

Genetische Artdifferenzierung und Struktur bei der Eiche

Im Zuge der vierten Bundeswaldinventur wurden bundesweit Proben von Stiel- und Traubeneiche gesammelt und genetisch analysiert. Schwerpunkt der Auswertung waren die genetische Differenzierung der beiden Arten, die Bestimmung des Grades an Hybridisierung sowie die Aufdeckung überregionaler genetischer Strukturen. Sollte die Existenz solcher genetischen Strukturen Einfluss auf die forstliche Praxis haben, insbesondere die Gestaltung der Herkunftsgebiete?

TEXT: BIRTE PAKULL, PASCAL EUSEMANN

Im Oktober 2024 wurden die Ergebnisse der vierten Bundeswaldinventur (BWI) veröffentlicht. Im Zuge dieser Inventur wurden erstmals auch Proben für die genetische Analyse wichtiger Baumarten in Deutschland gesammelt. Für die beiden Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur*) und Traubeneiche (*Quercus petraea*), die nach der Rotbuche (*Fagus sylvatica*), die 16,6 % der Waldfläche einnimmt, mit zusammen 11,5 % der Waldfläche zu den wichtigsten Laubbaumarten in Deutschland gehören [1], wurden an je etwa 300 ausgewählten, möglichst gleichmäßig über Deutschland verteilten Inventurtrakten je fünf Bäume beprobt.

Insgesamt wurden etwa 1.500 Stiel- und 1.500 Traubeneichen beprobt. Die Auswahl der Trakte erfolgte anhand der Daten der vorherigen Bundeswaldinventur. Ziel an jedem Trakt war die Einsammlung von entweder fünf Stiel- oder fünf Traubeneichenindividuen. Die Beprobung erfolgte durch das Ein-

sammeln von Blättern oder Knospen durch die jeweiligen lokalen Inventurtrupps, die anschließend per Post verschickt und zentral gesammelt und archiviert wurden. Die DNA der Blätter wurde extrahiert, und die genetische Analyse erfolgte anhand eines Sets von 412 kernlokalisierten genetischen Markern sowie 29 Marker der mütterlich-vererbten Zellorganell-Genome (22 Marker des Chloroplasten-Genoms und sieben Marker des Mitochondrium-Genoms). Eine umfassende Beschreibung der hier vorgestellten Ergebnisse sowie der Versuchsmethodik findet sich in Pakull et al. 2025 [2].

Klare Artdifferenzierung, geringe Hybridisierung

Stiel- und Traubeneiche lassen sich anhand morphologischer Unterschiede der Laubblätter und Früchte voneinander unterscheiden. Eine hohe innerartliche Variation in der Ausprägung

der morphologischen Merkmale und das daraus resultierende Vorhandensein morphologisch intermediärer Individuen bedingt jedoch eine teilweise schwierige Artbestimmung im Feld. Als Erklärungsansätze für diese große morphologische Vielfalt wurden beispielsweise unterschiedliche Standortfaktoren, ein hoher Hybridisierungsgrad oder sogar eine fehlende Abgrenzung der beiden Arten voneinander diskutiert [3, 4].

Auf genetischer Ebene lassen sich beide Arten jedoch klar voneinander trennen [5 – 8]. Eine genetische Differenzierung der beiden Arten war auch für die im Zuge der Bundeswaldinventur eingesammelten Eichenproben anhand des hier eingesetzten Markersets gut möglich. Dabei konnten folgende Erkenntnisse gewonnen werden:

- *Obwohl pro Trakt immer die Einsammlung von lediglich einer einzigen Art, entweder Stiel- oder Traubeneiche, geplant war, kam es immer wieder zu Mischproben, in denen*

