

Forschung zur Vielfalt, vielfältige Forschung: Ziele und Wege der Forstgenetik¹

REINER FINKELDEY

Keywords: Forest genetics; genetic system; population genetics; *Quercus* spp.: Switzerland. FDK 176.1 *Quercus*: 165 : 945.4 : (494)

1. Einleitung

Dem Landwirt ist die Bedeutung der in dem von ihm verwendeten Saat- und Pflanzgut gespeicherten genetischen Information für den angestrebten Ertrag fast immer bewusst. Er wird nur solche Sorten anbauen, die unter den auf seinem Feld auftretenden Umweltbedingungen eine gute Ernte versprechen. Es besteht nun kaum Grund zu der Annahme, dass die genetische Information für die Forstwirtschaft weniger wichtig sei. Wenn daher genetische Fragestellungen im Rahmen forstlicher Tätigkeiten einen geringeren Stellenwert als in der Landwirtschaft einnehmen, so hat dies zunächst mit der langen Generationsdauer der Waldbäume zu tun, die es uns erschwert, den engen Zusammenhang zwischen verwendeter genetischer Information und Ertrag unmittelbar zu erkennen, und die intensive Züchtung über mehrere Generationen zu einer recht langfristigen Beschäftigung werden lässt. Ferner handelt es sich bei Waldbäumen mit wenigen Ausnahmen wie beispielsweise Hybrid-Pappeln um kaum «domestizierte» Pflanzen, bei denen dem Forstwirt keine hinsichtlich ihrer genetischen Konstitution klar definierten Sorten angeboten werden. Wird ein Wald natürlich verjüngt, so entfällt die Möglichkeit zur Wahl des Vermehrungsgutes sogar vollständig. Je weniger eine Art züchterisch verändert wurde, desto grösser wird aber die Bedeutung der natürlichen Dynamik genetischer Strukturen und der unbeabsichtigten Veränderung genetischer Variationsmuster durch den Menschen.

Im Folgenden werden einige Überlegungen zur vererbaren Information bei Organismen des Waldes sowie zu ihrer Bedeutung für Wälder und Waldbau angestellt. Dabei wird nicht allein der forstliche Ertrag in den Mittelpunkt gestellt, sondern es wird auch die Rolle genetischer Information für die Stabilität von Waldökosystemen angesprochen. Der Charakterisierung des genetischen Systems der Waldbäume als Trägerarten forstlicher Ökosysteme kommt im Rahmen forstgenetischer Forschung besondere Bedeutung zu.

2. Ziele der Forstgenetik

2.1 Forstpflanzenzüchtung

Die Erkenntnis, dass sich die Ausprägungen ertragsbestimmender Merkmale auch bei Waldbäumen durch eine geeignete Auswahl von Vermehrungsgut verändern lassen, hat spätestens seit Ende des 19. Jahrhunderts dazu geführt, das für die künstliche Bestandesbegründung verwendete Material gezielt zu beernten. Zunächst wurde vorwiegend das Wachstum von aus verschiedenen Beständen gewonnenen Absaaten in Provenienzversuchen miteinander verglichen. Aus solchen Versuchen gewonnene Erkenntnisse bilden eine wichtige Grundlage für Empfehlungen zur Auswahl geeigneten Saat- und Pflanzgutes (STERN, 1970).

Insbesondere bei weitverbreiteten Koniferen der gemäßigten und borealen Zone wurde schon bald auch die grosse genetische Variation innerhalb von Populationen in Nachkommenschaftstests nachgewiesen. Bei zahlreichen Arten

wurden aus verschiedenen Beständen selektierte «Plus-Bäume» verklont und zu Klon-Samenplantagen zusammengestellt (FEILBERG and SØEGAARD, 1975). Intensivere Züchtungsverfahren bis hin zur Produktion und Massenvermehrung von Klonen beschränkten sich allerdings auf recht wenige Baumarten.

Die zuvor skizzierten konventionellen Züchtungsverfahren basieren vorwiegend auf dem Vergleich genetisch voneinander differenzierter Kollektive in langfristig angelegten Feldversuchen. In vielen Fällen wurde so das angestrebte Ziel einer Erhöhung des Massen- und/oder Wertertrags erreicht (WRIGHT, 1976). In Anbetracht einer rasch wachsenden Weltbevölkerung und global schwindender Waldflächen wird sich der Bedarf nach Holz und anderen Waldprodukten nur dann nachhaltig befriedigen lassen, wenn die Produktivität umfangreicher Waldflächen deutlich gesteigert wird. Forstpflanzenzüchtung wird in diesem Zusammenhang auch künftig ein unverzichtbarer Bestandteil intensiver forstlicher Produktionssysteme sein (TEISSIER DU CROS *et al.*, 1999).

Neben der Anlage von Feldversuchen werden innovative Verfahren in der Forstpflanzenzüchtung verstärkt zum Einsatz kommen. Hierbei ist an die Lokalisierung ertragsbestimmender Gene auf dem Genom und die Selektion mittels Genmarkern (SEDEROFF, 1999) ebenso zu denken wie an den kontrovers diskutierten Anbau gentechnisch veränderter Waldbäume (SEDEROFF and STOMP, 1993). Wichtig erscheint der Hinweis, dass diese Verfahren konventionelle Züchtungsprogramme keinesfalls ersetzen, sondern lediglich komplementieren können (HAINES, 1994).

2.2 Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

Trotz ihrer unzweifelhaften Bedeutung in Vergangenheit und Zukunft stellt die Forstpflanzenzüchtung nicht die Grundlage, sondern lediglich eine Anwendung forstgenetischer Arbeiten dar. Dieser Hinweis ist bedeutsam, weil sich forstgenetische Forschung in vielen Ländern aus der Züchtung von Waldbäumen entwickelt hat. In Ländern, in denen Forstpflanzenzüchtung keine grosse Bedeutung hat, ist Forstgenetik daher häufig ein noch recht junges Forschungsfeld. Dies gilt auch für die Schweiz. Aufgrund der grossen Heterogenität der Standortbedingungen, der kleinflächigen Bewirtschaftung, der langen Tradition eines naturnahen Waldbaus und des erheblichen Anteils natürlich verjüngter Wälder ist hier an den grossflächigen Anbau züchterisch bearbeiteter Populationen kaum zu denken (BONFILS und FINKELDEY, 1998), und demzufolge ist auch die Züchtung von Waldbäumen nicht prioritär.

Die genetische Information von Waldbäumen beeinflusst nicht allein den Ertrag intensiv bewirtschafteter Plantagen, sondern stellt eine fundamentale Basis für die Anpassungsfähigkeit dar.

