

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 174 (2023)

Heft: 3

Artikel: Vergleich von Feldschlüssel und Genetik bei der Artbestimmung von Eichen

Autor: Rellstab, Christian / Reutimann, Oliver / Graf, René

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097134>

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: 01.05.2026

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

Vergleich von Feldschlüssel und Genetik bei der Artbestimmung von Eichen

Christian Rellstab^{1*}, Oliver Reutimann^{1,2}, René Graf¹, Denis Horisberger³

¹Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)

²ETH Zürich, Departement Umweltsystemwissenschaften (CH)

³La Faille 12, CH-1423 Villars-Burquin (CH)

Abstract

Botanische Bestimmungsschlüssel sind effiziente Werkzeuge bei der Artbestimmung in der Natur. Sie beruhen aber auf äusseren Merkmalen, die nicht nur von der Artzugehörigkeit, sondern auch von den Umweltbedingungen beeinflusst sind. Ausserdem ignorieren sie meist zwischenartliche Kreuzungen. Diesbezüglich haben genetische Methoden einen Vorteil, sind aber für Praktiker im Feld nicht anwendbar. Hier vergleichen wir die Artbestimmung (inklusive Kreuzungen) mittels Feldschlüssel und Genetik bei den drei häufigsten Eichenarten (*Quercus* spp.) der Schweiz. Diese Eichen sind schwierig zu bestimmen, weil sie eine grosse blattmorphologische Variabilität aufweisen und sich untereinander kreuzen. Unsere Analyse zeigt, dass die Übereinstimmung der beiden Methoden grundsätzlich gross ist, dass aber insbesondere beim Artenkomplex von Trauben- und Flaumeiche eine gewisse Unschärfe besteht, die sowohl methodisch (z.B. durch Festlegung von Schwellenwerten) wie auch biologisch (z.B. durch phänotypische Plastizität) bedingt sind. Unsere Studie unterstreicht die Wichtigkeit von genetischen Methoden bei der Validierung von Feldschlüsseln und zeigt die potenzielle Rolle von Feldschlüsseln zur Beurteilung der zwischen- und innerartlichen Vielfalt. So können gemischte Bestände und genetisch durchmischte Bäume gefördert werden, die für zukünftige Klimaveränderungen gewappnet sind.

Keywords: White oaks, *Quercus*, species assignment, identification key, microsatellites, SNPs

doi: 10.3188/szf.2023.0138

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail christian.rellstab@wsl.ch

Botanische Feldbestimmungsschlüssel erfreuen sich bei Fachleuten und privaten Botanikerinnen und Botanikern grosser Beliebtheit. Anhand von detaillierten Schritt-für-Schritt-Anleitungen und illustrierten Bestimmungsmerkmalen (Lauber et al 2018, Amann 2021) wird man meist zuverlässig zur richtigen Art geführt. Eine andere Methode, um Arten verlässlich zu bestimmen, sind molekulargenetische Analysen. Anhand von genetischen Markern (siehe Box «Untersuchungen des Erbguts») wird dabei von Bäumen ein genetischer Fingerabdruck erstellt und mit demjenigen von Referenzbäumen verglichen. Solche genetischen Analysen sind relativ aufwendig und können nur von Fachleuten durchgeführt werden. Sie sind somit keine Alternative für die klassische Artbestimmung im Feld. Genetische Methoden verfügen aber über einen grossen Vorteil: Weil äussere Merkmale, die zur klassischen Artbestimmung benützt werden, nicht nur von den Genen, sondern auch von den Um-

weltbedingungen abhängen, können sie Individuen unabhängig von der Umwelt verlässlich bestimmen. Bei Artengruppen, die sich kreuzen, ermöglichen sie zudem die Erkennung von durchmischten Individuen (Kreuzungen/Hybriden), d.h. von Bäumen, die genetisches Material von beiden Elternarten enthalten.

Die drei häufigsten Eichenarten der Schweiz, die Stiel- (*Quercus robur* L.), Trauben- (*Q. petraea* Liebl.) und Flaumeiche (*Q. pubescens* Willd.), machen in der Schweiz zwar nur etwa 2% des Waldbestandes aus, haben aber eine grosse ökologische und kulturelle Bedeutung. Sie werden zudem wegen ihrer Wärmertoleranz und – bei Trauben- und Flaumeiche – Trockenheitsresistenz als Zukunftsarten im Klimawandel gesehen. Die drei Arten haben klare ökologische Präferenzen (Rellstab et al 2016b): Die Stieleiche benötigt tiefe Böden mit guter Wasserversorgung, die Flaumeiche kommt mit sehr trockenen, flachgründigen Böden aus, und die Traubeneiche besiedelt ein

Box 1: Untersuchungen des Erbguts

Genetische Marker

Genetische Marker sind DNA-Abschnitte im Erbgut, die relativ einfach charakterisiert (genotypisiert, sequenziert) werden können. Dabei kann es sich u.a. um ganze Gene, kurze Genabschnitte oder einzelne Basen handeln. Einzelne Marker haben verschiedene Varianten (Allele), die sich zwischen Individuen unterscheiden. Diese Information kann verwendet werden, um z.B. die genetische Vielfalt und Differenzierung von Individuen und Populationen zu quantifizieren. Normalerweise sind genetische Marker artspezifisch, bei nah verwandten Arten wie den drei Eichenarten hier können aber die gleichen Marker für alle Arten verwendet werden.

Mikrosatelliten

Mikrosatelliten sind meist nicht kodierende und repetitive DNA-Sequenzen im Erbgut. Einzelne Mikrosatelliten weisen normalerweise viele Allele auf, damit braucht es für die meisten Untersuchungen nur wenige (5–20) Marker. Die Varianten unterscheiden sich in der Anzahl Wiederholungen der gleichen, kurzen DNA-Sequenz. Dieser Markertyp hat eine lange Tradition in der Populationsgenetik, wird aber inzwischen immer seltener verwendet. Für einfache Anwendungen wie Vaterschaftstests, Artbestimmung oder das Abschätzen des Verwandtschaftsgrads und der Vielfalt sind sie aber oft genügend.