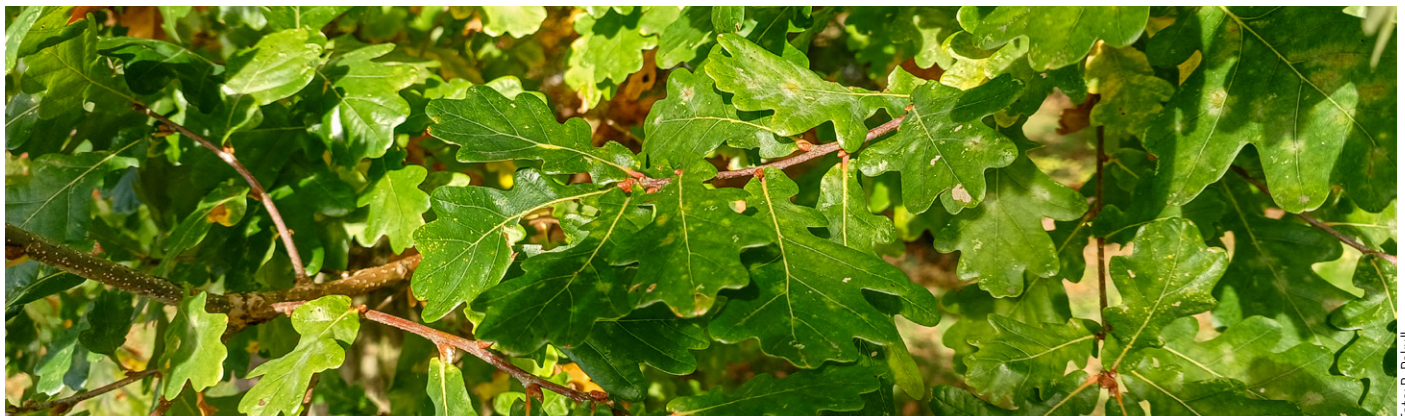


Abb. 1: Blätter der Stieleiche (*Quercus robur*)

Foto: B. Pakull

Individuen beider Arten identifiziert werden konnten. Dies war bei 19 % der analysierten Trakte der Fall und unterstreicht zum einen die manchmal schwierige Artidentifizierung im Feld, zeigt aber auch, dass ein gemischtes Vorkommen beider Arten durchaus häufig ist. Durch Fehlbestimmungen und Mischproben kam es außerdem zu einer Verschiebung des eigentlich gleichmäßig geplanten Verhältnisses der beiden Arten innerhalb der Gesamtprobe. 58 % der eingesammelten Proben konnten genetisch der Stieleiche zugeordnet werden, 39,9 % der Traubeneiche.

- Hybridisierungen zwischen beiden Arten sind möglich. Hybride beider Arten (mindestens 30 % Anteil der jeweils anderen Art) sind jedoch, trotz des häufigen gemeinsamen Auftretens beider Arten, selten und machten nur 2,1 % der analysierten Proben aus. Individuen mit einem geringeren Anteil (10 bis 30 %) genetischer Merkmale der anderen Art, die auf Hybridisierungen in früheren Generationen zurückzuführen sind, machten 1,75 % der analysierten Stiel- und 5,1 % der analysierten Traubeneichenindividuen aus. Dieser asymmetrische Genfluss zwischen den zwei Arten scheint in der zeitlich versetzten Rückbesiedelung Mitteleuropas durch die beiden Arten begründet zu sein, bei der die später einwandernde Traubeneiche verstärktem Genfluss durch die bereits etablierte Stieleiche ausgesetzt war [9, 10].

Regional differenzierte genetische Struktur

Die Analyse mütterlich vererbter Zellorganell-Marker ermöglicht die Analyse auch überregionaler genetischer Strukturen. Die alleinige Weitergabe des Erbguts von der Mutter an die Nachkommen verhindert den durchmischenden Einfluss des väterlichen Pollens, der teilweise längere Strecken überbrücken und somit zur Paarung weit entfernter Individuen beitragen kann. Die Marker der jeweiligen Zellorganellen sind untereinander gekoppelt. Sie bilden bestimmte Allelkombinationen, sogenannte Haplotypen, die gemeinsam vererbt werden.

