

Genetische Ressourcen der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) in Nordwestdeutschland: Erkenntnisse aus 15 Jahren Inventur

(Mit 3 Abbildungen und 4 Tabellen)

AKI MICHAEL HÖLTKEN^{1,*)} und WILFRIED STEINER¹⁾

(Angenommen Juli 2022)

DOI-Nummer: 10.23765/afjz0002083

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Douglasie; genetische Vielfalt; geographischer Ursprung; Saatguterntebestände; Samenplantagen; Genmarker.

Douglas fir; genetic variability; geographic origin; seed stands; seed orchards; gene marker.

1. EINLEITUNG

Für den erfolgreichen Anbau der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] FRANCO) in Deutschland eignen sich vorwiegend Provenienzen der Küstendouglasie (*P. menziesii* var. *menziesii*) aus den pazifischen Küstenregionen Nordamerikas. Diese erstrecken sich im westlichen Teil ihres natürlichen Verbreitungsgebietes von der Pazifikküste bis zum Kamm des Kaskadengebirges (Washington und Oregon, USA, sowie Küstengebiete Kanadas). Anbauversuche in Deutschland haben gezeigt, dass sich diese Herkünfte als deutlich widerstandsfähiger gegenüber biotischen und abiotischen Einflüssen (u.a. Rostige Douglasienschütte, Spätfröste etc.) erweisen als jene östlich des Kaskadenkamms (vgl. KLEINSCHMIT et al., 1974; 1991; KONNERT, 2009; KONNERT und RUETZ, 2006a, 2011; RAU 1985, 2002, 2006; SPELLMANN et al., 2015; WELLER und JANSEN, 2017). Nur in kontinentaler geprägten Gebieten ostdeutscher Landesteile sind teilweise auch Provenienzen der Inlandsdouglasie (*P. menziesii* var. *glauca*) oder Übergangsformen empfohlen worden, da diese früher in die Winterruhe eintreten und daher weniger unter frühen Frösten leiden bzw. wegen ihrer Anpassung an tiefe Wintertemperaturen weniger empfindlich gegen Winterfrost sind (vgl. BRAUN, 1996, 1999; BRAUN und SCHMIEDEL, 1985; SCHOBER und MEYER, 1955; SCHOBER, 1963; SCHÖNBACH, 1953, 1958).

Die Küstenprovenienzen der Douglasie zeigen auf den meisten Standorten in Nordwestdeutschland eine hohe Wuchsleistung und Qualität, obwohl sich die klimatischen und edaphischen Gegebenheiten teilweise deutlich von denen im natürlichen Verbreitungsgebiet unterscheiden. Jährlich wiederkehrende Großwetterlagen mit bis zu mehrere Monate andauernden sommerlichen Dürreperioden sind in Küstenregionen westlich der Kas-

kaden keine Seltenheit. Die dafür erforderliche Toleranz gegenüber zeitweiser Trockenheit wird physiologisch auf einen im Vergleich zu anderen Koniferen effektiveren Kontrollmechanismus der Stomata zurückgeführt (LASSOIE und SALO, 1981; GRIEU et al., 1988; LÉVESQUE et al., 2013, 2014). Hierauf begründen sich nicht zuletzt die hohen Erwartungen an die Douglasie vor dem Hintergrund prognostizierter Klimaveränderungen. Darüber hinaus lässt sie sich waldbaulich leicht in heimische Waldökosysteme integrieren, um als Mischbaumart nicht mehr standortgemäße Baumarten abzulösen und damit waldbauliche Risiken zu senken bzw. zu verteilen (ST. CLAIR und HOWE, 2007; JENSSEN, 2009; SPELLMANN et al., 2011).

Da die Weichen für einen erfolgreichen Anbau der Douglasie bereits zum Zeitpunkt der Saatguternte gestellt werden, sollte für die künstliche Verjüngung hochwertiges Vermehrungsgut mit geeigneter genetischer Ausstattung verwendet werden. Aus diesem Grunde evaluiert die Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (NW-FVA) zugelassene oder zur Zulassung vorgesehene Saatguterntebestände (SEB) und Samenplantagen (SP) für ihre Trägerländer Hessen, Niedersachsen, Sachsen-Anhalt und Schleswig-Holstein. Da die Beurteilung der geographischen Herkunft (Küsten- bzw. Inlandsformen) nach phänotypischen Merkmalen nicht immer zuverlässig ist, werden für eine genauere Einschätzung schon seit mehreren Jahrzehnten biochemisch-genetische Analysemethoden eingesetzt (vgl. YEH und O'MALLEY, 1980; MERKLE und ADAMS, 1987; MERKLE et al., 1987; LI und ADAMS, 1989; RAU, 2002). Auch die genetische Vielfalt innerhalb der Bestände wird berücksichtigt. Denn bei Nachkommen wenig variabler oder eng verwandter Individuen kann selbst bei passender Herkunft mit einem genetischen Flaschenhals und in der Folge auch mit inzuchtbedingten Wertverlusten in den Folgegenerationen gerechnet werden (KONNERT und FUSSI, 2012).

In dieser Arbeit werden die Ergebnisse aus 15 Jahren genetischer Inventur von Saatguterntevorkommen der Douglasie zusammenfassend vorgestellt (128 SEB und 9 SP). Auch wenn in den letzten Jahren immer mehr Arbeiten mit moderneren DNA-Verfahren publiziert werden, stellt die große Menge an Isoenzym-Daten eine entscheidende Grundlage für die Einschätzung der genetischen Zusammensetzung hinsichtlich geographischer Herkunft und damit die Verwendbarkeit der Douglasienbestände als künftige Saatgutquellen für unterschiedliche Standorte dar. Dies ist von praktischer Relevanz,

¹⁾ Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (NW-FVA), Abteilung Waldgenressourcen, Professor-Oelkers-Straße 6, D-34346 Hann. Münden.

^{*)} Korrespondierender Autor: AKI MICHAEL HÖLTKEN.
Telefon: (49) 551-69401-416. E-Mail: aki.hoeltken@nw-fva.de

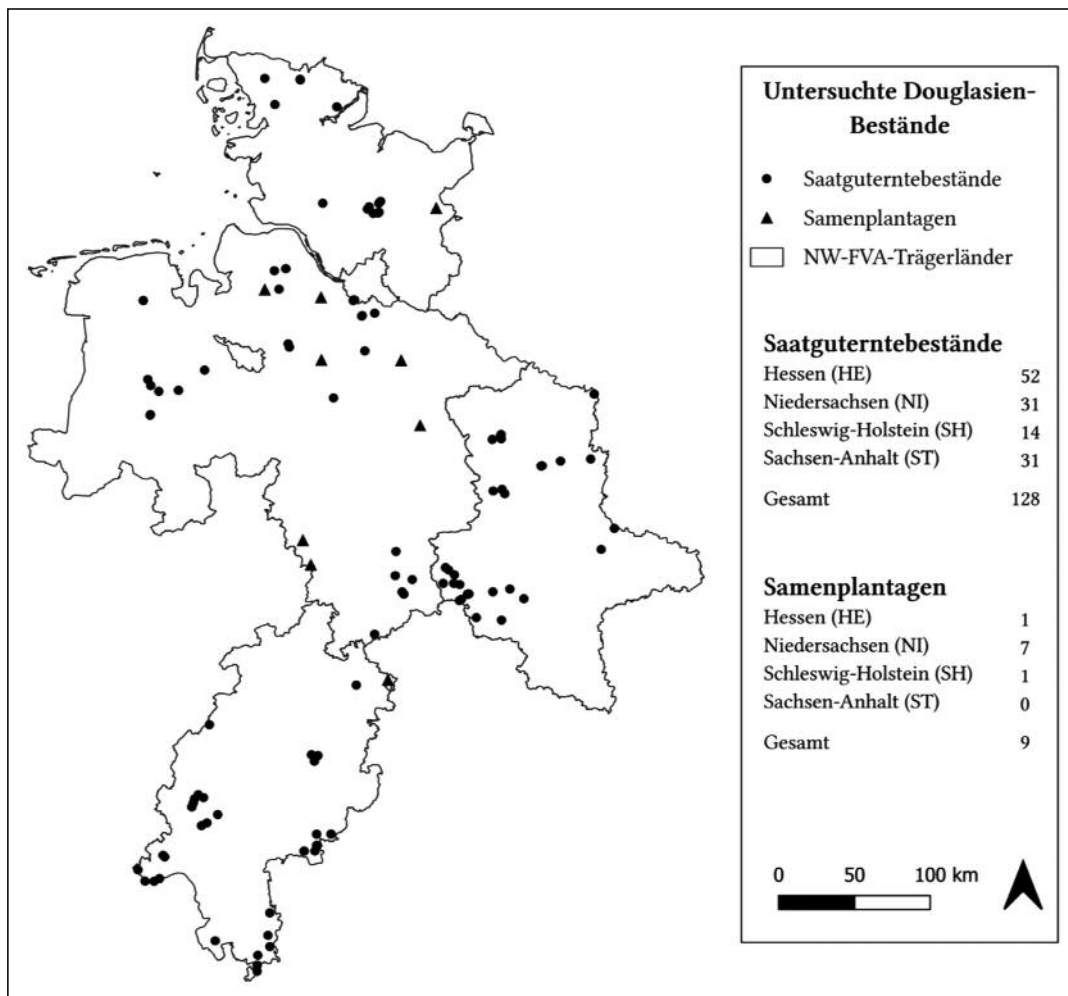


Abb. 1

Standorte der untersuchten 128 Saatguterntebestände und 9 Samenplantagen in den Trägerländern der NW-FVA.
 Locations of the 128 seed stands and 9 seed orchards of Douglas fir investigated within the area of responsibility of the NW-FVA.

denn der steigende Bedarf an Douglasien-Saatgut steht einer abnehmenden Verfügbarkeit geeigneter Saatgutquellen gegenüber, da in vielen Fällen die Mindestkriterien für SEB kaum noch erfüllt werden (abnehmende Bestandsgrößen, ungeeignete Durchforstungsverfahren etc.). Um die genetische Zusammensetzung eines Douglasienbestands kostengünstig und schnell zu ermitteln, stellt die hier verwendete Isoenzymtechnik nach wie vor eine wichtige praxisrelevante und kostengünstige Analyse-methode dar.

Folgende Fragestellungen sollen in dieser Studie näher beleuchtet werden:

- Wie stark ist die Inlandsform in unseren Douglasienbeständen vertreten und gibt es Unterschiede zwischen Bundesländern bzw. Saatgutbeständen und Samenplantagen?
- Wie groß ist die genetische Vielfalt der Douglasienvorkommen in den Trägerländern der NW-FVA (Nieder-

sachsen, Schleswig-Holstein, Hessen und Sachsen-Anhalt) im Vergleich zu den Ursprungsregionen in Nordamerika und welche Schlüsse lassen sich daraus ziehen?