SNPs

«Single Nucleotide Polymorphisms» (SNPs) sind heute Standard bei der Charakterisierung von genetischer Vielfalt von Populationen und Arten und können inzwischen relativ kostengünstig für vielfältige Analysen eingesetzt werden. SNPs sind Stellen im Genom, an denen sich die einzelnen Nukleotide zwischen Individuen unterscheiden. Nukleotide sind die Basen A, T, C und G, aus denen die DNA besteht und deren Reihenfolge die Aminosäuren und damit die Proteine bestimmt. SNPs werden meist durch Sequenzierung der DNA identifiziert und quantifiziert. Im Gegensatz zu Mikrosatelliten weisen SNPs normalerweise nur zwei Allele auf, daher braucht es grundsätzlich viele Marker, um eine grosse Genauigkeit bei der genetischen Charakterisierung zu erreichen.

breites Spektrum an Böden dazwischen. Trotzdem findet man die drei Arten auch in gemischten Beständen, weil ihre ökologischen Nischen überlappen und sie wohl kleinräumig ihre bevorzugten Bedingungen finden. Die Bestimmung der drei Eichenarten mittels Blättern ist nicht ganz einfach, weil die Merkmale der einzelnen Arten eine grosse Variabilität zeigen und überlappen (Kremer et al 2002, Rellstab et al 2016a). Ein Grund dafür ist, dass sich alle drei Arten kreuzen können. Dies gilt insbesondere für die Trauben- und Flaumeiche, die einen Artenkomplex bilden, der sich in einem Kontinuum von Formen ausdrückt (Reutimann et al 2020a), die in gemischten Populationen vorkommen und deren Proportionen zum Trockenheitsgrad der Standorte passen (Horisberger 2021, 2022).

Damit Forstbetriebe, Waldbesitzerinnen und Waldbesitzer und andere Interessengruppen in der Praxis zuverlässig Eichen bestimmen können, publizierte der Verein proQuercus 2016 einen Feldschlüssel für die Nordschweiz und das Wallis (Horisberger 2016). Im Jahr 2021 weiter verbessert (Horisberger 2021), ist er das Ergebnis einer langen Untersuchung, die vor über 40 Jahren in der Schweiz begann (Kiss-

ling 1980) und dann durch die morphologische Analyse von über 25 000 Eichenblättern verfeinert und vereinfacht wurde. Das Ziel dieses Schlüssels ist es, dass die drei oben genannten Eichenarten im Wald effizient und ohne grosse Hilfsmittel anhand von wenigen Blattmerkmalen identifiziert werden können. Die in der Fachliteratur präsentierten Methoden zur Bestimmung (Kremer et al 2002, Rellstab et al 2016a) sind in der Praxis zu aufwendig, da sie über ein Dutzend Blattmerkmale beinhalten, die teilweise nur mit einem Binokular mit starker Vergrößerung erkannt werden können.

Gleichzeitig mit der Veröffentlichung und Weiterentwicklung des Feldschlüssels verwendete das eidgenössische Forschungsinstitut WSL ab 2014 Blätter von fast 100 Eichenbeständen (1600 Bäume) in der ganzen Schweiz für genetische und blattmorphologische Analysen. Ein Teil dieser genetischen Analysen widmete sich der Artbestimmung (Rellstab et al 2016a) und zwischenartlichen Durchmischung (Reutimann et al 2020a). Hier gehen wir der Frage nach, in welchem Mass die Bestimmung von Eichenarten und ihren Kreuzungen mithilfe eines einfachen Feldschlüssels durch genetische Analysen verifiziert werden kann. Dazu wurden die oben erwähnten Bestände mit dem proQuercus-Feldschlüssel analysiert und die Resultate direkt mit den genetischen Befunden verglichen.

Material und Methoden

Grundlage

Im Rahmen der Forschungsprojekte QuercAdapt (Rellstab et al 2016a, Rellstab et al 2016b) und OakID (Reutimann et al 2020b) wurden Blätter von insgesamt 1165 Eichen von 60 Beständen (je zwischen 14 und 26 Bäume) aus dem nördlichen Schweizer Alpenbogen und dem Wallis gesammelt. Dabei wurden möglichst junge Blätter für die DNA-Extraktion gesammelt, aber immer auch mindestens ein Trieb aus der Krone als Herbarbeleg. Bestände aus dem Tessin sind hier nicht eingeschlossen, da der proQuercus-Feldschlüssel nicht auf Bäumen dieser biogeografischen Region beruht. Aus den mit Silikagel getrockneten Blättern wurde mit dem sbeadex maxi plant kit (LGC Genomics, Berlin, Deutschland) die DNA extrahiert. Die Herbarbelege wurden gepresst und an einem trockenen Ort aufbewahrt.

Genetische Analysen

Bei den 1043 Eichen des Projekts QuercAdapt wurden für die Artbestimmung acht Mikrosatelliten angewendet (siehe Box «Untersuchungen des Erbguts»), die Stiel- und Traubeneichen besonders gut unterscheiden können (Guichoux et al 2011). Bei den 481 Bäumen des Projekts OakID wurden 58 Single Nucleotide Polymorphisms (SNP) verwendet (siehe

