

Eine optimale Vitalität von Douglasien für die Zukunft multifunktionaler Wälder (VITADOU)



Gefördert durch:



Bundesministerium
für Ernährung
und Landwirtschaft

aufgrund eines Beschlusses
des Deutschen Bundestages

Das diesem Bericht zugrundeliegende Vorhaben wurde aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages mit Mitteln des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) über die Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) als Projektträger des BMEL für das Förderprogramm Nachwachsende Rohstoffe unterstützt. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt bei der Autorenschaft.

Abschlussbericht

zum Vorhaben

Thema: VitaDou- Eine optimale Vitalität von Douglasien für die Zukunft multifunktionaler Wälder

Zuwendungsempfänger:

Teilvorhaben 1: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz (FAWF)

Teilvorhaben 2: Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA BW)

Teilvorhaben 3: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (NW-FVA)

Förderkennzeichen:

Teilvorhaben 1: 220NR290A

Teilvorhaben 2: 2220NR290B

Teilvorhaben 3: 2220NR290C

Laufzeit:

01.01.2022 bis 31.01.2025

Monat der Erstellung:

29.10.2025

Gefördert durch:



Bundesministerium
für Ernährung
und Landwirtschaft

aufgrund eines Beschlusses
des Deutschen Bundestages

Das diesem Bericht zugrundeliegende Vorhaben wurde aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages mit Mitteln des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) über die Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) als Projektträger des BMEL für das Förderprogramm Nachwachsende Rohstoffe unterstützt. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt bei der Autorenschaft.

Inhaltsverzeichnis

I.	Kurzbericht.....	1
I.1	Aufgabenstellung.....	1
I.2	Planung und Ablauf des Vorhabens.....	1
I.3	Resümee der wesentlichen Ergebnisse.....	2
I.3.1	Arbeitspakete und Meilensteine.....	2
I.3.1	Zusammenfassung.....	5
II.	Ausführliche Darstellung der Ergebnisse.....	7
II.1	Erzielte Ergebnisse.....	7
II.1.1	Quantifizierung des Schadensausmaßes und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen.....	7
II.1.1.1	Ausmaß der Schäden in Rheinland-Pfalz (AP 1.1).....	7
II.1.1.2	Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen (AP 1.2).....	7
II.1.2:	Gemeinsame Untersuchungsflächen – wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose (AP 2).....	9
II.1.2.1	Meteorologische Einschätzung der Untersuchungsflächen (AP 2.1) (FAWF).....	9
II.1.2.2	Wachstumskundliche Anamnese und Devitalisierungen (AP 2.2).....	13
II.1.2.3	Waldschützerische Differentialdiagnose (AP 2.3).....	20
II.1.2.4	Genetische Herkunftsanalyse (FVA-BW).....	46
II.1.2.5	Zusammenführung der Ergebnisse und Diskussion (FVA-BW).....	48
II.1.3	Pathologie und Schadkomplexe (AP 3).....	54
II.1.3.1	Pilzliche Schaderreger (AP 3.1).....	54
II.1.3.2	Identifikation von Schadkomplexen (AP 3.2).....	54
II.1.3.4	Diskussion und Ausblick.....	62
II.1.4	Stressphysiologie und Herkunftsscharakterisierung (AP 4).....	63
II.1.4.1:	Rußige Douglassenschütte und oxidativer Stress.....	63
II.4.2	Rußige Douglassenschütte und die Phenolantwort der Douglasien.....	75
II.4.3	Rußige Douglassenschütte – Spezifische Resistenz und Toleranz?.....	79
II.5:	Waldbauliche Konzepte, ökonomische Bewertung und betriebliche Empfehlungen (AP 5).....	85
II.6:	Koordination und Berichte (AP 6).....	85
III.	Verwertung.....	89
III.1	Erfindungen/Schutzrechtsanmeldungen.....	89
III.2	Wirtschaftliche Erfolgsaussichten nach Projektende.....	89
III.3	Wissenschaftliche und/oder technische Erfolgsaussichten nach Projektende.....	89
III.4	Wissenschaftliche und wirtschaftliche Anschlussfähigkeit.....	89
IV.	Erkenntnisse von Dritten.....	90
V.	Veröffentlichungen.....	95
V.I	Veröffentlichte Beiträge.....	95
VI.	Literatur.....	95
ANHANG	101
Teilvorhaben 1:	Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft (FAWF).....	101
1.	Ziel und Gegenstand des Teilvorhabens.....	101
2.	Bearbeitete Arbeitspakete.....	101

Arbeitspaket AP1: Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen	101
Arbeitspaket AP2: Meteorologische Einschätzung der Untersuchungsflächen, Vitalitätseinstufungen und Rußige Douglasenschütte	101
Arbeitspaket AP4: Stressphysiologie und Herkunftsscharakterisierung.....	101
Arbeitspaket AP5: Waldbauliche Empfehlungen	101
Arbeitspaket AP6: Koordination und Berichte.....	101
3. Wesentliche Ergebnisse des Teilvorhabens	101
Teilvorhaben 2: Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA)	103
1. Ziel und Gegenstand des Teilvorhabens	103
2. Bearbeitete Arbeitspakete.....	103
Arbeitspaket AP1: Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen	103
Arbeitspaket AP2: Wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose	103
3. Wesentliche Ergebnisse des Teilvorhabens	104
Teilvorhaben 3: Schadensinventur, Kausalanalysen, Flächenauswahl, Komplexanalysen	106
1. Ziel und Gegenstand des Teilvorhabens	106
2. Bearbeitete Arbeitspakete.....	106
Arbeitspaket AP1: Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen	106
Arbeitspaket AP2: Wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose	106
Arbeitspaket AP3: Pathologie und Schadkomplexe	106
Arbeitspaket AP5: Waldbauliche Empfehlungen	106
Arbeitspaket AP6: Koordination und Berichte.....	106
3. Wesentliche Ergebnisse des Teilvorhabens	106
ANHANG ZUM TEILVORHABEN 2	108
01 – Wachstumskundliche Anamnese von 48 mit Douglasien-Gallmücke und Rußiger Douglasenschütte in unterschiedlicher Intensität befallenen Douglasien Untersuchungsbäumen im Rahmen des Forschungsprojekts VitaDou	108
02 – Vitalitätsanspracheschlüssel der Douglasie.....	108
03 – Erweiterter Bilderkatalog zur Erfassung der äußeren Ausprägung der Rußigen Douglasenschütte	108
04 - Genetische Analyse europäischer Douglasienbestände; ein Bericht der Universität für Bodenkultur in Wien	108

I. Kurzbericht

I.1 Aufgabenstellung

Mit über 218.000 ha Fläche nimmt die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco, Pinaceae) in Deutschland mittlerweile eine bedeutende Rolle ein. Vor allem in der Forst-, Holz und Papierwirtschaft ist das Holz der Douglasie ein wichtiger Rohstoff (Block et. al, 2016). Die Bewirtschaftung von Douglasien in Deutschland bringt einige Vorteile mit sich. Die Nutzung von Douglasienholz sichert Beschäftigung im ländlichen Raum (Seegmüller, 2007; Jochum & Seegmüller, 2016). Mit einer effizienten Nährstoffnutzung trägt die Douglasie außerdem zur Nährstoffnachhaltigkeit und zum Schutz der Bodenressourcen bei (Block et al., 2016).

Allerdings haben sich infolge ihrer Einführung auch eine Reihe ihrer Krankheiten und Schädlinge in Europa eingefunden. Waren sie in früheren Zeiten noch kaum einer Beachtung wert, haben sie in den letzten Jahrzehnten doch zu immer mehr Vitalitätsstörungen geführt. Bemerkenswert oft wurde aus der Praxis von schütterten Kronenzuständen bishin zu Absterbeerscheinung in bisher unauffälligen Douglasienbeständen berichtet.

Der Erreger der Rußigen Douglasienschütte *Nothophaeocryptopus gaeumannii* (Rohde et al., 2017 (EPPO Code: PHARGA, Ascomycota)) ist eine der Hauptursachen für die Vitalitätsverluste der Douglasie. Der Pilz siedelt sich in den Nadeln der Bäume an, verstopft die Stomata und verursacht einen vorzeitigen Nadelverlust. Dies führt zu einem schütterten Erscheinungsbild der Krone und erheblichen Zuwachseinbußen von bis zu 40% (Keller, 2014). Neben der Rußigen Douglasienschütte, siedelten sich seit einigen Jahren auch Douglasiengallmücken (*Contarinia* spp.) vermehrt in frisch ausgetriebenen Nadeln an (Leroy et. al, 2018). Dies schränkt die Vitalität der Douglasie weiter ein.

Vor diesem Hintergrund zielte das Projekt VitaDou darauf ab, vor allem die Schäden verursacht durch die Rußige Douglasienschütte und Douglasiengallmücken genauer zu untersuchen. Fraglich blieb bisher, ob eine mögliche (Teil-)Resistenz der Douglasien gegenüber der Rußigen Douglasienschütte genetische oder standörtliche Ursachen haben könnte. Erbliche Ursachen würden die Identifizierung resistenter bzw. toleranter Herkünfte oder Individuen ermöglichen. Deshalb waren die Ziele des Vorhabens

1. die Vitalitätsstörungen der Bestände zu bestimmen und ökonomisch zu bewerten
2. die Vitalitätsverluste genauer zu untersuchen und anamnetisch und kausal zu analysieren
3. waldbauliche Empfehlungen zu erarbeiten.

Praxisnahe Empfehlungen kommen den Wirtschaftler*innen vor Ort zugute und tragen dazu bei, dass die Douglasie auch in Zukunft ein dauerhaft verfügbarer Rohstoff für die Holzwirtschaft sein wird, der Beschäftigung besonders im ländlichen Raum sichert.

I.2 Planung und Ablauf des Vorhabens

Das Verbundprojekt VitaDou wurde durch folgende drei Projektpartner durchgeführt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz (FAWF), Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA-BW) sowie die Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (NW-FVA). In den drei VitaDou-Teilvorhaben arbeiteten die drei Projektpartner oft gemeinsam an den sechs Arbeitspaketen des Gesamtvorhabens.

Die FAWF konzentrierte sich im Teilvorhaben 1 (TV1) auf die Arbeitspakete 1 und 4. So wurde das Ausmaß der Schäden in Rheinland-Pfalz im TV1 erhoben. Alle Verbundpartner wählten gemeinsam geeignete Untersuchungsflächen in Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg und Hessen aus, die von allen Projektpartnern untersucht wurden. Die FAWF hat in diesem Rahmen die ökophysiologischen Untersuchungen der Nadeln und die Herkunftscharakterisierungen der Douglasien übernommen. Sie war außerdem federführend für die Koordination des Projektes verantwortlich.

Die FVA-BW hat im Teilvorhaben 2 (TV2) die Untersuchungen der Arbeitspakete 2 und 5 ausgeführt. Dies betraf die wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnosen. Im Laufe des Projekts wurde ein zusätzliches Arbeitspaket zur Herkunftsanalyse der Untersuchungsbestände durch die FVA-BW in Zusammenarbeit mit der BOKU Wien realisiert.

Teilvorhaben 3 (TV3) wurde durch die NW-FVA umgesetzt. Sie hat sich mit dem Arbeitspaket 3 beschäftigt. Das Augenmerk galt der Charakterisierung von Pathogenen und Schadkomplexen, die an und in den verschiedenen Baumorganen vorkamen.

Alle Verbundpartner haben im Laufe des Projektes an verschiedenen Fortbildungsveranstaltungen für forstliche Akteure mitgewirkt und die Inhalte sowie das Projekt VitaDou vorgestellt. Die jährlichen Berichte sowie Protokolle der Projekttreffen wurden immer gemeinsam von allen Partnern verfasst.

I.3 Resümee der wesentlichen Ergebnisse

I.3.1 Arbeitspakete und Meilensteine

Arbeitspakete (AP) (lt. Planung im Antrag)	Bearbeitungszeitraum (lt. Balkenplan im Antrag)	Zielerreichung
AP 1 Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen (FAWF)	01/2022 bis 06/2022	<p>1.1. Erhebung des Ausmaßes der Schäden (FAWF): Das Schadausmaß wurde in RLP 2022 vollständig erhoben.</p> <p>1.2. Gemeinsame Untersuchungsflächen (alle Projektpartner): Die Untersuchungsflächen (Baumhölzer unterschiedlicher Vitalität und Herkunftsversuche) wurden 2022 vollständig ausgewählt. Auf jeder Fläche wurden 13-20 Douglasien für die WZE-Ansprache und hiervon je Fläche vier Probestämme für gemeinsame Untersuchungen ausgewählt.</p>
AP 2 Gemeinsame Untersuchungsflächen – wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose (FVA-BW)	04/2022 bis 09/2023	<p>2.1 Meteorologische Einschätzung der Untersuchungsflächen (FAWF): Die meteorologischen Berechnungen liegen für die Bestandesklimadaten und den Witterungsverlauf flächenscharf vor.</p> <p>2.2 Wachstumskundliche Anamnese der Devitalisierungen (FVA-BW): Die waldwachstumskundlichen Kennwerte der Bestände wurden erhoben: Die Untersuchungsbäume (13-20 Bäume pro Bestand) wurden 2022 dendrometrisch erfasst (Höhe, Durchmesser, Stammfußkoordinaten), die BHD der benachbarten Bäume wurden zur Ermittlung der Bestandesgrundfläche eingemessen. Zur Kontrolle der ermittelten Bestandesgrundfläche erfolgte an jedem Stichprobenpunkt zusätzlich eine Winkelzählprobe.</p> <p>In den Jahren 2022 bis 2024 wurde der Kronenzustand der Untersuchungsbäume auf allen Probestämmen durch die Projektpartner aufgenommen. Die zu Projektbeginn in Abstimmung mit der FNR entfallende waldwachstumskundliche Analyse der Versuchsbestände konnte Ende April 2024 als Auftrag an die Universität Freiburg vergeben werden und wurde realisiert.</p> <p>Zur Erfassung der Anamnese, wurden Jahrringbreiten mit Klima- und aktuellen Befallsdaten verschnitten. Dazu wurden die beiden Kollektive (besserer und schlechterer Kronenzustand) auf Unterschiede in folgenden Bereichen untersucht: Dimensionen und Allometrien, Stammdickenzuwachs (langfristig), Stammdickenzuwachs (kurz- und mittelfristig), witterungsbedingter Stammdickenzuwachs und Trockenstresstoleranz.</p> <p>2.3 Waldschützerische Differentialdiagnose (FVA-BW und NW-FVA): Es wurde ein erweiterter Vitalitätsansprache-Schlüssel mit sechs Vitalitätsstufen entwickelt und die stehenden Bäume entsprechend bonitiert. Im Herbst 2022 wurden Zweigproben der 48 gefälltten Probestämme für Laboruntersuchungen gewonnen. Das Probenmaterial wurde vollständig auf Rußige Douglasienschütte und Douglasiengallmücken untersucht und der Pilz- und Schädlingsbefall quantifiziert.</p> <p>Für die Rußige Douglasienschütte wurde eine fünfstufige Bonitur anhand der Pilzfruktifikation entwickelt und die Nadelmorphologie (Stomadichte, Anteil verschlossener Stomata, Nadellänge) mittels automatischer Bilderkennung an ausgewählten Nadeln erfasst. Die Identität des Schüttepilzes <i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i> wurde molekulargenetisch bestätigt. Douglasiengallmücken aus den 12 Probebeständen wurden anhand von 24 DNA-Sequenzen der CO1-Region genetisch untersucht.</p>

Arbeitspakete (AP) (lt. Planung im Antrag)	Bearbeitungszeitraum (lt. Balkenplan im Antrag)	Zielerreichung
		<p>Trieb-, Stamm- und Wurzelschäden wurden im Jahr 2022 vollständig erhoben. Aus den Stammabschnitten, Zweigen und Nadeln der gefällten Bäume wurden die Endophyten isoliert sowie mikromorphologisch und molekularbiologisch identifiziert. Das Probenmaterial wurde auf Rußige Douglasienschütte, weitere Nadelpilze sowie auf Douglasiengallmücken und andere Insekten untersucht.</p> <p>Im Jahr 2023 startete an der FVA-BW ein Teilprojekt zur genetischen Herkunftsanalyse der Douglasien auf den Untersuchungsflächen in Kooperation mit der Universität für Bodenkultur in Wien (BOKU) mittels Mikrosatelliten. Die Herkünfte der Probebestände konnten erfolgreich identifiziert werden.</p>
<p>AP 3</p> <p>Allgemeine Untersuchungen zu Pathologie und Schadkomplexen (NW-FVA)</p>	<p>01/2022 bis 09/2024</p>	<p>3.1 Pilzliche Schaderreger (NW-FVA):</p> <p>Für alle Versuchsflächen wurden pilzliche Schaderreger aus Basalstammscheiben, abgestorbenen Triebspitzen und/oder Nadeln isoliert und identifiziert. Die Charakterisierung der pilzlichen Schaderreger ist abgeschlossen.</p> <p>3.2. Schadkomplexe (NW-FVA):</p> <p>Zur Identifikation von spatiotemporalen Schadkomplexen wurde im Berichtsjahr eine retrospektive Analyse von Schäden an Douglasien in Nordwestdeutschland im Zeitraum 2006 bis 2022 vorgenommen.</p>
<p>AP 4</p> <p>Stressphysiologie und Herkunftscharakterisierung (FAWF)</p>	<p>04/2022 bis 12/2024</p>	<p>4.1 Stressphysiologie (FAWF):</p> <p>In den Sommern 2022-2024 wurden jeweils Proben auf allen Versuchsflächen der FAWF (Flächenpaare, Herkunftsversuche und Waldbauversuche) gewonnen. 2023 und 2024 wurden auf den Flächen der Herkunftsversuche zusätzlich Frühjahrsproben gewonnen. 2023 wurden junge Douglasien unter Klimakammerbedingungen ausgesät und kontrolliert mit dem Pilz der Rußigen Douglasienschütte inokuliert. Die Jungpflanzen wurden nach 6 Monaten geerntet und quantitativ genetisch auf die Infektion mit Rußiger Douglasienschütte untersucht. Dieses Experiment wurde 2024 wiederholt.</p> <p>Weitere Jungpflanzen aus einem Klimakammerexperiment zur künstlichen Schütteinfektion aus dem Jahr 2022 mit nachfolgender Freilandkultivierung wurden im Sommer 2023 beerntet und auf die Pilzinfektion quantitativ molekulargenetisch untersucht.</p> <p>Alle Proben wurden 2022-2024 stressphysiologisch untersucht. Hinweise zur differentiellen physiologischen Schüttetoleranz wurden analysiert. Die Arbeiten für das Probejahr 2024 sind insbesondere hinsichtlich der Klimakammerexperimente noch nicht abgeschlossen.</p>
<p>AP 5</p> <p>Waldbauliche Konzepte, ökonomische Bewertung und betriebliche Empfehlungen</p>	<p>04/2023 bis 09/2024</p>	<p>5.1 Waldbauempfehlungen:</p> <p>Die Ableitung waldbaulicher Empfehlungen konnte im Projektzeitraum nicht vorgenommen werden.</p> <p>5.2 Ökonomische Bewertung der Devitalisierung und Konzepte zum forstbetrieblichen Umgang:</p> <p>Das Arbeitspaket konnte durch die FVA-BW nicht realisiert werden. Die FNR wurde hierüber informiert und stattdessen wurde die waldwachstumskundliche Anamnese in Kooperation mit der Universität Freiburg vertieft.</p>

Arbeitspakete (AP) (lt. Planung im Antrag)	Bearbeitungszeitraum (lt. Balkenplan im Antrag)	Zielerreichung
AP 6 Koordination und Berichte	01/2022 bis 12/2024	<p>6.1 Koordination und Wissenstransfer:</p> <p>Im Berichtszeitraum fanden fünf Projekttreffen und eine Abschlussveranstaltung statt:</p> <p>07./08.03.2022</p> <p>07.08.12.2022</p> <p>11./12.07.2023</p> <p>05./06.12.2023</p> <p>31.07./01.08.2024</p> <p>29./30.01.2025</p> <p>Vorträge und weiterer Wissenstransfer siehe Tab. 26</p> <p>6.2 Berichte und Veröffentlichungen:</p> <p>SEEGMUELLER S., BLEH, J. (2022): Schäden und Krankheiten der Douglasie sind weit verbreitet Wald.Werte.Wir. Heft 3. S. 52-53</p> <p>HARTUNG T., LANGER G. (2022): Rußige Douglasienschütte und Douglasien-Gallmücken auf dem Vormarsch? Im Dialog (2): 12–14.</p> <p>LANGER, G., HARTUNG T., BUßKAMP J. (2023): Pilzliche und komplexe Schäden an Douglasie. AFZ/ Der Wald Heft 16: S. 26-29</p> <p>LANGER G., BUßKAMP J., PETERS S., WIETSCHORKE J., GRÜNER J., FAUST J., WONSACK D. (2025), Pests and fungal pathogens associated with Douglas fir stands showing crown defoliation and vitality loss, Journal für Kulturpflanzen 77(2): 70–80. doi.org/10.5073/JfK.2025.02.06</p>

Meilensteine (M) (lt. Planung im Antrag)	Fälligkeit (lt. Balkenplan im Antrag)	Zielerreichung
M 1 Einschätzung der Verbreitung erkrankter und geschädigter Douglasienbestände	03/2022	Nach okularer Beobachtung und Auswertungen des Nadelverlustes und der Pseudothecien ist davon auszugehen, dass fast alle beprobten Douglasienbestände in unterschiedlichem Ausmaß geschädigt sind.
M 2 Identifikation geeigneter Douglasienbestände	06/2022	Alle Teilvorhaben haben geeignete Douglasienbestände ausgewählt.
M 3 Analyse ökonomischer Auswirkungen der Schäden an Douglasien	06/2023	Das AP konnte nicht realisiert werden.
M4 Waldbauliche Empfehlungen	09/2023	Um konkrete Empfehlungen aussprechen zu können, müssen weitere Daten erhoben werden. Aus diesem Grund wurde ein Antrag für ein Folgeprojekt (DouReVital) eingereicht.
M5 Infektion junger Pflanzen mit Rußiger Douglasienschütte	03/2024	Die Aussaat und Infektion junger Pflanzen mit Rußiger Douglasienschütte war 2023 erfolgreich. Um die Ergebnisse zu verifizieren, wurde der Versuch wiederholt.

I.3.1 Zusammenfassung

Die FAWF hat die Schäden in Douglasienbeständen in Rheinland-Pfalz flächendeckend erhoben. Sie hat die adulten Versuchsflächen und Herkunftsversuche in ihrem Zuständigkeitsbereich ausgewählt und orientierende Pflanz- und Klimakammerexperimente eingeleitet. Die Flächen mit adulten Douglasien wurden nach den WZE (Waldzustandserhebungs)-Regeln charakterisiert und ebenso wie die Herkunftsversuche in den Sommern 2022-2024 jährlich beprobt. Zusätzlich wurden 2023 und 2024 Frühjahrsproben auf den Herkunftsversuchsflächen gewonnen.

Alle Douglasienzweigproben wurden auf ihre Erkrankung an Rußiger Douglasienschütte anhand der Pseudothecienauswüchse untersucht sowie quantitativ molekulargenetisch charakterisiert. Darauf aufbauend wurden alle Proben stressphysiologisch analysiert. Die Untersuchungen des Klimakammerexperiments 2024 und die Proben der adulten Bäume vom Sommer 2024 sind noch nicht abgeschlossen.

Von der FVA-BW wurden in Baden-Württemberg jeweils zwei räumlich und standörtlich möglichst vergleichbare Bestände mit unterschiedlichem Kronenzustand (besser und schlechter) als Vergleichspaare ausgewählt. Pro Bestand wurden 13 bis 20 Untersuchungsbäume ausgewählt, davon wurden jeweils vier Probestämme im Rahmen der Probestaumbaufällungen im Herbst 2022 beprobt. Für alle 12 Probestände wurden charakteristische waldwachstumskundliche Kennwerte erhoben.

Von der Universität Freiburg wurde im Auftrag eine waldwachstumskundliche Anamnese der Probestände durchgeführt und Zeitreihen der Jahrringbreiten mit Klima- und aktuellen Befallsdaten korreliert. Dazu wurden die beiden Kollektive (besserer und schlechterer Kronenzustand) auf Unterschiede in Dimensionen und Allometrien, in der Entwicklung des Stammdickenzuwachses und des witterungsbedingten Stammdickenzuwachses untersucht. Die Ergebnisse wurden im Hinblick auf festgestellte Vitalitäts- und Befallsunterschiede eingeordnet.

Es wurde ein erweiterter Vitalitätsanspruchsschlüssel entwickelt, mit dessen Hilfe die Entwicklung des Kronenzustandes der Probestände über die Projektlaufzeit dargestellt wurde. Der Kronenzustand wurde in den baden-württembergischen Beständen zweimal jährlich erhoben. Im Rahmen der Probenahme im Herbst 2022 wurden Zweigproben der 48 Probestämme entnommen und die Befalls- bzw. Erkrankungsintensität durch Douglasiengallmücken und Rußige Douglasienschütte erhoben. Zur Erfassung der Intensität des Vorkommens der Rußigen Douglasienschütte wurde ein fünfstufiger Boniturschlüssel der Fruchtkörperhäufigkeit anhand fotografischer Darstellung entwickelt. Zusätzlich wurde die Nadelmorphologie (Stomadichte, Anteil geschlossener Stomata, Nadellänge) mittels automatischer Bilderkennung an ausgewählten Nadeln erfasst. Die Identität des Schüttepilzes *Nothophaeocryptopus gaeumannii* wurde molekulargenetisch bestätigt. Douglasiengallmücken aus den 12 Probeständen wurden anhand von DNA-Sequenzen der CO1-Region genetisch untersucht.

In Zusammenarbeit mit der Universität für Bodenkultur in Wien (BOKU) konnten die ursprünglichen Herkünfte der Douglasien auf den Probeständen identifiziert werden.

Die NW-FVA hat seit Projektstart jährlich wiederholt eine visuelle Vitalitätsansprache stehender Bäume in den 12 Probeständen der Vergleichsflächenpaare und in weiteren untersuchten Douglasienbeständen (sofern noch existent) durchgeführt. Zudem wurden detaillierte Kausalanalysen zu den beobachteten Schäden an Douglasie, Nadeluntersuchungen und Pilzisolationen an gefällten Probestämmen sowie eine retrospektive, raumzeitliche Auswertung von Schadensmeldungen an Douglasie in Nordwestdeutschland durchgeführt (Langer et al 2023, 2025). Probenahmen von verschiedenen Douglasien-Kompartimenten, insbesondere Nadeln, wurden in 2022 und 2024 gewonnen und hinsichtlich endophytischer und pathogener Pilze kulturbasiert analysiert. Die retrospektive Analyse von Schäden an Douglasie in Nordwestdeutschland 2006-2022 ergab, dass 2018 und 2024 besonders viele Nadelverluste durch Rußige Douglasienschütte (Erreger: *Nothophaeocryptopus gaeumannii*) zu verzeichnen waren, die durch Barfröste ausgelöst wurden. Unter den Ursachen für die Schäden an Douglasien dominierten im Zeitraum 2010 bis 2021 die Rußige Douglasienschütte und Triebsterbenerreger neben abiotischen Schäden, wie etwa Pflanzfehlern. Douglasiengallmücken (*Contarinia* spp.) haben sich seit ihrem Erstnachweis in Hessen 2018 auch in Niedersachsen und Sachsen-Anhalt ausgebreitet. Triebsterben-Erreger wie *Diplodia sapinea*, *Sirococcus conigenus* und seltener *Allantophomopsiella pseudotsugae*, *Botryosphaeria dothidea*, *Botrytis cinerea* und *Neofusicoccum parvum* haben wesentlich zur Kronenverlichtung der Douglasien im Projektzeitraum von VitaDou beigetragen. In allen untersuchten Douglasienbeständen des VitaDou-Projekts wurde eine Durchseuchung mit Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum*) festgestellt. 94 % aller untersuchten Douglasien wiesen einen Befall auf. In anderen Douglasien-Beständen Nordwestdeutschlands wurde ein Befall mit Hallimasch (*Armillaria ostoyae*) oder mit Rotstreifigkeits-Erregern (*Amylostereum chailletii*, *Stereum sanguinolentum*) belegt. Aus grünen Nadeln der Douglasie ließen sich nach Stand der Auswertungen vom 31.01.2025 103 verschiedene filamentöse, pilzlichen Morphotypen/ Arten (91,7 % Ascomycota, 2,9 % Basidiomycota) isolieren. Über alle Beprobungen 2022 und 2024 hinweg berechnet, waren *Biscogniauxia nummularia* (46,2 % Anteil an der Gesamtzahl der filamentösen Isolate, n = 2318) gefolgt von *Rhabdocline parkeri* (13,4 %) und *Nothophaeocryptopus gaeumannii* (11,9 %) die häufigsten Nadelendophyten der Douglasie. Entsprechend der Ergebnisse aus früheren Studien (Gervers et al. 2022), waren Anzahl und das Spektrum der assoziierten Pilze mit zunehmendem Alter der Nadel strukturierter (0,55 filamentöse Pilzarten bei

einjährigen Nadeln, min. = 0, max. = 3 Arten und durchschnittlich 1,74 Arten bei älteren Nadeln, min. = 0, max. = 5 Arten). Im Rahmen einer Waldschutzberatung in Hessen wurde 2023 *Rhizosphaera merioides*, ein weiterer pilzlicher Schüttererreger von Douglasie nachgewiesen.

Die aktuelle Datenlage aus dem Projekt reicht wegen der Notwendigkeit umfangreicher Grundlagenarbeit für belastbare waldbauliche (Herkunfts-) Empfehlungen derzeit noch nicht aus, sondern wird Gegenstand eines in Aussicht genommenen Folgeprojektes (DouReVital) sein.

II. Ausführliche Darstellung der Ergebnisse

II.1 Erzielte Ergebnisse

II.1.1 Quantifizierung des Schadensausmaßes und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen

II.1.1.1 Ausmaß der Schäden in Rheinland-Pfalz (AP 1.1)

Im Frühjahr 2022 wurden die Schäden an Douglasien in Rheinland-Pfalz flächendeckend erhoben. Zu diesem Zweck wurden alle Forstämter und zum Teil auch die Forstreviere sowie der selbstbeförsterte Großprivatwald befragt. Entgegen den bisherigen Annahmen sind über 40 % der Douglasien in Rheinland-Pfalz geschädigt (Abb. 1). Das hat bisher allerdings nur in Ausnahmefällen zu mehr zufälligen Nutzungen geführt.

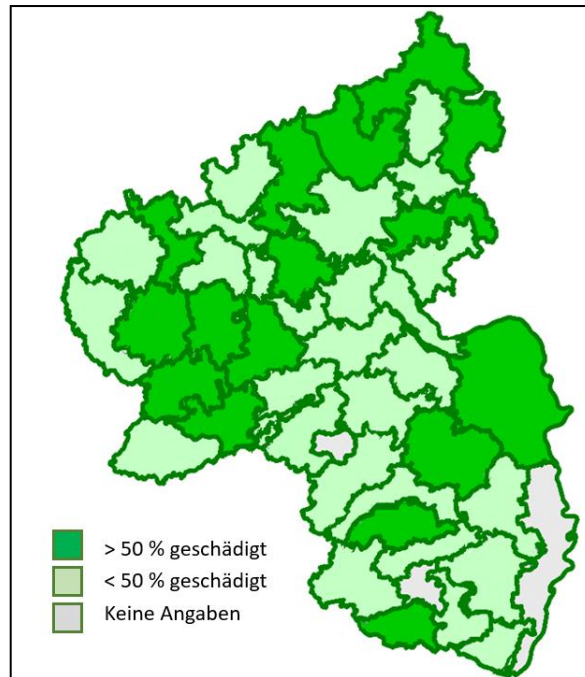


Abb.1: Geschädigte Douglasienflächen in Rheinland-Pfalz (Bleh, Seegmüller (2022)). Mindestens 50 % der vorhandenen Douglasienflächen in Rheinland-Pfalz weisen Schäden auf. Die Abgrenzungen zeigen die unterschiedlichen Forstämter in Rheinland-Pfalz.

Die festgestellten Schäden in Douglasienbeständen ziehen sich schwerpunktmäßig in zwei Transsekten jeweils von Südwest nach Nordost durch das Bundesland Rheinland-Pfalz (Abb. 1). Allerdings traten sie nur im Pfälzerwald wie für die Rußige Douglasienschütte typisch eher in den Tallagen auf. Andernorts in Rheinland-Pfalz erschienen vielmehr die Douglasien auf nährstoffarmen Plateaulagen geschwächt. Offensichtlich muss die Ursachenforschung neben der Rußigen Douglasienschütte weitere Möglichkeiten der Vitalitätsengpässe in Betracht ziehen. Dazu zählen biotische Stressfaktoren wie Douglassiengallmücken oder abiotische Einflüsse wie Sturmereignisse, Barfrost oder Mangantoxizität (Langer et al., 2023).

II.1.1.2 Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen (AP 1.2)

Als Grundlage für die gemeinsamen Untersuchungen wurden insgesamt zwölf Bestände ausgewählt, von denen jeweils vier in den Bundesländern Hessen (HE01-HE04), Rheinland-Pfalz (RLP01-RLP04) und Baden-Württemberg (BW01-BW04) liegen. Alle beprobten Waldstandorte waren mesotroph mit Ausnahme von HE03 (schwach mesotroph), BW01 (oligo-mesotroph) und RLP01 (oligotroph). Das Alter der Bäume lag zwischen 32 und 70 Jahren (Stand 2022; Tab.1)

Jeweils zwei Probeflächen bildeten ein Vergleichspaar (Bestände 01/02 sowie 03/04). Diese Bestände ähneln einander in Bezug auf Lage und Standort und umfassen einen Douglasienbestand mit vitalen Kronen (im Folgenden als besserer Bestand bezeichnet) und einen Bestand mit lichten, weniger vitalen Kronen (im Folgenden als schlechter Bestand bezeichnet). Die Vitalität der Bestände wurde visuell anhand der Kronenverlichtung beurteilt. Um die Bestände in ihrer Kronenverlichtung möglichst repräsentativ abzubilden, wurde jeweils eine U-förmige Erhebungslinie oder ein diagonales Transekt angelegt. Entlang dieser Linien wurden 13-20 mindestens dominante Bäume untersucht. Diese Bäume stellen den Mittelwert des jeweiligen Bestandes dar. Daneben wurden weitere Douglasienbestände in Rheinland-Pfalz untersucht.

Tab.1: Gemeinsame Untersuchungsflächen. Je Bundesland wurden 4 Bestände ausgewählt, die zu je zwei Flächenpaaren (Vitalität besser/ schlechter) zusammengefasst werden. Die Standortinformationen wurden den Forsteinrichtungswerken entnommen.

Bundesland	Bestand	Vitalität	Klima		Trophie
			Wärmestufe	Niederschlagsgruppe (mm/a)	
Baden-Württemberg	BW01	Schlechter	planar	803	oligo-mesotroph
	BW02	Besser	planar	803	mesotroph
	BW03	Besser	planar	803	mesotroph
	BW04	Schlechter	planar	803	mesotroph
Hessen	HE01	Besser	kollin	627	eutroph
	HE02	Schlechter	kollin	712	mesotroph
	HE03	Besser	kollin	1006	schwach mesotroph
	HE04	Schlechter	kollin	1006	mesotroph
Rheinland-Pfalz	RLP01	Besser	kollin	>950	oligotroph
	RLP02	Schlechter	kollin	850-950	mesotroph
	RLP03	Besser	kollin	750-850	mesotroph
	RLP04	Schlechter	kollin	750-850	mesotroph

An jedem Probestaum wurde zweimal jährlich die Kronenverlichtung erhoben, vor dem Austrieb (März-Mai) und gegen Ende der Hauptvegetationsperiode (August-September).

Im Herbst 2022 erfolgte eine Beprobung der Untersuchungsbestände zur weiteren pathologischen Analyse der Schadkomplexe (siehe Kap. II.1.3). Außerdem wurde die Infektionsintensität der Rußigen Douglasienschütte sowie die Befallsintensität der Douglasiengallmücken quantifiziert und eine daraus abgeleitete waldschützerische Differentialdiagnose (siehe Kap. II.1.3) durchgeführt.

Zu diesem Zweck wurden 48 Probestäume (4 Bäume pro Bestand) gefällt. Diese Bäume spiegeln, forstpathologisch eingeschätzt, die Gesamtvitalität des Bestandes möglichst wider (ein Baum mit schlechter Kronenvitalität, ein Baum mit besserer Kronenvitalität und zwei Bäume mit mittlerer Kronenvitalität). Die gefällten Bäume wurden vor Ort auf abiotische und biotische Schäden untersucht. Sie wurden auf Harzfluss, Pilzfruchtkörper, Nekrosen, Triebsterben und Insektenbefall (Douglasiengallmücke, Wollläuse und Borkenkäfer) in Augenschein genommen. Für weitere Laboruntersuchungen wurden Nadel- und Zweigproben entnommen. Für die pathologische Untersuchung wurden zusätzlich basale Stammscheiben und, falls vorhanden, Proben von nekrotischem Baumgewebe gewonnen und im Labor analysiert. Für die waldwachstumskundliche Untersuchung wurde von jedem Probestaum eine Baumscheibe in BHD-Höhe gewonnen.

Im Zuge der Probenahme durch die FAWF wurden jährlich auf den Untersuchungsbeständen BW03 und BW04 sowie RLP01 und RLP02 Ast- bzw. Nadelproben aus den oberen Lichtkronen von je acht Untersuchungsbäumen gewonnen. Diese Proben wurden auf ihren Benadelungszustand und die Anzahl der Pseudothecien bzw. den Befall mit *N. gaeumannii* untersucht. Für die Laboranalysen wurde Nadelmaterial vor Ort unverzüglich in flüssigem Stickstoff eingefroren und bis zur weiteren Verwendung ohne Unterbrechung der Kühlkette bei -80°C aufbewahrt.

II.1.2: Gemeinsame Untersuchungsflächen – wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose (AP 2)

II.1.2.1 Meteorologische Einschätzung der Untersuchungsflächen (AP 2.1) (FAWF)

Meteorologische Untersuchungen sind ein wichtiger Bestandteil der wachstumskundlichen Anamnese, bilden aber auch für die Pathologie die wesentlichen Bezugsparameter. Deshalb wurden für alle Untersuchungsflächen und Herkunftsversuche aussagekräftige Kennwerte über die Witterung im Verlauf der Jahre 2018 - 2024 bestandesscharf erhoben. Der Beobachtungszeitraum wurde retrospektiv vor dem Projektzeitraum verlängert, um ggf. auch auf die meteorologischen Einflüsse auf die älteren Nadeljahrgänge zu Projektbeginn eingehen zu können.

Als grundlegender Wert wurde die Aridität der 12 Tage vor einem bestimmten Ereignis bestandesscharf berechnet. Sie ist das Verhältnis von Niederschlag und Temperatur. Der Begriff „Aridität“ beschreibt keine wüstenähnlichen Bedingungen, sondern lediglich die aktuelle Wasserversorgung der Bäume im Vergleich zur Wärme. Die AR_{12d} ist kein klimatischer Kennwert, sondern ein Witterungsparameter. Sie wurde unter Berücksichtigung der Euler'schen Funktion zum Zeitausgleich durch Berechnung von N-S-Verschiebung, Höhenlage, Hangneigung und Exposition als umgekehrt entfernungsharmonisches Mittel aus den Tageswerten der drei nächstgelegenen DWD-Stationen berechnet (Arab et al., 2022). Der Temperaturfehler liegt bei unter $0,1^{\circ}\text{C}$ und der Niederschlagsfehler bei unter 17 %. Nach vorangegangenen Erfahrungen und Berechnungen schließen Buchen bei $AR_{12d} < 2,0 \text{ mm/}^{\circ}\text{C}$ und Eichen bei $AR_{12d} < 4,9 \text{ mm/}^{\circ}\text{C}$ ihre Stomata. Ab dieser Grenze ist verstärkt mit Trockenstress zu rechnen. Die Methodik erlaubt bei Zugrundelegung dieser Grenzwerte, die Trockenperioden bestandes- und tagesscharf zu schätzen. So gab es beispielsweise auf der Untersuchungsfläche BW02 2023 eine Trockenperiode im Frühsommer, die länger als eine Woche dauerte und eine im Spätsommer von über zwei Wochen Dauer (Abb. 2 A). Im Sommer 2024 dagegen gab es keine nennenswerte Trockenheit zu verzeichnen (Abb. 2 B).

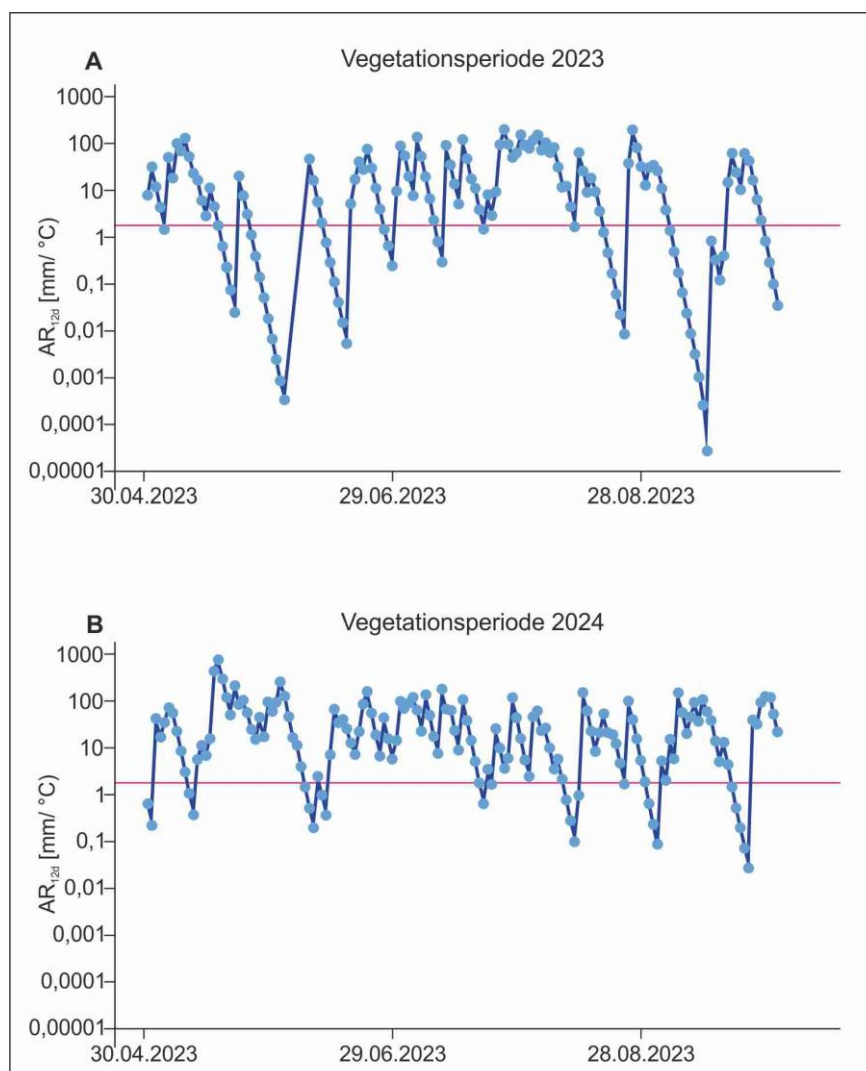


Abb. 2: Witterungsariditäten auf der Untersuchungsfläche BW02 in den Vegetationsperioden 2023 (A) und 2024 (B). Der rote waagrechte Strich kennzeichnet die AR_{12d} von $2,0 \text{ mm/}^{\circ}\text{C}$, bei der bspw. die Buchen ihre Stomata schließen.

In der Zeit seit 2018 litten die untersuchten Wälder die meiste Zeit während der Vegetationsperiode nicht unter erhöhter Aridität. Gleichwohl gab es außer 2024 Jahr für Jahr Zeiten, in denen wahrscheinlich Trockenstress geherrscht hat (Abb. 3). Allerdings erreichte keine Trockenperiode auch nur die Länge von drei Wochen (Abb. 3). Im Gegensatz dazu kennzeichnet ausgeprägte Sommertrocknis selbst die küstennahen Bereiche im nordwestamerikanischen Herkunftsgebiet der Douglasien (Agne et al., 2018). Vor diesem Hintergrund scheint das Urteil erlaubt, dass die Douglasien der vorliegenden Untersuchung auch im Sommer gut mit Wasser versorgt waren.

Die Trockenperioden wechselten nach Häufigkeit und Dauer im Untersuchungsgebiet von Jahr zu Jahr (Abb. 3). So machen die Jahre 2018 und 2019 sowie 2022 und 2023 durch häufige und längere Zeiten ohne ausreichende Wasserversorgung auf sich aufmerksam. Auf der anderen Seite kam es 2021 und 2024 allenfalls sporadisch zu Wasserknappheit bei den Douglasien (Abb. 3). In Übereinstimmung damit bestätigen die Wetternachhersagen der Pollichia Gesellschaft die jährlich wechselnden Witterungscharakteristika, wenn außer 2021 mit einem Trend hin zu immer heißeren und trockeneren Sommern gerechnet werden muss (Lähne, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023; Die Wetternachhersage für das Jahr 2024 liegt noch nicht vor). Offensichtlich ist es sinnvoll, Vitalitätsstörungen über einen längeren Zeitraum hin zu untersuchen, wenn auch der Einfluss der Sommerwitterung in Betracht gezogen werden soll.



Abb. 3: Perioden auskömmlicher Ariditäten und Trockenperioden in den VitaDou-Untersuchungsbeständen während der Projektlaufzeit.

Tab. 2: Witterungsariditäten der Untersuchungsbestände im Mai der Beobachtungsjahre. Alle Werte sind AR_{12d} in mm/ °C. Die Witterungsariditäten wurden Log₂-kategorisch farblich markiert. Die Logarithmierung spiegelt wieder, dass die Ariditäten mit zunehmenden Niederschlägen exponentiell ansteigen.

	Jahr						
Bestand	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024
BW02	50,54	119,64	51,58	97,99	22,72	30,70	144,50
BW01	50,13	116,69	50,94	95,47	22,49	29,25	143,19
BW03	60,35	155,53	61,93	136,38	28,71	37,55	177,86
BW04	60,65	157,27	62,43	137,66	29,29	37,85	179,01
RLP01	56,44	76,32	111,48	118,12	21,67	49,06	130,81
RLP02	51,79	66,22	60,63	100,82	19,86	46,94	118,49
RLP03	65,67	121,93	49,75	103,22	27,58	39,14	112,51
RLP04	65,75	121,99	49,85	103,44	27,64	39,04	112,79
HE01	62,69	91,10	39,63	127,18	35,82	49,83	95,41
HE02	41,97	105,54	33,63	102,61	28,73	33,19	107,78
HE03	53,53	150,20	67,19	104,89	34,05	43,10	105,39
HE04	48,45	128,79	60,63	90,50	29,72	38,43	95,43
Mittel	55,66	117,60	58,31	109,86	27,36	39,51	126,93
Stabw.*	7,48	29,29	19,42	15,99	4,89	6,72	28,91

Durchschnittsaridität im Mai
(mittlere AR_{12d} [mm/ °C])

>128	16,1-32
64,1-128	8-16
32,1-64	<8

Zwischen den untersuchten Regionen in Hessen, Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz zeigten sich merkbare Unterschiede in der Verteilung sommerlicher Trockenperioden. Während die Douglasienbestände in Baden-Württemberg (BW01-BW04) außer 2021 jedes Jahr unter einer, meistens zwei längeren Dürreperioden litten, gab es in den Mittelgebirgsregionen kürzere Trockenzeiten mit höherer Frequenz (RLP01-04; HE01, HE02). Lediglich die letzten zwei hessischen Bestände zeichneten sich durch allgemein entspanntere Ariditätsverhältnisse aus (HE03, HE04; Abb. 3).

Dementsprechend kann davon ausgegangen werden, dass mit der Bestandesauswahl ein großes Spektrum an Trockenheitseinflüssen erfasst werden konnte. Auf der anderen Seite ähnelten sich die Vergleichspaare aus gesunden und devitalisierten Douglasienbeständen in der Regel (Abb. 3). Dies eröffnet die Möglichkeit, Einflüsse auf die Bestandesvitalität der Douglasien auch jenseits der Witterungsaridität anzusprechen.

Die Erkrankung an Rußiger Douglasienschnitzwurde wird oft mit den Feuchtigkeitsverhältnissen im Frühjahr zu Beginn der Vegetationsperiode in Zusammenhang gebracht (Kanter et al., 2005). Um diese Hypothese zu prüfen, wurde die mittlere Witterungsaridität im Monat Mai aller Beobachtungsjahre für alle Untersuchungsbestände berechnet. Die Ariditäten schwankten zwischen etwa 20 mm/ °C in den Flächen RLP01/02 (2022) und fast 180 mm/ °C für die Flächen BW03/04 (2024; Tab. 2). Es gab im Beobachtungszeitraum Jahre mit einer ariden Signatur von durchschnittlich unter 30 mm/ °C (2022) und mit humider Signatur (2019, 2021, 2024; Tab. 2). Damit übereinstimmend schätzte beispielsweise auch die meteorologische Nachhersage die Maiwitterung für die Flächen RLP01/02 2022 als besonders warm und trocken und den Mai 2021 als eher feucht ein (Lähne, 2022, 2023).

Ein Ziel des VitaDou-Projekts war, die Pathophysiologie der Erkrankung an Rußiger Douglasienschnitzwurde zu klären (vgl. Kap. II.1.4). Im Mittelpunkt des Interesses stand dabei der oxidative Stress und seine Wirkung auf das antioxidative System und die phenolischen Metabolite. Bekannt ist, dass nicht nur ein biotischer Angriff, sondern auch Trockenstress das antioxidative System aktivieren können und zumindest bei den Eichen einen entscheidenden Einfluss auf die Phenole ausüben (Rennenberg et al., 2006; Schlosser et al., 2022). Um solche Einflüsse abzuschätzen, wurde vor jeder Erntemaßnahme die Witterungsaridität tagesscharf berechnet (Tab. 3).

Tab. 3: Witterungsariditäten in den VitaDou-Untersuchungsbeständen sowie auf den Flächen des Douglasien-Herkunftsversuchs 06 an den Tagen der Probenahmen.

Bundesland	Bestand	Vitalität	Datum	Aridität AR _{12d}
Rheinland-Pfalz	RLP01	Besser	10.06.2022	32,54
			24.05.2023	288,10
			07.06.2024	4,04
	RLP02	Schlechter	10.06.2022	28,32
			24.05.2023	119,59
			07.06.2024	3,81
	HKV 06 Sägeneck		09.06.2022	119,91
			03.03.2023	0,14
			22.05.2023	0,059
			01.03.2024	5,46
			28.05.2024	37,16
	HKV 06 Linkenbach		15.06.2022	2,12
			02.03.2023	57,22
			19.05.2023	6,05
			28.02.2024	123,12
			16.05.2024	105,16
Hessen	HE03	Besser	27.05.2024	12,94
	HE04	Schlechter	27.05.2024	19,98
Baden-Württemberg	BW03	Besser	08.06.2022	54,56
			06.06.2023	0,00
			06.06.2024	18,08
	BW04	Schlechter	07.06.2022	45,58
			06.06.2023	0,00
			06.06.2024	48,4

Die meisten Probenahmen erfolgten bei unbedenklicher Witterung (AR_{12d} > 2,0; Tab. 3). Allerdings wurden im Paarvergleich von BW03/04 2023, RLP01/02 2024 sowie auf der Fläche des Herkunftsversuchs 06 Linkenbach im Jahr 2022 doch auch bei erheblicher Trockenheit Nadelproben gewonnen (Tab. 3). In diesen Fällen ist ein Trockenstresseinfluss auf die Kennwerte des antioxidativen Systems und der Phenole nicht auszuschließen.

II.1.2.2 Wachstumskundliche Anamnese und Devitalisierungen (AP 2.2)

II.1.2.2.1 Waldwachstumskundliche Messungen (FVA-BW)

Die wachstumskundlichen Messungen wurden an den 13 bis 20 ausgewählten Untersuchungsbäumen der insgesamt 12 Probeflächen durchgeführt. Diese Aufnahmen dienten der Erfassung von Bestandeskennwerten als Grundlage für weitere Analysen. Die waldwachstumskundlichen Messungen ermöglichen eine allometrische und dimensionale Bewertung der Bestände. Die Untersuchungsbäume wurden 2022 dendrometrisch vermessen (Höhe, Durchmesser, Stammfußkoordinaten) und der Vitalitätszustand der Kronen erfasst. Zusätzlich wurden die Nachbarbäume vermessen, so dass Stichprobenkreise für die Ableitung hektarbezogener Bestandeswerte zur Verfügung standen.

Zur Kontrolle der auf Basis der Probekreisflächen ermittelten Bestandesgrundfläche wurde an jedem Stichprobenpunkt zusätzlich eine Winkelzählprobe durchgeführt. Tendenziell waren die Grundflächen auf Basis der Probekreisflächen etwas kleiner als die Grundflächen auf Basis der Winkelzählproben (Abb. 4). Da die Abweichung im allgemeinen jedoch recht geringe Größenordnungen aufwies und die Verteilung einem gleichmäßigen Muster folgte, erscheint es gerechtfertigt, die auf Basis der Probekreise ermittelten Hektarwerte für die Charakterisierung der Bestände heranzuziehen.

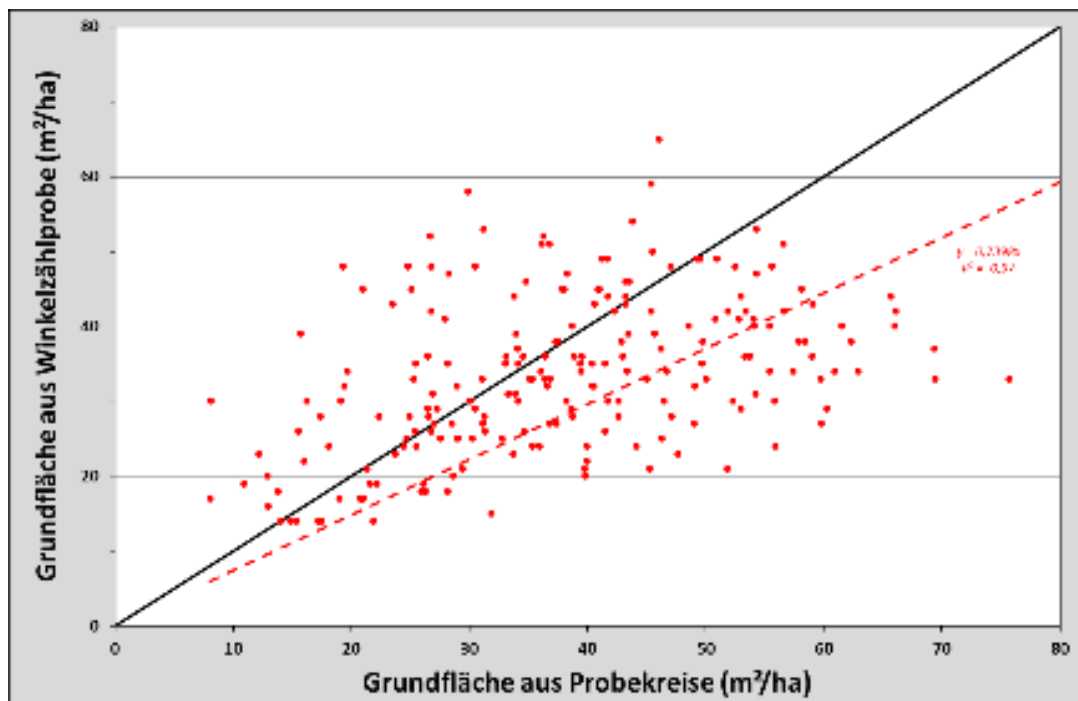


Abb. 4: Die Bestandesgrundfläche auf der Basis der Probekreisflächen war etwas kleiner als die Bestandesgrundfläche auf der Basis der Winkelzählproben.

Die Auswertung der bei Einrichtung der Flächen nach der Methode der Waldzustandserhebung (WZE) angesprochenen Kronenzustände (Nadelverluste) zeigt, dass das Ziel erreicht worden ist, benachbarte Bestände mit deutlich unterschiedlichen Kronenzustand auszuwählen. An allen Waldorten zeigten die Untersuchungsbäume im jeweils mit dem Ziel „relativ günstiger Kronenzustand“ ausgewählten Bestand einen geringeren Nadelverlustgrad als das Pendant mit dem Ziel „relativ ungünstiger Kronenzustand“. Nadelverfärbungen spielten zum Zeitpunkt der Einrichtung kaum eine Rolle und mittels okularer Begutachtung wurde auch kein offenkundiger Befall mit Douglasienallmücken festgestellt (Tab. 4).

Tab. 4: Durchschnittlicher Nadelverlust und Nadelverfärbung bei Douglasien der 12 gemeinsamen Probebestände mit n= 13-20 Bäume je Bestand im Frühjahr 2022.

Bundesland	Fläche-Nr.	Auswahl-Ziel	Nadelverlust (WZE)	Nadelverfärbung (WZE)
Baden-Württemberg	BW01	schlechter	60%	0%
	BW02	besser	39%	0%
	BW03	besser	43%	0%
	BW04	schlechter	54%	0%
Hessen	HE01	besser	16%	0%
	HE02	schlechter	44%	0%
	HE03	besser	8%	0%
	HE04	schlechter	67%	2%
Rheinland-Pfalz	RLP01	besser	34%	2%
	RLP02	schlechter	82%	3%
	RLP03	besser	37%	1%
	RLP04	schlechter	67%	4%

Im Mittel waren die Douglasien in den untersuchten Beständen rund 31 m hoch (26 -37 m) und die Bestände wiesen rund 320 Bäume/ha auf (min. 170 – max. 570 Bäume/ha). Der BHD lag im Mittel der Bestände bei 41 cm (33-53 cm); der durchschnittliche Vorrat von knapp 500 Vorratsfestmeter (Vfm)/ ha variierte von rund 210 – 700 Vfm/ ha. Der Vergleich zeigt, dass die auf vergleichsweise ungünstigere Kronenzustände hin ausgewählten Bestände innerhalb eines Vergleichspaares in der Regel etwas niedriger und etwas weniger vorratsreich waren als das jeweilige auf vergleichsweise günstigere Kronenzustände hin ausgewählte Pendant (Tab. 5).

Tab. 5: Durchschnittliche Höhe, Brusthöhendurchmesser (BHD) und Vorrat der 12 Probebestände (n= 13-20 vermessene Bäume je Bestand).

Bundesland	Fläche-Nr.	Relativer Vitalitätszustand der Fläche	Anzahl Stichprobenpunkte	Mittlere Höhe (m)	Anzahl Bäume N/ha	Mittlerer BHD (cm)	Vorrat (Vfm/ha)
Baden-Württemberg	BW01	schlechter	13	26,1	195	36,0	212
	BW02	besser	18	35,2	172	52,9	530
	BW03	besser	20	34,9	182	51,8	521
	BW04	schlechter	17	30,5	183	42,2	324
Hessen	HE01	besser	21	33,7	238	50,7	645
	HE02	schlechter	20	27,1	342	35,0	367
	HE03	besser	20	37,1	272	47,2	698
	HE04	schlechter	20	30,5	411	34,8	461
Rheinland-Pfalz	RLP01	besser	20	32,3	408	39,5	632
	RLP02	schlechter	20	30,3	373	36,4	478
	RLP03	besser	20	30,9	573	32,9	596
	RLP04	schlechter	13	27,6	448	33,6	447

Zielkonform wurden nur herrschende Bäume der Kraft'schen Stammklassen 1 & 2 als Untersuchungsbäume ausgewählt. Ihr Durchmesser übertraf den ihrer unmittelbaren Nachbarbäume im Mittel um 10% (Tab. 5).

Tab. 6: Durchschnittlicher BHD und Anzahl der Nachbarbäume der Probebäume (n= 4 vermessene Bäume je Bestand).

Bundesland	Fläche-Nr.	Relativer Vitalitätszustand der Fläche	BHD Probebäume (cm)	Verhältnis BHD Probebäume/ Nachbarbäume	Anzahl Nachbarbäume/ Probebaum	BHD Nachbarbäume (cm)
Baden-Württemberg	BW01	schlechter	38,6	112	1,9	34,5
	BW02	besser	55,7	106	4,6	52,3
	BW03	besser	56,1	111	3,7	50,6
	BW04	schlechter	44,5	107	3,5	41,6
Hessen	HE01	besser	51	101	4,0	50,6
	HE02	schlechter	36,7	106	3,7	34,6
	HE03	besser	50,7	109	4,4	46,4
	HE04	schlechter	40,4	121	4,2	33,3
Rheinland-Pfalz	RLP01	besser	46,2	121	5,3	38,1
	RLP02	schlechter	37,6	104	2,6	36,0
	RLP03	besser	35,4	109	5,5	32,4
	RLP04	schlechter	34,9	105	3,5	33,2

Kronenansprache im Rahmen turnusgemäßer Versuchsflächen-Aufnahmen der FVA-BW

Im landesweiten Versuchsflächennetz der FVA-BW werden seit 2020 bei den Wiederholungsaufnahmen von Douglasien-Versuchsflächen auch die Kronenzustände aller Bäume angesprochen. Da es sich dabei um eine sehr große Anzahl von Bäumen handelt, erfolgten diese Ansprachen abweichend von der Methodik der Waldzustandserhebung (WZE) in einem vereinfachten System mit zwei Kategorien: „*deutlich schütterere Krone*“ (i.d.R. 1 bis max. 2 Nadeljahrgänge am Baum) und „*unauffällig*“ (i.d.R. 3 oder mehr Nadeljahrgänge am Baum).

Die Einrichtung der Untersuchungsflächen im Projekt wurde nun dazu genutzt, um zu überprüfen, ob die beiden Systematiken konsistente Ergebnisse liefern. Dazu wurden an (fast) allen Untersuchungsbäumen die Kronenzustände sowohl nach WZE-Systematik als auch nach der vereinfachten Systematik der FVA-Versuchsflächen angesprochen. Das Ergebnis zeigt, dass tatsächlich konsistente Befunde erzielt werden (Tab. 7).

Tab. 7: Vergleich zweier Methoden zur Kronenzustandserhebung: Vereinfachte FVA-Stufe und Waldzustandserhebung (WZE).

Vereinfachte FVA-Stufe zur Erhebung des Nadelverlustes	Anzahl Bäume	Nadelverlust im Frühjahr 2022 nach WZE-Methode	
		Mittel	Standardfehler
1: deutlich schütter	86	72%	2%
2: unauffällig	142	29%	1%

Damit können die Ergebnisse der Kronenzustandserhebung des Projekts VitaDou künftig mit den Ergebnissen des landesweiten Versuchsflächennetzes der FVA-BW verglichen werden und ermöglichen so eine breitere Datenbasis für zukünftige Analysen.

II.1.2.2.2 Wachstumskundliche Anamnese (FVA-BW)

Im Jahr 2024 wurde die Untersuchung der waldwachstumskundlichen Anamnese in Auftrag gegeben und von der Professur für Waldwachstum der Universität Freiburg durchgeführt. Im Folgenden werden die wichtigsten Ergebnisse dieser Anamnese zusammengefasst. Der vollständige Bericht ist im Anhang als PDF-Datei angefügt.

Mithilfe von Jahrringanalysen wurden Zusammenhänge zwischen standörtlichen Faktoren, Vitalitätszustand sowie Schadausmaß in Bezug auf Rußige Douglasenschütte und Douglasiengallmücken analysiert.

Dazu wurden die beiden Kollektive mit besserem und schlechterem Kronenzustand auf Unterschiede in folgenden Bereichen untersucht: Dimensionen und Allometrien, Stammdickenzuwachs (langfristig), Stammdickenzuwachs (kurz- und mittelfristig), witterungsbedingter Stammdickenzuwachs und Trockenstresstoleranz der Probestämme. Der Vergleich der Allometrien und Dimensionen basiert auf den erhobenen waldwachstumskundlichen Messwerten.

Als Kollektiv werden jeweils die sechs Bestände bezeichnet, die im Versuchsdesign einem besseren bzw. schlechteren Kronenzustand zugeordnet wurden. Im Folgenden werden diese beiden Kollektive, also alle Bestände mit besserem Kronenzustand und alle Bestände mit schlechterem Kronenzustand miteinander verglichen.

Es konnte festgestellt werden, dass sich die Vergleichskollektive nicht nur im Kronenzustand und in den Befallsmerkmalen, sondern auch in ihren Entwicklungsgängen und Allometrien (Abb. 5) unterscheiden. Die Bäume des besseren Kollektivs weisen bei gleichem BHD eine höhere Baumhöhe auf (Abb. 6). Eine ähnliche waldbauliche Behandlung vorausgesetzt weisen die Bäume am Standort des besseren Kollektivs im Durchschnitt eine höhere Bonität auf. Durch pathologische Einflüsse könnte aber auch eine unbeabsichtigte Lichtstellung zu geringeren h/d-Werten geführt haben. Dementsprechend unterscheiden sich die untersuchten Bestände ohne eindeutige Ursache in wachstumsrelevanten Merkmalen. Es kann nicht zweifelsfrei beurteilt werden, ob die festgestellten Entwicklungsunterstände auf einen unterschiedlichen Befall mit Schaderregern oder auf unterschiedliche Bestandes- und Standortsbedingungen zurückzuführen sind.

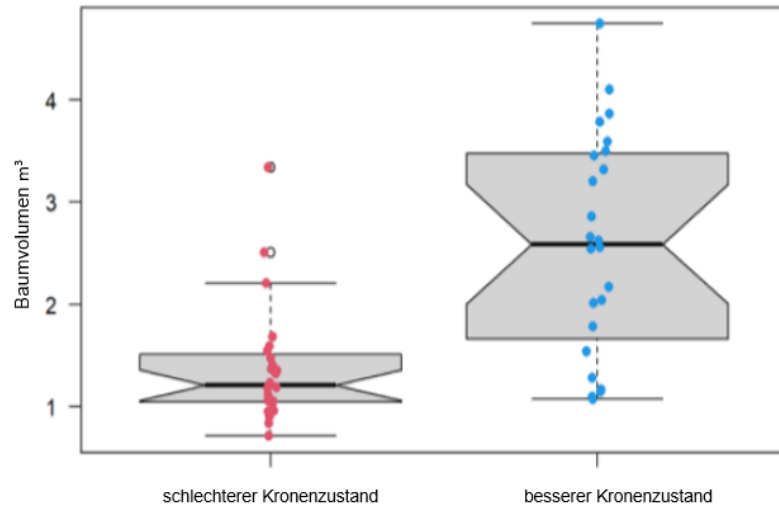


Abb. 5: Vergleich des Baumvolumens zwischen den zwei Kollektiven besserer (blau) und schlechterer (rot) Kronenzustände, $n = 48$ Probestämme der 12 Probebestände.

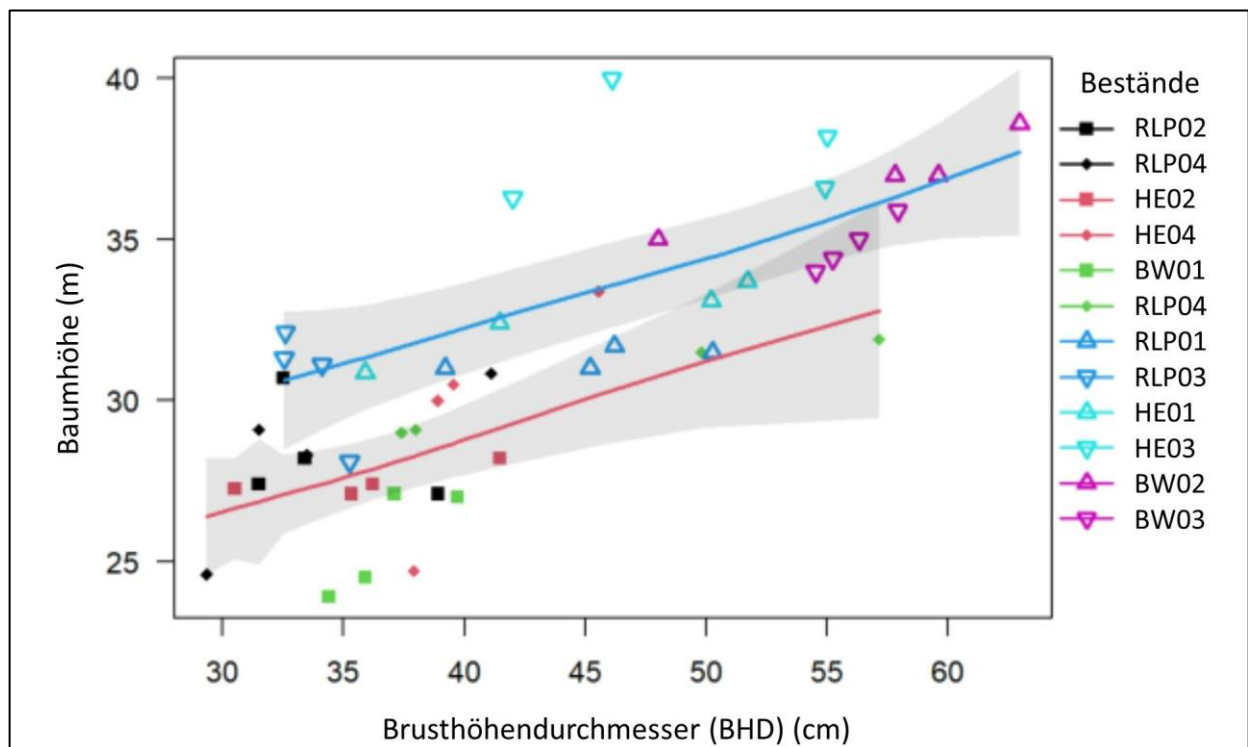


Abb. 6: Vergleich der Baumhöhen bei gleichem Brusthöhendurchmesser (BHD) zwischen dem Kollektiv besserer Kronenzustand (blau) und dem Kollektiv schlechterer Kronenzustand (rot). Das Kollektiv mit besserem Kronenzustand zeigt im Durchschnitt größere Baumhöhen. $n = 48$ untersuchte Douglasien

Jahrringbreiten (tree ring width = TRW) von Bäumen weisen grundsätzlich kurz-, mittel- und langfristige Schwankungen auf. Langfristige Schwankungen sind bedingt durch Standort, Konkurrenz, Klima, Alter und Dimension. Die kurz- und mittelfristigen Schwankungen hängen dagegen überwiegend von der Witterung und von biotischen und abiotischen Störfaktoren ab (Rathgeber, 2017).

Betrachtet man das Stammdickenwachstum der untersuchten 48 Douglasien, so konnten im langfristigen Trend deutliche Unterschiede zwischen den beiden Vergleichskollektiven festgestellt werden. Das bessere Kollektiv weist gegenüber dem schlechteren Kollektiv durchweg höhere mittlere Jahrringbreiten (Abb. 7 A), Jahrringbreitentrends und damit höhere Durchmesserzuwächse auf. Gleichzeitig konnten jedoch keine Unterschiede in den witterungsbedingten Stammdickenzuwächsen festgestellt werden.

Zur Analyse des kurz- bis mittelfristigen Stammdickenzuwachses wurde eine Trendbereinigung der Jahrringbreiten durchgeführt. Anhand dieser trendbereinigten Daten (TRW-Index) zeigen sich in beiden Kollektiven deutliche Zuwachseinbrüche in den negativen Weiserjahren (1976, 2003, 2015 und 2018). Die Mittelwerte der Vergleichskollektive zeigen eine weitgehend synchrone Entwicklung bis zum Jahr 2018. Im

Trockenjahr 2018 driften die Wachstumsverläufe der beiden Kollektive deutlich auseinander. Während das bessere Kollektiv auf niedrigem Niveau eine leichte Wachstumserholung zeigt, gehen die Zuwächse des schlechteren Kollektivs bis zum Ende des Untersuchungszeitraums (2021) kontinuierlich zurück (Abb. 7 B).

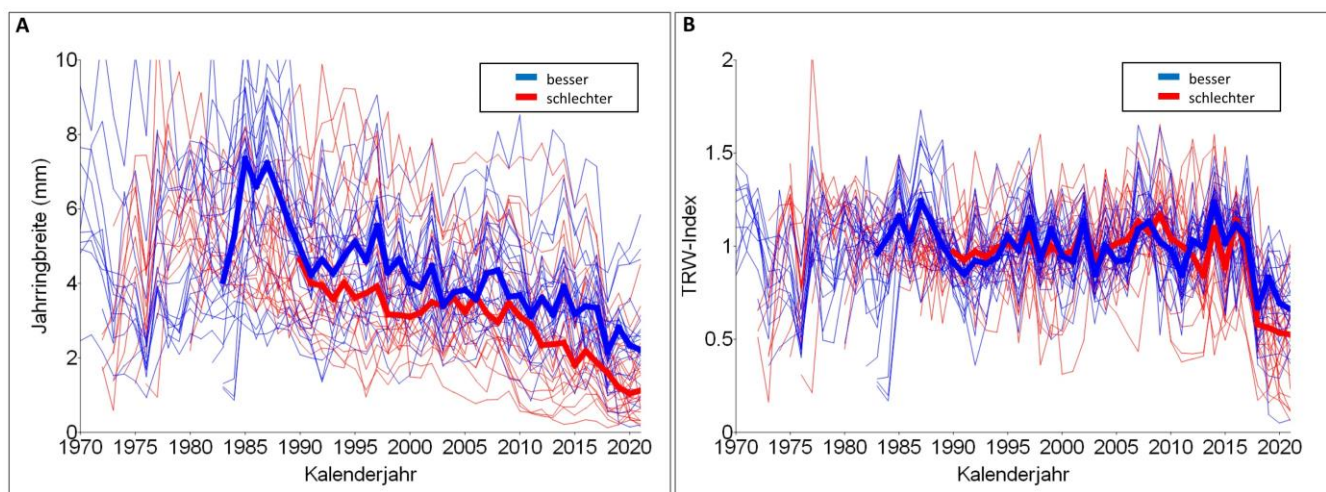


Abb. 7: Zeitliche Entwicklung der Jahrringbreiten (A) und der trendbereinigter Jahrringbreitenindexwerte (B) von Beständen mit besserem (blau) und schlechterem (rot) Kronenzustand. Zeitreihen der Jahrringbreitenmesswerte der 48 Probestämme aus den 12 gemeinsamen VitaDou-Probeständen über die Kalenderjahre 1970-2021, dünne Linien: Einzelbäume, dicke Linien: Mittelwerte (Median).

Anhand einer auf das Jahr 2018 bezogenen Trockenstressanalyse wurden unterschiedliche Wachstumsentwicklungen der beiden Kollektive näher untersucht. Dabei wurde der Wachstumsverlauf der Vor- und Nachstressperiode (2 Jahre vor und nach dem Trockenereignis) analysiert. Mit Hilfe des R-Pakets PointRes (van der Maaten-Theunissen, 2023) wurde die Trockenstresstoleranz anhand der beiden Indizes Resilienz und Resistenz berechnet. Die Resistenz beschreibt die Fähigkeit des Baumes, das Wachstum während des Trockenjahres aufrechtzuerhalten, während die Resilienz die Fähigkeit des Baumes ausdrückt, sich nach dem Trockenstressereignis zu erholen. Die in Hessen und Rheinland-Pfalz untersuchten besseren Bestände haben im Gegensatz zu den untersuchten Beständen in Baden-Württemberg höhere Resistenzwerte als die schlechteren Bestände. In allen untersuchten besseren Beständen sind die Resilienzwerte höher als in den schlechteren Beständen. Dies deutet auf eine höhere Trockenstresstoleranz der besseren Kollektive hin (Abb. 8).

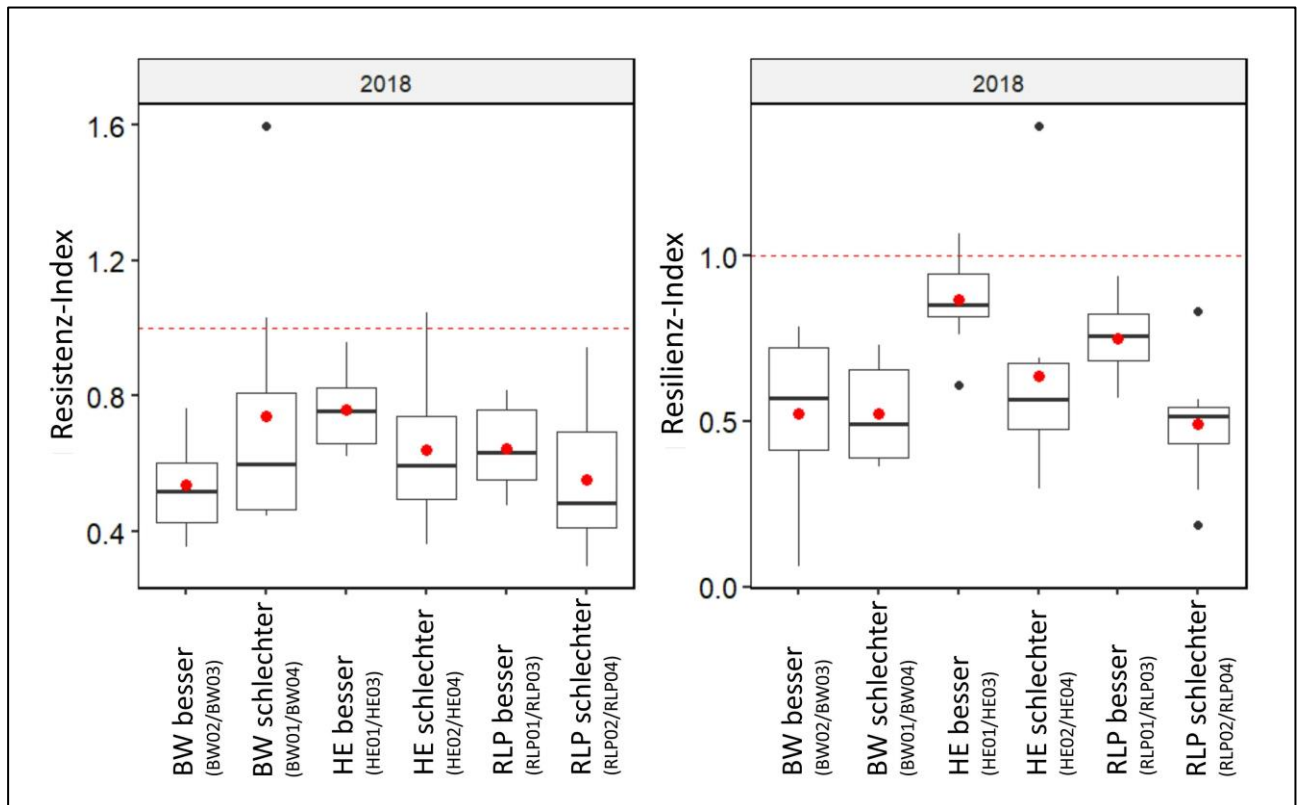


Abb. 8: Trockenstressanalyse für das Jahr 2018: Resistenzwerte (links) und Resilienzwerte (rechts) der beiden Vergleichskollektive. Niedrigere Werte für Bestände mit schlechtem Kronenzustand weisen auf eine geringere Trockenstresstoleranz im Vergleich zu Beständen mit besserem Kronenzustand hin.

Zur Klärung der Frage, ob die Vitalitätsunterschiede zwischen den beiden Kollektiven abhängig vom Befall mit Douglassengallmücken und dem Auftreten der Rußigen Douglassenschütte sind, wurden Untersuchungen mit linearen gemischten Modellen (LMM) und generalisierten additiven Modellen (GAM) durchgeführt. Die Modellierungen zeigen neben dem Einfluss von Lufttemperatur und Bodenfeuchte einen Effekt des Nadelverlusts und der Befallsstärke von *N. gaeumannii* (drei Aufnahmejahre: 2019, 2020 und 2021) auf das Stammdickenwachstum. Damit wird ein negativer Einfluss der Rußigen Douglassenschütte auf das Wachstum betroffener Douglasien bestätigt. Für den Befall mit Douglassengallmücken konnte anhand der untersuchten Daten kein Effekt auf das Baumwachstum festgestellt werden. Allerdings ist zu beachten, dass sich die Datenbasis der Befallswerte insbesondere bei Douglassengallmücken nur auf das Aufnahmejahr 2022 bezieht und somit zu gering ist, um gesicherte Aussagen treffen zu können.

II.1.2.3 Waldschützerische Differentialdiagnose (AP 2.3)

II.1.2.3.1 Analyse des Kronenzustandes und Entwicklung eines Vitalitätsschlüssels (FVA-BW)

Im Projekt VitaDou diente die erhobene Kronenverlichtung der Untersuchungsbäume einerseits als Vitalitätsmaß, auf dessen Basis Differentialdiagnosen erarbeitet werden können, andererseits ermöglichte diese Erhebung des Kronenzustandes über den gesamten Projektzeitraum die Abbildung von Veränderungen der Bestandesvitalität.

In Anlehnung an das Verfahren der terrestrischen Waldschadensinventur (TWI) bzw. der Waldzustandserhebung (WZE), wurde der Kronenzustand der stehenden Untersuchungsbäume bestimmt. Dabei wurden der Nadelverlust und die Nadelverfärbung in jeweils 5 %-Schritten okular eingeschätzt. In jedem der gemeinsamen 12 Probestände wurden die ausgewählten 13 bis 20 Untersuchungsbäume halbjährlich bonitiert. Die Aufnahmen fanden im Frühjahr vor dem Austrieb und im Herbst nach der Hauptvegetationsperiode statt. Die Bestände in Rheinland-Pfalz wurden in der Regel von der FAWF, die Bestände in Hessen von der NW-FVA und die Bestände in Baden-Württemberg von der FVA-BW bonitiert.

Bezogen auf die Kronenverlichtung aller Probestände zeigte sich eine Verschlechterung des Kronenzustandes im Verlauf der drei Projektjahre von 2022 bis 2024 (Abb. 9). Dabei ist zu beachten, dass die Kronenaufnahmen im Frühjahr die Vegetationsperiode des Vorjahres widerspiegeln. Der insgesamt schlechteste Kronenzustand wurde im Frühjahr 2024 erhoben, der insgesamt beste zu Projektbeginn im Frühjahr 2022.

Bei der Betrachtung des Kronenzustandes über die drei Projektjahre wurden die im Herbst 2022 gefälltten Probestände und der im Jahr 2023 gefällte Bestand RLP04 aus Gründen der Vergleichbarkeit aus der Stichprobe herausgenommen.

Ein Bestand (RLP 04) wurde zu Beginn des Jahres 2023 durch den Eigentümer eingeschlagen und konnte somit nicht weiter begutachtet werden. Somit ergibt sich für die 11 Douglasienbestände im Frühjahr 2022 ein deutlicher Nadelverlust von 43 %. Während der Projektlaufzeit verschlechterte sich der Kronenzustand bis zum Frühjahr 2024 kontinuierlich auf 53 % Kronenverlichtung. Das feuchte Jahr 2024 ermöglichte den Probeständen eine leichte Erholung bis zum Herbst 2024, was sich in der geringeren Kronenverlichtung (46%) im Vergleich zum Frühjahr 2024 widerspiegelt.

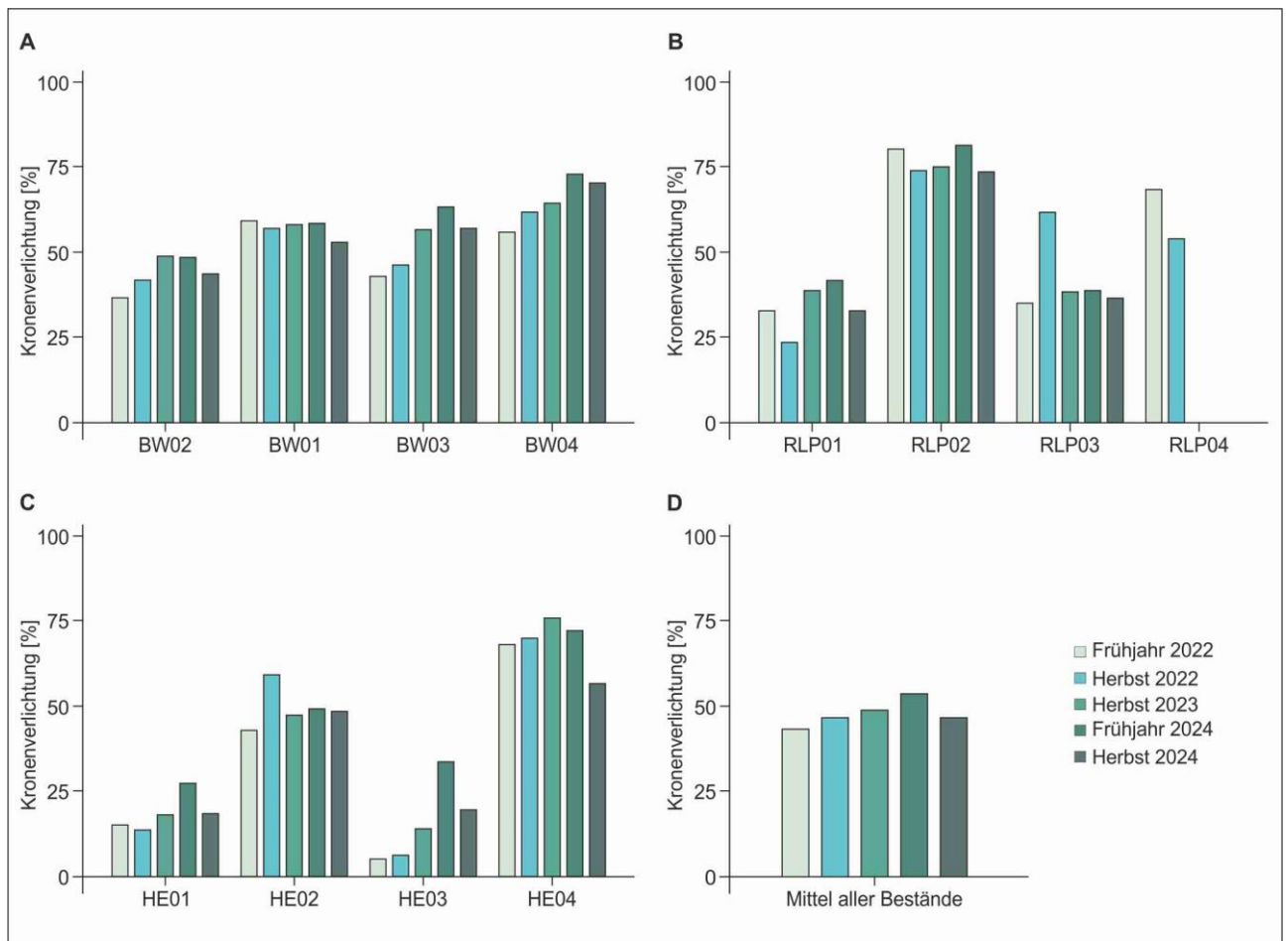


Abb. 9: Kronenverlichtung der Probebestände BW01-04 (A), RLP01-04 (B) und HE01-04 (C) von Anfang 2022 bis Ende 2024. (D) veranschaulicht den Mittelwert aller begutachteten Bestände. Die Kronenverlichtung ist für alle Probebestände außer RLP04 halbjährlich (außer Frühjahr 2023) dargestellt. Um die Entwicklung des Kronenzustandes von 2022 bis 2023 vergleichen zu können, wurden die gefälltten Probabäume und der im Jahr 2023 gefällte Bestand RLP04 nicht in der Stichprobe mit einbezogen. n=161 Bäume.

Mit den im Rahmen des Projektes gewonnenen Daten der Kronenzustandserhebung und aufbauend auf den etablierten Konzepten der TWI wurde ein erweiterter Vitalitätsschlüssel für Douglasien entwickelt. Das Verfahren basiert auf der Bewertung des Kronenzustandes als grundlegendes Vitalitätsmaß von Waldbäumen. Der Vitalitätsschlüssel besteht zum einen aus der Erfassung des Nadelverlustes und zum anderen aus der Erfassung von weiteren Merkmalen, die auf einen Vitalitätsverlust hinweisen können. Es wurden sechs Schadstufen hinsichtlich des Nadelverlustes entwickelt. Weitere erfasste Merkmale sind Nadelverteilung, Vergilbung oder Verfärbung der Nadeln, abgestorbene oder verbogene Triebe, Harzfluss, Stammschäden, Kronenbruch, Trockenschäden, am Baum auftretende Pilzfruchtkörper und Befall mit Insekten. Die Aufnahme der weiteren Merkmale diente der späteren Interpretation der Ergebnisse. Zusätzlich wurden typische Schadorganismen und -merkmale an Douglasien in einem Bilderkatalog kurz beschrieben. Der erweiterte Vitalitätsschlüssel wurde als Anhang am Ende des Projektberichts angefügt.

Tab. 8: Schadstufen des erweiterten Vitalitätsschlüssels zur Kronensprache von Douglasien.

Schadstufe	Kronenverlichtung (%)	Bezeichnung
0	0-15	Keine/ sehr geringe Kronenverlichtung
1	16-35	Geringe Kronenverlichtung
2	36-60	Deutliche Kronenverlichtung
3	61-80	Starke Kronenverlichtung
4	81-99	Sehr starke Kronenverlichtung
5	100	Abgestorben

Die Kronenverlichtung wurde anhand des geschätzten Nadelverlustes in die Schadstufen 0 bis 5 eingeteilt (Tab. 8). Schadstufe 0 beschreibt Bäume ohne erkennbare Kronenverlichtung und Schadstufe 5 beschreibt abgestorbene Bäume. Die sechs Schadstufen erleichterten die reproduzierbare Vitalitätsansprache der

Douglasien über mehrere Jahre hin, so dass sie als Grundlage für schadstufenspezifische Behandlungsempfehlungen dienen kann. Nach der letzten Kronenzustandserhebung im Projektzeitraum im Jahr 2024 wurde der Schadstufenbereich nochmals angepasst.

Der Vitalitätsschlüssel ist ein einfaches Werkzeug, um die Entwicklung des Vitalitätszustandes darzustellen und daraus Handlungsempfehlungen abzuleiten. Betrachtet man die Entwicklung des Kronenzustandes über den gesamten Projektzeitraum im Hinblick auf die sechs Schadstufen (Abb. 10), so zeigte sich, dass sich insbesondere Bäume mit gutem Kronenzustand (Schadstufe 0 und 1 (Nadelverlust bis 35%)) verschlechtern und die Schadstufe 2 (36-60% Nadelverlust) deutlich zunimmt. Bäume der Schadstufe 4 (Nadelverlust 81-99 %) verbesserten ihren Kronenzustand überwiegend in die Schadstufe 3. Die teilweise Verschiebung von Bäumen mit starkem und sehr starkem Nadelverlust (Schadstufen 3 und 4) in niedrigere Schadstufen, zeigte, dass sich Bäume mit schlechtem Kronenzustand erholen können. Daraus kann geschlossen werden, dass Nadelverlust bis zu einem gewissen Grad nicht zwangsläufig zu Mortalität führt.

Andererseits ist bemerkenswert, dass alle sechs im Projektzeitraum abgestorbenen Bäume aus den Schadstufen 3 und 2 stammen. Offensichtlich stellt der Kronenzustand alleine kein sinnvolles Indiz dar, um die Entwicklung der Vitalität abzuschätzen. Um die beobachteten Verschiebungen der Vitalitätsstufen zu validieren, sollten nachfolgende Erhebungen durchgeführt werden.

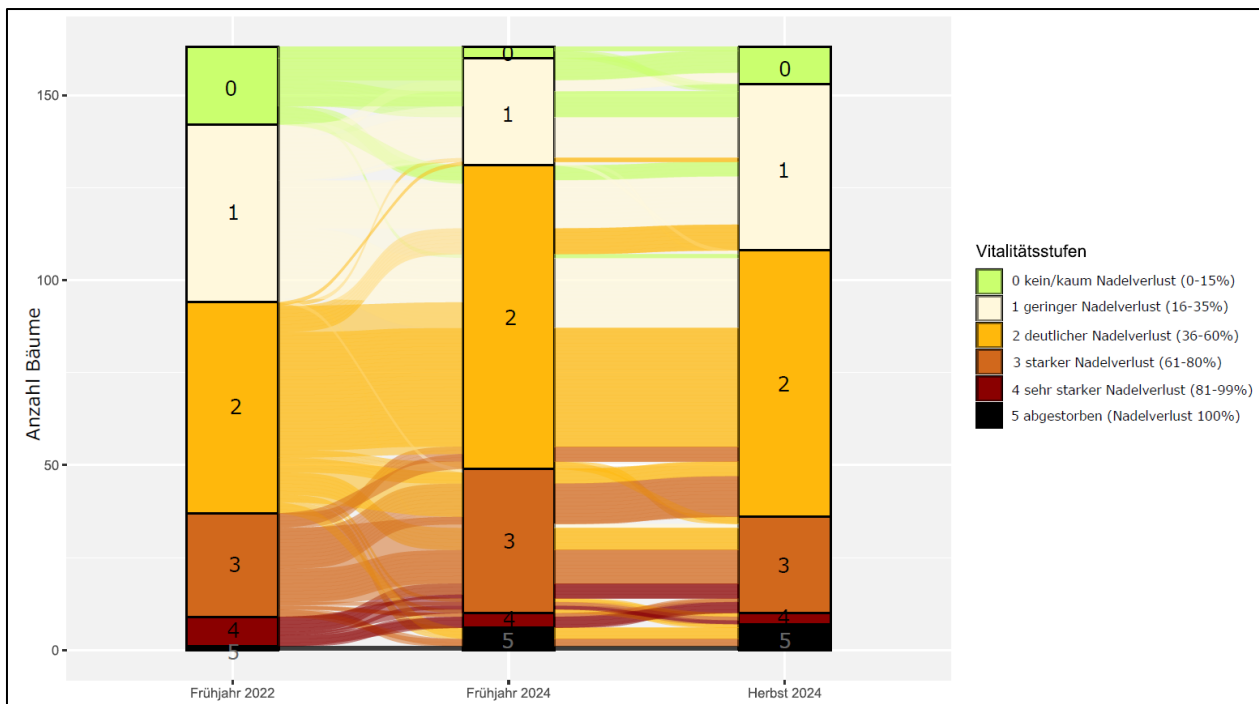


Abb. 10: Entwicklung des Vitalitätszustandes der Probebestände von Anfang 2022 bis Ende 2024. Die Untersuchungsbäume wurden anhand der Kronenverlichtung in sechs Vitalitätsstufen eingeteilt. Im Hintergrund ist die Verschiebung der Vitalitätsstufen der Ersterhebung 2022 als Strömung dargestellt. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden die gefällten Probebäume und der in 2023 gefällte Bestand RLP04 aus der Stichprobe entfernt, n = 161 Douglasien

II.1.2.3.2 Analyse des Benadelungszustandes einzelner Untersuchungsbestände (FAWF)

Die Devitalisierung der Douglasien wird in ungewöhnlich schütterten Kronenzuständen und Absterbeerscheinungen sichtbar (Langer et al., 2023). In diesem Zusammenhang scheint es jährliche Unterschiede des Devitalisierungsgrades und Witterungseinflüsse zu geben, die sich auf die Aridität im (Früh-)sommer beziehen lassen (Agne et al., 2018; Bennet & Stone, 2019). Um diese Hypothese zu prüfen, wurden im Frühsommer aller Projektjahre drei Zweigproben aus den Lichtkronen von je acht herrschenden oder vorherrschenden Bäumen der Untersuchungsbestände RLP1/RLP02 und BW03/BW04 gewonnen und auf ihre Nadelretention hin untersucht. An jeder Zweigprobe wurde die Nadelretention als Verhältnis aller vorhandenen Nadeln zu der Zahl aller Nadelansatzstellen auf der Triebrinde nach Jahrestrieben getrennt erhoben.

Im Durchschnitt der jüngsten sieben Jahrestriebe waren die Douglasien zu etwa einem Drittel benadelt, zwei Drittel ihrer Assimilationsorgane hatten sie regelmäßig bereits verloren (Abb. 11 D, 12 D). Dies entspricht den Verhältnissen im Nordwesten der USA, wo die Nadelretention in erkrankten Regionen bei ca. 30 - 90 % lag (Bennet & Stone, 2019). Wie zu erwarten wiesen nicht alle Nadeljahrgänge die gleiche Nadelretention auf. Schon die vorjährigen Triebe hatten gut 30 % ihrer Nadeln eingebüßt (Abb. 12A). Auch ansonsten hat das Nadelkleid der Triebe von Jahr zu Jahr stetig abgenommen (Abb. 11 E, 9 E). Nach fünf Jahren waren die Triebe meistens weitgehend kahl (Abb. 11 D, 12 D). Wie das Beispiel der Vergleichsbestände RLP01/02 deutlich macht, gab es höchstens sechs Jahrestriebe, die mehr als 10 % Benadelung aufwiesen, meist waren

es weniger als vier (Tab. 9). Im Gegensatz dazu wurden in der Vergangenheit an gesunden Bäumen sechs bis acht fast ganz geschlossene Nadeljahrgänge gezählt, vollbenadelte Douglasien sollten auf jeden Fall am vierten Jahrestrieb noch hohe Nadeldichten zeigen (Merkle, 1950/51; Martens, 2010).

Der besorgniserregende Eindruck der eingehenden Nadelinspektion deckte sich in den vitalen Beständen mit der Kronenzustandserhebung nach den Regeln der Kronenzustandsansprache. Selbst diesen Beständen wurden gleichermaßen erhebliche Nadelverluste nach der eingehenden Ansprache einzelner Zweige und der TWI-Erhebung attestiert (Abb. 9, 17 D). Auf der anderen Seite zeigte sich im Jahr 2022 keine Korrelation zwischen der Ansprache der Benadelung im Labor und der WZE-Erhebung. Die synoptische Kronenansprache beschreibt wohl auch andere Sachverhalte als den Nadelverlust. Sie weist über den Nadelverlust implizit eher darauf hin, dass wenig vitale Douglasien unter anderem zur Verbuschung mit kurzen Nadeln und zur Bildung von kurzen Ersatztrieben neigen (Leder, 1997).

Die Retention mehrjähriger Nadeln ließ sich im Nordwesten der USA unter anderem mit der Feuchtigkeit im Frühsommer und mit den Mainiederschlägen zur Zeit der jeweiligen Nadelentfaltung in Verbindung bringen (Mainwarina et al., 2023). Im Vergleich dazu hatte Aridität im Monat Mai des Vorjahres im VitaDou-Projekt auf höchstens tendenziellem Niveau geringen Einfluss auf die Erhaltung der vorjährigen Nadeln: Wenn es im Vorjahresfrühling trockener war, gab es im Folgejahr eine geringfügig bessere Nadelretention (Abb. 13). Offensichtlich kommt den Witterungseinflüssen zur Zeit des Austriebs nur eine untergeordnete Rolle für den Gesundheitszustand der Bäume zu.

