

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 163 (2012)

Heft: 3

Artikel: Natürliche und künstliche Verjüngung der Douglasie in Bayern aus genetischer Sicht

Autor: Konnert, Monika / Fussi, Barbara

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097653>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 08.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Natürliche und künstliche Verjüngung der Douglasie in Bayern aus genetischer Sicht

Monika Konnert Bayerisches Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht (DE)*
Barbara Fussi Bayerisches Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht (DE)

Genetic aspects related to natural and artificial regeneration of Douglas-fir in Bavaria

One of the most important factors when planting Douglas-fir is choosing the most suitable provenance for the site. Under climate change, genetic diversity as the basis for adaptation is of increasing importance. Both aspects, provenance and genetic diversity, have to be considered if natural regeneration of adult stands or planting of new stands are discussed. Numerous provenance trials have proven that the most suitable provenances for Bavaria originate from the coastal region west of the Cascade Mountains in Washington (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). The interior variety (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* and *P. menziesii* var. *caesia*) is unsuitable both because of growth rate and susceptibility to needle cast. However, not only coastal Douglas-fir was planted in Bavaria. Isozyme analysis showed that around 20% of the Bavarian stands represented interior Douglas-fir or a mixture of coastal and interior variety. Through natural regeneration the genetic structure of the adult trees is passed on to the following generation. If gene flow through pollen or seed from neighbouring stands occurs, significant changes in the genetic composition of natural regeneration in comparison with the adult generation will be observed. The same is true for the seed collected from adult stands. This must be taken into consideration when stands are selected as registered seed collection stands. Stands with low genetic diversity and mixture of green and gray variety of Douglas-fir have to be excluded from seed collection. To maintain an appropriate level of genetic diversity in the seed, cones should be collected from at least 20 trees per stand. This should be considered the absolute minimum. Concerning the level of genetic diversity in seed collections from Germany, West Washington (USA) and France (seed orchards), no clear differences were observed.

Keywords: Douglas-fir, natural regeneration, artificial regeneration, genetic diversity
doi: 10.3188/szf.2012.0079

* Forstamtsplatz 1, DE-83317 Teisendorf, E-Mail Monika.Konnert@asp.bayern.de

In Bayern setzte der planmässige Anbau der Douglasie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein (Brosinger & Baier 2008). Die Baumart wird geschätzt wegen ihrem hohen Wuchspotenzial, ihrer Holzqualität und ihren guten waldbaulichen Eigenschaften (Bodenpfleglichkeit, Mischbarkeit, natürliche Verjüngung). Ihr Anbau als standortgemässe Mischbaumart kann daher von erheblicher wirtschaftlicher Bedeutung sein. Trotzdem ist der Anteil der Douglasie in den Wäldern Bayerns vergleichsweise gering. So beträgt er im Staatswald bisher nur 0.7% (Möges et al 2008, Konnert et al 2010), im gesamten Wald Bayerns liegt er bei 0.6% (Brosinger & Baier 2008). Gemäss der Bundeswaldinventur II finden sich in Deutschland die höchsten Douglasienanteile in Rheinland-Pfalz mit 5.7%, gefolgt von Baden-Württemberg mit 2.8%. Heute ist man bestrebt, den Douglasienanteil massvoll zu erhöhen und die Douglasie als Mischbaumart gleichberechtigt in von

anderen Baumarten geprägte Bestände einzeln oder trupp- bis gruppenweise zu integrieren. Diese Tendenz hat sich unter dem Aspekt des Klimawandels deutlich verstärkt, da sich die Douglasie als Ergänzung oder Alternative für die zunehmend in Bedrängnis geratende Fichte anbietet. So planen zum Beispiel die Bayerischen Staatsforste für die Douglasie langfristig einen Anteil von 3% an der Gesamtfläche (Konnert et al 2010).

Nach Deutschland wurde die Douglasie um 1820 eingeführt, grössere Anbauten erfolgten aber erst Ende des 19. Jahrhunderts (Ruetz 1999). Die Rückschläge im Douglasienanbau, denen oft Phasen der Abneigung gegenüber dieser Baumart folgten, beruhten neben der ungeeigneten Standortwahl meist auf der Verwendung der falschen Herkunft. Bis heute wurde eine Vielzahl von Provenienzversuchen durchgeführt, darunter auch ein grosser IUFRO-Versuch Anfang der 1970er-Jahre, der in über 30 Ländern aus-

Testpopulation	Häufigkeiten der Allele (%)				Rasse	
	6PGDH-A		PGM-A		Ursprung bekannt	Zuordnung durch Markerallele
	A3	A6	A3	A6		
Snoqualmie I	93.2	5.2	81.6	7.2	Küste	Küste
Snoqualmie II	93.3	5.0	85.0	8.3	Küste	Küste
Salmon Arm	42.8	54.3	50.0	32.9	Inland	Inland
Shuswap Lake	27.8	66.7	64.0	17.0	Inland	Inland
Heigenbrücken I	88.6	6.8	81.8	4.6	Küste	Küste
Heigenbrücken II	26.5	61.8	62.7	33.3	Inland	Inland

Tab 1 Varietätszuordnung von Populationen der Douglasie aus Bayern aufgrund von Markerallelen.

Vielfalt, ihre genetische Diversität (n_e , v_{gam} ; Gregorius 1978, 1987), der Heterozygotenanteil (H_b), der Fixierungskoeffizient (F ; Wright 1978) und der genetische Abstand (D ; Gregorius 1974). Die Berechnung der Parameter erfolgte mithilfe spezieller SAS-Makros (Stauber & Hertel, persönliche Mitteilung). Die Signifikanz beobachteter Unterschiede wurde mit dem Chi²-Test und dem exakten Test nach Fisher geprüft (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). Für die Mikrosatelliten erfolgten die Berechnungen mittels der Software GenAlEx6.41 (Peakal & Smouse 2006). Hier wurde der genetische Abstand nach Nei (1972) berechnet.