- Führt die Auswahl von Plusbäumen und deren Zusammenstellung in Samenplantagen zu einer Abnahme genetischer Vielfalt?

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Saatguterntebestände und Samenplantagen

Innerhalb der Trägerländer der NW-FVA sind im Zeitraum zwischen 2007 und 2021 insgesamt 128 Saatguterntebestände (SEB) der Douglasie mit Stichprobengrößen zwischen 50 und 80 Bäumen genetisch untersucht worden. *Abb. 1* zeigt die geographische Lage der untersuchten Bestände. In *Tab. 1* sind die relevanten Informationen zu den neun untersuchten Samenplantagen (SP) zusammengefasst.

Tab. 1

Untersuchte Samenplantagen (Nr., Aktenzeichen, Ausgangsmaterial, Art der Vermehrung, Bundesland, Forstamt/Revier, Klone (Anzahl Genotypen)).
Analysed seed orchards (no., label, source material, type of propagation, federal state, forestry office/district, clones (number of genotypes)).

Nr.	Aktenzeichen	Ausgangsmaterial	Art der Vermehrung	Land	Forstamt/Revier	Klone
SP-1	11.105.05	Plusbaumauswahl NI	Pfropflinge	NI	Oldendorf/Wilmeröderberg	233
SP-2	11.105.09	Originalherkunft Humptulips Washington (USA)	Pfropflinge	NI	Harsefeld/Rüstje	121
SP-3	11.105.16	Plusbaumauswahl NI	Pfropflinge	NI	Oldendorf/Welsede	165
SP-4	11.105.17	versch. Originalherkünfte USA (Washington, Oregon), Kanada (British Columbia)	Stecklinge	NI	Oerrel/Oechtringen	287
SP-5	11.105.18	versch. Originalherkünfte USA (Washington, Oregon), Kanada (British Columbia)	Stecklinge	NI	Harsefeld/Hinzel	70
SP-6	11.105.19	versch. Originalherkünfte USA (Washington, Oregon), Kanada (British Columbia)	Stecklinge	NI	Unterlüß/Celle	220
SP-7	11.105.20	Plusbaumauswahl NI	Stecklinge	SH	SHLF/Scharbeutz	88
SP-8	11.105.22	versch. Originalherkünfte USA (Washington, Oregon), Kanada (British Columbia); Plusbaumauswahl NI, SH	Pfropflinge	NI	Rotenburg/Hepstedt	169
SP-9	Q13-12.05.06	versch. Originalherkünfte Kanada (British Columbia)	Pfropflinge	HE	Wehretal/Wanfried	46

Tab. 2

Bezeichnung der untersuchten Isoenzym-Systeme, deren E.C.-Nomenklatur sowie die jeweilige Anzahl an Genorten.
Designation of the isozyme systems investigated, their E.C. nomenclature and the respective number of gene loci.

Enzym	Nomenklatur	Anzahl Genorte
Isocitrat-Dehydrogenase (IDH)	E.C. 1.1.1.42	1
Phosphoglucomutase (PGM)	E.C. 2.7.5.1	2
6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGDH)	E.C. 1.1.1.44	1
Malat-Dehydrogenase (MDH)	E.C. 1.1.1.37	3
Shikimat-Dehydrogenase (SKDH)	E.C. 1.1.1.25	1
Glutamatoxalacetat-Transaminase (GOT)	E.C. 2.6.1.1	3
Phosphoglucose-Isomerase (PGI)	E.C. 5.3.1.9	1

2.2 Genetische Untersuchungen

Genmarker: In Tab. 2 sind die in dieser Studie verwendeten sieben Isoenzym-Systeme aufgeführt. Insgesamt sind damit 12 Genorte einheitlich in allen SEB und SP untersucht worden.

Verwendete Referenzdaten: Um Saatguterntebestände (SEB) und Samenplantagen (SP) hinsichtlich ihrer Herkunft anhand von Isoenzymen zu charakterisieren, wurden Datensätze zu verschiedenen Douglasienherkünften aus der Arbeit von LEINEMANN (1998) herangezogen. Die Daten stammen aus einer genetischen Inventur von Versuchsmaterial gesicherten Ursprungs (IUFRO-Provenienzversuche, siehe Tab. 3). Innerhalb dieser Referenzdatensätze wurden zunächst die maximalen paarweisen Abstandswerte zwischen Küstenbeständen und die mini-

malen Abstandswerte zwischen Küsten- und Inlandsbeständen für die beiden Genloci 6-PGDH und PGM-A kalkuliert. Diese sollten anschließend als Richtwerte für nordwestdeutsche Bestände dienen.

Um genetische Distanzmaße zwischen deutschen und amerikanischen Beständen der Douglasie zu berechnen, dienten die von LEINEMANN (1998) kalkulierten mittleren Allelhäufigkeiten der Genorte 6-PGDH und PGM-A sowohl für Küsten- (IUFRO-Nr. 1021, 1027, 1025, 1026, 1064, 1073) als auch Inlandsvorkommen (IUFRO-Nr. 1016, 1022, 1105, 1108, 1055, 1065, 1068) als Referenz (siehe Tab. 3).

Populationsgenetische Maße: Für die Kalkulation genetischer Unterschiede wurde der paarweise allelische Abstand (d) nach GREGORIUS (1974) verwendet:

Tab. 3

IUFRO-Nummern und geographische Herkunft von sechs Küsten- und sieben Inlandsprovenienzen der Douglasie aus dem internationalen IUFRO-Provenienzversuch von 1974 mit Informationen zu geographischen Koordinaten und Seehöhe (aus LEINEMANN, 1998).

IUFRO numbers and geographical origin of six coastal and seven interior provenances of Douglas-fir from the international IUFRO provenance trial) of 1974 with information on geographical coordinates and altitude (LEINEMANN, 1998).

IUFRO-Nr.	Herkunft	Varietät	Nördl. Breite	Westl. Länge	Seehöhe [m]
1021	British Columbia (Kanada)	Küste	50° 33'	122° 30'	280
1027	British Columbia (Kanada)	Küste	50° 11'	122° 50'	640
1025	British Columbia (Kanada)	Küste	50° 19'	126° 13'	90
1026	British Columbia (Kanada)	Küste	50° 17'	125° 28'	150
1064	Washington (USA)	Küste	47° 48'	123° 58'	240
1073	Washington (USA)	Küste	47° 19'	123° 54'	140
1016	British Columbia (Kanada)	Inland	50° 50'	119° 15'	520
1022	British Columbia (Kanada)	Inland	50° 32'	119° 24'	760
1105	British Columbia (Kanada)	Inland	54° 52'	122° 53'	760
1108	British Columbia (Kanada)	Inland	53° 46'	122° 06'	880
1055	Washington (USA)	Inland	48° 12'	117° 03'	730
1065	Washington (USA)	Inland	47° 47'	117° 12'	610
1068	Washington (USA)	Inland	47° 41'	120° 44'	550

$$0 \leq d_{XY}^k = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n_k} |x_i^k - y_i^k| \leq 1$$

x, y = Häufigkeit des Allels i am k -ten Genlocus, X = Saatguterntebestand bzw. Samenplantage, Y = jeweiliger Referenzdatensatz (Küsten-/Inlandsvarietät).

Dieses Abstandsmaß misst den relativen Anteil an genetischer Information, die zwischen Populationen ausgetauscht werden müssen, um identische genetische Strukturen (= allelische Häufigkeiten) zwischen diesen Populationen zu erhalten (hier: Unterschiede zwischen SEB und jeweiligem Referenzdatensatz Küste/Inland). Die Werte liegen zwischen 0 (identische allelische Strukturen) und 1 (Populationen haben kein Allel gemeinsam).

Aufbauend auf diesem mathematischen Konzept ist auch ein Parameter zur Differenzierung der hiesigen Douglasienbestände untereinander berechnet worden. D_j gibt die genetische Differenzierung eines einzelnen Bestands vom Gesamtkollektiv (= dem Komplement aller anderen Bestände) an (nach GREGORIUS und ROBERDS, 1986; nähere Erklärungen in HATTEMER et al., 1993; S. 270–276):

$$0 \leq D_j = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n_k} |p_i^j - p_i^{kompl.}| \leq 1$$

p = Häufigkeit des Allels i am k -ten Genlocus; j = jeweiliger Saatguterntebestand bzw. Samenplantage; *kompl.* = Komplement aller Bestände.

Zur Charakterisierung der genetischen Vielfalt wurden drei Parameter berechnet: Die beobachtete Anzahl an Allelen pro Genort (N_a), deren effektive Anzahl (= Diversität, N_e) sowie die Allelic Richness (A_R). Der Parameter A_R bedient sich der Methode der „Rarefaction“ und bietet durch wiederholte zufällige Untertichproben aus dem genetischen Datensatz eine verbesserte statistische Aussagekraft, um Unterschiede in der Variation auch in stark schwankenden Stichprobeninventuren zu erkennen (PETIT et al., 1998).

Für die Berechnung populationsgenetischer Parameter sind die Softwarepakete GenAlEx (PEAKALL und SMOUSE, 2012) und GDA_NT (DEGEN, 2021) verwendet worden.

3. ERGEBNISSE

3.1 Diversität und Differenzierung von Saatgutquellen der Douglasie

Um die Unterschiede zwischen der Vielzahl an untersuchten Beständen besser veranschaulichen zu können, sind die Spannweiten der genetischen Diversität und Differenzierung in Form von Box-Plots abgebildet worden (Abb. 2).

Im Mittel über alle Genloci schwankt die Diversität zwischen den untersuchten Beständen zwischen $N_E = 1,126$ und $1,337$. Die Hälfte der Bestände zeigt nur sehr geringfügige Schwankungen der effektiven Allel-anzahlen und bewegt sich zwischen $N_E = 1,211$ und $1,257$.

Bei Betrachtung der einzelnen Genloci zeigt sich, dass insbesondere zwei Isoenzymssysteme für die Spannweiten der oben beschriebenen Gesamtdiversität verantwortlich sind: Die Diversitätswerte des Genlocus 6-PGDH variieren innerhalb der untersuchten Bestände zwischen $N_E = 1,000$ (vollständig monomorph) und $2,261$ (teilweise Majorpolymorphismus mit bis zu fünf Allelen). Die geringste Spannweite kann in den SP beobachtet werden. In den SEB der Bundesländer NI und SH liegen ebenfalls niedrige Werte zwischen $N_E = 1,000$ und $1,324$ vor (zwei Ausreißer in NI mit N_E bis $1,484$). Die Spannweite in HE ist geringfügig höher mit Werten von $N_E = 1,034$ bis $1,448$ mit zwei auffallenden Ausreißern ($N_E = 1,978$ und $2,060$). Besonders auffällig sind die Diversitätswerte im Bundesland ST. Hier wurde die gesamte Spanne an Diversitätswerten zwischen $1,000$ und $2,261$ beobachtet, wobei keiner der Werte als Ausreißer interpretiert werden kann. Die Hälfte der Werte in ST liegt zwischen $N_E = 1,167$ und $1,804$. Mit einem

Median von $N_E = 1,444$ sind die Werte damit deutlich höher als die der anderen Bundesländern (Mediane zwischen $1,152$ in SH und $1,195$ in den SP).