Im Zuge der letzten Eiszeit überlebte die Eiche in eisfreien Refugien in Südeuropa auf der iberischen Halbinsel,

Schneller ÜBERBLICK

- » **Besonders die Stieleiche weist innerhalb Deutschlands eine klare genetische Struktur in Form eines Nordwest-nach-Südost-Gradienten auf**
- » **Diese genetische Struktur geht potenziell auf die Rückbesiedlung Europas nach der letzten Eiszeit zurück**
- » **Auch Umwelteinflüsse, insbesondere Unterschiede in der Kontinentalität, könnten Einfluss auf die Ausbildung der vorhandenen genetischen Struktur gehabt haben**

der Apenninhalbinsel und dem Balkan. Die voneinander isolierten Populationen bildeten im Laufe der Zeit jeweils charakteristische Haplotypen aus. Nach dem Rückzug des Eises erfolgte die allmähliche Rückbesiedelung Mittel- und Nordeuropas ausgehend aus diesen Refugien. Anhand der Analyse der Haplotypen des Chloroplasten-Genoms konnten die nacheiszeitlichen Rückwanderungslinien der Eichen aus den südlichen Refugien nachvollzogen werden [11, 12]. In Deutschland treffen die verschiedenen Rückwanderungslinien aufeinander und führen zu einer regional deutlich differenzierten genetischen Struktur der verschiedenen Haplotypen.

Die Ergebnisse der Analyse der Haplotypen der im Zuge der BWI eingesammelten Eichenproben lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- *Die genetischen Marker aus Chloroplasten- und Mitochondrium-Genom sind nicht nur untereinander, sondern auch zwischen den beiden Zellorganellen gekoppelt. Ein bestimmter Haplotyp des Chloroplasten-Genoms wird zusammen mit einem bestimmten Haplotyp des Mitochondrium-Genoms vererbt.*
- *Die Haplotypen kommen mit ähnlichen Häufigkeiten in beiden Eichenarten vor, was für einen langfristigen und kontinuierlichen historischen Austausch genetischen Materials zwischen beiden Arten durch Hybridisierung spricht.*

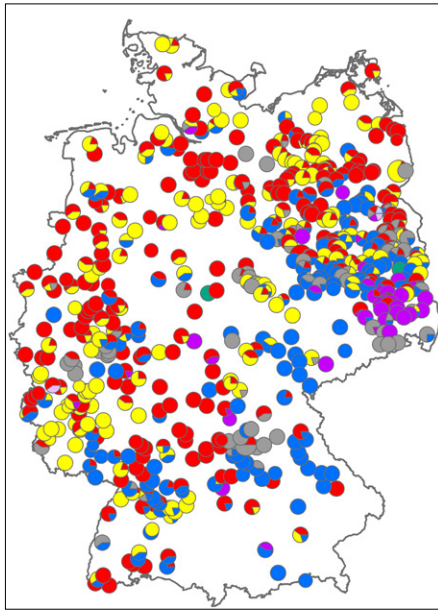
- *Die Verteilung der Haplotypen in Deutschland zeigt eine deutlich erkennbare regional differenzierte genetische Struktur, beeinflusst durch das Aufeinandertreffen der verschiedenen nacheiszeitlichen Rückwanderungslinien (Abb. 2). Im Nordwesten dominieren Haplotypen von der iberischen Halbinsel (gelb) sowie der Apenninhalbinsel (rot). Im Südosten findet man vor allem Haplotypen, die ihren Ursprung in der Balkanregion haben (blau). Haplotyp 5 (lila) findet sich vor allem im östlichen Sachsen und ist ansonsten vor allem in Osteuropa und der Apenninhalbinsel verbreitet. Haplotyp 4 (grau) zeigt keine regional differenzierte Struktur in Deutschland und ist ansonsten vor allem im östlichen Europa verbreitet. Einige seltene Haplotypen (grün/hellblau) stammen potenziell aus Osteuropa. Ihr Vorkommen in Deutschland ist wahrscheinlich auf menschlichen Saatguttransport zurückzuführen.*

