

Das Verbundprojekt GENMON: Einrichtung eines genetischen Langzeit-Monitorings in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.)

AKI M. HÖLTKEN, PASCAL EUSEMANN, BIRGIT KERSTEN, HEIKE LIESEBACH, KARINA KAHLERT, MANUEL KAROPKA, RALF KÄTZEL, OLEKSANDRA KUCHMA, LUDGER LEINEMANN, BERND ROSE, UTE TRÖBER, HEINO WOLF, WOLFGANG VOTH, MARCO KUNZ und BARBARA FUSSI

Zusammenfassung

Genetische Vielfalt ist eine wesentliche Grundlage von Waldbaumpopulationen, um sich an Veränderungen der Umweltbedingungen aus eigener Kraft anzupassen. Deshalb sind für die Baumart Buche deutschlandweit insgesamt 14 Monitoringflächen eingerichtet worden, auf denen sowohl der Zustand als auch die räumlichen und zeitlichen Veränderungen genetischer Vielfalt und der dazugehörigen Mechanismen erfasst werden. Damit ist die Basis für ein Beobachtungssystem geschaffen worden, das künftig die Wirkung von Einflussfaktoren auf die Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen abschätzen und bewerten soll.

Die genetische Charakterisierung der Bestände erfolgt mit Hilfe hochvariabler DNA-Marker (Mikrosatelliten). Diese ermöglichen die Berechnung von genetischen Vielfalts- und Differenzierungsparametern in Altbeständen und deren Nachkommenschaften und lassen über die Rekonstruktion der Bestandeshistorie auf Basis räumlich-genetischer Strukturen Rückschlüsse auf anthropogene Einflüsse zu. Weitere Analysen und Datenauswertungen ermöglichen künftig die Beurteilung der Funktionsfähigkeit genetischer Mechanismen, die die Erhaltung, Erzeugung (Neukombination) und Weitergabe (Ausbreitung in Raum und Zeit über Pollen und Samen) genetischer Vielfalt an die nächste Generation gewährleisten.

Im Rahmen des Projekts sollen auch anpassungsrelevante Genmarker entwickelt werden. Da die Spätfrosttoleranz ein entscheidendes Selektionskriterium im Klimawandel darstellt, werden in Ergänzung zu den neutralen Mikrosatelliten mittels genomweiter Analysen SNP-Marker für das Merkmal „Blattaustrieb“ evaluiert. Die Entwicklung solcher Marker und ihre Erprobung hinsichtlich möglicher Korrelationen mit phänologischen Merkmalen sollen künftig wesentlich zur Beurteilung der klimatischen Anpassungsfähigkeit von Waldbeständen beitragen.

Schlüsselworte: *Fagus sylvatica*, Umweltveränderungen, genetisches System, DNA-Marker, Phänologie, Monitoring, Anpassung

Abstract

The joint research project GENMON: Implementation of long-term genetic monitoring in beech stands (*Fagus sylvatica* L.)

Genetic diversity is an essential basis for forest tree populations to adapt to changes in environmental conditions. For this reason, a total of 14 plots have been set up for beech throughout Germany to record both the status and the spatial and temporal changes in genetic diversity including associated mechanisms. This provides the basis for a monitoring system which will in future be used to estimate and evaluate the effect of influencing factors on the adaptability of tree populations.

The genetic characterisation of the stands is carried out using highly variable DNA markers (microsatellites). These enable the calculation of genetic diversity and differentiation parameters in old

stands and their progeny and allow conclusions to be drawn about anthropogenic influences by reconstructing the stand history on the basis of spatial-genetic structures. Further analyses and data evaluation will in future allow the assessment of the intactness (operability) of the genetic mechanisms that ensure the conservation, production (recombination) and transmission (dispersal in space and time via pollen and seeds) of genetic diversity to the next generation.

In addition to the neutral microsatellites, gene markers with adaptive relevance will also be developed in the framework of this project. Since late frost tolerance is a decisive selection criterion in climate change, SNP markers for "leaf flushing" will be evaluated by means of genome-wide analyses. The development of such markers and their testing with regard to possible correlations with phenological traits should significantly contribute to the assessment of climatic adaptability of forest stands in future.

Keywords: *Fagus sylvatica*, environmental changes, genetic system, DNA-marker, phenology, monitoring, adaptation

Hintergrund

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

Gerade die Reaktions- und Anpassungsfähigkeit der Buche als bedeutendste Laubbaumart in Deutschland wird durch die Dürreperioden der Jahre 2018 und 2019 auf die Probe gestellt. Wenn auch regional sehr unterschiedlich, sind bei der bisher an die mitteleuropäischen Bedingungen besonders gut angepassten Buche vielerorts Vitalitätsschwächen und in der Folge komplexe Schäden und erhöhte Absterbeerscheinungen beobachtet worden (verursacht durch Rindenpilze, teilweise gefolgt von einem Befall von Borken- bzw. Prachtkäfern und anschließendem Befall mit Holzfäulepilzen). Da die Reaktionen der Buche zeitlich entkoppelt zu Witterungsextremen auftreten können, ist davon auszugehen, dass wesentliche Nachwirkungen der Jahre 2018 und 2019 vermutlich erst in den kommenden Jahren festzustellen sind (EICHORN et al. 2019, ROHDE et al. 2019).

Um solche Entwicklungen zu beobachten, ist für die Buche ein deutschlandweites Netz von 14 Monitoringflächen eingerichtet worden. Auf jeder Fläche erfolgten genetische Erhebungen mittels neutraler DNA-Marker an Altbäumen, Naturverjüngung und Samen, die periodisch wiederholt werden sollen. Gleichzeitig werden neue Marker entwickelt, die mit adaptiven phänologischen Merkmalen korreliert sind. Aus den erhobenen Genotypen werden z.B. genetische Vielfalts- und Diversitätswerte berechnet. Darüber hinaus werden jährlich Klimaparameter erhoben und phänologische Beobachtungen durchgeführt. Ziel des genetischen Monitorings ist es, die genetische Variation und den Zustand des genetischen Systems sowie deren räumliche und zeitliche Veränderung zu erfassen, um die Wirkung verschiedener Einflussfaktoren, wie z.B. Klimawandel oder auch verschiedene waldbauliche Verfahren, auf die Anpassungsfähigkeit von Buchenpopulationen abschätzen und bewerten zu können.

Konzept

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

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

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

In Abbildung 1 ist die Funktionsweise von Anpassungsvorgängen (adaptives Rückkopplungsprinzip) in Populationen dargestellt. Dabei bilden die Umweltbedingungen die Systemeingaben, welche modifizierend oder auch adaptiv auf die Mechanismen des genetischen Systems einwirken können. Ein Vergleich des Zustands dieser Mechanismen mit den aktuellen Umweltbedingungen zeigt, inwiefern Änderungen ihres derzeitigen Zustandes eine Verbesserung der Überlebensbedingungen gewährleisten oder nicht. Ist ersteres der Fall, so können z.B. Selektionsvorgänge Veränderungen der genetischen Struktur einer Population einleiten und damit zur Optimierung der Funktionsfähigkeit ihrer Mechanismen (Steigerung der Fitness) beitragen.

Es kann aber auch zu einer Überforderung dieses Selbstregulationssystems kommen. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn sich Umweltveränderungen so rasch vollziehen, dass die adaptiven Rückkopplungsraten über die Mechanismen des genetischen Systems eine Optimierung der Strukturen nicht mehr sicherstellen.