Ergebnisse und Diskussion

Zur Herkunftsfrage

Auch in Süddeutschland gibt es zahlreiche Anbau- und Provenienzversuche mit Douglasie. Allein in Bayern wurden zwischen 1973 und 1988 nach kontrollierten Ernten in Oregon, Washington und Britisch Kolumbien circa 20 Flächen angelegt. Darin sind über 200 Herkünfte enthalten. Zwölf Flächen werden heute noch aktiv beobachtet.

Alle Versuche zeigen, dass die Küstenherkünfte (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*), auch «grüne Douglasie» genannt, viel wüchsiger sind als die Inlandherkünfte (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*). In Amerika wird die Inlanddouglasie auch als «blaue Douglasie» bezeichnet. In Europa wird innerhalb der Inlandherkünfte noch eine Übergangsform (*Pseudotsuga menziesii* var. *caesia*) unterschieden, die sogenannte «graue Douglasie». Die Inlanddouglasie (Varietäten «blau» und «grau») ist besonders in niederschlagsreichen Gegenden sehr anfällig für die Rostige Douglasienschütte (*Rhabdocline pseudotsugae* Syd). Sie hat zwar eine höhere Winterfrosthärte, ist aber spätfrostgefährdet (Larsen 1978, Ruetz 1989, Kownatzki et al 2011). Als Beispiel ist in Abbildung 1 eine Auswertung des Provenienzversuchs bei Rothenbuch (Nordwestbayern) angegeben. Dieser Versuch gehört zur IUFRO-II-Serie, die 1976 europaweit angelegt wurde. Die Grafik zeigt, dass die Herkünfte der Inlanddouglasie aus dem Übergangsbereich («graue Douglasie», durchschnittliche Höhe

13.8 m) deutlich langsamer wachsen als die Herkünfte der Küstendouglasie («grüne Douglasie», durchschnittliche Höhe 15.5 m).

Ähnliche Ergebnisse liegen auch für andere Versuchsflächen vor (z.B. Kleinschmit et al 1979, 1991, Kleinschmit & Bastien 1992, Ruetz 1987). Die bestwüchsigen Herkünfte kommen fast ausnahmslos aus Nordwest-Washington, Vancouver Island und Südwest-Britisch-Kolumbien. Für Regionen mit sehr mildem Klima sind auch Herkünfte aus Nord-Oregon geeignet.

Für die meisten Vorkommen in Bayern ist der Ursprung nicht bekannt. Angesichts der erwähnten Leistungsunterschiede erscheint hier Klärung notwendig, sowohl bei natürlicher Verjüngung als auch bei der Zulassung zur Saatguternte. Zur Beurteilung der Varietät eignen sich die Isoenzymgenorte 6PGDH-A und PGM-A. Populationen der Küstendouglasie zeichnen sich durch hohe Häufigkeiten der Genvarianten 6PGDH-A3 (in der Regel über 90%) und PGM-A3 (meist über 80%) aus. Bei der Inlanddouglasie hingegen nehmen die Häufigkeiten der Varianten 6PGDH-A6 und PGM-A6 zu (z.B. Li & Adams 1989, Leinemann & Maurer 1999). Vor der serienmässigen Überprüfung aller Erntebestände in Bayern hinsichtlich Varietät, ausgehend von diesen beiden Genorten, wurden Testuntersuchungen an bayerischen Vorkommen mit bekanntem Ursprung durchgeführt. Wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist, wurde die bereits bekannte Zugehörigkeit zu einer Varietät durch die genetischen Untersuchungen in allen Fällen bestätigt.

Natürliche Verjüngung

Bei den genetischen Untersuchungen zur natürlichen Verjüngung standen zwei Fragen im Mittelpunkt: Wie verhält es sich mit der genetischen Diversität der Verjüngung im Vergleich zu der des überwiegend künstlich begründeten Altbestandes,

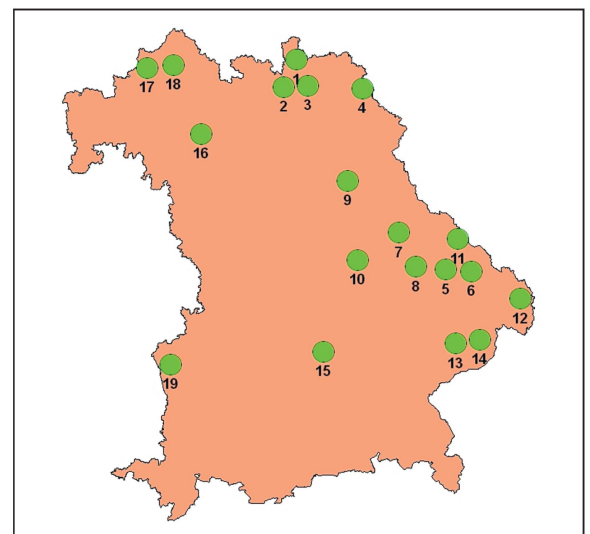


Abb 2 Lage der 19 beprobten Douglasievorkommen in Bayern. Die Zuordnung der Nummern zu den Ortsbezeichnungen ist aus Tabelle 2 ersichtlich.

und wie ist die genetische Struktur der Verjüngung in Mischvorkommen der Küsten- und Inlanddouglasie und in Vorkommen, in deren Nähe Douglasien einer anderen Varietät stehen?

Dazu wurden in 19 Douglasienvorkommen aus unterschiedlichen Regionen Bayerns (Abbildung 2) Altbäume und Naturverjüngung beprobt und ihre genetische Struktur bestimmt. Der Probenumfang richtete sich nach der Grösse der Vorkommen (ca. 40–50% aller Altbäume eines Vorkommens sollten beprobt werden). Dadurch ergab sich bei den Altbäumen je nach Vorkommen eine Probenanzahl von 25 bis 140. Bei der Verjüngung schwankte die Anzahl je nach Intensität der Verjüngung zwischen 22 (in zwei Beständen, wo nur sehr wenig Verjüngung vorhanden war) und 255 (in Beständen mit reichlich Naturverjüngung).