Ein weiterer Isoenzym-Locus mit deutlich erhöhten Spannweiten der Diversitätswerte ist PGM-A. Auch hier stechen die SEB in ST deutlich hervor. Die Werte für N_E reichen von minimal $1,206$ bis maximal $2,477$. Auch an diesem Genlocus kann keiner der Werte innerhalb von ST als Ausreißer gewertet werden. Bei Betrachtung aller untersuchten Vorkommen in den vier Bundesländern sind es aber gerade die Bestände aus ST, die die extremen Abweichungen darstellen. Insgesamt 29% der Bestände ST sind in der Gesamtbetrachtung über alle Trägerländer an den Ausreißern mit hohen Werten zwischen $N_E = 1,991$ und $2,477$ beteiligt.

An den übrigen Genloci (hier nicht abgebildet) weichen die Spannweiten der Diversitätswerte zwischen den vier Bundesländern deutlich geringfügiger voneinander ab.

Die Werte der genetischen Differenzierung (D_j) der einzelnen Douglasienvorkommen zeigen im Mittel über alle 12 Isoenzym-Genloci nur geringfügige Unterschiede (Abb. 2). Der Minimalwert liegt bei $D_j = 0,018$. Der Maximalwert von $D_j = 0,133$ ist für einen SEB in ST berech-

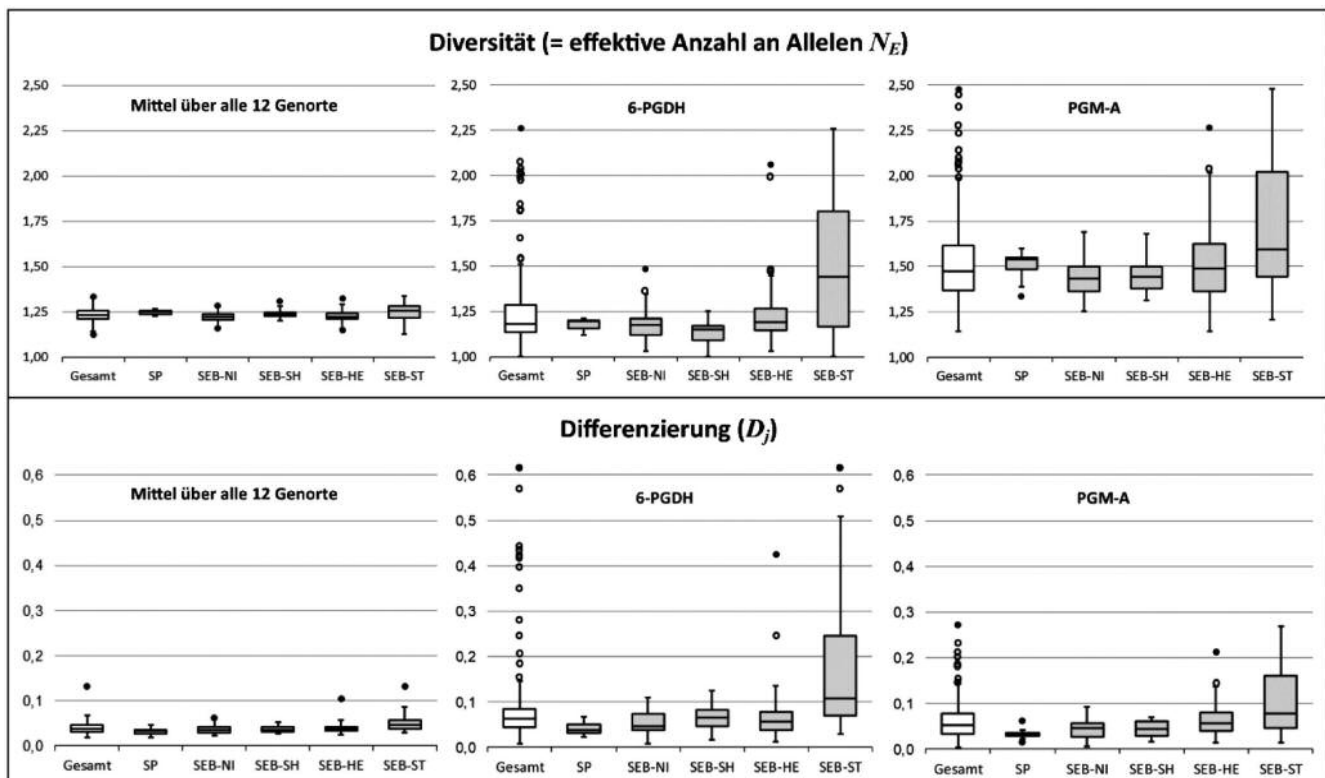


Abb. 2

Genetische Diversität (N_E = effektive Anzahl an Allelen) und Differenzierung (D_j) der untersuchten Douglasienbestände sowie deren Spannweiten im Mittel für alle zwölf Isoenzym-Genorte sowie für die beiden einzelnen Genloci 6-PGDH und PGM-A (aufgeteilt in Gesamtpool, Samenplantagen [SP] und Saatguterntebestände [SEB] nach Bundesländern).

Genetic diversity (N_E = effective number of alleles) and differentiation of the investigated Douglas fir stands and their range at twelve isozyme loci (mean) and the two single loci 6-PGDH and PGM-A (separated in the total sample pool, seed orchards and seed stands according to federal states).

net worden. Bei der Hälfte der Bestände (50%-Interquartilabstand) liegt D_j zwischen 0,037 und 0,046.

Bei Betrachtung der einzelnen Genloci fallen hier ebenfalls die Isoenzymssysteme 6-PGDH und PGM-A auf: Die gesamte Spannweite der Werte am Locus 6-PGDH liegt zwischen $D_j = 0,007$ und 0,623. Das bedeutet, dass sich ein Douglassien-Vorkommen an diesem Isoenzym-Genort zu 62,3% in seiner genetischen Ausstattung (hier: allelische Häufigkeitsverteilung) vom Durchschnitt aller anderen Vorkommen unterscheidet. Ein ähnliches Bild, wenn auch nicht so stark ausgeprägt, ist am Genlocus PGM-A zu erkennen. Hier liegen die Werte zwischen dem Minimalwert von $D_j = 0,005$ und einem Maximum von $D_j = 0,273$.

Insgesamt zeigt sich, dass vor allem in den Beständen von ST an den Genloci 6-PGDH und PGM-A eine deutlich erhöhte Spannweite sowohl der Differenzierungs- als auch der Diversitätswerte zu beobachten ist. Bei Betrachtung aller untersuchten Vorkommen in den vier Bundesländern sind es auch bei dem Parameter D_j gerade die Bestände aus ST, die zu den extremen Abweichungen bei den Maximalwerten beitragen. An diesen beiden Genloci kann deshalb von hoher differenzierungseffektiver genetischer Vielfalt gesprochen werden.

3.2 Anteile der Küsten- und Inlandsdouglasie in den untersuchten Vorkommen

Informationen aus Referenzbeständen: Um aus den genetischen Daten Schlüsse für die Beurteilung der geographischen Herkunft hiesiger Saatgutquellen der Douglasie zu ziehen, bedarf es zunächst einer näheren Betrachtung der Spannweiten gefundener genetischer Abstandswerte zwischen Referenzbeständen der Küsten- und Inlandsvarietät (Abb. 3D, berechnet nach Daten aus LEINEMANN, 1998). Die Berechnungen basieren auf den Isoenzym-Genmarkern 6-PGDH und PGM-A mit der höchsten differenzierungseffektiven genetischen Variation.

Zwischen den Referenzbeständen der Küstenherkünfte liegen die genetischen Abstandswerte an diesen Isoenzym-Genorten zwischen $d = 0,062$ und 0,110 (Median: 0,079). Nur ein Ausreißer zeigt einen recht hohen Abstandswert von $d = 0,137$. Hierbei handelt es sich um den nordöstlichsten Küstenreferenzbestand (IUFRO-Nr. 1021) mit einer möglicherweise schon geringen Beimischung der Inlandsform. Die Bestände der Inlandsreferenzen unterscheiden sich etwas stärker. Hier liegen die genetischen Abstandswerte zwischen $d = 0,157$ und 0,248 (Median: 0,187).

Zwischen den Referenzbeständen der Küsten- und Inlandsherkünfte liegen die genetischen Abstände aufgrund der unterschiedlichen Allelhäufigkeiten der beiden diagnostischen Isoenzymssysteme erwartungsgemäß deutlich höher. Die Werte bewegen sich zwischen $d = 0,501$ und 0,540. Ein Ausreißer zeigt mit einem Abstand von $d = 0,447$ den geringsten Wert, wobei es sich hierbei ebenfalls um den nordöstlichsten Küstenreferenzbestand handelt (IUFRO-Nr. 1021).

Vernachlässigt man die Ausreißer, so liegt der maximale Abstand zwischen den Beständen der Küstenrefe-

renz bei $d = 0,110$ und der minimale Abstand zwischen Küsten- und Inlandsreferenzen bei $d = 0,453$. Diese Zahlen sollen im Folgenden als Richtwerte zur Beurteilung der geographischen Herkunft hiesiger Saatgutbestände bzw. Samenplantagen herangezogen werden.

Saatguterntebestände (SEB) und Samenplantagen (SP) in Nordwestdeutschland: Die erhobenen Daten zeigen, dass der größte Teil der untersuchten Saatgutquellen der Douglasie an den diagnostischen Genorten 6-PGDH und PGM-A nur geringe genetische Differenzierungswerte zu den Küstenreferenz-Vorkommen aus der Arbeit von LEINEMANN (1998) aufweist und demnach Küstenprovenienzen zugeordnet werden kann (Abb. 3A, Werte aufsteigend geordnet). Bei 112 von 128 Beständen liegen die Werte zwischen $d = 0,010$ und dem oben hergeleiteten oberen Richtwert von $d = 0,110$. Das bedeutet, dass sich bei diesen Vorkommen die genetischen Strukturen nur zu 1 bis 11% von denen der Küstenreferenzen unterscheiden. In den restlichen 16 Beständen liegen die Werte zwischen $d = 0,111$ und 0,453. Diese Bestände bestehen aus einem erhöhten Anteil an Inlandsformen oder können sogar als nahezu reine Inlandsherkünfte bezeichnet werden. Insgesamt verhalten sich die genetischen Abstandswerte zu den Inlandsreferenz-Vorkommen nahezu umgekehrt proportional zu den Küstenreferenzen (Bestimmtheitsmaß: $R^2 = 0,902$).

