## BMVEL-Verbundprojekt "Zur biologischen Vielfalt der Wälder in Deutschland"

## **Abschlussbericht**

an die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung Referat 514 Projektträger "Agrarforschung und -entwicklung"

## **Teilprojekt II: METAPOPULATIONEN - GENFLUSS**

Aktenzeichen: 514-33.62/99HS045, -46, -47, -48

## Koordinierung

F. Scholz\*, S. Schüler\*\*

\* Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der BFH Sieker Landstraße 2 22927 Großhansdorf

\*\* Arbeitsbereich Weltforstwirtschaft am Zentrum Holzwirtschaft der Universität Hamburg Leuschnerstr. 91 21031 Hamburg

Beginn und Ende der Forschungsaufträge des Verbundprojekts: 01.10.2000 - 31.12.2003

veröffentlicht: 2004

## <u>Inhalt</u>

A - PROJEKTÜBERGREIFENDE EINFÜHRUNG ZU DEN			
ABSCHLUßBERICHTEN DER VIER TEILPROJEKTE	3*		
D DEANTMORTHNO DED DMVEL EDACEN	18		
B - BEANTWORTUNG DER BMVEL-FRAGEN			
TP I: WALDÖKOSYSTEME/ARTENVIELFALT	19		
TP II: METAPOPULATIONEN – GENFLUSS	54		
TP III: AUTOCHTHONIE	72		
TP IV: ÖKONOMIE	87		
C - SCHLUSSBERICHTE DER TEILPROJEKTE	124		
TP I: WALDÖKOSYSTEME/ARTENVIELFALT	125		
TP II: METAPOPULATIONEN – GENFLUSS	369*		
TP III: AUTOCHTHONIE	556		
TP IV: ÖKONOMIE	655		
Teil 1: Ökonomische Auswirkungen	656		
Teil 2: Sozioökonomische Bedeutung	699		
GEMEINSAME ANLAGEN	802		

Der vollständige Abschlussbericht aller Teilprojekte sowie die teilprojektübergreifenden Antworten auf die Fragen des BMVEL an das Verbundprojekt kann bezogen werden unter: http://www.rrz.uni-hamburg.de/OekoGenetik/biodiversitaet/

Eine gedruckte Version dieses Dokumentes ist erhältlich bei:

Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der BFH Sieker Landstraße 2 22927 Großhansdorf

<sup>\*</sup> Auszug aus dem Gesamt-Abschlussberichts des Verbundprojekts.

# A Projektübergreifende Einführung zu den Abschlußberichten der vier Teilprojekte

## Gliederung

1	Fachlicher Rahmen		4
2	Ge	samtstruktur des Projektes	9
3	Zie	ele der Teilprojekte	11
	3.1	Teilprojekt I	11
	3.2	Teilprojekt II	12
	3.3	Teilprojekt III	13
	3.4	Teilprojekt IV	15
4	Ko	ordinierung des Gesamtprojekts	16
5	Str	ruktur des Abschlußberichts	17

#### 1 Fachlicher Rahmen

Der fachliche Rahmen dieses Verbundprojektes ergibt sich aus Zielen der Agrarpolitik der Bundesregierung und dem hieraus abgeleiteten Forschungsbedarf zur Deckung des BMVEL-Informationsbedarfs. Zu den genannten Zielen zählen die Sicherung der natürlichen Lebensgrundlagen, die Verbesserung der Lebensverhältnisse im ländlichen Raum (die durch Wälder wesentlich mitgeprägt werden) und die Versorgung der Bevölkerung mit hochwertigen Produkten. Zum Bereich Biodiversität besteht im Zusammenhang mit der internationalen Biodiversitäts-Konvention und auch mit den Beschlüssen der Ministerkonferenzen zum Schutz der Wälder in Europa ein besonderer Forschungs- und Beratungsbedarf.

Waldökosysteme beherbergen ein bedeutendes Reservoir biologischer Vielfalt und stellen für die Menschheit aufgrund ihrer vielfältigen Schutz- und Nutzfunktionen eine unentbehrliche Lebensgrundlage dar. In einem bisher nie dagewesenen Ausmaß sind die Wälder jedoch weltweit durch menschliche Übernutzungen, Luftverunreinigungen und globale Klimaveränderungen gefährdet.

Eine Aufgabe der Politik ist es, unter Beachtung des Vorsorgeprinzips die biologische Vielfalt der Wälder auch für kommende Generationen zu erhalten. Diese Aufgabe wurde im Übereinkommen über die biologische Vielfalt auf der Konferenz der Vereinten Nationen für Umwelt und Entwicklung (UNCED) 1992 in Rio de Janeiro und auf europäischer Ebene auf den Ministerkonferenzen zum Schutz der Wälder in Europa politisch festgeschrieben (hier insbesondere in den Resolutionen S2 (1989), "Erhaltung der genetischen Ressourcen des Waldes", H1 (1993), "Allgemeine Leitlinien für die nachhaltige Bewirtschaftung der Wälder in Europa", H2 (1993), "Erhaltung der Artenvielfalt in den europäischen Wäldern", L1 und L2 (1998), "Bevölkerung, Wälder und Forstwirtschaft - Verbesserung der sozioökonomischen Aspekte einer nachhaltigen Waldbewirtschaftung" und "Gesamteuropäische Kriterien, Indikatoren und operationelle Leitlinien für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung", sowie insbesondere W4 (2003), "Erhaltung und Verbesserung der Biologischen Vielfalt des Waldes").

Die Bundesregierung hat maßgeblich zum Zustandekommen des Übereinkommens über die biologische Vielfalt beigetragen und es am 21. Dezember 1993 ratifiziert. Der Bundestag hat mit Zustimmung des Bundesrates dem Übereinkommen zugestimmt und das Gesetz zu dem

Übereinkommen vom 5. Juni 1992 über die biologische Vielfalt vom 30. August 1993 erlassen.

Das Übereinkommen über die biologische Vielfalt sieht – unter anderem – vor, daß die Vertragsstaaten Vorgänge und Kategorien von Tätigkeiten bestimmen sollen, die erhebliche nachteilige Auswirkungen auf die Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt haben oder haben können (Artikel 7 Buchstabe c).

In diesem Zusammenhang waren daher im Bereich der Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt bereits in einem vom BMVEL geförderten Verbundprojekt in den Jahren 1996-1999 insbesondere Antworten auf folgende Fragenkomplexe als Entscheidungshilfen erarbeitet worden:

- 1. Welche Einflüsse haben waldbauliche bzw. forstliche Maßnahmen auf die biologische Vielfalt?
- 2. Welche Folgen haben Maßnahmen anderer direkter (Be-)Nutzungen der Wälder für die biologische Vielfalt?

Hierzu wurden in den drei Teilprojekten "Erarbeitung von Entscheidungshilfen für eine nachhaltige Forstwirtschaft zum Schutz der genetischen Vielfalt von Waldbaum- und (Universität Waldstraucharten" Hamburg), "Folgewirkungen waldgeschichtlicher für aktuelle Entwicklungen die genetische Zusammensetzung unserer Waldbaumpopulationen" Göttingen) sowie (Universität "Einfluß der Nutzung unterschiedlicher Waldökosysteme auf die Artenvielfalt und -zusammensetzung der Gefäßpflanzen in der Baum-, Strauch- und Krautschicht unter besonderer Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes und des Verbißdruckes von Wild" (Universität Hamburg) u.a. anhand ökologisch-genetischen Versuchsbeständen pflanzengeographische, experimentelle und systemanalytische Untersuchungen sowie Literaturstudien durchgeführt. Diese dienten der Bearbeitung der genannten Fragenkomplexe auf der Ebene von Einzelbeständen und erbrachten neben den unmittelbaren Antworten auf zahlreiche Einzelfragen der Fragenkomplexe eine Etablierung von ökologischen und ökologischgenetischen Dauerbeobachtungsflächen und Datenbanken sowie Systementwicklungen und Simulationsprogramme als analytisches Instrumentarium.

Das BMVEL sah im Bereich weiterführende Fragestellungen und darüber hinaus Bedarf an Entscheidungshilfen zu folgenden Themenkomplexen (Erlaß vom 26.5.1999)

- 1. Operationalisierung der Zielsetzung "Erhaltung der biologischen Vielfalt der Wälder"
  - 1.1 Artenvielfalt
  - 1.2 Ökosystemvielfalt
- 2. Bestimmung und Überwachung von Bestandteilen der biologischen Vielfalt
  - 2.1 Monitoring
  - 2.2 Schlüsselarten
  - 2.3 Autochthonie
  - 2.4. Erfassung der geographischen genetischen Variation
- 3. Bestimmung und Regelung nachteiliger Einwirkungen auf die biologische Vielfalt
  - 3.1 Fragmentierung, sonstige nachteilige Einwirkungen
  - 3.2 Nachhaltige Nutzung von Bestandteilen der biologischen Vielfalt der Wälder
- 4. Anreizmaßnahmen für die Erhaltung und Nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt der Wälder
- 5. Übergreifender Entscheidungshilfebedarf.

Zu den insgesamt 37 Einzelfragen dieser Fragenkomplexe wurde seitens der BFH im Rahmen einer vorläufigen Evaluierung geprüft,

- ob und in welchem Umfang bereits Arbeiten zu den einzelnen Fragenkomplexen und ihren Einzelfragen bekannt sind,
- welche der zu den o.g. Fragen erforderlichen Einzelfragen die BFH kurz- und mittelfristig bearbeiten kann,
- in welchem Zeitrahmen diese Fragen zweckmäßigerweise bearbeitet werden können.

Die Evaluierung hinsichtlich der biologischen Vielfalt auf der Ebene von Waldökosystemen hatte ergeben, daß

- für eine Reihe von Fragen vorrangig Definitionen und eine Konsensbildung zwischen Experten notwendig sind, die am besten mit der Durchführung von Workshops erreicht werden können:
- zu weiteren Fragen bzw. Teilaspekten von Fragen befriedigend Literatur vorliegt, die zusammengestellt und ausgewertet werden müßte, bevor weitere Forschungsvorhaben angedacht werden;
- zu einem dritten Bereich von Fragen ein erheblicher Forschungsvorlauf besteht insbesondere durch das am Ordinariat für Weltforstwirtschaft vorangegangene BMVEL-

Verbundprojekt und angrenzende Aktivitäten im Institut für Weltforstwirtschaft und im Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der BFH –, auf den aufgebaut werden kann.

Die hier angeschnittenen Fragen betreffen in starkem Maße die Verjüngung und Ausbreitung von Gefäßpflanzen einschließlich der Bedeutung der Bewirtschaftung von Waldökosystemen. Diese Fragen sind nur im Zusammenhang mit genetischen Aspekten (Paarungsdistanzen, Fertilität, historische Aspekte der Waldökosysteme, Autochthonie usw.) zu lösen, zu denen im abgeschlossenen Verbundprojekt bereits Vorarbeiten geleistet wurden.

Die Evaluierung hinsichtlich der biologischen Vielfalt aus der Sicht der Ökologischen Genetik hat ergeben, daß ein Teil der gestellten Fragen auf der Basis von seinerzeit laufenden Drittmittelvorhaben am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der BFH bearbeitet wurden (Wirkungen von Luftverunreinigungen, BMU, DFG; Wirkungen von Klimaänderungen, BMBF). Andere Drittmittelvorhaben befassten sich mit der Erarbeitung von Methoden zur Erfassung genetischer Diversität mit Hilfe von molekularen Markern (Biotechnologie, EU) und der Modellierung populationsgenetischer Prozesse für Analyse, Schutz und Management von Biodiversität in Alpenökosystemen (EU). Für einen weiteren Teil der Fragen wurde im vorangegangenen BMVEL-Verbundvorhaben wichtiges methodisches Rüstzeug zur Erarbeitung von Entscheidungshilfen für eine nachhaltige geschaffen. Forstwirtschaft Dies sind u.a. zwei ökologisch-genetische Dauerbeobachtungsflächen sowie ein Simulationsprogramm zur Untersuchung der Wirkung von Eingriffen in das genetische System von Eichen- und Buchenpopulationen anhand von Genmarkern.

Auf der Basis des Forschungsvorlaufs und der Kenntnis der Arbeiten anderer Institutionen wurden in drei Bereichen essentielle Kenntnislücken gesehen, die für die Beratung des BMVEL geschlossen werden sollten: Diese sind mit einem Teil der gestellten Fragen angesprochen.

Es sind dies (a) die Fragen nach der Bedeutung des Genflusses zwischen Populationen und (b) die Fragen nach der Autochthonie.

Darüber hinaus besteht im Bereich der Frage von Anreizmaßnahmen für die Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt der Wälder ein dringender Forschungs- und Beratungsbedarf, der seitens der BFH aus dem vorhandenen Etat nicht vollständig gedeckt werden konnte.

Es wurde daher, wie schon bei dem vorangegangenen Verbundprojekt, eine Bearbeitung der genannten vordringlichen Fragen im Verbund der Universitäten Hamburg und Göttingen unter Koordinierung durch die BFH vorgesehen.

Mit einer solchen Bearbeitung wurde einerseits dem vom BMVEL formulierten, dringenden Beratungsbedarf Rechnung getragen. Andererseits wurden hiermit der Forschungsvorlauf und

die hierdurch erzeugte Kompetenz nutzbar gemacht und für eine weitere Periode gesichert und ausgebaut.

Aus wissenschaftlicher Sicht sind die gestellten Fragen in folgendem Zusammenhang zu sehen:

Ausgehend von einer potentiell nahezu vollständigen Bewaldung Mitteleuropas wurden die Wälder in Deutschland bereits im Mittelalter auf den heute erhaltenen Flächenanteil von ca. 30% zurückgedrängt. Neben der Dynamik der natürlichen Umweltbedingungen nach der Eiszeit hat die Form der jahrhundertelangen Bewirtschaftung, insbesondere auch durch den Wechsel zwischen landwirtschaftlicher (einschließlich Beweidung) und forstlicher Nutzung, die rezenten Muster biologischer Vielfalt erzeugt. Unverzichtbare Voraussetzung für den Schutz und die Nachhaltigkeit der Nutzung biologischer Ressourcen in Waldökosystemen ist vor diesem Hintergrund das Verständnis der räumlich-zeitlichen Dynamik von Biodiversität auf ihren unterschiedlichen Organisationsstufen. Das betrifft nicht nur die systemprägenden Baumarten, sondern die gesamte Flora und Fauna. Im Hinblick auf den globalen Wandel ist zudem die Rekonstruktion der zurückliegenden Prozesse als Grundlage für Modellierung und die Simulation der jeweiligen Folgen alternativer Handlungsmöglichkeiten gefordert. Die Wechselwirkungen mit anderen Sektoren der terrestrischen Ökosysteme spielen dabei eine wichtige Rolle.

Nur wenige Waldstandorte sind seit der Eiszeit kontinuierlich bewaldet. In der Regel dürften heutige Waldstandorte zwischen forstlicher und landwirtschaftlicher Nutzung gewechselt haben. Dies trifft besonders ausgeprägt für das norddeutsche Tiefland zu. Diese Einflüsse resultieren in einem räumlichen Muster von Waldstandorten mit unterschiedlicher Kontinuität und Bestockung. Auf der Landschaftsebene ergibt sich daraus ein räumliches Muster von Waldstandorten mit unterschiedlicher Entstehungs- und Nutzungsgeschichte sowie sich daraus ergebenden verschiedenen Fragmentierungs- bzw. Vernetzungsgraden. Fundierte Kenntnisse über die Auswirkungen dieser Vorgeschichte auf den gegenwärtigen Zustand der biologischen Vielfalt und über die Möglichkeiten, welche dieser Zustand für die zukünftige Erhaltung und nachhaltige Nutzung biologischer Vielfalt bzw. biologischer Ressourcen eröffnet, bilden entscheidende Voraussetzungen für die Umsetzung der gesetzlichen Festlegungen des UN-Übereinkommens.

Das zentrale Anliegen des Verbundprojektes bestand in der Entwicklung und Anwendung von Methoden, welche es ermöglichen, die Zielsetzung "Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt der Wälder" konkret umzusetzen. Der Begriff der Nachhaltigkeit nimmt

hier insofern eine entscheidende Stellung ein, als er die gemeinsame Ausrichtung der Untersuchungen aller beteiligten Disziplinen bestimmt. Dies setzt allerdings eine Operationalisierung des Begriffes voraus, welche die unzweideutige Anwendung auf biologische Systeme ermöglicht. Projektbezogene Vorarbeiten aus dem Kreise der Antragsteller haben in diesem Zusammenhang noch einmal verdeutlicht, daß die Nachhaltigkeit des Umgangs mit biologischen Ressourcen die Erhaltung eines Mindestniveaus an biologischer Vielfalt erzwingt. Nachhaltigkeit und Erhaltung von biologischer Vielfalt sind also funktionell miteinander verbunden. Allerdings ist die Intaktheit der Rückkopplungsvorgänge und der sie steuernden Mechanismen der Selbstregulation auf allen Ebenen biologischer Organisation ein übergeordnetes, notwendiges Kriterium für die Nachhaltigkeit des Umganges mit biologischen Ressourcen.

Rückkopplungsvorgänge werden innerhalb von Arten durch ihre Reproduktionssysteme ermöglicht und sichern in vielfältigen Interaktionsformen zwischen Arten die Aufrechterhaltung von Nährstoffkreisläufen und Energieflüssen in Ökosystemen. Diese Vorgänge reichen regelmäßig über einzelne Ökosysteme hinaus. Die Unterbrechung solcher Rückkopplungsvorgänge geht häufig auf eine Beeinträchtigung Selbstregulationsmechanismen zurück und zieht oft auf Dauer die Destabilisierung aller betroffenen biologischen Systeme nach sich. Dies kann z. B. durch künstliche Verjüngung von Baumarten ebenso wie durch die Entfernung von Totholz aus naturverjüngten Beständen, aber auch durch eine Fragmentierung ausgelöst werden, wenn diese den reproduktiven Kontakt zwischen Artangehörigen und deren räumliche Ausbreitung übermäßig einschränkt. Die Beurteilung und Erkennung des Ausmaßes der Intaktheit der Selbstregulations- und Selbstregenerationsmechanismen von Wäldern erfordert einerseits die Einbeziehung ihrer Vorgeschichte und damit historischer Zusammenhänge. Andererseits ist eine Analyse dieser Mechanismen unter den gegenwärtigen ökologischen Bedingungen erforderlich. Diese Analyse muß zwingend die Variabilität der Mechanismen innerhalb und zwischen Arten einbeziehen. Zur Bewältigung der Komplexität eines solchen Ansatzes erschien es sinnvoll, die vom BMVEL gestellten Fragen in integrierter Form zu beantworten, ausgerichtet an dem oben dargestellten Prinzip.

## 2 Gesamtstruktur des Projektes

Angesichts des Umfangs und der Komplexität der aufgeworfenen Fragen wurde die BFH gebeten, die Federführung für ein interdisziplinäres Verbundprojekt zu übernehmen, in dem

unter Beteiligung von Projektpartnern außerhalb der BFH die vorrangig zu klärenden Fragen bearbeitet wurden. Die Bearbeitung erfolgte in einem Forschungsverbund aus Waldökologie/Artenvielfalt, Ökologischer Genetik und Populationsgenetik, Molekularbiologie und Systemanalyse/Modellierung sowie Ökonomie.

Die Koordinierung der wissenschaftlich eigenständigen Teilprojekte sollte bei der BFH liegen, damit die dort existierenden Methoden, Versuchsanstellungen incl. Material, Ergebnisse und Schlußfolgerungen in das Projekt integriert und, abgestimmt mit den Befunden der Projektpartner außerhalb der BFH, als Ergebnis des Verbundprojekts verfügbar würden.

Als Projektpartner hatten sich zur Mitwirkung im Verbundprojekt mit 4 Teilvorhaben bereiterklärt:

## Teilprojekt I:

"Ausbreitung, Etablierung, Aufwuchserfolg und Beständigkeit – Zur Dynamik von Waldgefäβpflanzenarten auf Landschaftsebene in Norddeutschland",

Universität Hamburg, Ordinariat für Weltforstwirtschaft;

Stichwort: "Waldökosysteme/Artenvielfalt" (99HS045)

#### Teilprojekt II:

"Die Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Vielfalt von Populationen in fragmentierten Landschaften",

Universität Hamburg, Ordinariat für Weltforstwirtschaft,

Stichwort: "Metapopulationen - Genfluß" (99HS046)

## Teilprojekt III:

"Die Bedeutung von Autochthonie von Waldbaumpopulationen für die Stabilität von Waldökosystemen und für eine nachhaltige Forstwirtschaft";

Universität Göttingen, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung;

Stichwort: "Autochthonie" (99HS047)

### Teilprojekt IV:

"Sozioökonomische Bewertung von Maßnahmen zur Erhaltung und Förderung der biologischen Vielfalt der Wälder",

Universität Hamburg, Ordinariat für Weltforstwirtschaft,

Stichwort: "Ökonomie" (99HS048)

## 3 Ziele der Teilprojekte

Aus dem fachlichen Rahmen des Verbundprojekts (Kapitel 1) wurden für die 4 Teilprojekte folgende Ziele abgeleitet:

## 3.1 Teilprojekt I

Das im Herbst 1999 abgeschlossene Teilprojekt III des Vorläuferprojekts ("Einfluß der Nutzung unterschiedlicher Waldökosysteme auf die Artenvielfalt und –zusammensetzung der Gefäßpflanzen in der Baum-, Strauch- und Krautschicht unter besonderen Aspekten des Naturschutzes und des Verbißdruckes von Wild") hatte seinen Schwerpunkt in der Erfassung der Artenvielfalt einzelner Waldbestände (α-Diversität) unter Berücksichtigung standörtlicher und anthropogener Rahmenbedingungen. Althergebrachte und moderne Formen der Landnutzung (einschließlich der forstlichen Waldbewirtschaftung) beeinflussen jedoch die Vielfalt von Landschaften ebenso wie diejenige von Arten oder die genetische Vielfalt einzelner Arten. Zusätzlich beeinträchtigen insbesondere die im letzten Jahrhundert überhöhten Wildbestände sowie die hohen Stoffeinträge der letzten Jahrzehnte und die beginnenden Klimaveränderungen überregional die Qualität der Waldökosysteme hinsichtlich ihrer Struktur und Dynamik. Daher drängen sich Untersuchungen auf zu den Auswirkungen anthropogener Veränderung sowie Fragmentierung und Verlust von Waldökosystemen auf die Zusammensetzung, Strukturen und Prozesse in den verbliebenen Wäldern unter Berücksichtigung verschiedener räumlicher und zeitlicher Ebenen.

In diesem Projekt, das sich folgerichtig an das vorhergehende anschloß, sollen die Entwicklung der Ökosystemvielfalt und der Artenvielfalt sowie ökologische und populationsbiologische Prozesse im Landschafts- und Ökosystemverbund im Vordergrund stehen. Es ging insbesondere um Aussagen über den Austausch von Ausbreitungseinheiten (Diasporen) und die Wiederbesiedlung und Etablierung von Arten in verarmten Waldökosystemen in Abhängigkeit von forstlichen Bewirtschaftungsmaßnahmen. Darüber hinaus sollte geprüft werden, inwieweit Weiserarten bzw. Weiserartengruppen und Habitatstrukturen als Indikatoren für das großräumige Monitoring von biologischer Vielfalt in Wäldern entwickelt werden können.

Die Erweiterung der Untersuchungen auf die Ebene der Landschaft sollte die für Einzelflächen ("Bestände") erarbeiteten Ergebnisse vertiefen und ggf. auch modifizieren. Zusammen mit den bisher gewonnenen Erkenntnissen kann auf diese Weise das Verständnis für die Folgen der forstlichen Bewirtschaftung auf die biologische Vielfalt von und in Waldökosystemen – hier vor allem im Hinblick auf die Gefäßpflanzen – erheblich verbessert werden.

Verarmung an Arten, Rehabilitation von genutzten bzw. übernutzten Flächen mit der Perspektive einer Wiederbesiedlung durch verschollene Arten – das sind allgemein diskutierte Themen, auch im Spannungsfeld Naturschutz und Wald, namentlich Wirtschaftswald. Der Diskussion um solche Fragen im politischen Raum mangeln viele Fakten. Das Projekt hat sich bemüht, hier Lücken zu füllen und die überwiegend emotional geführte Diskussion zu versachlichen.

## 3.2 Teilprojekt II

Im abgeschlossenen Teilprojekt I "Erarbeitung von Entscheidungshilfen für eine nachhaltige Forstwirtschaft zum Schutz der genetischen Vielfalt von Waldbaum- und Waldstraucharten" des vorangegangenen BMVEL-Verbundprojekts war die genetische Vielfalt einzelner Populationen – als unterste Hierarchieebene der biologischen Vielfalt – Gegenstand der Untersuchungen. Der aktuelle Beratungsbedarf des BMVEL betrifft die nächsthöheren Ebenen biologischer Vielfalt, auch hinsichtlich genetischer Fragen.

Ökologisch-genetisch bedeutet dies den Schritt von einzelnen Populationen zu mehreren Populationen einer Art und deren Wechselwirkungen (Metapopulation). Dieser Schritt von der Untersuchung populationsgenetischer Prozesse an einem einzelnen Standort in die Fläche ist erforderlich, um ausgehend vom Verständnis genetischer Prozesse innerhalb von Populationen zu einem verbesserten Verständnis der Prozesse zwischen Populationen zu gelangen. Die Berücksichtigung des Austauschs genetischer Information zwischen Populationen kann die für einzelne Bestände bisher erzielten Ergebnisse modifizieren, die hieraus abgeleiteten Empfehlungen in einem anderen Licht erscheinen lassen und ihre Realitätsnähe steigern. Sie ist zudem eine wichtige Voraussetzung für das Verständnis von Artenvielfalt in Waldökosystemen im Landschaftsbezug.

Dies Teilprojekt konzentrierte sich in diesem Zusammenhang auf die Frage nach der Rolle, welche die Verbreitung genetischer Information innerhalb und zwischen Populationen (intraund interdemischer Genfluß) im Zusammenhang mit Strukturen in der Landschaft spielen. Um diesen Anspruch zu erfüllen, standen neben den reinen Schätzungen von Genfluß-Raten

die Besonderheiten auch der Mechanismen des genetischen **Systems** (Inkompatibilitätsmechanismen, Charakteristika der Pollenund Samenverbreitung, Steuerung von Blühterminen, Transmission extranuklearer Information, etc.) und ihrer Funktions- bzw. Operationsbedingungen (Verfügbarkeit von Vektoren, Fragmentierungen, etc.) im Vordergrund der Analyse. Ein Teil dieser Fragen wurde in engster Zusammenarbeit mit TP 1 untersucht. In Verbindung mit Studien zur genetischen Differenzierung innerhalb und zwischen Populationen wird es auf diese Weise möglich, wichtige Mechanismen und Bedingungen für die Erhaltung genetischer Variation und für die Aufrechterhaltung der reproduktiven Kontinuität von Waldbaumarten in Raum und Zeit zu beschreiben. Dies wiederum ermöglicht eine Einschätzung der Intaktheit elementarer Mechanismen der Selbstregulation und Selbstregeneration von Ökosystemen auch im Landschaftsverbund.

Auf der Basis des Vorlaufs im vorangegangenen Verbundprojekt konnten im Rahmen dieses neuen Forschungsvorhabens wesentliche Bestandteile des Fragenkomplexes "Operationalisierung der Zielsetzung, Erhaltung der biologischen Vielfalt der Wälder" (BMVEL-Erlass vom 26.5.1999: Fragen 1.1.2, 1.1.3, 1.1.4 und 1.2.1) bearbeitet sowie Anhaltspunkte zur Beantwortung der Frage nach der Auswirkung der Fragmentierung auf die genetische Vielfalt (Frage 3.1.3) erarbeitet werden.

## 3.3 Teilprojekt III

Im Rahmen der langfristigen Entwicklung biologischer Vielfalt wird der Autochthonie (Bodenständigkeit) biologischer Systeme entscheidende Bedeutung für deren Stabilität und Anpassungsfähigkeit zuerkannt. Aufgrund dieser Referenz- bzw. Indikatorfunktion für die Stabilität von Ökosystemen erlangt die Befassung mit der Autochthonie große Bedeutung für den Schutz und die nachhaltige Nutzung biologischer Vielfalt in Wäldern im Allgemeinen sowie den Waldbau im Besonderen (u. a. Waldumbau, forstliches Saat- und Pflanzgut). Hierbei sind grundsätzlich über die Ebene der Population hinaus auch die Ebenen der Art und des Ökosystems angesprochen. Obgleich entsprechende Bezüge für die Verwendung autochthoner Waldbaumpopulationen vorliegen (z.B. FSaatG, Waldgenressourcen), standen geeignete Verfahren zur Feststellung von Autochthonie praktisch kaum zur Verfügung.

Weiterhin war unklar, welche Bedingungen bei der Erhaltung, Ausbreitung und Verbringung von autochthonen Populationen zu beachten sind und welche Möglichkeiten hierfür bestehen. Ohne Methoden der Feststellung von Autochthonie sowie gezielter, vergleichender genetischer Untersuchung waren Aussagen hierzu bisher kaum möglich. Die Beantwortung

der diesbezüglichen Frage hat jedoch angesichts der potentiellen Bedeutung der Autochthonie sowie zu erwartender, zukünftiger Umweltveränderungen wesentliche Bedeutung u.a. für die Effektivität waldbezogener Schutzmaßnahmen und das forstliche Saat- und Pflanzgutwesen. In diesem Rahmen sind neben forsthistorischen Verfrachtungen auch die rezente Verwendung nicht-heimischer Herkünfte sowie fremdländischer Arten von Bedeutung.

Im abgeschlossenen Teilprojekt II "Folgewirkungen waldgeschichtlicher Entwicklungen für genetische Zusammensetzung unserer Waldbaumpopulationen" vorangegangenen BMVEL-Verbundprojektes konnten wichtige Hinweise über historische Einwirkungen auf die heutige Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit erbracht werden. Im Rahmen des Teilprojektes konnten u.a. nicht nur Einschätzungen über forstgeschichtliche Einflüsse auf die aktuell gegebene Autochthonie forstlicher Hauptbaumarten behandelt, sondern auch erste Ansätze zur Bearbeitung der o.g. Problemstellungen bereitgestellt werden. Nach Einschätzung der Ergebnisse im vorangegangen Teilprojekt sollte zur Beantwortung des Fragenkomplexes nur ein interdisziplinärer Ansatz, der wald-/forsthistorische, welcher abstammungsgeschichtliche Rekonstruktionen (Phylogeographie) mit gezielten populationsgenetischen Erhebungen verbindet, Aufklärung erwarten lassen.

Vor dem Hintergrund, bestehende Informationsdefizite des BMVEL in Bezug auf die biologische Vielfalt der Wälder in Deutschland zu decken, bestand das Gesamtziel des Teilprojektes in der Untersuchung und Beantwortung der folgenden Fragestellungen:

- Welche praktische Bedeutung hat die Autochthonie für die Stabilität von (Wald-)Ökosystemen und die Nachhaltigkeit des Umgangs mit ihnen?
- Wie kann Autochthonie von Waldbäumen und Waldsträuchern festgestellt werden?
- Welche Bedingungen sind bei der Erhaltung, Ausbreitung und Verbringung von autochthonen Populationen zu beachten, und welche Möglichkeiten bestehen hierfür?

Auf der Basis des Vorlaufs im abgeschlossenen Verbundprojekt konnte im Rahmen dieses neuen Forschungsvorhabens unter Einbindung im Forschungsverbund die Klärung dieser Fragen erreicht werden. Damit konnten wichtige Beiträge für die Operationalisierung der Zielsetzung "Erhaltung der biologischen Vielfalt der Wälder", die Bestimmung und Überwachung von Bestandteilen der biologischen Vielfalt, die Bestimmung und Regelung nachteiliger Einwirkungen auf die biologische Vielfalt sowie die Verbesserung der nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt in Wäldern erbracht werden.

## 3.4 Teilprojekt IV

Das vorangegangene BMVEL-Verbundprojekt hatte bereits einen wesentlichen Beitrag dazu geliefert, den Kenntnisstand über Auswirkungen der forstlichen Bewirtschaftung auf die biologische Vielfalt im Wald zu erweitern und – aus naturwissenschaftlicher Sicht – geeignete Maßnahmen für deren Erhalt und Förderung aufzuzeigen. Für eine fundierte Politikberatung war es jedoch unumgänglich, solche Handlungsvorschläge sozioökonomisch zu untermauern und sie auf ihre ökonomischen wie forstpolitischen Auswirkungen hin zu überprüfen. Ein entsprechender Beratungsbedarf wurde auch vom BMVEL für den Themenkomplex "Anreizmaßnahmen für die Erhaltung und nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt der Wälder" (Erlaß vom 26.5.1999) formuliert.

