

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 175 (2024)

Heft: 3

Artikel: Einfluss der Erntestrategie auf die genetische Vielfalt des Saatguts bei Eichen

Autor: Haldemann, Cristina / Rudow, Andreas / Bonfils, Patrick

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097084>

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: 02.05.2026

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

Einfluss der Erntestrategie auf die genetische Vielfalt des Saatguts bei Eichen

Cristina Haldemann¹, Andreas Rudow², Patrick Bonfils³, Andrea De Boni⁴, Gabor Reiss¹, Kathrin Streit¹, Stefan Studhalter⁵, Christian Rellstab^{1*}

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

² ETH Zürich, Departement Umweltsystemwissenschaften, Zürich (CH)

³ Naturavali LTDA, Verein proQuercus (CH/BR)

⁴ Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern (CH)

⁵ Kanton Zürich, Verein proQuercus, Zürich (CH)

Abstract

Genetische Vielfalt ist Grundvoraussetzung dafür, dass sich Arten an sich ändernde Umweltbedingungen wie den Klimawandel anpassen und gegenüber extremen Umweltereignissen resilient sind. Bei der künstlichen Verjüngung zukunftsfähiger Baumbestände sollte deshalb genetisch vielfältiges Vermehrungsgut (Saat- und Pflanzgut) verwendet werden. Die Beerntung von Saatgut erfolgt heute jedoch aus Effizienz- und Kostengründen häufig opportunistisch und nicht mit dem Ziel, eine hohe genetische Vielfalt zu erreichen. Die Anpassungsfähigkeit des gesammelten Saatguts könnte dadurch eingeschränkt sein. Mit molekulargenetischen Analysen von 216 (potenziellen) Mutterbäumen und 1037 Eicheln untersuchten wir in je einem Samenerntebestand für Stiel- und Traubeneiche, wie sich die Samenerntestrategie auf die neutrale, nicht fitness-relevante genetische Vielfalt des Saatguts auswirkt. Unsere Resultate zeigen, dass die genetische Vielfalt des Saatguts vor allem von der Anzahl Mutterbäume und Eicheln pro Mutterbaum abhängt. Bereits 100 Eicheln reichten, um fast die gesamte genetische Vielfalt aller Eicheln eines Mutterbaumes zu sammeln, was mit der gängigen Samenerntepraxis gegeben ist. Um 75–95% der totalen genetischen Vielfalt eines Samenerntebestandes zu erreichen, waren 19–43 Mutterbäume notwendig – also deutlich mehr als in der Praxis üblich. Die Samenernte in verschiedenen Sektoren (Waldabschnitten) und die Vermeidung von nahe gelegenen Halbgeschwistern hatten hingegen einen geringen Einfluss. Zusammenfassend sollte sich die Samenernte also auf eine möglichst hohe Anzahl Mutterbäume fokussieren, was bei den Eichen mit kleinem finanziellem Aufwand möglich ist. Wegen der Anpassung an kleinräumige Standorteigenschaften würde sich die Samenernte in mehreren Sektoren aber wohl lohnen, wenn sich diese hinsichtlich ihrer ökologischen Eigenschaften unterscheiden. Diese Erkenntnisse unterstreichen die Notwendigkeit von praktischen Hinweisen und Richtlinien zur Optimierung der Samenernte. Zudem sind sie eine nützliche Grundlage für die strategische Planung von Baumschulen und tragen zur Anpassungsfähigkeit unserer Baumarten und zur Resilienz des zukünftigen Waldes bei.

Keywords: genetic diversity, genetic resources, forest reproductive material, microsatellites, *Quercus*, seed collection

doi: 10.3188/szf.2024.0116

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

Genetische Vielfalt ist ein wichtiger Bestandteil der Biodiversität. Sie ist Grundvoraussetzung dafür, dass sich Arten an sich ändernde Umweltbedingungen wie etwa den Klimawandel anpassen können. Eine hohe genetische Vielfalt erhöht ausserdem die Resilienz von Arten und Populationen gegenüber extremen Umweltereignissen. Im Vergleich zu evolutiven Prozessen verlaufen Umweltveränderungen wie der Klimawandel oft sehr schnell. Die limitierten Wanderungsmöglichkeiten und die lange Generationszeit von Baumarten er-

schweren deren Anpassungsfähigkeit (Petit & Hampe 2006). Damit zukünftige Baumbestände auf Umweltveränderungen reagieren können, sollte bei Pflanzungen genetisch vielfältiges Vermehrungsgut (Saat- und Pflanzgut) verwendet werden.

In der Schweiz besteht jedoch ein Mangel an verbindlichen Richtlinien und Information zur Samenernte (Frank et al 2017). Eine Umfrage innerhalb des Forschungsprogramms «Wald und Klimawandel» der WSL ergab, dass nur in sechs Kantonen Richtlinien für die Beerntung von forstlichem Ver-