Die gefundenen Differenzierungswerte zeigen, dass die untersuchten SP keine Beimischungen der Inlandsdouglasie erkennen lassen (Abb. 3B). Die Spannweite der genetischen Abstandswerte zwischen SP und den Küstenreferenzen ist mit Werten zwischen $d = 0,013$ und 0,041 (Ausreißer: 0,052) sehr gering und die Werte liegen sogar noch deutlich unter denjenigen, die zwischen den Küstenreferenzbeständen selbst gefunden worden sind. Die genetischen Abstände der SP zu den Inlandsreferenzbeständen zeigen nahezu die gleichen Werte wie die der Küstenreferenzbestände (Abstandswerte zwischen $d = 0,500$ und 0,540).

Bei den zugelassenen SEB zeigt sich für die einzelnen Trägerländer ein sehr unterschiedliches Bild (siehe Box-Plots für die Abstandswerte in den Abb. 3B und 3C):

– NI und SH: Die meisten SEB zeigen eine nur geringe genetische Differenzierung zu den Küstenreferenzen der Douglasie (Abstandswerte von $d = 0,020$ bis 0,08). Auch die beiden Ausreißer liegen noch unterhalb des oben festgelegten Richtwertes von $d = 0,110$. Nahezu die gleichen Schlussfolgerungen können aus den genetischen Abstandswerten der SEB zu den Inlandsreferenzen gezogen werden. Bis auf einen Ausreißer in NI ($d = 0,410$) liegen die genetischen Abstände zwischen $d = 0,430$ und 0,539. Insgesamt sind die Bestände in NI und SH damit den Küstenprovenienzen zuzuordnen.

– HE: Der größte Teil der SEB zeigt ebenfalls eine nur geringe genetische Differenzierung zu den Küstenreferenzbeständen und hohe Differenzierung zu den Inlandsreferenzen der Douglasie (Abstandswerte von $d = 0,003$ bis 0,100). Nur zwei Bestände können als Ausreißer betrachtet werden, da ihr Abstand von $d = 0,224$ und 0,346 zu den Küstenreferenzen oberhalb des oben festgelegten Richtwertes liegen. Diese beiden Bestände fallen auch mit ihren geringen genetischen Abstands-

werten zu den Inlandsreferenzen auf ($d = 0,163$ bzw. $0,290$). In diesen Beständen ist auf jeden Fall mit einem erhöhten Mischungsanteil der Inlandsprovenienz der Douglasie zu rechnen.

– ST: Die SEB zeigen hier ein deutlich anderes Bild als in den übrigen Bundesländern. Die Spannweiten der genetischen Abstände zwischen untersuchten Douglasienbeständen und Küsten- bzw. Inlandsreferenzen ist in ST deutlich erweitert (Abb. 3B und 3C). Die Differenzierung zu den Küstenreferenzen liegt zwischen $d = 0,018$ bis $0,453$ und zu den Inlandsreferenzen zwischen $d = 0,075$ bis $0,549$. Nahezu 40% der Bestände überschreiten damit in ST den Richtwert zur Küstenreferenz von $d = 0,110$. Über 50% der Bestände unterschreiten damit den genetischen Richt-Abstandwert zu den Inlandsreferenzen von $d = 0,453$. Es kann also davon ausgegangen werden, dass nahezu die Hälfte der untersuchten SEB in ST Mischungen zwischen Küsten und Inlandsherkünften bis hin zu nahezu reinen Inlandsformen der Douglasie darstellen.

3.3 Genetische Vielfalt der Küstendouglasie in nordwestdeutschen Vorkommen

Da in den Trägerländern der NW-FVA nahezu ausnahmslos die Küsten-Douglasie empfohlen wird, sind in Tabelle 4 auch nur diejenigen Vorkommen in die Berechnung genetischer Variationsparameter eingeflossen, in denen keine Beimischung von Inlandsformen gefunden werden konnten (Basis: ermittelte Richtwerte der genetischen Abstände zu Küsten- und Inlandsreferenzen). Die Kalkulationen beruhen also auf 9 SP und 112 SEB, die aus reinen Küstenprovenienzen zusammengesetzt sind.

Im Vergleich zu den umfangreichen genetischen Inventuren im Ursprungsgebiet der Küstendouglasie (KRUTOVSKI et al., 2009) zeigen die Werte N_A (Anzahl gefundener genetischer Varianten im gesamten Genpool) und N_E (genetische Diversität bzw. effektive Anzahl von allelen pro Vorkommen) nur geringfügige Unterschiede zu den hiesigen Vorkommen. Im Mittel sind in nordwest-

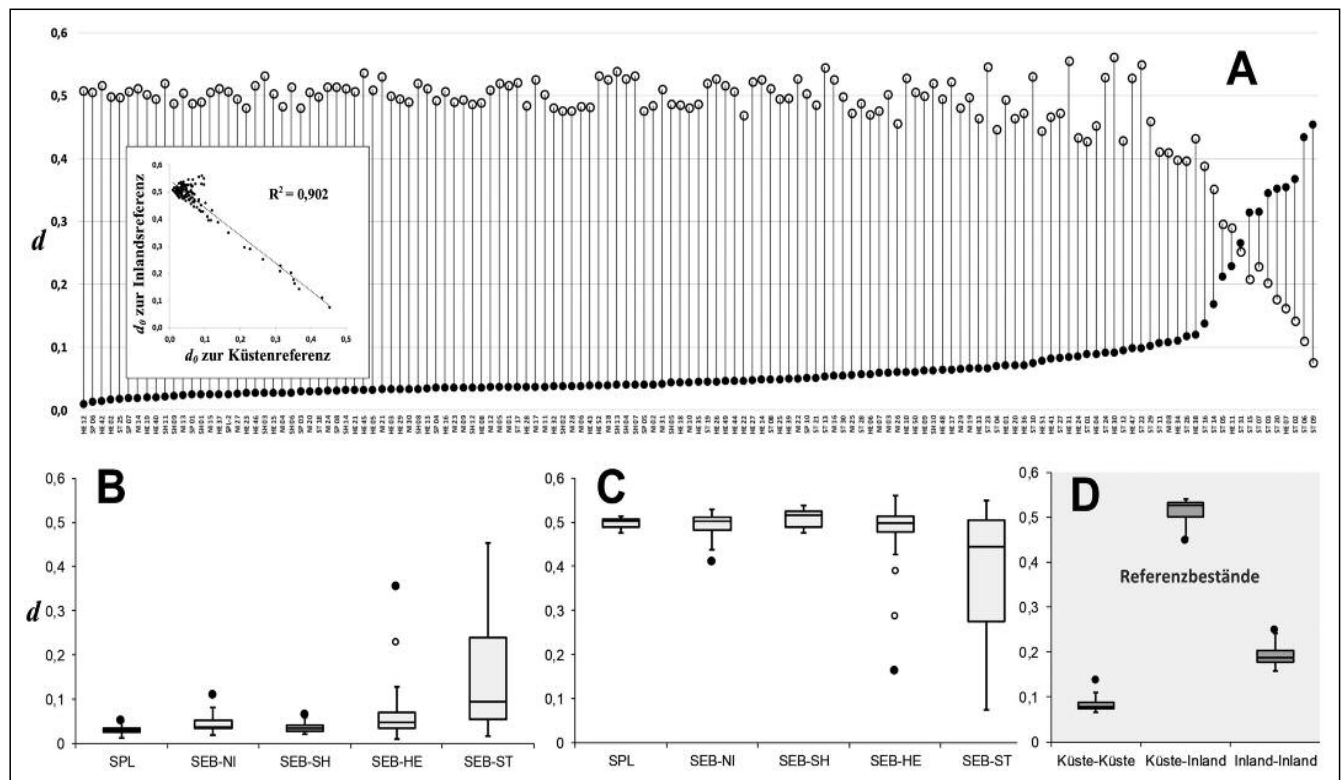


Abb. 3

Genetische Abstände (d) der untersuchten Douglasienbestände zu Referenzmaterial nordamerikanischer Küsten- und Inlandsherkünfte aus der Studie von LEINEMANN (1998) an den Genmarkern 6-PGDH und PGM-A (SPL = Samenplantagen, SEB = Saatguterntebestände, NI = Niedersachsen, SH = Schleswig-Holstein, HE = Hessen, ST = Sachsen-Anhalt);

A: d jedes einzelnen Bestandes (SPL + SEB) zu Küstenreferenzen (●) und Inlandsreferenzen (○) (sortiert nach ●);

B und **C:** Spannweiten der d -Werte für die einzelnen SPL und SEB (getrennt nach Bundesländern) zu Küstenreferenzen (B) und Inlandsreferenzen (C); **D:** Spannweiten der genetischen Abstände zwischen Küstenreferenzbeständen (Küste-Küste), zwischen Küsten- und Inlandsreferenzbeständen (Küste-Inland) sowie zwischen Inlandsreferenzbeständen (Inland-Inland).

Genetic distances (d) of the examined Douglas fir stands to reference material of North American coastal and interior provenances according to LEINEMANN (1998) at the gene markers 6-PGDH and PGM-A (SPL = seed orchards, SEB = seed crop stands, NI = Lower Saxony, SH = Schleswig-Holstein, HE = Hesse, ST = Saxony-Anhalt);

A: d of all investigated stands (SP + SEB) to coastal (●) and interior (○) references (sorted according ●); **B** and **C:** Ranges of d values for seed orchards (SP) and seed crop stands (SEB), separated by federal states, against coastal (B)

and interior (C) references; **D:** Ranges of genetic distances between coastal reference stands (Küste-Küste), between coastal and interior reference stands (Küste-Inland) and between interior reference stands (Inland-Inland).

Tab. 4

Genetische Variation der Küsten-Douglasie in 116 Saatguterntebeständen (SEB) und 9 Samenplantagen (SP) Nordwestdeutschlands im Vergleich zu nordamerikanischen Vorkommen (NAm.) nach KRUTOVSKI et al. (2009).

Parameter: N_A = beobachtete Anzahl an Allelen im gesamten Genpool;

N_E = mittlere effektive Anzahl an Allelen pro Bestand;

A_R = mittlere Allelic Richness pro Bestand

(bezogen auf die kleinste Stichprobe mit $N = 14$ in NAam.)

Genetic variation in coastal Douglas fir consisting of 116 seed stands (SEB) and 9 seed orchards (SP) in northwest Germany in comparison to stands in North America (NAam.) according to KRUTOVSKI et al. (2009).

