

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 137 (1986)
Heft: 3

Artikel: Der Wald als Experiment
Autor: Stettler, Reinhard F.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-765150>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 08.01.2026

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

Der Wald als Experiment

Von *Reinhard F. Stettler*

Oxf.: 165.3:181.45

(College of Forest Resources, University of Washington, Seattle, WA 98195, U.S.A.)

1. Einleitung

Die zunehmenden Waldschäden in der Schweiz und den umliegenden Ländern stellen den Forstmann vor Probleme neuer Art und Dimension. Sie konfrontieren ihn mit Bestandesbildern, für die im Erfahrungsschatz die Präzedenz fehlt, und rufen nach Massnahmen, die aus dem Rahmen waldbaulicher und waldwirtschaftlicher Konvention fallen. Dass dies zu einer Verunsicherung der Forstleute führen kann, ist verständlich. Ebenso verständlich ist der Ruf nach wissenschaftlicher Information, die die Grundlage für rationelle Planung schaffen soll.

Der vorliegende Artikel bezweckt, diesen Problemkreis aus genetischer Sicht zu beleuchten. Seine Absicht ist es, auf Wege aufmerksam zu machen, die uns bei der Wald-Sanierung und -Erneuerung offen stehen. Er versucht zu erhellen, weshalb in einem zukunfts-orientierten Waldbau eine reine Wiederherstellung der bisherigen Waldpopulationen ein wahrscheinlich unrealistisches Wunschbild darstellt und dass vermehrtes Experimentieren mit einem genetisch breiteren Baummaterial dringend notwendig ist. Massnahmen zur Erhaltung der genetischen Vielfalt sollten deshalb ergänzt werden durch solche, die auf die Bereicherung dieser Vielfalt abzielen. Diese Forderung ergibt sich, wenn wir uns Rechenschaft ablegen über die Grenzen des evolutionären Anpassungsprozesses, namentlich bei zunehmender Einwirkung menschlicher Technologie auf die Umwelt. Mit anderen Worten, genau so wenig wie wir die gegenwärtige Immissionsbelastung unserer Umwelt als «fait accompli» akzeptieren, müssen wir uns mit dem genetischen Angebot begnügen, das geschichtliche Zufälle uns als einheimisches Baummaterial zur Verfügung gestellt haben.

Hauptzweck meiner Darlegungen ist es, darauf aufmerksam zu machen, dass die von Waldschäden dominierte Gegenwart uns gleichzeitig auch Gelegenheit bietet, das Herkömmliche neu zu überdenken. Mögen Praxis und Forschung in der Schweiz diese Gedanken als Ermunterung zu konkreten Projekten auffassen, die darauf zielen, den kommenden Wald-Generationen eine grössere Erfolgs-Chance einzuräumen.

2. Der Baum und seine Anpassung

Als Beobachter der Natur sind wir immer wieder beeindruckt von den scheinbar ausgeklügelten und effizienten Mechanismen, die in jedem Organismus am Werke sind. Im Bemühen um ein Verständnis dieser Mechanismen begnügt sich die Naturwissenschaft heute nicht allein mit dem Erfassen der eigentlichen Prozesse — etwa der Photosynthese —, sondern sie befasst sich mit der *Steuerung* dieser Prozesse und ihrer Einfügung in ein Ganzes. Das System-Denken hat Eingang gefunden in die Biologie, und in diesem Rahmen wird der Organismus als Gesamtsystem aufgefasst, das, mit ausgeklügelten Rückkoppelungsmechanismen ausgerüstet, sich laufend der Umwelt anpasst. Analogien aus der Elektronik und Informatik drängen sich auf, und man spricht von Signalen, Lärm, Filtern und von «environmental tracking» (Levins, 1968).

Ob der individuelle Organismus auch wirklich der entscheidende Bezugspunkt ist bei der natürlichen Auslese, oder ob die Population oder gar das einzelne Gen mehr im Zentrum des Evolutionsprozesses stehen, ist durchaus nicht geklärt (Dawkins, 1982; Corning, 1983). So oder so ist das Verständnis des Organismus für ein Verständnis der Natur unerlässlich. Grob skizziert sehen wir ihn als ein vom genetischen «Programm» gesteuertes System, das programmgemäss, aber nicht programmgetreu, auf Umwelt-Signale reagiert. Dabei ist die Diskrepanz zwischen dem genetischen Potential (Genotyp) und dessen wirklicher Ausdrucksform (Phänotyp) nicht notwendigerweise als Mangel zu betrachten, sondern als eine Gelegenheit des Systems, die Ausführung seines Programms modulieren zu können.