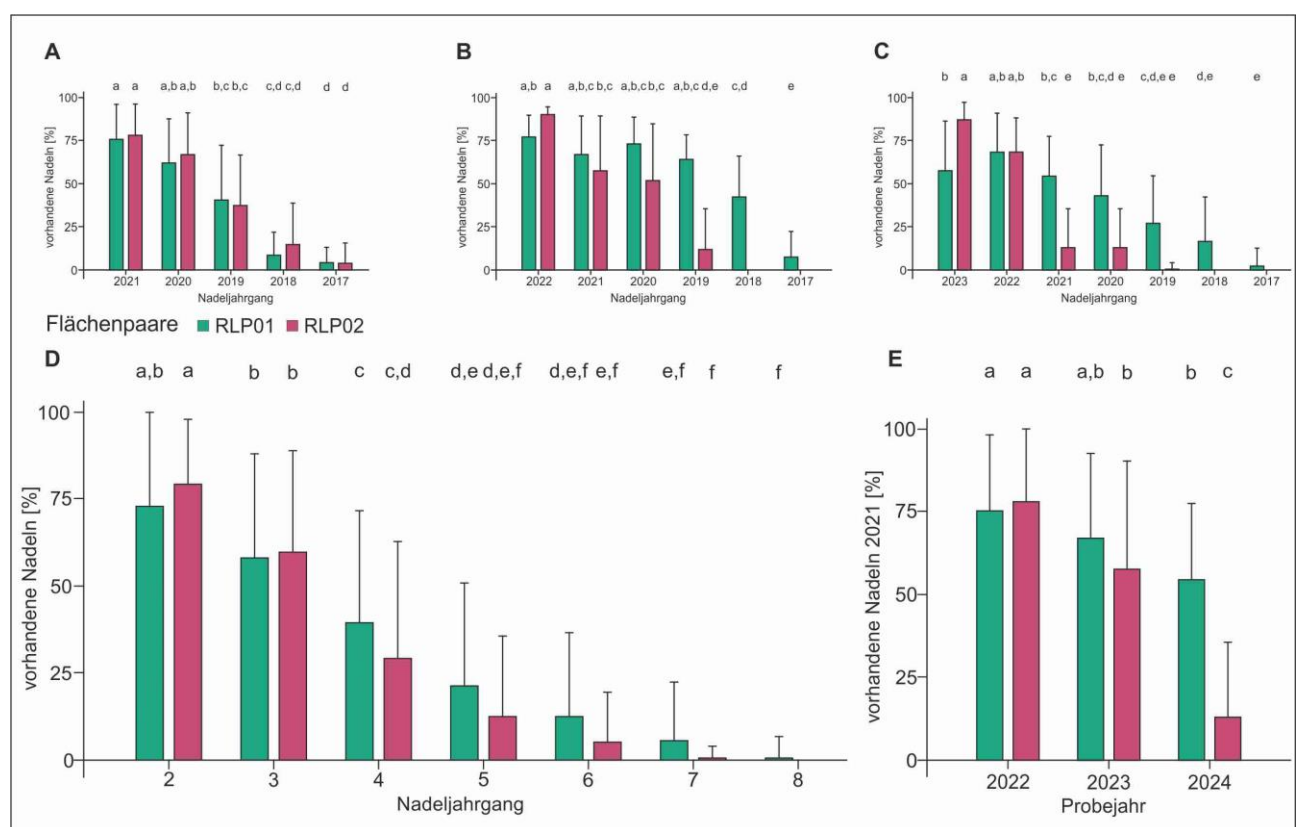


Abb. 11: Nadelretention vitaler und devitalisierter Douglasien aus RLP01 (grün) und RLP02 (pink) in den Beobachtungsjahren 2022 (A), 2023 (B) und 2024 (C). (D) zeigt den Mittelwert aus allen drei Beprobungsjahren, ebenso wurde der Nadeljahrgang 2021 über drei Jahre hinweg betrachtet (E). Indizes kennzeichnen signifikante Unterschiede mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$.

Die Douglasien des vitalen und hinfälligen Vergleichspaares RLP01/02 unterschieden sich nicht signifikant in ihrer Nadelretention (Abb. 11 D). Allerdings gab es mit 2023 und 2024 auf der Fläche RLP02 zwei Jahre, in denen die devitalisierten Douglasien einen signifikant schlechteren Benadelungszustand aufwiesen (Abb. 11 A-C). Außerdem zeigte sich, dass die Douglasien aus RLP02 ihre Nadeln aus Nadeljahr 2021 während der Projektlaufzeit signifikant schneller verloren haben als die aus dem vitaleren Bestand RLP01 (Abb. 11 E). Darüber hinaus ist es wohl den Douglasien im vitalen Bestand RLP01 gelungen, ihre Assimilationsorgane während der Projektlaufzeit im besonderen Maße auszubauen. Währenddessen konnte eine solche Verbesserung bei RLP02 nicht beobachtet werden (Tab. 9). Offensichtlich verfolgen die beiden Bestände unterschiedliche, möglicherweise auch reversible Entwicklungswege. Bisher wurde unseres Wissens eine solche plastische Umweltantwort der Douglasien noch nicht beschrieben.

Tab. 9: Nadeljahrgänge mit mindestens 10% verbliebener Benadelung auf den rheinland-pfälzischen Beständen RLP01 und RLP02.

Probejahr	Vorhandene Nadeljahrgänge im Bestand RLP01	Vorhandene Nadeljahrgänge im Bestand RLP02
2022	3	3
2023	5	3
2024	6	3

Im Bestandespaar BW03 und BW04 zeigten sich keine Unterschiede in der Benadelung und die Douglasien des Vergleichspaares verhielten sich hinsichtlich ihrer Benadelung im Schnitt über drei Jahre vollkommen gleich, sodass es keine Unterschiede in der Benadelung innerhalb desselben Nadeljahrganges gab (Abb. 12 D). Die vitalen Bäume haben ihre Nadeln aus dem Jahr 2021 nicht länger als die devitalisierten Bäume behalten, so dass es unabhängig von der Bestandesvitalität bereits nach zwei Jahren keine nennenswerten Nadelretentionen mehr gab (Abb. 12 E).

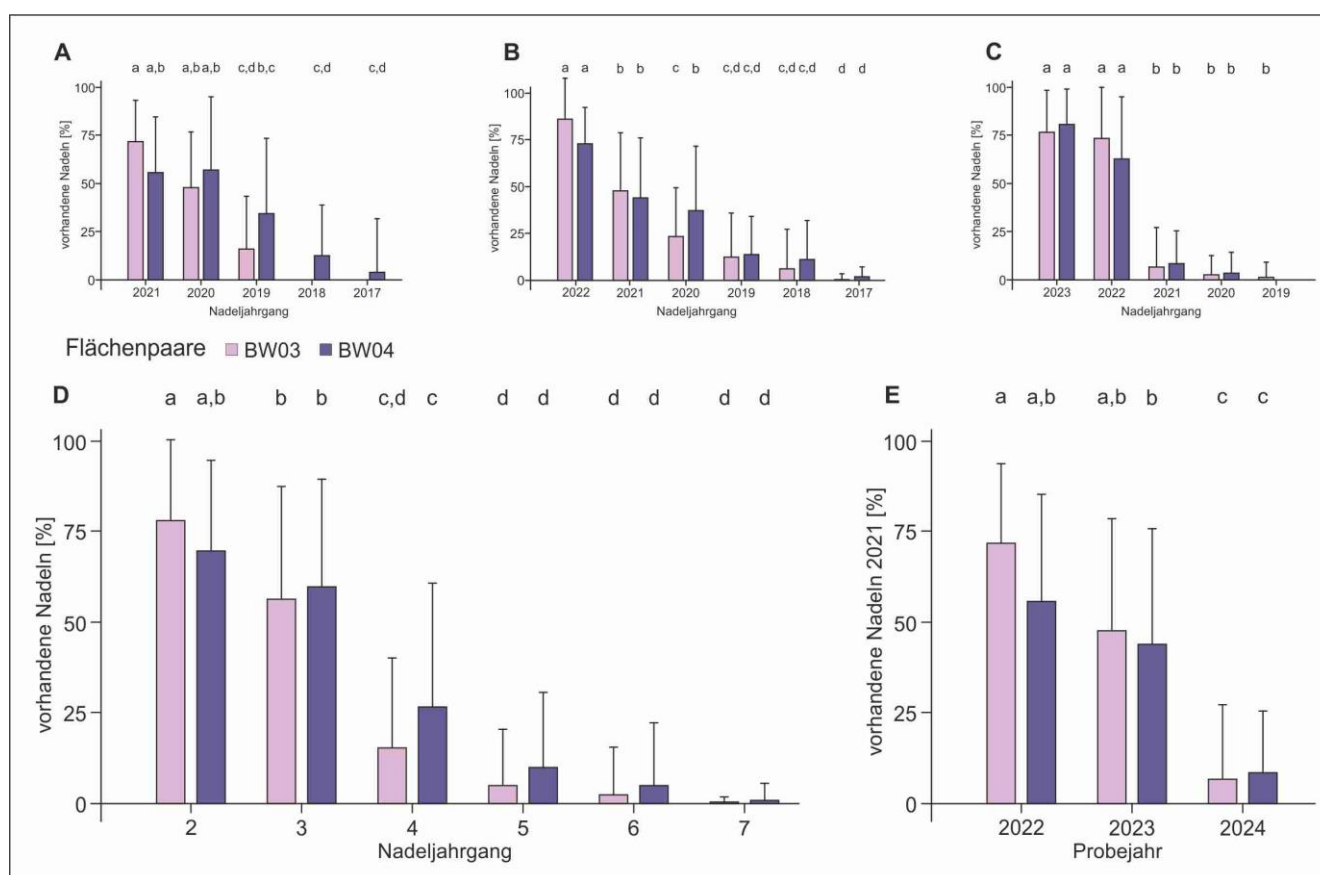


Abb. 12: Nadelretention vitaler und devitalisierter Douglasien aus BW03 (rosa) und BW04 (lila) in den Beobachtungsjahren 2022 (A), 2023 (B) und 2024 (C). (D) zeigt den Mittelwert aus allen drei Beprobungsjahren, ebenso wurde der Nadeljahrgang 2021 über drei Jahre hinweg betrachtet (E). Indizes kennzeichnen signifikante Unterschiede mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$.

Während der Projektlaufzeit ist es den untersuchten Douglasien in keinem der untersuchten baden-württembergischen Bestände gelungen, den Zustand bzw. die Anzahl der Nadeltriebe zu verbessern. Im Gegensatz dazu scheint es, als würde die Benadelung in beiden Beständen weiter abnehmen (Tab.10). Mögliche Ursachen finden sich in der undifferenzierten Schütteinfektion der beiden Bestände. Auch wenn alle Douglasien scheinbar von Beginn an unter einem gewissen Nadelverlust leiden, so differenziert sich die Nadelretention zwischen den beiden Untersuchungsregionen im Laufe der Jahre doch so deutlich, dass von unterschiedlichen Phänomenen ausgegangen werden muss.

Tab. 10: Nadeljahrgänge mit mindestens 10% verbliebener Benadelung bei Douglasien auf den baden-württembergischen Beständen BW03 und BW04.

Probejahr	Vorhandene Nadeljahrgänge im Bestand BW03	Vorhandene Nadeljahrgänge im Bestand BW04
2022	3	4
2023	4	4
2024	2	2

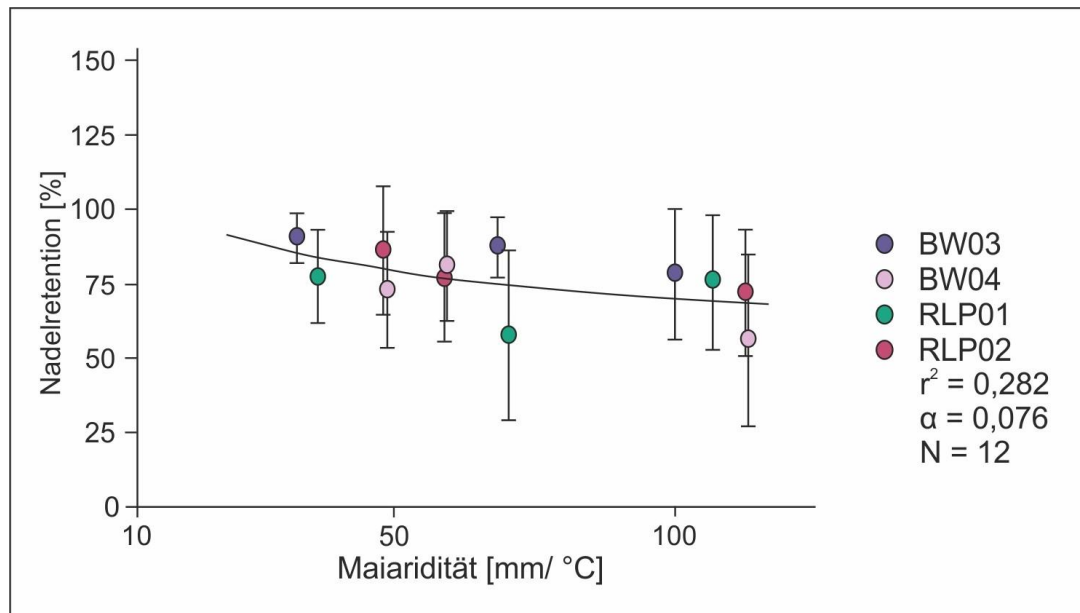


Abb. 13: Maiaridität und Nadelretention der Bestände BW03/04 und RLP01/02. Die Regression wurde mit einer inversen Grundgleichung mithilfe der jeweiligen Flächenmittelwerte berechnet. Die Standardabweichungen kennzeichnen rein informativ die zufälligen Unterschiede von Baum zu Baum.

Fazit:

- 1) Selbst unter den als vital eingestuftten Douglasien gab es im Untersuchungszeitraum 2022-2024 keine voll benadelten Bäume.
- 2) Benadelung und Vitalitätsansprache korrelierten nicht unbedingt.
- 3) Der Nadelverlust der Douglasien muss nicht irreversibel sein.
- 4) Zwischen der Nadelretention und der Frühjahresfeuchtigkeit gab es einen schwachen Zusammenhang im Untersuchungszeitraum.
- 5) Bei den Devitalisierungen in den beiden Untersuchungsregionen BW03/04 und RLP01/02 muss man wohl von unterschiedlichen Phänomenen ausgehen.

II.1.2.3.3 Rußige Douglasischütte

II.1.2.3.3.1 Methoden zur Fruchtkörperquantifizierung (FVA-BW)

Von den insgesamt 48 gefällten Probabäumen (Herbst 2022) wurden je Baum drei Zweigproben (insgesamt 144) aus dem unteren, mittleren und oberen Kronenbereich im Labor untersucht. Von jedem Zweig wurde eine repräsentative Nadel der letzten drei Jahrgänge 2021, 2020 und 2019 fotografisch analysiert und mehrere Triebe dieser Jahrgänge visuell auf Fruchtkörperhäufigkeit untersucht. Als äußeres Merkmal zur Bestimmung der Intensität der Rußigen Douglasischütte wurde die Fruchtkörperhäufigkeit herangezogen. Zur Quantifizierung der Pseudothecien wurden zwei Methoden entwickelt:





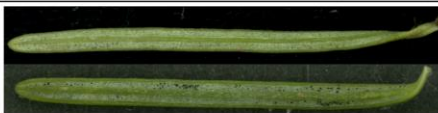
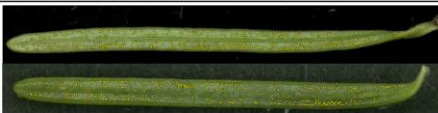




- 1) Beurteilung der Intensität der Rußigen Douglasischütte mittels Bilderkatalog
- 2) KI-gestützte Auszählung der Pilzfruchtkörper und Stomata anhand Bilderkennungssoftware

II.1.2.3.3.1.1 Beurteilung der Intensität der Rußigen Douglasischütte mittels Bilderkatalog:

Zur Bestimmung der Intensität der Rußigen Douglasischütte wurde ein Bilderkatalog mit fünf verschiedenen Stadien entwickelt (Tab. 11). Die Dichte der Pseudothecien auf der Nadelunterseite wurde mit Hilfe des Bilderkatalogs in fünf Stufen eingeteilt. Die Beurteilung des Pilzbefalls erfolgte unter dem Binokular an Trieben der letzten drei Jahrgänge 2021, 2020 und 2019 (soweit vorhanden). Insgesamt wurden über 432 Nadeltriebe auf den Befall mit Rußiger Douglasischütte untersucht.

Es konnte ein flächendeckendes Auftreten der Rußigen Douglasischütte festgestellt werden, da an allen 48 Probabäumen ein Pilzbefall aufgenommen wurde. Der stärkste Befall wurde im Pfälzerwald im Bestand RLP02 festgestellt, der geringste Befall im benachbarten Vergleichsbestand RLP01. Insgesamt weisen alle schlechteren Bestände eines Vergleichspaares mit Ausnahme der Bestände in Baden-Württemberg ein deutlich stärkeres Auftreten der Rußigen Douglasischütte auf. In Baden-Württemberg dagegen zeigen die schlechteren Bestände eine geringere Intensität der Rußigen Douglasischütte auf (Abb.14). Zu beachten ist, dass diese Beobachtungen aufgrund der geringen Stichprobengröße nur als Anhaltspunkt zu werten sind.

Tab. 11: Bilderkatalog zur Beurteilung des prozentualen Stomaverschlusses durch Pseudothecien.

Befalls- stufe	Pseud./ Stomata (% Bereich der Stufe)	Abbildung Nadel	Abbildung Nadel mit markierten Pseudothecien	Anzahl Pseud./ Stomata (der Beispielnadeln)
0	0-2 % (nahezu) kein Befall			0,7 %
1	3-10 % Leichter Befall			5,9 %
2	11-25 % Mittlerer Befall			13,1 % 15,2%
3	26-35 % Starker Befall			27,4 % 30,5 % 33,3 %
4	36 - >50 % Sehr starker Befall			50,7 % 54,2 %

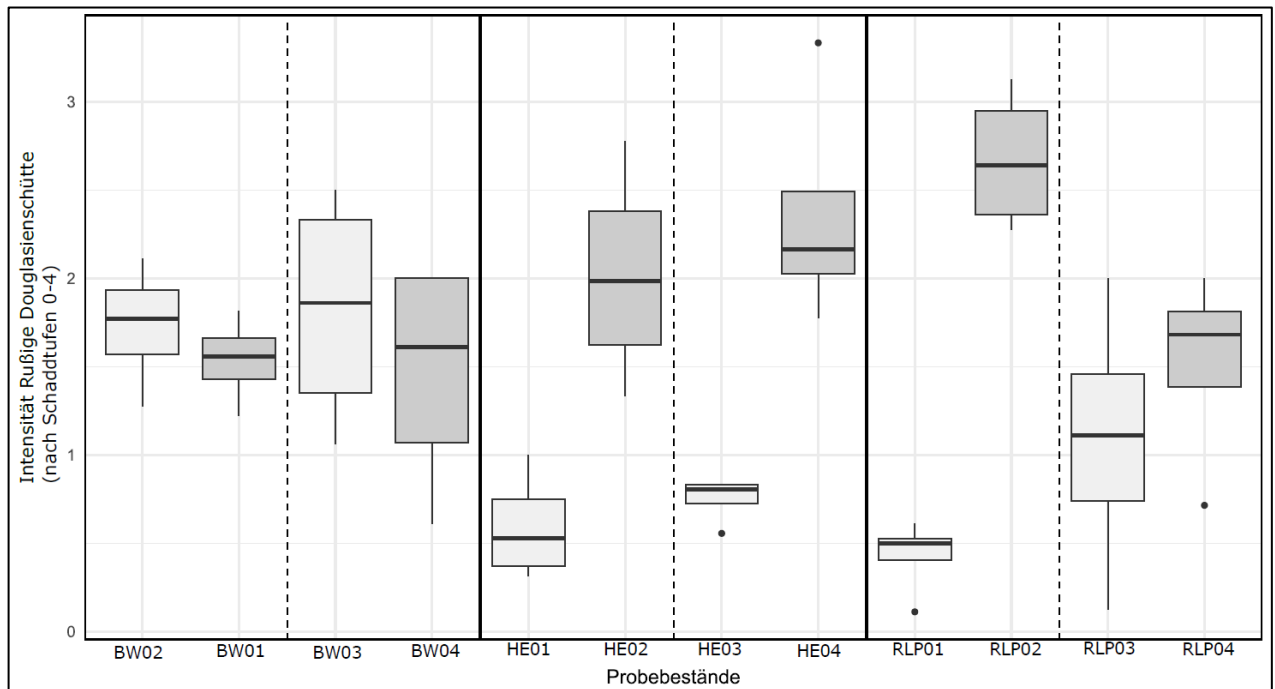


Abb. 14: Stärke des Befalls mit *N. gaeumannii*, dem Pilz der Rußigen Douglasienschütte in den 12 Probebeständen. Der Befall wurde im Herbst 2022 an vier Probepflanzen pro Bestand erhoben. Die Vergleichsbestände sind jeweils nebeneinander dargestellt, der Vergleichsbestand mit schlechterer Kronenvitalität ist dunkler gefärbt. Aufgrund der geringen Stichprobengröße von $n = 4$ Bäume pro Bestand werden Tendenzen dargestellt, eine Signifikanz kann jedoch nicht berechnet werden.

Vergleicht man die Befallsstärke zwischen den Beständen mit besserem und schlechterem Kronenzustand, so zeigte sich ein signifikant stärkerer Befall der schlechteren Bestände (Abb. 15).

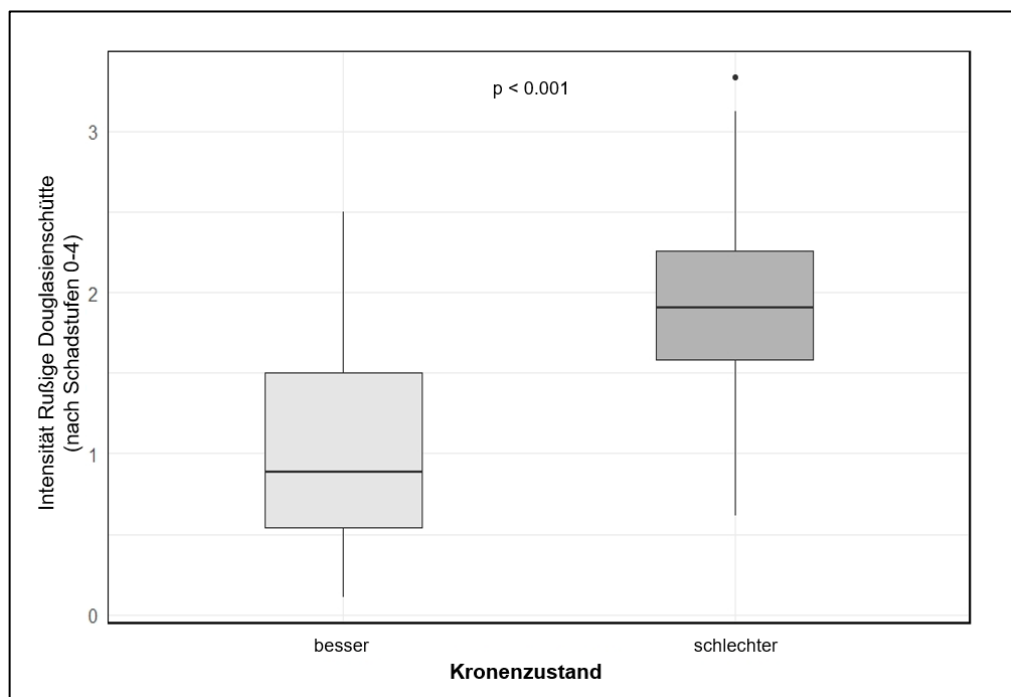


Abb. 15: Vergleich der Befallsintensität durch den Erreger der Rußigen Douglasienschütte zwischen Beständen mit guter und schlechter Kronenvitalität. Die Befallswerte wurden im Herbst 2022 an jeweils vier Probepflanzen pro Bestand erhoben. Bestände mit schlechterem Kronenzustand zeigen einen signifikant höheren Befall. Die Darstellung differenziert zwischen den beiden Vergleichskollektiven „besserer“ und „schlechter“ Kronenzustand. Statistische Auswertung mittels unabhängigen t-Test, $n = 48$ Bäume, $p < 0,001$.

Im Verlauf der Baumhöhe gibt es keine signifikanten Unterschiede im Auftreten der Baumkrankheit mit zunehmender Baumhöhe. Der mittlere Kronenbereich zeigt eine etwas höhere Intensität der Rußigen Douglasienschütte (Abb. 16).

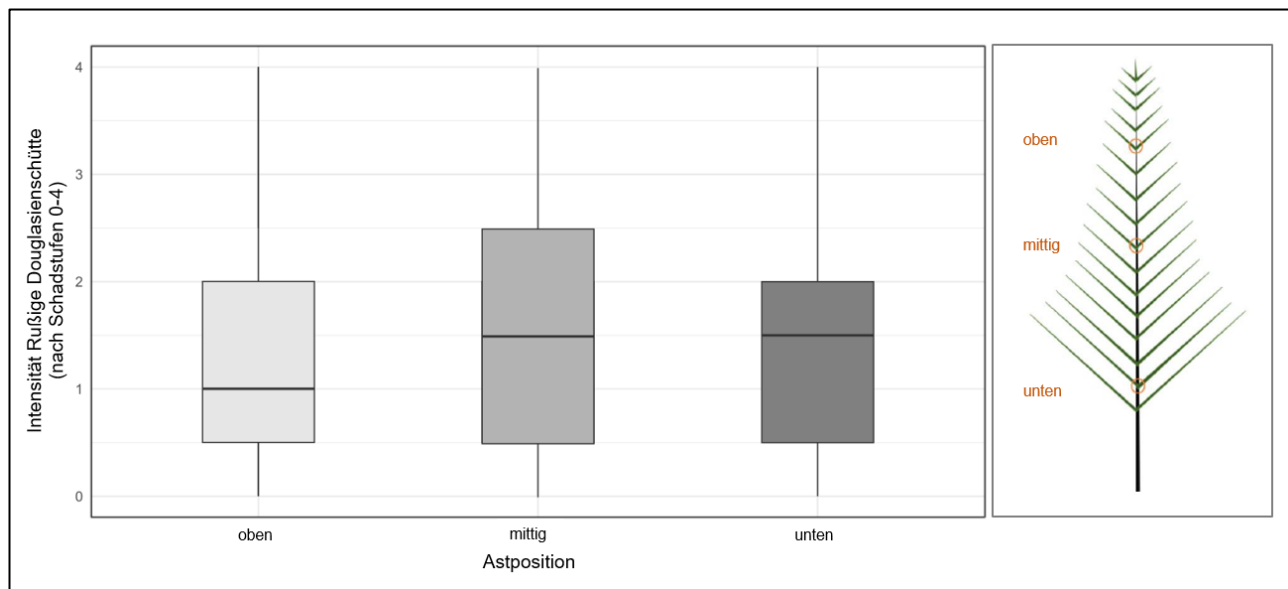


Abb. 16: Intensität der Rußigen Douglasienschütte im Verlauf der Baumhöhe.

II.1.2.3.3.1.2 KI-gestützte Auszählung der Pilzfruchtkörper anhand Bilderkennungssoftware:

Für dieses Verfahren wurden die Nadeln mit 100-facher Vergrößerung mittels Auflichtmikroskopie hochauflösend fotografiert. Die Vorprozessierung der Nadelbilder umfasste die Reduzierung der BIT-Tiefe und die Erhöhung des Kontrastes. Die Software ImageJ wurde anhand von manuell klassifizierten Beispielbildern mit dem Plugin „Trainable Weka Segmentation“ für die automatische Erkennung von Pseudothecien und Stomata trainiert (Abb. 17A, B). Die Prozesse wurden durch die Entwicklung von Makro- und Python-Skripten automatisiert. Die KI zählte die Fruchtkörper auf unbekannten Bildern automatisiert mit der Funktion „analyze particles“. Bei hoher Fruchtkörperdichte wurden die einzelnen Pseudothecien mit Hilfe der Funktion „watershed“ getrennt. Die Fehlerrate der Erkennung wurde anhand von 20 verschiedenen manuell ausgezählten Nadelbereichen bestimmt. Sie betrug 31 %.

Die vorliegende Methode wurde unter Einsatz der Software Ilastik weiterentwickelt und optimiert. Ilastik basiert ebenfalls auf Algorithmen des maschinellen Lernens, die dazu dienen, Zellen zu segmentieren, zu klassifizieren und zu quantifizieren. Im Vergleich zu ImageJ zeigte Ilastik eine deutlich höhere Geschwindigkeit bei der Segmentierung der Nadelbilder und eine einfachere Trainingsdurchführung (Abb. 17 C). Die Segmentierung wurde daraufhin mit Ilastik durchgeführt, während die anschließende Auszählung der erkannten Strukturen weiterhin mit dem Programm ImageJ erfolgte (Abb. 17 D-G). Die Fehlerrate der Erkennung betrug jedoch mit diesem Verfahren immer noch 17 %. Dies ist auf die starken Variationen in Belichtung, Nadelfarbe und Ausprägung der Fruchtkörper zwischen den einzelnen Nadelaufnahmen zurückzuführen. Zudem war eine eindeutige Unterscheidung einzelner Fruchtkörper bei hoher Dichte nicht möglich. Nichtsdestotrotz eignet sich diese Methode sehr gut für eine gezielte, qualitative Untersuchung einzelner Nadeln oder ähnlicher Nadeln.

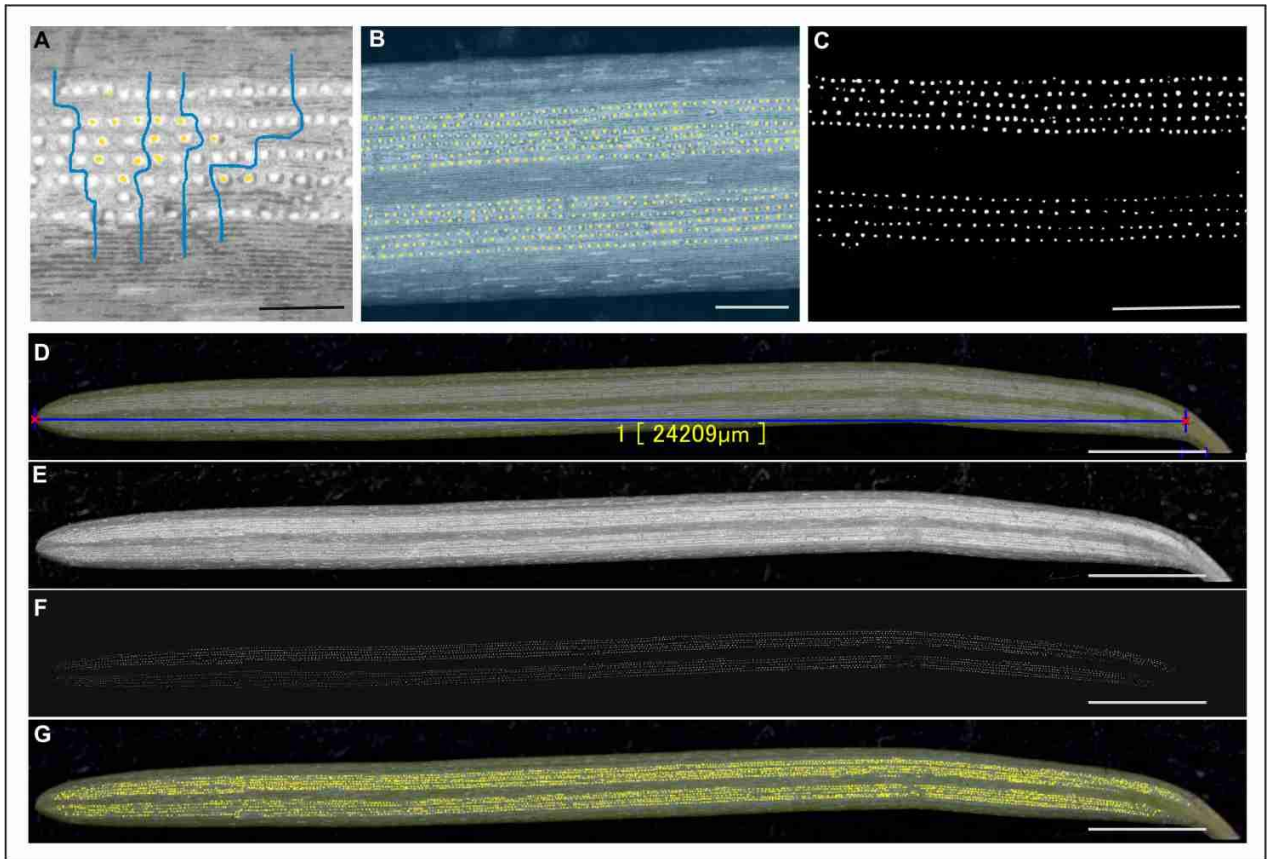


Abb. 17: Douglasienadeln. Automatische Erkennung und Auszählung von Stomata mithilfe der Bilderkennung von Ilastik und ImageJ. (A) Manuelle Klassifizierung. (B) Automatische Erkennung und (C) Segmentierung durch Ilastik. (D)-(G) Anwendung der Methode auf eine ganze Nadel. Maßstäbe A 200 µm, B-C 500 µm, D-G 2500 µm.

II.1.2.3.1.3 Automatische Erkennung von Stomata

Die weiterentwickelte automatische Erkennung mit Ilastik wurde zur Erkennung von Spaltöffnungen verwendet. Es wurde außerdem für die Entwicklung eines erweiterten Bilderkatalogs zur prozentualen Einstufung der äußeren Befallssymptomatik genutzt. Dazu wurden 34 Nadeln mit deutlich erkennbaren Stomata verwendet, mikroskopisch aufgenommen und die Nadellänge gemessen. Die Erkennung erfolgte nach der Methode mit der Software Ilastik. Die Fehlerrate lag bei 10 % in den Randbereichen der Nadeln und im mittleren Bereich bei 2 %. Um eine möglichst valide Auszählung der Stomata zu gewährleisten, wurden die Anfangs- und Endbereiche der Nadeln manuell ausgezählt und zu dem automatisch ausgezählten mittleren Nadelbereich addiert. Auf der Grundlage von 34 Nadeln unterschiedlicher Länge wurde so eine durchschnittliche Anzahl von 116,2 Stomata pro 100 µm Nadellänge ermittelt. Auf diesem Wert aufbauend wurde der bestehende Bilderkatalog zu einem Schlüssel zur Einschätzung des prozentualen Stomataverschlusses weiterentwickelt. Der gesamte erweiterte Bilderkatalog wurde am Ende des Berichtes als Anhang angefügt.

Im Rahmen der Probenahme im Herbst 2022 wurde eine Bandbreite der Fruchtkörperanzahl pro Nadel zwischen 0 und maximal 1486 festgestellt. Mit der mittleren Anzahl Stomata pro Nadellänge konnte somit ein maximaler Stomataschluss von 54 % festgestellt werden. Es ist jedoch davon auszugehen, dass auch Nadeln mit einer geringeren Anzahl von Fruchtkörpern bereits abgeworfen wurden und nicht mehr erfasst werden konnten. Werden die Stomata durch die Fruchtkörper verstopft, kommt es zu einem verminderten Gasaustausch und damit zu weniger Assimilation, was zu einem vorzeitigen Nadelabwurf führt. Ein Nadelabwurf wurde ab einem Stomataverschluss von 20-50% beobachtet (Hansen et al. 2000, Manter et al. 2003, Stone et al. 2008).

II.1.2.3.3.2 Quantifizierung der Fruchtkörper über mehrere Jahre (FAWF)

In den Frühsommern 2022-2024 wurden in den rheinland-pfälzischen und baden-württembergischen Beständen RLP01/02 und BW03/04 jeweils Nadelmaterial aus den Lichtkronen von acht vorherrschenden Douglasien je Bestand sowie von je drei Bäumen von vier Provenienzen in zwei rheinland-pfälzischen Flächen des Douglasienherkunftsversuchs 06 für die morphologischen Analysen gewonnen. Alle Nadelproben wurden nach Jahrgängen getrennt auf Fruchtkörper von *Nothophaeocryptopus gaeumannii* hin untersucht. Zweck der Analysen war

- die durchschnittliche Situation der Fruchtkörperbildung darzustellen,
- die Pseudotheciendichte auf unterschiedlich alten Nadeln zu beschreiben,
- den Fortschritt der Besiedlung mit den Fruchtkörpern im Laufe der Nadelalterung sichtbar zu machen,
- die jährliche Fluktuation in der Fruchtkörpergenese zu demonstrieren sowie
- das Geschehen der Bildung von Pseudothecien in vitalen und devitalisierten Beständen zu vergleichen.

Im Durchschnitt fanden sich unter den Nadeln der Douglasien in den beiden Bestandespaaren BW03/04 und RLP01/02 in etwa 15 Pseudothecien je mm (Tab. 12). Insgesamt tragen die Douglasien nahezu 1200 Stomata/ mm (vgl. Kap. II.1.2.3.3.1.3; Untersuchung der FVA BW). Dies bedeutet, dass durchschnittlich etwas mehr als 1 % der Spaltöffnungen durch Fruchtkörper blockiert waren. Ähnlich geringe Pseudotheciendichten gab es in Douglasienplantagen in Oregon (Temel et al., 2004; Ritóková et al., 2016). Im Allgemeinen wird erst ab 5 % blockierter Spaltöffnungen mit physiologischen Folgen gerechnet, stört der Pilz doch auch den Gaswechsel unbeeinträchtigter Stomata (Manter et al., 2000; Manter & Kavanagh, 2003). Allerdings wird diese Schwelle im Mittel der VitaDou-Untersuchungen nicht überschritten, so dass nicht davon ausgegangen werden kann, dass die Fruchtkörperbildung die Vitalität der Douglasien direkt beeinträchtigt hat.

Tab. 12: Durchschnittliche Pseudotheciendichte auf den Nadeln aller untersuchten Douglasien in der Flächen BW03/04 und RLP01/02. Werte in Klammern, Standardabweichungen

Bundesland	Fläche-Nr.	Probejahr	Pseudothecien (N/mm)	Anzahl Stichprobenpunkte
Baden-Württemberg	BW03/04	2022	20,13 (19,77)	356
		2023	26,24 (26,81)	524
		2024	17,70 (19,74)	330
Rheinland-Pfalz	RLP01/02	2022	9,91 (13,24)	421
		2023	3,85 (5,86)	548
		2024	13,76 (17,39)	528
Mittel			15,26 (7,89)	
Summe				2707

Ab dem dritten Nadeljahrgang (zweijährige Nadeln) lag die Pseudotheciendichte von *N. gaeumannii* unter den Nadeln in beiden untersuchten Flächenpaaren bei ca. 20 Fruchtkörpern / mm (Abb. 18 D, 19 D). Des Weiteren hat sie während des Projektzeitraums im Laufe der Nadelalterung nicht stark zugenommen (Abb. 18 E; 19 E). Im Gegensatz dazu wäre damit zu rechnen, dass *N. gaeumannii* Jahr für Jahr zusätzliche Fruchtkörper durch die Spaltöffnungen nach außen schiebt (Rohde, 1937; Dieschbourg et al., 2019). Möglicherweise hatten die untersuchten Douglasien des VitaDou-Projekts stark infizierte ältere Nadeln mit vielen Pseudothecien bereits aufgegeben, so dass sie der Analyse nicht mehr zur Verfügung standen (Dieschbourg et al., 2019). Demzufolge gab es auch keinen einfachen Zusammenhang zwischen der Pilzfruktifikation und der Nadelretention ($r = 0,034$; $p = 0,825$; $n = 44$). Obwohl sich der Pseudothecienbesatz der Nadeln von Jahrgang zu Jahrgang nach dem zweiten Jahr nicht mehr gerichtet änderte, war die Anzahl der Nadeln an den Trieben umso kleiner, je älter die Nadeln waren (Abb. 20).

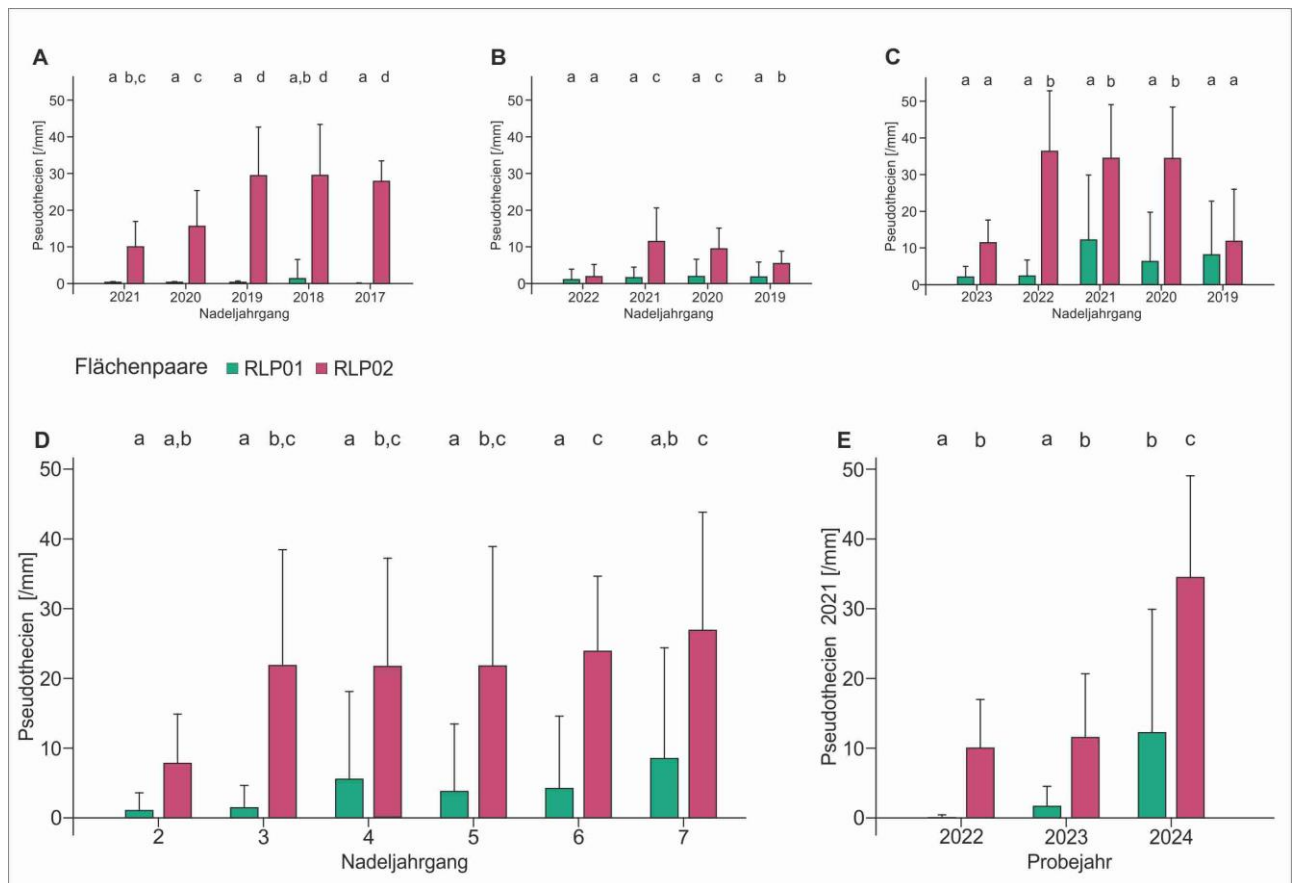


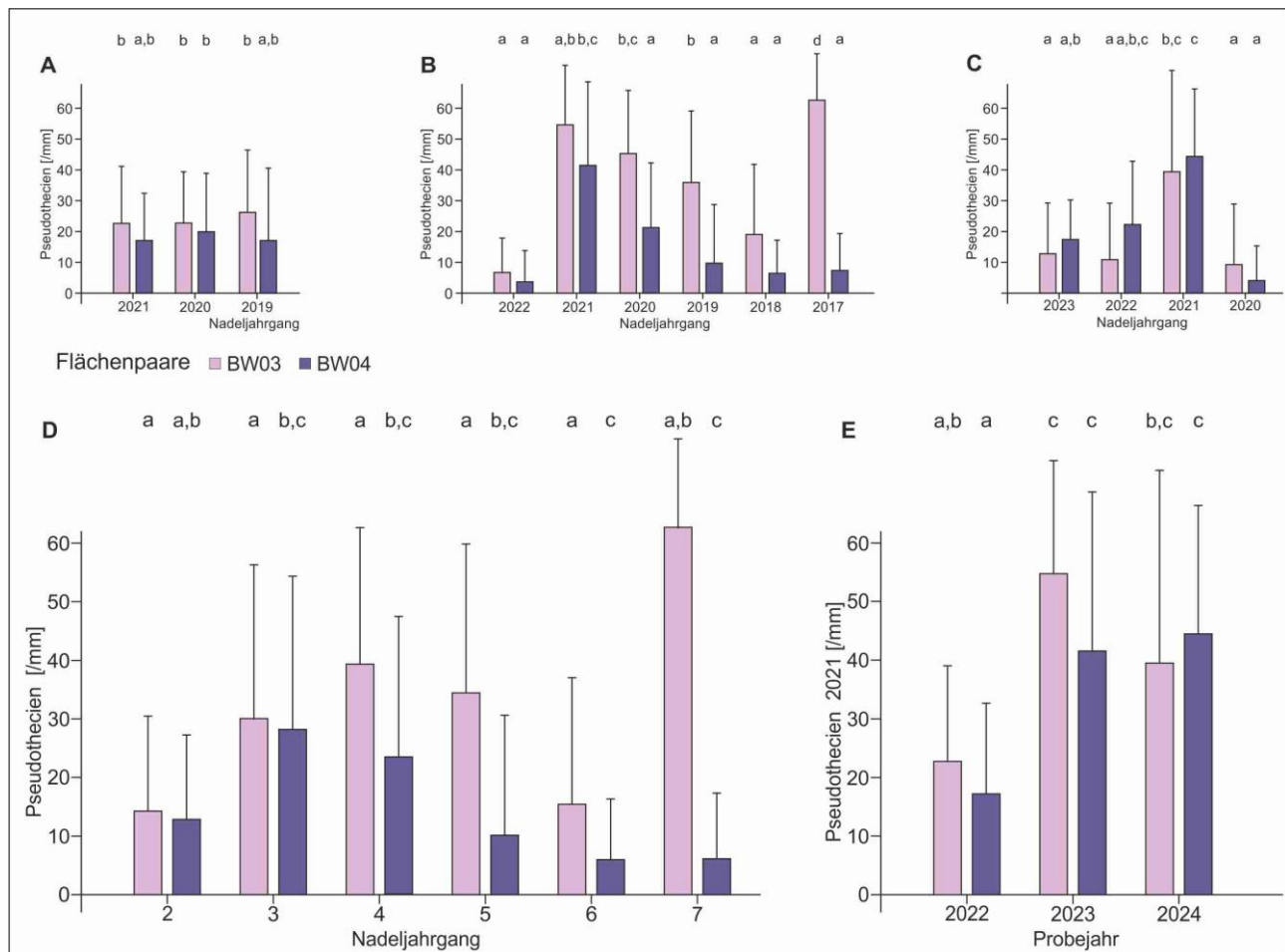
Abb. 18: Befall einzelner Nadeltriebe mit Rußiger Douglasenschütte der Flächen RLP01 (grün) und RLP02 (pink), gegliedert in die Probejahre 2022 (A), 2023 (B) und 2024 (C). (D) zeigt die Mittelwerte der Pseudothecien aus den drei Probejahren, außerdem wurde der Nadeljahrgang 2021 über drei Jahre verglichen (E). Jüngster ausgewerteter Jahrestrieb ist immer der Vorjahrestrieb. Indizes kennzeichnen signifikante Unterschiede mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$.

Andererseits kann es aber ebenso gut sein, dass andere Faktoren wie Sekundärinfektionen, Wasserstatus, Standort oder Witterung die Pseudotheciendichte (mit-)bestimmen (Rohne, 1937; Sturrok et al., 2011; Lee et al., 2017; Langer et al., 2024). Zur Witterung, die die Pilzfruktifikation begünstigt, zählen feuchte Frühjahre (Agne et al., 2018). Hintergrund ist, dass der Pilz bei feuchter Witterung reichlicher sporuliert und bei hoher Luftfeuchtigkeit eine höhere Keimzahl erzielt (Merkle, 1950/51; Bennet & Stone, 2019).

So hat der Nadeljahrgang 2021 in einem sehr feuchten Mai ausgetrieben (vgl. Tab. 2). Mit der Hypothese des feuchten Frühjahres übereinstimmend gab es im Jahr darauf in den Beständen BW03/04 bereits eine reichliche Fruktifikation auf den einjährigen Nadeln (Abb. 19 A). Im Gegensatz dazu hat der Nadeljahrgang 2022 in einem ausnehmend trockenen Mai seinen Ursprung (vgl. Tab. 2). Im Jahr darauf (2023) fanden sich auf den einjährigen Nadeln der nordbadischen Bestände nur wenige Pseudothecien (Abb. 19 B). Um diese Beobachtungen systematisch zu prüfen, wurden die Pseudotheciendichten aller Untersuchungen auf die Maiariditäten des Vorjahres bezogen.

Hier gab es einen engen und signifikanten, sigmoiden Zusammenhang zwischen der Maiaridität des Vorjahres und der Pilzfruktifikation nach einem Jahr (Abb. 21). Der Pilz reagierte negativ auf trockene Bedingungen im Frühjahr und bildete in der Folgezeit nur wenige Pseudothecien. Die Maiaridität muss mindestens bei etwa 15 mm / °C liegen, damit der Pilz später überhaupt fruktifizieren kann. Auf der anderen Seite führen sehr günstige Witterungsbedingungen im Frühjahr dazu, dass sich bis zu 25 Pseudothecien / mm im Jahr darauf etablieren können (Abb. 21). Demgegenüber dürften Berichte von 40 Pseudothecien bereits zehn Monate nach der Infektion eher Artefakte aus der Klimakammeranzucht wiedergeben (Manter et al., 2000).

Diese Erkenntnis zeigt einerseits die Trocknisgrenze für *N. gaeumannii* und andererseits die Feuchtgrenze für die Douglasien auf. Sie erklärt, warum die Schütteinfektion in luftigen ggfs. stark durchforsteten Lagen oftmals milder verläuft als in dumpfen, dichten Beständen (Strittmatter, 1974; Edler, 2021). Sie macht aber auch deutlich, dass die Zufälligkeit der Maiwitterung die phytosanitäre Wirkung von Standortwahl und waldbaulicher Eingriffe relativiert.



Im Jahr 2023 konnte der Schüttepilz unter den letztjährigen Nadeln der Douglasien im vitalen und abgängigen Bestand RLP01/02 nach augenscheinlich geringem Infektionserfolg im Vorjahr auf niedrigem Niveau in etwa gleich gut fruktifizieren (Abb. 18 B). Anscheinend wurden alle Bäume gleich erfolgreich vom Pilz besiedelt. Im Jahr darauf (2024) hat der Pilz aber vor allem unter den Nadeln des devitalisierten Bestandes erfolgreich Fruchtkörper gebildet (Abb. 18 C).

Aber auch darüber hinaus hat es der Pilz auf diesen Untersuchungsflächen fast immer geschafft, signifikant erfolgreicher zu fruktifizieren, wenn die Douglasien in dem abgängigen Bestand wuchsen (Abb. 18 A-E). Dies legt den Schluss nahe, dass neben trockenen Bedingungen im Frühjahr die Vitalität der Douglasien den Reproduktionserfolg des Pilzes auf der Ebene der Fruktifikation limitiert. Dem steht jedoch entgegen, dass die Douglasien aus dem vital eingeschätzten Bestand BW03 meistens sogar mehr Pseudothecien als im devitalisierten Vergleichsbestand BW04 aufwiesen (Abb. 19 A-E).

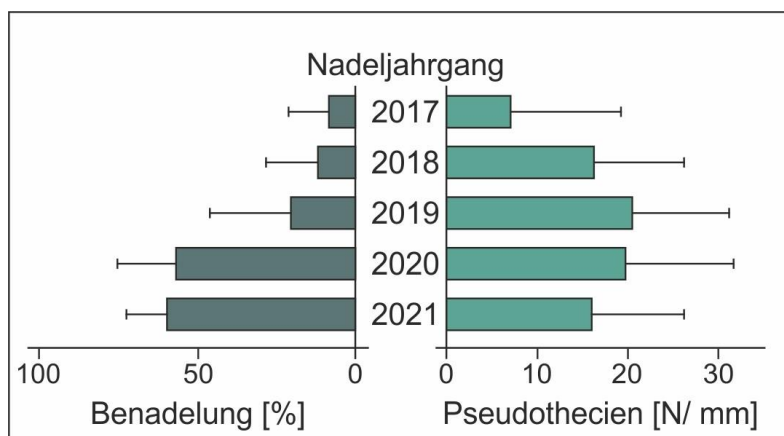


Abb. 20: Benadelung (A) und Pseudothecienbesatz (*N. gaeumannii*) (B) in den Freilanduntersuchungen rheinland-pfälzischer und baden-württembergischer Douglasien-Herkunftsversuche und Bestände.

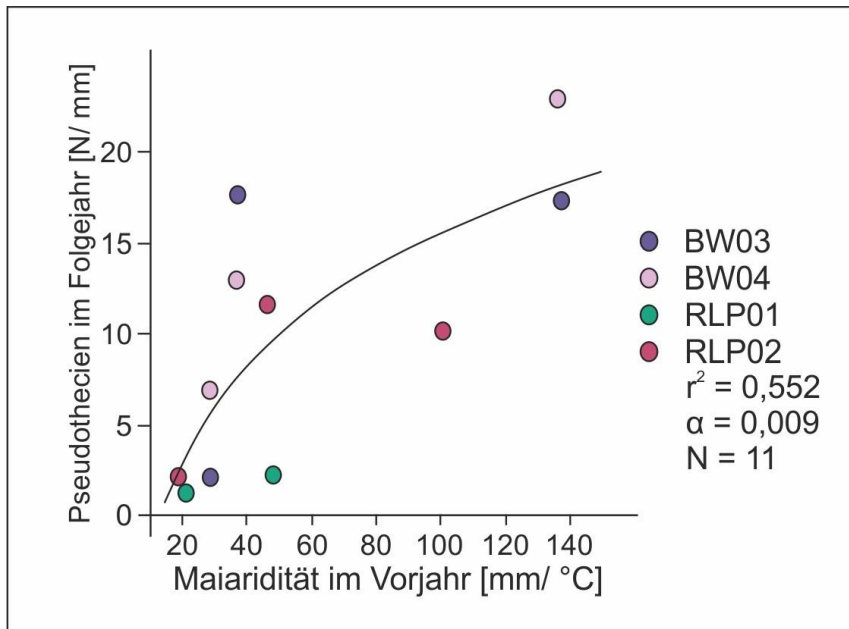


Abb. 21: Maiaridität im Vorjahr (2021 – 2023) und Pseudothecien einjähriger Nadeln im Folgejahr (2022 – 2024). Die Untersuchung wurde in den Bestandespaaren BW03/04 und RLP01/02 durchgeführt. Ein Messwert wurde ausgeschlossen, weil er mit mehr als zwei Standardabweichungen jenseits des Vertrauensintervalls mit mehr als 95 Prozentiger Wahrscheinlichkeit ein Ausreißer war.

Fazit:

- 1) Der Pseudothecienbesatz durch *N. gaeumannii* nimmt auf den Douglassiennadeln nicht von Jahr zu Jahr zu.
- 2) Fruchtkörper von *N. gaeumannii* und Nadelretention stehen in keinem augenscheinlichen Zusammenhang.
- 3) Die Fruchtkörperbildung durch *N. gaeumannii* wird von der Maiaridität des Vorjahres angetrieben.
- 4) Die Trockengrenze für die Fruktifikation von *N. gaeumannii* liegt bei einer Maiaridität von etwa 15 mm/ °C.
- 5) Unter sehr günstigen Frühjahrsbedingungen kann der Pilz bis zu ca. 25 Pseudothecien / mm Nadel bilden.

II.1.2.3.3 Histopathologische Untersuchung der Kolonisierung durch den Erreger der Rußigen Douglasenschütte *N. gaeumannii* im Nadelinneren und auf der Nadeloberfläche (FVA-BW)

Es wurden histologische Gewebepreparate schütteeinfizierter Nadeln hergestellt. Die Pilzhypen in den Schnitten wurden mit Pianese rosa, die Mesophyllzellen helltürkis und die Schließzellen, sowie Epidermiszellen grün angefärbt. Pseudothecien und pigmentierte Hyphen wurden nicht angefärbt und erscheinen dunkelgrau bis dunkelgrün. Beobachtet wurden die Kolonisierung des Nadelinneren, die Bildung von Pseudothecien auf den Stomata und ein von den Pseudothecien ausgehendes epiphytisches Hyphenwachstum auf der Nadeloberfläche.

Die Pilzhypen fanden sich ausschließlich interzellulär in den Nadeln, ein Eindringen oder Zerstören von Zellen wurde nicht beobachtet (Abb. 22 A, C). Dagegen haben sich die Hyphen oftmals eng an die Wände der Zellen des Schwammgewebes, des Palisadengewebes und der Endodermis angelegt (Abb. 22 D, E). Sie breiten sich ausgehend vom offenen Schwammgewebe durch lange, gerade Hyphen mit gelegentlichen Verzweigungen bis in das obere Palisadengewebe aus (Abb. 22 C, E).

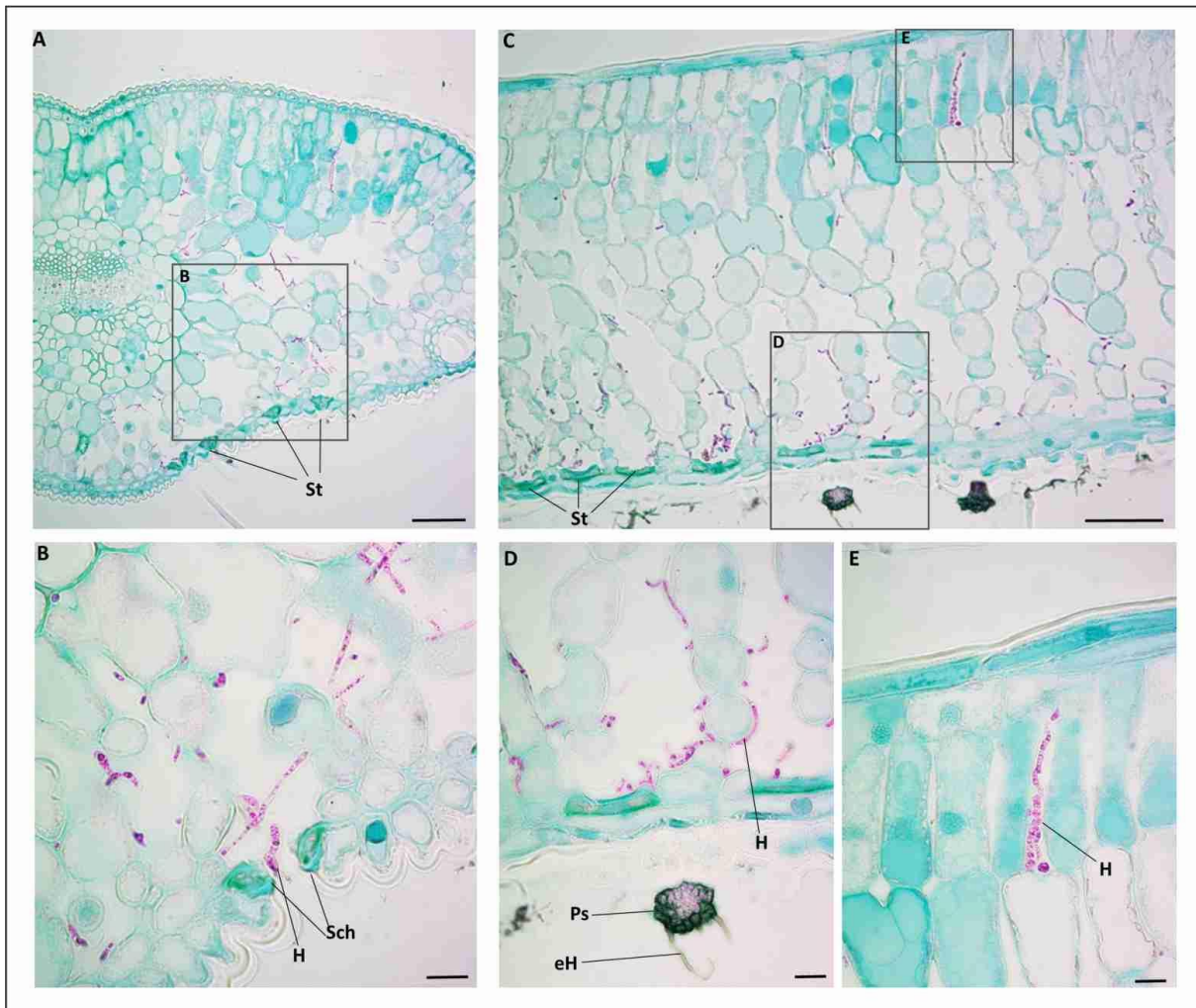


Abb. 22: Kolonisierung des Nadelinneren von Douglasienadeln durch *Nothophaeocryptopus gaeumannii*: Quer- (A, B) und Längsschnitt (C-E) durch eine Douglasienadel. Die Hyphen wachsen im gesamten Mesophyll ausschließlich interzellulär (A-E). Durch das dreidimensionale Wachstum sind oft nur Fragmente des Hyphen-Netzwerkes zu erkennen. Die Hyphen breiten sich durch gelegentliche Verzweigungen im Schwammgewebe aus (A, B) und wachsen bis in das obere Palisadengewebe (C, E). Die Hyphen lagern sich teilweise eng an die Zellwände an (D). In (B) ist eine Hyphe zu sehen, die durch die geöffneten Schließzellen eines Stomas wächst. In (D) ist ein Pseudothecium mit ausgebildeten epiphytischen Hyphen zu erkennen. Pseudothecien und epiphytische Hyphen (C, D) haben sich während der Einbettung von der Nadelunterseite gelöst und sind leicht verschoben dargestellt. Pilzhypen sind rosa, Mesophyllzellen helltürkis und Schließzellen sowie Epidermiszellen grün angefärbt. Die Nadelunterseite ist nach unten orientiert. Die Bilder wurden mit Hellfeldmikroskopie aufgenommen. Maßstäbe A, B = 50 µm; B, D, E = 10 µm. Dicke der Gewebeschnitte = 7 µm. H= Hyphe, eH = epiphytische Hyphe, Ps = Pseudothecium, St = Stomata, Sch = Schließzelle.

Es gab sehr dünne Hyphen und solche mit Verdickungen (Abb. 23 A,B). Zwischen den Endodermiszellen oder im vaskulären Leitbündel wurden keine Hyphen gefunden. Offensichtlich kann der Pilz den Casparyschen Streifen der Endodermiszellen nicht überwinden, so dass sein Wachstum auf die Nadeln beschränkt bleibt und er keine systemischen Schäden verursachen kann.

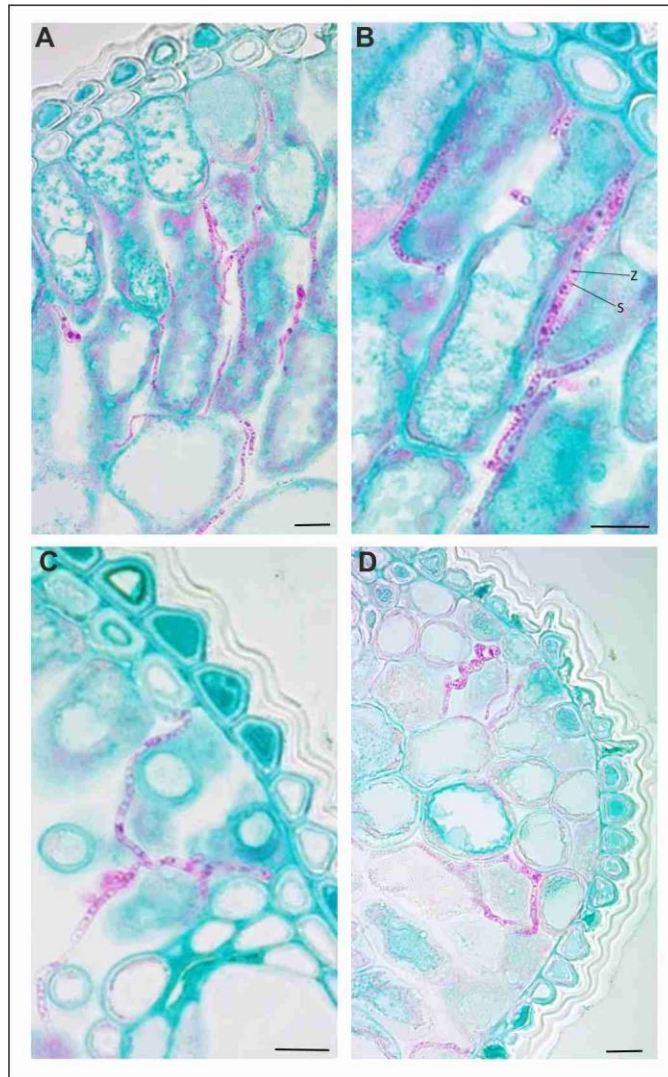


Abb. 23: Querschnitte durch Douglasienadeln mit unterschiedlichen Hyphenstrukturen. Hyphen verzweigen sich (**A,C**), es sind dünne Hyphen zu erkennen (**A**) und Verdickungen (**D**). Innerhalb einer Hyphe sind Zellkerne und Septen zu unterscheiden (**B**). Maßstab = 10 μm . Dicke der Gewebeschnitte = 7 μm . S = Septum, Z = Zellkern

Zur Fruktifikation durchdringen stärker pigmentierte Hyphen von *N. gaeumannii* aus dem Inneren der Nadel die Schließzellen der Spaltöffnungen (Abb. 24 E). Die Pseudothecien bilden sich direkt auf den Spaltöffnungen (Abb. 24 F). Ausgehend von den Pseudothecien entsteht ein epiphytisches Wachstum: Hyphen breiten sich auf der Nadelunterseite oberflächlich wachsend aus (Abb. 23 A,B). Dabei bildet ein Pseudothecium meist mehrere Hyphen radial aus (Abb. 24 B). Die Hyphen scheinen untereinander Verbindungen einzugehen (Abb. 24 B). Dadurch entsteht auf der Nadeloberfläche ein lockeres Netzwerk aus Hyphen (Abb. 24 A). Die Hyphen wachsen in noch unbesetzten Spaltöffnungen, um an anderen Stellen in das Nadelinnere einzudringen. Obwohl die Primärinfektion nur an jungen Nadeln stattfindet, ist es denkbar, dass ältere Pilzhypen Sekundärinfektionen durch Spaltöffnungen älterer Nadeln verursachen können. Die Tatsache, dass die Entwicklung der Pseudothecien und das anschließende epiphytische Wachstum hauptsächlich in den Herbst- und Wintermonaten stattfindet (Stone et al., 2008), ist ein wichtiger Hinweis darauf, dass das Wachstum des Pilzes unter anderem stark von den Wintertemperaturen beeinflusst wird.

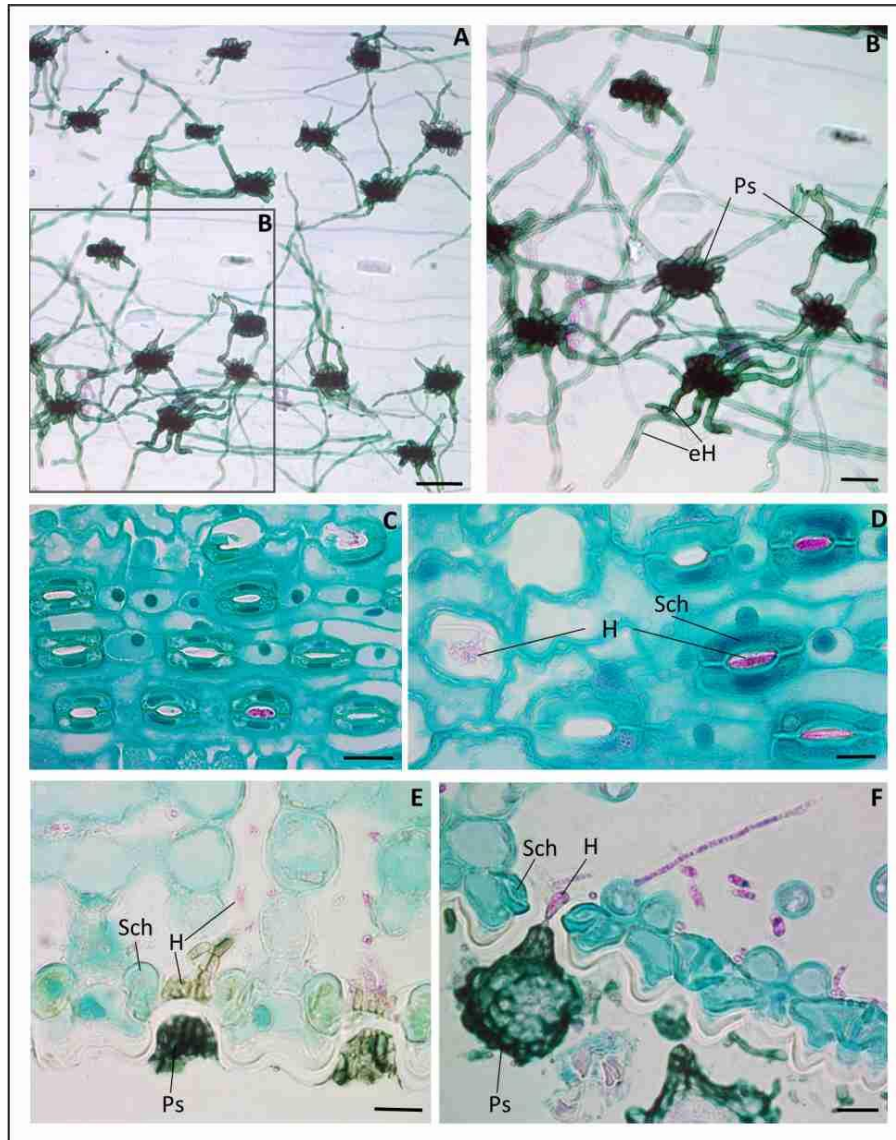


Abb. 24: Pseudothecien von *Nothophaeocryptopus gaumannii* auf der Nadelunterseite mit epiphytischen Hyphen (A,B), Hyphen im substomatären Raum (C,D) und Durchstoß der Hyphen durch die Schließzellen mit Verbindung zu den Pseudothecien (E,F). Pseudothecien bilden an der Nadelunterseite radial mehrere pigmentierte epiphytische Hyphen aus (A-B). Im substomatären Raum sind Hyphen erkennbar (C,D). (E) Pigmentierte Hyphen zwischen den Schließzellen bilden eine Verbindung zwischen dem Nadelinneren und den Pseudothecien auf der Nadeloberfläche. (F) Hyphe, die zwischen den Schließzellen wächst und in der unteren Spitze eines reifen Pseudotheciums endet. Maßstäbe A,C = 20 µm, B,D,E,F = 10 µm, A-D, sagitaler Längsschnitt, E, longitudinaler Längsschnitt, F, Querschnitt. H = Hyphe, PS = Pseudothecium, St = Stomata, Sch = Schließzelle, eH = epiphytische Hyphe.

Die pilzliche Besiedelung durch *N. gaumannii* wurde in unterschiedlich stark befallenen Douglasiennadeln und in verschiedenen Nadeljahrgängen untersucht. Außerdem wurden Nadelproben von Beständen mit schwachen Befallssymptomen und von Beständen mit starken Befallssymptomen untersucht. Die oberflächliche Fruchtkörperausprägung konnte anhand eines Nadelquerschnitts mit der inneren Hyphenbesiedelung in Deckung gebracht werden (Abb. 25). Mit zunehmenden äußeren Befallssymptomen nahm die Hyphenbesiedelung im Nadelinneren zu. Ältere Nadeln zeigten eine stärkere Besiedelung. Der Pilz breitet sich offensichtlich über mehrere Jahre hinweg im Inneren der Nadel aus. Im jüngsten Nadeljahrgang (2022) wurden zum Zeitpunkt der Probenahme Anfang September 2022 keine Hyphen gefunden. Dies könnte auf eine geringe Infektion im Frühjahr 2022 oder auf eine noch geringe Ausbreitung des Pilzes erst zwei Monate nach der Infektion hindeuten.

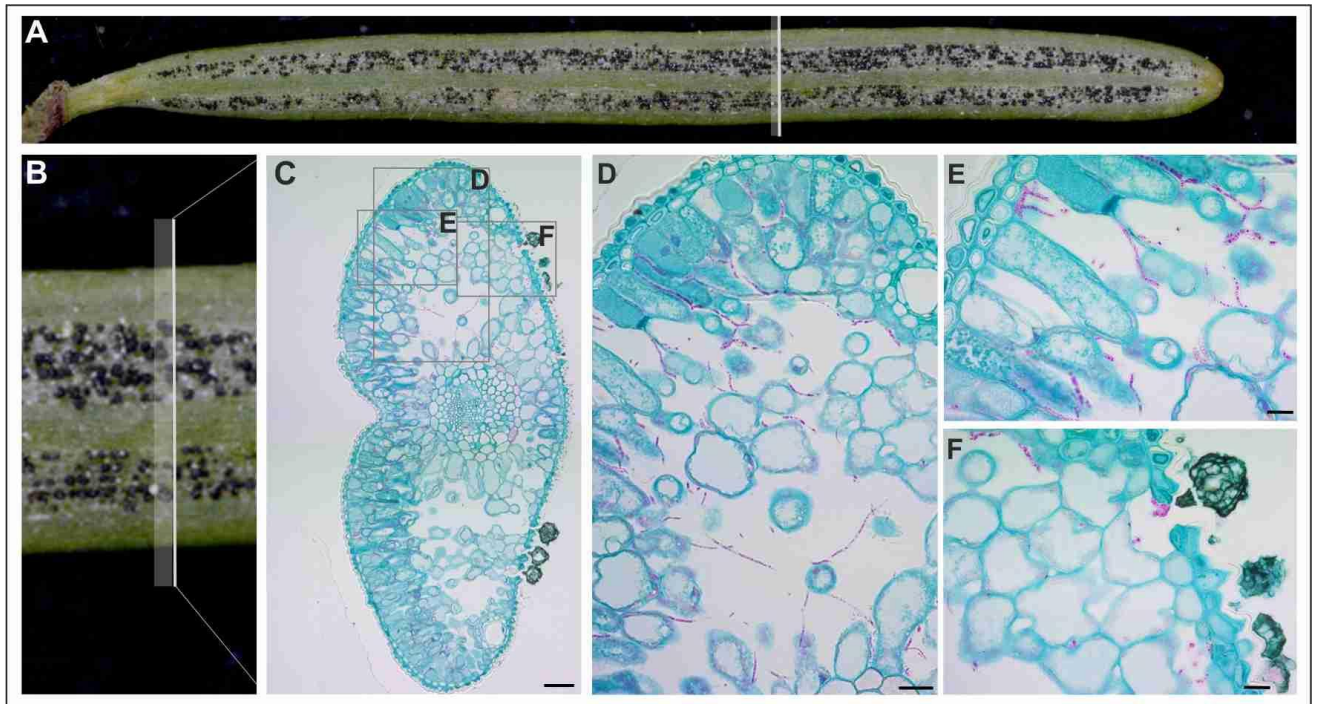


Abb. 25: Oberflächliche Fruchtkörperbildung von *Nothophaeocryptopus gaeumannii* an Douglasienadeln im Vergleich zur inneren Kolonisierung. Querschnitt (C) einer Nadel mit starker Fruchtkörperbildung (A). Der weiße Balken (B) markiert die Position des Nadelquerschnitts. Das Hyphengeflecht durchzieht das Mesophyll (D). Die Hyphen wachsen aus dem Schwammgewebe in das Palisadengewebe (E). Hyphen wachsen durch die Stomata vom Nadelinneren zu den Pseudothecien auf der Nadeloberfläche (F). Maßstäbe C = 50 µm, D = 20 µm, E und F = 10 µm.

II.1.2.3.3.4 Genetischer Nachweis von *N. gaeumannii* (FVA-BW)

Als Grundlage für die quantitative Erhebung des Befalls mit *N. gaeumannii* wurde der pilzliche Erreger molekularbiologisch bestimmt. Dazu wurde von repräsentativen Nadeln aus den zwölf Probeständen die Funga auf Agarmedium angezüchtet. Die Rohisolate wurden zur weiteren Aufreinigung beimpft (zur Technik siehe EDLER, 2021). Die Isolate wurden mittels Sequenzierung der ITS-Region auf ihre Artzugehörigkeit untersucht. Der Erreger der Rußigen Douglasienschütte konnte in 10 der 12 Bestände genetisch nachgewiesen werden (Tab. 13). In zwei Beständen (RLP02, RLP04) wurde dagegen ein bisher unbestimmter Pilz aus der Verwandtschaft der *Dothideomycetes* und *Rhabdocline parkeri* isoliert. Diese Ergebnisse bedeuten jedoch nicht, dass *N. gaeumannii* dort nicht vorkommt, sondern nur, dass er nicht isoliert wurde. Der für die Rußige Douglasienschütte verantwortliche Pilz wächst in Kultur sehr langsam, so dass er in der Kultur wahrscheinlich von den anderen Pilzen verdrängt wurde. Daher ist davon auszugehen, dass die untersuchten Schadsymptome, Fruchtkörper und Hyphen von *N. gaeumannii* stammen. Der genetische Nachweis diente der Überprüfung des Vorkommens der Rußigen Douglasienschütte für darauf aufbauende Untersuchungen, eine vollständige Isolierung der vorkommenden Endophyten erfolgte nicht. Im Teilvorhaben 3 wurde eine vollständige Isolierung und genetische Artbestimmung der vorkommenden Endophyten durchgeführt.

Tab. 13: Genetischer Nachweis des Erregers der Rußigen Douglasischütte *N. gaeumannii* anhand von Sequenzierung der ITS-Region. In 10 von 12 Beständen konnte der Erreger der Rußigen Douglasischütte genetisch nachgewiesen werden.

Bundesland	Fläche-Nr.	rel. Zustand Fläche	Gattung/Art
Baden-Württemberg	BW01	schlechter	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	BW02	besser	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	BW03	besser	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	BW04	schlechter	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
Hessen	HE01	besser	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	HE02	schlechter	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	HE03	besser	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	HE04	schlechter	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
Rheinland-Pfalz	RLP01	besser	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>
	RLP01	schlechter	<i>Dothideomycetes</i>
	RLP03	besser	<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i> , <i>Rhabdocline parkeri</i>
	RLP04	schlechter	<i>Rhabdocline parkeri</i>

II.1.2.3.4 Douglassengallmücken (FVA-BW)

Douglassengallmücken (*Contarinia* spp.) stammen ursprünglich wie ihr Wirtsbaum aus dem Westen Nordamerikas. In Europa wurden sie erstmals 2015 in Frankreich, Belgien und den Niederlanden nachgewiesen (Leroy et al. 2015; Département de la santé des forêts 2016; NPPO of the Netherlands 2016). Die ersten Nachweise in Deutschland wurden 2016 in Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz und im Saarland gemeldet (Delb et al., 2017a, 2017b; Schumacher, 2017). Condrashoff (1961) beschrieb drei verschiedene Arten an Douglasie. Da die morphologische Unterscheidung aufgrund sich überlagernder Merkmale sehr schwierig ist, ist noch unklar, welche der Arten in Deutschland und Europa vorkommen.

Die adulten Mücken schlüpfen in der Regel zwischen April und Mai und leben nur wenige Tage. Sie legen ihre Eier auf die Nadeln gerade austreibender Knospen oder zwischen Knospenschuppen. Nach der Eiablage bohren sich die Larven in die Nadel und verursachen durch ihren Fraß die Gallenbildung. In der Regel werden nur Nadeln des laufenden Jahres befallen. Befallene Nadeln sind an Verfärbungen im Bereich der Galle von hellgrün, über violett bis dunkelbraun zu erkennen. Im folgenden Winter werden betroffene Nadeln in der Regel abgeworfen (DeAngelis, 1994).



Abb. 26: *Contarinia* spp. an Douglasie (A) Weibliche Douglassiengallmücke bei der Eiablage, (B) Nadelgallen an jungen Nadeln.

II.1.2.3.4.1 Quantifizierung des Befalls (FVA-BW)

Um den Beitrag des Befalls durch Douglassiengallmücken an den Devitalisierungserscheinungen der Douglasie zu klären, wurde der Befall zunächst quantifiziert und anschließend die ermittelten Befallsunterschiede auf verschiedene Parameter hin untersucht. Für die Befallserhebung wurden befallene Nadeln anhand von Nadelgallen identifiziert und erfasst. Die Quantifizierung basiert auf Zweigproben, die im Rahmen der Probenahme (Herbst 2022) gewonnen wurden. Insgesamt wurden 144 Zweige der 48 Probestämme jeweils aus dem oberen, mittleren und unteren Kronenbereich untersucht. Es wurden zwei Befallswerte erhoben:

1. befallene Triebe pro Zweig
2. befallene Nadeln pro Trieb

Bei der Probenahme im Herbst 2022 wurden dazu insgesamt 1255 Triebe auf vorhandenen Befall und 432 Triebe auf die Anzahl befallener Nadeln pro Trieb untersucht.

In den untersuchten Beständen konnte eine flächendeckende Verbreitung der Douglassiengallmücke festgestellt werden. Alle 48 Probestämme in den drei Bundesländern wiesen Befall mit Douglassiengallmücken auf.

Insgesamt wurden an 864 von 1255 untersuchten Trieben Gallen festgestellt. Dies entspricht einem mittleren Befall von 67 % der Triebe pro Zweig. Der mittlere Triebbefall beträgt 13 % befallene Nadeln pro Trieb. Der stärkste Nadelbefall eines Triebes wurde mit 78 % befallener Nadeln pro Trieb in zwei Beständen (BW03 und RLP03) festgestellt. Im besseren Bestand von Traben-Trarbach (RLP03) wurde mit durchschnittlich 32 % befallener Nadeln pro Trieb der höchste Nadelbefall eines Bestandes nachgewiesen.

Verglichen mit den Beständen, die einen schlechteren Kronenzustand aufwiesen, zeigten die Bestände mit besserem Kronenzustand einen signifikant höheren Befall mit Douglassiengallmücken (Abb. 27 B). Wird der Befall auf Bestandesebene betrachtet, so lässt sich jedoch kein durchgängiges Muster erkennen (Abb. 27 A). Bei den Flächenpaaren BW03/04, HE03/04 und RLP03/04 ist ein deutlich höherer Befall der besseren Bestände zu erkennen, während sich die Bestände der Flächenpaare BW01/02 und RLP01/02 im Befall kaum unterscheiden. In den Beständen an der Mosel (RLP03/04) wurde durchschnittlich der stärkste Befall erhoben. Zu beachten ist, dass die Befallserhebung mit einer kleinen Stichprobe von vier Bäumen pro Bestand durchgeführt wurde. Die geringe Stichprobe ist nicht repräsentativ für den gesamten Bestand, daher können keine Signifikanzen auf Bestandesebene berechnet werden, sondern nur Tendenzen der Befallsverteilung aufgezeigt werden.

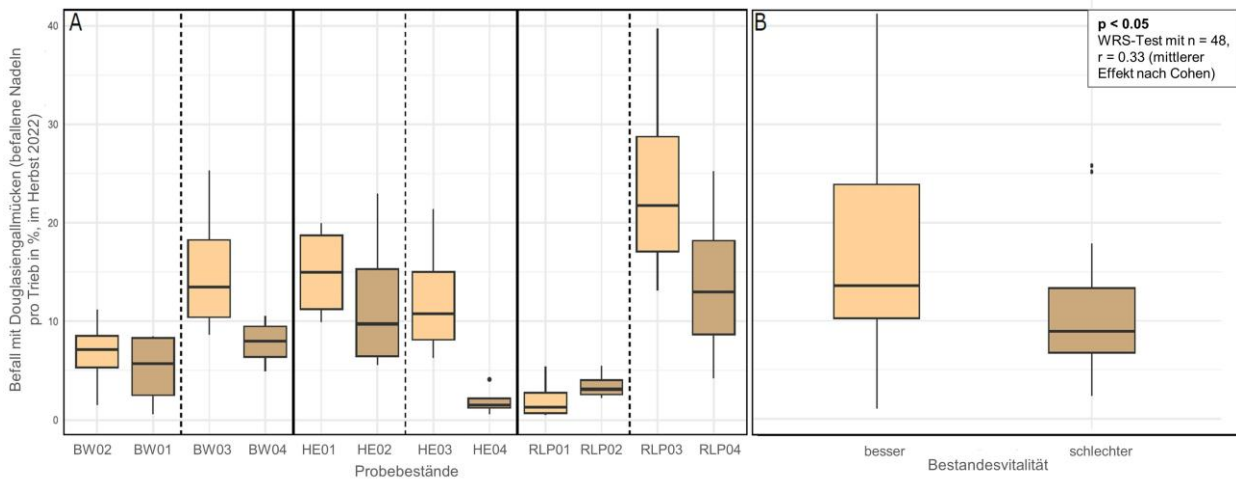


Abb. 27: Stärke des Befalls mit Douglasieengallmücken auf Bestandesebene (A) und getrennt nach Vergleichskollektiven „besserer Kronenzustand“ und „schlechterer Kronenzustand“ (B). (A) Die Vergleichsbestände sind jeweils nebeneinander dargestellt, aufgrund der geringen Stichprobe pro Bestand ($n = 4$ untersuchte Bäume) werden nur Tendenzen dargestellt. (B) Berechnung eines signifikanten Unterschieds mit Mann-Whitney-U-Test, ($n = 48$, p -Wert = 0,0198, $r = 0,336$, Effektstärke nach Cohen=mittel). Der Befall wurde im Herbst 2022 an vier Probestäumen pro Bestand erhoben. Bestände mit schlechterer Vitalität sind dunkler dargestellt.

Es ist zu beachten, dass die Daten der Befallserhebung rechtsschief verteilt sind, d.h. die Verteilung der Daten ist nicht symmetrisch wie bei der Normalverteilung, sondern weist einen linkssteil abfallenden Verlauf auf. Da die Daten nicht normalverteilt sind, wurde der Mann-Whitney-U-Test zur Prüfung auf Unterschiede verwendet. Der Mann-Whitney-U-Test ist ein nichtparametrischer Test, der anstelle der Mittelwerte die Ränge der Werte in den beiden Gruppen vergleicht und daher robuster gegenüber Ausreißern und nicht normalverteilten Daten ist. Dennoch führt die asymmetrische Verteilung zu einer zusätzlichen Unsicherheit bei der Interpretation der Ergebnisse. Daher sollten die Ergebnisse und insbesondere der p -Wert unter Vorbehalt interpretiert werden. Zur Einordnung der Stärke eines mit dem Mann-Whitney-U-Test ermittelten Unterschieds wird neben dem p -Wert die Effektstärke r angegeben. Die Effektstärke erlaubt nach Cohen (1988) eine Einteilung in schwache ($r = 0,1$), mittlere ($r = 0,3$) und starke ($r = 0,5$) Effekte.

Innerhalb des Baumes wurde folgendes Befallsmuster festgestellt. Der obere Kronenbereich ist signifikant stärker befallen als der mittlere und untere Kronenbereich (Abb. 28). Im Verlauf eines Astes wurde kein signifikanter Unterschied in der Befallsstärke festgestellt (Abb. 29).

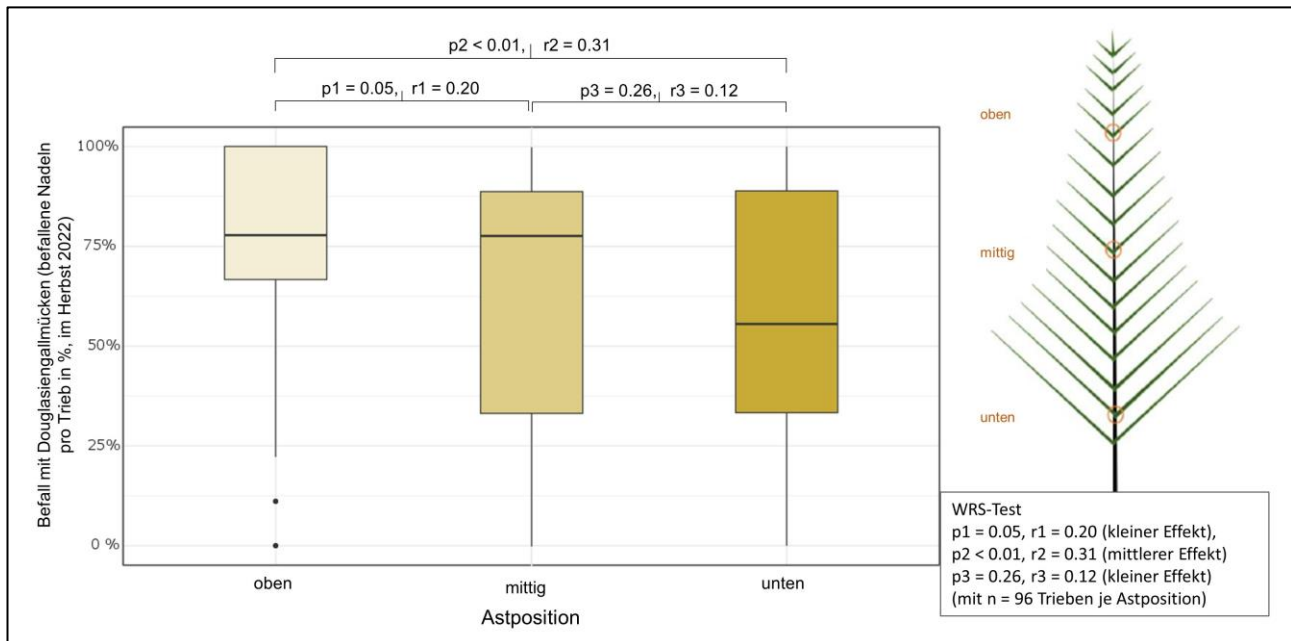


Abb. 28: Stärke des Befalls mit Douglasieengallmücken im Verlauf der Baumkrone. Pro Astposition wurden $n = 93$ Nadeltriebe untersucht.

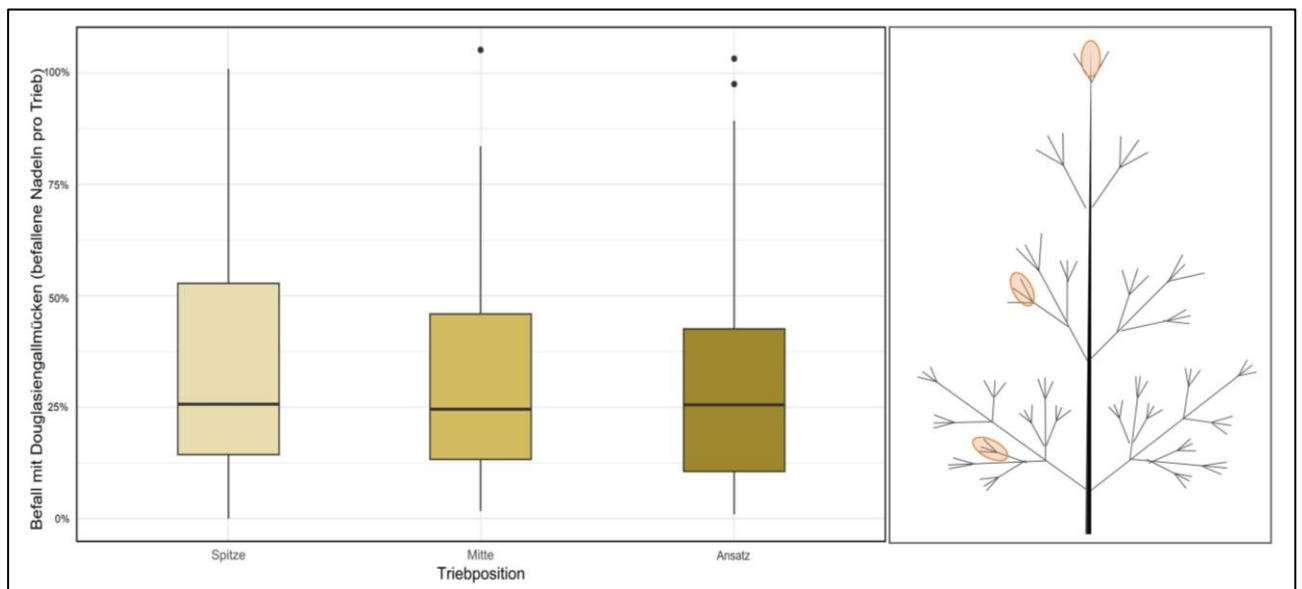


Abb. 29: Stärke des Befalls mit Douglasiengallmücken im Verlauf eines Astes. Pro Astposition wurden n = 96 Nadeltriebe untersucht.

II.1.2.3.4.2 Artbestimmung (FVA-BW)

Die Douglasiengallmücken wurden 1961 von Condrashoff als Artenkomplex beschrieben, der aus drei einzelnen Arten besteht, die unterschiedlich starken Befall verursachen können (Condrashoff, 1961). Um Befallsunterschiede auf möglicherweise unterschiedliche Abundanzen der einzelnen Arten zurückführen zu können, sollten morphologische Bestimmungen bis auf Artenebene durchgeführt werden.

II.1.2.3.4.2.1 Morphologische Artbestimmung (FVA-BW)

Im Rahmen der Untersuchungen zur morphologischen Bestimmung der Adult- und Larvenstadien wurde eine sorgfältige Literaturrecherche durchgeführt. Dabei wurden die detaillierten Beschreibungen von Condrashoff (1961a, 1961b, 1962) sowie die ergänzenden Arbeiten von Simko (1982) ausgewertet. Diese Quellen bilden die Grundlage für die morphologische Differenzierung des Artenkomplexes, bestehend aus *C. pseudotsugae*, *C. constricta* und *C. cuniculator*.

Zusätzlich wurde Kontakt zum Arbeitsbereich „Insect Pest prevention and Management“ des „Oregon Department of Agriculture“ aufgenommen. Sechs weibliche und sechs männliche adulte Mücken wurden zuerst an der FVA-BW morphologisch bestimmt und anschließend zur Artbestimmung nach Oregon verschickt. Es wurden Individuen der Arten *C. pseudotsugae* und *C. constricta* identifiziert, wobei die Weibchen überwiegend der Art *C. constricta* zugeordnet wurden.

Die Merkmale Palpus, Ovipositor und Körpergröße wurden als zur Artunterscheidung wichtige Merkmale ausgemacht. Die dritte Art im Artkomplex Douglasiengallmücken *C. cuniculator* besitzt als eindeutiges Merkmal einen Fleck an der Basis des Ovipositors (Abb. 30). Anhand der in diesem Projekt untersuchten adulten Mücken konnte diese Art bislang nicht bestätigt werden.

Insgesamt bleibt die morphologische Bestimmung insbesondere zwischen den beiden Arten *C. pseudotsugae* und *C. constricta* sehr schwierig, da sich auch die ausgewählten Merkmale Palpus, Ovipositor und Körpergröße zwischen den Arten überschneiden und keine sichere Differenzierung zulassen.

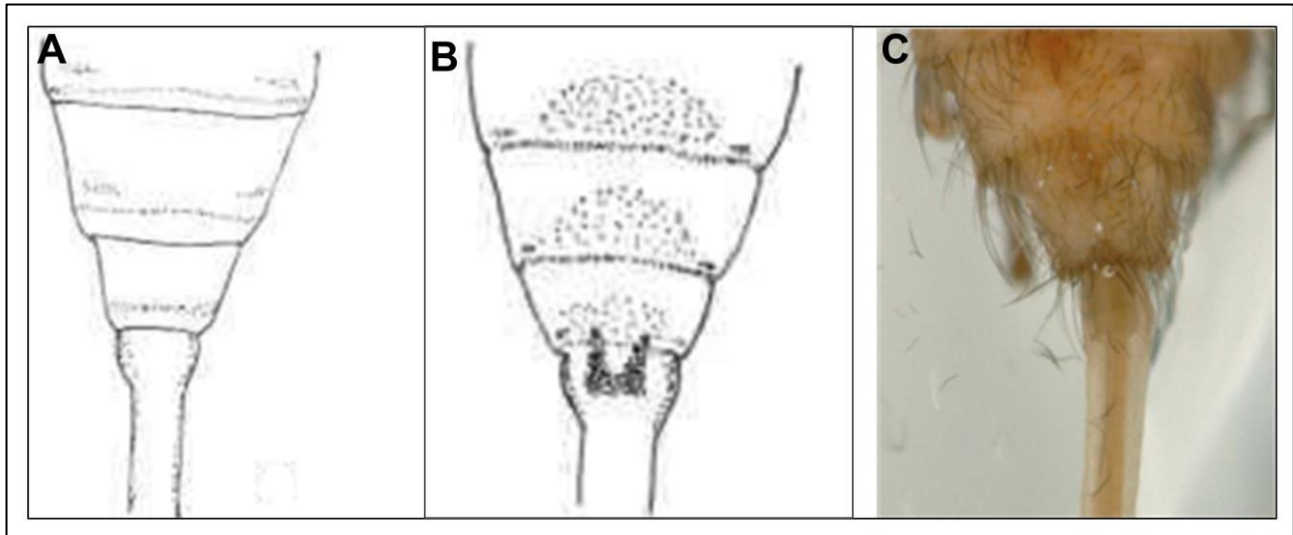


Abb. 30: Dorsale Aufsicht der Abdomenspitze sowie der Ovipositorbasis. Nach Condrashoff 1961, (A) *C. pseudotsugae*, (B) *C. cuniculator*, (C) *Contarinia* spp., gefangen 30.04.2024 in Iffezheim.

II.1.2.3.4.2.2 Genetische Analyse der Douglassiengallmücken (FVA-BW)

Aufgrund der schwierigen morphologischen Artidentifizierung wurden Individuen des Artkomplexes Douglassiengallmücken molekulargenetisch mittels Barcoding untersucht. Mangels hinterlegter Sequenzen konnte keine genetische Artbestimmung erfolgen. Alle drei Sequenzen wurden bereits in NCBI oder BOLD publiziert, jedoch keiner Art zugeordnet. Für keine der drei 1961 von Condrashoff beschriebenen Douglassiengallmückenarten (*Contarinia pseudotsugae*, *Contarinia constricta*, *Contarinia cuniculator*) wurde zuvor eine DNA-Sequenz publiziert. Aus diesem Grund ist es nicht möglich, aus den erhaltenen Sequenzen auf eine oder mehrere Arten zu schließen. Die unterschiedlichen Sequenzvarianten könnten eventuell auf verschiedene Arten hindeuten, genauso wahrscheinlich ist jedoch eine hohe Variabilität des Genoms innerhalb einer Art.

Daher wurde der Barcoding-Ansatz genutzt, um Erkenntnisse über Sequenzunterschiede zwischen den Douglassiengallmücken der 12 Probestände sowie erste Hinweise auf die Verbreitung und verschiedene Ausbreitungswege zu gewinnen.

Aus Zweigproben der 12 Probestände wurden Douglassiengallmücken-Larven isoliert, die DNA der Larven extrahiert und die für Insekten typische Kodierungsregion, die Cytochrom-Oxidase-Untereinheit 1 (CO1), sequenziert. Pro Bestand und Population wurde die DNA-Sequenz von zwei bis drei Larven extrahiert und mit den Primern HCO2198 (forward) und LCO1490 (reverse) in beide Richtungen sequenziert. Anschließend wurden die Sequenzen manuell auf ihre Richtigkeit überprüft, was zu 24 Sequenzen von hoher Qualität führte. Mit der Software MEGA X wurde ein Multiple Alignment nach dem MUSCLE-Algorithmus durchgeführt und alle enthaltenen Sequenzen auf eine Länge von 513 bp gekürzt. Aus dem Multiple Alignment wurde mit der Neighbor-Joining-Tree Methode ein phylogenetischer Stammbaum berechnet. Um eine bessere Vergleichbarkeit der Sequenzen aus den verschiedenen Populationen zu erreichen, wurde eine öffentliche Sequenz von NCBI einer genetisch weiter entfernten Gallmücke (*Contarinia maculipennis*) als Outgroup hinzugefügt. Trotz einer kleinen Stichprobe von insgesamt 24 Sequenzen aus Populationen der 12 Probestände konnten Unterschiede in der Basenabfolge zwischen den Sequenzen festgestellt werden.