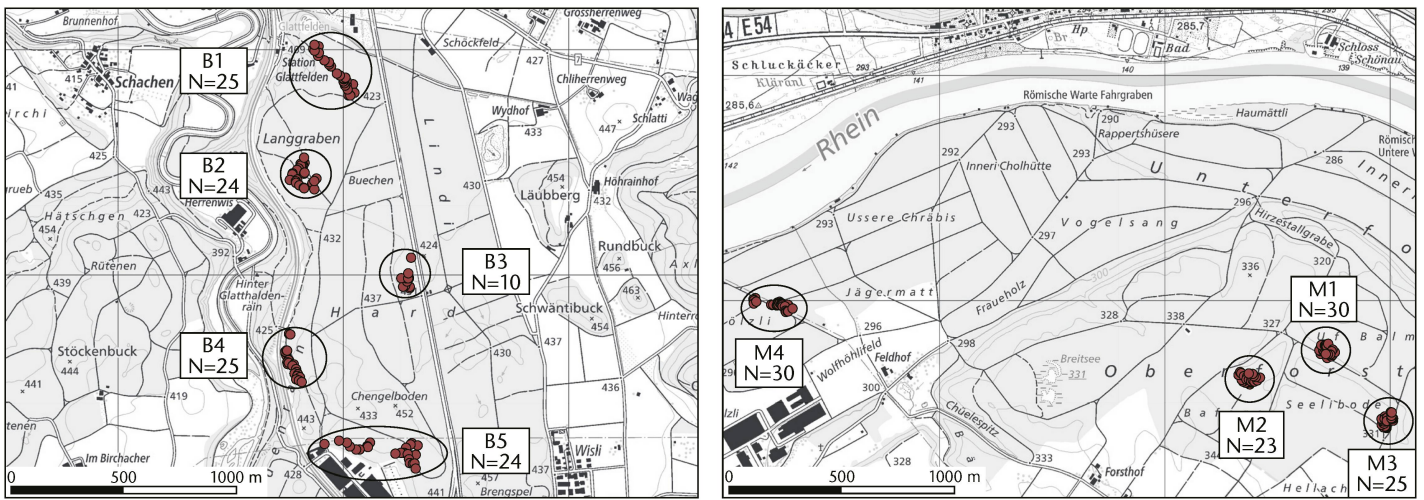


Abb 1 Die beprobten Samenerntebestände in Bülach (links) und Möhlin (rechts) mit Einteilung in verschiedene Sektoren sowie Anzahl analysierter Bäume (N, rote Punkte). Kartengrundlage: swisstopo

mehringut bestehen. Faktoren wie Erreichbarkeit, Fruktifikation und Wuchsform der Erntebäume bestimmen daher oft, wie und wo das Saatgut gesammelt wird. Das kann dazu führen, dass nur wenige, nahe beieinanderstehende und stark fruktifizierende Mutterbäume berücksichtigt werden und damit potenziell Halbgeschwister oder sogar Vollgeschwister beerntet werden.

Alle diese Faktoren wirken sich vermutlich negativ auf die genetische Vielfalt des Saatguts aus. Im Gegensatz dazu sollte eine grössere Anzahl an verwendeten Mutterbäumen und gesammelten Eicheln die genetische Vielfalt erhöhen. Die räumliche Anordnung der beprobten Mutterbäume kann wichtig sein, weil mit zunehmender Distanz der Verwandtschaftsgrad zwischen Individuen und Populationen oft abnimmt. Ausserdem könnten Mutterbäume an kleinräumig variierende Umweltfaktoren wie Boden und Mikroklima angepasst sein. Der Einfluss der Samenerntestrategie auf die genetische Vielfalt des Saatguts wurde bisher jedoch nur in wenigen Baumarten untersucht (Blanc-Jolivet & Degen 2014, Iwazumi et al 2023), und in der Praxis fehlen verlässliche Angaben dazu.

Hier untersuchen wir am Beispiel von je einem Samenerntebestand für Stiel- und Traubeneiche, wie sich die Samenerntestrategie auf die genetische Vielfalt des Saatguts auswirkt. Wir benutzen die neutrale, nicht fitness-relevante genetische Vielfalt als Näherungsvariable für das Anpassungspotenzial eines Waldbestandes. Folgende Fragen wollen wir beantworten:

1. Welcher Anteil der vorhandenen genetischen Vielfalt wird bei zunehmender Anzahl beprobter Mutterbäume und Eicheln repräsentiert?
2. Erhöht die Beprobung von verschiedenen Sektoren (Waldabschnitten) die genetische Vielfalt des Saatguts?
3. Wie stark reduziert die Beprobung von Halbgeschwistern die genetische Vielfalt?

Zum Schluss diskutieren wir die Resultate im Zusammenhang mit dem Aufwand (Kosten) für verschiedene Samenerntestrategien.

Material und Methoden

Im Herbst 2022 beprobten wir zwei Eichen-Samenerntebestände und untersuchten ihre molekular-genetische Vielfalt. Der Bestand Bülach (ZH) ist autochthon und dient der Samenernte von Traubeneichen (*Q. petraea*). Der Samenerntebestand Möhlin (AG) wird seit über 50 Jahren mit Stieleiche (*Q. robur*) verjüngt. Die jüngeren Bestände bestehen aus verschiedenen Herkünften aus der Schweiz und Süddeutschland. Die Erntebäume beider Bestände werden für die Samenernte freigestellt, um Fruktifikation und Erreichbarkeit zu verbessern. Die zwei Bestände teilten wir in fünf (Bülach) und vier (Möhlin) verschiedene Sektoren ein, in denen wir Gewebe von 10 bis 31 potenziellen Mutterbäumen beprobten (Abbildung 1). Insgesamt sammelten wir Knospen oder Kambium von 111 (Bülach) und 109 (Möhlin) geo-referenzierten Bäumen. Zusätzlich ernteten wir von 14 Traubeneichen (Sektoren B1, B2 und B5) in Bülach je 200 Eicheln direkt vom Boden oder mit Netzen. In Möhlin gab es zu wenig Eicheln für unsere Analysen.

Genetische Analysen

Für die molekulargenetischen Analysen verwendeten wir acht Mikrosatelliten, die speziell für Trauben- und Stieleiche entwickelt wurden (Guichoux et al 2011). Mikrosatelliten sind meist nicht kodierende, repetitive DNA-Sequenzen im Erbgut, die viele Allele (Varianten) besitzen, die sich in der Fragmentlänge unterscheiden. Die DNA extrahierten wir mit dem sbeadex maxi plant kit (LGC Genomics) aus den Silikagel-getrockneten Knospen- und Kambiumproben und aus den bei -20°C gefrorenen