Klare genetische Struktur bei der Stieleiche

Auch die zellkern-lokaliserten Marker können, insbesondere bei einer höheren Anzahl eingesetzter Marker, Informationen über die räumlich-genetische Struktur geben. Für die Traubeneiche konnte in unserer Analyse keine deutliche räumlich-genetische Struktur anhand des verwendeten Markersets identifiziert werden. Für die Stieleiche konnte jedoch eine klare Trennung in zwei genetische Gruppen festgestellt werden. Diese zeigen eine deutliche räumliche Strukturierung und folgen einem klaren Nordwest-zu-Südost-Gradienten (Abb. 3).

Dieser genetische Gradient stimmt gut mit der Struktur der Organell-Marker überein und erklärt sich wie diese wahrscheinlich durch die regional differenzierte Verbreitung nacheiszeitlicher Rückwanderungslinien.

Trotz einiger Fälle, die auf menschlichen Saatguttransfer hinweisen, lassen sich die genetischen Strukturen durch den natürlichen Prozess der nacheiszeitlichen Rückwanderung erklären. Dass diese natürlichen Strukturen trotz der intensiven Nutzung über Jahrhunderte hinweg erhalten geblieben sind, ist ein deutlicher Hinweis,



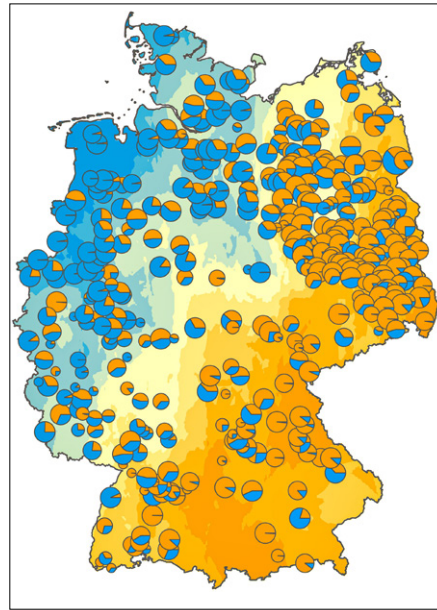
Grafik: B. Pakull

Abb. 2: Chloroplasten-Haplotypen. Jedes Tortendiagramm entspricht einem Trakt der Bundeswaldinventur, der für die genetische Analyse der Eiche beprobt wurde. Die Zusammensetzung der einzelnen Tortendiagramme entspricht der Haplotypen-Zusammensetzung der beprobten Individuen eines Traktes. Stiel- und Traubeneiche teilen sich die gleichen Haplotypen und sind zusammen dargestellt. Die dargestellten Haplotypen basieren auf den genetischen Markern des Chloroplasten-Genoms. Die Marker des Mitochondrium-Genoms weisen eine nahezu vollständige Kopplung mit diesen Markern auf und liefern keine zusätzlichen Strukturinformationen.

dass eine genetisch nachhaltige forstliche Nutzung auf großräumiger Ebene grundsätzlich möglich ist.

Hinweise auf klimabedingte Beeinflussung

Mithilfe generalisierter linearer Modelle wurden mögliche Zusammenhänge zwischen der räumlichen Verteilung der zwei genetischen Gruppen und verschiedenen Klimavariablen untersucht. Dabei konnte eine hohe Korrelation zwischen der genetischen Struktur und der Kontinentalität festgestellt werden. Eine Karte der Kontinentalitätswerte in Deutschland (Abb. 4) zeigt einen sehr ähnlichen Gradienten von Nordwest (maritimes Klima) zu Südost (kontinentaleres Klima). Korrelation bedeutet nicht zwangsläufig Kausalität, es ist jedoch denkbar, dass die beiden Gruppen bedingt durch die geographische Lage ihrer Eiszeitrefugien stärker an ozeanische bzw. kontinentale Klimabedingungen angepasst sind. Eine derartige hypothetische Vor-