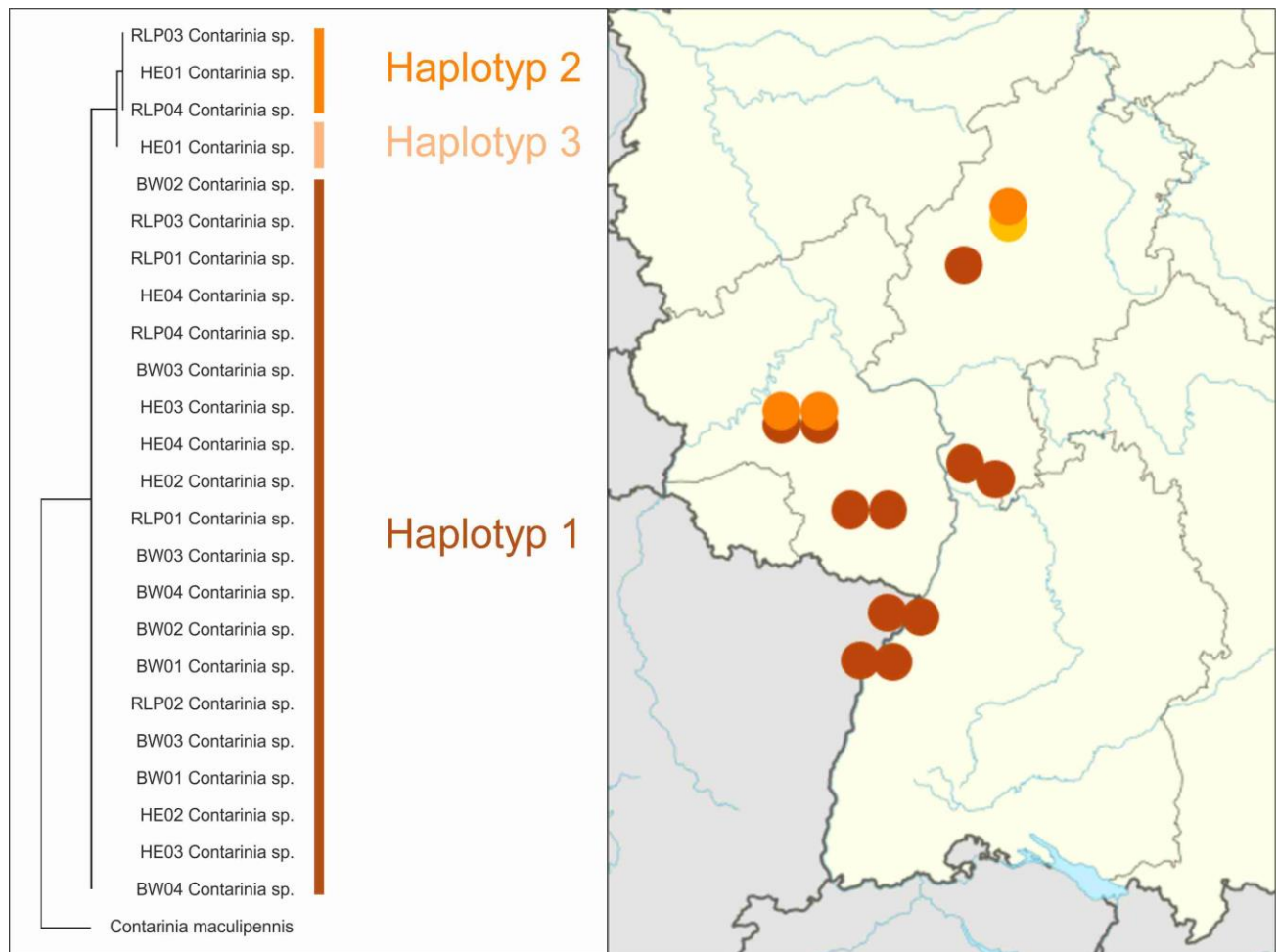


Abb. 31: Phylogenetischer Stammbaum von Douglassiengallmücken stammend aus den 12 Probeständen basierend auf CO1-Sequenzen. Anhand von Sequenzierung und Vergleich der CO1-Sequenz konnten drei verschiedene Haplotypen identifiziert werden. Haplotyp 1 wurde in fast allen Beständen gefunden, wobei die Haplotypen 2 und 3 nur im nordwestlichen Bereich des Untersuchungsgebietes in HE01 und RLP03/04 auftraten. Die Haplotypen 2 und 3 weisen eine höhere genetische Ähnlichkeit zueinander auf als zu Haplotyp 1.

Außerdem konnten trotz einer kleinen Stichprobe von zwei Sequenzen pro Probestand Unterschiede in der Basenabfolge zwischen den Sequenzen festgestellt werden. Insgesamt konnten drei unterschiedliche Sequenzen und dementsprechend drei Haplotypen identifiziert werden. 20 der untersuchten Sequenzen waren identisch und wurden dem Haplotyp 1 zugeordnet. Eine Sequenz wurde dem Haplotyp 3 zugeordnet und wies 3 veränderte Basen im Vergleich zu Haplotyp 1 auf. Drei Sequenzen wurden dem Haplotyp 2 zugeordnet, diese wiesen vier veränderte Basen gegenüber Haplotyp 1 und nur eine veränderte Base gegenüber Haplotyp 3 auf (Abb. 31). Der Vergleich der Sequenzen aus den 12 Probeständen zeigt, dass die Haplotypen 2 und 3 zueinander genetisch ähnlicher sind, als zu Haplotyp 1. Die Haplotypen 2 und 3 wurden nur im nordwestlichen Bereich des Untersuchungsgebietes gefunden.

Im Januar 2023 wurde der erste Nachweis von Douglassiengallmücken in der Schweiz veröffentlicht (Blaser, 2023). Die in der Publikation veröffentlichten 32 DNA-Sequenzen von Douglassiengallmücken aus der Schweiz wurden mit derselben Methode mit den im VitaDou-Projekt gewonnenen DNA-Sequenzen verglichen. Es zeigte sich, dass beinahe alle Schweizer DNA-Sequenzen identisch zu Haplotyp 1 waren. In der Schweiz wurde jedoch eine weitere Sequenzvariante mit einer veränderten Base zu Haplotyp 1, gefunden, die in Südwestdeutschland nicht vorkam (Abb. 32).

Ob es sich bei den verschiedenen Haplotypen um unterschiedliche Arten des Artenkomplexes handelt, kann aufgrund fehlender eindeutig zugeordneter DNA-Sequenzen sowie fehlender eindeutig beschreibender morphologischer Merkmale bisher nicht geklärt werden.

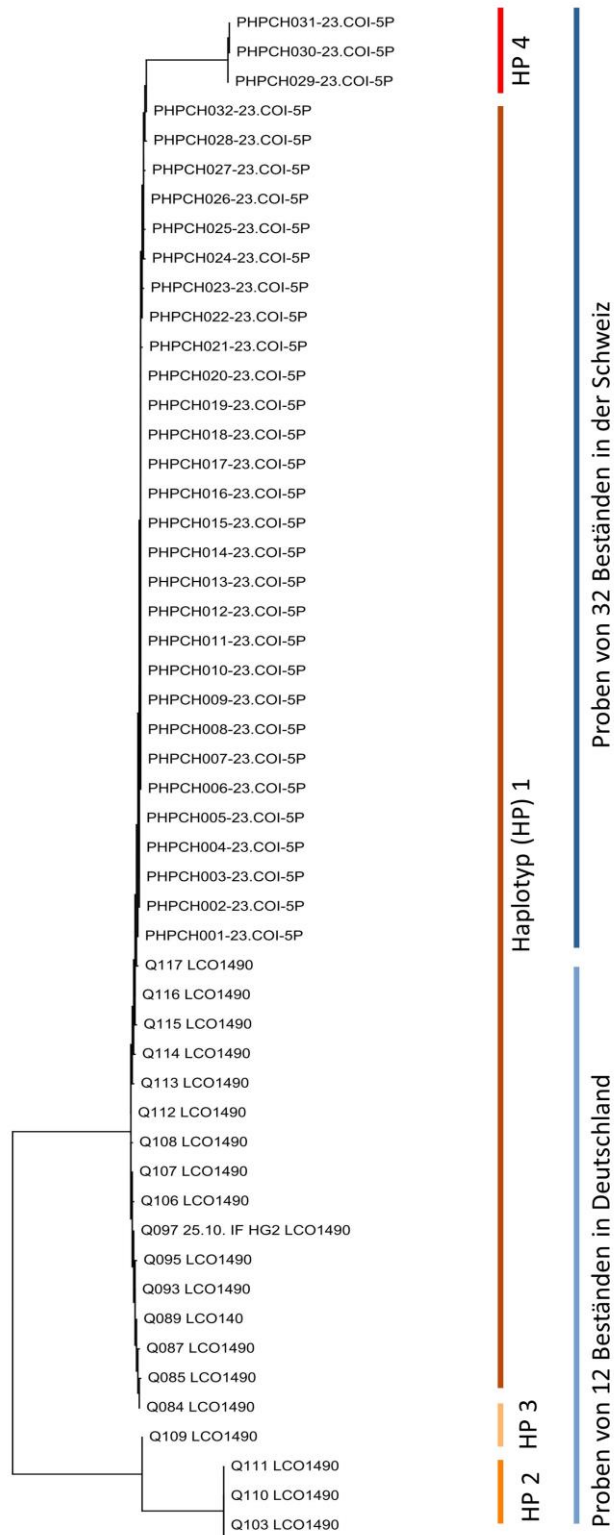


Abb. 32: Phylogenetischer Stammbaum von Douglassiengallmücken aus den 12 Probebeständen in Südwestdeutschland und 32 Beständen in der Schweiz (Blaser, 2023). Haplotyp (HP) 1 tritt in Deutschland und der Schweiz auf. Haplotyp 4 wurde nur in der Schweiz gefunden, Haplotyp 2 und 3 nur in Deutschland.

Die Tatsache, dass die Haplotypen 2 und 3 nur im Nordwesten des Untersuchungsgebietes von VitaDou (Mittelmosel und Mittelhessen) und Haplotyp 4 nur in der Südwestschweiz gefunden wurden, deutet auf unterschiedliche Ausbreitungswege der Populationen hin. Für eine gesicherte Aussage ist die Stichprobe jedoch zu klein.

Zudem wurde in den Probeflächen mit Vorkommen der Haplotypen 2 und 3 ein höherer Befall registriert. Dies könnte darauf hindeuten, dass die Haplotypen 2 und 3 eine Genvariante oder eine Art der Douglassengallmücken darstellen, die einen stärkeren Befall verursacht. Um diese Frage zu klären und mögliche Verbreitungswege aufzudecken, sollte eine größere Haplotypenanalyse angeschlossen und mit den Befallsdaten verglichen werden.

II.1.2.3.4.2.3 Bewässerungsversuch (FVA-BW)

Die Auswertung der Probenahme im Herbst 2022 zeigte, dass vitale Bestände stärker von Gallmücken befallen wurden. Um dieser Beobachtung nachzugehen und zu klären, ob Douglassengallmücken gezielt vitalere Bäume erkennen und bevorzugt befallen, wurde ein Freilandversuch mit 34 Topfpflanzen angeschlossen. Dabei wurden dreijährige Douglasien durch kontrollierte Bewässerung in vitale und devitale Zustände versetzt und anschließend gezielt einem Gallmückenbefall ausgesetzt.

Es wurden 34 dreijährige, wurzelnackte Douglasien (Forstbaumschule Schrader, Herkunft 853 05) mit Pflanzsubstrat in 5 l Töpfe gepflanzt und, vor Niederschlag geschützt, gezielt bewässert. Die Hälfte der Pflanzen wurde durch 1 x wöchentliche Bewässerung mit 1/3 der maximalen Wassergabe gezielt unter Trockenstress gesetzt. Diese Pflanzen werden im Folgenden als T-Pflanzen (T=trocken) bezeichnet. Die Kontrollpflanzen (K-Pflanzen) wurden zweimal wöchentlich mit der maximalen Wasserzufuhr bewässert. T- und K-Pflanzen wurden immer abwechselnd aufgestellt, um mögliche Unterschiede in äußeren Einflüssen auf alle Pflanzen zu beziehen. Der Befallsdruck wurde durch Erde mit Gallmückenlarven erzeugt und durch die Abschirmung mit Netzkäfigen ein gezielter Befall durch Douglassengallmücken gewährleistet. Die T-Pflanzen wurden über einen Monat gezielt unter Trockenstress gesetzt. Nach 28 Tagen (t1) und 33 Tagen (t2) gezielter Bewässerung wurde der Knospenaustrieb in 5 Stufen erfasst.

Aufgrund der unterschiedlichen lokalen Herkunft der Gallmückenlarven (Iffezheim, Rheinebene) und der Jungpflanzen (Hamburg) stimmten die Zeitpunkte von Austrieb und Schlupf nicht überein. Daher konnte die eigentliche Frage, ob vitale Pflanzen stärker befallen werden, nicht untersucht werden. Es wurde jedoch beobachtet, dass Gallmücken auch trockene, devitale Pflanzen befallen. Weiterhin wurde ein deutlicher Unterschied im Zeitpunkt des Austriebs zwischen T- und K-Pflanzen festgestellt. T-Pflanzen zeigten einen deutlich verzögerten Austrieb (Abb. 33). Dabei ist zu beachten, dass diese Beobachtung auf einer kleinen Stichprobe beruht und daher nur als Anhaltspunkt zu interpretieren ist und in wiederholten Versuchen bestätigt werden sollte.

Da Douglassengallmücken ihre Eier zwischen die Knospenschuppen geschwollener oder an die Nadeln gerade austreibender Knospen legen, ist der Befallszeitpunkt stark vom Zeitpunkt des Knospenaustriebs abhängig (Condrashoff, 1962). Der Zeitpunkt des Knospenaustriebs zwischen Bäumen einer Population kann jedoch sehr variabel sein (Eckhart et al. 2017). Diese individuelle Variabilität hinsichtlich des Austriebszeitpunkts könnte zu Unterschieden im Befall und im Laufe der Zeit zu Unterschieden in der Vitalität der Bäume innerhalb eines Bestandes führen.

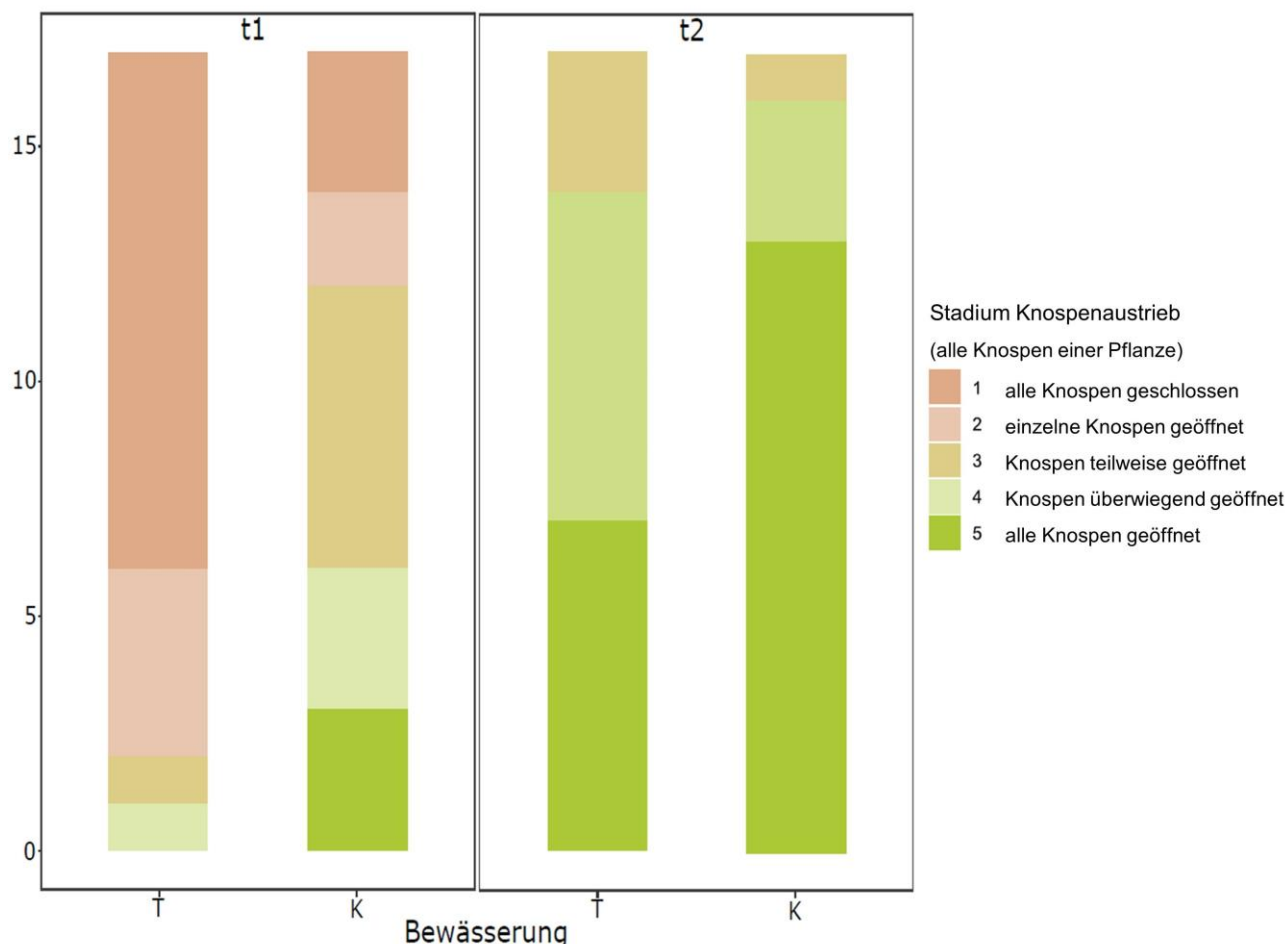


Abb. 33: Der Knospenaustrieb bei Topfpflanzen ($n = 34$) wurde in fünf Abstufungen erfasst, wobei unter akutem Trockenstress eine verzögerte Entwicklung des Knospenaustriebs beobachtet wurde. T-Pflanzen wurden einen Monat lang gezielt unter Trockenstress gesetzt. K-Pflanzen wurde zweimal pro Woche mit der maximalen Wasserzufuhr bewässert. Der Knospenaustrieb wurde 28 Tage (t1) und 33 Tage (t2) nach Beginn der kontrollierten Bewässerung erfasst.

II.1.2.4 Genetische Herkunftsanalyse (FVA-BW)

In einem weiteren Arbeitspaket identifizierte die FVA-BW in Zusammenarbeit mit der Universität für Bodenkultur in Wien (BOKU) das ursprüngliche Verbreitungsgebiet der zwölf Douglasienpopulationen der Probestände mit Hilfe von Mikrosatellitenanalysen. Die BOKU verfügt über eine Vergleichsdatenbank von Douglasiensequenzen bekannter Herkunft in Nordamerika, diese Referenzbestände ermöglichen eine Herkunftszuordnung (Abb. 29). Die Untersuchung der Herkunft der Douglasienbestände könnte Hinweise auf unterschiedliche Anpassungen aufgrund unterschiedlicher ursprünglicher Verbreitungsgebiete liefern und somit zur Klärung von bisher noch ungeklärten Vitalitätsunterschieden beitragen.

Um die Douglasienpopulationen der 12 Versuchsflächen stabil abbilden zu können, wurden pro Bestand 25 Bäume beprobt. Am Stammfuß der Probestämme wurden pro Baum zwei Kambiumproben mit einem Lochseisen (Durchmesser 20 mm) entnommen. Die Probenahme wurde durch die FVA-BW durchgeführt, die anschließende DNA Extraktion und genetische Analyse wurde an der BOKU durchgeführt.

Mithilfe einer Clusteranalyse (Abb. 34) konnten 9 der 12 untersuchten Bestände eindeutig der Küstenvarietät zugeordnet werden. Überraschenderweise wurden die Bestände HE02 und RLP02 eindeutig der Inlandsvarietät zugeordnet. Darüber hinaus war für die Population HE04 keine einheitliche Zuordnung möglich, da in diesem Bestand sowohl Inlands- als auch der Küstendouglasien identifiziert wurden.

Generell ist die genetische Strukturierung im Verbreitungsgebiet der Inlandsdouglasie stärker, was eine Herkunftsbestimmung erleichtert. Die beiden Inlandsbestände zeigen bei allen statistischen Tests eine genetische Ähnlichkeit zu den Referenzbeständen R_17 und R_20, was auf den Nordosten von Washington und den Südosten von British Columbia als Herkunftsgebiet schließen lässt.

Für die Bestände der Küstendouglasie ist die Herkunftsbestimmung schwieriger. Während die Referenzbestände im Norden und Süden klar differenziert werden können, zeigt keiner der untersuchten Bestände eine Affinität zu diesen klar differenzierten Populationen. Aufgrund der zusammenhängenden Populationsstruktur haben sich im Kernareal keine klar definierten genetischen Cluster herausgebildet, die für eine kleinräumige Ansprache genutzt werden könnten. Die untersuchten Populationen weisen aufgrund der verwendeten Statistiken (zum Beispiel Fst-Werte) eine Herkunft aus diesem Kerngebiet auf, eine genauere

Eingrenzung der Herkunft ist jedoch aufgrund der ineinander übergehenden Populationsstruktur nicht möglich. Die genetische Ähnlichkeit der Populationen innerhalb einer Varietät ist insgesamt sehr hoch, was auf einen ähnlichen Ursprung der Bestände innerhalb einer Varietät schließen lässt.

Die untersuchten Bestände weisen eine relativ hohe genetische Vielfalt auf, was darauf hindeutet, dass bei der Begründung der Bestände genügend Mutterbäume berücksichtigt wurden. Die Inzuchtwerte sind im Vergleich zu den Referenzpopulationen teilweise etwas erhöht, können aber auch auf unterschiedliche Methoden der Beprobung zurückzuführen sein, da die deutschen Bestände eine begrenzte Anzahl von Mutterbäumen repräsentieren. Insgesamt sind die Werte nicht besorgniserregend hoch.

Die Erkenntnis, dass die Vergleichspaare zum Teil eine unterschiedliche Varietät aufweisen, ist von hoher Relevanz und wird in nachfolgende Betrachtungen, statistischen Analysen sowie Interpretationen integriert. In diesem Abschnitt wurden die wichtigsten Ergebnisse der genetischen Herkunftsanalyse zusammengefasst. Der gesamte Bericht wurde im Anhang als PDF-Datei angefügt.

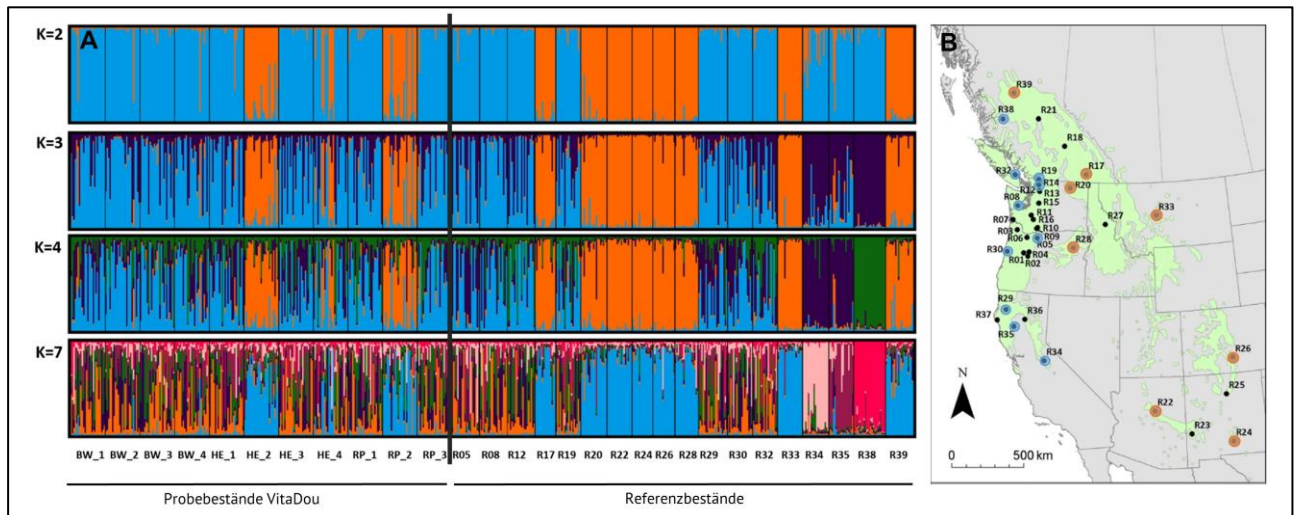


Abb. 34: (A) Durch eine genetische Clusteranalyse wurden Küsten- und Inlandsvarietäten innerhalb der Probebestände identifiziert. Die DNA-Sequenzen der Probebestände ($n = 25$ pro Bestand) wurden mit den DNA-Sequenzen der Referenzbestände verglichen und Ähnlichkeitsgruppen (Cluster (K1-K7)) gebildet. (B) Referenzbestände mit bekannter Herkunft in Nordamerika. Küstenvarietäten sind blau und Inlandsvarietäten rot markiert.

II.1.2.5 Zusammenführung der Ergebnisse und Diskussion (FVA-BW)

II.1.2.3.6.1 Kronenzustand

Betrachtet man den Kronenzustand unter Berücksichtigung der verschiedenen Bestandesvitalitäten oder Varietäten, so zeigen sich unterschiedliche Tendenzen (Abb. 35). Insgesamt zeigt sich ein sehr ähnliches Bild in der Entwicklung des Kronenzustandes zwischen den Beständen geringerer Vitalität und der Inlandsvarietät sowie zwischen den Beständen höherer Vitalität und der Küstenvarietät. Die Inlandsdouglasien scheinen das Bild der schlechteren Bestände und die Küstendouglasien das Bild der besseren Bestände maßgeblich zu prägen.

Die mittlere Kronenverlichtung der Küstendouglasie nimmt bis zum Frühjahr 2024 kontinuierlich zu. Im Herbst 2024 ist eine Verbesserung des Kronenzustandes gegenüber dem Frühjahr zu verzeichnen. Insgesamt zeigen die Küstendouglasien somit stärkere Reaktionen der Benadelungsdichte auf das Jahres- bzw. Halbjahresklima als die Inlandsdouglasien. Diese Beobachtung deckt sich mit der im Rahmen der waldwachstumskundlichen Untersuchung beobachteten Entwicklung der Jahrringbreiten. Hier zeigen Bestände mit besserem Kronenzustand stärkere Schwankungen im Stammdickenzuwachs als Bestände mit schlechterem Kronenzustand.

Obwohl die Inlandsdouglasien insgesamt eine deutlich höhere Kronenverlichtung aufweisen, bleibt dieser Zustand im Mittel der drei Jahre relativ konstant. Auch im Herbst 2024 ist eine Verbesserung des Kronenzustandes zu verzeichnen, dieser erreicht bei den Inlandsdouglasien im Mittel den besten Kronenzustand des Erhebungszeitraumes. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu der im Rahmen der waldwachstumskundlichen Untersuchung festgestellten Entwicklung des Stammdickenwachstums der Bestände mit schlechterem Kronenzustand. Bei diesen Beständen wurde ab 2018 bis zum Ende der Erhebungsperiode (2021) eine kontinuierliche Abnahme des kurz- bis mittelfristigen Dickenwachstums festgestellt.

Bei der Interpretation der Beobachtungen ist zu beachten, dass es sich nicht um absolute Messwerte, sondern um geschätzte Nadelverluste handelt, die u.a. von individuellen Fehlern und Lichtverhältnissen abhängig sind und daher nur Tendenzen erkennen lassen.

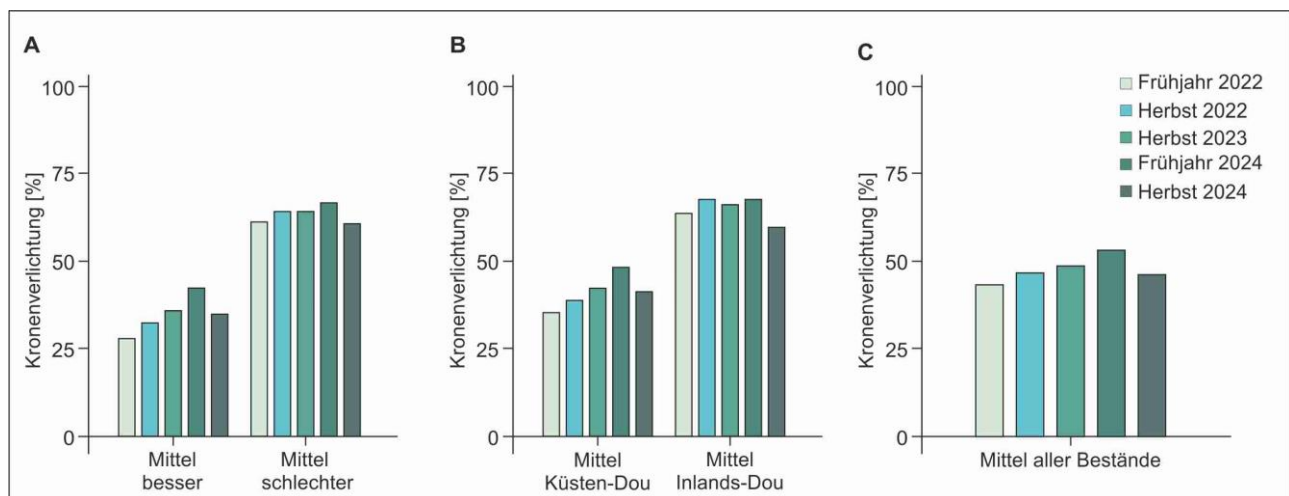


Abb. 35: Darstellung des Kronenverlustes (2022-2024), getrennt nach (A) besseren und schlechteren Kollektiven sowie (B) unterschiedlichen Varietäten. (C) stellt den mittleren Kronenverlust aller Bestände dar. Zur Vergleichbarkeit wurden die gefällten Probestämme und der im Jahr 2023 gefällte Bestand RLP04 aus der Stichprobe herausgenommen, n = 161 Bäume.

II.1.2.3.6.2 Die Rußige Douglassenschütte

Fasst man die Ergebnisse der Kronenzustandserhebung und der Herkunftsanalyse in Bezug auf das Auftreten der Rußigen Douglassenschütte zusammen, zeichnen sich folgende Zusammenhänge ab: Im Vergleich zwischen der Küsten- und der Inlandsvarietät, zeigt sich eine deutlich höhere Kronenverlichtung bei der Inlandsvarietät (Abb. 36 A). Darüber hinaus ist ein deutlich stärkeres Auftreten der Rußigen Douglassenschütte bei den Inlandsdouglassien zu beobachten (Abb. 36 B).

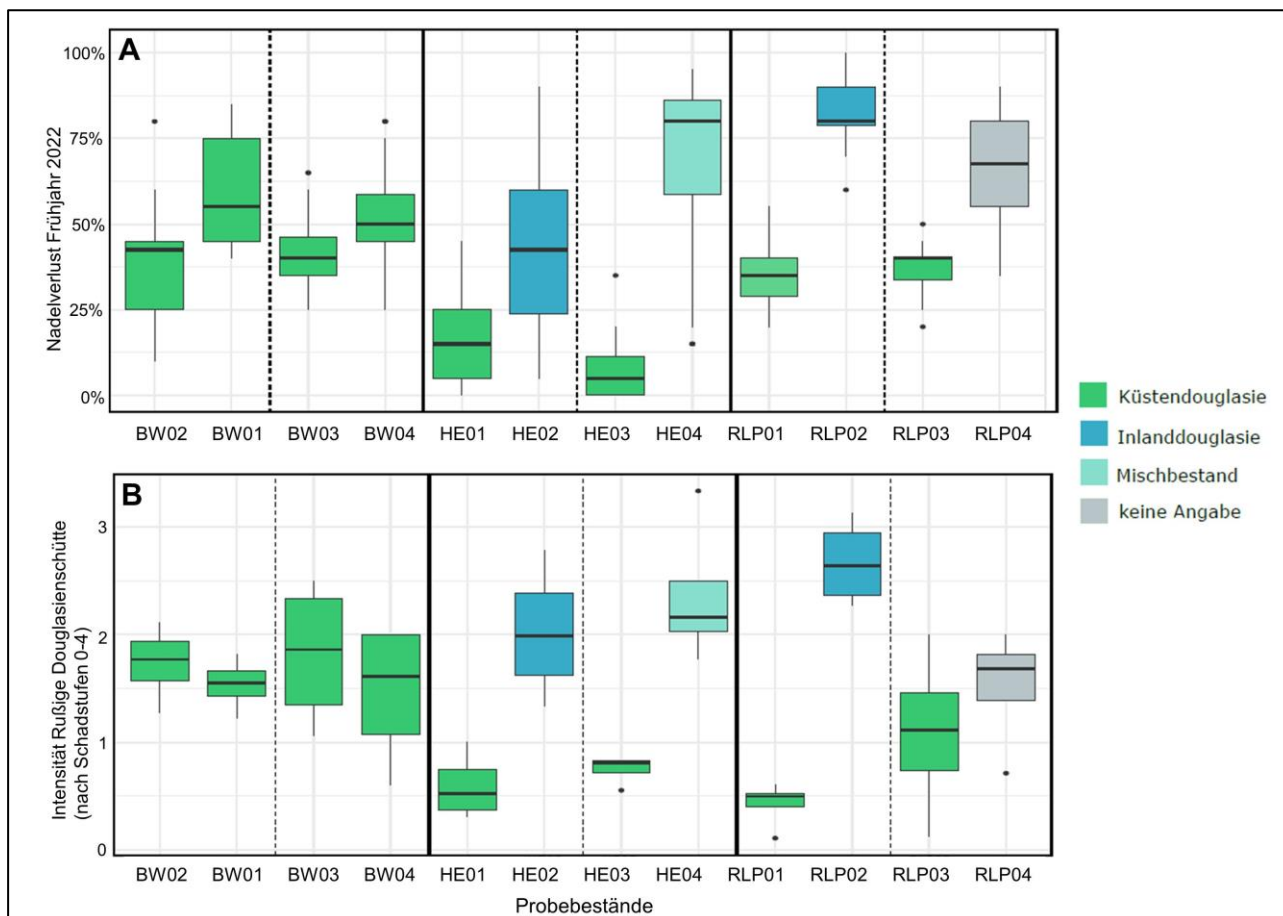


Abb. 36: Darstellung des Nadelverlustes (A) und der Intensität der Rußigen Douglassenschütte (B) der zwölf Probebestände in Bezug auf die Varietät.

Da die grundlegende Ursache der Vitalitätseinbußen durch die durchgeführten Untersuchungen noch nicht geklärt werden konnte, wurden zusätzlich Vergleiche zwischen dem Befallsgeschehen und Bestandes- und Standortparametern angestellt. Es ist darauf hinzuweisen, dass diese Ergebnisse aufgrund des geringen Stichprobenumfangs nur Tendenzen darstellen, aber als Anhaltspunkte für die gezielte Auswahl neuer Probebestände dienen können.

Bezüglich des Bestandesschlusses der Probebestände zeigt sich überraschenderweise eine etwas stärkere Ausprägung der Rußigen Douglassenschütte in lockeren Beständen im Vergleich zu geschlossenen Beständen (Abb. 37). Dieses Ergebnis ist mit Vorsicht zu interpretieren, da ein starkes Auftreten der Rußigen Douglassenschütte zusammen mit anderen Faktoren zur Devitalisierung und damit zur Auflichtung des Bestandes beigetragen haben könnte. Dennoch deutet dieser Trend darauf hin, dass konventionelle Durchforstungen nicht automatisch zu einer Reduktion der Intensität der Rußigen Douglassenschütte führen. Dieses Ergebnis ist konsistent mit Studien, die keinen Einfluss der Durchforstung auf die Intensität der Rußigen Douglassenschütte nachweisen konnten (Mainwaring et al. 2005; Mainwaring et al. 2008; Shaw et al. 2011; Hood and Kershaw 1975). Die Frage, ob es Standorte, Entwicklungsstadien oder besondere Situationen gibt, in denen waldbauliche Maßnahmen die Schadsituation beeinflussen können, soll im Rahmen der folgenden Untersuchungen mit erhöhtem Stichprobenumfang und mehrjähriger Datenerfassung geklärt werden.

Unterschiede im Auftreten der Rußigen Douglassenschütte wurden auch hinsichtlich der Exposition beobachtet. An nordwestexponierten Hängen wurde die geringste, an ost- und südwestexponierten Hängen die stärkste Ausprägung der Baumkrankheit festgestellt. Diese Tendenz könnte auf die höheren Wintertemperaturen an den ost- und südexponierten Hängen zurückzuführen sein, die ein kontinuierliches Pilzwachstum über den gesamten Winter ermöglichen und somit zu einer stärkeren Intensität der Rußigen Douglassenschütte beitragen. In Übereinstimmung mit dieser Beobachtung zeigen folgende Studien eine positive Korrelation zwischen der Intensität der Rußigen Douglassenschütte und warmen Wintertemperaturen (Bennett et al. 2019, Manter et al. 2005, Stone et al. 2008a, Black et al. 2010).

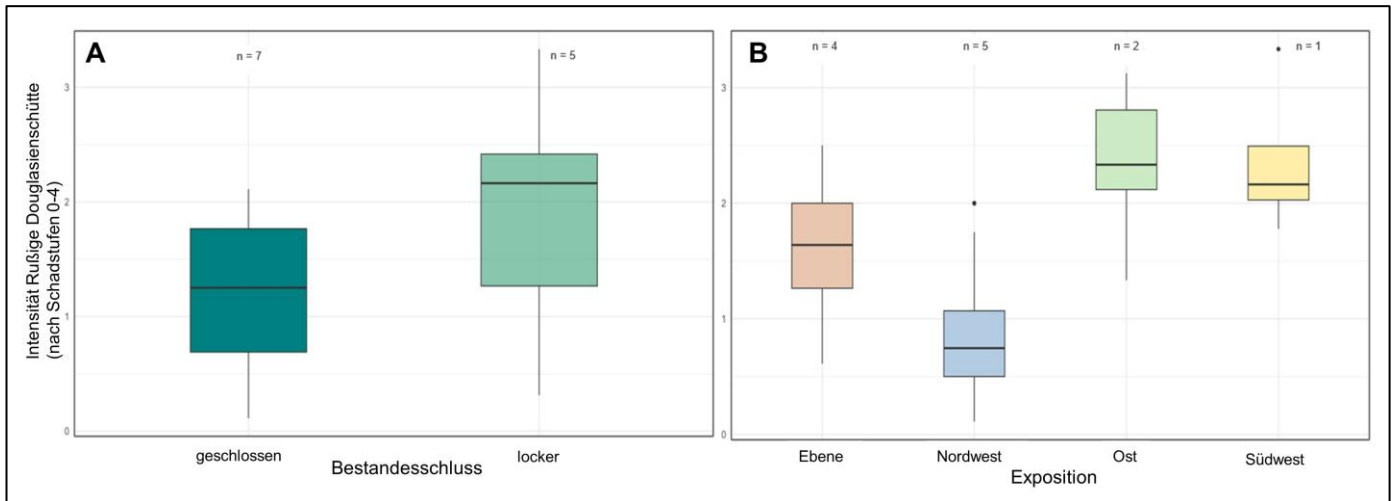


Abb. 37: Darstellung der Ausprägung der Rußigen Douglasienschütte in Bezug auf Bestandesschluss (A) und Exposition (B) der 12 Probeflächen. Der Befall wurde im Herbst 2022 an vier Probestämmen pro Probefläche erhoben, n = Anzahl der Bestände.

II.1.2.3.6.3 Die Douglassiengallmücke

Um die Ursache der Befallsverteilung mit Douglassiengallmücken aufzuklären, wurden neben der unterschiedlichen Varietät zusätzlich Bestandes- und Standortparameter betrachtet. Dabei ist zu beachten, dass es sich auch hier um eine sehr geringe Stichprobe handelt und damit nur Tendenzen dargestellt werden, die allein als Orientierung betrachtet werden sollten. Hinsichtlich der Varietäten zeigte sich ein höherer Befall der Küstendouglasien im Vergleich zu den Inlandsdouglasien und dem Mischbestand (Abb. 38 A). Auf schieferhaltigen Böden (Devonischer Tonschiefer, Hunsrückschiefer) wurde ein höherer Befall festgestellt, als auf sandigen Böden (Sand/Kies, Buntsandstein) (Abb. 38 B). Dabei weisen Tonschiefer und Hunsrückschiefer eine höhere Wasserspeicherkapazität auf als sandige Böden. Hinsichtlich der Exposition wurde der geringste Befall in den südexponierten Beständen und der höchste Befall in den nordexponierten Beständen festgestellt (Abb. 38 C). An Oberhängen war generell ein stärkerer Befall zu verzeichnen als an Unterhängen (Abb. 38 D).

Die Darstellung des Befalls in Abhängigkeit von verschiedenen Bestandes- und Standortfaktoren weist auf eine Variabilität der Befallsstärke in Abhängigkeit von den betrachteten Faktoren hin. Unterschiede im Befall zwischen verschiedenen Böden und Expositionen könnten darauf hindeuten, dass der Faktor Trockenheit einen Einfluss auf den Befall haben könnte. Da im Rahmen des Projektes keine eingehenden Untersuchungen zur tatsächlichen Wasserverfügbarkeit durchgeführt werden konnten, sollten Untersuchungen zum Faktor Trockenheit angeschlossen werden.

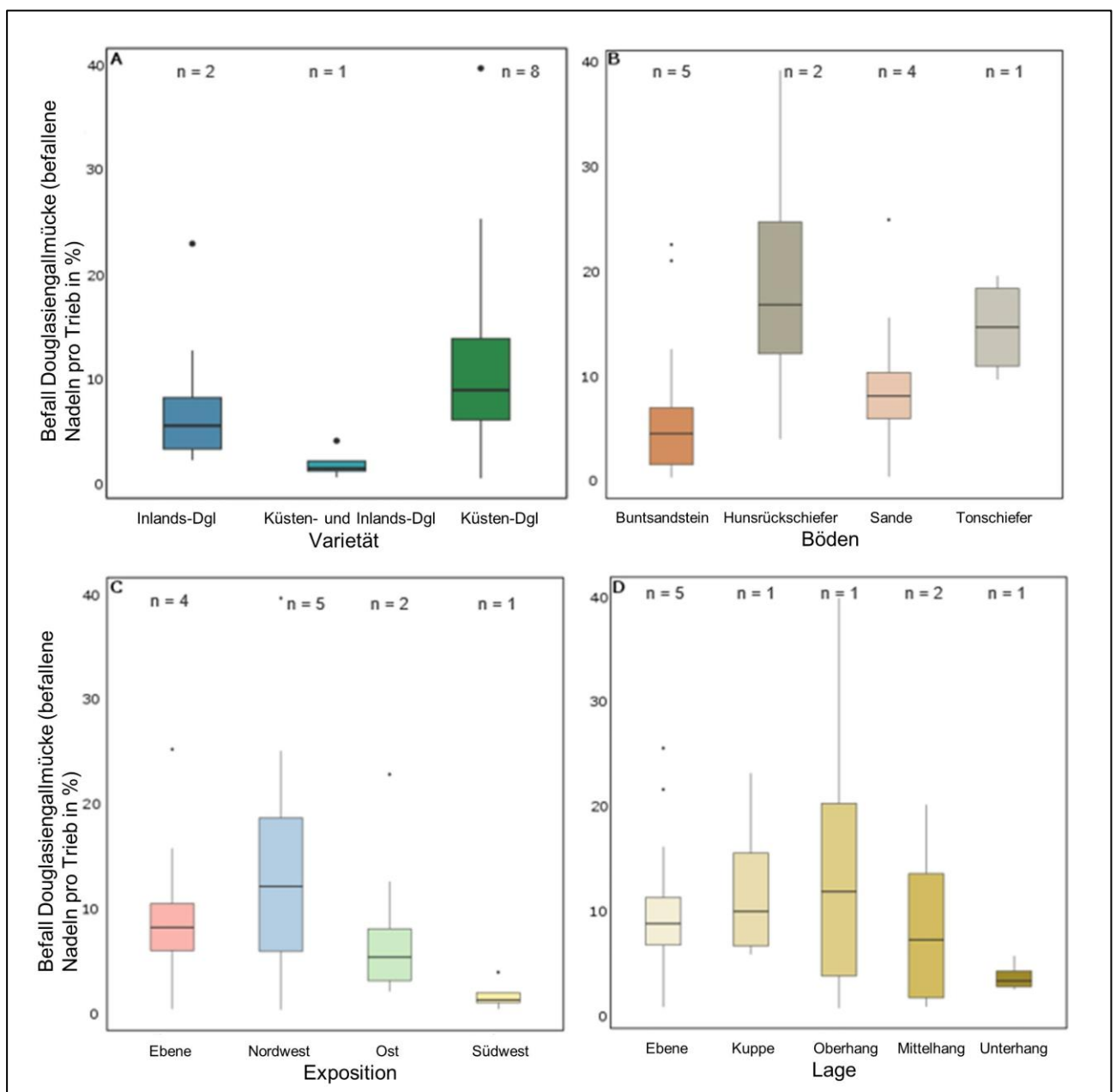


Abb. 38: Darstellung der Befallsintensität durch die Douglassiengallmücken in Abhängigkeit von (A) Varietät, (B) Boden, (C) Exposition und (D) Lage. Der Befall wurde im Herbst 2022 in den 12 Probebeständen an jeweils vier Probebäumen pro Bestand erhoben. Aufgrund des geringen Stichprobenumfangs wurden keine Signifikanzen berechnet, sondern nur Tendenzen dargestellt, n = Anzahl der Bestände.

II.1.2.3.6.4 Diskussion und Ausblick

Mit Hilfe von Kronenzustandserhebungen konnten Vitalitätsunterschiede zwischen möglichst vergleichbaren Douglasienbeständen aufgezeigt werden. Darüber hinaus wurden auch Vitalitätsunterschiede innerhalb der Bestände festgestellt.

Ziel des Teilvorhabens war es, die grundlegende Ursache dieser Vitalitätsunterschiede zu klären. Dazu wurde eine Quantifizierung des Erregers der Rußigen Douglasienschwärze und des Befalls der Douglasiengallmücken durchgeführt. Dabei zeigte sich eine flächendeckende Verbreitung beider Schadorganismen im gesamten Untersuchungsgebiet. Die Tatsache, dass die Ausbreitung der Schadorganismen deutlich weiter fortgeschritten war als bisher angenommen und die Schadorganismen auf allen Untersuchungsflächen vorkamen, erschwerte die weitere Analyse, da keine Vergleiche mit unbefallenen Beständen durchgeführt werden konnten.

Darüber hinaus wurde ein inverses Befallsmuster der beiden Schadorganismen festgestellt. Während Bestände mit schlechterem Kronenzustand ein stärkeres Auftreten der Rußigen Douglasienschwärze zeigten, wurde in Beständen mit besserem Kronenzustand ein stärkerer Befall durch Douglasiengallmücken festgestellt. Da Ausbrüche der Rußigen Douglasienschwärze zu Nadelverlusten führen, liegt es nahe, dass Bestände mit stärkerem Auftreten der Rußigen Douglasienschwärze einen schlechteren Kronenzustand aufweisen. Ob die Rußige Douglasienschwärze als Sekundärkrankheit verstärkt an geschwächten Bäumen auftritt, ist jedoch noch ungeklärt.

Obwohl eine leicht negative Korrelation zwischen Rußiger Douglasienschwärze und Douglasiengallmücken festgestellt wurde, sind diese Zusammenhänge auf Bestandesebene nicht konsistent. Zudem wurden beide Schadorganismen gleichzeitig an allen untersuchten Bäumen gefunden. Diese Beobachtung deckt sich mit der in Frankreich und der Schweiz beobachteten Koexistenz der beiden Schaderreger (Stemmelen 2022, Blaser et al. 2023). Eine gegenseitige negative Beeinflussung aufgrund von Interaktionen der beiden Schadorganismen ist unwahrscheinlich. In Nordfrankreich wurde sogar ein stärkerer Befall mit Douglasiengallmücken bei gleichzeitigem Vorkommen der Rußigen Douglasienschwärze festgestellt (Stemmelen 2022). Wahrscheinlicher ist, dass das inverse Befallsmuster hauptsächlich durch andere Faktoren wie Unterschiede in der Varietät und in Standortfaktoren beeinflusst wurde.

Mit Hilfe einer genetischen Herkunftsanalyse konnten in den Probeständen Inlands- und Küstenherkünfte identifiziert werden. Dabei weisen die Bestände mit Inlandsdouglasien durchweg die höchsten Ausprägungen der Rußigen Douglasienschwärze sowie einen hohen Nadelverlust auf.

Diese Ergebnisse könnten darauf hindeuten, dass Inlandsdouglasien, neben der bekannten hohen Anfälligkeit für die Rostige Douglasienschwärze (Eilmann et al. 2013), auch anfälliger für Ausbrüche der Rußigen Douglasienschwärze sind. Es ist denkbar, dass die aus den Hochlagen Nordamerikas stammenden Inlandsdouglasien nicht an das Klima der tieferen Lagen Deutschlands angepasst sind und die dadurch vital schwächeren Bäume dem Erreger der Rußigen Douglasienschwärze weniger Abwehrmechanismen entgegensetzen können, was zu den beobachteten Vitalitätsunterschieden zwischen den Varietäten führen könnte.

Auch wenn die genaue Ursache noch ungeklärt ist, stützt diese Beobachtung die generelle Empfehlung, auf den Anbau von Inlandsdouglasien in deutschen Wäldern zu verzichten (Boyle 1999).

Es ist jedoch zu beachten, dass diese Hypothesen auf einem sehr geringen Stichprobenumfang von nur zwei Beständen mit Inlandsdouglasie beruhen und daher nur als Richtwerte zu bewerten sind. Zudem reduziert sich die gesamte Vergleichsstichprobe des diesen Untersuchungen zugrundeliegenden Versuchsdesigns mit paarigen Vergleichsbeständen, da davon auszugehen ist, dass Inlandsdouglasien auf abiotische und biotische Faktoren anders reagieren als Küstendouglasien. Schließlich können als Vergleichspaare der gleichen Varietät nur die vier Bestände in Baden-Württemberg herangezogen werden.

Zudem erscheint es sehr unwahrscheinlich, dass die in den letzten 15 Jahren beobachteten Vitalitätseinbrüche in den Douglasienwäldern überwiegend auf Bestände mit Inlandsdouglasien zurückzuführen sind. Die hohe Anfälligkeit der Inlandsdouglasie für die Rostige Douglasienschwärze führte um 1940 zu einem zeitweiligen Anbauverbot in Württemberg und später auch in Bayern (Kownatzki et al. 2011). Daher ist davon auszugehen, dass der Anteil der Inlandsdouglasie in den deutschen Wäldern gering ist. Es ist daher wichtig, die Stichprobe mit Probeständen bekannter Herkunft zu erweitern, um die grundlegende Ursache der Vitalitätseinbrüche insbesondere bei Küstendouglasien zu klären.

Darüber hinaus zeigen die vier baden-württembergischen Bestände in der Rheinebene ein abweichendes Befallsmuster. Der Unterschied in der Ausprägung der Baumkrankheit zwischen den besseren und schlechteren Beständen eines Flächenpaares ist nicht so deutlich wie in Hessen und Rheinland-Pfalz. Auch diese Beobachtung passt in das Gesamtbild, da die stärksten Vitalitätsunterschiede innerhalb der Flächenpaare bestehend aus zwei Varietäten gefunden wurden. In Baden-Württemberg wurden dagegen alle vier Bestände der Küstenvarietät zugeordnet. In diesen Beständen scheint die Rußige Douglasienschwärze nicht der Hauptfaktor für die festgestellten Vitalitätseinbrüche – und Unterschiede zu sein.

Betrachtet man den Kronenzustand dieser in der Rheinebene liegenden Probestände, so zeigt sich eine deutliche Verschlechterung des Kronenzustandes in den besseren Beständen. Zudem befinden sich in diesen

Probebeständen alle sechs Untersuchungsbäume, die im Projektzeitraum abgestorben sind. Da die Rheinebene durch kiesig-sandige Böden und hohe Jahrestemperaturen gekennzeichnet ist, sollten die festgestellten Devitalisierungserscheinungen hinsichtlich des Faktors Trockenheit analysiert werden. Eine fundierte Witterungs-, Klima- und Trockenheitsanalyse konnte im Projektzeitraum aus zeitlichen Gründen nicht durchgeführt werden, sollte aber in Folgeuntersuchungen erfolgen.

Zur Klärung des Befallsmusters von Douglasiengallmücken wurden neben den verschiedenen Varietäten auch Bestandes- und Standortparameter berücksichtigt. Dabei ist zu beachten, dass es sich auch hier um einen geringen Stichprobenumfang handelt und die beobachteten Zusammenhänge orientierend bewertet werden sollten.

Douglasiengallmücken legen ihre Eier zwischen die Knospenschuppen geschwollener Knospen oder an die Nadeln gerade ausgetriebener Knospen (Condrashoff, 1962). Die Befallszeit ist daher eng an den Knospenaustrieb gekoppelt. Der Zeitpunkt des Knospenaustriebs hängt von verschiedenen Faktoren ab, wie z.B. akkumulierten Temperatursummen nach einer erforderlichen Anzahl von Kältetagen (Bailey et al. 2006), außerdem ist die Knospenbildung bei Koniferen abhängig von der Tageslänge und der Herkunft bzw. Provenienz (Ekberg et al. 1979; Dormling et al. 1983). Zudem deutete der Bewässerungsversuch darauf hin, dass akuter Trockenstress zu einer Verzögerung des Austriebs führen kann. Diese Verzögerung könnte zu einer zeitlichen Diskrepanz zwischen Knospenaustrieb und Gallmückenbefall führen. Daher wäre es denkbar, dass Bäume unter akutem Trockenstress einen geringeren Gallmückenbefall erfahren. Darüber hinaus treiben Inlandsdouglasien in der Regel früher aus als Küstendouglasien, was ebenfalls zu einer zeitlichen Diskrepanz mit dem Schlüpfzeitpunkt der Gallmücken und damit zu einem geringeren Gallmückenbefall führen könnte. Die beobachteten Trends müssen durch weitere Untersuchungen und mehrjährige Befallsreihen verifiziert werden, geben aber Hinweise für die gezielte Auswahl neuer Probeflächen nach bestimmten Standortsfaktoren.

Betrachtet man die Entwicklung des Kronenzustandes anhand der entwickelten Vitalitätsstufen, so ist die insgesamt stärkste Verschiebung in eine schlechtere Vitalitätsstufe über den gesamten Projektzeitraum bei den Douglasien mit gutem Kronenzustand festzustellen. Es ist denkbar, dass u.a. der Befall durch Douglasiengallmücken zu einem Vitalitätsverlust bei Bäumen mit bisher gutem Vitalitätszustand führen kann. Es ist jedoch anzumerken, dass noch nicht geklärt ist, ob der Befall durch Douglasiengallmücken einen entscheidenden Einfluss auf die Vitalität der Douglasie hat. Da mit den Douglasiengallmücken erst seit relativ kurzer Zeit ein weiterer Schädling auftritt, der Nadelverluste verursacht, ist derzeit unklar, durch welchen Schädling Nadelverluste hauptsächlich verursacht werden. Da die Kronenverlichtung ein grundlegendes Maß für die Vitalität des Bestandes darstellt, sollte die Ursache der Nadelverluste in folgenden Untersuchungen aufgeklärt werden. Mit Hilfe von mehrjährigen Befallsuntersuchungen und der Analyse von Nadelstreu auf die Ursache des Nadelverlustes sollte zukünftig der Einfluss des Gallmückenbefalls auf die Vitalität der Douglasie und auf den gesamten Nadelverlust beurteilt werden.

Im Rahmen der waldwachstumskundlichen Untersuchung zum Projektende wurden zwischen den Vergleichskollektiven unterschiedliche Entwicklungen des Stammdickenwachstums ab dem Trockenjahr 2018 festgestellt. Es wurde jedoch auch festgestellt, dass sich die beiden Kollektive nicht nur im Kronenzustand und Befallsmerkmalen unterscheiden, sondern auch unterschiedliche wachstumsrelevante Standortmerkmale aufweisen. Damit ist die grundsätzliche Vergleichbarkeit des Versuchsdesigns in Frage gestellt und es kann nicht zweifelsfrei beurteilt werden, ob die festgestellten Unterschiede in den Entwicklungsverläufen auf einen unterschiedlichen Befall mit Schaderregern oder auf unterschiedliche Bestandes- und Standortbedingungen zurückzuführen sind.

Dieses Ergebnis unterstreicht die Bedeutung weiterführender Untersuchungen beruhend auf einem größeren Stichprobenumfang und einer gezielten Auswahl von Probebeständen bereits bekannter Herkunft.

Insgesamt konnten zahlreiche Erkenntnisse über das Zusammenspiel von Wachstum, Schädlingsbefall und Herkunft gewonnen und viele grundsätzliche Methoden entwickelt werden. Die grundlegende Ursache der Vitalitätsverluste in deutschen Douglasienwäldern konnte jedoch nicht geklärt werden, so dass noch keine gesicherten Handlungsempfehlungen für den Douglasienanbau gegeben werden können. Um die Ursache der Vitalitätsverluste zu ermitteln, müssen in weiteren Studien mehrjährige Befallsreihen aufgenommen und Analysen basierend auf einer größeren Anzahl von Untersuchungsflächen angeschlossen werden.

II.1.3 Pathologie und Schadkomplexe (AP 3)

II.1.3.1 Pilzliche Schaderreger (AP 3.1)

Für alle Versuchsflächen wurden pilzliche Schaderreger aus Basalstammscheiben, abgestorbenen Triebspitzen und/oder Nadeln isoliert und identifiziert. Die Charakterisierung der pilzlichen Schaderreger ist abgeschlossen. Als mit Douglassienadeln assoziierte Schaderreger wurden *N. gaeumannii*, *Rhizosphaera* spp. (u. a. *Rhizosphaera merioides* \equiv *Hormonema merioides* = *Rhizosphaera pseudotsugae*, Erreger der Rhizosphaera-Schütte oder Nadelröte) und *Botrytis cinerea* (Grauschimmel) identifiziert. *Rhabdocline pseudotsugae* oder *Dothistroma*-Arten konnten an den untersuchten Nadeln nicht festgestellt werden. Als Triebsterberreger bei den untersuchten Douglasien wurden in absteigender Häufigkeit folgende Schlauchpilze nachgewiesen: *Diplodia sapinea* (Diplodia-Triebsterben der Kiefer/Koniferen), *Sirococcus conigenus* (Sirococcus-Triebsterben, Fichtentriebkrankheit). Vereinzelt wurden *Allantophomopsiella pseudotsugae*, *Botryosphaeria dothidea*, *Botrytis cinerea* und *Neofusicoccum parvum* nachgewiesen. Folgende Holzfäulepilze wurden am Stamm, Stammfuß bzw. Wurzelanlauf der Probedouglasien des Vitadou-Projekts festgestellt: *Heterobasidion annosum* s.str. (Wurzelschwamm, Weißfäule-Erreger) und *Phaeolus schweinitzii* (Kiefernbraunporling, Braunfäule-Erreger). Darüber wurden bei der Analyse der Schadensfälle in Nordwestdeutschland zusätzlich folgende Holzfäulepilze bzw. Rotstreifigkeit-Erreger bei Douglasie festgestellt: u. a. *Armillaria* spp (Hallimasch, Weißfäule-Erreger, oft: *A. solidipes* Peck = *A. ostoyae* Romagnesi), *Calocera viscosa* (Klebriger Hörnling, Braunfäule-Erreger), *Sparassis crispa* (Krause Glucke, Braunfäule-Erreger), *Fomitopsis pinicola* (Rotrandiger Baumschwamm, Braunfäule-Erreger) sowie *Amylostereum chailletii* (Tannen-Schichtpilz, Stamm- und Streifenkrebs, Weißfäule- und Rotstreifigkeit-Erreger) und *Stereum sanguinolentum* (Blutender Nadelholz-Schichtpilz, Stamm- und Streifenkrebs, Weißfäule- und Rotstreifigkeit-Erreger). Diese Ergebnisse wurden teilweise publiziert in Langer et al. (2023 und 2025).

II.1.3.2 Identifikation von Schadkomplexen (AP 3.2)

Zur Identifikation von spatiotemporalen Schadkomplexen wurde eine retrospektive Analyse von Schäden an Douglasie in Nordwestdeutschland im Zeitraum von 2006 bis 2022 vorgenommen.

Als Grundlage für die quantitative Krankheitsdiagnose wurden systematisch endophytische und pathogene mit Douglasien assoziierte Pilze ermittelt und der pathogene Nadelpilz *Nothophaeocryptopus gaeumannii* molekularbiologisch qualitativ bestimmt. Zu diesem Zweck wurden die mit den Douglasien assoziierten Pilze auf Nährmedium aus repräsentativen Nadeln von sechs Vergleichsbestandespaaren (BW01-04, HE01-04 und RLP01-04) und vier zusätzliche Douglasienbeständen in Rheinland-Pfalz nach der Methode von Langer et al. (2024, 2025) isoliert und identifiziert (Zusammenfassung der Ergebnisse siehe Tabelle 14).

Zunächst erfolgten Zweigprobenahmen ab Juni 2022 auf einem Teil der Untersuchungsflächen. Die Hauptbeprobung 2022 erfolgte dann mit Probebaumfällung ab Anfang September 2022. Eine Wiederholungsbeprobung (nur Zweigmaterial) erfolgte in 2024 bei 6 Bäumen in sechs der Untersuchungsbestände (BW03, BW04, HE03; HE04, RLP01 und RLP02).

Insgesamt wurden die Probebäume liegend oder stehend vor Ort auf Schädlingsbefall, Pathogene und weitere abiotische Schäden untersucht. Bei der Hauptbeprobung im Herbst 2022 wurden von den 12 Beständen mit Vergleichspaaren (BW01-04, HE01-04 und RLP01-04) von je drei Bäumen pro Bestand (n = 36) Basal- und Stammscheiben sowie Zweig- und Nadelproben zur Laboranalyse entnommen und auf Schäden und Krankheiten hin untersucht. Insgesamt hat die NW-FVA aus den Probenahmen 2022 1050 Nadeln, 81 abgestorbene Triebspitzen und 27 Stammscheiben aus dem Grünkronenansatz sowie 3 weitere Stammstücke mit auffälligen Schäden auf ihre Funga hin untersucht. Aus diesen Proben wurden echte Pilze (hauptsächlich Ascomycota und Basidiomycota) isoliert sowie morphologisch und molekularbiologisch identifiziert. Diese ließen sich zunächst 131 verschiedenen Pilz-Morphotypen zuordnen.

II.1.3.3 Ergebnisse der Pilzisolationen bzw. Nachweise an der NW-FVA

Die 1050 untersuchten Nadelproben aus den Beprobungen 2022 stammten von 61 Douglasien aus 16 Beständen im Projektraum (BW01-04, HE01-04 und RLP01-04, sowie weiteren Flächen aus Rheinland-Pfalz). Es konnten teilweise vier Nadeljahrgänge (2022, 2021, 2020 und 2019 sofern vorhanden) untersucht werden. Insgesamt wurden 3150 Gewebestücke der Nadeln (jede Nadel wurde gedrittelt) auf Kulturmedium inkubiert. Daraus wuchsen 2053 pilzliche, filamentöse Kolonien aus, die 91 Morphotypen (in der Regel gleich zu setzen mit Pilzarten) zugeordnet werden konnten. Überwiegend handelte es sich bei den Arten um Ascomycota (97,8%) und seltener um Basidiomycota (2,2%). Über alle Beprobungszeiträume und Nadeljahrgänge hinweg konnten bei der Beprobung 2022 durchschnittlich 1,39 Pilzarten pro Nadel (min. = 0 Arten, max. = 5 Arten) festgestellt werden.

Die am häufigsten isolierten Pilzarten waren bei allen Beprobungszeiträumen in 2022 gleich und in absteigender Reihenfolge: *Biscogniauxia nummularia* (28,3 % aller Isolate, Abb. 35), *Rhabdocline parkeri* (9,8 %, Abb. 35), *Nothophaeocryptopus gaeumannii* (8,7 %, Abb. 35) und *Diaporthe* sp. (*D. foikelawen/nothofagi*, 2,7 %). Alle

anderen Morphotypen bzw. Pilzarten wurden in einer geringeren Frequenz in den Nadeln nachgewiesen. Dies widerspricht teilweise den Ergebnisse von Sherwood & Carroll (1974), Sherwood-Pike et al. (1986), Daniels et al. (2019), Gervers et al. (2022) sowie Krabel et al. (2013), die *N. gaeumannii* und/ oder *R. parkeri* als häufigste oder ubiquitäre Endophyten von Douglasiennadeln beschrieben. Im Unterschied zu Untersuchungen in der Heimat der Douglasie konnten bei den untersuchten Douglasien des VitaDou-Projekts folgende ursprünglich mit Douglasiennadeln in Amerika assoziierte Pilze nicht isoliert werden: z.B. *Anthostomella conorum* (Daniels et al. 2019), *Diaporthe pithya*, *Scolecobonaria lithocarpi* und *Zasmidium pseudotsugae* (Sherwood & Carrol 1974).

Bei der Beprobung im Juni 2024 (6 Bestände: BW03-04, HE03-04 und RLP01-02, je eine Douglasie, 110 Nadeln, 330 Inokulationen auf Kulturmedium, 265 filamentöse Auswüchse) wurden insgesamt 30 Morphotypen/ Pilzarten nachgewiesen. Insgesamt stieg damit die Anzahl der mit Douglasiennadeln assoziierten Pilze auf 103 Morphotypen/ Pilzarten. Durchschnittlich wurden bei der Beprobung im Juni 2024 über alle Nadeljahrgänge (2024, 2023, 2022, 2021 sofern vorhanden) hinweg 1,56 Morphotypen/ Pilzarten pro Nadel (min. = 0 Arten, max. = 4 Arten) nachgewiesen. Betrachtet man nur den frischen Austrieb 2024 im Juni 2024, so waren es durchschnittlich 1,1 Arten pro Nadel (min. = 0 Arten, max. = 3 Arten). Am häufigsten wurde *B. nummularia* isoliert (67,9 % aller Isolate). Dieser Pilz ließ sich sogar im frisch ausgetriebenen Nadeljahrgang 2024 feststellen. Weder *N. gaeumannii*, noch *R. parkeri* konnten in den Nadelproben, die im Juni 2024 gesammelt wurden, nachgewiesen werden.

Werden beide Untersuchungsjahre 2022 und 2024 zusammengefasst (Tab. 14), ließen sich aus den Nadeln 103 Pilzarten, vornehmlich Ascomyceten (97,1%) und wenige Basidiomyceten isolieren (2,9%). Die am häufigsten isolierten Pilzarten waren in absteigender Reihenfolge: *B. nummularia* (46,2% aller Isolate), *R. parkeri* (13,4%), *N. gaeumannii* (11,9%) und *Diaporthe* sp. (*D. foikelawen/nothofagi*, 3,9 %). Alle anderen Morphotypen bzw. Pilzarten wurden in einer geringeren Frequenz beziehungsweise nur einmalig in den Nadeln nachgewiesen. Bei einjährigen Nadeln der Nadeljahrgänge 2022 bzw. 2024 (n = 335) wurden durchschnittlich 0,55 filamentöse Pilzarten (min. = 0, max. = 3 Arten) festgestellt. 43,0 % einjähriger untersuchter Nadeln wiesen eine Infektion mit *B. nummularia* auf, wohingegen 2,7 % mit *R. parkeri* und 1,5 % *N. gaeumannii* befallen waren. Aus untersuchten zwei- bis vierjährigen Nadeln der Nadeljahrgänge 2019-2023 (n = 825) ließen sich dagegen durchschnittlich 1,4 filamentöse Pilzarten (min. = 0, max. = 5) isolieren. Ältere Nadeln wiesen einen stärkeren Befall mit Pilzen, nämlich 1,74 Arten (min. = 0, max. = 5 Arten) pro Nadel, auf. Bei den älteren Nadeln kam *B. nummularia* bei 64,2% der Nadeln vor und der mit *R. parkeri* (24,5 %) und *N. gaeumannii* (20,5 %) infizierte Nadelanteil war höher als bei den einjährigen Nadeln.

Die hohe Frequenz und der zeitliche Nachweis von *B. nummularia* in den Nadeln innerhalb eines Monats nach Nadelaustrieb (Abb. 34), lässt darauf schließen, dass dieser endophytische Pilz zu den ersten Besiedlern der Douglasiennadel gehört und ggf. sogar vertikal (von den Trieben aus) in die Nadeln übertragen werden könnte. Er ruft soweit bekannt keine Schäden bei Douglasien hervor und ist ein weiterverbreiteter Endophyt in Koniferentrieben und- Nadeln (Bußkamp und Langer 2021, Langer und Bußkamp 2021, Petrini und Petrini 1985). Zu Schäden, wie Streifenkrebs und Holzfäule, kann dieser Pilz als latentes Pathogen bei seinem Hauptwirt *Fagus sylvatica* führen (Petrini und Petrini 1985). Die am zweit- und dritthäufigsten isolierten Pilze sind im Gegensatz zur pathogenen *Diaporthe*-Art (*Diaporthe* sp. (*D. foikelawen/nothofagi*)) und zu *B. nummularia* streng an die Douglasie gebunden.

Tab. 14: Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse der Pilzisolation aus Douglassienadeln

Beprobung	2022	2024	2022+2024
Anzahl Douglasien	61	5	66
Anzahl Bestände	16	3	17
Anzahl Nadeln	1050	110	1160
Untersuchte Nadeljahrgänge (n Nadeln/ von n Bäumen)			
Nadeljahrgang 2024	0/0	30/6	30/6
Nadeljahrgang 2023	0/0	30/6	30/6
Nadeljahrgang 2022	305/61	30/6	335/67
Nadeljahrgang 2021	300/60	20/4	320/64
Nadeljahrgang 2020	265/53	0/0	265/53
Nadeljahrgang 2019	180/36	0/0	180/36
Inokuliert Nadel-Gewebstücke	3150	330	3480
Anzahl Isolationen	2050	265	2318
Anzahl Pilzarten/Morphotypen	91	30	103
Anteil Ascomycota (%) der Gesamtzahl der Morphotypen	97,8	96,7	91,7
Anteil Basidiomycota (%) der Gesamtzahl der Morphotypen	2,2	3,3	2,9
Durchschnittliche Anzahl von festgestellten filamentösen Isolaten/ Arten pro Nadel	1,39 (min = 0, max = 5)	1,56 (min = 0, max = 4)	1,4 (min = 0, max = 5)
Durchschnittliche Anzahl von festgestellten filamentösen Isolaten/ Arten pro einjähriger Nadel (n = 335)			0,55 (min = 0, max = 3)
Durchschnittliche Anzahl von festgestellten filamentösen Isolaten/ Arten pro zwei- bis vierjähriger Nadel (n = 825)			1,74 (min = 0, max = 5)
Anteil an der Gesamtzahl der filamentösen Isolate (n = 2318) (%)			
<i>Biscogniauxia nummularia</i>	28,3	67,9	46,2
<i>Rhabdocline parkeri</i>	9,8	0	13,4
<i>Nothophaeocryptopus gaeumannii</i>	8,7	0	11,9
<i>Diaporthe foikelawen/nothofagi</i>	2,7	1,9	3,9

Abbildung 40 zeigt die Verteilung der drei häufigsten mit Douglassienadeln assoziierten Pilze (*B. nummularia*, *N. gaeumannii* und *R. parkeri*) in den verschiedenen untersuchten Nadeljahrgängen der Beprobung im Juni 2022 (Abb.35 A) und allen weiteren Beprobungen in 2022 (Abb.36 B). Es zeigte sich, dass unter günstigen Umweltbedingungen eine Infektion mit *N. gaeumannii* und *R. parkeri* auch schon innerhalb eines Monats nach Nadelaustrieb im Mai erfolgen kann. Im Gegensatz zu Untersuchungen in der natürlichen Heimat der Douglasie (Gervers et al. Zitat 2022, Sherwood-Pike et al. 1986) wurde *R. parkeri* teilweise häufiger als *N. gaeumannii* isoliert (Abb. 40). Ältere Nadeln wiesen stärkeren Befall mit *N. gaeumannii* und *R. parkeri* auf. Die Berechnung des Korrelationskoeffizienten (Phi-Koeffizient) für das gemeinsame Vorkommen von *B. nummularia*, *N. gaeumannii* und *R. parkeri* in den Douglassienadeln, ergab dass die Korrelationen in allen drei

Fällen signifikant (p -Werte < 0.05) sind und die Variablen (Nachweis Pilzart) nur schwach positiv miteinander korrelieren: (*N. gaeumannii*, *R. parkeri*; Phi-Coefficient: 0.306) oder die Korrelationskoeffizienten nahe 0 liegen (*B. nummularia*, *R. parkeri*; Phi-Coefficient: 0.141 und *B. nummularia*, *N. gaeumannii*; Phi-Coefficient: 0.135).

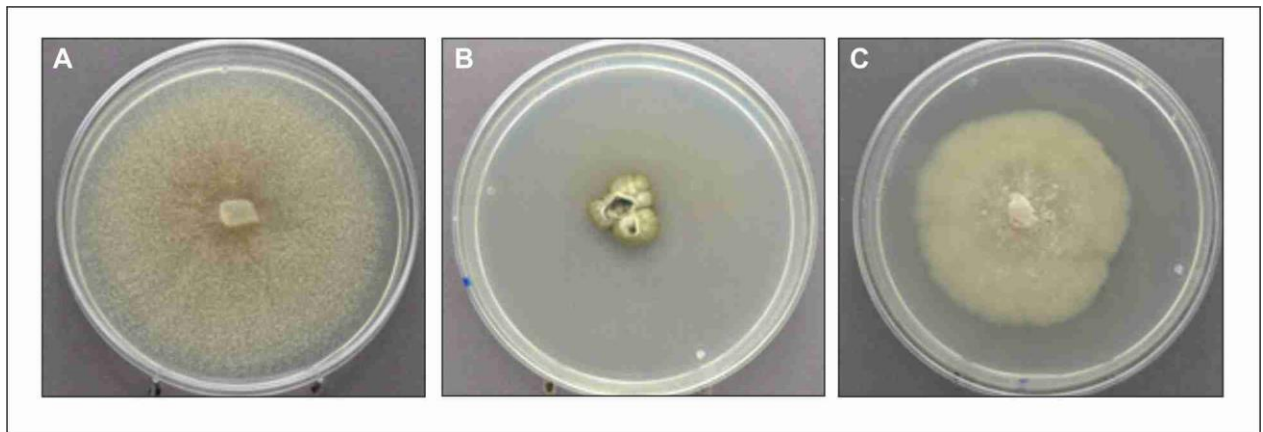


Abb.39: Reinkulturen von mit Douglassiennadeln assoziierten Pilze auf MYP-Medium nach 7 Tagen, (A) *Biscogniauxia nummularia*, (B) *Nothophaeocryptopus gaeumannii* und (C) *Rhabdocline parkeri*.

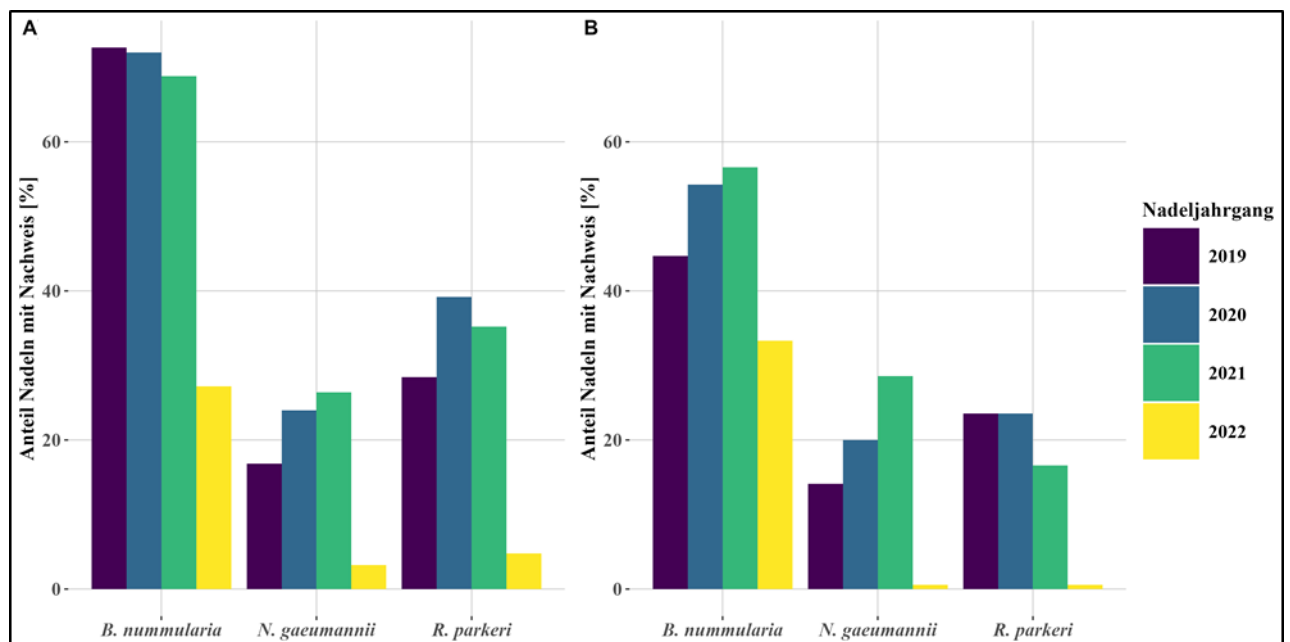


Abb. 40: Verteilung der drei häufigsten mit Douglassiennadeln assoziierten Pilze (*B. nummularia*, *N. gaeumannii* und *R. parkeri*) in den verschiedenen untersuchten Nadeljahrgängen der Beprobung im Juni 2022 (A, n = 470) und weiteren Beprobungen vom Juli bis September 2022 (B, n = 580).

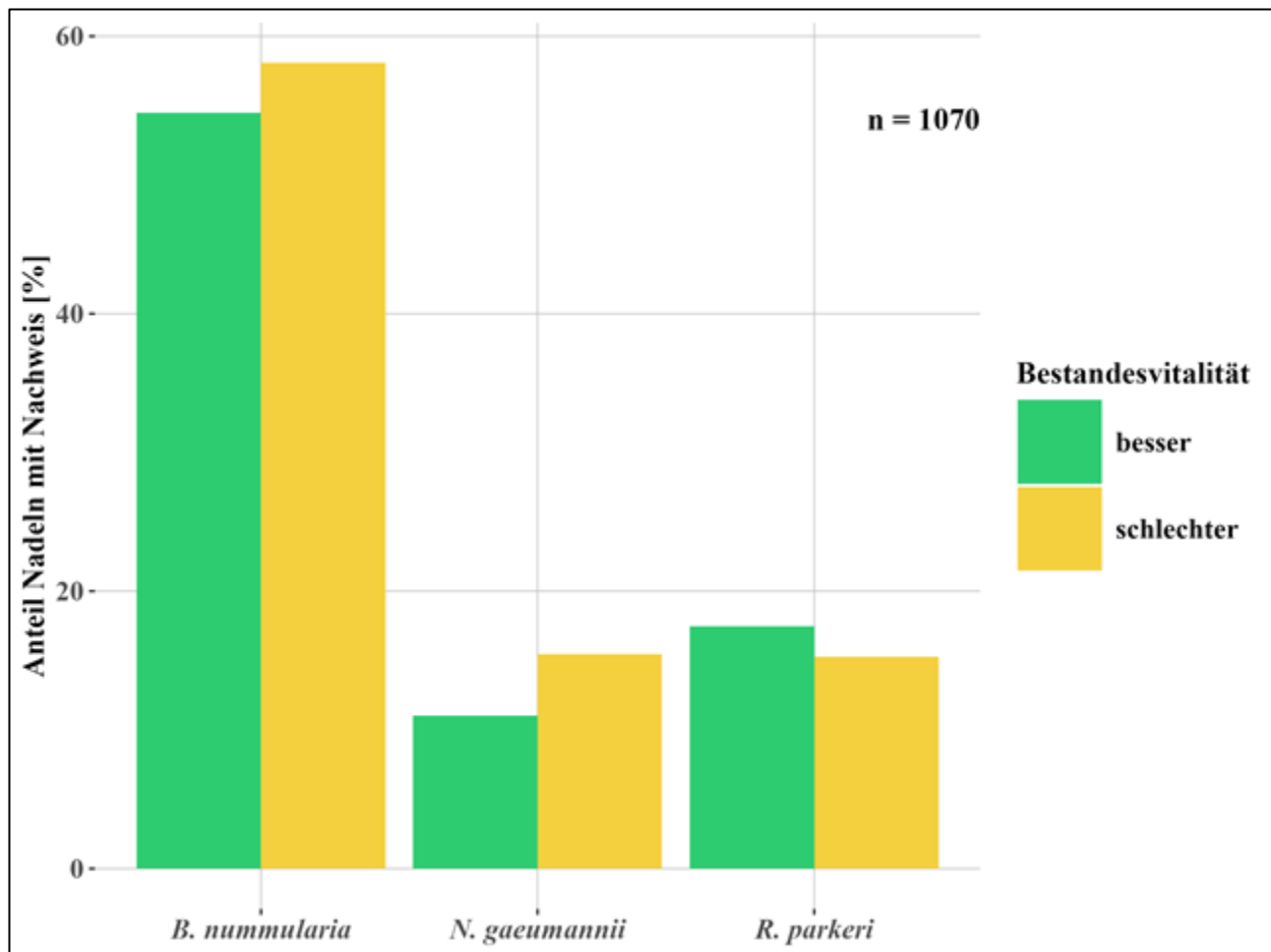


Abb. 41: Verteilung der drei häufigsten mit Douglasienadeln assoziierten Pilze (*B. nummularia*, *N. gaeumannii* und *R. parkeri*) in den Nadeln, die in den unterschiedlich vitalen (besser/schlechter) Beständen gesammelt wurden (n = 1070, Nadeln aus den Beprobungen 2022 und 2024).

Im Kronenbereich hatten viele Zweige ihre Triebspitzen eingebüßt (Abb. 38). Es wurden folgende Triebsterben-erregende Krankheitserreger an abgestorbenen Triebspitzen identifiziert: *Diplodia sapinea* (*Diplodia*-Triebsterben, 19 Untersuchungsbäume in 10 Beständen (BW01-04, HE01-03, RLP01,03,04)) und *Sirococcus conigenus* (*Sirococcus*-Triebsterben, 4 Untersuchungsbäume, BW03, HE01, HE04), *Allantophomopsiella pseudotsugae* (\equiv *Phomopsis pseudotsugae* = *Phacidium coniferarum* = *Phomopsis strobi*; 2 Untersuchungsbäume, HE02 und RLP01), *Botryosphaeria dothidea* (1 Untersuchungsbau, BW03) und *Neofusicoccum parvum*, 1 Untersuchungsbau, BW03). Zudem wurde *Botrytis cinerea* (Grauschimmelfäule und Triebsterbenenerreger) an Nadeln nachgewiesen. Am häufigsten traten okular betrachtet die Rußige Douglasienschnitte (*N. gaeumannii*), Douglasiengallmücken und Blattläuse auf (Abb. 43).

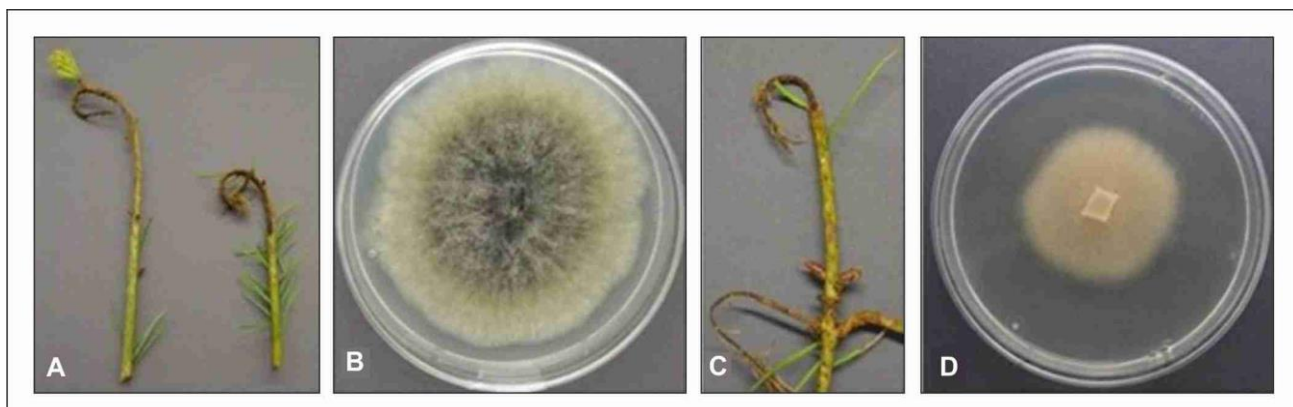


Abb. 42: Triebsterben bei Douglasie und assoziierte Schaderreger; (A) Triebsterben ausgelöst durch *Diplodia sapinea*, (B) Reinkultur von *Diplodia sapinea* auf MYP-Medium, (C) Triebsterben ausgelöst durch *Sirococcus conigenus*, (D) Reinkultur von *Sirococcus conigenus* auf MYP-Medium.

Das Schädgeschehen im Stamm- und Wurzelbereich dominierte der Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum*). Er fand sich in 94% aller untersuchten Proben (Basalstammschreiben, BW: 100%, HE 92% und RLP 92% Durchseuchungsgrad) und hat alle untersuchten Bestände durchseucht. Demgegenüber fanden sich andere Stammfäulen, insbesondere Kiefern-Braunporling (*Phaeolus schweinitzii*), deutlich seltener.

Insgesamt wurden 131 verschiedene Morphotypen (entsprechen meistens Pilzarten) aus den verschiedenen untersuchten Douglasiengeweben identifiziert. 54 % dieser Morphotypen wurden aus grünen Nadeln, 28 % aus Trieben und 18 % aus basalen Stammschreiben isoliert.

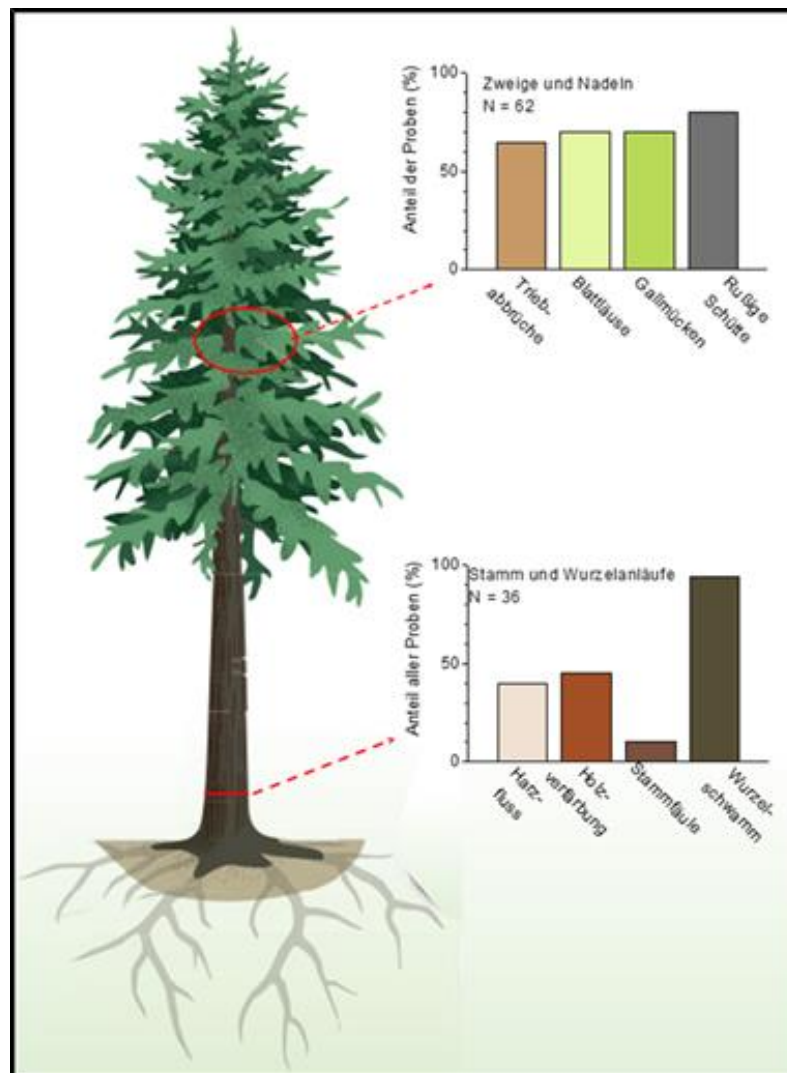


Abb. 43: Schäden, Insekten und Pilze an Stamm, Zweigen und Nadeln von Douglasien.

Zur Identifikation von spatiotemporalen Schadkomplexen in Douglasienbeständen wurde eine retrospektive Analyse von Schäden an Douglasien in Nordwestdeutschland (Trägerländer der NW-FVA: Schleswig-Holstein, Niedersachsen, Hessen und Sachsen-Anhalt) im Zeitraum 2006 bis 2022 vorgenommen. Insgesamt wurden 443 Schadensfälle, die im Sachgebiet Mykologie- und Komplexerkrankungen der NW-FVA bearbeitet bzw. im Waldschutzmeldeportal der NW-FVA gemeldet wurden, analysiert (Abb. 44).

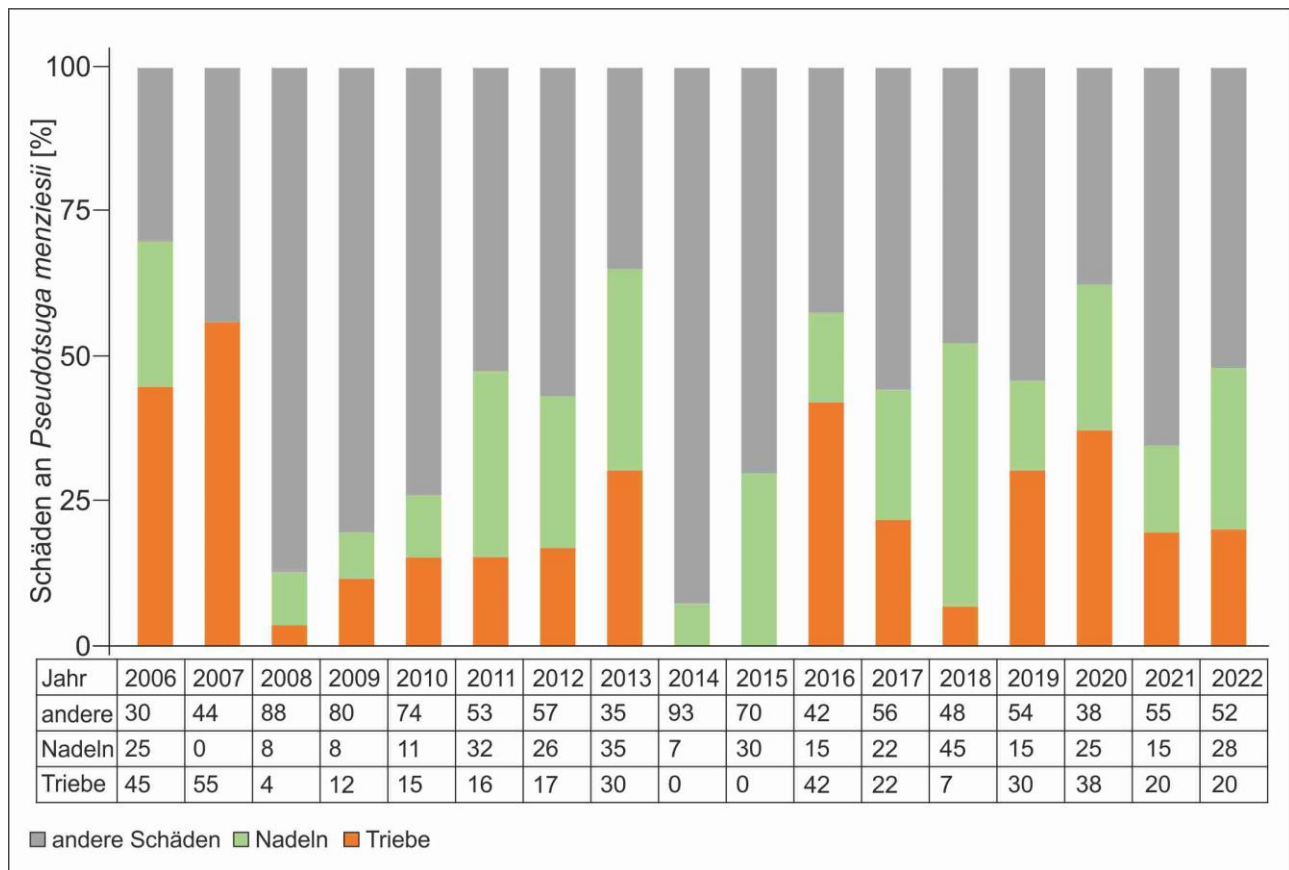


Abb. 44: Untersuchte Schadensfälle an Douglasie im Zuständigkeitsbereich der NW-FVA, die im Sachgebiet Mykologie- und Komplexerkrankungen bearbeitet bzw. im Waldschutzmeldeportal der NW-FVA gemeldet wurden (n = 443).

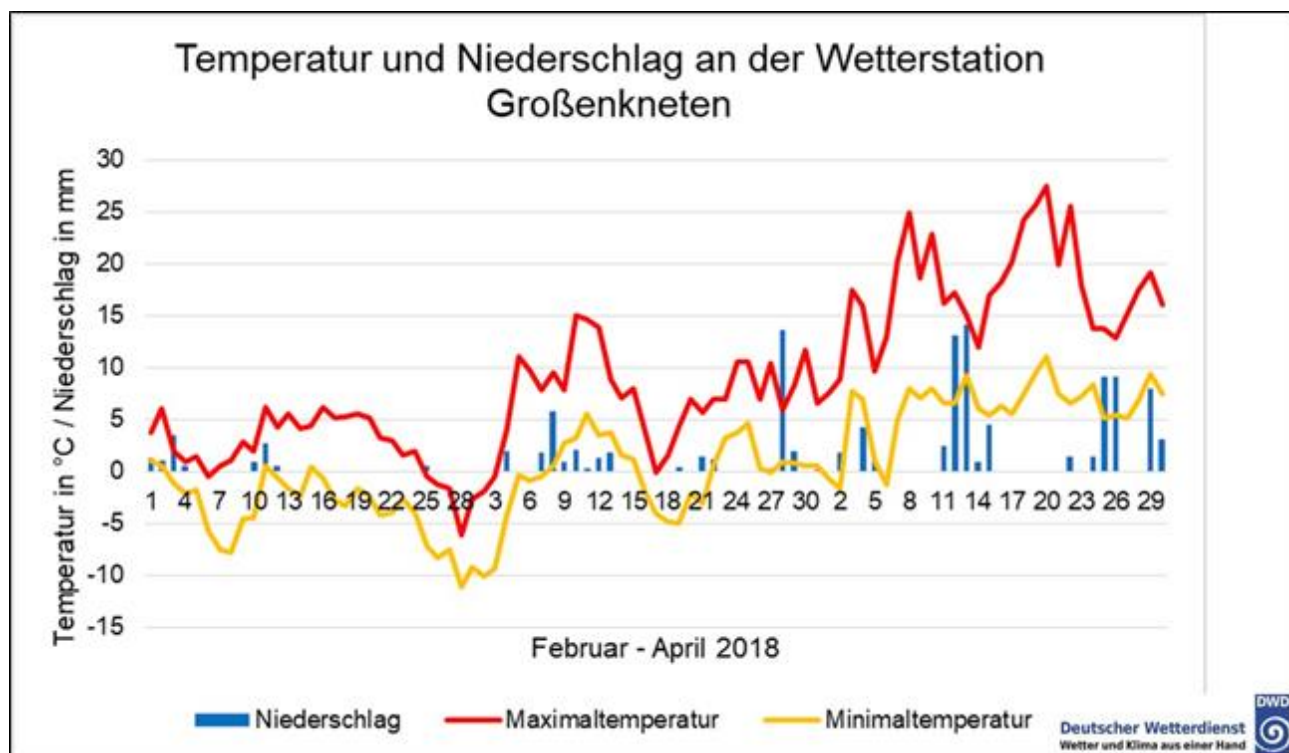


Abb. 45: Temperaturverlauf an der Station des Deutschen Wetterdienstes (DWD) in Großkneten vom 01.02.-29.04.2018. Quelle: Deutscher Wetterdienst – Climate Data Center (CDC): Tägliche Stationsmessungen der mittleren Lufttemperatur in 2 m Höhe in °C für die Wetterstation 44 Großkneten.

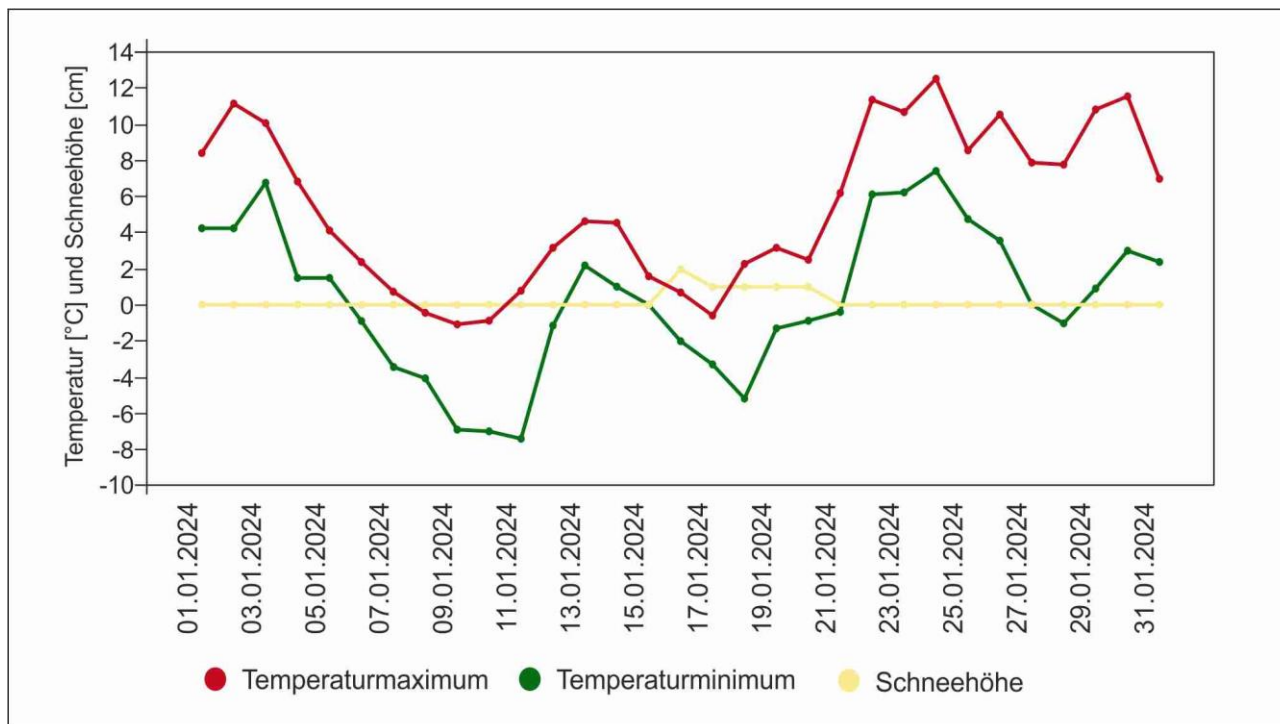


Abb. 46: Temperaturverlauf an der DWD-Wetterstation in Großkneten vom 01.01.2024-31.01.2024. Quelle: Deutscher Wetterdienst – Climate Data Center (CDC): Tägliche Stationsmessungen der mittleren Lufttemperatur in 2 m Höhe in °C für die Wetterstation 44 Großkneten, abgerufen am 28.03.2024.