Das Gesamtziel des Teilprojektes bestand vor diesem Hintergrund in der Beantwortung folgender Fragen, welche primär die Einzelfrage 5.3 des genannten Erlasses adressieren:

- Wie sind die betrieblichen Auswirkungen der vorgeschlagenen Maßnahmen?
- Wie beurteilt die Bevölkerung die vorgeschlagenen Maßnahmen zur Sicherung der biologischen Vielfalt insbesondere der Ökosystem- und Artenvielfalt im Wald?
- Wie ist der ökonomische Nutzen solcher Maßnahmen für die Bevölkerung aus volkswirtschaftlicher Sicht zu bewerten?
- Inwieweit bestehen Konflikte mit anderen gesellschaftlich geforderten Leistungen der Wälder, und wie können diese vermieden bzw. verringert werden? Wie kann die Öffentlichkeit in die Erhaltungsmaßnahmen einbezogen werden?

Die Beantwortung dieser Fragen setzt unterschiedliche methodische Herangehensweisen voraus. Die erstgenannte Frage nach betrieblichen Auswirkungen erfordert eine betriebswirtschaftliche Herangehensweise; die nachfolgenden Fragen setzen primär an volkswirtschaftlichen Denkansätzen an und waren auf Basis einer Bevölkerungsbefragung zu klären. Das Teilprojekt IV wurde daher in zwei entsprechenden Sub-Projekten bearbeitet.

## 4 Koordinierung des Gesamtprojekts

Ziel der Koordinierung war die Zusammenführung der unterschiedlichen Fragestellungen und methodischen Ansätze zu einem Projekt, bei dem ein hohes Maß an Synergismen zu erhöhtem Erkenntnisgewinn führt. Dabei kam es darauf an, die in der BFH verfügbaren Kenntnisse, Daten und methodischen Ansätze für das Projekt zu nutzen. Hierzu zählen u.a.

- bereits angelegte Versuchsflächen incl. der ökologisch-genetischen Versuchsbestände des Vorläuferprojekts
- bereits entwickelte Simulationsprogramme, insbes. aus dem Vorläuferprojekt
- das ökologisch-genetische Datenzentrum mit Originalversuchsdaten verschiedener Forschungsinstitutionen (jeweils nur verfügbar mit der Zustimmung der Datenerzeuger)
- die ökologische und ökologisch-genetische Literaturdatenbank mit 190.000 Eintragungen
- das Geographische Informationssystem (GIS).
- Umfangreiches Wissen zu den Stichworten Waldökosysteme bzw. Artenvielfalt, das im Rahmen des ersten Verbundprojekts nur zum Teil dokumentiert werden konnte.

Ein wesentlicher Schritt der Koordinierung lag bereits bei der Vorbereitung des Projekts. In Zusammenarbeit zwischen dem Koordinator und den vorgesehenen Partnern wurden die vier Teilprojekte auf die für BMVEL prioritären Fragenkomplexe abgestimmt und in den Forschungsvorlauf der BFH eingebunden.

Für eine erfolgreiche Bearbeitung in einem Verbundprojekt waren bereits im Rahmen der Vorarbeiten zur Antragstellung die fachliche und zeitliche Abstimmung der Arbeitsschritte sowie die Kooperationsstruktur im Verbund festgelegt worden.

Das eigentliche Projektmanagement hatte das Ziel, die beteiligten Institutionen während der Bearbeitung anhand von teilprojektübergreifenden Aufgaben zu einer wirkungsvollen Zusammenarbeit zu bringen.

Wesentliches Werkzeug der Koordinierung waren die im Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der BFH entwickelten Simulationsmodelle, aus denen sich der für die einzelnen Fragen spezifische Informationsbedarf ableiten läßt. Für deren Anwendung im Verbundprojekt war als wichtige Voraussetzung eine schon langjährig bestehende Zusammenarbeit der Projektpartner gegeben.

Zu Projektbeginn wurden in gemeinsamen Sitzungen unter Beteiligung des BMVEL die Arbeitshypothesen und Methoden weiter konkretisiert und auf den Projektzweck abgestimmt. Hierbei war es wichtig, daß die Qualität der Daten, die in den integrierten systemanalytischen Ansatz einfließen sollen, genau festgelegt wurde. Im vorangegangenen Projekt hat sich diese Vorgehensweise bereits bewährt.

Projektbegleitend wurde der jeweilige Stand der Bearbeitung in den Teilprojekten gemeinsam präsentiert und diskutiert und hinsichtlich der Arbeitsziele bewertet. Hierzu diente eine projektbegleitende Arbeitsgruppe, die sich aus Wissenschaftlern anderer Forschungseinrichtungen, Vertretern des BMVEL und der BLE sowie der forstlichen Praxis zusammensetzte.

Nach Maßgabe des Auftraggebers wurden Zwischenberichte erstellt, in dem die vorliegenden Ergebnisse zusammengestellt, auf ihre Integrierbarkeit hin überprüft und in Abstimmung mit dem BMVEL auf die Projektziele erneut ausgerichtet werden.

## 5 Struktur des Abschlußberichts

Das BMVEL hatte zusätzlich zu den regulären wissenschaftlichen Abschlußberichten der Teilprojekte eine Zusammenstellung der speziell auf den Beratungsbedarf des BMVEL zugeschnittenen Antworten auf die Einzelfragen gemäß BMVEL-Erlass erbeten. Besondere Anforderung war dabei, die Antworten teilprojektübergreifend zu formulieren. Diese projektübergreifenden Antworten sind den wissenschaftlichen Berichten vorangestellt.

# Verbundprojekt "Zur biologischen Vielfalt der Wälder in Deutschland"

Gefördert vom Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft

Aktenzeichen: 514-33.62/99HS046

## **Schlußbericht**

## Teilprojekt II:

Di e Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Vielfalt von Populationen in fragmentierten Landschaften

Stichwort: Metapopulationen - Genfluss

S. Schueler<sup>1</sup>, F. Scholz<sup>2</sup>, H.Hertel<sup>2</sup>

unter Mitarbeit von

V. Kuhlenkamp<sup>2</sup>, K. H. Schlünzen<sup>3</sup>, I. Schulze<sup>2</sup>, A. Tusch<sup>1</sup>, B. Ziegenhagen<sup>4</sup>, N. Ziegler<sup>1</sup>

Laufzeit und Berichtszeitraum:

01.10.2000 - 31.12.2003

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Universität Hamburg, Zentrum Holzwirtschaft, Arbeitsbereich Weltforstwirtschaft

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Universität Hamburg, Zentrum für Meeres- und Klimaforschung, Meteorologisches Institut

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Philipps-Universität Marburg, Fachgebiet Naturschutz

## **Gliederung:**

1.1	Ziele und Aufgabenstellung des Projekts	371		
1.1.1	Planung und Ablauf des Projekts	376		
1.1.2 1.1.2.1 1.1.2.2	Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde Wildkirsche	380		
1.2	Material und Methoden			
1.2.1	Baumarten			
1.2.1.1 1.2.1.2	Wildkirsche ( <i>Prunus avium L.</i> )Stieleiche ( <i>Quercus robur</i> L.)			
1.2.2	Untersuchungsgebiete			
1.2.2.1 1.2.2.2	Wildkirsche Stieleiche	386		
1.2.3	Methoden	388		
1.2.3.1	Populationsgenetische Methoden			
1.2.3.2	Modellierung			
1.3	Ergebnisse	393		
1.3.1	Ausführliche Darstellung der wichtigsten Ergebnisse			
1.3.1.1 1.3.1.2	WildkirscheStieleiche			
1.3.1.2	Voraussichtlicher Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse			
1.4	Zusammenfassung			
1.5 Zielei	Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten a; ggf mit Hinweisen auf weiterführende Fragestellungen und auf Möglichkeiten msetzung oder Anwendung			
1.6	Literaturverzeichnis	449		
1.6.1	Veröffentlichungen des Teilprojektes	449		
1.6.1.1 1.6.1.2	Artikel in wiss. ZeitschriftenSonstige Veröffentlichungen (z.B. Vorträge und Poster)			
1.6.2	Zitierte Literatur			
17	Anhanσ	458		

## 1.1 Ziele und Aufgabenstellung des Projekts

Schwerpunkt des Teilprojektes Metapopulationen – Genfluss ist die Frage nach der Verbreitung genetischer Information innerhalb und zwischen Populationen (intra- und interdemischer Genfluss) im Zusammenhang mit Strukturen in der Landschaft.

Um diese Fragestellung zu bearbeiten, müssen einerseits Schätzungen des Genflusses innerhalb und zwischen Populationen durchgeführt werden, andererseits müssen Mechanismen des genetischen Systems (Charakteristika der Pollen- und Samenverbreitung, Inkompatibilität, Transmission extranuklearer Information, etc.) und ihrer Funktions- bzw. Operationsbedingungen (Verfügbarkeit von Vektoren, Fragmentierungen, etc.) analysiert werden. In Verbindung mit Studien zur genetischen Differenzierung innerhalb und zwischen Populationen ist es auf diese Weise möglich, wichtige Mechanismen und Bedingungen für die Erhaltung genetischer Variation und für die Aufrechterhaltung der reproduktiven Kontinuität von Waldbaumarten in Raum und Zeit zu beschreiben. Dies wiederum ermöglicht eine Einschätzung der Intaktheit elementarer Mechanismen der Selbstregulation und Selbstregeneration von Ökosystemen auch im Landschaftsverbund.

Im Rahmen dieses Forschungsvorhabens konnten wesentliche Bestandteile des Fragenkomplexes "Operrationalisierung der Zielsetzung, Erhaltung der biologischen Vielfalt der Wälder" (Fragen 1.1.2, 1.1.3, 1.1.4 und 1.2.1 des BMVEL-Erlasses) bearbeitet, sowie Anhaltspunkte zur Beantwortung der Frage nach der Auswirkung der Fragmentierung auf die genetische Vielfalt (Frage 3.1.3) erarbeitet werden.

#### Begründung

Der Begriff Biodiversität umfasst die Gesamtheit der Lebensformen, ihre Ausprägungen und Beziehungen zueinander. Biodiversität (=biologische Vielfalt) wird auf 3 Hierarchieebenen betrachtet: Diversität der Ökosysteme (Ökosystemvielfalt), Diversität der Arten innerhalb der Ökosysteme (Artenvielfalt) und Diversität innerhalb der Arten (genetische Vielfalt). Zwischen diesen Ebenen besteht eine Vielzahl von Wechselwirkungen, und Änderungen innerhalb einer dieser Ebenen beeinflussen meistens die anderen Ebenen.

Innerhalb der Arten wird die biologische Vielfalt durch die genetische Vielfalt definiert. Die langlebigen und ortsfesten Waldbäume und Waldsträucher sind in besonderem Maße auf die Intaktheit ihrer genetischen Mechanismen und die Verfügbarkeit ausreichender genetischer Vielfalt angewiesen, um sich an veränderliche und unvorhersehbare Umweltbedingungen

anpassen zu können. Die Mechanismen der Erhaltung genetischer Variation spielen daher beim Verständnis der biologischen Vielfalt auf allen genannten Ebenen sowie bei ihrer nachhaltigen Nutzung und Erhaltung eine Schlüsselrolle.

Die Bedeutung der genetischen Variation für Stabilität und Leistungsfähigkeit der Wälder, insbesondere auch im Hinblick auf Immissionen und Klimaänderungen, wird auch international herausgehoben. Im Rahmen der Konferenz der Vereinten Nationen für Umwelt und Entwicklung im Jahre 1992 in Rio de Janeiro wurde das Übereinkommen über die biologische Vielfalt verabschiedet, welches im März 1994 für die Bundesrepublik Deutschland in Kraft getreten ist. Daraus ergeben sich für die Bundesrepublik internationale Verpflichtungen zur Erhaltung und Nachhaltigkeit der Nutzung der biologischen Vielfalt.

Die Fragmentierungen in der Kulturlandschaft Mitteleuropas beeinflussen die natürlichen Abläufe der Verbreitung genetischer Information sowohl durch große Entfernungen zwischen Populationen einer Art als auch durch Beeinflussung der Lebensbedingungen für biologische Vektoren. Die Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Ebenen der Biodiversität sind bisher nur in Ansätzen untersucht, für die Funktion des Systems aber von großer Bedeutung. Im Rahmen dieses Teilprojektes soll, aufbauend auf den Kenntnissen über populationsgenetische Prozesse innerhalb von Populationen einer Art, die Verbreitung und der Austausch von genetischen Informationen durch Pollen- und Samentransport zwischen Populationen untersucht werden. Für diesen Austausch sind die Ebenen Artenvielfalt und Ökosystemvielfalt infolge ihrer modifizierenden Wirkung von Bedeutung, andererseits prägt die Ebene der genetischen Vielfalt, organisiert in Populationen und Metapopulationen Struktur und Stabilität der höheren Ebenen. Deshalb sollten neben der Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung genetischer Variation und reproduktiven Kontinuität auch explizit die Grenzen Berücksichtigung finden, welche dem Genfluss durch artspezifische Besonderheiten des genetischen Systems (z. B. Sexualsystem, Inkompatibilitätsmechanismen, Mechanismen der Pollen- und Samenverbreitung) gesetzt sind. Aufbauend auf dem vorangegangenen Projekt sollten Handlungsalternativen für die nachhaltige Nutzung von Biodiversität im Bereich des Wirkungsgefüges der genannten Ebenen bezüglich der genetischen Vielfalt untersucht werden.

Basis dafür sollte die experimentelle Quantifizierung des Genflusses und eine darauf aufbauende Beurteilung seiner Effektivität mit Hilfe von Modellen unter Berücksichtigung bereits vorhandener Befunde aus der Literatur sein.

Damit im Zusammenhang stehende Fragen des BML für wissenschaftlich fundierte Entscheidungen über mittel- und langfristige Maßnahmen sind unter anderem (BML Erlass vom 26.05.1999):

- Welche Artenspektren garantieren hohe Ökosystemstabilität unter den Bedingungen unterschiedlicher anthropogener Formen der Beeinflussung? Welche Bedeutung hat hierbei das genetische Spektrum der jeweiligen Arten? (1.1.2)
- Auf einer bestimmten Fläche führt eine steigende Artenvielfalt zu einer Reduzierung der Anzahl von Genotypen innerhalb von Arten (Stichworte: räumliche Muster, Paarungssystem, genetische Drift). Wie lässt sich angesichts dieser Tatsache genetische Vielfalt im Vergleich zur Artenvielfalt optimieren? (1.1.3)
- Der Einfluss von Genfluss zwischen Populationen auf die Erhaltung von genetischer Diversität innerhalb von Arten und die Anpassungsfähigkeit von Arten ist möglicherweise bisher unterschätzt worden. Er hängt entscheidend von den Mustern verschiedener Ökosysteme in der Fläche und von der Verteilung der beteiligten Arten ab. Wie groß ist die Bedeutung von Ausbreitungsereignissen und von Genfluss, wie hängt er von den Mustern ab und wie wirkt er sich für die Aufrechterhaltung der Systeme auf Artebene aus? (1.1.4)
- Welchen Beitrag liefert die Vielfalt von Ökosystemen zur Stabilität einzelner Ökosysteme? Welche populationsökologischen und populationsgenetischen Kriterien sind hierbei zu berücksichtigen? (1.2.1)
- Wie wirkt sich Fragmentierung auf den Genfluss ausgewählter wichtiger Arten und damit auf die räumliche genetische Struktur aus? Welche Bedeutung hat dies für Erhaltung von genetischer Vielfalt und Ökosystemstabilität? (3.1.3)

#### Wissenschaftliche und technische Arbeitsziele des Projektes

Für die Bearbeitung der Fragen 1 und 2 war eine interdisziplinäre Zusammenarbeit zwingend erforderlich. Die experimentellen Arbeiten zum Genfluss im Rahmen der Bearbeitung der Fragen 3, 4, und 5, die das eigentliche Kernthema des Teilprojekts "Genfluss" bilden, sollten mit ihren Ergebnissen dazu beitragen.

Ziel ist die Abschätzung der Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Variation in Populationen als Voraussetzung für Ökosystemstabilität im Landschaftsverbund. Hier muss die Modellierung eine deutliche Rolle übernehmen, zunächst auf der Basis der

Ergebnisse des Vorläuferprojektes und dann in Verbindung mit den experimentellen Arbeiten dieses Projektes zum Genfluss.

Hier werden zunächst die aus den gestellten Fragen abgeleiteten wissenschaftlichen Arbeitsziele für dieses Teilprojekt aufgeführt:

- Zusammenstellung artspezifischer Eigenschaften und Grenzen genetischer Systeme bei Waldbaumarten (Sexualsystem, Pollen- und Samenverbreitung, Inkompatibilität etc.)
- Abschätzung des Genflusses innerhalb und zwischen Populationen (an zwei Modellbaumarten mit unterschiedlichem genetischen System)
- Abschätzung der Bedeutung der Muster einer fragmentierten Landschaft für den Genfluss (Modellierung)
- Abschätzung der Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Vielfalt in Arten (Modellierung)
- Bedeutung für die Stabilität von Ökosystemen (Zusammenarbeit mit TP3
   "Autochthonie") mit besonderem Bezug auf deren Fähigkeiten zur Selbstregulation
   und Selbstregeneration
- Ermittlung populationsgenetischer Kriterien bei der Abschätzung der Bedeutung der Vielfalt von Ökosystemen für die Stabilität einzelner Ökosysteme (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie")
- Abschätzung der Bedeutung des durch Fragmentierung modifizierten Genflusses für Erhaltung von genetischer Vielfalt und Ökosystemstabilität (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie")
- Bedeutung des Genflusses zwischen natürlichen (autochthonen) und künstlich begründeten Populationen (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie"), Schätzung solcher Genflussraten.

Die sehr unterschiedlichen biologischen Gegebenheiten im Reproduktionssystem von einzelnen Baumarten sollten an zwei Fallbeispielen konkret untersucht werden. Als Stellvertreter für bestandesbildende, damit wirtschaftlich bedeutende, windbestäubende Arten wird die Stieleiche (*Quercus robur*) ausgewählt, für die bereits im ersten Projekt wichtige Daten für die Flächen Behlendorf und Steinhorst gesammelt wurden. Als Fallbeispiel für ein verstreut vorkommende, nicht bestandesbildende Art (Modell für tendenziell gefährdete Begleitbaumarten, Aspekte der Generhaltung und des Naturschutzes) mit Bestäubung durch

Insekten ist die Kirsche (*Prunus avium*) besonders geeignet, die ebenfalls im Untersuchungsgebiet vorkommt.

Allerdings sind tragfähige Schätzungen des Genflusses grundsätzlich nur modellgestützt möglich, da die individuellen Produzenten von Pollen und Samen nach deren Transport nur indirekt und in sehr begrenztem Umfange rekonstruierbar bzw. identifizierbar sind. Daraus ergibt sich auch die Problematik der Unterscheidung zwischen Nah- und Ferntransport (intraund interdemischer Genfluss), wenn keine vollständigen genetischen Inventuren vorgenommen werden können. Deshalb kann in der Regel der interdemische Genfluss nicht getrennt von dem intrademischen Genfluss analysiert werden. Die allgemeine Vorgehensweise besteht deshalb darin, Modelle der Verbreitung genetischer Variation unter der artspezifischen Mechanismen weitgehender Berücksichtigung Verbreitungsbedingungen auszuwählen, welche anhand der verfügbaren Techniken zur Identifikation genetischer Merkmale validiert (verifiziert) werden können. Die Validierung ist auf statistische Methoden angewiesen. Das Modell und die zu seiner Prüfung anwendbaren statistischen Methoden bestimmen außerdem die Versuchsanlage. Vor diesem Hintergrund wird deutlich, dass im geplanten Vorhaben eine systemanalytische Vorgehensweise unverzichtbar ist.

Zur Realisierung der wissenschaftlichen Ziele notwendige technische Arbeitsziele:

- Zusammenstellung und ggf. Neuentwicklung von Modellen des Genflusses in Wechselwirkung mit der Festlegung von für die Modellvalidierung geeigneten Untersuchungsmethoden (hierzu zählen neben der Identifikation geeigneter genetischer Merkmale auch die Entwicklung geeigneter Versuchsanordnungen)
- Genetische Inventur an Eltern- und Nachkommenkollektiven zur Erfassung des Genflusses gemäß Versuchsanordnung
- Validierung der Modelle und Schätzung von Genflussraten anhand der empirisch ermittelten Daten
- Entwicklung von Kriterien zur Abschätzung der Bedeutung des interdemischen Genflusses für die Erhaltung von genetischer Diversität anhand von Modellen
- Ableitung von Schlussfolgerungen für die genannten Fragestellungen

## 1.1.1 Planung und Ablauf des Projekts

Tab. 1: Modifizierter Arbeitsplan des Teilprojekts laut Projektantrag

2	Tab. 1: Modifizierter Arbeitsplan des Teilprojekts laut Projektantrag							
a) Zusammenstellung aller für die Fragestellungen relevanten Ansätze zur Modellierung von intra- und interdemischem Genfluss; Ableitung von geeigneten Versuchsanordnungen und Untersuchungsmethoden für die Modellvalidierung des Genflusses geeignet sind c.) Maswahl von Untersuchungsgebieten, die für die gezielte experimentelle Quantifizierung des Genflusses geeignet sind c.) Methodische Voruntersuchungen für Kirsche (Anpassung von veröffentlichten Methodenbeschreibungen für Isoenzymmarker und evtl. Mikrosatelliten) d.) Bonituren zum Blüthermin und des Blütenund Fruchtansatz zu den entsprechenden Jahreszeiten in 2 Vegetationsperioden e.) Beprobung und genetische Charakterisierung aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten.  f) Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e).  g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbaume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  j) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellogestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung				2001	2002	2003		
Fragestellungen relevanten Ansätze zur Modellierung von intra- und interdemischem Genfluss; Ableitung von geeigneten Versuchsanordnungen und Untersuchungsmethoden für die Modellvaldierung des Genflusses geeignet sind co. Methodische Voruntersuchungen für Kirsche (Anpassung von veröffentlichten Methodenbeschreibungen für Soenzymmarker und evtl. Mikrosatelliten) db. Bonituren zum Blühtermin und des Blütenund Fruchtansatz zu den entsprechenden Jahreszeiten in 2 Vegetationsperioden e. Beprobung und genetische Charakterisierung aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten. fb. Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e). gp. Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung des Genflusses Sinuelbaumen und Vaterschaftsnachweis). sw. XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX			1 Monate*	12 Monate	12 Monate	12 Monate		
die gezielte experimentelle Quantifizierung des Genflusses geeignet sind  c) Methodische Voruntersuchungen für Kirsche (Anpassung von veröffentlichten Methodenbeschreibungen für Isoenzymmarker und evtl. Mikrosatelliten)  d) Bonituren zum Blühtermin und des Blütenund Fruchtansatz zu den entsprechenden Jahreszeiten in 2 Vegetationsperioden  e) Beprobung und genetische Charakterisierung aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten.  f) Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e).  g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung	a)	Fragestellungen relevanten Ansätze zur Modellierung von intra- und interdemischem Genfluss; Ableitung von geeigneten Versuchsanordnungen und Untersuchungsmethoden für die		xxxxxx				
(Anpassung von veröffentlichten Methodenbeschreibungen für Isoenzymmarker und evtl. Mikrosatelliten)  d) Bonituren zum Blühtermin und des Blütenund Fruchtansatz zu den entsprechenden Jahreszeiten in 2 Vegetationsperioden  e) Beprobung und genetische Charakterisierung aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten.  f) Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e).  g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  ii) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung	b)	die gezielte experimentelle Quantifizierung		XXX				
und Fruchtansatz zu den entsprechenden Jahreszeiten in 2 Vegetationsperioden  e) Beprobung und genetische Charakterisierung aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten.  f) Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e).  g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung	c)	(Anpassung von veröffentlichten Methodenbeschreibungen für		xxxxxx				
aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten.  f) Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e).  g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung  XXX XXXX XXXX XXXX XXXX XXXXX XXXXXX XXXX	d)	und Fruchtansatz zu den entsprechenden		xxx	xxx	xxx		
Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e).  g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung	e)	aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide		xxx	xxx			
Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden  h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung	f)	Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der		xxx	xxx			
der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis).  i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung  XXXXXXX  XXXXXXX  XXXXXXXX  XXXXXXXX	g)	Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2		xxxxx	xxxxxx	xxxxx		
Genflusses  j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung  XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX	h)	der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften			xxxxxxx	xxxxxx		
Fragestellung	i)				XXXXXXX	XXXXXXX		
k) Erstellung des Forschungsberichts XXX	j)	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·				xxxxxx		
	k)	Erstellung des Forschungsberichts				XXX		

<sup>\*</sup> Die Bearbeitung des Projektes begann effektiv im Januar 2001, da die Einstellung des vorgesehenen Wissenschaftlers erst zum 1. Januar 2001 erfolgen konnte.

Tabelle 1 listet die Aufgaben des Teilprojektes in der gesamten Projektlaufzeit auf. Dieser Arbeitsplan konnte trotz erforderlicher vielfältiger Anpassungen weitgehend eingehalten werden. Im Folgenden werden die einzelnen Punkte des Arbeitsplans sowie deren Erfüllung/Nichterfüllung kurz erläutert.

a) Zusammenstellung aller für die Fragestellungen relevanten Ansätze zur Modellierung von intra- und interdemischem Genfluss; Ableitung von geeigneten Versuchsanordnungen und Untersuchungsmethoden für die Modellvalidierung

Diese Aufgabe wurde im ersten Halbjahr des Jahres 2001 durchgeführt. Sie endete mit der Erstellung eines Modellierungskonzeptes für das Teilprojekt. Dieses Modellierungskonzept wurde im Sommer 2001 innerhalb des Teilprojektes, mit dem Teilprojekt III "Autochthonie" sowie mit Dr. Bernd Degen als externem Berater abgestimmt. Die Details dieses Modellierungskonzeptes finden sich 1. Zwischenbericht.

b) Auswahl von Untersuchungsgebieten, die für die gezielte experimentelle Quantifizierung des Genflusses geeignet sind

Die Auswahl der Untersuchungsgebiete wurde im ersten Quartal 2001 mit der Erstellung des zwischen den Teilprojekten abgestimmten Stichprobenstrategiepapiers abgeschlossen (siehe Anhang).

c) Methodische Voruntersuchungen für Kirsche (Anpassung von veröffentlichten Methodenbeschreibungen für Isoenzymmarker und evtl. Mikrosatelliten)

Die methodischen Voruntersuchungen für die genetischen Analysen der Kirsche wurden im Laufe des ersten Projektjahres 2001 durchgeführt. Diese waren die Basis für die Untersuchungen zum Genfluss bei der Wildkirsche. (siehe Publikationen im Anhang: Schueler et al. 2003)

d) Bonituren zum Blühtermin und des Blüten- und Fruchtansatzes zu den entsprechenden Jahreszeiten in 2 Vegetationsperioden

Bonituren zum Blühtermin der Stieleiche wurden 2002 und 2003 stichprobenartig durchgeführt. Zusätzlich wurde aus Daten der Pollenmessstation Lübeck der Blühverlauf der Jahre 2000 und 2002 rekonstruiert. Eine Analyse des Blühverlaufes mit Hilfe dieser Daten ist effizienter und sagt mehr über das Blühgeschehen auf Landschaftsebene aus, als die Bonitur einzelner Bäume oder Bestände.

Sowohl im Herbst 2001, als auch im Herbst 2002 wurden Bonituren des Fruchtansatzes im gesamten Forstrevier Behlendorf und in der angrenzenden Landschaft durchgeführt. Im Herbst 2002 wurde daran anschließend Saatgut an Einzelbäumen innerhalb von Beständen und in der freien Landschaft geerntet.

An der Wildkirsche wurden im Jahre 2001 Bonituren der Blüte und des Fruchtansatzes durchgeführt. 2002 musste aus Kapazitätsgründen auf diese Arbeit verzichtet werden.

e) Beprobung und genetische Charakterisierung aller potentiellen Pollenspender/Pollenfänger (Elterngeneration) für beide Modellbaumarten.

Aufgrund der gewählten Untersuchungsmethode zur Quantifizierung von Genfluss bei der Stieleiche (Zwei-Generationen Konzept) wurde auf eine Beprobung und genetischen Analyse aller potentiellen Pollenspender verzichtet. Stattdessen beinhaltet das Zwei-Generationen Konzept die gezielte Beerntung einzelner Sameneltern und die Analyse der von diesen Bäumen aufgefangenen Pollenwolken.

Die Beprobung und genetische Charakterisierung der Wildkirschen begann mit ca. 80 Bäumen im Frühjahr 2001. Nachdem in Sommer 2002 die ersten Ergebnisse der Elternschaftsanalysen bei dieser Baumart vorlagen, wurden im Herbst 2002 weitere Altkirschen, die als potentielle Pollenspender in Frage kommen, beerntet und untersucht. Zusätzlich wurden ca. 70 Kulturkirschen der umliegenden Gärten beprobt, analysiert und in die Elternschaftsanalysen einbezogen.

f) Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses bei beiden Baumarten unter Einbeziehung der Ergebnisse von Punkt d) und Punkt e)

Der Entwurf des experimentellen Designs zur Untersuchung des Genflusses beider Baumarten wurde 2001 weitgehend abgeschlossen (siehe 1. Zwischenbericht). Für die Stieleiche wurde das Zwei-Generationen Konzept als effizientes und für die Landschaft geeignetes Stichprobendesign vereinbart. Aufgrund der in 2001 ausbleibenden Fruktifikation der Stieleiche konnte dieses Konzept aber erst 2002 umgesetzt werden. Dementsprechend verschoben sich die nachfolgenden Punkte g), h) und i) in ihrer Umsetzung für die Stieleiche auf den Herbst 2002 und das Jahr 2003.

Für die Wildkirsche wurden Elternschaftsanalysen zur Identifizierung von Genfluss durch Pollen als wichtigstes erstes Ziel formuliert. Darüber hinaus waren Untersuchungen zum Genfluss durch Samen geplant. Da die belastbare Quantifizierung von Genfluss durch Pollen bei der Wildkirsche, sowie die erst 2002 begonnenen Untersuchungen an der Stieleiche (Zwei-Generationen Konzept) mehr Zeit benötigte, als ursprünglich geplant, konnten die Untersuchungen zum Genfluss durch Samen noch nicht vollständig abgeschlossen und ausgewertet werden. Die gesammelten Proben und die schon analysierten Daten sind jedoch

am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Großhansdorf verfügbar und werden im Laufe 2004 ausgewertet und publiziert werden.

g) Probenahme für ausgewähltes Einzelbaumsaatgut bei beiden Baumarten und genetische Analysen in 2 Vegetationsperioden

Ausgewähltes Einzelbaumsaatgut wurde 2001 von der Wildkirsche gewonnen und 2002 von der Stieleiche. Die vorgesehene Beerntung in 2 Vegetationsperioden hat sich aus folgenden Gründen als undurchführbar erwiesen:

- Die Stieleiche fruktifizierte nur 2002.
- Eine Probenahme in 2 Vegetationsperioden hätte eine Verringerung des Stichprobenumfangs je Jahr bedeutet. Ein geringerer Stichprobenumfang hätte jedoch nicht zu wissenschaftlich belastbaren Ergebnissen geführt und zwar sowohl für die Wildkirsche als auch für die Stieleiche.
- h) Vergleich der genetischen Variationsmuster der Nachkommen mit denen der Elternbäume und Identifizierung der Pollenspender in den Nachkommenschaften (Vaterschaftsnachweis) und
- i) Bestimmung und Quantifizierung des Genflusses

Für die Wildkirsche wurden Vaterschaftsanalysen im Sommer 2002 und nach Erweiterung der Elternpopulation und deren Analyse im Sommer 2003 durchgeführt. Das betrifft auch die Quantifizierung von Genfluss durch Pollen.