«Erfolgreiche» Bäume überleben und vermehren sich dadurch, dass sie in ihrem genetischen Programm zutreffende Information finden, die sich angemessen ausdrücken lässt. So ist die Erbmasse gewissermassen als kumulative Erfahrungssammlung vergangener Generationen zu verstehen, die durch die natürliche Auslese immer wieder auf ihre Aktualität geprüft wird. Je grösser und je vielseitiger der Erfahrungsschatz, desto vertrauter ein Signal und desto grösser die Wahrscheinlichkeit einer angemessenen Reaktion. Aber Information kommt nicht gratis; Mechanismen der Speicherung und des Aufrufes kosten einen Preis und scheinen dem Anlegen eines Archivs Grenzen zu setzen. So ist jeder Baum den Diktaten der Ökonomie unterworfen und macht gewissermassen einen Kompromiss zwischen dem Möglichen und dem Tragbaren.

Dies trifft auch zu auf die einzelnen Anpassungs-Mechanismen, die spezifischen Organe, die so entscheidend sind für den Energiehaushalt des Individuums. Ja, auf der Suche nach individuellen Anpassungsmerkmalen stösst man laufend auf Kompromisse. Von Anpassungs-Einheiten ist überhaupt kaum zu reden, denn die meisten Organe, Organelle, ja selbst Moleküle, sind Mehrzweckgebilde. Wurzeln dienen bekanntlich der Absorption der Nährlösung wie auch der mechanischen Verankerung des Baumes und auch als Substrat für Mykorrhizen; Blatt-Spaltöffnungen dienen sowohl der CO₂-Assimilation wie

der Transpiration; bestimmte Enzyme, wenn auch spezifische chemische Reaktionen katalysierend, schalten sich in die Biosynthese oft recht verschiedener physiologischer Funktionen ein. Optimierung auf ein bestimmtes Ziel ist somit ausgeschlossen, denn ein Gewinn hinsichtlich der einen Funktion bedeutet oft einen Verlust hinsichtlich einer zweiten und dritten. Daraus folgt, dass selbst unter konstanten Bedingungen für ein und dasselbe «Gesamtproblem» mehrere Optimallösungen denkbar sind. Das drückt sich ja letztlich auch in der Artenvielfalt aus, die oft die verschiedenst konstruierten Organismen nebeneinander in den selben Lebensraum stellt.

3. Die Grenzen der Anpassung

Kann man bei Organismen überhaupt von Optimierung sprechen? Wie relativ dieser Prozess ist, wird einem klar, wenn man an all die Einschränkungen denkt, denen er unterworfen ist (*Lewontin, 1978; Horn, 1979; Jain, 1979*). Fünf seien hier kurz beleuchtet (*Stettler und Heilman, 1984*). Drei davon befassen sich mit der Wirkungsweise der natürlichen Auslese. Der Begriff «natürlich» ist dabei weit gefasst und beinhaltet auch menschliche Einflüsse.

3.1 Die natürliche Auslese ist rückblickend, nicht vorausblickend

In der evolutionären Erfolgsbilanz zählt die Zahl der Nachkommen, das heisst der genetische Beitrag an die nächste Generation. Es ist die Anpassung der Vorgänger-Generation an *ihre* Umwelt, auf der die Existenz eines heutigen Individuums beruht und es genetisch prädisponiert. Mit anderen Worten, jede Generation ist ein Abbild, nicht Spiegelbild, ihrer Elterngeneration und damit auch in deren Umweltbedingungen verankert. Der Anpassungsprozess hinkt also hinten nach, und dies um so prägnanter, je grösser der Umweltwechsel ist.