Die Anteile der Schäden an Nadeln oder Trieben bei Douglasie waren im Betrachtungszeitraum sehr unterschiedlich. Bei der Schadverteilung im Jahr 2018 war ein besonders hoher Anteil von Schäden an Nadeln, verursacht durch die Rußige Douglasienschütte, auffällig. Die Ursachenanalyse ergab, dass das verstärkte Auftreten der Rußigen Douglasienschütte in vielen Regionen Niedersachsens, Hessens und Sachsen-Anhalts durch einen Barfrost ausgelöst wurde (Abb. 45, siehe 27.02-04.03.2018). Unter Barfrost versteht sich ein strenger Frost meist unter -10 °C ohne Schneelage. Mit *N. gaeumannii* infizierte Nadeln können bis zu drei Jahren grün bleiben, jedoch ist ihre Frosthärte herabgesetzt. Der beobachtete Barfrost führte so zum Verröten und zum Abfallen (Schütten) vieler infizierter Nadeln in ihrem ersten Winter. Die Knospen bleiben allerdings, soweit nicht noch zusätzlich Triebsterben-Erreger im Schadgeschehen involviert waren, intakt. Ein entsprechender Ausbruch von massiver Rußiger Douglasienschütte wurde 2024 nach einem Barfrostereignis im Januar 2024 (Abb. 46) verzeichnet.

Im Zeitraum 2010 bis 2021 gab es in Schleswig-Holstein, Niedersachsen, Hessen und Sachsen-Anhalt 396 Beratungsfälle der NW-FVA zur Douglasie mit pilzlichen oder komplexen Ursachen: davon 20 % Beratungsfälle mit Rußiger Douglasienschütte, 18 % mit Triebsterben-Erregern, 10 % mit Wurzelschwamm, 4 % mit Hallimasch, 10 % mit Diaporthe/Phomopsis-Arten, 7 % mit Douglasien-Wollläusen und 4 % mit Douglasien-Gallmücken. 7 % der Schäden ließen sich ursächlich auf eine unsachgemäße Pflanzung (Bildung von sogenannten „Entenfüßen“), schlechtes Pflanzmaterial oder zu starke Wurzelschnitte zurückführen.

Nach dem Erstnachweis der Douglasien-Gallmücken in den Trägerländern der NW-FVA, in Hessen im Jahr 2018 (NW-FVA 2019: Waldschutzinfo Nr. 02 / 2019, Erstnachweis von Douglasien-Gallmücken in Hessen), haben sich diese im Projektzeitraum auch in Niedersachsen und Sachsen-Anhalt ausgebreitet.

Im Rahmen der routinemäßig durchgeführten Waldschutzberatungen in Hessen wurde 2023 ein weiterer pilzlicher Schütteerreger von Douglasie festgestellt: *Rhizosphaera merioides* \equiv *Hormonema merioides* = *Rhizosphaera pseudotsugae*, Abb. 47). Die betroffenen Douglasien wiesen zudem einen Befall mit Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum* s.str.), *Diplodia sapinea* und *Contarinia* spp. sowie *Cytospora*-Krebs auf.

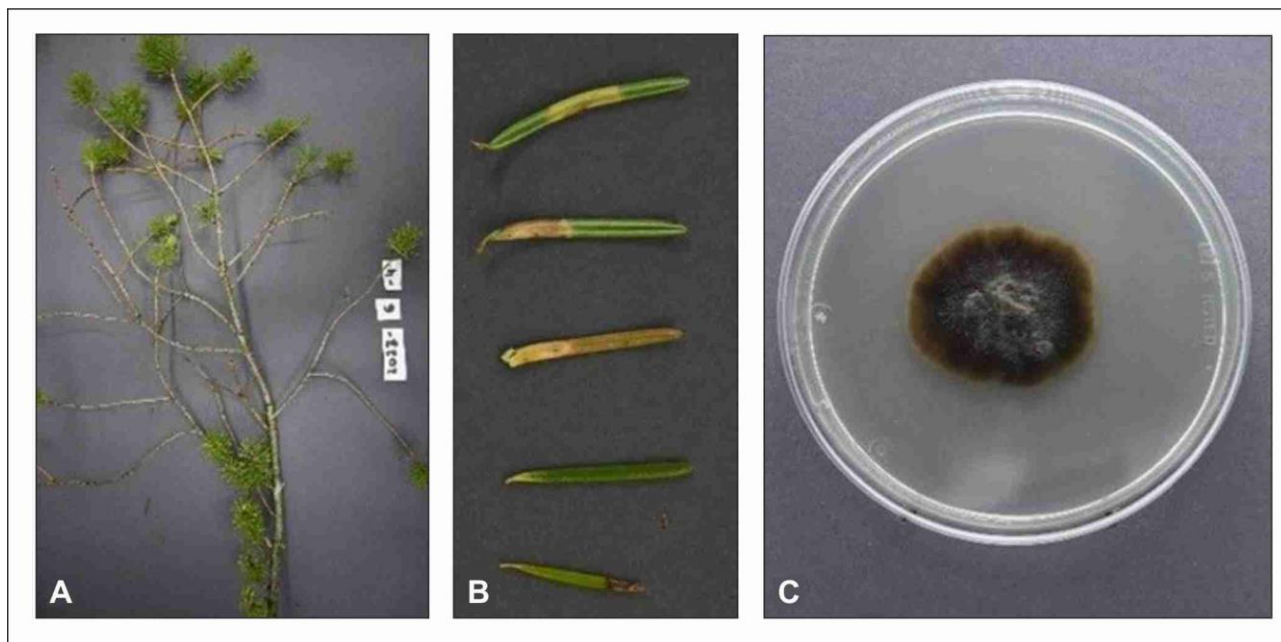


Abb.47: (A, B) Douglasie in deren Nadeln *Rhizosphaera merioides* nachgewiesen wurde, (C) *Rhizosphaera merioides* in Reinkultur.

Infolge der außergewöhnlichen Witterungsbedingungen seit 2018 (Dürre, Hitze, milde Winter) waren in hessischen Douglasienbeständen auch Absterbeerscheinungen durch Hallimasch (*Armillaria ostoyae*) zu verzeichnen. 2024 wurde der Rotstreifigkeits-Erreger *Amylostereum chailletii* (Tannen-Schichtpilz, Erreger der Rotstreifigkeit von Tannen und Fichten) bei Douglasien einer künstlichen Verjüngung in Niedersachsen nachgewiesen. Dieser Weißfäulepilz wurde auch als Schaderreger in älteren Douglasienbeständen Hessens und Niedersachsens identifiziert.

II.1.3.4 Diskussion und Ausblick

Rußige Douglasienschütte und Douglasiengallmücken wurden in allen Untersuchungsbeständen gefunden. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass die Krankheit und der Schädling in Südwestdeutschland flächendeckend auftreten. Der Pilz schädigt die Nadeln und kann möglicherweise zu einer systemischen Erkrankung des Baums führen, die sich in einem gestörten Schwefelhaushalt äußern dürfte. Der Mangel an reduziertem Schwefel kann die Anfälligkeit erkrankter Nadeln für Barfrostschäden erklären. Vor diesem Hintergrund ist die Beobachtung des Feinwurzelszustands der Douglasien dringend geboten. Besondere Bedeutung kommt hier dem Wurzelschwamm zu. Der Pilz findet sich in nahezu allen Douglasienstämmen (Abb. 43). Er ist der bedeutendste wurzelbürtige Holzfäuleerreger und kann selbst lebende Wurzeln angreifen (Butin, 1983). Dies stellt ein besonderes Problem für die Kulturtechnik im Wald dar, weil die jungen Douglasien sehr empfindliche Wurzeln haben (Burschel & Huss, 1987). Der Wurzelschwamm kann jahrelang unbemerkt in seinen Wirtsbäumen wachsen, da augenscheinlich keine (spezifischen) Symptome feststellbar sind. Es besteht aber die Gefahr, dass er in Trockenjahren eine schwerwiegende Wurzelfäule hervorruft und zu verstärktem Wassermangel beim Baum führt (Butin, 1983, Terhonen et al., 2019). Um diese Hinweise zu prüfen, wären Untersuchungen an gestressten und vitalen Jungpflanzen im Pflanzgarten nötig. Erst dies würde die Koch'schen Postulate erfüllen und zu belastbaren Erkenntnissen führen.

In abgestorbenen Douglasien-Triebspitzen wurde *Diplodia sapinea* (Diplodia-Triebsterben) festgestellt. Der Pilz kann bei Wirtswechsel an Virulenz zulegen (Blumenstein et al., 2022). Deshalb ist es angeraten, Diplodia-Infektionstests mit jungen Douglasien durchzuführen, um die Gefahr einzuschätzen, die von diesem Pilz in Zukunft für den Douglasienanbau ausgeht. Zudem ist nicht geklärt, ob *D. sapinea* in Douglasien auch endophytisch, wie bei seinen Hauptwirtsbäumen (Kiefern), vorkommen kann. Ebenso ist dies für *Sirococcus conigenus* (Erreger des Fichten-Triebsterbens) bei Douglasie zu klären.

Die Nadelschütte war in den vergangenen Jahren wiederholt mit Barfrostergebnissen verbunden (vgl. Abb. 44 bis 46). Auch früher schon wurden Nadelschäden an Douglasie durch eine konvektiv sinkende Inversionsschicht ohne Schneelage bei geringer relativer Luftfeuchte beobachtet (Klein, 1988). Hintergrund für die Barfrostschäden könnte ein schüttebedingt gestörter Vorrat an reduziertem Schwefel sein. Diese Feststellung sollte unter Klimakammerbedingungen geprüft werden, um Aussagen für den Ausschluss bestimmter Standorte treffen zu können.

II.1.4 Stressphysiologie und Herkunftsscharakterisierung (AP 4)

Der Schüttepilz blockiert mit seinen Pseudothecien die Spaltöffnungen der Douglasien (Manter et al., 2000). Dies könnte den Gaswechsel der Bäume stören und zu oxidativem Stress führen (Lyr 1955; Manter et al., 2000). Des Weiteren gibt es anscheinend Herkünfte der Douglasien, die resistenter oder toleranter gegen die Erkrankung an Rußiger Douglasienschütte sind (Hood, 1982; Blada 1988). Resistenz bedeutet, dass die Bäume den Krankheitserreger identifizieren und mit einem oxidativen Ausbruch reagieren können (Hogenhout et al., 2009). Auch dies müsste sich in einem oxidativen Signal kenntlich machen. Deshalb wurde im VitaDou-Projekt der Einfluss des Erregers der Rußigen Douglasienschütte auf die oxidative Belastung der Nadeln und ihre Abwehr im antioxidativen System analysiert.

Phenole sind konstituierende Bestandteile des Lignins in den Zellwänden der Pflanzen und formieren die Tannine. Ihnen kommt eine wichtige Rolle bei der Pathogenabwehr zu (Swain, 1979). Deshalb wurde geprüft, inwieweit Douglasien auch mit phenolischen Metaboliten auf die Erkrankung an Rußiger Douglasienschütte reagieren.

Ziel aller Untersuchungen war, Hinweise auf physiologische Resistenz- oder Toleranzmechanismen in den Douglasien zu erarbeiten. Solche Kenntnisse wären ein Trittstein auf dem Weg hin zur Identifizierung resistenter oder toleranter Douglasienherkünfte. Zu diesem Zweck wurden Klimakammerversuche angestellt, adulte Baumhölzer untersucht sowie Herkunftsversuche analysiert.

II.1.4.1: Rußige Douglasienschütte und oxidativer Stress

Die Hypothese der Kommunikation von Pilz und Baum auf dem Wege der oxidativen Belastung und Abwehr wurde in einem Klimakammerexperiment an kontrolliert infizierten Douglasiensämlingen von drei zugelassenen Herkünften grundlegend getestet. Die Douglasien wurden in einem Sand-Torf-Gemisch (5:1) mit 4,5 g / l Langzeitdünger ausgesät und in zwei baugleichen Fitotrin SGC120-Klimakammern (Weiss Technik, Reiskirchen) kultiviert. Die Anzuchtbedingungen waren den Bedingungen im Frühsommer angenähert (Tag/Nacht 16 / 8 h; 21 °C / 16 °C, RF immer 75 %, 500 µmol PAR / m² * s auf der Höhe der Nadeln). Die Sämlinge wurden kontrolliert infiziert, indem sie über ein Vierteljahr hin wöchentlich mit einer Mycelaufschwemmung aus einer *N. gaeumannii*-Reinkultur besprüht wurden (Lyr, 1955).

An den Sämlingen wurde der oxidative Stress sowie unterschiedliche Metabolite des antioxidativen Systems mit und ohne Erkrankung pflanzenphysiologisch untersucht. Der Stress wurde anhand von Ethanol (EtOH, Weiser für CO₂-Mangel), Wasserstoffperoxid (H₂O₂, Schlüsselverbindung im Metabolismus oxidativ wirksamer Sauerstoffspezies (ROS)) und Malondialdehyd (MDA, Abbauprodukt der Biomembranoxidation) angesprochen und seine Abwehr mit den spezifischen Konzentrationen von Ascorbat (Asc) und Glutathion (GSH; Antioxidantien im Foyer-Halliwell-Assada-Zyklus, FHA-Zyklus) und der Glutathionreduktaseaktivität (GR, GSH-regenerierendes Enzym im FAH-Zyklus) untersucht (Abb. 48; Rennenberg et al., 2006).

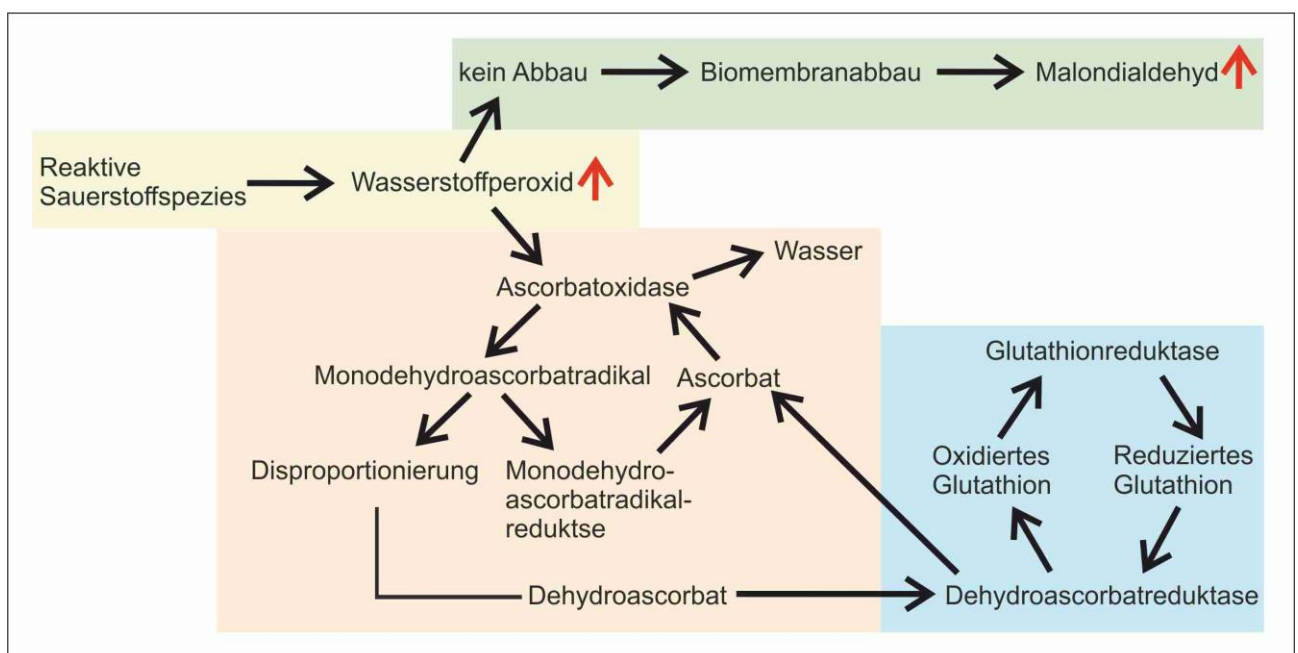


Abb. 48: Übersicht über die Zusammenhänge der verschiedenen Metabolismen im antioxidativen System. Die farbigen Kästen repräsentieren unterschiedliche Kreisläufe, die alle miteinander verbunden und dementsprechend abhängig von einander sein können.

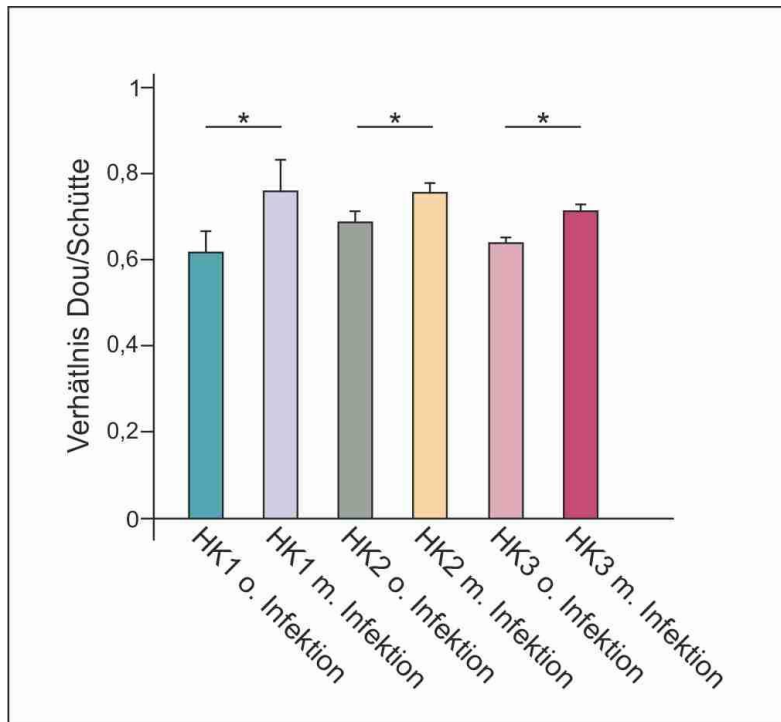


Abb. 49: Genetischer Nachweis zur Infektion mit rußiger Douglasenschütte von Sämlingen dreier zugelassener Douglasienprovenienzen.

Um die Infektion der Sämlinge zu belegen, wurden alle drei Herkünfte anhand der ct-Verhältnisse von Schütte-RNA (Aktin) zu Douglasien-RNA (Tubulin) quantitativ molekulargenetisch untersucht (Winton et al., 2002). Die gesunden Douglasien wiesen im Durchschnitt aller Herkünfte ein ct-Verhältnis von lediglich $0,65 \pm 0,036$ auf, während dieser Kennwert bei den infizierten Pflanzen signifikant auf $0,74 \pm 0,026$ angestiegen war (Abb. 49). Erfahrungsgemäß kann ein Wert um 0,65 als Schwellenwert angenommen werden, wenn keine Infektion vorliegt. Werte oberhalb dieses Wertes weisen auf eine Erkrankung an Rußiger Douglasenschütte hin. Werte über 1 würden bedeuten, dass in den Analysen mehr RNA von *N. gaeumannii* vorhanden war als RNA von Douglasie. Da der Pilz sehr langsam in Kultur wächst und die Sämlinge schon nach 6 Monaten geerntet wurden, waren Werte über 1 eher unwahrscheinlich. Nichtsdestotrotz konnte für die Infektion eine signifikante Erhöhung des Verhältnisses von Douglasie zu Pilz gemessen werden, was eine erfolgreiche Infektion bestätigt. Durch die Etablierung der genetischen Quantifizierung im Labor der FAWF konnten für an Mehltau erkrankte Eichen ähnliche Erfolge erzielt werden. Der Schwellenwert für nicht infizierte Pflanzen liegt auch hier bei etwa 0,65, während das ct-Verhältnis teilweise weit über 1,0 sein kann (aus dem Abschlussbericht des Verbundvorhabens MetaEiche). Dies hat den Grund, dass der Mehltaupilz biotroph ist und intrazellulär, also in den Zellen wächst. Dadurch wächst der Pilz deutlich schneller und schädigt die Eichenblätter in einem Ausmaß, dass sie nach etwa zwei Wochen ausgetrocknet sind (aus dem Abschlussbericht des Verbundvorhabens MetaEiche). Durch das schnelle Wachstum kann auch ein höherer ct-Wert für Mehltau als für den Pilz der Rußigen Douglasenschütte gemessen werden. Dieser wächst in der Regel sehr langsam, sodass erst nach einigen Monaten erste Fruchtkörper ausgebildet werden können. Ein Grund dafür ist das interzelluläre Wachstum des Pilzes, er sitzt also zwischen den Zellen einer Nadel und kommt somit langsamer an ausreichend Nährstoffe.

In den Nadeln gesunder junger Douglasienpflanzen lagen durchschnittlich 1 bis 2 $\mu\text{mol/g}$ TS Ethanol vor (Abb. 50 A). Ethanol ist das Endprodukt des anaeroben Abbaus von Glucose. Die Ethanolproduktion wird bei Anwesenheit von Sauerstoff zugunsten der aeroben Dissimilation unterbunden (Richter 1988). Dementsprechend müsste der Schüttepilz die Ethanolgenese limitieren, wenn er die Stomata blockiert, was zur intrazellulären Sauerstoffanreicherung führt (Manter et al., 2000). Damit übereinstimmend ließ sich nur im Phloem gesunder adulter Douglasien Ethanol nachweisen (Kelsey & Manter, 2004). Auf der anderen Seite gaben die Setzlinge im Klimakammerexperiment des VitaDou-Projekts keinen Hinweis auf weniger Ethanol nach der Schütteinfektion (Abb. 50 A). Das dürfte damit zusammenhängen, dass der Pilz zum Zeitpunkt der Untersuchung noch nicht fruktifiziert hatte. Offensichtlich war es in den Nadeln noch nicht zu einer Störung des Gaswechsels gekommen.

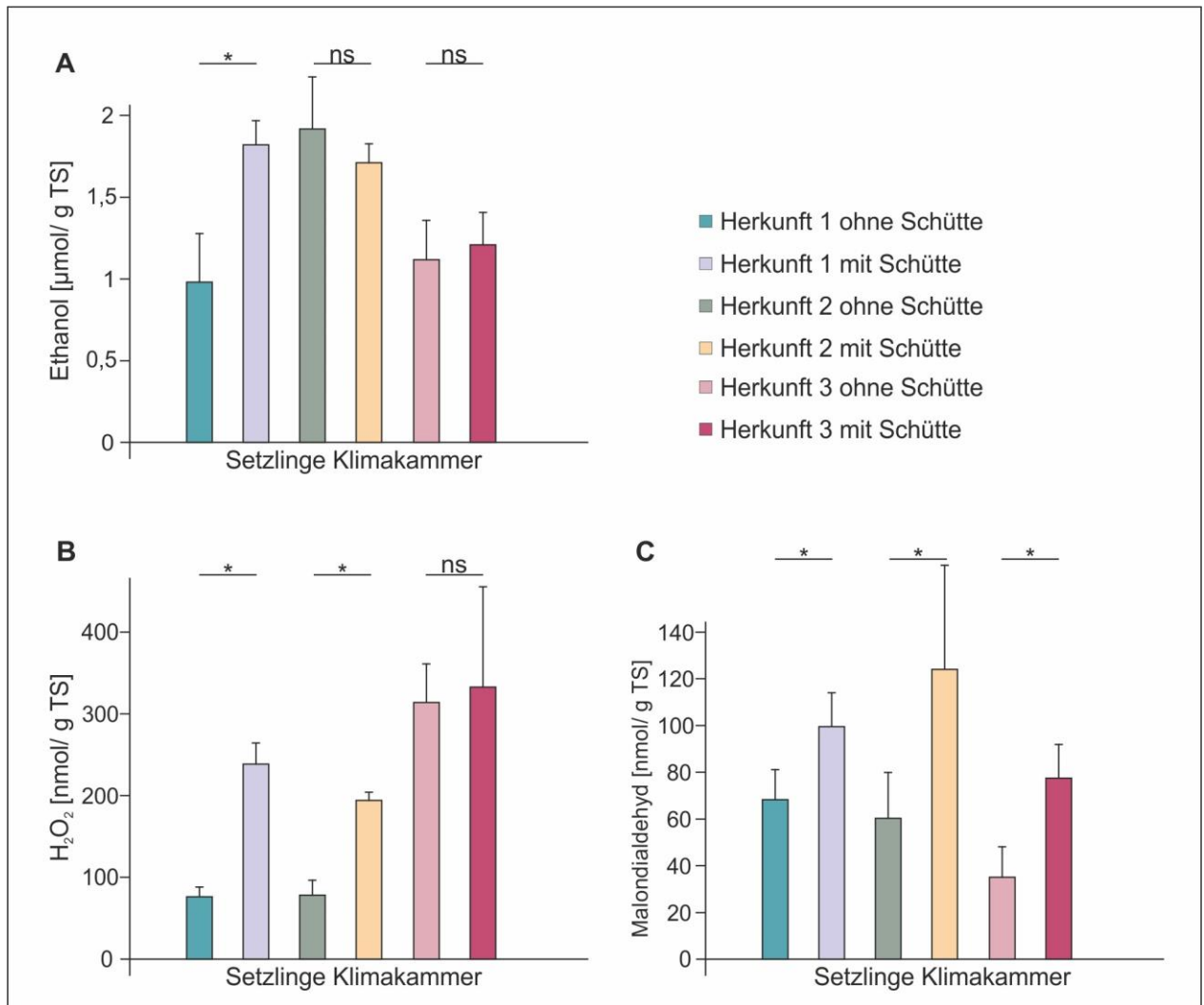


Abb. 50: Nadelgehalte an Ethanol (A), Wasserstoffperoxid (B) und Malondialdehyd (C) von Nadeln junger Douglasienpflanzen (6 Monate) ohne und mit Schütteinfektion unter Klimakammerbedingungen. Das Ethanol wurde photometrisch mit der Alkohol-Dehydrogenasemethode, das Wasserstoffperoxid mit der Xylenorangemethode und das Malondialdehyd mit der Thiobarbitursäuremethode quantifiziert (Bücher & Redetzki, 1951; Jang et al., 1990; Peever & Higgins, 1989). Die GR-Aktivität wurde photometrisch anhand der Kinetik des NADH-Verbrauchs gemessen (Polle et al., 1990).

Im Durchschnitt ließen sich in den gesunden Douglasiensämlingen der Herkünfte 1 und 2 fast 80 nmol H_2O_2 / g TS in den Nadeln nachweisen. Lediglich die Herkunft 3 hatte schon ohne Pilzinfektion mit über 300 nmol H_2O_2 / g TS zu kämpfen (Abb. 50 B). Im Vergleich dazu liegen die Peroxidkonzentrationen in den Blättern von adulten und juvenilen Eichen mit Werten im unteren einstelligen mikromolaren Bereich und in denen adulter Rotbuchen mit Werten im zweistelligen nanomolaren Bereich in einer vergleichbaren Größenordnung, die normale physiologische Konzentrationen darstellen (Arab et al., 2018; Bleh, Seegmüller, 2022; noch unveröffentlichte Daten aus dem Klimawald 2100-Projekt der FAWF; Cheeseman, 2007; Siess, 2022). Die erkrankten Sämlinge wiesen je nach Herkunft um bis zu dreifach erhöhte Wasserstoffperoxidgehalte auf. Die Unterschiede waren bei zwei von drei untersuchten Herkünften signifikant (Abb. 50 B). Die hohen Wasserstoffperoxidkonzentrationen weisen auf eine erhebliche oxidative Belastung der erkrankten Nadeln hin. Die Belastung resultiert jedoch nicht aus einem gestörten Gaswechsel (s.o.). Sie sind eher das Signal eines oxidativen Ausbruchs oder verstärkte Lignifizierung zur Errichtung mechanischer Barrieren für den Pilz (Hogenhout et al., 2009; Laitinen et al., 2017; Hanley et al., 2007).

Gesunde Douglasiensämlinge hatten je nach Herkunft Malondialdehydgehalte zwischen etwa 35 und 70 nmol/g TS (Abb. 50 C). Diese Werte sind günstiger als in den Nadeln junger Fichten und in den Blättern junger Eichen (Polle et al., 1999; Arab et al., 2018). Mit der oxidativen Belastung ging eine durchwegs signifikante Erhöhung der Malondialdehydkonzentrationen um bis zu einem Faktor zwei einher (Abb. 50 C). Offensichtlich verursachte die Erkrankung an Rußiger Douglasienfäule auch schon ohne gestörten Gaswechsel schwerwiegende Biomembranschäden in den Nadeln. Die Bäume sind wohl nicht in der Lage, den oxidativen Pathogenangriff mit ihrem antioxidativen System aufzufangen.

Ascorbat ist ein entscheidendes Antioxidans im antioxidativen System der Pflanzen (Abb. 44; Assada, 1996). In den Nadeln gesunder Douglasiensetzlinge waren zwischen etwa 2,5 und 6 μmol Ascorbat/ g TS (Abb. 51 A) nachweisbar. Im Gegensatz dazu zeichneten sich ein Jahr alte Douglasien-Jungpflanzen in einem anderen

Experiment sowie junge Fichten im Freiland durch etwa fünf- bis zehnfach höhere Ascorbatkonzentrationen aus (Polle et al., 1999; Du et al., 2016). Unter erhöhter oxidativer Belastung sollte der Ascorbatgehalt in den Nadeln ansteigen (Rennenberg et al., 2006). Im Gegensatz zu dieser Hypothese reagierten die drei untersuchten Douglasienherkünfte uneinheitlich auf die erhöhte oxidative Belastung durch die Schütteinfektion: Je nach Herkunft wurde eine signifikante Zu- oder Abnahme oder kein Effekt beobachtet (Abb. 51 A). Offensichtlich hat das antioxidative System der Douglasien hinsichtlich der Ascorbatgehalte nicht konsistent auf die Belastung durch den Pilz reagiert.

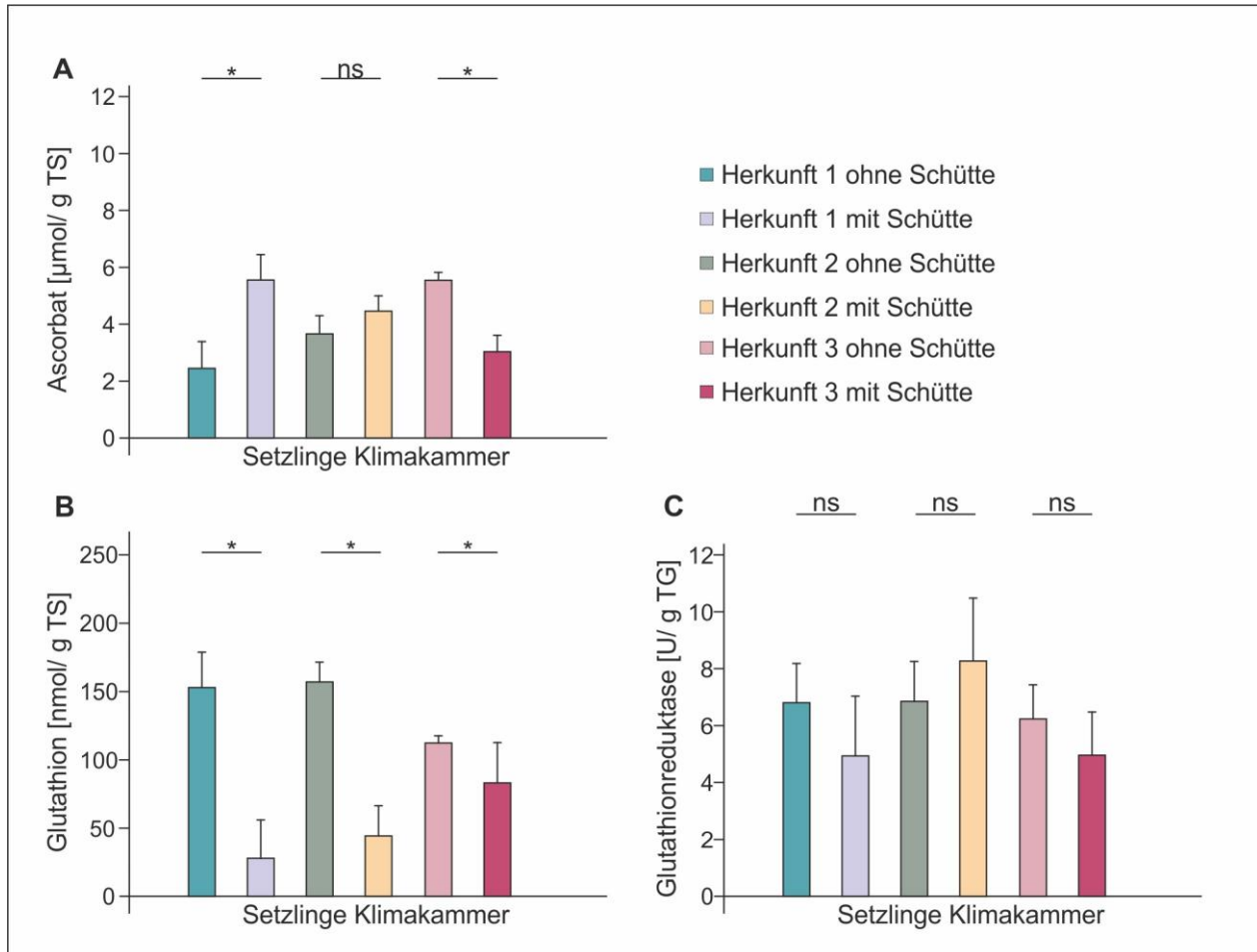


Abb. 51: Nadelgehalte an Ascorbat (A) und Glutathion (B) sowie die apparente Nadelaktivität der Glutathionreduktase (C). Das Ascorbat wurde photometrisch mit der Ascorbat-Peroxidase-Methode bestimmt und das Glutathion mittels HPLC-FD nach Derivatisierung mit Monobromobiman (Ascorbatmethode im Haus entwickelt; Schupp, 1991).

Die jungen Douglasienetzlinge konnten auf 100 bis 150 nmol Glutathion/ g TS als zweitem wichtigen Antioxidans im FHA-Zyklus zurückgreifen (Abb. 51 B). Damit entsprechen sie lediglich etwa einem Fünftel bis einem Zehntel der Gehalte einjähriger Douglasien aus einem anderen Experiment und etwa einem Drittel der Nadelspiegel junger Fichten im Freiland (Polle et al., 1999; Du et al., 2016). Die Gehalte wiederholen damit die Diskrepanz, die sich auch beim Ascorbat zu der anderen Untersuchung aufgetan hat. Offensichtlich sind die gesunden Douglasienetzlinge im VitaDou-Projekt unter ausnehmend inoxidativen Bedingungen gewachsen.

Die Anpassung an oxidative Belastungen erfolgt bei Nadelgehölzen wie beispielsweise der Fichte auf der Ebene von Antioxidantien wie dem Glutathion. So wehren diese Pflanzen sommerlichen Trockenstress ab und bauen ihre Winterhärte auf, indem sie die Glutathiongehalte erhöhen (Polle & Rennenberg, 1992). Im Gegensatz dazu führte die interzelluläre Anwesenheit des Pilzes in den Nadeln dazu, dass die Glutathionwerte konsistent bei allen Herkünften signifikant um bis zu vier Fünftel auf unbedeutende Spuren abgesunken sind, auch wenn schon die gesunden Douglasien arm an Glutathion waren (Abb. 51 B). Offensichtlich greift die Pilzinfektion systemisch direkt negativ in den Glutathion-Pool der Bäume ein, er schmälert den Vorrat an reduziertem Schwefel. Dies dürfte sich direkt limitierend auf die sommerliche Trockenstressresistenz und die Winterhärte der Pflanzen auswirken (Kunert & Foyer, 1993; Rennenberg et al., 2006).

Darüber hinaus kommen dem Glutathion weitere relevante Aufgaben in der Physiologie der Pflanzen zu: Es leitet als Glutathion-Addukte giftige Produkte des Biomembranabbaus (Hexanonenal, HNE) dem Downstream-Metabolismus zu (Miranda et al., 2009). Die GSH-Verarmung führt dazu, dass Umweltbelastungen eher irreversible Zellschäden durch giftige Intermediäre des Biomembranabbaus verursachen. Damit

übereinstimmend wurde im Klimakammerexperiment des VitaDou-Projekts unter Pilzeinfluss signifikant mehr MDA als Signal mainfester Zellschäden beobachtet (Abb. 50 C).

Glutathion stellt die wichtigste Speicher- und Transportform für reduzierten Schwefel in den Bäumen dar (Herschbach & Rennenberg, 1997). Es ist für die Proteinsynthese im Frühjahrsaustrieb unerlässlich. Ein Mangel an reduziertem Schwefel verursacht im Frühjahr Kümmerwuchs mit kurzen chlorotischen Trieben, verzweigten Nadeln und verholzten Sprossen (Burzlaff et al., 1988). Diese Erkenntnis trägt direkt dazu bei, die negativen WZE-Bonituren des devitalisierten Bestandes RLP02 zu erklären (vgl. Kap. II.1.2.3.2). Insgesamt legen die Erkenntnisse aus dem Klimakammerexperiment des VitaDou-Projekts die Schlussfolgerung nahe, dass die Schütteinfektion nicht nur wie bisher bekannt Nadeln Schäden verursacht, sondern die Bäume durch Verarmung an reduziertem Schwefel systemisch schwächt.

Gesunde Douglasienetzlinge hatten Glutathionreduktase-Aktivitäten im Bereich von etwa 7 U/ g TS (Abb. 51 C). Dies übertrifft die Aktivität dieses Enzyms bei jungen Fichten im Freiland um etwa das Doppelte (Polle et al., 1999). Wie am Beispiel der Fichtennadeln im oxidativen Winterstress gezeigt, aktivieren die immergrünen Gehölze dieses Enzym unter erhöhtem Wasserstoffperoxid (Douglas et al., 1993; Cheeseman, 2007). Im Gegensatz dazu hat die Wasserstoffperoxidanreicherung im Zusammenhang mit der Pilzinfektion nicht zu mehr GR-Aktivität geführt (Abb. 51 C). Die Nadelgehalte an Ascorbat und Glutathion sowie die Glutathionreduktaseaktivität zeigen, dass sich das Wasserstoffperoxid nicht intrazellulär bemerkbar gemacht hat. Deshalb liegt die Schlussfolgerung nahe, dass die erhöhten Wasserstoffperoxidgehalte apoplastischen Ursprungs sind und mit der Lignifizierung zusammenhängen (Laitinen et al., 2017). Mehr Lignifizierung könnte durch eine Stärkung der Zellwände zur Abwehr des Pilzes der Rußigen Douglasien-Schütte beitragen (Hanley et al., 2007). Weitere Untersuchungen dieser Hypothese finden sich in Kap. II.1.4.2.

Auf den Erkenntnissen aus den Klimakammerversuchen aufbauend wurden die gleichen Parameter an einjährigen Nadeln gesunder und kontrolliert infizierter Douglasien im Pflanzgarten überprüft. Die Douglasien aus dem Pflanzgarten waren ab April 2022 als zweijährige getopfte Pflanzen unter Klimakammerbedingungen kultiviert worden. Die Kulturbedingungen in den Klimakammern entsprachen dem Klimakammerversuch 2023 (Kap. II.1.4.1). Abweichend davon wurden die Pflanzen für das Pflanzgartenexperiment in den Klimakammern mit dem Pilz infiziert, indem frische erkrankte Zweige adulter Douglasien zwischen Mai und Juli 2022 über den jungen Bäumen aufgehängt wurden (Manter et al., 2000). Die Zweige wurden wöchentlich erneuert. Ab Juli wurden die Pflanzen ins Freiland am Forstlichen Genressourcenzentrum Antonihof bei Trippstadt gebracht, wo die Töpfe bodeneben im Beet eingegraben wurden (Abb. 52). Das Klima dort ist kollin-subozeanisch, sodass es den Ansprüchen der Pflanzung genügt. Nach Überwinterung wurde das Pseudothecienwachstum im Frühjahr 2023 an je sechs zufällig ausgewählten Pflanzen ohne und mit Pilzinfektion okular eingeschätzt. Sowohl infizierte als auch nicht-infizierte Pflanzen hatten einzelne Pseudothecien unter den einjährigen Nadeln. Für die physiologischen Analysen wurden im Juni 2023 nach der Entfaltung des neuen Jahrestriebes Proben der einjährigen Nadeln von je sechs zufällig ausgewählten Bäumen ohne und mit Infektion gewonnen. Auch nach der molekulargenetischen Analyse wiesen alle Pflanzen vergleichbare Infektionsraten auf (ct-Verhältnis $0,73 \pm 0,02$ ohne bzw. $0,75 \pm 0,06$) mit Schütteinfektion.

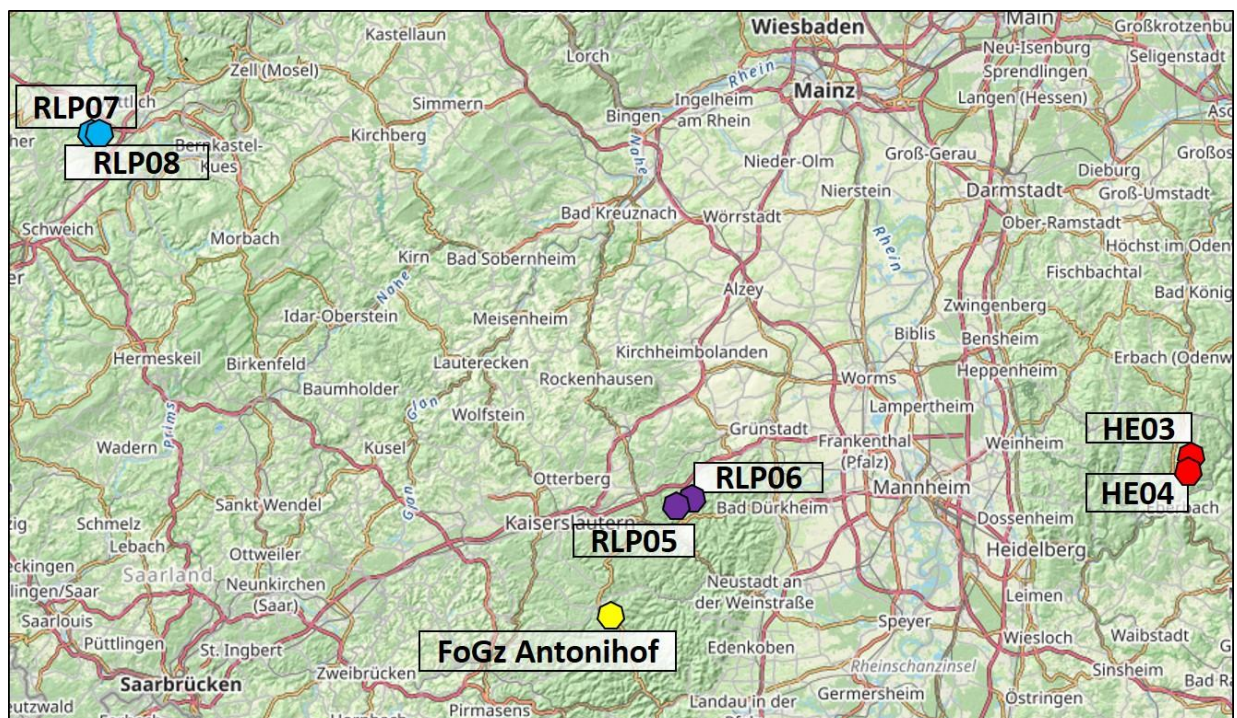


Abb. 52: Lage der zusätzlichen Untersuchungsbestände ab 2024 sowie Forstliches Genressourcenzentrum (FoGz) Antonihof (Pflanzgartenexperiment 2023).

Die Douglasien im Pflanzgartenexperiment wiesen knapp 1,3 μmol Ethanol/ g TS auf (Abb. 53 A). Dies entsprach den Nadelgehalten im Klimakammerexperiment 2023 (vgl. Abb. 50 A). Wie in den Klimakammern beeinflusste der Pilz diesen Kennwert nicht (Abb. 53 A). Offensichtlich reichten die wenigen Pseudothecien auf den einjährigen Nadeln im Pflanzgarten nicht aus, um den Gaswechsel merklich zu stören.

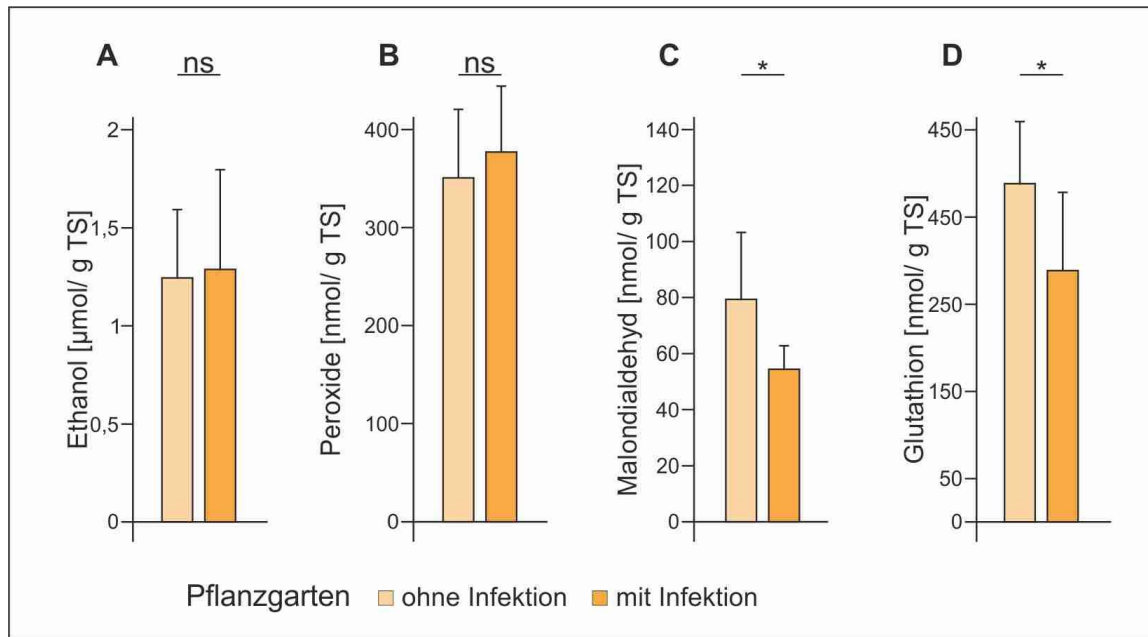


Abb. 53: Gehalte einjähriger Nadeln ohne und mit Infektion mit *N. gaemannii* an Ethanol (A), Wasserstoffperoxid (B), Malondialdehyd (C) und Glutathion (D). Wegen der Analysemethoden vergleiche Erläuterungen zu den Abb. 50, 51.

Das Aufkommen an Wasserstoffperoxid lag im Pflanzgartenexperiment bei durchschnittlich 350 nmol/ g TS (Abb. 53 B). Dieser Wert übertraf die Beobachtung an den gesunden Keimlingen in den Klimakammern um etwa den Faktor vier und entsprach ohne Differenzierung nach der Infektionslage den Gehalten, die infizierte Douglasien in den Klimakammern aufwiesen. In Übereinstimmung mit den Erkenntnissen aus den Klimakammern dürften die erheblichen Wasserstoffperoxidkonzentration auf frühsummerliche Lignifizierungsaktivitäten in den Nadeln zurückzuführen sein, die den pathologischen Pilzeinfluss überdeckt haben (Laitinen et al., 2017). Offensichtlich führt die Pilzinfektion im Jahresrhythmus nicht zu unerwarteten oxidativen Belastungen.

Damit übereinstimmend machten sich in den infizierten Pflanzen auch keine pathologisch erhöhten MDA-Konzentrationen bemerkbar. Sie lagen im Gartenexperiment zwischen ca. 50 und 80 nmol/ g TS (Abb. 53 C). Dies entsprach in etwa den Erkenntnissen an den Klimakammer-Douglasien (vgl. Abb. 50 C). Im Gegensatz zum Klimakammerversuch wiesen jedoch die infizierten Douglasiennadeln nach einem Jahr sogar signifikant günstigere Malondialdehydwerte auf (Abb. 53 C). Übereinstimmend mit den einheitlichen Wasserstoffperoxidwerten hatte die milde Infektion die Biomembranen der Nadeln anscheinend nicht geschädigt. Vor diesem Hintergrund ist fraglich, ob solche Schäden eine Bedeutung für die Krankheitserscheinungen der Douglasien haben können.

Auf der anderen Seite bestätigte das Pflanzgartenexperiment die Beobachtungen an den Klimakammersämlingen hinsichtlich der Verarmung an reduziertem Schwefel (Glutathion; Abb. 53 D). Durchschnittlich wiesen die Bäumchen im Pflanzgarten ca. 350 nmol GSH / g TS auf. Das ist das zwei- bis dreifache dessen, was in den Klimakammern beobachtet wurde und entspricht in etwa den Nadelgehalten junger Fichten im Laufe der frühsummerlichen Schwefelmobilisierung unter Freilandbedingungen (Polle et al., 1999, Du et al., 2016). Auch in dieser physiologisch empfindlichen Phase hatten die infizierten Douglasien signifikant weniger reduzierten Schwefel zur Verfügung als die gesunden Bäume (Abb. 53 D). Das wird als Hinweis darauf gewertet, dass der Pilz wie oben beschrieben die Vitalität der Bäume zur Zeit der Triebentfaltung im Frühling besonders limitiert.

Um die Relevanz der Erkenntnisse aus dem Klimakammerversuch im Wald zu testen, wurden die Bestände RLP01/02 und BW03/04 hinsichtlich der oxidativen Belastung und ihrer Abwehr in den Jahren 2022 bis 2024 untersucht. Zum Zeitpunkt der Probenahme lagen in der Regel günstige Witterungsvoraussetzungen vor. Allerdings stellten sich die Erntetermine 2024 mit 4,04 mm/ $^{\circ}\text{C}$ für RLP01 und 3,81 mm/ $^{\circ}\text{C}$ für RLP02 als grenzwertig und die Termine 2023 mit 0,00 mm für BW03 und BW04 als unzweifelhaft dürr heraus (Tab. 2). Die betreffenden Analyseergebnisse wurden aus der Untersuchung ausgeschlossen, weil sie keine unverzerrten Erkenntnisse erlauben. In den Jahren 2022 und 2023 wurde zusammen mit der Probenahme der Wasserstatus der Bäume mittels Scholandertechnik anhand der Blattwasserpotenziale erhoben und die

einjährigen Nadeln der Probestämme quantitativ molekulargenetisch auf die Infektion mit *N. gaeumannii* hin untersucht (Scholander et al., 1965).

Die Blattwasserpotenziale der Douglasien lagen zwischen etwa 1 und 1,3 MPa (Tab. 14). Im Vergleich dazu verschlechterte sich der Wasserstatus über den Tag hin unter trockenen Bedingungen in Douglasien-Jungbeständen aus Oregon auf bis zu 2,1 MPa (Manter & Kavanagh, 2003). Offensichtlich litten die Douglasien der beiden untersuchten Bestandespaare zumindest zum Zeitpunkt der in Betracht gezogenen Probenahmen im VitaDou-Projekt nicht unter verschärftem Trockenstress.

Aber auch ansonsten spiegelte sich die Trockenheit nicht in den Blattwasserpotenzialen der Douglasien wider, zeigten doch insbesondere die Bäume auf den baden-württembergischen Flächen trotz erheblichem Wassermangels 2023 keine hohen Wasserpotenziale (Tab. 3, 14). Das Blattwasserpotenzial eignet sich folglich nicht ohne weiteres zur Ansprache einer kritischen Wasserversorgung der Douglasien, sondern bedarf weiterer Hintergrundinformationen wie bspw. die AR_{12d}.

Allerdings stellte sich der bessere Bestand in Rheinland-Pfalz RLP01 hinsichtlich seiner Blattwasserpotentiale vorteilhafter dar (Tab. 15). Gleichzeitig zeichnete er sich in beiden Jahren durch signifikant weniger Schütteinfektion aus (Tab. 15). Dies entspricht den Verhältnissen in den Küstenkaskaden von Oregon und Washington, wo die Douglasien in Jahren mit viel Schütteinfektion ebenfalls unter schlechtem Wasserstatus litten (Manter, Kavanagh, 2003; Lee et al., 2017). Andererseits unterschieden sich die baden-württembergischen Vergleichsbestände bei homogener Infektionslage nicht in ihren Blattwasserpotentialen (Tab. 15). Offensichtlich wirkt sich die Infektion mit *N. gaeumannii* negativ auf den Wasserstatus der Douglasien aus.

Die molekulargenetische Quantifizierung der Infektion mit *N. gaeumannii* stimmte für das Jahr 2022 mit den Befunden zur Fruchtkörperbildung auf den gleichen Nadeln überein (Abb. 18; Tab. 15). Je höher der Anteil der Pilz-RNA lag, umso mehr Pseudothecien auf den Nadelunterseiten konnten detektiert werden (Abb. 18 B; Tab. 15). Die gleichgerichtete Fruktifikation und undifferenzierte Pilz-RNA-Last auf niedrigem Niveau im Jahr darauf sowie auf den Flächen BW03/04 beider Untersuchungsjahre bestärken diese Ergebnisse (Abb. 18 A,B; 19 A,B). Damit übereinstimmend hat die Pilz-DNA-Menge auch im pazifischen Nordwesten der USA mit den Schüttesymptomen quantitativ korreliert (Temel et al., 2004). Dementsprechend stellt sich das Bestandespaar RLP01/02 2022 als aussagekräftiges Objekt für die Erkenntnis der Kommunikation von Pilz und Baum dar, während die anderen Beobachtungsjahre und das Bestandespaar BW03/04 zur Kontrolle falsch positiver Ergebnisse wertvolle Dienste leisten.

Tab.15: Genetische Quantifizierung der Infektion mit *N. gaeumannii* in den rheinland-pfälzischen und baden-württembergischen Untersuchungsbeständen anhand der ct-Verhältnisse. Werte in Klammern, Standardabweichungen. Die ct-Verhältnisse sind dimensionslos. Je kleiner das Verhältnis ist, umso geringer war die Last an Pilz-RNA im Vergleich zur Baum-RNA (s. o.). *, signifikante Unterschiede mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$. Zwischen den Jahren und zwischen den Regionen fanden keine statistischen Analysen statt, weil der Jahres- und der Regioneneinfluss nicht zu den Fragestellungen der VitaDou-Untersuchung gehörte. n = 8.

Bundesland	Fläche-Nr.	rel. Zustand Fläche	Blattwasserpotenziale (MPa)		ct-Verhältnis (Infektion mit Rußiger Douglasienschütte)	
			2022	2023	2022	2023
Baden-Württemberg	BW03	besser	1,24 (0,26)	0,79 (0,58)	0,981 (0,074)	0,788* (0,050)
	BW04	schlechter	1,26 (0,35)	0,93 (0,56)	0,988 (0,094)	0,860* (0,126)
Rheinland-Pfalz	RLP01	besser	0,95* (0,24)	0,88 (0,48)	0,797* (0,053)	0,786* (0,064)
	RLP02	schlechter	1,28* (0,28)	1,09 (0,37)	1,045* (0,309)	0,849* (0,033)

Die Ethanolgehalte der adulten Douglasien schwankten zwischen unter 1 und nahezu 3 $\mu\text{mol} / \text{g TS}$ und die Wasserstoffperoxidkonzentrationen zwischen etwa 200 und 500 $\text{nmol} / \text{g TS}$ (Abb. 52 A, D). Dies entspricht in etwa den Verhältnissen bei den juvenilen Setzlingen im Klimakammerexperiment (Abb. 50 A, B). Im Jahr 2022 wiesen die Douglasien im besseren Bestand RLP01 signifikant mehr Ethanol und signifikant weniger Wasserstoffperoxid auf als die schlechteren Vergleichsbäume im Bestand RLP02 (Abb. 52 A, B). Dies deutet darauf hin, dass der Gaswechsel in dem betreffenden Jahr mit der Folge einer erhöhten oxidativen Belastung schlechter war, wenn die Bäume unter der Erkrankung mit Rußiger Douglasienschütte litten (vgl. Tab. 14). Damit übereinstimmend blockierten 2022 in dem schlechteren Bestand RLP02 signifikant mehr Pseudothecien

des Pilzes die Stomata (Abb. 18 A). Im Jahr 2023 ließ sich bei denselben Bäumen kein Effekt der Erkrankung mehr auf das Nadelethanol und –wasserstoffperoxid feststellen (Abb. 52 A, B). Mit dieser Beobachtung konsistent ließen sich an denselben Douglasien nur vereinzelt Pseudothecien nachweisen und auch molekularbiologisch hatten sich die Unterschiede entscheidend verringert (Abb. 18 B; Tab. 14). Offensichtlich kann ein Zusammenhang zwischen der Infektion mit *N. gaeumannii* und der oxidativen Belastung der Nadeln nach wie vor nicht ausgeschlossen werden.

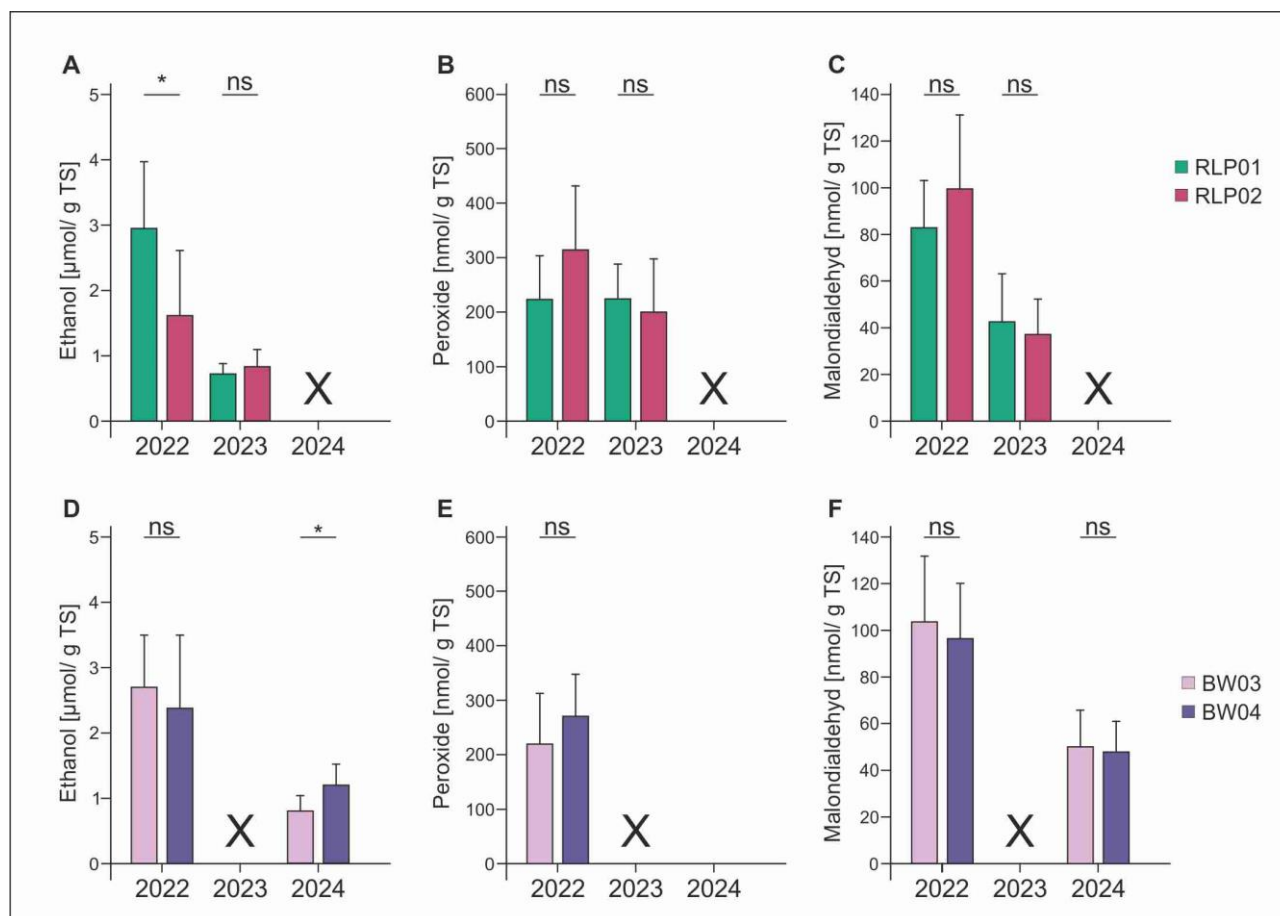


Abb. 54: Nadelgehalte von adulten Douglasien besserer und schlechterer Bestände in den Beständen RLP01/02 und BW03/04 an Ethanol (A,D) Wasserstoffperoxid (B,E) und an Malondialdehyd (C,F). Methoden vgl. Abb. 50. X, Daten nicht ausgewertet, weil Erntetermin in einer Trockenperiode. *, signifikante Unterschiede zwischen den besseren und schlechteren Beständen mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$. N = 8. (E) Die Messungen für 2024 wurden noch nicht ausgewertet

Im Gegensatz zu den Verhältnissen in den rheinland-pfälzischen Beständen unterschieden sich die Nadelgehalte an Ethanol und Wasserstoffperoxid im besseren und schlechteren Bestand der baden-württembergischen Bestände weder 2022 noch 2024 signifikant voneinander. Damit stimmt das undifferenzierte Niveau der Pseudotheciendichte in diesen Beständen überein (Abb. 19 A, C). Dies widerspricht nicht den Beobachtungen in Rheinland-Pfalz, trägt aber auch nicht zu ihrer Bestätigung bei. Auffällig ist, dass im schlechteren Bestand RLP02 2022 signifikant weniger Ethanol nachweisbar war als im besseren (Abb. 54 A). Das stimmt mit der Theorie überein, dass an CO₂ verarmte Douglasien ihren Ethanolvorrat veratmen, ließ sich aber 2024 nicht bestätigen.

In den Nadeln der adulten Douglasien gab es zwischen ca. 50 und 100 nmol Malondialdehyd/ g TS (Abb. 54 C, F). Auch dies entspricht den Verhältnissen bei den juvenilen Setzlingen in den Klimakammern (Abb. 50 C). Im Gegensatz zum Experiment unter kontrollierten Bedingungen ließ sich unter den Feldbedingungen in den Flächen RLP01 und RLP02 auch dann keine MDA-Akkumulation beobachten, wenn eine signifikante schüttegetriebene Gaswechselstörung und oxidative Belastung wie im Jahr 2022 vorlagen (Abb. 54 C). Die Schütteerkrankung hat offensichtlich bei den adulten Douglasien nicht zu zusätzlichen Biomembranschäden geführt. Dies relativiert ältere Hypothesen, die eine Kohlenstoffverarmung infolge blockierter Stomata als Ursache für das Krankheitsgeschehen bei Douglasien annahmen. Dennoch kann der Verschluss der Stomata zu einer zusätzlichen oxidativen Belastung führen (Olivia et al., 2014). Daneben machen die VitaDou-Ergebnisse aber auch auf die Notwendigkeit aufmerksam, die Erkrankung mit Rußiger Douglasienschütte neu zu überdenken und entsprechende Untersuchungen anzustellen.

In den Nadeln der adulten Douglasien fanden sich zwischen etwa sechs und zehn μmol Ascorbat/ g TS (Abb. 55 A, D). Dies übertraf die Ascorbatkonzentrationen in den Nadeln junger Douglasien unter

Klimakammerbedingungen um etwa das Doppelte, erreicht die Ascorbatgehalte von Nadeln junger Douglasien im Pflanzgarten bzw. adulter Fichten im Freiland aber bei Weitem nicht (Abb. 51 A; Polle & Rennenberg, 1992; Du et al., 2016). Der stärker infizierte Bestand RLP02 in Rheinland-Pfalz zeichnete sich weder 2022 noch im Jahr darauf durch mehr Ascorbat in den Nadeln aus (Abb. 55 A). Diese Beobachtung unterstützt die Erkenntnis über die Indifferenz der Ascorbatgehalte bei den Klimakammer-Setzlingen (Abb. 51 A). Offensichtlich haben schüttebedingte Gaswechseleinbußen und oxidative Belastung nicht dazu geführt, dass das antioxidative System auf dieser Ebene aktiv ist.

Die Glutathiongehalte in den Nadeln der adulten Douglasien schwankten im Bereich von etwa 250 bis über 400 nmol / g TS (Abb. 55 B, E). Diese Gehalte liegen deutlich über denen der Klimakammerbäume und zeigen, dass es im Freiland mehr belastende Umweltbedingungen als unter den kontrollierten Bedingungen gegeben hat (Abb. 51 B). Aber wie beim Ascorbat erreichen sie nicht die Gehalte, wie sie in einer anderen Untersuchung in jungen Douglasien nachgewiesen worden sind (Du et al., 2016). Auch adulte europäische Fichten und amerikanische Rotfichten (*Picea rubens* Sarg. bzw. *P. abies* (L.) Karst.) reichern in ihren Nadeln weitaus mehr Glutathion an (Douglas et al., 1993, Schupp & Rennenberg, 1992).

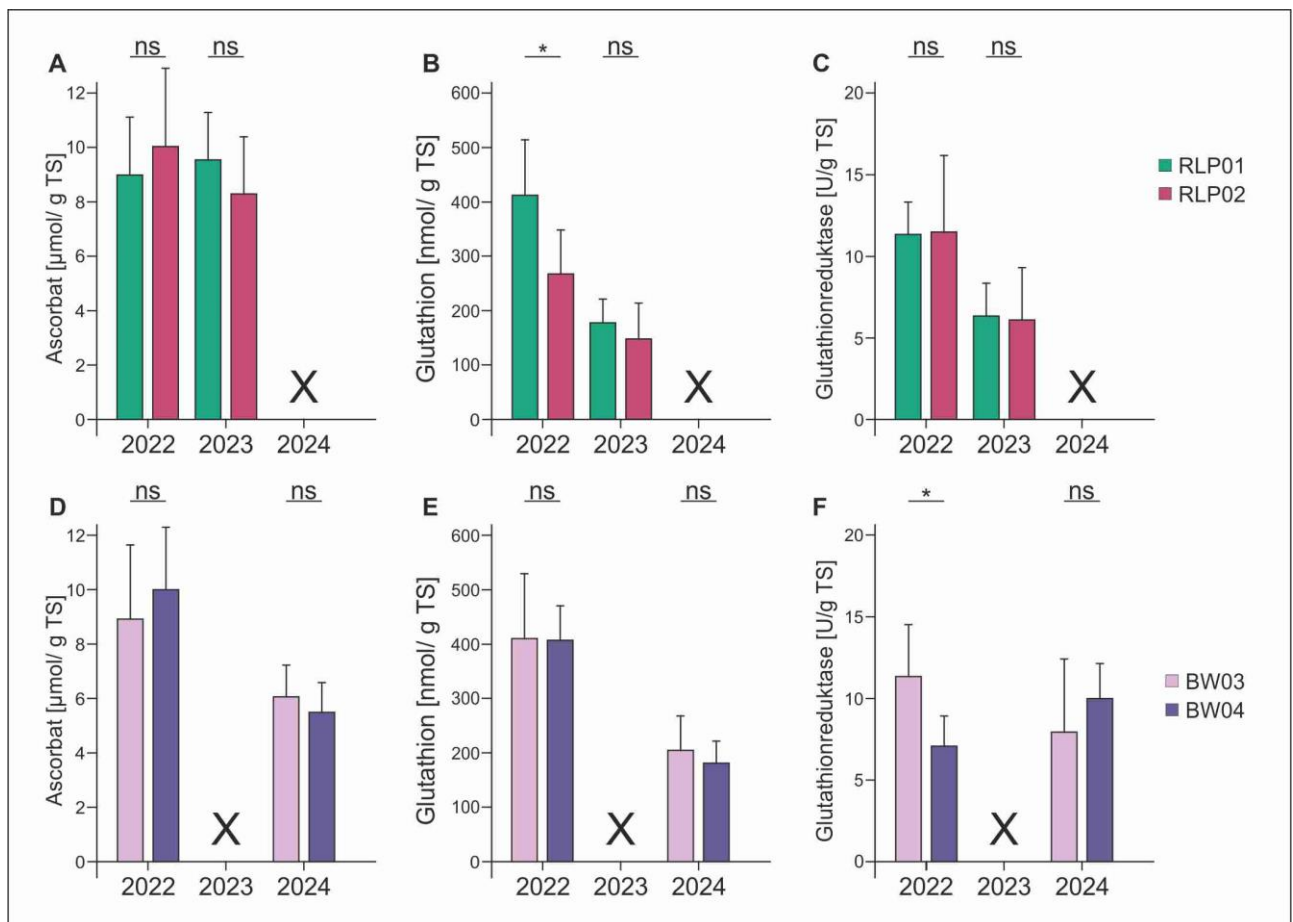


Abb. 55: Nadelgehalte von adulten Douglasien in den Beständen RLP01/02 und BW03/04 an Ascorbat (A, D) und Glutathion (B, E) sowie Glutathionreductaseaktivitäten (C, F). Methoden vgl. Abb. 51. X, Daten nicht ausgewertet, weil Erntetermin in einer Trockenperiode. *, signifikante Unterschiede zwischen den besseren und schlechteren Beständen mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$. N = 8. (D) Die Messungen für 2024 wurden noch nicht ausgewertet.

Glutathion gehört zu den Antioxidantien, mit denen sich Nadelgehölze wie beispielsweise die Fichte an oxidativen Stress adaptieren (Polle & Rennenberg, 1992). Im Gegensatz dazu wurde 2022 zusammen mit der massiven Infektion mit Rußiger Douglasienschütte ein signifikanter Verlust an reduziertem Schwefel in Form von Glutathion beobachtet (Abb. 55 B, E). Im Jahr darauf hatte sich dieser Unterschied wieder angeglichen, so wie auch die Infektion 2023 allgemein geringer ausgefallen ist (Abb. 18, Tab.15). Dies bestätigt die Feststellung aus dem Klimakammerexperiment, dass die Schütteinfektion die Schwefelassimilation empfindlich stört. Es macht deutlich, dass der schädliche Einfluss des Pilzes nicht nur ein Artefakt unter Laborbedingungen darstellt, sondern erhärtet die Erkenntnis, dass er auch unter den natürlichen Umweltbedingungen im Wald die Bäume systemisch schwächt, indem er die Schwefelassimilation stört. Diese Anschauung wird auch dadurch bestärkt, dass sich im unspezifisch devitalisierten baden-württembergischen Douglasienbestand BW04 keine entsprechende Glutathionverarmung beobachten ließ (Abb. 55 E). Des Weiteren zeigen die gleichlautenden Befunde aus den Klimakammern, dass die Schwefelverarmung nicht von einer gestörten Sulfataufnahme durch die Wurzeln bedingt ist, sind doch alle Setzlinge unter identischen

Bedingungen kultiviert worden. Vielmehr lassen die Untersuchungen den Schluss zu, dass der Pilz *N. gaeumannii* die Douglasien systemisch schwächt, indem er die Schwefelassimilation angreift.

Die Glutathionreduktase entwickelte in den adulten Douglasien unter Freilandbedingungen auf den Flächen in Rheinland-Pfalz und Baden-Württemberg Aktivitäten von ca. sechs bis 12 U/ g TS (Abb. 55 C, F). Diese Werte übertreffen die Befunde aus dem Klimakammerexperiment sichtbar. Dies dürfte ein Signal dafür sein, dass die adulten Bäume ein aktiveres antioxidatives System als die juvenilen Pflanzen hatten (Abb. 51 C). Auch im Vergleich zu adulten Fichten konnten die Douglasien auf ca. doppelt so viel Glutathionreduktaseaktivität zurückgreifen (Polle & Rennenberg, 1992; Polle et al., 1999). Auf der anderen Seite mussten sie mit einem kleinen Glutathionpool auskommen. Offensichtlich kommen die Douglasien mit dieser Limitierung aus, indem sie das Glutathion schneller umwälzen.

Die Schütteinfektion hat 2022 trotz ihres Einflusses auf den Gaswechsel und die oxidative Belastung nicht zu mehr Glutathionreduktaseaktivität in den Douglasiennadeln geführt (Abb. 55 C, F). Dementsprechend kann nicht davon ausgegangen werden, dass die Douglasien auf dieser Ebene mit der Erkrankung an Rußiger Douglasienschütte umgegangen sind. Dies unterstützt die Anschauung, dass sich die oxidative Belastung durch mehr Wasserstoffperoxid nicht in den Zellen bemerkbar gemacht hat, sondern extrazellulär die Lignifizierung fördert.

Um die Befunde der adulten Douglasien in den Beständen RLP01/02 und BW03/04 weiter zu vertiefen, wurde im Jahr 2024 zusätzlich das Bestandespaar HE03/04 physiologisch in Augenschein genommen. HE03 ist ein ausgesprochen vital erscheinender Bestand, während HE04 deutliche Schwächespuren aufweist (Tab. 4, Abb. 9 HE03/04).

Tab.16: Retention und Pseudotheciendichte einjähriger Nadeln in den ab 2024 zusätzlich untersuchten Bestandespaaren. Werte in Klammern, Standardabweichungen. *, signifikante Unterschiede ($\alpha \leq 0,05$) zwischen den vitalen und devitalisierten Beständen.

Bundesland	Flächen-Nr.	Rel. Zustand der Fläche	Nadel-retention	Anzahl Stichproben-punkte für die Nadelretention	Pseudothecien * [N/mm]	Anzahl Stichproben-punkte für die Pseudotheciendichte
Hessen	HE03	Besser	78,0* (16,8)	24	1,91* (5,81)	72
	HE04	Schlechter	85,8* (17,8)	24	12,65* (11,09)	72
Rheinland-Pfalz	RLP05	Besser	87,1* (14,3)	24	15,5* (12,8)	81
	RLP06	Schlechter	70,8* (21,6)	24	9,2* (7,7)	63
	RLP07	Besser	47,9* (29)	24	15,3 (8,4)	66
	RLP08	Schlechter	70,3* (22)	24	16,6 (11,8)	71

Des Weiteren wurden ab dem vergangenen Jahr zwei weitere Bestandespaare in Rheinland-Pfalz physiologisch untersucht. Die Bestände wurden anhand von Leinemann (1998) identifiziert. Es handelt sich um RLP05/06 und einen besseren und schlechteren Bestand RLP07/08 (Tab.16). Alle Bestände stocken im kollinen Bereich auf armen bis mittleren Substraten. Die Bestände RLP05/06 wachsen auf einander gegenüberliegenden Hängen und RLP07/08 direkt benachbart auf einem W-NW orientierten Oberhang (Abb. 56 A, B). RLP05-07 sind Küstendouglasien und RLP08 sind Inlandsdouglasien (Leinemann, 1998).

Tab. 17: Standortseigenschaften der zusätzlichen Bestandespaare ab 2024.

Bestand	Vitalität	Klima		Trophie
		Wärmestufe	Niederschlagsgruppe (mm/a)	
RLP05	Besser	kollin	750-850	mesotroph
RLP06	Schlechter	kollin	750-850	Mesotroph-oligotroph
RLP07	Besser	kollin	650-750	mesotroph
RLP08	Schlechter	kollin	650-750	mesotroph

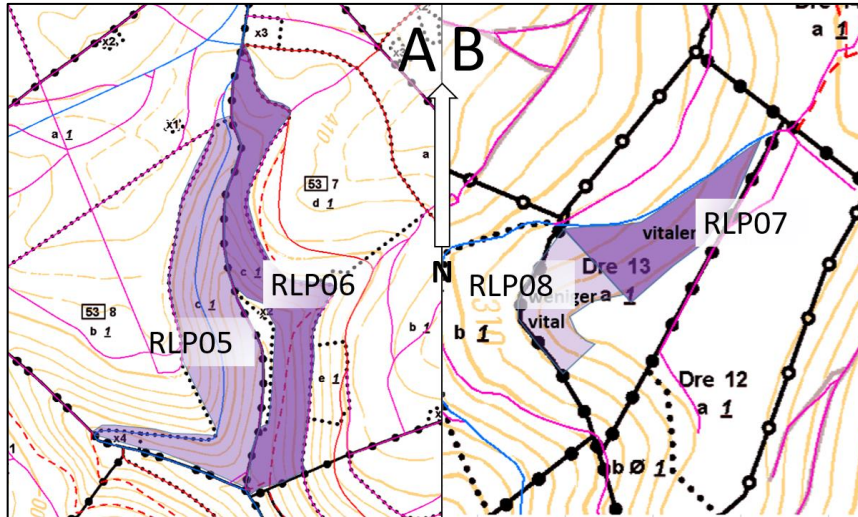


Abb. 56: Lagepläne der Bestände RLP05/06 (A) und RLP 07/08 (B)

Die Retention der einjährigen Nadeln in den zusätzlichen Beständen belief sich im Allgemeinen auf ca. 70 bis 90 % (Tab. 16). Dies entspricht den Verhältnissen in den bisher untersuchten Bestandespaaren RLP01/02 und BW03/04 (Kap. II.1.2.3.3). Allerdings war der vitale Bestand RLP07 im Verhältnis zum devitalisierten Wald am selben Standort (RLP08) mit lediglich knapp 50 % Nadelverlust signifikant schlechter benadelt (Tab. 16).

Der Bestand HE03 erwies sich hinsichtlich der Schütteleastung in der Einschätzung anhand der Besatzdichte mit Pseudothecien gegenüber seinem devitalisierten Vergleichspartner HE04 als weitaus überlegen (Tab. 16). Demgegenüber fand sich in dem Bestandespaar RLP07/08 kein Unterschied in der Schütteleastung (Tab. 16). Darüber hinaus war der vitale Bestand RLP05 signifikant schwerer infiziert als der abgängige Vergleichsbestand RLP06 (Tab. 16). Demzufolge eignet sich nur das Bestandespaar HE03/04 uneingeschränkt zur Überprüfung der Beobachtungen an den rheinland-pfälzischen und baden-württembergischen Beständen RLP01/02 und BW 03/04. Die Witterung zum Erntezeitpunkt war mit AR_{12d} -Werten zwischen ca. 13 und über 250 mm/ °C in allen zusätzlichen Untersuchungspaaren unkritisch (Tab. 3, 17).

Tab. 17: Witterungsariditäten in den zusätzlichen VitaDou-Untersuchungsbeständen in Rheinland-Pfalz.

Bestand	Vitalität	Datum	Aridität AR_{12d}
RLP05	Besser	17.05.2024	252,60
RLP06	Schlechter	21.05.2024	38,57
RLP07	Besser	23.05.2024	50,16
RLP08	Schlechter	23.05.2024	50,17

Die Analyseergebnisse zur oxidativen Belastung (Wasserstoffperoxid) der Bestände HE03/04 liegen bisher noch nicht vor. Im hessischen Bestandespaar gab es keinen Hinweis auf einen signifikanten Pilzeinfluss auf das Ethanol, das Malondialdehyd, das Ascorbat sowie die Glutathionreduktase (Abb. 57 A-C, E).

Offensichtlich hatte die Nadelerkrankung im Gegensatz zu den anderen adulten Douglasien den Gaswechsel nicht beeinträchtigt. Sie hat in Übereinstimmung mit den bisherigen Untersuchungen nicht zu mehr Biomembranschäden oder mehr antioxidativer Antwort geführt. Die Untersuchung an den beiden Beständen HE03/04 hat jedoch klar bestätigt, dass die Pilzinfektion das Aufkommen an reduziertem Schwefel in Form von Glutathion signifikant reduziert (Abb. 57 D). Dies unterstreicht einmal mehr die Gefahr, die die Pilzinfektion für den Baum als Ganzes darstellt.

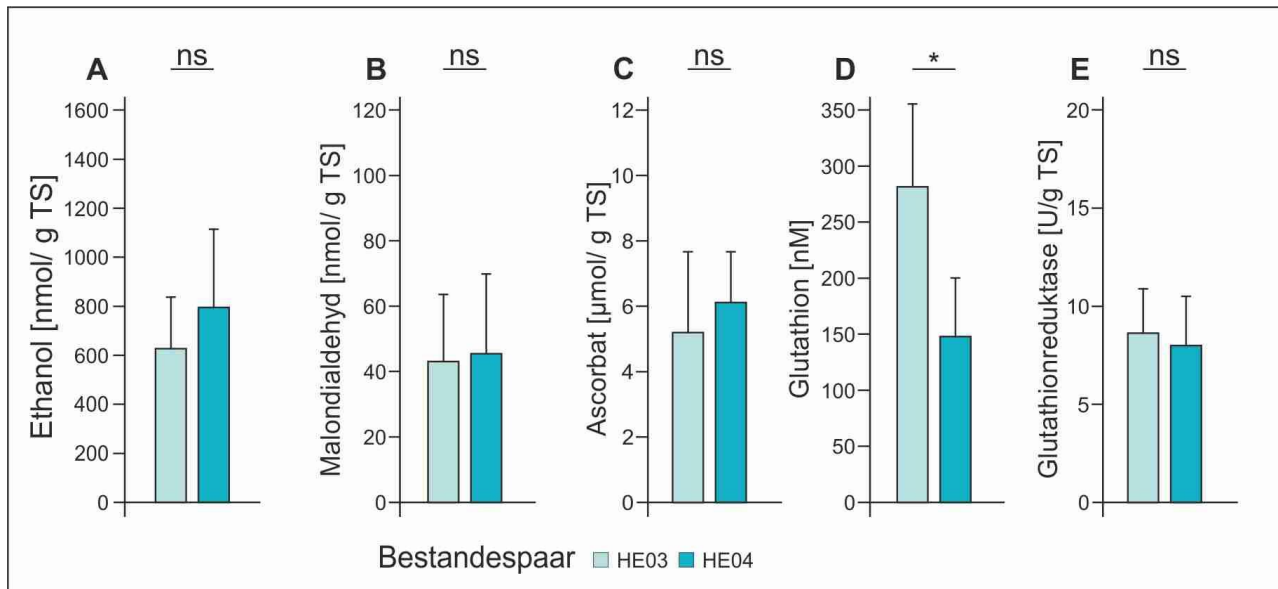


Abb. 57: Gehalte an Ethanol (A), Malondialdehyd (B), Ascorbat (C), Glutathion (D) und die Aktivität der Glutathionreduktase (E) in den Douglasien des hessischen Bestandespaars HE03/04. Analysemethoden vgl. Erläuterungen Abb. 50,51.

Tab. 18: Gehalte an Ethanol, Malondialdehyd, Ascorbat, Glutathion und die Aktivität der Glutathionreduktase in den Douglasien der beiden zusätzlichen Bestandespaare RLP05/06 und RLP07/08 in Rheinland-Pfalz. Werte in Klammern, Standardabweichungen.

Bestand	Vitalität	Ethanol [nmol/ g TS]	Malondialdehyd [nmol/ g TS]	Ascorbat [µmol/ g TS]	Glutathion [nmol/ g TS]	Glutathion-reduktase [U/ g TS]
RLP05	Besser	349* (126)	47,73 (13)	4,70 (1,01)	213,4* (29,4)	9,78 (3,32)
RLP06	Schlechter	554* (127)	53,54 (16,37)	4,88 (1,17)	172,6* (55,4)	7,57 (2,04)
RLP07	Besser	710 (252)	61,62 (22,71)	4,27 (2,54)	177,1* (46,1)	7,53 (2,05)
RLP07	Schlechter	1086 (403)	49,92 (22,20)	5,62 (1,09)	99,1 (33,4)	5,59 (2,34)

In den schlechteren Vergleichsbeständen der beiden zusätzlichen Bestandespaaren in Rheinland-Pfalz lag jeweils signifikant mehr Ethanol in den Nadeln vor (Tab. 18). Dies bedeutet, dass der Gaswechsel in den devitalisierten Beständen sogar besser war als in den vitalen und unterstreicht das inkonsistente Bild zum Gaswechsel in den Klimakammerexperimenten und in den Altbestanduntersuchungen. Zusammen mit den Befunden zu den Biomembranschäden (Malondialdehyd) und dem antioxidativen System (Ascorbat, Glutathionreduktase) führt dies zu dem Schluss, dass die Hypothese einer Gaswechselbeeinträchtigung durch den Pilz der Rußigen Douglasienschütte sich nicht aufrecht erhalten lässt (Tab. 18).

Sowohl im Bestandespaar RLP05/06 als auch RLP07/08 waren die schlechteren Vergleichsbestände signifikant an Glutathion verarmt (Tab. 18). Dieser Befund ist aber nicht uneingeschränkt konsistent mit den anderen Untersuchungen, weil er sich nicht auf mehr Pseudothecien in den devitalisierten Douglasien zurückzuführen lässt. Hier kann erst die noch ausstehende molekulargenetische Quantifizierung der Schütteinfektion weitere Einblicke vermitteln.

Fazit:

- 1) Die Schütteinfektion verschlechtert den Wasserstatus der Douglasien.
- 2) Dennoch führt dies nicht konsistent zu einem beeinträchtigten Gaswechsel.
- 3) Damit übereinstimmend wird das antioxidative System nicht aktiviert.
- 4) Zumindest unter kontrollierten Bedingungen kann es aber trotzdem zu Schäden an den Biomembranen kommen.
- 5) **Die Schütteinfektion schädigt jedoch vor allem das Aufkommen an reduziertem Schwefel in Form von GSH regelmäßig signifikant. Sie beeinträchtigt damit nicht nur die Nadeln direkt, sondern schwächt die Douglasien systemisch.**

II.4.2 Rußige Douglasienschütte und die Phenolantwort der Douglasien

Der Pilz *N. gaeumannii* besiedelt die Douglasiennadeln in den Interzellularen der Nadelparenchyme (vgl. Kap. II.1.2.3.3.3; Stone et al., 2008). Sein Mycel stößt bis zur oberen Epidermis vor, es dringt jedoch niemals in die vaskulären Leitbündel ein (Kap. II.1.2.3.3.3, Stone et al., 2008). Ebenso wenig kann er die Parenchyme intrazellulär durchwachsen (Stone et al., 2008). Andererseits sucht er den engen Kontakt zu den Zellwänden und bildet dort ein Schleimadhesiv aus (Kap. II.1.2.3.3.3, Stone et al., 2008). Dies dürften die Orte der Auseinandersetzung des Baumes mit dem Pathogen sein. Hier könnte der Pilz versuchen, den Zellen Nährstoffe zu entziehen. Auf der anderen Seite könnte der Baum versuchen, den Nährstoffentzug durch seine Zellwände zu erschweren und den Pilz einzudämmen (Spekulationen). Er könnte den Widerstand ähnlich wie im System von Mehltau und Eiche (*M. alphitoides* und *Q. petraea* bzw. *Q. robur*) über die Bildung ligninreicher Papillen und/oder Akkumulation bestimmter Tannine organisieren (Saeed et al., 2025). Sowohl Lignin als auch Tannine sind phenolreiche Substanzen (Grace & Logan, 2000). Dies führt zu der Hypothese, dass in den Nadeln Schütte infizierter Douglasien mehr Gesamtphenole nachweisbar sind, die sich in mehr Lignin und/oder mehr Tanninen finden.

Um diese Hypothese zu prüfen, wurden die jungen Douglasien im Klimakammerversuch 2023 sowie im Pflanzgartenexperiment 2022 auf die löslichen Gesamtphenole, kondensierten Tannine und ihr Lignin hin untersucht. Die gesunden Douglasienetzlinge in den Klimakammern wiesen Gesamtphenole im Umfang von ca. 400 $\mu\text{mol/g TS}$ auf, im Pflanzgartenexperiment waren die Gehalte etwas höher (Abb. 58). Dieses Aufkommen entspricht in etwa dem, was sich in Fichtennadeln findet (Soupkupová et al., 2000, Xie et al., 2024). Im Klimakammerexperiment zeigten alle drei Herkünfte erhöhte Gesamtphenolwerte, wenn sie mit dem Schütteilpilz infiziert waren, zwei davon signifikant erhöhte Gesamtphenole (Abb. 58). Das Gleiche galt für den Pflanzgartenversuch im Jahr nach der künstlichen Infektion, wenn auch auf lediglich tendenziellem Niveau (Abb. 58). Auch die Blätter junger Eichen reagierten mit mehr Gesamtphenolen auf eine Pilzinfektion (Mehltau, Saeed et al., 2025). Offensichtlich stellt Gesamtphenolakkumulation eine gängige Pflanzantwort auf eine Pilzinfektion dar.

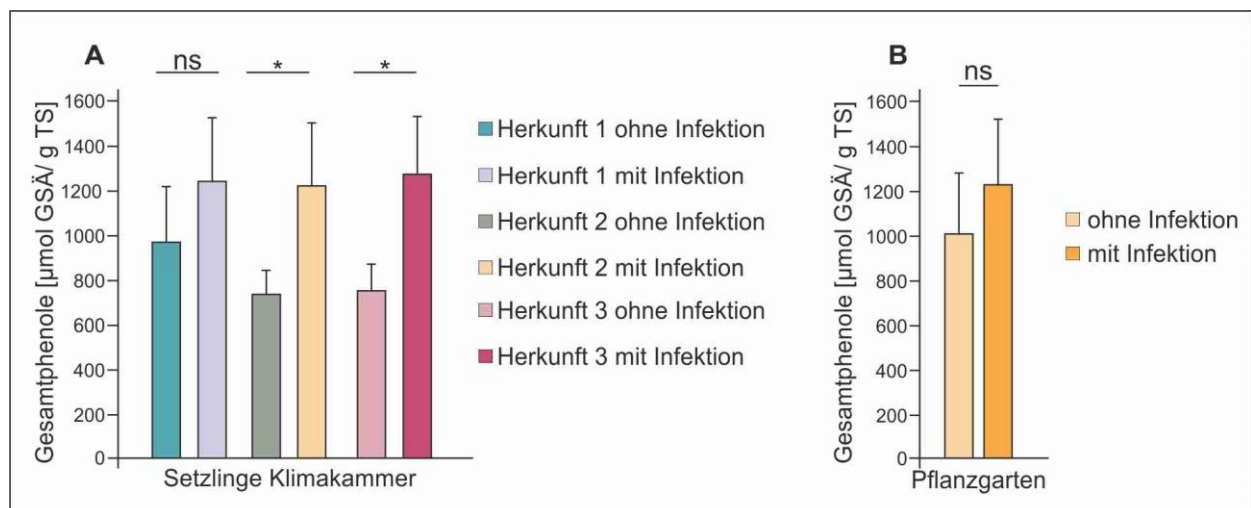


Abb. 58: Gesamtphenolgehalte von Klimakammersetzlingen (A) und jungen Douglasien im Pflanzgarten (B). GSÄ, Gallsäureäquivalente. Gesamtphenole wurden mit der Folin-Ciocalteu-Methode quantifiziert (Böhm et al., 2013). *, signifikante Unterschiede zwischen infizierten und gesunden Douglasien mit einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$. $N = 6$. Die kontrolliert infizierten Klimakammersetzlinge waren der molekulargenetischen Untersuchung nach signifikant stärker schütteinfiziert (Abb.49). Im Gegensatz dazu wiesen alle Pflanzen im Freiland die gleichen ct-Verhältnisse auf.

Lösliche phenolische Bestandteile finden sich vor allem in den Tanninen und in den Ligninbausteinen (Lewis, 1993). Für Nadelbäume wie die Douglasien sind die kondensierten Tannine von größerer Bedeutung als die hydrolysierbaren (Stolter et al., 2009). Zwei der drei Douglasienherkünfte zeigten im Klimakammerexperiment signifikant erhöhte Nadelgehalte an kondensierten Tanninen, wenn sie mit dem Pilz infiziert waren. Im Gegensatz dazu hatten die dritte Herkunft in diesem Experiment und die Douglasien im Pflanzgartenversuch mit ihren kondensierten Tanninen nicht auf die Pilzinfektion reagiert (Abb. 59 A, B). Die jungen Douglasien haben nicht konsistent mit den kondensierten Tanninen auf den Pilz reagiert. Die Douglasien organisieren die Abwehr dieses Pathogens nicht unzweideutig über die allelopathische Wirkung ihrer Gerbstoffe.

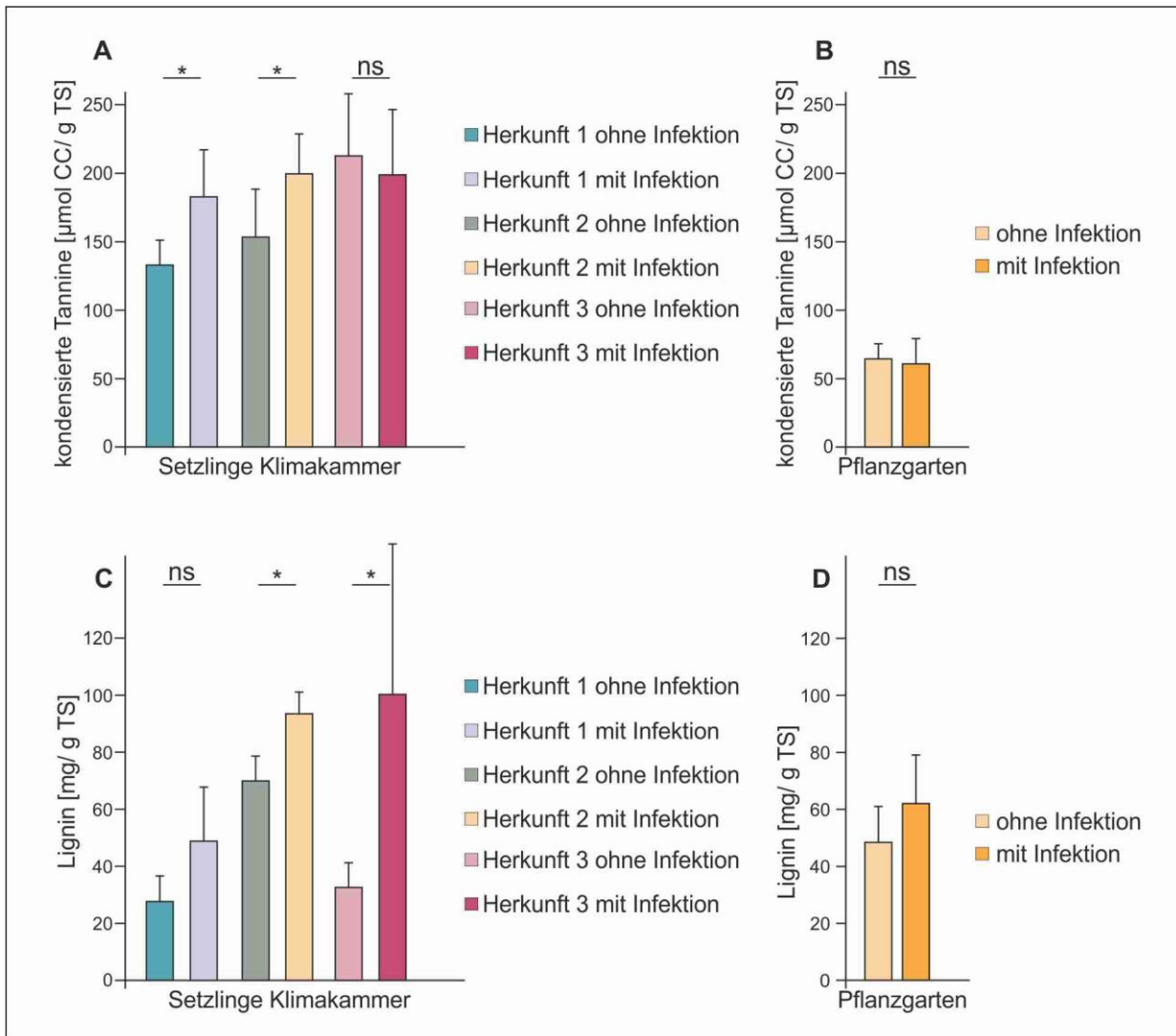


Abb. 59: Kondensierte Tannine (A, B) und Lignin (C, D) in den Nadeln junger Douglasien aus dem Klimakammerexperiment 2023 und Pflanzgartenversuch 2022. Die kondensierten Tannine wurden mithilfe der Butanol-HCl-Methode analysiert (Porter et al., 1986). CC, Cyanidinchloridäquivalente. Das Lignin wurde mithilfe der Thioglykolat-Methode quantifiziert (Brinkmann et al., 2002). *, signifikante Unterschiede zwischen Pflanzen ohne und mit Infektion mit *N. gaeumannii*.

Auf der anderen Seite hatten alle jungen Douglasien mit Pilzinfektion merklich, im Klimakammerexperiment sogar durchwegs signifikant mehr Lignin eingelagert (Abb. 59 C, D). Solche Einlagerungen sind dazu angetan, eine Pathogenbarriere zu errichten (Lewis, 1993). Offensichtlich streben die Douglasien an, dem Krankheitserreger das Vordringen mit mechanischen Hürden zu erschweren.

Um diese Befunde zu prüfen, wurden die gleichen Bestandespaare wie bei dem antioxidativen System auf ihre löslichen Phenole hin untersucht (wegen Bestandespaar vgl Kap. II.1.4.1).

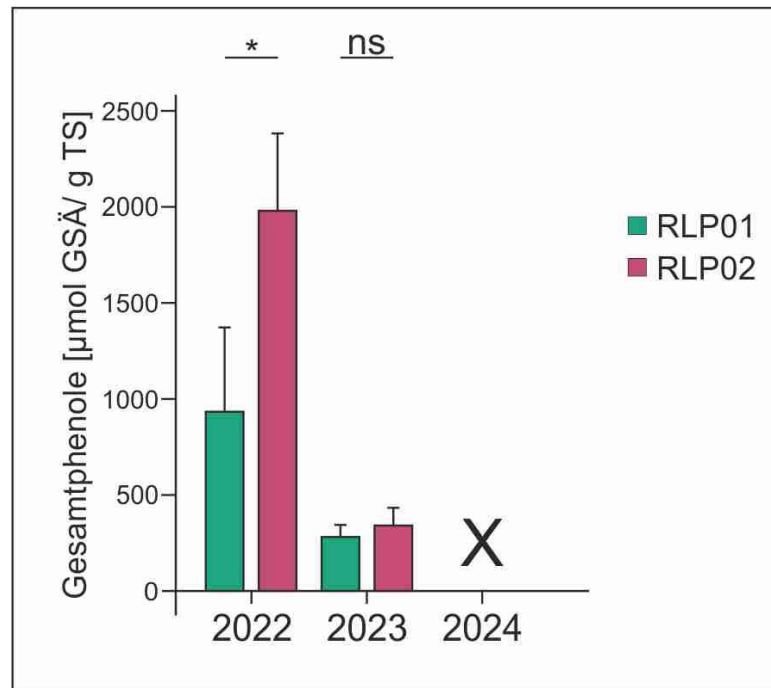


Abb. 60: Gesamtphenole im Bestandespaar RLP01 und RLP02. GSÄ, Gallsäureäquivalente. *, signifikante Unterschiede zwischen dem vitalen und devitalisierten Bestand. n = 8

In den adulten Douglasien ließen sich ca. 400 µmol GSÄ/ g TS nachweisen, wenn die Bäume aus vitalen Beständen stammten und ca. 500 – 600, wenn sie in den devitalisierten Beständen wuchsen (Abb. 60; Tab. 20; 21). Dies entsprach in etwa den Werten aus dem Klimakammerexperiment und dem Pflanzgartenversuch (Abb. 58). Offensichtlich ähneln sich die jungen und adulten Douglasien in ihrem Gesamtphenolaufkommen. Dies weist auf die Vergleichbarkeit der Untersuchungen in dieser Hinsicht hin.