Parameters: N_A = total number of observed alleles in the

whole gene pool; N_E = mean number of effective alleles

in each population; A_R = mean allelic richness in each population

(referred to the smallest sample size of $N = 14$ in NAam.)

Isoenzym- Genort	N_A			N_E			A_R		
	SEB	SP	NAam.	SEB	SP	NAam.	SEB	SP	NAam.
PGI	5	4	5	1,12	1,10	1,14	1,91	1,79	2,36
IDH	6	5	7	1,43	1,43	1,53	2,47	2,59	3,13
PGM-A	5	4	6	1,46	1,47	1,49	2,78	2,86	2,86
PGM-B	6	5	7	1,17	1,17	1,14	2,14	2,22	2,38
6-PGDH	6	5	6	1,19	1,18	1,16	2,23	2,37	2,32
MDH-A	5	4	4	1,07	1,12	1,07	1,67	1,94	1,75
MDH-B	4	3	4	1,04	1,13	1,09	1,36	1,71	1,95
MDH-C	5	5	4	1,44	1,48	1,50	2,10	2,21	2,45
SKDH	5	4	/	1,43	1,49	/	2,56	2,78	/
GOT-A	3	3	3	1,01	1,01	1,01	1,06	1,13	1,11
GOT-B	6	6	6	1,27	1,31	1,28	2,42	2,62	2,56
GOT-C	4	3	5	1,11	1,12	1,16	1,74	1,96	2,28
Mittel*	5,00	4,27	5,18	1,21	1,23	1,23	1,99	2,13	2,29

* Mittelwert ohne SKDH (mean without SKDH).

deutschen SEB und in Nordamerika 5,00 bzw. 5,18 Allele pro Locus detektiert worden. In den SP fiel die Zahl mit 4,27 Allelen pro Locus geringer aus, was aber bei einer deutlich geringen Anzahl an untersuchten Individuen auf einen Stichprobeneffekt zurückgeführt werden kann. Nahezu identisch fallen die Werte für N_E in den hiesigen Vorkommen sowie in der Studie aus Nordamerika aus (N_E im Mittel zwischen 1,21 und 1,23).

Deutlichere Unterschiede sind bei der Allelic Richness (A_R) zu verzeichnen. Dieser Parameter ist auf die kleinste Stichprobe unter allen untersuchten Beständen normiert (hier $N = 14$ in der nordamerikanischen Studie) und reduziert den Einfluss von stark unterschiedlichen Stichprobenumfängen. Hier zeigt sich, dass die Vergleichswerte der untersuchten Bestände in Nordamerika (nach KRUTOVSKI et al., 2009) im Durchschnitt geringfügig höher ausfallen. Auffällig sind dabei die Genloci PGI, IDH, PGM-B und GOT-C. Die übrigen Isoenzyme zeigen geringere Unterschiede. Auffallend sind auch die Unterschiede zwischen SEB und SP in hiesigen Vorkommen. An 11 der Isoenzym-Genorte schnei-

den die SP mit höheren Werten der Allelic Richness ab, lediglich am Genort IDH fällt dieser Parameter in den SEB höher aus.

4. DISKUSSION

4.1 Geographischer Ursprung der Douglasienbestände in den Trägerländern der NW-FVA

Die Rückwanderung der Douglasie erfolgte nach der letzten Eiszeit vor ca. 10.000 Jahren aus zwei unterschiedlichen eiszeitlichen Refugialgebieten im pazifischen Küstengebiet und den Rocky Mountains und führte zur Ausbreitung unterschiedlicher Varietäten (KONNERT et al., 2008, in Anlehnung an HALLIDAY und BROWN, 1943). Aufgrund geringer Genfluss- und Migrationsraten und damit einer weitgehend stabilen reproduktiven Isolation zwischen der Küstenform (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) und der Inlandsform (*P. menziesii* var. *glauca*) existieren teilweise auffallende genetische Unterschiede bezüglich der Häufigkeitsverteilung genetischer Varianten. Innerhalb der

Vorkommensgebiete der beiden Varietäten sind dagegen deutlich geringere genetische Unterschiede zwischen verschiedenen Provenienzen festzustellen, was auf eine effizientere Durchmischung genetischer Information durch Pollen- und Samenausbreitung zurückzuführen ist (LI und ADAMS, 1989; KLUMPP, 1995, 1999; LEINEMANN, 1998; GUGGER et al., 2010; WEI et al., 2011; HINTSTEINER et al., 2018).

Die labortechnische Unterscheidung von Küsten- und Inlandsformen der Douglasie wird schon seit mehreren Jahrzehnten durchgeführt und ist von großer forstpraktischer Relevanz, denn die beiden Varietäten unterscheiden sich auf den meisten Standorten Mitteleuropas deutlich hinsichtlich Wuchsleistung und Vitalität (vgl. hierzu umfangreiche Arbeiten in Bayern: LARSEN und RUETZ, 1980; KONNERT und RUETZ, 2006a). Übersichten zu entsprechenden Aktivitäten in deutschen Bundesländern finden sich in den Tätigkeitsberichten der Bund-Länder-Arbeitsgruppe „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“ (BLE 2009, 2014, 2020).

Da unsere genetischen Inventuren schon im Jahre 2007 begannen und zu diesem Zeitpunkt noch kaum DNA-Marker für praktische Anwendungen an der Douglasie zur Verfügung standen, werden an der NW-FVA bis zum heutigen Zeitpunkt Isoenzym-Genmarker verwendet, um auch vergleichende Analysen zwischen den einzelnen Beständen vornehmen zu können (HÖLTKEN, 2015). Wie auch schon andere Studien belegt haben, sind auch in dieser Untersuchung vornehmlich die Isoenzym-Genorte 6-PGDH und PGM-A von hoher differenzierungseffektiver genetischer Vielfalt geprägt. Auf Populationsebene lässt sich insbesondere mit Hilfe dieser beiden Genorte die geographisch bedingte Varietät recht zuverlässig bestimmen (vgl. KONNERT und FUSSI, 2012). Ferner korreliert der Genort 6-PGDH in vielen Fällen auch mit der Prädisposition spezifischer Krankheitsbilder wie z.B. der Rostigen Douglasenschütte (vgl. LEINEMANN, 1996; LEINEMANN und MAURER, 1999; LEINEMANN, et al. 2001). Lediglich bei Herkünften aus einigen Übergangszonen British Kolumbiens (Kanada) bzw. auch einiger westlicher Kaskadenausläufer im Bundesstaat Washington (USA) kann es zu Vermischungen dieser genetischen Strukturen gekommen sein (siehe KLUMPP, 1999).

In unserer Studie sind SP als auch SEB genetisch analysiert worden. Die untersuchten neun Samenplantagen sind in Gänze aus Küstenprovenienzen zusammengesetzt. Dies ist auch zu erwarten, da hier die Herkünfte teilweise genau bekannt sind. In anderen SP sind problematische Herkünfte in den letzten Jahrzehnten kontinuierlich entfernt worden, teilweise auch in Verbindung mit vorangegangenen Isoenzymanalysen.

In den SEB ergibt sich ein differenzierteres Bild. Die Bestände Niedersachsens und Schleswig-Holsteins konnten ebenfalls ausnahmslos den Küstenherkünften der Douglasie zugeordnet werden. Ähnlich ist auch die Situation in Hessen, wo nur wenige Bestände mit Mischungen zwischen der Küsten- und Inlandsdouglasie bzw. nahezu reiner Inlandsdouglasie beobachtet werden konnten. Dies stimmt auch mit den Studien von NEOPHYTOU et al. (2019) überein, der eine Vielzahl

mittel- und südwesteuropäischer Bestände, darunter eine Reihe von hessischen Vorkommen, bis auf wenige Ausnahmen den Küstenherkünften zuordnen konnte.

Anders sieht die Situation in Sachsen-Anhalt aus: Dort konnte in dieser Studie ein deutlich höherer Anteil an Douglasienvorkommen bestehend aus nahezu reinen Inlandsherkünften aber auch aus Mischungen zwischen Küsten- und Inlandsprovenienzen erfasst werden. Genetische Parameter (Fixierungsindex, Verhältnis von beobachteten und erwarteten Heterozygotiegraden an differenzierenden Genloci, hier nicht dargestellt) deuten darauf hin, dass einerseits Mischbestände aus reinen Küsten- und reinen Inlandsformen, aber auch Bestände aus Übergangsformen (intraspezifische „Hybriden“) zwischen den beiden Varietäten vorliegen.

Der erhöhte Anteil der Inlandsherkunft in ST geht höchstwahrscheinlich auf Auswertungen der zu Beginn des letzten Jahrhunderts angelegten Provenienzversuche von SCHWAPPACH in Chorin zurück. Nach SCHOBER und MEYER (1955) sowie SCHOBER (1963) erwiesen sich einige Inlandsherkünfte British Kolumbiens als deutlich toleranter gegenüber Frühfrost, Winterfrost und Frosttrocknis bei vergleichsweise geringer Anfälligkeit gegenüber der Douglasenschütte (*Rhabdocline*). Dies führte dazu, dass bestimmte kanadische Inlandsherkünfte (Salmon Arm, Samenzone 2040) auch durch die Arbeitsgemeinschaft für Ausländeranbau von 1968 insbesondere für höhere Lagen der Mittelgebirge sowie für die kontinentaler geprägten Klimagebiete des Pleistozäns Ostdeutschlands besonders empfohlen wurden. Aus einer Zusammenstellung der Importmengen von Douglasien-Saatgut in den Jahren 1965 bis 1990 (SCHNECK, 2009) geht hervor, dass diese Empfehlungen zu nicht unerheblichen Anteilen umgesetzt wurden und damit ein erhöhter Anteil an Inlands-Douglasien auch heute in SEB östlicher Landesteile (hier: Sachsen-Anhalt) zu erwarten ist.

Künftig können sich diese Bestände aufgrund der Veränderungen der Klimabedingungen aber auch auf den damals empfohlenen Standorten als äußerst problematisch herausstellen. Nach Modellierungen von SCHÜLER und CHAKRABORTY (2021) werden im erwarteten zukünftigen Klima beim „worst-case“ Klimaszenario RCP 8.5 in der Periode 2061–2080 die für die Inlandsherkünfte geeigneten kontinentaleren Standorte nicht nur in Mittel- sondern auch in Osteuropa weitgehend verloren gehen. Eine Aufforstung mit diesem Material sollte unter Berücksichtigung der zu erwartenden Klimaszenarien demnach auf den mitteleuropäischen Standorten künftig vermieden werden.

Allerdings können auch Wetterextreme mit sehr tiefen Wintertemperaturen deutlich unter -20°C an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen wie im Februar 2021 nicht ausgeschlossen werden. Deshalb ist die Existenz einer hohen genetischen Variabilität aufgrund der geographisch bedingten unterschiedlichen Anpassungsmuster der verfügbaren genetischen Ressourcen der Douglasie für die Forstpflanzenzüchtung auch künftig von großem Interesse und daher auf jeden Fall erhaltungswürdig.

