressortforschungseinrichtungen der Länder notwendig. Hierzu haben sich die Projektpartner und die BLAG bekannt. Hierfür muss die weitere kontinuierliche Betreuung und Beobachtung der **Monitoringbestände** gewährleistet sein. Zu den periodischen Folgearbeiten gehört u.a. die Erneuerung der Baumnummeration und ggf. die Reparatur des Zaunes. Jährlich sollten weiterhin Fruktifikation, Vitalität/Mortalität und die Phänologie des Blattaustriebs des Altbestandes sowie die meteorologischen Daten (nur Lufttemperatur) aufgenommen und in der Datenbank dokumentiert werden. Mit dem zunehmenden Dickenzuwachs müssen ggf. neue Bäume (BHD >15 cm) aufgenommen und eingemessen werden. Bei neu entstehender Naturverjüngungen wären ggf. neue Verjüngungskegel in der Kernzone (alle 5 Jahre) aufzunehmen und einzumessen. Mit fortschreitender Markerentwicklung sollten die genetischen Analysen alle 10 Jahre ergänzt oder vollständig erneuert werden.

Die bundesweite **GenMon-Datenbank** muss einerseits für weitere Dateneinträge und -auswertungen auch über den Projektzeitraum zur Verfügung stehen und andererseits für andere Vorhaben genutzt werden können. Hierzu sollte die Datenbank vom Leadpartner an eine Bundeseinrichtung (z.B. TI, BLE) überführt und laufend gepflegt werden. Begleitend müssen die Rollen und Zugriffsrechte neu geregelt werden. Die laufenden jährlichen Kosten in Höhe von ca. 10 - 30 % der Auftragssumme ist hierzu einzuplanen.

Darüber hinaus bietet die Datenbank das Potenzial, für weitere bundesweite Forschungsaufgaben eingesetzt zu werden. Zunächst ist geplant, die Datenbank für das beantragte Forschungsprojekt FRAXMON (Waldklimafonds) mit vergleichsweise geringen Anpassungen für das Monitoring des Eschensterbens zu nutzen.

Ebenso sollen die im Projekt extrahierten und zur Zeit dezentral gelagerten ca. 25.000 **DNA-Proben** für weitere Monitoring- und Forschungsaktivitäten zur Verfügung stehen. Sie bieten eine wichtige Probenbasis für die Erprobung neuer, insbesondere adaptiver Marker in künftigen Forschungsvorhaben.

Erste Erkenntnisse und Verfahrensabläufe sind bereits in neue Forschungsprojekte eingeflossen. Hierzu gehört das Projekt *LIFEGENMON*, das Handlungsanweisungen für die Flächeneinrichtung u.a. für die Baumarten Tanne, Schwarzpappel, Eiche, Kirsche, Esche und Schwarzkiefer erarbeitet hat.

Weiterer Forschungsbedarf besteht insbesondere bezüglich der Prognosefähigkeit der künftigen genetischen Anpassungsfähigkeit der Populationen. Das Vorhaben sollte auch eine Vorhersage/Frühindikation des Anpassungspotenzials ermöglichen. Mit den bisher vorliegenden Ergebnissen ist dies noch nicht möglich. So hätten z.B. die Absterbeprozesse, die infolge der Trockenheit 2018/19 und des Borkenkäferbefalls bei der Fichte aufgetreten sind, aus den vorliegenden Daten weder auf Populations- noch auf Einzelbaumebene vorhergesagt werden können. Voraussetzung hierfür wäre, dass Anpassungsprozesse heritabel sind, die genetischen Grundlagen bekannt sind und entsprechende Marker entwickelt werden. Erste Erfolgsaussichten bestehen bzgl. der Risikobewertung der Spätfrostgefährdung angesichts des genetischen Vergleichs von früh- und spätaustreibenden Individuen.

Die Daten des genetischen Monitorings würden für die Zukunft die Möglichkeit bieten, die Blüte- und Fruktifikation, z.B. in Abhängigkeit von laufenden Witterungseinflüssen, derzeit verfügbare Modelle zu verbessern. Dies wäre ein großer Vorteil für die Saatgut- und Pflanzenanzuchtbetriebe zur Planung der jährliche Ernte-, Anzucht und Produktionskapazitäten.