Der schlechtere Bestand RLP02 wies in allen Untersuchungsjahren mehr Gesamtphenole als der bessere auf (Abb. 60). 2022, als die Infektionsraten im schlechteren Bestand signifikant höher waren als im besseren, erwies sich dieser Unterschied als signifikant (Abb. 60). Im Jahr 2024, in dem der devitalisierte Bestand immerhin mehr Pseudothecien aufwies als der bessere, lagen die Gesamtphenole im schlechteren tendenziell höher ($\alpha = 0,07$). Im Jahr 2023 unterschieden sich die beiden Bestände konsistent mit den nahezu einheitlichen Infektionsraten nicht signifikant in ihren Gesamtphenolen (Abb. 60). Desgleichen hatten die Bestände HE04 und RLP08 2024 unter dem Eindruck erhöhter Infektion signifikant mehr lösliche Gesamtphenole aufzuweisen als die vitalen Vergleichspartner (Tab. 21). Im Übrigen unterscheiden sich die baden-württembergischen Bestände in den Jahren 2023 und 2024 konsistent mit der einheitlichen Infektionslage nicht signifikant in ihren Gesamtphenolen (Tab. 20). Dementsprechend kann die Hypothese eines Zusammenhangs von Schütteinfektion und erhöhten Gesamtphenolen nicht abgelehnt werden.

Tab.20: Gesamtphenole der hessischen, baden-württembergischen und rheinland-pfälzischen Douglasien der Bestände HE03/04, BW03/04, RLP05/06 und RLP07/08 in den Jahren 2022-2024, soweit möglich. GSÄ, Gallsäureäquivalente. *, signifikante Unterschiede ($\alpha \leq 0,05$) zwischen den Vergleichsbeständen. n = 8

Bundesland	Jahr	Bestand	Vitalität	Gesamtphenole ($\mu\text{mol GSÄ/ g TS}$)
Hessen	2024	HE03	Besser	326* (49)
		HE04	Schlechter	435* (118)
Baden-Württemberg	2022	BW03	Besser	485* (234)
		BW04	Schlechter	900* (245)
	2023	BW03	Besser	374 (89)
		BW04	Schlechter	340 (24)
	2024	BW03	Besser	385 (94)
		BW04	Schlechter	461 (68)
Rheinland-Pfalz	2024	RLP05	Besser	329* (80)
		RLP06	Schlechter	474* (118)
		RLP07	Besser	447* (94)
		RLP07	Schlechter	580* (102)

Allerdings wird dieser Befund dadurch relativiert, dass in dem baden-württembergischen Bestandespaar BW03/04 2022 sowie im Bestandespaar RLP05/06 2024 schon ohne Einfluss des Pilzes *N. gaeumannii* ein signifikanter Gesamtphenolunterschied beobachtet wurde. Hier dürften weitere Untersuchungen wie beispielsweise die molekulargenetische Quantifizierung der Infektion klärende Einblicke gewähren.

Soweit die Analyseergebnisse derzeit vorliegen, ließen sich in den Nadeln der adulten Douglasien in etwa 100 $\mu\text{mol CC/ g TS}$ nachweisen (Tab. 21). Dies entspricht ungefähr den Nadelspiegeln der jungen Douglasien im Klimakammerexperiment und im Pflanzgartenversuch und unterstreicht die Vergleichbarkeit der verschiedenen Untersuchungen (Abb. 59 A, B). Mit den Befunden an den jungen Douglasien übereinstimmend ließ sich kein Effekt der Schütteinfektion auf die kondensierten Tannine belegen. Die Hypothese, dass die Douglasien nicht allelopathisch mit dem Schüttepilz kommunizieren, wird nicht widerlegt.

Tab. 21: Kondensierte Tannine und Lignin in den einjährigen Nadeln adulter Douglasien aus den Jahren 2022 und 2023 in den rheinland-pfälzischen und baden-württembergischen Beständen RLP01/02 und BW03/04. Die Analyseergebnisse aus dem Jahr 2024 liegen derzeit noch nicht vor. CC, Cyanidinchloridäquivalente. Werte in den Klammern, Standardabweichungen. *, signifikante Unterschiede ($\alpha \leq 0,05$) zwischen den Vergleichsbeständen. n = 8

Bundesland	Jahr	Bestand	Vitalität	Kondensierte Tannine ($\mu\text{mol CC/ g TS}$)	Lignin (mg/ g TS)
Baden-Württemberg	2022	BW03	Besser	129 (38)	123* (31)
		BW04	Schlechter	121 (35)	86* (26)
	2023	BW03	Besser	69,6 (20,1)	116 (19)
		BW04	Schlechter	99,2 (49,6)	111 (16)
Rheinland-Pfalz	2022	RLP01	Besser	158 (52)	123 (25)
		RLP02	Schlechter	137 (18)	109 (28)
	2023	RLP01	Besser	80,4 (14,3)	86 (18)
		RLP02	Schlechter	77,2 (21,3)	87 (19)

In den einjährigen Nadeln der adulten Douglasien der Bestände RLP01/02 und BE03/04 lagen 2022 und 2023 durchschnittlich Lignifizierungsgrade von etwa 105 mg/ g TS vor (Tab. 23). Die Nadeln des Jahres 2024

wurden noch nicht analysiert. Soweit die Befunde vorliegen, gibt es in den Baumhölzern keinen Zusammenhang zwischen der Schütteinfektion und der Lignifizierung der einjährigen Nadeln (Tab. 23).

Weder die kondensierten Tannine noch das Lignin trägt dazu bei die erhöhten Gesamtphenolgehalte in den infizierten Douglasien zu erklären. Deshalb sollten weitere phenolhaltige Metabolite in Augenschein genommen werden. Dazu gehören die löslichen Ligninbausteine und die hydrolysierbaren Tannine. Der wichtigste lösliche Ligninbaustein der Douglasien ist der Coniferylalkohol (Richter, 1988). Hydrolysierbare Tannine haben eine besondere Bedeutung für die Pathogenabwehr (Vivas, 1997). Damit übereinstimmend wurde kürzlich gezeigt, dass die beiden aktivsten Eichentannine die Mehltauinfektion der Eichen *in vivo* entscheidend hemmen (RPTU KL & FAWF, noch nicht veröffentlicht).

II.4.3 Rußige Douglasienschütte – Spezifische Resistenz und Toleranz?

In den Klimakammerexperimenten wurden drei Douglasienherkünfte unter kontrollierten Umweltbedingungen demselben Infektionsdruck mit dem Schüttepilz ausgesetzt (Kap. II.1.4.1). Die infizierten Pflanzungen wurden molekulargenetisch auf ihre Infektionsraten hin untersucht. Die Setzlinge unterschieden sich in den Klimakammern nicht von Herkunft zu Herkunft in der Infektion mit *N. gaeumannii* (Tab. 22).

Tab. 22: Molekulargenetischer Nachweis zur Infektion *N. gaeumannii* von Sämlingen dreier zugelassener Douglasienprovenienzen aus Klimakammeranzucht nach kontrollierter Infektion. Zwischen den Herkünften gab es keine signifikanten Infektionsunterschiede. n = 6

Herkunft	ct-Verhältnis
1	0,762 (0,071)
2	0,760 (0,022)
3	0,715 (0,129)

Des Gleichen wurden Douglasien auf zwei Flächen des "Gemeinsamen Herkunftversuches Douglasie 06 der Arbeitsgemeinschaft der Länderinstitutionen für Forstpflanzenzüchtung" untersucht. Die Flächen liegen beide in Rheinland-Pfalz (Abb. 61 A). Die Fläche im Norden von Rheinland-Pfalz, im Folgenden "Vor dem Holz" genannt, wurde auf einem Nord exponierten Oberhang aus landwirtschaftlichem Flächenankauf realisiert (Abb. 61 B). Die Bäume stocken auf Tonschiefer und Quarzit, die im kollinen Wärmeklima mittlere Böden mit einem guten Wasserhaushalt ergeben haben (Tab. 23). Die Fläche im südlichen Rheinland-Pfalz, im folgenden "Sägeneck" genannt, ist aus einem Kahlschlag hervorgegangen, die Pflanzen stocken ebenfalls im kollinen Klima auf einem Boden mittlerer Trophie, der allerdings einen etwas schwächeren Wasserhaushalt aufweist (Abb. 61 C, Tab. 23).

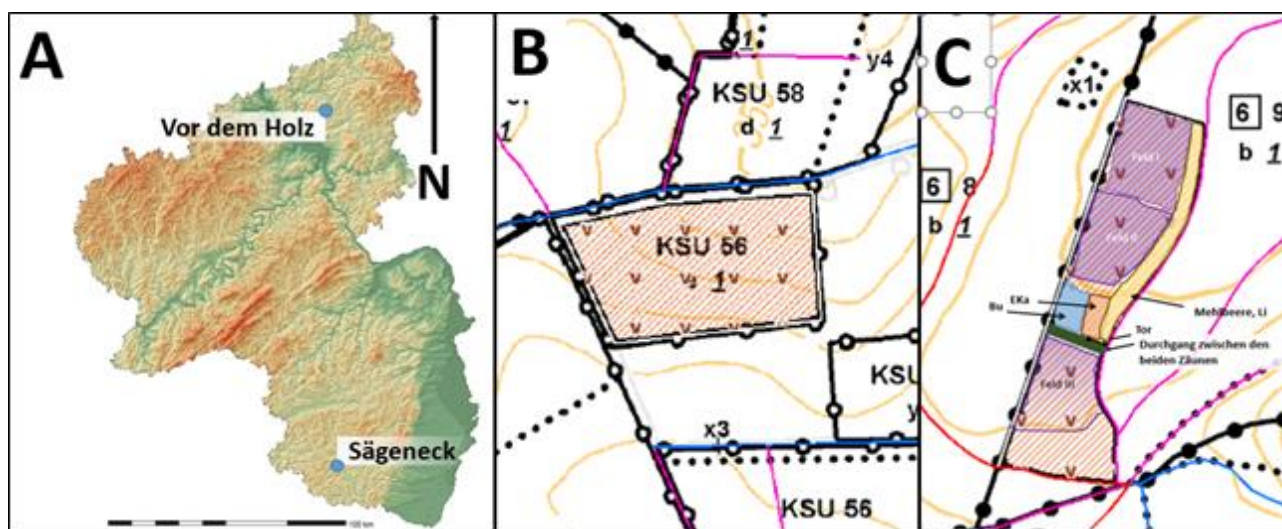


Abb. 61: Geografische Lage der beiden Flächen des Douglasien-Herkunftsversuchs 06 in Rheinland-Pfalz (A) sowie topografische Lage der Fläche "Vor dem Holz" (B) und "Sägeneck" (C)

Tab. 23: Standortseigenschaften der Untersuchungsflächen des Douglasienherkunftsversuchs 06 in Rheinland-Pfalz. Quelle: Forstliches Genressourcenzentrum Rheinland-Pfalz, Forsteinrichtungsdatenbank Rheinland-Pfalz

Bundesland	Herkunftsversuch	Wärmestufe	Trophie	Wasserhaushaltsstufe
Rheinland-Pfalz	Vor dem Holz	kollin	mesotroph	Ziemlich frisch - frisch
	Sägeneck	kollin	mesotroph	Mäßig frisch – ziemlich frisch

Tab. 24: Bestimmung der Stärke des Befalls mit dem Pilz der Rußigen Douglasienschütte anhand der Menge der Pseudothecien auf der Unterseite von Nadeln des zweiten Nadeljahrganges. Dargestellt sind jeweils vier Herkünfte aus zwei Herkunftsversuchen in Rheinland-Pfalz.

Herkunft vom Standort „Sägeneck“	Probejahr		
	2022	2023	2024
NP Eifel	■	■	■
Freiherr von Lerchenfeld	■	■	■
Bad Münstereifel II	■	■	■
Mirow	■	■	■

Herkunft vom Standort „Vor dem Holz“	Probejahr		
	2022	2023	2024
NP Eifel	■	■	■
Taura	■	■	■
Bad Münstereifel II	■	■	■
Kyritz	■	■	■

■ schwacher Befall ■ mittelstarker Befall ■ starker Befall

Die beiden Flächen wurden 2010 angelegt. Auf jeder Fläche wurden 45 verschiedene Douglasienherkünfte blockweise in drei Wiederholungen angepflanzt und 2011 und 2012 soweit nötig nachgebessert (Abb. 62 A, B). Die Parzellen waren quadratisch und maßen jeweils 144 m². In jeder Parzelle wurden 144 Douglasien ausgebracht. Für das VitaDou-Projekt wurden 2022 nach okularer Einschätzung der Pseudotheciendichte einjähriger Nadeln die beiden am stärksten und schwächsten befallenen Douglasienherkünfte ausgewählt. Zwei der jeweils vier ausgewählten Herkünfte stimmten auf den Versuchsflächen „Vor dem Holz“ und „Sägeneck“ überein. So repräsentierte die Herkunft NP Eifel auf beiden Flächen eine weniger erkrankte und Bad Münstereifel II eine stärker erkrankte Herkunft. Dies wurde als Hinweis auf determinierte Anfälligkeiten gedeutet. Damit übereinstimmend scheint es auch im Nordwesten der USA Douglasienfamilien mit starker, mittlerer oder schwacher Symptomatik zu geben (Temel et al., 2004). Auf der anderen Seite zeigte die Bonitur der beiden Flächen über die Projektlaufzeit hin nach der Methode aus dem Jahr 2022 widersprüchliche Ergebnisse: Am „Sägeneck“ bestätigen die Aufnahmen der Jahre 2023 und 2024 im Allgemeinen die Einschätzung aus dem ersten Projektjahr (Tab. 24). Im Gegensatz dazu führte die Bonitur auf der Fläche „Vor dem Holz“ zu inkonsistenten Ergebnissen (Tab. 24). Offensichtlich lässt sich die Anfälligkeit einzelner Herkünfte für den Pilz *N. gaeumannii* nicht zuverlässig anhand der Pseudotheciendichte auf den Nadelunterseiten ansprechen.

Von jeder Herkunft wurden jährlich drei Stichproben gewonnen und unter anderem wie die Setzlinge aus den Klimakammern auf ihre Infektionslage hin molekulargenetisch untersucht. Im Herkunftsversuch gab es über die Jahre hin innerhalb der Flächen jeweils einen Trend zu herkunftstypisch unterschiedlichen Infektionsraten (Tab. 25). Allerdings erwiesen sich die beiden Herkünfte, die auf beiden Flächen untersucht wurden, nicht als konsistent über- oder unterlegen. Vielmehr war die Herkunft NP Eifel auf der Fläche „Vor dem Holz“ stärker und am „Sägeneck“ schwächer als die Herkunft Bad Münstereifel II infiziert (Tab. 25). Die Infektionsraten können demnach nicht unzweideutig über die Anfälligkeit verschiedener Herkünfte Auskunft erteilen.

Insgesamt hat es aber keine signifikanten Infektionsunterschiede zwischen den Herkünften gegeben, wenn auch das Infektionsgeschehen von Jahr zu Jahr wechselte (Tab. 25). Offensichtlich infiziert der Pilz der Rußigen Douglasienschütte bei einheitlichen Umweltbedingungen alle Douglasienherkünfte in der vergleichbarer Weise. Damit übereinstimmend gab es in der Küstenkaskade Nord-Oregons keine Korrelation

zwischen Nadelretention und Douglasienherkunft (Kastner et al., 2001). Dementsprechend gehen die Autor*innen derzeit davon aus, dass alle Douglasien in der gleichen Weise anfällig für den Pilz *N. gaeumannii* sind. Vor diesem Hintergrund lässt sich die Toleranz gegenüber dem Pilz anhand der Schwefelassimilation und die Resistenz anhand der Gesamtphenole ansprechen. Ein stärkerer Einbruch im Glutathionpool würde auf einem bestimmten Standort für weniger Toleranz sprechen. Mehr Gesamtphenole deuten auf mehr Resistenz hin.

Tab. 25: Infektion mit *N. gaeumannii* der kräftigsten und schwächsten Herkünfte auf den Herkunftsversuchsflächen "Vor dem Holz" und "Sägeneck". Werte in Klammern, Standardabweichungen. Die Infektionsraten wurden mittels zweifaktorieller Varianzanalyse untersucht. n = 3

Herkunftsversuch	Herkunft	ct-Verhältnisse			Mittel	Signifikanz (α)
		2022	2023	2024		
Vor dem Holz	NP Eifel	0,953 (0,055)	0,877 (0,040)	0,980 (0,115)	0,937 (0,082)	0,077
	Taura	0,980 (0,066)	0,830 (0,036)	1,067 (0,145)	0,959 (0,132)	
	Bad Münstereifel II	0,935 (0,021)	0,860 (0,000)	0,913 (0,040)	0,899 (0,041)	
	Kyritz	0,893 (0,049)	0,807 (0,055)	0,930 (0,017)	0,877 (0,067)	
	Mittel	0,941 (0,056)	0,843 (0,043)	0,973 (0,102)	0,918 (0,090)	
	Signifikanz (α)	0,000				0,441
Sägeneck	NP Eifel	0,920 (0,043)	0,840 (0,036)	0,973 (0,012)	0,910 (0,067)	0,081
	Freiherr von Lerchenfeld	0,987 (0,040)	0,813 (0,006)	1,017 (0,132)	0,939 (0,118)	
	Bad Münstereifel II	1,010 (0,042)	0,840 (0,075)	1,100 (0,070)	0,980 (0,135)	
	Mirow	1,067 (0,063)	0,827 (0,057)	1,100 (0,140)	0,998 (0,150)	
	Mittel	1,002 (0,063)	0,830 (0,045)	1,048 (0,104)	0,957 (0,122)	
	Signifikanz (α)	0,000				0,547

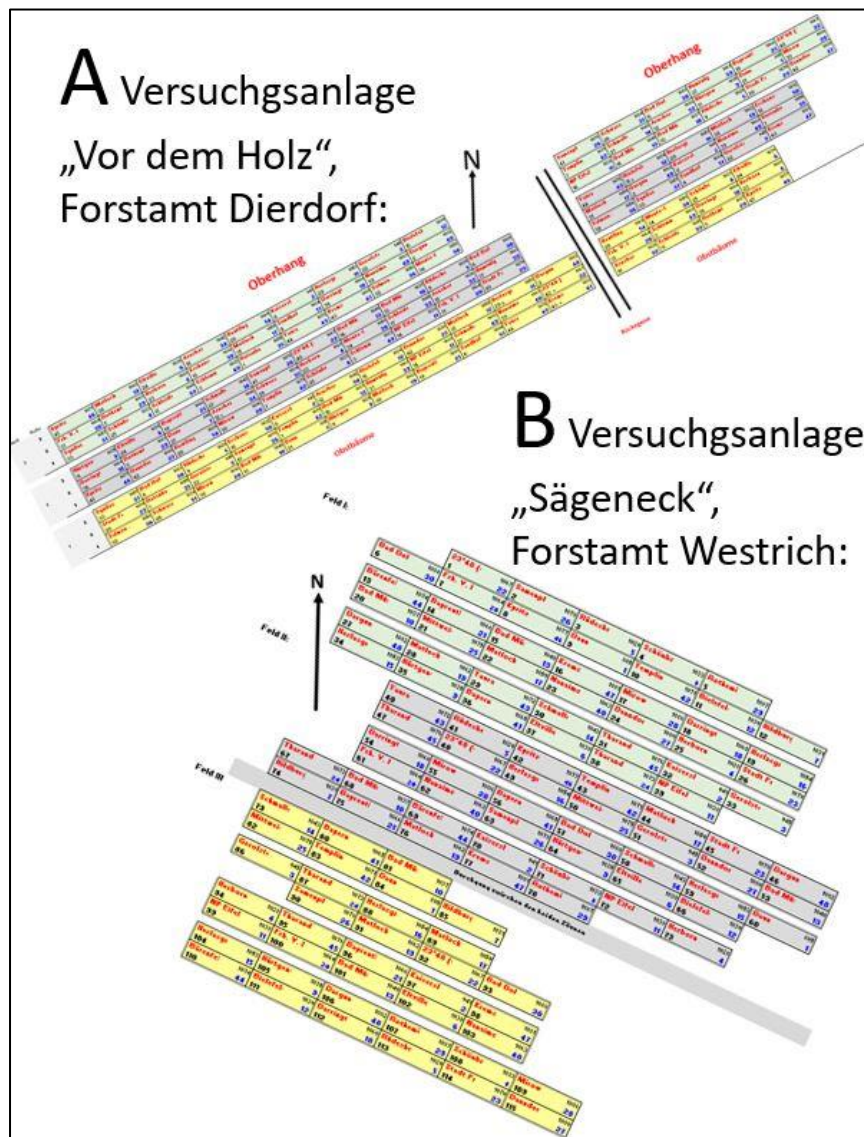


Abb. 62: Schematische Darstellung der Versuchsanlagen des Douglasienherkuntsversuchs 06 „Vor dem Holz“ (A) und „Sägeneck“ (B)

Im Mittel lagen die Nadelgehalte an Glutathion im Herkuntsversuch bei etwas über 200 nmol/ g TS (Abb. 63 A). Allerdings schwankten die Werte signifikant zwischen den Untersuchungsjahren (Abb. 63 A). Um dennoch die Möglichkeit von herkunftsbedingten Toleranzunterschieden in dem Herkuntsversuch untersuchen zu können, wurde die Glutathiongehalte jahrgangs- und flächenweise auf den jeweiligen Maximalwert hin normalisiert.

Unter den Herkünften gab es nach dieser Berechnung solche, die über die Projektaufzeit hin regelmäßig relative hohe Glutathiongehalte aufwiesen und andere, die in dieser Hinsicht regelmäßig unterlegen waren (Tab. 26). Allerdings waren die Unterschiede zwischen den Herkünften weder auf der Fläche „Vor dem Holz“ noch am „Sägeneck“ signifikant (Tab. 26). Außerdem stimmten die besten und schlechtesten Herkünfte auf den beiden Flächen nicht überein. Dementsprechend wird derzeit nicht an der Hypothese festgehalten, dass die Douglasienherkünfte unterschiedliche Toleranzen gegenüber der Schütteinfektion aufweisen, die sich in einer differenziellen Resilienz der Schwefelassimilation ausdrückt.

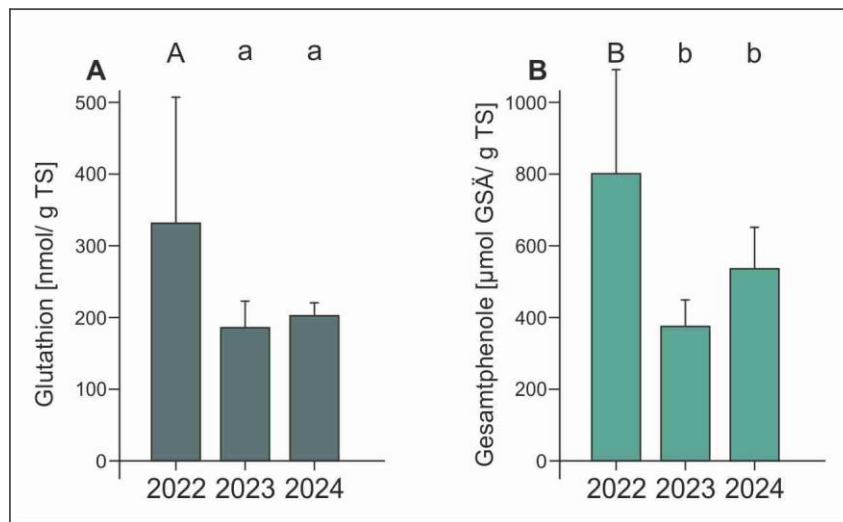


Abb. 63: Nadelgehalte im HKV06 an Glutathion (A) und Gesamtphenol (B) über die Projektlaufzeit hin. Unterschiedliche Indizes kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren.

Die Gesamtphenolgehalte der Douglasienadeln des HKV06 lagen im Mittel bei 575 µmol/ g TS (Abb. 63 B). Dies entspricht dem für Douglasien Üblichen (II.1.4.2). Allerdings schwankten auch die Gesamtphenolwerte während der Projektlaufzeit von Jahr zu Jahr signifikant (Abb. 63 B). Deshalb wurden sie mit der gleichen Methodik wie die Glutathionwerte Jahr für Jahr flächenspezifisch normalisiert. Auf dieser Basis zeigte sich, dass unter Berücksichtigung beider Standorte die kräftigsten Herkünfte Taura und Bad Münstereifel II fast ein Drittel mehr Phenole als die schwächste Herkunft Freiherr von Lerchenfeld aufwiesen (Tab. 26). Der Unterschied war signifikant. Er ließ sich spezifisch auf die Fläche "Vor dem Holz" im Vergleich von Taura und Kyritz belegen, war aber auf der Fläche "Sägeneck" im Vergleich von Bad Münstereifel II und Freiherr von Lerchenfeld nicht signifikant (Tab.26). Mit diesem Befund ist es erstmals gelungen, basierend auf einem unabhängigen Parameter einen Hinweis auf Herkunftsdifferenzen in der Resistenz gegenüber *N. gaeumannii* zu generieren. Auf diesem Fundament aufbauend könnte es nun gelingen, mit einfach Messungen schütterresistente Douglasienherkünfte zu selektieren.

Fazit:

- 1) Alle Douglasienherkünfte sind in etwa gleich anfällig gegenüber *N. gaeumannii*.
- 2) Es gibt keine herkunftsspezifischen Toleranzunterschiede.
- 3) Möglicherweise gibt es herkunftsspezifische Unterschiede in der Resistenz gegenüber *N. gaeumannii*.

Tab. 26: Relative Nadelspiegel an Glutathion und Gesamtphenolen im HKV06 über die Projektlaufzeit. Werte in Klammern, Standardabweichungen. n = jede Stichprobe besteht aus drei unabhängigen Parallelen, die jeweils den drei Blöcken auf jeder Fläche entnommen wurden. *, signifikante Unterschiede zwischen den Herkünften. Am Sägeneck gab es keine signifikanten Herkunftsunterschiede in den relativen Gesamtphenolgehalten. n.u. = nicht untersucht

Herkunft	Glutathion (% vom Jahrgangsmaximum)			Gesamtphenole (% vom Jahrgangsmaximum)			Stich- proben- zahl
	Vor dem Holz	Sägeneck	insgesamt	Vor dem Holz	Sägeneck	insgesamt	
NP Eifel	89,9 (5,5)	94,8 (7,9)	92,3 (6,7)	90,8 (14,1)	85,6 (9,8)	88,2 (11,2)	6
Taura	74,8 (17,3)	n.u.	74,8 (17,3)	99,4 (1,0)*	n.u.	99,4 (1,0)*	3
Bad Münstereifel II	100,0 (0,0)	66,8 (21,6)	83,4 (22,7)	92,1 (4,2)	98,6 (2,3)	95,4 (4,7)	6
Kyritz	88,3 (9,8)	n.u.	88,3 (9,8)	74,6 (8,9)*	n.u.	74,6 (8,9)	3
Freiherr von Lerchenfeld	n.u.	79,4 (27,1)	79,4 (27,1)	n.u.	64,9 (15,4)	64,9 (15,4)*	3
Mirow	n.u.	75,4 (23,7)	75,4 (23,7)	n.u.	78,1 (26,2)	78,1 (26,2)	3
Überschreitungs- wahrscheinlichkeit (α)	0,094	0,480	0,780	0,42	0,151	0,014	24

II.5: Waldbauliche Konzepte, ökonomische Bewertung und betriebliche Empfehlungen (AP 5)

Ziel des Projekts war es, betriebs- und volkswirtschaftliche Risiken von Nadelkrankungen und –schädlingen (wie die Rußige Douglasenschütte und die Douglasengallmücke) zu bewerten und dazu Perspektiven für zukünftige waldbauliche Vorhaben zu entwickeln. Damit könnten die Auswirkungen von Nadelkrankungen und -schädlingen besser kalkuliert und daraus Schlüsse für die zukünftige Waldgestaltung gezogen werden.

Im Laufe des Projektes wurde jedoch sehr deutlich, dass einfach zu wenig allgemeine Information zu Nadelkrankungen vorlag. Daher musste zuerst eine Grundlagenbasis aufgebaut werden, auf der dann weiteres, detaillierteres Wissen aufgebaut werden kann. Der Projektzeitraum hat viele neue Ergebnisse geliefert. Diese reichen jedoch nicht aus, um konkrete waldbauliche Konzepte oder ökonomische Bewertungen zu beschreiben.

Daher haben die Projektpartner nach eingehender Diskussion beschlossen, noch keine waldbaulichen oder betrieblichen Empfehlungen auszusprechen. AP5 wurde deshalb pausiert und wird im Folgeantrag zum Projekt „DouReVital“ erneut aufgenommen.

II.6: Koordination und Berichte (AP 6)

Die FAWF übernahm im Verbundprojekt die operative Koordination der Arbeitspakete und der Kommunikation zwischen den Projektpartnern. Dazu gehörte die Organisation von insgesamt fünf Projekttreffen und der Abschlussveranstaltung. Zu den Projekttreffen wurden jeweils Protokolle unter abschließender Zusammenführung der FAWF verfasst und an die FNR weitergeleitet. Die Zwischenberichte wurden jährlich mit allen Projektpartnern verfasst und ebenfalls abschließend von der FAWF zusammengeführt und an die FAWF weitergeleitet. Die koordinierende FAWF war ebenso für die Erstellung des gemeinsamen, alle Arbeitspakete umfassenden Abschlussberichts verantwortlich.

Zum Arbeitspaket gehörte auch der Wissenstransfer wie z.B. durch Vorträge bei verschiedenen Veranstaltungen. Eine detaillierte Tabelle zu Vorträgen aller Verbundpartner über den Projektzeitraum liegt vor (Tab. 27)

Neben den Vorträgen und Berichten standen die Projektpartner auch im ständigen Austausch miteinander, beispielsweise zu gemeinsamen Probenahmen. Ebenso fand regelmäßig ein Wissensaustausch mit Kollegen aus anderen Douglasienprojekten, wie DoNUT und Doug-Goes-Risk, statt. So konnten andere Einblicke und Ideen in die Vorhaben eingebracht werden.

Tab. 27: Vorträge der Projektmitarbeiter*innen während der Projektlaufzeit

Mitarbeiter/in	Teilvorhaben	Datum	Veranstaltung	Titel
Janina Faust	TV1	20.03.2023	Fachtreffen mit dem Projekt Doug-Goes-Risk an der FAWF	Benadelungszustand und Befall mit Rußiger Douglasenschütte/ Wie die Durchforstung die Stressphysiologie der Zelle beeinflusst
Stefan Seegmüller	TV1	23.05.2023	Exkursion beim Besuch der Anwarter an der FAWF	Sind durchforstete Douglasien vitaler? Hilft die Durchforstung bei Rußiger Douglasenschütte?
Janina Faust	TV1	20.09.2023	Exkursion am Tag der Revierleiter im Forstamt Haardt	Vital oder nicht vital? Zwei Douglasienflächen im Vergleich
Janina Faust	TV1	22.02.2024	Besprechung Forstamtsleitung Region Süd	Rußige Douglasenschütte – Ursache oder Symptom?
Janina Faust	TV1	11.04.2024	FAWF-Tag der Forstinspektoranwärter/innen	Rußige Douglasenschütte – Ursache oder Symptom?

Jenny Wietschorke	TV2	21.10.2022	Waldbegang Gemeinde Durmersheim	Vorstellung Forschungsvorhaben VitaDou
Dominik Wonsack/ Jenny Wietschorke	TV2	30.01.2023	Länderübergreifendes Fachtreffen mit Belgien und der Schweiz	Exchange of Forest Health Expertise
Dominik Wonsack/ Jenny Wietschorke	TV2	08.03.2023	Regierungspräsidium Freiburg	Aktuelle Waldschutzsituation der Douglasie in Südwestdeutschland
Dominik Wonsack/ Jenny Wietschorke	TV2	30.03.2023	Waldschutz-Kolloquium der FVA-BW	Aktuelle Situation Douglasie Waldschutz
Dominik Wonsack	TV2	22.06.2023	Vorlesung Waldschutz Bachelor Uni Freiburg	Aktuelle Waldschutzsituation der Douglasie in Südwestdeutschland
Dominik Wonsack/ Jörg Grüner	TV2	12.07.2023	Beratung UFB Rastatt	Vorstellung aktueller Ergebnisse VitaDou
Gitta Langer	TV3	09.01.2023	Vortragsreihe der Pilzfreunde Stuttgart e.V.	Auswirkungen von Dürre und Hitze in unseren Wäldern – Bedeutung pilzlicher Schaderreger
Gitta Langer	TV3	23.02.2023	Repetitorium für Forst-Referendare	Aktuelle Forstpathogene in Nordwestdeutschland
Gitta Langer/ Johanna Bußkamp	TV3	01.03.2023	Forst-Referendarlehrgang	Aktuelle Forstpathogene in Nordwestdeutschland
Gitta Langer	TV3	02.05.2023	Forst-Anwärterlehrgang Niedersachsen	Mykologie und Komplexe Erkrankungen (online)
Gitta Langer/ Johanna Bußkamp	TV3	24.05.2023	Forst-Referendarlehrgang	Pilze / Komplexkrankheiten
Gitta Langer	TV3	03.06.2023	Schulung Waldschutzmultiplikatoren Niedersachsen	Wurzelschwamm und Schäden an Rotbuche
Gitta Langer	TV3	26.06.2023	Universität Kassel, Vorlesung "Berufsfelder der Biologie"	Einführung in die Berufsfelder der Biologie und Forstpathologie
Gitta Langer	TV3	30.06.2023	Graduate College "Enrichment of European beech forests with conifers"	Dept. Forest Protection BucheAkut and VitaDou
Gitta Langer/ Johanna Bußkamp	TV3	11.07.2023	Forst-Anwärterlehrgang Niedersachsen	Mykologie und Komplexe Erkrankungen

Gitta Langer	TV3	30.07.2023	Emerging Needle and Shoot Diseases of Conifers in Europe Symposium & Workshop July 3 - 5, 2023 Freiburg, Germany University of Freiburg, Faculty of Environment and Natural Resources, Chair of Pathology of Trees	Current Needle and Shoot Diseases of Conifers in North-west Germany
Gitta Langer	TV3	31.08.2023	Lehrgang und Exkursion „Pilze im Wald - Naturnähezeiger - Schaderreger“ für Miterarbeitende des Nationalparks Kellerwald-Edersee und umliegende Forstbetriebe/-ämter	„Pilze im Wald - Naturnähezeiger - Schaderreger“
Gitta Langer	TV3	17.09.2023	Internationale Tagung der Deutschen Gesellschaft für Mykologie in Lehesten	Keynote: Einfluss des Klimawandels auf pilzliche und komplexe Erkrankung in unseren Wäldern
Gitta Langer/ Johanna Bußkamp/ Steffen Bien	TV3	28.09.2023	63. Deutsche Pflanzenschutztagung (DPST) an der Georg-August-Universität	Pilze assoziiert mit vitalitätsgeschwächten Douglasien
Gitta Langer	TV3	29.09.2023	Vortragsveranstaltung der Schutzgemeinschaft Hoher Kellerwald in Bad Zwesten	Einfluss des Klimawandels auf pilzliche und komplexe Erkrankung in unseren Wäldern
Gitta Langer	TV3	14.10.2023	Forst-Anwärterlehrgang Hessen	Pilze / Komplexkrankheiten
Gitta Langer	TV3	01.11.2023	Forst-Anwärterlehrgang Niedersachsen	Mykologie und Komplexe Erkrankungen (online)
Gitta Langer	TV3	29.11.2023	21. SAG Workshop: Bäume im Klimawandel - Aktuelle Forschungsergebnisse zum Einfluss der Klimaveränderung auf Zustand, Entwicklung und Verkehrssicherheit der Stadtbäume, Gauting + online	Changes in the interaction of fungi (and other micro-organisms) and trees with regard to the consequences of climate change
Gitta Langer	TV3	31.01.2024	Vorlesung an der Universität Göttingen im Rahmen des Moduls „Forest Pathology	I) Current fungal and Complex diseases II) European ash dieback

Gitta Langer	TV3	11.12.2024	Projektmeeting VitaDou 11.-12.07.2023 in Trippstadt	VitaDou: Phytopathologie
Gitta Langer	TV3	31.01.2025	Vorlesung an der Universität Göttingen im Rahmen des Moduls „Forest Pathology“	I) Current fungal and Complex diseases II) European ash dieback

III. Verwertung

III.1 Erfindungen/Schutzrechtsanmeldungen

Erfindungen und Schutzrechte sind nicht Gegenstand des Projekts VitaDou oder seiner Teilprojekte.

III.2 Wirtschaftliche Erfolgsaussichten nach Projektende

Der wirtschaftliche Nutzen des Projekts bemisst sich in betriebswirtschaftlichen Vorteilen für die Forstwirtschaft, insbesondere in Konzepten für einen nachhaltigen und ertragsstabilen Douglasienanbau. Die umfassende Einschätzung von Pflanzenschutz und Ökonomie stützt die Ertragsstabilität der Douglasienwirtschaft. Sie wird dazu beigetragen, die Multifunktionalität der Wälder mit dem Douglasienanbau zu stärken und die betrieblichen Risiken des Douglasienanbaus zu verringern. Vor allem steht der volkswirtschaftliche Nutzen im Vordergrund. Durch eine Verbesserung der Planungsgrundlagen werden zukünftige Risiken beispielsweise für den rheinland-pfälzischen Holzbaucoluster überschaubarer. Dadurch kann ebenso der gesamtwirtschaftliche Umsatz des produzierenden Gewerbes in Rheinland-Pfalz gesteigert und die Beschäftigung im ländlichen Raum weiter ausgebaut werden.

III.3 Wissenschaftliche und/oder technische Erfolgsaussichten nach Projektende

Die relevanten Erkenntnisse dienen der Stärkung von Forst-, Holz- und Papierwirtschaft. Sie fördern die Kompetenz behördlichen Handelns in Fragen des Waldschutzes und der Forsteinrichtung, soweit hoheitliche Fragen berührt sind.

Das Projekt fördert die interdisziplinäre Zusammenarbeit forstlicher Forschungsanstalten in Deutschland und macht die beteiligten Institutionen dadurch auch wissenschaftlich konkurrenzfähiger. Als Verbundprojekt hilft es, in der Forschung und Entwicklung die Synergierendite zu heben. Dies scheint umso vorteilhafter, da die beteiligten Einrichtungen nicht nur untereinander verbunden sind, sondern auch enge Kontakte zu Forstbetrieben, Verbänden und Clustern pflegen. Darüber hinaus tragen die eingeplanten Stellen maßgeblich zur Qualifizierung von Nachwuchskräften in Forstwissenschaft und –wirtschaft bei.

III.4 Wissenschaftliche und wirtschaftliche Anschlussfähigkeit

Die Kronenverlichtungen in Verbindung mit der differenziellen Anfälligkeit für Rußige Douglasienscütte bzw. Douglasiengallmücken weisen auf noch ungeklärte Unterschiede in der Devitalisierung zwischen standörtlich und örtlich miteinander vergleichbaren Beständen hin. Zudem treten in allen Beständen einzelne Bäume mit besonders hoher oder niedriger Vitalität im Vergleich zu den Nachbarbäumen hervor. Diese Unterschiede wurden waldbaulich, physiologisch, pathologisch und im Hinblick auf Schädlingbefall und Wachstum charakterisiert. Zudem wurden im vergangenen Herbst die Untersuchungen durch eine Herkunftsanalyse ergänzt. Diese konnte Aufschluss darüber geben, ob die festgestellten variierenden Schadensausmaße genetischer Natur sind und/oder ob andere Faktoren ausschlaggebend für die Gesundheit der Douglasien sein könnten.

Aktuell wurden bereits erste Einblicke in die physiologische Stressantwort der Douglasien auf die Scütteinfektion erarbeitet, die als Grundlage für weitere Vertiefungen in diesem Bereich dienen und kurz- bis mittelfristig den Weg für eine Physiologie gestützte Toleranzansprache der Bäume ebnen. Auch die erfolgreiche Infektion junger Douglasienpflanzen mit Rußiger Douglasienscütte ermöglicht es nun, Grundlagen über die Infektion und ihre zelluläre Auswirkung zu schaffen. Die bereits dokumentierten Erkenntnisse ermöglichen darüber hinaus gegebenenfalls mittelfristig den Anschluss an funktional genetische Untersuchungen, um die Resistenzforschung gegen Rußige Douglasienscütte und ähnliche Pathogene weiter voranzubringen. Sie könnten außerdem die Notwendigkeit sichtbar machen, die Bedeutung der risikobelasteten naturalen Produktion für den Holzcluster eingehender zu betrachten.

IV. Erkenntnisse von Dritten

DELB, H., BURGER, M., GRÜNER, J., KAUTZ, M., THOMAS, L., WONSACK, D. & WUSSLER, J. (2022): Waldschutzsituation 2021/2022 in Baden-Württemberg. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* **77** Heft 9: S. 16-19.

In Baden-Württemberg gab es 2021 bei der Douglasie regional schütterere Kronen, markante Vitalitätsverluste und erhöhte Mortalität. Die Flächen mit rußiger Douglasienschütte haben abgenommen und der Befall mit Douglasiengallmücken hat zugenommen.

DELB, H., BURGER, M., GRÜNER, J., KAUTZ, M., THOMAS, L., WONSACK, D. & WUSSLER, J. (2022): Waldschutzsituation 2021/2022 in Rheinland-Pfalz und Saarland. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* **77** Heft 9: S. 24-27.

Rußige Douglasienschütte und Trocknissschäden finden sich in Rheinland-Pfalz auf 1.300 ha, der Befall mit Douglasiengallmücken hat auf 124 ha abgenommen.

GERVERS KA, THOMAS DC, ROY BA, ET AL. (2022): Crown closure affects endophytic leaf mycobiome compositional dynamics over time in *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. *Fungal Ecol* **57–58**:101155. doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101155

Alte *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*-Wälder bilden komplexe Umwelt- und Raumgradienten, entlang derer sich Biota ansiedeln und sich unterschiedliche Gemeinschaften von Nadelpilzen bilden können. Der Kronenschluss von Douglasien war mit einer größeren Variation in der Pilzzusammensetzung assoziierter Pilze korreliert als die Kronenhöhe. Das Pilzreichtum und deren Artenvielfalt der Nadeln waren mit dem zunehmenden Kronenschluss positiv korreliert. Pilzgemeinschaften aus den geschlossenen Teilen der Krone waren zudem mit dem Nadelalter zunehmend strukturierter.

HAYN, H.-U. (2022): Douglasie – Hoffnungsträger im Klimawandel? *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* **77** Heft 7: S. 30-34.

Douglasien sind weniger schadanfällig als Fichte und Tanne, dürfen aber nicht auf vernässende Standorte gebracht werden. Auch die Schütte gefährdet diese Baumart nicht, macht sich allerdings doch zusammen mit Insekten vor allem in der Jugendphase unangenehm bemerkbar. Das gilt wohl vor allem für Nordrhein-Westfalen, Luxemburg und Österreich. Mit einem Reinertrag von ca. 1.500 €/a * ha zählt die Douglasie aber nach wie vor zu den ertragreichsten Baumarten.

LEE, E., BEEDLOW, P., BROOKS, J., TINGEY, D., WICKHAM, C. & RUGH, W. (2022): Physiological responses of Douglas-fir to climate and forest disturbances as detected by cellulosic carbon and oxygen isotope ratios. *Tree Physiology* **42**: S. 5-25.

Bei ernsthafter Erkrankung der Douglasien-Altbestände im pazifischen Nordwesten der USA kommt es zu vielen mit Pseudothecien verstopften Stomata und vorzeitigem Nadelverlust. Die verstopften Stomata behindern die Assimilation. Verringerte Nadelmasse und reduzierte Assimilation führen zu geringeren Jahrringbreiten.

SINGH, P., ST.CLAIR, J., LIND, B., CRONN, R., WILHELMI, N., LU, M., VIDAKOVIC, D., HAMELIN, R., SHAW, D., AITKEN, S. & YEAMAN, S. (2022): Genome architecture of resistance and tolerance to Swiss needle cast and *Rhabdochloa* needle cast diseases in Douglas-fir. *Eco-Evo-Archive* **S.29**: DOI <https://doi.org/10.32942/osf.io/s5rd7>.

Resistenz gegen rußige Douglasienschütte korreliert mit SNPs (single nucleotide polymorphism, Einzelnucleotidpolymorphismen) für Stomataregulierung, Ethen- und Jasmonatsynthese. Die Toleranz korreliert mit SNPs von Genen des Sekundärmetabolismus, insbesondere Gesamtphenole, kondensierte Tannine, Ligninsynthese und Terpenoide. Die Rußige Douglasienschütte ist nicht nur ein Endophyt, sondern ruft spezifische Abwehrreaktionen des Wirts hervor.

SAURER, M. & CHERUBINI, P. (2022): Tree physiological responses after biotic and abiotic disturbances revealed by a dual isotope approach. *Tree Physiology* **42**: S. 1-4.

Erklärung des dualen Ansatzes der Untersuchung der stabilen Isotope $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ zur differentiellen Ursachendiagnose für Jahrringbreiten (vgl. LEE et al., 2022, s. o.).

THOMAS, F., RZEPECKI, A. & WERNER, W. (2022): Non-native Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Central Europe: Ecology, performance and nature conservation. *Forest Ecology and Management* **506**: Artikel 119956.

Douglasien sind wenig empfindlich für Schüttepilze und Insektenschäden. Eine zukünftige Forschungsaufgabe ist, die Krankheits- und Schadensresistenz unterschiedlicher Douglasienherkünfte zu untersuchen.

BENNETT, M., SHAW, D. & LOWREY, L. (2023): Recent Douglas-fir Mortality in the Klamath Mountains Ecoregion of Oregon: Evidence for a Decline Spiral. *Journal of Forestry* **121**: S. 246–261. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvad007>.

Die Douglasien-Mortalität in den Klamath Mountains (OR, USA) wird von trockenen Standorten prädisponiert, von Trockenperioden ausgelöst und vom flachköpfigen Tannenborkenkäfer und anderen Sekundärschädlingen vollstreckt. Die Mortalität korreliert mit der Aridität. Die Autoren haben einen Risikoschätzer für die Mortalität entwickelt.

BLASER, S., RUFFNER, B., MITTELSTRASS, J., DUBACH, V. & QUELOZ, V. (2023): First detection of invasive Douglas fir needle midges from the genus *Contarinia* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) in Switzerland. *BioInvasions Records* **12**: S. 951–964. <https://doi.org/10.3391/bir.2023.12.4>.

2022 wurde die Douglassiengallmücke nun auch in der Nordschweiz nahe der deutschen und französischen Grenzen nachgewiesen. Es gibt dort zwei Haplotypen, von denen einer nur ganz im Westen vorkommt.

CHARLET DE SAUVAGE, J., BUGMANN, H., BIGLER, C. & LÉVESQUE, M. (2023): Species diversity and competition have minor effects on the growth response of silver fir, European larch and Douglas fir to drought. *Agricultural and Forest Meteorology* **341**: Artikel 109664. 13 S.

Eine gemischte Nachbarschaft verbessert die Trockenstressresilienz von Douglasien.

COMPTON, S., STACKPOLE, C., DIXIT, A., SEKHWAL, M., KOLB, T., DE LA TORRE, A. (2023): Differences in heat tolerance, water use efficiency and growth among Douglas-fir families and varieties evidenced by GWAS and common garden studies. *AoB PLANTS* **15**: plad008, <https://doi.org/10.1093/aobpla/plad008>

Es gab in 109 Küstendouglasien- und 6 Hybridfamilien 31 Kandidatengene, die etwas mit dem Wachstum, der Hitzetoleranz und der Wassereffizienz zu tun haben könnten.

DELB, H., BURGER, M., GRÜNER, J., KAUTZ, M., THOMAS, L., WONSACK, D. & WUSSLER, J. (2023): Waldschutzsituation 2022/2023 in Rheinland-Pfalz und Saarland. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald* **78** Heft 9: S. 25-28.

Meldungen zum Befall mit Rußiger Douglassienschütte, Trockenschäden und komplexen Schadgeschehen in Rheinland-Pfalz haben sich auf 510 ha reduziert. Dahingegen hat sich die Douglassiengallmücke auf mehr Flächen ausgebreitet, ca. 180 ha.

DELB, H., BURGER, M., GRÜNER, J., KAUTZ, M., THOMAS, L., WONSACK, D. & WUSSLER, J. (2023): Waldschutzsituation 2022/2023 in Baden-Württemberg. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald* **78** Heft 9: S. 16-20.

Der Befall von Rußiger Douglassienschütte und Douglassiengallmücke, sowie starke Trockenheit führen auch in Baden-Württemberg zu schütterten Kronen, die mit deutlichem Vitalitätsverlust, sowie erhöhten Mortalitätsraten verbunden sind. Es zeichneten sich außerdem vermehrt rot verfärbte Kronen ab, die wohl ein Marker dafür sind, dass die Douglasie von heimischen Borkenkäferarten befallen sein kann.

FORT, T., PAUVERT, C., CHANCEREL, E., BURLETT, R., WINGATE, L. & VACHER, C. (2023): Leaf microbiome data for European beech (*Fagus sylvatica*) at the leaf and canopy scales collected in a gallery forest in South-West France. *Annals of Forest Science* **80**: <https://doi.org/10.1186/s13595-023-01181-z>. 14 S.

Die Pilzbesiedlung lässt sich mittels ITS-qPCR quantifizieren. Das Blattmikrobiom ändert sich nicht nach der Lage in der Krone oder der Blattposition. Bedeutung für die Untersuchung des Blattmikrobioms bei Douglasien.

GRAHAM, H. (2023): Characterization of secondary metabolites from Douglas-fir endophytes to guide the development of applications reducing Swiss needle cast. *Master-Arbeit. Ottawa: Carleton University*. 146 S.

Aus 59 Douglasien-Endophyten wurden 17 Metabolite mit Anti-Schütteaktivität isoliert. Viele der Metabolite zeichnen sich durch phenolische Bestandteile aus.

LWILA, A., POST-LEON, A., AMMER, C., MUND, M (2023): Site properties, species identity, and species mixture affect fine root production, mortality, and turnover rate in pure and mixed forests of European Beech, Norway spruce, and Douglas-fir. *Ecological Indicators* **147**: Art. Nr. 109975. 13 S.

Die Nadelretention korreliert mit der Frühsommerfeuchtigkeit, der maximalen Dezembertemperatur, dem Frühjahresniederschlag, der Hangneigung, Exposition, Höhenlage über 400 m, der Topographie und der Kationenaustauschkapazität. Vorzeitiger Nadelverlust ist hauptsächlich auf Rußige Douglasienschütte zurückzuführen.

MINISTERIUM FÜR KLIMASCHUTZ, UMWELT, ENERGIE UND MOBILITÄT (Hrsg.) (2023): *Waldzustandsbericht 2023*. Mainz: Ministerium für Klimaschutz, Umwelt, Energie und Mobilität. 81 S.

Der Vitalitätszustand der Douglasie hat sich im Jahr 2023 nur geringfügig verschlechtert. Nahezu überall wurde die Infektion mit Rußiger Douglasienschütte festgestellt sowie der Befall mit Douglasiengallmücke. Die Fruktifikation hat sich im Vergleich zum Vorjahr fast verdoppelt. Es konnte außerdem abgebrochene Oberkronen durch Sturmereignisse festgestellt werden.

NICOLESCU, V., MASON, W., BASTIEN, J. et al. (2023): Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in Europe: An overview of management practices. *Journal of Forestry Research* **34**: S. 871–888. <https://doi.org/10.1007/s11676-023-01607-4>

In Europa werden Douglasienbestände meistens durch Pflanzung begründet. Das Pflanzgut kommt aus Samenplantagen und zugelassenen Beständen. Die Umtriebszeit variiert zwischen 40 und 120 Jahren. In der Regel wird durchforstet und auf 6 m wertgeästet. Am besten geht die Douglasienwirtschaft in naturnahen Mischwäldern mit gruppenweiser Schirmstellung.

Pakull, B., Wojacki, J., Eusemann, P. et al. (2023): Sexual reproduction in two mixed stands of coastal and interior Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in Germany. *European Journal of Forest Research* **142**: S. 175–182. <https://doi.org/10.1007/s10342-022-01514-z>

Zwischen Küsten- und Inlandsdouglasien gibt es keine Reproduktionsbarrieren. Deshalb sollten Mischbestände gemieden werden, wenn sortenreines Saatgut produziert werden soll.

RUIZ VIVAR, J. (2023): Differentiated responses to infestations of Swiss needle cast by different Douglas-fir provenances. *Master Thesis. Kaiserslautern: Rheinland-Pfälzische Technische Universität*. 91 S.

Es wurden unterschiedliche Provenienzen, abhängig vom Infektionsgrad mit Rußiger Douglasienschütte, auf zwei Herkunftsversuchen beprobt und pflanzenphysiologisch analysiert. Daraus ergab sich, dass einige quantifizierte Substanzen in der Zelle mit dem Befall mit Rußiger Douglasienschütte korrelieren und die Provenienzen unterschiedlich auf den Befall reagieren.

SCHNEIDER, K., BERRILL, J.-P., DAGLEY, C., WEBB, L. & HOHL, A. (2023): Residual stand structure and topography predict initial survival and animal browsing of Redwood and Douglas-fir seedlings planted in coastal forests of Northern California. *Sustainability* **15**: Art. Nr. 16409. <https://doi.org/10.3390/su152316409>.

Die Überlebensrate von gepflanzten Douglasien war geringer als bei Küstensequoien. Die höchste Überlebensrate gab es bei NO-Exposition mit wenigen Überhältern. Die Douglasien wurden verbissen, vor allem im aufgelichteten Altholz in der Nähe von Wasserstellen. Insgesamt war ein Schirmhieb besser als ein Femelhieb.

STEMMELEN, A., CASTAGNEYROL, B., PONETTE, Q., PROSPERO, S., SAN MARTIN, G., SCHNEIDER, S. & JACTEL, H. (2023): Tree diversity reduces co-infestation of Douglas fir by two exotic pests and pathogens. *NeoBiota* **84**: S. 397–413. doi: 10.3897/neobiota.84.94109.

Mitherrschende und geringere Douglasien werden weniger von Gallmücken befallen und eine gemischte Nachbarschaft hilft die Rußige Douglasienschütte zu reduzieren. Befall durch Gallmücken und Rußige Douglasienschütte korrelieren miteinander.

TEYSSIER, C., ROGIER, O., CLAVEROL, S., GAUTIER, F., LELU-WALTER, M.-A. & DURUFLÉ, H. (2023): Comprehensive Organ-Specific Profiling of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii*) Proteome. *Biomolecules* **13**: Art. Nr. 1400. <https://doi.org/10.3390/biom13091400>. 11 S

Das Douglasien-Proteom umfasst nahezu 4.000 Proteine. Auf der Proteinbasis lassen sich den unterschiedlichen Baumorganen unterschiedliche physiologische Prozesse zuordnen.

ZERBE, S., LANGE, F., SELIGER, A., LEITINGER, G. & AMMER, C. (2023): Wie invasiv ist die Douglasie? Ein Fallbeispiel aus dem Spessart. *Allgemeine Forstzeitschrift / Der Wald* **78** Heft 16: S. 30-34.

Douglasien werden als nicht invasiv eingeschätzt, weil sie sich nicht negativ auf den Standort auswirken, kein problematisches Ausbreitungspotenzial haben, andere Baumarten nicht unterdrücken und Managementoptionen durch Lichtsteuerung bieten.

SING P., ST. CLAIR J., LIND B., CRONN R., WILHELMI N., FEAU N., LU M., VIDA KOVIC A., HAMELIN R., SHAW D., AITKEN S., YEAMAN S. (2024): Genetic architecture of disease resistance and tolerance in Douglas-fir trees. *New Phytologist*, **Vol. 243 Issue 2**, S. 705-719. <https://doi.org/10.1111/nph.19797>

Genetische Variationen im Douglasiengenom können ausschlaggebend sein, ob Douglasien tolerant oder gar resistent gegen den Befall mit Rußiger oder Rostiger Douglasienschütte sind. Diese speziellen Gene bestimmen die Immunität der Bäume und können explizit zur Zucht zukünftiger Douglasien genutzt werden.

FEAU N., TANNEY J., HERATH P., LEAL I., HAMELIN C. (2024): Genome sequences of three genetic lineages of the fungus *Nothophaeocryptopus gaeumannii*, the causal agent of Swiss needle cast on Douglas-fir trees. *Microbiol Resour Announc*. doi:10.1128/mra.01008-23

Drei unterschiedliche Stämme des Pilzes *Nothophaeocryptopus gaeumannii*, der Rußigen Douglasienschütte, wurden fast vollständig sequenziert.

NIESSNER A., EHEKIRCHER S., ZIMMERMANN R., HORNA V., REICHLE D., LAND A., SPANGENBERG G., HEIN S. (2024): Soil drought sets specific limits to stem radial growth and sap flow of Douglas-fir across Germany. *Front Plant Sci*. doi: 10.3389/fpls.2024.1401833

Mit zunehmender Trockenheit, verursacht durch den Klimawandel, werden zukünftig immer mehr Zuwachseinbrüche auch in trockentoleranten Douglasien zu vermelden sein. Die Holzwirtschaft wird davon sehr stark betroffen sein.

SPANGENBERG G., ZIMMERMANN R., KÜPPERS M., HEIN S. (2024): High-resolution dendrometer measurements reveal different responses of Douglas-fir to extreme drought in 2018 depending on soil and rooting characteristics. *Front Plant Sci*. doi:10.3389/fpls.2024.1485440

Bodenbeschaffenheit und Nährstoffversorgung im Boden werden im Zuge des Klimawandels und der damit einhergehenden Trockenheit immer wichtiger für die Pflanzung und Erhaltung von Douglasien. Durch die richtige Bodenbeschaffenheit ist es der Douglasie möglich, tiefer zu wurzeln und damit die schlimmste Trockenheit zu umgehen.

PALIGI S., LICHTER J., KOTOWSKA M., SCHWUTKE R., AUDISIO M., MRAK K., PENANHOAT A., SCHULD T B., HERTEL D., LEUSCHNER C. (2024): Water status dynamics and drought tolerance of juvenile European beech, Douglas fir and Norway spruce trees as dependent on neighborhood and nitrogen supply. *Tree Physiology*, **Vol. 44 Issue 5**. doi:10.1093/treephys/tpae044

Durch den Einsatz unterschiedlicher Baumarten auf einer Fläche anstatt einer Monokultur kann der Wasserhaushalt der Böden sowie der Stickstoffgehalt in der Atmosphäre verbessert werden.

LIND B., CANDIDO-RIBEIRO R., SING P., LU M., VIDA KOVIC D., BOOKER T., WHITLOCK M., YEAMAN S., ISABEL N., AITKEN S. (2024): How useful are genomic data for predicting maladaptation to future climate? *Global Change Biology*, **Vol. 30 Issue 4**. doi:10.1111/gcb.17227

Genetische Analysen sind sehr hilfreich für eine Einschätzung der Vitalität von Douglasien. Allerdings sollten sie nicht ausschließlich verwendet werden, sondern immer in Kombination mit anderen Parametern.

CANDIDO-RIBEIRO R., AITKEN S. (2024): Weak local adaption to drought in seedlings of a widespread conifer. *New Phytologist*, **Vol. 241 Issue 6**, S. 2395-2409, doi:10.1111/nph.19543

In einem Pflanzgartenexperiment mit unterschiedlichen Herkunft von Inlands- und Küstendouglasien hat sich gezeigt, dass die Inlandsdouglasie toleranter gegenüber Trockenstress ist. Sämlinge der Küstendouglasie zeigten früh einen Einbruch im Wachstum. Dabei spielt die Temperatur eine größere Rolle als Niederschlag. Die Photosynthese wird erst nach einem längeren Zeitraum eingestellt, ist dann wohl aber irreparabel geschädigt.

ENDERLE L., GRIBBE S., MUFFLER L., WEIGEL R., HERTEL D., LEUSCHNER C. (2024): A warmer climate impairs the growth performance of Central Europe's major timber species in lowland regions. *Science of The Total Environment*, **Vol. 941**. doi:10.1016/j.scitotenv.2024.173665

In einem groß angelegten Experiment in Deutschland wurden verschiedene Baumarten auf unterschiedlichen Standorten auf ihre Anpassung an den Klimawandel untersucht. Alle untersuchten Arten, inklusive Douglasie, zeigten eine erhöhte Sensibilität gegenüber Hitze und Trockenheit. Nichtsdestotrotz konnten die Bäume sich nach einigen Jahren normaler Temperatur und Niederschlag wieder erholen.

KONIC J., HEILING C., CHAKRABORTY D., LAPIN K., SCHUELER S. (2024): The potential of non-native tree species to provide major ecosystem services in Austrian forests. *Front Plant Sci*. doi:10.3389/fpls.2024.1402601

In Hinsicht auf den Klimawandel kann es zukünftig sinnvoll erscheinen, Bestände mit einer Mischung aus heimischen und nicht-heimischen Baumarten zu besetzen. Nicht-heimische Baumarten wie die Douglasie können dazu beitragen, die Bodenbeschaffenheit zu verbessern und die Gefahr vor Lawinen und Erdrutschen zu verringern.

MINISTERIUM FÜR KLIMASCHUTZ, UMWELT, ENERGIE UND MOBILITÄT (Hrsg.) (2024): *Waldzustandsbericht 2024*. Mainz: Ministerium für Klimaschutz, Umwelt, Energie und Mobilität. S. 22

Der Vitalitätszustand der Douglasie hat sich im Jahr 2024 geringfügig verbessert. Ausschließlich überall wurde die Infektion mit Rußiger Douglasienschütte festgestellt, Befall mit Douglasiengallmücke war nicht sichtbar. Die Fruktifikation hat sich im Vergleich zum Vorjahr um ein Drittel verringert. Es konnten außerdem abgebrochene Oberkronen durch Sturmereignisse festgestellt werden.

MÜLLER J., HÖWLER K., KRENN T., VOR T., KIETZ B. (2024): Resistenz, Resilienz und Erholung von Fichten und Douglasien. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald* Heft 2: S. 30-35

Im Vergleich zur Fichte ist die Douglasie deutlich resistenter gegenüber Trockenstress. Allerdings braucht sie wohl eine längere Erholungsphase nach mehreren Trockenjahren als die Fichte. Nichtsdestotrotz wird die Douglasie im Klimawandel geeigneter sein.

LANGER G.J., BIEN S., BUßKAMP J. (2024): Filamentous Fungi Associated with Disease Symptoms in Non-Native Giant Sequoia (*Sequoiadendron giganteum*) in Germany—A Gateway for Alien Fungal Pathogens? *Pathogens* **13**:715. doi.org/10.3390/pathogens13090715

Die Feststellung einer beträchtlichen Anzahl neuer Pilznachweise in den untersuchten Riesenmammutbäumen deutet darauf hin, dass die Kultivierung von nicht nativen Baumarten ein Einfallstor für gebietsfremde Pilzarten in Deutschland sein könnte.

V. Veröffentlichungen

V.I Veröffentlichte Beiträge

SEEGMUELLER S., BLEH, J. (2022): Schäden und Krankheiten der Douglasie sind weit verbreitet
Wald.Werte.Wir. Heft **3**. S. 52-53

HARTUNG T., LANGER G. (2022): Rußige Douglasienschütte und Douglasien-Gallmücken auf dem Vormarsch? *ImDialog* (**2**): 12–14.

LANGER, G., HARTUNG T., BUßKAMP J. (2023): Pilzliche und komplexe Schäden an Douglasie. *AFZ/ Der Wald Heft 16*: S. 26-29

LANGER G., BUßKAMP J., PETERS S., WIETSCHORKE J., GRÜNER J., FAUST J., WONSACK D. (2025), Pests and fungal pathogens associated with Douglas fir stands showing crown defoliation and vitality loss. *Journal für Kulturpflanzen* **77**(2): 70–80. doi:org/10.5073/JfK.2025.02.06

VI. Literatur

AGNE, M., BEEDLOW P., SHAW D., WOODRUFF D., LEE H., CLINE S., COMELEO R. (2018): Interactions of predominant insects and diseases with climate change in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington, U.S.A. *Forest Ecology and Management* **409**: S. 317-332

ARAB L., SEEGMÜLLER S., KREUZWIESER J., EIBLMEIER M., RENNENBERG H. (2018): Atmospheric pCO₂ impacts leaf structural and physiological traits in *Quercus petraea* seedlings. *Planta* **249**: S. 481-495. doi.org/10.1007/s00425-018-3016-5

ARAB L., DELB H., EVERTZ K., RENNENBERG H., SCHLOSSER F., SEEGMÜLLER S. (2019): *Anpassungsvermögen und Wirt-Parasit-Beziehungen der Eichen im Klimawandel (APEK)*. Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft. 123 S.

ARAB L., SEEGMÜLLER S., KREUZWIESER J., EIBLMEIER M., DANNEMANN M., RENNENBERG H. (2022): Significance of current weather conditions for foliar traits of old-growth Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) trees. *Trees* **36**: S. 777-791.

ASSADA K. (1996): Radical production and scavenging in the chloroplasts. In: BAKER, N. (Hrsg.): *Photosynthesis and Environment. Advances in Photosynthesis* **5**: S. 123-150. Dordrecht: Springer.

BAILEY, J. D., C. A. HARRINGTON (2006): Temperature regulation of bud-burst phenology within and among years in a young Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) plantation in western Washington, USA. *Tree physiology* **26**(4), 421-430.

BENNETT, P., STONE J. (2019): Environmental variables associated with *Nothophaeocryptopus geumannii* population structure and Swiss needle cast severity in Western Oregon and Washington. *Ecology and Evolution* **9**(19), 11379-11394.

BERGMANN, L. & RENNENBERG, H. (1993): Glutathione metabolism in plants. In: DE KOK, L., STULEN, I., RENNENBERG, H., BRUNOLD, C. & RAUSER, W. (Hrsg.): *Sulfur nutrition and assimilation in higher plants. Den Haag: SPB Academic Publishing bv.* **326** S. 109-123.

BLACK, B., SHAW, D. & STONE, J. (2010): Impacts of Swiss needle cast on overstory Douglas-fir forests of the western Oregon Coast Range. *Forest Ecology and Management* **259**: S. 16

BLADA I. (1988): Testarea rezistentei unor clone de duglas verde la *Phaeocryptopus geumannii*. *Revista Padurilor* **103** (1): S. 48-49

BLASER, S., RUFFNER, B., MITTELSTRASS, J., DUBACH, V. & QUELOZ, V. (2023): First detection of invasive Douglas fir needle midges from the genus *Contarinia* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) in Switzerland. *BiolInvasions Records* **12**: S. 951-964.

BLEH, J., SEEGMÜLLER, S. (2022): Schäden und Krankheiten der Douglasie weit verbreitet. *Wald.Werte.Wir.* 3/2022: S. 52-53

BLOCK J., GREVE M., SCHRÖCK H.-W., ZUM HINGSTE F.-W. (2016): Mangantoxizität bei Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco). Stand der Kenntnis und Empfehlungen zur Begrenzung der Schäden. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Mitt.* **78** S.132

BLOCK J., GREVE M., SCHRÖCK H.-W., ZUM HINGSTE F.-W. (2016): Gewährleistung der Nachhaltigkeit der Nährstoffversorgung bei der Holz- und Biomassennutzung im rheinland-pfälzischen Wald. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr.* **79/2016**

BLUMENSTEIN K., BUßKAMP J., LANGER G.J. & TERHONEN E. (2022): Diplodia tip blight pathogen's virulence empowered through host switch. *Frontiers in Fungal Biology* **3**: Art.-Nr. 939007. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2022.939007>

- BOYLE, J. R. (1999): Planted forests: contributions to the quest for sustainable societies. Edition ed.: *Springer Science & Business Media*. ISBN 0792354680
- BÖHM S., GROßE S., JOCHUM M. LETZEL T., MÜLLER-SCHICK C., SCMARR H., SEEGMÜLLER S. (2013): *Fassholz aus Rheinland-Pfalz*. Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz. 97 S.
- BRINKMANN K., BLASCHKE L., POLLE A. (2002): Comparison of different methods for lignin determination as a basis for calibration of near infrared reflectance spectroscopy and implications of lignoprotein. *Journal of Chemical Ecology* **28**: S. 2483-2501.
- BÜCHER T., REDETZKI H. (1951): Eine spezifische photometrische Bestimmung von Äthylalkohol auf fermentativem Wege. *Klinische Wochenschrift* **29**: S. 615–616. doi.org/10.1007/BF01485653
- BURSCHEL, P. & HUSS, J. (1987): Grundriß des Waldbaus. *Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey*. 352 S.
- BUTIN, H. (1983): Die Krankheiten der Wald- und Parkbäume. *Stuttgart und New York: Georg Thieme Verlag*. 172 S.
- CHEESEMAN J. (2007): Hydrogen peroxide and plant stress: A challenging relationship.
- CONDRASHOFF, S. (1961a): Description and morphology of the immature stages of three closely related species of *Contarinia* Rond.(Diptera: *Cecidomyiidae*) from galls on Douglas-fir Needles. *The Canadian Entomologist* **93**(10), 833-851.
- CONDRASHOFF, S. (1961b): Three New Species of *Contarinia* Rond.(Diptera: *Cecidomyiidae*) in Douglas-Fir Needles. *The Canadian Entomologist* **93**(2), 123-130.
- CONDRASHOFF, S. (1962): Bionomics of Three Closely Related Species of *Contarinia* Rond.(Diptera: *Cecidomyiidae*) from Douglas-fir Needles. *The Canadian Entomologist* **94**(4), 376-394.
- DANIELS H., Cappellazzi J., KISER J. (2019): Microbiome Diversity of Endophytic Fungi across Latitudinal Gradients in West Coast Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii*) *Foliage. J. Biodivers Manag for 2018*. doi.org/10.4172/2327-4417.1000203
- DIESCHBOURG R., NANNIG A., BENZ P., BLASCHKE M. (2019): Verbreitung der Rußigen Douglasenschütte in Bayern. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald* **74** Heft 13: S. 34-36.
- DORMLING, I., K. LUNDKVIST (1983): What determines growth and hardiness in the nursery? *Skogsfakta, Skogsvetenskapliga Fakulteten, Sveriges Lantbruksuniversitet* **8**, 6 pp.
- DOUGLAS A., HAUSLADEN A., MONDY B., ALSCHER R., CHEVONE B., HESS J., WEISER R. (1993): Antioxidant response and winter hardiness in Res spruce (*Picea rubens* Sarg.). *New Phytologist* **123**: S. 365-374.
- DU B., JANSEN K., KLEIBER A., EIBLMEIER M., KAMMERER B., ENSMINGER I., GESSLER A., RENNENBERG H., KREUZWIESER J. (2016): A coastal and an interior Douglas fir provenance exhibit different metabolic strategies to deal with drought stress. *Tree Physiology* **36**: S. 148-163.
- ECKHART, T., S. WALCHER, H. HASENAUER AND M. VAN LOO (2017): Genetic diversity and adaptive traits of European versus American Douglas-fir seedlings. *European Journal of Forest Research* **136**, 811-825.
- EILMANN, B., S. M. DE VRIES, J. DEN OUDEN, G. M. MOHREN (2013): Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) provenances. *Forest Ecology and Management* **302**, 133-143.
- EKBERG, I., G. ERIKSSON, I. DORMLING (1979): Photoperiodic reactions in conifer species. *Ecography* **2**(4), 255-263.
- EDLER, L. (2021): Einfluss der Durchforstung auf die Vitalitätsstörung der Douglasie in den Pfälzer Nordvogesen. *Bachelorarbeit im Studiengang Forstwirtschaft der Hochschule für Forstwirtschaft Rottenburg*. Trippstadt: FAWF. 70 S.
- FAWF, FVA-BW & NW-FVA (Hrsg.) (2020): Eine optimale Vitalität von Douglasien für die Zukunft multifunktionaler Wälder (VitaDou). *Vorhabenbeschreibung eines Verbundprojekts*. Trippstadt: FAWF. 67 S
- GERVERS K., THOMAS D., ROY B. (2022): Crown closure affects endophytic leaf mycobiome compositional dynamics over time in *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. *Fungal Ecol* **57-58**: 101155. doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101155
- GRAVE S., LOGAN B. (2000):): Energy dissipation and radical scavenging by the plant phenylpropanoid pathway. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **355**: S. 155499-1510.

- HANSEN, E., J. STONE, B. CAPITANO, P. ROSSO (2000): Incidence and impact of Swiss needle cast in forest plantations of Douglas-fir in coastal Oregon. *Plant disease* **84**(7), 773-778.
- HERSCHBACH C., RENNENBERG H. (1997): Sulfur nutrition of conifers and deciduous trees. In: RENNENBERG, H., ESCHRICHT, W. & ZIEGLER, H. (Hrsg.): *Trees – Contributions to Modern Tree Physiology*. Leiden (NL): Backhuys Publishers. **565** S. 294-310.
- HOGENHOUT S., VAN DER HOORN R., Terauchi R., KAMOUN S. (2009): Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **22**: S. 115-122
- HOOD, I. AND D. KERSHAW (1975): Distribution and infection period of *Phaeocryptopus gaeumannii* in New Zealand. *NZJ For. Sci* **5**(2), 201-208.
- HOOD I. (1982): *Phaeocryptopus gaeumannii* of *Pseudotsuga menziesii* in Southern British Columbia. *New Zealand Journal of Forestry Science* **12**: S. 415-424
- JIANG Z., WOODLAND A., WOLFF S. (1990): Hydrogen peroxide production during experimental protein glycation. *FEBS Letters* **268**: S. 69-71.
- JOCHUM M., SEEGMÜLLER S. (2016): Die Forst-, Holz- und Papierwirtschaft in Rheinland-Pfalz – aktuelle Erkenntnisse. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz*
- KANTER D., REESER P., STONE J. (2005): A climate-based model for predicting geographic variation in swiss needle cast severity in the Oregon coast range. *Phytopathology* **95**: S. 1256-1265
- KELLER T. (2014): Untersuchungen zum Auftreten der Douglasienschütte auf verschiedenen Standorten im Raum Südwestpfalz. *Bachelorarbeit an der Hochschule für Angewandte Wissenschaft und Kunst*. 67 S.
- KLEIN, E. (1988): Frostschäden an Nadelbäumen durch Bewegung der Inversionsgrenzschicht. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **159**: S. 9-12.
- KRABEL D., MORGENSTERN K., HERZOG S. (2013): Endophytes in changing environments - do we need new concepts in forest management? *IForest - Biogeosciences For* **6**:109. doi.org/10.3832/for0932-006
- KOWNATZKI, D.; K., KRIBITZSCH, W.-U.; BOLTE, A.; LIESEBACH, H.; SCHMITT, U. (2011): Zum Douglasienanbau in Deutschland: ökologische, waldbauliche, genetische und holzbiologische Gesichtspunkte des Douglasienanbaus in Deutschland und den angrenzenden Staaten aus naturwissenschaftlicher und gesellschaftspolitischer Sicht. *Braunschweig: Bundesforschungsinstitut Ländliche Räume Wald Fischerei*. S. 78.
- KUNERT, K. & FOYER, C. (1993): Thiol/disulfide exchange in plants. In: DE KOK, L., STULEN, I., RENNENBERG, H., BRUNOLD, C. & RAUSER, W. (Hrsg.): *Sulfur nutrition and assimilation in higher plants*. Den Haag: SPB Academic Publishing bv. **326** S. 139-151.
- LANGER G., BIEN S., BUßKAMP J. (2024): Filamentous Fungi Associated with Disease Symptoms in Non-Native Giant Sequoia (*Sequoiadendron giganteum*) in Germany—A Gateway for Alien Fungal Pathogens? *Pathogens* **13**:715. doi.org/10.3390/pathogens13090715
- LEDER, B. (1997): Stand der Ursachenforschung zu Douglasienschäden – derzeitige Empfehlungen für die Praxis. *Forst und Holz* **52**: S. 344-345.
- LÄHNE W. (2019): Wetternachhersage – Die Pfälzer Witterung 2018: trocken, sonnig und seit mindestens 250 Jahren nicht so warm. *Pollichia-Kurier* **35** (2): S. 24-28
- LÄHNE W. (2020): Wetternachhersage - Die Pfälzer Witterung 2019: Wieder viel zu warm, wieder kein Winter und wieder ein heißer Sommer, *Pollichia-Kurier* **37** (2): S. 10-14
- LÄHNE W. (2021): Die Witterung 2021 in der Pfalz: Zweitwärmstes Jahr seit Beginn regelmäßiger Wetteraufzeichnungen. *Pollichia-Kurier* **37** (2): S. 25-29
- LÄHNE W. (2022): Die Witterung 2021 in der Pfalz: „normal“ zu warm, sonnig und abgesehen vom Sommer zu trocken. *Pollichia-Kurier* **39** (2): S. 29-34
- LÄHNE W. (2023): Außergewöhnlich milder Herbst – außergewöhnlich später erster Nachtfrost. *Pollichia-Kurier* **39** (1): S. 24-25
- LAITTINEN T., MORREEL K., DELHOMME N. (2017): A key role for apoplastic H₂O₂ in Norway spruce phenolic metabolism. *Plant Physiology* **174**: S. 1449-1475
- LEDER R. (1997): Stand der Ursachenforschung zu Douglasienschäden – derzeitige Empfehlungen für die Praxis. *Forst und Holz* **52**: S. 344-345.
- LEE H., BEEDLOW P., WASCHMANN R., TINGEY D., CLINE S., BOLLMAN M., WICKHAM. C, CARLILE C. (2017): Regional patterns of increasing Swiss needle cast impacts on Douglas-fir growth with warming temperatures. *Ecology and Evolution* **7**: S. 11167-11196. DOI: 10.1002/ece3.3573.

- LEINEMANN L. (1998): Genetische Untersuchungen an Rassen der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) am Beispiel gesunder und geschädigter Bestände. Göttingen: *Göttinger Forstgenetische Berichte* **23**: 140 S.
- LEROY, Q., SAN MARTIN, G. & SCHMITZ, S. (2018): *Contarinia pseudotsugae*: Un nouvel insect détecté sur Douglas. *Gembloux*: <http://environnement.wallonie.be/ssante-foret/>
- LEWIS N. (1993): Plant Phenolics. In: ALSCHER, R. & HESS, J. (Hrsg.): *Antioxidants in Higher Plants*. Boca Raton: CRC Press. 192 S.
- LYR H. (1995): Untersuchungen zur Pathologie der Douglasie. *Archiv für Forstwesen* **4**: S. 533-544
- MAINWARINA D., RITÓKOVÁ G., SHAW D., BRROKS R., OMDAL D., (2023): Site-level estimates of Douglas-fir foliage retention from climate, soil, and topographic variables. *Forest Ecology and Management* **537**: Art. Nr. 120930. doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120930
- MAINWARING D., MAGUIRE D. (2008): Growth responses to pre-commercial thinning under different levels of initial SNC severity of north coastal Oregon. *Swiss Needle Cast Cooperative Annual Report* 18-20.
- MAINWARING D., MAGUIRE D., KANASKIE A., BRANDT J. (2005): Growth responses to commercial thinning in Douglas-fir stands with varying severity of Swiss needle cast in Oregon, USA. *Canadian Journal of Forest Research* **35**(10), 2394-2402.
- MANter, D., BOND, B., KAVANAGH, K., ROSSO, P., FILIP, G. (2000): Pseudothecia of Swiss needle cast fungus, *Phaeocryptopus gaeumannii*, physically block stomata of Douglas fir, reducing CO₂ assimilation. *New Phytologist* **148**: S. 481-491.
- MANter, D. & KAVANAGH, K. (2003): Stomatal regulation in Douglas fir following a fungal-mediated chronic reduction in leaf area. *Trees* **17**: S. 485-491.
- MANter, D. K., P. W. REESER, J. K. STONE (2005): A climate-based model for predicting geographic variation in Swiss needle cast severity in the Oregon Coast Range. *Phytopathology* **95**(11), 1256-1265.
- MERCKLE, R. (1950/51): Über die Douglasien-Vorkommen und die Ausbreitung der Adelopus-Nadelschütte in Württemberg-Hohenzollern. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **122**: S. 161-192.
- METZLER, B. (2003): Rußige Douglasienschütte. Waldschutz-Info 2/2003. Freiburg: *Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg*. 2 S.
- MIRANDA C., REED R., KUIPER H., ALBER S., STEVENS J. (2009): Ascorbic acid promotes detoxification and elimination of 4-Hydroxy-2(E)-nonenal in human monocytic THP-1 cells. *Chemical Research in Toxicology* **22**: S. 863-874
- MONTWÉ, D., ELDER, B., SOCHA, P., WYATT, J., NOSHAD, D., FEAU, N., HAMELIN, R., STOEHR, M. & EHLTING, J. (2021): Swiss needle cast tolerance in British Columbia's coastal Douglas-fir breeding population. *Forestry* **94**: S. 193-203.
- OLIVA J., STENLID J., MARTÍNEZ-VILALTO J. (2014): The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: Implications for drought-induced mortality. *New Phytologist* **203**: S. 1028-1035.
- PEEVER T., HIGGINS V. (1989): Electrolyte leakage, lipoxygenase, and lipid peroxidation induced in tomato leaf tissue by specific and nonspecific elicitors from *Cladosporium fulvum*. *Plant Physiology* **90**: S. 867-875.
- POLLE A., CHAKRABARTI K., SCHÜRRMANN W., RENNENBERG H., (1990): Composition and properties of hydrogen peroxide decomposing systems in extracellular and total extracts from needles of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). *Plant Physiology* **94**: S. 312-319.
- POLLE A., BAUMBUSCH L., OSCHINSKI C., EIBLMEIER M., KUHLENKAMP V., VOLLRATH B., SCHOLZ F., RENNENBERG H. (1999): Growth and protection against oxidative stress in young clones and mature spruce trees (*Picea abies* L.) at high altitudes. *Oecologia* **121**: S. 149-156
- PORTER L., HRSTICH L., CHAN B. (1986): The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. *Phytochemistry* **25**: S. 223-230. doi.org/10.1016/S0031-9422(00)94533-3
- RATHGEBER, C. B. (2017): Conifer tree-ring density interannual variability—anatomical, physiological and environmental determinants. *New Phytologist* **216**(3), 621-625.
- RENNENBERG H., LORETO F., POLLE A., BRILLI F., FARES S., BENIWAL R., GESSLER A. (2006): Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology* **8**: S. 556-571
- RICHTER G. (1988): *Stoffwechselphysiologie der Pflanzen*. Stuttgart und New York: Georg Thieme Verlag. 639 S.
- RITÓKOVÁ G., SHAW D., FILIP G., KANASKIE A., BROWNING J., NORLANDER D. (2016): Swiss needle cast in western Oregon Douglas-fir plantations: 20-year monitoring results. *Forests* **155**: 11 S. doi: 10.3390/f7080155.

- ROHDE T. (1937): Über die "Schweizer" Douglasenschütte und ihren vermuteten Erreger *Adelopus spec.* *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft VIII*: S. 587*514.
- SAEED M, SCHLOSSER F., HAHN M., SEEGLMÜLLER S. (2025): *Evidenz mehltreuerresistenter Eichen für die Waldverjüngung im Klimawandel (MetaEiche). Schlussbericht zum Waaldklimafondsprojekt 2220WK16A4 und 16B4*. Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz. 58 S. + 12 S. Anhang.
- SCHLOSSER F., BÖHM S., HORDER N., SEEGLMÜLLER S (2022): Antioxidantienkapazität von Eichen – Gerbstoffe als wesentlicher Beitrag zur herkunftsspezifischen Antwort auf Trockenheit. *Centralblatt für das Gesamte Forstwesen* **139**: S. 73-94
- SCHOLANDER P., BRADSTREET E., HEMMINGSEN E., HAMMEL T. (1965): Sap pressure in vascular plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* **148**: S. 339-346.
- SCHUPP R. (1991): Untersuchungen zur Schwefelernährung der Fichte (*Picea abies* L.): Die Bedeutung der Sulfatassimilation und des Transports von Thiolen. *Schriftenreihe des Fraunhofer-Instituts für Atmosphärische Umweltforschung 1*. Frankfurt / Main: Wissenschafts-Verlag Dr. Wigbert Maraun. 314 S.
- SCHUPP R., RENNENBERG H. (1992): Changes in sukfur metabolism during needle development of Norway spruce. *Botanica Acta* **103**: S. 180-189.
- SEEGLMÜLLER S. (2007): Rheinland-Pfalz zeigt Cluster-Struktur im Holzbau. *Holz-Zentralblatt* **133**: S. 1406-1407
- SHAW, D. C., G. M. FILIP, A. KANASKIE, D. A. MAGUIRE (2011): Managing an epidemic of Swiss needle cast in the Douglas-fir region of Oregon: the role of the Swiss needle cast cooperative. *Journal of Forestry* **109**(2), 109-119.
- SHERWOOD M., CARROLL G. (1974): Fungal Succession on Needles and YOUNG Twigs of Old-Growth Douglas Fir. *Mycologia* **66**:499-506. doi.org/10.1080/00275514.1974.12019631
- SHERWOOD-PIKE M., STONE J., CARROLL G. (1986): *Rhabdocline parkeri*, a ubiquitous foliar endophyte of Douglas fir. *Can J Bot* **64**:1849-1855. doi.org/10.1139/b86-245
- SIMKO, B., B. PROEBSTING (1982): Douglas-fir needle midge: determining a spray schedule through use of a midge trap [*Contarinia cuniculator*, *Contarinia constricta*, *Contarinia pseudotsugae*]. *Ornamentals northwest newsletter Cooperative Extension Service, Oregon State University*, **6**.
- SKURAVÝ, V. (1969/70): Das Schadbild der Kiefernadelgallmücke *Thecodiplosis brachyntera* (Schwägr.) an Nadeln einiger Pinus-Arten. *Marcellia* **36**: S. 229-240.
- SOUKUPOVÁ J., CVIKROVÁ M., ALBRECHTOVÁ J., ROCK B., EDER J. (2000): Histochemical and biochemical approaches to the study of phenolic compounds and peroxidases in needles of Norway spruce (*Picea abies*). *New Phytologist* **146**: S. 403-414.
- STEMMELEN, A., B. CASTAGNEYROL, Q. PONETTE, S. PROSPERO (2023): Tree diversity reduces co-infestation of Douglas fir by two exotic pests and pathogens. *NeoBiota* **84**, 397-413.
- STONE, J., CAPITANO, B. & KERRIGAN, J. (2008): The histopathology of *Phaeocryptopus gaeumannii* on Douglas-fir needles. *Mycologia* **100**: S. 431-444.
- STRITTMATTER, W. (1974): Ökologische und biologische Studien an der Baumart Douglasie – *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco – im Zusammenhang mit dem Auftreten von *Phaeocryptopus gaeumannii* (Rohde) Petr. *Stuttgart: Landesforstverwaltung Baden-Württemberg*. 75 S.
- SWAIN T. (1979): Phenolics in the environment. SWAIN T., HERBORNE J., SUMERE C. (Hrsg.): *Biochemistry of Plant Phenolics. Recent Advances in Phytochemistry* **12**: S. 617-640
- TEMEL F., JOHNSON G., STONE J. (2004): The relationship between Swiss needle cast symptom severity and level of *Phaeocryptopus gaeumannii* colonization in coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Forest Pathology* **34**: S. 383-394.
- TERHONEN E., LANGER G., BUßKAMP J., RĂSCUȚOI D. & BLUMENSTEIN K. (2019): Low water availability increases necrosis in *Picea abies* after artificial inoculation with fungal root rot pathogens *Heterobasidion parviporum* and *Heterobasidion annosum*. *Forests* **10**: Art.-Nr. 55. <https://doi.org/10.3390/f10010055>.
- VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M., VAN DER MAATEN, E., BOURIAUD, O. (2015): pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia* **35**, 34–38.
- VIVAS, N. (1997): Composition et propriétés des préparations commerciales de tanins à usage œnologique. *In La Revue des Oenologues*, vol. 84, p. 15-21.

- WELLER, A. & JANSEN, M. (2017): Internationale Douglasien-Versuchsserie von 1961: Vergleich ausgewählter Herkünfte auf Basis von Oberhöhenleistung und Rangveränderungen bis Alter 58. *Forstarchiv* **88**: S. 3-16
- WINTON L., STONE J., WATRUD L., HANSEN E. (2002): Simultaneous one-tube quantification of host and pathogen DNA with real-time polymerase chain reaction. *Phytopathology* **2002**: S. 112-116
- XIE R., DARVISHZADEH R., SKIDMORE A., VAN DER MEER F. (2024): Characterizing foliar phenolic compounds and their absorption features in temperate forests using leaf spectroscopy. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* **212**: S. 338-356.

ANHANG

Teilvorhaben 1: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft (FAWF)

1. Ziel und Gegenstand des Teilvorhabens

- Okulare Vitalitätsansprache stehender Bäume
- Meteorologische Untersuchungen der Probestandflächen
- Durchführung von stressphysiologischen Untersuchungen an Nadeln unterschiedlicher Douglasienbestände
- Auswertung und Interpretation der Analysen und Wissenstransfer in die Praxis

2. Bearbeitete Arbeitspakete

Arbeitspaket AP1: Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen

- Die Douglasiensschäden wurden flächendeckend erhoben.
- Im Projekt wurden verschiedene Klimakammerexperimente eingeleitet, zwei Herkunftsversuche untersucht, zwei Waldbauversuche identifiziert untersucht sowie fünf regionale Flächenpaare aus gesundem und erkranktem Bestand für die Analyse der Schadkomplexe festgelegt.

Arbeitspaket AP2: Meteorologische Einschätzung der Untersuchungsflächen, Vitalitätseinstufungen und Rußige Douglasiensschütte

- Im Berichtszeitraum wurde die Aridität der beprobten Douglasienbestände zum Zeitpunkt der Probenahme errechnet. Dieser Wert wird bei der Interpretation der stressphysiologischen Daten mit einbezogen. Die Aridität muss für jeden Probezeitraum neu errechnet werden.
- In den Probejahren wurde der Benadelungszustand sowie der Befall mit Rußiger Douglasiensschütte bonitiert und ausgewertet. Wichtig dabei ist die jährliche Begutachtung der Benadelung und der Erkrankung, sodass die Daten zu den passenden stressphysiologischen Daten betrachtet werden können.

Arbeitspaket AP4: Stressphysiologie und Herkunftsscharakterisierung

- Die FAWF hat die Nadelproben vollumfänglich gewonnen. Die Proben wurden auf Stressmetabolite, Ethanol, antioxidatives System und Strukturpolymere hin untersucht.

Arbeitspaket AP5: Waldbauliche Empfehlungen

- Nach eingehender Diskussion und Beratung mit allen Projektpartnern wurde einstimmig beschlossen, noch keine waldbaulichen Empfehlungen auszusprechen. AP 5 wurde daher pausiert und wird im Folgeantrag erneut aufgenommen.

Arbeitspaket AP6: Koordination und Berichte

- Die FAWF koordiniert die Projektpartner operativ. Im Projektzeitraum wurden fünf Projekttreffen und eine Abschlussveranstaltung organisiert und durchgeführt. Alle Projektpartner standen im ständigen Austausch miteinander und mit Kollegen anderer Douglasienprojekte (DoNut; Doug-Goes-Risk).

3. Wesentliche Ergebnisse des Teilvorhabens

- Entgegen den bisherigen Annahmen sind über 40 % der Douglasien in Rheinland-Pfalz geschädigt (Kap. II.1.1.1).
- Alle Vergleichsbestände wurden nach den Regeln der WZE bonitiert. Die synoptische Bestandesvitalität hat sich zwischen den Probejahren und zwischen Früh- und Spätsommer nicht signifikant verändert (Kap. II.1.1.2).
- Die Trockenperioden wechselten im Untersuchungsgebiet von Jahr zu Jahr. Im Jahr 2024 gab es praktisch keine Trockenperiode. Die baden-württembergischen Bestände BW03/04 sind durch wenige längere Trockenperioden geprägt, die rheinland-pfälzischen Bestände RLP01/02 durch häufigere und kürzere. Im Bestandespaar HE03/04 gab es fast keine Trockenheit zu verzeichnen. Bei den meisten Ernteterminen herrschte günstige Witterung, lediglich in Baden-Württemberg war es 2023 und in Rheinland-Pfalz 2024 für weitere Nadeluntersuchungen zu trocken. Barfrost hat für die südwestdeutschen Regionen keine Bedeutung, wohl aber für die hessischen Bestände (Kap. II.1.2.1).

- Selbst unter den als vital eingestuften Douglasien gibt es keine voll benadelten Bäume. Benadelung und Vitalitätsansprache korrelieren nicht unbedingt. Der Nadelverlust der Douglasien muss nicht irreversibel sein. Zwischen der Nadelretention und der Frühjahresfeuchtigkeit gibt es einen schwachen Zusammenhang. Bei den Devitalisierungen in den beiden Untersuchungsregionen muss man wohl von unterschiedlichen Phänomenen ausgehen (Kap. II.1.2.3.2).
- Der Pseudothecienbesatz nimmt auf den Douglasiennadeln nicht zwangsläufig von Jahr zu Jahr zu. Fruchtkörper und Nadelretention stehen in keinem augenscheinlichen Zusammenhang. Die Fruchtkörperbildung wird von der Maiaridität des Vorjahres angetrieben. Die Trockengrenze für die Pilzfruktifikation liegt bei einer Maiaridität von etwa 15 mm/ °C. Unter sehr günstigen Frühjahresbedingungen kann der Pilz bis zu ca. 25 Pseudothecien/ mm ausbilden. Nach der Infektion ist die Reproduktion des Pilzes kein Automatismus, sondern geschieht im Austausch mit dem Wirt. Vitale Douglasien können die Pilzfruktifikation erfolgreich limitieren (Kap. II.1.2.3.3.2).
- Die Schütteinfektion verschlechtert den Wasserstatus der Douglasien. Dennoch führt dies nicht konsistent zu einem beeinträchtigten Gaswechsel. Damit übereinstimmend wird das antioxidative System nicht aktiviert. Zumindest unter kontrollierten Bedingungen kann es aber trotzdem zu Schäden an den Biomembranen kommen. Die Schütteinfektion schädigt jedoch vor allem das Aufkommen an reduziertem Schwefel in Form von Glutathion regelmäßig signifikant. Sie beeinträchtigt damit nicht nur die Nadeln direkt, sondern schwächt die Douglasien systemisch. Unempfindlichkeit gegen die Störung der Schwefelassimilation könnte ein unabhängiger Faktor zur Beurteilung der Schüttetoleranz sein (Kap. II.1.4.1).
- Schütte infizierte Douglasien weisen in der Regel signifikant erhöhte Gesamtphenolwerte auf. Dies lässt sich nicht unbedingt auf eine allelopathische Pathogenabwehr durch kondensierte Tannine zurückführen. Vielmehr scheinen die Bäume Ligninbarrieren als mechanischen Schutz gegen den Pilz zu errichten. Die Gesamtphenole könnten ein unabhängiger Faktor für die Einschätzung der Schütteresistenz darstellen.
- Alle Douglasienherkünfte sind in etwa gleich anfällig für Rußige Douglasienschütte. In der Untersuchung gab es keine Herkunft, die toleranter gegen die Schütteinfektion war. Möglicherweise gibt es jedoch herkunftstypische Differenzen in der Schütteresistenz. Dies ist der erste Hinweis auf einen unabhängigen Faktor zur Beurteilung der Resistenz gegen *N. gaeumannii*.

Teilvorhaben 2: Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA)

1. Ziel und Gegenstand des Teilvorhabens

- Aufklärung der wichtigsten Ursachen von Devitalisierungen und Kronenverlichtungen
- Quantifizierung der Intensität der Rußigen Douglasenschütte und des Befalls durch Douglasengallmücken
- Aufzeigen möglicher Zusammenhänge zwischen dem Befallsgeschehen der beiden Schadorganismen
- Identifizierung von Zeitpunkten mit deutlichen Zuwachseinbrüchen bei devitalisierten Douglasien
- Aufzeigen und Einordnen von Zusammenhängen zwischen Devitalisierung bzw. Kronenverlichtung, Befallsgeschehen, Zuwachsleistung sowie waldbaulichen und standörtlichen Gegebenheiten
- Herkunftsanalyse der Probestandflächen in Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz und Hessen und Einordnung der Herkunftsergebnisse in bestehende Ergebnisse

2. Bearbeitete Arbeitspakete

Arbeitspaket AP1: Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen

- Zu Projektbeginn wurden zwei regionale Flächenpaare in Baden-Württemberg festgelegt, die jeweils aus zwei standörtlich und örtlich möglichst vergleichbaren Beständen, jedoch aus einem Bestand mit gutem und einem Bestand mit schlechtem Kronenzustand bestehen.