¹ Nach einem Referat, gehalten am Symposium des Schweizerischen Forstvereins «Forstwissenschaften im Wandel – neue Methoden für tragfähige Lösungen» im Rahmen der 180. Jahresversammlung der Schweiz. Akademie der Naturwissenschaften (SANW) am 13. Oktober 2000 in Winterthur.

higkeit an sich ändernde Umweltbedingungen dar und ist somit ein Faktor, der die Stabilität von natürlichen, naturnahen und stark durch den Menschen beeinflussten Waldökosystemen massgeblich bestimmt (GREGORIUS, 1991). Dieses Erkenntnis gewann an Bedeutung, als das Ausmass des menschlichen Einflusses auf die natürliche Umwelt offenbar wurde. Weiträumig, teilweise sogar global spürbare Effekte wie Immissionen in Waldökosysteme und Klimaveränderung, aber auch Saatguttransfer durch den Menschen und die lokale Bewirtschaftung liessen eine in ihren Konsequenzen kaum vorhersehbare Veränderung genetischer Strukturen befürchten (HATTEMER und MÜLLER-STARCK, 1989). Die Notwendigkeit, gezielte Bemühungen zum Schutz forstgenetischer Ressourcen zu ergreifen, gewann als weitere Anwendung forstgenetischer Forschung an Bedeutung und entsprechende Massnahmen wurden auch in der Schweiz eingeleitet (GRUPPE OKOK «GENRESERVATE», 1988).

3. Wege der Forstgenetik

3.1 Populationsgenetik und Erforschung genetischer Systeme

Massnahmen zum Schutz einer natürlichen Ressource werden nur dann erfolgreich sein, wenn diese in ihrem Ausmass, ihrer Entstehung und ihrer Bedeutung charakterisiert ist. Die Populationsgenetik als Wissenschaft, die sich mit der Messung genetischer Variation sowie der Untersuchung derjenigen Faktoren befasst, die die genetischen Strukturen von Populationen bestimmen, gewann damit zunehmend an Gewicht. Gerade bei Waldbäumen wurde dabei vielfach die Bedeutung der häufig durch den Menschen beeinflussten Umwelt für genetische Strukturen untersucht (ZIEHE *et al.*, 1999).

Die Organisation und Weitergabe genetischer Information sowie die Typen und die Anzahl der von einer Population gebildeten genetischen Kombinationen werden durch das genetische System einer Art bestimmt. Der Fortbestand einer Art hängt entscheidend von deren genetischem System ab. Massnahmen zum Schutz forstgenetischer Ressourcen zielen nun in der Regel weniger auf die unveränderte, statische Konservierung genetischer Strukturen oder gar den Schutz besonderer Genotypen ab. Vielmehr wird die Erhaltung oder, soweit notwendig, die Wiederherstellung der Integrität des genetischen Systems einer Art angestrebt, um somit die entscheidende Voraussetzung für die Erhaltung der evolutionären Anpassungsfähigkeit zu schaffen (HATTEMER *et al.*, 2000).

Grundlegende populationsgenetische Studien zur Charakterisierung des genetischen Systems einer Waldbaumart in naturnahen und, soweit relevant, menschlich modifizierten Umwelten bilden somit eine Basis, um erfolversprechende Strategien zum Schutz und zur Nutzung forstgenetischer Ressourcen zu entwickeln.

3.2 Genetische Inventuren

Die genetische Variation einer Art manifestiert sich sowohl innerhalb von Populationen als auch zwischen diesen. Das zu einem gegebenen Zeitpunkt vorliegende räumliche Muster genetischer Variation ist einerseits durch die Wirkung der Evolutionsfaktoren in der Vergangenheit entstanden. Andererseits bestimmt dieses Muster auch das evolutionäre Anpassungspotential an künftige Veränderungen der Umwelt (Abbildung 1).

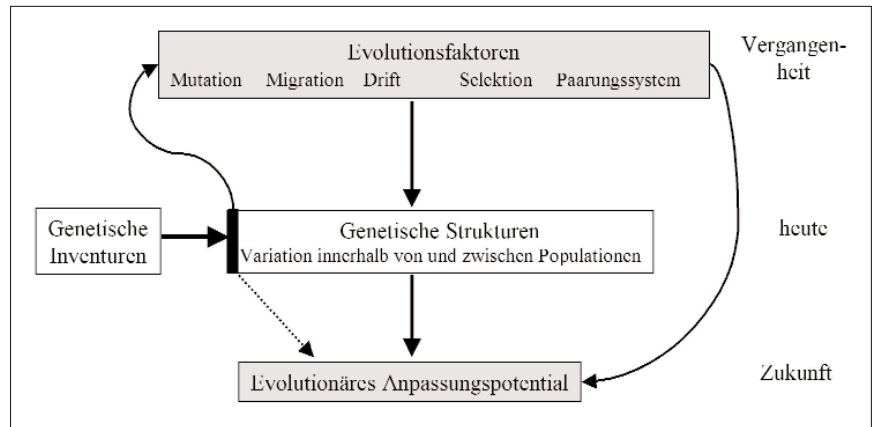


Abbildung 1: Genetische Inventuren und ihre Bedeutung für die Erfassung der evolutionären Vergangenheit von Populationen und evolutionärer Anpassungspotentiale (nach FINKELDEY and MÁTYÁS, 1999, verändert).

ungspotential an künftige Veränderungen der Umwelt (Abbildung 1). Aufgrund der für Waldbäume leider unbekannt, aber sicherlich enorm hohen Zahl variabler Genorte ist es aber weder jetzt noch in absehbarer Zukunft möglich, das gesamte Muster genetischer Variation einer Population vollständig zu charakterisieren. Vielmehr wird man sich auch künftig mit einer nur kleinen Auswahl unmittelbar beobachtbarer, umweltstabiler Merkmale zufrieden geben müssen, um genetische Variation zu beschreiben.

Seit etwa 30 Jahren werden bei Waldbäumen Isoenzyme als biochemische Genmarker analysiert, die es erlauben, Variationsmuster auf der Ebene einzelner Genorte zu erkennen (BERGMANN and HATTEMER, 1998). Zudem konnte das Spektrum der beobachtbaren genetischen Variation durch die Möglichkeit zur direkten Analyse von DNS im vergangenen Jahrzehnt deutlich erweitert werden (PARKER *et al.*, 1998). So können heute bei vielen Baumarten Genorte beobachtet werden, die sich hinsichtlich der Höhe ihrer Variation, der Verteilung dieser Variation innerhalb und zwischen Beständen, ihrer Bedeutung für Anpassungsprozesse und ihres Vererbungsgangs, der entweder nur über einen Elternteil (uniparental) oder über Pollen- und Samenelter (biparental) erfolgen kann, unterscheiden (SZMIDT and WANG, 1999).