Aufgrund der Allelstrukturen an den Genorten 6PGDH-A und PGM-A wurden vierzehn der neunzehn untersuchten Bestände, nämlich 1, 2, 4, 5, 6, 7, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18 und 19, der Küstendouglasie zugeordnet und vier Bestände, nämlich 3, 8, 9 und 10 der Inlanddouglasie. Beim Bestand 16 ist von einer Mischung der beiden Varietäten auszugehen. In der Nähe der Vorkommen 1, 2, 5, 6 und 7 befinden sich weitere, als Inlanddouglasie identifizierte Vorkommen.

Genetische Variation in Altbeständen und Verjüngung

In Tabelle 2 sind sowohl die Werte der Parameter eingetragen, die die genetische Vielfalt, Diversität und Heterozygotie innerhalb der Vorkommen charakterisieren, als auch die genetischen Abstände zwi-

Nummer der Population	Herkunft	Stadium	Vielfalt A/L	Diversität		Heterozygotie H _b (%)	Fixierungskoeffizient F	Genetischer Abstand D (%)
				n _e	V _{gam}			
1	Stadtsteinach I	Alt	2.70	1.268	11.64	19.1	0.05	3.5
		NVJ	2.64	1.207	7.29	15.1	0.04	
2	Stadtsteinach II	Alt	2.27	1.213	6.27	15.3	0.07	6.9
		NVJ	2.45	1.267	12.29	19.5	-0.04	
3	Stadtsteinach III	Alt	2.09	1.260	9.44	14.8	0.06	5.7
		NVJ	2.63	1.280	11.14	16.9	0.05	
4	Selb	Alt	2.36	1.165	5.92	14.2	-0.02	3.4
		NVJ	2.36	1.177	6.82	15.9	-0.05	
5	Regen I	Alt	1.72	1.156	5.61	14.7	-0.09	5.6
		NVJ	2.36	1.198	9.05	16.4	0.02	
6	Regen II	Alt	2.18	1.173	6.81	15.9	-0.07	7.2
		NVJ	2.00	1.155	5.52	13.6	-0.04	
7	Roding	Alt	2.45	1.154	5.31	12.1	0.08	6.0
		NVJ	2.54	1.222	11.93	17.2	0.03	
8	Mitterfels	Alt	2.54	1.351	17.82	17.1	0.09	3.5
		NVJ	3.00	1.359	18.62	19.2	0.05	
9	Schnaittenbach	Alt	2.63	1.211	11.11	18.8	-0.05	3.5
		NVJ	2.81	1.231	14.04	18.1	0.01	
10	Regensburg	Alt	2.18	1.214	11.64	16.9	0.00	6.1
		NVJ	2.72	1.243	15.61	16.5	0.03	
11	Bodenmais	Alt	2.18	1.166	6.09	13.5	0.04	2.5
		NVJ	2.27	1.188	7.91	17.1	-0.06	
12	Neureichenau	Alt	2.53	1.270	11.67	21.2	-0.03	4.0
		NVJ	2.67	1.245	9.45	19.9	-0.01	
13	Griesbach I	Alt	2.45	1.148	4.88	11.9	0.04	1.9
		NVJ	2.72	1.137	4.36	11.8	0.00	
14	Griesbach II	Alt	2.18	1.169	5.09	14.9	-0.03	4.8
		NVJ	2.36	1.165	4.69	12.5	0.05	
15	Freising	Alt	3.09	1.211	9.10	16.7	0.04	3.8
		NVJ	3.18	1.206	9.09	17.2	-0.01	
16	Ebrach	Alt	2.27	1.191	7.55	16.5	-0.04	3.7
		NVJ	2.90	1.195	7.89	15.9	0.01	
17	Bad Brückenau I	Alt	2.63	1.212	7.49	16.6	0.02	3.6
		NVJ	3.00	1.222	7.91	16.5	0.01	
18	Bad Brückenau II	Alt	2.63	1.185	5.9	13.2	0.07	2.8
		NVJ	3.00	1.209	7.17	16.1	0.00	
19	Weissenhorn	Alt	2.72	1.219	9.83	18.2	-0.02	4.6
		NVJ	2.63	1.231	11.69	18.4	0.02	

Tab 2 Genetische Variation in Altbeständen und Naturverjüngung der Douglasie sowie genetische Abstände zwischen den beiden Entwicklungsstadien. Alt: Altbäume, NVJ: Naturverjüngung.

schen den Altbäumen und der Naturverjüngung jedes Vorkommens. Die genetische Vielfalt, ausgedrückt als mittlere Anzahl der Genvarianten je Genort (A/L), ist in 15 der insgesamt 19 Vorkommen in der Naturverjüngung etwas höher als bei den Altbäumen. Ein Zusammenhang zwischen der Probenzahl und der Anzahl der Genvarianten wurde nicht festgestellt.

Bei der Diversität sind die Unterschiede zwischen Altbestand und Naturverjüngung desselben Vorkommens bis auf vier Ausnahmen gering. Nur im Vorkommen 1, Stadtsteinach I, ist die Naturverjüngung deutlich weniger divers als der Altbestand. Bei den Vorkommen 2, Stadtsteinach II, 5, Regen I, und 7, Roding, ist die Diversität in der Naturverjüngung fast doppelt so hoch wie im Altbestand. Auf diese Bestände wird noch näher eingegangen. Zwischen den einzelnen Vorkommen hingegen gibt es teilweise grosse Unterschiede. So liegen die Werte der genetischen Multilocus-Diversität (v_{gam}) bei den Altvorkommen zwischen 4.88 und 17.8 und bei der Naturverjüngung zwischen 4.36 (Vorkommen 13, Griesbach I) und 18.62 (Vorkommen 8, Mitterfels). Bei allen Vorkommen der grauen Douglasie liegt die Diversität im oberen Bereich. Das für die Diversität Gesagte gilt auch für die Heterozygotie.

Die Fixierungskoeffizienten sind bei Altbeständen und Naturverjüngung nur wenig verschiedenen von null. Inzuchteffekte können somit in den untersuchten Vorkommen ausgeschlossen werden.