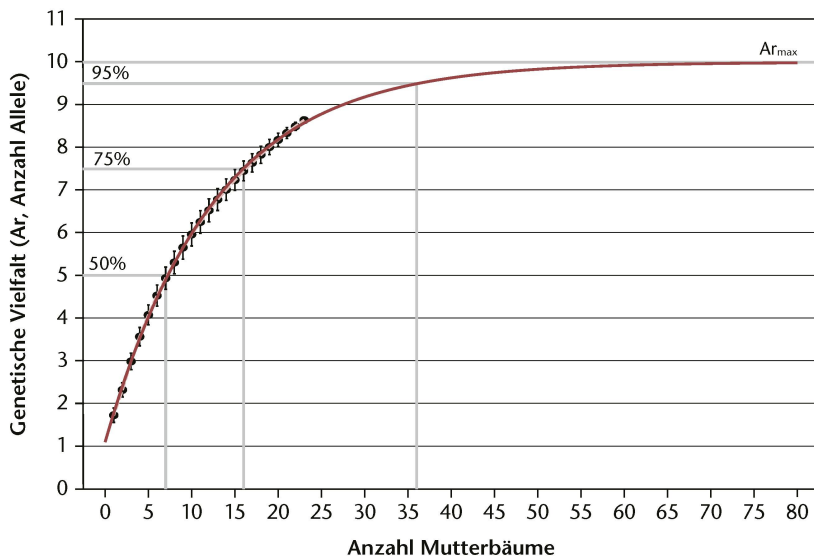


Abb 2 Durchschnittliche genetische Vielfalt und deren Standardabweichung bei 1 bis 23 beprobten Mutterbäumen (schwarze Punkte und Fehlerbalken) am Beispiel von Sektor B1 in Bülach. Ar_{max} zeigt das theoretische Maximum (Asymptote) der genetischen Vielfalt an. Die drei Perzentilwerte bei 50%, 75% und 95% geben die Anzahl Mutterbäume an, die beprobt werden müssen, um diesen Anteil der genetischen Vielfalt zu erreichen.

Eicheln. Für die Bestimmung der Fragmentlängen benutzten wir einen ABI-3500 Series Genetic Analyzer und die Software GENEMAPPER 5 (Applied Biosystems). Die Eichenarten der Schweiz sind im Wald nicht einfach zu identifizieren, ausserdem kreuzen sie sich regelmässig (Rellstab et al 2016, Rellstab et al 2023). Deshalb schätzten wir zuerst den Anteil des Erbguts jedes Baumes an Stiel- und Traubeneiche mithilfe des Programms STRUCTURE (Pritchard et al 2000). Bäume mit einem Anteil von mehr als 50% der falschen Eichenart schlossen wir für weitere Analysen aus. Danach entfernten wir diejenigen Eicheln vom Datensatz, die einen einfachen Mutterschaftstest nicht bestanden. Das heisst: Sie mussten über mindestens ein gemeinsames Allel mit der potenziellen Mutter in jedem der acht Mikrosatelliten verfügen. Zudem wählten wir jene 12 Bülacher Bäume mit der höchsten Anzahl Eicheln für die Analyse aus. Den Verwandtschaftsgrad (r) der Mutterbäume berechneten wir mit dem R-Package RELATEDNESS (Queller & Goodnight 1989). Bäume mit einem Wert $r \geq 0.25$, die im gleichen Sektor vorkommen, definierten wir als Halbgeschwister, diejenigen mit $r \geq 0.5$ als Vollgeschwister.

Genetische Vielfalt verschiedener Samenerntestrategien

Für alle Analysen berechneten wir mit dem R-Package DIVERSITY (Keenan et al 2013) die genetische Vielfalt: Sie ist hier definiert als die gemittelte Anzahl Allele (Ar , allelische Vielfalt/Reichtum) aller acht Mikrosatelliten. Will man die genetische Vielfalt bei der Samenernte optimieren und den Bestand so gut wie möglich repräsentieren, sollten möglichst viele Genvarianten (Allele) gesammelt werden. Da-

her ist in unserem Fall Ar das ideale Mass für die genetische Vielfalt. Den Sektor B3 in Bülach mit nur zehn Mutterbäumen schlossen wir von der Analyse aus. In den verbleibenden acht Sektoren wählten wir zufällig je 23 Bäume (grösste gemeinsame Anzahl Bäume in den übrigen Sektoren) für die Analyse aus. Ähnlich reduzierten wir die Anzahl Eicheln pro Baum auf 60, da wir einige Eicheln wegen Ausfällen bei der Laboranalyse und wegen des oben beschriebenen Mutterschaftstests ausschlossen.

Die verschiedenen Samenerntestrategien simulierten wir mit einem sogenannten Resampling (randomisierte Stichprobenwiederholung, Ziehen ohne Zurücklegen). Bei dieser Methode wählten wir in der Software R je nach Fragestellung 10000-mal zufällig Mutterbäume oder Eicheln aus der Gesamtmenge aus, bestimmten die entsprechende genetische Vielfalt für jede zufällige Stichprobe und berechneten dann Mittelwert und Standardabweichung aller Stichproben. Im Folgenden beschreiben wir kurz das Vorgehen für die drei oben gestellten Fragen:

1) Effekt der Anzahl Mutterbäume und Eicheln auf die genetische Vielfalt

Hier berechneten wir für jeden Sektor für 1 bis 23 Mutterbäume die durchschnittliche genetische Vielfalt und deren Standardabweichung (Abbildung 2, Beispiel für Sektor B1). Anhand eines asymptotischen Regressionsmodells beschrieben wir dann, wie die genetische Vielfalt mit der Anzahl Bäume steigt (Abbildung 2, rote Kurve) und berechneten so das theoretische Maximum der genetischen Vielfalt (Ar_{max} , Asymptote). Danach bestimmten wir für drei Schwellenwerte (50%, 75% und 95% von Ar_{max}) die genetische Vielfalt und die Anzahl Bäume, die dafür beprobt werden müssten. Das exakt gleiche Verfahren wendeten wir auch für die Anzahl Eicheln (1 bis 60) pro Baum an.