Untersuchungen zur Erfassung der genetischen Variation innerhalb von und zwischen Populationen an ausgewählten Markergenen werden genetische Inventuren genannt. Da durch Analyse biochemischer und molekularer Genmarker jedoch nur ein kleiner Teil der gesamten genetischen Variation einer Art erfasst werden kann, sind den Möglichkeiten, mittels genetischer Inventuren unmittelbar Aussagen über das evolutionäre Anpassungspotential einer Art treffen zu können, enge Grenzen gesetzt. Letzteres dürfte nämlich in aller Regel von sehr vielen Genorten bestimmt werden, die im Rahmen genetischer Inventuren nicht oder nur zu einem kleinen Teil beobachtet werden (FINKELDEY and MÁTYÁS, 1999). Allerdings können sich evolutionäre Anpassungsprozesse auch an genetischen Strukturen bei primär adaptiv neutralen Marker-Genorten beobachten lassen, sofern diese mit unmittelbar selektiven Genorten stochastisch assoziiert sind (ZIEHE, 1996).

Genmarker eignen sich gut, um Aussagen über die evolutionäre Vergangenheit einer Population oder gar einer Art zu treffen (SCHAAL *et al.*, 1998). Vielfach bietet es sich zu diesem Zweck an, Genmarker mit unterschiedlichem Vererbungsgang und unterschiedlichem Variationsmuster zu kombinieren. Ist auf diese Weise die Rolle der Evolutionsfaktoren in der Vergangenheit von Populationen geklärt, so lassen sich auch indirekt Schlüsse zum genetisch bedingten Anpassungspotential treffen (Abbildung 1).

4. Beispiel: Das genetische System der Eichen (*Quercus* spp.) in der Schweiz

Die vorangegangenen Überlegungen sollen anhand des Beispiels von an der Eidg. Forschungsanstalt WSL durchgeführten Untersuchungen zum genetischen System und zur genetischen Variation von Eichen (*Quercus* spp.) in der Schweiz illustriert werden. Es wurde Material aus 28 Beständen geerntet, wobei die vier in der Schweiz heimischen Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur*), Traubeneiche (*Q. petraea*), Flaumeiche (*Q. pubescens*) und Zerreiche (*Q. cerris*) berücksichtigt wurden (Tabelle 1 und Abbildung 2). In zwei Beständen (Nr. 27 – Mt. Caslano und Nr. 28 – Novaggio) wurde ein Flaumeichen-Kollektiv und ein Zerreichen-Kollektiv getrennt ausgewertet, so dass insgesamt 30 Populationen betrachtet wurden (Tabelle 1 und Abbildung 3). Es wird im Folgenden auf eine detaillierte Beschreibung der durchgeführten Experimente verzichtet; diese kann den zitierten Quellen (insbesondere FINKELDEY und BONFILS, im Druck) entnommen werden. Vielmehr werden hier die wichtigsten Ergebnisse zusammenfassend dargestellt und hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Charakterisierung des genetischen Systems der Eichen diskutiert.

4.1 Nacheiszeitliche Rückwanderungsgeschichte

Genetische Merkmale, die in maternalen Linien vererbt werden, so dass jeder Nachkomme (bei Pflanzen: Same bzw. Sämling) die Information nur von der Mutter (bei Pflanzen: Samenelter) erhält, eignen sich gut zur Rekonstruktion der Wanderungsgeschichte von Tier- und Pflanzenarten (HEWITT, 2000). Bei den bedecktsamigen Pflanzen wird die in den Zellorganellen (Chloroplasten und Mitochondrien) gespeicherte genetische Information zumeist rein maternal vererbt.

Tabelle 1: Untersuchte Eichen-Populationen, ihre Artzugehörigkeit sowie cpDNS-Typen und genetische Variation innerhalb der Populationen (erwartete Heterozygotie H_e an 17 Isoenzym-Genorten).

Nr.	Population	Art	cpDNS-Typ	H_e
1	Bonfol	<i>robur</i>	1	0.229
2	Lugnez	<i>robur</i>	1	0.251
3	Wölfliwil	<i>robur</i>	1	0.256
4	Tägerwil	<i>robur</i>	1	0.235
5	Uttwil	<i>robur</i>	1	0.233
6	Magadino	<i>robur</i>	2	0.239
7	Allschwil	<i>petraealrobur</i>	1 und 2	0.251
8	Muttenz	<i>petraealrobur</i>	2	0.259
9	Büren a.A.	<i>petraealrobur</i>	1 und 2	0.257
10	Satigny	<i>petraea</i>	1	0.246
11	Jussy	<i>petraea</i>	1	0.249
12	Alaman	<i>petraea</i>	1 und 2	0.262
13	Corcelles	<i>petraea</i>	2	0.246
14	Galm	<i>petraea</i>	2	0.247
15	Bois de devant	<i>petraea</i>	1	0.247
16	Schoren	<i>petraea</i>	2	0.260
17	Magden	<i>petraea</i>	2	0.261
18	Bülach	<i>petraea</i>	1 und 2	0.254
19	Caveragno	<i>petraea</i>	2	0.234
20	Gordevio	<i>petraea</i>	2	0.235
21	Castaneda	<i>petraea</i>	2	0.241
22	Le Landeron	<i>pubescens</i>	1	0.239
23	Fully	<i>pubescens</i>	1	0.194
24	St. Luc	<i>pubescens</i>	2	0.213
25	Gampel	<i>pubescens</i>	2	0.180
26	Tamins	<i>pubescens</i>	1	0.240
27p	Mt. Caslano pub.	<i>pubescens</i>	2	0.203
27c	Mt. Caslano cer.	<i>cerris</i>	3	0.199
28p	Novaggio pub.	<i>pubescens</i>	2	0.236
28c	Novaggio cer.	<i>cerris</i>	3	0.244

Pollenanalytische Befunde legen nahe, dass die Eichen nach dem Ende der letzten Eiszeit das Gebiet der heutigen Schweiz vor etwa 11 000 bis 8000 Jahren wiederbesiedelten. Eine auf der Untersuchung von DNS aus Chloroplasten (cpDNS) basierende genetische Inventur in Eichenbeständen der Schweiz ergab, dass diese Wiederbesiedlung aus zwei unterschiedlichen Refugialgebieten erfolgte (MÁTYÁS, 1999; MÁTYÁS and SPERISEN, 2001). Die europaweite Verbreitung der in der Schweiz häufigen cpDNS-Typen legt nahe, ein Refugialgebiet in Italien und ein weiteres auf dem Balkan zu vermuten (PETIT *et al.*, eingereicht).