Die genetischen Abstände zwischen Altbäumen und Naturverjüngung liegen in 13 Vorkommen unter 5%. Die Einzellocusabstände sind hier statistisch nicht signifikant (95%-Niveau). Die anderen sechs Vorkommen haben deutlich höhere mittlere Abstandswerte (5.6 bis 7.2%) mit statistisch signifikanten Abweichungen an mehreren Genorten. Beim Vorkommen 10, Regensburg, kann nicht ausgeschlossen werden, dass die geringe Probenzahl im Altbestand (29 Individuen) und in der Verjüngung (nur 22 Individuen) ursächlich ist. Bei den anderen Vorkommen ist der Einfluss aus benachbarten Vorkommen mit hoher Wahrscheinlichkeit ursächlich für die Abweichungen.

Verjüngung in Mischvorkommen beider Varietäten und Einfluss von Nachbarbeständen

Im Mischvorkommen 16, Ebrach, sind die genetischen Unterschiede zwischen Altbestand und Naturverjüngung gering. In der Naturverjüngung ist es (noch) nicht zu einer Verschiebung hin zu der einen oder anderen Varietät gekommen. Inwieweit sich dies über natürliche Selektion während des Bestandeslebens ändert, kann nicht gesagt werden.

Die Vorkommen 5, Regen I, und 6, Regen II, gehören zu einer Zulassungseinheit, zusammen mit einer dritten Douglassiengruppe, in der keine Naturverjüngung gefunden wurde. Die Abstände zwischen

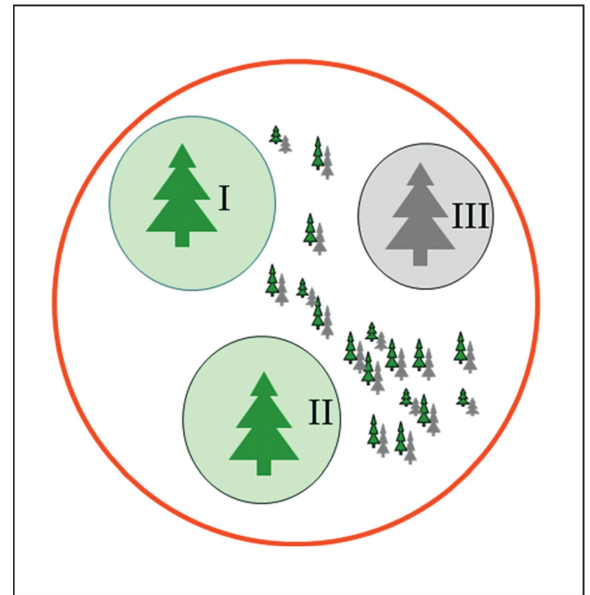


Abb 3 Schematische Darstellung zur Situation der Vorkommen 5, Regen I, und 6, Regen II, beide Küstendouglasie. In der Naturverjüngung von Regen I wurden beträchtliche Anteile von Inlanddouglasie nachgewiesen. Es wird angenommen, dass dies auf Genfluss aus der circa 200 m entfernten Gruppe III zurückzuführen ist, die aus Inlanddouglasie besteht.

den drei Douglassiengruppen betragen etwa 200 m. Die Altbäume der Vorkommen 5 und 6 sind Küstendouglasie, die hier nicht einbezogene dritte Gruppe ist Inlanddouglasie (schematische Darstellung in Abbildung 3). Die Naturverjüngung in Regen I zeigt deutlichen Einfluss dieser Inlanddouglasie über Pollen- oder Samenverbreitung, was den hohen genetischen Abstand zum Kollektiv der Altbäume erklären kann.

Das Vorkommen 7, Roding, besteht aus vier Teilflächen, die jeweils etwa 200 bis 300 m voneinander entfernt sind. Altbestand und Verjüngung in den vier Teilbereichen wurden getrennt beprobt und ausgewertet. Überraschenderweise war die inzwischen 15- bis 20-jährige Naturverjüngung im Teilbereich 1 von allen anderen Kollektiven deutlich differenziert und eindeutig der Inlanddouglasie zuzuordnen (Tabelle 3). Alle Altvorkommen waren ohne Zweifel Küstendouglasie.

Abbildung 4 zeigt die Unterschiede in der Allelverteilung an den Genorten 6PGDH-A und

Teilbereich (TB)	Genetischer Abstand D (%)			
	TB 1	TB 2	TB 3	TB 4
TB 1	***	11.5	11.7	10.3
TB 2	67.6	***	8.3	9.6
TB 3	48.5	50.0	***	8.5
TB 4	44.5	79.7	47.2	***

Tab 3 Paarweise genetische Abstände (D) zwischen der Naturverjüngung der vier Teilflächen des Vorkommens 7, Roding; oberhalb der Diagonale = D-Werte nach Isoenzymanalyse; unterhalb der Diagonale = D-Werte nach DNA-Analyse.