2) Effekt der Anzahl Sektoren auf die genetische Vielfalt

Der Effekt der räumlichen Anordnung (Anzahl Sektoren) der beprobten Bäume untersuchten wir ebenfalls mit der Resampling-Methode, dabei hielten wir die Anzahl Bäume konstant bei 12. Für beide Standorte wählten wir also immer zufällig je 12 Bäume aus einem zufälligen Sektor aus, dann je 6 Bäume aus zwei Sektoren, je 4 Bäume aus drei Sektoren und je 3 Bäume aus vier Sektoren. Zusätzlich führten wir einen Isolation-by-Distance-Test durch, der untersucht, ob Bäume, die weiter voneinander entfernt sind, auch genetisch stärker differenziert sind. Dafür berechneten wir die geografischen Distanzen (Zentroide) und genetische Differenzierung (FST) zwischen allen Sektoren und untersuchten mit einem einseitigen Mantel-Test, ob es eine positive Korrelation zwischen den beiden Grössen gibt.

3) Effekt von Halbgeschwistern auf die genetische Vielfalt des Saatguts

Die genetische Vielfalt von Eicheln aus nahe verwandten ($r \geq 0.25$) oder entfernt verwandten ($r < 0.25$) Mutterbäumen ermittelten wir für je 120 Eicheln von allen paarweisen Kombinationen im gleichen Sektor. Die potenziellen Väter untersuchten wir anhand einer Vaterschaftsanalyse mit CERVUS 3.0.7 (Kalinowski et al 2007). Das Programm liefert den wahrscheinlichsten Vater aus allen untersuchten Bäumen bei bekannter Mutter. Wie beim Mutterschaftstest berücksichtigten wir nur diejenigen Bäume als Väter, die in allen acht Markern mindestens eine Genvariante gemeinsam mit dem Nachkommen besaßen.

Resultate

1) Effekt der Anzahl Mutterbäume und Eicheln auf die genetische Vielfalt

Von den ursprünglich 220 beprobten Mutterbäumen mussten wir vier wegen falscher Artzugehörigkeit vom Datensatz entfernen. Dies resultierte in je 108 Mutterbäumen pro Erntebestand (Abbil-

dung 1), von denen wir je 92 für die Berechnung der genetischen Vielfalt verwendeten. Im Ganzen genotypisierten wir 1383 Eicheln von 14 Mutterbäumen. Davon entfernten wir 346 vom Datensatz, weil sie dem jeweiligen Mutterbaum nicht zugeordnet werden konnten (2–35% der Eicheln pro Mutterbaum). Für die finalen Analysen wählten wir dann zufällig 720 Eicheln (je 60 pro Baum) von 12 Traubeneichen aus Bülach aus.

Die genetische Vielfalt (A_r) nimmt mit der Anzahl Mutterbäume asymptotisch zu (Abbildung 2). Um 50% der mütterlichen genetischen Vielfalt ($A_{r_{max}}$) eines Sektors sicher zu erreichen, müssen mindestens neun Mutterbäume beerntet werden (Tabelle 1). Für 75% der genetischen Vielfalt liegt dieser Wert bei 19, für 95% bei 43 Mutterbäumen.

Der Effekt der Anzahl Eicheln pro Baum, der nur bei Traubeneichen in Bülach erhoben werden konnte, folgt auch einem asymptotischen Trend (Tabelle 2). Bei 18 Eicheln pro Baum wird sicher 50% der gesamten genetischen Vielfalt des Saatguts eines Baumes repräsentiert, bei 43 sogar 75%. Um 95% der gesamten allelischen Vielfalt sicher zu erfassen, reichen 100 Eicheln pro Baum.

2) Effekt der Anzahl Sektoren auf die genetische Vielfalt

Die genetische Vielfalt von zwölf zufällig ausgewählten Mutterbäumen ist in unseren zwei Beständen nur wenig davon abhängig, aus wie vielen Sektoren sie stammen (Abbildung 3). Die genetische Vielfalt von Bäumen aus zwei Sektoren ist in beiden Beständen signifikant grösser als die von Bäumen aus einem Sektor (einseitiger Kolmogorow-Smirnow-Test, $p < 0.001$). Diese Zunahme flacht danach allerdings deutlich ab und ist teilweise nicht mehr signifikant. Allerdings ist die durchschnittliche Erhöhung der genetischen Vielfalt beim Vergleich von einem mit vier Sektoren mit maximal 2.1% in Bülach und 2.4% in Möhlin gering. Die genetische Differenzierung zwischen den Sektoren nimmt in beiden Beständen nicht signifikant zu mit steigender geografischer Distanz (Isolation-by-Distance-Analyse, einseitiger Mantel-Test: Bülach $r = -0.04$ und $p = 0.49$, Möhlin $r = -0.55$ und $p = 0.88$).

3) Effekt von Halbgeschwistern auf die genetische Vielfalt des Saatguts

Von den zwölf Bäumen, von denen wir Eicheln gesammelt hatten, gab es keine Vollgeschwister. Halbgeschwister waren jedoch B102, B103 und B105 in Sektor 1, B202 und B204 in Sektor 2 sowie B501 und B502 und B502 und B505 in Sektor 5 (aber nicht B501 und B505). Die genetische Vielfalt von Eicheln von zwei Halbgeschwistern war signifikant tiefer als die von Eicheln von nicht verwandten Bäumen (gepaarter t-Test, $p < 0.05$), allerdings betrug dieser Unterschied nur etwa 10%.

Sektor	A_r	$A_{r_{max}}$	N50%	N75%	N95%
B1	8.62	9.95	7	16	36
B2	9.58	11.73	9	19	43
B4	8.26	9.88	8	18	40
B5	8.21	9.56	7	16	37
M1	8.62	10.05	8	17	37
M2	7.62	8.76	7	16	36
M3	8.97	10.66	8	17	39
M4	8.14	9.47	7	16	37

Tab 1 Effekt der Anzahl Mutterbäume auf die genetische Vielfalt. A_r : allelische Vielfalt für alle 23 Mutterbäume pro Sektor (B = Bülach, M = Möhlin). $A_{r_{max}}$: theoretische maximale allelische Vielfalt. Die Spalten N50%, N75% und N95% zeigen die Anzahl zu beprobender Mutterbäume, um jeweils 50%, 75% und 95% von $A_{r_{max}}$ zu erreichen.