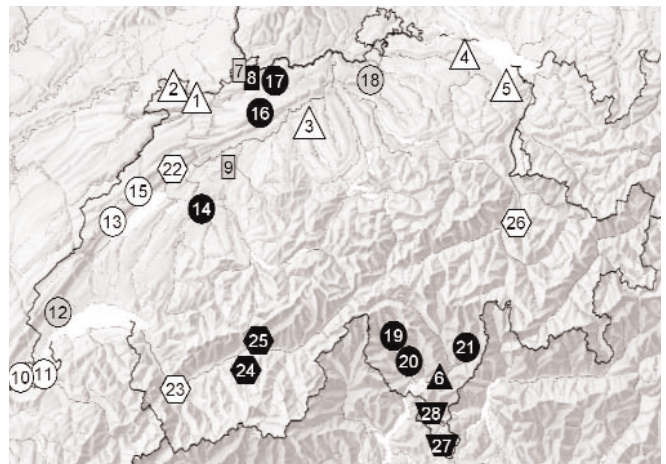


Abbildung 2: In der Schweiz untersuchte Eichen-Bestände (*Quercus* spp.) und ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Arten bzw. cpDNS-Haplotypen. Weisse Symbole: Haplotyp 1 (Refugialgebiet vermutlich auf dem Balkan); schwarze Symbole: Haplotyp 2 (Refugialgebiet vermutlich in Italien); graue Symbole: Haplotyp 1 und 2 beobachtet. Dreiecke: *Quercus robur*; Rechtecke: *Q. robur/Q. petraea* gemischt; Kreise: *Q. petraea*; Sechsecke: *Q. pubescens*; Trapeze: *Q. pubescens* und *Q. cerris* (getrennt analysiert). Nummern der Populationen entsprechend Tabelle 1.

Auch heute noch lassen sich anhand ihrer cpDNS die vermutlichen Refugialgebiete von Beständen erkennen (Abbildung 2). In bestimmten Regionen treten nur Bestände eines Typs auf. So finden sich beispielsweise im Tessin nur Bestände, die vermutlich aus Italien stammen, während im Gebiet um den Bodensee, aber auch um den Genfersee Bestände aus einem anderen Refugialgebiet dominieren. Die geringe Vermischung dieser Typen in der Schweiz lässt vermuten, dass der weiträumige Transfer von Saatgut durch den Menschen in der Vergangenheit relativ unbedeutend war (MÁTYÁS, 1999).

4.2 Genetische Variation innerhalb von Populationen

Die genetische Variation innerhalb von Populationen wurde mittels einer Untersuchung von 17 Isoenzym-Genorten des Kerngenoms erfasst (Tabelle 1; FINKELDEY und BONFILS, im Druck). Es zeigte sich eine verglichen mit dem Durchschnitt von fast 200 weltweit untersuchten Holzpflanzen überdurchschnittlich hohe genetische Variation bei allen Eichenarten der Schweiz (Tabelle 2). Auch in anderen Gebieten Europas wurden ähnlich hohe Variationsmasse bei den untersuchten Eichenarten gefunden (Tabelle 2). Bestände der Stiel- (*Q. robur*) und die Traubeneiche (*Q. petraea*) weisen in der Schweiz gegenüber Beständen der Flaum- (*Q. pubescens*) und Zerreiche (*Q. cerris*) etwas höhere Werte der hier als Mass für die genetische Variation verwendeten «erwarteten Heterozygotie» (H_e) auf. Mischbestände aus Stiel- und Traubeneiche sind besonders variabel. Während also die Höhe der genetischen Variation innerhalb von Populationen an den betrach-

Tabelle 2: Mittlere genetische Variation (erwartete Heterozygotie H_e) bei Eichenarten in der Schweiz und anderen Regionen sowie bei anderen Holzpflanzen

	Region	H_e	Quelle
<i>Q. robur</i>	Schweiz	0.241	FINKELDEY (eingereicht)
mixed <i>Q. robur/petraea</i>	Schweiz	0.256	"
<i>Q. petraea</i>	Schweiz	0.249	"
<i>Q. pubescens</i>	Schweiz	0.215	"
<i>Q. cerris</i>	Schweiz	0.221	"
<i>Q. robur</i>	Europa	0.252	ZANETTO et al. (1994)
<i>Q. petraea</i>	Europa	0.245	ZANETTO et al. (1994)
<i>Q. robur</i>	vorw. Deutschland	0.252	HERZOG (1996)
<i>Q. petraea</i>	vorw. Deutschland	0.253	HERZOG (1996)
<i>Q. pubescens</i>	Schweiz, Italien	0.252	MÜLLER (1999)
196 Holzpflanzenarten	weltweit	0.148	HAMRICK et al. (1992)

teten Isoenzym-Genorten von der Artzugehörigkeit abhängt, konnte kein Effekt der Refugialgebiete nachgewiesen werden. Die durchschnittliche genetische Variation innerhalb von Beständen aus dem italienischen Refugialgebiet ist nahezu identisch mit der Variation innerhalb von Beständen aus dem vermuteten Refugialgebiet im Balkan (FINKELDEY and MÁTYÁS, eingereicht).

Hohe Verluste genetischer Variation aufgrund von kleinen, isolierten Populationen wurden in der Schweiz nicht beobachtet. Beispielsweise verfügen auch recht isolierte Bestände der Flaumeiche im Wallis über zwar eingeschränkte, aber nicht bedeutend geringere genetische Variation als andere Eichenpopulationen (Tabelle 1). Genetische Drift und «Flaschenhalseffekte» haben also in der evolutionären Vergangenheit der Eichenbestände der Schweiz eine nur untergeordnete Rolle gespielt.

Die in der Schweiz beobachtete durchschnittliche Heterozygotie ist in fast allen Eichenbeständen etwas geringer als die Heterozygotie einer «idealen» panmiktischen Population (FINKELDEY, im Druck). Dieses Resultat bestätigt, dass Eichen zwar vorwiegend fremdbestäubt sind, dass aber zu einem geringen Anteil Inzucht entweder aufgrund von gelegentlicher Selbstbefruchtung oder aufgrund von bevorzugter Paarung benachbarter, verwandter Bäume vorliegt. In Mischbeständen aus Stiel- und Traubeneiche ist die beobachtete Heterozygotie an den Genorten, die eine Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche zulassen, besonders deutlich geringer als die Erwartung beim Vorliegen panmiktischer Strukturen. Dieses Resultat kann mit einem «Wahlund-Effekt» erklärt werden und ist ein Hinweis, dass in solchen Mischbeständen der Paarungskontakt zwischen den Arten eingeschränkt ist, obwohl Hybridisierung stattfindet (FINKELDEY, im Druck).