Die Vaterschaftsanalysen und die Auswertungen des Zwei-Generationen Konzeptes für die Stieleiche konnten erst im Jahr 2003/4 durchgeführt werden, da die Laboranalysen bis zu diesem Zeitpunkt andauerten.

j) Modellgestützte Auswertung hinsichtlich der Fragestellung

Die modellgestützte Auswertung der Daten hinsichtlich Genfluss erfolgte im Herbst und Winter 2003/2004 für die Stieleiche. Das auf Basis des meteorologischen Simulationsmodells METRAS entwickelte Modell zur Pollenausbreitung war ab Sommer 2003 verfügbar und wurde im Sommer und Herbst 2003 zur Quantifizierung von Genfluss eingesetzt.

k) Erstellung des Forschungsberichts

Die Erstellung des Forschungsberichts konnte aufgrund der bis zu diesem Zeitpunkt andauernden Auswertungen erst im Winter 2003/2004 erfolgen.

# 1.1.2 Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde

#### 1.1.2.1 Wildkirsche

Die Wildkirsche ist bisher nur sehr wenig untersucht. Zum Genfluss durch Pollen und Samen sind noch keine experimentellen Daten anderer Studien verfügbar.

#### 1.1.2.2 Stieleiche

Zum Genfluss bei Eiche gibt es zahlreiche Untersuchungsergebnisse. Grundsätzlich können drei Methoden unterschieden werden, die zu verschiedenen Schätzungen für Genfluss führen: physikalischer Pollentransport, indirekte und direkte, auf genetischen Markern basierende Methoden. Die Erfassung der Samenausbreitung ist ein Schwerpunkt des Teilprojektes I "Waldökosysteme/Artenvielfalt".

### Physikalischer Pollentransport

Als potentieller Genfluss werden der physikalische Transport und die Deposition des Pollens bezeichnet (Levin & Kerster 1974). Dieser Genfluss kann mit passiven oder aktiven Pollenfängern bestimmt werden (z.B. für Bäume: Pohl 1933, 1936; Rempe 1937, Raynor 1973, Tampieri et al. 1977, Lahtinen et al. 1997). Aus den so erhobenen Daten lässt sich allerdings nur eine unzureichende Ausbreitungskurve erstellen, da Lage, Anzahl und Stärke der Quellen nicht hinreichend (und nie vollständig) bekannt sind. Außerdem sind derartige Messungen immer nur punktuell möglich und die Ergebnisse deswegen stark abhängig vom Standort der Messgeräte und von den zur Pollenflugzeit aktuellen meteorologischen Faktoren. Immerhin geben diese Daten einen Eindruck vom sehr starken und weitreichenden Pollenflug der Eichen. So bestimmte Rempe (1937) einen Pollenanflug von 9,5 Pollen pro mm² in dreieinhalb Tagen auf Helgoland (auf dem damals keine Eichen standen). Diese Menge müsste seiner Meinung nach für eine erfolgreiche Befruchtung ausreichen. Lahtinen et al. (1997) bestimmten die Pollenkonzentrationen innerhalb eines Eichenbestandes und 7 km davon entfernt. Dabei stellten Sie eine Abnahme der Pollenkonzentration um 98% fest. Eine Generalisierung dieser und ähnlicher Messergebnisse ist aus den o.g. Gründen, insbesondere wegen des fehlenden Quellenbezugs jedoch nicht möglich.

Neben solchen punktuellen Messungen lässt sich aus Polleneigenschaften wie Größe, Gewicht und Dichte oder der experimentell bestimmten Sedimentationsgeschwindigkeit die Pollenausbreitung, ausgehend von einer Punktquelle bei festgelegten Windgeschwindigkeiten berechnen (Review: Jackson & Lyford 1999, Di-Giovanni & Kevan 1991). So sind laut Jackson & Lyford (1999) nach ca. 1000 m bei einer Sedimentationsgeschwindigkeit von 2,9

cm/s noch 35% der Eichenpollenkörner in der Luft. Eine ähnlich weite Ausbreitung wurde auch mit anderen, vergleichbaren Modellen für Eichenpollen ermittelt (Ducousso et al. 1993). Keines der bisher genutzten Modelle berücksichtigt jedoch die Variabilität der Wetterbedingungen, die Struktur der Landschaft, die Stärke der Pollenquellen oder biologische Polleneigenschaften wie z.B. die Pollenviabilität, allesamt Faktoren, die den Genfluss maßgeblich beeinflussen. die biologisch wirksamen Erst erhöhten Forschungsanstrengungen der letzten Jahre zur Risikoabschätzung der Ausbreitung von transgenen Pflanzen hat zu neuen, verbesserten Modellen zum Pollenflug (von Nutzpflanzen) und entsprechenden Messungen geführt (z.B. Klein et al. 2003, Jarosz et al. 2003, Richter & Seppelt 2002, Giddings 2000). Dabei wenden diese Modelle entweder Gauß'sche Ausbreitungsmodelle an (Giddings 2000) oder sie verfolgen mit einem Lagrange-Ansatz den Flug einzelner Pollenkörner (Richter & Seppelt 2002, Klein et al. 2003), wobei einzelne meteorologische und biologische Parameter nacheinander in die Modelle integriert werden. In diesem Projekt wählten wir einen anderen Ansatz (Schueler & Schlünzen 2004). Ziel war eine Modifikation des dreidimensionalen, nicht-hydrostatischen, mesoskaligen Modells METRAS (Schlünzen 1990, Schlünzen et al. 1996, Schlünzen & Katzfey 2003, Lenz et al. 2000), um Emission, Ausbreitung, Viabilität und Deposition von Eichenpollen zu simulieren (siehe 2.2 und Abb. 1). Das Simulationsmodell METRAS als solches wird standardmäßig zur Simulation von Wind, Temperatur, Feuchte, Wolken- und Regenwasser sowie des Transports und der Sedimentation von Tracern auf Basis von prognostischen Gleichungen eingesetzt. Es wird sowohl für wissenschaftliche Fragestellungen (z.B. Notz et al. 2002, de Leeuw et al. 2001 oder Sheng et al. 2000), als auch für gutachterliche Aufgaben (Bigalke et al. 2001) verwendet. Im Rahmen des Projektes wurde eine von meteorologischen Faktoren abhängige Funktion zur Emission und zum Transport von Pollen (Euler-Modell), sowie dessen Lebensdauer eingesetzt (Schueler & Schluenzen 2004). Somit ermöglicht dieses Modell die Simulation der Pollenausbreitung in der realen Landschaft (Datengrundlage sind Flächennutzungsdaten und ein digitales Höhenmodell) unter den realen, zur Blütezeit anzutreffenden Wetterbedingungen, wobei diese kleinräumig von den Flächennutzungs- und Höhendaten modifiziert werden.

#### Indirekte auf genetischen Markern basierende Methoden

Der Einsatz von genetischen Markern ermöglicht die Quantifizierung von biologisch wirksamem Genfluss, d.h. nach erfolgter Befruchtung und ggf. erfolgter Etablierung der Individuen (Sork *et al.* 1999). Dabei kann mit indirekten Methoden der historisch stattgefundene Genfluss geschätzt werden, da sich dieser in den genetischen Strukturen der

Populationen manifestiert hat. Dieses kann z.B. durch verschiedene Maße der räumlichgenetischen Struktur, wie Moran's Index (z.B. Hardy & Vekemans 1999, Rousset 2000), oder die Verwendung von  $F_{ST}$  als Maß für die Differenzierung zwischen Populationen (z.B. Cockerham & Weir 1993, Elena-Rossello & Cabrera 1996) geschehen. Allerdings basiert diese Abschätzung des historischen Genflusses auf populationsgenetischen Modellen (z.B. auf Wright's Insel-Modell), deren Vorraussetzungen kaum überprüfbar und daher möglicherweise nicht erfüllt sind. Kommen dabei genetische Marker mit unterschiedlichem Vererbungsmodus zum Einsatz, also maternale, paternale oder biparentale Marker, so lassen sich aus diesen Untersuchungen auch die einzelnen Komponenten des Genflusses erschließen (Genfluss durch Samen oder Pollen). Nahezu alle Untersuchungen, die auf dieser Basis an Eichen durchgeführt wurden (z.B. Elena-Rossello & Cabrera 1996, Finkeldey & Matyas 2003, Zanetto & Kremer 1995, Petit et al. 1993), verzeichnen eine geringe Differenzierung zwischen Populationen beim Einsatz von Kern-Markern (v.a. Isoenzyme) und eine sehr starke Differenzierung dieser Populationen beim Einsatz von rein mütterlich vererbten cpDNA-Markern. Diese Unterschiede können durch den schwachen Genfluss durch Samen und einen starken Genfluss durch Pollen erklärt werden (z.B. Finkeldey & Matyas 2003).

Eine weitere indirekte Methode ist der sogenannte "Zwei-Generationen" Ansatz (Smouse *et al.* 2001, Austerlitz & Smouse 2001a, 2001b und 2002). Bei diesem Verfahren werden einzelne Sameneltern in der Landschaft beerntet. Die geernteten Samen werden an Isoenzymoder Mikrosatelliten-Genorten charakterisiert und daraus wird der männliche Samenanteil durch Abzug des maternalen Allels bestimmt. Aus der Differenzierung der Pollenwolken und dem Standort der Samenbäume wird unter Annahme bestimmter Ausbreitungsfunktionen die mittlere Pollenausbreitungsdistanz bestimmt. Dieses indirekte Verfahren schätzt somit den gegenwärtig stattfindenden Genfluss. Sork *et al.* (2002) berechneten mit dieser Methode eine mittlere Pollenausbreitung von rund 65 m in einer savannenähnlichen Population von *Quercus lobata*. Außerdem bestimmten sie die effektive Anzahl von Pollenvätern für einen Samenelter mit rund 3,7.

## Direkte auf genetischen Markern basierte Methoden

Mit modernen DNA-Markern, insbesondere Mikrosatelliten können darüber hinaus Elternschaftsanalysen durchgeführt und hieraus der Genfluss direkt quantifiziert werden. Mit dieser Methode bestimmten Dow & Ashley (1998) die Pollenausbreitung innerhalb eines Eichenbestandes (*Quercus macrocarpa*) in einer fragmentierten Landschaft. Innerhalb des Bestandes betrug die Pollenausbreitung im Mittel 75 m, allerdings wurden für 57 % der untersuchten Nachkommen keine Pollenväter innerhalb des Bestandes gefunden. Damit

konnten Dow & Ashley (1998) einen sehr hohen Grad an Polleneintrag von außen in eine Population hinein dokumentieren. Zu einem ähnlichen Ergebnis kamen Streiff et al. (1999) bei der Untersuchung eines Mischbestandes aus Stiel- und Traubeneiche in einem größeren, geschlossenen Eichenwald. Ca. 65% der von ihnen untersuchten Nachkommen von Q. robur Vätern außerhalb des untersuchten Bestandesteils bestäubt. Diese wurden von Untersuchungen legen den Schluss nahe, dass durch Pollen vermittelter Genfluss bei Eichen auf zwei Skalen stattfindet: lokale Ausbreitung innerhalb der Baumkronen des Bestandes einerseits und Ausbreitung über größere Distanzen durch Emission der Pollen aus der Kronenschicht nach oben, Transport und Deponierung der Pollen andererseits. Während die Ausbreitung auf lokaler Skala (im Bestand) mit direkten genetischen Verfahren bestimmt werden kann, sind diese Verfahren auf einer größeren räumlichen Skala jedoch nicht durchführbar, da durch den hohen Polleneintrag in die untersuchten Bestände der Aufwand, alle potentiellen Pollenväter auf Landschaftsebene zu untersuchen, überproportional zur tatsächlichen Vaterzuordnung steigt. Das bedeutet, dass mit Elternschaftsanalysen allein der Ursprung von 57 bzw. 65% der Pollen nicht geklärt werden kann (Sork et al. 1998).

#### Weitere Methoden

Neben den hier näher erläuterten Methoden gibt es weitere Verfahren, die im Einzelfall verwendbar sind. Genannt sei hier die Methode der seltenen Allele als indirektes (Slatkin & Barton 1989) oder direktes Verfahren (Müller-Starck 1977) sowie Elternschaftsanalysen mit genetischen Markern geringer Variabilität (Isoenzyme). Im letzteren Fall werden verschiedene Modelle eingesetzt, um die untersuchten Samen einem Pollenelter zuzuordnen, z.B. das Modell des wahrscheinlichsten Vaters ("most likely method" Meagher 1986), die fraktionelle Vatermethode ("fractionel paternity method" Devlin et al. 1988), das modifizierte Modell des wahrscheinlichsten Vaters ("modified most likely method" Ritland 1983) oder das Nachbarschaftsmodell ("neighbourhood model" Adams & Birkes 1989, 1991; Burczyk et al. 2002). Der Einsatz von hochvariablen Mikrosatelliten, die eindeutige genetische Fingerabdrücke aller Individuen und damit einen direkten Ausschluss von potentiellen Vätern ermöglichen, hat die genannten Methoden allerdings verdrängt, da diese meist an bestimmte, schwer erfüllbare Voraussetzungen gebunden sind. Darum werden diese Verfahren vor allem in Kombination mit Mikrosatelliten eingesetzt, um einerseits wenige, noch nicht eindeutig zugeordnete Nachkommen zuzuordnen, und um andererseits mögliche Fehler in der Genotypisierung zu erkennen und auszugleichen (Marshall et al. 1998).

#### Genfluss und Reproduktion

Während alle Untersuchungen des potentiellen Genflusses durch Pollen sowie nahezu alle genetischen Untersuchungen des historischen und gegenwärtigen Genflusses einen extensiven effektiven Genfluss durch Pollen nahe legen, eröffnen reproduktionsbiologische Untersuchungen und theoretische Modelle einen anderen Blick. Die Untersuchungen von Knapp et al. (2001) an *Quercus douglasii* zeigen, dass in Mastjahren Bäume mit viel Pollen produzierenden Nachbarn zu einem höheren Fruchtansatz tendieren als Bäume die eher isoliert stehen. Dieser in zwei von vier Untersuchungsjahren signifikante Zusammenhang zwischen Baumdichte in der Nachbarschaft und der erzeugten Eichelmenge war am stärksten, wenn die Nachbarschaftsgröße auf einen Radius von 60 m festgelegt wurde. Aus diesen Ergebnissen vermuten Knapp et al. (2001), dass mit zunehmender Verfügbarkeit von Pollen der Reproduktionserfolg steigt. Zunehmende Fragmentierung und Ausdünnung der Populationen sollte deshalb zu einem verminderten Reproduktionserfolg führen. Zu derselben Hypothese kommen Sork et al. (2002) in der o.g. Arbeit. Die von ihnen berechnete Anzahl an effektiven Polleneltern pro Samenbaum liegt weit unter den Vermutungen für windbestäubte Bäume. Zudem konnten sie durch Rekonstruktion der Individuendichte für das Jahr 1944 bei Annahme derselben mittleren Pollenausbreitung wie 1999 eine höhere Anzahl an effektiven Polleneltern pro Samenbaum berechnen (~4,6 in 1944 statt ~3,7 in 1999). Folglich führte die Abholzung einiger Stämme zu einer geringeren Anzahl effektiven Polleneltern.

Pollenlimitierung wird auch von Satake & Iwasa (2000, 2002a und 2002b) als ein wichtiger Einfluss auf die Reproduktion von windbestäubten Bäumen, insbesondere Bäumen mit einem Mastverhalten angesehen. Mit ihrem Modell, das auf einer früheren Arbeit von Isagi *et al.* (1997) aufbaut, zeigen diese Autoren, dass Pollenlimitierung der entscheidende Faktor für das synchronisierte Mastverhalten von Bäumen ist. Während die Bäume des Modells ohne Pollenlimitierung unabhängig voneinander in chaotischen Fluktuationen reproduzieren, führt die Kopplung der Bäume über Pollenverfügbarkeit zu einem synchronisierten Reproduktionsverhalten, das dem tatsächlich beobachteten Verhalten erstaunlich nahe kommt (Satake & Iwasa 2000). Satake & Iwasa (2002a) zeigen, das eine Synchronisation der Reproduktion im gesamten Wald auch dann auftritt, wenn die Kopplung der Bäume nur durch Pollentransport in der nächsten Nachbarschaft stattfindet. Damit liefern sie eine neue, plausibel erscheinende Hypothese für das Mastverhalten vieler Bäume (Koenig & Ashley 2003), die möglicherweise ebenso bedeutend wie die bisher bevorzugte Theorie der Sättigung der Samenräuber ("satiation of seed predation" Kelly & Sork 2002) ist.

### 1.2 Material und Methoden

#### 1.2.1 Baumarten

## 1.2.1.1 Wildkirsche (*Prunus avium L.*)

Die Wild- oder Vogelkirsche (*Prunus avium* L.) ist weit verbreitet in Mischwäldern Europas, Westasiens and Nordafrikas. Als eine zerstreut vorkommende Nebenbaumart besitzt sie ein hohes Kolonisierungspotential und ist vor allem an Waldrändern und in jungen Forsten zu finden. Die Samen von *P. avium* werden vorzugsweise durch Tiere ausgebreitet. Der Pioniercharakter der Wildkirsche wird zudem von ihrem hohen Ausbreitungsvermögen durch Wurzelbrut unterstrichen (Frascaria 1993, Ducci and Santi 1997). Das Reproduktionssystem ist gekennzeichnet durch Insektenbestäubung und strikte Fremdbestäubung, welche durch ein gametophytisches Selbstinkompatibilitätssystem gewährleistet wird. Die Wildkirsche erreicht bei einem Alter von 80 bis 150 Jahren Höhen von 35 m und einen Brusthöhendurchmesser von 70 cm.

## 1.2.1.2 Stieleiche (Quercus robur L.)

Die Stieleiche (*Quercus robur* L.) ist eine der in Europa häufig anzutreffenden Baumarten. Zusammen mit der Traubeneiche (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) bildet sie sowohl ökologisch als auch ökonomisch bedeutende Waldökosysteme, ebenso wie ihre Verwandten in Südeuropa, Amerika und Asien. Als windbestäubte, monözische Art bildet sie getrennte weibliche und männliche Blüten. Während die männlichen Blüten an zwei bis fünf cm langen, lockerblütigen Kätzchen in den Achseln der ersten Blattknospen entstehen, sitzen die weiblichen Blüten einzeln oder zu zweit bis fünft auf gemeinsamen, behaarten Stielen. Die Stieleiche kann, ebenso wie die Traubeneiche, als die im Bereich der Forstgenetik und ökologischen Genetik am besten untersuchte windbestäubte Baumart gelten. Von beiden Arten sind zahlreiche Informationen verfügbar: zur genetischen Variation auf lokaler, regionaler (z.B. Degen et al. 1999a) und auf Ebene der Verbreitungsgebiete (z.B. Petit et al. 2001a, Mariette et al. 2002); zur postglazialen Rückwanderung aufgrund von Pollendiagrammen (z.B. Brewer et al. 2001) und Genmarkern (Petit et al. 2001b); zum lokalen Genfluss (z.B. Streiff et al. 1999) und zur Hybridisierung (z.B. Bacilieri et al. 1996).

## 1.2.2 Untersuchungsgebiete

Alle Untersuchungen im Rahmen des Teilprojektes fanden im nördlichen Teil des Landkreises Herzogtum Lauenburg statt (siehe Anhang: Stichprobenstrategiepapier).

#### 1.2.2.1 Wildkirsche

Alle experimentellen Untersuchungen zum Genfluss bei der Wildkirsche wurden auf der Focusfläche "Einhaus" am Westufer des Ratzeburger Sees durchgeführt. Dieser Bestand ist Teil eines Waldstreifens, der in nord-südlicher Richtung an den Ratzeburger See grenzt (Abb. 1).

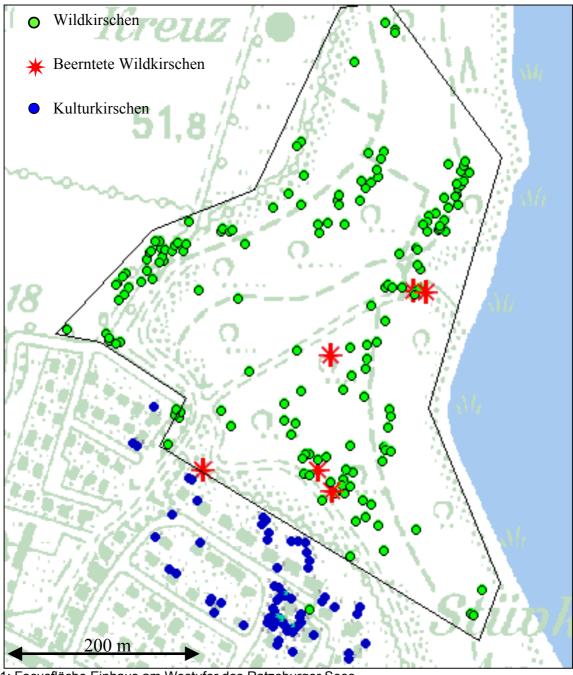


Abb. 1: Focusfläche Einhaus am Westufer des Ratzeburger Sees

Der südlichen Teil der eingerichteten Focusfläche gehört zum Stadtwald der Stadt Ratzeburg und wird seit ca. 1960 vom Kreisforstamt Farchau bewirtschaftet. Der nördliche Teil der Focusfläche wurde erst 2002 in die Untersuchungen mit einbezogen. Er ist im Besitz des Landkreises Herzogtum-Lauenburg und wird ebenfalls vom Kreisforstamt Farchau bewirtschaftet. Die Größe der gesamten Focusfläche beträgt etwa 18 ha und wird begrenzt vom Ratzeburger See in östlicher Richtung, von einer Siedlung in westlicher Richtung und von Wald in südlicher und nördlicher Richtung. Während der Waldstreifen in südlicher Richtung frei von weiteren Wildkirschen ist, setzt sich der Kirschenbestand in nördlicher Richtung fort.

Auf der Focusfläche wurden 172 blühfähige Wildkirschen markiert, eingemessen und beprobt. Die Größe dieser Bäume reicht von 4 m bis 34 m Höhe und 4 cm bis 70 cm Brusthöhendurchmesser. Eine Analyse der räumlichen Verteilung ergab eine aggregierte Verteilung der Bäume. Daneben wurden 68 Kulturkirschen der dem Bestand am nächsten liegenden Gärten beprobt und eingemessen.

#### 1.2.2.2 Stieleiche

Die experimentellen Untersuchungen an der Stieleiche (Elternschaftsanalysen und Zwei-Generationen-Ansatz) wurden im Revierforstamt Behlendorf (Stadtwald Lübeck) und in dessen Umgebung durchgeführt. Der Bestand 66b des Revierforstamtes Behlendorf (im folgenden nur "Behlendorf" genannt), der schon im vorangegangen BMVEL-Projekt intensiv untersucht wurde, war aufgrund der Voruntersuchungen und aufgrund seiner Einbettung in eine komplexe Landschaft aus See, Feldern, Gehölzen und Baumreihen am besten für die Untersuchungen mit dem Zwei-Generationen-Ansatz geeignet.

Hier waren die Genotypendaten für 228 Bäume vorhanden, im Gegensatz zur Fläche Steinhorst mit nur 85 untersuchten Eichen (Degen et al. 1999).

Der gewählte Landschaftsausschnitt ist ca. 2 mal 3 km groß und umfasst den Kernbestand Behlendorf, weiteren Mischwald mit Stiel-Eichen und die umgebende Landschaft mit landwirtschaftlichen Flächen und Siedlungen (Abb. 2).

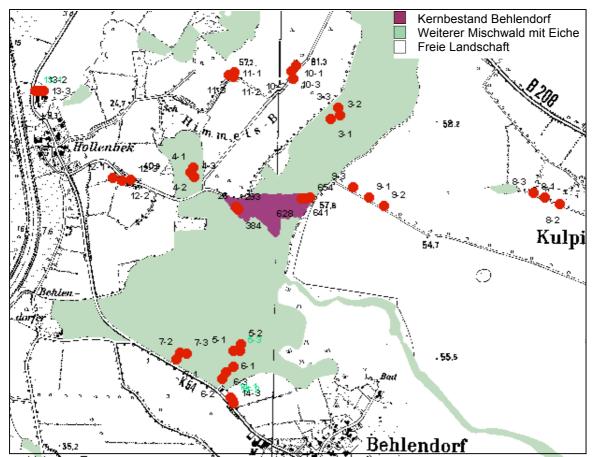


Abb. 2: Landschaftsausschnitt (Nord-Süd-Ausdehnung ca. 2 km, Ost-West-Ausdehnung ca. 3 km) mit 14 Probepunkten zu je 3 beernteten Bäumen

### 1.2.3 Methoden

## 1.2.3.1 Populationsgenetische Methoden

## 1.2.3.1.1 Genetische Struktur und Elternschaftsanalysen

Alle Berechnungen und statistischen Tests wurden mit der Statistik-Software SAS durchgeführt. Zur Berechnung der populationsgenetischen Parameter wurden spezielle SAS-Makros verwendet (Stauber 2003). Für die Auswertungen der Ergebnisse der Wildkirsche kamen zudem die Programme GSED und PopGene zum Einsatz.

Das Programm CERVUS (Marshall et al. 1998) wurde für Elternschaftsanalysen eingesetzt.

Dieses Programm hat keinen Bezug zur räumlichen Verteilung der Individuen, bietet aber die Möglichkeit, Elternschaftsanalysen in einem reinen Ausschlussverfahren durchzuführen und zur Zuordnung weiterer nicht eindeutig ausschließbarer Eltern das most-likely Verfahren anzuwenden.

#### 1.2.3.1.2 TwoGener

Für das Modell TwoGener wurde das Programm analyse8.exe (Austerlitz 2003) verwendet. Das Probendesign folgte Sork et al. 2002 insoweit, als mehrere Cluster von wenigen Bäumen

im Abstand von 50 bis 100 m beprobt werden sollten. Der Abstand zwischen den Clustern sollte 250 –750 m betragen. Sowohl innerhalb des Bestandes als auch außerhalb in der freien Landschaft wurde angestrebt, je 7 Cluster zu 3 Bäumen, also insgesamt 42 Bäume zu beernten. Damit sollte der Stichprobenumfang ausreichen, um Modellierungen im Bestand, außerhalb des Bestandes und insgesamt durchzuführen.

Das geplante Probendesign konnte annähernd realisiert werden, obwohl vor allem innerhalb des Bestandes nur relativ wenige fruktifizierende Bäume zu finden waren. Die Probepunkte 1 und 2 mit jeweils 3 beernteten Bäumen befinden sich im Kernbestand Behlendorf, die Probepunkte 3 bis 7 befinden sich im Wald außerhalb der Kernfläche mit einer geringeren Dichte an Eichen. Die Probepunkte 8 bis 14 befinden sich in der freien Landschaft. Der mittlere Abstand innerhalb jedes Clusters aus 3 Bäumen beträgt 50 Meter (min 11 ... max 191). Der mittlere Abstand zwischen den 14 Clustern beträgt 1112 Meter (min 139 ... max 2756).

Bei der Planung des Umfangs der genetischen Analysen (Anzahl der Proben und Anzahl der zu untersuchenden Genorte) wurde neben der Laborkapazität berücksichtigt, dass ein Mindestmaß an genetischer Variation erfasst werden muss, um ausreichende Ausschlusswahrscheinlichkeiten zu erreichen. Von Sork et al. 2002 wurde mit einem Mikrosatelliten-Genort kombiniert mit 9 Isoenzymgenorten eine Ausschlusswahrscheinlichkeit von P<sub>E</sub>=0,923 erreicht. Diese Zahl sollte als Minimum für unsere Untersuchungen angesetzt werden. Aus der bisher bekannten genetischen Variation an 4 Isoenzym- und 3 Mikrosatelliten-Genorten im Kernbestand Behlendorf konnte abgeleitet werden, dass die Analyse von 3 hochvariablen Mikrosatelliten- Genorten ausreichen sollte (Tab. 2), wobei der Genort AG9 durch AG104 wegen der größeren genetischen Variation ersetzt wurde.

Tab 2: Ausschlusswahrscheinlichkeiten aus 4 Enzymgenloci (PGM-A, PGI-B, IDH-B, MR) und 3 Mikrosatellitenloci (AG9, AG1 5, AG36), berechnet nach Waits et al. 2001

Kombination von Genorten	P <sub>ID</sub> *	P <sub>E</sub> **
3 Mikrosatelliten + 4 Isoenzyme	0,00000175	0,9898
3 Mikrosatelliten	0,000028	0,9807
2 Mikrosatelliten + 4 Isoenzyme	0,000053	0,9633
2 Mikrosatelliten	0,00086	0,9307
1 Mikrosatellit + 4 Isoenzyme	0,0018	0,8614
1 Mikrosatellit	0,0289	0,7385
4 Isoenzyme	0,0624	0,4699

<sup>\*</sup> Wahrscheinlichkeit, dass 2 zufällig ausgewählte Individuen der Population denselben Multilocus-Genotyp haben

<sup>\*\*</sup> Wahrscheinlichkeit, einen falschen Pollenelter auszuschließen, wenn der Mutterbaum eines Samens bekannt ist

## 1.2.3.2 Modellierung

## 1.2.3.2.1 Simulationen der Pollenausbreitung mit METRAS

Zur Abschätzung von Genfluss durch Pollen auf Landschaftsebene wurde das mesoskalige atmosphärische Simulationsmodell METRAS (Schlünzen 1990, Schlünzen et al. 1996) erweitert, um Emission, Ausbreitung, Viabilität und Deposition von Eichenpollen zu simulieren. METRAS ist ein dreidimensionales, nicht-hydrostatisches, mesoskaliges Modell (Schlünzen 1990, Schlünzen *et al.* 1996, Schlünzen & Katzfey 2003, Lenz *et al.* 2000), das standardmäßig zur Simulation von Wind, Temperatur, Feuchte, Wolken- und Regenwasser sowie zum Transport und der Sedimentation von Tracern auf Basis von prognostischen Gleichungen eingesetzt wird.

Im Rahmen des Projektes wurde eine von meteorologischen Faktoren abhängige Funktion zur Emission und zum Transport von Pollen (Euler-Modell) sowie dessen Lebensdauer eingesetzt (Schueler & Schlünzen 2004, Schueler et al. 2004, siehe Anhang). Somit ermöglicht dieses Modell die Simulation der Pollenausbreitung in der realen Landschaft (Datengrundlage sind Flächennutzungsdaten und ein digitales Höhenmodell) unter den realen, zur Blütezeit anzutreffenden Wetterbedingungen, wobei diese kleinräumig von den Flächennutzungs- und Höhendaten modifiziert werden.

Für die Simulation der Pollenausbreitung mit METRAS wurden neben der Weiterentwicklung des Simulationsmodells experimentelle Untersuchungen zur Parametrisierungen der implementierten biologischen Funktionen durchgeführt. So wurden während der Eichen-Blühperiode in 2002 und 2003 Untersuchungen zur Lebensfähigkeit der Pollen vor und nach Sonneneinstrahlung durchgeführt (Schueler et al. 2004, siehe Anhang). Für die Blühzeit 2003 wurde außerdem die totale Pollenproduktion des Versuchsbestandes Behlendorf ermittelt (Schueler & Schlünzen 2004, siehe Anhang).

Weitere für die Simulation der Pollenausbreitung und deren Analyse notwendige Parameter wurden durch intensive Literaturstudien erarbeitet. Das betrifft die Parametrisierung der Pollenemissionsfunktion, sowie die Quantifizierung der Anzahl an weiblichen Blüten, welche unverzichtbar zur Interpretation der simulierten Pollenausbreitungsmuster gehört.

Zu den folgenden Fragestellungen wurden mit dem Simulationsmodell METRAS+Pollen Untersuchungen durchgeführt:

- Über welche Entfernungen kann lebensfähiger Pollen durch den Wind transportiert werden?
- Bis zu welcher Distanz wird genügend Pollen für eine erfolgreiche Befruchtung transportiert? Bis zu welcher Distanz kann also Genfluss stattfinden?
- Welchen Einfluss haben die Faktoren Pollenviabilität, Pollenresistenz gegenüber Sonnenlicht und Pollenproduktion auf die Pollenausbreitung?

Alle Simulationen wurden auf Basis von digitalen Karten zur Landnutzung (Basis-DLM) und Topografie (DGM200) durchgeführt, welche vom Bundesamt für Kartographie und Geodäsie (Frankfurt a.M.) bereitgestellt wurden. Als Pollenquellen in den Simulationen wurde entweder nur der Versuchsbestand Behlendorf oder alle Stieleichenbestände des 5 km x 20 km breiten Ost-West Streifens berücksichtigt. Dabei liegen für den Versuchsbestand Behlendorf die detailliertesten Daten vor (z.B. Pollenproduktion). Die Identifikation der anderen blühfähigen Stieleichenbestände erfolgte mit Hilfe der digitalen Forsteinrichtungskarten der Forstämter Lübeck und Farchau. Dabei kamen die folgenden Kriterien zum Einsatz: 1. im Hauptbestand müssen mindestens 10% Stieleichen vorhanden sein; oder 2. in der Unterschicht, dem Nachwuchs und dem Überhalt müssen mindestens 50% Stieleichen vorhanden sein; und 3. die Bäume in jeder dieser Schichten müssen mindestens 25 Jahre alt und damit blühfähig sein. Einen Überblick über die für die Simulationen notwendigen Landnutzungstypen und die Lage der identifizierten Stieleichenbestände gibt Abb. 3.