Mutterbaum	A_r	$A_{r_{max}}$	N50%	N75%	N95%
B101	10.05	10.89	13	33	75
B102	8.29	8.50	9	24	56
B103	8.21	8.45	9	25	56
B105	9.54	10.23	12	33	74
B202	10.54	12.25	18	43	100
B203	9.90	10.88	14	35	82
B204	8.80	9.17	10	28	59
B205	9.87	10.74	14	35	80
B501	9.20	10.33	15	39	89
B502	5.55	6.02	8	31	77
B503	9.30	9.73	10	28	65
B505	9.12	9.60	11	30	68

Tab 2 Effekt der Anzahl Eicheln auf die genetische Vielfalt des Saatguts in Bülach. A_r : allelische Vielfalt für alle 60 Eicheln. $A_{r_{max}}$: theoretische maximale allelische Vielfalt. Die Spalten N50%, N75% und N95% zeigen die Anzahl zu beprobender Eicheln, um jeweils 50%, 75% und 95% von $A_{r_{max}}$ zu erreichen.

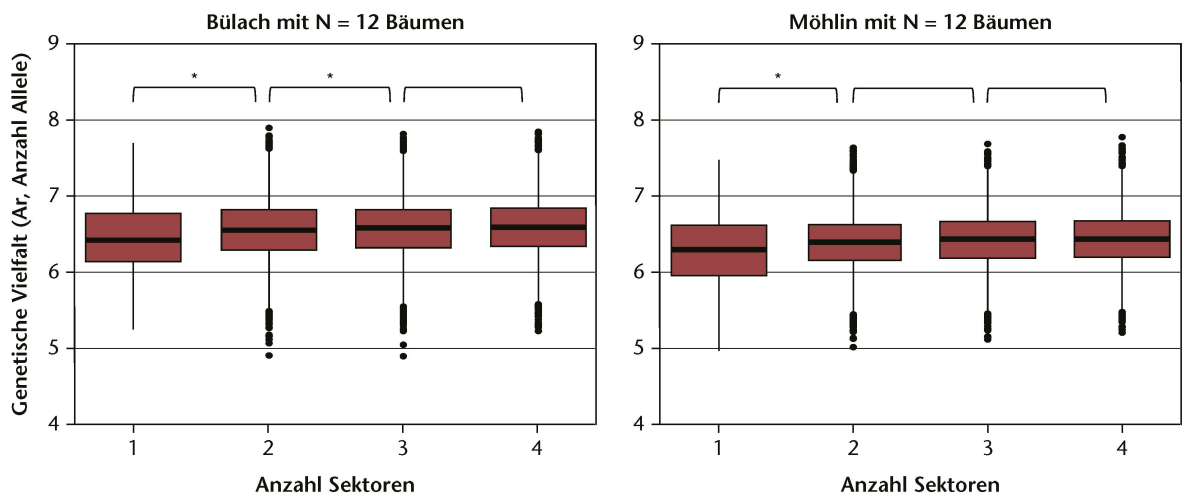


Abb 3 Genetische Vielfalt von zwölf Bäumen aus verschiedener Anzahl Sektoren in Bülach (links) und Möhlin (rechts). Signifikante Unterschiede der genetischen Vielfalt mit der Erhöhung um einen weiteren Sektor sind mit * markiert.

Gemäss unserer Vaterschaftsanalyse hatten nur 162 von 1037 Eichel­n einen der beprobten Bäume als Vater (die Mutter war bekannt). Die grosse Mehrheit an Vätern wurde von uns somit nicht be­probt und könnte auch aus umliegenden Beständen kommen. Die minimale Anzahl Väter, die den gleichen Mutterbaum bestäubten, konnten wir anhand der Anzahl verschiedener Allele in den 60 Eichel­n im Vergleich zum Mutterbaum schätzen. Die minimale Anzahl Väter pro Mutterbaum war in Bülach mit einer Ausnahme (B502 mit drei Vätern) zwischen sechs und neun.

Diskussion

Damit sich Waldbäume an zukünftige Um­welt­veränderungen anpassen können und gegen­über Extremereignissen resilient sind, müssen ihre Bestände genetisch vielfältig sein. Daher ist es wichtig, dass für Pflanzungen genetisch vielfältiges Saatgut verwendet wird. Der erste Schritt in diesem Prozess, die Saatgutgewinnung, sollte daher so erfolgen, dass sie eine hohe genetische Vielfalt garantiert. Hier untersuchten wir anhand von zwei Samenernte­beständen der Eiche, wie sich verschiedene Samen­ernte­strategien auf die neutrale genetische Vielfalt des Saatguts auswirken. Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Anzahl beprobter Mutterbäume und die Menge gesammelter Eichel­n einen grossen Effekt auf die ge­netische Vielfalt haben. Der Einfluss der Beerntung von verschiedenen räumlich getrennten Sektoren (Waldabschnitten) eines Samenernte­bestandes sowie von Halbgeschwistern unter den Mutterbäumen war in unserem Fall hingegen klein.

Limitierungen der Untersuchungen

Unsere Pilotstudie bezieht sich auf nur je einen Samenernte­bestand von zwei Eichenarten. Trotzdem ist für Baumarten mit ähnlichen Eigenschaften (ho-

her Genfluss durch Windbestäubung, grosse Be­stände, grosse genetische Vielfalt) ein ähnliches Resultat zu erwarten. Zukünftige Untersuchungen sollten darum Nebenbaumarten mit kleineren Be­ständen, fragmentierter Verbreitung und kleinerer genetischer Vielfalt beinhalten.

Die Anpassung an verschiedene Umweltbedin­gungen (inklusive Mikroklima und Bodeneigen­schaften innerhalb eines Bestandes) werden mit den verwendeten neutralen genetischen Markern nicht erfasst. Trotzdem können Mikrosatelliten Hinweise auf das Anpassungspotenzial und die Resilienz geben. Saatgut mit einer hohen genetischen Vielfalt enthält viele verschiedene Genotypen und kann somit besser auf Umweltveränderungen reagieren. Zukünftige Untersuchungen sollten trotz deutlich höheren Kosten auch die anpassungsrelevante ge­netische Vielfalt berücksichtigen und die kleinräu­migen Standorteigenschaften (z.B. Mikroklima, Boden, Relief, biotische Einflüsse) erheben.