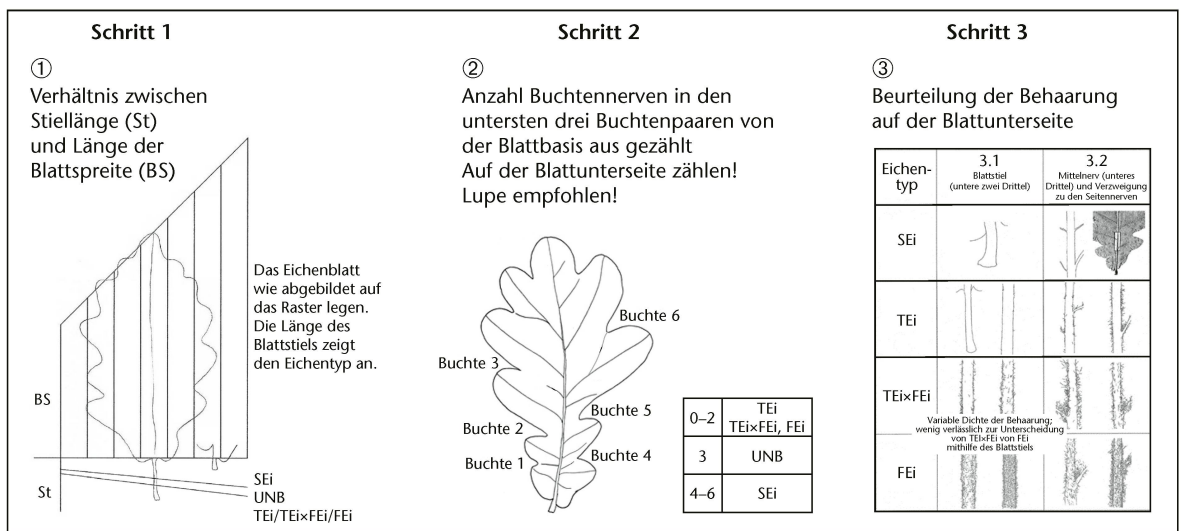


Abb 1 Der proQuercus-Feldschlüssel. In drei Schritten können im Feld die drei häufigsten Eichenarten der Schweiz bestimmt werden: Stiel- [SEi], Trauben- [TEi] und Flaumeiche [FEi] und die Zwischenform von Trauben- und Flaumeiche (TEi×FEi). UNB=unbestimmbar.

Box «Untersuchungen des Erbguts»), die alle drei Eichenarten bestimmen und zudem den Vermischungsgrad genau quantifizieren können. Die SNPs wurden anhand Schweizer und europäischer Referenzbäumen entwickelt und mit der Technologie KASP genotypisiert (Reutimann et al 2020b). Bei 359 Proben wurden beide genetische Marker angewendet. Die genetischen Daten (getrennt für Mikrosatelliten und SNPs) wurden mithilfe von STRUCTURE (Pritchard et al 2000) analysiert: Das Programm liefert die prozentuelle Zugehörigkeit (Anteil des Erbguts) jeder Eiche zu den drei Eichenarten.

Bestimmung durch Feldschlüssel

Von den oben beschriebenen 1165 Eichen wurden 1065 anhand des proQuercus-Feldschlüssels bestimmt. Der Schlüssel beinhaltet drei Schritte (Abbildung 1). Im ersten Schritt wird die Länge des Blattstiels im Verhältnis zur Blattlänge analysiert. Stieleichen haben kurze Stiele, Trauben- und Flaumeichen normalerweise lange Stiele, auch wenn dies bei der Flaumeiche weniger stark ausgeprägt ist. Im zweiten Schritt wird die Anzahl Buchtenerven in den ersten drei Buchtenpaaren gezählt. Stieleichen haben in über 50% der Buchten Nerven, Trauben- und Flaumeichen in unter 50% der Buchten. Der dritte Schritt erfasst mithilfe einer Lupe mit vier- bis fünf-facher Vergrößerung die Behaarung des Blattstiels und des Mittelnervs (Hauptrippe) auf der Blattunterseite. Die Einteilung der Behaarungsdichte erfolgt aufgrund von Referenzbildern, die im Schlüssel abgebildet sind. Bei der Stieleiche fehlt jegliche Behaarung. Der Blattstiel der Traubeneiche ist kahl, während dort Zwischenformen (von Trauben- und Flaumeichen) und Flaumeichen über Haare verfügen, die jedoch in Dichte und Verteilung sehr unterschiedlich sein können. Das Fehlen von Haaren auf dem Rücken des Mittelnervs kennzeichnet die Trau-

beneiche, während eine zunehmend dichtere Behaarung den Übergang zur Flaumeiche signalisiert.

Der Feldschlüssel liefert fünf Kategorien: Stieleiche (SEi), Traubeneiche (TEi), Flaumeiche (FEi), Zwischenform von Trauben- und Flaumeiche (TEi×FEi) und unbestimmbar (UNB). Die letzte Kategorie beinhaltet Bäume, bei der die Erkenntnisse der drei Schritte widersprüchlich sind. Das kann vorkommen, weil der Feldschlüssel vereinfacht und die äusseren Merkmale gleichzeitig variabel und komplex sind.

Diese Bestimmung anhand der Blattmerkmale wurde blind und von einer erfahrenen Person (Dennis Horisberger) durchgeführt; der Bestimmende kannte also die Resultate der genetischen Analysen nicht. Elf dieser Proben konnten nicht mit dem Feldschlüssel analysiert werden, weil das Blattmaterial in ungenügendem Zustand war. Weitere 124 Proben (13%) wurden als unbestimmbar (UNB) definiert. Der finale Datensatz bestand damit aus 930 Eichen aus 55 Beständen des nördlichen Schweizer Alpenbogens und des Wallis.

Vergleich von Feldschlüssel und den zwei genetischen Bestimmungsarten

Die zwei genetischen Datensätze beinhalten eine quantitative, übergangslose Zuordnung zu jeder der drei Eichenarten. Um die Resultate von Feldschlüssel und Genetik besser vergleichen zu können, wurde jeder Baum zusätzlich auch genetisch einer Kategorie zugeteilt: Ein Baum wurde als Angehöriger einer «reinen» Art bezeichnet, wenn dieser einen Anteil von >80% einer Eichenart aufwies. Ein Baum wurde als Kreuzung zwischen zwei Arten gekennzeichnet (SEi×TEi, SEi×FEi, TEi×FEi), wenn er mindestens 20% von zwei Elternarten, aber weniger als 20% der dritten Art enthielt. Der Rest («Vermischt») stellt eine grosse Bandbreite an genetischer Vermi-

Bestimmungsart	Typ	Stieleiche	Traubeneiche	Flaumeiche	SEi×TEi	SEi×FEi	TEi×FEi	Vermischt	Total
Feldschlüssel	Blattmerkmale	299	333	125	*	*	173	*	930
Mikrosatelliten	Genetik	281	190	184	17	5	112	31	820
SNPs	Genetik	117	111	92	7	4	44	15	390

Tab 1 Übersicht über die Resultate der drei Datensätze. Aufgelistet ist die jeweilige Anzahl der getesteten Eichen. Die Kategorien mit einem «x» stellen Zwischenformen oder Kreuzungen zwischen Stiel- (SEi), Trauben- (TEi) oder Flaumeiche (FEi) dar. Die Kategorie «Vermischt» beinhaltet Bäume, die keiner der sechs Kategorien zugeteilt wurden. *: Kategorie nicht berücksichtigt.

schung zwischen allen drei Arten dar. Der Schwellenwert von 80% ist frei gewählt, entspricht aber der Klassifizierung von Rellstab et al (2016a), auf der die vorliegende Arbeit teilweise basiert.