Arbeitspaket AP2: Wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose

- AP2.2: Wachstumskundliche Anamnese der Devitalisierungen
 - o Wachstumskundliche Messungen
 - o Erfassung charakteristischer Kennwerte von 12 Probestandflächen durch Vermessung von 13 bis 20 ausgewählten Untersuchungsbäumen. Der Kronenzustand der baden-württembergischen Probestandflächen wurde zweimal jährlich im Frühjahr und Spätsommer aufgenommen.
 - o Wachstumskundliche Anamnese der Devitalisierungen
 - o Die waldwachstumskundliche Anamnese wurde im Rahmen einer Auftragsarbeit von der Professur für Waldwachstum der Universität Freiburg durchgeführt. Für die Anamnese, wurden Jahrringbreiten mit Klima- und aktuellen Befallsdaten korreliert. Dazu wurden die beiden Kollektive (besserer und schlechterer Kronenzustand) auf Unterschiede in folgenden Bereichen untersucht: Dimensionen und Allometrien, Stammdickenzuwachs (langfristig), Stammdickenzuwachs (kurz- und mittelfristig), witterungsbedingter Stammdickenzuwachs und Trockenstresstoleranz.
- AP2.3: Waldschützerische Differentialdiagnose
 - o Es wurde ein erweiterter Vitalitätsanspruchsschlüssel für Douglasien mit einer sechsstufigen Bonitur entwickelt und anhand dieses Schlüssels die Entwicklung des Kronenzustandes aller Probestandflächen über die Projektlaufzeit beobachtet.
 - o Entnahme von Zweigproben aus dem oberen, mittleren und unteren Kronenbereich im Rahmen der Probebaumfällungen im Herbst 2022 und anschließende Quantifizierung des Befalls mit dem Erreger der Rußigen Douglasenschütte (*N. gaeumannii*) und mit Douglasengallmücken. Zur Klassifizierung der Intensität der Rußigen Douglasenschütte an Nadeln wurde ein fünfstufiger Boniturschlüssel entwickelt. Zusätzlich wurde die Nadelmorphologie (Stomadichte, Anteil verschlossener Stomata, Nadellänge) mittels automatischer Bilderkennung an ausgewählten Nadeln erfasst. Das Vorkommen von *N. gaeumannii* wurde molekulargenetisch bestätigt.
 - o Histopathologische Visualisierung der Ausbreitung der Pilzhyphen von *N. gaeumannii* im Nadelinneren und an der Nadelunterseite.
 - o Genetische Untersuchung der Douglasengallmücken aus den 12 Probebeständen. Untersuchung des Befallsgeschehens der beiden Schadorganismen auf mögliche Zusammenhänge.
 - o Einordnung der Ergebnisse und Untersuchung möglicher Zusammenhänge zwischen Devitalisierung, Befallsgeschehen, Zuwachsleistung sowie waldbaulichen und standörtlichen Gegebenheiten.
- AP2.4: Herkunftsanalysen

- Identifizierung der ursprünglichen Varietäten der Probebestände mittels genetischer Mikrosatellitenanalyse. Durchgeführt im Auftrag der Universität für Bodenkultur in Wien (BOKU).
- AP6.2: Berichte:
 - Zwischenberichte und Schlussbericht wurden gemäß dem Zeitplan erstellt.
 - Veröffentlichung: LANGER G., BUßKAMP J., PETERS S., WIETSCHORKE J., GRÜNER J., FAUST J., WONSACK D. (2025), Pests and fungal pathogens associated with Douglas fir stands showing crown defoliation and vitality loss. *Journal für Kulturpflanzen* **77**(2): 70–80. doi.org/10.5073/JfK.2025.02.06

3. Wesentliche Ergebnisse des Teilvorhabens

- Beobachtung der Entwicklung des Kronenzustandes aller Probebestände im Projektzeitraum: Insgesamt ist eine Verschlechterung des Kronenzustandes zu beobachten. Das feuchte Jahr 2024 ermöglichte eine leichte Erholung, die sich in einer geringeren Kronenverlichtung im Herbst 2024 im Vergleich zum Frühjahr 2024 widerspiegelt. Es wurden Vitalitätsunterschiede zwischen den Beständen, aber auch zwischen Bäumen innerhalb der Bestände festgestellt.
- Basierend auf einer fünfstufigen Klassifizierung des Kronenzustandes wurde ein erweiterter Vitalitätsanspruchsschlüssel entwickelt. Insbesondere Bäume mit gutem Vitalitätszustand zeigten eine Verschlechterung des Kronenzustandes im Verlauf des Projektzeitraums. Dass sich aber auch Bäume mit schlechtem Kronenzustand erholen können, zeigt die Verschiebung von Bäumen mit starkem und sehr starkem Nadelverlust in niedrigere Schadstufen. Bemerkenswert ist, dass alle sechs Bäume, die im Projektzeitraum abgestorben sind, zu Beginn des Projektes nur einen deutlichen bis starken Nadelverlust aufwiesen.
- Anhand von Zweigproben aus der Probebaumfällung im Herbst 2022 wurde der Befall mit dem Erreger der Rußigen Douglasschütte und mit Douglassengallmücken quantifiziert: Für beide Schadorganismen wurde eine flächendeckende Verbreitung im Untersuchungsgebiet festgestellt.
- Untersuchung des Auftretens der Rußigen Douglasschütte:
 Zur Quantifizierung der Intensität der Rußigen Douglasschütte wurde ein fünfstufiger Anspruchsschlüssel entwickelt. Durch die gezielte Untersuchung von Spaltöffnungen mittels automatischer Bilderkennung konnte dieser Schlüssel um den Klassifizierungswert „Anteil verschlossener Stomata“ erweitert werden.
 Die Bestände mit schlechterem Kronenzustand zeigen mit Ausnahme der Bestände in Baden-Württemberg ein deutlich stärkeres Auftreten der Rußigen Douglasschütte. In Baden-Württemberg hingegen weisen die Bestände mit schlechterem Kronenzustand eine geringere Intensität der Rußigen Douglasschütte auf.
 Im Verlauf der Baumhöhe konnten keine signifikanten Unterschiede in der Intensität der Rußigen Douglasschütte festgestellt werden.
 Die Ausbreitung von *N. gaeumannii* wurde histopathologisch anhand von Gewebeschnitten und Zellfärbungen im Nadelinneren und an der Nadelunterseite dargestellt: Die Pilzhypen breiten sich ausschließlich interzellulär ausgehend von den Stomata bis in das obere Palisadengewebe aus und legen sich teilweise eng an die Pflanzenzellen an. Im vaskulären Leitbündel wurden keine Pilzhypen gefunden. Ausgehend von den Pseudothecien wurde ein oberflächliches Hyphenwachstum auf der Nadelunterseite in Richtung benachbarter Stomata beobachtet.
 Das Vorkommen von *N. gaeumannii* wurde in 10 der 12 Probebestände genetisch bestätigt.
- Untersuchung des Befalls mit Douglassengallmücken:
 Es wurde eine flächendeckende Verbreitung von Douglassengallmücken im Untersuchungsgebiet festgestellt.
 Durchschnittlich wurde ein Befall von 67 % der Triebe pro Zweig und ein Triebbefall von 13 % befallener Nadeln pro Trieb festgestellt. Der stärkste Befall an einem Trieb wurde mit 78 % befallener Nadeln pro Trieb in zwei Beständen (BW03 und RLP03) festgestellt. Im besseren Bestand von Traben-Trarbach (RLP03) wurde mit durchschnittlich 32 % befallener Nadeln pro Trieb der höchste Nadelbefall eines Bestandes festgestellt.
 In den Beständen mit besserem Kronenzustand war der Befall signifikant höher als in den Beständen mit schlechterem Kronenzustand.
 Im Verlauf der Baumhöhe wurde ein signifikant höherer Befall im oberen Kronenbereich festgestellt. Im Verlauf eines Astes wurde dagegen kein signifikanter Unterschied in der Befallsstärke festgestellt. Durch einen genetischen Vergleich der CO1-Region (Barcoding-Region) konnten in den 12 Probebeständen drei verschiedene Haplotypen der Douglassengallmücken identifiziert werden.
- Untersuchung des gemeinsamen Auftretens der zwei Schadorganismen:

Es wurde ein inverses Befallsmuster der beiden Schadorganismen festgestellt. Die Bestände mit schlechterem Kronenzustand zeigten ein stärkeres Auftreten der Rußigen Douglasienschildmücke, während Bestände mit besserem Kronenzustand einen stärkeren Befall mit Douglasiengallmücken aufwiesen. Diese Zusammenhänge sind jedoch auf Bestandesebene nicht konsistent. Zudem wurden beide Schadorganismen gleichzeitig an allen untersuchten Bäumen gefunden, was auf eine Koexistenz der beiden Schadorganismen hindeutet. Eine gegenseitige negative Beeinflussung durch Interaktionen der beiden Schadorganismen ist unwahrscheinlich. Wahrscheinlicher ist, dass das inverse Befallsmuster hauptsächlich durch andere Faktoren wie Unterschiede in der Varietät und in Standortfaktoren beeinflusst wurde.

- Im Rahmen der Herkunftsanalyse konnten von den Probebeständen acht Bestände eindeutig als Küstenvarietät, zwei Bestände als Inlandsvariетät und ein Bestand als Mischbestand mit Individuen sowohl der Inlands- als auch der Küstendouglasie identifiziert werden.
- Die Bestände mit Inlandsdouglasien zeigen durchweg die höchste Ausprägung der Rußigen Douglasienschildmücke sowie einen höheren Nadelverlust im Vergleich zu den Beständen mit Küstendouglasien.
- Im Rahmen der waldwachstumskundlichen Anamnese wurde in den Beständen mit schlechterem Kronenzustand ein kontinuierlicher Rückgang des Dickenwachstums ab dem Trockenjahr 2018 und damit eine unterschiedliche Entwicklung im Vergleich zu den Beständen mit besserem Kronenzustand festgestellt.
- Es konnte ein negativer Einfluss des Nadelverlustes und des verstärkten Auftretens der Rußigen Douglasienschildmücke auf das Dickenwachstum nachgewiesen werden. Somit kann ein negativer Einfluss der Rußigen Douglasienschildmücke auf den Vitalitätszustand der Douglasien bestätigt werden. Weiterhin wurde festgestellt, dass sich die beiden Kollektive nicht nur im Kronenzustand und in Befallsmerkmalen unterscheiden, sondern auch unterschiedliche wachstumsrelevante Standortmerkmale aufweisen. Damit ist die grundsätzliche Vergleichbarkeit des Versuchsdesigns in Frage gestellt und es kann nicht zweifelsfrei beurteilt werden, ob die festgestellten Unterschiede in den Entwicklungsverläufen auf einen unterschiedlichen Befall mit Schaderregern oder auf unterschiedliche Bestandes- und Standortbedingungen zurückzuführen sind.
- Zusammenfassung der Ergebnisse mit Bezug auf die Wuchsleistung der Douglasie:
Ein starkes Auftreten der Rußigen Douglasienschildmücke hat einen negativen Einfluss auf die Wuchsleistung der Douglasie. Ob das Auftreten der Rußigen Douglasienschildmücke in den letzten 15 Jahren zugenommen hat und zu den beobachteten Vitalitätsverlusten geführt hat, konnte bisher nicht geklärt werden. Hierzu sind weitere Untersuchungen mit mehrjährigen Befallsreihen erforderlich.
Das gleichzeitige Auftreten von Rußiger Douglasienschildmücke und Douglasiengallmücke scheint nicht zu deutlich verstärkten Vitalitätseinbußen zu führen, da die beiden Schadorganismen ein inverses Befallsmuster aufweisen. Insbesondere der Einfluss des Befalls durch Douglasiengallmücken auf die Vitalität kann zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht sicher beurteilt werden, da die Ergebnisse auf einem kleinen Stichprobenumfang und nur einer Befallserhebung beruhen. Es ist möglich, dass der Gallmückenbefall insbesondere Bäume mit bisher gutem Vitalitätszustand schwächt.
Die Entwicklung des Kronenzustandes der Probebestände während der Projektlaufzeit deutet darauf hin, dass sich vital geschwächte Bäume erholen können und Nadelverluste bis zu einem gewissen Grad nicht zwangsläufig zu Mortalität führen. Um aus diesen Beobachtungen gesicherte Empfehlungen ableiten zu können, sind weitere Kronenzustandserhebungen auf zusätzlichen Probeflächen notwendig.
- Innerhalb der Probeflächen weisen Inlandsdouglasien einen höheren Nadelverlust und ein deutlich stärkeres Auftreten der Rußigen Douglasienschildmücke im Vergleich zu Küstendouglasien auf. Zudem zeigten Inlandsdouglasien eine geringere Trockenstresstoleranz. Auch wenn zu berücksichtigen ist, dass diese Beobachtungen auf einem geringen Stichprobenumfang beruhen, deuten sie darauf hin, dass Inlandsdouglasien im Vergleich zu Küstendouglasien deutlich stärkere Vitalitätseinschränkungen aufweisen. Ob der insgesamt beobachtete Vitalitätsverlust überwiegend auf Bestände mit Inlandsdouglasien zurückzuführen ist, ist fraglich und sollte in weiteren Untersuchungen geklärt werden.
- Für eine ökonomische Bewertung der durch die Schadorganismen verursachten Vitalitätseinschränkungen sind zukünftige Untersuchungen auf der Basis mehrjähriger Befallsreihen und einer größeren Anzahl von Untersuchungsflächen unerlässlich.

Teilvorhaben 3: Schadensinventur, Kausalanalysen, Flächenauswahl, Komplexanalysen

1. Ziel und Gegenstand des Teilvorhabens

- Okulare Vitalitätsansprache stehender Bäume
- Detaillierte Kausalanalysen, dazu zählen Nadeluntersuchungen und Pilzisolationen, an gefälltten Probestämmen
- Retrospektive, raumzeitliche Auswertung von Schadensmeldungen

2. Bearbeitete Arbeitspakete

Arbeitspaket AP1: Quantifizierung des Ausmaßes der Schädigungen und Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen

- Auswahl gemeinsamer Untersuchungsflächen
- Die regionalen Flächenpaare aus gesundem und erkranktem Bestand für die Analyse der Schadkomplexe wurden vollständig festgelegt.

Arbeitspaket AP2: Wachstumskundliche Anamnese und waldschützerische Differentialdiagnose

- 2022 wurden Proben aus gefälltten Douglasien gewonnen.
- Aus den Stammabschnitten, Zweigen und Nadeln wurden die Endophyten isoliert sowie mikromorphologisch und molekular identifiziert. Die Kausalanalysen wurden 2022 durchgeführt.

Arbeitspaket AP3: Pathologie und Schadkomplexe

- Für alle Versuchsflächen wurden pilzliche Schaderreger aus Basalstammscheiben, abgestorbenen Triebspitzen und/oder Nadeln isoliert und identifiziert.
- Zur Identifikation von spatiotemporalen Schadkomplexen wurde im Berichtsjahr eine retrospektive Analyse von Schäden an Douglasie in Nordwestdeutschland im Zeitraum 2006 bis 2022 vorgenommen.

Arbeitspaket AP5: Waldbauliche Empfehlungen

- Nach eingehender Diskussion und Beratung mit allen Projektpartnern wurde einstimmig beschlossen, noch keine waldbaulichen Empfehlungen auszusprechen. AP 5 wurde daher pausiert und wird im Folgeantrag erneut aufgenommen.

Arbeitspaket AP6: Koordination und Berichte

- Teilnahme an drei Projekttreffen (11./12.07.2023, 05./06.12.2023 und 29./30.01.2025). Wissenstransfer in die forstliche Praxis, Ausbildung und Wissenschaft durch Vorträge und Schulungen, Erstellung einer Projektseite auf der Homepage der NW-FVA (<https://www.nw-fva.de/forschen/projekte/vitadou>) und Veröffentlichungen.

Veröffentlichungen:

- Hartung T., Langer G. (2022): Rußige Douglasienschütte und Douglasien-Gallmücken auf dem Vormarsch? ImDialog (2): 12–14.
- Langer, G., Hartung T., Bußkamp J. (2023): Pilzliche und komplexe Schäden an Douglasie. AFZ/ Der Wald Heft 16: S. 26-29
- Langer G.J., Bußkamp J., Peters, S., Wietschorke, J., Grüner, J., Faust, J. Wonsack, D. (2025): Complex disease patterns in German Douglas fir stands – Causal analysis of current crown thinning and loss of vitality (Komplexes Krankheitsbilder in deutschen Douglasienbeständen - Kausalanalyse aktueller Kronenverlichtungen und Vitalitätsverluste), SI Waldschutz 2024 im Journal für Kulturpflanzen akzeptiert.

3. Wesentliche Ergebnisse des Teilvorhabens

Die retrospektive Analyse von Schäden an Douglasie in Nordwestdeutschland 2006-2022 hat gezeigt, dass es 2018 besonders viele Nadelverluste durch Rußige Douglasienschütte (Erreger: *Nothophaeocryptopus gaeumannii*), gegeben hat. Die Ursachenanalyse hat ergeben, dass diese Schäden von einem Barfrost im Winter/Frühjahr 2018 ausgelöst worden sind. Ein Ähnliches Schadmuster trat 2024 nach dem Barfrostereignis im Januar 2024 auf. Unter den Ursachen für die Douglasienschäden dominierten im Zeitraum 2010 bis 2021 die Rußige Douglasienschütte und Triebsterbenereger. Douglasiengallmücken (*Contarinia* spp.) haben sich seit ihrem Erstnachweis in Hessen 2018 auch in Niedersachsen und Sachsen-Anhalt ausgebreitet.

Triebsterben-Erreger, wie *Diplodia sapinea* (Nachweis bei 19 Untersuchungsbäumen) und *Sirococcus conigenus* haben wesentlich zur Kronenverlichtung der Douglasien im Projektzeitraum von VitaDou beigetragen. Daneben wurden auch vereinzelt *Allantophomopsiella pseudotsugae* (\equiv *Phomopsis pseudotsugae* = *Phacidium coniferarum* = *Phomopsis strobil*; 2 Untersuchungsbäume, HE02 und RLP01), *Botryosphaeria dothidea* (1 Untersuchungsbaum, BW03) und *Neofusicoccum parvum*, 1 Untersuchungsbaum, BW03) sowie *Botrytis cinerea* (Grauschimmelfäule und Triebsterbenerreger) festgestellt.

In allen untersuchten Douglasienbeständen des VitaDou-Projekts wurde eine Durchseuchung mit Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum*) festgestellt. 94 % aller untersuchten Douglasien waren befallen. Infolge der außergewöhnlichen Witterungsbedingungen seit 2018 (Dürre, Hitze, milde Winter) waren in hessischen Douglasienbeständen auch Absterbeerscheinungen durch Hallimasch (*Armillaria ostoyae*) zu verzeichnen. Nicht als Schaderreger oder nicht aus den grünen Nadeln wurde folgender mit Douglasie assoziierte Pilz isoliert: *Rhabdocline pseudotsugae* (Erreger der Rostigen Douglasienschütte). Im Rahmen der routinemäßig durchgeführten Waldschutzberatungen wurde 2024 der Rotstreifigkeits-Erreger *Amylostereum chailletii* (Tannen-Schichtpilz, Erreger der Rotstreifigkeit von Tannen und Fichten) bei Douglasien einer künstlichen Verjüngung in Niedersachsen nachgewiesen. Dieser Weißfäulepilz wurde auch als Schaderreger in älteren Douglasienbeständen Hessens und Niedersachsens identifiziert. Aus den VitaDou-Probeebäumen wurden insgesamt nach dem Stand vom 06.12.2022 131 verschiedene pilzliche Morphotypen (entsprechen meistens Pilzarten) aus den verschiedenen untersuchten Douglasiengewebe identifiziert. 54 % dieser Morphotypen wurden aus grünen Nadeln, 28 % aus Trieben und 18 % aus basalen Stammscheiben isoliert. Nach Stand der Auswertungen vom 31.01.2025 wurden 103 verschiedene filamentöse, pilzlichen Morphotypen/Arten aus den grünen Nadeln der Douglasie isoliert. Davon ließen sich 91,7 % den Ascomycota und 2,9 % den Basidiomycota zuordnen. Die Anzahl und Gesellschaft der nachgewiesenen Taxa unterschied sich in den Nadeljahrgängen. Die häufigsten Nadelendophyten der Douglasie waren im untersuchten Material von allen Beprobungen im Jahr 2022 und 2024 zusammengefasst: *Biscogniauxia nummularia* (46,2 % Anteil an der Gesamtzahl der filamentösen Isolate, n = 2318) gefolgt von *Rhabdocline parkeri* (13,4 %) und *Nothophaeocryptopus gaeumannii* (11,9 %). Im Gegensatz zu Untersuchungen in der natürlichen Heimat der Douglasie wurde *R. parkeri* häufiger isoliert als *N. gaeumannii*. Bei einjährigen Nadeln der Nadeljahrgänge 2022 bzw. 2024 (n = 335) wurden nur 0,55 filamentöse Pilzarten (min. = 0, max. = 3 Arten) festgestellt. Aus einzelnen untersuchten, zwei- bis vierjährigen Nadeln ließen sich durchschnittlich 1,4 filamentöse Pilzarten (min. = 0, max. = 5) isolieren. In einjährigen Nadel wurde *B. nummularia* bei 43,0 % der Nadeln festgestellt. Nur zu einem geringeren Anteil konnten hier *R. parkeri* (2,7 %) und *N. gaeumannii* (1,5 %) isoliert werden. Ältere Nadeln (n = 825) wiesen einen stärkeren Befall mit Pilzen, nämlich 1,74 Arten (min. = 0, max. = 5 Arten) pro Nadel, auf. Bei den älteren Nadeln kam *B. nummularia* bei 64,2% der Nadeln vor und der mit *R. parkeri* (24,5 %) und *N. gaeumannii* (20,5 %) infizierte Nadelanteil war höher.

Im Rahmen der routinemäßig durchgeführten Waldschutzberatungen in Hessen wurde 2023 ein weiterer pilzlicher Schüttererreger von Douglasie nachgewiesen: *Rhizosphaera merioides* (\equiv *Hormonema merioides* = *Rhizosphaera pseudotsugae*).

ANHANG ZUM TEILVORHABEN 2

01 – Wachstumskundliche Anamnese von 48 mit Douglasien-Gallmücke und Rußiger Douglasienschütte in unterschiedlicher Intensität befallenen Douglasien Untersuchungsbäumen im Rahmen des Forschungsprojekts VitaDou

02 – Vitalitätsanspruchsschlüssel der Douglasie

03 – Erweiterter Bilderkatalog zur Erfassung der äußeren Ausprägung der Rußigen Douglasienschütte

04 - Genetische Analyse europäischer Douglasienbestände; ein Bericht der Universität für Bodenkultur in Wien

Wachstumskundliche Anamnese von 48 mit Douglasien-Gallmücke und Rußiger Douglasien-schütte in unterschiedlicher Intensität befallenen Douglasien Untersuchungsbäumen im Rahmen des Forschungsprojekts VitaDou

Projektbericht

AZ.: 446-1663-2-2024

Erstelldatum: 31.10.2024

Autoren: Hans-Peter Kahle, Christian Vonderach, Muhammad Ali

Professur für Waldwachstum und Dendroökologie

Institut für Forstwissenschaften

Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

Tennenbacher Straße 4

79106 Freiburg

Kontakt: Hans-Peter.Kahle@wwd.uni-freiburg.de

Inhalt

Abkürzungsverzeichnis	4
Zusammenfassung	5
1. Einleitung	7
1.1 Problemstellung	7
1.2 Forschungsfragestellungen	7
2. Untersuchungsmaterial	8
2.1 Untersuchungsregionen, Untersuchungsbestände, Untersuchungsbäume	8
2.2 Umweltdaten	15
2.2.1 Klimadaten	15
2.2.2 Bodendaten	15
3. Untersuchungsmethoden	16
3.1 Feldmethoden	16
3.2 Labormethoden	16
3.3 Auswertungsmethoden	16
3.3.1 Deskriptive und explorative statistische Methoden	16
3.3.2 Schließende statistische Methoden und Modellbildung	18
4. Ergebnisse	20
4.1. Unterschiede in der Dimension und Allometrie zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven	20
4.2 Unterschiede im langfristigen Stammdickenwachstum zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven	24
4.2.1 Explorative Analyse	24
4.2.2 Kointegration	27
4.2.3 Strukturbrüche	27
4.3. Unterschiede im kurz- bis mittelfristigen Stammdickenzuwachs zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven	28
4.3.1 Explorative Analyse	28
4.3.2 Strukturbrüche	29
4.4. Unterschiede in den witterungsbedingten Stammdickenzuwachsreaktionen zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven	30
4.4.1 Response-Funktions-Analyse	30
4.4.2 Analyse der Trockenstresstoleranz	32
4.4.3 Analyse mit Linearen Gemischten Modellen	34
4.4.4 Analyse mit Generalisierten Additiven Modellen	37
5. Diskussion	43
5.1 Diskussion des Materials	43

5.2 Diskussion der Methoden	43
5.3 Diskussion der Ergebnisse	44
5.3.1 Deskriptive und explorative Analyse	44
5.3.2 Response-Funktions-Analyse.....	46
5.3.3 Modellierung des Stammdickenzuwachses mit LMM und GAM	46
6. Schlussfolgerungen.....	47
Zitierte Literatur	48
Anhang	50

Abkürzungsverzeichnis

BHD: Bruthöhendurchmesser, Stammdurchmesser in 1.3 m Höhe ($d_{1.3}$)

BW: Baden-Württemberg

CC: Relativer Kronenzustand (relative crown condition): CC0: schlechter, CC1: besser

Contarinia: Douglasien-Gallmücke, *Contarinia pseudotsugae*

CWB: Klimatische Wasserbilanz (climatic water balance)

DI: Dürre-Intensität (bezogen auf SMI)

DM: Dürre-Magnitude (bezogen auf SMI)

DWD: Deutscher Wetterdienst

GAM: Generalisiertes additives Regressionsmodell (generalized additive model)

h/d-Wert: Quotient aus Baumhöhe und Baumdurchmesser

HE: Hessen

KA: Korrelationsanalyse

LMM: Lineares gemischtes Modell (linear mixed-effects model)

LPD: Lokale Punktdichte

PET: Potenzielle Evapotranspiration

Phaeocryptopus: Erreger der Rußigen Douglasienschütte, *Nothophaeocryptopus gaeumannii*

RFA: Response-Funktions-Analyse

RLP: Rheinland-Pfalz

SMI: Bodenfeuchte Index (soil moisture index)

SPEI: Standardisierter Niederschlags-Evapotranspirations-Index

TRW: Jahrringbreite (tree-ring width) (gleichbedeutend mit Stammdickenzuwachs)

TRW-Index oder TRWi: Trendbereinigte Jahrringbreite (tree-ring width index)

UB: Untersuchungsbaum

UFZ: Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung.

Zusammenfassung

In dem Forschungsprojekt VitaDou werden in Deutschland aktuell auftretende Vitalitätseinschränkungen an der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) untersucht. Zu den Untersuchungsschwerpunkten gehören der Einfluss der pilzverursachten Rußigen Douglasienschütte (Erreger *Nothophaeocryptopus gaeumannii*) und der Befall mit Douglasien-Gallmücken (*Contarinia pseudotsugae*). Das Forschungsprojekt zielt darauf ab, Zusammenhänge zwischen Erkrankungshäufigkeit, Zuwachsleistung und Waldbewirtschaftung aufzudecken, und die Schadenstoleranz von Douglasien zu analysieren.

Die hier vorgestellte, durch die FVA-BW Abt. Waldschutz beauftragte „Waldwachstumskundliche Anamnese“ ist Teil des Forschungsprojekts VitaDou, angesiedelt im Teilvorhaben 2: Waldschutz, Waldwachstum, Ökonomie, der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA-BW).

Im Sinne einer Erfassung der Krankengeschichte bzw. -vorgeschichte im Rahmen des aktuellen Befalls von Douglasien mit der Rußigen Douglasienschütte und der Douglasien-Gallmücke werden in dem hier vorgestellten Projektbericht die folgenden Fragestellungen bearbeitet:

Unterscheiden sich die Kollektive der vitalen (relativer Kronenzustand besser) und wenig vitalen Douglasien-Untersuchungsbäume (relativer Kronenzustand schlecht) (n=48; 12 Untersuchungsbestände, 2 Vitalitätsstufen, 2 Wiederholungen):

- in ihren Dimensionen und Allometrien?
- in ihrem Stammdickenwachstum (langfristig)?
- in ihrem Stammdickenzuwachs (kurz- bis mittelfristig)?
- in ihren witterungsbedingten Stammdickenzuwachsreaktionen (u.a. gegenüber Trockenstress)?

In den drei Bundesländern Baden-Württemberg, Hessen und Rheinland-Pfalz wurden für die Untersuchung jeweils vier Untersuchungsbestände ausgewählt, davon jeweils zwei Bestände mit relativ geringer, und zwei mit relativ starker Kronenverlichtung (relativer Kronenzustand CC0: schlechter, CC1: besser). Somit lassen sich für die Analyse immer jeweils zwei Bestände zu einem Vergleichspaar zusammenfassen: Ein Befund- bzw. Befallsbestand (CC0) und ein Kontrollbestand (CC1). Die Untersuchungsbäume (4 pro Bestand) wurden 2022 stehend angesprochen und vermessen, und im Herbst 2022 stammanalytisch untersucht. Für die waldwachstumskundliche Anamnese wurden neben Standort- und Bestandesinformationen, Daten der Stehendaufnahme der Untersuchungsbäume, die Stammscheiben aus Bruthöhe sowie die an der FVA-BW, Abt. Waldwachstum vermessenen Jahrringbreiten- und Jahrringbreiten-trends zur Verfügung gestellt.

Die Vergleichskollektive unterscheiden sich nicht nur im Kronenzustand und in den Befallsmerkmalen, sondern die Untersuchungsbaumkollektive weisen auch unterschiedliche Entwicklungsgänge auf (u.a. Durchmesser, Höhe, h/d-Wert) und die Untersuchungsbestände und -standorte unterscheiden sich im Hinblick auf wachstumsrelevante Merkmale (u.a. Bonität, Vorrat, Bestockungsgrad, Hangneigung). Ob diese Unterschiede ursächlich für den unterschiedlichen Befall mit den Schaderregern sind, kann auf der Grundlage der analysierten Daten nicht zweifelsfrei beurteilt werden.

Zwischen den beiden Vergleichskollektiven konnte deutliche Unterschiede im langfristigen Trend gefunden werden. Das Kollektiv CC1 zeigt gegenüber CC0 durchweg höhere mittlere Jahrringbreiten, Jahrringbreitentrends und damit höhere Durchmesserzuwächse. Gleichzeitig konnten keine Unterschiede in den witterungsbedingten Stammdickenzuwachsreaktionen zwischen den Vergleichs-

kollektiven festgestellt werden. Die Kontrollbäume (CC1) weisen bezogen auf das Trockenjahr 2018 tendenziell eine höhere Trockenstresstoleranz (Resistenz und Resilienz) auf. Im Trockenjahr 2018 bricht der Stammdickenzuwachs in beiden Kollektiven deutlich ein, im Kollektiv mit starker Kronenverlichtung (CC0) war der Zuwachseinbruch stärker.

Die regressionsanalytischen Untersuchungen mit linearen gemischten Modellen (LMM) und generalisierten additiven Modellen (GAM) zeigen beide, neben dem Einfluss von Lufttemperatur und Bodenfeuchte, einen Effekt von Nadelverlust und Befallsintensität *Phaeocryptopus* auf den Stammdickenzuwachs. Bezüglich des Befalls durch *Contarinia* konnten auf der Grundlage der untersuchten Daten keine Effekte auf das Baumwachstum festgestellt werden. Die Ergebnisse werden als indikativ bewertet, da einerseits eine hohe Streuung und ein geringes Bestimmtheitsmaß vorlag (LMM) bzw. Modelle mit leicht höherer Güte ohne diese Prädiktoren gefunden wurden (GAM).

Die Kausalität des Zusammenhangs Nadelverlust durch Befall mit folgender Zuwachsreduktion vs. Nadelverlust durch Trockenheit inkl. Zuwachsreduktion mit nachfolgendem Befall kann mit den vorliegenden Daten nicht differenziert und nachgewiesen werden.

Sobald Zeitreihen zu Befallsintensitäten, sowie im Optimalfall auch Informationen zum Infektionsdruck und zur Krankheitsdisposition vorliegen, ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass mit den hier angewendeten Methoden klarere Hinweise auf die Wirkungszusammenhänge herausgearbeitet werden können.

1. Einleitung

1.1 Problemstellung

Das vom Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft mit Mitteln aus dem Förderprogramm Nachwachsende Rohstoffe (FNR) unterstützte Vorhaben VitaDou hat Anfang 2022 begonnen. In dem Vorhaben untersuchen die Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz (FAWF), die Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA-BW) und die Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt Göttingen (NW-FVA) Vitalitätseinschränkungen an der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). Zu den Untersuchungsschwerpunkten gehören der Einfluss der pilzverursachten Rußigen Douglasienschütte und der Befall mit Douglasien-Gallmücken.

Das Forschungsprojekt VitaDou zielt u. a. darauf ab, Zusammenhänge zwischen Erkrankungshäufigkeit, Zuwachsleistung und Waldbewirtschaftung aufzudecken, und die Schadenstoleranz von Douglasien zu analysieren (www.fnr.de).

Die folgenden, das Vorhaben VitaDou beschreibenden Informationen wurden der FNR-Webseite entnommen (aufgerufen am 30.10.2024): <https://www.fnr.de/presse/pressemitteilungen/archiv/archiv-nachricht/vitalitaet-der-douglasie-ernsthaft-gefaehrdet>.

Der Erreger der Rußigen Douglasienschütte (*Nothophaeocryptopus gaeumannii*, in diesem Bericht verwendete Kurzbezeichnung: *Phaeocryptopus*) stammt aus dem pazifischen Nordosten Nordamerikas. In Europa trat die Rußige Douglasienschütte erstmals 1925 als Baumkrankheit auf. Ab den 1930er Jahren breitete sie sich stark in Südwestdeutschland aus.

Der Erreger infiziert im Frühjahr und Frühsommer die jungen Douglasiennadeln und wächst in den Nadeln zunächst symptomfrei heran. Im folgenden Spätwinter und Frühling dringen seine kugelförmigen schwarzen Fruchtkörper an den Nadelunterseiten nach außen, was den Nadeln eine rußgraue Färbung gibt. Die Sporen der Fruchtkörper infizieren bei feuchter Witterung wiederum junge Nadeln. An den befallenen Nadeln bricht die CO₂-Assimilation ein, und sie verdorren wie bei Trockenstress. Neben kalten Wintern fördern feuchte, windarme Standorte den Pilzbefall der Douglasien.

Die Douglasien-Gallmücke (*Contarinia pseudotsugae*, in diesem Bericht verwendete Kurzbezeichnung: *Contarinia*) aus Nordamerika ist in Europa als gebietsfremde und invasive Art eingestuft. Sie wurde 2015 in Belgien und in Brandenburg, seit 2016 auch in Rheinland-Pfalz und 2018 in Hessen nachgewiesen.

Die adulten Tiere leben nur wenige Tage. Die Eiablage erfolgt von Ende Mai bis Juni an jungen Douglasiennadeln und aufgehenden Knospen des jüngsten Triebes. Die Larven bohren sich in die Nadeln und verursachen durch ihren Fraß eine Aufhellung, dann ein vorübergehendes Anschwellen – die Gallenbildung – der Nadel. Die Nadeln werden braun und fallen ab; die Larven überwintern ab Oktober in der abfallenden Nadel oder in der Nadelstreu im Boden. Im März bis April verpuppen sich die Larven. Die adulten Mücken schlüpfen im Zeitraum von Ende Mai bis Juni.

Douglasien-Gallmücken treten öfter gleichzeitig mit der Rußigen Douglasienschütte auf.

1.2 Forschungsfragestellungen

Die hier vorgestellte, durch die FVA-BW Abt. Waldschutz beauftragte „Wachstumskundliche Anamnese“ ist Teil des Forschungsprojekts VitaDou, angesiedelt im Teilvorhaben 2: Waldschutz, Waldwachstum, Ökonomie, der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA).

Im medizinischen Kontext ist *Anamnese* die professionelle Erfragung von potenziell medizinisch relevanten Informationen. Ziel ist dabei die Erfassung der Krankengeschichte bzw. -vorgeschichte im Rahmen einer aktuellen Erkrankung. Die Anamnese ist die wesentliche Grundlage für das Stellen einer

Diagnose (<https://de.wikipedia.org/wiki/Anamnese>). In diesem Sinne versucht die hier vorgestellte waldwachstumskundliche Anamnese folgende Fragestellungen zu beantworten:

Unterscheiden sich die Kollektive der vitalen und wenig vitalen Douglasien-Untersuchungsbäume (n=48; 12 Untersuchungsbestände, 2 Vitalitätsstufen, 2 Wiederholungen):

- in ihren Dimensionen und Allometrien?
- in ihrem Stammdickenwachstum (langfristig)?
- in ihrem Stammdickenzuwachs (kurz- bis mittelfristig)?
- in ihren witterungsbedingten Stammdickenzuwachsreaktionen (u.a. gegenüber Trockenstress)?

In der vorliegenden Studie wird anstelle der durch *Nothophaeocryptopus gaeumannii* und *Contarinia pseudotsugae* verursachten direkten Befallsmerkmale (Befallsintensität bzw. mittlerer Befallsindex), die Proxyvariable „relativer Kronenzustand“ (CC0-Kollektiv: schlechter, CC1-Kollektiv: besser) zur Klassifizierung verwendet (Ausnahme: Analyse mit linearen gemischten Modellen (LMM) und Analyse mit generalisierten additiven Regressionsmodellen (GAM)).

Mit der Modelbildung (siehe Abschnitt 3.3.2 Methoden) geht die vorliegende Untersuchung in ihren Fragestellungen über die Ziele der Anamnese hinaus, und unternimmt Schritte in Richtung der Ursachenanalyse. Das bereitgestellte Untersuchungsmaterial für diese Studie entstammt einem observatorischen Untersuchungsansatz.

2. Untersuchungsmaterial

2.1 Untersuchungsregionen, Untersuchungsbestände, Untersuchungsbäume

Für das Forschungsprojekt VitaDou wurden in ausgewählten Regionen in den drei Bundesländern Baden-Württemberg, Hessen und Rheinland-Pfalz, jeweils vier Untersuchungsbestände ausgewählt, davon jeweils zwei Bestände mit relativ geringer, und zwei mit relativ starker Kronenverlichtung (CC, relativer Kronenzustand 0: schlechter, 1: besser) (Summe: 12 Untersuchungsbestände) (s. Tab. 1). Somit lassen sich für die Analyse immer jeweils zwei Bestände zu einem Vergleichspaar zusammenfassen. Ein Befund- bzw. Befallsbestand (CC0) und ein Kontrollbestand (CC1). Die Bestandeskennzeichnung erfolgte so, dass die erste Ziffer der Bestandesnummer die fortlaufende Nummer des jeweiligen Bundeslandes (1: RLP, 2: HE, 3: BW), die zweite Ziffer die Zuordnung zu der relativen Kronenklasse verschlüsselt (1 und 3: CC1, Kronenzustand besser; 2 und 4: CC0, Kronenzustand schlechter). Die beiden Untersuchungsbestände in einem Vergleichspaar (z.B. 13 und 14) wurden auf möglichst vergleichbaren Standorten ausgewählt (s. Tab. 2). Die Untersuchungsbestände befinden sich überwiegend auf sandigen Böden, in BW in ebenen Lagen, in RLP in stark geneigten bis sehr steilen Lagen.

Tabelle 1: Bezeichnung der Untersuchungsbestände und Lageinformationen (Daten wurden vom Auftraggeber für das Vorhaben zur Verfügung gestellt).

Bestandes Nr.	Bundesland	Bestand-Bezeichnung	Geogr. Breite	Geogr. Länge
11	RLP	Edenkoben - Langtal Heldenstein	49.29962	7.99041
12	RLP	Edenkoben - Hölzernes Brückel	49.32589	7.99576
13	RLP	Traben-Trarbach Longkamp	49.90549	7.12869
14	RLP	Traben-Trarbach Privatwald	49.90329	7.12493
21	HE	Biebertal	50.66147	8.58068
22	HE	Wolferode	50.88944	9.03264
23	HE	Beerfelden	49.54203	8.99064
24	HE	Gammelsbach Ost	49.51254	8.97211

Bestandes Nr.	Bundesland	Bestand-Bezeichnung	Geogr. Breite	Geogr. Länge
31	BW	Durmersheim - Am Birkenacker	48.92686	8.33658
32	BW	Durmersheim - Häfenschlag	48.93630	8.32232
33	BW	Iffezheim - Hardtgraben	48.80104	8.13401
34	BW	Iffezheim - Hügelsheimerweg	48.79474	8.15237

In den 12 Untersuchungsbeständen wurden jeweils 20 Probeebäume ausgewählt. An diesen wurde im Jahr 2022 (Frühjahr und Herbst) nach der Methode der Terrestrischen Waldschadensinventur die Kronenverlichtung eingeschätzt. Die in der vorliegenden Analyse angewendete Klassifizierung der Untersuchungsbaumkollektive in solche mit relativ geringer (CC1) und solche mit relativer starker Kronenverlichtung (CC0) beruht jedoch auf der Kronenzustandseinschätzung auf Bestandesebene, nicht auf der Einzelbaumebene. Im Herbst 2022 wurden in den Untersuchungsbeständen an den Probeebäumen die folgenden Befallsdaten erhoben:

- Befall mit Rußiger Douglassenschütte (*Phaeocryptopus*): Befall der Triebjahrgänge 2021, 2020, 2019, Mittelwert pro Baum
- Befall mit Douglasien-Gallmücke (*Contarinia*): Befallsindex (befallene Triebe x befallene Nadeln), Mittelwert pro Baum.

Eine erste Durchsicht der Befallsdaten ergab, dass die Bestände innerhalb eines Vergleichspaares mit höherer Kronenverlichtung in der Regel einen stärkeren Befall durch die Rußige Douglassenschütte aufweisen. Dies gilt jedoch nicht für die Bestände in BW (Bestandes Nr. 31, 32, 33, 34). Ferner zeigte sich, dass Bestände innerhalb eines Vergleichspaares mit niedrigerer Kronenverlichtung in der Regel einen stärkeren Befall durch die Douglasien-Gallmücke aufweisen. Dies trifft jedoch nicht auf die Bestände RLP 11 und RLP 12 zu.

Aus den 20 Probeebäumen je Untersuchungsbestand wurden im Herbst 2022 jeweils 4 Untersuchungsbäume ausgewählt (Summe: 48). Bei der Auswahl der Untersuchungsbäume wurde darauf geachtet, dass sowohl der vital stärkste als auch der vital schwächste Baum aus dem Probebaumkollektiv erfasst wurde.

Die Untersuchungsbäume wurden im Herbst 2022 stehend vermessen, gefällt, und stammanalytisch untersucht. Tabelle 3 enthält Kennzahlen zu den Untersuchungsbeständen und Untersuchungsbäumen.

Bonitierung der Untersuchungsbestände

Auf Basis der gegebenen Bestandesinformationen (u.a. Tab. 3) können unter Hinzunahme von Ertragstafeln die zwölf Untersuchungsbestände bonitiert werden (s. Tab 4). Dafür wurden die Ertragstafeln von Albert et al. (2022) verwendet, da sie auf aktuelleren Daten beruhen und eine moderne Bestandesbehandlung (gestaffelte Hochdurchforstung) beschreiben.

Für die Bonitierung stehen pro Untersuchungsbestand Daten zur mittleren Baumhöhe von im Mittel 18,5 (13 – 20) Probeebäumen bzw. Stichprobenbäumen einer Winkelzählprobe zur Verfügung. Zusätzlich liegt das Alter auf Bestandesebene vor (das Alter der Bestände in BW wurde aus den Stammscheiben abgeleitet, da die Altersangabe von Seiten des Auftragsgebers als unplausibel eingestuft wurde). Die Bonität der Bestände wird als Oberhöhenbonität (H_{100}) im Alter 100 Jahre sowie dGz_{100} -Ertragsklasse (dGz_{100} : durchschnittlicher Gesamtvolumenzuwachs im Alter 100 Jahre) aus der Mittelhöhe der Probeebäume bei gegebenem Alter bestimmt.

Die ausgewählten Bestandespaare (pro Paar jeweils ein CC0-Bestand und ein CC1-Bestand) unterscheiden sich hinsichtlich der Bonität (s. Tab. 4). In RLP weisen die CC1-Bestände tendenziell höhere Bonitäten auf als die CC0-Bestände (+5 m Oberhöhe, bzw. +3 m³/ha/Jahr dGz₁₀₀). Dies gilt auch für HE, allerdings nicht ganz so markant (+2 m bzw. +1 m³/ha/Jahr). In beiden Bundesländern sind sich die Bestände mit ähnlichem Kronenzustand auch hinsichtlich der Bonität ähnlicher. In BW zeigt das eine Bestandespaar (Bestandes Nr. 31 und 32) ein ähnliches Muster wie in RLP und HE, während das Andere (Bestandes Nr. 33 und 34) sich konträr verhält. Der Bestockungsgrad liegt bei den Beständen in RLP im Mittel bei 0,98 (0,85 – 1,06), in HE im Mittel bei 0,89 (0,80 – 0,98) und in BW bei 0,65 (0,50 – 0,77). In allen Fällen liegt der Bestockungsgrad der CC1-Bestände über dem der CC0-Bestände (+0,17), am deutlichsten in BW (+0,22).

Tabelle 2: Standortinformationen zu den Untersuchungsbeständen (Daten wurden vom Auftraggeber für das Vorhaben zur Verfügung gestellt).

Bestandes Nr.	Höhenlage (m üNN)	Exposition	Hangneigung	Lage	Klimazone	Jahrestemperatur (°C)	Jahresniederschlag (mm)	Standort/Boden	Wasserhaushaltsstufe	Trophie
11	490-520	Nordwest	sehr stark geneigt	Oberhang-Kuppe	kollin	9,0	> 950	Buntsandstein	mäßig trocken bis mäßig frisch	arm
12	270-310	Ost	steil bis sehr steil	Unterhang	kollin	9,0	850-950	Zechstein	sehr frisch	mittel
13	320-360	Nordwest	stark geneigt bis steil	Oberhang	kollin	8,7	750-850	Devon, Unterems; Hunsrückschiefer i.e.S.; Ton- und Siltstein (Sandstein)	mäßig trocken bis mäßig frisch	mittel
14	300-350	Nordwest	stark geneigt bis steil	Oberhang	kollin	8,7	750-850	Devon, Unterems; Hunsrückschiefer i.e.S.; Ton- und Siltstein (Sandstein)	mäßig frisch bis ziemlich frisch	mittel
21	330 - 360	Nordwest	stark geneigt bis steil	Oberhang-Mittelhang	kollin	9,7	627	Tonschiefer/Grauwacke mit Lößlehm und Bims	mäßig frisch	eutroph
22	300 - 350	Ost	keine	Kuppe	kollin	8,4	712	Buntsandstein mit Lößlehm	frisch bis betont frisch	mesotroph
23	540	West/Nordwest	keine	Ebene	kollin	9,2	1006	mittlerer Buntsandstein, schluffiger Sand über Sand	mäßig frisch bis frisch	schwach mesotroph
24	330-345	Süd/Südwest	stark geneigt bis steil	Mittelhang-Unterhang	kollin	9,2	1006	Buntsandsteinverwitterungsböden	mäßig frisch, SW exp. eher trocken	mesotroph
31	122	Ebene	keine	Ebene	planar	11,2	803	schwach lehmige Sande, kiesgründige schwach lehmige Sande, kiesgründige lehmige Sande	mäßig frisch	oligo-mesotroph
32	126	Ebene	keine	Ebene	planar	11,2	803	kiesgründige lehmige Sande, kiesgründige schwach lehmige Sande, sandgründige Schlufflehme	mäßig frisch	mesotroph

Bestandes Nr.	Höhenlage (m üNN)	Exposition	Hangneigung	Lage	Klimazone	Jahrestemperatur (°C)	Jahresniederschlag (mm)	Standort/Boden	Wasserhaushaltsstufe	Trophie
33	134	Ebene	keine	Ebene	planar	10,5	803	Sand, tiefgründiger Sand, Kiessand	mäßig trocken bis mäßig frisch	mesotroph
34	127	Ebene	keine	Ebene	planar	10,5	803	Sand, Kiessand	mäßig trocken	mesotroph

Tabelle 3: Kennzahlen zu den Untersuchungsbeständen und Untersuchungsbäumen (Daten wurden vom Auftraggeber für das Vorhaben zur Verfügung gestellt).

Bestandes Nr.	CC (0: schlechter, 1: besser) ^{*)}	Baum Nr.	Baumalter t _{1.3} (Jahre)	BHD d _{1.3} (cm)	Baumhöhe h (m)	Baumvolumen (m³)	Anzahl NB ^{*)}	G (m²/ha) ^{*)}	V (m³/ha) ^{*)}	LPD (m²/ha) ^{*)}	NV F2022 (%) ^{*)}	NV H2022 (%) ^{*)}	MI <i>Phaeocryptopus</i> ^{*)}	MI <i>Con-tarinia</i> ^{*)}
11	1	1	42	50,3	31,5	2,55	6	46,7	580	34	0,25	0,15	0,50	0,0053
11	1	2	44	45,2	31,0	2,04	4	34,5	452	36	0,30	0,10	0,50	0,0185
11	1	11	43	39,2	31,0	1,53	5	50,1	662	33	0,55	0,40	0,11	0,0072
11	1	17	43	46,2	31,7	2,17	7	59,0	720	36	0,40	0,35	0,61	0,0539
12	0	15	51	32,5	30,7	1,05	3	21,3	241	21	0,85	0,55	3,13	0,0227
12	0	16	52	33,4	28,2	1,03	4	103,5	1178	22	0,90	0,55	2,39	0,0355
12	0	19	52	31,5	27,4	0,89	4	39,5	431	36	0,90	0,85	2,89	0,0266
12	0	20	52	38,9	27,1	1,35	2	12,9	153	20	0,80	0,85	2,28	0,0549
13	1	3	41	35,3	28,1	1,14	7	41,0	473	45	0,40	0,40	1,28	0,1841
13	1	10	42	34,1	31,1	1,16	7	59,1	734	43	0,35	0,75	0,13	0,2508
13	1	16	41	32,6	32,1	1,09	9	45,7	568	39	0,20	0,40	0,94	0,1318
13	1	18	41	32,6	31,3	1,07	6	34,0	437	39	0,50	0,75	2,00	0,3969
14	0	1	49	31,5	29,1	0,96					0,60	0,40	1,61	0,1587
14	0	4	52	29,4	24,6	0,71	3	40,6	426	43	0,50	0,60	2,00	0,0422
14	0	8	51	41,1	30,8	1,68	3	15,7	183	39	0,85	0,80	0,71	0,2518
14	0	17	51	33,5	28,3	1,06					0,35	0,35	1,75	0,1015

Bestandes Nr.	CC (0: schlechter, 1: besser)*)	Baum Nr.	Baumalter t _{1.3} (Jahre)	BHD d _{1.3} (cm)	Baumhöhe h (m)	Baumvolumen (m ³)	Anzahl NB*)	G (m ² /ha)*)	V (m ³ /ha)*)	LPD (m ² /ha)*)	NV F2022 (%)*)	NV H2022 (%)*)	MI <i>Phaeo-cryptopus</i> *)	MI <i>Con-tarinia</i> *)
21	1	6	58	41,5	32,4	1,78	6	37,4	517	38	0,00	0,00	0,67	0,0994
21	1	9	59	35,9	30,9	1,28	7	150,7	2009	31	0,05	0,10	0,31	0,1830
21	1	12	51	50,2	33,1	2,66	4	34,1	447	35	0,35	0,20	0,39	0,1167
21	1	21	52	51,7	33,7	2,86	3	69,4	931	37	0,25	0,30	1,00	0,1992
22	0	5	50	35,3	27,1	1,11	5	31,1	353	27	0,65	0,60	2,25	0,2293
22	0	14	49	30,5	27,3	0,83	4	27,2	314	29	0,05	0,05	2,78	0,1274
22	0	17	49	36,2	27,4	1,18	4	16,3	184	30	0,25	0,45	1,33	0,0673
22	0	19	48	41,5	28,2	1,59	3	35,9	389	24	0,90	0,80	1,72	0,0562
23	1	2	59	42,0	36,3	2,01	2	51,9	735	42	0,35	0,60	0,83	0,1287
23	1	5	62	46,1	40,0	2,62	5	49,2	763	49	0,20	0,20	0,83	0,0873
23	1	8	60	55,0	38,2	3,59	5	54,3	834	47	0,00	0,05	0,78	0,0634
23	1	15	47	54,9	36,6	3,45	6	37,3	538	38	0,10	0,15	0,56	0,2137
24	0	3	44	45,6	33,4	2,20	7	57,4	737	34	0,15	0,20	2,11	0,0411
24	0	11	47	39,6	30,5	1,54	6	31,3	373	28	0,80	0,65	1,78	0,0143
24	0	14	44	37,9	24,7	1,19	7	38,2	401	30	0,95	0,90	2,21	0,0063
24	0	17	44	38,9	30,0	1,47	3	53,0	597	44	0,60	0,30	3,33	0,0152
31	1	6	56	57,8	37,0	3,86	5	39,5	595	34	0,45	0,50	2,11	0,1119
31	1	8	47	59,6	37,0	4,10	6	42,9	591	38	0,45	0,55	1,67	0,0659
31	1	10	49	48,0	35,0	2,54	5	43,4	605	34	0,80	0,85	1,88	0,0154
31	1	15	45	63,0	38,6	4,74	4	42,6	602	28	0,10	0,20	1,28	0,0764
32	0	6	37	37,1	27,1	1,23	2	15,3	166	14	0,75	0,70	1,50	0,0848
32	0	8	34	34,4	23,9	0,95	2	28,5	292	27	0,85	0,85	1,81	0,0826
32	0	10	37	35,9	24,5	1,06	2	12,1	120	23	0,45	0,55	1,61	0,0312
32	0	13	37	39,7	27,0	1,40	4	31,9	336	15	0,40	0,35	1,22	0,0061
33	1	2	58	56,3	35,0	3,50	7	35,1	477	33	0,45	0,45	2,50	0,2531
33	1	4	57	55,2	34,4	3,32	4	40,4	557	35	0,35	0,25	1,44	0,0866

Bestandes Nr.	CC (0: schlechter, 1: besser) ^{*)}	Baum Nr.	Baumalter t _{1.3} (Jahre)	BHD d _{1.3} (cm)	Baumhöhe h (m)	Baumvolumen (m ³)	Anzahl NB ^{*)}	G (m ² /ha) ^{*)}	V (m ³ /ha) ^{*)}	LPD (m ² /ha) ^{*)}	NV F2022 (%) ^{*)}	NV H2022 (%) ^{*)}	MI <i>Phaeocryptopus</i> ^{*)}	MI <i>Contarinia</i> ^{*)}
33	1	12	57	54,5	34,0	3,20	2	8,1	105	30	0,50	0,75	2,28	0,1591
33	1	16	57	57,9	35,9	3,78	3	54,2	748	31	0,40	0,50	1,06	0,1102
34	0	2	44	49,8	31,5	2,51	4	24,7	312	25	0,45	0,45	2,00	0,0684
34	0	4	44	57,2	31,9	3,34	3	20,7	275	17	0,25	0,30	0,61	0,1050
34	0	7	43	38,0	29,1	1,37	4	29,4	344	21	0,45	0,65	1,22	0,0499
34	0	16	39	37,4	29,0	1,32	4	14,0	162	14	0,80	0,80	2,00	0,0917

^{*)} CC: Relativer Kronenzustand, NB: Nachbarbäume, G: Bestandesgrundfläche, V: Bestandesvorrat, LPD: Lokale Punktdichte, NV: Nadelverlust Frühjahr F2022, Herbst H2022, MI: Mittlere Intensität *Phaeocryptopus*, Mittlerer Index *Contarinia*.

Tabelle 4: Kennzahlen zu den Untersuchungsbeständen, Probestämmen sowie Oberhöhenbonität (H₁₀₀) im Alter 100 Jahr und dGz₁₀₀-Ertragsklasse.

BL	Bestandes Nr.	CC ⁺	WZP [*]	BHD	Höhe	G [*]	Vol	Alter	BG [*]	H ₁₀₀	dGz ₁₀₀
			[n]	[cm]	[m]	[m ² /ha]	[m ³ /ha]	[Jahr]	[%]	[m]	[m ³ /ha/Jahr]
RLP	11	1	20	46,2	32,3	50,1	632	49	1,06	49,4	23,2
RLP	12	0	20	37,6	30,3	38,9	478	55	0,85	43,9	19,6
RLP	13	1	20	35,4	30,9	48,6	596	47	1,06	48,8	22,8
RLP	14	0	13	34,9	27,6	39,7	447	47	0,94	44,4	19,9
HE	21	1	21	51,0	33,7	48,0	645	61	0,98	45,6	20,6
HE	22	0	20	36,7	27,1	32,9	367	48	0,80	43,2	19,0
HE	23	1	20	50,7	37,1	47,6	698	70	0,90	46,3	21,2
HE	24	0	20	40,4	30,5	39,1	461	53	0,86	45,0	20,2
BW	31	1	18	55,7	35,2	37,8	530	49	0,75	53,0	25,4
BW	32	0	13	38,6	26,1	19,8	212	36	0,50	50,1	23,5
BW	33	1	20	56,1	34,9	38,4	521	57	0,77	48,7	22,5
BW	34	0	17	44,5	30,5	25,7	324	43	0,57	50,7	23,8

⁺ CC: Relativer Kronenzustand CC0 : schlechter, CC1: besser

^{*} WZP: Anzahl Stichprobenpunkte an denen eine Winkelzählprobe durchgeführt wurde. Entspricht für die Kenngrößen BHD und Höhe der Anzahl Messbäume. G: Bestandesgrundfläche, BG: Bestockungsgrad.

2.2 Umweltdaten

2.2.1 Klimadaten

Die für die Analysen verwendeten Klimadaten wurden vom Deutschen Wetterdienst (DWD) bezogen (<https://opendata.dwd.de/>). Es handelt sich um vom DWD im Raster 1 km x 1 km bereitgestellte, räumlich interpolierte, georeferenzierte Zeitreihen der Parameter mittlere monatliche Lufttemperatur, monatliche Niederschlagssumme, monatliche Werte der Globalstrahlung sowie die jährliche Anzahl an heißen Tagen ($T_{\max} \geq 30^{\circ}\text{C}$). Aus den für das ganze Gebiet Deutschlands verfügbaren Rasterdatensätzen wurden anhand der Lagekoordinaten der Untersuchungsbestände die Zeitreihen der Daten für den Zeitraum 1881 bis 2023 (Lufttemperatur, Niederschlag) bzw. 1951 bis 2023 (Anzahl heiße Tage) und 1991 bis 2023 (Globalstrahlung) für die jeweiligen Rasterzellen extrahiert. Mittelwerte bzw. Summen wurden für das Gesamtjahr, die forstliche Vegetationsperiode (Monate Mai bis September) und die Sommermonate (Juni, Juli, August) gebildet.

Aus den Parametern mittlere monatliche Lufttemperatur und monatliche Niederschlagssumme wurden unter Berücksichtigung der Lagekoordinaten für jeden Untersuchungsbestand Zeitreihen der potenziellen Evapotranspiration (PET), der klimatischen Wasserbilanz (CWB), sowie des standardisierten Niederschlags-Evapotranspirations-Indexes (standardized precipitation evapotranspiration index, SPEI, Vicente-Serrano et al. 2010) berechnet. PET wurde nach dem Verfahren von Thornthwaite (1948), und CWB als Differenz zwischen Niederschlag und PET berechnet. SPEI wurde mit einem Integrationszeitraum von drei Monaten mit dem Paket SPEI (Beguería, Vicente-Serrano 2023) in R (R Core Team 2023) berechnet.

2.2.2 Bodendaten

Zur Berücksichtigung von Bodeneigenschaften im Kontext der Wasserverfügbarkeit für Waldbäume wurden für die Untersuchung deutschlandweit frei verfügbare, modellbasierte georeferenzierte Daten genutzt. Zur Auswahl standen sowohl Daten des DWD (<https://opendata.dwd.de/>, Parameter Bodenfeuchte) als auch Daten des Helmholtz-Zentrums für Umweltforschung (UFZ, Dürremonitor Deutschland, <https://www.ufz.de/index.php?de=37937>, mehrere Bodenvariablen). Die Daten beider Quellen unterscheiden sich in räumlicher Auflösung und zeitlicher Erstreckung. Die Bodenfeuchte-Daten des DWD liegen monatlich ab 1991 in einem 1 km x 1 km-Raster vor, die Daten des UFZ monatlich ab 1951 in einem 4 km x 4 km-Raster. Die Entscheidung fiel zugunsten des UFZ-Datensatzes, da die zeitliche Abdeckung größer ist, die gegebene räumliche Auflösung die tatsächliche, kleinräumige Bodenvariabilität in beiden Datensätzen nur mäßig wiedergibt, und im UFZ-Datensatz nicht nur eine Zielgröße angeboten wird, sondern mehrere (DWD: Bodenfeuchte in 60 cm Tiefe unter Gras in % nutzbarer Feldkapazität). Diese sind der Bodenfeuchte-Index (SMI), die Dürre-Magnitude (DM) und die Dürre-Intensität (DI). Alle drei Größen sind sowohl für 25 cm Bodentiefe als auch für 180 cm Bodentiefe verfügbar. DM und DI sind als Jahreswerte ausgegeben. Der SMI wird mit dem hydrologischen Modell Mesoscale Hydrologic Model (mHM, Samaniego et al. (2013), Boeing et al. (2022)) berechnet, und gibt Perzentile in Bezug zur Periode 1951-2015 an. Der SMI kann folgendermaßen interpretiert werden:

- SMI 0.20 - 0.30: ungewöhnliche Trockenheit
- SMI 0.10 - 0.20: moderate Dürre
- SMI 0.05 - 0.10: schwere Dürre
- SMI 0.02 - 0.05: extreme Dürre
- SMI 0.00 - 0.02: außergewöhnliche Dürre.

DM ist ein dimensionsloses Maß, um die Stärke von Dürren unterschiedlicher Jahre vergleichen zu können. In die Berechnung fließen die Länge der Dürreperiode und die absolute Trockenheit im

zeitlichen Verlauf ein. Die Zahl steigt mit zunehmender Dürredauer und zunehmender negativer Abweichung vom 20-Perzentil des SMI. Im Vergleich zu der DM wird bei der DI zusätzlich eine Normierung über die Zeit (also die Tage der Vegetationsperiode) vorgenommen. Damit kann DI einen Maximalwert von 0.2 erreichen.

Aus den für das ganze Gebiet Deutschlands verfügbaren Rasterdatensätzen wurden anhand der Lagekoordinaten der Untersuchungsbestände die Daten für die jeweiligen Rasterzellen extrahiert. Dementsprechend stehen an bodenbezogenen Umweltdaten für jeden Untersuchungsbestand, für jedes Jahr ab 1951 monatliche Werte des SMI als auch Jahreswerte des DM und DI in jeweils 25 cm und 180 cm Bodentiefe für die weiteren Analysearbeiten zur Verfügung.

3. Untersuchungsmethoden

3.1 Feldmethoden

Die ausgewählten Untersuchungsbäume wurden stammanalytisch untersucht. Für das Vorhaben wurden vom Auftraggeber u.a. die Stammscheiben aus Brusthöhe sowie die Jahrringbreitendaten zur Verfügung gestellt.

Die Stammanalysearbeiten wurden im Herbst 2022 durchgeführt. Da die Untersuchungsbäume ihr saisonales Dickenwachstum zu diesem Einschlagszeitpunkt mutmaßlich noch nicht abgeschlossen haben, wurde der Jahrring des Kalenderjahres 2022 nicht in die Auswertungen einbezogen.

3.2 Labormethoden

Die getrockneten Stammscheiben wurden geschliffen, und im Jahr 2023 an der FVA Abteilung Waldwachstum mit dem System WinDendro (<https://regentinstruments.com>) vermessen und datiert. Auf jeder Stammscheibe wurden die Jahrringbreiten (TRW) entlang von acht Messradien vermessen. Die Stammscheiben, sowie die auf diese Weise vermessenen und datierten Jahrringbreitendaten wurden vom Auftraggeber für das Vorhaben zur Verfügung gestellt.

Auf Stammscheiben wird i.d.R. der jährliche Radialzuwachs als Abstand zweier benachbarter Jahrringgrenzen entlang von radialverlaufenden Linien gemessen, während auf Bohrkernen i.d.R. die Jahrringbreite (TRW) als der kürzeste (rechtwinklige) Abstand zwischen zwei benachbarten Jahrringgrenzen vermessen wird. In dieser Studie wurden Jahrringbreiten auf Stammscheiben vermessen.

3.3 Auswertungsmethoden

Für die vorliegende retrospektive observatorische Studie mit Vergleichskollektiven (paarweiser Vergleich) werden dendroökologische Standardmethoden (Cook und Kairiukstis 1990, Zang und Biondi 2015, Bunn et al. 2023), ausgewählte Methoden der Zeitreihenstatistik, und für die Modellierung lineare und lineare gemischte Modelle sowie generalisierte additive Modelle angewendet.

3.3.1 Deskriptive und explorative statistische Methoden

3.3.1.1 Deskriptive und explorative Analysen

Zur deskriptiven und explorativen Analyse der Messdaten der Untersuchungsbaumkollektive werden uni- und bivariate Vergleiche und Analysen (u.a. mit Boxplots, bivariate Linienplots) durchgeführt.

Da es sich bei dem Untersuchungsansatz um einen paarweisen Vergleich handelt (Pärchenstudie), bietet es sich an, Parameter des jeweiligen Befundkollektivs (CC0) auf Parameter des jeweiligen Kontrollkollektivs (CC1, Referenz) zu beziehen. Die Zeitreihen der Relationen zwischen den Jahrringbreiten- oder Jahrringbreiten-Indexwerten des CC0-Kollektivs und des CC1-Kollektivs geben damit Einblick in Zuwachsunterschiede zwischen den Kollektiven ohne Berücksichtigung von Witterungseffekten bzw. ohne Berücksichtigung von Witterungseffekten und baumindividuellen Trends. Diesem Ansatz liegt die

Annahme zu Grunde, dass es keine Interaktionen zwischen der Befundursache (CCO) und den Zuwachsreaktionen auf Witterungsereignisse gibt.

3.3.1.2 Qualitätskontrolle der Datierung und Chronologiebildung

Jahrringbreitenmessreihen von Bäumen sind i.d.R. nicht stationär, sondern weisen neben kurzfristigen (Periodenlänge ca. 1-2 Jahre), mittelfristige Schwankungen (Periodenlänge ca. 3-10 Jahre) und langfristige Trends (Periodenlänge > 10 Jahre) auf (Cook und Kairiukstis 1990). Synchrone kurzfristige Schwankungen in den Zuwachsreihen spiegeln v.a. Witterungseffekte wider, während mittel- und langfristige Schwankungen v.a. durch Effekte der Faktoren Standraum bzw. Konkurrenz, Klima, durch biotische und abiotische Störfaktoren, sowie durch die Faktoren Alter und Dimensionsveränderung der Bäume verursacht werden.

Die im zweistufigen Verfahren (einstufiges simultanes Verfahren siehe Abschnitt 3.3.2.4) angewendeten quantitativen dendroökologischen Methoden der Zeitreihenstatistik setzen jedoch Mittelwert- und Varianzstationarität voraus (Cook und Kairiukstis 1990). Stationäre Zeitreihen sind dadurch gekennzeichnet, dass Mittelwert und Varianz invariant über die Zeit sind. Um die TRW-Messreihen in stationäre Reihen zu transformieren wurden diese mit interpolierenden kubischen Splines baumindividuell trendbereinigt (Cook und Peters 1981). Als Gütekriterium für die Wahl der Flexibilität der interpolierenden Splines wurde die Maximierung des mittleren Interserien-Korrelationskoeffizienten der resultierenden Indexreihen (TRW-Index) verwendet. Das Ergebnis der Variantenstudie wurde eine relativ flexible Trendanpassung gewählt (50%-Frequenzschwelle von 10 Jahren, 50%-FC: 10). Die trendbereinigten Indexwerte ($TRWi$) ergeben sich durch Division der Messwerte (TRW_{obs}) mit dem jeweils erwarteten Trendwert (TRW_{tr}) (Gl. 1):

$$TRWi = \frac{TRW_{obs}}{TRW_{tr}} \quad (\text{Gl. 1})$$

Die dimensionslosen Indexwerte schwanken um +/- 1. Mit dieser Form der Standardisierung wird daher eine Trend- und eine Niveaubereinigung der TRW-Messreihen erreicht.

Die Qualität der Datierung wird anhand der Interserien-Korrelationskoeffizienten der TRW- Indexwerte überprüft (Holmes 1983). Dazu werden für definierte Zeitperioden die Interserien-Korrelationskoeffizienten für die jeweiligen Untersuchungsbaumkollektive berechnet, ihr Betrag verglichen, und auf Signifikanz geprüft.

Da die Indexwerte zweier Untersuchungsbäume (Bestandes Nr. 1-4-Baum Nr. 1 und 17) Auffälligkeiten zeigten, wurden die Stammscheiben beider Untersuchungsbäume im Jahrringlabor der Professur für Waldwachstum und Dendroökologie im Juni 2024 mit dem System WinDendro erneut vermessen und datiert (<https://regentinstruments.com>). Danach haben sich keine Ungereimtheiten in den Jahrringbreitendaten mehr gezeigt.

Aus den qualitätsgeprüften Daten der acht Messradien pro Stammscheibe wurde unter Verwendung des quadratischen Mittelwertes für jeden Untersuchungsbaum eine mittlere Messreihe berechnet.

Die baumweise gemittelten trendbereinigten TRW-Indexwerte wurden mittels Biweight Robust Mean (Mosteller und Tukey 1977) zu TRW-Index-Chronologien aggregiert (Cook und Kairiukstis 1990). Mit diesem Verfahren der Chronologiebildung werden die Varianzanteile baumindividueller mittel- und langfristiger Schwankungen in den Jahrringbreitenmessreihen reduziert, während synchrone kurz- und mittelfristige Schwankungen verstärkt werden (Rauschen-Unterdrückung bzw. Signal-Verstärkung) (vgl. Cook und Kairiukstis 1990). Wenn nicht anders beschrieben, beziehen sich die Auswertungen auf die TRW-Index-Chronologien (kurz: TRW-Index).

Deskriptive Statistiken der Jahrringbreiten-Indizes sind im Anhang zu finden (Bestandesebene: Tabelle A1, Landesebene: Tabelle A2).

3.3.2 Schließende statistische Methoden und Modellbildung

Als schließende Methoden der Zeitreihenstatistik werden Tests auf Kointegration und auf Strukturbrüche durchgeführt.

Für die Zusammenhangsanalyse, d.h. für die Erklärung der verbleibenden Varianzmuster werden lineare Modelle (Response Funktions-Analyse, RFA), lineare gemischte Modelle (LMM), sowie generalisierte additive Modelle (GAM) eingesetzt. Die beiden erstgenannten Analysen entsprechen einem zweistufigen, das letztgenannte einem einstufigen Verfahren.

Die Analysen wurden jeweils für den maximalen gemeinsamen Überlappungszeitraum durchgeführt, dieser umfasst die Jahre 1987 bis 2021 (n=35 Jahre) (ein Untersuchungsbaum hat im Kalenderjahr 2021 ein $t_{1,3}$ -Baumalter von lediglich 32 Jahren).

3.3.2.1 Test auf Kointegration und Test auf Strukturbrüche

Mit dem Common-Trend-Test nach Stock und Watson (1988) wird überprüft, ob es sich bei den TRW-Messreihen der beiden CC-Straten 0 (Kronenzustand schlechter) und 1 (Kronenzustand besser) um ein kointegriertes System handelt (Nullhypothese: es liegt kein kointegriertes System vor). Im Falle eines kointegrierten Systems weisen die getesteten nicht-stationären TRW-Messreihen einen gemeinsamen stochastischen Trend auf, d.h. zwischen den Zeitreihen besteht eine statistisch signifikante gemeinsame langfristige Beziehung. Der Test wurde mit der Software GAUSS 24 (www.Aptech.com) und den Zeitreihenmodulen TSMT und Coint (www.Aptech.com) mit den folgenden Settings durchgeführt: Kernelfunktion: Parzen, Grad des Zeitpolynoms: 2, Lag: 1.

Mit dem Structural-Break-Test nach Bai und Perron (1998) wird geprüft, ob die Parameter einer linearen Regression zwischen den TRW-Messreihen der beiden CC-Straten 0 und 1 über die gesamte Zeitreihe hinweg konstant sind, oder ob sich der Niveau- oder der Steigungsparameter oder beide, im Laufe der Zeit ändern. Im Falle einer signifikanten Änderung der Parameter treten in den Zeitreihen signifikante Strukturbrüche auf. Mit dem Test können die Zeitpunkte der Strukturbrüche geschätzt werden. Der Test wurde mit der Software GAUSS 24 (www.Aptech.com) und dem Zeitreihenmodul TSMT (www.Aptech.com) mit den folgenden Settings durchgeführt: Maximale Anzahl von Breaks: 5, Minimale Segment Länge: 1, Anzahl sich verändernder Parameter: 1.

3.3.2.2 Response-Funktions-Analyse und Analyse der Trockenstresstoleranz

Die Response-Funktions-Analyse (RFA) und Korrelationsanalyse (KA) wurden für die verschiedenen Untersuchungsbaumstraten mit dem Paket treeclim (Zang und Biondi 2015) in der Software R (R Core Team 2023) durchgeführt. Für die RFA wurden als abhängige Variable die TRW-Index-Chronologien und als unabhängige Variablen die Parameter mittlere monatliche Lufttemperatur und monatliche Niederschlagssumme definiert. Für die KA wurden an Umweltvariablen zusätzlich die Parameter monatliche Durchschnittswerte von CWB, PET, SMI, und SPEI verwendet. In den RFA und KA wurden verschiedene Aggregationszeiträume der Umweltvariablen getestet. Diese Zeiträume umfassen den Sommer (Juni, Juli, August), Winter (Dezember, Januar, Februar), und Herbst (September, Oktober, November) des Vorjahres, sowie den Frühling (März, April, Mai), Sommer (Juni, Juli, August), und die forstliche Vegetationsperiode (Mai bis September) des laufenden Jahres (siehe Anhang: Tabelle A3).

Die Ergebnisse der Korrelationsanalysen können den Abbildungen im Anhang entnommen werden (Bestandesebene: Abb. A1, Bundeslandebene: Abb. A2).

Im Kontext der RFA wurde auch eine Analyse der Trockenstresstoleranz-Indizes der Zuwachsreaktionen durchgeführt (Lloret et al. 2011). Die Brechung der Indizes Resistenz und Resilienz erfolgte auf der

Basis der TRW-Index-Chronologien mit dem Paket *pointRes* (van der Maaten-Theunissen et al. 2015) (Setting für die Funktion *res.com*: max. 5 Jahre) in der Software R (R Core Team 2023). Die Indizes wurden für die Trockenjahre 2015 und 2018 berechnet (siehe Anhang: Abb. A3, A4, A5, Ergebnisse für die beiden Trockenjahre 2015 und 2018). Zur Berechnung der Indizes wurde die Länge der Vor- und Nachstressperiode auf 2 Jahre festgelegt.

3.3.2.3 Datenanalyse mit linearen gemischten Modellen

In der Analyse mit linearen gemischten Regressionsmodellen (LMM) wird anhand der baumindividuellen TRW-Indexreihen (abhängige Variable, Zielgröße) untersucht, welche unabhängigen Variablen (Klimaparameter, Bodenfeuchte-Werte und Faktorvariablen) Einfluss auf die Zielgröße haben, und ob Unterschiede zwischen den verschiedenen Gruppen bzw. Straten (Bundesland, Bestand, Kronenzustand, Individuen) existieren. In Kombination mit der Strukturbruch- und Stammzuwachs-Analyse der kurz- bis mittelfristigen Schwankungen (vgl. Abschnitt 4.3), wurde zudem untersucht ob sich verschiedene Kollektive vor und nach den identifizierten Jahren – insbesondere das Jahr 2018 – unterschiedlich verhalten haben. Als Startpunkt wurde eine AIC-basierte schrittweise Auswahl potentieller Prädiktoren auf Basis einfacher linearer Modelle vorgenommen (AIC: Akaike Information Criterion, Akaike 1973). Die so identifizierten Variablen wurden für ein initiales lineares gemischtes Modell genutzt und deren Einfluss auf die Zielgröße unter Berücksichtigung der hierarchischen Datenstruktur und potentieller Autokorrelation untersucht. Auch der Frage nach Einflussfaktoren auf eventuell detektierte Unterschiede wurde nachgegangen. Die Auswertungen wurden in R (R Core Team 2023) mit dem R-Paket *nlme* (Pinheiro et al. 2020, 2023) durchgeführt.

3.3.2.4 Datenanalyse mit generalisierten additiven Modellen

Neben den unter 3.3.2.2 und 3.3.2.3 vorgestellten zweistufigen Verfahren, d.h. im ersten Schritt Standardisierung, im zweiten Schritt Zusammenhangsanalyse, wurde auch untersucht, ob eine simultane Auswertung (einstufiges Verfahren) die Effekte auf die TRW-Messreihen besser beschreiben kann. Dazu wurden zur Analyse der baumindividuellen TRW-Messreihen flexible generalisierte additive Regressionsmodelle (GAM) eingesetzt und der in Wernicke et al. (2021) beschriebene Ansatz (der auf eine Arbeit von Nothdurft und Vospernik (2018) zurückgeht) verfolgt. Hierzu wurde das R-Paket *mgcv* (Wood 2003, 2017) eingesetzt.

Bei diesem Ansatz werden sowohl langfristige Trends, mittelfristige Schwankungen auf Basis des sozialen Status als auch witterungsgetriebene kurzfristige Veränderungen des Zuwachsverlaufs modelliert (vgl. Wernicke et al., 2020). Neben einem allgemeinen Alterstrend werden explizit auch baumindividuelle Abweichungen modelliert. Um robuste Ergebnisse zu erzielen und ein Overfitting zu vermeiden, werden verschiedene Optionen in den GAM-Routinen gesetzt (Methode: Generalized Cross Validation mit Mallows Cp, GCV.cp; Gamma: 1.4; Beschränkung der Flexibilität der Splines für langfristige Trends; Transformation der Zielgröße).

Es wurden nach einer initialen Modellanpassung auf Basis Alter, Baumindividuum und Jahr schrittweise klimatische und pedogene, sowie befallsbezogene Prädiktoren in das Modell aufgenommen. Dabei wurde darauf geachtet, dass zusätzliche Prädiktoren als signifikant bewertet wurden und insbesondere den AIC als auch die erklärte Devianz verbessern. Faktorvariablen wurden mit Ausnahme der kombinierten Bestands- und Baumnummer nicht verwendet. Die befallsbezogenen Größen Nadelverlust, Befallsintensität *Phaeocryptopus* und Befallsindex *Contarinia* wurden zu Zeitreihen umgewandelt, deren Werte auf Null gesetzt wurden für die diesbezüglich unbeobachteten Jahre, und auf den Messwert für die beobachteten Jahre. Da der Nadelverlust und Befallsindex *Contarinia* nur für 2022 vorliegt, wurden diese Werte für 2021 eingesetzt (Nadelverlust im Frühjahr). Die Befallsintensität *Phaeocryptopus* wurde für 2019, 2020 und 2021 entsprechend der Nadeljahrgänge gesetzt. Damit ist der Effekt des Befalls direkt an die Beobachtungen geknüpft und nicht an eine (evtl. subjektive) Klassifizierung.

4. Ergebnisse

4.1. Unterschiede in der Dimension und Allometrie zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven

Eine tabellarische Übersicht des Untersuchungsmaterials findet sich in Tabelle 3.

Um Unterschiede zwischen den Bäumen mit einem besseren (CC1) bzw. schlechteren (CC0) Kronenzustand herauszuarbeiten, wurden die Graphiken in Abbildung 1 nach Kronenzustand (RelCrownCond, CC) differenziert. Wie zu erwarten unterscheiden sich die Bestände nach Nadelverlust, aber auch hinsichtlich des Befalls mit *Phaeocryptopus* und *Contarinia* (vgl. Abbildung 1, oben). Während sich der unterschiedliche Befall mit *Phaeocryptopus* (Intensität) erwartungsgemäß in den beiden CC-Klassen zeigt (höherer Befall in Klasse CC0), zeichnet der Befall mit *Contarinia* (Index) invers (geringerer Befall in CC0). Dabei ist der Unterschied zwischen den CC-Klassen nicht so deutlich wie bei *Phaeocryptopus*. Der Unterschied im Nadelverlust 2022 zwischen CC0 und CC1 (nicht gezeigt, vergleichbar zu *Phaeocryptopus*) ist deutlicher zum Erhebungszeitpunkt Frühjahr 2022 als Herbst 2022, stärkere Änderungen treten also im Kollektiv der Bäume mit besserem Kronenzustand (CC1) auf, wobei der Unterschied nicht signifikant ist (überlappende Einbuchtung in Boxplots, nicht gezeigt).

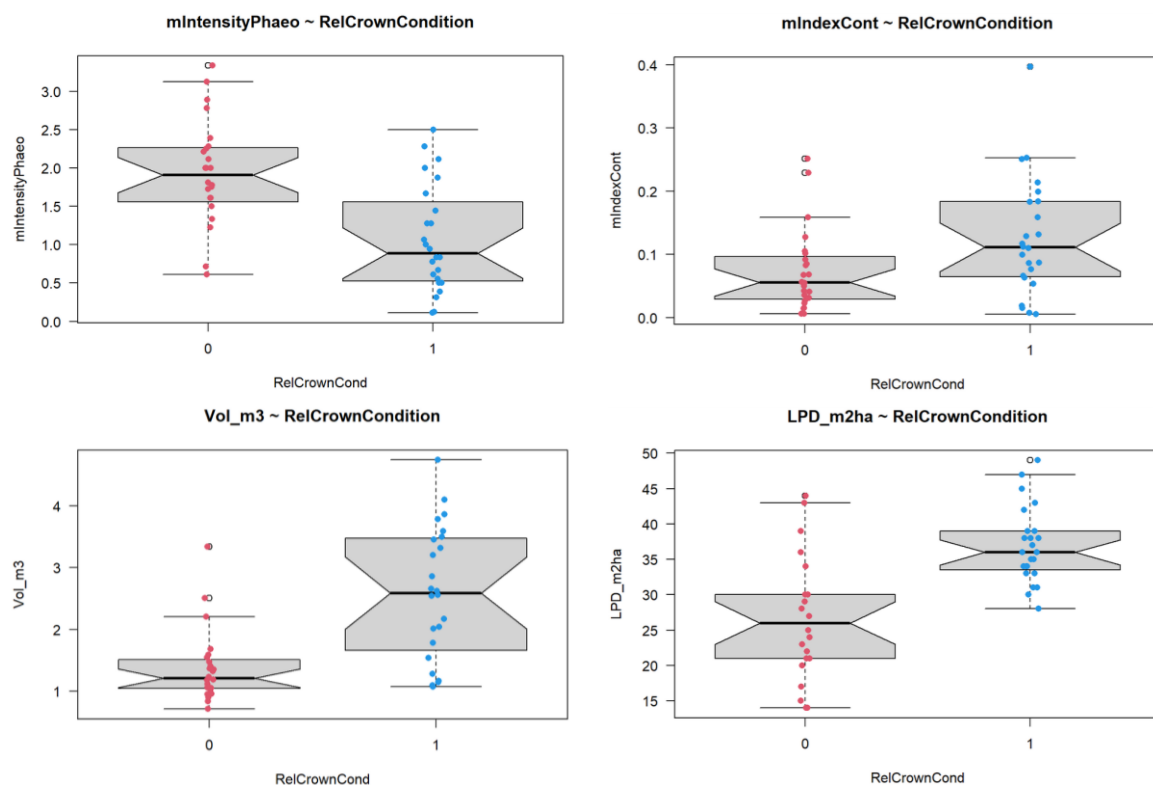


Abbildung 1: Univariater Vergleich der beiden Kollektive Kronenzustand besser (CC1) und schlechter (CC0). In der oberen Zeile wird der Unterschied in den Befallsdaten (*Phaeocryptopus* Befallsintensität, *Contarinia* Befallsindex) dargestellt, in der unteren Zeile sind die biometrischen Größen Einzelbaumvolumen (Vol) und Lokale Punktdichte (LPD) dargestellt.

Große Unterschiede zwischen beiden Gruppen treten auch in den biometrischen Größen auf. Sowohl BHD als auch Baumhöhe weisen signifikant größere Werte für das Kollektiv CC1 auf. Exemplarisch dargestellt ist die beide Variablen integrierende Größe Baumvolumen (vgl. Abbildung 1, unten links). Gleiches gilt für die aus der durchgeführten Winkelzählprobe abgeleitete lokale Punktdichte (LPD, vgl. Abbildung 1, unten rechts) und den Bestandesvorrat pro Hektar. Keine signifikanten Unterschiede zeigten

sich für das Alter (mittleres Alter im CC1-Kollektiv leicht höher) und den h/d-Wert (CC1-Kollektiv etwas geringer).

Ein vertiefender Vergleich der beiden Kollektive CC0 und CC1 wird entlang des BHD und unter Einbeziehung der Herkunft (Bundesland, Bestände) erreicht (vgl. Abbildung 2). Hier zeigt sich zum Beispiel, dass sich die h/d-Werte in beiden Kollektiven zwar nicht in ihrer marginalen Verteilung unterscheiden, aber in ihrer bedingten Verteilung: Bei gleichem Brusthöhendurchmesser (BHD) weisen die CC1-Bäume eine größere Baumhöhe auf. Demgegenüber unterscheiden sich die Baumvolumina unter Berücksichtigung des BHD nur geringfügig: allein aufgrund ihres BHD unterscheiden sich die beiden Kollektive und damit auch im Einzelbaumvolumen. Interessanterweise zeigen sich höhere Bestandesvorräte im CC1-Kollektiv, dies geht natürlich auch mit einer höheren lokalen Grundfläche (LPD), höheren Bestandesgrundfläche, als auch einer in der Regel größeren Anzahl an Nachbarbäumen einher (vgl. Abbildung 2 untere Hälfte).

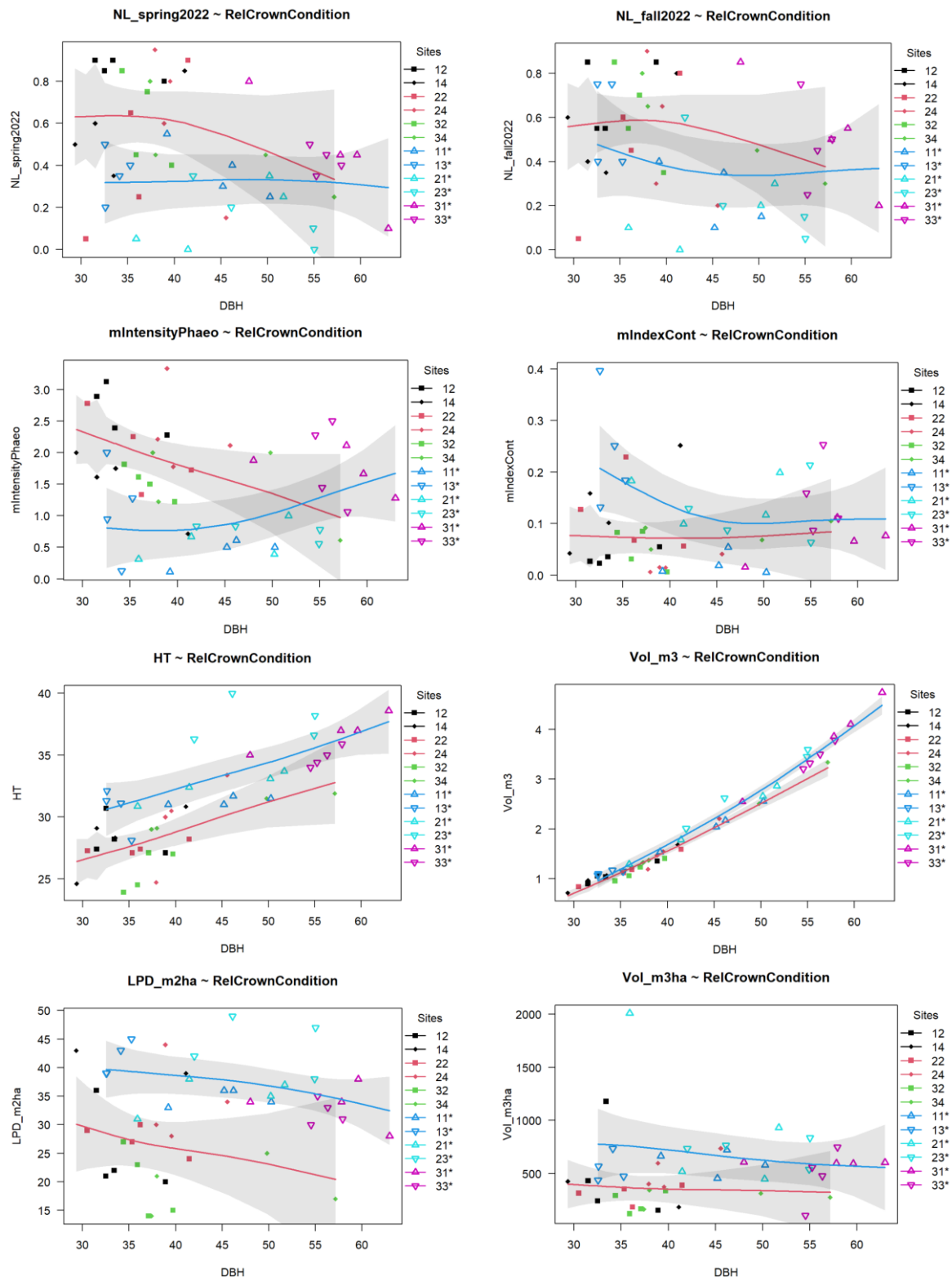


Abbildung 2: Bivariater Vergleich der beiden Kollektive Kronenzustand "besser" und "schlechter". In der oberen Hälfte wird der Unterschied im Nadelverlust und den Befallsdaten (*Phaeocryptopus* Befallsintensität, *Contarinia* Befallsindex) dargestellt, in der unteren Hälfte sind biometrische Größen dargestellt. Es wird zudem nach Bestand (Ziffer der Legende) und Bundesland (Ziffer in der Legende: Rheinland-Pfalz <20, Hessen <30, Baden-Württemberg <40) unterschieden, die Bäume des Kollektivs Kronenzustand „besser“ sind in der Legende mit einem Sternchen versehen (z.B. 33*).

Der Vergleich der beiden Kollektive im Hinblick auf Nadelverlust bzw. den Befall mit *Phaeocryptopus* und *Contarinia* zeigt, dass ein hoher Nadelverlust im Frühjahr sehr deutlich das CC0-Kollektiv betrifft (mit einzelnen Ausnahmen) und dies nur marginal mit der Dimension verknüpft ist. Im CC1-Kollektiv zeigt sich keine Abhängigkeit vom BHD. Im Herbst zeigt sich der Nadelverlust in Abhängigkeit vom BHD etwas modifiziert: Änderungen zeigen sich verstärkt für das CC1-Kollektiv, dabei sind Bäume mit geringerem BHD etwas stärker betroffen, bei gleichzeitig hoher Variabilität und Clusterung in konkreten Beständen (z.B. Bestand 13). Dies ist nachvollziehbar, denn eine Erhöhung des Nadelverlust ist natürlich eher sicht- und erwartbar in Beständen, die im Frühjahr einen geringeren Nadelverlust aufweisen. Bei *Phaeocryptopus* zeigt sich im CC0-Kollektiv ein tendenziell höherer Befall bei geringerer Dimension, im CC1-Kollektiv zeigt sich eine positive Abhängigkeit vom BHD, allerdings wird der Anstieg des Befalls mit dem BHD insbesondere durch die Bäume aus BW verursacht. Bei *Contarinia* zeigt sich für beide Kollektive kaum eine Abhängigkeit vom BHD, denn auch hier zeigen sich ein Cluster (Bestand 13: geringer BHD, hoher Befall) das sich leicht anders verhält. Ein Zusammenhang zwischen Nadelverlust und Befall mit *Contarinia* ist tendenziell nicht vorhanden, dagegen zeigt sich bei steigendem Befall mit *Phaeocryptopus* ein Anstieg im Nadelverlust, bei gleichzeitig hoher Unsicherheit und Clusterung (vgl. Abbildung 3).

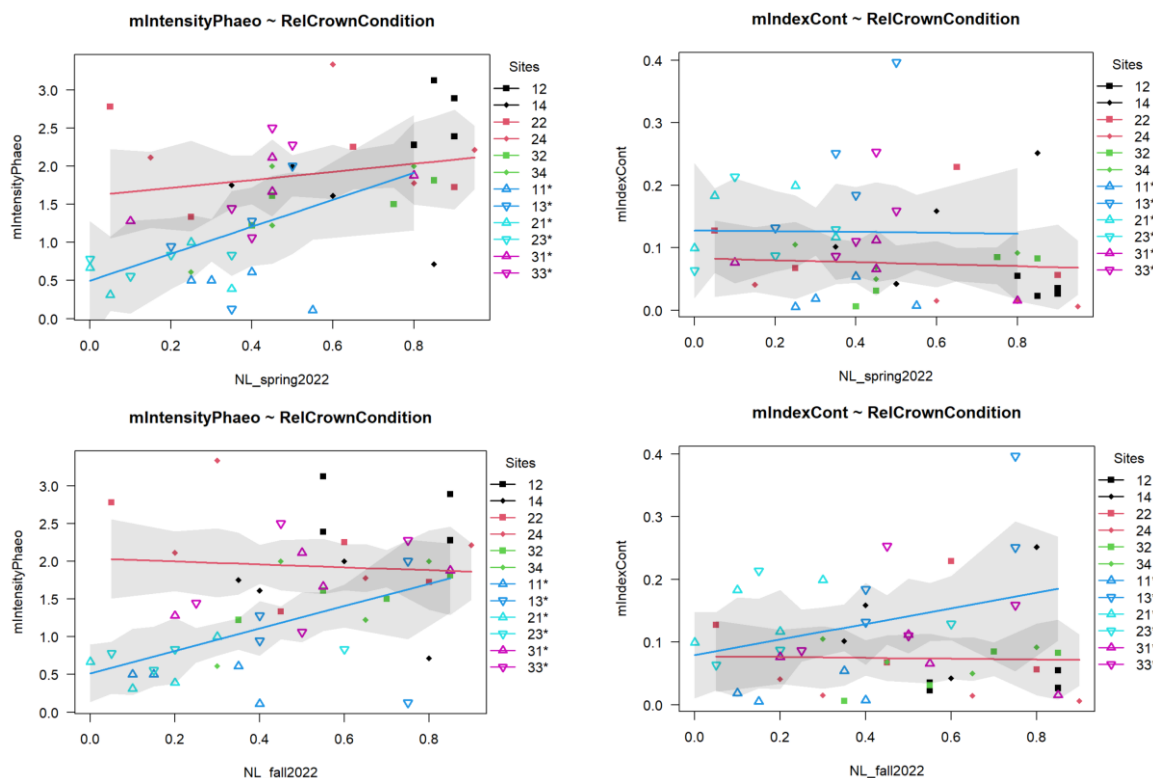


Abbildung 3: Zusammenhang zwischen Nadelverlust und Befall mit *Phaeocryptopus* Intensität (links) bzw. *Contarinia* Index (rechts) im Frühjahr (oben) und Herbst (unten).

4.2 Unterschiede im langfristigen Stammdickenwachstum zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven

4.2.1 Explorative Analyse

In Abbildung K1 sind die Zeitreihen der Jahrringbreitenmesswerte (TRW) der 48 Untersuchungsbaume nach relativen Kronenzustandsklassen über den Kalenderjahren dargestellt.

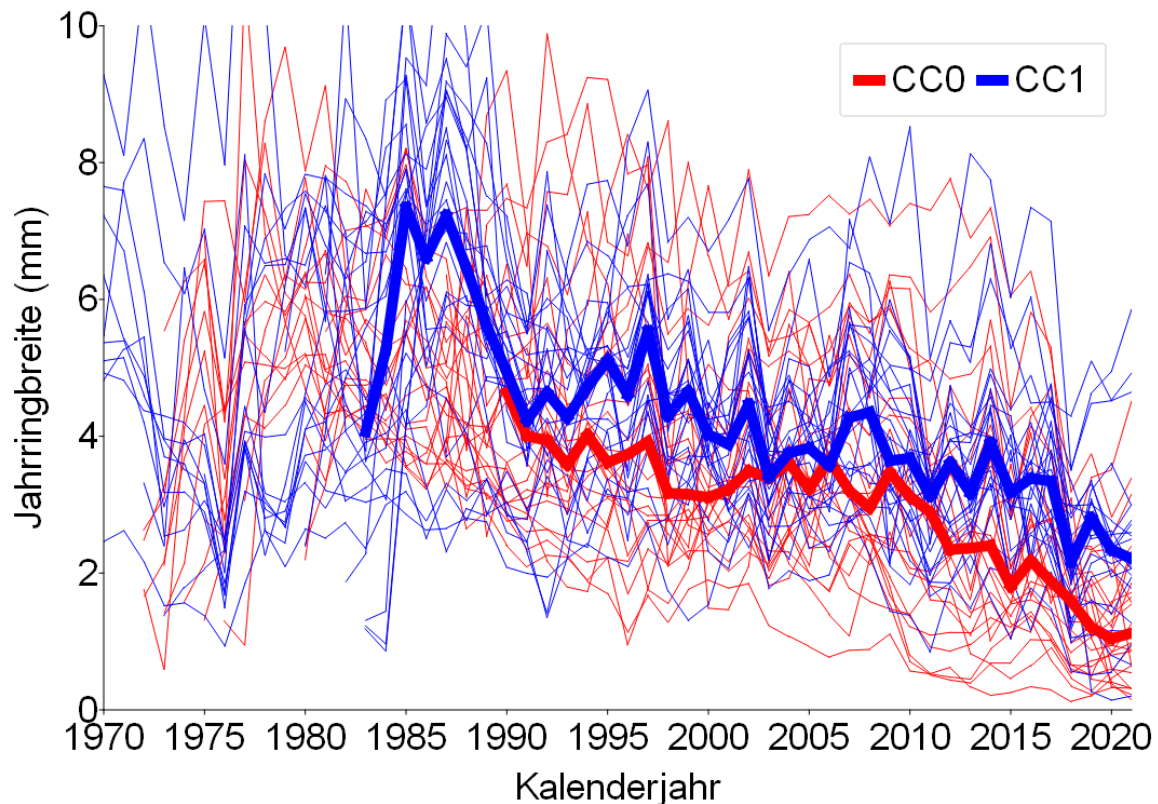


Abbildung 4: Zeitreihen der Jahrringbreitenmesswerte der 48 Untersuchungsbaume über den Kalenderjahren (1970-2021), dünne Linien: Einzelbaume, dicke Linien: Mittelwerte (Median), rot: rel. Kronenzustand schlecht (CC0), blau: rel. Kronenzustand besser (CC1).

Abbildung 4 zeigt, dass die Jahrringbreiten (TRW) sowohl der CC0-Bäume als auch der CC1-Bäume im Laufe der Zeit abnehmen. Der TRW-Median der CC1-Bäume liegt, mit Ausnahme des Kalenderjahres 2003, immer über dem TRW-Median der CC0-Bäume.

In Abbildung 5 sind die Durchmesserentwicklungen der 48 Untersuchungsbaume über dem Baumalter in Brusthöhe dargestellt. Es zeigt sich, dass die CC1-Bäume konsistent ein schnelleres Durchmesserwachstum aufweisen als die Vergleichsbäume, d.h. bei gleichem Alter dicker sind.

In Abbildung 6: sind die Jahrringbreitentrends der 48 Untersuchungsbaume über dem Kalenderjahr dargestellt. Es zeigt sich, dass die CC1-Bäume konsistent größere Jahrringbreiten aufweisen als die Vergleichsbäume. Die Trends der Mediane nehmen im Laufe der Zeit ab. Während die Trends der Mediane weitgehend synchron verlaufen, zeigt sich beim Vergleich der Trends zwischen den einzelnen Untersuchungsbaumkollektiven keine ausgeprägte Synchronität, Ausnahme, der Anstieg am Ende (ab ca. 2018).

Abbildung 7 zeigt die Jahrringbreitentrends der 48 Untersuchungsbaume über dem Baumalter. Beide Untersuchungsbaumkollektive (CC0 und CC1) zeigen eine Kulmination der Jahrringbreiten im $t_{1.3}$ -Baumalter von 7 Jahren. Die Mediankurve für das CC1-Kollektiv liegt über alle Baumalter über der Mediankurve für das CC0-Kollektiv.