Die Erkenntnisse aus unseren biochemisch-genetischen Analysen werden kontinuierlich den Zulassungs-

stellen bzw. den Waldbesitzern präsentiert. In den Herkunftsempfehlungen der genannten Länder werden keine Inlandsherkünfte empfohlen, sie können insbesondere in Sachsen-Anhalt unter der pauschalen Empfehlung „SEB eines bestimmten Herkunftsgebiets“ dennoch enthalten sein. Hier sollte eine entsprechende Dokumentation im Erntezulassungsregister sowie im Vertrieb die Endverbraucher in die Lage versetzen, mögliche Inlandsanteile bei der Auswahl von Vermehrungsgut zu berücksichtigen.

4.2 Genetische Vielfalt als Garant für Anpassungspotential:

Ein weiterer wichtiger Aspekt ist die genetische Vielfalt unserer Douglasien-Vorkommen. Denn eine möglichst hohe Anpassungsfähigkeit wird aufgrund der Unwägbarkeiten des Klimawandels auch für nicht-heimische Baumarten künftig von großer Bedeutung sein.

Da in Nordwestdeutschland fast ausschließlich Küstenherkünfte von Relevanz sind, bietet die sehr umfassende Studie von KRUTOVSKI et al. (2009) die besten Möglichkeiten, um genetische Vielfaltsparameter hiesiger Bestände mit ursprünglichen Vorkommen Nordamerikas zu vergleichen. Der Datensatz von KRUTOVSKI et al. (2009) umfasst verschiedene genetische Vielfaltsmaße, die an ~1.300 Douglasien aus 18 Küstenprovenienzen erfasst worden sind. Beim Vergleich der Ergebnisse fällt auf, dass die Anzahl allelischer Varianten im gesamten nordwestdeutschen Genpool (N_A) nur geringfügig geringer und die mittleren effektiven Allelanzahlen (N_E) innerhalb der Populationen (SEB und SP) nahezu identisch ausfallen. Andererseits zeigen die SEB an allen Genorten teilweise deutlich geringere Werte der Allelic Richness (A_R) als Bestände des natürlichen Verbreitungsgebietes in Nordamerika. Etwas schwächer fällt dieser Unterschied zwischen SP und Ursprungsbeständen aus. Ein solcher Trend, also verringerte Allelic Richness (A_R) bei gleichzeitiger Konstanz (oder sogar Steigerung) der Diversität (N_E), kann als Hinweis auf abnehmende effektive Populationsgrößen und genetische Flaschenhalseffekte (Gründereffekte) gewertet werden. Dies belegen Modellstudien (GREENBAUM et al., 2014; BARRANDEGUY und GARCIA, 2021), aber auch isoenzymbasierte Untersuchungen (vgl. COMPS et al., 2001 sowie WIDMER und LEXER, 2001 zu den Folgen der postglazialen Rückwanderung bei der Buche aus ihren eiszeitlichen Refugien).

Deshalb sollten genetisch effektive Populationsgrößen sowie die Entstehung von Flaschenhalseffekten Gegenstand zukünftiger Untersuchungen bei der Douglasie sein. Auch wenn die meisten genetischen Vielfaltsparameter (z. B. N_E) zwischen den eingeführten Douglasien in Mitteleuropa und Beständen im Ursprungsgebiet in ihrer Gesamtheit keine signifikanten Unterschiede aufweisen (vgl. auch NEOPHYTOU et al., 2019), stellt sich dennoch die Frage, wie der genetische Zustand einzelner SEB und SP aussieht und wie effektiv die genetische Vielfalt auch an ihre Nachkommen weitergegeben wird (vgl. auch KONNERT und RUETZ, 2006a). Da die Douglasie in ihrer nordamerikanischen Heimat vielerorts bestandesbildend ist und große effektive Populationen bildet,

kann davon ausgegangen werden, dass die meist deutlich geringere Größe mitteleuropäischer Vorkommen bezüglich der generationenübergreifenden Erhaltung genetischer Vielfalt eher nachteilig ist. Eine Abnahme der genetischen Vielfalt zwischen Elternbäumen in SEB und ihren Nachkommen aufgrund zu geringer Bestandesgrößen konnte schon in verschiedenen Studien für die Douglasie belegt werden (vgl. NEOPHYTOU et al., 2019; WOJACKI et al., 2019). Dies ist möglicherweise ein Grund für abnehmende Werte bei Parametern, die sensitiv auf verringerte effektive Populationsgrößen reagieren. Deshalb empfiehlt es sich, in weiterführende Studien nicht nur den geographischen Ursprung potentieller Saatgutquellen zu untersuchen sondern auch verschiedene Parameter zur genetischen Vielfalt und zu effektiven Populationsgrößen hiesiger Saatgutquellen (SEB, SP) neu zu ermitteln. Entsprechende Daten sollten künftig bei der Neuzulassung von Erntebeständen bzw. bei der Wahl der zu beerntenden Bestände Beachtung finden. Bevor allerdings gesicherte Erkenntnisse vorliegen, ist es zunächst ratsam, die von LIESEBACH et al. (2020) erarbeiteten Vorschläge bei der Beerntung von SEB zu berücksichtigen (Mindestanzahl Altbäume pro Erntebestand, räumliche Anordnung der Bestäubungseinheiten etc.).

In diesem Zusammenhang sollten auch potentielle Vorteile von SP künftig näher untersucht werden. Insgesamt stellte sich heraus, dass die Zusammenstellung von sog. Plusbäumen in SP tendenziell sogar zu einer geringfügigen Erhöhung der effektiven Populationsgrößen führen kann. Die erhöhten Werte der Allelic Richness in SP gegenüber den SEB kann als erster Hinweis darauf gewertet werden. Möglicherweise kann in SP eine deutlich geringere Mindestzahl an Genotypen für die Weitergabe genetischer Vielfalt an die Nachkommen ausreichend sein, da in SP insgesamt eine größere Menge an Pollen produziert wird und durch die randomisierte Anordnung der Klone auf der Fläche eine viel bessere Durchmischung stattfinden kann (LIESEBACH et al., 2020). Auch Inzuchterscheinungen durch Selbstungen und eine damit verbundene erhöhte Anzahl an Hohlkörnern scheinen in SP trotz mehrfach wiederholter Genotypen deutlich geringer auszufallen als in SEB (vgl. LIESEBACH et al., 2020, 2021; PAKULL, 2021). Künftige Studien sollten demnach klären, inwiefern SP eine gute Option darstellen könnten, um Auswirkungen fehlender reproduktionsbiologischer Voraussetzungen insbesondere bei eingeführten bestandesbildenden Arten wie der Douglasie in Mitteleuropa zu minimieren. SP können aber nicht nur zur Produktion von genetisch hochwertigem Vermehrungsgut dienen, es bestehen auch Vorteile in der technisch einfacheren Beerntbarkeit und Pflege (vgl. auch LINDGREN, 2016; PAUL et al., 2020).

5. ZUSAMMENFASSUNG

Ein wichtiges Kriterium für den waldbaulichen Erfolg der Douglasie als nicht-heimische Baumart ist der geographische Ursprung des verwendeten Pflanzenmaterials. Zahlreiche Versuche haben gezeigt, dass sich insbesondere die Küstendouglasie (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) für den Anbau auf den meisten Stand-

orten Nordwestdeutschlands weitaus besser eignet als die Inlandsdouglasie (*P. menziesii* var. *glauca*) oder Übergangsformen zwischen beiden Varietäten. Deshalb sind Kenntnisse über die Zusammensetzung unserer Ernteeinheiten für die Gewinnung von Saatgut für die künstliche Bestandesbegründung von großem Interesse. Da die Unterscheidung der beiden Varietäten phänotypisch nicht immer zweifelsfrei möglich ist, werden an der NW-FVA biochemisch-genetische Analysen eingesetzt. Der große Pool an Isoenzym-Daten aus 128 zugelassenen Saatguterntebeständen (SEB) sowie neun Samenplantagen (SP) stellt eine wichtige Grundlage für die Beurteilung der Verwendbarkeit ihrer Nachkommen dar. Ziel dieser Arbeit ist eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse, die im Rahmen der gutachterlichen Tätigkeit für die Trägerländer der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt (Hessen, Niedersachsen, Schleswig-Holstein, Sachsen-Anhalt) an insgesamt 7.169 Douglasien-Proben entstanden sind.

Bezüglich der geographischen Herkunft des Ausgangsmaterials stellte sich heraus, dass deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Bundesländern zu verzeichnen sind: Die SP und SEB Niedersachsens sowie Schleswig-Holsteins können nahezu ausnahmslos der Küstenform zugeordnet werden. In Hessen wiesen die genetischen Daten für nur wenige SEB erhöhte Anteile der Inlandsdouglasie auf. Ein beträchtlicher Teil der SEB Sachsen-Anhalts wich allerdings deutlich von den Befunden der anderen Bundesländer ab. Die genetischen Strukturen von nahezu 50% der untersuchten Ernteeinheiten Sachsen-Anhalts deuten auf Mischungen aus Küsten- und Inlandsherkünften oder gar auf reine Inlandsherkünfte der Douglasie hin.

Um aufgrund der Unwägbarkeiten des Klimawandels eine hohe Anpassungsfähigkeit der Douglasie zu gewährleisten, ist die Sicherung der genetischen Vielfalt auf Bestandesebene von großer Bedeutung. Da auf nordwestdeutschen Standorten ausschließlich die Küstendouglasie von forstlicher Relevanz ist, wurden genetische Vielfaltsmaße auch nur für diejenigen Bestände berechnet, die genetisch der Küstenvarietät zugeordnet werden konnten (112 SEB und 9 SP). Im Vergleich zu Studien an Beständen der Küstendouglasie in Nordamerika, weisen die Werte für N_A und N_E (Gesamtanzahl sowie effektive Anzahl an Allelen) in hiesigen Beständen nur sehr geringfügige Unterschiede auf. Die Zahlen legen nahe, dass die meisten genetischen Varianten aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet auch in den Beständen Nordwestdeutschlands vertreten sind. Die Werte der Allelic Richness (A_R) hingegen fielen insbesondere in hiesigen SEB an allen Genloci geringer aus. Da A_R deutlich sensibler auf abnehmende effektive Populationsgrößen reagiert, wird empfohlen, die Voraussetzungen für eine möglichst vollständige Weitergabe genetischer Information vom Altbestand an die Nachkommen genauer zu analysieren. Damit es nicht zu Verlusten genetischer Vielfalt kommt, insbesondere bei künstlichen Bestandesbegründungen, sollten Parameter zu genetisch effektiven Populationsgrößen nicht nur in künftige Studien einfließen sondern auch in Mindeststandards für Ernteeinheiten (SEB, SP) der Douglasie Berücksichtigung finden.