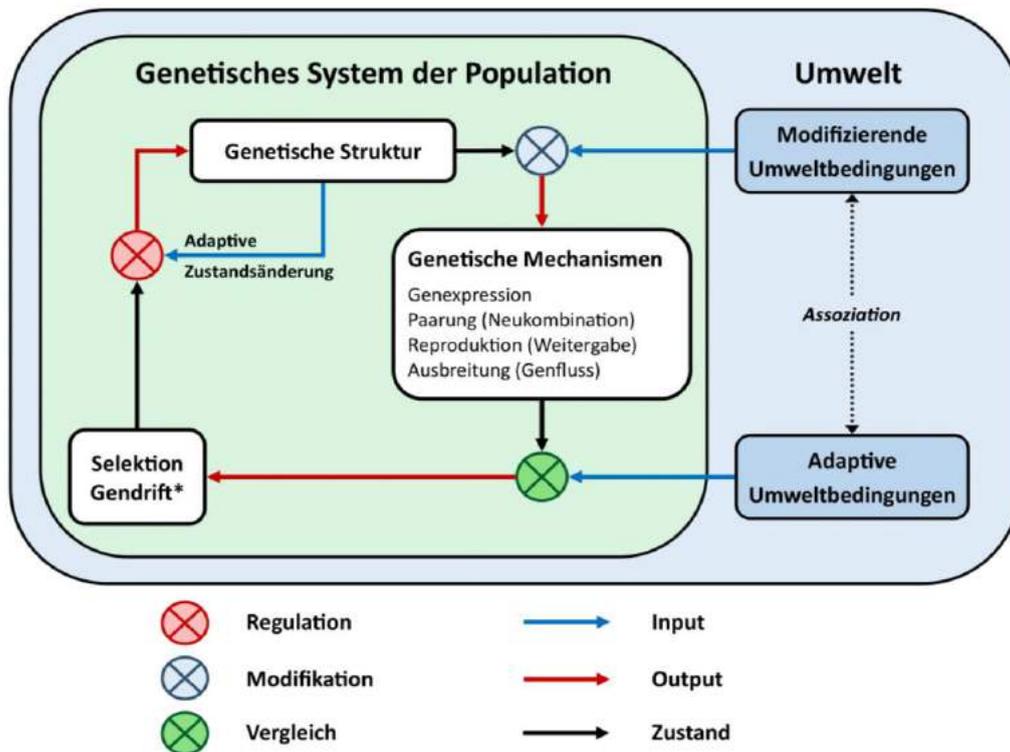


Abbildung 1: Vorgang der Anpassung (Rückkopplungsprinzip) auf der Grundlage der Mechanismen des genetischen Systems und genetischer Prozesse wie z.B. Selektion und Gendrift auf Populationsebene (verändert nach SCHOPPA 2000, GREGORIUS 2001); *Gendrift = zufällige Veränderung der Häufigkeiten von genetischen Varianten (= Allelen) innerhalb des Genpools einer Population

Mit dem genetischen Langzeit-Monitoring wird das Ziel verfolgt, den Zustand und die räumlich-zeitlichen Veränderungen genetischer Systeme in Waldbaum-Populationen zu erfassen. Dazu sind Kriterien, Indikatoren und Verifikatoren festgelegt worden (Abbildung 2). Das Monitoring-Konzept für die Buche verwendet vier Indikatoren: Level genetischer Vielfalt, Veränderung genetischer Vielfalt, Veränderungen im Paarungssystem sowie Genfluss innerhalb und zwischen Populationen (vgl. NAMKOONG et al. 1996, 2002, KONNERT et al. 2011, FUSSI et al. 2016). Verifikatoren (= Feststellungsgrößen) dienen ihrer Quantifizierung. Dazu zählen verschiedene populationsgenetische Indices, räumlich-genetische Strukturen, Parameter zur Pollen- und Samenausbreitung, Keimprozente, Hohlkornanteile etc.

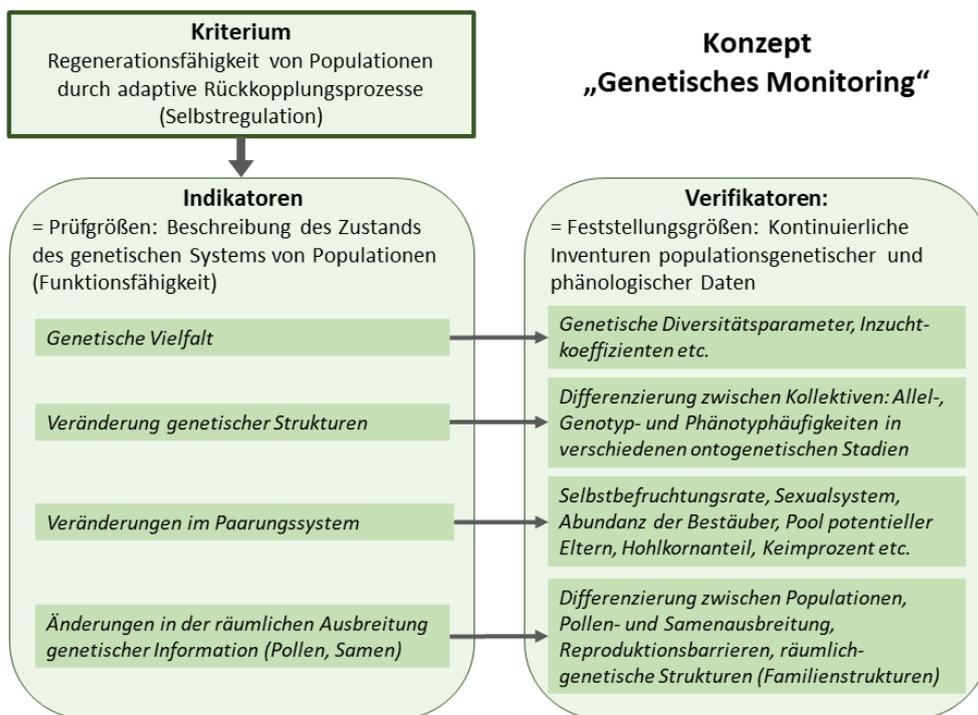


Abbildung 2: Konzept des genetischen Monitorings basierend auf Indikatoren und Verifikatoren zur Beschreibung des Zustands und der Entwicklung genetischer Systeme von Populationen (NAMKOONG et al. 1996, 2002; KONNERT et al. 2011)

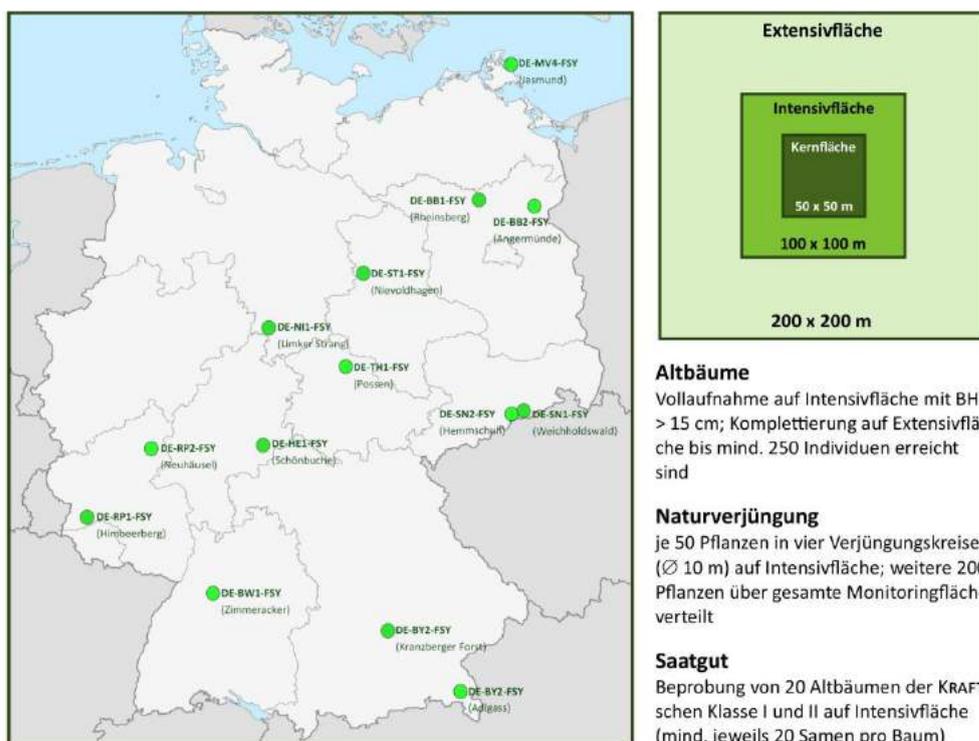


Abbildung 3: Verteilung der Buchen-Monitoringflächen in Deutschland sowie Darstellung des einheitlichen Schemas zur Einrichtung und Beprobung

Flächeneinrichtung und Beprobung

Für die Buche sind deutschlandweit insgesamt 14 Monitoringflächen eingerichtet worden. Aus Gründen der Vergleichbarkeit soll das genetische Monitoring nach einer baumartenspezifisch einheitlichen Methodik erfolgen. Jede dieser Flächen erstreckt sich über eine Gesamtfläche von ca. 4 ha. Innerhalb dieses Flächenbereichs sind drei Zonierungsbereiche abgegrenzt (Abbildung 3):

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

Auf jeder Monitoringfläche werden auf einer Fläche mit der Größe von einem Hektar (Intensivfläche) alle Altbäume (Vollaufnahme), 400 Verjüngungspflanzen und 400 Samen (von 20 Altbäumen) beprobt und genetisch analysiert.

