

---

# Genfluss in Waldbeständen

Barbara Fussi, Monika Konnert und Eva Cremer

**Schlüsselwörter:** Genfluss, Stieleiche (*Quercus robur*), Buche (*Fagus sylvatica*), Wildkirsche (*Prunus avium*)

**Zusammenfassung:** Unter Genfluss versteht man den Austausch von Genen innerhalb und zwischen Beständen durch Pollen- und Samenausbreitung. Einzelbäume und Bestände sind über Genfluss »genetisch vernetzt«. Hochvariable DNA-Marker (sogenannte Mikrosatelliten) ermöglichen eine exakte Nachverfolgung des Genflusses und die Bestimmung der elterlichen Anteile in den Nachkommen (z. B. in Samen und Sämlingen) der Waldbäume. Räumliche Distanzen der Pollen- und Samenverbreitung können berechnet und der Eintrag von Fremdpollen in Populationen nachgewiesen werden. Am Beispiel der windbestäubten Baumarten Stieleiche (*Quercus robur*) und Buche (*Fagus sylvatica*) sowie der insektenbestäubten Vogelkirsche (*Prunus avium*) werden Ergebnisse zu Pollenausbreitung und Paarungssystem aufgezeigt und ihre Bedeutung für den Erhalt der genetischen Vielfalt in Raum und Zeit diskutiert.

Wälder sind Ökosysteme mit großer genetischer Vielfalt. Die Anpassungsfähigkeit eines Waldbestands ist umso höher, je mehr unterschiedliche Genotypen er enthält. Aus dem vorhandenen Genpool werden sich im Laufe des Anpassungsprozesses diejenigen Genotypen durchsetzen, die unter den jeweils gegebenen Umweltbedingungen die höchste Fitness haben, d. h. die überleben und sich fortpflanzen. Zum Erhalt der genetischen Variation in Raum und Zeit tragen natürliche Vorgänge bei, zu denen auch der Genfluss gehört. Darunter versteht man den Austausch von Genen innerhalb und zwischen Beständen. Paarungssystem und Genfluss sind wichtige Faktoren, die die genetische Vielfalt einer Art und die räumliche Struktur dieser Vielfalt bestimmen.

Durch die sexuelle Vermehrung geben die Waldbäume die in einer Generation enthaltene genetische Information an die Folgegeneration weiter. Dabei trifft der Pollen vom Vaterbaum auf die weibliche Blüte des Mutterbaumes, mit der er verschmilzt. Durch die Kombination der genetischen Information des Pollens mit der

Samenzelle entsteht der neue Genotyp des Samens. Die Verbreitung des Pollens, bei unseren heimischen Waldbaumarten vorrangig durch Wind, führt somit zur Verbreitung der genetischen Information und wird als Genfluss bezeichnet. Gleiches gilt für die Samenverbreitung, einer weiteren Komponente des Genflusses, oft auch als Migration bezeichnet (z. B. Finkeldey 2010). Einzelbäume und Bestände sind über Pollen- und Samenausbreitung »genetisch vernetzt«.

Hochvariable DNA-Marker (sogenannte Mikrosatelliten) ermöglichen eine exakte Nachverfolgung des Genflusses. Die elterlichen Anteile im Samen und das Paarungsmuster können nachvollzogen werden. Studien dieser Art werden daher auch als »Elternschaftsanalysen« bezeichnet (z. B. Gugerli 2009). Aufbauend auf dem genetischen Fingerabdruck aller blühfähigen Bäume eines Bestands oder einer Samenplantage sowie deren Nachkommen (Samen, Sämlinge, Jungpflanzen) können räumliche Distanzen der Pollen- und Samenverbreitung berechnet oder Eintrag von Fremdpollen in die untersuchte Population nachgewiesen werden. Auch kann erkannt werden, ob in einer Population die genetische Vielfalt über die Generationen erhalten bleibt und man somit von einem intakten Genfluss mit Zufallspaarung ausgehen kann oder ob Störungen das Paarungsverhalten negativ beeinflussen. Solche Studien haben neben einem theoretischen Erkenntnisgewinn auch eine hohe praktische Relevanz, bieten sie doch Entscheidungshilfen z. B. für die Durchführung von Erntemaßnahmen, die Anlage von Samenplantagen, von Generhaltungsmaßnahmen bei seltenen Baumarten und Reliktpopulationen u. v. m.