Resultate

Übersicht

Von den 930 mit dem Feldschlüssel analysierten Eichen wurden 820 mit Mikrosatelliten und 390 mit SNPs analysiert (Tabelle 1). Alle drei Elternarten waren dabei prominent vertreten, die Flaumeiche allerdings meist mit einer etwas tieferen Probenzahl. Von den Zwischenformen/Kreuzungen war die intermediäre Form zwischen Trauben- und Flaumeiche die Häufigste. Kreuzungen zwischen Stieleiche und den anderen zwei Arten waren in dieser Studie selten vertreten.

Abbildung 2 stellt die typische Ausgabe von STRUCTURE-Analysen mittels genetischer Daten dar. Dabei ist ersichtlich, dass die durch den Schlüssel als Stieleichen bestimmten Bäume genetisch

meist rein sind. Bei Trauben- und Flaumeichen besteht ein gewisser Durchmischungsgrad.

Kategorische Artbestimmung

Die Auswertung der kategorischen Arzuteilung mit den Grenzwerten von 80 und 20% zeigt je nach Taxon und Marker eine gute bis sehr gute Übereinstimmung von Feldschlüssel und Genetik (Abbildung 3). Die Einteilung der Stieleiche ergibt eine fast perfekte Übereinstimmung mit beiden genetischen Methoden. Nur 3 bis 4% der Stieleichen des Feldschlüssels wurden genetisch als Kreuzungen klassifiziert, und keine einzige wurde einer anderen Art zugeteilt. Bei Trauben- und Flaumeichen und deren Zwischenformen ist das Resultat komplexer. Bei der Traubeneiche sind es die SNPs, die die grösste Übereinstimmung (72%) mit dem Feldschlüssel zeigen. Der Rest der Traubeneichen sind gemäss SNPs Kreuzungen oder sogar Flaumeichen. Bei der Flaumeiche sind es die Mikrosatelliten, die mit 78% Übereinstimmung mit dem Feldschlüssel herausstechen. Der Rest wurde von den genetischen Methoden meist als Kreuzung identifiziert. Auch bei den Übereinstim-

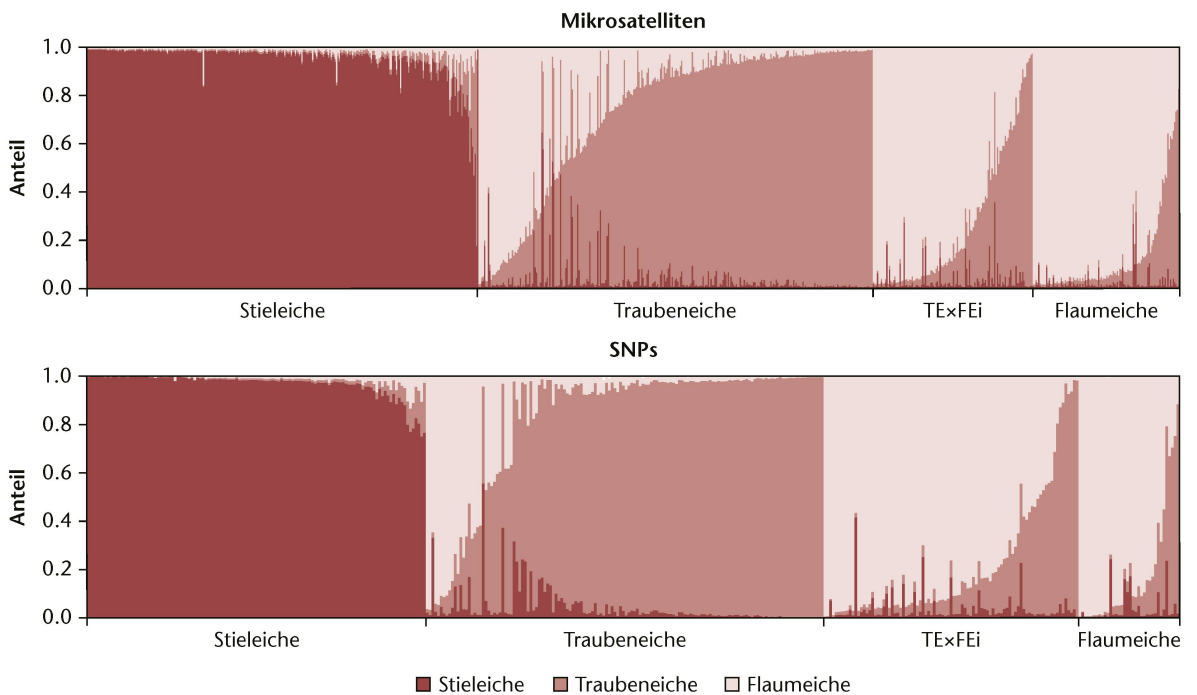


Abb 2 Resultate der STRUCTURE-Analysen von genetischen Daten. Dargestellt sind die genetischen Artanteile (Farben, y-Achse) von Bäumen, eingeteilt in vier Artkategorien gemäss Feldschlüssel (x-Achse). Jeder Balken stellt einen untersuchten Baum dar. Innerhalb der Arten sind die Bäume nach zunehmendem Anteil der Traubeneiche sortiert. Die Bäume und deren Reihenfolge unterscheiden sich zwischen den zwei Diagrammen.