Eine Forderung des Konzeptes (vgl. Anhang 2 Pkt. 2.1.2) war es aber auch, das genetische Monitoring auf weitere Baumarten auszudehnen. Als Kandidatenbaumarten wurden u.a. insektenbestäubte Baumarten (Winterlinde, Vogelkirsche), seltene Baumarten (Schwarzpappel, Ulme) und weitere Mischbaumarten mit anderen Ausbreitungsstrategien empfohlen. Hierfür geben die im Projekt erprobten Stichprobenverfahren Hinweise, müssen aber ggf. auf insektenbestäubte und seltene Baumarten angepasst werden.

Die Ergebnisse des Projekts lassen sich neben der wissenschaftlichen Verwertung durch die Bearbeiter (Publikationen, Folgeprojekte) für unterschiedliche Zielgruppen nutzen:

- Forstpraxis/Saatguthandel/Baumschulwesen
- Waldnaturschutz
- Forstpolitik

Für die **Forstpraxis**, insbesondere für die Waldverjüngung, sind aktuelle Kenntnisse über die zeitliche und regionale Saatgutverfügbarkeit die Voraussetzung für Waldumbau über Naturverjüngung und Pflanzenproduktion in Forstbaumschulen. Hierzu gehören auch Kenntnisse über Prozesse, die z.B. zum Ausbleiben bzw. zur Vernichtung von Blüte und Früchten führen. So können die punktuell stattfindenden Bonituren über Blüte und Fruchtbildung zumindest für zwei Baumarten besser durch detaillierte Monitoringdaten unteretzt werden. Künftig wäre es hierzu wichtig, die bundesweiten Daten zu den Blühprognosen mit den Monitoringdaten zu verknüpfen. Häufig wird seitens der Gesellschaft die Forderung erhoben, die Waldverjüngung z.B. für den Waldumbau stärker zu forcieren. Dabei wird übersehen, dass eine Reihe von Baumarten nur sporadisch fruktifizieren. Die Verfügbarkeit von Saatgut wird über das Monitoring retrospektiv dokumentiert und bietet eine Erklärungshilfe.

Die populationsgenetischen Analysen zeigen den Einfluss des jeweiligen Durchforstungs- und Verjüngungsverfahrens auf die genetische Struktur und Diversität der Bestände und damit potenziell auch ihres Anpassungspotenzials. Insbesondere die eingeschränkte genetische Diversität, die im Saatgut von bestandesbildenden Baumarten bei der Beerntung von nur 20 Bäumen vorhanden ist, müssen der Forstpraxis vermittelt werden.

Im Sinne des **Waldnaturschutzes** sollte das genetische Monitoring als ein Modul in das Biodiversitätsmonitoring integriert werden. Die aktuelle Biodiversitäts*forschung* zeigt, dass die Dynamik, die zum „Kommen und Gehen“ von Vielfalt führt, über ein Biodiversitäts*monitoring* erfasst werden muss.

Umweltmonitoringprogramme sind per se darauf ausgerichtet, systemrelevante Zustandsgrößen von Ökosystemen zeitnah zu überwachen, um auf legislativem bzw. exekutivem Wege geeignete Schutzstrategien zu implementieren bzw. ihre Wirksamkeit zu überprüfen. Wichtig ist, dass das Biodiversitätsmonitoring nicht ausschließlich auf die Artebene (welche Zielarten?) fokussiert ist, sondern die Prozesse des genetischen Systems mit in die Umweltüberwachung einbezieht.

So ist auch das forstliche Umweltmonitoring ein wichtiges, im Bundeswaldgesetz verankertes, Instrument der **Forstpolitik**. In § 41a Abs. 6 BWaldG heißt es:

„Das Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft kann durch Rechtsverordnung mit Zustimmung des Bundesrates vorsehen, dass Daten ... 3. zu Wirkungszusammenhängen in Waldökosystemen erhoben werden können und dabei nähere Vorschriften über den Zeitpunkt, die anzuwendenden Verfahren und die zu ermittelnden Grunddaten erlassen“.