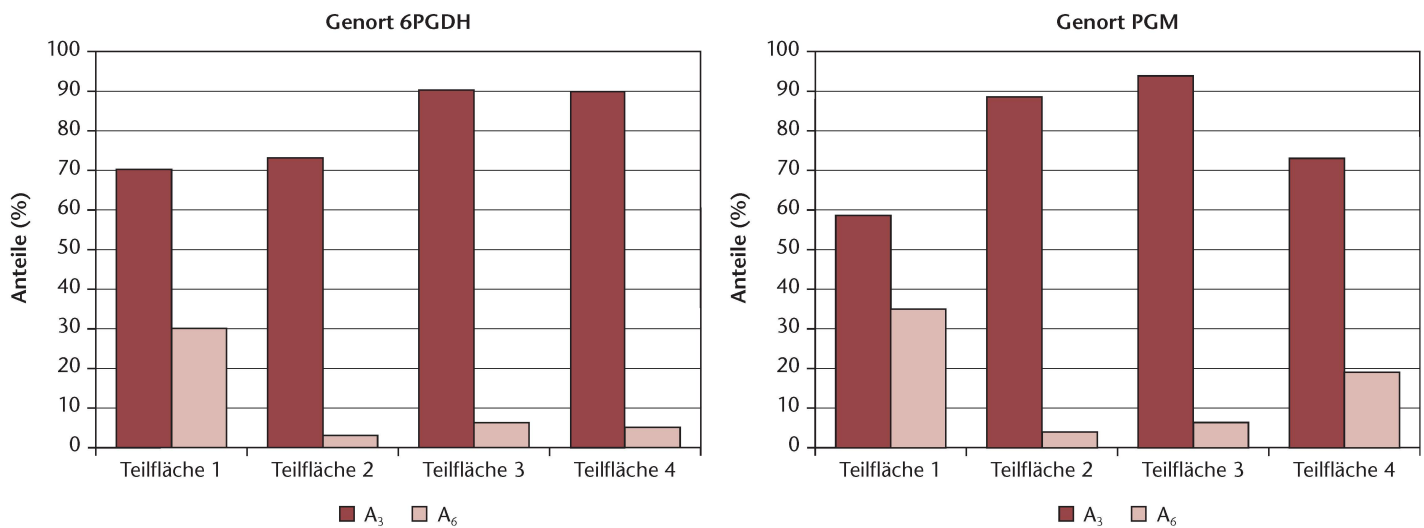


Abb 4 Häufigkeiten der Allele 6PGDH-A₃ und 6PGDH-A₆ (links) sowie PGM-A₃ und PGM-A₆ (rechts) in der Naturverjüngung der vier Teilflächen des Vorkommens 7, Roding.

PGM-A, die für die Bestimmung der Varietät relevant sind. Für die Gesamtverjüngung aller vier Teilflächen ergibt sich so das Bild eines solchen Mischvorkommens. Es handelt sich in Teilfläche 1 nachweislich nicht um eine Pflanzung. Eine Erklärung wäre ein Genfluss aus einem inzwischen geräumten Vorkommen der Inlanddouglasie in der Nachbarschaft.

Auch die beiden Vorkommen 2, Stadtsteinach II (Küstendouglasie), und 3, Stadtsteinach III (Inlanddouglasie), liegen nur wenige hundert Meter voneinander getrennt in demselben Bestandeskomplex. In der Naturverjüngung des Vorkommens 2 verschiebt sich die Struktur in Richtung Inlanddouglasie, beim Vorkommen 3 in Richtung Küstendouglasie. Mit hoher Wahrscheinlichkeit ist dies auf den Genfluss durch Pollen oder den Samenaustausch zwischen den beiden benachbarten Vorkommen zurückzuführen. Daraus ergeben sich auch die vergleichsweise hohen Abstandswerte.

Künstliche Verjüngung

In einer umfangreichen Studie zur künstlichen Verjüngung der Douglasie haben Konnert & Ruetz (2006) nachgewiesen, dass die Weichen für die genetische Variation im Pflanzgut von Douglasie bereits bei der Ernte gestellt werden. Die Auswahl geeigneter Erntebestände, die Blüh- und Befruchtungssituation und die Einbeziehung einer möglichst hohen Anzahl von Erntebäumen sind entscheidend. In den späteren Phasen des Produktionsprozesses von forstlichem Vermehrungsgut wie Klengung, Reinigung, Lagerung und Anzucht in der Baumschule sind die Veränderungen in der genetischen Struktur der Saat- oder Pflanzgutpartien gering.

Aus genetischer Sicht erscheint es daher sinnvoll, bei der künstlichen Verjüngung der Douglasie auf die genetische Qualität der Erntebestände zu achten. Zudem stellt sich die Frage nach der genetischen Diversität des Saatgutes aus regulären Ernten im Ver-

gleich zu Saatgut aus den Ursprungsgebieten der Küstendouglasie und aus Samenplantagen.

Überprüfung der Erntebestände in Bayern

2005 wurde in Bayern mit der Überprüfung aller Erntebestände der Douglasie begonnen. Die Prüfung beinhaltet eine Vor-Ort-Besichtigung aller Ernteeinheiten zur Beurteilung des äusseren Zustands (Lage, Flächengrösse, Anzahl beerntbarer Individuen, Gesundheitszustand, Fragmentierung, Isolierung etc.) sowie eine genetische Analyse zur Bestimmung der Varietät und der genetischen Diversität bei denjenigen Beständen, die die äusseren Kriterien für die Saatguternte erfüllen. Aufgrund der trupp- oder horstweisen Einbringung bestehen viele Vorkommen aus mehreren gleichaltrigen oder ungleichaltrigen Gruppen, die sich auch in der Herkunft unterscheiden können. Von den circa 350 Ernteeinheiten, die zu Beginn der Überprüfung im Erntezulassungsregister eingetragen waren, wurde bei etwa 30% die Zulassung zur Ernte aufgrund der Unterschreitung der gesetzlichen Vorgaben bezüglich Mindestfläche (0.25 Hektar reduzierte Fläche je Ernteeinheit), Mindestbaumzahl (gesetzlich vorgeschrieben: mindestens 40 beerntbare Bäume) und Mindestabstand zwischen den Douglasiengruppen einer Zulassungseinheit widerrufen. Von den im Staatswald zu diesem Zeitpunkt verbliebenen 122 Beständen wurden 100 als Küstendouglasie, zwei als reine Inlanddouglasie und 20 als Mischungen der beiden Varietäten identifiziert. Nur fünf der 122 untersuchten Vorkommen hatten eine geringe genetische Diversität. Im Privat- und Körperschaftswald wurden bislang 64 Vorkommen untersucht. Davon wurden 53 als Küstendouglasie, ein Vorkommen als reine Inlanddouglasie und zehn Vorkommen als Mischungen der beiden Varietäten erkannt. Neun dieser 64 Vorkommen hatten eine sehr geringe Diversität und sind daher als Erntebestände nicht geeignet.

Die Überprüfung aller Erntebestände sowie die Aktualisierung der Einträge im Erntezulassungsregister mit Abgrenzung in digitaler Form sollen 2012 abgeschlossen werden.

Zudem werden in Bayern Douglasienvorkommen, für die ein neuer Antrag auf Zulassung zur Saatguternte gestellt wird, nicht nur phänotypisch beurteilt, sondern auch auf Varietät und genetische Diversität hin überprüft. Dies ist eine zusätzliche, gesetzlich nicht vorgeschriebene Massnahme zur Sicherung der Qualität des Vermehrungsgutes. Bei Mischvorkommen von Küsten- und Inlandvarietät oder geringer genetischer Diversität in den Vorkommen wird die Zulassung nicht erteilt.