Die nachfolgenden Studien in einem Stieleichen- und in einem Buchenbestand sowie in einer Samenplantage der Vogelkirsche beschäftigen sich mit Genfluss bei zwei windbestäubten und einer insektenbestäubten Baumart.

## Genfluss im Stieleichenbestand »Eichet«

In einem deutschlandweiten Projekt zum Thema »genetisch nachhaltige Saatguternte« wurden drei Erntebestände der Eiche einer intensiven genetischen Analyse unterzogen. Darunter war auch der Stieleichen-Erntebestand »Eichet« nahe Freilassing (Oberbayern). In dem 2,4 ha großen Bestand (Abbildung 1) wurden alle 600 Altbäume eingemessen (GPS Koordinaten) und für die genetische Analyse beprobt.

Des Weiteren wurden 40 Einzelbaumabsaaten und 40 daraus angezogene Sämlingspartien beprobt (jeweils 20 Individuen pro Kollektiv). Im Labor wurde die genetische Zusammensetzung der einzelnen Individuen (Altbäume, Samen, Jungpflanzen) an elf hochvariablen Kernmikrosatelliten-Genorten bestimmt. Darauf aufbauend wurden Elternschaftsanalysen durchgeführt (Programm CERVUS – Kalinowski et al. 2007) und die genetische Diversität in den verschiedenen Entwicklungsstadien mittels unterschiedlicher Parameter quantifiziert (Programm Fstat v. 2.9.3.2 – Goudet 1995; Programm GenALEx – Peakall und Smouse 2006; GDA\_NT – Degen, unveröffentlicht).

Von den 600 Altbäumen des Bestands waren 282 (d. h. 47%) als Pollenspender bei den untersuchten Nachkommen mit relativ ausgeglichener Verteilung in den 40 Einzelbaumabsaaten beteiligt. 44,3% der Väter (d. h. 125 Bäume) waren jeweils einmal beteiligt; andere häufiger, davon sechs Bäume öfter als zehnmals.

Unmittelbar benachbarte Bäume oder solche mit überlappenden Kronen kreuzten sich häufiger als weiter entfernt stehende. Dies wurde auch in der Pollenverbreitungsdistanz innerhalb des Bestands deutlich. Für 25% des Pollens wurde eine Verbreitung von nur 20 m gefunden. Weitere 25% wurden bis zu 60 m verbreitet. Ein sehr geringer Anteil (unter 2%) konnte aber auch noch bei einer Distanz von 420 m detektiert werden. Der Mittelwert der Pollenverbreitung lag bei 88 m.

In den untersuchten Nachkommen wurden keine Vollgeschwister gefunden. Der Anteil der Verwandtenpaarung war mit 16% ebenfalls gering. Die Selbstbefruchtung (Mutter = Vater) lag bei unter 1%, so dass Inzucht ausgeschlossen werden kann. Da sich in der näheren Umgebung kein größerer Eichenbestand befindet, ist der Polleneintrag von außerhalb mit ca. 17% auch vergleichsweise gering. Zum Vergleich betrug er in den beiden anderen untersuchten Eichenbeständen, die weniger gut isoliert waren, 42% bzw. 37% (BMELV/BLE

2012). Auch andere Autoren berichten, dass fast die Hälfte des erfolgreich befruchtenden Pollens von außerhalb der untersuchten Bestände stammte (Streiff et al. 1999; Lepais et al. 2009).

Diese Ergebnisse sprechen für einen effektiven Genfluss durch Pollen innerhalb des Bestands und für ein intaktes Paarungssystem. Die Anzahl der Paarungspartner (blühfähige Bäume) ist hoch und der Pollen ist gut durchmischt, so dass sich nicht nur räumlich nahestehende Bäume miteinander paaren. Als Folge sind die Unterschiede in der genetischen Diversität zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien sehr gering (Abbildung 2). Das bedeutet, dass sich die genetische Variabilität des Altbestands in den Samen der 40 Stieleichen bzw. in den daraus gezogenen Sämlingen gut wiederfindet.