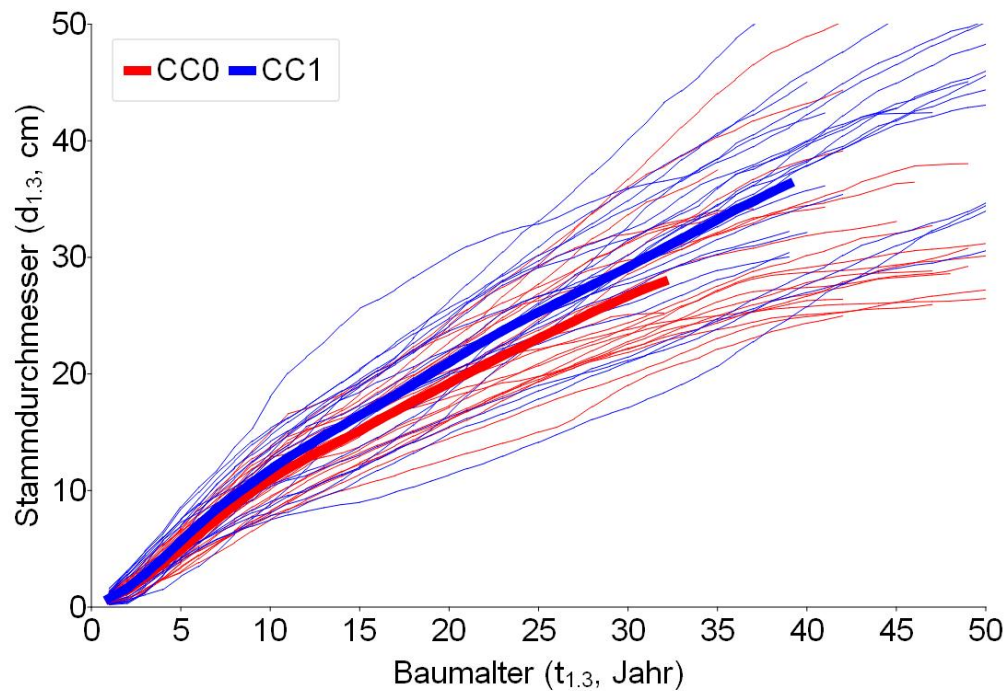


Abbildung 5: Durchmesserentwicklung in Brusthöhe ($d_{1.3}$, ohne Rinde) der 48 Untersuchungsbäume über dem Baumalter in Brusthöhe ($t_{1.3}$), dünne Linien: Einzelbäume, dicke Linien: Mittelwerte (Median), rot: rel. Kronenzustand schlecht (CC0), blau: rel. Kronenzustand besser (CC1).

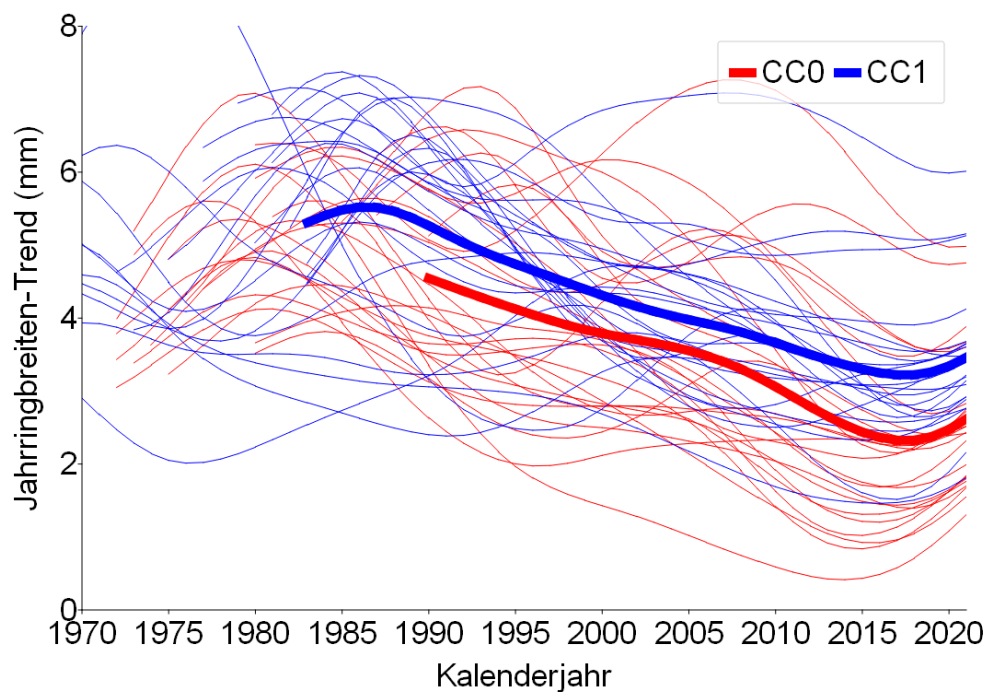


Abbildung 6: Jahrringbreitentrends (interpolierende kubische Splines, 50%-FC: 10) der 48 Untersuchungsbäume über dem Kalenderjahr (1970-2021), dünne Linien: Einzelbäume, dicke Linien: Mittelwerte (Median), rot: rel. Kronenzustand schlecht (CC0), blau: rel. Kronenzustand besser (CC1).

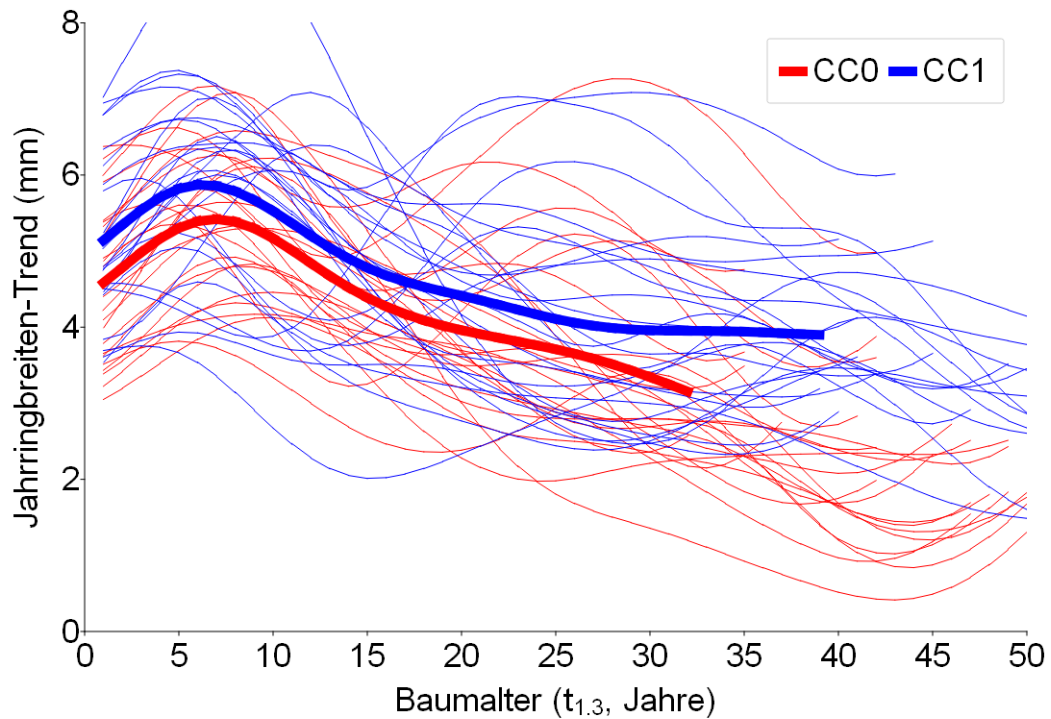


Abbildung 7: Jahrringbreitentrends (interpolierende kubische Splines, 50%-FC: 10) der 48 Untersuchungsbäume über dem Baumalter ($t_{1,3}$), dünne Linien: Einzelbäume, dicke Linien: Mittelwerte (Median), rot: rel. Kronenzustand schlechter (CC0), blau: rel. Kronenzustand besser (CC1).

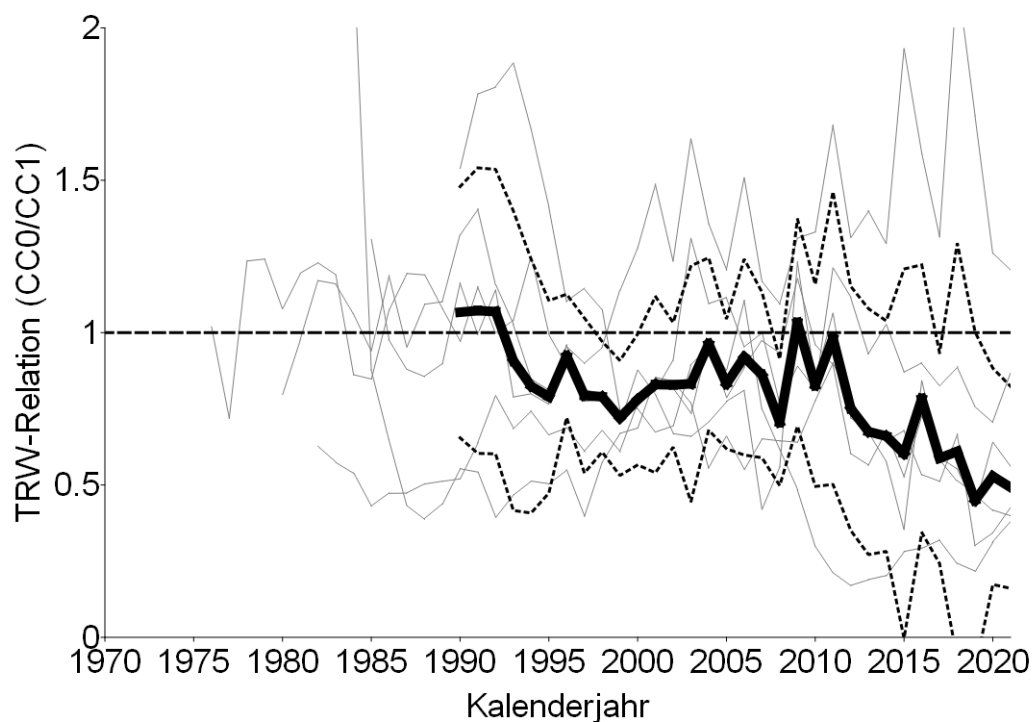


Abbildung 8: Zeitreihen der Jahrringbreiten-Relationen (TRW-Relation) TRW-CC0/TRW-CC1 der Vergleichsbestände, dünne Linien: $n=6$ Untersuchungsbestände, dicke Linie: Median, gestrichelte Linien: ± 1 Standardabweichung, gestrichelte horizontale Linie: Referenzwert: 1.

Abbildung 8 zeigt, dass die TRW-Relationen nach 2011 anhaltend abnehmen, und beschleunigt nach dem Zwischenhoch 2016 deutlich unter den Referenzwert absinken. Das absolute Minimum wird im Jahr 2019 erreicht.

4.2.2 Kointegration

Mit dem Common-Trend-Test nach Stock und Watson (1988) wurde überprüft, ob es sich bei den trendbehafteten, nicht-stationären TRW-Messreihen der CC-Kollektive 0 (Kronenzustand schlechter) und 1 (Kronenzustand besser) um kointegrierte Systeme handelt.

Für den Zeitraum 1987-2021 sind die Zeitreihen der TRW-Mittelwerte der CC-Kollektive 0 und 1 nicht kointegriert (Stock-Watson Teststatistik: -23,38, kritische Werte $p < 0.001$: -46,35, $p < 0.05$: -36,93). Einzig die TRW-Messreihen von Vergleichsbestandespaar Nr. 21 und 22 sind kointegriert, d.h. es besteht eine statistisch signifikante langfristige Beziehung zwischen den TRW-Messreihen dieser beiden Untersuchungsbestände die mit einem gemeinsamen stochastischen Trend beschrieben werden kann (Stock-Watson Teststatistik: -41,53, kritische Werte s.o.). Damit sind mit einer Ausnahme (Vergleichsbestandespaar Nr. 21 und 22) die stochastischen Trends in den TRW-Messreihen zwischen den CC-Kollektiven 0 und 1 verschieden.

4.2.3 Strukturbrüche

Mit dem Structural-Break-Test nach Bai und Perron (1998) wurde geprüft, ob die Parameter einer linearen Regression zwischen den TRW-Messreihen der beiden CC-Kollektive 0 und 1 über die gesamte Zeitreihe hinweg konstant sind, oder ob sich der Niveau- oder der Steigungsparameter oder beide im Laufe der Zeit ändern. Die Ergebnisse für die jeweils ersten drei identifizierten Strukturbrüche sind in Tabelle 5 dargestellt.

Tabelle 5: Mit dem Structural-Break-Test nach Bai und Perron (1998) identifizierte Strukturbrüche anhand der Zeitreihen der instationären TRW-Messreihen (Zeitraum: 1987-2021).

Parameter	Vergleich	Strukturbruch 1	Strukturbruch 2	Strukturbruch 3
TRW	CC1-CC0 ^{*)}	2010	1997	2016
TRW	11-12	1999	1991	2016
TRW	13-14	1993	1997	2009
TRW	21-22	2008	2015	2002
TRW	23-24	2015	1996	2002
TRW	31-32	2016	1997	2005
TRW	33-34	2010	1997	2016

^{*)} CC1-CC0 bedeutet, dass die Zeitreihen der TRW-Mittelwerte der CC-Kollektive 0 (Anzahl UB n=24) und 1 (n=24) gegeneinander getestet werden.

Mit einer Ausnahme (Vergleichspaar 13 14) wird in allen Fällen das Kalenderjahr 2016 oder 2015 auf einem der drei ersten Plätze (Strukturbruch 1 bis 3) als Jahr ab dem ein Strukturbruch eintritt diagnostiziert (s. Tab. 4).

4.3. Unterschiede im kurz- bis mittelfristigen Stammdickenzuwachs zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven

4.3.1 Explorative Analyse

Abbildung 9 stellt die Zeitreihen der trendbereinigten Jahrringbreitenindexwerte (TRW-Index) der 48 Untersuchungsbäume nach relativen Kronenzustandsklassen (CC-Klassen) über den Kalenderjahren dar.

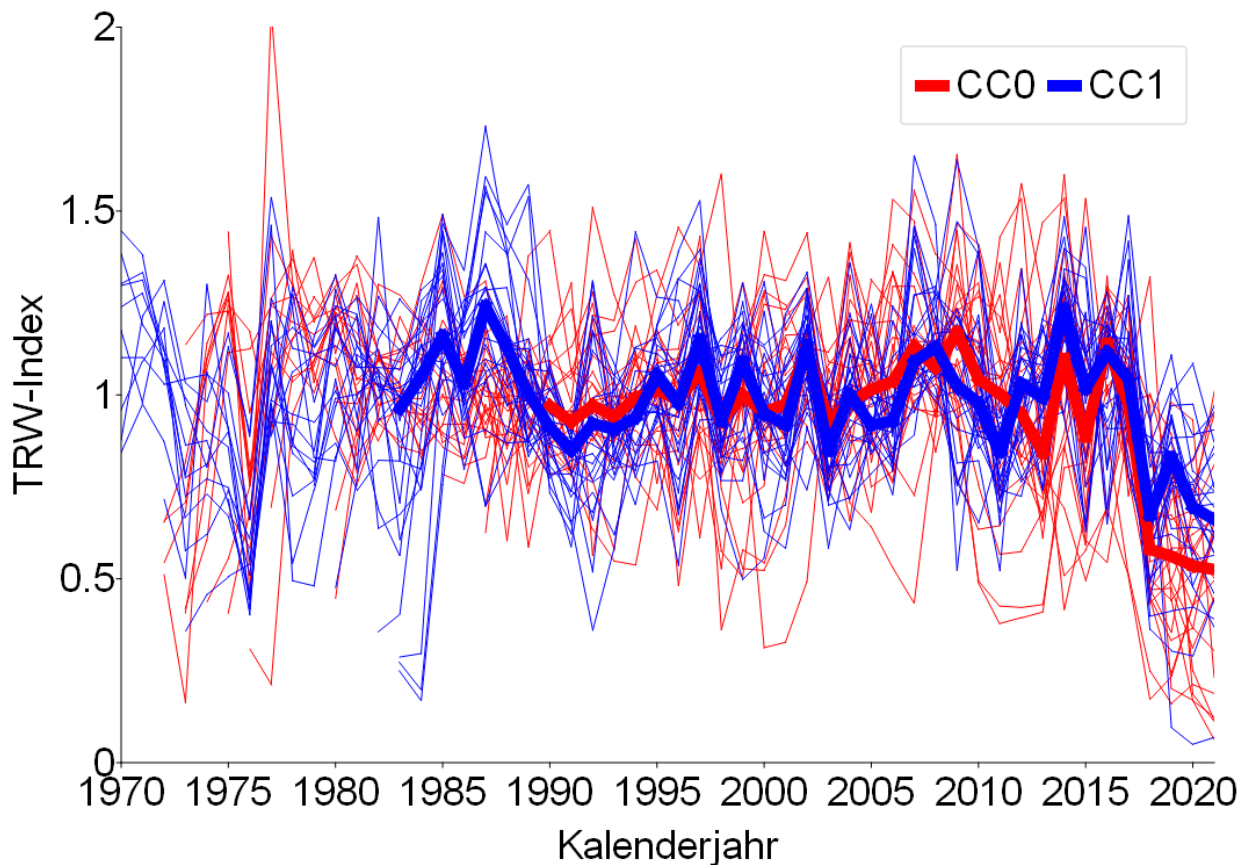


Abbildung 9: Zeitreihen der Jahrringbreitenindexwerte (TRW-Index) der 48 Untersuchungsbäume über den Kalenderjahren (1970-2021), dünne Linien: Einzelbäume, dicke Linien: Mittelwerte (Median), rot: rel. Kronenzustand schlecht (CC0), blau: rel. Kronenzustand besser (CC1).

Es zeigt sich, dass die Jahrringbreitenindexwerte (TRW-Index) der Untersuchungsbaumkollektive hochfrequente, zeitlich synchrone, mutmaßlich witterungsgesteuerte, Schwankungen aufweisen (Abb. 9). Die CC0- und CC1-Mittelwertkurven verlaufen meist parallel und weisen, mit wenigen Ausnahmen, synchrone Fluktuation auf. In beiden Kollektiven sind deutliche Zuwachseinbrüche in den Jahren 1976, 2003, 2015 und 2018 festzustellen (negative Weiserjahre). Der stärkste Zuwachseinbruch in den Mittelwertkurven beider Kollektive tritt im Trockenjahr 2018 auf. Ab dem Jahr 2018 ist deutlich ein Auseinanderdriften der beiden Mittelwertkurven erkennbar. Während sich die Zuwächse des CC1-Kollektivs im Jahr nach der Trockenheit wieder leicht erholen und auf niedrigem Niveau ansteigen, fallen die Zuwächse des Vergleichskollektivs in den Folgejahren bis ans Ende der Untersuchungsperiode kontinuierlich weiter ab. Die TRW-Index-Relationen (Abb. 10) unterstreichen diesen Sachverhalt. Bis zum Jahr 2010 pendeln die Relationen um den Referenzwert 1. Nach dem Peak im Jahr 2011 und dem Zwischenhoch im Jahr 2016 nehmen die Index-Relationen bis zum Jahr 2019 (absolutes Minimum) jedoch gerichtet ab.

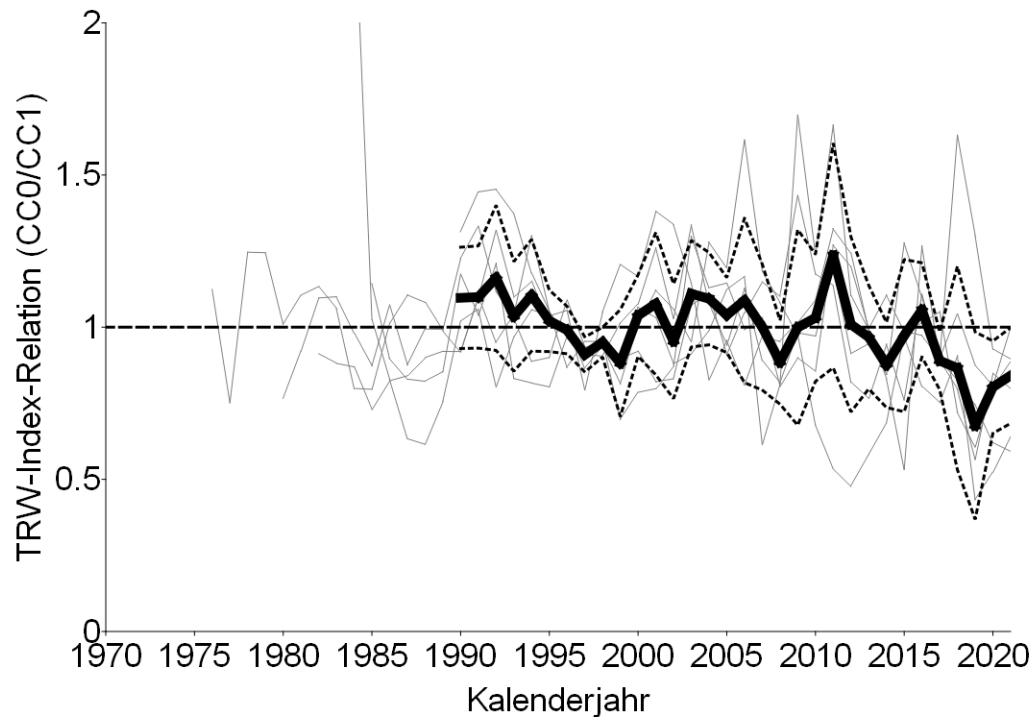


Abbildung 10: Zeitreihen der Jahrringbreitenindex-Relationen (TRW-Index-Relation) TRW-Index-CC0/TRW-Index-CC1 der Vergleichsbestände, dünne Linien: $n=6$ Untersuchungsbestände, dicke Linie: Median, gestrichelte Linien: ± 1 Standardabweichung, gestrichelte horizontale Linie Referenzwert: 1.

4.3.2 Strukturbrüche

Beim Test der TRW-Indizes auf Strukturbrüche wird in allen Fällen das Jahr 2016 oder 2015 als erster identifizierter Strukturbruch identifiziert (s. Tab. 6).

Tabelle 6: Mit dem Structural-Break-Test nach Bai und Perron (1998) identifizierte Strukturbrüche anhand der Zeitreihen der trendbereinigten TRW-Indexwerte (Zeitraum: 1987-2021).

Parameter	Vergleich	Strukturbruch 1	Strukturbruch 2	Strukturbruch 3
TRW-Index	CC1-CC0 ^{*)}	2016	2001	2010
TRW-Index	11-12	2016	1999	2011
TRW-Index	13-14	2016	1992	2003
TRW-Index	21-22	2015	1996	2008
TRW-Index	23-24	2016	1996	2002
TRW-Index	31-32	2016	2006	2010
TRW-Index	33-34	2016	2006	2010

^{*)} CC1-CC0 bedeutet, dass die Zeitreihen der TRW-Index-Mittelwerte der CC-Kollektive 0 (Anzahl UB $n=24$) und 1 ($n=24$) gegeneinander getestet werden.

4.4. Unterschiede in den witterungsbedingten Stammdickenzuwachsreaktionen zwischen den Untersuchungsbaumkollektiven

4.4.1 Response-Funktions-Analyse

Abbildung 11 zeigt eine signifikante Reaktion des Baumdickenwachstums auf die Lufttemperatur (in BW) und den Niederschlag in allen drei Bundesländern (BW, HE, RLP). Die Ergebnisse zeigen, dass der Niederschlag einen positiven Effekt und die Lufttemperatur einen negativen Effekt auf das Baumdickenwachstum hat. Die Effekte auf das Baumdickenwachstum waren im vorangegangenen Winter (HE), im aktuellen Frühling (BW), in der aktuellen Vegetationsperiode (BW, RLP) und im aktuellen Sommer (BW, HE, RLP) signifikant. Für den vorangegangenen Winter zeigt HE eine positive Reaktion auf den Niederschlag. Für BW zeigt sich eine signifikante negative Reaktion auf die aktuelle Frühlingslufttemperatur. Im Fall der aktuellen Vegetationsperiode war die Wachstumsreaktion auf Niederschlag für die Kollektive RLP und BW positiv. Nur für BW konnte eine signifikante negative Reaktion auf die Lufttemperatur gefunden werden. Während im aktuellen Sommer die Reaktion auf Niederschlag in allen Bundesländern positiv war, zeigte nur das Kollektiv aus BW eine negative Reaktion auf Lufttemperatur.

Im Allgemeinen ist die Wirkung von Niederschlag auf das Baumwachstum positiv, während die Lufttemperatur einen negativen Effekt auf das Baumwachstum hat. Die Effektstärke der Wachstumsreaktion auf Veränderungen der Lufttemperatur und des Niederschlags variieren jedoch je nach Region.

Abbildung 12 zeigt die Reaktion von Beständen mit besserem und schlechtem Kronenzustand (CC1 bzw. CC0) auf Änderungen von Lufttemperatur und Niederschlag in den Bundesländern. Im Allgemeinen war die Reaktion des Baumdickenwachstums auf Lufttemperatur und Niederschlag in allen Beständen in allen Bundesländern negativ bzw. positiv. Eine signifikante Reaktion wurde für das Frühjahr, die Wachstumsperiode und den Sommer des laufenden Jahres festgestellt. Im Frühjahr zeigten nur die CC1-Bestände in Baden-Württemberg (BW – better) eine signifikante positive Reaktion auf Niederschlag, während in der Vegetationsperiode des laufenden Jahres sowohl die BW – better als auch die BW – poor (CC1 und CC0) Bestände eine signifikante Reaktion auf Lufttemperatur und Niederschlag zeigten. Die bezüglich des Kronenzustands besseren Bestände in Rheinland-Pfalz (RLP – better) hingegen zeigten nur eine signifikant positive Reaktion auf Niederschlag. Für den aktuellen Sommer wurden ähnliche Reaktionen für BW – better, BW – poor und RLP – better festgestellt, einschließlich Hessen poor (HE – poor). Die Ergebnisse deuten auf eine insgesamt positive Reaktion auf Niederschlagsänderungen, und eine negative Reaktion auf Lufttemperaturänderungen hin. Es gibt jedoch keinen klar erkennbaren Unterschied in der Dickenzuwachsreaktion auf Veränderungen der Lufttemperatur und des Niederschlags zwischen den Untersuchungsbeständen in Abhängigkeit vom Kronenzustand.

Deskriptive Statistiken der Jahrringbreiten-Indizes sind im Anhang zu finden (Bestandesebene: Tab. A1, Bundeslandebene: Tab. A2). Die Ergebnisse der Korrelationsanalysen können den Abbildungen im Anhang entnommen werden (Bundeslandebene: Abb. A1, Bestandesebene: Abb. A2).

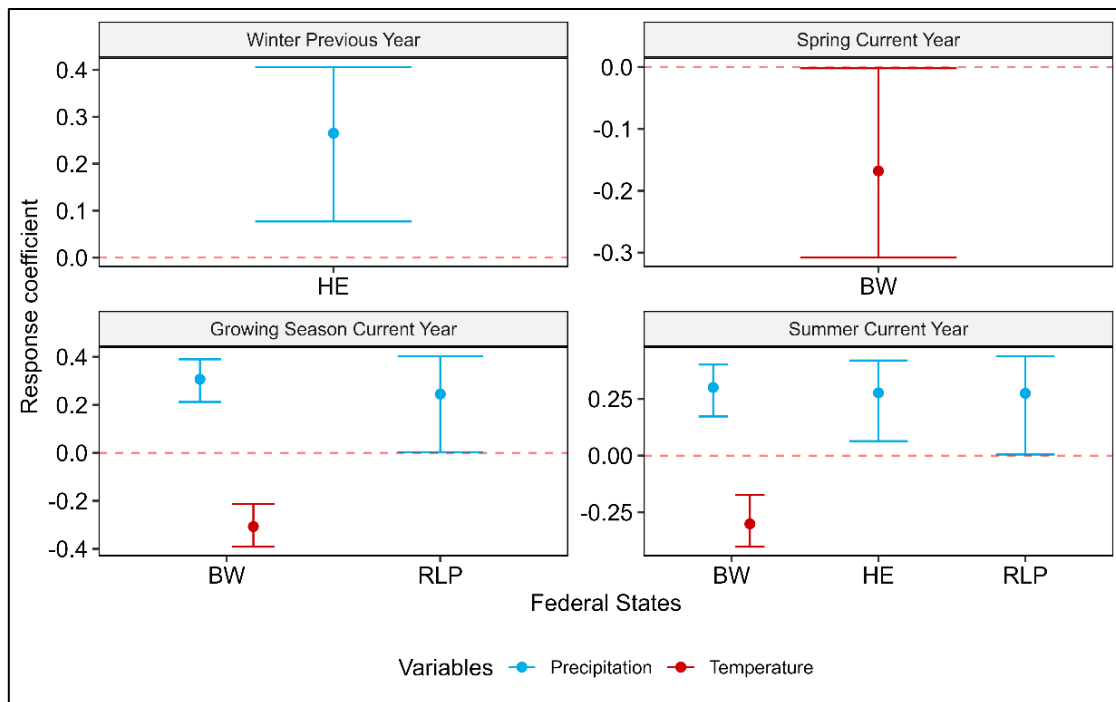


Abbildung 11: Effekt der jährlichen TRW-Indizes (TRW-Index) auf Bundeslandesebene auf Lufttemperatur (rot) und Niederschlag (blau) für den Winter des Vorjahres (oben links), den Frühling (oben rechts) sowie die Vegetationszeit (growing season, unten links), und den Sommer des laufenden Jahres (rechts). Untersuchungszeitraum: 1987-2021. Dargestellt sind nur die signifikanten Ergebnisse ($p < 0.05$). Auf der X-Achse sind die Bundesländer aufgetragen: Baden-Württemberg (BW), Hessen (HE) und Rheinland-Pfalz (RLP), Y-Achse: RFA-Koeffizienten. Es zeigt sich eine einheitliche Reaktion des Radialzuwachses auf Niederschlag (positiv) in allen drei Bundesländern für den Sommer des laufenden Jahres.

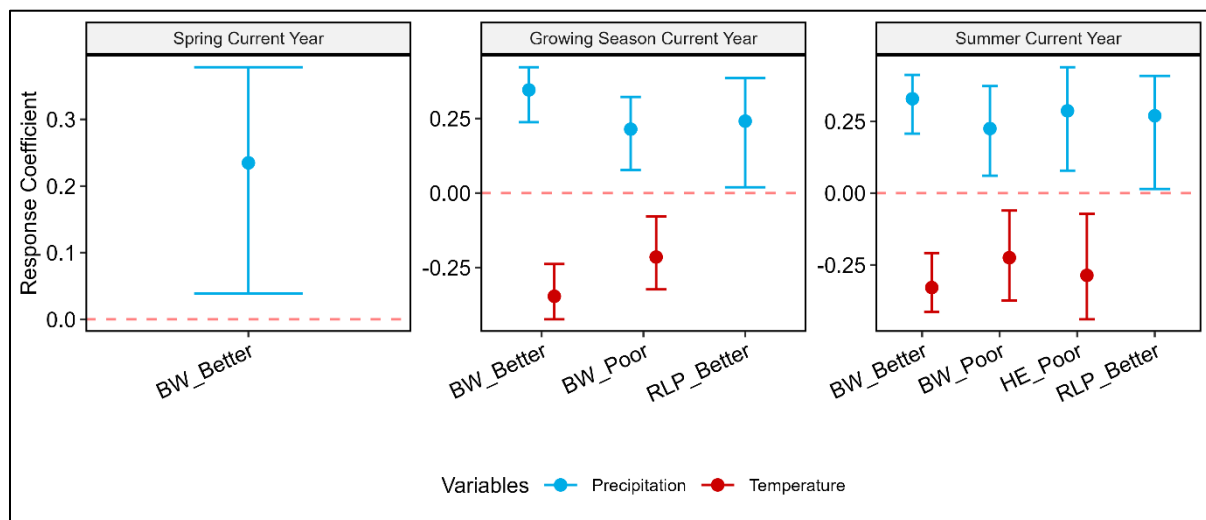


Abbildung 12: Effekt der jährlichen TRW-Indizes (TRW-Index) auf Bestandesebene auf Lufttemperatur (rot) und Niederschlag (blau) für Frühjahr (links), Vegetationsperiode (Mitte), und Sommer (rechts) des laufenden Jahres. Untersuchungszeitraum: 1987-2021. Dargestellt sind nur die signifikanten Ergebnisse ($p < 0.05$). Auf der X-Achse sind die jeweiligen Kollektive aufgetragen. Die Y-Achse zeigt die RFA-Koeffizienten. Die Ergebnisse zeigen, dass in allen drei Zuständen keine unterschiedliche Reaktion zwischen den Kollektiven CC0 und CC1 besteht.

4.4.2 Analyse der Trockenstresstoleranz

Die Resistenz- und Resilienz-Indizes wurden anhand der Jahrringbreitenindexwerte (TRW-Index) berechnet. In Abbildung 13 sind die Resistenz- und Resilienz-Indizes der Untersuchungsbaumkollektive nach den relativen Kronenzustandsklassen (CC0 schlechter, CC1 besser) in den drei Bundesländern für das Jahr 2018 dargestellt. Die Median- und Mittelwerte der Resistenz-Indexwerte der CC1-Kollektive in Hessen (HE) und in Rheinland-Pfalz (RLP) waren höher als die der CC0-Kollektive, im Fall von Baden-Württemberg (BW) zeigen die CC0-Kollektive jedoch etwas höhere Werte als die CC1-Kollektive. Ebenso waren die Resilienz-Indizes für die CC1-Kollektive höher als für die Vergleichskollektive. Das Ergebnis deutet darauf hin, dass die CC1-Kollektive in allen drei Bundesländern widerstandsfähiger und resilienter in ihrem Dickenwachstum sind, als die CC0-Kollektive. Ähnliche Ergebnisse wurden festgestellt, bei der Klassifikation in die Kollektive CC0 und CC1 unabhängig von den Bundesländern. Wie in Abbildung 14 ersichtlich, weisen die CC0-Kollektive niedrigere Resistenz- und Resilienz-Indexwerte auf, als die CC1-Kollektive.

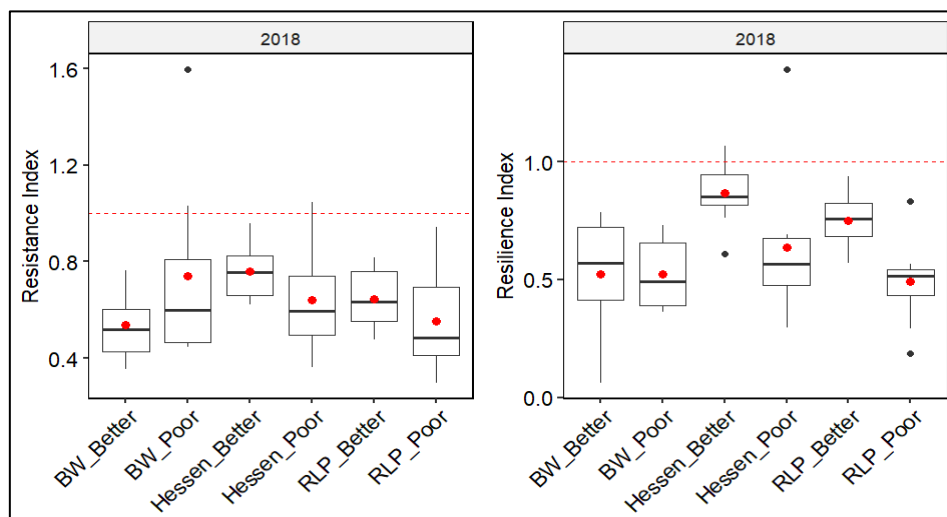


Abbildung 13: Resistenz- (links) und Resilienz-Indizes (rechts) für die CC0- (poor) und CC1- (better) Kollektive in den drei Bundesländern für das Trockenjahr 2018. Die Balkenlinie und der rote Punkt im Boxplot zeigen den Median und Mittelwert der Resistenz- bzw. Resilienz-Indizes an. Die X-Achse zeigt die Bestände der entsprechenden Bundesländer: Baden-Württemberg (BW), Hessen (HE) und Rheinland-Pfalz (RLP). Die Y-Achse zeigt die Indexwerte. Generell sind die CC0-Kollektive in allen Bundesländern (außer in BW) weniger widerstandsfähig (links) und resilient (rechts).

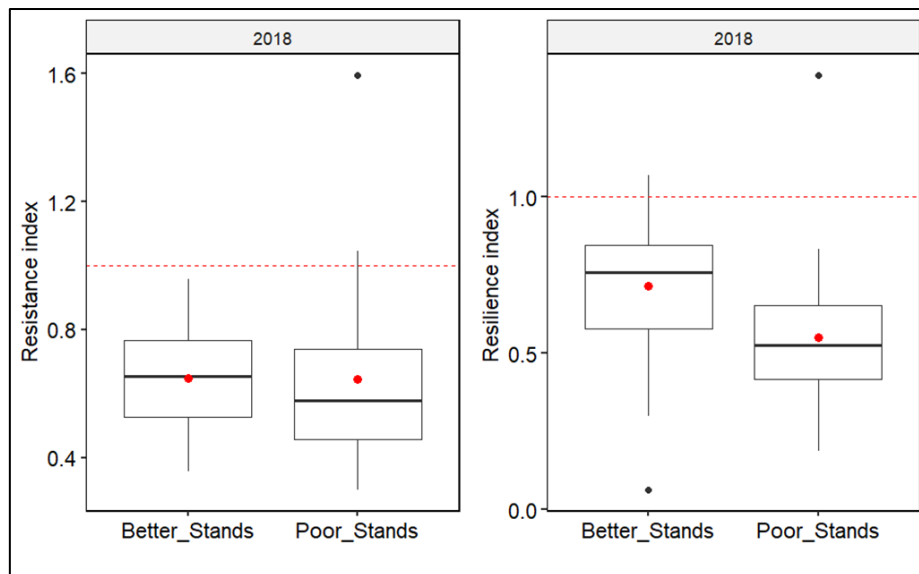


Abbildung 14: Resistenz- (links) und Resilienz-Indizes (rechts) für die Kollektive CC0 (poor) und CC1 (better) für das Trockenjahr 2018. Die Balkenlinie und der rote Punkt im jeweiligen Boxplot stellen die Mediane und Mittelwerte der Indizes dar. Die X-Achse zeigt die CC-Klassen. Die Y-Achse zeigt die Indizes. Höhere Mediane und Mittelwerte bei dem CC1-Kollektiv weisen auf eine höhere Resistenz und Resilienz im Dickenwachstum bei diesem Kollektiv hin.

4.4.3 Analyse mit Linearen Gemischten Modellen

Der Frage, ob der Befall mit *Phaeocryptopus* und/oder *Contarinia* einen Einfluss auf die Jahrringbreiten und damit die Zuwachsleistung der Douglasie hat, wurde auch mit linearen gemischten Modellen (LMM) nachgegangen um der hierarchischen Datengliederung gerecht zu werden, und den Einfluss verschiedener Prädiktoren zu berücksichtigen.

Auf Grundlage der explorativen Stammdickenzuwachs-Analyse (vgl. Abschnitt 4.3.1) zeigt sich ein deutlicher Einfluss der Trockenjahre ab 2018 in den trendbereinigten Zeitreihen (vgl. Abb. 8, 9, 10). Dabei unterscheiden sich die beiden Kollektive CC1 und CC0 in den Jahren vor 2018 nicht (TRW-Index-Mittelwert CC1: 1.016, Standardabweichung CC1: 0.198 vs. Mittelwert CC0: 1.001, Standardabweichung CC0: 0.211), in den Jahren danach zeigen sich allerdings deutliche Unterschiede (Mittelwert CC1: 0.740, Standardabweichung CC1: 0.215 vs. Mittelwert CC0: 0.608, Standardabweichung CC0: 0.268). Der daraus abgeleitete Stratifizierungsfaktor („post2017“) zeigt sich in allen Modellen als wichtiger Faktor.

Ein einfaches Interzept-Modell (ohne zusätzliche Prädiktoren zur Erklärung der Restvarianz) zur Beschreibung des Niveaus des TRW-Index berücksichtigt den Faktor Baumindividuum sowie der oben erläuterte Faktor „post2017“. Die Faktoren Bundesland, Bestand und die Zuordnung des relativen Kronenzustands haben keinen zusätzlichen Erklärungswert. Dieses Modell zeigt über die Zufallseffekte (Abweichung zum Erwartungswert), dass die Baumindividuen im Zeitraum ab 2018 sehr unterschiedlich reagieren und dies auch mit dem Faktor „relativer Kronenzustand“ zusammenhängt.

Zur Verbesserung des Modells wurden alle weitere verfügbaren Variablen zur Auswahl im Modell zugelassen. Über eine AIC-basierte schrittweise Hinzunahme in ein einfach lineares Modell bzw. der Eliminierung aus demselben wurde aus den potenziell verfügbaren Prädiktoren eine erklärende Teilmenge bestimmt. Diese Teilmenge wurde wiederum bei der Weiterentwicklung des linearen gemischten Modells verwendet. Auch dabei wurden nicht-signifikante Prädiktoren identifiziert und entfernt. Übrig geblieben sind folgende Variablen: die Lufttemperatur der Monate April, Mai und Juli, die Niederschlagsmenge im April, Mai und September, der Bodenfeuchte-Index bis in 1,8 m Bodentiefe im Juni bzw. bis in 0,25 m Bodentiefe im Januar und April sowie die klimatische Wasserbilanz im April, Mai und September sowie der SPEI im August. Eine 10-fach wiederholte Neuanpassung des Modells mit zufällig gewählten 90% der Daten zeigte keine Änderung der Signifikanz dieser Prädiktorenauswahl.

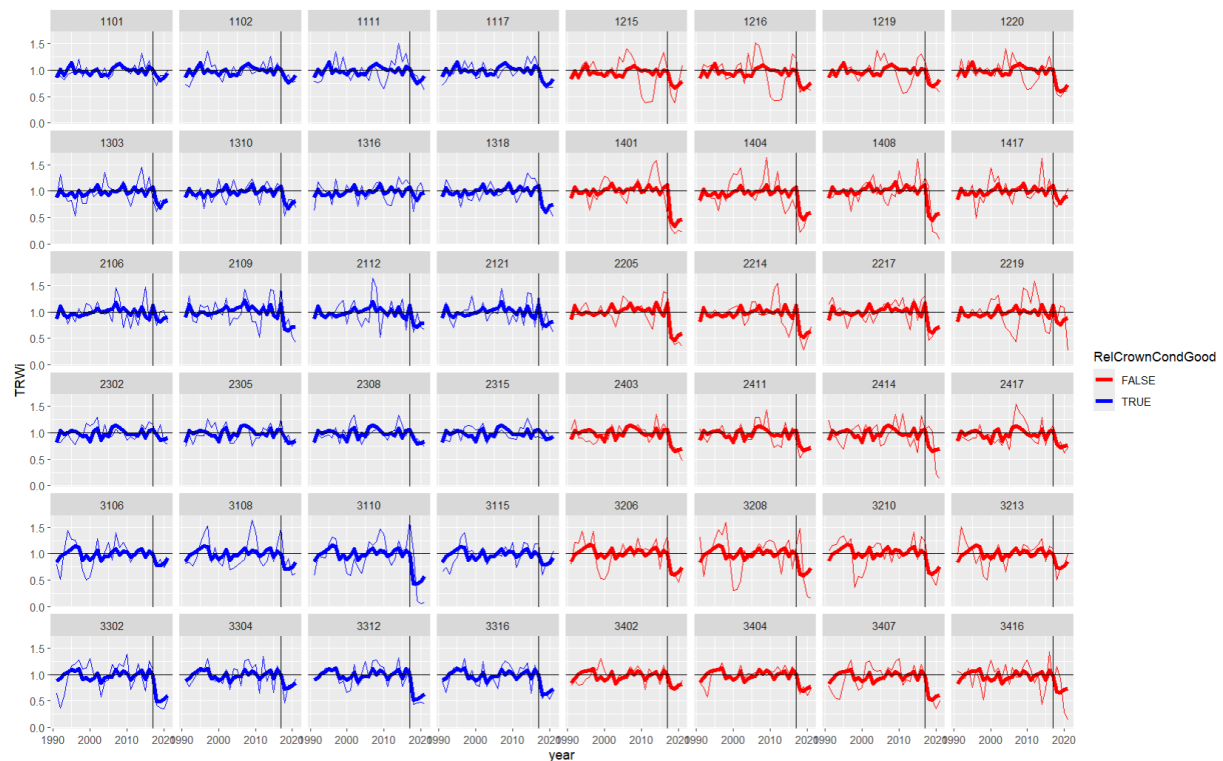


Abbildung 15: Modellanpassung des finalen linearen gemischten Modells zur Erklärung der jährlichen Variabilität des TRW-Index auf Einzelbaumebene. Die Einzelgraphiken sind mit der Bestands- und Baumnummer versehen, die Farben zeigen die Zugehörigkeit zu den Kollektiven CC1 (RelCrownCondGood=TRUE) und CC0 (RelCrownCondGood=FALSE). Als vertikale Linie ist in jeder Einzelgraphik das Jahr 2018 dargestellt, welches einen markanten Wendepunkt in der Zuwachsentwicklung der Untersuchungsbaume darstellt.

Das lineare gemischte Modell selbst zeigt keine ausgefallenen gute Anpassung an den zeitlichen Verlauf der Jahrringbreiten-Indizes (TRW-Index) (vgl. Abb. 15), insbesondere werden große Schwankungen nicht gut erfasst. Die Reduzierung der Varianz ist überschaubar (-34,8%) und das Bestimmtheitsmaß beläuft sich auf nur 0,35.

Die zusätzlich getesteten Klimaparameter Strahlung und Anzahl der Hitzetage leisten keinen zusätzlichen Erklärungsbeitrag. Eine Analyse der Korrelation zwischen den verfügbaren Prädiktoren und der Zielgröße TRW-Index ($TRWi$) unter Berücksichtigung von zeitlichen Verzögerungseffekten (d.h. Einbeziehung der Werte für das Vorjahr, Vorvorjahr, etc.) hat gezeigt, dass (i) die höchste Korrelation bei 0,3366 liegt (SMI180_m8: Soil Moisture Index bis in 1,8 m Bodentiefe im Monat August) und (ii) dass in diesem Datensatz die zeitliche Verzögerung offenbar keine Rolle spielt (höchster Korrelationswert einer zeitlich verzögerten Variable ist -0,0829; Rang 75 aller Variablen). Aus diesem Grund wurden zeitlich verzögerte Variablen bei der Modellbildung nicht berücksichtigt.

Die bisherige Modellbildung hat die Befallsindikatoren (Nadelverlust im Frühjahr und Herbst, Befall mit Rußiger Douglasienschütte (*Phaeocryptopus* Intensität), Befallsindex Douglasien-Gallmücke (*Contarinia*)) ebenfalls als nicht signifikant bewertet und aus der Modellstruktur ausgeschlossen. Ursächlich dafür ist auch, dass keine Zeitreihe des Befalls vorliegt, sondern nur für einen bestimmten Zeitraum bzw. Zeitpunkt (2022: Nadelverlust Frühjahr und Herbst, *Contarinia*; Triebjahrgänge 2019 bis 2021: *Phaeocryptopus*), unabhängig davon ob ein Effekt der Variablen vorliegt. *Contarinia* ist zudem erst seit 2016 in RLP und BW, bzw. seit 2018 in HE nachgewiesen (Hartung und Langer 2018).

Die geschätzten Zufallseffekte für die einzelnen Baumindividuen und den Zeitraum ab 2018 beschreiben eine Abweichung vom generellen Erwartungswert für den Zeitraum bis einschließlich 2017, die nicht durch die klimatischen Prädiktoren oder die Bodenfeuchte-Indikatoren erklärt werden können. Der dadurch beschriebene Effekt, eine Reduzierung des Zuwachses ausgedrückt als relative Abweichung vom vieljährigen Trend, kann wiederum – indikativ – gegen die Befallsindikatoren getestet werden (vgl. auch Abb. 16). Diese Analyse zeigt einen eher losen Zusammenhang zwischen dem Absinken des Zuwachses und der Befallsintensität. Die Wirkung verschiedener Befallsursachen wird aber teilweise als signifikant qualifiziert – bei gleichzeitig hoher Streuung. Im einfachen Fall, das heißt die Effektgröße wird nur gegen einen Prädiktor getestet, zeigen sich sowohl der Nadelverlust im Frühjahr und Herbst 2022 als auch der Befall mit *Phaeocryptopus* im Jahr 2019 und 2020 sowie der Mittelwert über die Jahre 2019 bis 2021 als signifikant. Den engsten Zusammenhang zeigt der Nadelverlust im Herbst, allerdings beläuft sich der R^2 -Wert auf nur 0,1577. Eine Prüfung der Variabilität dieser Ergebnisse durch eine zufällige und wiederholte Entfernung von 10% der Daten zeigt auf dem $\alpha=5\%$ -Niveau, dass der Zusammenhang in allen Iterationen konsistent bleibt und die gefundenen Signifikanzen erhalten bleiben.

Eine multiple Analyse des Zusammenhangs zwischen den Befallsindikatoren und der Abweichung im TRW-Index im Zeitraum ab 2018 der verschiedenen Baumindividuen zeigt ebenfalls ein vergleichsweise geringes Bestimmtheitsmaß ($R^2=0,33$). Interessanterweise zeigt sich hier der Befall mit *Contarinia* als signifikant. Werden Interaktionen zugelassen, kann das Bestimmtheitsmaß weiter gesteigert werden ($R^2_{\max}=0,57$), allerdings sind alle direkten Effekte nicht signifikant und die Interaktionsterme maximal schwach signifikant ($0,01 < p < 0,05$). Hier kommt der Datensatz mit nur 48 Bäumen deutlich an seine Grenzen.

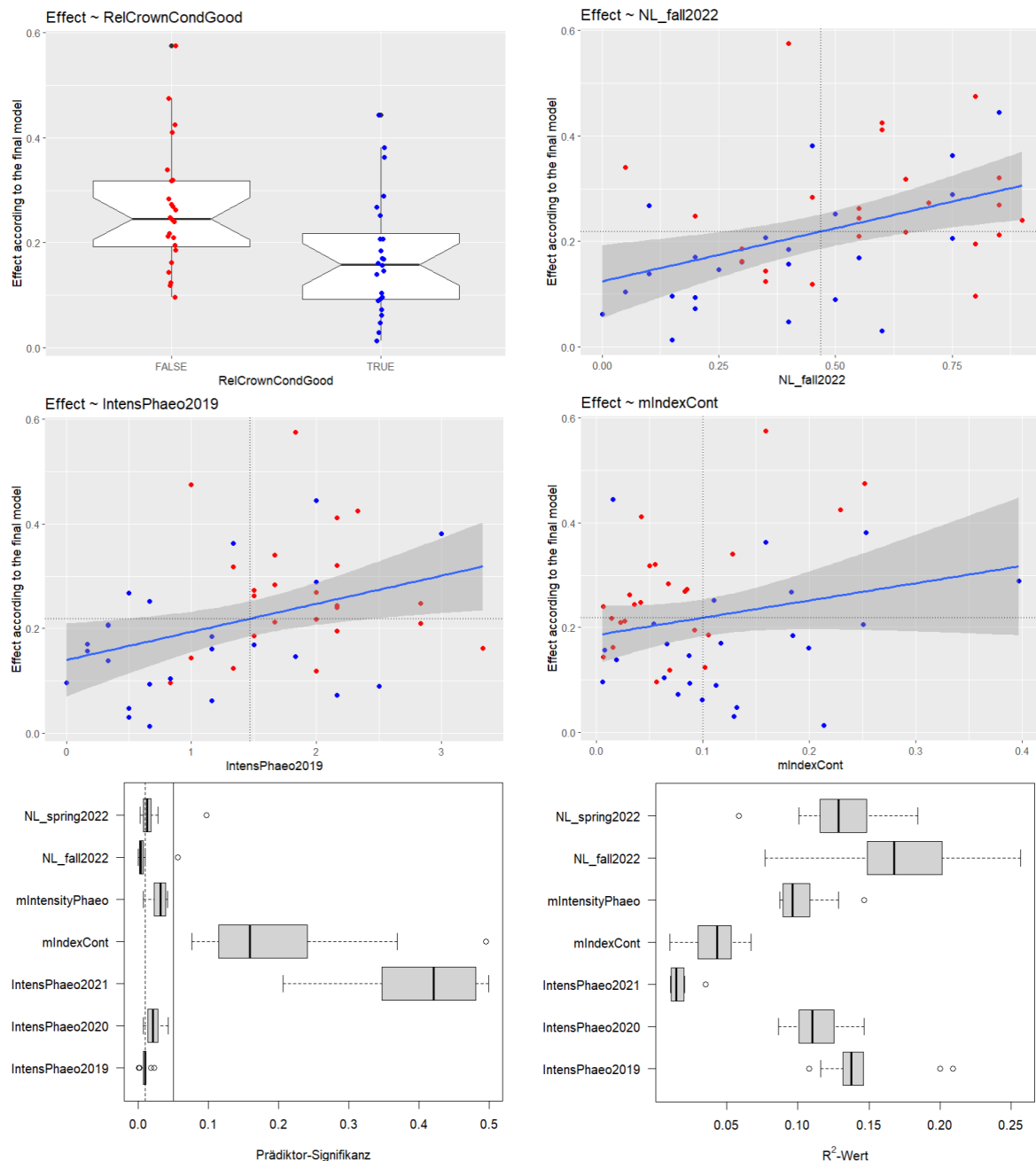


Abbildung 16: Analyse des Effekts der geschätzten Zufallseffekte für die Baumindividuen im Zeitraum ab 2018. Oben links: Trennung der beiden Gruppen CC1 (blau) und CC0 (rot). Oben rechts: Zusammenhang zwischen dem Effekt ab 2018 und dem Nadelverlust im Herbst 2022, der als signifikant qualifiziert werden kann. Identisches gilt für den Befall mit *Phaeocryptopus* für den Nadeljahrgang 2019 (Mitte links) und 2020 und den Nadelverlust im Frühjahr 2022. Der Befallsindex *Contarinia* zeigt sich nicht signifikant (Mitte rechts). In der unteren Zeile sind Ergebnisse einer Sensitivitätsanalyse gezeigt: eine wiederholte, zufällige Auswahl der Daten für den linear-gemischten Modellfit lässt die geschätzten Zufallseffekte leicht schwanken, ändert aber an der Prädiktor-Signifikanz bei einer univariaten Betrachtung nichts (unten links). Das Bestimmtheitsmaß allerdings ist aufgrund der großen Variabilität eher gering (unten rechts).

4.4.4 Analyse mit Generalisierten Additiven Modellen

Generalisierte Additive Modelle (GAM) zeichnen sich insbesondere durch ihre Flexibilität und automatische Glättung aus, und sind damit nicht an einen linearen Zusammenhang zwischen Prädiktor und

Zielvariable gebunden. Im Rahmen der Jahrringanalyse erlauben sie somit auch die simultane Schätzung von langfristigen Trends in Kombination mit mittel- und kurzfristigen Änderungen. Zusätzlich können beeinflussende exogene Größen berücksichtigt werden. Die hier dargestellten Analysen folgen dem Vorgehen in Wernicke et al. (2020) bzw. Nothdurft und Vospernik (2018).

Unter Berücksichtigung aller potenzieller Variablen und unter der Vorgabe der Minimierung von AIC und Maximierung der erklärten Devianz sind im finalen Modell keine Befallsgrößen (Nadelverlust, Befallsintensität *Phaeocryptopus*, Befallsindex *Contarinia*) enthalten. Wird von dieser statistischen Maßgabe abgewichen und signifikante Befallsgrößen zugelassen, so verbleiben im Modell der Nadelverlust sowie die mittlere Befallsintensität mit *Phaeocryptopus*. Im Folgenden werden also zuerst das finale Modell erläutert und anschließend das Modell mit Effekten der Befallsgrößen.

Als relevante exogene Einflussfaktoren konnten die folgenden Variablen identifiziert werden: die mittlere Lufttemperatur der Vegetationsperiode, der Sommermonate sowie für die Monate Juni und Oktober, der Niederschlag im Monat April, der SPEI in den Monaten Februar, April, Mai, August und November, jeweils 2 zurückliegende Monate integrierend, sowie die klimatische Wasserbilanz im Juni. Die erklärte Devianz des Modells erreicht beachtliche 93,1 % bzw. ein R^2_{adj} von 0,907. Die Effekte der einzelnen Prädiktoren werden im Folgenden graphisch visualisiert (Abb. 17, Abb. 18, Abb. 19).

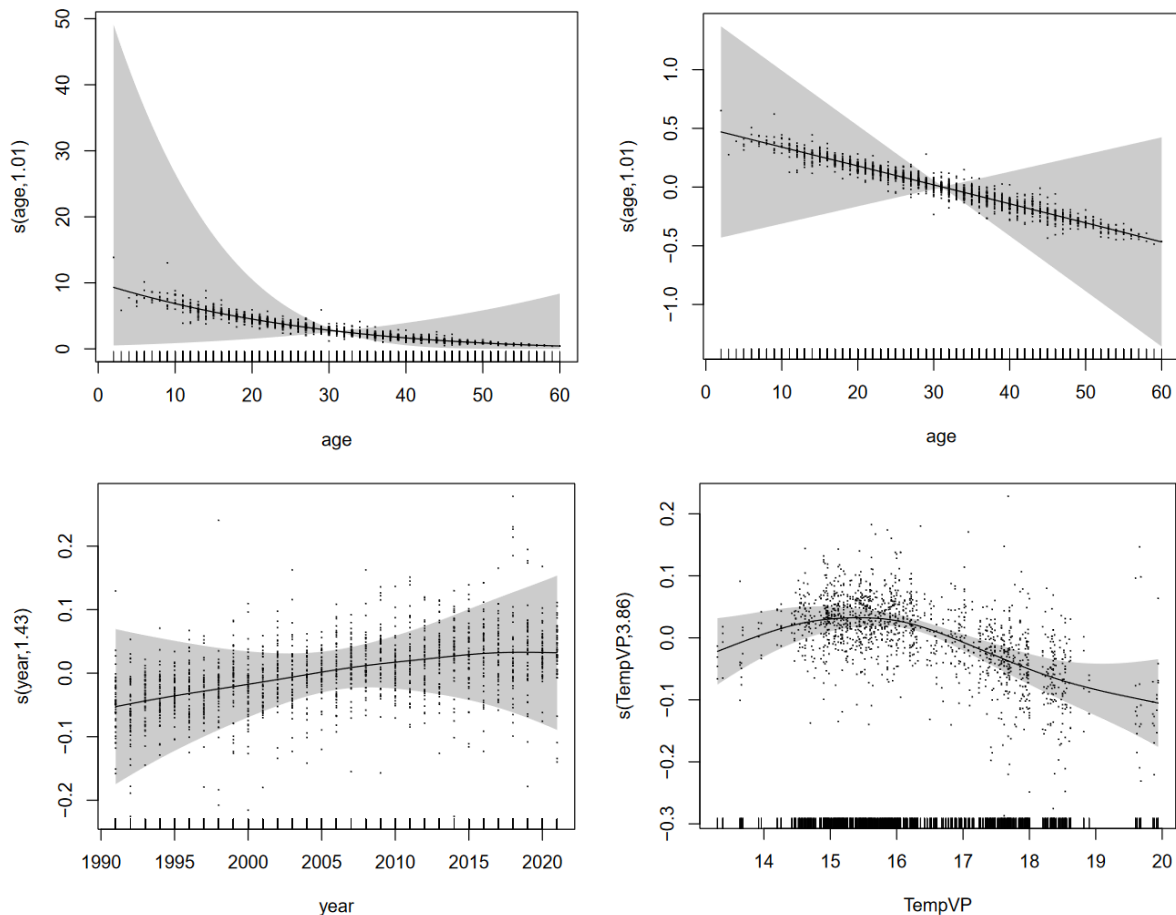


Abbildung 17: Effekte der verschiedenen Prädiktoren auf die Jahrringbreiten (TRW) des besten Modells. Mit Ausnahme der Graphik oben links dargestellt auf der Ebene des linearen Prädiktors (Link-Skala, zentriert), bei null-Setzung aller anderen Einflussvariablen (partial effect plot). Oben links: allgemeiner Alterseffekt inklusive Interzept auf die Datenskala zurücktransformiert. Oben rechts: allgemeiner Alterseffekt auf der Link-Skala, ohne Interzept.

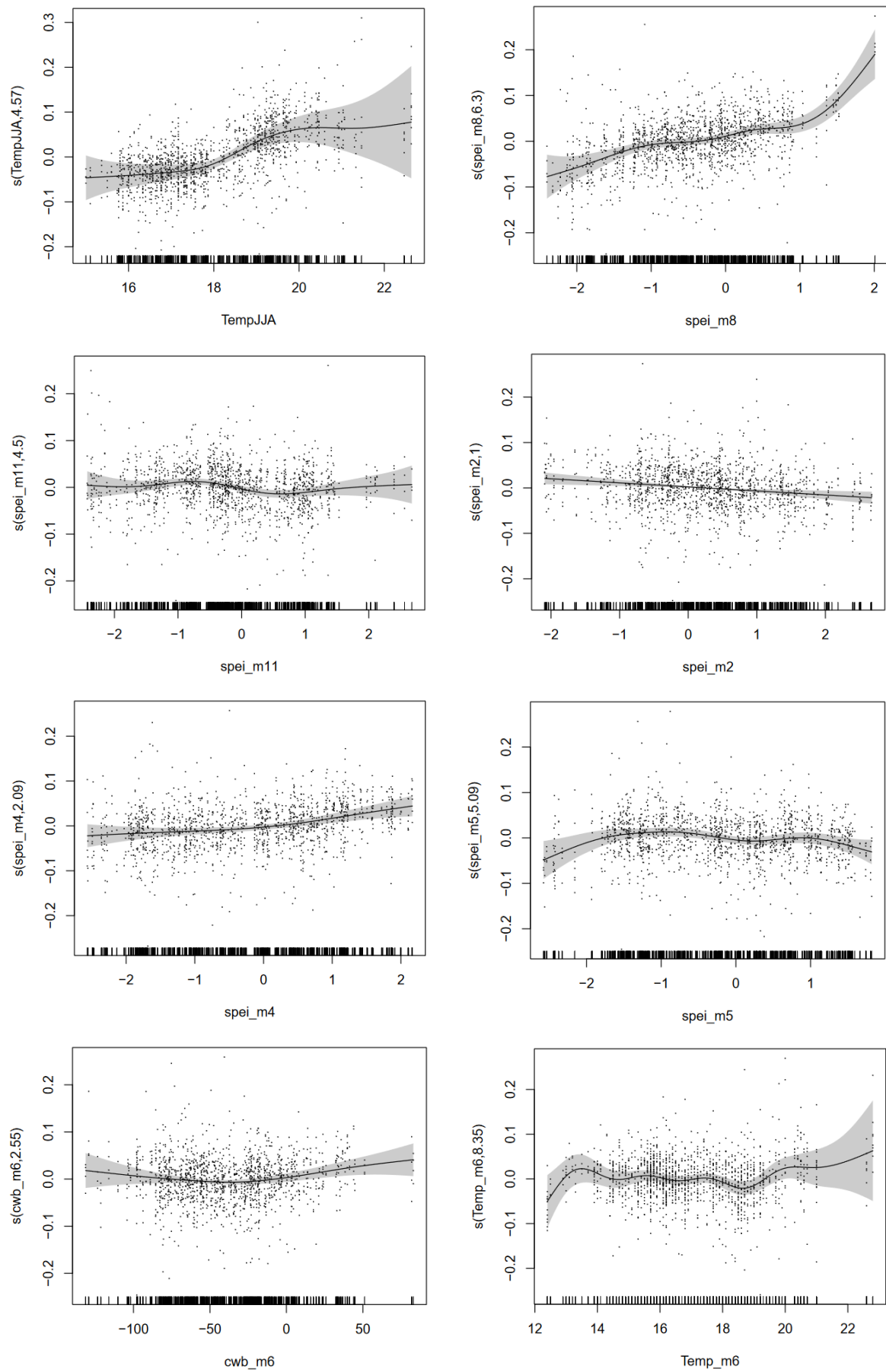


Abbildung 18: Fortsetzung Abbildung 17.

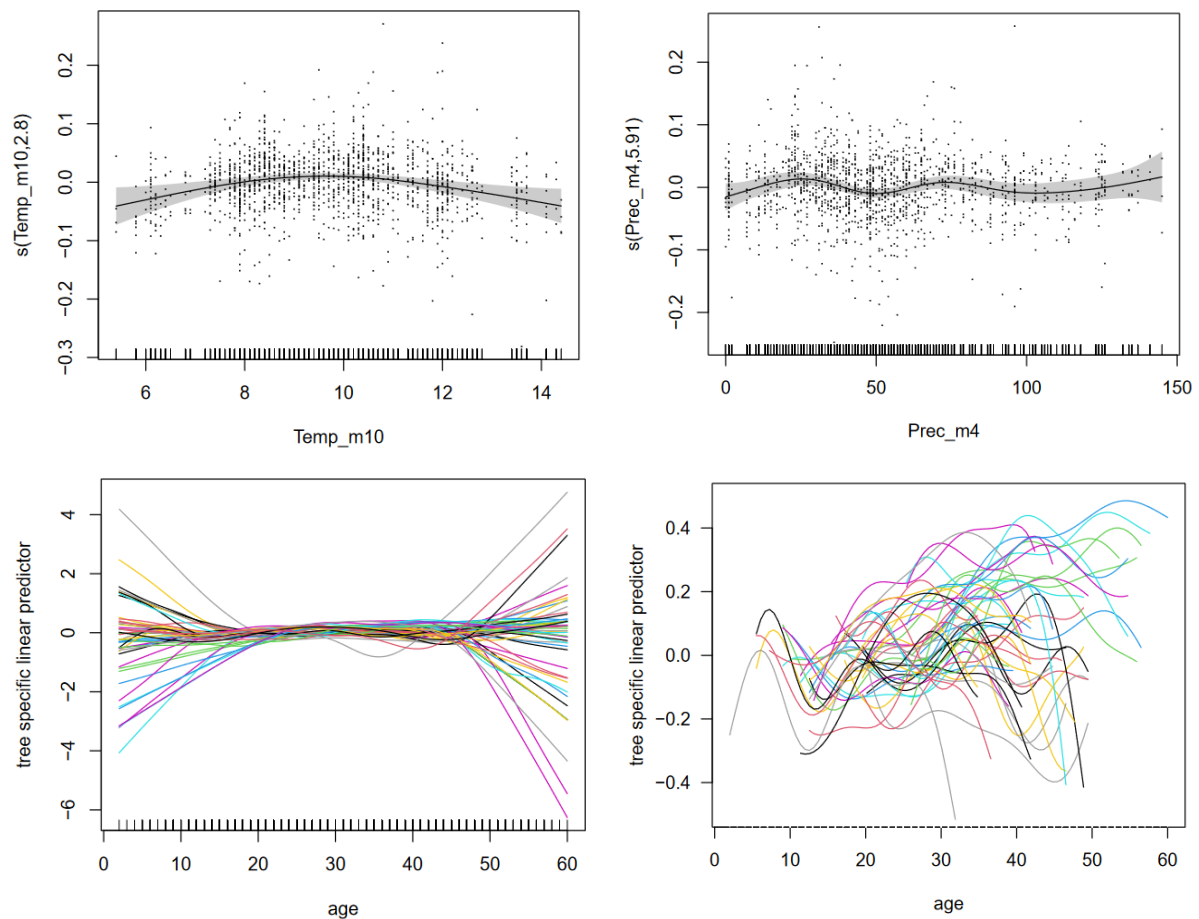


Abbildung 19: Fortsetzung Abbildung 17. Unten links ist der baumindividuelle Effekt auf der Link-Skala dargestellt, für den gesamten Bereich der beobachteten Altersspanne aller Bäume. Demgegenüber ist unten rechts nur die baumindividuelle Altersspanne für die Visualisierung genutzt worden. Im Vergleich der beiden unteren Graphiken wird eine gewisse Instabilität der baumindividuellen Schätzungen sichtbar (Extrapolation), die unkritisch ist, solange das Modell nicht für eine baumindividuelle Fortschreibung genutzt wird.

Wie zu erwarten zeigt sich ein abnehmender Einfluss des Baumalters auf die Jahrringbreite. Dieser zeigt sich auf der Link-Skala (Ebene der Modellanpassung) als linearer Zusammenhang. Das Kalenderjahr dagegen zeigt einen steigenden Einfluss auf die Jahrringbreite mit einer leichten Sättigung ab dem Jahr 2015. Der Einfluss der Lufttemperatur zeigt sich sehr unterschiedlich, je nach betrachtetem Zeitraum: der Mittelwert der Vegetationsperiode zeigt ein deutliches Optimum bei 15-16°C, die mittlere Sommertemperatur scheint einen positiven Effekt zu besitzen, wobei die angenäherte Funktion fast stufig ausgebildet ist. Die Juni-Lufttemperatur zeigt keinen deutlichen Trend, eher hohe Variabilität, die mittlere Lufttemperatur im Oktober dagegen ein leichtes Optimum bei 9-10°C. Der Niederschlag zeigt kein eindeutiges Muster. Interaktionsterme wurden aufgrund der Ergebnisse in Kapitel 4.4.2 nicht getestet.

Die Effekte der Wasserverfügbarkeits-Indikatoren (CWB, SPEI) zeigen, mit Ausnahme des SPEI im April und August, keine deutlichen Trends. Für die genannten Monate ist ein positiver Zusammenhang zwischen SPEI (positiv = feucht) und Jahrringbreite zu verzeichnen.

Die Alterseffekte der Einzelbäume sind wie Zufallseffekte zu interpretieren und beschreiben die geglätteten, baumindividuellen Abweichungen vom allgemeinen Alterstrend. Im Vergleich der beiden Abbildung unten, zeigt sich eine hohe Unsicherheit im Bereich des nicht abgedeckten Alters (links),

während die Effekte im Bereich des beobachteten Alters (rechts) die baumindividuellen mittelfristigen Schwankungen beschreiben (vgl. auch Wernicke et al. 2020).

Der Vergleich zwischen Beobachtung und Modellvorhersage zeigen die Graphiken in Abbildung 20. Es zeigt sich eine hohe Übereinstimmung und es kann eine akzeptable Fehlerverteilung festgestellt werden.

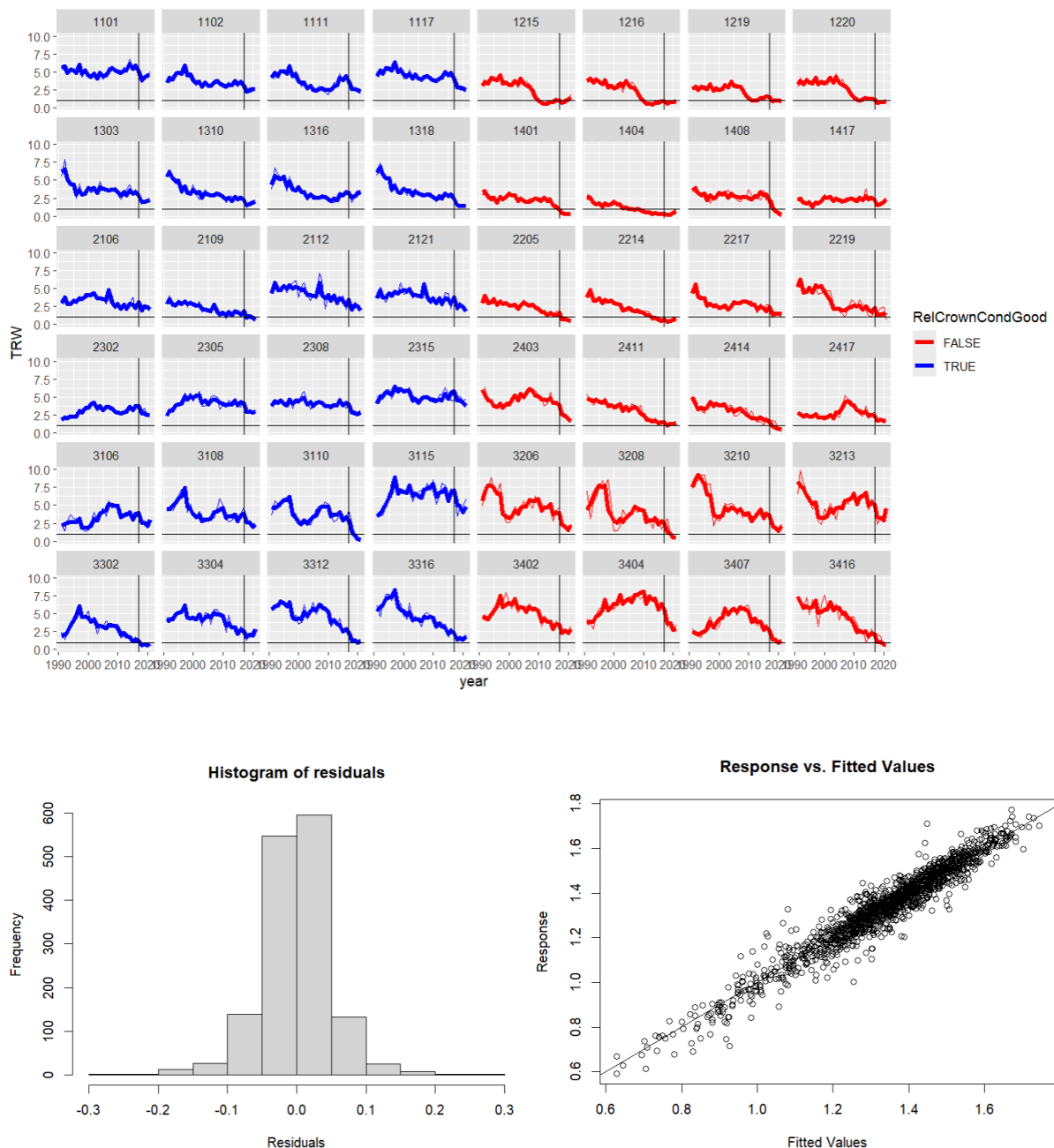


Abbildung 20: Graphiken zur Evaluierung der Modellgüte des besten Modells. Oben: Zeitreihe der beobachteten und gefitteten Jahrringbreiten der Einzelbäume (rot: CC0-Kollektiv, blau: CC1-Kollektiv). Unten links: Residuenverteilung, unten rechts: Fitted-Observed-Plot mit einer hohen Übereinstimmung ($R^2_{adj}=0.907$, erklärte Devianz: 93,1%).

Da im Modell mit den besten Gütekriterien (AIC, erklärte Devianz) keine Befallsgrößen vorkommen, wurde ergänzend ein Modell mit den signifikanten Befallsindikatoren angepasst. Es enthält zusätzlich die Größen Nadelverlust sowie die mittlerer Befallsintensität *Phaeocryptopus*. Jahreswerte des *Phaeocryptopus*-Befalls oder der Befallsindex *Contarinia* wurden nicht ausgewählt. Dieses Modell zeigt nach

wie vor eine hohe Güte (erklärte Devianz: 92,8%, $R^2_{\text{adj}} = 0,905$), sodass dies als Indiz interpretiert werden kann, dass der Befall mit *Phaeocryptopus* bzw. der beobachtete Nadelverlust durchaus Einfluss auf das Jahrringwachstum hat. Dabei zeigt sich bei *Phaeocryptopus* eine mit zunehmendem Befall stärker fallende Kurve. Eine Trennung der beiden Kollektive CC1 und CC0 wurde nicht explizit vorgenommen, da diese durch die numerischen Befallsgrößen / Nadelverlust schon gegeben ist. Damit kann ebenfalls festgehalten werden, dass sich beide Kollektive aufgrund der unterschiedlichen Befallssituation und des unterschiedlichen Nadelverlusts in ihrer Zuwachsreaktion unterscheiden. *Contarinia* scheint dabei aber – auf Grundlage der genutzten Daten und entwickelten Modelle – keinen nachweisbaren Effekt auf die Zuwachsleistung zu besitzen.

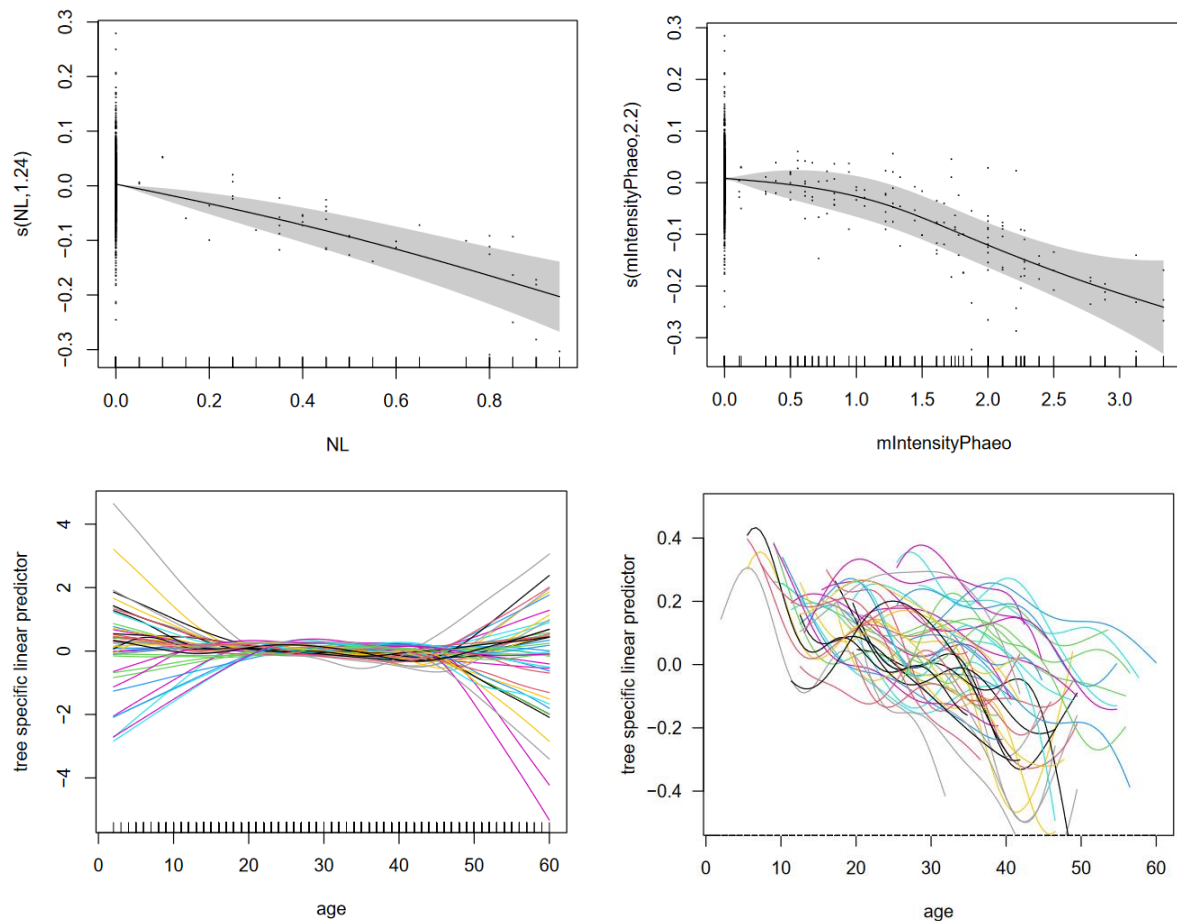


Abbildung 21: Effekte der Befallsindikatoren Nadelverlust (oben links) und mittlere Befallsintensität *Phaeocryptopus* (oben links) im zweiten Modell. Aufgrund der Hinzunahme der beiden Prädiktoren ändert sich auch der Effekt des baumindividuellen Alterstrends.

Auch hier zeigt sich – ähnlich dem linear gemischten Modell – ein Effekt des Nadelverlusts bzw. des Befalls mit *Phaeocryptopus* auf den Jahrringzuwachs, ergänzend zu langfristigen Alterstrends, mittelfristigen baumindividuellen Effekten und kurzfristigen witterungsbedingten Prädiktoren.

5. Diskussion

5.1 Diskussion des Materials

Das bereitgestellte Untersuchungsmaterial für diese Studie entstammt einem observatorischen Untersuchungsansatz, bei dem für die untersuchten Effekte eventuell relevante Merkmale der Untersuchungsstandorte, Untersuchungsbestände und Untersuchungsbäume initial und im Laufe der Zeit gar nicht, oder nur sehr beschränkt kontrolliert werden konnten. Eine weitere Einschränkung ergibt sich durch die fehlende Randomisierung in der Behandlungszuteilung. Bezüglich der Ursachenanalyse können damit Störeffekte (*confounding effects*) auftreten, die die Erkenntnismöglichkeiten im Vergleich zu einem experimentellen Untersuchungsansatz erheblich einschränken.

Das Fehlen relevanter weiterer Informationen zum Krankheitsgeschehen, der Krankengeschichte und -vorgeschichte, wie z.B. zeitlich wiederholte Daten zur Befallsintensität, Informationen zum Auftreten von Vorerkrankungen, Informationen zum Infektionsdruck und zur Krankheitsdisposition in der Vergangenheit, schränken die Aussagemöglichkeiten der Datenbasis weiter ein. Das gemeinsame Auftreten zweier Schaderreger, *Nothophaeocryptopus gaeumannii* und *Contarinia pseudotsugae*, deren Wechselwirkungen noch nicht bekannt sind, und bei denen die Ätiologie der hervorgerufenen Erkrankungen noch unzureichend erforscht ist, stellt eine weitere Herausforderung für die Anamnese dar.

Neben den durch *Nothophaeocryptopus gaeumannii* und *Contarinia pseudotsugae* verursachten Befallsmerkmalen, die in dieser Studie über die Proxyvariable „relativer Kronenzustand“ (CC0-Kollektiv: schlechter, CC1-Kollektiv: besser) eingeschätzt wurden, unterscheiden sich die Untersuchungsbaumkollektive u.a. auch in folgenden, für die untersuchten Effekte eventuell relevanten Merkmalen:

- Standortmerkmale: Neigung
- Bestandesmerkmale: Bestandesgeschichte (inkl. Vornutzugsgeschichte), Produktionspotenzial (Bonität), Bestandesdichte bzw. Bestockungsgrad
- Baummerkmale: Wachstumsgeschichte (u.a. Durchmesserentwicklung), Dimensionsmerkmale (u.a. BHD, h, v), Allometriemerkmale (u.a. h/d-Wert).

Zusätzlich zu den o.g. Faktoren, trägt die Komplexität der Umweltwirkungen auf das Baumwachstum dazu bei, dass das zu erwartende Signal-Rauschen-Verhältnis gering ist, und damit die Detektionsmöglichkeiten in Bezug auf die untersuchten Forschungsfragestellungen bei der gegebenen Datengrundlage beschränkt sind.

Im Einzelnen kann bezüglich der Datenlage konstatiert werden, dass

- der Umfang des Untersuchungsmaterials mit nur 48 Bäumen (4 pro Bestand) für komplexe Analysen (z.B. mit Interaktions- und zeitverzögerten Effekten) und bei geringem Signal-Rauschen-Verhältnis nicht optimal ist
- keine Zeitreihe mit Befallsdaten vorliegt, so dass bei der Modellierung Effekte nicht explizit gegeneinander getestet werden können
- die Klimadaten im 1 km x 1 km, und die Bodenfeuchtedaten im 4 km x 4 km Raster für hohe kleinräumige Variabilität eventuell zu grob sind.

5.2 Diskussion der Methoden

Die angewendeten spezifischen Methoden zur Jahrringanalyse, Zeitreihenanalyse sowie zur modellbasierten Analyse komplex strukturierter Datenbestände (LMM, GAM) sind den Fragestellungen adäquat und entsprechen dem Stand der Methodenentwicklung in der Waldwachstumskunde und Dendroökologie.

Zur Response-Funktions-Analyse (RFA) und Korrelationsanalyse (KA) wurden die in der Dendroökologie üblichen Verfahren angewendet. Die Standardisierung der Jahrringbreitenmessreihen erfolgte durch Anpassen glättender kubischer Splines, um lang- und mittelfristige Trends zu entfernen, und witterungsbedingte gemeinsame Signale beizubehalten. Anschließend wurden unter Verwendung eines robusten Mittelwertschätzers mittlere Chronologien für verschiedene Aggregationseinheiten entwickelt, um die Wirkung von Extremwerten zu reduzieren. RFA und KA wurden für den maximalen gemeinsamen Überlappungszeitraum durchgeführt, d. h. 1987 – 2021. Die Verwendung des maximalen gemeinsamen Überlappungszeitraums verbessert die Vergleichbarkeit der Reaktion verschiedener Waldbestände auf Klimavariablen.

Bei der RFA und KA wird empfohlen, TRW-Indizes mit einem EPS-Signal $> 0,85$ zu verwenden. Die beschreibenden Statistiken der TRW-Indizes in der vorliegenden Analyse sind im Anhang (Tab. A1, A2) dargestellt. Das EPS-Signal auf Bundeslandebene entspricht den EPS-Anforderungen, die EPS-Werte bei den Statistiken auf Bestandesebene sind jedoch etwas niedriger. Da die EPS-Werte auf Bestandesebene nur geringfügig unter dem empfohlenen Grenzwert liegen, haben wir die betreffenden TRW-Indizes dennoch für die Analysen berücksichtigt.

Die Trockenstresstoleranz-Indizes wurden mit dem pointRes-Paket in R berechnet, das wesentliche Funktionen in Übereinstimmung mit früheren Studien wie Lloret et al. (2011) bietet. Im Fall der Resilienz-Indizes haben wir die von Lloret et al. (2011) vorgeschlagenen Standardparameter geändert, statt einer Prä- und Poststressperiodenlänge von 4 Jahren vor und nach dem Trockenstressereignis haben wir eine Periodenlänge von 2 Jahren gewählt. Dies liegt daran, dass die Befallsdaten erst für das Jahr 2022 vorlagen, und der letzte untersuchte Jahrring im Kalenderjahr 2021 gebildet wurde.

Mit dem zweistufigen Verfahren (erst Standardisierung/Trendbereinigung, dann Zusammenhangsanalyse) konnten mit dem LMM zwar Zusammenhänge aufgezeigt und Unterschiede zwischen den Kollektiven herausgearbeitet werden, allerdings ist der Ansatz limitiert durch Anforderung linear modellierbarer Zusammenhänge. Im Vergleich zu dem angewendeten einstufigen Verfahren ist das zweistufige Verfahren daher suboptimal. Das GAM konnte die Zuwachsdaten ziemlich gut reproduzieren. Zur deutlichen Reduktion der Laufzeit und damit Realisierung umfangreicher Modelltestung wurde auf eine Datentransformation gesetzt, anstatt die Verteilungsannahmen sinnvoll zu setzen.

5.3 Diskussion der Ergebnisse

5.3.1 Deskriptive und explorative Analyse

Für die deskriptive und exploratorische Analyse wurde anstelle der durch *Nothophaeocryptopus gaeumannii* und *Contarinia pseudotsugae* verursachten direkten Befallsmerkmale (Befallsintensität bzw. mittlerer Befallsindex), die Proxyvariable „relativer Kronenzustand“ auf Bestandesebene (CC0-Kollektiv: schlechter, CC1-Kollektiv: besser) zur Klassifizierung verwendet. Es besteht jedoch keine eindeutige und gleichgerichtete Beziehung zwischen den genannten Größen: Während sich der unterschiedliche Befall mit *Phaeocryptopus* (Intensität) in den beiden CC-Klassen zeigt (höherer Befall in Klasse CC0), zeichnet der Befall mit *Contarinia* (Index) invers (geringerer Befall in CC0). Auf Bestandesebene sind diese Zusammenhänge jedoch nicht konsistent.

Eine Reklassifizierung der Untersuchungsbäume mit dem k -means-Clustering-Algorithmus (mit $k=2$) anhand der auf Einzelbaumebene erhobenen Kronenparameter (Nadelverlust Frühjahr und Herbst 2022, mittlere und jährliche Befallsintensität *Phaeocryptopus*, Befallsindex *Contarinia*) führt zu dem in Abbildung 22 gezeigten Ergebnis. Danach werden in 11 von 48 Fällen (23%) Untersuchungsbäume bei der Ansprache des relativen Kronenzustands auf Einzelbaumebene einer anderen CC-Klasse zugeordnet als auf Bestandesebene (in BW in 8 von 16 Fällen, 50%).

Eine Analyse der Daten auf der Basis der Ergebnisse der Reklassifizierung der Untersuchungsbäume würde vermutlich zu etwas deutlicheren Ergebnissen führen, und wäre daher wünschenswert.

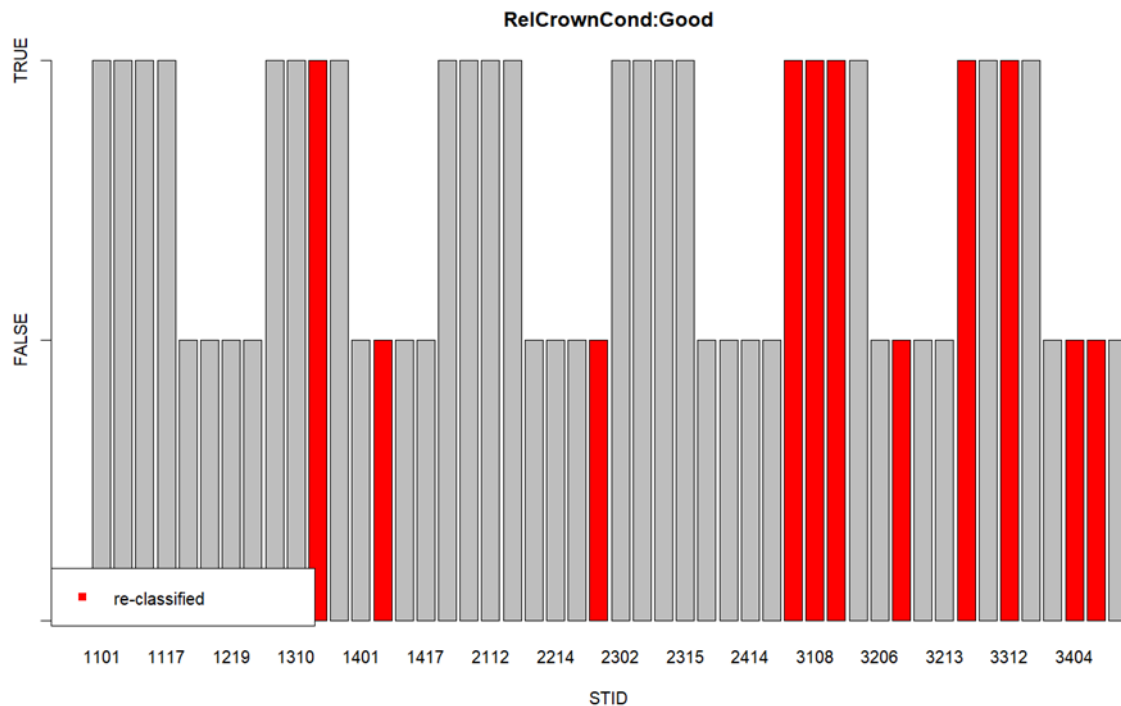


Abbildung 22: Reklassifizierung der Untersuchungsbäume anhand des auf Einzelbaumebene erhobenen relativen Kronenzustands (CC). Rot: Untersuchungsbäume die bezüglich der Variable CC auf Einzelbaumebene anders klassifiziert werden als auf Bestandesebene.

Dadurch ist die Aussagekraft des relativen Kronenzustands (auf Bestandesebene) als gemeinsame Proxy für beide Schaderreger in Frage gestellt.

Folgende Ergebnisse wurden anhand der explorativen Analyse der Parameter auf Bestandesebene erzielt:

- höhere Bonitäten im CC1-Kollektiv
- höhere Bestandesvorräte im CC1-Kollektiv
- höhere lokale Grundflächen im CC1-Kollektiv
- höhere Bestandesgrundflächen im CC1-Kollektiv
- größere Anzahl an Nachbarbäumen im CC1-Kollektiv.

Folgende Ergebnisse wurden anhand der explorativen Analyse der Parameter auf Baumebene erzielt:

- größere Jahrringbreiten der CC1-Bäume
- größere Stammdurchmesser der CC1-Bäume bei gleichem Baumalter
- größere Baumhöhen der CC1-Bäume bei gleichem Stammdurchmesser
- die stochastischen Trends in den TRW-Messreihen zwischen den CC-Kollektiven 0 und 1 sind - mit einer Ausnahme – verschieden (keine Kointegration).

Damit wird die Verwendung der CC1-Kollektive als Referenz bzw. Kontrolle beim Pärchenvergleich in Frage gestellt. Jedoch spielen die Effekte dieser Unterschiede bei der GAM und LMM Analyse aufgrund der Standardisierung bzw. simultanen Glättung/Trendbereinigung eine untergeordnete bis keine Rolle.

Die Analyse der Zuwachsrelationen der Vergleichskollektive (CC0 vs. CC1) weist darauf hin, dass das Trockenjahr 2018 eine wichtige Rolle bei der Zuwachsdifferenzierung spielt (s. Abb. 8 und 9). Strukturbrüche werden v.a. für das Jahr 2016 identifiziert (s. Tab. 6), was ebenfalls in einem engen zeitlichen Zusammenhang zu dem Trockenjahr 2018 steht. Zumal die exakte Lokalisation eines Strukturbruchs gegen Ende einer Zeitreihe wegen des kurzen verbleibenden Zeitabschnitts erschwert ist.

5.3.2 Response-Funktions-Analyse

Die Ergebnisse der Response-Funktions-Analyse (RFA) zeigten eine ähnliche Zuwachsreaktion auf Lufttemperatur und Niederschlag in allen Bundesländern. Es wurde keine unterschiedliche Reaktion zwischen den CC0- und CC1-Kollektiven festgestellt. Im Allgemeinen war die Reaktion des Dickenwachstums auf Veränderungen der Lufttemperatur und des Niederschlags in den Bundesländern und auf Einzelbestandsebene jeweils negativ bzw. positiv.

Ähnliche Ergebnisse zeigten sich in der Korrelationsanalyse, insbesondere die Korrelation zwischen Baumwachstum und Lufttemperatur und Niederschlag war nahezu identisch, d. h. negative Korrelation zur Lufttemperatur und positive zum Niederschlag (s. Abb. A1, A2). In ähnlicher Weise zeigten auch andere korrelierte Klimavariablen wie CWB, SMI und SPEI, die die Wasserverfügbarkeit darstellen, ähnliche Korrelationen auf Bundesland- und Bestandsebene über verschiedene Zeiträume hinweg. Die Ergebnisse zeigen, dass das Wachstum der Bäume unabhängig von den Bestandsbedingungen negativ durch hohe Lufttemperaturen und positiv durch genügend Niederschlag beeinflusst wird. Die Stärke des Effekts variiert jedoch je nach Standortbedingungen zwischen verschiedenen Bundesländern und Beständen.

Die Trockenstresstoleranz-Indizes zeigten Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit und Resilienz von Beständen mit besserem (CC1) und solchen mit schlechterem relativen Kronenzustand (CC0). Die CC1-Kollektive haben in allen Bundesländern widerstandsfähiger und resilienter im und nach dem Trockenjahr 2018 reagiert als die CC0-Kollektive. Generell waren die Trockenstresstoleranz-Indizes für das Trockenjahr 2015 (Anhang Abb. A3, A4, A5) höher als im Jahr 2018. Dies weist auf eine generelle Abnahme der Widerstandsfähigkeit und Belastbarkeit im Zeitverlauf hin, und könnte mit veränderten Witterungsbedingungen und damit verbundenen abiotischen und biotischen Faktoren zusammenhängen. Im Zusammenhang mit der Reaktion von Bäumen auf Störungen können die Trockenstresstoleranz-Indizes dazu dienen, die Wachstumsleistung von Waldbäumen gegenüber Störungen zu beurteilen.

5.3.3 Modellierung des Stammdickenzuwachses mit LMM und GAM

Beide Modellansätze verfolgten die gleiche Fragestellung: Kann ein Effekt des Befalls mit *Phaeocryptopus* und / oder *Contarinia* auf das Stammdickenwachstum nachgewiesen werden? Während im Fall des linear gemischten Modells auf Basis trendbereinigter Zeitreihen gearbeitet wurde, wurden im Fall des GAM-Ansatzes direkt die gemessenen Jahrringbreitenwerte benutzt. Die Befallsdaten selbst enthalten Information zum Nadelverlust (Frühjahr und Herbst 2022) sowie mittlere Werte der Befallintensität von *Phaeocryptopus* und des *Contarinia*-Befallsindex. Wie diese Größen kausal im Zusammenhang stehen, insbesondere auch im Kontext der Trockenjahre 2018-2020 und 2022, ist unklar.

Mit der Dickenzuwachsanalyse wurde eine markante Änderung der beiden Kronenzustands-Kollektive hinsichtlich des Zuwachses ab 2018 festgestellt. Dieser Unterschied war auch in den LMM-Analysen sichtbar und konnte als Stratifizierungsfaktor berücksichtigt werden. Auch wenn das Modell selbst nicht die Erklärungsgüte des GAM erreichen konnte, so war es dennoch möglich die baumindividuellen Abweichungen in den Jahren 2018 - 2021 in Zusammenhang mit der Befallssituation zu setzen. Da der Befall in numerischen Kenngrößen erfasst wurde, konnte ein Effekt direkt mit diesen Werten korreliert werden. Ein Befall mit *Phaeocryptopus* bzw. ein vorhandener Nadelverlust kann daher mit

Zuwachsverlusten in Verbindung stehen. Die Kronenzustandsklassifikation war in diesem Fall nicht notwendig, was an dieser Stelle als Vorteil betrachtet wird. Die Faktorlevel Bestand und Bundesland spielten keine Rolle.

Das GAM inkl. Befallsindikatoren zeigt ebenfalls – wie das LMM – einen Effekt von Nadelverlust bzw. mittlere Befallsintensität *Phaeocryptopus*, und ebenso keinen Effekt für *Contarinia*. Im Gegensatz zum LMM zeigt sich kein Effekt der jährlichen Befallsintensität mit *Phaeocryptopus*. Eventuell ist einfach der mittlere Wert aussagekräftiger, oder aber der Befall der verschiedenen Nadeljahrgänge wirkt sich nicht sofort im entsprechenden Jahr aus.

Die Prädiktorenauswahl zwischen LMM und GAM unterscheiden sich deutlich. Die einzigen beiden Prädiktoren, die in beiden Modellen zum Einsatz kommen sind der Niederschlag im April und der SPEI im August. Das GAM-Modelle enthält zudem insbesondere Trockenheitsindikatoren (sechs Monatswerte SPEI, ein Monatswert CWB), das LMM-Modell dagegen Bodenfeuchteindikatoren (3x) sowie CWB (3x) und SPEI (1x). Die Anzahl an Witterungs-/Bodenfeuchte-Parametern ist in beiden Modellen annähernd gleich (12 vs. 13).

Die tendenziell geringe Datenmenge und große Streuung in den Analysen (vgl. Abb. 16, oben rechts und Mitte) zeigen, dass hier keine gesicherten Zusammenhänge zwischen Zuwachsreduktion und Befall vorliegen. Zwar zeichnen die linearen Regressionen zwischen dem Zufallseffekt (bzw. der Differenz der Zufallseffekte) und den Befallsgrößen signifikant, allerdings bei hoher Streuung und geclusterten Daten. Im GAM verschlechtert sich der AIC bei Hinzunahme der signifikanten Befallsgrößen markant, so dass das Modell die Daten schlechter erklärt als ohne diese Größen. Trotzdem zeichnen Nadelverlust und mittlere Befallsintensität *Phaeocryptopus* bei Berücksichtigung im Modell als signifikant. Der kausale Zusammenhang selbst (Nadelverlust durch Befall mit folgender Zuwachsreduktion vs. Nadelverlust durch Trockenheit inkl. Zuwachsreduktion mit nachfolgendem Befall) kann mit den vorliegenden Daten nicht definiert werden. Aufgrund der eher indikativen Natur der Ergebnisse, wird auf eine Quantifizierung des Effekts verzichtet.