Phänologische Beobachtungen

Teil des genetischen Monitorings sind auch phänologische Beobachtungen an ausgewählten Individuen. An 20 Altbäumen wird jährlich der Verlauf des Blattaustriebs bonitiert. Als Beobachtungsbäume wurden diejenigen ausgewählt, an denen eine Saatgutbeprobung stattgefunden hat. Optional wurde auf acht Monitoringflächen zusätzlich der Austriebsverlauf in der Verjüngung bonitiert. Des Weiteren werden jährlich die Blühintensität, die Fruktifikation und die Vitalität erfasst. Anhand lokal aufgezeichneter Wetterdaten lassen sich abiotische Einflüsse aufzeigen (z.B. Spätfröste), die Auswirkungen auf Vitalität und Reproduktionsgeschehen haben können. Darüber hinaus wird in regelmäßigen Abständen das Saatgut der Bestände geprüft (Lebensfähigkeit, Keimprozent, Hohlkornanteil).

Die Frage des Austriebstermins ist von großer Bedeutung bei der Begründung von Waldbeständen. Das Überleben junger Forstpflanzen ist in entscheidendem Maße von ihrer Herkunft und damit von ihrer Anfälligkeit gegenüber Spätfrösten abhängig. Diese Bedeutung wird zukünftig noch zunehmen, wenn Ersatzherkünfte oder Alternativbaumarten aus südlichen Regionen in Deutschland etabliert werden sollen. Es wäre wünschenswert, wenn es dazu genetische Marker gibt, die das genetisch fixierte Merkmal „Austriebszeitpunkt“ sichtbar machen können. Solche Marker sind bisher noch nicht verfügbar. Die in diesem Projekt erhobenen Daten zu früh- und spätreibenden Buchen dienen der Entwicklung solcher Genmarker.

In Abbildung 4 sind die Austriebsverlaufkurven identifizierter Früh- und Spätreiber des hochmontanen Buchenbestandes Adlgass (DE-BY2-FSY) über drei Jahre aufgetragen, deren Austriebsverhalten über den Beobachtungszeitraum von drei Jahren stets gleich verläuft. Anfang Mai 2019 ist ein Spätfrostereignis eingetreten, wovon frühtreibende Individuen in unterschiedlich starkem Ausmaß geschädigt worden sind.

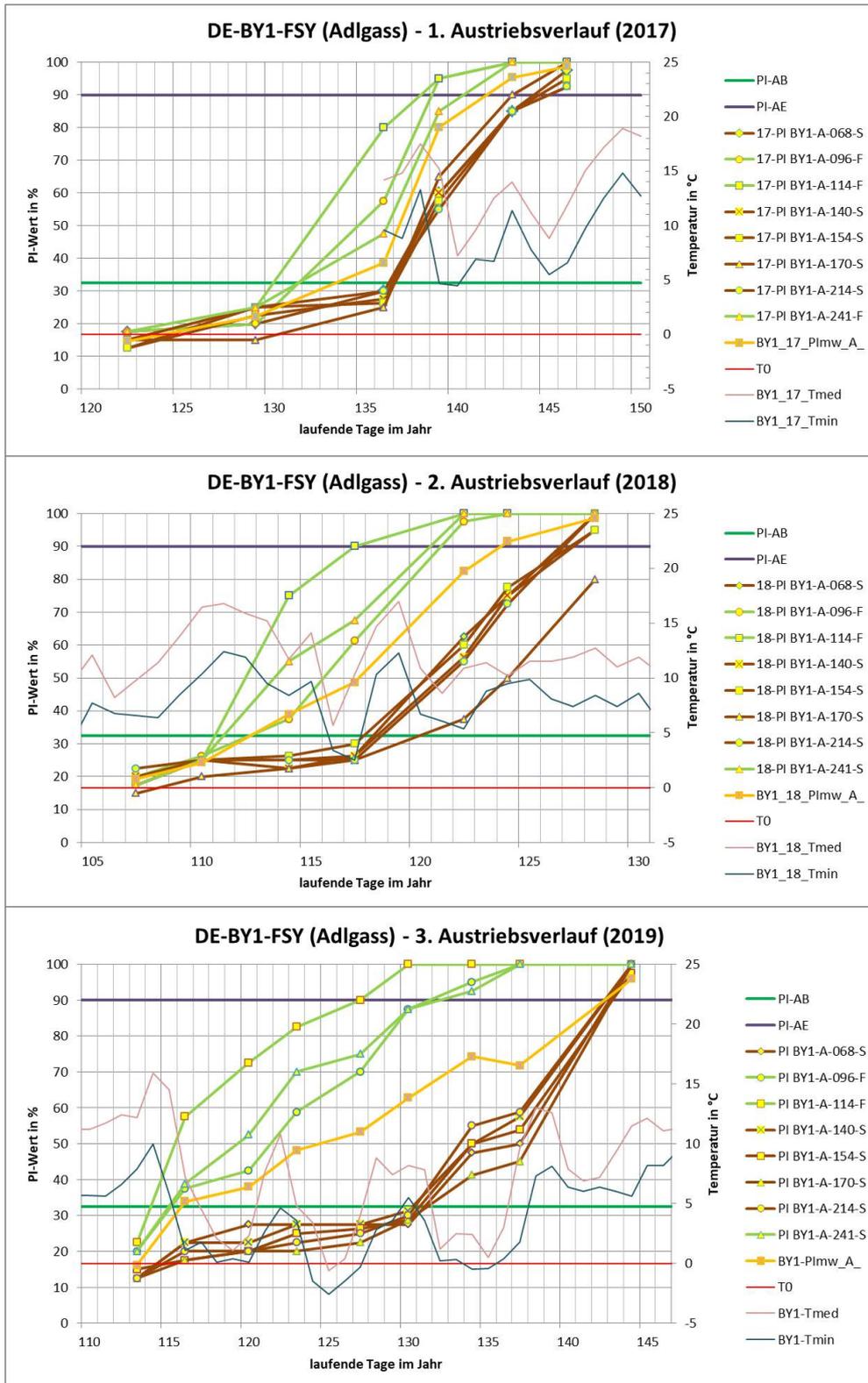


Abbildung 4: Austriebsverlaufkurven (2017 – 2019) von Frühtriebern („F“; grün) und Spättriebern („S“; braun) aus dem Altbestands-Kollektiv des Hochlagenbuchenbestandes DE-BY1-FSY (Adlgass) für die Kalenderjahre 2017 bis 2019. PI (Phänologischer Index: kumulierte Frequenz der Austriebsprozente zu einem bestimmten Beobachtungszeitpunkt; AB (Austriebsbeginn) bei PI-Wert = 32,5 („30 % ergrünt“); AE (Austriebsende) bei PI = 90,0 (60 % der Blattmasse im Austriebsendstadium). Auf der Primärachse sind die prozentualen Austriebswerte in Form eines Phänologischen Index (PI-Werte in %), auf der Sekundärachse die Tagesmittel- (Tmed) und Tagesminimum-

(T_{min}) Temperatur in Grad Celsius dargestellt. Im Jahr 2019 gab es ein Spätfrostereignis um den 125. Kalendertag (05. Mai).