Abbildung 1: Stieleichenbestand »Eichet« bei Freilassing  
Foto: ASP

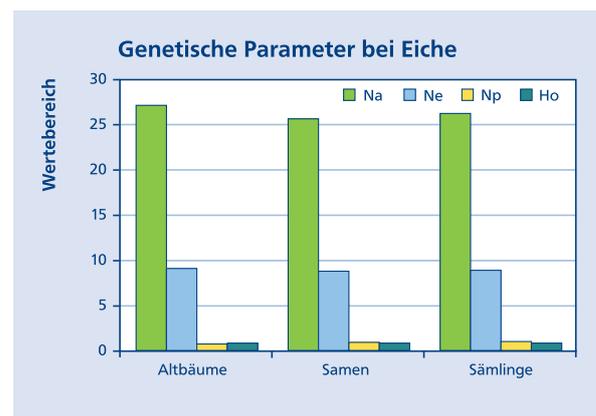


Abbildung 2: Genetische Parameter der unterschiedlichen Entwicklungsstadien bei der Eiche.

(Na: mittlere Anzahl der Allele je Genort; Ne: genetische Diversität; Np: mittlere Anzahl der privaten Allele je Genort; Ho: mittlere beobachtete Heterozygotie, hier mit Wertebereich auf der x-Achse von 0 bis 1 – entspricht 0 bis 100%)

Diese Ergebnisse sind unter anderem für die Praxis einer genetisch nachhaltigen Saatguternte relevant. Eine aus genetischer Sicht optimale Ernte forstlichen Saatguts ist dann realisiert, wenn es im Saatgut eine hohe genetische Vielfalt (effektive Anzahl Allele, Anzahl Genotypen) gibt und wenn die genetischen Unterschiede zwischen dem Saatgut und den Altbäumen des Erntebestands gering sind. Da sich nachgewiesenermaßen überproportional viele Bestäubungen in den ersten Entfernungsklassen ergeben, ist in dem Eichenbestand die Gewinnung von Saatgut von benachbarten Bäumen kritisch zu sehen. In dem erwähnten Projekt zur »Etablierung einer Standardmethode zur genetisch nachhaltigen Ernte von forstlichem Vermehrungsgut in zugelassenen Saatgutbeständen« (FKZ 07/BM009 gefördert im Auftrag des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft durch die Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung) wird daher empfohlen, in kleineren Beständen (<10 ha) einen Mindestabstand von 20m zwischen Samenbäumen und in größeren Beständen (>10 ha) einen Mindestabstand von 50m zwischen Saatgutbäumen einzuhalten. Diese Regelungen sind im derzeitigen Forstvermehrungsgutgesetz nicht enthalten und werden bislang kaum befolgt.

### Genfluss in einem Buchenbestand

In einer deutschlandweiten Pilotstudie zum genetischen Monitoring, an der auch das ASP beteiligt war, wurden in drei Buchenbeständen unter anderem Untersuchungen der Pollenverbreitung und des Paarungssystems durchgeführt. Die Zielsetzung einer solchen als »Monitoring« bezeichneten genetischen Langzeitbeobachtung ist es, den Zustand und die Veränderungen des genetischen Systems von Baumarten anhand von Kriterien, Indikatoren und Verifikatoren über einen langen Zeitraum zu erfassen (Kätzel et al. 2005; Konnert et al. 2011). Die Indikatoren zeigen, ob das System intakt ist, die Verifikatoren dienen der Überprüfung dieser Feststellungen (Boyle 2000). Zu den Indikatoren gehören unter anderem das Paarungssystem und der Genfluss. Als Verifikatoren dazu dienen z.B. die Selbstbefruchtungsrate, der Pool der potenziellen Eltern und die Pollen- und Samenverbreitung (Namkoong et al. 1996).

Als Monitoringfläche in Bayern wurde durch das ASP eine Level-II-Beobachtungsfläche bei Freising ausgewählt. Innerhalb der vier Hektar großen Monitoringfläche wurden 302 Altbäume eingemessen und für genetische Untersuchungen beprobt (Abbildung 3).