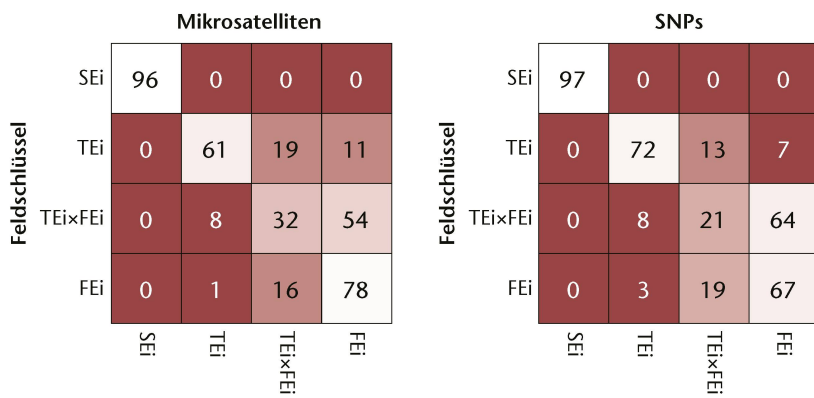


Abb 3 Übereinstimmung der kategorischen Artbestimmung mittels Feldschlüssel und der zwei verschiedenen genetischen Marker. Angegeben ist, wie viel Prozent der Eichen, die mit dem Feldschlüssel in die vier Gruppen eingeteilt wurden (y-Achse), in den vier Gruppen der zwei genetischen Methoden enthalten sind (x-Achse). Die Summe der Reihen ist nie 100%, weil es auch noch andere Kreuzungen gibt, die mit dem Feldschlüssel nicht erfasst werden. SEi=Stieleiche, TEi=Traubeneiche, TEi x FEi = Zwischenform/Kreuzung aus Trauben- und Flaumeiche, FEi=Flaumeiche.

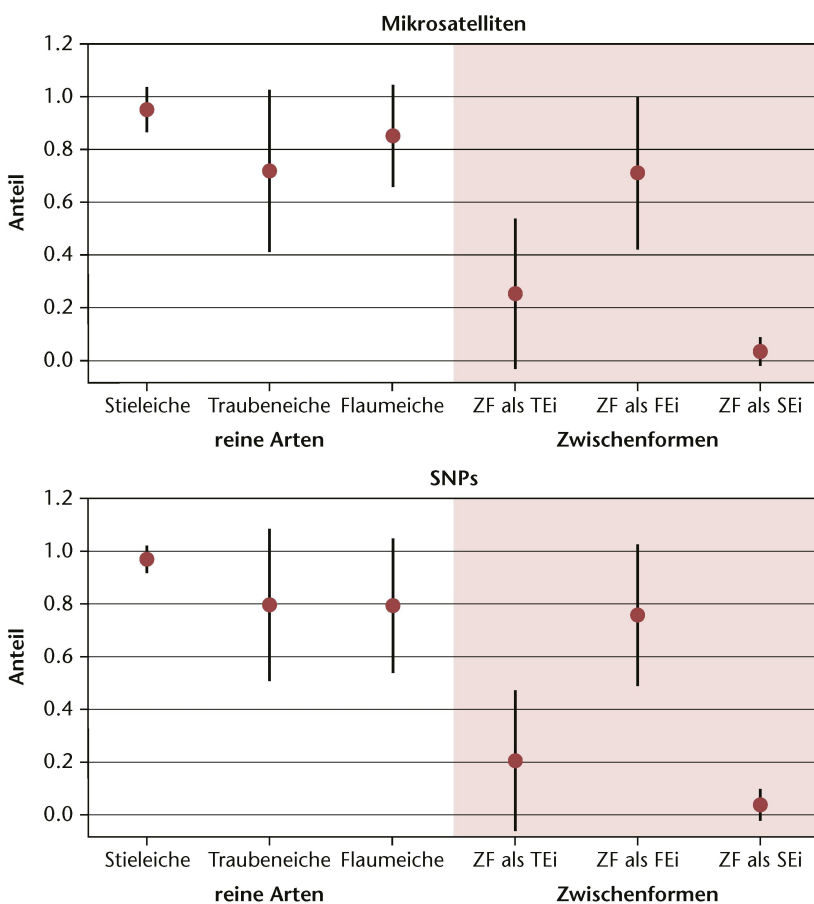


Abb 4 Quantitative Analyse der Übereinstimmung zwischen Feldschlüssel und genetischen Methoden. Die drei linken Datenpunkte zeigen den durchschnittlichen Anteil (und Standardfehler) der durch den Feldschlüssel bestimmten Arten zu der jeweiligen genetisch bestimmten Art. Die drei rechten Datenpunkte zeigen den genetischen Anteil der drei Arten an der Zwischenform (ZF) von Trauben- und Flaumeiche. SEi=Stieleiche, TEi=Traubeneiche, FEi=Flaumeiche.

mungen der Kreuzungen und Zwischenformen haben die Mikrosatelliten den höchsten Wert (32%). Der grössere Teil der Zwischenformen wird aber von beiden genetischen Markern als Flaumeichen eingeteilt.

Quantitative Artzugehörigkeit

Die Analyse der quantitativen Daten, die die prozentuale Zugehörigkeit jedes Baumes zu den drei Eichenarten berücksichtigt, zeigt, dass beide genetischen Marker eine ähnliche Übereinstimmung mit dem Feldschlüssel zeigen (Abbildung 4). Die SNP-Methode ergibt dabei die beste Übereinstimmung, wenn es um die reinen Arten geht. Im Schnitt zeigen die mit dem Feldschlüssel als rein eingestuft Bäume einen 80%- (TEi, FEi) bis 97%-Anteil (SEi) an ihrer jeweiligen Art. Bei den Zwischenformen von Trauben- und Flaumeichen (Abbildung 4, rechts) dokumentieren die genetischen Methoden, dass mit dem Feldschlüssel die Menge der Flaumeiche unterschätzt wird. Das heisst: Einige der als Zwischenform identifizierten Eichen könnten Flaumeichen sein. Der Anteil der Stieleiche in den Zwischenformen ist vernachlässigbar.

Einzelne Schritte des Feldschlüssels

Der Feldschlüssel setzt sich aus drei Schritten (Merkmalen) zusammen. Die Analyse dieser einzelnen Schritte weist darauf hin, dass nicht alle Bestimmungsmerkmale gleich effektiv sind (Tabelle 2). Die Länge des Blattstiels (Schritt 1) entspricht sehr gut der genetischen Trennung zwischen Stieleiche und dem Rest: 95% der Eichen mit kurzen Stielen sind gemäss den beiden genetischen Analysen tatsächlich Stieleichen. Bei den Blattnerven (Schritt 2) ist der Kontrast kleiner, hier gibt es einen recht grossen Anteil Stieleichen (ca. 15%), die eine intermediäre Anzahl Buchtennerven haben. Umgekehrt zeigen die mit SNPs identifizierten reinen Trauben- und Flaumeichen einen hohen Anteil von Individuen mit wenig Buchtennerven.