Als beispielhafte meteorologische Situation für die Eichenblüte wurden zwei Tage in der Blühperiode 2000 ausgewählt, der 2. Mai und der 30. April. Für diese beiden Tage verzeichnete die Pollenmessstation Lübeck den höchsten (30.05.) und einen der niedrigsten (30.04.) Pollenmesswerte für Eichenpollen im Blühzeitraum 2000 (Abb. 4). Die meteorologischen Profile dieser beiden Tage wurden aus Messdaten des Deutschen Wetterdienstes (Offenbach) der Stationen Bergen, Greifswald und Schleswig ermittelt.

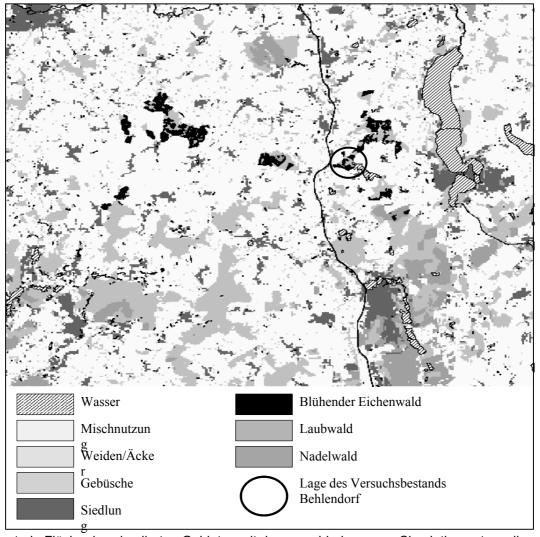


Abb. 3: Zentrale Fläche des simulierten Gebietes mit den verschiedenen zur Simulation notwendigen Landnutzungsklassen, den als Pollenquellen identifizierten Eichenbeständen und der Focusfläche Behlendorf. Für die Simulationen wurde diese Fläche des simulierten Gebietes in ein 500 m x 500 m Raster eingeteilt, das eigentliche Simulationsgebiet betrug jedoch 200 km x 200 km und wurde außerhalb des gezeigten Gebietes durch ein nicht-äquidistantes Gitter mit einer Weite bis zu 5 km abgebildet.

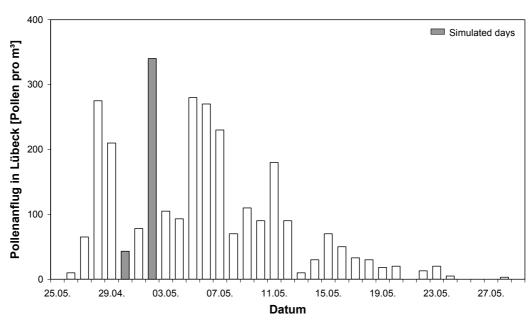


Abb. 4: Der Anflug von Eichenpollen an der Pollenmessstation Lübeck spiegelt den Blühverlauf der Eiche im Jahr 2000 wieder.

# 1.3 Ergebnisse

# 1.3.1 Ausführliche Darstellung der wichtigsten Ergebnisse

## 1.3.1.1 Wildkirsche

1.3.1.1.1 Entwicklung genetischer Marker zur Untersuchung von Genfluss bei der Wildkirsche Als ersten Schritt zur Quantifizierung von Genfluss in Wildkirschenpopulationen wurden geeignete genetische Marker charaktersisiert und validiert. Bei diesen Markern handelt es sich um Kern-Mikrosatelliten. Diese bestehen aus einer variablen Anzahl von Wiederholungen kurzer, aus zwei bis vier Basenpaaren bestehenden DNA-Sequenzen. Aufgrund ihrer hohen Variabilität eignen sich Mikrosatelliten besonders zur Identifizierung von einzelnen Individuen und für Elternschaftsanalysen (genetischer Fingerabdruck). Diese Marker erlauben die Identifikation von Polleneltern geernteter Kirschsamen und die Identifikation von Sameneltern aus bereits verbreiteten Samen in einer Population und damit die Bestimmung von Genfluss durch Pollen und Samen.

Ausgangspunkt der Markerevaluierung waren 20 bekannte Mikrosatellitenorte des Pfirsichs (Prunus persica [L.] Batsch). Von diesen erwiesen sich sieben als geeignet für die Wildkirsche. In Kreuzungsnachkommenschaften, bereitgestellt vom Institut für Obstzüchtung der BAZ Dresden Pillnitz, wurde die Vererbung der Marker und deren Kopplung mit Selbstinkompatibilitätsgenen der Kirsche untersucht. Zwei der untersuchten Marker zeigten starke Abweichungen von Mendelscher Segregation in beiden Kreuzungsnachkommenschaften. Die Kopplungsanalysen legen für diese Marker eine Kopplung mit den Selbstinkompatibilitätsgenen nahe.

Erste Tests aller sieben evaluierten Marker in der zu untersuchenden Population ergaben, dass die Variabilität dieser Marker ausreicht, um einzelne Bäume sicher zu bestimmen und um Elternschaftsanalysen durchzuführen (die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Individuen in der Population denselben Genotyp haben ist  $p=6,088 \times 10-7$  und die Ausschlusswahrscheinlichkeit p=0,987). Nach der abgeschlossenen Evaluierung der Marker werden diese standardmäßig für Untersuchungen zum Genfluss eingesetzt. Die Ergebnisse dieser Arbeit wurden publiziert und finden sich im Anhang (Schueler et al. 2003)

#### 1.3.1.1.2 Genetische Struktur

Die 172 markierten und vermessenen Wildkirschen des Bestandes Einhaus wurden an 8 Mikrosatelliten-Genorten (SSR-Loci, Dirlewanger et al. 2002, Schueler et al. 2003, siehe Anhang) sowie am Selbstinkompatibilitätsgenort (SI-Locus, Sonneveld et al. 2001, 2003) analysiert. Dabei wurden 14 Baumpaare mit demselben Genort an allen 8 SSR-Loci und den SI-Loci gefunden. Bei 13 dieser Baumpaare waren die zwei Bäume (in einem Fall drei Bäume) nur maximal 15 m voneinander entfernt. Da es sich bei den gewählten SSRs um hochvariable genetische Marker handelt, ist die Wahrscheinlichkeit, innerhalb der Population Bäume mit demselben Genotyp an allen Loci zu finden extrem gering (P<sub>(ID)</sub>= 6.5 x 10<sup>-7</sup>, Schueler et al. 2003). Aus diesem Grunde können wir annehmen, dass es sich bei diesen Baumpaaren um vegetative Vermehrung handelt, d.h. einer der beteiligten Bäume ist aus der Wurzelbrut eines anderen hervorgegangen, bzw. beide Bäume sind aus der Wurzelbrut eines älteren nicht mehr existierenden Baumes hervorgegangen. Die nachfolgende Tabelle 3 gibt einen Überblick über die populationsgenetischen Parameter der untersuchten Population an den 8 SSR-Loci und dem SI-Locus.

Tab. 3: Genetische Struktur des Wildkirschenbestandes Einhaus

Locus code	Anzahl Allele A	Effektive Anzahl Allele A <sub>e</sub>	Erwarteter Heterozygotie- grad	Beobachteter Heterozygoten- anteil	Abweichung von HW	Fixations- index F
UDP96-001	4	1,53	0,348	0,357	n.s.	-0,029
UDP96-005	6	4,17	0,760	0,825	n.s.	-0,085
UDP98-021	5	2,46	0,593	0,602	n.s.	-0,016
UDP98-410	6	3,37	0,704	0,765	n.s.	-0,087
UDP98-411	9	3,2	0,687	0,741	n.s.	-0,078
UDP98-412	6	3,53	0,717	0,771	n.s.	-0,076
BPPCT 034	12	5,1	0,804	0,776	n.s.	0,035
BPPCT 040	8	4,16	0,759	0,783	n.s.	-0,031
SI	15	9,9	1	1	-	-
Mittelwert	7	3,44	0,671	0,703		-0,046

Die Anzahl an Allelen der SSR-Loci schwankt zwischen 4 und 12, die der effektiven Allele zwischen 1,5 und 5,1. An keinem der SSR-Loci wurde eine Abweichung vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht beobachtet und der Fixierungsindex ist an fast allen Loci negativ. Am SI-Locus wurden 15 Allele gefunden, wobei die Anzahl an effektiven Allelen bei knapp 10 liegt. Alle Bäume waren heterozygot, wie dies bei einem gametophytischen SI-System erwartet wurde.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit anderen Baumarten (z.B. Eiche oder Esche) so muss man feststellen, dass die genetische Variation an den SSR-Loci bei der Wildkirsche relativ gering ist. Bei der Eiche schwankt die Anzahl an Allelen z.B. zwischen 11 und 33 (Degen et al. 1999), oder bei der Esche zwischen 5 und 25 (Morand et al. 2001). Vergleicht man unsere Ergebnisse jedoch mit anderen Arbeiten an der Wildkirsche mit anderen Markern (z.B. Isoenzymen oder Chloroplasten-DNA), so findet sich bei der Wildkirsche ganz generell nur eine geringe genetische Vielfalt innerhalb der Populationen sowie nur eine geringe Differenzierung zwischen Populationen. (z.B. Mariette et al. 1997, Ducci & Santi 1998, Frascaria et al. 1993, Mohanty et al. 2001). Dies mag in der Biologie der Art begründet sein. So besitzt die Wildkirsche nur eine relativ kurze Juvenilperiode (blüht mit ca. 5 Jahren), sie erreicht nur ein geringes Alter und ist eine ausgeprägte Pionierbaumart. Diese Eigenschaften sind bezeichnend für Arten mit einer geringeren genetischen Vielfalt und einer geringen Differenzierung zwischen Populationen (Austerlitz et al. 2000).

In der hier untersuchten Population findet sich zudem ein vergleichsweise geringer Anteil (17%) an vegetativer Vermehrung, im Vergleich zu anderen Studien an der Wildkirsche mit Isoenzymen. So konnte Frascaria et al. (1993) sehr viel mehr vegetative Vermehrung nachweisen. Ob dieser Unterschied jedoch durch die weniger polymorphen Isoenzyme oder durch Unterschiede zwischen den Populationen ausgelöst wird, bleibt unklar.

Neben der genetischen Vielfalt an den SSR-Loci ist die Vielfalt am Selbstinkompatibilitätssystem von besonderer Bedeutung. Hier konnten 15 Allele gefunden werden. Da die verwendete Methode zur Identifizierung der SI-Allele an der Kulturkirsche entwickelt wurde, konnten 4 neue Allele gefunden werden. Diese "neuen" Allele sind bisher noch nicht beschrieben, wurden von anderen Arbeitsgruppen aber auch in Wildkirschenbeständen in Belgien und England gefunden (Persönliche Mitteilung, K. Russell, HRI East Malling). Sie deuten darauf hin, dass Kulturkirschen bisher nur einen geringen bis keinen Einfluss auf die genetische Struktur des Altbestandes haben.

#### 1.3.1.1.3 Vaterschaftsanalyse

Zur Abschätzung von Genfluss durch Pollen innerhalb der Wildkirschenpopulation wurden im Jahr 2001 von 6 Mutterbäumen Samen (Kirschen) geerntet. Von jedem beernteten Mutterbaum wurden 50 Samen (von Baumnr. 14 nur 31 Samen), zusammen 281 Samen an

8-9 SSR-Loci analysiert. Mit 276 dieser Samen wurde eine Vaterschaftsanalyse zur Bestimmung der Pollenväter durchgeführt. Als mögliche Väter wurden dabei die 172 Altbäume der Wildkirschenpopulation und zusätzlich die 68 beprobten Kulturkirschen der angrenzenden Siedlung berücksichtigt.

Dabei wurden 110 Nachkommen im Ausschlussverfahren eindeutig einem Pollenvater zugewiesen. Die mittlere Pollenausbreitungsdistanz dieser 110 Nachkommen beträgt 89 m. Unter Berücksichtigung des most-likely Verfahrens (Marshall et al. 1998) konnten weitere 97 Nachkommen (= insgesamt 207 = 75%) einem Pollenvater zugewiesen werden. Berücksichtigt man alle 207 zugeordneten Pollenväter, so beträgt die mittlere Pollenausbreitungsdistanz ca. 110 m.

Für 62 Nachkommen (= 22%) wurde kein Pollenvater in der Population oder unter den untersuchten Kulturkirschen gefunden. Als Pollenväter dieser Nachkommen kommen weitere, nicht untersuchte Kulturkirschen, weiter entfernte Wildkirschen oder nicht beprobte, kleinere Wildkirschen innerhalb des Bestandes in Frage.

Tab. 4: Ergebnisse der Elternschaftsanalyse für direkt (im Ausschlussverfahren) zugeordnete Väter. Nah beieinander stehende Bäume sind durch die gleiche Hintergrundfarbe markiert.

Samenelter	Anzahl direkt zugeordneter Nachkommen	Anzahl Nachkommen ohne Väter	Mittlere Pollen- ausbreitungs- distanz	Anzahl von Vaterbäumen	Anzahl Nachkommen mit Kulturkirschen als Väter (direkt + indirekt zugeordnet)
14	19	2	46 m	8	0 + 0
17	25	6	116 m	16	0 + 0
33	17	14	17 m	5	1 + 1
44	19	17	74 m	10	0 + 2
55	19	12	93 m	11	2 + 1
61	11	11	188 m	10	2 + 8
Alle	107	62	89 m	46	5 + 7

Die Zusammenstellung der Ergebnisse der Vaterschaftsanalyse für die einzelnen Samenbäume in Tabelle 4 zeigt, dass große Unterschiede zwischen den Samenbäumen in der mittleren Pollenausbreitungsdistanz, der Anzahl an Nachkommen ohne zugeordnete Väter, in der Anzahl von identifizierten Vaterbäume und in der Anzahl von Vätern aus Kulturkirschen besteht.

Die Anzahl an nicht zugeordneten Nachkommen ist bei den Samenbäume 14 und 17 am geringsten. Diese beiden Bäume stehen direkt am Ufer des Ratzeburger Sees (Abb. 1) und

sind am weitesteten von den Rändern des untersuchten Teils des Bestandes entfernt. In den Nachkommen dieser beiden Samenbäume wurden zudem keine Kulturkirschen der angrenzenden Siedlung als Väter gefunden. Der höchste Anteil an Befruchtungen durch Kulturkirschen wurde in den nachkommen des Baums 61 festgestellt. Nr. 61 grenzt direkt an einen Garten der Siedlung. Sehr große Differenzen in der Anzahl an Vätern unter den zugeordneten Nachkommen und in der mittleren Pollenverbreitungsdistanz wurden sowohl bei weit voneinander entfernt stehenden Bäumen, als auch bei Bäumen der nächsten Nachbarschaft gefunden (z.B. zwischen 14 – 17 und 33 - 44). Dieses deutet darauf hin, dass die Pollenausbreitungsmuster nicht nur von der räumlichen Anordnung im Bestand, sondern noch weitere Faktoren wie z.B. dem Selbstinkompatibilitätssystem und der Blühphänologie beeinflusst werden.

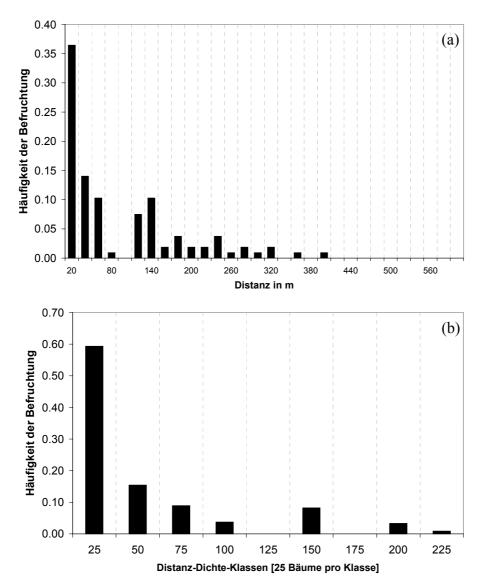


Abb. 5: Pollenausbreitung innerhalb der Wildkirschenpopulation aller direkt zugeordneten Vaterschaften. a) aufgetragen über Distanzklassen von je 20 m; b) aufgetragen über Distanz-Dichte-Klassen mit je 25 Bäumen.

Abb. 5 zeigt die Häufigkeit aller direkt zugeordneten Vaterschaften aufgetragen in Abhängigkeit zur Distanz (a) bzw. der Distanz-Dichte (b) vom Samenbaum. Abb. 5a) lässt vermuten, das über die Distanzen von 80 –100 m kaum Pollen ausgebreitet wird, während über größere Entfernungen mehr Pollen ausgebreitet wurde. Tatsächlich nimmt die Befruchtungswahrscheinlichkeit aber ohne solche Unterbrechungen mit zunehmender Entfernung von Samenbaum ab (Abb. 5b). Die meisten Befruchtungen (~60 %) finden durch einen der 25 am nächsten stehenden Bäume statt. Über eine Distanz von 300 m hinaus wurden nur 4 (~ 4%) und über eine Distanz von 400 m keine erfolgreichen Befruchtungen verzeichnet.

### 1.3.1.1.4 Analyse der Pollenwolken

Zusätzlich zur durchgeführten Elternschaftsanalyse wurde die genetische Vielfalt der befruchtenden Pollen untersucht. Dazu wurden die Allelfrequenzen der Pollen durch Subtraktion des Samenmutterbeitrages vom Genotyp des Nachkommens bestimmt. In zweideutigen Fällen, d.h. wo der Genotyp der Mutter dem des Nachkommens entspricht, wurde unter Annahme von Mendelspaltung der Haplotyp des Pollens mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 % dem einen oder dem anderen Allel der Mutter zugeordnet. In die nachfolgende Analyse der genetischen Vielfalt der "Pollenwolken" der einzelnen Samenbäume wurden alle 50 bzw. 31 Nachkommen des jeweiligen Mutterbaumes einbezogen.

Tab. 5: Genetische Struktur der Pollenwolken einzelner Samenbäume. Nah beieinander stehende Bäume sind durch die gleiche Hintergrundfarbe markiert.

	g. 6. 6		
Samenelter	Mittlere Anzahl Allele A	Mittlere Anzahl effektiver Allele Ae	Genetische Diversität h
14	4.38	3.01	0.61
17	5.25	3.63	0.70
33	5	3.48	0.69
44	5.75		0.68
55	5.63	3.66	0.68
61	6	3.82	0.73

Die geringste genetische Vielfalt findet sich in der Nachkommenschaft der Samenmutter 14 und die höchste Vielfalt kann in der Nachkommenschaft der Samenmutter 61 beobachtet werde. Auch die Nachkommenschaft der Samenmutter 17, die in direkter Nachbarschaft des Baumes 14 steht, weist eine hohe genetische Vielfalt auf.

\_

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> dabei handelt es sich nicht um physikalische Pollenwolken, sondern nur um die Pollenmenge, die einen Baum befruchtet hat.

Tab. 6: Genpool Distanz d\_0 zwischen den Pollenbeiträgen der untersuchten Nachkommenschaften

_							
	SampleNo.	m33	m14	m44	m61	m17	m55
	m33	0.000					
	m14	0.364	0.000				
	m44	0.252	0.288	0.000			
	m61	0.263	0.293	0.275	0.000		
	m17	0.210	0.280	0.220	0.191	0.000	
	m55	0.260	0.295	0.201	0.267	0.215	0.000

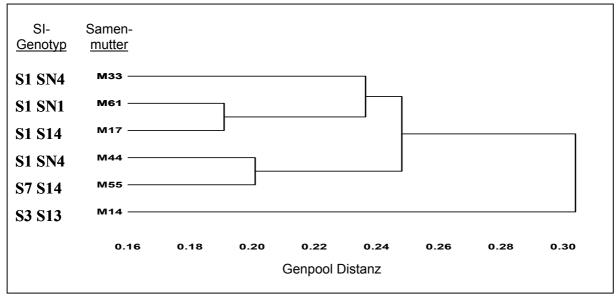


Abb. 6: Dendrogramm (UPGMA) auf Basis der Genpool Distanz d\_0 zwischen den Pollenbeiträgen der untersuchten Nachkommenschaften, sowie der SI-Genotyp der beernteten Samenmütter

Eine Berechnung der Genpool-Distanzen zwischen den Pollenbeiträgen der verschiedenen Samenmütter (Tab. 6 und Abb. 6) zeigt, dass die Pollenbeiträge zur Nachkommenschaft des Samenelters 14 am die größte Distanz zu den anderen Bäume aufweist. Gleichzeitig ist der SI-Genotyp dieses Baumes am stärksten von den anderen verschieden. Das Dendrogramm zeigt, dass weder die räumliche Lage der Bäume im Bestand, noch der SI-Genotyp der Bäume die genetische Vielfalt der Pollenwolken alleine erklären. So weisen z.B. die räumlich sehr weit entfernten Bäume M17 und M61, welche ein gemeinsames SI-Allel besitzen, genetisch sehr ähnliche Pollenbeiträge auf.

#### 1.3.1.2 Stieleiche

### 1.3.1.2.1 Genetische Struktur der Eltern- und Nachkommengeneration

In alle Auswertungen wurden nur diejenigen Elternbäume und Nachkommen einbezogen, bei denen die Genotypen-Daten für alle 3 Genloci vollständig vorlagen. Das sind bei der Elterngeneration 42 beerntete Bäume und 190 weitere Bäume in der Kernfläche Behlendorf, zusammen 232 Bäume. Bei den Nachkommen sind 658 Samen mit vollständigen Daten vorhanden. Das ergibt insgesamt 890 genotypisierte Individuen.

Die allelfrequenzbasierten populationsgenetischen Parameter der einzeln ausgewerteten Teilpopulationen unterschieden sich wenig, nur die Anzahl der nachgewiesenen Allele steigt mit zunehmendem Stichprobenumfang (Tab. 7).

Bei den jeweils 5 häufigsten Allelen an jedem Genort treten nur geringfügige Unterschiede bei den relativen Häufigkeiten auf. Die Allele, die entweder nur in der Elterngeneration oder nur in der Nachkommengeneration vorkommen, sind extrem selten (Tab. 8). Ein Vergleich der Allelhäufigkeitsverteilung mit einem statistischen Test ist wegen der großen Anzahl der Allele nicht aussagefähig und deshalb nicht sinnvoll.

Die beiden an 3 Mikrosatelliten-Genloci charakterisierten Generationen sowie ihre Teilpopulationen unterscheiden sich nur minimal in ihrer genetischen Struktur, sie können praktisch als Stichproben aus derselben Grundgesamtheit betrachtet werden, die nicht signifikant vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht abweicht.

Die ermittelten Ausschlusswahrscheinlichkeiten liegen in der Elterngeneration erwartungsgemäß bei 0,99.

Tab. 7: Populationsgenetische Parameter von Teilpopulationen der Eltern- und Nachkommengeneration, Mittelwerte aus 3 Genorten (N: Stichprobenumfang, A/L: mittl. Anzahl der Allele/Locus, H<sub>e</sub>: erwarteter Heterozygotiegrad, H<sub>o</sub>: beobachteter Heterozygotiegrad, F: Fixierungsindex, n<sub>e</sub>: genetische Diversität = effektive Anzahl der Allele, P<sub>E</sub>: Ausschlusswahrscheinlichkeit, Erklärung siehe Tabelle 1)

_							
	N	A/L	H <sub>e</sub>	H <sub>o</sub>	F	n <sub>e</sub>	P <sub>E</sub>
Eltern Kernbestand B.	196	21,7	0,886	0,961	-0,086	8,74	0,9895
Samen Kernbestand B.	84	14,7	0,848	0,857	-0,015	6,59	
Eltern Mischbestand	15	11,3	0,874	0,889	-0,015	7,94	0,9844
Samen Mischbestand	229	22,7	0,895	0,866	+0,033	9,50	
Eltern Landschaft	21	13,7	0,873	0,889	-0,019	7,90	0,9864
Samen Landschaft	345	21,7	0,883	0,874	+0,009	8,57	
Elterngeneration gesamt	232	22,7	0,888	0,950	-0,070	8,90	0,9901
Nachkommen gesamt	658	25,0	0,889	0,869	+0,022	9,04	
Alles	890	25,7	0,890	0,890	-0,001	9,08	0,9911

Tab. 8: Allelfrequenzen an 3 Mikrosatelliten-Genorten in der Eltern- und Nachkommengeneration (die jeweils 5 häufigsten Allele sind markiert)

jew	elis 5 nauti	gsten Allele	sing markie	ert)				
AG104	Eltern	Nach- kommen	AG15	Eltern	Nach- kommen	AG36	Eltern	Nach- kommen
158	0,0022	0,0091	150	0,0022	0,0015	206	0,0603	0,0631
160	0,1681	0,1315	158	0,0625	0,0684	208	0,0733	0,1011
162	0,0129	0,0289	160	0,1401	0,1056	210	0,0043	0,0053
164	0,0216	0,0281	162	0,0151	0,0122	212	0,1810	0,1687
166	0,0022	0,0008	164	0,0237	0,0076	214	0,1185	0,1254
168	0,0539	0,0228	166	0,0000	0,0068	216	0,0927	0,1330
170	0,0151	0,0243	168	0,0000	0,0038	218	0,1444	0,1109
172	0,0043	0,0015	170	0,1207	0,1299	220	0,1918	0,1634
174	0,0517	0,0631	172	0,1724	0,1991	221	0,0000	0,0023
176	0,0108	0,0228	174	0,0409	0,0403	222	0,0194	0,0228
178	0,0733	0,0995	176	0,2371	0,2568	224	0,0366	0,0319
180	0,0302	0,0175	178	0,1078	0,0942	226	0,0129	0,0053
182	0,1272	0,1033	180	0,0388	0,0327	228	0,0043	0,0046
184	0,0151	0,0274	182	0,0129	0,0236	230	0,0323	0,0471
186	0,0194	0,0160	184	0,0108	0,0068	232	0,0000	0,0038
188	0,0151	0,0243	186	0,0000	0,0008	234	0,0022	0,0008
190	0,0280	0,0486	188	0,0043	0,0030	236	0,0022	0,0000
191	0,0000	0,0008	190	0,0022	0,0038	238	0,0194	0,0099
192	0,0280	0,0395	192	0,0086	0,0030	240	0,0043	0,0008
193	0,0000	0,0008						
194	0,0280	0,0167						
196	0,0172	0,0243						
197	0,0022	0,0000						
198	0,0388	0,0418						
199	0,0000	0,0008						
200	0,0216	0,0228						
202	0,0323	0,0137						
204	0,0022	0,0144						
205	0,0022	0,0023						
206	0,0043	0,0091						
208	0,0043	0,0046						
210	0,0711	0,0813						
212	0,0409	0,0274						
214	0,0259	0,0091						
216	0,0086	0,0046						
218	0,0172	0,0053						
220	0,0022	0,0023						
222	0,0000	0,0023						
224	0,0022	0,0068						

### 1.3.1.2.2 Elternschaftsanalyse

Die Samen wurden am Boden unter den ausgewählten Mutterbäumen gesammelt und nicht vom Baum geerntet. Es wurde festgestellt, dass ca. 15 % der Samen nicht vom zugeordneten Mutterbaum stammen können, weil an mindestens einem der 3 Genorte kein Allel der Mutter vorhanden ist. Teilweise konnten solche Samen aber benachbarten Mutterbäumen bis maximal 40 Meter Abstand zugeordnet werden. Im Kernbestand Behlendorf wurde der zusätzliche Mutterbaum 27, der in 6 Meter Entfernung von Baum 26 steht, als Mutterbaum für einen Teil der Samen identifiziert (Tab. 9).

Tab. 9: Anzahl der Samen mit vollständigen Daten an allen 3 Genloci, zusammengefasst nach Probepunkten

rioneh	unikten				
Probepunkt	Anzahl Samen	Vom	Nicht vom	Vom	Nicht vom
		Mutterbaum	Mutterbaum	Mutterbaum	Mutterbaum
				nach Ko	orrektur
1	51	50	1	50	1
2	33	23	10	29	4
3	50	42	8	43	7
4	35	26	9	26	9
5	48	43	5	43	5
6	47	44	3	44	3
7	49	10	39	17	32
8	50	49	1	49	1
9	50	50	0	50	0
10	47	26	21	43	4
11	49	47	2	47	2
12	50	49	1	49	1
13	54	54	0	54	0
14	45	43	2	43	2
gesamt	658	556 (84,5 %)	102	587 (89,2 %)	71

Für insgesamt 587 Samen wurde nun versucht, potentielle Polleneltern unter den untersuchten Bäumen der Elterngeneration zu finden. Das dafür eingesetzte Programm CERVUS (Marshall et al. 1998) dient zur Elternschaftsanalyse mit Multilocusgenotypen, allerdings ohne Bezug zur Fläche. Es benötigt je eine Datei für die Eltern- und die Nachkommengeneration und ihre Multilocusgenotypen und gibt eine Liste mit genetisch in Frage kommenden Polleneltern zu jedem Samen aus. Unter den 587 Samen findet sich bei 195 kein Pollenelter unter den untersuchten 232 Bäumen. Das lässt sich mit weiteren nicht oder nicht vollständig untersuchten Bäumen sowohl im Wald außerhalb des Kernbestandes Behlendorf als auch in der freien Landschaft erklären. Zusätzlich ist ein Pollenferntransport nicht auszuschließen. Bei 392 Samen konnten 1 oder mehrere potentielle Polleneltern gefunden werden.

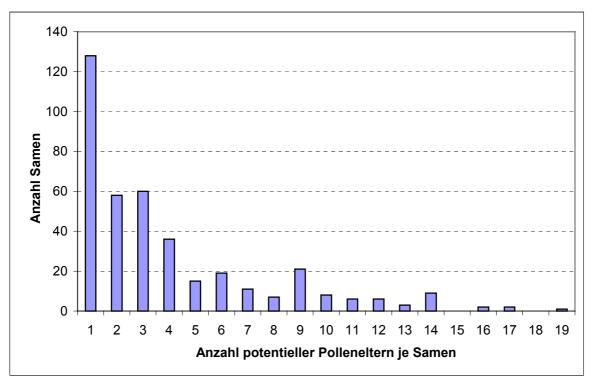


Abbildung 7: Anzahl der potentiellen Polleneltern je Samen, zusammengefasst von 43 Mutterbäumen

Die Graphik (Abb. 7) zeigt deutlich, dass bei den meisten Samen nur ein oder sehr wenige (2 bis 4) Polleneltern in Frage kommen, bei sehr wenigen Samen jedoch viele (bis zu 19 in einem Fall).

Der Median beträgt 3 potentielle Polleneltern je Samen. Das ist trotz der hohen Wahrscheinlichkeit von 99 %, bei bekannter Mutter einen falschen Vater auszuschließen, nachvollziehbar, da weit über 200 Polleneltern vorhanden sind. Zusätzlich wurde festgestellt, dass die Bäume mit einer hohen mittleren Anzahl Polleneltern je Samen fast ausschließlich Genotypen aus häufigen Allelen besitzen.

Unter den 587 Samen, die einem beernteten Mutterbaum zugeordnet wurden, befinden sich 7 Samen, die aus Selbstung stammen können. Davon ist 1 Samen aus dem Kernbestand Behlendorf (Inzuchtrate 0,013), 1 aus dem übrigen Wald (Inzuchtrate 0,006) und 5 aus der freien Landschaft (Inzuchtrate 0,015). Die mittlere Inzuchtrate in der Stichprobe von 587 Samen beträgt damit maximal 0,012.

Die Fixierungsindizes in Tabelle 7 sind zwar alle nicht signifikant von Null verschieden, aber für die Samengeneration wurden trotzdem durchgängig immer etwas höhere Werte als für die zugehörige Elterngeneration ermittelt, was ebenfalls auf einen geringen Anteil an Inzucht hindeutet.