Genetische Diversität von Saatgutpartien

In Abbildung 5 ist für drei der 19 untersuchten Vorkommen die genetische Diversität der Samen im Vergleich zu der der Altbestände und der Verjüngung eingetragen. Es handelt sich um Saatgutpartien aus regulären Ernten. Bei allen drei Vorkommen

ist die genetische Diversität im Saatgut geringer als im Altbestand und in der Naturverjüngung. Hat der Ausgangsbestand schon eine geringe Diversität, so ist auch mit einer geringen Diversität im Saatgut zu rechnen.

Eine Gegenüberstellung der genetischen Diversität von Samenpartien aus Deutschland (sechs Bestände in Bayern und eine Plantage in Rheinland-Pfalz), den USA (Küstendouglasie vom Westabhang der Kaskaden in Washington) und vier Plantagen in Frankreich zeigt keine klare Tendenz (Abbildung 6). Drei der Erntepartien in Deutschland liegen im mittleren Bereich, die anderen drei haben aber eine geringe Diversität. Die Partie Mitterfels hat zwar den höchsten Diversitätswert, es handelt sich hier aber um Inlanddouglasie, während die ebenfalls im oberen Drittel liegenden Parteien aus Frankreich und den USA Küstendouglasie sind. Das Saatgut aus drei französischen Plantagen hat eine hohe Diversität, ein Hinweis darauf, dass die Selektion produktiver Klone nicht zu einer genetischen Einengung geführt hat.

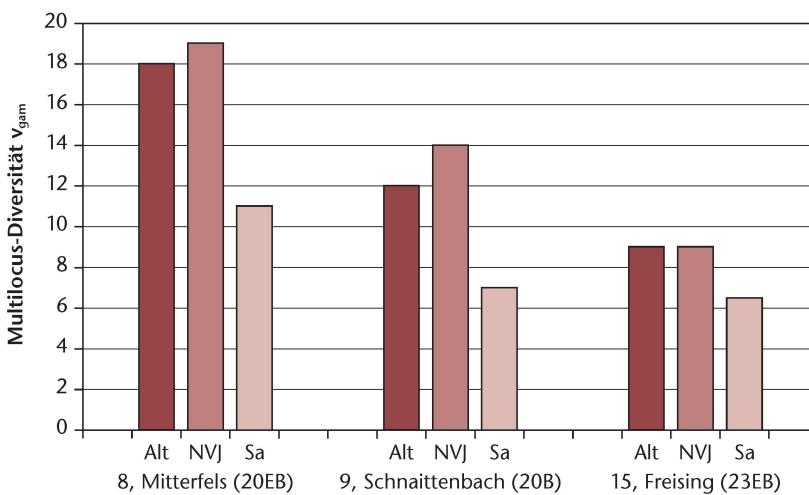


Abb 5 Genetische Diversität in Altbeständen (Alt), Naturverjüngung (NVJ) und Saatgut (Sa) von drei Douglasienvorkommen in Bayern.

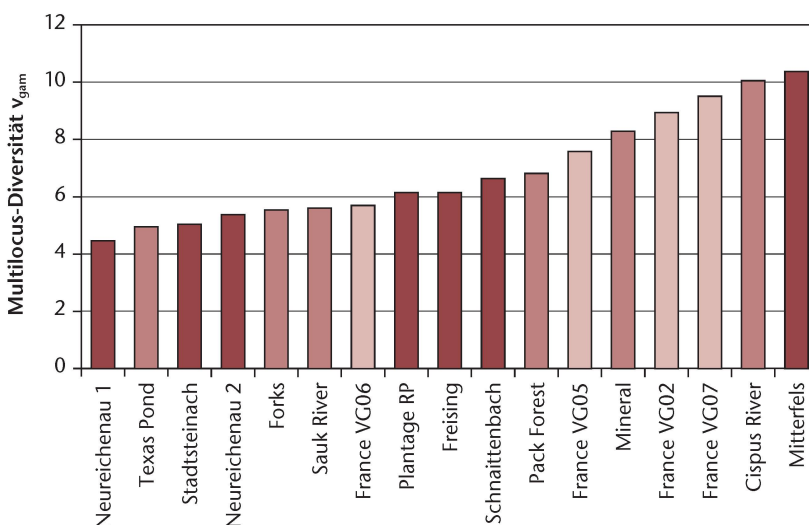


Abb 6 Genetische Diversität in Douglasiensamenpartien, geerntet in Deutschland (dunkelrot), Washington (USA; mittelrot) und in Samenplantagen in Frankreich (hellrot).

Folgerungen für die Praxis

Die Ergebnisse zeigen, dass bei Douglasienvorkommen die genetische Information der Altbestände durch natürliche Verjüngung vollständig an die Folgegeneration weitergegeben wird. Dies ist wichtig für den Erhalt der genetischen Ressourcen, stellt aber bei Douglasie die Frage, ob es sinnvoll ist, Mischvorkommen von Küsten- und Inlanddouglasie natürlich zu verjüngen oder als Saatguterntebestände zuzulassen. Denn bei den Mischvorkommen zeigen auch die Naturverjüngung und das Saatgut diese Zusammensetzung. Zudem ist erwiesen, dass sich die beiden Varietäten auch untereinander kreuzen (z.B. Rehfeldt 1977). Über das langfristige Wuchsverhalten und die Schädlingsresistenz der Hybriden liegen uns keine Erkenntnisse vor. Somit kann auch das Risiko für den Waldbesitzer nicht eingeschätzt werden. Solange dies so ist, wird von der gezielten natürlichen Verjüngung solcher Vorkommen abgeraten. Dies gilt sinngemäss auch für Vorkommen mit sehr geringer genetischer Diversität. Die natürliche Verjüngung solcher Vorkommen sollte durch Pflanzung mit Vermehrungsgut aus anderen Vorkommen ergänzt werden, um die genetische Basis zu erweitern.