Neben den Daten über die Varietätszuordnung und zur genetischen Vielfalt wird den zuständigen Landesstellen auch eine Empfehlung über die Zulassung bzw. die Rücknahme der Zulassung als SEB mitgeteilt.

6. ABSTRACT

Title of the paper: *Genetic resources of Douglas fir (Pseudotsuga menziesii) in northwest Germany: Summary of results based on 15 years of genetic inventory.*

An important aspect of the silvicultural success of Douglas-fir as a non-native tree species in northwestern Germany is the geographic origin of the used plant material. A larger number of trials have shown that Douglas-fir from the Pacific coastal areas of North America (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) is far more suitable for cultivation than the interior variety (*P. menziesii* var. *glauca*) or intermediate forms between them. Therefore, knowledge of the (genetic) composition of our seed sources is of great interest in order to produce forest reproductive material (FRM) for artificial regeneration. Since the phenotypical discrimination of the two varieties is difficult in many cases, genetic analyses based on isozyme markers are used at the NW-FVA (Northwest German Forest Research Institute). The large pool of isozyme data from 128 approved seed stands and nine seed orchards provides an important basis for assessing the usability of their progeny. The aim of this paper is to present a summary of the results obtained from 7,169 Douglas-fir samples during the course of the consulting activities of the NW-FVA for the federal states of Hesse, Lower Saxony, Saxony-Anhalt and Schleswig-Holstein.

It turned out that there are clear differences between the individual federal states regarding the geographical origin of seed stands: The seed stands and orchards of Lower Saxony as well as Schleswig-Holstein can be assigned to the coastal Douglas fir variety with almost no exception. In Hesse, the genetic data showed increased proportions of interior Douglas fir for only a few seed stands. However, a considerable part of the seed stands of Saxony-Anhalt deviated significantly from the findings of the other federal states. The genetic structures of almost 50% of the seed stands in Saxony-Anhalt indicate mixtures of coastal and interior origin or even pure interior origin of Douglas fir.

In order to ensure a high adaptability of Douglas fir due to the uncertainties of climate change, the maintenance of genetic diversity at stand level is of great importance. Since only the coastal Douglas-fir is of relevance on northern German forest sites, genetic diversity measures were calculated only for those stands that could be genetically assigned to the coastal variety (112 seed stands and 9 seed orchards). Compared to studies on coastal Douglas-fir stands in North America, the values for N_A and N_E (total number as well as effective number of alleles) in stands in northwest Germany show only very minor differences. The results suggest that most of the genetic variants from the natural range are also present in the stands of northwestern Germany. Allelic richness (A_R) values, on the other hand, were lower at all gene loci, especially in seed stands. Since A_R

reacts much more sensitively to decreasing effective population sizes, it is therefore strongly recommended to analyze aspects of transmitting genetic information from old-growth stands (seed stands or orchards) to the progeny in more detail. In order to avoid losses of genetic diversity, especially in the light of artificial stand establishment, parameters on genetically effective population sizes should be included in future studies to critically examine the existing minimum standards for seed harvesting units of Douglas-fir.

In addition to the data on variety composition and on genetic diversity, a recommendation on the approval or withdrawal of approval as registered seed stand is also communicated to the official authorities.

7. RÉSUMÉ

Titre de l'article: *Ressources génétiques du sapin de Douglas (Pseudotsuga menziesii) dans le Nord-Ouest de l'Allemagne: conclusions de 15 ans d'inventaire*

Un critère important pour la réussite sylvicole du douglas en tant qu'espèce non autochtone est l'origine géographique du matériel végétal utilisé. De nombreux essais ont montré que le douglas côtier (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) en particulier est bien mieux adapté à la plantation dans la plupart des sites du Nord-Ouest de l'Allemagne que le douglas de l'intérieur des terres (*P. menziesii* var. *glauca*) ou bien les formes de transition entre les deux variétés. C'est pourquoi les connaissances sur la composition de nos unités de récolte sont d'un grand intérêt pour la production de semences destinées à la création artificielle de peuplements. Etant donné que la distinction phénotypique parfaite entre les deux variétés n'est pas toujours possible, des analyses biochimiques et génétiques sont utilisées à la Station de recherches forestières du Nord-Ouest de l'Allemagne (NW-FVA). Le grand nombre de données sur les isoenzymes provenant de 128 peuplements issus de semences autorisées (SEB) et de neuf vergers à graines (SP) constitue une base importante pour l'évaluation des possibilités d'utilisation de leurs descendants. L'objectif de ce travail est de présenter une synthèse des résultats obtenus dans le cadre de l'activité d'expertise pour les *Länder* concernés par la Station de recherches forestières du Nord-Ouest de l'Allemagne (Hesse, Basse-Saxe, Schleswig-Holstein, Saxe-Anhalt) sur un total de 7169 échantillons de douglas.

En ce qui concerne l'origine géographique du matériau de base, il s'est avéré qu'il existe de nettes différences entre les différents *Länder*: les vergers à graines (SP) et les semences autorisées (SEB) de Basse-Saxe et du Schleswig-Holstein peuvent être attribués presque sans exception à la forme côtière. En Hesse, les données génétiques n'indiquent que pour quelques SEB des proportions élevées de douglas de l'intérieur des terres. Une partie considérable des SEB de Saxe-Anhalt s'écarte toutefois nettement des résultats des autres *Länder*. Les structures génétiques de près de 50% des unités de récolte analysées en Saxe-Anhalt indiquent des mélanges de provenances côtières et de l'intérieur des terres, voire des provenances de douglas originaire pur de l'intérieur des terres.

Afin de garantir une grande capacité d'adaptation du douglas en raison des aspects impondérables du changement climatique, il est très important d'assurer la diversité génétique au niveau du peuplement. Etant donné que sur les stations écologiques du Nord-Ouest de l'Allemagne seul le douglas côtier est d'une pertinence forestière, les mesures de diversité génétique n'ont été calculées que pour les peuplements qui ont pu être apparentés génétiquement à la variété côtière (112 SEB et 9 SP). En comparaison avec les études menées sur les peuplements de douglas côtiers en Amérique du Nord, les valeurs de N_A et N_E (nombre total et nombre effectif d'allèles) dans les peuplements locaux ne présentent que de très légères différences. Les chiffres suggèrent que la plupart des variantes génétiques issues de l'aire de répartition naturelle sont également représentées dans les peuplements du Nord-Ouest de l'Allemagne. En revanche, les valeurs de l'Allelic Richness (A_R) sont plus faibles pour tous les loci, en particulier dans les SEB de la région. Comme A_R est nettement plus sensible à la diminution de la taille effective de la population, il est recommandé d'analyser plus précisément les conditions d'une transmission aussi complète que possible de l'information génétique de l'ancienne population à la descendance. Afin d'éviter les pertes de diversité génétique, en particulier lors de la création artificielle de peuplements, les paramètres relatifs aux tailles de population génétiquement efficaces devraient non seulement être intégrés dans les études futures, mais également être pris en compte dans les normes minimales pour les unités de récolte (SEB, SP) du douglas.

Outre les données relatives à l'attribution de la variété et à la diversité génétique, une recommandation concernant l'autorisation ou le retrait de l'autorisation en tant que SEB est également communiquée aux organismes nationaux compétents.

8. LITERATUR

- BARRANDEGUY, M. E. und M.V. GARCIA (2021): The Sensitiveness of Expected Heterozygosity and Allelic Richness Estimates for Analyzing Population Genetic Diversity. In: R. T. MAIA und M. A. CAMPOS (Hrsg.). IntechOpen Books.
- BLE – BUNDESANSTALT FÜR LANDWIRTSCHAFT UND ERNÄHRUNG (Hrsg.) (2009): Fortschrittsbericht der Bund-Länder-Arbeitsgruppe „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“, Berichtszeitraum 2009-2013. Bonn, 66 S.
- BLE – BUNDESANSTALT FÜR LANDWIRTSCHAFT UND ERNÄHRUNG (Hrsg.) (2014): – Tätigkeitsbericht der Bund-Länder-Arbeitsgruppe „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“, Berichtszeitraum 2005–2008. Bonn, 238 S.
- BLE – BUNDESANSTALT FÜR LANDWIRTSCHAFT UND ERNÄHRUNG (Hrsg.) (2022): – Tätigkeitsbericht der Bund-Länder-Arbeitsgruppe „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“, Berichtszeitraum 2014–2018. Bonn, 119 S.
- BRAUN, H. (1996): Einige Ergebnisse der züchterischen Bearbeitung der Douglasie. *AFZ/Der Wald* **51**: S. 770–772.
- BRAUN, H. (1999): Douglas-fir breeding in Saxony. *Silvae Genetica* **48**: S. 69–77.