## 1.3.1.2.3 Pollentransport innerhalb des Kernbestandes Behlendorf

Aufgrund der nahezu vollständigen genetischen Charakterisierung aller Eichen des Kernbestandes Behlendorf kann zu den untersuchten Eicheln neben der bekannten Mutter auch der potentielle Pollenelter ermittelt werden. Bei mehr als einem genetisch möglichen Pollenelter wurde derjenige mit der geringsten räumlichen Entfernung als der wahrscheinlichste angesehen. Nur dieser Pollenelter wurde in den folgenden Betrachtungen berücksichtigt. Für 67 von insgesamt 79 Samen, das entspricht 85 %, kam der räumlich am nächsten gelegene Pollenelter aus dem Kernbestand Behlendorf selbst. Bei 3 Samen wurde als nächstgelegener potentieller Pollenelter ein Baum aus der freien Landschaft identifiziert. Bei 9 Samen konnte kein Pollenelter unter den untersuchten Bäumen der Elterngeneration gefunden werden.

Tab. 10: Pollentransportweiten im Kernbestand Behlendorf

Probe- punkt	Baum	Anzahl Samen*	Polleneltern im Kernbestand Behlendorf	Mittlere Entfernung zum nächsten Pollenelter (m)	Standard- abweichung	Median (m)
1	628	16	12	75,5	81,9	40,7
1	641	17	15	43,6	48,7	26,1
1	654	17	13	86,6	68,7	73,2
2	26	7	7	67,1	102,5	27,0
2	27	4	3	63,1	41,6	40,9
2	293	12	11	27,5	27,7	14,2
2	384	6	6	104,3	64,6	93,9
		79	67 (85 %)	63,8	67,1	40,2

<sup>\*</sup> nur vollständig an 3 Loci untersuchte Samen von der richtigen Mutter

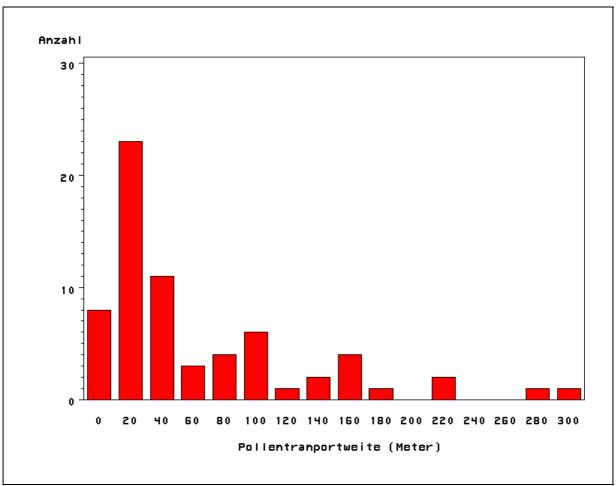


Abb. 8: Häufigkeitsverteilung der Pollentransportweite im Kernbestand Behlendorf (Probepunkte 1 und 2 zusammen)

Der Mittelwert der Entfernung zwischen den Paarungspartnern beträgt 64 Meter. Dieser Wert charakterisiert jedoch aufgrund der starken Abweichung von der Normalverteilung (siehe Häufigkeitsverteilung Abb. 8) nicht den zu veranschaulichenden Sachverhalt. Das wird viel besser vom Median mit 40 Metern ausgedrückt. Es bedeutet, dass die Hälfte der bestäubenden Pollen aus einer Entfernung bis zu 40 m stammen.

Für alle 7 Mutterbäume wurde festgestellt, dass einige Polleneltern mehrmals erfolgreich waren. Die "effektive" Anzahl der Polleneltern von 5,1 (bezogen auf Gleichverteilung) ist damit kleiner als die tatsächliche Anzahl der Polleneltern (Tabelle 11). Die Abbildungen 9 und 10 veranschaulichen die wahrscheinlichsten erfolgreichen Bestäubungen von 7 Bäumen im Kernbestand Behlendorf. Die Linien einer Farbe stellen die entsprechenden Pollentransporte zu einem Mutterbaum dar.

Tabelle 11: Effektive Anzahl von Polleneltern im Kernbestand Behlendorf

Probepunkt	Mutterbaum	Anzahl Samen	Anzahl verschiedener Polleneltern	Effektive Anzahl Polleneltern
1	628	12	7	6,000
1	641	15	8	6,081
1	654	13	10	8,048
2	26	7	6	5,444
2	27	3	3	3,000
2	293	11	6	4,840
2	384	6	3	2,000
Mittel		9,6	6,1	5,059

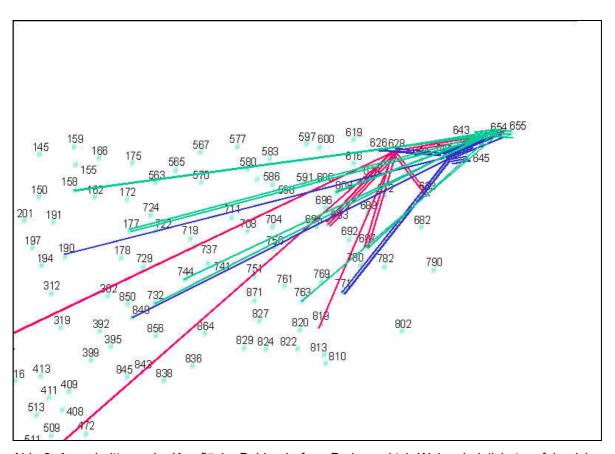


Abb. 9: Ausschnitt aus der Kernfläche Behlendorf am Probepunkt 1: Wahrscheinlichste erfolgreiche Bestäubungen (Baum 628 rot, Baum 641 blau, Baum 654 grün)

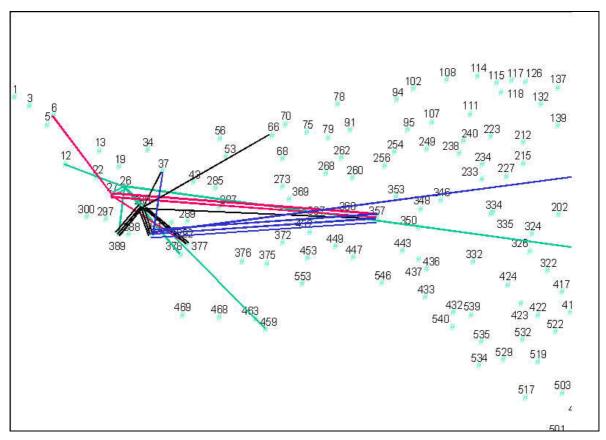


Abb. 10: Ausschnitt aus der Kernfläche Behlendorf am Probepunkt 2: Wahrscheinlichste erfolgreiche Bestäubungen (Baum 26 grün, Baum 27 rot, Baum 293 schwarz, Baum 384 blau)

An dieser Stelle wird nochmals darauf hingewiesen, dass bei mehr als einem genetisch möglichen Pollenelter derjenige mit der geringsten räumlichen Entfernung als der wahrscheinlichste angesehen wurde. Falls diese Annahme für einige Samen nicht zutreffen sollte, und ein weiter entfernt stehender Baum der Pollenelter ist, würde sich der Wert der mittleren Entfernung zum nächsten Pollenelter vergrößern. Die angegebenen Pollentransportweiten in Tabelle 10 stellen deshalb für die untersuchten Samen eine untere Grenze dar. In ähnlicher Weise trifft das auch für die effektive Anzahl von Polleneltern zu.

## 1.3.1.2.4 Genetische Struktur der Pollenwolken

Zur Ermittlung der genetischen Struktur der Pollenwolken der 43 Mutterbäume wurde der Genotyp der Samen in einen mütterlichen und väterlichen Anteil aufgeteilt. Bei homozygotem Genotyp und bei heterozygotem Genotyp, bei dem ein Allel mit der Mutter übereinstimmt, ist die Bestimmung des Pollenallels eindeutig. Bei heterozygotem Genotyp der Samen, der mit der Mutter übereinstimmt, wurde eine gerade Anzahl solcher Samen auf beide Varianten gleichmäßig aufgeteilt, bei dem evtl. übrig bleibenden Samen wurde das insgesamt in der Elterngeneration häufigere Allel der Pollenwolke zugerechnet. Diese Vorgehensweise weicht

etwas von der des TwoGener-Modells ab, lässt sich jedoch ohne zu großen Aufwand realisieren. Das Modell TwoGener verwendet die Allelfrequenzen der gesamten Elterngeneration als Wahrscheinlichkeiten für beide Allele der Pollenwolke.

Die genetische Variation im bestäubenden Pollen ist im Wald (Probepunkte 1-7) und in der freien Landschaft (Probepunkte 8-14) annähernd gleich groß (Tabelle 12).

Tab. 12: Absolute und effektive Anzahl der Allele in den erfolgreichen Pollen innerhalb des Waldes und in der Landschaft

	N	AG104	AG1_5	AG36	Mittel
Anzahl der Allele			_		
Wald	252	31	15	16	20,7
Landschaft	335	36	16	13	21,7
Effektive Anzahl der Allele					
Wald	252	18,50	6,77	7,76	9,07
Landschaft	335	14,68	6,36	8,06	8,59

Aus den Allelfrequenzen von 38 einzelnen erfolgreichen Pollenwolken wurden paarweise genetische Abstände berechnet und mit diesen Daten eine Clusteranalyse durchgeführt. Fünf Bäume mit 6 und weniger Samen wurden hier nicht berücksichtigt (Baum 27, 384, 4-3, 7-2, 7-3). Das Dendrogramm (Abb. 11) zeigt die großen genetischen Abstände zwischen den Pollenwolken insgesamt. Es lassen sich einige Gruppen genetisch ähnlicher Pollenwolken erkennen, die räumlich benachbarte Bäume, z. T. innerhalb eines Probepunktes, bestäubt haben. Aber auch die im nördlichen Teil des untersuchten Landschaftsausschnittes weit voneinander entfernt stehenden Pollenfängerbäume scheinen von gemeinsamen Pollenwolken bestäubt worden zu sein (Abb. 12). Die sich teilweise räumlich überschneidenden Pollenwolken sind genetisch unterschiedlich, was wahrscheinlich auf unterschiedliche Zeitpunkte der Bestäubung innerhalb des Blühzeitraumes von 3-4 Wochen zurückzuführen ist.

Der Blühzeitpunkt scheint überhaupt eine sehr große Rolle zu spielen. So werden z. B. die 3 Bäume des Probepunktes 6 von genetisch sehr ähnlichen Pollenwolken bestäubt, was auch auf zumindest teilweise überlappende Blühtermine schließen lässt. Die räumlich aber ebenso benachbarten Bäume am Probepunkt 11 (11-2 und 11-3) blühen wahrscheinlich zu verschiedenen Zeiten, da sie von genetisch vollkommen verschiedenen Pollenwolken bestäubt werden.

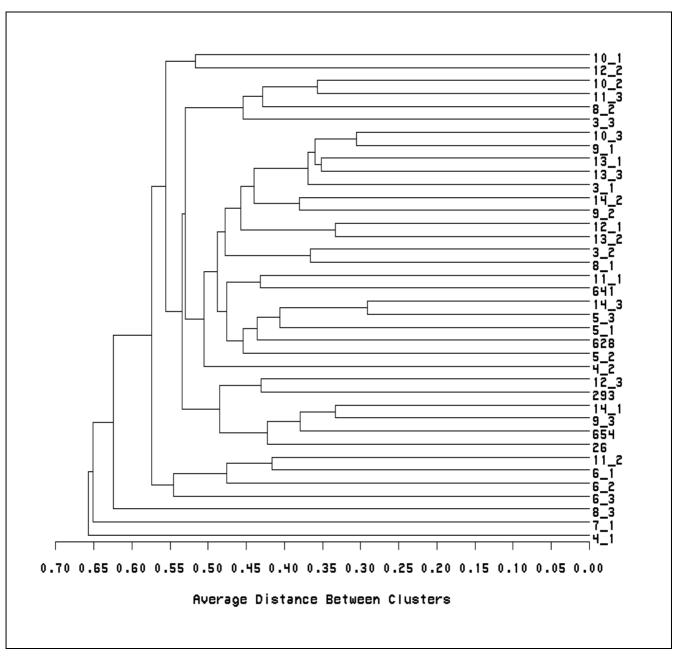


Abb. 11: Clusteranalyse (UPGMA) basierend auf genetischen Abständen zwischen den Pollenwolken von 38 Mutterbäumen

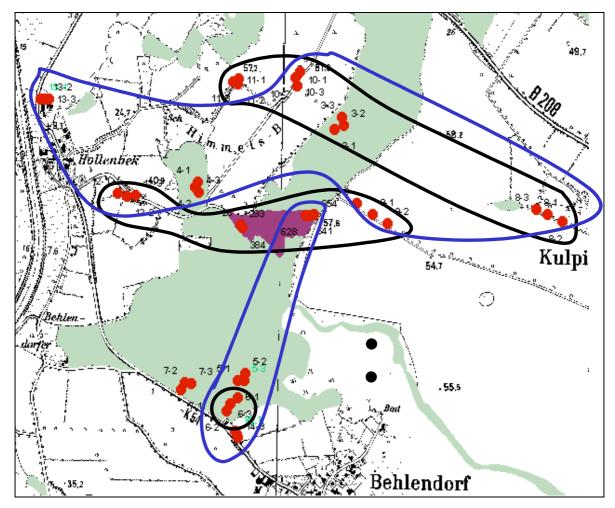


Abb. 12: Darstellung von 5 genetisch ähnlichen erfolgreichen Pollenwolken in der untersuchten Landschaft

Die Subpopulationsdifferenzierung (Gregorius 1986) als Maß zur Differenzierung wurde verwendet, um die erfolgreichen Pollenwolken der Probepunkte im Wald mit denen in der Landschaft zu vergleichen. Die Subpopulationsdifferenzierungen der Probepunkte im Wald sind an den Loci AG104 und AG36 sowie beim Mittelwert signifikant größer als in der freien Landschaft (Tabelle 13, p < 0,05 Kruskal-Wallis-Test). Im Wald kommt wahrscheinlich die pollentransporthemmende Wirkung der Mischbaumarten Rotbuche und Hainbuche, aber auch der Eichenkronen selbst zur Wirkung. In der Landschaft scheinen die Pollenwolken besser durchmischt zu sein und sind damit genetisch etwas einheitlicher.

Tab. 13: Subpopulationsdifferenzierung zwischen den Pollenwolken an 14 Probepunkten (die jeweils 3 größten Werte wurden markiert)

grototorr	Werte Warden in	iarriort)		
Probepunkt	AG104	AG1_5	AG36	Subpopulationsdifferenzierung
1	0,405	0,204	0,245	0,285
2	0,484	0,362	0,292	0,379
3	0,416	0,198	0,268	0,294
4	0,440	0,222	0,311	0,324
5	0,329	0,313	0,222	0,288
6	0,454	0,289	0,468	0,404
7	0,672	0,453	0,573	0,566
8	0,439	0,270	0,229	0,312
9	0,299	0,165	0,129	0,198
10	0,362	0,233	0,201	0,265
11	0,338	0,292	0,190	0,273
12	0,436	0,248	0,326	0,337
13	0,348	0,188	0,203	0,246
14	0,316	0,193	0,198	0,236
Mittelwert	0,410	0,259	0,275	0,315

## 1.3.1.2.5 Berechnungen zum Pollentransport mit dem Modell TwoGener

Das Modell TwoGener teilt die genetische Gesamtheterogenität des erfolgreichen Pollens in einen Anteil innerhalb der Mutterbäume und einen Anteil zwischen ihnen. Das entspricht einer sog. Analyse der molekularen Varianz (AMOVA). Der Varianzanteil zwischen den erfolgreichen Pollenwolken der Mütter wird  $\Phi_{FT}$  genannt.

Im nächsten Schritt erfolgt mit iterativen Verfahren eine Anpassung der Einzelwerte an eine Kurve. Dabei werden drei verschiedene Pollenverteilungsmodelle zugrunde gelegt: die Normalverteilung, die Exponentialverteilung und die leptokurtische Verteilung (Abb. 13). Die Parameter a (Skalenparameter) und b (Formparameter) der Pollenverteilungskurven beschreiben dabei das Aussehen der Kurve.

Wenn b=2 ist, handelt es sich um eine Normalverteilung, bei b=1 um eine Exponentialverteilung. Wenn b<1 ist, ist die Verteilung breit, d.h. die Pollendichte nimmt mit der Entfernung nur langsam ab. Wenn b>1 ist, wie z.B. auch bei der Normalverteilung, ist die Verteilung eher schmal, d. h. die Pollendichte nimmt schnell ab und Pollenausbreitung über größere Distanzen ist seltener.

Die paarweise Berechnung des  $\Phi_{FT}$ -Wertes zwischen den Mutterbäumen erlaubt eine Schätzung der Pollenverteilungsparameter a und b bei fester Dichte d (Individuen je Hektar), oder eine Schätzung von a und d bei festem Parameter b, oder als "joint estimate" eine

Schätzung aller 3 Parameter gleichzeitig (Dick et al. 2003). Aus den Parametern der Verteilungskurve wird im Modell TwoGener die Pollentransportweite delta berechnet.

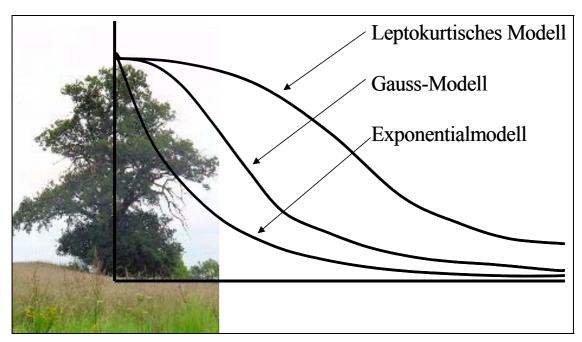


Abb. 13: Modelle der Pollenverteilung

In der Input-Datei für dieses Modell müssen enthalten sein:

- die Genotypen und die räumlichen Koordinaten beernteten Bäume (Pollenfängerbäume)
- die Genotypen der Nachkommen, zugeordnet zum jeweiligen Mutterbaum
- die Genotypen und die räumlichen Koordinaten weiterer nicht beernteter Bäume der Elterngeneration zur Bestimmung der Allelfrequenzen der Elterngeneration
- die Individuendichte (potentielle Polleneltern)

Solche Dateien wurden aus den experimentell ermittelten Daten für verschiedene Situationen zusammengestellt:

- Kernbestand Behlendorf (7 Mutterbäume)
- Sonstiger Mischwald mit Stiel-Eiche (15 Mutterbäume)
- Wald insgesamt (22 Mutterbäume)
- Freie Landschaft mit Stiel-Eichen (21 Mutterbäume)
- Alles zusammen (43 Mutterbäume)

Es wurde festgestellt, dass die paarweisen räumlichen Abstände und die paarweisen Differenzierungen der Pollenpools ( $\Phi_{FT}$ -Werte) nicht voneinander abhängig sind (Tab. 14).

Tab. 14: Korrelation zwischen paarweisem räumlichen Abstand und paarweiser Differenzierung der Pollenpools (N: Anzahl der Baumpaare)

Situation	Anzahl Mutterbäume	N	Pearson- Korrelationskoeffizient	p-Wert
Kernbestand Behlendorf	7	21	0,01079	0,9630
Übriger Mischbestand	15	105	0,01118	0,9099
Wald insgesamt	22	231	0,02088	0,7523
Landschaft	21	210	-0,03055	0,6599
Alles zusammen	43	903	-0,05225	0,1167

Die Bestandesdichte kann für den Kernbestand Behlendorf und für den übrigen Wald recht genau angegeben werden, da die Stammzahlen und die Flächen bekannt sind. Im Kernbestand Behlendorf machen die Stiel-Eichen zwar nur ein Viertel bei der Stammzahl aus, sie dominieren aber im Kronenraum durch ihre Höhe und ihren Durchmesser (Tabelle 15). In der freien Landschaft wurde die Anzahl der Stiel-Eichen geschätzt. Die Fläche des gesamten untersuchten Landschaftsausschnittes ist ca. 500 ha groß (Rechteck ca. 2800 m x 1800 m). Die berechneten Individuendichten auf Grundlage der vorhandenen Baumzahlen in Tabelle 16 dienen als Ausgangspunkt für die Schätzungen mit dem Modell TwoGener. Denkbar sind auch geringere Dichten, da für das Modell eigentlich nicht die Stammzahl selbst, sondern die Anzahl der Pollenspender benötigt wird, die wesentlich geringer als die Stammzahl sein kann.

Tab. 15: Zusammensetzung des Kernbestandes Behlendorf

Art	Anzahl	Mischungsanteil	Mittl. BHD (cm)	Mittl. Höhe (m)
Rotbuche	354	40,5 %	38	25
Hainbuche	278	31,8 %	29	20
Stiel-Eiche	228	26,1 %	71	32
Vogelkirsche	10	1,1 %	34	21
Esche	3	0,3 %	24	17

Tab. 16: Bestandesdichten

	Fläche (ha)	Anzahl der Individuen	Indiv./ha	Indiv./m <sup>2</sup>
Kernbestand Behlendorf	4,1	228*	56	0,0056
Übriger Mischbestand	120	540**	5,4	0,00054
Wald insgesamt	125	770	6,16	0,000616
Freie Landschaft	375	200***	0,53	0,000053
Gesamt	500	970	1,94	0,000194

<sup>\*</sup> aus dem vorangegangenen Projekt

<sup>\*\*</sup> aus Teilprojekt 3 (Autochthonie)

<sup>\*\*\*</sup> Schätzung

Der Output des Programms "TwoGener" (Abbildung 14) gibt nach dem  $\Phi_{FT}$  –Wert die mittlere paarweise Distanz zwischen den Pollenfängerbäumen an. Danach folgen die geschätzten Parameter für die 3 Pollenverteilungsmodelle. Die Zahl "delta" gibt die mittlere Distanz der effektiven Pollenbewegung an und "sigma" ist die Standardabweichung für "delta". Der Parameter "gamma" beschreibt die Exponentialfunktion. Die Parameter a (Skalenparameter) und b (Formparameter) charakterisieren die Pollenverteilungskurven.

```
Number of mothers: 7
Maximum number of offspring per mother: 17
Number of other adults: 189
Number of loci: 3
Maximum number of alleles per loci: 33
Adult density: 0.0056
                                           4412104.59 5954231.35
     Ω
          9
                32
                     8
                                      6
628
                   8
628
     651
          32
               13
                           2
                                 18
                                      8
              26 8
628
     652
         32
                           3
                                8
                                      8
               17 8
     653
         32
                           3
628
                                8
                                      4
              9
                    9
     654
           27
                           3
628
                                6
                                      2
         33 9
                     10 9
     655
628
                                6
                                      4
     656 37
                32
                      13
                                8
628
. . . .
. . . .
                           11
     0
           11
                19
                                            4412123.75 5954232.35
641
                      9
                                 1
                                      1
                      12
641
     634
           19
                2
                           9
                                 4
                                      1
641
     635
           11
                2
                      12
                           9
                                4
                                      1
                           3
641
     636
           21
                11
                      9
                                 8
                                      1
. . . .
. . . .
. . .
```

```
global phift: 0.0555792
average distance between mothers: 212.676
Gaussian model
global without correction: sigma = 11.3065 delta = 14.1706
global: sigma = 11.3065 delta = 14.1706
fitted #1: sigma = 11.6575 delta = 14.6106
fitted #2: sigma = 8.70623 delta = 10.9116
fitted #3: sigma = 10.08 delta = 12.6334 error: 0.0481841
could not converge after 5000 steps
1e-07 0.0418595 1.05628 0.789588
joint estimate: d = 1.05628 sigma = 0.789588 delta = 0.989601 error:
0.0418595
Exponential model
global without correction: gamma = 7.99493 delta = 15.9899
global: gamma = 7.99493 delta = 15.9899
fitted exponential (fixed density): ......
fitted exponential (fixed density): d = 0.0056 a = 7.16839 b = 1 delta =
14.3368 error: 0.0464922
```

Abb. 14: Beispiele für eine input- und eine output-Datei von "TwoGener" (Kernbestand Behlendorf, 7 Pollenfängerbäume, Dichte 0,0056 Indiv./m²)

```
joint estimate exponential:
could not converge after 500 steps
1e-05 0.0418595 1.87399 2.38567 1
joint estimate exponential: d = 1.87399 a = 0.41917 b = 1 delta = 0.83834
error: 0.0418595
Leptokurtic model
fitted leptokurtic (fixed density):
 could not converge after 500 steps
1e-05 0.0418128 0.0056 11.7606 0.103212
fitted leptokurtic (fixed density): d = 0.0056 a = 4.25471e-11 b =
0.103212 delta = 837.697 error: 0.0418128
fitted leptokurtic (fixed b): ......
fitted leptokurtic (fixed b): d = 0.0064695 a = 3.96066e-11 b = 0.103212
delta = 779.801 error: 0.0418125
joint estimate leptokurtic:
joint estimate lepto: d = 0.0355244 a = 4.67822e-05 b = 0.186689 delta =
39.9042 error: 0.041809
```

Abb. 14: Fortsetzung

Von den Autoren des Programms TwoGener wird für eine möglichst gute Schätzung der Pollentransportdistanz empfohlen, dass  $1/\Phi_{FT}$  kleiner sein soll als die mittlere Anzahl der Samen je Mutterbaum und dass der mittlere Abstand zwischen den Mutterbäumen größer sein soll als der 5fache Betrag von delta (Normalverteilung). Die Parameter  $\Phi_{FT}$  und delta können jedoch erst nach vollständigem Abschluss der Auswertungen ermittelt werden, so dass nur eine nachträgliche Beurteilung der Güte der Schätzungen möglich ist. Der 5fache Betrag von delta ist in jedem Fall kleiner als der mittlere Abstand zwischen den Mutterbäumen (Tabelle 17). Die berechneten Werte für  $1/\Phi_{FT}$  zeigen dagegen, dass 18 bis 24 Samen je Mutterbaum wünschenswert gewesen wären, anstatt der 11 bis 16, die realisiert wurden. Die Erweiterung des Stichprobenumfangs wäre bei den meisten Mutterbäumen nicht möglich gewesen, da kein weiteres Saatgut vorhanden war. Die Anzahl der effektiven Bestäuber ist aber immer noch kleiner als die Anzahl der Samen, so dass die Schätzungen noch akzeptabel sind.

Tab. 17: Parameter zur Beurteilung der Güte von Schätzwerten

	Kernbestand Behlendorf	Sonst. Misch- bestand	Wald insgesamt	Freie Landschaft	Alles
Input					
Anzahl Mutterbäume	7	15	22	21	43
Anzahl Samen	79	173	252	335	587
Mittl. Anzahl Samen/Mutterbaum	11,3	11,5	11,5	16,0	13,7
Dichte (Indiv./ ha)	56	5,4	6,16	0,53	1,94
<u>Output</u>					
Global $\Phi_{FT}$	0,0556	0,0412	0,0462	0,0413	0,0429
Mittl. Abstand zwischen den Mutterbäumen	213 m	756 m	697 m	1257 m	1037 m
delta (Normalverteilung)	14,2 m	53,0 m	46,8 m	169,0 m	86,6 m
<u>Berechnet</u>					
1 / $\Phi_{FT}$	18,0	24,3	21,6	24,2	23,3
Effektive Anzahl der Bestäuber N <sub>ep</sub>	9,00	12,15	10,81	12,11	11,65

Es wurde die Erfahrung gemacht, dass das Auftreten von Fehlermeldungen wie z. B. "could not converge after 5000 steps" (Abb. 14) verbunden mit extrem lange Rechenzeiten von bis zu 19 Tagen (!) häufig dann auftreten, wenn in der input-Datei Mutterbäume mit sehr wenigen Samen enthalten waren. Nach Weglassen solcher Mutterbäume und ihrer Nachkommen verringerten sich die Rechenzeiten etwas und es traten seltener Fehlermeldungen und unsinnige Werte auf. Die geschätzten mittleren Pollentransportweiten "delta" für die ermittelten Werte ohne Fehlermeldung änderten sich dadurch nur wenig.

Tab. 18a: Pollenverteilungsparameter nach TwoGener-Schätzungen: Beispiel für den Kernbestand Behlendorf (7 Mutterbäume, 4 ... 17 Samen)

global phift: 0.0555792	avera	average distance between mothers: 213 m								
Verteilungs-	Feste Par	Feste Parameter Geschätzte Parameter			<u>eter</u>					
Funktion	d (trees/ha)	b	d (trees/ha)	a (m)	b	delta (m)	error			
Normal (fixed d)	56	2	-		-	14,2	0,0482			
Normal (joint est.)*	-	2	10563		-	0,990	0,0419			
Expon. (fixed d)	56	1	-	7,17	-	14,3	0,0465			
Expon. (joint est.)*	-	1	18740	0,419	-	0,838	0,0419			
Leptokurt. (fixed d)*	56	-	-	4,25·10 <sup>-11</sup>	0,103	838	0,0418			
Leptokurt. (fixed b)*	-	0,103	64,7	3,96·10 <sup>-11</sup>	-	780	0,0418			
Leptokurt. (joint est.)	-	-	355	4,68·10 <sup>-5</sup>	0,187	39,9	0,0418			

<sup>\*</sup> mit Fehlermeldung

Tab. 18b: Pollenverteilungsparameter nach TwoGener-Schätzungen: Kernbestand Behlendorf (6 Mutterbäume, 6 ... 17 Samen, ohne Baum 27)

average distance between mothers: 221 m global phift: 0.0483799 Verteilungs-Feste Parameter Geschätzte Parameter funktion b delta (m) а error (trees/ha) (trees/ha) (m) Normal (fixed d) 2 15,2 0,0218 56 2 Normal (joint est.) 105 11,2 0,0215 1 Expon. (fixed d) 56 8,47 16,9 0,0216 Expon. (joint est.) 1 102 6,41 12,8 0,0215 Leptokurt. (fixed d) 56 0,195 0,358 35,1 0,0214 Leptokurt. (fixed b) 35,4 0,0214 0,358 54,9 0,197 Leptokurt. (joint est.) 0,0214 50,2 0,130 0,336 40,2

Ein Beispiel für den Kernbestand Behlendorf zeigt die ermittelten Parameter zuerst für alle 7 Mutterbäume und danach für 6 Mutterbäume (Tab. 18a und 18b). Eine Reduktion der Anzahl der Mutterbäume auf 5 erbrachte wieder einen output mit Fehlermeldungen, da die Anzahl der Pollenfängerbäume wahrscheinlich zu gering war.

Die Daten der Tabelle 18b können so interpretiert werden: Der Formparameter b der Pollenverteilungskurve wurde im leptokurtischen Modell, das dazu keine Vorgaben macht, bei fester Dichte mit 0,358 und ohne feste Dichte mit 0,336 ermittelt. Das ist deutlich kleiner als 1 und entspricht einer breiten Verteilungskurve, d. h. die Pollendichte nimmt mit der Entfernung nur langsam ab. Die Vorgaben von b = 2 im Fall der Normalverteilung und von b = 1 bei der Exponentialverteilung sind also für diesen Parameter zu hoch angesetzt und charakterisieren die Pollenverteilungskurve offensichtlich weniger gut als das leptokurtische Modell. Ohne feste Vorgaben für b und die Dichte d ergibt sich eine mittlere Pollentransportweite von 40,2 Meter bei einer Dichte von an der Reproduktion beteiligten Bäumen von 50,2 Individuen je Hektar im Kernbestand Behlendorf.

Im Folgenden wurden in den input-Dateien für den Mischbestand außerhalb des Kernbestands Behlendorf, für den Wald insgesamt und für die freie Landschaft solange Mutterbäume mit wenigen Samen weggelassen, bis outputs ohne Fehlermeldungen erzielt wurden. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 19 bis 21 dargestellt.