Genetische Analytik

Genetische Vielfalt innerhalb und zwischen Buchenbeständen

Zur Genotypisierung werden hochvariable Kern-Mikrosatelliten (SSRs) eingesetzt. Die PCR (= Polymerase-Ketten-Reaktion) sowie die Fragmentlängenanalyse erfolgt routinemäßig in zwei Multiplexen nach EUSEMANN et al. (2017). Um vergleichbare Ergebnisse zwischen verschiedenen Laboren zu erzielen, sind zunächst Ringversuche mit extrahierter DNA ausgewählter Proben der Buche durchgeführt worden. Daraus ist ein für alle Labore anwendbares Routineprotokoll abgeleitet worden. Insgesamt sind 16 SSRs untersucht worden, von denen bis zum jetzigen Zeitpunkt zwölf für populationsgenetische Vergleiche zwischen 13 Beständen ausgewertet sind. In Tabelle 1 sind die wesentlichen Eigenschaften dieser SSR-Marker aufgeführt.

Über die zwölf untersuchten SSR-Loci sind über den gesamten Projektumfang von deutschlandweit über 15.000 Proben bestehend aus Altbäumen, Naturverjüngung und Saatgut insgesamt 196 verschiedene Allele (\emptyset 16,33 Allele pro Locus) detektiert worden. Davon sind eine Reihe von Allelen eher selten (Häufigkeit < 1%) und oft nur innerhalb einzelner Bestände vertreten. Folglich fällt die Anzahl der pro Altbaumbestand gefundenen Allele im Durchschnitt auf 8,84 Allele pro Genort ab (Stichprobeneffekt).

Deshalb ist zusätzlich die effektive Anzahl Allele N_e berechnet worden. N_e wird durch unterschiedliche Stichprobengrößen weniger beeinflusst, da in die Berechnung die relativen Häufigkeiten mit einbezogen werden und somit die Bedeutung seltener Allele geringer wird. Für die Gesamtheit der deutschlandweit analysierten Proben ($N = 15.152$) liegt der Wert bei 3,46 effektiven Allelen pro Locus. Bei Betrachtung der durchschnittlichen Diversität innerhalb der einzelnen Bestände ist der Wert nur geringfügig niedriger. Unter Berücksichtigung aller ontogenetischen Stadien, also aller im reproduktiven Kreislauf befindlichen Individuen (Altbestand, Naturverjüngung und Saatgut) bei Stichprobenzahlen von $N = 1.050$ bis 1.346 pro Bestand, liegt der Wert im Durchschnitt bei 3,35. Bemerkenswert ist, dass dieser Parameter bei ausschließlicher Betrachtung der Altbäume ($N = 250$ bis 546 pro Bestand) sogar nahezu konstant bleibt (im Durchschnitt 3,33 effektive Allele pro Bestand).

Insgesamt variiert die genetische Diversität innerhalb der Altbestände zwischen $N_e = 3,00$ und 3,46. D.h. die genetische Diversität innerhalb der Bestände weicht um maximal -13,3% (Bestände Adlgass im Süden Bayerns und Nievoldhagen in Sachsen-Anhalt) von der deutschlandweit ermittelten Diversität des gesamten Genpools der untersuchten Buchen ab. In anderen Beständen (Schönbuche in Hessen, Limker Strang in Niedersachsen) erreichen die Werte sogar das Niveau des Gesamt-Genpools.

Für eine erste Einschätzung der genetischen Diversität ist auch die genetische Differenzierung zwischen den einzelnen Beständen von Bedeutung. Das in Abbildung 5 verwendete Differenzierungsmaß D_j misst den relativen Anteil an genetischen Varianten (Allelen), durch deren Besitz sich der jeweilige Bestand von den anderen unterscheidet. Im theoretischen Fall von $D_j = 0$ wären die allelischen Profile des jeweiligen Bestands identisch mit dem Gesamt-Genpool, im Fall von $D_j = 1$ wäre vollständige Differenzierung gegeben (GREGORIUS und ROBERDS 1986, GREGORIUS 1988).

Im Mittel beträgt die genetische Differenzierung aller untersuchten Bestände 0,13 (nur Altbestand). D.h. es müssten 13% der genetischen Varianten zwischen den Beständen ausgetauscht werden, um bundesweit einheitliche genetische Strukturen zu bekommen. Entsprechend fallen die Bestände Limker Strang und Schönbuche, welche die höchsten genetischen Diversitätswerte zeigen, durch die geringsten Differenzierungswerte auf (D_j bei ca. 0,09). Diese Bestände repräsentieren den in diesem Projekt erfassten Gesamt-Genpool am besten. Die Bestände Nievoldhagen und Adlgass zeigen die höchsten Differenzierungswerte ($D_j = 0,17$), gleichzeitig aber auch die niedrigsten Diversitätswerte. Der Bestand

Adlgaß liegt auf über 1.000 m Seehöhe und somit an der Verbreitungsgrenze der Buche in den Nord-Alpen. Das könnte die niedrigen Diversitäts – und hohen Differenzierungswerte erklären.

Tabelle 1: Die im GENMON-Projekt bislang ausgewerteten Mikrosatellitenmarker (Bezeichnung, Literaturangabe, Fragmentlängen in Basenpaaren); genetische Vielfaltswerte (Anzahl beobachteter Allele N_a und Anzahl effektiver Allele N_e) für den Gesamtpool der analysierten Proben des GENMON-Projekts (N = 15.152 Proben) und im Durchschnitt pro Bestand (für alle ontogenetischen Stadien im Bestand [Altbäume + Naturverjüngung + Saatgut, N = 1.150 bis 1.346] bzw. nur für die Altbäume innerhalb der Bestände [N = 250 bis 546])

SSR-Locus	Referenz	bp	Proben gesamt (N = 15.152)		Durchschnitt Bestände (Alt + NV + S)		Durchschnitt Bestände (Alt)	
			N_a	N_e	N_a	N_e	N_a	N_e
sfc_0036	Asuka et al. (2004)	93 - 119	14	4,17	10,00	4,09	8,06	4,01
FS1-15	Pastorelli et al. (2003)	82 - 146	28	5,64	19,00	5,26	14,48	5,25
sfc_1143	Asuka et al. (2004)	101 - 147	23	5,14	14,46	4,85	11,86	4,93
csolfagus_29	Lefèvre et al. (2011)	124 - 158	14	1,79	8,08	1,79	6,41	1,76
mfc5b	Pastorelli et al. (2003)	277 - 333	29	10,62	23,62	9,20	18,11	9,11
DUKCT	Lefèvre et al. (2011)	76 - 114	16	2,62	8,77	2,59	7,49	2,61
EEU75	Lefèvre et al. (2011)	88 - 116	15	4,97	11,54	4,66	9,04	4,68
EMILY	Lefèvre et al. (2011)	139 - 185	18	4,11	8,77	3,94	8,70	3,94
EJV8T	Lefèvre et al. (2011)	141 - 163	10	3,33	7,69	3,26	6,07	3,19
ERHBI	Lefèvre et al. (2011)	156 - 192	12	2,31	5,23	2,30	5,46	2,26
DZ447	Lefèvre et al. (2011)	175 - 199	9	3,00	4,85	2,86	4,93	2,90
DES76	Lefèvre et al. (2011)	219 - 240	8	3,20	7,38	3,09	5,42	3,04
Mittel über alle Bestände			16,33	3,46	10,78	3,35	8,84	3,33