Abbildung 3: Buchen-Monitoringfläche bei Freising  
Foto: H.-P. Dietrich

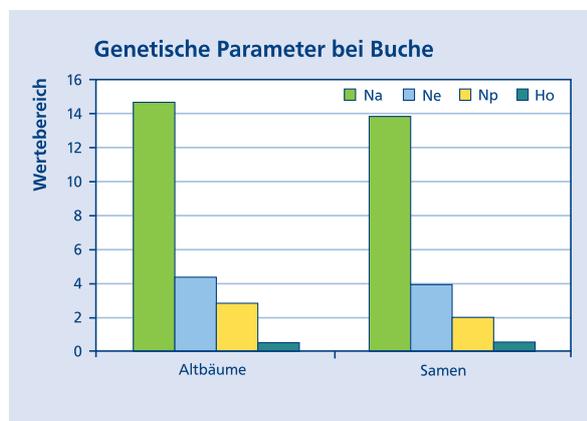


Abbildung 4: Genetische Parameter der unterschiedlichen Entwicklungsstadien bei der Buche. (Na: mittlere Anzahl der Allele je Genort; Ne: genetische Diversität; Np: mittlere Anzahl der privaten Allele je Genort; Ho: beobachtete Heterozygotie, hier mit Wertebereich auf der x-Achse von 0 bis 1 – entspricht 0 bis 100 %)

Desgleichen wurden jeweils 20 Eckern von 19 Einzelbaumabsaaten untersucht. Zum Einsatz kamen auch hier hoch variable Mikrosatelliten an sechs Genorten. Für die Berechnungen zum Paarungssystem wurde die Software MLTR (Ritland 2002) eingesetzt. Die Elternschaftsanalysen wurden wie bei Eiche mit der Software CERVUS durchgeführt (Kalinowski et al. 2007). Dabei wurde der jeweils höchst wahrscheinliche Vater einer Buchecker gewählt und daraus die Distanz zwischen Mutter und Vater berechnet, die die Pollenverbreitungsdistanz bzw. den Genfluss durch Pollen darstellt.

Im Mittel wurde der effektive Pollen über 63m innerhalb des Bestands verbreitet. Die geringste Distanz wurde bei 5m, die größte bei 121m gefunden. Diese Werte sind in allen drei untersuchten Buchenbeständen ähnlich und sind etwas geringer als bei den Eichenbeständen in der vorhergehenden Untersuchung.

Unter den Nachkommen (Samen) wurden 8,4% Vollgeschwister gefunden. Dies ist deutlich höher als in den beiden anderen in das Monitoring einbezogenen Buchenbeständen, wo keine bzw. ca. 4,0% Vollgeschwister identifiziert wurden (Maurer et al. 2008). Allerdings ist die Paarung von Verwandten mit 15% niedrig und mit der in den beiden anderen Beständen fast identisch. Die Selbstbefruchtung war mit 2,7% ebenfalls gering.

Zusammenfassend zeigen aber auch diese Ergebnisse ein weitgehend intaktes Paarungssystem und ein hohes Weitergabepotenzial der genetischen Information an die Nachfolgeneration. Als Folge ergab auch hier der Vergleich von Altbäumen und Samen, ähnlich wie bei Eiche, kaum Unterschiede in der genetischen Variabilität (Abbildung 4). Die genetische Vielfalt war in den Samen etwas geringer als bei den Altbäumen. Dies kann aber mit der vergleichsweise geringen Anzahl von Mutterbäumen (19) zusammenhängen. Die Untersuchungen bei Eiche haben nämlich gezeigt, dass mit zunehmender Anzahl beernteter Samenbäume die genetische Diversität des Saatguts steigt und die genetische Ähnlichkeit des Saatguts mit den Altbäumen zunimmt. Ab einer bestimmten Anzahl Bäume (bei Eiche ca. 35) ist die Zunahme der Diversität aber nur noch sehr gering.

Für das genetische Langzeitmonitoring sind solche Untersuchungen wichtig als Frühwarnsystem für Veränderungen auf übergeordneten Monitoringebenen (z. B. Bestandsstruktur, Vitalität, Naturverjüngung) (Kätzel et al. 2005). Denn Verschiebungen auf der Ebene des genetischen Systems treten deutlich früher auf als sichtbare Veränderungen in der Stabilität und der Wachstumsleistung.