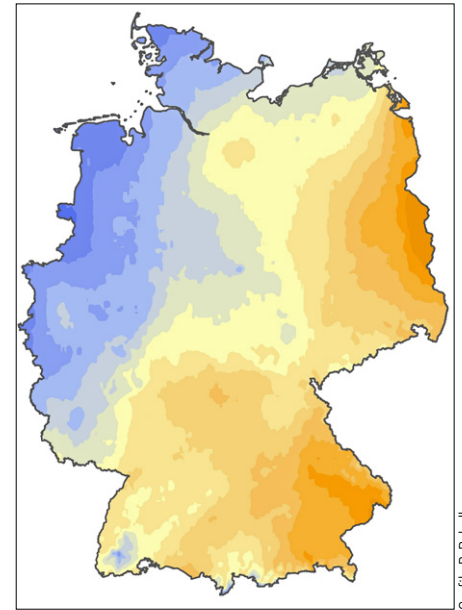


Grafik: B. Pakull

Abb. 3: Aufteilung der Stieleiche in zwei genetische Gruppen. Jedes Tortendiagramm entspricht einem Trakt der Bundeswaldinventur, in welchem Stieleiche für die genetische Analyse beprobt wurde. Die Größe der Tortendiagramme variiert je nach Anzahl der beprobten Individuen (durch Mischproben aus Stiel- und Traubeneiche wurden in einigen Trakten weniger als fünf Individuen der Stieleiche beprobt). Im Hintergrund findet sich zur Verdeutlichung eine Kriging-Interpolation der prozentualen Gruppenzuordnung der einzelnen Trakte.

angepasstheit der Refugialpopulationen kann bedingt haben, dass die Rückwanderung sich am Verlauf entsprechender klimatischer Gradienten orientierte. Ein vergleichbarer Fall, bei dem die nacheiszeitliche Rückwanderung unterschiedlicher Refugialpopulationen entlang eines Klimagradienten erfolgte, wurde beispielsweise bei der Gemeinen Fichte in Schweden beobachtet [13].

Bedingt durch die Schwierigkeiten, korrelative und kausale Zusammenhänge zu trennen, bedarf es allerdings weiterer Untersuchungen, um zu klären inwieweit sich diese Beobachtung beispielsweise auch in Wüchsigkeit und Vitalität widerspiegelt. Vor dem Hintergrund der erwarteten Klimaänderungen legt der beobachtete Zusammenhang nahe, die Leistungs- und Anpassungsfähigkeit der Stieleiche im Klimawandel noch gezielter in den Fokus zu nehmen. Die hier aufgedeckten Strukturen ermöglichen es, auch den genetischen Hintergrund untersuchter Herkünfte explizit z. B. in den



Grafik: B. Pakull

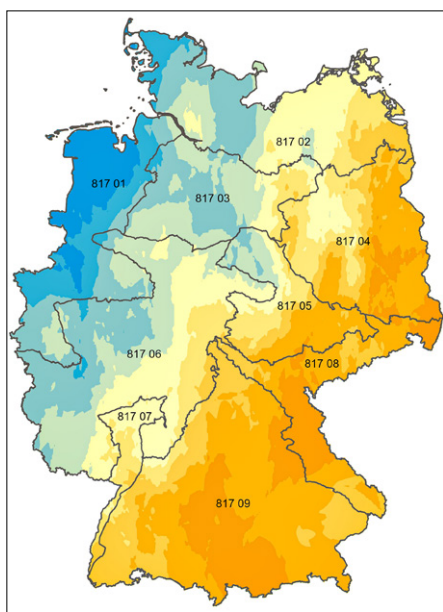
Abb. 4: Kriging-Interpolation der Kontinentalität [Temperaturdifferenz zwischen durchschnittlicher Temperatur des durchschnittlich wärmsten und durchschnittlich kältesten Monats [°C] in Deutschland, Referenzperiode 1961-1990]. Die Interpolation basiert auf Datenpunkten auf einem 5 km²-Raster.

Aufbau von Herkunftsversuchen und in die Interpretation von Ergebnissen einzubeziehen.