Bei den meist trupp- oder horstweise eingebrachten Douglasienvorkommen ist Genfluss aus Nachbarvorkommen über Pollen oder Samen sehr wahrscheinlich. Dies kann durchaus zu einer Erhöhung der genetischen Diversität in der Folgegeneration führen, aber auch unerwünschte Erbanlagen der Inlanddouglasie mit einbringen. Deshalb ist bei der Verjüngung von Vorkommen der Küstendouglasie nicht a priori davon auszugehen, dass auch die aufkommende Verjüngung nur Küstendouglasie ist,

wenn in der Umgebung auch Vorkommen der Inlanddouglasie stocken. Bei den geringsten Zweifeln aufgrund phänotypischer Merkmale kann ein genetischer Check rasch Aufklärung bringen, um welche Varietät es sich handelt.

Auch bei der Zulassung von Erntebeständen muss auf die umgebenden Vorkommen geachtet werden. Deshalb wird in Bayern nicht nur der zukünftige Erntebestand, sondern es werden auch die ihn umgebenden Vorkommen einem genetischen Check unterzogen; erst danach wird die Entscheidung über die Zulassung getroffen.

Die Varietät des Erntebestandes und damit auch die Varietät des Saatgutes sollten bekannt sein. Der Waldbesitzer als Abnehmer des Vermehrungsgutes kann dann selber entscheiden, was er in seinen Wald einbringen will. Die Ernteeinheiten sollten eine hohe genetische Diversität aufweisen. Geerntet werden soll nur in Jahren mit guter Mast, wobei die Zapfen von möglichst vielen Bäumen stammen sollen. Das in Deutschland durch das Forstvermehrungsgesetz vorgegebene Minimum von 20 Bäumen wird als Untergrenze gesehen. Der Vergleich mit Saatgutpartien aus den Ursprungsgebieten der Douglasie in Nordwest-Washington, wo es sehr grosse Ernteeinheiten gibt (bis zu einige hundert Hektar zusammenhängende Douglasienbestände), und mit Saatgut aus Plantagen mit mehr als hundert Klonen in Frankreich zeigt, dass es bei Einhaltung dieser Vorgaben möglich ist, auch in deutschen Beständen Saatgut guter genetischer Qualität zu ernten. Allerdings gibt es zwei Schwachstellen: die zum Teil grossen Schwankungen von Ernte zu Ernte und von Bestand zu Bestand sowie die Tatsache, dass deutschlandweit nur ein Bruchteil der Erntebestände genetisch charakterisiert ist. ■

Eingereicht: 3. April 2011, akzeptiert (mit Review): 3. November 2011

Literatur

- BROSINGER F, BAIER R (2008)** Chancen, Grenzen und offene Fragen des Waldbaus mit der Douglasie in Bayern. Freising: Bayer Landesanstalt Wald Forstwirtschaft, LWF Aktuell 56: 33–39.
- EL-KASSABY YA, YEH FC, SZIKLAI O (1982)** Inheritance of allozyme variants in coastal Douglas-fir. *Can J Gen Cytol* 24: 325–335.
- GREGORIUS HR (1974)** Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Genet* 23: 22–27.
- GREGORIUS HR (1978)** The concept of genetic diversity and differentiation. *Theor Appl Genet* 74: 397–401.
- GREGORIUS HR (1987)** The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. *Theor Appl Genet* 74: 397–401.
- HOFFMANN CH, GEBUREK TH (1995)** Allozyme variation of indigenous Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) populations and their descendants in Germany. *Silvae Genet* 44: 222–225.
- KLEINSCHMIT J ET AL (1979)** Ergebnisse aus dem internationalen Douglasien-Herkunftsversuch von 1970 in der Bundesrepublik Deutschland. *Silvae Genet* 28: 226–243.
- KLEINSCHMIT J ET AL (1991)** Ergebnisse des IUFRO-Douglasien-Herkunftsversuches in West-Deutschland im Alter 20. *Forst Holz* 46 (9): 238–241.
- KLEINSCHMIT J, BASTIEN JC (1992)** IUFRO's role in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) tree improvement. *Silvae Genet* 41: 161–173.
- KLUMPP R (1995)** Area-specific variations of isozyme gene markers in Douglas-fir. In: Baradat P, Adams WT, Müller-Starck G, editors. Population genetics and genetic conservation of forest trees. Amsterdam: SPB Academic Publisher. pp. 193–198.
- KONNERT M, RUETZ W (2006)** Genetic aspects of artificial regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Bavaria. *Eur J For Res* 125: 261–270.
- KONNERT M, ZANKER TH, BÖHM H (2010)** Die Douglasie im bayerischen Staatswald. *Allg Forst Z Waldwirtsch Umweltvorsorge* 65 (10): 26–28.
- KOWNATZKI D ET AL (2011)** Zum Douglasienanbau in Deutschland. Braunschweig: Thünen Inst, Landbauforschung, Sonderheft 344. 67 p.
- KRUTOVSKY KV ET AL (2009)** Estimation of population structure in coastal Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *menziesii*] using allozyme and microsatellite markers. *Tree Genet Genomes* 5: 641–658.
- LARSEN B (1978)** Die Frostresistenz der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) verschiedener Herkünfte mit unterschiedlichen Höhenlagen. *Silvae Genet* 44: 38–53.
- LEINEMANN L (1998)** Genetische Untersuchungen an Rassen der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) am Beispiel gesunder und geschädigter Bestände. Göttingen: Georg-August-Univ, Göttinger Forstgenetische Ber 23. 146 p.
- LEINEMANN L, MAURER W (1999)** Bedeutung von Isozymenmarkern für den Anbau der Douglasie. *Allg Forst Z Waldwirtsch Umweltvorsorge* 54 (5): 242–243.
- LI P, ADAMS WT (1989)** Range-wide patterns of allozyme variations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco). *Can J For Res* 19: 149–161.
- MERKLE SA, ADAMS WT (1987)** Patterns of allozyme variation within and among Douglas-fir breeding zones in southwest Oregon. *Can J For Res* 17: 402–407.
- MERKLE SA, ADAMS WT, CAMPBELL RK (1987)** Multivariate Analysis of allozyme patterns in coastal Douglas-fir from southwest Oregon. *Can J For Res* 18: 181–187.
- MÖGES M, RUPPERT O, MERGNER W (2008)** Die Douglasie in den bayerischen Staatsforsten. Freising: Bayer Landesanstalt Wald Forstwirtschaft, LWF Aktuell 56: 44–49.
- NEI M (1972)** Genetic distance between populations. *Am Nat* 106: 283–292.
- PEAKALL R, SMOUSE PE (2006)** GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6: 288–295.
- REHFELDT GE (1977)** Growth and cold hardiness of intervarietal hybrids of Douglas-fir. *Theor Appl Genet* 50: 3–15.
- RUETZ WF (1987)** Applying the results of Douglas-fir provenance research to practical forestry – an example from Bavaria. In: Ruetz WF, Nather J, editors. Proceedings of the IUFRO Working Party on breeding strategy for Douglas-fir as an introduced species (Vienna, 1985). Wien: Forstl Bundesversuchsanstalt, Ber 21. pp. 251–263.
- RUETZ WF (1989)** Provenienzforschung für die Douglasie. *Allg Forst Z Waldwirtsch Umweltvorsorge* 44 (22/23): 563–565.