4.3 Genetische Differenzierung zwischen Populationen

Die allelischen Strukturen von Zerreichen-Kollektiven (Nr. 27c und Nr. 28c) unterscheiden sich deutlich von den Strukturen der anderen Arten (Abbildung 3). An mehreren Genorten sind Zerreichen von den anderen untersuchten Arten vollständig differenziert und im Durchschnitt unterscheiden sich Zerreichen-Kollektive an mehr als der Hälfte ihrer Gene von den anderen Eichenarten (FINKELDEY, eingereicht). Populationen der Stiel-, Trauben-, und Flaumeiche sind dagegen einander recht ähnlich. Wird die gesamte genetische Variation der zu diesen drei Arten gehörigen Kollektive in Komponenten aufgeteilt, so zeigt sich der grösste Teil der Variation innerhalb von Populationen (93,8%). Der durch Differenzierung zwischen den Arten bedingte Anteil an der Gesamtvariation ist mit 4,3% klein, und der verbleibende Anteil von 1,9%, der durch Differenzierung zwischen Populationen innerhalb von Arten bedingt ist, ist noch geringer (FINKELDEY, eingereicht). Trotz des

geringen Anteils der Differenzierung zwischen Arten an der Gesamtvariation können an einigen Genorten zwischen den Arten nicht überlappende Allelhäufigkeiten beobachtet werden (FINKELDEY, im Druck). Obwohl also mit Ausnahme der Zerreichen-Kollektive keine streng artspezifischen Allele beobachtet wurden, zeigen sich für einzelne Arten charakteristische Allelhäufigkeiten. Das an Isoenzym-Genorten beobachtete Differenzierungsmuster entspricht zudem überraschend gut dem Muster, welches sich auf der Basis von blattmorphologischen Analysen ergab. Insbesondere zeigte sich sowohl bei allelischen Strukturen an Isoenzym-Genorten als auch bei blattmorphologischen

Merkmale eine grössere Ähnlichkeit zwischen Flaum- und Traubeneichen als zwischen jeder dieser beiden Arten und Stieleichen (FINKELDEY, im Druck).

Diese Ergebnisse bestätigen gängige taxonomische Gliederungen, nach denen Stiel-, Trauben- und Flaumeichen einander näher verwandt sind als dieser Artenkomplex zur Zerreiche (AAS, 1998). Hybridisierung zwischen Zerreichen und anderen Eichen tritt entweder nicht auf oder beeinflusst die genetischen Strukturen nicht. Die grosse Ähnlichkeit der genetischen Strukturen der anderen Arten belegt dagegen die Bedeutung der Hybridisierung für Stiel-, Trauben und Flaumeiche. Insbesondere scheint die Schweiz in einer breiten Zone intensiver Hybridisierung zwischen Trauben- und Flaumeiche

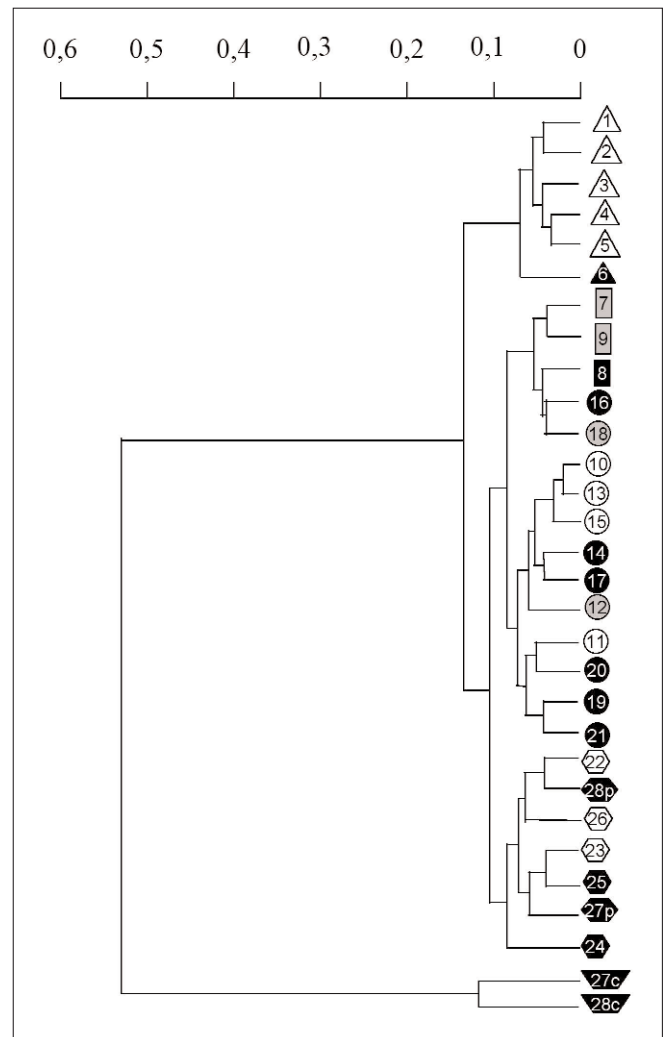


Abbildung 3: Genetische Differenzierung (UPGMA-Clusterdiagramm basierend auf genetischen Abständen d_0) zwischen Eichenpopulationen der Schweiz. Nummern der Populationen entsprechend Tabelle 1; Symbole entsprechend Abbildung 2.

zu liegen (MÁTYÁS, 1999; MÜLLER, 1999). Da sich trotz bedeutender Hybridisierung die allelischen Strukturen der drei Arten an einigen Genorten klar unterscheiden, hat also die der Erkennung der Arten zugrundeliegende morphologische Variation eine nachweisbare genetische Grundlage.

Kein signifikanter Zusammenhang ist dagegen zwischen der die nacheiszeitliche Rückwanderung widerspiegelnden Variation der cpDNS und der genetischen Variation an Isoenzym-Genorten im Kerngenom erkennbar. Offenbar hat intensiver Austausch von genetischer Information durch Pollenflug, der nur die durch Pollen- und Samenelter (biparental) vererbte genetische Information des Zellkerns, nicht aber die nur über Samen weitergegebene Information der cpDNS beeinflusst, dazu geführt, dass die Refugial- und Rückwanderungsgeschichte einer Population allenfalls geringen Einfluss auf ihre heutigen genetischen Strukturen bei biparental vererbten Genorten hat (FINKELDEY and MÁTYÁS, eingereicht).

5. Schlussfolgerungen und Ausblick

5.1 Erhaltung des Anpassungspotentials von Eichen in der Schweiz

Weiträumiger Genfluss durch Pollen zwischen Populationen innerhalb von Arten und eingeschränkter, aber evolutionär bedeutsamer Austausch von Genen zwischen Arten bestimmen die genetischen Strukturen von Eichen in der Schweiz. Eine auf die Einrichtung von *In-situ*-Schutzgebieten gestützte Strategie zur Erhaltung genetischer Ressourcen wird intensiven Genfluss als wichtiges Element des genetischen Systems von Eichen begreifen, welches der Erhaltung von Variation und evolutionären Anpassungspotentialen innerhalb von Populationen dient.