Tab. 19: Pollenverteilungsparameter nach TwoGener-Schätzungen: Sonstiger Mischbestand (15 Mutterbäume, 1 ... 17 Samen)

global phift: 0.0411556 average distance between mothers: 756 m

Verteilungs-	Feste Par	ameter	Gesch	ätzte Param	<u>eter</u>		
funktion	d	b	d	а	b	delta (m)	error
	(trees/ha)		(trees/ha)	(m)			
Normal (fixed d)	5,4	2	=		-	53,0	0,2069
Normal (joint est.)	-	2	6,47		-	41,8	0,2069
Expon. (fixed d)	5,4	1	=	25,8	-	51,6	0,2059
Expon. (joint est.)	-	1	5,83	24,9	-	49,7	0,2059
Leptokurt. (fixed d)	5,4	-	=	0,209	0,313	126	0,2049
Leptokurt. (fixed b)	-	0,313	3,70	0,251	-	151	0,2048
Leptokurt. (joint est.)	-	-	1,40	0,000417	0,180	742	0,2046

Tab. 20a: Pollenverteilungsparameter nach TwoGener-Schätzungen: Wald insgesamt (19 Mutterbäume, 6 ... 17 Samen, ohne Baum 27, 7-1 und 7-2)

global phift: 0.0431407 average distance between mothers: 705 m

Verteilungs-	Feste Par	ameter	Gesch	<u>eter</u>			
funktion	d (trees/ha)	b	d (trees/ha)	a (m)	b	delta (m)	error
Normal (fixed d)	6,16	2	-		-	48,5	0,2481
Normal (joint est.)	-	2	7,20		-	42,8	0,2480
Expon. (fixed d)	6,16	1	-	26,1	-	52,2	0,2475
Expon. (joint est.)	-	1	7,05	24,4	-	48,8	0,2474
Leptokurt. (fixed d)	6,16	-	-	0,00525	0,222	233	0,2453
Leptokurt. (fixed b)	-	0,222	2,57	0,00808	-	359	0,2450
Leptokurt. (joint est.)	-	-	0,00732	1,17·10 <sup>-15</sup>	0,0735	585339	0,2444

Tab. 20b: Pollenverteilungsparameter nach TwoGener-Schätzungen: Wald insgesamt (17 Mutterbäume, 7 ... 17 Samen, ohne Baum 27, 7-1 und 7-2, 384, 4-3)

global phift: 0.0405592 average distance between mothers: 729 m

global print. 0.04030	JUZ aveid	age distai	ICC DCLWCCII	mouncis. 12	J 111		
Verteilungs-	Feste Par	ameter	Gesch	ätzte Param	<u>eter</u>		
funktion	d (trees/ha)	b	d (trees/ha)	a (m)	b	delta (m)	error
Normal (fixed d)	6,16	2	-		-	50,0	0,1856
Normal (joint est.)	-	2	9,10		-	40,3	0,1854
Expon. (fixed d)	6,16	1	-	27,5	-	55,0	0,1853
Expon. (joint est.)	-	1	8,02	24,2	-	48,4	0,1852
Leptokurt. (fixed d)	6,16	-	-	0,623	0,359	112	0,1852
Leptokurt. (fixed b)	-	0,359	4,73	0,710	-	127	0,1851
Leptokurt. (joint est.)	-	-	0,00902	$2,72 \cdot 10^{-14}$	0,0781	371262	0,1846

Tab. 21: Pollenverteilungsparameter nach TwoGener-Schätzungen: Freie Landschaft (14 Mutterbäume, 16 ... 20 Samen, ohne Baum 10-2, 14-3, 11-3, 8-2, 9-3, 12-2, 14-1)

global phift: 0.0446073 average distance between mothers: 1249 m

global print: 0.0 1 1007 0	global print. 0.0 1 10070 avorage dictance between methods. 12 10 m							
Verteilungs-	Feste Par	ameter	Geschätzte Parameter					
funktion	d (trees/ha)	b	d (trees/ha)	a (m)	b	delta (m)	error	
Normal (fixed d)	0,53	2	-		-	163	0,3250	
Normal (joint est.)	-	2	0,323		-	203	0,3249	
Expon. (fixed d)	0,53	1	-	89,6	-	179	0,3236	
Expon. (joint est.)	-	1	13,4	17,8	-	35,7	0,3126	
Leptokurt. (fixed d)	0,53	-	-	0,000494	0,176	1384	0,3151	
Leptokurt. (fixed b)	-	0,176	0,769	0,000412	-	1152	0,3151	
Leptokurt. (joint est.)	-	-	14,8	43,8	4,53	29,7	0,3116	

Die ermittelten Werte des Parameters b für den Wald mit unterschiedlicher Dichte an Eichen (Tab. 18 bis 20, Kernbestand Behlendorf bzw. Mischwald und Wald insgesamt) sind deutlich kleiner als 1. Das leptokurtische Modell mit einer breiten Pollenverteilungskurve scheint sich also generell besser an die Daten anzupassen zu lassen als das Normal- oder das Exponentialmodell (b = 2 bzw. b = 1). Deshalb sollten für möglichst realistische Schätzungen der mittleren Pollentransportweite bei Eichen die Ergebnisse des leptokurtischen Modells benutzt werden und nicht die der beiden anderen Modelle.

Für die freie Landschaft (Tabelle 21) wird bei fester Dichte ebenfalls ein b-Wert von kleiner 1 ermittelt. Ohne Vorgaben (joint estimate) kehren sich jedoch die Verhältnisse um: die Pollenverteilungskurve wird sehr schmal und die Dichte reproduzierender Bäume steigt auf einen zunächst unrealistisch hohen Wert. Dies kann einerseits durch eine zu geringe Anzahl an Mutterbäumen und zu geringe Anzahl an Samen bedingt sein. Andererseits kann das aber auch als Hinweis darauf aufgefasst werden, dass der Pollentransport bei extrem geringer Populationsdichte doch abreißt und Bestäubungen nur noch innerhalb von kleinen Gruppen (Dichte 15 Indiv./ha) und auf kurze Distanzen (30 m) vorkommt. Ebenso denkbar ist, dass die Bestäubungen sowohl innerhalb von Gruppen als auch über große Entfernungen erfolgen.

1.3.1.2.6 Vergleich der Ergebnisse von Elternschaftsanalyse und Zwei-Generationen-Modell In Tabelle 22 sind die Ergebnisse, die für den Kernbestand Behlendorf mit 2 verschiedenen Methoden (Vaterschaftsanalyse und Modell TwoGener) und für die übrigen Situationen mit einer Methode (nur Modell TwoGener) gewonnen wurden, noch einmal zusammengefasst.

Tab. 22: Geschätzte Pollentransportdistanzen

Situation	Kernbestand Behlendorf	Kernbestand Behlendorf	Kernbestand Behlendorf	Sonst. Mischwald	Sonst. Mischwald	Wald insgesamt	Wald insgesamt	Freie Landschaft	Freie Landschaft
Stammzahl (Indiv./ha)	56	56	56	5,4	5,4	6,16	6,16	0,53	0,53
Methode	Vaterschafts- analyse	TwoGener fixed b	TwoGener joint est.	TwoGener fixed b	TwoGener joint est.	TwoGener fixed b	TwoGener fixed b	TwoGener fixed b	TwoGener joint est.
Anzahl Mutterbäume	7	6	6	15	15	19	17	14	14
Dichte reprod. Bäume (Indiv./ha)		54,9	50,2	3,70	1,40	2,57	4,73	0,769	14,8
Abstand zum nächsten Nachbarn* (m)		13,5	14,1	52,0	84,5	62,4	46,0	114	26,0
Geschätzte Pollentransport- distanz (m)	Mittel 63,8 Median 40,2	35,4	40,2	151	742	359	127	1152	29,7

<sup>\*</sup> bei gleichmäßiger Verteilung der an der Reproduktion beteiligter Bäume

Für den Kernbestand Behlendorf stimmen die Ergebnisse beider Methoden im Bereich von 40 bis 64 Metern recht gut überein. Es kann deshalb davon ausgegangen werden, dass in den anderen Fällen, wo nur eine Methode zu Verfügung steht, eine gute Näherung für die Schätzwerte erreicht wurde. Der Pollen scheint also bei Mischbeständen mit einem geringen Eichenanteil durchaus im Mittel mehrere 100 Meter (ca. 150 bis über 700 m) transportiert zu werden. Pollentransportweiten von 274 und 292 Metern waren auch für 2 Samen bei der direkten Vaterschaftsanalyse als die wahrscheinlichsten angenommen worden, obwohl das bei dichteren Beständen eher eine Ausnahme darstellt wegen der größeren Pollenmengen aus der unmittelbaren Umgebung (siehe Abb. 8). In der Landschaft kommen natürlich Bestäubungen über kurze Distanzen innerhalb von Gruppen vor. Zusätzlich können Entfernungen von mehr als 1 Kilometer für den Transport erfolgreichen Pollens angenommen werden.

Die im Modell TwoGener geschätzten Dichten reproduzierender Bäume im Wald mit unterschiedlichem Eichenanteil sind kleiner als die Stammzahl, was den Erwartungen entspricht, dass nicht alle Bäume zum Pollenpool beitragen. Für die Landschaft wurden höhere Dichten ermittelt. Das kann darin begründet sein, dass die ursprüngliche Schätzung der Stammzahl (Tab. 16) zu gering war, dass Gruppen vorkommen oder dass insgesamt zu wenige Daten für gute Schätzungen vorhanden waren.

Die Abstände eines Baums zum nächsten Nachbarn unter der Annahme, dass die an der Reproduktion beteiligter Bäume gleichmäßig auf der Fläche verteilt sind, sind immer viel kleiner als die geschätzten Pollentransportdistanzen. Trotz der Tatsache, dass nur synchron blühende Bäume sich gegenseitig bestäuben können, geben die ermittelten Daten keine Anhaltspunkte für eine genetische Isolation im untersuchten Landschaftsausschnitt. Dafür spricht auch der extrem geringe maximale Inzuchtanteil von 0,012 (siehe 1.3.1.2.2 Elternschaftsanalyse).

Es gibt bisher nur wenige Veröffentlichungen in internationalen Fachzeitschriften, die das TwoGener-Modell anwenden (Sork et al. 2002, Irwin et al. 2003, Dick et al. 2003), da es erst kürzlich entwickelt wurde. Es liegen daher nur wenige Vergleichsdaten vor, die in Tabelle 23 zusammengefasst sind. Die Voraussetzungen für die Anwendung des Modells, die durch die Anzahl der genotypisierten Individuen in beiden Generationen und durch die Ausschlusswahrscheinlichkeiten gegeben sind, konnten für den Zeitpunkt der Planung und Durchführung der Projektarbeiten als erfüllt angesehen werden.

Tab. 23: Vergleich eigener Untersuchungen mit dem TwoGener-Modell mit Literaturdaten (in chronologischer Reihenfolge)

	Smouse et al. 2001	Sork et al. 2002	Dieses Projekt	Dieses Projekt	Degen (pers. Mitt. 2003)	Degen (pers. Mitt. 2003)	Dick et al. 2003	Irwin et al. 2003
	Theoretische Herleitung	Quercus lobata	Quercus robur (Wald)	Quercus robur (Landschaft)	Symphonia globulifera	Symphonia globulifera	Dinizia excelsa	Albizia julibrissin
Bestäuber		Wind	Wind	Wind	Kolibris	Kolibris	Insekten	Insekten
Dichte (Indiv./ha)		1,19	6,16	0,53	0,34	3,80	0,17	
Anzahl Mutterbäume	20	21	22	21	18	9	11	15
Anzahl Samen	400	211	252	335	200	323	241	600
Mittl. Anzahl Samen je Mutter	20	10,0	11,5	16,0	11,1	35,9	21,9	40
Ausschlusswahr- scheinlichkeit P <sub>E</sub> *		0,923	0,990	0,986	0,979		0,995	
$\Phi_{FT}$		0,136	0,046	0,041	0,095	0,212	0,104	
1/ $\Phi_{FT}$		7,4	21,6	24,2	10,5	4,7	9,6	
N <sub>ep</sub> **		3,68	10,81	12,11	5,26	2,36	4,81	2,87

<sup>\*</sup> Erläuterung siehe Tabelle 1
\*\* mittl. effektive Anzahl der Bestäuber eines Baums

Die Ergebnisse mit extrem niedrigen  $\Phi_{FT}$ -Werten sind neu und überraschen im Vergleich zu anderen Daten. Damit verbunden ist die hohe effektive Anzahl der Bestäuber eines Baums, die aber nur bei den TwoGener-Schätzungen so hoch ausfällt. Bei der direkten Vaterschaftsanalyse, die ausschließlich für den Kernbestand Behlendorf durchgeführt werden konnte, wurden dagegen im Mittel nur 5 effektive Bestäuber ermittelt.

Nach den nun vorhandenen Erfahrungen sollte die Anzahl der Samen je Mutterbaum, besonders für Untersuchungen in der freien Landschaft, auf mindestens 20 erhöht werden. Es kann im Rahmen dieses Projekts nicht überprüft werden, ob eine höhere Anzahl Samen wesentlich andere Ergebnisse erbracht hätte.

Wenn die niedrigen  $\Phi_{FT}$ -Werte aber als realistisch betrachtet werden, können mehrere Ursachen dafür diskutiert werden.

- 1. Der ermittelte  $\Phi_{FT}$ -Wert beruht auf dem Normalverteilungsmodell, und das trifft unter den 3 verwendeten Modellen am wenigsten zu, wie die Werte < 1 des Formparameters b gezeigt haben.
- 2. Im untersuchten ebenen Gebiet kann der Wind den freigesetzten Pollen viel effektiver durchmischen, was durch den Formparameter b und die damit beschriebene breite Verteilungskurve gestützt wird. In der Untersuchung von Sork et al. 2002 in einem relativ kleinen Tal (max. 1 km breit) scheint der Wind eine geringere Rolle zu spielen. Es wurde dort auch nicht geprüft, ob eine andere als die Normalverteilung besser zu den erhobenen Daten passen würde. Die anderen Untersuchungen wurden an insektenund kolibribestäubten Arten durchgeführt und können deshalb nicht unmittelbar verglichen werden.
- 3. Mit der Untersuchung der Elterngeneration und beernteter Samen im TwoGener-Modell zur Abschätzung der Pollentransportparameter kann nur eine räumliche Analyse durchgeführt werden, die als Summe der zeitlich nacheinander eintreffenden, genetisch verschiedenen Pollenwolken aufzufassen ist. Die Tatsache nicht synchroner Blütezeiten, die bei der Stiel-Eiche mit Sicherheit vorhanden sind, wie auch im Abschnitt 1.3.1.2.4 "Genetische Struktur der Pollenwolken" beschrieben, kann evtl. vorhandene räumliche Strukturen überlagern. Bei starkem Einfluss phänologischer Unterschiede würden aber eher höhere Φ<sub>FT</sub>-Werte erwartet.

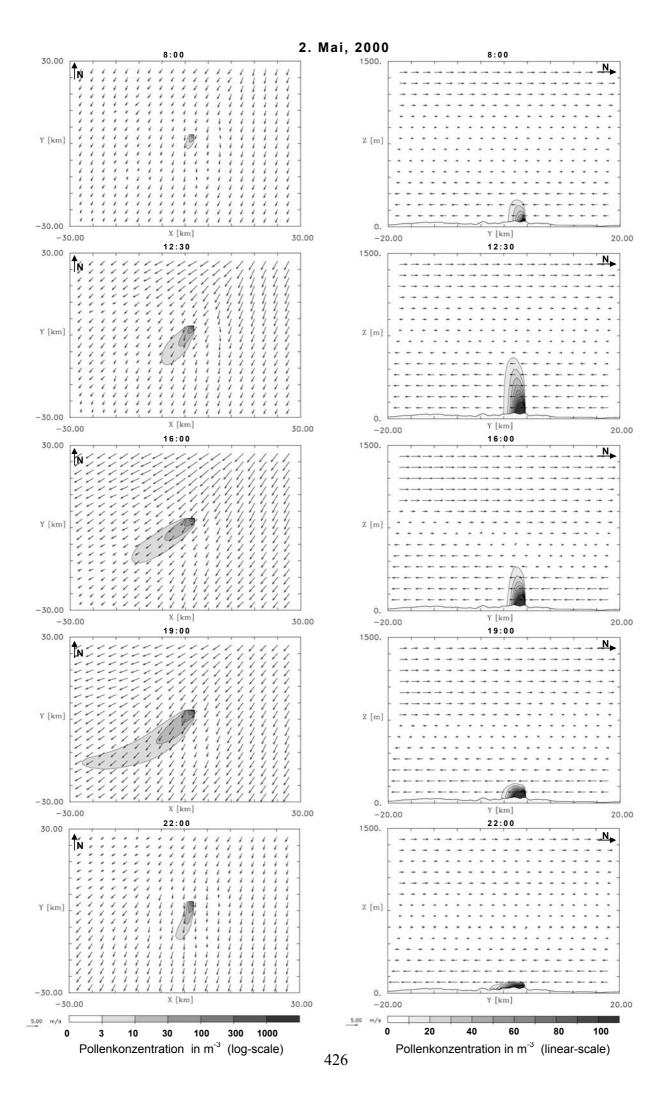
#### 1.3.1.2.7 Simulationen

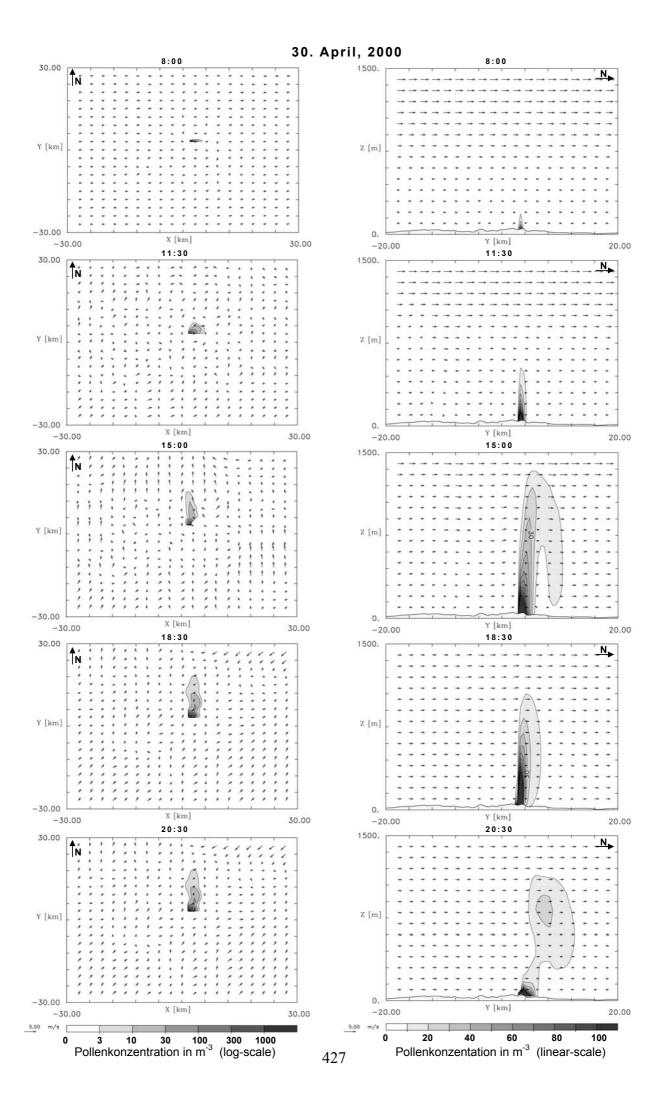
## Pollenausbreitung

Mit dem entwickelten Simulationsmodell wurde die Pollenausbreitung an zwei Tagen der Blühperiode 2000 simuliert. Die Abbildungen 15 und 16 (folgende Doppelseite) zeigen den Verlauf der Pollenkonzentration in der bodennahen Atmosphäre (links) und ein vertikales Konzentrationsprofil der Atmosphäre bis in eine Höhe von 1500 m (rechts) für die beiden simulierten Tage. Dargestellt sind 60 km x 60 km des simulierten Gebietes in der Horizontalansicht und 40 km in Süd-Nord Richtung (Vertikalansicht), wobei der Bestand Behlendorf, der als einzige Pollenquelle eingesetzt wurde jeweils zentral liegt.

Wie die Abbildungen zeigen, ist die Verteilung der Pollen natürlich sehr stark von den meteorologischen Bedingungen des jeweiligen Tages abhängig. Während starker Wind aus nordöstlichen Richtungen am 2. Mai eine Pollenwolke mit immerhin noch 10 Pollen/m³ bis zu 30 km transportiert, dehnt sich die Pollenwolke in den Simulationen des 30. April nur etwa 20 km Richtung Norden aus. Auch die vertikalen Konzentrationsprofile der beiden simulierten Tage unterscheiden sich sehr: für den 30. April ergaben unsere Simulationen einen Transport der Pollen bis in 1500 m Höhe, während am 2. Mai nur ca. 600 m erreicht wurden.

Doppelseite: Abb. 15 und 16: Tagesverlauf der simulierten Pollenkonzentrationen. Linke Spalte: Aufsicht (=Horizontalschnitt) auf die Konzentrationen in der untersten simulierten Schicht der Atmosphere (20 m). Rechte Spalte: Querschnitt (=Vertikalschnitt) durch das Modellgebiet bis in eine Höhe von 1500 m. Im Zentrum der Schnitte befindet sich der Kernbestand Behlendorf der für diese Simulationen als einzige Pollenquelle eingesetzt wurde.





## Genfluss und Befruchtung

Um den Reproduktionserfolg und damit das Ausmaß an Genfluss beurteilen zu können, muss jedoch nicht die Pollenkonzentration, sondern die auf einer bestimmten Fläche in die Kronenschicht deponierte Pollenanzahl betrachtet werden. Dabei hängt Reproduktionserfolg vom Verhältnis der deponierten Pollen zu der Anzahl befruchtungsfähigen weiblichen Blüten ab (Gregorius 1983). Um abzuschätzen, bis zu welcher Distanz Genfluss möglich ist, muss also eine Schätzung der Anzahl an weiblichen Blüten vorliegen. Eine intensive Literaturstudie ergab, das durchschnittlich mit 340 weiblichen Blüten pro m² Eichenkrone gerechnet werden kann, wobei dieser Wert zwischen 0 bis 5000 weiblichen Blüten/m² schwanken kann (Schueler & Schlünzen 2004). Das Verhältnis zwischen der Anzahl an deponierten Pollen, der Anzahl an weiblichen Blüten und dem Befruchtungserfolg, berechnet nach Gregorius (1983), ist in Abb. 17 dargestellt.

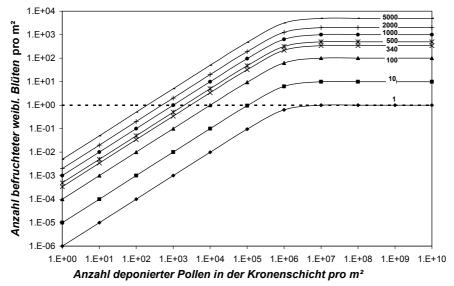


Abb. 17: Abhängigkeit des Reproduktionserfolges (= Anzahl befruchteter weibl. Blüten) von der Anzahl an deponierten Pollen in der Kronenschicht bei unterschiedlicher Anzahl an weibl. Blüten.

Für eine vollständige Befruchtung aller weiblichen Blüten müssen ca. 10<sup>7</sup> Pollen in der Kronenschicht deponieren. Die Befruchtung einer weiblichen Blüte pro m² wird jedoch schon erreicht, wenn ca. 300 Pollen/m² in einer Krone mit 5000 weiblichen Blüten pro m² deponiert werden oder wenn ca. 3000 Pollen/m² in einer Krone mit 340, der durchschnittlichen Anzahl an weiblichen Blüten deponiert werden. Generell ist eine Baumkrone mit bis zu 5000 weiblichen Blüten pro m² nur in der offenen Landschaft bei Bäumen mit einer vollständigen, runden Krone denkbar, während im Wald wahrscheinlich eher mit einer geringeren Anzahl an weiblichen Blüten gerechnet werden muss.

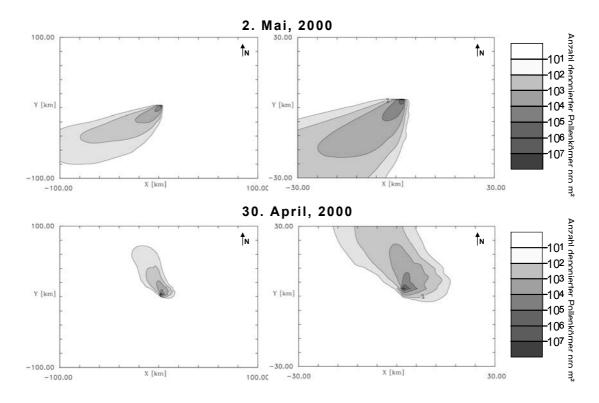


Abb. 18: Pollendeposition: Anzahl an deponierten Pollen pro m² nach jeweils einem simulierten Tag. Links: komplettes Modellgebiet (200 km x 200 km), rechts: Ausschnitt (60 km x 60 km) des Modellgebietes mit dem Versuchsbestand Behlendorf als einzige Pollenquelle im Zentrum.

Die Anzahl der im simulierten Gebiet abgelagerten Pollen (pro m²) nach einem Blühtag zeigt Abbildung 18. Die Form und Größe des Pollendepositionsmusters wird natürlich vom Pollenkonzentrationsmuster des vorangegangenen Tages bestimmt. Am 2. Mai werden noch in über 100 km Entfernung von der Pollenquelle mehr als 10 Pollen pro m² abgelagert. 100 Pollen/m² lagern sich immer noch in einer Entfernung von ca. 80 km von der Pollenquelle ab. Da für eine sehr geringe Befruchtung von einzeln stehenden Bäumen (s.o.) nur mehrere hundert Pollenkörner in die Kronenschicht deponiert werden müssen, kann Pollen-vermittelter Genfluss also über bis zu ca. 60 km in Windrichtung erfolgen. Für die ausreichende Befruchtung eines anderen Eichenbestandes im Wald (mit weniger weiblichen Blüten) müssen jedoch weitaus größere Mengen an Pollen deponiert werden, welche nur in der direkten Umgebung des Quellbestandes zu finden sind. Dementsprechend zeigen die Simulationen des 2. Mai massiven Genfluss nur auf wenigen hundert Metern um den Quellbestand.

Am 30. April ist die Entfernung, bis zu der Pollen ausgebreitet wird, deutlich geringer. Hier kann mit einem geringen Genfluss (z.B. zu den o.g. Einzelbäumen) nur über eine Distanz von 20-30 km gerechnet werden. Stattdessen ist die Pollenablagerung und damit der mögliche Genfluss in der Nähe des Quellbestandes höher. Ursache hierfür ist einerseits die etwas stärkere Pollenemission am 30. April, sowie zweitens die geringe

Konzentrationsabschwächung des Pollens in Quellnähe. Am 30. April ist die Fläche auf der sich mehr als 10<sup>6</sup> Pollen/m² ablagern deutlich größer als am 2. Mai. Außerdem lagern sich direkt in der Quelle bis zu 10<sup>7</sup> Pollen ab.

## Sensitivitätsanalysen

Um die Bedeutung der in das Simulationsmodell implementierten biologischen Parameter Pollenviabilität, Pollensensitivität gegenüber Sonneneinstrahlung und der produzierten Pollenmenge abzuschätzen, wurden Sensitivitätsanalysen mit diesen drei Faktoren durchgeführt.

## 1. Pollenviabilität und Pollensensitivität gegenüber Sonneneinstrahlung

Experimente zur Lebensfähigkeit von Eichenpollen direkt nach deren Ausschüttung ergaben, dass zwischen 75 % und 10 % der Eichenpollen nicht lebensfähig sind (Schueler et al. 2004, siehe Anhang). Diese Variation in der Lebensfähigkeit von Pollen verschiedener Eichen hat eine große Bedeutung für den Reproduktionserfolg und das Ausmaß an Genfluss einzelner Eichen. Die Simulationen zeigten, dass insbesondere die Depositionsmuster in der Nähe der Pollenquelle stark von einer Reduktion der Pollenviabilität betroffen sind. Die Ursachen für die großen Unterschiede in der Pollenviabiliät konnten in dieser Arbeit jedoch nicht festgestellt werden.

Aus den im Rahmen des Projektes durchgeführten Untersuchungen zur Abnahme der Pollenviabilität durch Sonneneinstrahlung konnte die Pollensensitivität berechnet werden. Bei drei untersuchten Bäumen und zwei verschiedenen angewendeten Methoden zur Bestimmung der Pollenviabilität wurden große Unterschiede in der Sensitivität gegenüber Sonneneinstrahlung beobachtet. So war die Lebensfähigkeit nach 9.5 h Einstrahlung um 40% bis 100 % reduziert. Die Bedeutung dieser Variation für die Pollenausbreitungsmuster wurde durch Simulationen abgeschätzt. Es zeigte sich, dass eine höhere Sensitivität gegenüber Sonnenlicht die Depositionsmuster lebensfähiger Pollen signifikant beeinflusst. Davon sind besonders die weit transportierten Pollen betroffen. Die Pollendepositionsmuster in unmittelbarer Umgebung der Pollenquellen sind von einer höheren Pollensensitivität dagegen kaum betroffen. In der näheren Umgebung (1-5 km) ist aber aufgrund der hohen Zahl hier deponierender Pollen die höchste Wahrscheinlichkeit für Befruchtung und Genfluss. Dieser ist von Unterschieden in der Pollensensitivität also kaum beeinflusst.

Zusammenfassend wurde festgestellt, dass es zwischen einzelnen Eichen signifikante Unterschiede sowohl in der Pollenviabilität direkt nach der Ausschüttung als auch in deren Sensitivität gegenüber Sonneneinstrahlung gibt. Dabei haben die Unterschiede in der Pollenviabilität direkt nach der Ausschüttung eine großen Einfluss auf den Genfluss innerhalb des Bestandes und innerhalb der näheren Landschaft. Die Unterschiede in der Pollensensitivität gegenüber Sonnenlicht beeinflussen die Bestäubungsmuster innerhalb des Bestandes und der näheren Landschaft jedoch kaum. Stattdessen habe sie einen stärkeren Einfluss auf die Ausbreitung viabler Pollen über größere Entfernungen (10-100 km), wobei die Bestäubungswahrscheinlichkeit über solche Distanzen sehr viel geringer ist.

## 2. Pollenproduktion

2003 wurde experimentell die totale Pollenproduktion des Bestandes Behlendorf mit 10<sup>9</sup> Pollen/m² bestimmt. Dieser Wert wurde in allen Simulationen (s.o.) als Standardwert verwendet. Darüber hinaus teilten uns V. Jato und N. Dacosta (Universität Vigo, Spanien) noch unveröffentlichte Daten zur Pollenproduktion von *Quercus robur* in 2002 und 2003 mit. Im Jahre 2002 bestimmten sie 0.5 x 10<sup>9</sup> Pollen/m² und im Jahre 2003 2.5 x 10<sup>9</sup> Pollen/m² Eichen-Buchen Mischwald (umgerechnet auf das Baumartenmischungsverhältnis in Behlendorf). Da das Mastverhalten vieler Baumarten in engem Zusammenhang mit starken Schwankungen der Blühstärke gesehen wird (z.B. Satake & Iwasa 2000), erscheinen solche Unterschiede in der Pollenproduktion sinnvoll. Aus diesem Grund wurden die Simulationen mit verschiedenen Werten für die totale Pollenproduktion durchgeführt (von 0.2 x 10<sup>9</sup> bis 3.0 x 10<sup>9</sup> Pollen/m²), um die Bedeutung dieses Faktors für Genfluss und Reproduktion abzuschätzen.

Die simulierten Pollendepositionsmuster ändern sich dadurch wie folgt: eine Zunahme der Pollenproduktion führt zu einer Vergrößerung der Flächen, auf denen eine bestimmte Anzahl an Pollen deponiert. Dabei steigt die Größe der Flächen, auf denen eine große Anzahl an Pollen abgelagert wird (z.B.  $10^5$  Pollen/m²) stärker an, als die Flächen auf denen nur wenige Pollen abgelagert werden (z.B.  $10^2$  Pollen/m²). Das bedeutet, dass eine Zunahme der Pollenproduktion vor allem die Bestäubung innerhalb des Bestandes und innerhalb der umgebenden Landschaft fördert und weniger den Genfluss über größere Distanzen. In Abb. 19 sind die Pollendepositionsmuster für verschiedene Werte der Pollenproduktion  $P_T$  dargestellt, wobei alle blühfähigen Eichenbestände als Pollenquellen genutzt wurden. Bei kleinen  $P_T$  Werten von  $0.5 \times 10^9$  Pollen/m² produzieren die einzelnen Bestände nur lokale Depositions-Peaks an denen  $10^6$  Pollen/m² deponieren, wo also eine fast vollständige Bestäubung stattfinden würde. Erhöht sich  $P_T$  auf  $1 \times 10^9$  Pollen/m² vergrößert sich auch die Fläche dieser lokalen Depositions-Peaks. Die nahe beieinander liegenden Bestände sind jetzt

durch diese Depositions-Peaks verbunden. Eine weitere Vergrößerung von  $P_T$  auf 2.5 x  $10^9$  Pollen/m² führt zu einer weiteren starken Vergrößerung der Flächen mit >  $10^6$  Pollen/m², welche jetzt Bestände bis zu einer Distanz von ca. 12 km in Hauptwindrichtung verbindet. Die Depositions-Höchstwerte erreichen jetzt lokal  $10^7$  Pollen/m². Diese Ergebnisse zeigen deutlich, wie stark der Genfluss durch Pollen von der Blühstärke (Pollenproduktion) abhängt.