RUETZ WF (1999) Anbau fremdländischer Baumarten in Bayern. Freising: Bayer Landesanstalt Wald Forstwirtschaft, LWF Aktuell 20: 9–11.

SLAVOV GT ET AL (2004) Highly variable SSR markers in Douglas-fir: Mendelian inheritance and map locations. *Theor Appl Genet* 108: 873–880.

STAUFFER H, ADAMS WT (1993) Allozyme variation and mating system of three Douglas-fir stands in Switzerland. *Silvae Genet* 42: 254–258.

WRIGHT S (1978) Evolution and the genetics of populations. Volume 4: Variability within and among natural populations. Chicago: Univ Chicago Press. 590 p.

YEH FC, O'MALLEY D (1980) Enzyme variations in natural populations of Douglas-fir from BC. I. Genetic variation patterns in coastal populations. *Silvae Genet* 29: 83–92.

Natürliche und künstliche Verjüngung der Douglasie in Bayern aus genetischer Sicht

Einer der wichtigsten Faktoren für den Erfolg von Douglasienkulturen ist die Herkunftswahl. Im Klimawandel wird auch die genetische Diversität als Basis der Anpassungsfähigkeit immer wichtiger. Beide Aspekte müssen bei der natürlichen Verjüngung älterer Vorkommen und bei der künstlichen Einbringung beachtet werden. Provenienzversuche haben gezeigt, dass für den Anbau in Bayern die grüne Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) aus den Küstengebieten des Nordwestens der USA besser geeignet ist als die Inlanddouglasie (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* und *P. menziesii* var. *caesia*). Dennoch wurde in Bayern nicht nur die Küstendouglasie angebaut. Durch Isoenzymuntersuchungen wurde festgestellt, dass circa 20% der Bestände in Bayern Inlanddouglasie oder Mischungen der beiden Varietäten sind. Zudem haben circa 10% der Bestände eine sehr geringe genetische Diversität. Solange kein Genfluss von aussen stattfindet, sind die Unterschiede in der genetischen Diversität zwischen Altbäumen und natürlicher Verjüngung gering. Bei Vorkommen, die nur einige hundert Meter voneinander entfernt liegen, kann Genfluss durch Pollen oder Samen nachweislich zu einer Veränderung der genetischen Zusammensetzung der Verjüngung im Vergleich zum Altbestand führen. Dies gilt auch für die Samen, die in solchen Beständen geerntet werden. Daher wird auf die Varietät und genetische Diversität der Erntebestände und auf deren Isolierung von Inlanddouglasie grosser Wert gelegt. Mischbestände aus Inland- und Küstendouglasie und Bestände mit geringer Diversität werden nicht zur Ernte zugelassen. Es müssen mindestens 20 Bäume pro Bestand geerntet werden, um die genetische Diversität im Saatgut zu sichern. Saatgutpartien aus regulären Ernten in Beständen aus Bayern, den USA und aus Plantagen in Frankreich zeigten bei der Diversität keine grossen Unterschiede.

Rajeunissement naturel et artificiel du douglas en Bavière selon le point de vue génétique

Un des facteurs les plus importants pour le succès de la culture du douglas est le choix de la provenance. En raison des changements climatiques, la diversité génétique joue un rôle de plus en plus important pour la capacité d'adaptation. Ces deux aspects doivent être considérés pour le rajeunissement naturel de peuplements et pour les plantations. Les essais de provenances effectués en Bavière ont démontré que le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) des régions côtières du nord-ouest des Etats-Unis était plus adapté que le douglas bleu (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* et *P. menziesii* var. *caesia*) issu de l'intérieur du pays. Malgré cela, ce dernier a été également planté en Bavière. On a pu constater par analyse des isoenzymes que 20% des peuplements de douglas sont soit constitués de douglas bleus, soit d'un mélange des deux variétés. De plus, environ 10% des peuplements ont une diversité génétique restreinte. Tant qu'il n'existe pas de flux génétique issu de l'extérieur, la différence en terme de diversité génétique entre le peuplement existant et le rajeunissement naturel est minime. Une distance inférieure à quelques centaines de mètres entre les peuplements de douglas peut déjà modifier significativement la composition génétique du rajeunissement naturel par rapport au vieux peuplement grâce au flux génétique au travers du pollen ou des semences. Cela vaut également pour les semences récoltées dans ces peuplements. Pour cette raison, la variété et la diversité génétique tout comme la nécessaire isolation par rapport aux peuplements de douglas bleus sont des caractéristiques importantes des peuplements semenciers. Les peuplements mixtes de douglas verts et bleus, ainsi que les peuplements à faible diversité génétique ne peuvent être admis comme peuplement semencier. Il faut récolter au moins 20 arbres par peuplement pour assurer une diversité génétique suffisante des semences. Les lots de semences des récoltes standards de Bavière, des Etats-Unis et des plantations françaises ne démontrent pas de différences notables en terme de diversité.