Aufgrund der relativ geringen Bedeutung des anthropogenen Transfers von Eichel in der Schweiz sind die Gefahren des Verlustes lokal angepasster Populationen durch exzessiven Genfluss von weiträumig verfrachtetem Material gering. So sollte eine ohnehin kaum erreichbare Isolation von als Reproduktionseinheiten betrachteten *In-situ*-Erhaltungsgebieten nicht angestrebt werden. Allerdings ist durch die Grösse des Erhaltungsgebietes und dessen waldbauliche Behandlung insbesondere während der Verjüngung sicherzustellen, dass eine mit Genfluss möglicherweise verbundene genetische Last nicht zu sehr kleinen Populationen bzw. Populationen sehr geringer Dichte führt. Hierzu ist es nötig, einer möglichst grossen Zahl von Nachkommen von vielen Sameneltern geeignete Bedingungen zu ihrer Entwicklung zu schaffen. Dies wird in der Regel mittels natürlicher Verjüngung geschehen, die jedoch durch Pflanzung ergänzt werden kann, wenn diese in einem engen Pflanzverband und mit lokal von zahlreichen Bäumen geerntetem Saatgut erfolgt.

Die Auswahl von Erhaltungsgebieten hat sich primär an der leicht feststellbaren Zugehörigkeit von Beständen zu unterschiedlichen taxonomischen Arten zu orientieren. Alle heimischen Arten müssen in einem Verbund solcher Gebiete vertreten sein. Mischbestände aus Stiel- und Traubeneichen erwiesen sich als besonders variabel und sollten als Bestände mit vermutlich hohem Anpassungspotential unbedingt bei der Auswahl von Erhaltungspopulationen berücksichtigt werden (FINKELDEY, im Druck). Die anhand der cpDNS überprüfbare nacheiszeitliche Rückwanderungsgeschichte ist dagegen für Gene des Zellkerns von untergeordneter Bedeutung und stellt demzufolge auch kein vordringliches Kriterium für die Selektion genetischer Ressourcen dar.

Eine deutliche Differenzierung zwischen Populationen innerhalb von Arten an adaptiv bedeutsamen Merkmalen wurde in den bislang durchgeführten Experimenten nicht

nachgewiesen, kann aber keinesfalls ausgeschlossen werden. Zumindest bei Stieleichen legt die sehr grosse Ähnlichkeit genetischer Strukturen benachbarter Bestände eine Differenzierung zwischen Regionen nahe. Zusammenhänge zwischen bereits bekannten genetischen Strukturen und dem Anpassungspotential von Beständen werden gegenwärtig an der Eidg. Forschungsanstalt WSL mittels Frühtests an Eichen-Sämlingen unter kontrollierten Umweltbedingungen durchgeführt. Genfluss durch Pollen und Hybridisierung zwischen Arten sind für die genetischen Strukturen von Eichen von so grosser Bedeutung, dass diese Faktoren im Rahmen eines europaweiten Projektes in einem artenreichen Mischbestand bei Büren a.A. intensiv studiert werden.

5.2 Herausforderungen an die Forstgenetik

Für die Mehrzahl der in Mitteleuropa weit verbreiteten, bestandesbildenden Waldbäume liegen inzwischen auf der Untersuchung von Marker-Genorten basierende Ergebnisse genetischer Inventuren vor (MÜLLER-STARCK *et al.*, 1992). Die meisten dieser Arten sind genau wie die Eichen genetisch sehr variabel und zeigen eine nur mässige Differenzierung zwischen Populationen an biparental vererbten Genorten, aber deutlich höhere Differenzierung bei maternal vererbten Markern. Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen auf Genmarkern basierenden Variationsmustern und dem aus walddökologischer Sicht zentralen evolutionären Anpassungspotential ist häufig nur schwer zu erkennen (GEBUREK, 2000). Hierzu werden möglicherweise künftig durch eine Kombination von Untersuchungen verschiedener Genmarker mit der Beobachtung der Variation anpassungsrelevanter Merkmale in kontrollierten Umwelten neue Einsichten gewonnen werden können. Weitere Fortschritte bei der Identifikation molekularer Genmarker mit bekannter, adaptiv bedeutsamer Funktion werden künftig ebenfalls zum besseren Verständnis evolutionärer Anpassungsprozesse beitragen (SZMIDT and WANG, 1999).

Die genetischen Strukturen von Waldbaum-Populationen unterliegen zeitlicher Dynamik, die insbesondere während der sexuellen Reproduktion und unmittelbar folgender Stadien erstaunlich hoch ist. Dieser experimentell vielfach bestätigte Sachverhalt (z.B. ALVAREZ-BUYLLA *et al.*, 1996; ZIEHE *et al.*, 1999) impliziert die Möglichkeit einer raschen Veränderung genetischer Strukturen durch menschliche Einflussnahme auf Waldökosysteme. Die genetischen Konsequenzen der vielfältigen Beeinflussung durch die lokale Bewirtschaftung sowie regional und global wirkende Umweltveränderungen sind nur unzureichend erforscht. Immerhin wurden Veränderungen genetischer Strukturen als Reaktion auf Immissionsbelastungen (z.B. MÜLLER-STARCK, 1985) ebenso nachgewiesen wie die Beeinflussung des Reproduktionssystems durch die Art der Waldbewirtschaftung und Landnutzung (ALDRICH and HAMRICK, 1998).

Nach bislang vorliegenden Erkenntnissen scheinen die genetischen Systeme zumindest bestandesbildender Waldbaumarten relativ robust zu sein (SAVOLAINEN, 2000), so dass das evolutionäre Anpassungspotential dieser Arten nur ausnahmsweise selbst durch drastische anthropogene Umweltveränderungen gefährdet sein dürfte, solange eine naturnahe Waldbewirtschaftung möglich ist und durchgeführt wird. Bei zersteut und in geringer Dichte auftretenden Baumarten insbesondere, aber nicht allein des Tropenraums scheinen dagegen die Gefährdungen durch Änderungen der Landnutzung (Waldzerstörung, Fragmentierung), der Waldbewirtschaftung (sowohl Intensivierung als auch Extensivierung) und weiterer landschaftsrelevanter Tätigkeiten des Menschen ungleich bedrohlicher (FINKELDEY, 1996; KLEINSCHMIT, 2000).

Forschung zum Schutz forstgenetischer Ressourcen wird sich daher künftig verstärkt mit den genetischen Systemen seltener, in geringer Dichte auftretender Arten befassen.