Wenn wir die organische Evolution als Wechsel an Genhäufigkeit von einer Generation zur anderen betrachten (*Dobzhansky, 1970*), dann wird uns bewusst, wie wichtig die Generationsdauer und wie noch wichtiger ihre Relation zur Umweltbeständigkeit ist. Auf langlebige Waldbäume bezogen heisst dies, dass Umweltschwankungen innerhalb einer Generation entweder durch phänotypischen Ausgleich absorbiert oder dass schlecht angepasste Individuen aufgegeben werden müssen. Insofern als der Raum-Anspruch des Einzelbaumes mit zunehmendem Alter wächst, ist die allmähliche Abnahme der Stammzahl eines Bestandes normal. Solange ein Vorrat an genetischer Vielfalt besteht, kann diese Abnahme gleichzeitig zu einer Hebung der mittleren Anpassung führen. Ist aber diese Vielfalt erschöpft, dann hängt der Weiterbestand von der phänotypischen Pufferung oder Stabilität der Individuen ab. Eine genetische Anpassung

sung kann dann höchstens in der Folgegeneration stattfinden, und die Wahrscheinlichkeit dafür ist eine Funktion der genetischen Prädisposition für die dann herrschenden Umweltbedingungen.

Aus dieser Sicht ist es von Bedeutung, dass Waldbäume unter allen auf Isoenzym-Variabilität geprüften Organismen im allgemeinen den höchsten Grad an Heterozygotie und genetischem Polymorphismus¹ aufweisen (Hamrick 1979). Dass heterozygote Individuen ihrem homozygoten Gegenpart oft an phänotypischer Stabilität überlegen sind, ist aus zahlreichen Untersuchungen der verschiedensten Organismen hervorgegangen (Lerner, 1954; Ledig et al., 1983). Da heterozygote Individuen auch eine genetisch variablere Nachkommenschaft haben als Homozygoten, steht der Auslese ein grösseres Angebot an Vielfalt zu Verfügung. Beide Konsequenzen scheinen für Waldbäume vorteilhaft, wenn wir an die zeitliche und räumliche Heterogenität denken, mit denen sich diese langlebigen Organismen auseinandersetzen müssen. Wenn dieses Heterozygotie-Modell für Waldbäume besonders zutreffend scheint, so sei hervorgehoben, dass empirische Daten auch auf markante Abweichungen deuten.

3.2 Die natürliche Auslese ist relativ, nicht absolut

Die Optimalität der natürlichen Auslese hängt ab vom Angebot an genetischer Vielfalt und deren Erheblichkeit zu aktuellen Bedingungen. Der Anpassungsprozess hinkt nicht nur um mindestens eine Generation hinten nach, sondern er muss sich auch mit dem Rohmaterial begnügen, das zur Verfügung steht. Dieses Angebot ist ein beschränktes. Einmal erschöpft, lässt sich genetische Vielfalt nur durch Mutation, Immigration oder Rekombination erweitern. Unter normalen Bedingungen sind dies alles verhältnismässig langsam wirkende Prozesse.

Hier wird man auf die geschichtliche Belastung im biologischen Bereich aufmerksam. In seiner brillianten Schrift «The possible and the actual» hat sich Jacob (1982) damit auseinandergesetzt und festgestellt, welch' geradezu bescheidene Fraktion das Wirkliche im Rahmen des theoretisch Möglichen ausmacht. Es wird deutlich, in welchem Masse die spezifische Vorgeschichte einer Lokalpopulation ihre evolutionären Möglichkeiten beeinflusst. Numerische Engpässe und damit verbundene Gen-Verluste können sich oft noch nach vielen Generationen auswirken.

In diesem Rahmen ist die ausgesprochene Verarmung der mittel- und nord-europäischen Flora, die während der letzten Eiszeit stattfand, von grosser Be-

¹ Hier sei daran erinnert, dass ein diploider Baum am Genort A den Genotyp $A_1 A_1$ oder $A_2 A_2$ (homozygot) oder aber $A_1 A_2$ (heterozygot) haben könnte.

Polymorphismus ist ein Mass der Anzahl Allele ($A_1, A_2, \dots A_n$), die an diesem und anderen Genorten ($B_1, B_2, \dots B_n$) zur Verfügung stehen.

Isoenzym-Analyse erlaubt eine verhältnismässig rasche Quantifizierung dieser Variablen (siehe El-Kassaby und White, 1985).

deutung. Die Lage der Alpen scheint dabei den Prozess noch akzentuiert zu haben, bedeutete sie doch ein Hindernis sowohl für die «Fluchtrouten» als auch für die spätere Wiederansiedelung aus den Refugien. Man kann annehmen, dass demzufolge die genetische Vielfalt in den Populationen alpiner Täler besonders beschränkt ist, denn Allel-Verluste als Konsequenz der Eiszeit, begleitet und gefolgt von vermehrter Inzucht, bedingt durch Isolation, reduzierten die Möglichkeiten der Rekombination. (Auf die Rolle des Zufalles bei numerischen Engpässen werde ich noch zurückkommen.)