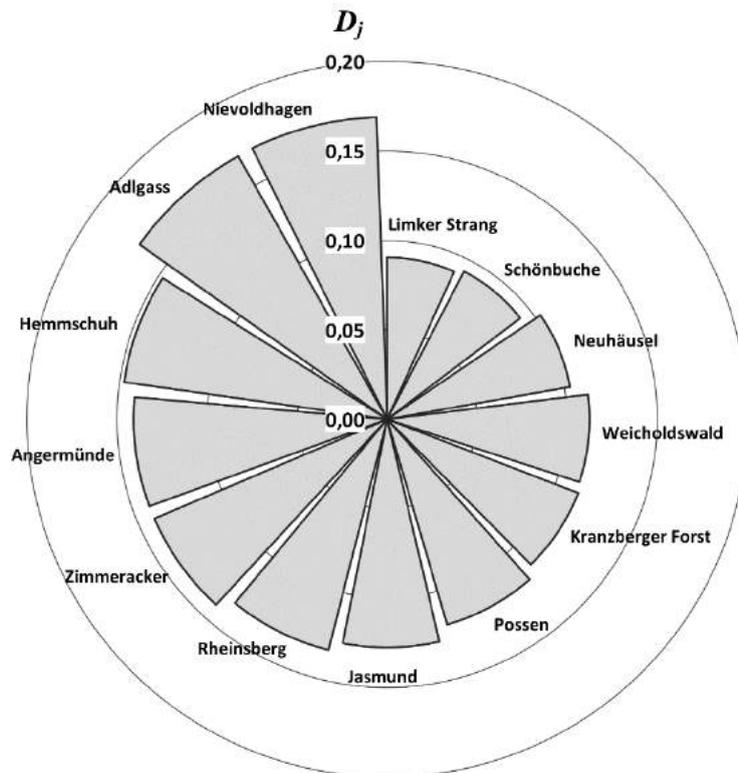


Abbildung 5: Genetische Differenzierung D_j $\{0 \leq D_j \leq 1\}$ aufgrund von Unterschieden in den allelischen Häufigkeitsprofilen (12 Mikrosatelliten) zwischen GENMON-Buchenbeständen (nach GREGORIUS & ROBERDS 1986, GREGORIUS 1988)

Verglichen mit eher seltenen Baumarten bzw. Nebenbaumarten sind die genetischen Unterschiede zwischen den untersuchten Buchenpopulationen aber als eher gering einzuschätzen (geringe Differenzierung bei vergleichsweise konstant hoher genetischer Diversität innerhalb von Beständen). Diese Werte zeigen auf, dass bis zum Zeitpunkt der Probenentnahmen in den Jahren 2016/2017 funktionsfähige Mechanismen die Erhaltung einer hohen genetischen Vielfalt auf Populationsebene sichergestellt haben (Paarungssysteme, Pollen- und Samenausbreitung, Reproduktion etc.). Inwiefern Störungen durch den Klimawandel bzw. die extreme Witterung in den letzten Jahren, die regional zu massiven Vitalitätsverlusten und teilweise sogar flächigen Absterbeerscheinungen geführt haben, diese für die Erhaltung von Anpassungskapazitäten und für Anpassungsprozesse entscheidenden populationsbiologischen Voraussetzungen gefährden, wird erst in den Folgeinventuren im Rahmen des genetischen Langzeit-Monitorings geklärt werden können.

Räumlich-genetische Strukturen innerhalb von Beständen

Der überwiegende Teil aller Wälder in Mitteleuropa ist durch menschliche Nutzung geprägt. Diese kann sich durch unterschiedliche Holznutzungs- oder Verjüngungsverfahren auch auf die genetischen Strukturen sowie die genetische Diversität eines Bestandes auswirken (FINKELDEY und ZIEHE 2004, PIOTTI et al. 2013, RATNAM et al. 2014, SCHABERG et al. 2008). Bei der Untersuchung einzelner Bestände und insbesondere beim Vergleich der genetischen Diversität und Differenzierung zwischen Beständen muss daher die zugrundeliegende Struktur und die historische Entwicklung der Bestände berücksichtigt werden. Insbesondere für alte Bestände liegen weiter zurückreichende Aufzeichnungen häufig nicht vor. Um diese Lücke zu füllen, wird die Bestandshistorie über Verwandtschaftsanalyse und Auswertung räumlich-genetischer Strukturen näherungsweise rekonstruiert.

Verwandtschaftsbeziehungen können mithilfe molekularer Marker analog zum Vorgehen bei Elternschaftsanalysen rekonstruiert werden (JONES et al. 2010). Um Familienstrukturen in den Altbaumbeständen sichtbar zu machen, werden mithilfe der Software Colony (JONES & WANG 2010) Individuen mit einem Verwandtschaftskoeffizienten von mindestens 0,25 identifiziert. Die so erstellten Gruppen bestehen aus Individuen in Verwandtschaftsverhältnissen ersten und zweiten Grades, z.B. Eltern und Nachkommen, Voll- und Halbgeschwistern, Großeltern und Enkeln sowie Onkeln/Tanten und Nichten/Neffen. Zusätzlich werden die Bestände auf das Vorhandensein räumlich-genetischer Strukturen getestet. Hierbei werden die genetische Verwandtschaft und die räumliche Entfernung zwischen verschiedenen Bäumen korreliert und gegeneinander aufgetragen. Diese Analyse gibt Aufschluss darüber, ob verwandte Bäume räumlich gruppiert oder zufällig über die gesamte Fläche verteilt wachsen.

Sowohl die Familienanalyse als auch die Analyse räumlich-genetischer Strukturen zeigte in den bislang untersuchten Populationen eine deutliche räumliche Konzentration verwandter Bäume (Abbildung 6). Dies entspricht dem erwarteten Bild bei natürlicher Verjüngung: Der Großteil der Verjüngung findet nahe der Elternbäume statt. Durch die größere Ausbreitungsfähigkeit des Pollens finden sich einzelne Familienmitglieder auch weiter entfernt vom Zentrum der Familie.

Trotz dieses grundsätzlich einheitlichen Bildes finden sich teils deutliche Unterschiede im Detail. Der Großteil der Bestände zeigt das erwartete Bild langfristig naturverjüngter Wälder mit einer großen Anzahl lokal konzentrierter Familien mit meist nur wenigen Individuen und ausgeprägter Struktur in Bezug auf den Brusthöhendurchmesser (Abbildung 6a+c). Die lokale Gruppierung wird durch einen geringen aber konstanten Anteil fernverbreiteter Individuen ergänzt. Eine bemerkenswerte Abweichung stellt der Bestand Rheinsberg dar. Die ausgeprägte räumlich-genetische Struktur (Abb. 6b+d) bestätigt, dass der aktuelle Altbaumbestand ebenfalls aus Naturverjüngung hervorgegangen ist. Gleichzeitig gehören fast alle Bäume des Bestandes lediglich elf unterschiedlichen, sehr individuenreichen Familien an. Hiermit zeigt dieser Bestand das Bild eines aus einem Großschirmschlag unter Belassung nur weniger Samenbäume hervorgegangenen Bestands. Dieses ursprüngliche Verjüngungsereignis ist mithilfe genetischer Methoden auch im 120-jährigen Bestand noch immer deutlich sichtbar. Keiner der untersuchten Bestände zeigt

Hinweise auf eine künstliche Begründung, die durch das Fehlen räumlich-genetischer Strukturen und einer zufälligen Verteilung verwandter Bäume gekennzeichnet ist.