Bei den Behaarungskategorien zeigen alle genetisch bestimmten reinen Stieleichen und fast alle Traubeneichen (über 90%) die erwartete Behaarungsdichte des Mittelnervs auf der Blattunterseite. Die Differenzierung zwischen Kreuzungen und Flaumeichen ist hingegen weniger klar und unterscheidet sich auch zwischen den beiden genetischen Methoden. Die mit Mikrosatelliten identifizierten Flaumeichen haben deutlich häufiger eine dichtere Behaarung als die mit SNPs bestimmten Artgenossen. Wiederum zeigt sich hier, dass die mit dem Schlüssel identifizierten Zwischenformen mit genetischen Methoden (insbesondere mit den SNPs) recht häufig als Flaumeichen bestimmt werden.

Diskussion

Die drei häufigsten Eichenarten der Schweiz sind oft schwierig zu bestimmen, weil sie in gemischten Beständen vorkommen, überlappende Blattmerkmale haben und sich kreuzen können. Auch wenn es fortgeschrittene statistische und genetische Me-

		Schritt 1: Blattstiel				Schritt 2: Blattnerven			Schritt 3: Behaarung des Mittelnervs auf Blattunterseite			
		Anzahl	Kurz (SEi)	Dazwischen	Lang (TEi, FEi)	Viele (SEi)	Dazwischen	Wenige (TEi, FEi)	Keine (SEi)	Wenig (TEi)	Mittel (TEi×FEi)	Viel (FEi)
Mikrosatelliten	Stieleiche	281	95.7	3.9	0.4	83.6	16.0	0.4	99.6	0.4	0.0	0.0
	Traubeneiche	190	0.0	15.3	84.7	0.0	11.1	88.9	0.0	94.7	4.7	0.5
	TEi×FEi	112	0.0	14.3	85.7	1.8	10.7	87.5	0.0	50.0	33.9	16.1
	Flaumeiche	184	1.1	16.3	82.6	6.5	6.0	87.5	0.0	17.9	35.3	46.7
SNPs	Stieleiche	117	94.0	6.0	0.0	86.3	13.7	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0
	Traubeneiche	111	0.0	11.7	88.3	0.9	2.7	96.4	0.0	92.8	6.3	0.9
	TEi×FEi	44	0.0	15.9	84.1	0.0	4.5	95.5	0.0	40.9	43.2	15.9
	Flaumeiche	92	0.0	14.1	85.9	3.3	6.5	90.2	0.0	10.9	63.0	26.1

Tab 2 Analyse der drei Schritte des Feldschlüssels. Für jeden Schritt des Feldschlüssels (Abbildung 1) ist angegeben, welchen prozentualen Anteil der genetisch identifizierten Eichenarten das jeweilige Merkmal aufweist. Die Eichen wurden mit zwei verschiedenen genetischen Methoden bestimmt. In Klammern ist angegeben, für welche Art das Merkmal typisch ist. SEi=Stieleiche, TEi=Traubeneiche, TEi×FEi = Zwischenform/Kreuzung aus Trauben- und Flaumeiche, FEi=Flaumeiche.

thoden gibt, die die Arten und deren genetische Durchmischung ziemlich genau bestimmen können, sind diese für die Praxis nicht anwendbar. Daher braucht es verlässliche Feldschlüssel, die idealerweise durch genetische Analysen abgestützt sind.

Unser Vergleich des proQuercus-Feldschlüssels mit zwei verschiedenen genetischen Analysen basiert auf sehr hohen Probenzahlen und zeigt, dass grundsätzlich eine Übereinstimmung zwischen der Bestimmung anhand des Feldschlüssels und jener mit Labormethoden besteht. Dies gilt insbesondere für die Stieleiche (über 95% Übereinstimmung), etwas weniger für die Trauben- und Flaumeiche (60–80%, je nach Analyse) und deutlich weniger für die Zwischenform der letzten zwei Arten (20–30%). Der Grad dieser Übereinstimmung hängt von vielen Faktoren ab. Im Folgenden diskutieren wir verschiedene Aspekte und setzen sie mit unseren Resultaten in Verbindung.

Wahl der Bestimmungsmerkmale

In der Fachliteratur findet man eine Grosszahl von potenziellen Merkmalen zur Bestimmung von Eichenarten. Viele davon sind im Feld nicht geeignet. Detaillierte Untersuchungen an den hier studierten Eichenarten haben etwa ergeben, dass die Präsenz von Blatthaartypen (keine Haare, Sternhaare, Büschelhaare) am besten zwischen den drei reinen Arten unterscheiden kann (Rellstab et al 2016a). Für die Bestimmung des Haartyps braucht es jedoch ein Binokular, was für den Praktiker und die Praktikere im Wald ungeeignet ist. Unsere Analysen der einzelnen Bestimmungsschritte zeigen, dass nicht alle Merkmale gleich gut zwischen den genetisch bestimmten Arten unterscheiden können. Die relative Blattstiellänge differenziert besser zwischen Stieleichen und dem Rest als die Anzahl Buchtennerven. Die Blattbehaarung bietet die noch bessere Unterscheidung und zudem eine gute Abgrenzung der Traubeneiche von der Flaumeiche und deren Zwischenformen. Die Blattbehaarung ist aber auch das

schwierigste und subjektivste der drei Merkmale. Daher lohnt es sich, alle drei Merkmale zu verwenden. So können auch Widersprüche entdeckt werden, die auf eine grosse Variabilität und komplexe Kreuzungen hinweisen (Horisberger 2022).

Einfluss der Umwelt auf Blattmerkmale

Die Variation von Blattmerkmalen wird sowohl von der Umwelt als auch von der genetischen Zusammensetzung eines Baumes bestimmt. Die Blattbehaarung spielt z.B. eine Rolle im Kampf gegen Trockenheit, da Haare die Verdunstung von Wasser ausserhalb und innerhalb des Blattes reduzieren. Findet man nun gleichzeitig einen Gradienten von Trockenheit und Blattbehaarung (wie bei den Eichen des Kantons Wallis, Horisberger 2022), ist es eigentlich unmöglich, zu folgern, ob der Grad der Behaarung plastisch (= nur von der Umwelt beeinflusst) oder genetisch bedingt ist (= nur von der Art abhängig, die an die jeweiligen Standorte angepasst ist). Am wahrscheinlichsten ist es, dass beides zutrifft. Genetische Untersuchungen hingegen ignorieren die Variation der Umwelt. Daher ist es nicht überraschend, dass es gewisse Unterschiede zwischen den beiden Bestimmungsarten gibt. In unserem Fall finden sich die grössten Unterschiede bei der Abgrenzung der Flaumeiche von der Zwischenform mittels Blattbehaarung. Das deutet darauf hin, dass bei Flaumeichen die plastische Variabilität der Blattbehaarung besonders gross ist.