Die Anzahl analysierter Eichel­n und Mutter­bäume war aufgrund der Fruktifizierung im Jahr der durchgeführten Samenernte, der Kosten der Analyse und des Aufwandes limitiert. Darum basieren einige unserer Analysen auf der Mutterbaumebene und nehmen den Effekt der Väter als konstant an (aber siehe Gerber et al 2014). Ausserdem basieren unsere Analysen auf einem Resampling-Konzept. Die verschiedenen Erntestrategien wurden somit simuliert und nicht tatsächlich durchgeführt. Dies hat den Vorteil, dass man den Fehlerbereich gut schätzen kann und dass viele verschiedene Erntestrategien berücksichtigt werden können.

Welche Samenerntestrategie führt zu hoher genetischer Vielfalt?

Unsere Resultate mit neutralen genetischen Methoden zeigen, dass die optimale Strategie zur Gewinnung genetisch vielfältigen Saatguts v.a. die Anzahl Mutterbäume und die Menge an Samen pro

Baum berücksichtigt. Bereits ab ca. 100 Eicheln hat man 95% der genetischen Vielfalt aller Eicheln eines Mutterbaumes abgedeckt. Da eine Eichel maximal 10 g wiegt, reicht bereits 1 kg Eicheln pro Mutterbaum. Bei guter Fruktifizierung wird bei der Samenernte aber normalerweise ein Vielfaches davon gesammelt. Daher sollte sich eine Samenernte auch in Mastjahren v.a. auf die Anzahl Mutterbäume konzentrieren. Unsere Resultate zeigen, dass je nach erwünschter genetischer Vielfalt zwischen 19 (75% der genetischen Vielfalt) und 43 (95%) Mutterbäume beerntet werden sollten. Eine ähnliche Studie mit sieben Mikrosatelliten in japanischen Schwarzkiefern (*Pinus thunbergii*) in Japan ergab, dass bei etwa 28 Mutterbäumen die genetische Vielfalt des Saatguts fast vollständig abgedeckt war (Iwaizumi et al 2023). In Deutschland wurde die genetische Vielfalt von insektenbestäubten Vogelkirschen (*Prunus avium*) in drei Samenerntebeständen untersucht (Blanc-Jolivet & Degen 2014). Dabei wurde die Ernte von mindestens 25 Samenbäumen empfohlen, um 90% der vorhandenen genetischen Vielfalt im Bestand zu erreichen. Unsere Resultate befinden sich damit im gleichen Bereich wie diejenigen von anderen Waldbaumarten (mit teils anderen Bestäubungs- und Ausbreitungsmechanismen) und entsprechen bezüglich der Anzahl Mutterbäume auch den Empfehlungen des FORGER-Projekts (Geburek et al 2016).

Die Beprobung von verschiedenen Sektoren hatte in den hier untersuchten Beständen nur einen minimal positiven Effekt auf die neutrale genetische Vielfalt. Grund dafür ist, dass sich auf der untersuchten Skala (< 3 km) die neutrale genetische Zusammensetzung der Sektoren kaum unterscheidet (siehe

Isolation-by-Distance-Analyse), da sich die Eichen der verschiedenen Sektoren durch Windbestäubung wohl laufend genetisch austauschen. Im Falle des Bestandes in Möhlin kommt hinzu, dass fremde Herkünfte gepflanzt wurden und daher eine Isolation-by-Distance kaum zu erwarten ist. In einer anderen Studie mit Traubeneichen wurde hingegen eine kleinräumige (< 30 m) genetische Struktur gefunden (Eusemann & Liesebach 2021). In unserem Fall ist aber zu erwarten, dass eine deutlich höhere geografische Distanz zu einer grösseren genetischen Differenzierung der Sektoren führen würde. Damit könnte die Samenernte in Zukunft auf grössere Regionen ausgeweitet werden, in denen beispielsweise mehrere Wald- oder Samenerntebestände in Rotation beerntet werden. Die Samenernte in mehreren Sektoren würde sich aber vermutlich lohnen, wenn diese hinsichtlich ihrer ökologischen Eigenschaften (Bodeneigenschaften, Exposition, Lichtverhältnisse, Feuchtigkeit) unterschiedlich sind. Dann könnten die Mutterbäume an die verschiedenen kleinräumigen Umweltbedingungen angepasst sein und würden somit eine höhere anpassungsrelevante genetische Vielfalt aufweisen. Dies liesse sich jedoch nur mit viel aufwendigeren genetischen Methoden untersuchen; unsere genetische Methode hingegen berücksichtigt nur neutrale Bereiche des Genoms. Die oben erwähnten Untersuchungen mit der Vogelkirsche (Blanc-Jolivet & Degen 2014) zeigten einen Effekt der räumlichen Anordnung auf die genetische Vielfalt der Erntebäume. Im Vergleich zur Eiche wird die Vogelkirsche aber durch Insekten bestäubt und bildet über Wurzelbrut klonale Gruppen von Individuen, was beides zu grösserer genetischer Differenzierung zwischen Sektoren führt.

Saatgut von nicht verwandten Bäumen war nur wenig (10%) genetisch vielfältiger als das von Halbgeschwistern. Da die Mutterbäume von verschiedenen Vätern bestäubt werden, bleibt die Vielfalt des Saatguts von Halbgeschwistern anscheinend trotzdem hoch. Die Pollenausbreitung von Eichen erstreckt sich von mehreren 100 Metern bis auf mehrere Kilometer (Gerber et al 2014). Ähnliche Distanzen wurden auch in insektenbestäubten Baumarten gemessen (Kamm et al 2009). Somit bietet in unserem Fall das Vermeiden von nahestehenden Bäumen für die genetische Vielfalt des Saatguts nur einen geringen Vorteil, und Netze können unter mehrere Bäume gleichzeitig gelegt werden. Bei Baumarten mit anderen Eigenschaften (z.B. mit häufiger Wurzelbrut) ist dies allerdings nicht zu empfehlen (Blanc-Jolivet & Degen 2014).