Direkte Evidenz fehlt für diese Vermutung, könnte aber durch Isoenzym-Untersuchungen verhältnismässig rasch beschafft werden. Zur Beurteilung künftiger Massnahmen und deren Dringlichkeit wäre sie von Nutzen. Indirekte Information kann aus dem Beispiel eines internationalen Fichten-Provenienzversuches hergeleitet werden, der im Jahre 1962 in 13 Ländern in Europa und Nordamerika angelegt wurde. Das Gesamtbild nach 18 Jahren dieses Versuches (kürzlich zusammengefasst durch *Weisgerber et al.*, 1984) scheint auf die erstaunliche Anpassungsfähigkeit und Standorttoleranz herzynischer-karpatischer Herkünfte hinzuweisen, die nach *Schmidt-Vogt* (1977) wahrscheinlich aus dem Eiszeit-Refugium der Süd-Karpaten stammen. Im Gegensatz dazu zeigten Fichten aus den Alpen-Hochlagen geringes Anpassungsvermögen an andere Standorte. Haben wir es bei diesen Herkünften mit einer genetischen Spezialisierung auf Lokalbedingungen zu tun? Wenn ja, würde sich die Frage stellen, wie solche Spezialisten-Populationen mit einem Wechsel dieser Bedingungen fertig werden und in welchem Masse Anpassungsfähigkeit in Zukunft eine Rolle spielt.

3.3 Die natürliche Auslese ist lückenhaft

Was immer man an Analogie zur Darstellung der Selektion herbeizieht — ein Sieb, ein elektronisches Filter, kreatives Aussortieren — ist insofern unbefriedigend, als damit die wirkliche Selektivität des Prozesses nur ungenügend beschrieben wird. Wichtig ist, dass die Auslese sich auf den *Phänotyp* stützt, nicht auf den *Genotyp*. Sie kann somit nur jene Allele erkennen, die in der Erscheinungsform ausgedrückt werden. In diploiden oder polyploiden Organismen, also in all unsern Baumarten, sind deshalb rezessive Allele nur der Auslese ausgesetzt, wenn sie in homozygoter Form auftreten. Auf diese Weise können maladaptive rezessive Gene, da maskiert, über manche Generationen hinweg mitgeschleppt werden und sich dann später negativ auswirken. Eine zweite Form des «Übersehens» geschieht durch die Koppelung der Gene auf ein- und demselben Chromosom; ein maladaptives Allel kann, wenn eng gekoppelt mit einem oder mehreren positiven Genen anderer Funktion, von der Auslese begünstigt werden, auch wenn der Phänotyp dadurch eine gewisse Einbusse erleidet. In beiden Fällen könnte man der Selektion zugute halten, sie sei konservativ oder jedenfalls nicht übereilig. Betrachtet man aber die Kehrseite des

Koppelungsfalls, dann trifft dies nicht zu: Ein mit einem manifesten Lethalfaktor belasteter abortierender Embryo führt zum automatischen Verlust aller anderen in ihm vereinigten Gene, ungeachtet ihres möglichen Wertes, einzeln oder kombiniert.

Versuche, die genetischen Kosten zu schätzen, die mit solchen «Unzulänglichkeiten» der natürlichen Auslese verbunden sind, sind unternommen worden, selbst für Waldbäume (zum Beispiel *Sorensen*, 1973; *Koski*, 1973). Die Interpretation hängt freilich von vielen Annahmen ab, zu denen uns das Grundwissen noch fehlt.