Sind Herkunftsgebiete noch zeitgemäß?

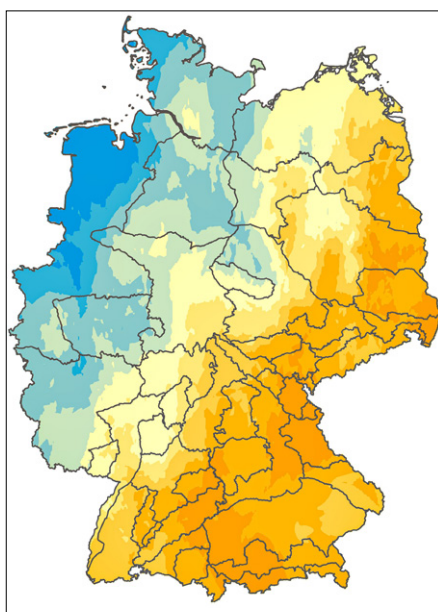
Die räumliche Verteilung der beiden genetischen Gruppen der Stieleiche trägt darüber hinaus zur Debatte bei, inwieweit die derzeit verwendeten Herkunftsgebiete noch zeitgemäß sind [14]. Nach § 2 Abs. 7 des Forstvermehrungsgutgesetzes (FoVG) sind Herkunftsgebiete definiert als „das Gebiet oder die Gesamtheit von Gebieten mit annähernd einheitlichen ökologischen Bedingungen, [...] die unter Berücksichtigung der Höhenlage ähnliche phänotypische oder genetische Merkmale aufweisen“.

Die zwei genetischen Gruppen der Stieleiche lassen sich auf die eiszeitlichen Refugialgebiete zurückführen und stellen somit zwei sich über lange Zeiträume getrennt voneinander entwickelte Gruppen dar, die potenzi-



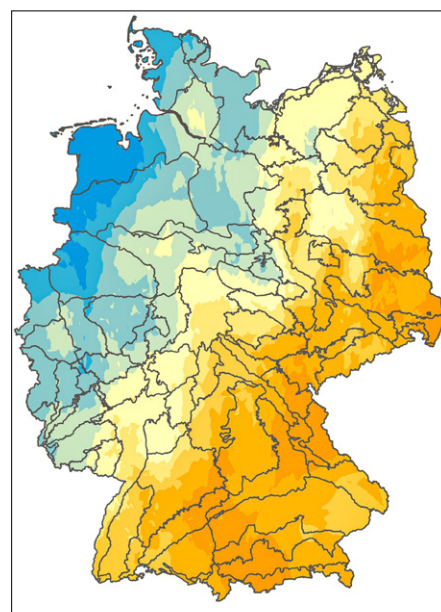
Grafik: B. Pakull

Abb. 5a: Kriging-Interpolation der genetischen Gruppenzuordnung der Stieleiche in Kombination mit den Grenzen der Herkunftsgebiete der Stieleiche in Deutschland



Grafik: Birte Pakull

Abb. 5b: Kriging-Interpolation der genetischen Gruppenzuordnung der Stieleiche in Kombination mit den Grenzen der Herkunftsgebiete der Stieleiche in den ökologischen Grundeinheiten.



Grafik: B. Pakull

Abb. 5c: Kriging-Interpolation der genetischen Gruppenzuordnung der Stieleiche in Kombination mit den Grenzen der Herkunftsgebiete der Stieleiche in den forstlichen Wuchsgebieten.

ell unterschiedliche genetische Merkmale aufweisen. Die aktuellen Herkunftsgebiete bilden diese Struktur allerdings nur teilweise ab. Während z.B. die Gebiete 817 01, 08 und 09 gut mit den dort vorherrschenden genetischen Gruppen übereinstimmen, zei-

gen insbesondere das Gebiet 817 02 sowie die Gebiete 817 05 und 06 eine schlechtere Übereinstimmung (Abb. 5A). Die als Alternative vorgeschlagenen ökologischen Grundeinheiten bilden den genetischen Gradienten in deutlich besserer Weise ab (Abb. 5B).