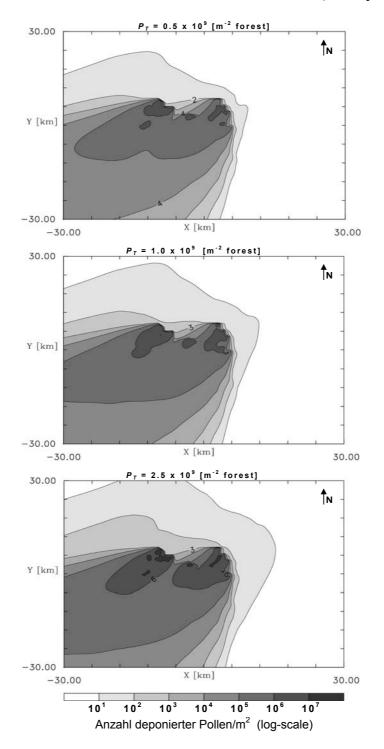


Abb. 19

# 1.3.2 Voraussichtlicher Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse

Der voraussichtliche Nutzen der im Projekt erzielten Ergebnisse betrifft erstens den wissenschaftlichen Verständnisgewinn über Genfluss auf Bestands- und Landschaftsebene, zweitens die Bereitstellung von Methoden und Modellen für weiterführende wissenschaftliche und praktische Fragestellungen und drittens praktische Empfehlungen für die Gesetzgebung zum forstlichen Vermehrungsguts und deren Umsetzung sowie für die forstliche Praxis.

#### Wildkirsche

Die Untersuchungen zum pollenvermittelten Genfluss der Wildkirsche stellen die ersten wissenschaftlichen Untersuchungen dieser Fragestellung an dieser Baumart dar. Dies ist umso bedeutsamer, als die Wildkirsche in der Umsetzung der EG-Richlinie 1999/105 seit 1. Januar 2002 dem deutschen Forstvermehrungsgutgesetz (FoVG) unterliegt. Das bedeutet, dass für die Wildkirsche Herkunftsgebiete ausgewiesen wurden und nun Erntebestände und anderes Ausgangsmaterial auszuwählen und zuzulassen sind. Zudem ist die Ernte nur nach bestimmten Vorschriften von angemeldeten Betrieben in den zugelassenen Erntebeständen zulässig. Die im Projekt erzielten Ergebnisse liefern wissenschaftliche Grundlagen für die zur Ausweisung von Erntebeständen notwendigen Kriterien, sowie eine Orientierung für den Umgang mit Saat- und Pflanzgut bei dem Ausbringen in Wälder.

Hier erfolgt die kurz gefasste Darstellung der wichtigsten Ergebnisse:

- Der Pollentransport (von Hummeln, Bienen, etc.) findet bevorzugt innerhalb der nächsten Nachbarschaft des Bestandes statt. So erfolgten 60% aller erfolgreichen Befruchtungen mit einem der 25 in der Nähe stehenden Bäume.
- 2. Der Standort innerhalb des Bestandes, isoliert oder nicht isoliert, hat nur einen geringen Einfluss auf das Pollenausbreitungsmuster und die genetische Zusammensetzung der Pollenwolke, die letztlich einen Baum bestäubt.
- 3. Es gibt große Unterschiede in den Bestäubungsmustern und der genetischen Zusammensetzung der Pollenwolke einzelner Bäume (insbesondere direkter Nachbarn).
- 4. Wildkirschen in direkter Nachbarschaft von Süßkirschen werden auch von diesen bestäubt, ab einer Distanz von ca. 320 m wurde kein Polleneintrag mehr verzeichnet. Das bedeutet nicht, dass über diese Distanz hinaus kein Eintrag stattfindet. Unsere Ergebnisse haben für größere Entfernungen keine Gültigkeit, da aus Kapazitätsgründen die Bestandfläche nicht vergrößert werden konnte.

- 5. Das Ergebnis zu 1: "Pollenausbreitung bevorzugt zwischen Nachbarn" wird noch durch weitere Faktoren modifiziert. Dabei ist vor allem das gametophytische Selbstinkompatibilitätssystem dieser Baumart zu nennen. In einem geringeren Umfang wird auch die Blühphänologie, sowie die Attraktivität der Einzelbäume (z.B. Nektarund Pollenangebot) die Bestäubungsmuster variieren.
- 6. Die genetische Vielfalt des untersuchten Bestandes am Selbstinkompatibilitätssystem, welches für die Reproduktion die entscheidende Bedeutung besitzt, ist höher als in den bisher untersuchten Kulturkirschensorten festgestellt. Darum kann der untersuchte Bestand als noch frei von Hybridisierungen mit Kulturkirschen bezeichnet werden. Für das analysierte Saatgut trifft dieses jedoch nicht zu, da einige Kulturkirschen als Polleneltern identifiziert wurden.
- 7. 17 % der untersuchten Bäume entstammen vegetativer Vermehrung.

Als Richtlinien für die Umsetzung des o.g. FoVG kann aus diesen Ergebnissen abgeleitet werden:

- Die Entfernung von zuzulassenden Saatguterntebeständen zu Kulturkirschen in Plantagen, Gärten oder Siedlungen sollte 500 m keinesfalls unterschreiten.
- Der Bestand sollte über eine ausreichende Individuenzahl verfügen. Die gegenwärtig im FoVG vorgesehene Anzahl von 20 Bäumen im Bestand muss als nicht ausreichend angesehen werden, da durch das Selbstinkompatibilitätssystem die Anzahl an möglichen Paarungspartnern wesentlich eingeschränkt wird. Falls einige dieser Bäume klonaler (vegetativer) Vermehrung entstammen, schränkt sich die Variabilität des zu ernteten Saatguts weiter ein. Da weder der Status des Selbstinkompatibilitätssystems, noch der vegetative Ursprung der Bäume beim Zulassungsverfahren zweifelsfrei geklärt werden können, sollte eine höhere Individuenzahl von mindestens 40 bei der Zulassung verlangt werden.
- Für eine nachhaltige Bewirtschaftung der Wildkirsche im Wald ist bei der Auswahl des Saat- und Pflanzguts vor allem auf eine ausreichende genetische Vielfalt am Selbstinkompatibilitätssystem zu achten. Eine Möglichkeit der Überprüfung der genetischen Vielfalt an diesen Genorten bieten die seit kurzem verfügbaren molekularen Marker (Sonneveld et al. 2001, 2003), deren Analyse und Interpretation allerdings noch sehr viel Geschick und Erfahrung erfordert. Die Anzahl von Klonen in Saat- und Pflanzgut lässt sich dagegen einfacher und standardmäßig mit Mikrosatelliten-Genmarkern analysieren (Schueler et al. 2003).

## Stieleiche

Im Projekt konnten Erkenntnisse über die Bestäubungsverhältnisse und den Genfluss über Pollen innerhalb von unterschiedlich dichten Beständen und im Landschaftsmaßstab gewonnen werden. Die experimentellen Ergebnisse beziehen sich auf den gewählten Landschaftsausschnitt von ca. 500 ha Größe, auf die ausgewählten Pollenfängerbäume und deren Saatgut im Erntejahr 2002. Um eine höhere Aussagesicherheit für Verallgemeinerungen zu haben, wäre eine Wiederholung des Experiments mit höheren Nachkommenzahlen wünschenswert. Daneben wurde ein Pollenausbreitungsmodell auf Basis des meteorologischen Simulationsmodells METRAS entwickelt und für erste Evaluierungen und Sensitivitätsanalysen eingesetzt.

- Die experimentellen Ergebnisse legen nahe, dass erfolgreiche Bestäubungen über größere Distanzen hinweg, d. h. in Größenordnungen von mehreren 100 Meter in Beständen und wahrscheinlich mehr als 1 km in der offenen Landschaft gewährleistet sind, obwohl der erfolgreiche Pollen in dichteren Beständen, wie im Kernbestand Behlendorf, größtenteils aus der näheren Umgebung kommt.
- Eine unmittelbare Gefährdung durch genetische Isolation scheint nicht vorhanden zu sein. In Landschaftsstrukturen, die dem untersuchten Gebiet ähneln, kann aufgrund der bisherigen Erkenntnissen angenommen werden, dass die Bedingungen für die Erhaltung der genetischen Variation und für die Aufrechterhaltung der reproduktiven Kontinuität bei der windbestäubten Baumart Stiel-Eiche gegeben sind.
- In Abbildung 20 ist der Zusammenhang zwischen der Dichte reproduzierender Bäume und der mittleren Pollentransportweite dargestellt. Die Gleichung für den untersuchten Dichtebereich kann sicher mit guter Zuverlässigkeit für größere Individuendichten extrapoliert werden. Bei sehr kleinen mittleren Individuendichten in der offenen Landschaft muss aber davon ausgegangen werden, dass Bestäubungen eher innerhalb kleiner Gruppen vorkommen und die Gruppen voneinander reproduktiv isoliert sein könnten. Die Parameter der Gleichung können sich bei anderen Daten verschieben, der grundsätzliche Zusammenhang wird jedoch bestehen bleiben.

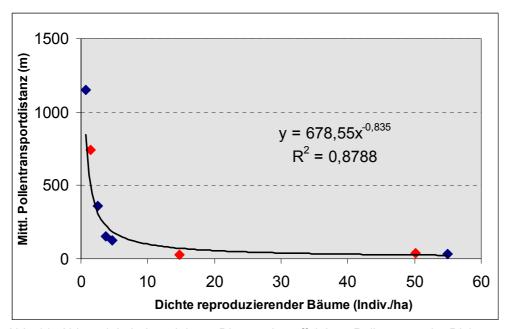


Abb. 20: Abhängigkeit der mittleren Distanz des effektiven Pollens von der Dichte reproduzierender Individuen (Daten aus Tab. 22, blau: fixed b, rot: joint estimate)

Für die Zulassung von Saatguterntebeständen und für die Saatguternte selbst sollten auch Schlussfolgerungen aus Untersuchungsergebnissen über den Pollentransport gezogen werden. In der Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung (FoVZV) vom 20. Dezember 2002 (Bundesgesetzblatt Jahrgang 2002 Teil I Nr. 88, ausgegeben zu Bonn am 31. Dezember 2002) sind für die Baumarten Trauben-Eiche und Stiel-Eiche Mindestindividuenzahlen von jeweils 40 angegeben, von denen mindestens 20 beerntet werden müssen. Die Mindestanteilsflächen der zugelassenen Bestände sollen dabei für die beiden Eichenarten 1 ha bzw. 0,5 ha betragen.

- Um die genetische Struktur des Erntebestandes möglichst gut im Saatgut zu repräsentieren, soll neben der Mindestzahl von 20 Erntebäumen darüber hinaus berücksichtigt werden, dass die Erntebäume weit genug voneinander entfernt sind, um möglichst viele unterschiedliche Polleneltern zu beteiligen. Als Orientierung für den Mindestabstand könnte dabei die mittlere Pollentransportentfernung dienen, deren Abhängigkeit von der Bestandesdichte in Abbildung 20 gezeigt wurde.
- Die Mindestindividuenzahlen von 40 fruktifikationsfähigen Bäumen für die Zulassung von Erntebeständen müssen jedoch aus populationsgenetischer Sicht für diese bestandesbildende Hauptbaumart als zu gering angesehen werden. Die ermittelten effektiven Anzahlen der Bestäuber N<sub>ep</sub> von 9 bis 12 mit dem Modell TwoGener und von 5 mit der direkten Vaterschaftsanalyse beziehen sich immer auf die Polleneltern, die einen Baum bestäuben. Da nur ein kleiner Teil eines Eichenbestandes synchron blüht, können diese Zahlen bei nur 40 Bäumen leicht unterschritten werden.

Bei zu kleinen Erntebeständen muss deshalb auch viel eher damit gerechnet werden, dass ein beträchtlicher Anteil des Pollens von außen eingetragen wird, weil zu einem bestimmten Blütezeitpunkt nicht genügend Pollen aus dem Erntebestand selbst zur Verfügung steht. In einer Untersuchung von Dow und Ashley (1998) auf einer Fläche von 5 ha mit 62 Altbäumen (*Quercus macrocarpa*) kamen 57 % des Pollens von außerhalb. Bei dem im Projekt untersuchten Kernbestand Behlendorf mit ebenfalls 4-5 ha Gesamtfläche, aber mehr als 200 Stiel-Eichen, stammten dagegen ca. 85 % des Pollens der untersuchten Samen aus dem Bestand selbst.

 Die Anforderung, dass Erntebestände in ausreichender Entfernung von phänotypisch schlechten Beständen liegen müssen, ist deshalb als umso wichtiger einzuschätzen, je kleiner der Erntebestand ist.

Die durchgeführten Simulationen bestätigen weitgehend die Aussagen des Experiments. So zeigen sie, dass die meisten Bestäubungen innerhalb des Bestandes und in dessen nächster Umgebung stattfinden, dass pollenvermittelter Genfluss aber auch über größere Distanzen (theoretisch bis ca. 80 km, bei größeren Windstärken auch über 100 km) stattfinden kann. Die Wahrscheinlichkeit, dass der soweit transportierte, noch lebensfähige Pollen aber auf eine Narbe trifft nimmt mit zunehmender Distanz stark ab. Die Befruchtungswahrscheinlichkeit ist eine Funktion der Anzahl an in die Kronenschicht deponierten Pollen und der Anzahl an befruchtungsfähigen weiblichen Blüten. Darum kann regionaler Pollentransport über Entfernungen von mehr als 10 km vor allem in den Kronen von einzelstehenden Eichen zur Befruchtung führen, da diese mehr weibliche Blüten pro Kronengrundfläche besitzen als Eichen im Wald. Die Distanz, bis zu der erfolgreich Pollen ausgebreitet wird, hängt außerdem sehr stark von den meteorologischen Bedingungen zur Blütezeit und von der Gesamtpollenproduktion ab. Die Gesamtpollenproduktion wiederum schwankt von Jahr zu Jahr und ist wahrscheinlich ein Auslöser für das zyklische Mastverhalten der Eiche und anderer windbestäubter Bauarten.

Die Bedeutung der Gesamtpollenproduktion erklärt auch den relativ hohen Anteil von Befruchtungen innerhalb des Bestandes Behlendorf (~85%) in Vergleich zu ähnlichen Studien (~40 %): in der direkten Umgebung des Bestandes Behlendorf befindet sich kein anderer größerer Stieleichenbestand, der die Untersuchungsfläche mit Pollen quasi überfluten könnte. Daraus kann man folgende Schlussfolgerung für forstwirtschaftliche und landschaftliche Planungen ziehen: wenige größere Bestände sind einer Vielzahl kleinerer Bestände aus

reproduktionsökologischer und –genetischer Sicht vorzuziehen. Größere Bestände besitzen zudem das Potential noch in größerer Entfernung zur Befruchtung beizutragen.

# 1.4 Zusammenfassung

Schwerpunkt des Teilprojektes Metapopulationen – Genfluss ist die Frage nach der Verbreitung genetischer Information innerhalb und zwischen Populationen (intra- und interdemischer Genfluss) im Zusammenhang mit Strukturen in der Landschaft.

Um diese Fragestellung zu bearbeiten, müssen einerseits Schätzungen des Genflusses innerhalb und zwischen Populationen durchgeführt werden, andererseits müssen Mechanismen des genetischen Systems (Charakteristika der Pollen- und Samenverbreitung, Inkompatibilität, Transmission extranuklearer Information, etc.) und ihrer Funktions- bzw. Operationsbedingungen (Verfügbarkeit von Vektoren, Fragmentierungen, etc.) analysiert werden. In Verbindung mit Studien zur genetischen Differenzierung innerhalb und zwischen Populationen ist es auf diese Weise möglich, wichtige Mechanismen und Bedingungen für die Erhaltung genetischer Variation und für die Aufrechterhaltung der reproduktiven Kontinuität von Waldbaumarten in Raum und Zeit zu beschreiben. Dies wiederum ermöglicht eine Einschätzung der Intaktheit elementarer Mechanismen der Selbstregulation und Selbstregeneration von Ökosystemen auch im Landschaftsverbund.

Im Projekt sollten neben der Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung genetischer Variation und reproduktiver Kontinuität auch explizit die Grenzen Berücksichtigung finden, welche dem Genfluss durch artspezifische Besonderheiten des genetischen Systems (z. B. Sexualsystem, Inkompatibilitätsmechanismen, Mechanismen der Pollen- und Samenverbreitung) gesetzt sind. Aufbauend auf dem vorangegangenen Projekt sollten Handlungsalternativen für die nachhaltige Nutzung von Biodiversität im Bereich des Wirkungsgefüges der genannten Ebenen bezüglich der genetischen Vielfalt untersucht werden. Basis dafür sollte die experimentelle Quantifizierung des Genflusses und eine darauf aufbauende Beurteilung seiner Effektivität mit Hilfe von Modellen unter Berücksichtigung bereits vorhandener Befunde aus der Literatur sein.

Im Rahmen dieses Forschungsvorhabens konnten wesentliche Bestandteile des Fragenkomplexes "Operationalisierung der Zielsetzung, Erhaltung der biologischen Vielfalt der Wälder" bearbeitet sowie Anhaltspunkte zur Beantwortung der Frage nach der Auswirkung der Fragmentierung auf die genetische Vielfalt erarbeitet werden. Folgende Fragen waren gestellt:

- 1. Welche Artenspektren garantieren hohe Ökosystemstabilität unter den Bedingungen unterschiedlicher anthropogener Formen der Beeinflussung? Welche Bedeutung hat hierbei das genetische Spektrum der jeweiligen Arten?
- 2. Auf einer bestimmten Fläche führt eine steigende Artenvielfalt zu einer Reduzierung der Anzahl von Genotypen innerhalb von Arten (Stichworte: räumliche Muster, Paarungssystem, genetische Drift). Wie lässt sich angesichts dieser Tatsache genetische Vielfalt im Vergleich zur Artenvielfalt optimieren?
- 3. Der Einfluss von Genfluss zwischen Populationen auf die Erhaltung von genetischer Diversität innerhalb von Arten und die Anpassungsfähigkeit von Arten ist möglicherweise bisher unterschätzt worden. Er hängt entscheidend von den Mustern verschiedener Ökosysteme in der Fläche und von der Verteilung der beteiligten Arten ab. Wie groß ist die Bedeutung von Ausbreitungsereignissen und von Genfluss, wie hängt er von den Mustern ab und wie wirkt er sich für die Aufrechterhaltung der Systeme auf Artebene aus?
- 4. Welchen Beitrag liefert die Vielfalt von Ökosystemen zur Stabilität einzelner Ökosysteme? Welche populationsökologischen und populationsgenetischen Kriterien sind hierbei zu berücksichtigen?
- 5. Wie wirkt sich Fragmentierung auf den Genfluss ausgewählter wichtiger Arten und damit auf die räumliche genetische Struktur aus? Welche Bedeutung hat dies für Erhaltung von genetischer Vielfalt und Ökosystemstabilität?

Aus den gestellten Fragen wurden folgende wissenschaftliche Arbeitsziele für dieses Teilprojekt abgeleitet:

- Zusammenstellung artspezifischer Eigenschaften und Grenzen genetischer Systeme bei Waldbaumarten (Sexualsystem, Pollen- und Samenverbreitung, Inkompatibilität etc.)
- Abschätzung des Genflusses innerhalb und zwischen Populationen (an zwei Modellbaumarten mit unterschiedlichem genetischen System)
- Abschätzung der Bedeutung der Muster einer fragmentierten Landschaft für den Genfluss (Modellierung)
- Abschätzung der Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Vielfalt in Arten (Modellierung)

- Bedeutung für die Stabilität von Ökosystemen (Zusammenarbeit mit TP3
  "Autochthonie") mit besonderem Bezug auf deren Fähigkeiten zur Selbstregulation
  und Selbstregeneration
- Ermittlung populationsgenetischer Kriterien bei der Abschätzung der Bedeutung der Vielfalt von Ökosystemen für die Stabilität einzelner Ökosysteme (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie")
- Abschätzung der Bedeutung des durch Fragmentierung modifizierten Genflusses für Erhaltung von genetischer Vielfalt und Ökosystemstabilität (Zusammenarbeit mit TP3 "'Autochthonie")
- Bedeutung des Genflusses zwischen natürlichen (autochthonen) und künstlich begründeten Populationen (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie"), Schätzung solcher Genflussraten.

Die sehr unterschiedlichen biologischen Gegebenheiten im Reproduktionssystem von einzelnen Baumarten sollten an zwei Modellbaumarten konkret untersucht werden. Als Stellvertreter für bestandesbildende, damit wirtschaftlich bedeutende, windbestäubende Arten wurde die Stieleiche (*Quercus robur*) ausgewählt, für die bereits im ersten Projekt wichtige Daten für die Flächen Behlendorf und Steinhorst gesammelt wurden. Als Fallbeispiel für ein verstreut vorkommende, nicht bestandesbildende Art (Modell für tendenziell gefährdete Begleitbaumarten, Aspekte der Generhaltung und des Naturschutzes) mit Bestäubung durch Insekten ist die Kirsche (*Prunus avium*) besonders geeignet, die ebenfalls im Untersuchungsgebiet vorkommt.

Die Wildkirsche ist bisher nur sehr wenig untersucht. Zum Genfluss durch Pollen und Samen sind noch keine experimentellen Daten anderer Studien verfügbar

Zum Genfluss bei Eiche gibt es zahlreiche Untersuchungsergebnisse. Grundsätzlich können drei Methoden unterschieden werden, die zu verschiedenen Schätzungen für Genfluss führen: physikalischer Pollentransport, indirekte und direkte auf genetischen Markern basierende Methoden. Die Erfassung der Samenausbreitung war ein Schwerpunkt des Teilprojektes I "Waldökosysteme/Artenvielfalt".

Der Realisierung der genannten wissenschaftlichen Ziele dienten folgende **technische** Arbeitsziele:

• Zusammenstellung und ggf. Neuentwicklung von Modellen des Genflusses in Wechselwirkung mit der Festlegung von für die Modellvalidierung geeigneten

- Untersuchungsmethoden (hierzu zählen neben der Identifikation geeigneter genetischer Merkmale auch die Entwicklung geeigneter Versuchsanordnungen)
- Genetische Inventur an Eltern- und Nachkommenkollektiven zur Erfassung des Genflusses gemäß Versuchsanordnung
- Validierung der Modelle und Schätzung von Genflussraten anhand der empirisch ermittelten Daten
- Entwicklung von Kriterien zur Abschätzung der Bedeutung des interdemischen Genflusses für die Erhaltung von genetischer Diversität anhand von Modellen
- Ableitung von Schlussfolgerungen für die genannten Fragestellungen.

Alle Untersuchungen im Rahmen des Teilprojektes fanden im nördlichen Teil des Landkreises Herzogtum Lauenburg statt, in dem schon die Untersuchungen des Vorläuferprojekts durchgeführt wurden und auf denen sie aufbauten.

Als Methoden wurden genetische Inventuren mit Hilfe von Genmarkern, populationsgenetische Analysen zu deren Auswertung sowie Simulationsmodelle verwendet, die für die Simulation der Pollenausbreitung in fragmentierten Landschaften eigens entwickelt wurden, um folgende Fragen zu beantworten:

- Über welche Entfernungen kann lebensfähiger Pollen durch den Wind transportiert werden?
- Bis zu welcher Distanz wird genügend Pollen für eine erfolgreiche Befruchtung transportiert? Bis zu welcher Distanz kann also Genfluss stattfinden?
- Welchen Einfluss haben die Faktoren Pollenviabilität, Pollenresistenz gegenüber Sonnenlicht und Pollenproduktion auf die Pollenausbreitung?

Die wissenschaftlichen Ergebnisse des Projekts wurden zu wesentlichen Teilen bereits in Publikationsorganen mit Reviewsystem oder durch Vorträge und Poster veröffentlicht bzw. sind dafür vorgesehen (siehe Literaturliste und anhängende Kopien). Bisher wurden 2 Artikel publiziert (1 englisch, 1 deutsch), zwei weitere befinden sich in Begutachtung und 2 weitere Manuskripte werden derzeit vorbereitet. Zudem wurden die Ergebnisse auf 7 nationalen (4) und internationalen (3) Tagungen als Vortrag (5) bzw. Poster (2) präsentiert. Im Wesentlichen wurden folgende Ergebnisse erzielt:

#### Modellbaumart Wildkirsche

- 8. Der Pollentransport (durch Hummeln, Bienen, etc.) findet bevorzugt innerhalb der nächsten Nachbarschaft des Bestandes statt. So erfolgten 60% aller erfolgreichen Befruchtungen mit einem der 25 in der Nähe stehenden Bäume.
- 9. Der Standort innerhalb des Bestandes, isoliert oder nicht isoliert, hat nur einen geringen Einfluss auf das Pollenausbreitungsmuster und die genetische Zusammensetzung der Pollenwolke, die letztlich einen Baum bestäubt.
- 10. Es gibt große Unterschiede in den Bestäubungsmustern und der genetischen Zusammensetzung der Pollenwolke einzelner Bäume (insbesondere direkter Nachbarn).
- 11. Wildkirschen in direkter Nachbarschaft von Süßkirschen werden auch von diesen bestäubt, ab einer Distanz von ca. 320 m wurde kein Polleneintrag mehr verzeichnet. Das bedeutet nicht, dass über diese Distanz hinaus kein Eintrag stattfindet. Unsere Ergebnisse haben für größere Entfernungen keine Gültigkeit, da aus Kapazitätsgründen die Bestandfläche nicht vergrößert werden konnte.
- 12. Das Ergebnis zu 1: "Pollenausbreitung bevorzugt zwischen Nachbarn" wird noch durch weitere Faktoren modifiziert. Dabei ist vor allem das gametophytische Selbstinkompatibilitätssystem dieser Baumart zu nennen. In einem geringeren Umfang wird auch die Blühphänologie, sowie die Attraktivität der Einzelbäume (z.B. Nektarund Pollenangebot) die Bestäubungsmuster variieren.
- 13. Die genetische Vielfalt des untersuchten Bestandes am Selbstinkompatibilitätssystem, welches für die Reproduktion die entscheidende Bedeutung besitzt, ist höher als in den bisher untersuchten Kulturkirschensorten festgestellt. Darum kann der untersuchte Bestand als noch frei von Hybridisierungen mit Kulturkirschen bezeichnet werden. Für das analysierte Saatgut trifft dieses jedoch nicht zu, da einige Kulturkirschen als Polleneltern identifiziert wurden.
- 14. 17 % der untersuchten Bäume entstammen vegetativer Vermehrung.

## Aus diesen Ergebnissen kann abgeleitet werden:

- Die Entfernung von zuzulassenden Saatguterntebeständen zu Kulturkirschen in Plantagen, Gärten oder Siedlungen sollte 500 m keinesfalls unterschreiten.
- Der Bestand sollte über eine ausreichende Individuenzahl verfügen. Die gegenwärtig im FoVG vorgesehene Anzahl von 20 Bäumen im Bestand muss als nicht ausreichend angesehen werden, da durch das Selbstinkompatibilitätssystem die Anzahl an möglichen Paarungspartnern wesentlich eingeschränkt wird. Falls einige dieser Bäume klonaler

(vegetativer) Vermehrung entstammen, schränkt sich die Variabilität des zu ernteten Saatguts weiter ein. Da weder der Status des Selbstinkompatibilitätssystems, noch der vegetative Ursprung der Bäume beim Zulassungsverfahren zweifelsfrei geklärt werden können, sollte eine höhere Individuenzahl von mindestens 40 bei der Zulassung verlangt werden.

• Für eine nachhaltige Bewirtschaftung der Wildkirsche im Wald ist bei der Auswahl des Saat- und Pflanzguts vor allem auf eine ausreichende genetische Vielfalt am Selbstinkompatibilitätssystem zu achten. Eine Möglichkeit der Überprüfung der genetischen Vielfalt an diesen Genorten bieten die seit kurzem verfügbaren molekularen Marker (Sonneveld et al. 2001, 2003), deren Analyse und Interpretation allerdings noch sehr viel Geschick und Erfahrung erfordert. Die Anzahl von Klonen in Saat- und Pflanzgut lässt sich dagegen einfacher und standardmäßig mit Mikrosatelliten-Genmarkern analysieren (Schueler et al. 2003).

## Modellbaumart Stieleiche

Im Projekt konnten Erkenntnisse über die Bestäubungsverhältnisse und den Genfluss über Pollen innerhalb von unterschiedlich dichten Beständen und im Landschaftsmaßstab gewonnen werden. Die experimentellen Ergebnisse beziehen sich auf den gewählten Landschaftsausschnitt von ca. 500 ha Größe, auf die ausgewählten Pollenfängerbäume und deren Saatgut im Erntejahr 2002. Um eine höhere Aussagesicherheit für Verallgemeinerungen zu haben, wäre eine Wiederholung des Experiments mit höheren Nachkommenzahlen wünschenswert. Daneben wurde ein Pollenausbreitungsmodell auf Basis des meteorologischen Simulationsmodells METRAS entwickelt und für erste Evaluierungen und Sensitivitätsanalysen eingesetzt.

Die experimentellen Ergebnisse legen nahe, dass erfolgreiche Bestäubungen über größere Distanzen hinweg, d. h. in Größenordnungen von mehreren 100 Meter in Beständen und wahrscheinlich mehr als 1 km in der offenen Landschaft gewährleistet sind, obwohl der erfolgreiche Pollen in dichteren Beständen, wie im Kernbestand Behlendorf, größtenteils aus der näheren Umgebung kommt.

Eine unmittelbare Gefährdung durch genetische Isolation scheint nicht vorhanden zu sein. In Landschaftsstrukturen, die dem untersuchten Gebiet ähneln, kann aufgrund der bisherigen Erkenntnissen angenommen werden, dass die Bedingungen für die Erhaltung der genetischen Variation und für die Aufrechterhaltung der reproduktiven Kontinuität bei der windbestäubenden Baumart Stiel-Eiche gegeben sind.

Der für den untersuchten Dichtebereich gefundene Zusammenhang zwischen der Dichte reproduzierender Bäume und der mittleren Pollentransportweite dargestellt kann sicher mit guter Zuverlässigkeit für größere Individuendichten extrapoliert werden. Bei sehr kleinen mittleren Individuendichten in der offenen Landschaft muss aber davon ausgegangen werden, dass Bestäubungen eher innerhalb kleiner Gruppen vorkommen und die Gruppen voneinander reproduktiv isoliert sein könnten. Die Parameter der Gleichung können sich bei anderen Daten verschieben, der grundsätzliche Zusammenhang wird jedoch bestehen bleiben.

Für die Zulassung von Saatguterntebeständen und für die Saatguternte selbst sollten auch Schlussfolgerungen aus Untersuchungsergebnissen über den Pollentransport gezogen werden. In der Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung (FoVZV) vom 20. Dezember 2002 sind für die Baumarten Trauben-Eiche und Stiel-Eiche Mindestindividuenzahlen von jeweils 40 angegeben, von denen mindestens 20 beerntet werden müssen. Die Mindestanteilsflächen der zugelassenen Bestände sollen dabei für die beiden Eichenarten 1 ha bzw. 0,5 ha betragen.

- Um die genetische Struktur des Erntebestandes möglichst gut im Saatgut zu repräsentieren, soll neben der Mindestzahl von 20 Erntebäumen darüber hinaus berücksichtigt werden, dass die Erntebäume weit genug voneinander entfernt sind, um möglichst viele unterschiedliche Polleneltern zu beteiligen. Als Orientierung für den Mindestabstand könnte dabei die mittlere Pollentransportentfernung dienen, deren Abhängigkeit von der Bestandesdichte gezeigt wurde.
- Die Mindestindividuenzahlen von 40 fruktifikationsfähigen Bäumen für die Zulassung von Erntebeständen müssen jedoch aus populationsgenetischer Sicht für diese bestandesbildende Hauptbaumart als zu gering angesehen werden. Die ermittelten effektiven Anzahlen der Bestäuber N<sub>ep</sub> von 9 bis 12 mit dem Modell TwoGener und von 5 mit der direkten Vaterschaftsanalyse beziehen sich immer auf die Polleneltern, die einen Baum bestäuben. Da nur ein kleiner Teil eines Eichenbestandes synchron blüht, können diese Zahlen bei nur 40 Bäumen leicht unterschritten werden.