Wahl der Referenzbäume

Artbestimmung, ob genetisch oder mittels äusserer Merkmale, benötigt Referenzbäume, bei denen man sicher ist, dass es sich um eine reine Art handelt. Die Wahl dieser Referenzbäume kann von grosser Bedeutung sein. Bei der Entwicklung des hier benutzten Feldschlüssels wurden hauptsächlich einheimische Referenzblätter von Kissling (1980) und von Untersuchungen in den Kantonen Waadt und Wallis verwendet (Horisberger 2022). Bei den SNP-

Untersuchungen von Reutimann et al (2020b) wurden Referenzbäume aus ganz Europa verwendet, die dann in einem zusätzlichen Schritt nochmals anhand von genetischen Analysen überprüft und gegebenenfalls aussortiert wurden. Bei der Mikrosatellitenanalyse (Rellstab et al 2016a) wurde die Zugehörigkeit von allen Bäumen zu drei Gruppen mit STRUCTURE (Pritchard et al 2000) geschätzt. Diese Analyse benötigt keine Referenzbäume, berücksichtigt aber natürlich nur den Datensatz, der zur Verfügung steht. Besonders bei der Flaumeiche ist die Wahl der Referenzbäume kritisch. Einige Studien kommen zum Schluss, dass es sich bei Schweizer Flaumeichen nördlich der Alpen nicht um reine Flaumeichen handeln könnte, sondern um Bäume mit einem beträchtlichen Anteil Traubeneiche im Erbgut (Müller 1999). Dies konnte allerdings in der Studie von Reutimann et al (2020b) nicht bestätigt werden, unterschieden sich doch die südlichen Flaumeichen (Tessin, Italien, Frankreich und Spanien) genetisch nicht oder nur wenig von den nördlichen Artgenossen. Dies wird auch durch den Umstand gestützt, dass hier die SNP-Methode mehr reine Flaumeichen findet als der Feldschlüssel.

Wahl der genetischen Marker und statistischen Methoden

Die Wahl des genetischen Markertyps kann einen Einfluss auf das Ergebnis von genetischen Analysen haben. So wurde z.B. bei einer Kressenart gezeigt, dass die genetische Diversität und Differenzierung grosse Unterschiede zeigt, je nachdem, ob sie mit Mikrosatelliten oder SNPs analysiert wurde (Fischer et al 2017). Beim dem hier gezeigten Vergleich zwischen Feldschlüssel und Genetik finden wir praktisch keine Unterschiede zwischen den zwei Markertypen. Dies ist überraschend, weil die SNPs in der Studie von Reutimann et al (2020b) alle drei Arten deutlich besser unterscheiden konnte als die Mikrosatelliten in Rellstab et al (2016a), die ursprünglich für die Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche optimiert wurden (Guichoux et al 2011). Die Unterschiede zwischen Mikrosatelliten und SNPs scheinen also zu klein zu sein, um beim Vergleich mit der relativ groben Einteilung des Feldschlüssels einen grossen Einfluss zu haben. Auch die Wahl der Methode und deren Parametereinstellungen kann verantwortlich sein für Unterschiede mit dem Feldschlüssel. Das Ergebnis von STRUCTURE hängt stark vom verwendeten Datensatz ab und teilt die Bäume in eine vorgegebene Anzahl genetischer Gruppen ein. Auch unser frei gewählter Schwellenwert für die kategorische Einteilung beeinflusst das Ergebnis wohl stark.

Der Artenkomplex der Weisseichen

Die drei hier untersuchten Arten gehören zur Sektion der Weisseichen und sind dafür bekannt,

dass sie sich alle miteinander kreuzen. Dies gilt vor allem für die Trauben- und Flaumeiche (Reutimann et al 2020b), aber auch (weniger häufig) für andere Kombinationen (Lepais et al 2009). Die andauernden Kreuzungen und Rückkreuzungen über viele Generation hinweg haben dazu geführt, dass insbesondere Trauben- und Flaumeiche heute in der Schweiz einen taxonomischen Gradienten darstellen, in dem zwar die reinen Elternarten immer noch existieren, viele Bäume aber Erbgut der anderen Art enthalten (Reutimann et al 2020a). Daher ist eine Einteilung in reine Arten, wie sie Feldschlüssel normalerweise zum Ziel haben, in diesem Artenkomplex fraglich. Der hier verwendete Feldschlüssel geht daher einen Schritt weiter und erlaubt auch die Aufnahme von Zwischenformen, die, wie unsere genetischen Analysen zeigen, häufig tatsächlich Kreuzungen darstellen. Trotzdem beruht wohl ein Teil der Inkongruenz zwischen Feldschlüssel und Genetik auf genau diesen komplexen Kreuzungsprozessen und deren Einflüssen auf die äusseren Merkmale.

Folgerungen und Praxisrelevanz

Genetische Methoden können die Verlässlichkeit von morphologischen Feldschlüsseln unterstreichen. Unsere Untersuchungen zeigen, dass die Artbestimmung bei heimischen Eichen mittels Feldschlüssel und Genetik grundsätzlich eine gute Übereinstimmung zeigt. Gleichzeitig bestehen aber auch Unterschiede. Grund dafür sind wohl die grosse Variabilität der äusseren Merkmale, der Einfluss der Umweltbedingungen auf diese Merkmale und die andauernde genetische Vermischung in den letzten Jahrtausenden. Trotzdem ist der proQuercus-Feldschlüssel eine Weiterentwicklung der klassischen Feldschlüssel, weil er eine gewisse Variabilität berücksichtigt und eine zusätzliche Kategorie (Zwischenform/Kreuzung) beinhaltet. Damit liefert der Schlüssel der Praxis ein wertvolles Werkzeug, mit dem der taxonomische Status von einzelnen Eichen und ganzen Beständen bestimmt werden kann. Dies ist vor allem wichtig für die Förderung von Trauben- und Flaumeiche im Hinblick auf den Klimawandel. Da die Flaumeiche besser als die Traubeneiche an Trockenheit angepasst ist, könnte man z.B. gezielt gemischte Bestände und vermischte Bäume fördern. Damit könnte man mit relativ einfachen Vorgaben die Eichenbestände für eine trockenere und wärmere Zukunft wappnen. ■

Eingereicht: 8. April 2022, akzeptiert (mit Review): 7. November 2022

Dank

An Felix Gugerli und Antoine Kremer für die Unterstützung bei der Projektakquirierung und an alle Feldhelfer der Projekte Querc-Adapt und OakID für das Sammeln der Eichenblätter.