Hierzu sollte das bestehende *Forstliche Umweltmonitoring* dort wo möglich, Dauerbeobachtungsflächen und Aufnahmemethoden des genetischen Monitorings integrieren. Allerdings ist es hierzu notwendig, auch das genetische Monitoring in den Aufgabenkatalog der Ressortforschung von Bund und Ländern zu integrieren. Eine finanzielle Projektförderung ist bestenfalls als Anschubfinanzierung für die Flächeneinrichtung und Modellstudien des Monitorings geeignet.

Bei der Durchführung des Vorhabens hat sich gezeigt, dass es möglich und sinnvoll ist, Teile des genetischen Monitorings über Drittmittel zu fördern. Hierzu gehören vor allem diejenigen Bereiche, die der Errichtung eines Monitoring-Systems dienen wie die Ersteinrichtung von Beobachtungsflächen, die Entwicklung einer gemeinsamen Datenbank und die einmalige Durchführung genetischer Analysen einschließlich der Probenahme. Diese Aufgaben sind in Hinsicht auf den erforderlichen finanziellen bzw. personellen Aufwand und die zeitliche Abfolge relativ gut planbar und gegenüber Daueraufgaben abgrenzbar. Eine Förderung dieser Aufgaben stellt eine wichtige Initialzündung dar. Allerdings wurde, wie die Erfahrung zeigt, der finanzielle Aufwand in diesem Vorhaben zu knapp und ohne einen entsprechenden Personalpuffer kalkuliert.

Bei der Durchführung der sich wiederholenden Aufgaben des Monitorings wurde sowohl aus Gründen der Reproduzierbarkeit der Ergebnisse als auch der Flexibilität zum Beispiel bei Witterungseinflüssen unterliegenden Erhebungen oder bei zufällig auftretenden Extremereignissen Wert auf den Einsatz von unbefristet beschäftigtem Personal der Versuchsanstalten gelegt. Allerdings stellte sich heraus, dass die Übernahme dieser Aufgaben zu einer grenzwertigen zeitlichen Belastung des verfügbaren Personals bei verschiedenen beteiligten Institutionen führte. Dies liegt grundsätzlich nicht in der Verantwortung des Fördermittelgebers. Im Hinblick auf die Durchführung von Drittmittelprojekten, ohne die eine Ressortforschung der Bundesländer vielfach nicht mehr stattfinden würde, sollten die nutznießenden Bundesländer in Zukunft für eine adäquate Personalausstattung der beteiligten Institutionen Sorge tragen.