6. Schlussfolgerungen

Die Vergleichskollektive unterscheiden sich nicht nur im Kronenzustand (2022) und in den Befallsmerkmalen, sondern die Untersuchungsbaumkollektive weisen auch unterschiedliche Entwicklungsgänge auf, und die Untersuchungsbestände und -standorte unterscheiden sich im Hinblick auf wachstumsrelevante Merkmale. Ob diese Unterschiede ursächlich für den unterschiedlichen Befall mit den Schaderregern sind, kann auf der Grundlage der analysierten Daten nicht zweifelsfrei beurteilt werden.

Beide Kollektive unterschieden sich deutlich in den langfristigen Trends, d.h. in den Jahrringbreiten, den Jahrringbreitentrends und damit in den Durchmesserzuwächsen. Es konnten keine Unterschiede in den witterungsbedingten Stammdickenzuwachsreaktionen zwischen den Vergleichskollektiven festgestellt werden. Die Kontrollbäume weisen bezogen auf das Trockenjahr 2018 tendenziell eine höhere Trockenstresstoleranz auf.

Die regressionsanalytischen Untersuchungen mit LMM und GAM zeigen beide, neben dem Einfluss von Lufttemperatur und Bodenfeuchte, einen Effekt von Nadelverlust und Befallsintensität *Phaeocryptopus* auf den Stammdickenzuwachs. Die Ergebnisse werden allerdings als indikativ bewertet, da einerseits eine hohe Streuung und ein geringes Bestimmtheitsmaß vorlag (LMM) bzw. Modelle mit leicht höherer Güte ohne diese Prädiktoren gefunden wurden (GAM).

Die Kausalität des Zusammenhangs Nadelverlust durch Befall mit folgender Zuwachsreduktion vs. Nadelverlust durch Trockenheit inkl. Zuwachsreduktion mit nachfolgendem Befall kann mit den vorliegenden Daten nicht differenziert und nachgewiesen werden.

Zitierte Literatur

- Akaike H 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in Petrov BN, Csáki F (eds.) 2nd International Symposium on Information Theory, Tsahkadsor, Armenia, USSR, September 2-8, 1971, Budapest: Akadémiai Kiadó, pp. 267–281.
- Albert M, Nagel J, Schmidt M, Nagel RV, Spellmann H 2022. Eine neue Generation von Ertragstafeln. *AFZ/Der Wald* (15): 35–39.
- Bai J, Perron P 1998. Estimating and testing linear models with multiple structural changes. *Econometrica* 66(1): 47–78. doi:10.2307/2998540.
- Beguiría S, Vicente-Serrano SM 2023. SPEI: Calculation of the Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index. R package version 1.8.1
- Boeing F, Rakovec O, Kumar R, Samaniego L, Schrön M, Hildebrandt A, Rebmann C, Thober S, Müller S, Zacharias S, Bogen H, Schneider K, Kiese R, Attinger S, Marx A 2022. High-resolution drought simulations and comparison to soil moisture observations in Germany, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 26, 5137–5161, <https://doi.org/10.5194/hess-26-5137-2022>.
- Bunn A, Korpela M, Biondi F, Campelo F, Mérian P, Qeadan F, Zang C 2023. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.7.6, <<https://CRAN.R-project.org/package=dplR>>.
- Cook ER, Kairiukstis LA (Eds.) 1990. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Cook ER., Peters K 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bull.* 41: 45–53.
- Hartung T, Langer G 2022. Rußige Douglasienschütte und Douglasien-Gallmücken auf dem Vormarsch? VitaDou - ein Verbundprojekt zur Vitalität der Douglasie. Im *Dialog* (2): 12-14. https://www.nwfva.de/fileadmin/nwfva/publikationen/pdf/Hartung_2022_russige_douglasienschuette.pdf
- Holmes RL 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43: 69–75.
- Lloret F, Keeling EG, Sala A 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120(12): 1909–1920.
- Marx A, Kumar R, Thober S, Rakovec O, Wanders N, Zink M, Wood EF, Pan M, Sheffield J, Samaniego L 2018. Climate change alters low flows in Europe under global warming of 1.5, 2, and 3 °C, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 22, 1017–1032, <https://doi.org/10.5194/hess-22-1017-2018>
- Mosteller F, Tukey JW 1977. *Data Analysis and Regression*. Addison-Wesley, Reading, MA.
- Nothdurft A, Vospernik S 2018. Climate-sensitive radial increment model of Norway spruce in Tyrol based on a distributed lag model with penalized splines for year-ring time series. *Canadian Journal of Forest Research* 48, 8: 930–41. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0027>.
- Pinheiro JC, Bates DM 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York. doi:10.1007/b98882 <<https://doi.org/10.1007/b98882>>.
- Pinheiro J, Bates D, R Core Team 2023. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-163, <<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.

R Core Team 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Samaniego L, Kumar R, Zink M 2013. Implications of parameter uncertainty on soil moisture drought analysis in Germany. *J. Hydrometeor.*, 14, 47–68, <https://doi.org/10.1175/JHM-D-12-075.1>.

Stock JH, Watson MW. 1988. Testing for common trends. *J. Am. Stat. Assoc.* 83: 1097–1107.

Thorntwaite, C W 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38: 55–94. DOI:10.2307/2107309.

van der Maaten-Theunissen M, van der Maaten E, Bouriaud O 2015. PointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia*, 35, 34-38. doi: 10.1016/j.dendro.2015.05.006.

Wernicke J, Körner M, Möller R, Seltmann CT, Jetschke G, Martens S. 2020. The Potential of Generalized Additive Modelling for the prediction of radial growth of Norway Spruce from Central Germany. *Dendrochronologia* 63: 125743. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125743>.

Wood SN 2003. Thin-plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 65(1): 95-114.

Wood SN 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd edition). Chapman and Hall/CRC.

Zang C, Biondi F 2015. Treeclim: An R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 38 (4), 431-436. ISSN 1600-05 doi:10.1111/ecog.01335.

Vicente-Serrano SM, Beguería S, López-Moreno JI 2010. A multi-scalar drought index sensitive to global warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index – SPEI. *Journal of Climate* 23: 1696, DOI: 10.1175/2009JCLI2909.1.

Anhang

Tabelle A1: Deskriptive Statistiken der TRW-Indizes für die CC0- (Kronenzustand schlechter) und CC1-Bestände (besser) der entsprechenden Bundesländer (1987–2021). Rbar.Total: Mittelwert der Korrelation zwischen den Untersuchungsbäumen (UB), EPS: Expressed-Population-Signal.

Bestand	Anzahl UB	Rbar.Total	EPS	Signal/Noise ratio
RLP CC1 besser	8	0.50	0.89	7.7
RLP CC0 schlechter	8	0.40	0.82	4.6
HE CC1 besser	8	0.50	0.90	9.4
HE CC0 schlechter	8	0.30	0.78	3.6
BW CC1 besser	8	0.60	0.92	11.2
BW CC0 schlechter	8	0.30	0.81	4.2

Tabelle A2: Deskriptive Statistiken TRW-Indizes für die Ebene der Bundesländer (1987–2021). Rbar.Total: Mittelwert der Korrelation zwischen Untersuchungsbäumen (UB), EPS: Expressed Population Signal.

Bundesland	Anzahl UBs	Rbar.Total	EPS	Signal/Noise ratio
Rheinland-Pfalz	16	0.339	0.891	8.215
Hessen	16	0.33	0.887	7.886
Baden-Württemberg	16	0.468	0.934	14.056

Tabelle A3: Definition der zeitlichen Aggregationen für die Response-Funktions-Analyse und Korrelationsanalyse.

Aggregation	Monate
Laufendes Jahr: Frühling	Laufendes Jahr: März, April, Mai
Laufendes Jahr: Vegetationsperiode	Laufendes Jahr: Mai, Juni, Juli, August, September
Laufendes Jahr: Sommer	Laufendes Jahr: Juni, Juli, August
Vorjahr: Sommer	Vorjahr: Juni, Juli, August
Vorjahr: Herbst	Vorjahr: September, Oktober, November
Vorjahr: Winter	Vorjahr: Dezember, Laufendes Jahr: Januar, Februar

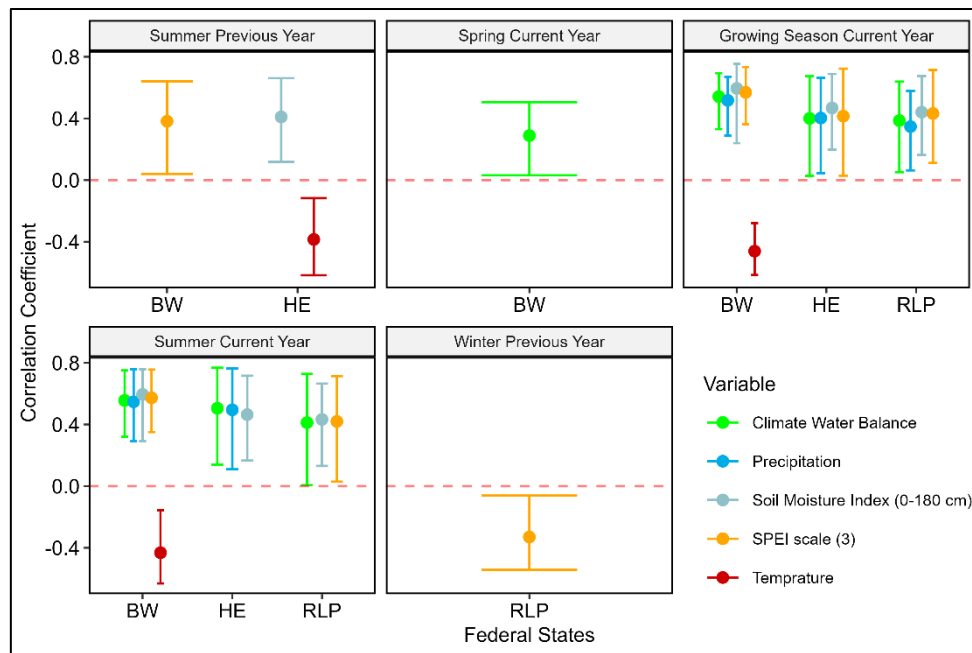


Abbildung A1: Correlation analysis for state levels against climate variables. X – axis forest stand in corresponding states: Baden-Württemberg (BW), Hessen (HE), and Rheinland-Pfalz (RLP), Y – axis correlation coefficients.

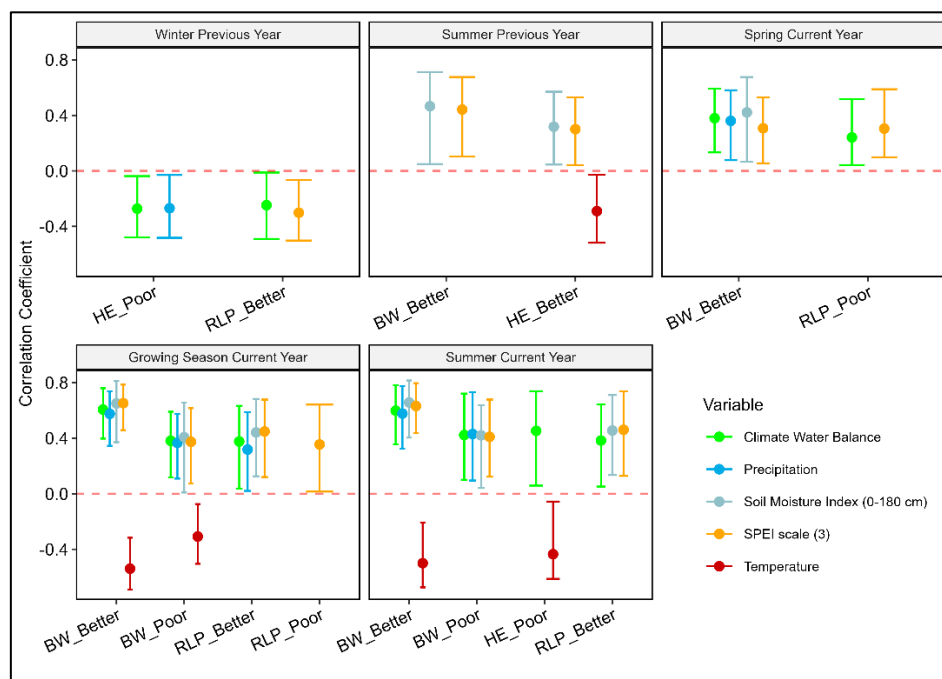


Abbildung A2: Stand level (poor & better) correlation analysis for the corresponding states against climate variables. X – axis represents better and poor crown conditions stands for corresponding states, Y – axis shows correlation coefficients.

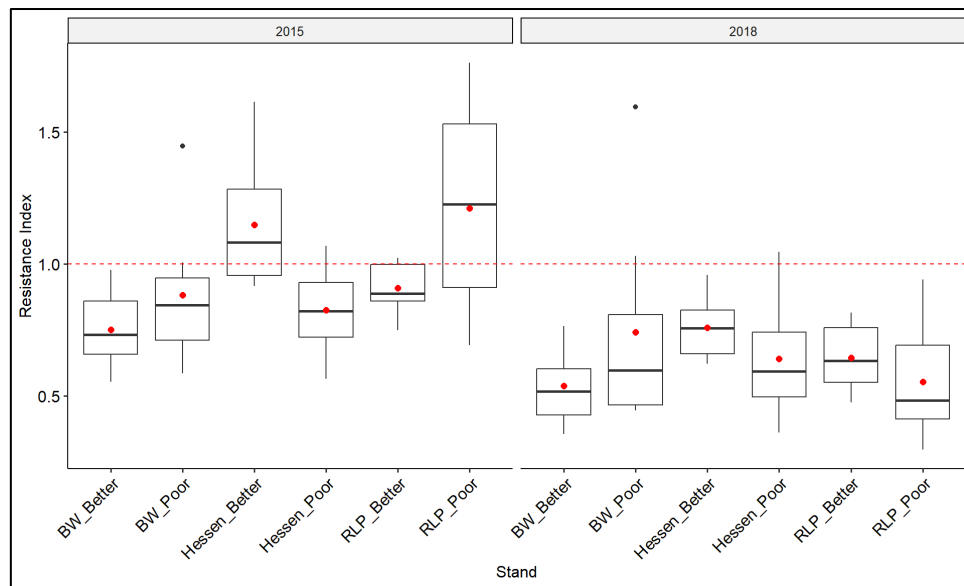


Abbildung A3: Resistance indices for better and poor stands in each state for drought year 2015 and 2018. The bar line and red point in boxplot indicate median and mean of resistance indices. X – axis shows stands of corresponding states: Baden-Württemberg (BW), Hessen (HE), and Rheinland-Pfalz (RLP). Y – axis presents indices values.

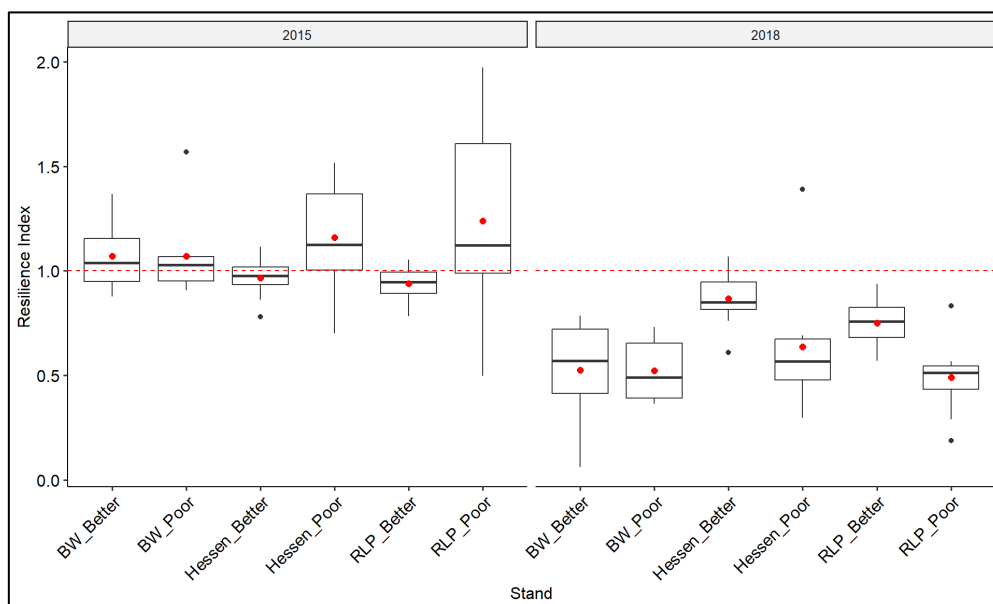


Abbildung A4: Resilience indices for better and poor stands in each state for drought year 2015 and 2018. The bar line and red point in boxplot indicate median and mean of resilience indices. X – axis shows stands of corresponding states: Baden-Württemberg (BW), Hessen (HE), and Rheinland-Pfalz (RLP). Y – axis presents indices values.

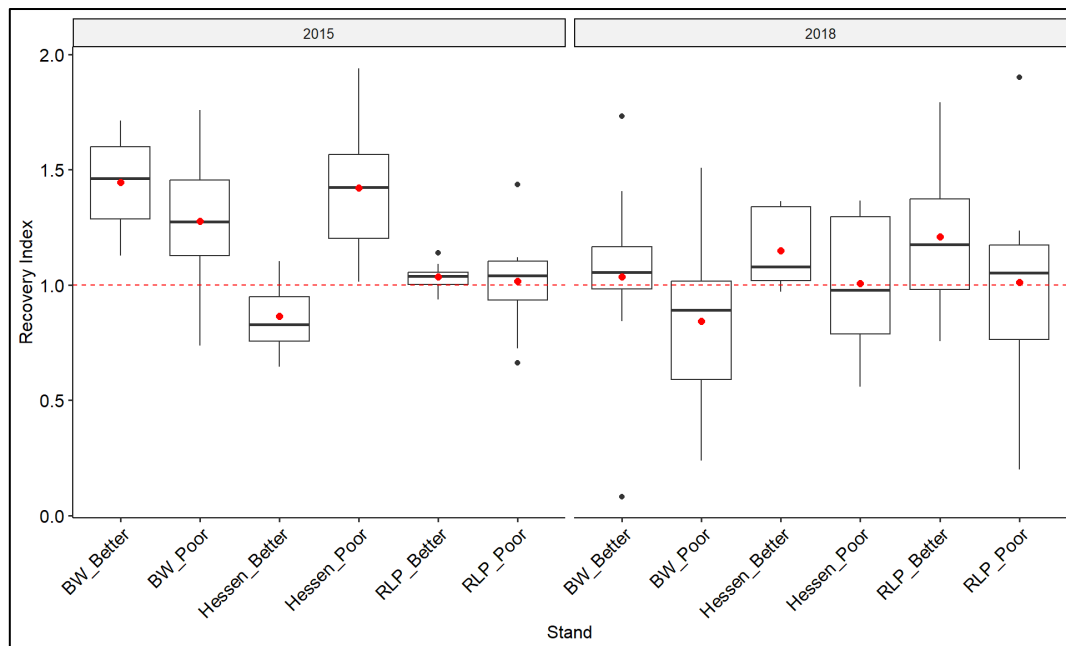


Abbildung A5: Recovery indices for better and poor stands in each state for drought year 2015 and 2018. The bar line and red point in boxplot indicate median and mean of resistance indices. X – axis shows stands of corresponding states: Baden-Württemberg (BW), Hessen (HE), and Rheinland-Pfalz (RLP). Y – axis presents indices values.

Vitalitätsanspracheschlüssel der Douglasie



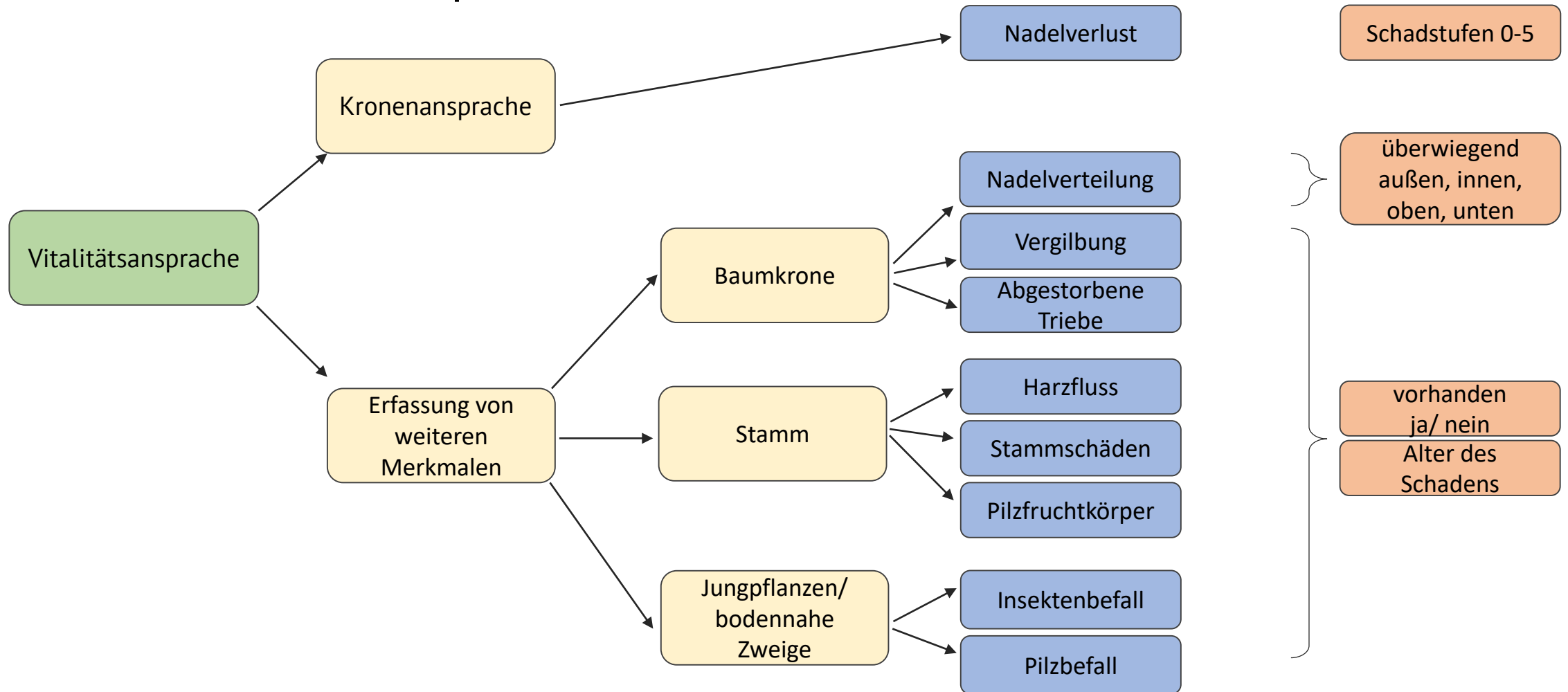
Entstanden im Projekt VITADOU
Eine optimale Vitalität von Douglasien für die Zukunft multifunktionaler Wälder

Vitalitätsanspracheschlüssel der Douglass

Inhaltsverzeichnis

1. Schema der Ansprache
2. Kronenansprache
 - 2.1. Methode
 - 2.2. Allgemeine Hinweise
 - 2.3. Boniturbereich
 - 2.4. Sichteinschränkungen
 - 2.5. Boniturentfernung
 - 2.6. Bewertung der Kronenansprache
 - 2.7. Verlichtungsstufen
3. Erfassung weiterer Merkmale
 - 3.1. Kronenstruktur
4. Bilderkatalog: Schadorganismen und Schadmerkmale

1. Schema der Ansprache



Die Vitalitätsansprache besteht einerseits aus der Aufnahme des Nadelverlustes und andererseits aus der Erfassung von Merkmalen, die zu einem Vitalitätsverlust führen können.

2. Kronenansprache

2.1. Methode

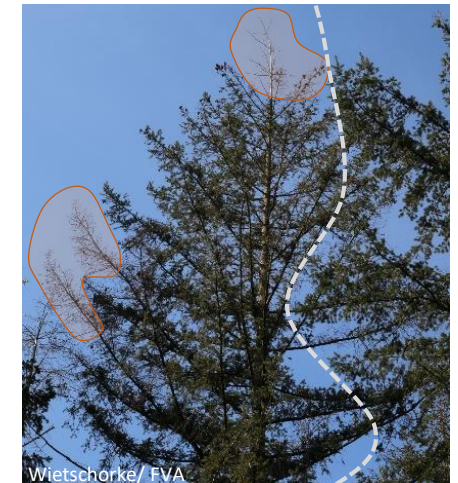
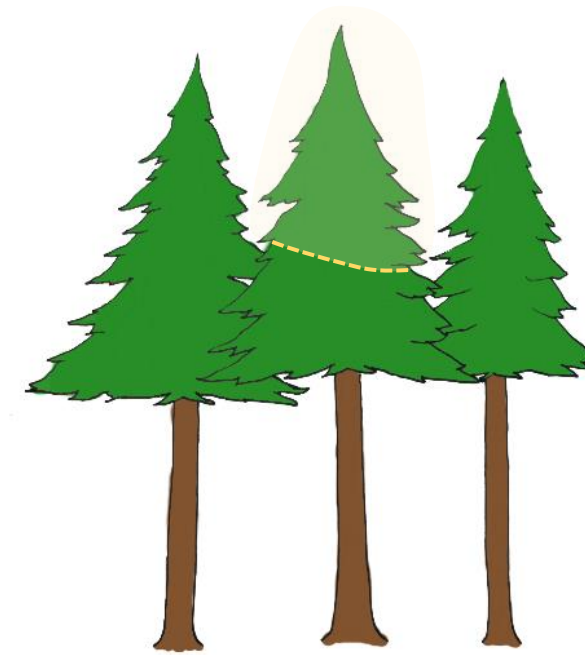
- Die Methode der Kronenansprache entspricht grundsätzlich dem international anerkannten Verfahren der terrestrischen Waldschadensinventur (TWI)
- Das Verfahren basiert auf der Bewertung des Kronenzustandes als grundlegendes Vitalitätsmaß von Waldbäumen
- Um die Anwendung für die Douglasie zu erleichtern und zu optimieren, wird die Kronenansprache in diesem Vitalitätsschlüssel leicht verändert dargestellt
- Die Vitalitätsansprache besteht zum einen aus der Aufnahme des Nadelverlustes und zum anderen aus der Erfassung weiterer biotischer und abiotischer Schadmerkmale. Die Aufnahme der Merkmale dient der späteren Interpretation der Ergebnisse

2.2. Allgemeine Hinweise

- Durchführung
 - Die Bonitur sollte von zwei Personen durchgeführt werden
 - Zur genauen Beurteilung sollte ein Fernglas mit mindestens 7-facher Vergrößerung verwendet werden
 - Aufnahmen bei Gegenlicht sind zu vermeiden
- Der Nadelverlust wird so bonitiert wie er sich zum Zeitpunkt der Aufnahme darstellt, d.h. er wird unabhängig von der Ursache bewertet
- Anlage der Versuchsflächen
 - Verteilung der Probeebäume: Repräsentative Abdeckung der Fläche sowie der Vitalität der Bäume
 - Als Markierung wird ein Kreis um den gesamten Stamm (ggf. in BHD-Höhe) und eine Nummer empfohlen. Kann die Kronenansprache nur von einer Seite durchgeführt werden, sollte die Nummerierung an dieser Seite angebracht werden.

2.3. Boniturbereich

- Als Boniturbereich gilt die gesamte grüne Krone, soweit diese nicht bestandessoziologisch und/oder mechanisch beeinträchtigt ist oder war
- In geschlossenen Beständen entspricht der Boniturbereich im Wesentlichen der Lichtkrone
- Bewertung von Kronenlücken
 - Lücken, die auf ursprünglich nicht vorhandene Äste oder auf Ast-/Kronenbrüche zurückzuführen sind, werden bei der Kronenansprache nicht berücksichtigt (graue Linie)
 - Lücken, die auf Strukturschäden oder Degenerationserscheinungen (z.B. Trockenschäden) zurückzuführen sind, werden als Nadelverlust miteinbezogen (orange Bereiche)



2.4. Sichteinschränkungen

- Die Sicht auf die Krone ist nicht oder nur wenig eingeschränkt:
 - Die Krone kann von mindestens einer Position aus frontal eingesehen werden
 - Wenn möglich, wird die Bonitur von allen Seiten durchgeführt
 - In einem geschlossenen Bestand ist die Krone meist nicht von allen Seiten einsehbar, dann sollte die Bonitur immer von der gleichen Seite erfolgen
- Die Sicht auf die Krone ist stark eingeschränkt:
 - Ist die Sicht auf die Krone von keiner Seite oder nur von unten möglich, kann der Kronenzustand nur geschätzt werden
 - Die Boniturergebnisse sind dann ungültig oder nur mit starken Einschränkungen zu verwenden
 - Eventuell kann eine Winteransprache ohne Belaubung von Nachbarbäumen eine bessere Sicht ermöglichen



Kronenansicht von der Seite

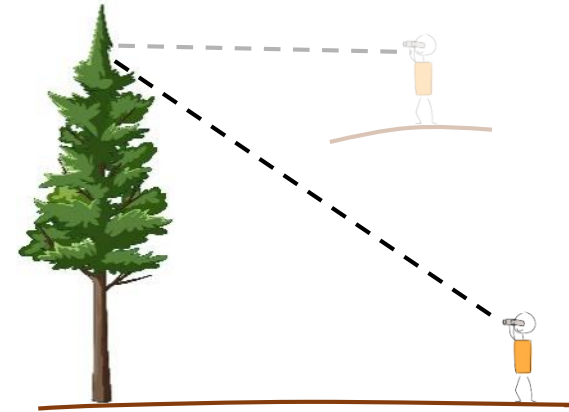


Kronenansicht von unten
desselben Baumes

2.5. Boniturentfernung

Für die Ansprache ist eine möglichst freie und frontale Sicht auf die Lichtkrone anzustreben.

- Nach Möglichkeit sollte ein Abstand von mindestens einer Baumlänge eingehalten werden. Die Ansprache sollte hangparallel oder von der Hangoberseite erfolgen. Bei Ansprache von der Hangoberseite kann auch bei geringerem Abstand eine gute Sicht auf die Krone erreicht werden.



- Bei der Ansprache von unten erscheinen lichte Bäume oft dichter benadelt. Der Nadelverlust kann nur geschätzt werden.



2.6. Bewertung der Kronenverlichtung

- Die Kronenverlichtung wird anhand des geschätzten Nadelverlustes in die Schadstufen 0 bis 5 eingeordnet
- Der Nadelverlust wird als prozentuale Differenz zur gedachten Vollbenadelung des Baumes geschätzt
- Braune oder rote Nadeln sind abgestorben und werden als Nadelverlust bewertet
- Vergilbung (Gelbfärbung der Nadeln) und Nadelröte werden separat als Schadmerkmale erfasst

Schadstufe	Verlichtung	Bezeichnung
0	0-15 %	Ohne Kronenverlichtung
1	16- 35 %	Geringe Kronenverlichtung
2	36 - 60 %	Deutliche Kronenverlichtung
3	61 - 80 %	Starke Kronenverlichtung
4	81 – 99 %	Sehr starke Kronenverlichtung
5	100 %	Abgestorben

2.7. Verlichtungsstufen

Stufe 0



- Nadelverlust 0-15 %
- dichte Kronenstruktur
- mind. vier Nadeljahrgänge vorhanden
- blickt man seitlich auf den Baum scheint kein Himmel durch die Zweige

Stufe 1



- Nadelverlust 16-35 %
- relativ dichte Kronenstruktur
- Zweigstruktur mit Verzweigungen und überwiegend dichter Benadelung
- größtenteils 3 Nadeljahrgänge vorhanden
- blickt man seitlich auf den Baum, ist der Stamm überwiegend von benadelten Zweigen verdeckt

Stufe 2



- Nadelverlust 36-60 %
- Die Lichtkrone weist etwa die Hälfte der vollständigen Benadelung auf
- blickt man seitlich auf den Baum scheint der Stamm durch die Zweige hindurch
- überwiegend 2 Nadeljahrgänge vorhanden

Stufe 3



- Nadelverlust 61-80 %
- Die Lichtkrone weist nur etwa ¼ der vollständigen Benadelung auf
- blickt man seitlich auf den Baum scheint der Stamm stark durch die Zweige hindurch
- Der Zweigstruktur fehlen Verzweigungen oder es sind viele nadellose Zweige erkennbar
- überwiegend 1 Nadeljahrgang vorhanden

Stufe 4



- Nadelverlust 81-99 %
- Die Lichtkrone weist weniger als $\frac{1}{4}$ der vollständigen Benadelung auf
- blickt man seitlich oder von unten auf die Krone, zeichnen sich Hauptäste und der Stamm deutlich ab
- Zweige sind großflächig vertrocknet
- An den Zweigen befinden sich nur noch vereinzelt Nadeln
- max. 1 Nadeljahrgang vorhanden

Stufe 5



- Nadelverlust 100 %
- Der Baum ist vollständig abgestorben

3. Erfassung von weiteren Merkmalen

Krone	vorhanden	starke Ausprägung	Alter des Merkmals		Kronenstruktur
			alt	neu	
Vergilbung	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Nadelverteilung überwiegend:
Abgestorbene oder verkrümmte Triebe	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/> außen
Fruktifikation	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/> innen
Trockenschäden	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/> oben
Kronenbruch	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/> unten
Sichteinschränkungen	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>			

Stamm					
Stammschäden	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	
Harzfluss	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	
Pilzfruchtkörper am Stammfuß	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	

Bodennahe Zweige, Jungpflanzen					
Douglasiengallmücke (Nadelgallen)	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	
Douglasienwolllaus (Blattläuse)	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	
Rußige Douglasienschütte (Pilzfruchtkörper auf Nadelunterseite)	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	

3.1 Kronenstruktur

- Die Kronenstruktur kann sich von Baum zu Baum unterscheiden
- Bei einer ungleichmäßigen Verteilung der Nadeln wird erfasst, in welchem Bereich sich die Nadeln überwiegend befinden.

Nadelverteilung am Baum überwiegend:

- ☐ außen
- ☐ innen
- ☐ oben
- ☐ unten

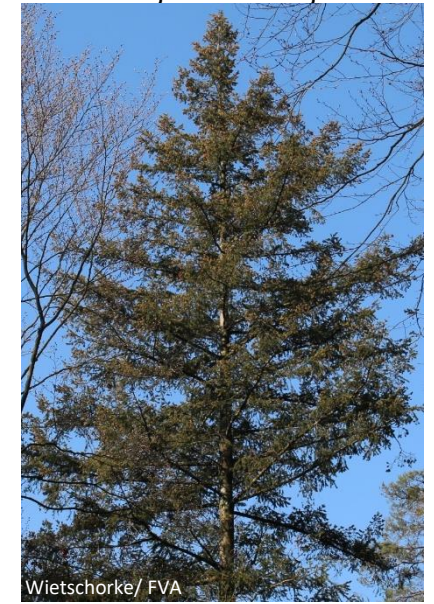
außen



innen



gleichmäßig



oben



unten



gleichmäßig



4. Bilderkatalog

Beschreibung typischer Schadorganismen und -merkmale an der Douglasie

Insektenbefall

- **Douglasien-Gallmücke**

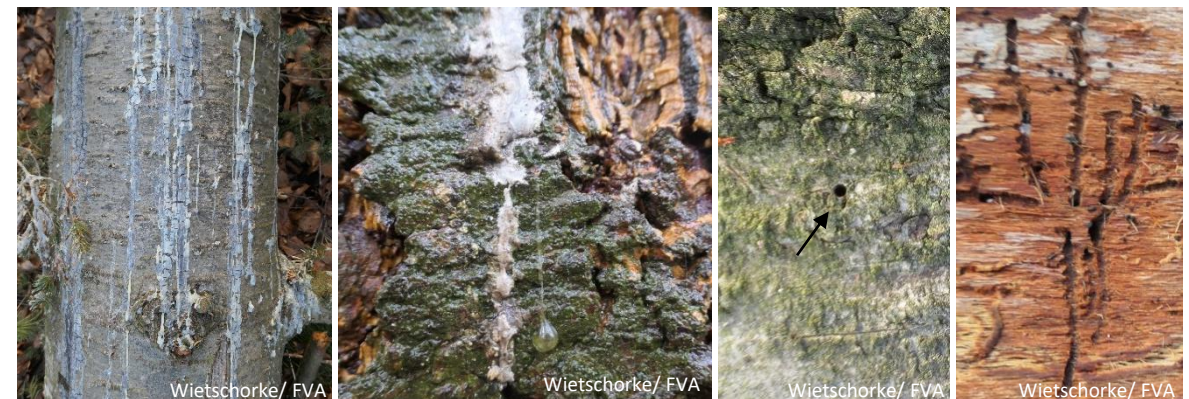
Die Gallmücken (*Contarinia* spp.) selbst leben nur wenige Tage und können eventuell im April-Mai bei der Eiablage beobachtet werden. Nach der Eiablage bilden sich Nadelgallen, die durch den Larvenfraß hervorgerufen werden. Die Nadelbereiche verfärben sich von hellgrün über violett bis dunkelbraun. Befallene Nadeln stehen teilweise ab oder sind gekrümmt. Die Nadelgallen bilden sich nur am aktuellen Nadeljahrgang. Im Laufe des Winters werden die befallenen Nadeln in der Regel abgeworfen.

- **Douglasienwolllaus**

Es kommen zwei Wolllausarten an Douglasien vor (*Gilletteella cooleyi* und *G. coweni*). Die Blattläuse sind meist vollständig mit weißen Wachsfäden umhüllt. Saugstellen zeigen helle Flecken auf den Nadeln und führen teilweise zu Verkrümmungen.

- **Harzfluss, Befall mit Borkenkäfern**

Harzfluss kann durch äußere mechanische Verletzungen (Astabbrüche) oder durch Borkenkäferbefall ausgelöst werden. Dabei deutet frischer Harzfluss auf eine aktuelle Verletzung oder einen aktuellen Befall hin. Auch Löcher oder kleine Harzpunkte in der Rinde können auf Borkenkäferbefall hinweisen. Zur eindeutigen Klärung der Ursache ist jedoch eine Untersuchung der Merkmale am Stamm erforderlich. Desweiteren kann Harzfluss auf Harzfluss kann auch auf Harzfluss kann auch durch Auch Harzfluss kann ein Anzeichen für Borkenkäferbefall sein. Harzfluss kann auch ein Hinweis auf schwere Strukturschäden durch Pilzinfektionen oder eine Mangantoxizität sein (Cruickshank et al. 2006, Block et al. 2016).



Pilzkrankungen von Nadeln und Trieben

- **Rußige Douglassenschütte**

Runde schwarze Fruchtkörper brechen aus den Spaltöffnungen hervor und bilden auf der Nadelunterseite einen schwarzen, rußigen Belag. Im Frühjahr wird der aktuelle Nadeljahrgang infiziert, die Fruchtkörper bilden sich jedoch erst im folgenden Winter oder Frühjahr. Die Spaltöffnungen der Nadeln werden verstopft und bei starkem Befall fallen die Nadeln ab. Besonders betroffen sind ältere Nadeljahrgänge.



- **Triebsterben-Erreger**

Abgestorbene oder verkrümmte Triebe können auf Pilzbefall hindeuten. Dabei rufen die Pilzerreger *Diplodia sapinea* (Erreger des Kieferntriebsterbens) und *Sirococcus conigenus* (Erreger der Fichtentriebkrankheit) das gleiche Schadbild hervor. Darüber hinaus kann auch der Grauschimmel-Erreger (*Botrytis cinerea*) für Triebsterben an der Douglasie verantwortlich sein. Eine Pilzinfektion kann zu schwerwiegenden Strukturschäden führen. Zur eindeutigen Klärung der Ursache ist die Untersuchung einer Probe notwendig.



- **Spätfrost**

Junge Douglasientriebe reagieren empfindlich auf Spätfrost. Sind alle frischen Triebe abgestorben, ist Spätfrost als primäre Ursache in Betracht zu ziehen.



Pilzerreger im Wurzel- und Stammbereich

- Der Hallimasch (*Armillaria* spp.) kann sowohl auf lebendem als auch auf totem Holz wachsen und verursacht an lebenden Bäumen durch seine parasitische Lebensweise erhebliche Schäden und kann zum Absterben der Bäume führen. Neben den Fruchtkörpern lässt sich der Hallimasch durch schwarze Rhizomorphen im Boden und unter der Rinde sowie durch weißes Fächermycel unter der Rinde erkennen.
- Braunfäule
Die Erreger der Pilze Krause Glucke (*Sparassis crispa*), Kiefern-Braunporling (*Phaeolus schweinitzii*) und Rotrandiger Baumschwamm (*Fomitopsis pinicola*) können im Holz von Douglasien Braunfäule verursachen.
- Gemeiner Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum*)
Der Weißfäulepilz führt zu rotbraunen Verfärbungen von befallenem Holz (daher auch Rotfäule genannt). Fruchtkörper bilden sich nur an Totholz, so dass der Pilzbefall meist erst bei der Holzernte durch Stammfäulen auffällt.



Gemeiner Hallimasch an totem Baum.



Krause Glucke an Kiefernstammfuß.



Rotrandiger Baumschwamm an totem Baum.



Douglasienstamm mit Fäule.

Referenzen

Block, J.; Greve, M.; Schröck, H. W.; zum Hingste, F. W. (2016) Mangantoxizität Bei Douglasie. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 78/16

Cruickshank, M.G.; Lejour, D.; Morrison, D.J. (2006) Traumatic Resin Canals as Markers of Infection Events in Douglas-Fir Roots Infected with Armillaria Root Disease. For. Pathol. 36, 372–384.

Engels, F.; Block, J.; Wuhn, U. (2013) Methodenbeschreibung -Terrestrische Waldzustandserhebung (WZE) in Rheinland-Pfalz

Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg - Abteilung Boden und Umwelt. (2021) Arbeitsanweisung – Terrestrische Waldschadensinventur (TWI) in Baden-Württemberg

Langer, G.; Hartung, T.; Busskamp, J. (2023): Pilzliche und komplexe Schäden an Douglasie. AFZ/ Der Wald Heft 16: S.26-29

Erweiterter Bilderkatalog zur Erfassung der äußeren Ausprägung der Rußigen Douglasienschütte

Für die Klassifizierung des prozentualen Stomaverschlusses


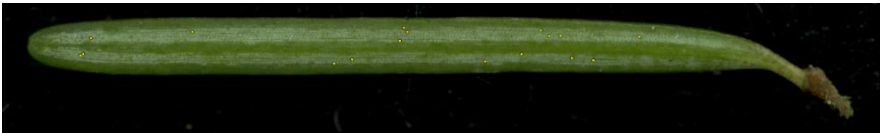
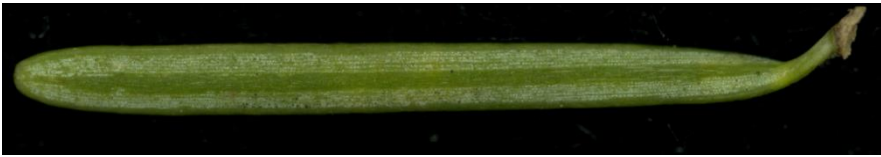
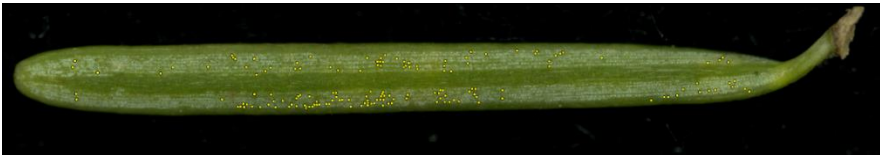

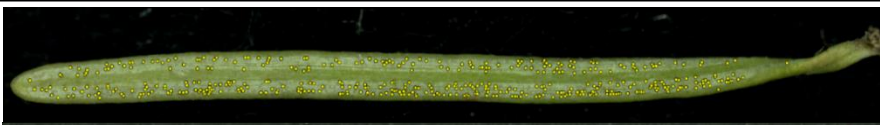



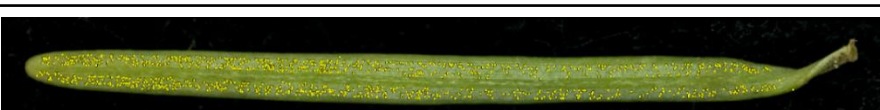

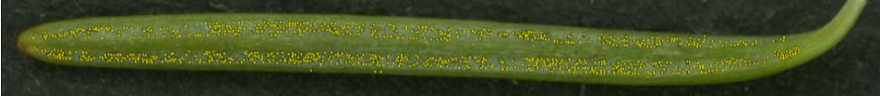




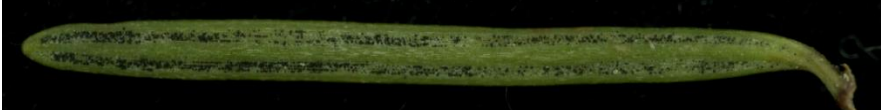



Anwendung

Die Rußige Douglasienschütte wird durch den pilzlichen Erreger *Nothophaeocryptopus gaeumannii* verursacht. Die Pilzerkrankung führt zur Bildung von Fruchtkörpern (Pseudothecien), welche auf der Nadelunterseite in den Spaltöffnungen (Stomata) gebildet werden. Durch die Fruchtkörper werden die Spaltöffnungen verstopft und der Gasaustausch unterbrochen, was zum Abwerfen der Nadeln und schließlich zu Wachstumsverlusten der Douglasien führt.

Daher stellt der Stomaverschluss ein zentrales Kriterium zur Beurteilung der Intensität der Rußigen Douglasienschütte dar. In diesem Bilderkatalog wird die Befallsintensität anhand von Bildern in fünf Stufen eingeteilt und visuell dargestellt. Die Einstufung erfolgt nach der Häufigkeit der Fruchtkörper. Grundlage ist die errechnete mittlere Anzahl von 116,2 Stomata pro 100 µm Nadellänge. Der prozentuale Stomaverschluss durch die Fruchtkörper wird in der Einheit Pseudothecien pro Stomata in % angegeben.

Überblick der fünf Befallsstufen

Befalls- stufe	Pseud./ Stomata (% Bereich der Stufe)	Abbildung Nadel	Abbildung Nadel mit markierten Pseudothecien	Anzahl Pseud./ Stomata (der Beispielnadeln)
0	0-2 % (nahezu) kein Befall			0,7 %
1	3-10 % Leichter Befall			5,9 %
2	11-25 % Mittlerer Befall			13,1 %
				15,2%
3	26-35 % Starker Befall			27,4 %
				30,5 %
				33,3 %
4	36 - >50 % Sehr starker Befall			50,7 %
				54,2 %

Stufe 0 (nahezu) kein Befall

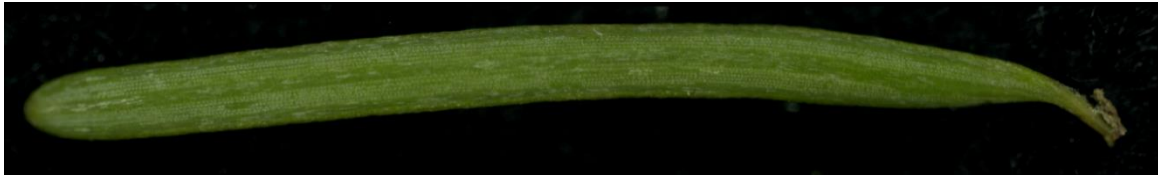
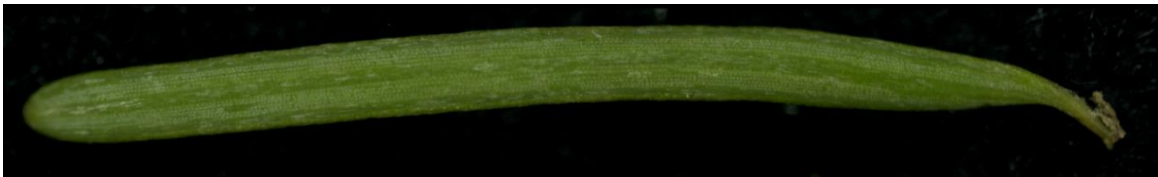
0-2 % Pseudothecien pro Stomata

Nadel Abbildung der Nadel

Mit hervorgehobenen Pseudothecien

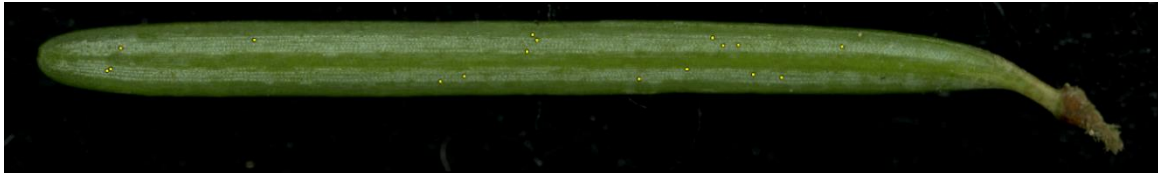
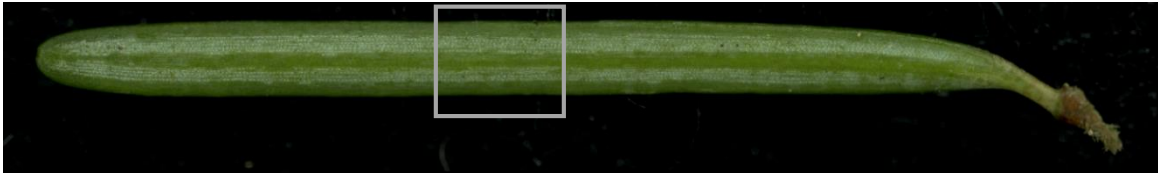
Pseudothecien
pro Stomata

1



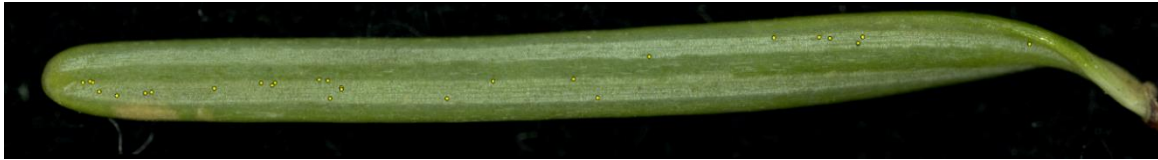
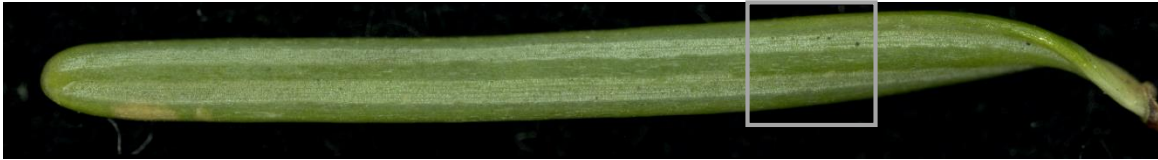
0 %

2

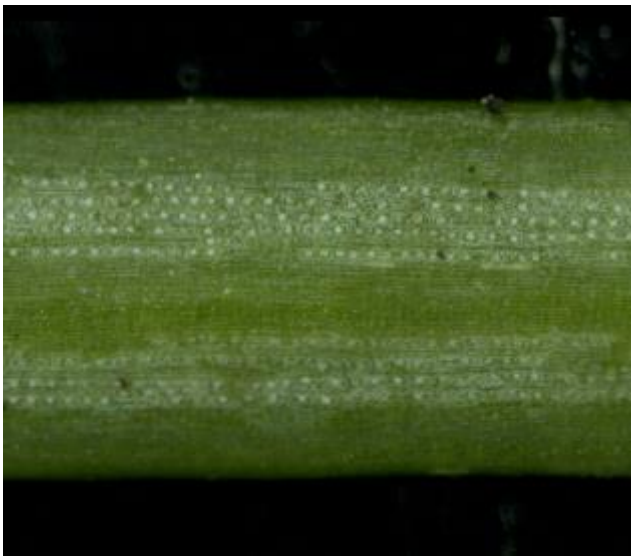


0,7 %

3



0,9 %

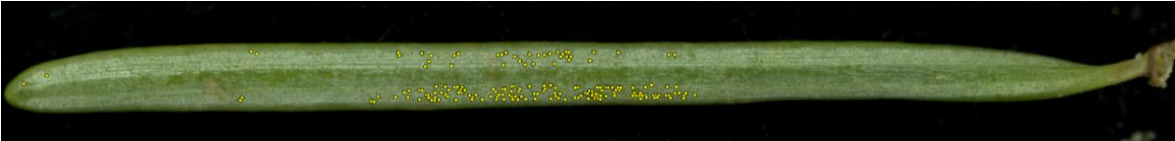
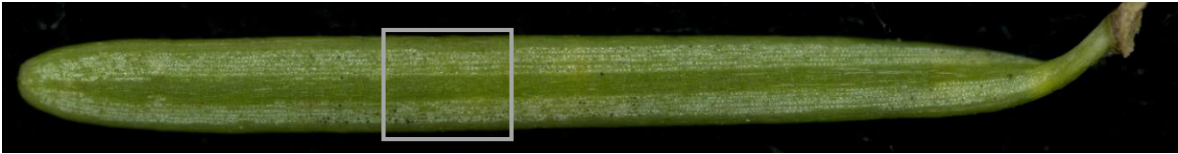
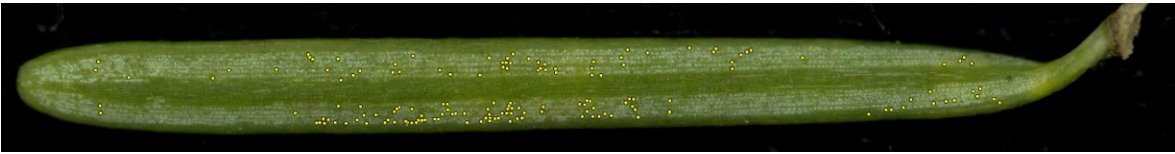
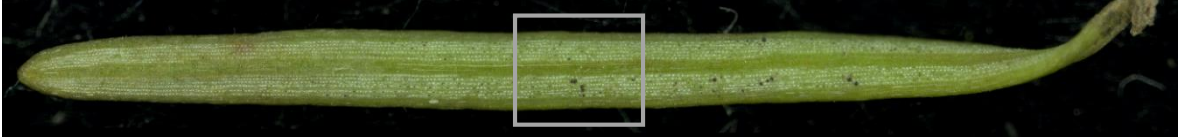

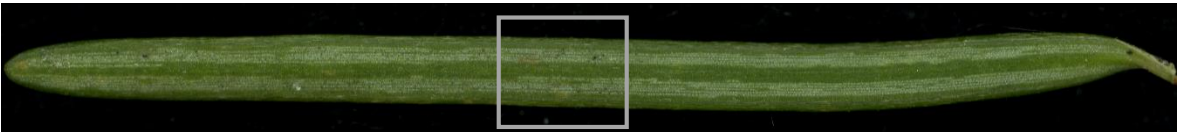


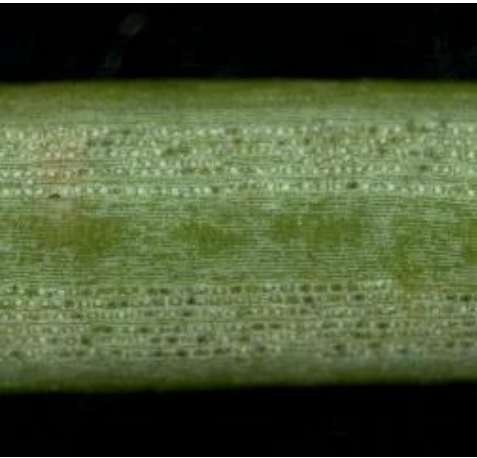
Nadel 2



Nadel 3


Stufe 1
Leichter Befall
3-10 % Pseudothecien pro Stomata

Nadel	Abbildung der Nadel	Mit hervorgehobenen Pseudothecien	Pseudothecien pro Stomata
1			5,1 %
2			5,5 %
3			5,9 %
4			7,2 %
5			8,3 %



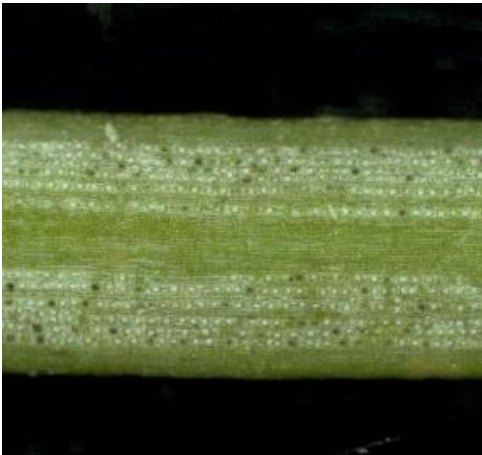
Nadel 1
Nadel 2
Nadel 3
Nadel 4
Nadel 5

Stufe 2
Mittlerer Befall
11-25 % Pseudothecien pro Stomata

Nadel	Abbildung der Nadel	Mit hervorgehobenen Pseudothecien	Pseud. pro Stomata
2			12,4 %
1			13,1 %
4			15,2 %
3			18,3 %



Nadel 1



Nadel 2



Nadel 3



Nadel 4

Stufe 3 Starker Befall 26-35 % Pseudothecien pro Stomata

Nadel Abbildung der Nadel Mit hervorgehobenen Pseudothecien Pseudothecien pro Stomata

1			30,5 %
2			27,4 %
3			33,3 %
4			27,6 %



Nadel 1



Nadel 2

Nadel 3

Nadel 4

Stufe 4 Sehr starker Befall

36 - > 50 % Pseudothecien pro Stomata

Nadel	Abbildung der Nadel	Mit hervorgehobenen Pseudothecien	Pseudothecien pro Stomata
1			40,9 %
2			50,0 %
3			50,7 %
4			54,2 %



Nadel 1



Nadel 2



Nadel 3



Nadel 4

Größe der Pseudothecien

Zusätzlich kann die Größe der Pseudothecien in drei Größenordnungen erfasst werden.



klein

mittel

groß

Genetische Analyse europäischer Douglasienbestände

Bericht vom 21.05.2024

Dr. Simon Jansen, Institut für Waldbau, BOKU

1. Einleitung

Die Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA) beauftragte das Institut für Waldbau mit einer genetischen Analyse mehrerer Douglasienbestände in Deutschland, um deren genetische Diversität sowie die mögliche Herkunft des verwendeten Saatgutes zu bestimmen.

Das Institut für Waldbau der BOKU (Wien, Österreich) verfügt über Expertise in der Populationsgenetik der Douglasie, deren Ergebnisse bereits in mehreren wissenschaftlichen Arbeiten veröffentlicht wurden: z.B. van Loo et al. (2015), Hintsteiner et al. (2018) und Neophytou et al. (2019). Diese Arbeiten und die hierin veröffentlichten Methoden bilden die Grundlage für diese populationsgenetische Untersuchung.

Für die genetische Charakterisierung des Bestandes wurden daher dieselben Mikrosatelliten-Markerloci sowie eine Teilmenge der Referenzpopulationen aus den drei zitierten Studien verwendet.

Die Ziele der Analyse waren insbesondere (i) die Identifizierung der Sorte auf der Ebene der Population (entweder *P. menziesii* var. *menziesii* oder var. *glauca*); (ii) die Zuordnung der Populationen zu einer Provenienz innerhalb der Sorten; (iii) die Beschreibung der genetischen Vielfalt anhand verschiedener populationsgenetischer Maße und deren Vergleich mit den im natürlichen Verbreitungsgebiet der Art beobachteten Werten.

2. Material und Methoden

Die Probenahmen wurden von Oktober 2023 bis März 2024 von der FVA ausgeführt. Hierzu wurde von ca. 25 Individuen eine Kambiumprobe mittels Locheisen entnommen. Eine Übersicht über die beprobten Bestände ist in Abbildung 1 und Tabelle 1 dargestellt. Die genommenen Proben wurden bereits im Feld mit Trockenmittel (SilicaGel) getrocknet und anschließend zur molekulargenetischen Untersuchung an das Institut für Waldbau (Boku, Wien) geschickt.

Anschließend wurde die DNA-Extraktion mit einem kommerziellen Kit (Qiagen DNEasy plant mini kit) durchgeführt. Insgesamt wurden zehn Mikrosatellitenloci (SSRs) mittels Polymerase-Kettenreaktion (PCR) amplifiziert. Im Einzelnen wurden die folgenden Genorte amplifiziert: Pm_OSU_1F9, Pm_OSU_2D4, Pm_OSU_2D9, Pm_OSU_2G12, Pm_OSU_3B2, Pm_OSU_3B9, Pm_OSU_3F1, Pm_OSU_3D5, Pm_OSU_4A7 und Pm_OSU_5A8 (alle entwickelt von Slavov et al. 2004). Die PCR-Primer wurden nach den Protokollen von van Loo et al. (2015), Hintsteiner et al. (2018) und Neophytou et al. (2019) in 3 PCR Reaktionen aufgeteilt und fluoreszierend gefärbt. Die PCR-Produkte (Allele) wurden mittels Kapillarelektrophorese in einem SeqStudio Genetic Analyzer (Applied Biosystems) getrennt. Die Peakauswahl erfolgte manuell mit der Software GeneMapper v6.0 (Applied Biosystems). Die Genotypentabelle mit ungerundeten Fragmentgrößen und gebinnten Allelen findet sich im Anhang.

Für die statistische Auswertung (Clusteranalyse), die Erhebung von Vergleichswerten für die genetische Diversität, und die Bestimmung der Sorte und Herkunft ist es essenziell, das genetische Profil des untersuchten Bestandes mit Beständen aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet zu vergleichen. Hierzu wurden Individuen aus Referenzpopulationen (R_05, R_08, R_12, R_17, R_19, R_20, R_22, R_24, R_26, R_28, R_29, R_30, R_32, R_33, R_34, R_35, R_38 und R_39) in die Studie inkludiert. Eine generelle Übersicht über die Referenzbestände ist in Abbildung 2 zu finden.

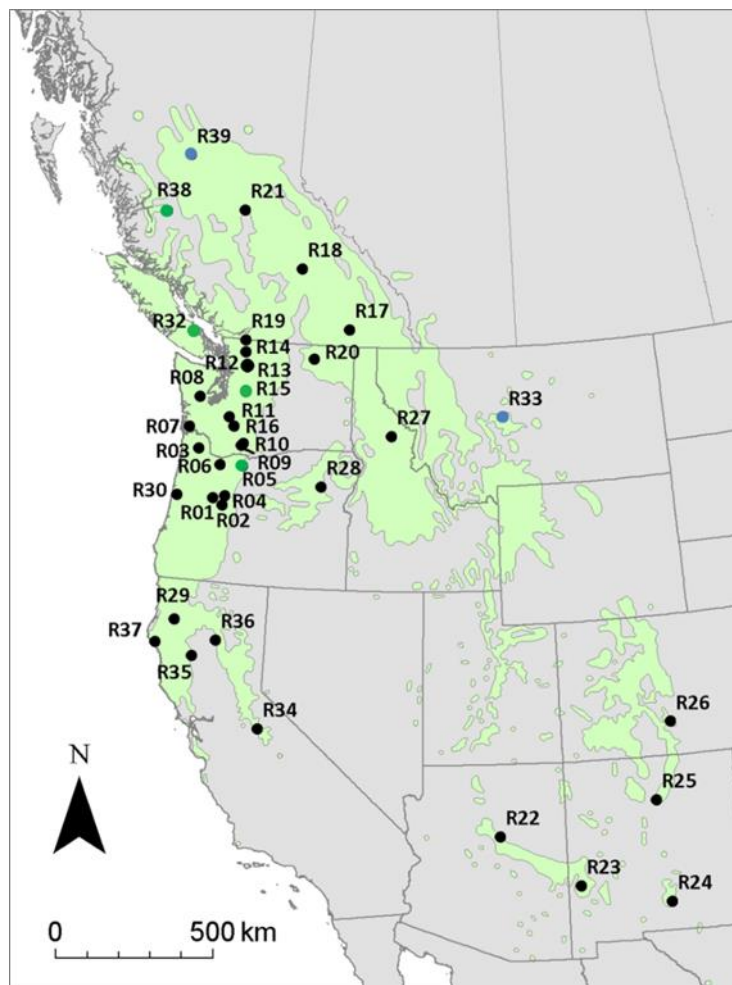


Abbildung 2 - Lage der Referenzpopulationen (inkludiert in dieser Studie R_: 05, 08, 12, 17, 19, 20, 22, 24, 26, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 38, 39)

Tabelle 1 – Die in der Studie verwendeten Populationen und die verwendeten IDs. Zusätzlich ist der Ursprung die Anzahl der untersuchten Individuen angegeben.

Pop	Individuen	Location	Geografische Pos.	Seehöhe
BW01	25	Durmersheim, Am Birkenacker	48,926864109903335/8,33657771220743	126
BW02	25	Durmersheim, Häfenschlag	48,93629694317239/8,322322616287895	122
BW03	25	Iffezheim, Hardgraben	48,80104336405148/8134013197018678	134
BW04	25	Iffezheim, Hügelsheimer Wegschleife	48,79473788165901/8,152365871454359	127
BW05	25	Östringen	49,170250/ 8,773500	170
HE01	25	Biebertal	32U 0470363; 5612264	330-360
HE02	25	Wolferode	32U 0502296 5637531	300-350
HE03	25	Beerfelden	32U 499323 5487713	500-540
HE04	25	Gammelsbach	32U 497981 5484435	330-345
RLP01	25	Edenkoben, Lanngtal Heldenstein	32U 426591 5461284	500
RLP02	25	Edenkoben, Hölzernes Brückel	32U 427016 5464166	360
RLP03	25	Traben-Trarbach	32U 365306.706 5529721.373	230
R_05	20	Dufur	x	x
R_08	20	Matlock	x	x
R_12	20	Darrington	x	x
R_19	20	Centre Crek	x	x
R_29	20	Kalifornien Zone 303	x	x
R_30	20	Oregon Zone 61	x	x
R_32	20	Mount Benson	x	x
R_34	20	Kalifornien Zone 531.35	x	x
R_35	20	Kalifornien Zone 372.30	x	x
R_38	20	Alger Creek-Atnarko River	x	x
R_17	20	Nelson	x	x
R_20	20	Republic	x	x
R_24	20	Lincoln	x	x
R_26	20	San Isabel	x	x
R_28	20	Oregon 882	x	x
R_33	20	Montana Lewis & Clark	x	x
R_39	20	Terce4r	x	x

Genetische Struktur:

Zur Untersuchung der genetischen Struktur der Populationen wurde zunächst eine Bayes'sche Clusteranalyse mit der Software STRUCTURE (Pritchard et al. 2000, Falush et al. 2003) durchgeführt, um (i) die Stichprobe anhand der genetischen Daten in eine vorgegebene Anzahl von K Clustern zu unterteilen und (ii) den Individuen einen Anteil der Zugehörigkeit zu jedem der abgeleiteten Cluster zuzuweisen. Hierbei wurde jeweils das „admixture model“ und „nichtkorrelierende Allelhäufigkeiten, 50000 burn in Iterationen und 100000 MCMC-Iterationen durchgeführt (Pritchard et al. 2000, Falush et al. 2003, Hubisz et al. 2009). Wie auch bei Hintsteiner et al. (2018) sowie Neophytou et al. (2020). Es wurde von einer Anzahl von 1 bis 10 zu ermittelnden Clustern ausgegangen (K = 1, 2, ..., 10). 20 unabhängige Läufe wurden für jeden K-Wert durchgeführt. Die Läufe wurden mithilfe der Plattform CLUMPAK (Kopelman et al. 2015) zusammengefasst, die die Methode von Jakobsson & Rosenberg (2007) zur Identifikation und zum Mitteln

verschiedener Clusterlösungen anwendet und die Ergebnisse visualisiert. Um eine höhere Auflösung auch bei geringen genetischen Differenzierungen festzustellen, wurde für jeden Lauf auch die Methode LocPrior angewendet.

Für die Mittelwertbildung von Läufen und die grafische Darstellung wurde die CLUMPAK-Software verwendet (Kopelman et al. 2015), die auch die CLUMPP-Methode implementiert, um Clusterwechsel und Mittelwertbildung zwischen Läufen zu berücksichtigen (Jakobsson & Rosenberg 2007). Ziel war es, die europäischen Populationen den einheimischen Populationen zuzuordnen.

Zudem wurde die genetische Differenzierung als zusätzlicher Ansatz berechnet, um die genetischen Beziehungen zwischen den Populationen zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden paarweise Fixationsindizes (F_{ST} -Werte) berechnet und mit Hilfe einer Hauptkoordinatenanalyse unter Verwendung der Software GenAlEx v.6.503 (Peakall & Smouse 2006, 2012) visualisiert.

Zuletzt wurden genetische Diversitätsmaße mit GenAlEx berechnet. Hierbei wurden neben paarweisen F_{ST} Werten, auch eine PCoA mit allen Referenz und Untersuchungsbeständen gerechnet. Zudem wurden Parameter wie die effektive Anzahl der Allele, Heterozygotie, sowie der Inzuchtskoeffizient auf Populationsebene berechnet.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Herkunftsfrage

Ein erster Structure Lauf inkludierte alle 12 europäischen Populationen, sowie 18 Referenzherkünfte aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet. Bei zwei angenommenen Clustern ($K = 2$) wurden die beiden Sorten (Küsten vs. Inland) unterschieden. Hierbei wurden die Referenzpopulationen R17, R20, R22, R24, R26, R28, R33, R39, sowie die Populationen HE2 und RP2 klar der Inlandsdouglassie zugewiesen. Zudem zeigte die Population HE4 gemischte Ergebnisse und Individuen wurden teils der Inlandsform und der Küstendouglassie zugeteilt. Des Weiteren ist in diesem Lauf eine weitere genetische Untergliederung der Referenzherkünfte mit zunehmenden Clustern zu sehen.

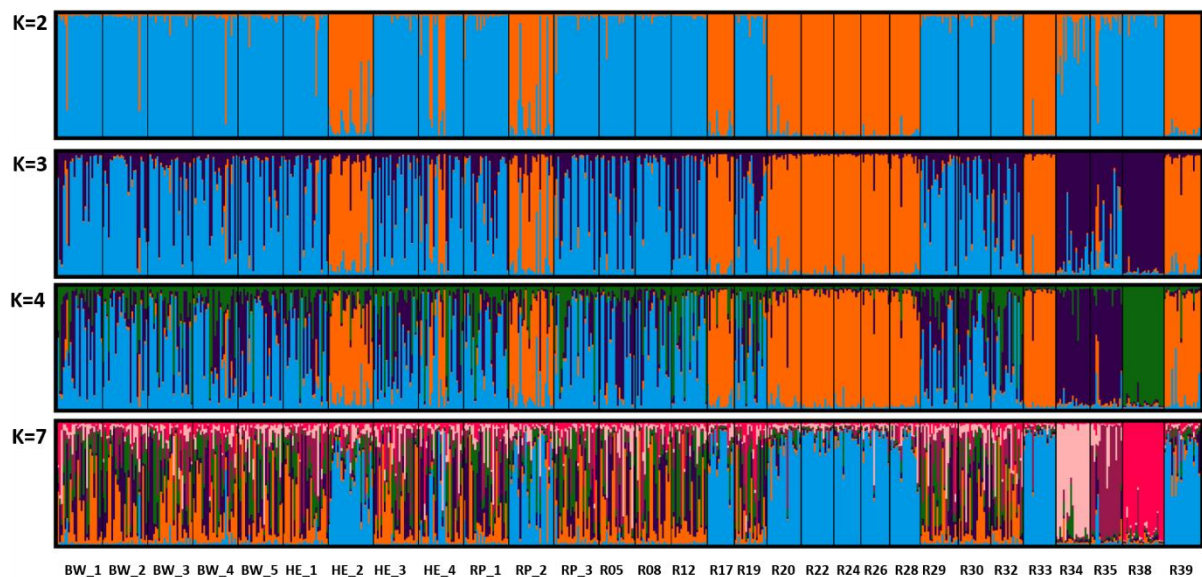


Abbildung 3 – Structure Lauf mit allen Individuen der beprobten Bestände, sowie aller Referenzbestände
(Die Referenzbestände sind mit R codiert)

Um eine weitere Ansprache der genaueren Herkunft durchzuführen, wurden nun der Datensatz nach den beiden Varietäten getrennt und erneut mittels Structure untersucht.

3.1.1 Inlandsdouglassie

Ein weitere Structure Lauf beinhaltete nur Populationen die im vorrigen Structure Lauf als Inlandsdouglassien angesprochen wurden. Dies beinhaltet die Populationen HE2 und RP2 sowie die Referenzherkünfte R_17, R_20, R_22, R_24, R_26, R_28, R_33, und R_39. Zudem wurde ein Structure Lauf mittels der Option LocPrior durchgeführt, was gerade bei geringen genetischen Differenzierung eine besser Auflösung zeigen kann.

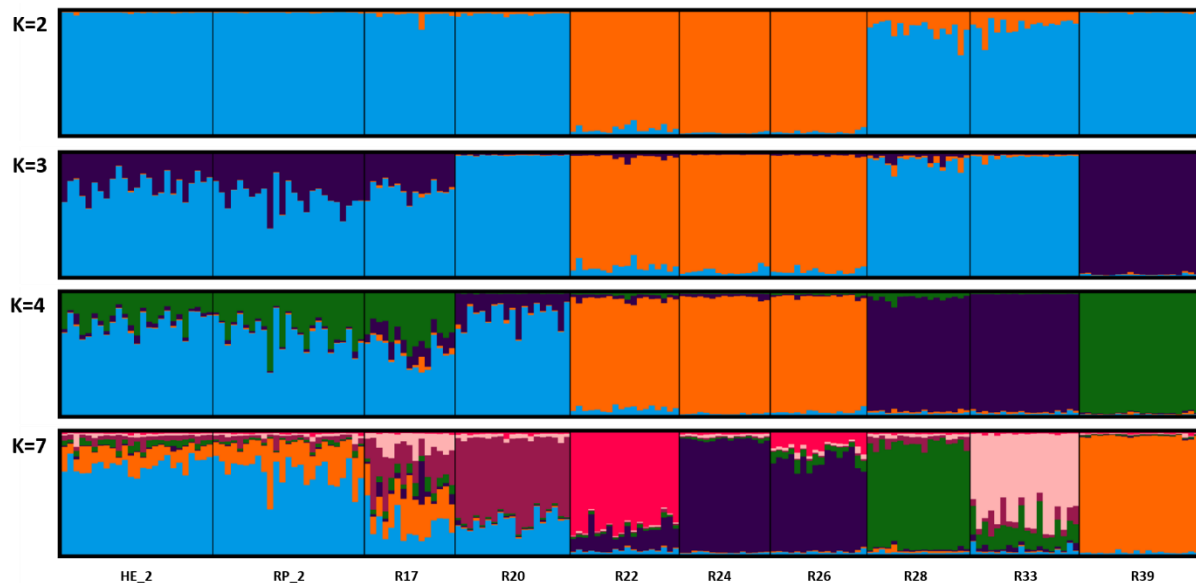


Abbildung 4 – Structure Lauf mit Individuen der beprobten Bestände, sowie aller Referenzbestände, welche der Inlandsdouglassie zugeordnet wurden. (Structure mit LocPrior)

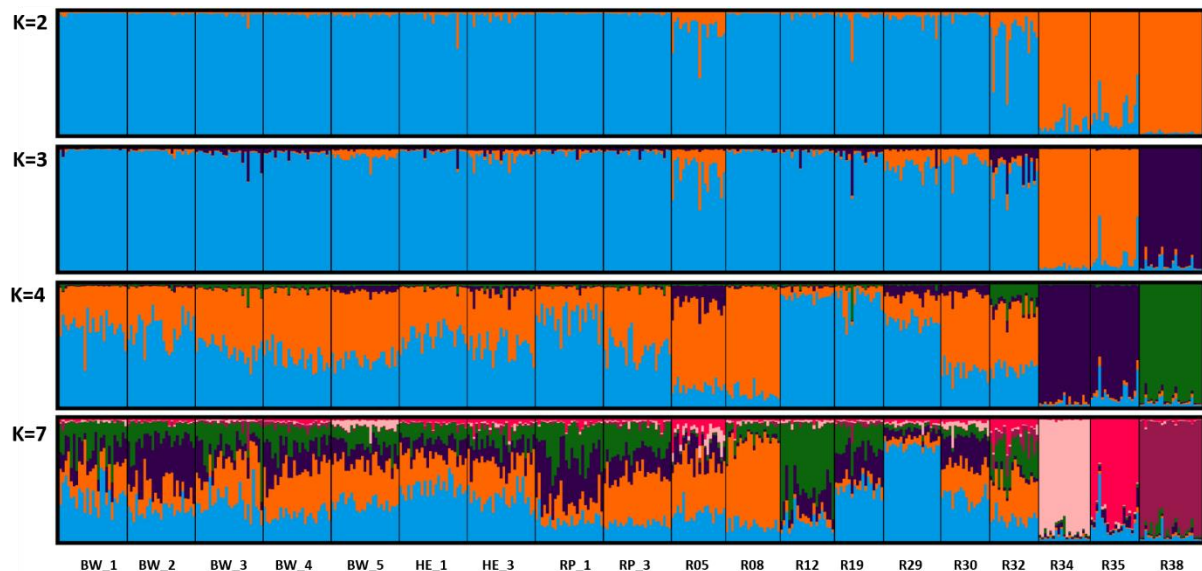
Wie in Abbildung 4 ersichtlich, sehen wir mit der zunehmenden Annahme von Clustern auch eine weitere klare Strukturierung der Populationen. So bildet sich bereits mit K=2 eine Gruppe der südlichen Referenzen R_22-R_26 (Arizona, New Mexico, Colorado). Dieses Cluster zeigt wiederum ab K=5 eine Abspaltung der Population R_22 zu den Populationen R_24 und R_26. Mit Bezug auf die zu überprüfenden Populationen zeigen die Populationen HE2 und RP2 eine Zuordnung und Affinität zu den Referenzen R17 (Südosten; Britisch-Kolumbien) und R20 (Nordosten; Washington) sowie R39 (Nördliche Rocky Mountains). Dies ist auch schlüssig mit den Ergebnissen der PcoA (Abbildung 6). Mit Blick auf die F_{st} Werte zeigt sich allerdings einer höhere Ähnlichkeit mit der Population zu R_17 und R20 (geringsten Werte in Bezug auf die beiden Referenzpopulationen). Nachdem die beiden Referenzen in einem benachbarten Gebiet liegen, kann dies als grober Ursprung angesprochen werden.

3.1.2 Küstendouglassie

Zur Analyse der genaueren Herkunft der Küstendouglassien wurde eine dritte Structure Analyse durchgeführt, welche nur Populationen dieser Varietät beinhaltete. Zudem wurde Population HE4 entfernt, da diese sowohl aus Individuen der Inlands- und Küstenvarietät bestand.

Abbildung 5 – Strucure Lauf mit allen Individuen der beprobten Bestände, sowie aller Referenzbestände, die zuvor der Küstendouglasie zugeordnet wurden.

(Die Referenzbestände sind mit 9 anstatt R codiert; Hintergrund ist das Datenformat in Structure: 905=R_05)



Generell ist zu sehen, dass innerhalb der Populationen der Küstendouglasie weniger genetische Differenzierung zu finden ist. Mit einer ansteigenden Anzahl von Clustermöglichkeiten, zeigt sich zunächst eine Differenzierung der nördlichen (R38, Britisch Kolumbien) und südlichen Referenzpopulationen (R34 & R 35, Kalifornien). Es ist zudem erkennbar, dass innerhalb des Kernareals (Oregon, Washington) die genetische Struktur weniger differenziert ist und so auch innerhalb der Referenzpopulationen keine weiteren eindeutigen Cluster ausgebildet werden.

Mit diesen Ergebnissen lassen sie die Randverbreitungsgebiete im Norden und Süden als Ursprung der europäischen Bestände ausschließen. Zudem lassen sie eine Herkunft aus dem Kerngebiet der Küstendouglasie erahnen. Nachdem dieses Gebiet durch eine geringe genetische Differenzierung, durch hohen Genfluss und große zusammenhängende Populationsstrukturen geprägt ist – ist eine klare Zuordnung hier schwierig.

3.2. Genetische Differenzierung zwischen den beprobten deutschen Beständen

Die Berechnung der paarweisen Fixationsindizes (F_{ST}) als Maß für die genetische Differenzierung ermöglicht eine zusätzliche Bewertung der genetischen Beziehungen zwischen den Populationen.

POP	BW1	BW2	BW3	BW4	BW5	HE1	HE2	HE3	HE4	RP1	RP2	RP3
BW1	0.000											
BW2	0.012	0.000										
BW3	0.012	0.013	0.000									
BW4	0.013	0.014	0.013	0.000								
BW5	0.009	0.012	0.011	0.011	0.000							
HE1	0.010	0.012	0.009	0.014	0.010	0.000						
HE2	0.034	0.030	0.031	0.029	0.031	0.033	0.000					
HE3	0.010	0.012	0.011	0.012	0.010	0.008	0.033	0.000				
HE4	0.010	0.016	0.014	0.016	0.012	0.014	0.031	0.013	0.000			
RP1	0.011	0.011	0.014	0.016	0.012	0.013	0.029	0.013	0.012	0.000		
RP2	0.024	0.024	0.026	0.023	0.024	0.027	0.014	0.027	0.021	0.024	0.000	
RP3	0.010	0.015	0.013	0.012	0.010	0.012	0.032	0.013	0.013	0.012	0.026	0.000

Tabelle 1a – Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte als Maß für die genetische Differenzierung der Beprobten Populationen.(rote Populationen markieren Bestände klassifiziert als Inlandsdouglasie)

Die Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte zeigt eine vergleichsweise geringe genetische Differenzierung zwischen den deutschen Beständen innerhalb der beiden Varietäten (Tabelle 2a). Die Unterschiede der Küsten- vs. Inlandsbestände ist deutlich ausgeprägt.

Mit Blick auf die Küstendouglasie ist zu erkennen, dass es eine generell große genetischen Ähnlichkeit zwischen den beprobten Beständen gibt. Die paarweisen F_{ST} Werte liegen hier im Schnitt bei 0.019. Für die wurden nur zwei Populationen angesprochen, die mit einem F_{ST} Wert von 0.014 eine hohe genetische Ähnlichkeit aufweisen.

3.3 Genetische Differenzierung der beprobten Bestände zu den Referenzproben

Betrachtet man die Inlandsdouglasie liegen die geringsten F_{ST} -Werte zu den Referenzen R_17, R_20, und R_28 vor. Für die Küstendouglasie zeigen die Referenzen R_05, R_08, R_29 und R_30 die höchste genetische Ähnlichkeit (Tabelle 2b).

Tabelle 2b – Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte als Maß für die genetische Differenzierung der Beprobten Populationen in Bezug zu den Referenzpopulationen (Küstendouglasie). (gelbe Werte markieren geringe F_{ST} Werte, rote weisen auf erhöhte F_{ST} Werte hin)

POP	BW1	BW2	BW3	BW4	BW5	HE1	HE3	RP1	RP3
R_32	0.017	0.025	0.021	0.023	0.021	0.019	0.019	0.021	0.019
R_38	0.041	0.045	0.042	0.041	0.039	0.044	0.041	0.043	0.041
R_05	0.018	0.019	0.017	0.020	0.015	0.015	0.018	0.018	0.019
R_08	0.016	0.019	0.014	0.016	0.013	0.015	0.014	0.020	0.016
R_12	0.020	0.022	0.019	0.024	0.020	0.019	0.024	0.018	0.019
R_19	0.018	0.018	0.021	0.021	0.019	0.020	0.022	0.018	0.020
R_30	0.016	0.017	0.016	0.019	0.014	0.016	0.016	0.018	0.021
R_29	0.015	0.018	0.014	0.018	0.015	0.012	0.014	0.019	0.019
R_34	0.038	0.038	0.036	0.042	0.031	0.039	0.037	0.039	0.042
R_35	0.035	0.034	0.034	0.040	0.035	0.029	0.031	0.036	0.042

Tabelle 3c – Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte als Maß für die genetische Differenzierung der Beprobten Populationen in Bezug zu den Referenzpopulationen (Inlandsdouglasie).

POP	HE2	RF2
11	0.014	0.000
R_39	0.0463	0.0410
R_17	0.0276	0.0266
R_20	0.0341	0.0324
R_28	0.0277	0.0318
R_33	0.0399	0.0394
R_22	0.0475	0.0496
R_24	0.1621	0.1626
R_26	0.0971	0.0952

Neben den paarweisen F_{ST} Werten der einzelnen Populationen wurde auch eine Hauptkomponenten Analyse durchgeführt. Hierbei ist auch eine eindeutige Gruppierung der Inlands bzw. Küstendouglasie zu erkennen.

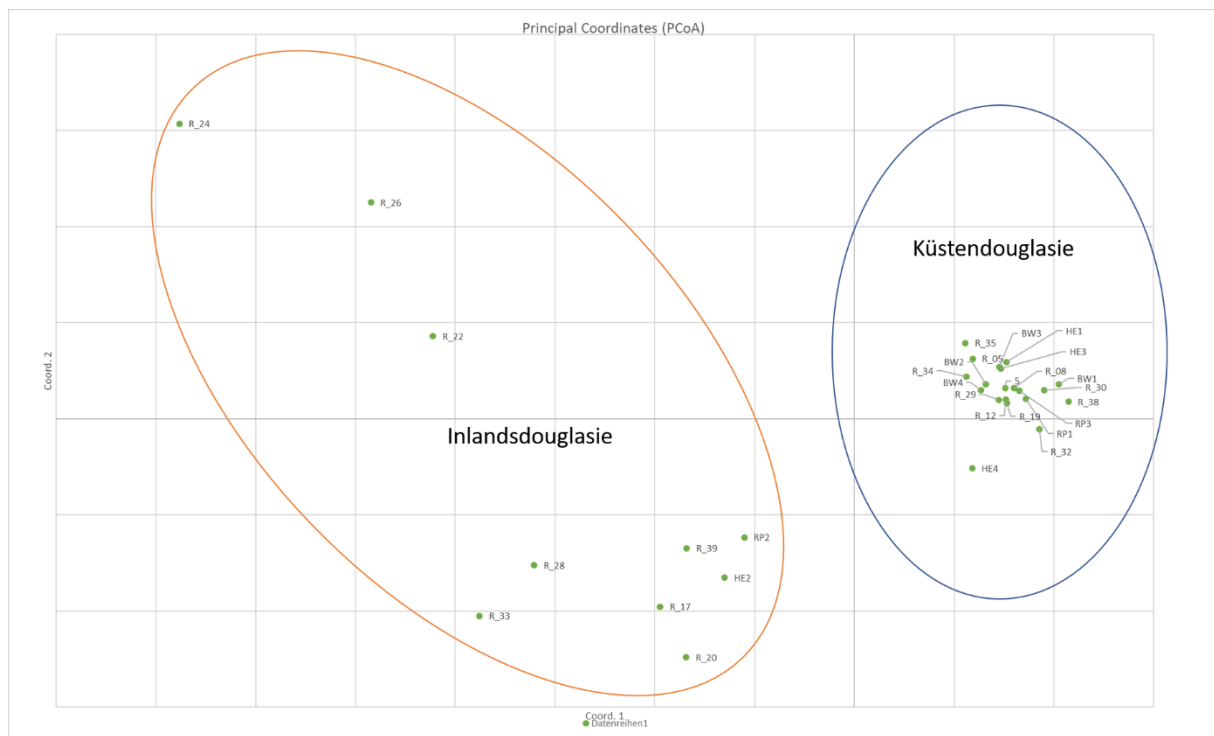


Abbildung 6 - Darstellung der ersten beiden synthetischen Variablen (Koordinaten) einer Hauptkoordinatenanalyse (PCoA) auf der Grundlage von paarweisen F_{ST} s zwischen allen Populationen.

3.3 Genetische Diversität

Mittels der Software Genalex wurden anhand der Genotypenliste die genetischen Parameter N_a (tatsächliche Anzahl der Allele), A_e (effektive Anzahl der Allele), H_o (beobachtete Heterozygotie), H_e (erwartete Heterozygotie), und der Inzuchtskoeffizient (F) berechnet. Im Vergleich zu den Referenzbeständen aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet zeigt sich eine vergleichbare hohe genetische Diversität. Die effektive Anzahl der Allele ist im Vergleich zu den Referenzpopulationen höher. Die Abweichung der erwarteten zur beobachteten Heterozygotie wird zur Berechnung des Fixierungsindex herangezogen, der als Indikator für mögliche Inzucht herangezogen werden kann. Hier zeigen die deutschen Bestände höhere Inzuchtswerte im Vergleich zu den Durchschnittswerten der jeweiligen Varietäten (Inland: 0.26; Küste 0.19). Die höchsten Inzuchtswerte zeigen hierbei die beiden Populationen HE2 und RP2.

Tabelle 6 Genetische Diversitätsmaße

Na = mittlere Anzahl von Allelen pro Genort, Ne = effektive Anzahl von Allelen pro Genort (am höchsten, wenn alle Allele gleich häufig sind), Ho = beobachtete Heterozygotie, He = erwartete Heterozygotie im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, F = Fixierungsindex.

Pop	Varietät	Na	SE +/-	Ne	SE +/-	Ho	SE +/-	He	SE +/-	F	SE +/-
BW1	Test	17.7	2.15	10.51	1.71	0.70	0.06	0.88	0.02	0.21	0.06
BW2	Test	17.7	2.37	11.11	1.86	0.71	0.06	0.89	0.02	0.20	0.06
BW3	Test	16.6	1.60	10.94	1.23	0.73	0.07	0.89	0.02	0.19	0.07
BW4	Test	16.8	1.94	10.13	1.44	0.76	0.06	0.88	0.02	0.14	0.06
BW5	Test	18.4	1.94	11.77	1.61	0.73	0.07	0.89	0.02	0.19	0.08
HE1	Test	17.9	2.12	11.15	1.60	0.74	0.06	0.88	0.03	0.16	0.06
HE2	Test	16.9	2.17	10.11	1.69	0.64	0.08	0.87	0.03	0.27	0.07
HE3	Test	17.6	1.87	10.37	1.20	0.76	0.07	0.88	0.02	0.15	0.06
HE4	Test	17.5	1.98	10.97	1.65	0.64	0.06	0.88	0.02	0.29	0.06
RP1	Test	16.4	1.95	10.10	1.62	0.64	0.05	0.88	0.02	0.27	0.05
RP2	Test	16.8	2.13	10.16	1.43	0.58	0.08	0.88	0.02	0.35	0.08
RP3	Test	16	1.45	9.04	1.07	0.72	0.06	0.87	0.02	0.19	0.06
R_32	Küste	13.2	1.38	8.13	0.93	0.74	0.04	0.86	0.02	0.14	0.04
R_38	Küste	10.2	1.04	5.17	0.54	0.62	0.09	0.79	0.02	0.21	0.11
R_05	Küste	15	1.27	9.34	1.15	0.71	0.07	0.87	0.02	0.19	0.07
R_08	Küste	14.2	1.46	9.00	1.08	0.74	0.06	0.86	0.03	0.15	0.06
R_12	Küste	13.6	1.41	8.37	0.97	0.70	0.05	0.86	0.02	0.20	0.05
R_19	Küste	13.8	1.69	9.26	1.50	0.69	0.06	0.87	0.02	0.21	0.07
R_30	Küste	14.9	1.39	9.46	1.22	0.68	0.07	0.87	0.02	0.22	0.07
R_29	Küste	16	1.78	11.38	1.62	0.75	0.06	0.88	0.03	0.15	0.06
R_34	Küste	10.5	1.19	6.77	0.92	0.57	0.08	0.82	0.03	0.31	0.09
R_35	Küste	11.9	1.21	6.45	0.64	0.73	0.07	0.83	0.02	0.13	0.07
R_39	Inland	10.9	0.98	6.25	0.71	0.59	0.07	0.81	0.03	0.27	0.09
R_17	Inland	10.8	1.18	7.39	0.85	0.55	0.09	0.85	0.02	0.36	0.10
R_20	Inland	13.4	1.73	8.64	1.43	0.59	0.10	0.84	0.03	0.32	0.11
R_28	Inland	14.5	2.06	9.90	1.60	0.59	0.10	0.85	0.04	0.33	0.10
R_33	Inland	13.8	2.15	9.16	1.71	0.49	0.09	0.82	0.05	0.42	0.10
R_22	Inland	12.9	2.34	9.04	1.90	0.72	0.06	0.80	0.05	0.06	0.13
R_24	Inland	9.3	2.36	7.07	1.92	0.51	0.11	0.60	0.13	0.13	0.06
R_26	Inland	11.4	2.03	8.13	1.84	0.61	0.08	0.75	0.09	0.19	0.05

4. Zusammenfassung

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass ein Großteil (9/12) der untersuchten Bestände einstimmig über die statistischen Methoden der Küstendouglasie zuordnen

werden können. Hierdurch wurden die Bestände HE2 und RP2 klar der Inlandsvarietät zugeordnet. Für die Population HE4 ist keine einheitliche Zuordnung möglich., da diese Bestände sowohl Individuen enthalten die klar der Inlands- sowie Küstendouglasie zugeordnet werden enthält. Eine morphologische Begutachtung dieser Bestände wäre interessant, um zu sehen in wie weit die Individuen diese Merkmale widerspiegeln. Im Allgemeinen findet man im Verbreitung der Inlandsdouglasie eine höhere genetische Strukturierung, was auch eine potentielle Bestimmung der Herkunft erleichtert. Beide Inlandsbestände zeigen über alle statistische Test eine genetische Ähnlichkeit zu den Referenzbeständen R_17 und R_20, was als Bezugsquelle den Nordosten Washingtons und Südosten von Britisch-Kolumbien vermuten lässt.

Für die Bestände die der Küstendouglasie zugeordnet werden ist eine Ansprache der Herkunft schwieriger. Während die Referenzbestände im Norden und Süden klar differenziert werden können, zeigt keiner der Untersuchungsbestände eine Affinität zu diesen natürlichen Populationen. Durch die zusammenhängende Populationstruktur, haben sich im Kernareal keine klar definierten genetische Cluster herausgebildet, welche für eine kleinräumige Ansprache genutzt werden können. Die untersuchten Bestände zeigen aufgrund der verwendeten Statistiken (z.B. F_{st} Werte) einen Ursprung aus diesem Kernareal.

Zudem ist zu betonen, dass die Zuordnung eines eingeführten Waldbestandes zu einem Ursprung im heimischen Verbreitungsgebiet ihre Grenzen hat und möglicherweise nicht immer möglich oder sinnvoll ist. Erstens kann ein bestimmter Douglasienbestand in Europa aus mehr als einer Provenienz stammen. Zweitens gehören viele Bestände zur zweiten oder höheren Generation der Douglasie in Europa. In diesem Fall können die Mutterbäume einen anderen Ursprung haben als die Pollenspender, und aus dieser Vermischung kann ein neuer Genpool entstehen. Drittens kann die genetische Drift zu starken Verschiebungen im Genpool eines neu eingeführten Bestandes führen. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn das für die Anpflanzung verwendete Saatgut von einer begrenzten Anzahl von Mutterbäumen stammt, deren Allele in der neuen Generation überrepräsentiert sind. Dies kann auch die genetische Differenzierung eines Bestandes von anderen aufblähen. Diese Effekte müssen bei der Interpretation genetischer Analysen, die darauf abzielen, die Herkunft eines nicht einheimischen Waldbaums zu bestimmen, berücksichtigt werden.

Die genetische Vielfalt des Bestands ist im Vergleich zu anderen europäischen und einheimischen Beständen als vergleichsweise hoch einzustufen. Dies deutet darauf hin, dass bei der Gründung des Bestands ausreichend Mutterbäume berücksichtigt wurden. Die genetische Ähnlichkeit der Populationen innerhalb einer Varietät ist insgesamt sehr hoch, was einen ähnlichen Ursprung der Bestände vermuten lässt. Weitere Informationen über das Alter und bestandesgeschichtliche Informationen wären daher interessant. Die teils erhöhten Inzuchtwerte im Vergleich zu den Referenzpopulationen können auch mit unterschiedlichen Methoden der Beprobung und Sammlung in Verbindung stehen, nachdem die deutschen Bestände aus kommerziellem Saatgut etabliert wurden und daher eine begrenzte Anzahl von Mutternbäumen repräsentieren.

5. Danksagung

Gewebepräparation, DNA-Extraktion und -Quantifizierung, PCR, Agarosegel-Elektrophorese und Dokumentation sowie Kapillarelektrophorese wurden von Jakob Ernst, Oraba Alarab-Pusman und Frau Dr. Renata Milčevićova (Institut für Waldbau, BOKU) durchgeführt. Für ihre hochqualitative Arbeit gebührt ihnen große Anerkennung. Die im Rahmen des Projekts CC-Douglas (van Loo et al. 2015, Hintsteiner et al. 2018, Neophytou et al. 2020) gewonnene DNA wurde zur Genotypisierung der einheimischen Populationen verwendet. Wir bedanken uns für die Möglichkeit, diese Proben für die Zwecke dieser Arbeit zu verwenden.

Literature

Falush, D., Stephens, M., & Pritchard, J. K. (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164:1567-1587

Felsenstein, J. (1993). PHYLIP (phylogeny inference package), version 3.5 c. Program distributed by the author, website: <https://evolution.genetics.washington.edu/phylip/getme-new1.html>

Fewster, R. M. (2017). Some applications of genetics in statistical ecology. *AStA Advances in Statistical Analysis*, 101:349-379.

Hintsteiner, W. J., van Loo, M., Neophytou, C., Schueler, S., & Hasenauer, H. (2018) The geographic origin of old Douglas-fir stands growing in Central Europe. *European Journal of Forest Research* 137:447-461

Jakobsson, M., & Rosenberg, N. A. (2007). CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23:1801-1806.

Kopelman, N.M., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N.A. (2015) CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across KMolecular Ecology Resources 15:1179-1191

Matschiner, M., & Salzburger, W. (2009). TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics*, 25:1982-1983

Neophytou, C., van Loo, M., Hasenauer, H. (2019) Genetic diversity in introduced Douglas-fir and its natural regeneration in Europe. *Forestry* 93:535-544

Peakall, R.O., Smouse, P.E. (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Resources* 6:288-295

Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics* 28:2537-2539

Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A (2004) GeneClass2: a software for genetic assignment and first generation migrant detection. *Journal of Heredity* 95:536-539

- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959
- Rambaut, A. (2017). FigTree-version 1.4. 3, a graphical viewer of phylogenetic trees. Computer program distributed by the author, website: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.
- Slavov, G. T., Howe, G. T., Yakovlev, I., Edwards, K. J., Krutovskii, K. V., Tuskan, G. A., ... & Adams, W. T. (2004) Highly variable SSR markers in Douglas-fir: Mendelian inheritance and map locations. *Theoretical and Applied Genetics* 108:873-880
- Szpiech, Z.A., Jakobsson, M. and Rosenberg, N.A. (2008) ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics* 24, 2498–2504.
- van Loo, M., Hintsteiner, W., Pötzelsberger, E., Schüller, S., & Hasenauer, H. (2015). Intervarietal and intravarietal genetic structure in Douglas-fir: nuclear SSR s bring novel insights into past population demographic processes, phylogeography, and intervarietal hybridization. *Ecology and Evolution* 5:1802-1817.