Literatur

- AMANN G (2021) Bäume und Sträucher des Waldes. 21. Auflage: Naturbuch Verlag, Augsburg. 232 p.
- FISCHER MC, RELLSTAB C, LEUZINGER M, ROUMET M, GUGERLI F, ET AL (2017) Estimating genomic diversity and population differentiation – an empirical comparison of microsatellite and SNP variation in *Arabidopsis halleri*. BMC Genomics 18: 69.
- GUICHOUX E, LAGACHE L, WAGNER S, LÉGER P, PETIT RJ (2011) Two highly validated multiplexes (12-plex and 8-plex) for species delimitation and parentage analysis in oaks (*Quercus* spp.). Mol Ecol Resour 11: 578–585.
- HORISBERGER D (2016) Artbestimmung bei den Eichen. Bestimmungsschlüssel und praktische Anwendung. proQuercus. 10 p.
- HORISBERGER D (2021) Adéquation stationnelle et gestion des chênes indigènes au nord de l'Arc alpin et en Valais. proQuercus. 14 p.
- HORISBERGER D (2022) Die einheimischen Eichen – Hoffnung für die Zukunft. Wald & Holz 1/22: 22–26.
- KISSLING P (1980) Clef de détermination des chênes médioeuropéens (*Quercus* L.). Ber Schweiz Bot Ges 90: 2.
- KREMER A, DUPOUEY JL, DEANS JD, COTTRELL J, CSAIKLU U, ET AL (2002) Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands. Ann For Sci 59: 777–787.
- LAUBER K, WAGNER G, GYGAX A (2018) Flora Helvetica – Illustrierte Flora der Schweiz. 1686 p.
- LEPAIS O, PETIT RJ, GUICHOUX E, LAVABRE JE, ALBERTO F, ET AL (2009) Species relative abundance and direction of introgression in oaks. Mol Ecol 18: 2228–2242.
- MÜLLER B (1999) Variation und Hybridisierung von *Quercus pubescens*. PhD Thesis. Zürich: Eidgenössische Technische Hochschule Zürich.
- PRITCHARD JK, STEPHENS M, DONNELLY P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945–959.
- RELLSTAB C, BÜHLER A, GRAF R, FOLLY C, GUGERLI F (2016A) Using joint multivariate analyses of leaf morphology and molecular-genetic markers for taxon identification in three hybridizing European white oak (*Quercus* spp.) species. Ann For Sci 73: 669–679.
- RELLSTAB C, ZOLLER S, WALTHERT L, BODÉNÈS C, LESUR I, ET AL (2016B) Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions. Mol Ecol 25: 5907–5924.
- REUTIMANN O, GUGERLI F, RELLSTAB C (2020A) Genetische Fingerabdrücke zur Bestimmung von Eichenarten. Wald & Holz 101: 21–25.
- REUTIMANN O, GUGERLI F, RELLSTAB C (2020B) A species-discriminatory single-nucleotide polymorphism set reveals maintenance of species integrity in hybridizing European white oaks (*Quercus* spp.) despite high levels of admixture. Ann Bot 125: 663–676.

Comparaison entre clé de terrain et génétique pour la détermination des chênes

Les clés botaniques de terrain sont des outils efficaces pour la détermination des espèces dans la nature. Elles se basent toutefois sur des caractéristiques extérieures qui ne sont pas seulement influencées par l'appartenance à l'espèce, mais aussi par les conditions environnementales. En outre, elles ignorent généralement les croisements interspécifiques. Sur ces points, les méthodes génétiques ont un avantage, mais elles ne sont pas utilisables sur le terrain. Dans cette étude, nous comparons les déterminations d'espèces (y compris les croisements) au moyen d'une clé de terrain et de la génétique pour les trois espèces de chênes (*Quercus* spp.) les plus fréquentes en Suisse. Ces chênes sont difficiles à déterminer, car ils présentent une grande variabilité morphologique des feuilles et s'hybrident entre eux. Notre analyse montre une concordance élevée entre les deux méthodes, mais il existe un certain flou au niveau du complexe d'espèces formé du chêne sessile et du chêne pubescent, conséquence de choix méthodologiques (p. ex. la fixation de valeurs seuils) et de phénomènes biologiques (p. ex. la plasticité). Notre étude souligne l'importance des méthodes génétiques dans la validation d'une clé de terrain et met en évidence le rôle possible d'une telle clé pour évaluer facilement la diversité inter- et intra-spécifique des chênes. Il est ainsi envisageable de promouvoir des peuplements mixtes et des arbres génétiquement mélangés qui seront bien armés pour faire face aux futurs changements climatiques.

Comparison of identification key and genetic methods in oak species determination

Botanical identification keys are efficient tools in species determination in nature. However, they are based on phenotypic traits that are influenced not only by species identity but also by environmental conditions. Moreover, they usually ignore interspecific hybridization. In this respect, genetic methods have an advantage but are not applicable for practitioners in the field. Here we compare species determinations (including crosses) using an identification key and genetics in the three most common oak species (*Quercus* spp.) in Switzerland. These oaks are difficult to assign to species because they show great leaf morphological variability and admixture. Our analysis shows a good agreement between the two methods, but there is, especially for the species complex of sessile and downy oak, some uncertainty, due to both methodological (e.g., by setting thresholds) and biological (e.g., by phenotypic plasticity) reasons. Our study highlights the importance of genetic methods in validating identification keys and demonstrates the potential role of identification keys in assessing inter- and intraspecific diversity. This can promote mixed stands and intermixed trees that are resilient to future climate change.