### Genfluss in einer Samenplantage der Vogelkirsche

Samenplantagen sind gezielt zusammengesetzte Zuchtpopulationen, die der Erzeugung von hochwertigem forstlichem Vermehrungsgut dienen. Dafür werden sogenannte »Plusbäume« mit überdurchschnittlichen phänotypischen Eigenschaften (z. B. Form, Vitalität) und hoher Wachstumsleistung in einer Bestäubungseinheit zusammengeführt. Um eine möglichst hohe genetische Ähnlichkeit zwischen Altbäumen und Nachkommen zu haben, ist man bestrebt, den Standort so zu wählen, dass der Eintrag von Fremdpollen in die Plantage möglichst gering ist. Externer Pollen steigert zwar die Diversität im Saatgut, er verringert jedoch auch die



Abbildung 5: Vogelkirschenplantage »Liliental« in Baden-Württemberg Foto: M. Karopka

genetische Ähnlichkeit zwischen den Altbäumen des Saatgutbestands und deren Nachkommen.

Eine der meistgenutzten forstlichen Samenplantagen in Deutschland ist die Vogelkirschenplantage »Liliental« in Baden-Württemberg (Abbildung 5). Sie wurde 1963 auf 3,3 ha begründet und enthält 49 Klone in mehrfacher Wiederholung. 1996 wurde die Plantage durch Anpflanzung weiterer Klone um 0,75 ha erweitert. Eine erste genetische Analyse der 49 Klone des 1963 begründeten Teils und ihrer Nachkommen ergab mit mindestens 42% per Klon einen sehr hohen Anteil von Fremdpollen (Dounavi und Karopka 2010). Darin sah man eine mögliche Ursache für die teilweise schlechte Qualität der aus den Samen produzierten Pflanzen. Als Maßnahme zur Verminderung der »Pollenverfälschung« wurden daraufhin zahlreiche Kirschen in der Umgebung der Plantage entnommen.

Um diese für die Forstpraxis sehr wichtige Aussage und die Effektivität der Maßnahme zu überprüfen, wurde für das Samenjahr 2013 die Untersuchung wiederholt. Mittels zwölf hochvariabler Kernmikrosatelliten-Marker wurde diesmal der genetische Fingerabdruck aller Plantagenglieder (insgesamt 577 Individuen) erstellt und weitere 26 Einzelbaumabsaaten untersucht. Je Absaat wurden 15–16 Samen analysiert. Die Berechnungen zum Paarungssystem erfolgten mit der Software MLTR (Ritland 2002). Für alle Vaterschaftsanalysen wurde die Software CERVUS (Kalinowski et al. 2007) eingesetzt. Bei der Vaterschaftsanalyse konnte bei 85% der Samen ein Vater zugeordnet werden. Damit lag der Polleintrag von Bäumen außerhalb der Plantage bei 15% und ist somit deutlich geringer als bei der Untersuchung 2010. Dies kann eine Folge der Entnahme der umliegenden Kirschen sein. Innerhalb der Plantage

wurden drei Genotypen als durchgewachsene Unterlagen identifiziert. Zwei dieser Genotypen waren auch als Väter beteiligt und trugen 3% des Pollens zum untersuchten Saatgut bei. Dieser Anteil wird nach der Entnahme der betroffenen Bäume (vermutliche Unterlagen) in Zukunft als Fremdpollenanteil wieder wegfallen. Eine ähnliche Untersuchung in drei natürlichen Beständen zeigte einen Polleneintrag von außerhalb zwischen 8% und 25% (Degen et al. 2012).

In der Plantage Liliental waren 2013 mehr als 60% der Genotypen der Plantage als Väter an den untersuchten Einzelbaumabsaaten beteiligt und trugen damit zur Weitergabe der genetischen Information über Samenproduktion bei. Die drei erfolgreichsten Väter waren in 20–29 Samen vertreten und stellten damit knapp 22% des erfolgreichen Pollens zur Verfügung. Der Anteil der Verwandtenpaarung mit 3,3% und der Anteil der Vollgeschwister unter den Samen mit 6,2% waren ebenfalls gering.