Die genetische Vielfalt des Vermehrungsguts könnte auch durch das Mischen von Saatgut aus mehreren Erntejahren (mit Mutterbaumrotation) erhöht werden (Frank et al 2017). Zum Beispiel bestimmt die Windrichtung während der Blütezeit die potenziellen Väter. Bei Eichen ist es jedoch schwie-



Abb 4 Genetisch vielfältiges Saatgut erhöht die Anpassungsfähigkeit und Resilienz von unseren zukünftigen Wäldern. Foto: Christian Rellstab

rig, Saatgut aus verschiedenen Jahren zu mischen, da die Eicheln nicht über Jahre gelagert werden können. Für Setzlinge sowie Arten mit kleineren und trockeneren Samen wäre diese aber eine Möglichkeit. Zusätzlich könnte man die genetische Vielfalt von Eichenverjüngungen erhöhen, indem unterschiedliche Provenienzen eingekauft und truppweise gepflanzt werden.

Verhältnis von Aufwand (Kosten) zu Ertrag (genetische Vielfalt)

Für die Praxis ist entscheidend, wie viel Mehraufwand eine Erhöhung der angestrebten genetischen Vielfalt verursacht und welche Kosten damit verbunden sind. Dies ist insbesondere deshalb der Fall, weil die zusätzliche Vielfalt pro zusätzlichem Mutterbaum immer kleiner wird (Abbildung 2). Eine grobe Abschätzung (persönliche Mitteilung G. Reiss) zeigt, dass die Samenernte bei den Eichen nur einen kleinen Teil des Preises eines Setzlings ausmacht: Bei einem momentanen Kilopreis der Samen von CHF 15.– beträgt der Anteil der Samenernte für einen keimten Setzling (angenommen: Gewicht einer Eichel maximal 10 g, Keimrate 60%) maximal 25 Rappen, also etwa 10% des Preises eines Setzlings (maximal CHF 3.– im Jahr 2023). Ein Mehraufwand für die zusätzliche Beerntung von Mutterbäumen könnte also verrechnet werden, ohne den Preis der Setzlinge substantiell zu erhöhen. Bei Baumarten, die geschüttelt (z. B. Ahorn) oder beklettert (z. B. Nadelbäume) werden müssen, kann der Mehraufwand bei einer Erhöhung der Anzahl Mutterbäume aber deutlich grösser sein als bei der Eiche. Eine Analyse des Kosten-Ertrag-Verhältnisses ist also stark abhängig von der Baumart, sollte aber auch berücksichtigen, dass die Samenernte immer einen relativ kleinen Teil der Produktionskette von Pflanzmaterial ausmacht.

Folgerungen und Praxisrelevanz

Richtlinien für das Planen und die Durchführung einer Samenernte sollten so ausgestaltet sein, dass die Gewinnung von Saatgut eine möglichst hohe genetische Vielfalt erreicht. Für die Erstellung solcher Richtlinien ist eine solide wissenschaftliche Datenbasis notwendig. Unsere Analysen bei Eichen zeigen, dass bei einer Samenernte mit mindestens 20 bis 40 Mutterbäumen und mindestens 100 Eicheln pro Baum die genetische Vielfalt des Saatguts eines Erntebestandes gut abgedeckt wird. Räumliche Aspekte (mehrere Sektoren, Vermeidung von direkt nebeneinanderstehenden Mutterbäumen) der Samenernte leisten hingegen einen kleineren Beitrag zur Erhöhung der genetischen Vielfalt. Weil genetische Untersuchungen die genetische Vielfalt präzise quantifizieren und somit das Anpassungspotenzial

von Waldbaumbeständen und -arten abschätzen, kann die hier präsentierte Studie mit Stiel- und Traubeneiche dabei helfen, Richtlinien für die Samenernte zu formulieren. Damit tragen wir dazu bei, dass auch die zukünftigen Generationen unserer Wald-bäume anpassungsfähig und resilient bleiben. ■

Eingereicht: 13. November 2023, akzeptiert (mit Review): 22. Februar 2024

Dank

An Murtaza Shah und René Graf für die Unterstützung bei der Feld- und Laborarbeit. An Francesco Rota und Leonardo Rodoni für die Hilfe beim Hochleistungsrechnen. An Felix Gugerli und Rolf Holderegger für die wissenschaftlichen Inputs. An Denis Horrisberger, Benjamin Dauphin und Deborah Leigh für die Hilfe bei den Übersetzungen. An Bernd Degen und Urs Mühletaler für die kritische Begutachtung des Manuskripts. An Thomas Kuhn, Peter Amman und Urs Steck für die Bewilligung der Beprobung. Die vorliegenden Resultate sind Teil des internen Projekts SeedOpt, das von der WSL finanziert wurde. Wir widmen diesen Artikel unserem verstorbenen Kollegen Peter Brang, der Mitinitiant dieses Projekts war.