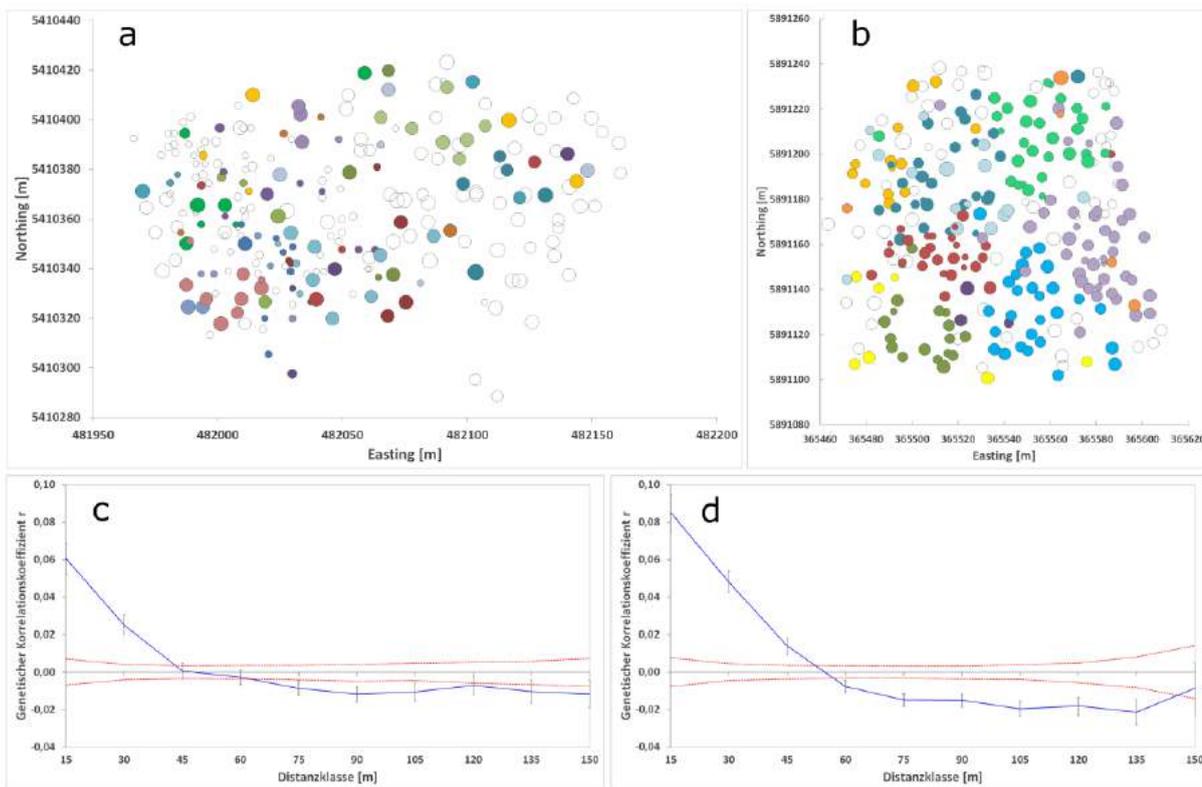


Abbildung 6: Oben: Räumliche Verteilung identifizierter Familien in den Beständen Zimmeracker (a) und Rheinsberg (b). Mitglieder einer Familie sind durch dieselbe Farbe gekennzeichnet. Der Blasendurchmesser kennzeichnet den BHD der jeweiligen Bäume. Unten: Räumlich-genetische Struktur in den Beständen Zimmeracker (c) und Rheinsberg (d). Blaue Linie – Genetischer Korrelationskoeffizient zwischen allen Individuen innerhalb einer Distanzklasse. Rote Linien - Obere und untere Grenze des 95%-Konfidenzintervalls, Korrelationskoeffizienten außerhalb des Konfidenzintervalls sind statistisch signifikant.

Paarungssystem und Ausbreitung genetischer Information

Mithilfe von Elternschaftsanalysen lassen sich Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Altbäumen und Saatgut oder Jungpflanzen der Naturverjüngung identifizieren. Durch Einbeziehung räumlicher Koordinaten der Bäume lässt sich so ein umfassendes Bild des Paarungs- und Ausbreitungssystems erstellen. So lassen sich der Anteil potentieller und realisierter Eltern, der reproduktive Erfolg einzelner Elternbäume, Selbstbefruchtungsraten, Familiengrößen, Ausbreitungsdistanzen von Pollen und Samen sowie der Genfluss innerhalb und zwischen Beständen rekonstruieren.

Die bislang vorliegenden Ergebnisse zeigen trotz deutlicher individueller Unterschiede ein konsistentes Bild im Paarungssystem der Buche in allen untersuchten Beständen. Grundsätzlich nimmt nur eine Minderheit der potentiellen Eltern tatsächlich am Reproduktionsgeschehen teil. Der Anteil reproduktiv aktiver Bäume liegt in den verschiedenen Beständen bei durchschnittlich 30 %. Durchschnittlich 75 % der reproduzierenden Bäume produzieren dabei höchstens drei Nachkommen. Lediglich 25 % der Elternbäume stellen mindestens vier Nachkommen. Gleichzeitig stellen diese wenigen aber reproduktiv erfolgreichen Individuen mit fast 60 % der Nachkommenschaft den überwiegenden Teil der gesamten Verjüngung. Dieser Effekt findet sich trotz Schwankungen in der Stärke in allen untersuchten Beständen.

Es lässt sich daher annehmen, dass es sich hierbei um ein generelles Phänomen der Reproduktionsbiologie der Buche handelt.

Weitere Untersuchungen zum Paarungs- und Ausbreitungssystem werden folgen, um ein umfassendes Bild zur Reproduktion der Buche in naturverjüngenden Beständen zu zeichnen.

Entwicklung anpassungsrelevanter Marker

Ein für die Anpassungsfähigkeit im Klimawandel wichtiges Merkmal ist die Spätfrosttoleranz, die im engen Zusammenhang mit dem zum Teil genetisch determinierten Austriebszeitpunkt steht (vgl. u.a. GÖMORY und PAULE 2011). Aus diesem Grund werden in Ergänzung zu den neutralen Mikrosatelliten genetische Marker für das Merkmal „Austriebstermin“ der Buche entwickelt. Da die Erfolgsaussichten, adaptive Marker zu finden, bei dem sogenannten Kandidatengen-Ansatz eher begrenzt sind, sind genomweite Ansätze unter Anwendung von Technologien des „Next Generation Sequencing“ (NGS) zur Entwicklung von Markerkandidaten angewandt worden. In einem ersten Schritt wurden die gepoolte Gesamt-DNA von jeweils 14 extrem früh bzw. extrem spät austreibenden Bäumen aus einem Herkunftsversuch mittels NGS (PoolSeq) sequenziert und die resultierenden DNA-Sequenzen (Reads) gegen ein vorliegendes Referenzgenom der Buche (MISHRA et al. 2018) angeordnet („gemappt“). Basierend auf diesen „Mappings“ konnten viele SNPs („Single Nucleotide Polymorphisms“) identifiziert werden, die durch deutliche Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen den Pools „früh“ und „spät“ auffallen. Weitere SNPs, die sich durch signifikante Allel- und/oder Genotypabstände zwischen den „frühen“ und „späten“ Buchen unterscheiden, wurden mittels ddRAD („Double Digest RADseq“) der 28 phänotypisierten Einzelbuchen identifiziert.

Eine erste Auswahl dieser SNPs wurde in einem nächsten Schritt mit weiteren Proben von 26 früh und 33 spät austreibenden Bäumen (Validierungsset) mittels PCR und Sangersequenzierung validiert. Dazu sind vor allem ausgewählte Proben von acht Monitoringflächen eingesetzt worden. Abbildung 7 zeigt exemplarisch ein Zwischenergebnis der umfangreichen Markervalidierungen. Bei einem Teil der bisher geprüften SNPs existieren signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede, die eventuell auf eine genetische Kopplung dieser SNPs mit DNA-Regionen verweisen, welche möglicherweise an der Ausprägung des Merkmals Austriebszeitpunkt beteiligt sind (potentiell diagnostische Marker). Da es sich wahrscheinlich um ein komplexes polygenes Merkmal handelt, kann man von der Beteiligung mehrerer DNA-Regionen an der Merkmalsausprägung ausgehen (McKOWN et al. 2018). Eine laufende systematische Genotypisierung aller Buchen des Validierungssets an 500 ausgewählten SNP-Positionen mit SeqSNP wird die Identifizierung weiterer potentiell diagnostischer Markerkandidaten erlauben und damit bereits bekannte Marker (MÜLLER et al. 2017) ergänzen. Erst eine Validierung der neuen Markerkandidaten mit einer Vielzahl weiterer phänotypisierter Buchen wird in zukünftigen populationsübergreifenden Studien genauere Aussagen über die Vorhersagekraft der Marker ermöglichen. Generell werden die Entwicklung genetischer Marker und ihre Erprobung hinsichtlich möglicher Korrelationen mit adaptiven phänotypischen Merkmalen wesentlich zur Beurteilung der klimatischen Anpassungsfähigkeit von Waldbeständen beitragen.