Die Pollenverbreitungsdistanz wurde in dieser Studie noch nicht bestimmt. In anderen Studien in vier Beständen der Vogelkirsche lag das Maximum der Pollenverbreitung je nach Bestand zwischen 149 m und 614 m mit einem Median zwischen 45 m und 161 m (Jolivet et al. 2010).

### Literatur

Degen, B.; Jolivet, C.; Rogge, M.; Fussi, B.; Konnert, M.; Cremer, E.; Becker, F.; Kätzel, R. (2012): Etablierung einer Standardmethode zur genetisch nachhaltigen Ernte von forstlichem Vermehrungsgut in zugelassenen Saatgutbeständen. Projekt-Endbericht. Gefördert durch die BLE im Auftrag des BMEL – FKZ 07/BM009). 60 Seiten

Finkeldey, R. (2010): Kleines genetisches Glossar. Schweiz Z Forstwes 161, Heft 6, S. 194–197

Goudet, J. (1995): FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. Journal of Heredity 86, S. 485–486

Gugerli, F. (2009): Können genetische Grundlagen zur nachhaltigen Waldnutzung beitragen? Forum für Wissen, S. 103–109

Kalinowski, S.T.; Taper, M.L.; Marshall, T.C. (2007): Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Molecular Ecology 16, S. 1099–1106

Kätzel, R.; Maurer, W. D.; Konnert, M.; Scholz, F. (2005): Genetisches Monitoring in Wäldern. Forst und Holz 5, S. 179–183

Konnert, M.; Maurer, W.; Degen, B.; Kätzel, R. (2011): Genetic monitoring in forests – early warning and controlling system for ecosystemic changes. iForest, 4, S. 77–81; DOI 10.3832/ifor0571-00477 – 81

Lepais, O.; Petit, R.J.; Guichoux, E.; Lavabre, J.E.; Alberto, F.; Kremer, A.; Gerber, S. (2009): Species relative abundance and direction of introgression in oaks. Mol.Ecol. 18, S. 2228–2242

Ritland, K. (2002): Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci. Heredity 88, S. 221–228 (Computersoftware veröffentlicht im Internet unter <http://genetics.forestry.ubc.ca/ritland/programs.html>, Version 3.2)

Maurer, W.; Cremer, E.; Degen, B.; Konnert, M.; Tröber, U. (2008): Erfassung der genetischen Struktur der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) als Grundlage für ein genetisches Monitoring wichtiger Waldbaumarten in Deutschland. Projekt-Endbericht. Gefördert durch BLE im Auftrag des BMEL – FKZ 81 Seiten

Streiff, R.; Ducouso, A.; Lexer, C.; Steinkellner, G.; Glössl, J.; Kremer, A. (1999): Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Mol. Ecol. 8, S. 831–842

Jolivet, C.; Höltken, A.; Liesebach, H.; Steiner, W.; Degen, B. (2010): Mating patterns and pollen dispersal in four contrasting wild cherry populations (*Prunus avium* L.). Eur J Forest Res. DOI 10.1007/s10342-011-0576-3

Peakall, R.; Smouse, P.E. (2006): GenAlex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Molecular Ecology Notes 6, S. 288–295

**Keywords:** gene flow, pedunculate oak (*Quercus robur*), European beech (*Fagus sylvatica*), wild cherry (*Prunus avium*)

---

**Summary:** Gene flow describes the exchange of genes within and between populations through pollen and seed dispersal. Single trees and populations are genetically linked via gene flow. Highly polymorphic DNA-markers (microsatellites) allow the exact tracking of gene flow and the identification of parental shares within the offspring (e.g. seeds, seedlings) of forest trees. Pollen and seed dispersal distances can be calculated and the input of pollen from outside the population can be estimated. Results from studies of pollen dispersal and mating systems will be presented for pedunculate oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*), two wind-pollinated species, and for wild cherry (*Prunus avium*), an insect-pollinated species, and discussed in view of their relevance for conservation of genetic diversity in space and time.

---