- BRAUN, H. und H. SCHMIEDEL (1985): Ergebnisse der Anbauprüfung intraspezifischer Douglasienhybriden unter besonderer Berücksichtigung der Frostresistenz. Beiträge für die Forstwirtschaft **19**: S. 69–73.
- COMPS, B., D. GÖMÖRY, J. LETOUZEY, B. THIÉBAUT und R. J. PETIT (2001): Diverging Trends Between Heterozygosity and Allelic Richness During Postglacial Colonization of the European Beech. Genetics **157**: S. 389–397.
- DEGEN, B. (2021): GDA_NT 2021 - Genetic data analysis and numerical tests. www.thuenen.de/en/fg/software/GDA-NT/.
- GREENBAUM, G., A. R. TEMPLETON, Y. ZARMI und S. BAR-DAVID (2014): Allelic Richness following Population Founding Events – A Stochastic Modeling Framework Incorporating Gene Flow and Genetic Drift. PLoS ONE **9**(12): e115203.
- GREGORIUS, H.-R. (1974): Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silvae Genetica **23**: S. 22–27.
- GREGORIUS, H.-R. und J. H. ROBERDS (1986): Measurement of genetical differentiation among subpopulations. Theor. Appl. Genetics **71**: S. 826–834.
- GRIEU, P., J. M. GUEHL und G. AUSSENAC (1988): The effects of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas-exchange in three coniferous species. Physiologia Plantarum **73**: S. 97–104.
- GUGGER, P. F., S. SUGITA und CAVENDER-BARES (2010): Phylogeography of Douglas-fir based on mitochondrial and chloroplast DNA sequences: testing hypotheses from the fossil record. Molecular Ecology **19**: S. 1877–1897.
- HALLIDAY, W. E. D. und A. W. A. BROWN (1943): The Distribution of Some Important Forest Trees in Canada. Ecology **24**: S. 353–373.
- HATTEMER, H. H., F. BERGMANN und M. ZIEHE (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaften. J.D. Sauerländer s Verlag, Frankfurt am Main, 492 S.
- HINTSTEINER, W. J., M. VAN LOO, C. NEOPHYTOU, S. SCHÜLER und H. HASENAUER (2018): The geogryaphic origin of old Douglas-fir stands growing in Central Europe. European Journal of Forest Research **137**: S. 447–461.
- HÖLTKEN, A. M. (2015): Forstliches Vermehrungsgut: „Es kommt drauf an, was drin ist“. Im Dialog, Die Hessen-Forst Zeitung (4): S. 4–5.
- JENSSEN, M. (2009): Die grüne Douglasie im klimaplastischen Wald des norddeutschen Tieflands – ökoklimatische-waldgeographische Grundlagen. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe **43**: S. 15–22.
- KLEINSCHMIT, J., J. RACZ, H. WEISGERBER, H. DIETRICH und R. DIMPFELMEIER (1974): Ergebnisse aus dem internationalen Douglasien-Herkunftsversuch von 1970 in der Bundesrepublik Deutschland. Silvae Genetica **23**: S. 167–226.
- KLEINSCHMIT, J., J. SVOLBA, H. WEISGERBER, H.-M. RAU, H. DIMPFELMEIER und W. RUETZ (1991): Ergebnisse des IUFRO-Douglasien-Herkunftsversuches in Westdeutschland im Alter 20. Forst und Holz **46**: S. 238–241.
- KLUMPP, R. T. (1995): Area-specific variations of isozyme gene markers in Douglas-fir. In: BARADAT, P., ADAMS, W.T. und MÜLLER-STARCK, G. (Hrsg.): Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees. SPB Academic Publisher.
- KLUMPP, R. T. (1999): Untersuchungen zur Genökologie der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] FRANCO). Dissertation an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen, 289 S.
- KONNERT, M. (2009): Genetische Aspekte und Herkunftsfragen bei der Douglasie. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe **43**: S. 28–32.
- KONNERT, M. und B. FUSSI (2012): Natürliche und künstliche Verjüngung von Douglasienvorkommen aus Bayern aus genetischer Sicht. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen **163**: S. 79–87.
- KONNERT, M. W. und RUETZ (2006a): Genetic aspects of artificial regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Bavaria. Eur. J. For. Res. **125**: S. 261–270.
- KONNERT, M. und W. RUETZ (2006b): Ebbe im Genpool der Douglasie. LWF aktuell **53**: S. 27–28.
- KONNERT, M. und W. RUETZ (2011): Besuch von Erntebeständen im Ursprungsland der Douglasie. AFZ/Der Wald **66** (5): S. 9–11.
- KONNERT, M., W. RUETZ und R. SCHIRMER (2008): Fragen zum forstlichen Vermehrungsgut bei Douglasie. LWF-Wissen **59**: S. 22–26.
- KRUTOWSKI, K.V., J. B. ST. CLAIR, R. SAICH, V. D. HIPKINS und D. B. NEALE (2009): Estimation of population structure in coastal Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) FRANCO var. *menziesii*] using allozyme and microsatellite markers. Tree Genetics & Genomes **5**: S. 641–658.
- LARSEN, J. B. und W. F. RUETZ (1980): Frostresistenz verschiedener Herkünfte der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und der Küstentanne (*Abies grandis*) entlang des 14. Breitengrades in Mittel Oregon. Forstwissenschaftliches Centralblatt **99**, S. 222–233.
- LASSOIE, J. P. und D. J. SALO (1981): Physiological response of large Douglas-fir to natural and induced soil-water deficits. Can. J. For. Res. **11**: S. 139–144.
- LEINEMANN, L. (1996): Genetic Differentiation of damaged and Healthy Douglas Fir Stands in Rheinland-Pfalz with Respect to Their Origin. Silvae Genetica **45**, S. 250–256.
- LEINEMANN, L. (1998): Genetische Untersuchungen an Rassen der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb] FRANCO) am Beispiel gesunder und beschädigter Bestände. Göttinger Forstgenetische Berichte Bd. 23, 140 S.
- LEINEMANN, L., B. HOSIUS und H.-P. SCHMITT (2001): Genetische Untersuchungen zur Früherkennung ungeeigneter Douglasienbestände. In: Sächsische Landesanstalt für Forsten (Hrsg.) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Internationale Tagung der Arbeitsgemeinschaft Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Pirna, 14–16 März 2000, S. 216–223.
- LEINEMANN, L. W. und MAURER (1999): Bedeutung von Isozymgenmarkern für den Anbau der Douglasie. AFZ/Der Wald **5**, S. 242–243.
- LÉVESQUE, M., A. RIGLING, H. BUGMANN, H. WEBER und P. BRANG (2013): Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggest high vulnerability of Norway spruce and European larch. Global Change Biology **19**: S. 3184–3199.
- LÉVESQUE, M., M. SAURER, R. SIEGWOLF, B. EILMANN, P. BRANG und H. BUGMANN (2014): Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. Agricultural and Forest Meteorology **197**: S. 1–12.
- LI, P. und W. T. ADAMS (1989): Range-wide patterns of allozyme variation in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). Can. J. For. Res. **19**: S. 149–161.
- LIESEBACH, H., J. WOJACKI, B. PAKULL und P. EUSEMANN (2020): Genetische Diversität von Douglasiensaatgut

- aus zugelassenen Erntebeständen und Samenplantagen – Schlussfolgerungen für die Praxis. In: LIESEBACH, M. (ed.), Forstpflanzenzüchtung für die Praxis, 6. Tagung der Sektion Forstgenetik/Forstpflanzenzüchtung vom 16.-18. Sept. 2019 in Dresden: Tagungsband, Braunschweig: Johann Heinrich von Thünen-Institut, S. 246–259.
- LIESEBACH, H., K. LIEPE und C. BÄUCKER (2021): Towards new seed orchard designs in Germany – A review. *Silvae Genetica* **70**: S. 84–98.
- LINDGREN, D. (2016): The role of tree breeding in reforestation. *Reforesta* **1**: 221–237.
- MERKLE, S. A. und W. T. ADAMS (1987): Patterns of allozyme variation within and among Douglas-fir breeding zones in southwest Oregon. *Can. J. For. Res.* **17**: S. 402–407.
- MERKLE, S. A., W. T. ADAMS und R. K. CAMPBELL (1987): Multivariate analysis of allozyme patterns in coastal Douglas-fir from southwest Oregon. *Can. J. For. Res.* **18**: S. 181–187.
- NEOPHYTOU, C., M. VAN LOO und H. HASENAUER (2019): Genetic diversity in introduced Douglas-fir and its natural regeneration in Central Europe. *Forestry* **2019**: S. 1–10.
- PAKULL, B., P. EUSEMANN, J. WOJACKI, D. AHNERT und H. LIESEBACH (2021): Genetic diversity of seeds from four Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) seed orchards. *European Journal of Forest Research* **140**: S. 1543–1557.
- PAUL, M., W. STEINER, S. SCHLEICH, M. LAU, D. LEISTEN, M. MOOS und C. SCHMIDT (2020): Samenplantagen und Mutterquartiere als Beitrag zur Biologischen Vielfalt. In: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Niedersächsisches Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (Hrsg.), Waldzustandsbericht 2020 für Niedersachsen. S. 31–34.
- PEAKALL, R. und P. E. SMOUSE (2012): GenALEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* **28**: S. 2537–2539.
- PETIT, R. J., A. EL MOUSADIK und O. PONS (1998): Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* **12**: S. 844–855.
- RAU, H.-M. (1985): Der Douglasien-Provenienzversuch von 1958 in Hessen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **155**: S. 72–79.
- RAU, H.-M. (2002): Merkmale problematischer Douglasien-Herkünfte. *AFZ/Der Wald* **57**: S. 1276–1277.
- RAU, H.-M. (2006): Prüfung von Douglasien-Beständen aus Hessen und anderen Bundesländern – Ergebnisse bis zum Alter 15. *Forst u. Holz* **61**: S. 131–136.
- SCHNECK, D. (2009): Douglasienbestände in Ostdeutschland – woher stammen sie? *AFZ-Der Wald* **16**: S. 848–850.
- SCHOBER, R. (1963): Erfahrungen mit der Douglasie in Europa. *AFZ Nr.* **34**, S. 515–519.
- SCHOBER, R. und H. MEYER (1955): Douglasien-Provenienzversuche II. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **126**: S. 221–243.
- SCHÖNBACH, H. (1953): Beobachtungen an Einzelstamm-Nachkommenschaften „einheimischer“ Douglasien-Bestände. *Archiv für Forstwesen* **2**: S. 502–531.
- SCHÖNBACH, H. (1958): Die Züchtung der Douglasie. In: GÖHRE, K.: Die Douglasie und ihr Holz. Akademie-Verlag Berlin, S. 308–387.
- SCHÜLER, S. und D. CHAKRABORTY (2021): Limitierende Faktoren für den Douglasienanbau in Mitteleuropa im Klimawandel. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **172**: S. 84–93.
- SPELLMANN, H., M. ALBERT, M. SCHMIDT, J. SUTMÖLLER und M. OVERBECK (2011): Waldbauliche Anpassungsstrategien für veränderte Klimaverhältnisse. *AFZ-Der Wald* **66**: S. 19–33.
- SPELLMANN, H., H. DÖBBELER und J. RUDOLPH (2015): Entwicklung des Nadelrohholz-Angebotes in Norddeutschland. *AFZ-Der Wald* **17**: S. 16–19.
- ST. CLAIR, J. B. und G. T. HOWE (2007): Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biology* **13**: S. 1441–1454.
- WEI, X. X., J. BEAULIEU, D. P. KHASA, J. VARGAS-HERNÁNDEZ, J. LÓPEZ-UPTON, B. JAQUISH und J. BOUSQUET (2011): Range-wide chloroplast and mitochondrial DNA imprints reveal multiple lineages and complex biogeographic history of Douglas-fir. *Tree Genetics & Genomes* **7**: S. 1025–1040.
- WELLER, A. M. und M. JANSEN (2017): Internationale Douglasien-Provenienzversuchsserie von 1961: Vergleich ausgewählter Herkünfte auf Basis von Oberhöhenleistung und Rangveränderung bis Alter 58 Jahre. *Forstarchiv* **88**: S. 3–16.
- WIDMER, A. und LEXER (2001): Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for genetic diversity. *TRENDS in Ecology & Evolution* **16**: S. 267–269.
- WOJACKI, J., P. EUSEMANN, D. AHNERT, B. PAKULL und H. LIESEBACH (2019): Genetic diversity in seeds produced in artificial Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) stands of different size. *Forest Ecology and Management* **438**, S. 18–24.
- YEH, F. C. und D. O'MALLEY (1980): Enzyme variations in natural populations of Douglas-fir from B.C. I. Genetic variation patterns in coastal populations. *Silvae Genetica* **29**: S. 83–92.