Die ebenfalls als Alternative diskutierten forstlichen Wuchsgebiete zeigen die beste Übereinstimmung (Abb. 5C), fallen allerdings teilweise so kleinräumig aus, dass auf dieser Basis die praktische Anwendbarkeit von Herkunftsempfehlungen und Saatguthandel an ihre Grenzen stoßen könnte. Bezogen auf die Stieleiche stellen sich die ökologischen Grundeinheiten daher als sinnvoller Kompromiss dar, um sowohl dem Anspruch des FoVG als auch dessen praktischer Umsetzbarkeit Genüge zu tun.

Literaturhinweise:

[1] Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft(2024): *Der Wald in Deutschland - Ausgewählte Ergebnisse der vierten Bundeswaldinventur*. Bonn. [2]Pakull, B., et al.(2025): Hybridization, spatial genetic structure and potential environmental preadaptation in *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Germany-results from the 4th National Forest Inventory. *Tree Genetics & Genomes*, 2025. 21(2): p. 11. [3]Landesbetrieb Wald und Holz NRW (2014): , *Empfehlungen zur naturnahen Bewirtschaftung von Stiel- und Trauben-Eichenbeständen in Nordrhein-Westfalen*. 2014, Münster: 96. [4]Gugerli, F.;Brodbeck, S.;Holderegger, R. (2005):Die unerträgliche Leichtigkeit, eine reine Eiche zu sein: Blattmorphologie und genetischer Fingerabdruck als unterschiedlich einsetzbare Bestimmungshilfe. *Inf.bl. Forsch.ber. Landsch.*, 2005(63): p. 1-5. [5]Guichoux, E., et al.(2011): Two highly validated multiplexes (12-plex and 8-plex) for species delimitation and parentage analysis in oaks (*Quercus* spp.). *Molecular Ecology Resources*, 2011. 11(3): p. 578-585. [6]Reuttmann, O.;Gugerli, F.;Rellstab, C. (2020): A species-discriminatory single-nucleotide polymorphism set reveals maintenance of species integrity in hybridizing European white oaks (*Quercus* spp.) despite high levels of admixture. *Annals of Botany*, 2020. 125(4): p. 663-676. [7]Degen, B., et al. (2021): *Applying targeted genotyping by sequen-*

*cing with a new set of nuclear and plastid SNP and indel loci for *Quercus robur* and *Quercus petraea**. *Conservation Genetics Resources*, 2021. 13(3): p. 345-347. [8]Schroeder, H.; Kersten,B. (2023): *A Small Set of Nuclear Markers for Reliable Differentiation of the Two Closely Related Oak Species *Quercus Robur* and *Q. Petraea**. *Plants*, 2023. 12(3): p. 566. [9]Petit, R.J., et al(2004): Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. 2004. 161(1): p. 151-164. [10]Leroy, T., et al.(2020): Adaptive introgression as a driver of local adaptation to climate in European white oaks. *New Phytologist*, 2020. 226(4): p. 1171-1182. [11]Petit, R.J., et al.(2002): Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest ecology management*, 2002. 156(1-3): p. 5-26. [12]Petit, R.J., et al.(2002): Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest ecology management*, 2002. 156(1-3): p. 49-74. [13] Li, L., et al.(2022): Teasing apart the joint effect of demography and natural selection in the birth of a contact zone. *New Phytologist*, 2022. 236(5): p. 1976-1987. [14]Liesebach, M.; Schneck V. (2016):Ist die Einteilung der forstlichen Herkunftsgebiete in Deutschland noch zeitgemäß? *Thünen Report*, 2016. 45: p. 15-20.



Dr. Birte Pakull

birte.pakull@thuenen.de,

und Pascal Eusemann arbeiten derzeit im Projekt „Genetische Diversität der Kiefer in Deutschland [GenDivKiefer]“ im Thünen-Institut für Forstgenetik.