Zusammenfassung

Die in Waldbäumen gespeicherte genetische Information ist nicht allein von zentraler Bedeutung für den Ertrag forstlicher Produktionssysteme, sondern bestimmt auch das evolutionäre Anpassungspotential von Baum-Populationen und ist somit eine im Interesse der Stabilität von Waldökosystemen nachhaltig zu bewirtschaftende Ressource. Forstpflanzenzüchtung und die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen werden in diesem Kontext als wichtige Anwendungen forstgenetischer Forschung dargestellt. Genetische Inventuren dienen der Erfassung der räumlichen Verteilung genetischer Information an Marker-Genorten. Die so gewonnenen Informationen lassen Aussagen über die evolutionäre Vergangenheit von Populationen zu und erlauben damit auch indirekt Schlussfolgerungen zu ihrem evolutionären Anpassungspotential. Die Ergebnisse einer genetischen Inventur von in der Schweiz heimischen Eichen-Arten (*Quercus* spp.) werden vorgestellt und hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Charakterisierung genetischer Systeme und evolutionärer Anpassungspotentiale diskutiert. Zusammenhänge zwischen der Variation biochemischer und molekularer Genmarker und adaptiven Prozessen in Waldbaum-Populationen sowie die Analyse der zeitlichen Dynamik genetischer Strukturen von Waldbaum-Populationen als Folge vielfältiger anthropogener Umweltveränderungen werden als wichtige Felder künftiger forstgenetischer Forschung genannt, die verstärkt auch seltene Baumarten berücksichtigen sollte.

Summary

Research on diversity, diverse research: objectives and approaches in forest genetics

The genetic information about forest trees is not only of crucial importance for the yield of forestry production systems, but also for determining the evolutionary adaptive potential of tree populations. Thus, the stability of forest ecosystems depends on the sustainable management of forest genetic resources. In this context, tree breeding and conservation of forest genetic resources are mentioned as main applications of research in forest genetics. Genetic inventories are conducted in order to observe the spatial distribution of genetic information at gene marker loci. Such studies allow us to elucidate the evolutionary history of populations and, thus, to draw conclusions about their evolutionary adaptability. Results of a genetic inventory of oak (*Quercus* spp.) populations native to Switzerland are presented, and their significance for the characterization of genetic systems and adaptive potential is discussed. Future research into forest genetics should aim at improving our understanding of the relationship between variation at biochemical and molecular marker loci and adaptive processes in forest tree populations. The temporal dynamics of genetic structures of forest tree populations as a consequence of anthropogenic environmental change is another important topic of forest genetics in particular for the conservation of rare species.

Résumé

La recherche sur la diversité – une recherche diversifiée: objectifs et évolution de la génétique forestière

L'information génétique contenue dans les arbres forestiers est d'une importance majeure non seulement pour le rendement de la production ligneuse mais aussi pour le potentiel d'adaptation évolutive des populations d'arbres. En effet, la stabilité des écosystèmes forestiers dépend d'une gestion durable des ressources génétiques de la forêt. Dans ce contexte, l'élevage de plantes forestières et la conservation des ressources génétiques sont des domaines d'application clés pour la recherche génétique. Les inventaires génétiques servent à observer la distribution spatiale de l'information donnée par des marqueurs génétiques. De telles études permettent de reconstituer l'évolution antérieure des populations et d'en tirer indirectement des conclusions sur l'adaptabilité évolutive. Les résultats d'un inventaire génétique des espèces de chênes (*Quercus* spp.) indigènes en Suisse sont présentés dans cet article; ils sont suivis d'une discussion portant sur l'importance de ces résultats pour la caractérisation des systèmes génétiques et des potentiels d'adaptation évolutive. A l'avenir, la recherche en matière de génétique forestière devrait avoir pour but d'améliorer notre compréhension des relations entre la variation de marqueurs biochimiques et moléculaires et les processus d'adaptation des populations d'arbres forestiers. La dynamique temporelle des structures génétiques des populations d'arbres forestiers – une dynamique résultant du changement des conditions environnementales dû aux activités humaines – est un autre thème essentiel, notamment pour la conservation d'essences rares.

Literaturverzeichnis

- AAS, G. (1998): Morphologische und ökologische Variation mitteleuropäischer *Quercus*-Arten: ein Beitrag zum Verständnis der Biodiversität. IHW-Verlag, Eching bei München, 221 S.
- ALDRICH, P.R., HAMRICK, J.L. (1998): Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103–105.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R., CHAOS, Á., PIÑERO, D., GARAY, A.A. (1996): Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution* 50: 1155–1166.
- BERGMANN, F., HATTEMER, H.H. (1998): Isozymes in forest genetic research. In: MANDAL, A.K., GIBSON, G.L. (eds.) *Forest Genetics and Tree Breeding*. CBS Publishers and Distributors, New Delhi, 227–238.
- BONFILS, P., FINKELDEY, R. (1998): Das schweizerische Programm zur Erhaltung forstgenetischer Ressourcen. In: GEBUREK, T., HEINZE, B. (eds.) *Erhaltung genetischer Ressourcen in Wald – Normen, Programme, Maßnahmen*. Ecomed, Landsberg, 136–150.
- FEILBERG, L., SØEGAARD, B. (1975): Historical review of seed orchards. In: FAULKNER, R. (ed.) *Seed Orchards*. Her Majesty's Stationery Office, London, 1–8.
- FINKELDEY, R. (1996): Conservation of forest genetic resources in tropical Asia. In: PARK, Y.G., SAKAMOTO, S. (eds.) *Biodiversity and Conservation of Plant Genetic Resources in Asia*. Japan Scientific Society Press, Tokyo, 117–135.
- FINKELDEY, R. (im Druck): Genetic variation of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. 2. Genetic structures in «pure» and «mixed» forests of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak (*Q. petraea* [Matt.] Liebl.). Im Druck in *Silvae Genetica*.
- FINKELDEY, R. (eingereicht): Genetic variation of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. 1. Allelic diversity and differentiation at isozyme gene loci. Zur Veröffentlichung eingereichtes Manuskript.
- FINKELDEY, R., BONFILS, P. (im Druck): Genetische Variation in Eichenbeständen (*Quercus* spp.) der Schweiz. Im Druck in *Schriftenreihe der Sächsischen Landesanstalt für Forsten*.