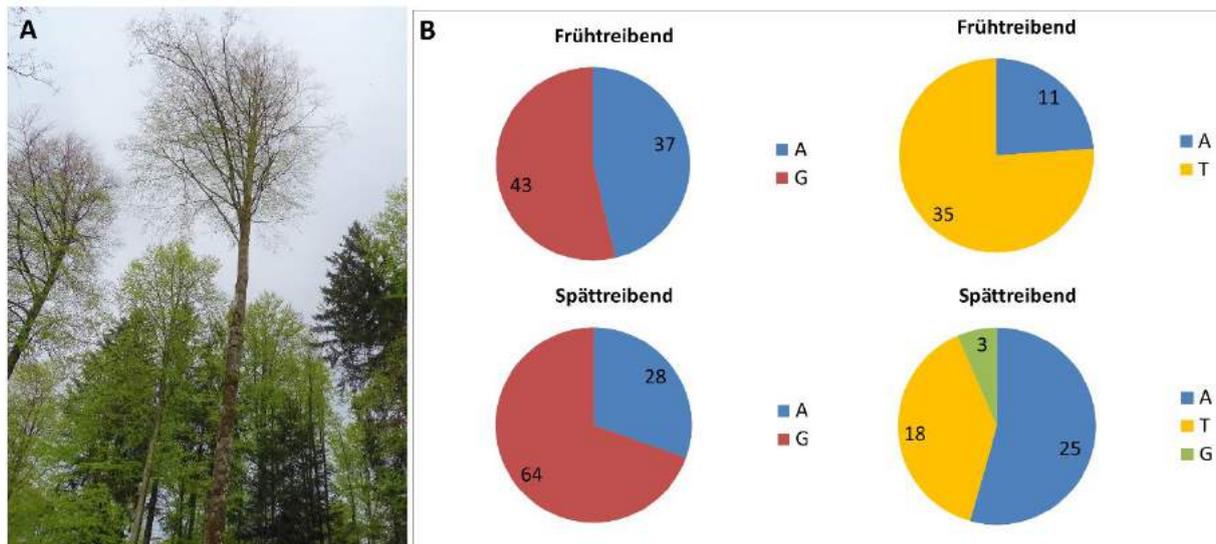


Abbildung 7: Austriebsunterschiede im Buchen-Bergmischwald (A). Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede an einem A/G-SNP im Scaffold1279 und einem A/T-SNP im Scaffold773, getestet an N = 86 bzw. N = 46 ausgewählten Bäumen (B).

Ausblick

Intakte genetische Systeme sind die Voraussetzung sowohl für die Erhaltung genetischer Vielfalt als auch für erfolgreiche Anpassungsprozesse an sich ändernde Umweltbedingungen. Eine langfristige Konzipierung des genetischen Monitorings ermöglicht grundsätzlich den Einsatz bewährter als auch sich stetig neu entwickelnder Methoden und Inhalte, ohne darüber seine Kontinuität zu verlieren (GREGORIUS und DEGEN 2007). Deswegen werden künftig sowohl hochvariable, selektionsneutrale DNA-Marker (Mikrosatelliten) als auch neu zu entwickelnde anpassungsrelevante Marker von Bedeutung sein. Neutrale Mikrosatelliten erlauben eine ständige Überwachung derjenigen Mechanismen des genetischen Systems, welche der Weitergabe und Erzeugung genetischer Information dienen. Sie liefern damit auch Hinweise zu stochastischen Effekten (z.B. Gendrift), die zum Verlust genetischer Vielfalt beitragen (z.B. Änderung der Populationsgrößen und -strukturen und damit auch der Paarungs-, Reproduktions- und Ausbreitungssysteme). Die rasante Entwicklung auf dem Gebiet der Genomforschung wird künftig aber auch molekulare Einblicke in adaptive Merkmale unserer Waldbaumarten ermöglichen. Deshalb werden die DNA-Proben auch langfristig gesichert, um kontinuierliche Zeitreihen sowohl über stochastische als auch adaptive populationsgenetische Vorgänge zu erhalten. So können künftig auch alte Proben von nicht mehr existenten, aber in ihren Eigenschaften beschriebenen Bäumen noch nach Jahrzehnten mit neuen molekulargenetischen Technologien analysiert werden. Entscheidend für den Erfolg eines genetischen Monitorings ist neben der Konzipierung auch dessen Verankerung in bundes- bzw. europaweiten Programmen mit der damit verbundenen Finanzierung, um die langfristige Erhebung und Auswertung der Daten sicherzustellen.

Genetische Aspekte werden gerade im Zusammenhang mit Klimaänderungen von herausragender Bedeutung sein. Vermag sich die Buche auch künftig aus eigener Kraft an veränderte Umweltbedingungen anzupassen oder überfordern die Umweltveränderungen vielerorts das genetische System der Buche? Welche waldbaulichen Verfahren haben stabilisierende oder eher kontraproduktive Auswirkungen auf den Anpassungserfolg? Zu diesen und vielen weiteren entscheidenden Fragestellungen werden künftig im Rahmen eines Risikomanagements bei der Bewirtschaftung unserer Wälder Antworten gefunden werden müssen, für die Buche genauso wie für die ebenfalls im Projekt GENMON bearbeitete Fichte. Die Ergebnisse der Fichtenflächen werden derzeit ausgewertet und sind daher nicht Teil der vorliegenden Arbeit.

Aber auch für andere Baumarten sollte ein genetisches Monitoring eingerichtet bzw. erweitert werden. Das gilt sowohl für weitere Hauptbaumarten als auch für nicht bestandesbildende und eher seltene Baumarten (z.B. *Sorbus torminalis*, *Prunus avium* etc.). Gerade sie könnten im Klimawandel von steigendem Interesse sein. Da diese Baumartengruppen aber deutliche Unterschiede im populationsbiologischen Verhalten aufweisen (räumliche Verteilung, Insektenbestäubung, Selbstinkompatibilität, kombinierte generative und vegetative Vermehrungsstrategien, genetische Introgression aus Kultursorten etc.), ist die Entwicklung modifizierter Monitoringkonzepte ratsam.

Projektförderung

Das Vorhaben wurde aus dem Waldklimafonds mit Mitteln der Bundesministerien für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) und für Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit (BMU) (Förderkennzeichen: 22WC4092) auf Grund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages gefördert. Unser Dank gilt der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE) sowie der Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e. V. (FNR) als Projektträger und Ansprechpartner.