VI. Erkenntnisse von Dritten

Keine Angaben

VII. Veröffentlichungen

- BECKER, F. (2020): Die Veränderung des Waldzustandes auf den Monitoringflächen im Untersuchungszeitraum. Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- COKER, A.K.; EUSEMANN, P. (2018) Drohnen für phänologische Aufnahmen in Baumkronen. Poster auf der Forstwissenschaftlichen Tagung (24.09. - 26.09.2018), Göttingen.
- EUSEMANN, P. (2020): Spurensuche: Was uns genetische Strukturen über die Geschichte unserer Wälder verraten. Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- FUSSI, B. (2020): Warum brauchen wir forstgenetisches Monitoring? Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- FUSSI, B.; TRÖBER, U.; HÖLTKEN, A.M.; EUSEMANN, P.; KERSTEN, B.; KUCHMA, O.; KUNZ, M.; KAHLERT, K.; KAROPKA, M.; ROSE, B.; VOTH, W.; Wolf, H.; LEINEMANN, L.; BECKER, F.; KÄTZEL, R.; LIESEBACH, H. (2020): The joint research project GENMON: Implementation of long-term genetic monitoring in beech and spruce stands in Germany. Poster auf dem Abschluss-symposium des Projekts LifeGenMon, 21. - 25.9.2020.
- HÖLTKEN, A.M.; EUSEMANN, P.; FUSSI, B.; KAHLERT, K.; KAROPKA, M.; KÄTZEL, R.; KERSTEN, B.; KUCHMA, O.; KUNZ, M.; LEINEMANN, L.; LIESEBACH, H.; ROSE, B.; TRÖBER, U.; VOTH, W. (2019): Das Verbundvorhaben GenMon - Erste Ergebnisse des genetischen Monitorings an Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland (Vortrag), 6. Tagung der Sektion Forstgenetik / Forstpflanzenzüchtung "Forstpflanzenzüchtung für die Praxis" (16.09. - 18.09.2019), Dresden.
- HÖLTKEN, A.M.; EUSEMANN, P.; KERSTEN, B.; LIESEBACH, H.; KAHLERT, K.; KAROPKA, M.; KÄTZEL, R.; KUCHMA, O.; LEINEMANN, L.; ROSE, B.; TRÖBER, U.; WOLF, H.; VOTH, W.; KUNZ, M.; FUSSI, B. (2020): Das Verbundprojekt GenMon: Einrichtung eines genetischen Langzeit-Monitorings in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.). Thünen Report 76:230-245.
<https://dx.doi.org/DOI:10.3220/REP1584625360000>
- HÖLTKEN, A.M. (2020): Genetische Vielfalt als Grundlage von Anpassungsprozessen, Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- KÄTZEL, R. (2020): Fazit und Ausblick für ein genetisches Monitoring in Deutschland. Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- KERSTEN, B.; MADER, M.; MÜLLER, N.A.; FLADUNG, M.; DEGEN, B.; LIESEBACH, M.; LIESEBACH, H. (2018): Genome-wide scan for diagnostic markers for bud burst in beech. In: Di Filippo A, Madsen P, Matsui T, Pederson N, Piovesan G, Sagheb-Talebi K (eds) 11th International Beech Symposium "Natural and managed beech forests as reference ecosystems for the sustainable management of forest resources and the conservation of biodiversity", 18-21 September 2018 ; International Union of Forest Research Organizations (IUFRO) Group 1.01.07 - "Ecology and Silviculture of Beech". Viterbo: IUFRO, p 14.
- KONNERT, M.; FUSSI, B. (2017): Installation of a genetic monitoring network for beech and spruce in Germany to evaluate the genetic adaptability of species to climate change. IUFRO 125th Anniversary Congress, 18. - 22. September 2017, Freiburg, Germany. Book of abstracts, 482.

- KUNZ, M. (2019): Anzeichen des Klimawandels frühzeitig sichtbar machen. LWF-aktuell 3:41.
- KUNZ, M.; LIESEBACH, H.; EUSEMANN, P.; BECKER, F.; COKER, A.K.; FUSSI, B. (2018): Bewertung der genetischen Anpassungsfähigkeit von Buche und Fichte im Klimawandel. Poster auf der Forstwissenschaftlichen Tagung (24.09. - 27.09.2018), Göttingen.
- KUNZ, M.; LIESEBACH, H.; KERSTEN, B.; MADER, M.; MÜLLER, N.; BECKER, F.; TRÖBER, U.; JOCHNER-OETTE, S.; FUSSI, B. (2019): Phänotypische Merkmale auf genetischer Ebene sichtbar machen. Abstract-Band und Exkursionsführer zur 6. Tagung der Sektion Forstgenetik / Forstpflanzenzüchtung „Forstpflanzenzüchtung für die Praxis“ in Dresden, 16. - 19.09.2019, 66 S.
- KUNZ, M. (2020): Austriebsbeobachtungen bei Buche und Fichte und deren genetische Grundlagen. Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- LIESEBACH, H. (2020) Wie wird die genetische Diversität in die zukünftige Waldgeneration übertragen? Vortrag zum Abschluss-Symposium Genetisches Monitoring - Genetische Systeme von Waldbäumen im zeitlichen und räumlichen Wandel. Freising-Weihenstephan, 3. März 2020.
- MADER, M.; SCHROEDER, H.; SCHOTT, T.; SCHÖNING-STIERAND, K.; LEITE MONTALVÃO, A.P.; LIESEBACH, H.; LIESEBACH, M.; FUSSI, B.; KERSTEN, B. (2020): Mitochondrial genome of *Fagus sylvatica* L. as a source for taxonomic marker development in the Fagales, 2020, *Plants* 9:1274.
doi:10.3390/plants9101274
- MADER, M.; LIESEBACH, H.; LIESEBACH, M.; KERSTEN, B. (2019): The complete chloroplast genome sequence of *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae). *Mitochondrial DNA Part B*, 4(1):1818-1819.
<https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1612712>