- FINKELDEY, R., MÁTYÁS, G. (1999): Assessment of population history and adaptive potentials by means of gene markers. In: MÁTYÁS, C. (ed.) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 91–104.
- FINKELDEY, R., MÁTYÁS, G. (eingereicht): Genetic variation of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. 3. Lack of impact of postglacial recolonization history on nuclear gene loci. Zur Veröffentlichung eingereichtes Manuskript.
- GEUREK, T. (2000): Überlegungen zur Auswahl von *In-situ*-Ressourcenpopulationen im Rahmen der forstlichen Generhaltung. *For. Snow Landsc. Res.* 75: 121–136.
- GRUPPE OKOK «GENRESERVATE» (1988): Ein schweizerisches Konzept für die Erhaltung der Erbsubstanz unserer Baumarten durch Schaffung von Genreservaten. *Schweiz. Z. Forstwes.* 139: 313–322.
- GREGORIUS, H.-R. (1991): Gene conservation and the preservation of adaptability. In: SEITZ, A., LOESCHKE, V. (eds.) *Species Conservation: A Population-Biological Approach*. Birkhäuser Verlag, Basel, 31–47.
- HAINES, R. (1994): *Biotechnology in Forest Tree Improvement*. FAO, Rom, 230 S. (FAO Forestry Paper 118).
- HAMRICK, J.L., GODT, M.J.W., SHERMAN-BROYLES, S.L. (1992): Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95–124.
- HATTEMER, H.H., MÜLLER-STARCK, G. (1989): Das Waldsterben als Anpassungsprozeß. *Allg. Forst- Jagdztg.* 160: 222–229.
- HATTEMER, H.H., ZIEHE, M., GEHLE, T., FROMM, M. (2000): Genetische Aspekte der Erhaltungsbiologie von Holzpflanzen. *For. Snow Landsc. Res.* 75: 9–28.
- HERZOG, S. (1996): Genetic inventory of European oak populations: consequences for breeding and gene conservation. *Annales des sciences forestières* 53: 783–793.
- HEWITT, G. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- KLEINSCHMIT, J. (2000): Grenzen der *in-situ* Erhaltung. *For. Snow Landsc. Res.* 75: 51–56.
- MÁTYÁS, G. (1999): Rekonstruktion der nacheiszeitlichen Einwanderung der Eichen in der Schweiz anhand ihrer Chloroplasten-DNA. Diss. Nr. 13386 ETH Zürich. Zürich, 144 S.
- MÁTYÁS, G., SPERISEN, C. (2001): Chloroplast DNA polymorphisms provide evidence for postglacial recolonisation of oaks (*Quercus* spp.) across the Swiss Alps. *Theor. Appl. Genet.* 102: 12–20.
- MÜLLER, B. (1999): Variation und Hybridisierung von *Quercus pubescens*. Diss. Nr. 13025 ETH Zürich. Zürich, 138+xlii S.
- MÜLLER-STARCK, G. (1985): Genetic differences between «tolerant» and «sensitive» beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. *Silvae Genetica* 34: 241–247.
- MÜLLER-STARCK, G., BARADAT, P., BERGMANN, F. (1992): Genetic variation within European tree species. *New Forests* 6: 23–47.
- PARKER, P.G., SNOW, A.A., SCHUG, M.D., BOOTON, G.C., FUERST, P.A. (1998): What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. *Ecology* 79: 361–382.
- PETIT, R., BREWER, S., BORDACS, S., BURG, K., CHEDDADI, R., COART, E., COTTRELL, J., CSAIKL, U., DEANS, D., FINESCHI, S., FINKELDEY, R., GILLIES, A., GOICOECHEA, P.G., JENSEN, J.S., KÖNIG, A., LOWE, A., MADSEN, S.F., MÁTYÁS, G., OLEDSKA, I., POPESCU, F., SLADE, D., TAURCHINI, D., VAN DAM, B., ZIEGENHAGEN, B., DE BEAULIEU, J.-L., KREMER, A. (eingereicht): Postglacial colonisation routes of European white oaks inferred from the variation of chloroplast DNA and from the analysis of fossil pollen. Zur Veröffentlichung eingereicht bei *For. Ecol. Manage.*
- SAVOLAINEN, O. (2000): Guidelines for gene conservation based on population genetics. In: KRISHNAPILLAY, B., SOEPADMO, E., ARSHAD, N.L., WONG, A., APPANAH, S., CHIK, S.W., MANOKARAN, N., TONG, H.L. and CHOON, K.K. (eds.) *Forests and Society: The Role of Research*. XXI IUFRO World Congress 7–12 August 2000 Kuala Lumpur Malaysia. Sub-Plenary Sessions. Volume 1. IUFRO and FRIM, Vienna and Kuala Lumpur, 100–109.
- SCHAAL, B.A., HAYWORTH, D.A., OLSEN, K.M., RAUSCHER, J.T., SMITH, W.A. (1998): Phylogenetic studies in plants: problems and prospects. *Mol. Ecol.* 7: 465–474.
- SEDEROFF, R.R. (1999): Tree genomes: what will we understand about them by the year 2020 and how might we use that knowledge? In: MÁTYÁS, C. (ed.) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer, Dordrecht, Boston, London, 23–30.
- SEDEROFF, R.R., STOMP, A.M. (1993): DNA transfer in conifers. In: AHUJA, M.R., LIBBY, W.J. (eds.) *Clonal Forestry. I. Genetics and Biotechnology*. Springer, Berlin u.a., 241–254.
- STERN, K. (1970): Population structure of forest tree species. In: FRANKEL, O.H., BENNET, E. (eds.) *Genetic Resources in Plants – Their Exploration and Conservation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 109–113.
- SZMIDT, A., WANG, X.-R. (1999): Genetic markers in forest genetics – the tunnel remains dark. In: MÁTYÁS, C. (ed.) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer, Dordrecht u.a., 31–48.
- TEISSIER DU CROS, E., MÁTYÁS, C., KRIEBEL, H. (1999): Conclusions and recommendations of the 4th International Consultation on Forest Genetics and Tree Breeding, held in Beijing, China, August 22–28, 1998 organized by IUFRO in cooperation with FAO. In: MÁTYÁS, C. (ed.) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer, Dordrecht u.a., 281–287.
- WRIGHT, J.W. (1976): *Introduction to Forest Genetics*. Academic Press, London, 463 S.
- ZANETTO, A., ROUSSEL, G., KREMER, A. (1994): Geographic variation of inter-specific differentiation between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Forest Genetics* 1: 111–123.
- ZIEHE, M. (1996): Beurteilung der Gefährdung genetischer Ressourcen anhand von Streßmerkmalen. In: MÜLLER-STARCK, G. (ed.) *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. Ecomed, Landsberg, 300–317.
- ZIEHE, M., HATTEMER, H.H., MÜLLER-STARCK, R., MÜLLER-STARCK, G. (1999): Genetic structures as indicators for adaptation and adaptational potentials. In: MÁTYÁS, C. (ed.) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer, Dordrecht u.a., 75–89.

Autor:

Prof Dr. REINER FINKELDEY, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Universität Göttingen, Büsgenweg 2, D-37077 Göttingen.