Literatur

- ASUKA Y, TANI N, TSUMARA Y, TOMARU N (2004) Development and characterization of microsatellite markers for *Fagus crenata* Blume. *Molecular Ecology Notes* 4: 101-103.
- BERGMANN F, HOSIUS B (1996) Genetische Variation innerhalb und zwischen Waldbaumarten: Biochemische und populationsgenetische Determinanten der Isoenzym polymorphismen. In: Müller-Starck (Hrsg.): Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. Ecomed-Verlag, S. 26-37.
- EICHHORN J, SUTMÖLLER J, SCHELER B, WAGNER M, DAMMANN I, MEESENBURG H, PAAR U (2019) Auswirkungen der Stürme und der Dürre 2018/2019 auf die Vitalität der Wälder Nordwestdeutschlands. In: Waldzustandsbericht 2019 für die Länder Sachsen-Anhalt, Hessen, Niedersachsen und Schleswig-Holstein.
- EUSEMANN P, PREUSS A, LIESEBACH M, LIESEBACH H (2017) Optimierte Saatgutqualität durch einzelbaumweise Beerntung – Eine Untersuchung an Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Forstarchiv* 88 (1):17-23.
- FINKELDEY R, ZIEHE M (2004): Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management* 197: 231-244.
- FUSSI B, WESTERGREN M, ARAVANOPOULOS F, BAIER R, KAVALIAUSKAS D, FINZGAR D, ALIZOTI P, BOSIC G, AVRAMIDOU E, KONNERT M, KRAIGHER H (2016) Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions. *Environ. Monit. Assess.* 188: 493.
- GÖMÖRY D, PAULE L (2011) Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.* 68 :975-984.
- GREGORIUS HR (1988) The meaning of genetic variation within and between subpopulations. *Theor. Appl. Genetics* 76, 947-951.
- GREGORIUS HR (2001) Sustainable treatment of resources: the genetic basis. In: Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions (Müller-Starck G & Schubert R, eds.), Band 70, S. 203-222.
- GREGORIUS HR, DEGEN B (2007) Monitoring genetischer Ressourcen - Prinzipien und Methoden. *Agrobiodiversität* (F. Begemann et al., Hrsg.), Bd. 27: Monitoring und Indikatoren der Agrobiodiversität, S. 39-65.
- GREGORIUS HR, ROBERDS JH (1986) Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genetics* 71: 826-834.
- HAMRICK JL, GODT MJ (1989) Allozyme diversity in plant species. In *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Brown, Clegg, Kahler & Weir (eds.); Sunderland, MA: Sinauer, S. 43-63.
- HAMRICK JL, GODT MJ (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 351:1291–1298.
- JONES AG, SMALL CM, PACZOLT KA, RATTERMAN NL (2010) A practical guide to methods of parentage analysis. *Molecular Ecology Resources* 10: 6–30.

- JONES OR, WANG J (2010) COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10: 551-555.
- KONNERT M, MAURER W, DEGEN B, KÄTZEL R (2011) Genetic monitoring in forests - early warning and controlling system for ecosystemic changes. *iForest*, 77 – 81.
- KUNZ M, LIESEBACH H, KERSTEN H, MADER M, MÜLLER NA, EUSEMANN P, BECKER F, TRÖBER U, JOCHNER-OETTE S, FUSSI B (2019) Phänotypische Merkmale auf genetischer Ebene sichtbar machen. In: DVFFA: 6. Tagung der Sektion Forstgenetik/Forstpflanzenzüchtung "Forstpflanzenzüchtung für die Praxis", Dresden, 16.-18.09.2019, Tagungsband und Exkursionsführer, S. 47.
- LEVÈVRE S, WAGNER S, PETIT RJ, DE LAFONTAINE G (2011) Multiplexes microsatellite markers for genetic studies of beech. *Molecular Ecology Resources* 12: 484-491.
- MCKOWN AD, KLÁPŠTĚ J, GUY RD, EL-KASSABY YA, MANSFIELD SD (2018) Ecological genomics of variation in bud-break phenology and mechanisms of response to climate warming in *Populus trichocarpa*. *New Phytol.* 220: 300-316.
- MISHRA B, GUPTA DK, PFENNINGER M, HICKLER T, LANGER E, NAM B, PAULE J, SHARMA R, ULASZEWSKI B, WARMBIER J, BURCZYK J, THINES M (2018) A reference genome of the European beech (*Fagus sylvatica* L.). *GigaScience* 7(6).
- MÜLLER M, SEIFERT S, FINKELDEY R (2017) Comparison and confirmation of SNP-bud burst associations in European beech populations in Germany. *Tree Genetics and Genomes* 13: 59.
- MÜLLER-STARCK G (1991) Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. In: Genetic Variation in European Populations of Forest Trees (Müller-Starck G & Ziehe M, eds.), S. 20-37, J.D. Sauerländers Verlag, Frankfurt a.M.
- NAMKOONG G, BOYLE T, GREGORIUS HR, JOLY H, SAVOLAINEN O, RATMAN W, YOUNG A (1996) Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators. Centre for International Forestry Research (CIFOR) Working Paper No. 10, Bogor.
- NAMKOONG G, BOYLE T, EL-KASSABY YA, PALMBERG-LERCHE C, ERIKSSON G, GREGORIUS HR, JOLY H, KREMER A, SAVOLAINEN O, WICKNESWARI R, YOUNG A, ZEH-NLO M, PRABHU R (2002) Criteria and indicators for sustainable forest management: assessment and monitoring of genetic variation. *FGR* 37, FAO.
- PASTOTELLI R, SMULDERS MJM, VAN 'T WESTENDE WPC, VOSMAN B, GIANNINI R, VETTORI C, VENDRAMIN GG (2003) Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. *Molecular Ecology Notes* 6, 288-295.
- PETIT RJ, HAMPE A (2006) Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 37: 187-214.
- PIOTTI A, LEONARDI S, HEUERTZ M, BUITEVELD J, GEBUREK T, GERBER S, KRAMER K, VETTORI C, VENDRAMIN GG (2013) Within-population genetic structure in beech (*Fagus sylvatica* L.) stands characterized by different disturbance histories: Does forest management simplify population substructure? *PLOS One* 8(9): e73391.
- RATNAM W, RAJORA OP, FINKELDEY R, ARAVANOPOULOS F, BOUVET JM, VAILLANCOURT RE, KANASHIRO M, FADY B, TOMITA M, VINSON C (2014) Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives. *Forest Ecology and Management* 333: 52-65.
- ROHDE M, HURLING R, LANGER G, BUßKAMP J, PLASIL P (2019) Insekten und Pilze. In: Waldzustandsbericht 2019 für die Länder Sachsen-Anhalt, Hessen, Niedersachsen und Schleswig-Holstein.
- SCHABERG P, DEHAYES DH, HAWLEY GJ, NIJESOHN SE (2008) Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience. *Forest Ecology and Management* 256: 855-862.
- SCHOPPA FN (2000) Konsequenzen wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen für die aktuelle genetische Zusammensetzung von Waldbaumpopulationen in Mitteleuropa. Dissertation, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen.

Autoren

Dr. AKI M. HÖLTKEN

Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Abt. Waldgenressourcen, Prof.-Oelkers-Str. 6, 34346 Hann. Münden
aki.hoeltken@nw-fva.de

Dr. PASCAL EUSEMANN

Thünen-Institut für Forstgenetik, Sieker Eberswalder Chaussee 3a, Waldsiefersdorf
pascal.eusemann@thuenen.de

Dr. BIRGIT KERSTEN, Dr. HEIKE LIESEBACH

Thünen-Institut für Forstgenetik, Sieker Landstr. 2, 22927 Großhansdorf
birgit.kersten@thuenen.de, heike.liesebach@thuenen.de

KARINA KAHLERT

Thüringen-Forst AÖR- Forstliches Forschungs- und Kompetenzzentrum, Jägerstr. 1, 99867 Gotha

MANUEL KAROPKA

Forstliche Versuchsanstalt Baden-Württemberg (FVA), Wonnhaldestr. 4, 79100 Freiburg

Prof. Dr. RALF KÄTZEL

Landeskompetenzzentrum Forst Eberswalde (LFE), Alfred-Möller-Str. 1, 16225 Eberswalde,

Dr. OLEKSANDRA KUCHMA, Dr. LUDGER LEINEMANN

ISOGEN, Büsgenweg 2, 37077 Göttingen

BERND ROSE

Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz, Hauptstr. 16, 67705 Trippstadt

UTE TRÖBER, Dr. HEINO WOLF

Staatsbetrieb Sachsenforst, Kompetenzzentrum Wald und Forstwirtschaft, Bonnewitzer Str. 34, 01796 Pirna

WOLFGANG VOTH

Landesforst Mecklenburg-Vorpommern, Zeppelinstr. 3, 19061 Schwerin

MARCO KUNZ, Dr. BARBARA FUSSI

Bayerisches Amt für Waldgenetik, Forstamtsstr. 1, 83317 Teisendorf

barbara.fussi@awg.bayern.de, marco.kunz@awg.bayern.de;