Bei zu kleinen Erntebeständen muss damit gerechnet werden, dass ein beträchtlicher Anteil des Pollens von außen eingetragen wird, weil zu einem bestimmten Blütezeitpunkt nicht genügend Pollen aus dem Erntebestand selbst zur Verfügung steht. Literaturwerte liegen bei 57 % des Pollens von außerhalb. Bei dem im Projekt untersuchten Kernbestand Behlendorf

mit ebenfalls 4-5 ha Gesamtfläche, aber mehr als 200 Stiel-Eichen, stammten dagegen ca. 85 % des Pollens der untersuchten Samen aus dem Bestand selbst.

 Die Anforderung, dass Erntebestände in ausreichender Entfernung von phänotypisch schlechten Beständen liegen müssen, ist deshalb als umso wichtiger einzuschätzen, je kleiner der Erntebestand ist.

Die durchgeführten Simulationen bestätigen weitgehend die Aussagen des Experiments. So zeigen sie, dass die meisten Bestäubungen innerhalb des Bestandes und in dessen nächster Umgebung stattfinden, dass aber pollenvermittelter Genfluss auch über größere Distanzen stattfinden kann (theoretisch bis ca. 80 km, bei größeren Windstärken auch über 100 km). Die Wahrscheinlichkeit, dass der soweit transportierte, noch lebensfähige Pollen aber auf eine Narbe trifft nimmt mit zunehmender Distanz stark ab. Die Befruchtungswahrscheinlichkeit ist eine Funktion der Anzahl an in die Kronenschicht deponierten Pollen und der Anzahl an befruchtungsfähigen weiblichen Blüten. Darum kann regionaler Pollentransport über Entfernungen von mehr als 10 km vor allem in den Kronen von einzeln stehenden Eichen zur Befruchtung führen, da diese mehr weibliche Blüten pro Kronengrundfläche besitzen als Eichen im Wald. Die Distanz, bis zu der erfolgreich Pollen ausgebreitet wird, hängt außerdem sehr stark von den meteorologischen Bedingungen zur Blütezeit und von der Gesamtpollenproduktion ab. Die Gesamtpollenproduktion wiederum schwankt von Jahr zu Jahr und ist wahrscheinlich ein Auslöser für das zyklische Mastverhalten der Eiche und anderer windbestäubter Bauarten.

Die Bedeutung der Gesamtpollenproduktion erklärt auch den relativ hohen Anteil von Befruchtungen innerhalb des Bestandes Behlendorf (~85%) in Vergleich zu ähnlichen Studien (~40 %) in der direkten Umgebung des Bestandes Behlendorf befindet sich kein anderer größerer Stieleichenbestand, der die Untersuchungsfläche mit Pollen quasi überfluten könnte. Daraus kann man folgende Schlussfolgerung für forstwirtschaftliche und landschaftliche Planungen ziehen: wenige größere Bestände sind einer Vielzahl kleinerer Bestände aus reproduktionsökologischer und –genetischer Sicht vorzuziehen. Größere Bestände besitzen zudem das Potential noch in größerer Entfernung zur Befruchtung beizutragen.

Aus den Projektergebnissen wurden in Zusammenarbeit mit den anderen Teilprojekten direkte, kurz gefasste Antworten auf die vom Auftraggeber gestellten Fragen formuliert.

Es ist vorgesehen, auf der Basis der eingerichteten ökologisch-genetischen Dauerbeobachtungsflächen die Untersuchungen mit neuer Fragestellung fortzusetzen. Ein

DFG-Antrag hierzu ist gestellt, im begrenzten Umfang der verfügbaren Etatmittel sind ebenfalls Arbeiten vorgesehen.

# 1.5 Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen; ggf mit Hinweisen auf weiterführende Fragestellungen und auf Möglichkeiten der Umsetzung oder Anwendung

Der Antrag unterscheidet einerseits die aus den gestellten Fragen abgeleiteten wissenschaftlichen Arbeitsziele and andererseits die zur Realisierung notwendigen technischen Arbeitsziele

Folgende technischen Arbeitsziele des Projekts wurden erreicht:

- Zusammenstellung und ggf. Neuentwicklung von Modellen des Genflusses in Wechselwirkung mit der Festlegung von für die Modellvalidierung geeigneten Untersuchungsmethoden (hierzu zählen neben der Identifikation geeigneter genetischer Merkmale auch die Entwicklung geeigneter Versuchsanordnungen)
- Genetische Inventur an Eltern- und Nachkommenkollektiven zur Erfassung des Genflusses gemäß Versuchsanordnung
- Validierung der Modelle und Schätzung von Genflussraten anhand der empirisch ermittelten Daten
- Ableitung von Schlussfolgerungen für die genannten Fragestellungen

## Das technische Arbeitsziel:

Entwicklung von Kriterien zur Abschätzung der Bedeutung des interdemischen Genflusses für die Erhaltung von genetischer Diversität anhand von Modellen wurde dagegen nur teilweise erreicht. Das im Projekt entwickelte Simulationsmodell ist zur Simulation der Pollenausbreitung und zur Abschätzung von Genfluss geeignet. Mit diesem Modell kann aber nicht die Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Vielfalt abgeschätzt werden. Dies kann nur mit einem konzeptionellen Metapopulationsmodell erfolgen, welches im Modellierungskonzept des Teilprojektes (1. Zwischenbericht) vorgeschlagen aber aus Zeit- und Kapazitätsgründen nicht realisiert werden konnte. Generell lag der Schwerpunkt der Arbeiten des Teilprojektes eher auf einer vertrauenswürdigen Abschätzung von Genfluss als auf der Abschätzung dessen Bedeutung.

Diese Schwerpunktverlagerung war insofern notwendig, als die Bedeutung des Genflusses erst beurteilt werden kann wenn vertrauenswürdige Schätzungen seines Ausmaßes vorliegen.

Die Schwerpunktverlagerung betrifft natürlich auch die Erreichung der wissenschaftlichen Ziele des Projektes. Folgende Ziele konnten ganz oder teilweise erreicht werden:

- Zusammenstellung artspezifischer Eigenschaften und Grenzen genetischer Systeme bei Waldbaumarten (Sexualsystem, Pollen- und Samenverbreitung, Inkompatibilität etc.)
- Abschätzung des Genflusses innerhalb und zwischen Populationen (an zwei Modellbaumarten mit unterschiedlichem genetischen System)
- Abschätzung der Bedeutung der Muster einer fragmentierten Landschaft für den Genfluss (Modellierung)

Aus den o.g. Gründen konnten die weiteren wissenschaftlichen Ziele nicht in dem Umfang erreicht werden wie dies ursprünglich vorgesehen war:

- Abschätzung der Bedeutung des Genflusses für die Erhaltung der genetischen Vielfalt in Arten (Modellierung)
- Bedeutung für die Stabilität von Ökosystemen (Zusammenarbeit mit TP3
  "Autochthonie") mit besonderem Bezug auf deren Fähigkeiten zur Selbstregulation und
  Selbstregeneration
- Ermittlung populationsgenetischer Kriterien bei der Abschätzung der Bedeutung der Vielfalt von Ökosystemen für die Stabilität einzelner Ökosysteme (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie")
- Abschätzung der Bedeutung des durch Fragmentierung modifizierten Genflusses für Erhaltung von genetischer Vielfalt und Ökosystemstabilität (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie")
- Bedeutung des Genflusses zwischen natürlichen (autochthonen) und künstlich begründeten Populationen (Zusammenarbeit mit TP3 "Autochthonie"), Schätzung solcher Genflussraten

Zusätzlich zu den im Antrag vorgesehene Projektzielen ergaben sich während der Laufzeit weitere Fragen, die zur Erreichung der wichtigsten Ziele beantwortet werden mussten. Dies betrifft wiederum die Quantifizierung von Genfluss. So wurden:

 Genetische Marker zur Quantifizierung von Genfluss bei der Wildkirsche charakterisiert und validiert (Schueler et al. 2003)

- es wurde ein Simulationsmodell zur Abschätzung von pollenvermitteltem Genfluss auf Landschaftsebene entwickelt
- das Selbstinkompatibilitätssystem der Vogelkirschen und dessen Einfluss auf den pollenvermittelten Genfluss wurde ermittelt
- mit dem TwoGener Ansatz wurden experimentell die Raten an Genfluss innerhalb von Beständen und innerhalb einer fragmentierten Landschaft abgeschätzt

Diese Projektergebnisse sind als wissenschaftlich sehr bedeutsam einzustufen, da noch keine Untersuchungsergebnisse zu diesen Fragestellungen in wissenschaftlichen Zeitschriften publiziert sind. Eine Publikation dieser Ergebnisse wird daher angestrebt, bzw. ist schon erfolgt.

Weiterer Forschungsbedarf ergibt sich einerseits aus den nicht erreichten Projektzielen bezüglich der modellgestützten Abschätzung der Bedeutung von Genfluss für die genetische Vielfalt und andererseits aus den genannten Projektergebnissen. Im einzelnen sind dies:

- die Entwicklung eine Metapopulationsmodells zur Abschätzung der Bedeutung von Genfluss und Autochthonie für die genetische Vielfalt der Waldbaumpopulationen
- die Weiterentwicklung des Pollenausbreitungsmodells unter Einbeziehung von aktuellen Messwerten zur Pollenemission und zur Pollenmenge sowie dessen Einsatz
- die Validierung des Pollenausbreitungsmodells Diese beiden Punkte sind insbesondere deshalb Bedeutung, da das von Pollenausbreitungsmodell nicht nur zur Abschätzung von Genfluss Waldbaumpopulationen eingesetzt werden kann, sondern darüber hinaus in der Risikobewertung transgener Pflanzen oder in der Pollenflugvorhersage für Allergiker eine tragende Rolle spielen kann.
- die experimentellen Untersuchungen mit TwoGener zum Genfluss im Bestand und in der Landschaft sollten mit einer h\u00f6heren Stichprobenzahl wiederholt werden. Dadurch w\u00e4re auch der Vergleich vom mindestens zwei Vegetationsperioden gegeben.
- die Untersuchungen zum Genfluss der Wildkirsche sollten über die Bestandsgrenzen hinaus ausgedehnt werden. Dabei sollte insbesondere das Ausbreitungsvermögen und der Genfluss durch Samen berücksichtigt werden.

## 1.6 Literaturverzeichnis

# 1.6.1 Veröffentlichungen des Teilprojektes

## 1.6.1.1 Artikel in wiss. Zeitschriften

- SCHUELER, S.; DEGEN, B.; SCHOLZ, F. (2003) Muster genetischer Diversität in Waldbaumpopulationen Wirkungen von Forstwirtschaft und Fragmentierung. *Nova Acta Leopoldina* NF **87**(328): 395-399.
- SCHUELER, S. & SCHLÜNZEN, K. H. (2004) Modelling of oak pollen dispersal on the landscape level with a mesoscale atmospheric model. eingereicht bei Oikos. (im Anhang)
- SCHUELER, S, SCHLÜNZEN, K.H. AND SCHOLZ, F. (2004) Viability and sunlight sensitivity of oak pollen and it's implications for pollen-mediated gene flow. eingereicht bei Oikos. (im Anhang)
- Schueler, S., Tusch, A., Schuster, M. & Ziegenhagen, B. (2003) Characterization of microsatellites in wild and sweet cherry (Prunus avium L.) markers for individual identification and reproductive processes *Genome* **46**(1), 95-102.

## 1.6.1.2 Sonstige Veröffentlichungen (z.B. Vorträge und Poster)

- ANDERS, S.; ELLENBERG, H.; HERTEL, H.; HOFMANN, G.; HEUVELDOP, J.; JENSEN, M.; KRIEBITZSCH, W.-U.; OHEIMB V., G.; SCHMIDT, M.; SCHOLZ, F.: Biodiversitätsforschung im Wald. Forschungsreport: Verbraucherschutz Ernährung Landwirtschaft 2/2002 (Heft 26): 17-21.
- SCHOLZ, F.; ELLENBERG, H.; ELSASSER, P.; GREGORIUS, H.-R.; HERTEL, H.; HEUVELDOP, J.; KRIEBITZSCH, W.-U.; KÜPPERS, G.; KÜPKER, M.; KOWNATZKI, D.; SCHMIDT, M.; THOROE, C.; SCHUELER, S.: Zur biologischen Vielfalt der Wälder in Deutschland. Ein Verbundprojekt des BMVEL, ausgeführt von den Universitäten Hamburg und Göttingen, koordiniert von der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft (BFH). Präsentiert zum Symposium: Biologische Vielfalt mit der Land- und Forstwirtschaft? Tagung des Senats der Bundesforschungsanstalten im Geschäftsbereich für Bundesministeriums Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft. Senatsarbeitsgruppe 'Ökosysteme/Ressourcen'. Forum der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft in Braunschweig 15. bis 17. Mai 2001 und zum Forschungsseminar 2001 des Fachbereichs Biologie der Universität Hamburg am 4. und 5. Juli 2001. (Poster)
- SCHUELER, S.. Quantifizierung von Genfluss in Waldbaumpopulationen mit dem "TWO GENERATION" Konzept. Vortrag in Göttingen 13. Juli 2001.

- S.; F.: SCHUELER, DEGEN, B.; SCHOLZ, Muster genetischer Diversität in Waldbaumpopulationen - Wirkungen von Forstwirtschaft und Fragmentierung. Poster zum Leopoldina-Symposium: Biodiversität und Landschaftsnutzung in Mitteleuropa. Symposium der Sektionen Ökowissenschaften und Agrar- und Ernährungswissenschaften der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina. Bremen 2. bis 5. Oktober 2001. (Poster) und zu den Forschungstage Biologie, in Hamburg-Lohbrügge am 03. und 04.07.2002.
- SCHUELER, S \*.; HERTEL, H.; SCHOLZ, F..; ZIEGENHAGEN, B.: Pollen-mediated gene flow of Prunus avium L., an insect pollinated forest tree. 32.Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Landschaft im Wandel Ökologie im Wandel', in Cottbus vom 16. bis 20.09.2002 (\*Vortragender).
- SCHUELER, S.\*; SCHOLZ, F.; ZIEGENHAGEN, B.; HERTEL, H.: Genfluss in Metapopulationen bei Waldbäumen. Eine Freiland- und Modellstudie. Vortrag zum Forschungsseminar 2001, Fachbereich Biologie der Universität, in Hamburg, 4. und 5.7.2001 (\*Vortragender).
- SCHUELER, S.\*; SCHLUENZEN, K.H.: Simulation of emission and transport of oak pollen with the mesoscale atmospheric model METRAS. Worcester/Großbritannien, 03.09.2003 (\*Vortragender)."Third European Symposium on Aerobiology", Worcester/Großbritannien, 30.08.-03.09.2003 (mit Vortrag).
- SCHUELER, S.\*; ZIEGENHAGEN, B.; TUSCH, A.; SCHOLZ, F.; HERTEL, H.: Untersuchung der genetischen Struktur und der Pollenverbreitungsmuster der Vogelkirsche mit Mikrosatelliten-Markern, Internationale Tagung der Arbeitsgemeinschaft für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung "Neue Baumarten im deutschen und europäischen Recht für forstliches Vermehrungsgut" in Teisendorf vom 23. bis 25.10.2002 (\*Vortragender)
- SCHUELER, S \*.; ZIEGENHAGEN, B.; SCHOLZ, F..; HERTEL, H.: Genetic structure of an insect pollinated forest tree: A study on *Prunus avium* L. using microsatellites. IUFRO Symposium 'Population and Evolutionary Genetics of Forest Trees', in Stará Lesná/Slowakei vom 25. bis 29.08.2002 (\*Vortragender).
- ZIEGENHAGEN, B\*. & SCHOLZ, F.: Der Beitrag der Genetik zur Biodiversitätsforschung in Wäldern. Vortrag zum Symposium: Biologische Vielfalt mit der Land- und Forstwirtschaft? Tagung des Senats der Bundesforschungsanstalten im Geschäftsbereich des Bundesministeriums für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft, Senatsarbeitsgruppe 'Ökosysteme/Ressourcen'. Forum der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft in Braunschweig 15. bis 17. Mai 2001 (\*Vortragende).

## 1.6.2 Zitierte Literatur

- ADAMS, W.T. & BIRKES, D.S. (1989) Mating patterns in seed orchards *Proceedings of the* 20th Southern Forest Tree Improvement Conference, Charleston, S. 75-86.
- ADAMS, W.T. & BIRKES, D.S. (1991) Estimating mating patterns in forest tree populations *In:* Fineschi, S.; Malvolti, M.E.; Cannata, F.; Hattemer, H.H. (eds) Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees. SPB Academic Publishing, The Hague, the Netherlands., S. 157-172.
- AUSTERLITZ, F. & SMOUSE, P.E. (2001) Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. III. Impact of adult population structure *Genet. Res.* **78**(3), 271-280.
- AUSTERLITZ, F. & SMOUSE, P.E. (2001) Two-Generation Analysis of Pollen Flow Across a Landscape. II. Relation Between Phi ft, Pollen Dispersal and Interfemale Distance *Genetics* **157**, 851-857.
- AUSTERLITZ, F. & SMOUSE, P.E. (2002) Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. IV. Estimating the dispersal parameter *Genetics* **161**(1), 355-363.
- AUSTERLITZ, F., MARIETTE, S., MACHON, N., GOUYON, P.-H. & GODELLE, B. (2000) Effects of Colonization Processes on Genetic Diversity: Differences Between Annual Plants and Tree Species *Genetics* **154**, 1309-1321.
- BACILIERI, R., DUCOUSSO, A., PETIT, R.J. & KREMER, A. (1996) Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks *Evolution* **50**(2), 900-908.
- BIGALKE, K. & SCHLÜNZEN, K.H. (2001) Entwicklung und Evaluierung eines meteorologischen Modellsystemes zur Folgenabschätzung von Umwelteingriffen auf Klima und Luftqualität *Abschlussbericht, Hauptteil und Anhänge 1-5, METCON Umweltmeteorolische Beratung, Pinneberg*, 160 S.
- Brewer, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L. & Reille, M. (2002) The spread of deciduous Quercus throughout Europe since the last glacial period *Forest Ecol. Manag.* **156**(1-3), 27-48.
- BURCZYK, J., ADAMS, W.T., MORAN, G.F. & GRIFFIN, A.R. (2002) Complex patterns of mating revealed in a Eucalyptus regnans seed orchard using allozyme markers and the neighbourhood model *Mol. Ecol.* **11**(11), 2379-2391.
- COCKERHAM, C. C. & WEIR, B. S. (1993) Estimation of gene flow from F-statistics *Evolution* **47**, 855-863.

- DE LEEUW, G., COHEN, L., FROHN, L.M., GEERNAERT, G., HERTEL, O., JENSEN, B., JICKELLS, T., KLEIN, L., KUNZ, G.J., LUND, S., MOERMAN, M., MULLER, F., PEDERSEN, B., VON SALZEN, K., SCHLÜNZEN, K.H., SCHULZ, M., SKJOTH, C.A., SORENSEN, L.L., SPOKES, L., TAMM, S. & VIGNATI, E. (2001) Atmospheric input of nitrogen into the North Sea: ANICE project overview *Cont. Shelf Res.* **21**(18-19), 2073-2094.
- DEGEN, B., STREIFF, R. & ZIEGENHAGEN, B. (1999) Comparative study of genetic variation and differentiation of two pedunculate oak (Quercus robur) stands using microsatellite and allozyme loci *Heredity* **83**(Part 5), 597-603.
- DEVLIN, B., ROEDER, K. & ELLSTRAND, N.C. (1988) Fractional paternity assignment: theoretical development and comparison to other methods *Theor. Appl. Genet.* **76**, 369-380.
- DI-GIOVANNI, F. & KEVAN, P.G. (1991) Factors affecting pollen dynamics and its importance to pollen contamination: a review *Can. J. Forest Res.* **21**(8), 1155-1170.
- DICK, C.W., ETCHELECU, G. & AUSTERLITZ, F. (2003) Pollen dispersal of tropical trees (Dinizia excelsa: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest *Mol. Ecol.* **12**(3), 753-764.
- DIRLEWANGER, E., COSSON, P., TAVAUD, M., ARANZANA, M.J., POIZAT, C., ZANETTO, A., ARUS, P. & LAIGRET, F. (2002) Development of microsatellite markers in peach [Prunus persica (L.) Batsch] and their use in genetic diversity analysis in peach and sweet cherry (Prunus avium L.) *Theor. Appl. Genet.* **105**(1), 127-138.
- Dow, B. D. & ASHLEY, M. V. (1998) High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites *J. Hered.* **89**(1), 62-70.
- DUCCI, F. & SANTI, F. (1997) The distribution of clones in managed and unmanaged populations of wild cherry (Prunus avium) *Can. J. Forest Res.* **27**(12), 1998-2004.
- DUCOUSSO, A., MICHAUD, H. & LUMARET, R. (1993) Reproduction and gene flow in the genus Quercus L *Ann. Sci. For.* **50**(1), 91-106.
- ELENA-ROSSELLO, J.A. & CABRERA, E. (1996) Isozyme variation in natural populations of cork-oak (Quercus suber L) Population structure, diversity, differentiation and gene flow *Silvae Genet.* **45**(4), 229-235.
- FINKELDEY, R. & MATYAS, G. (2003) Genetic variation of oaks (Quercus spp.) in Switzerland. 3. Lack of impact of postglacial recolonization history on nuclear gene loci *Theor. Appl. Genet.* **106**(2), 346-352.

- FRASCARIA, N., SANTI, F. & GOUYON, P.H. (1993) Genetic differentiation within and among populations of chestnut (Castanea sativa Mill.) and wild cherry (Prunus avium L.) *Heredity* **70**, 634-641.
- GIDDINGS, G. (2000) Modelling the spread of pollen from Lolium perenne. The implications for the release of wind-pollinated transgenics *Theor. Appl. Genet.* **100**, 971-974.
- GREGORIUS, H.-R. (1983) Efficiency of random pollination and optimal sex ratio *Math. Biosci.* **66**, 263-271.
- GREGORIUS, H.-R. & ROBERDS, J. H. (1986) Measurement of genetical differentiation among subpopulations *Theor. Appl. Genet.* **71**, 826-834.
- HARDY, O.J. & VEKEMANS, X. (1999) Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models *Heredity* **83**, 145-154.
- IRWIN, A.J., HAMRICK, J.L., GODT, M.J.W. & SMOUSE, P.E. (2003) A multiyear estimate of the effective pollen donor pool for Albizia julibrissin *Heredity* **90**(2), 187-194.
- ISAGI, Y., SUGIMURA, K., SUMIDA, A. & ITO, H. (1997) How does masting happen and synchronize? *J. Theor. Biol.* **187**(2), 231-239.
- JACKSON, S.T. & LYFORD, M.E. (1999) Pollen dispersal models in Quaternary plant ecology: Assumptions, parameters, and prescriptions *Bot. Rev.* **65**(1), 39-75.
- JAROSZ, N., LOUBETA, B., DURANDA, B., MCCARTNEY, A., FOUEILLASSARC, X. & HUBERA L. (2003) Field measurements of airborne concentration and deposition rate of maize pollen *Agricultural and Forest Meteorology*.
- KELLY, D. & SORK, V.L. (2002) Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**, 427-447.
- KLEIN, E.K., LAVIGNE, C., FOUEILLASSAR, X., GOUYON, P.H. & LAREDO, C. (2003) Corn pollen dispersal: Quasi-mechanistic models and field experiments *Ecol. Monogr.* **73**(1), 131-150.
- KNAPP, E.E., GOEDDE, M.A. & RICE, K.J. (2001) Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations *Oecologia* **128**, 48-55.
- KOENIG, W.D. & ASHLEY, M.V. (2003) Is pollen limited? The answer is blowin' in the wind *Trends Ecol. Evol.* **18**(4), 157-159.
- LAHTINEN, M.-L., PULKKINEN, P. & HELANDER, M.-L. (1997) Potential gene flow by pollen between English oak (Quercus robur L.) stands in Finland *Forestry Studies* **28**, 47-50.
- LENZ, C.J., MÜLLER, F. & SCHLÜNZEN, K.H. (2000) The sensitivity of mesoscale chemistry transport model results to boundary values *Environ. Monit. Assess.* **65**(1-2), 287-295.

- LEVIN, D.A. & KERSTER, H.W. (1974) Gene flow in seed plants Evol. Biol. 7, 139-220.
- MARIETTE, S., LEFRANC, M., LEGRAND, P., TANEYHILL, D., FRASCARIA-LACOSTE, N. & MACHON, N. (1997) Genetic variability in wild cherry populations in France. Effects of colonizing processes *Theor. Appl. Genet.* **94**(6-7), 904-908.
- MARIETTE, S., COTTRELL, J., CSAIKL, U.M., GOIKOECHEA, P., KONIG, A., LOWE, A.J., VAN DAM, B.C., BARRENECHE, T., BODENES, C., STREIFF, R., BURG, K., GROPPE, K., MUNRO, R.C., TABBENER, H. & KREMER, A. (2002) Comparison of levels of genetic diversity detected with AFLP and microsatellite markers within and among mixed Q-petraea (MATT.) LIEBL. and Q-robur L. stands *Silvae Genet.* **51**(2-3), 72-79.
- MARSHALL, T.C., SLATE, J., KRUUK, L.E.B. & PEMBERTON, J.M. (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations *Mol. Ecol.* **7**(5), 639-655.
- MEAGHER, T.R. (1986) Analysis of paternity within a natural population of Chamaelirium luteum. 1. Identification of most-likely male parents *Am. Nat.* **128**(2), 199-215.
- MOHANTY, A., MARTÍN, J.P. & AGUINAGALDE, I. (2001) A population genetic analysis of chloroplast DNA in wild populations of Prunus avium L. in Europe *Heredity* **87**(4), 421-427.
- MORAND, M.E., BRACHET, S., ROSSIGNOL, P., DUFOUR, J. & FRASCARIA-LACOSTE, N. (2002) A generalized heterozygote deficiency assessed with microsatellites in French common ash populations *Mol. Ecol.* **11**(3), 377-385.
- MÜLLER-STARCK, G. (1977) Cross-fertilization in a conifer stand infered from enzyme gene markers in seeds *Silvae Genet.* **31**, 223-226.
- PETIT, R.J., KREMER, A. & WAGNER, D.B. (1993) Finite island model for organelle and nuclear genes in plants *Heredity* **71**(6), 630-641.
- Petit, R.J., Csaikl, U.M., Bordacs, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B., Deans, J.D., Dumolin-Lapegue, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., Konig, A.O., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Matyas, G., Munro, R.C., Olalde, M., Pemonge, M.H., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Taurchini, D., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B. & Kremer, A. (2002) Chloroplast DNA variation in European white oaks Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations *Forest Ecol. Manag.* **156**(1-3), 5-26.

- Petit, R.J., Brewer, S., Bordacs, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, U.M., van Dam, B., Deans, J.D., Espinel, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., Konig, A.O., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Matyas, G., Munro, R.C., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B., de Beaulieu, J.L. & Kremer, A. (2002) Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence *Forest Ecol. Manag.* **156**(1-3), 49-74.
- POHL, F. (1933) Freilandversuche zur Bestäubungsökologie der Stieleiche *Beih. Bot. Cbl.* **51**, 673-692.
- POHL, F. (1936) Die Pollenerzeugung der Windblütler Beih. Bot. Cbl. 56(A), 365-470.
- RAYNOR, G.S., HAYES, J.V. & OGEND, E.C. (1974) Mesoscale transport and dispersion of airborne pollens *J. Appl. Meteorol.* **13**(1), 87-95.
- REMPE, H. (1937) Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubes durch die Luftströmungen *Planta* **27**(1), 93-147.
- RICHTER, O. & SEPPELT, R. (2002) Modeling spatial spread of genetic information via pollen dispersal: coupling of population dynamics and genetics *Journal of Plant Diseases and Protection* **109**, 468-472.
- RITLAND, K. (1983) Estimation of mating systems In Tanksley, S.D. and Orton, T.J.(eds.): Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. Elseview science publish. Co. Inc. New York, 289-302.
- ROUSSET, F. (2000) Genetic differentiation between individuals *J. Evol. Biol.* **13**(1), 58-62. SAS Release 8.02, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA
- SATAKE, A. & IWASA, Y. (2000) Pollen Coupling of Forest Trees: Forming Synchronized and Periodic Reproduction out of Chaos *J. Theor. Biol.* **203**(2), 63-84.
- SATAKE, A. & IWASA, Y. (2002) Spatially limited pollen exchange and a long-range synchronization of trees *Ecology* **83**(4), 993-1005.
- SATAKE, A. & IWASA, Y. (2002) The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling *J. Ecol.* **90**(5), 830-838.
- SCHLÜNZEN, K.H. & KATZFEY, J.J. (2003) Relevance of sub-grid-scale land-use effects for mesoscale models *Tellus Ser. A-Dyn. Meteorol. Oceanol.* **55**(3), 232-246.
- SCHLÜNZEN, K.H., BIGALKE, K., LÜPKES, C., NIEMEIER, U. & VON SALZEN, K. (1996)

  Concept and realization of the mesoscale transport- and fluid-model 'METRAS'

  Meteorological Insitute, University of Hamburg, METRAS Techn. Rep. 5, 156pp.

- SCHLÜNZEN K.H. (1990) Numerical studies on the inland penetration of sea breeze fronts at a coastline with tidally flooded mudflats *Beitr. Phys. Atmosph.* **63**, 243-256.
- SHENG, L., SCHLÜNZEN, K.H. & WU, Z. (2000) Three-dimensional numerical simulation of the mesoscale wind structure over Shandong pensinsula *Acta Meteorol. Sinica* 1, 97-107.
- SLATKIN, M. & BARTON, N.H. (1989) A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow *Evolution* **43**(7), 1349-1368.
- SMOUSE, P. E., DYER, R. J., WESTFALL, R. D. & SORK, V. L. (2001) Two-Generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete heterogeneity among females *Evolution* **55**(2), 260-271.
- SONNEVELD, T., ROBBINS, T.P., BOSKOVIC, R. & TOBUTT, K.R. (2001) Cloning of six cherry self-incompatibility alleles and development of allele-specific PCR detection *Theor. Appl. Genet.* **102**, 1046-1055.
- SONNEVELD, T., TOBUTT, K.R. & ROBBINS, T.P. (2003) Allele-specific PCR detection of sweet cherry self-incompatibility (S) alleles S1 to S16 using consensus and allele-specific primers *Theor. Appl. Genet.* **107**(6), 1059-1070.
- SORK, V. L., NASON, J., CAMPBELL, D. R. & FERNÁNDEZ, J. F. (1999) Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 224.
- SORK, V.L., CAMPBELL, D., DYER, R., FERNANDEZ, J., NASON, J, PETIT, R. & SMOUSE, P. AND STEINBERG, E. (1998) Proceedings from a Workshop on Gene Flow in Fragmented, Managed, and Continuous Populations. Research Paper No. 3. National Center for Ecological Analysis and Synthesis, Santa Barbara, California <a href="http://www.nceas.ucsb.edu/nceas-web/projects/2057/nceas-paper3/">http://www.nceas.ucsb.edu/nceas-web/projects/2057/nceas-paper3/</a>.
- SORK, V.L., DAVIS, F.W., SMOUSE, P.E., APSIT, V.J., DYER, R.J., FERNANDEZ, J.F. & KUHN, B. (2002) Pollen movement in declining populations of California Valley oak, Quercus lobata: where have all the fathers gone? *Mol. Ecol.* **11**(9), 1657-1668.
- STAUBER, T. (2003) MacGen Populationsgenetik mit SAS http://www.mol.shuttle.de/wspc/genetik1.htm.
- STREIFF, R., DUCOUSSO, A., LEXER, C., STEINKELLNER, H., GLOESSL, J. & KREMER, A. (1999) Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of Quercus robur L. and Q. petraea (Matt.) Liebl *Mol. Ecol.* **8**(5), 831-841.
- TAMPIERI, F., MANDRIOLI, P. & PUPPI, G.L. (1977) Medium range transport of airborne pollen *Agr. Meteorol.* **18**(1), 9-20.

WAITS, L.P., LUIKART, G. & TABERLET, P. (2001) Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines *Mol. Ecol.* **10**, 249-256. ZANETTO, A. & KREMER, A. (1995) Geographical structure of gene diversity in Quercus petraea (Matt) Liebl .1. Monolocus patterns of variation *Heredity* **75**, 506-517.