Literatur

- BLANC-JOLIVET C, DEGEN B (2014) Using simulations to optimize genetic diversity in *Prunus avium* seed harvests. *Tree Genet Genomes* 10: 503–512. doi: 10.1007/s11295-014-0699-z
- EUSEMANN P, LIESEBACH H (2021) Small-scale genetic structure and mating patterns in an extensive sessile oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Ecol Evol* 11: 7796–7809. doi: 10.1002/ece3.7613
- FRANK A, BRANG P, SPERISEN, C HEIRI C (2017) Umgang mit forstlichem Vermehrungsgut in einem sich ändernden Klima (FoVeKlima) im Forschungsprogramm Wald und Klimawandel. Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL. 112 p. www.wsl.ch/wald_klima (1.3.2024)
- GEBUREK T, BURCZYK J, DEGEN B (2016) Guidelines for seed harvesting in forest seed stands. FORGER. 4 p. edepot.wur.nl/384385 (1.3.2024)
- GERBER S, CHADOEUF J, GUGERLI F, LASCOUX M, BUITEVELD J ET AL (2014) High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. *PLOS ONE* 9: e91301. doi: 10.1371/journal.pone.0091301
- 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. doi: 10.1111/j.1755-0998.2011.02983.x
- IWAIZUMI MG, MUKASYAF AA, TAMAKI I, NASU J, MIYAMOTO N ET AL (2023) Genetic diversity and structure of seed pools in an old planted *Pinus thunbergii* population and seed collection strategy for gene preservation. *Tree Genet Genomes* 19: 9. doi: 10.1007/s11295-022-01584-5
- KALINOWSKI ST, TAPER ML, MARSHALL TC (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol* 16: 1099–1106. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x
- KAMM U, ROTACH P, GUGERLI F, SIROKY M, EDWARDS P, HOLDEREGGER R (2009) Frequent long-distance gene flow in a rare temperate forest tree (*Sorbus domestica*) at the landscape scale. *Heredity* 103: 476–482. doi.org/10.1038/hdy.2009.70
- KEENAN K, MCGINNITY P, CROSS TF, CROZIER WW, PRODÖHL PA (2013) diveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods Ecol Evol* 4: 782–788. doi: 10.1111/2041-210x.12067

- PETIT RJ, HAMPE A (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annu Rev Ecol Evol S* 37: 187–214. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110215
- PRITCHARD JK, STEPHENS M, DONNELLY P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959. doi: 10.1093/genetics/155.2.945
- QUELLER DC, GOODNIGHT KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43: 258–275. doi: 10.2307/2409206
- RELLSTAB C, REUTIMANN O, GRAF R, HORISBERGER D (2023) Vergleich von Feldschlüssel und Genetik bei der Artbestimmung von Eichen. *Schweiz Z Forstwes* 174: 138–145. doi: 10.3188/szf.2023.0138
- RELLSTAB C, BÜHLER A, GRAF R, FOLLY C, GUGERLI F (2016) 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. doi: 10.1007/s13595-016-0552-7

Influence de la stratégie de récolte sur la diversité génétique des semences de chênes

La diversité génétique est essentielle pour l'adaptation des espèces à des conditions environnementales changeantes, comme l'évolution climatique, et à leur résilience face à des événements environnementaux extrêmes. À l'avenir, pour renforcer la viabilité d'une plantation, il faudrait donc utiliser du matériel de reproduction (semences et plants) génétiquement diversifié. Cependant, pour des raisons d'efficacité et de coûts, la récolte de semences procède aujourd'hui souvent de manière opportuniste et non dans le but d'atteindre une grande diversité génétique. La capacité d'adaptation des semences collectées pourrait ainsi en être restreinte. Grâce à l'analyse génétique moléculaire de 216 arbres mères potentiels et de 1037 glands récoltés dans deux peuplements, l'un de chêne pédonculé, l'autre de sessile, nous avons examiné l'effet de la stratégie de récolte des glands sur la diversité génétique neutre des graines, laquelle est sans importance sur les aptitudes du matériel de reproduction. Nos résultats montrent que la diversité génétique des semences dépend avant tout du nombre d'arbres mères, respectivement de glands par arbre mère. Il suffit de 100 glands pour collecter la quasi-totalité de la diversité génétique de tous les glands d'un arbre mère, ce qui correspond à la pratique courante dans la récolte des graines. Mais pour obtenir 75 à 95% de la diversité génétique théorique d'un peuplement semencier, 19 à 43 arbres mères sont nécessaires, soit bien plus que ce qui est généralement pratiqué. En revanche, le fait de récolter des glands dans différents secteurs du peuplement et d'éviter les demi-frères et sœurs proches n'exerce qu'une faible influence. En résumé, la récolte de graines devrait donc se focaliser sur un nombre aussi élevé que possible d'arbres mères, ce qui peut être obtenu avec un faible investissement financier dans le cas des chênes. Toutefois, en raison de l'adaptation locale aux caractéristiques des sites d'échantillonnage, la récolte de semences dans différents secteurs serait probablement intéressante si ceux-ci diffèrent par leurs caractéristiques écologiques. Ces connaissances soulignent la nécessité de conseils pratiques et de directives pour optimiser la récolte des graines, fournissent des bases utiles pour la planification stratégique des pépinières, contribuent à la capacité d'adaptation de nos essences et, par conséquent, à la résilience de la forêt dans l'avenir.

Effect of harvesting strategy on the genetic diversity of seed collections in oaks

Genetic diversity is a basic requirement for species to adapt to changing environmental conditions, such as climate change, and to be resilient to extreme events. Thus, genetically diverse reproductive material (seeds and seedlings) should be used in artificial regeneration in future forests. However, current seed harvesting practices are often opportunistic, optimising efficiency and costs, rather than the goal of achieving high genetic diversity. As a result, the adaptive potential of the collected seeds and planted forests may be limited. Using molecular genetic analyses of 216 (potential) mother trees and 1037 acorns, we investigated how seed harvesting strategy affects neutral (i.e. not fitness-relevant) genetic diversity of the seed collected from one stand of pedunculate oak and one stand of sessile oak. Our results show that the genetic diversity of the collected seeds primarily depends on the number of mother trees and acorns per mother tree. As few as 100 acorns were sufficient to represent almost the complete genetic diversity of all seeds of a mother tree, which is in line with common seed harvesting practices. To collect 75 to 95% of the theoretically achievable genetic diversity of a seed stand, 19 to 43 mother trees were required, substantially more than is commonly harvested. Seed harvesting in different sectors (forest sections) and avoiding neighbouring half-sibling trees had only a minor effect on genetic diversity. In summary, seed harvesting should focus on maximising the number of mother trees, which can be achieved in oaks at a low financial cost. However, due to local adaptation to small-scale site characteristics, seed harvesting in different sectors would probably be worthwhile if the sectors differ in their ecological characteristics. Our findings highlight the need for practical advice and guidelines to optimise seed harvesting, provide useful baselines for strategic planning of tree nurseries, and contribute to ensuring the adaptive potential and resilience of our trees in future forests.