3.4 Organismen sind in ihrem Entwicklungsmuster eingeschränkt

Jeder Organismus hat einen ihm zugrundeliegenden Bauplan, der Wachstum und Entwicklung ermöglicht, aber auch einschränkt. Darin bekundet sich einmal mehr die lange Vorgeschichte, ja, man kann von einer gewissen Entwicklungs-Trägheit sprechen. So bildet etwa das Kambium bei Nadelbäumen Tracheidzellen, bei Laubbäumen aber Gefäßzellen anderer Bauart. Dieser Unterschied ist im genetischen Programm verankert. Es ist aber denkbar, dass unter bestimmten Bedingungen — etwa bei zahlreichen Spätfrösten — eine Birke von einem gewissen Prozentsatz wohlplacierter Tracheiden profitieren könnte. Ihr Bauplan lässt dies aber nicht zu. Offensichtlich bedürfte es einer ganzen Anzahl simultaner Veränderungen, um diesen «Quantum-Sprung» herbeizuführen — was auf dem Mutationswege zu erreichen zu unwahrscheinlich ist. Nadel, Blätter, Samen, physiologische Reaktionsmuster, biochemische Abwehrmittel, alle sind in bestimmten Entwicklungsbahnen gelenkt, aus denen auszubrechen zunächst mit einer Einbusse an «fitness» bezahlt werden müsste, auch wenn ein solcher Schritt im Endeffekt neue evolutionäre Möglichkeiten eröffnete.

In Jacobs (1982) Worten ist die Evolution ein Bastler (a tinkerer), kein Ingenieur. Wäre sie ziel-orientiert wie der letztere, so fielen ihre Konstruktionen effizienter aus. So aber wird gewissermassen zusammengebaut und modifiziert, was an Bestandteilen vom vorigen Projekt noch vorhanden ist. Dies hält die «Produktionskosten» tiefer, führt aber auf dem Versuchswege schliesslich auch zum Erfolg. In diesem Sinne ist jedes Individuum ein neuer Versuch, aber einer mit beschränktem Budget.

Gerade wenn wir die Koniferen betrachten, wird man auf das Frugale der organischen Evolution aufmerksam: Kaum eine andere Gruppe der Samenpflanzen hat sich morphologisch, anatomisch, zytologisch und biochemisch dermassen einschränken lassen wie unsere Nadelbäume. Dabei ist ihnen beinahe doppelt soviel Zeit zur Verfügung gestanden, neue Wege einzuschlagen als den Blütenpflanzen. Allerdings mag man es als bemerkenswert hinnehmen, dass bei solchem Konservativismus sich diese Gruppe so lange so erfolgreich durchsetzen konnte.

3.5 Der Evolutionsprozess ist probabilistisch

Das scheinbar Richtungshafte, Progressive der organischen Evolution wird oft dahin interpretiert, dass dem Prozess eine Absicht zugrunde liege. Diese Annahme, wenn auch naheliegend und verbreitet, ist weder zur Klärung der Fakten notwendig noch wissenschaftlich prüfbar.² Was hier kurz beleuchtet werden soll, ist die Unvoraussagbarkeit des Evolutionsprozesses. Sie hängt damit zusammen, dass in verschiedenen Mechanismen der Zufall am Werk ist. Nicht «blinder» Zufall, sondern ein Zufall, der sich an bestimmte Richtlinien zu halten scheint, die wir gemeinhin als Gesetze der Wahrscheinlichkeit bezeichnen. Die Mendelschen Vererbungsgesetze sind ein gutes Beispiel dafür; sie erlauben Voraussagen über die Wahrscheinlichkeit bestimmter Gen-Kombinationen bei Nachkommen von Eltern mit bekanntem Genotyp. Aber selbst wenn wir über alle Genorte beider Eltern im Bilde wären, könnten wir nicht voraussagen, mit genau welchen elterlichen Allelen der nächste Nachkomme ausgerüstet sein wird. Die Rekombination bei der Bildung der Geschlechtszellen hat hier eine starke Hand im Spiel, und dies um so mehr, als sie bei der sexuellen Vermehrung bei beiden Eltern in Rechnung gestellt werden muss. Auch wenn beispielsweise unter gegebenen Umweltbedingungen bestimmte Rekombinationstypen zweier Elternbäume adaptiv von Vorteil wären, so könnten diese nicht in grösserer Häufigkeit «geliefert» werden, als die Wahrscheinlichkeit es zulässt. Erst hinterher kann die Auslese diese spezifischen Rekombinationen, sofern sie überhaupt auftraten, unter allen Nachkommen begünstigen.

Dem Zufall unterworfen ist auch der Mutationsprozess, der letztlich die Quelle aller Variation ist. Und schliesslich manifestiert sich das Zufällige auch im sogenannten Genetic Drift, einem Evolutions-Mechanismus, der, von *Sewall Wright* (1948) erkannt und beschrieben, anfänglich aber mehr als eine theoretische Spitzfindigkeit betrachtet wurde. Heute wird ihm wesentlich mehr Beachtung zugemessen. Dass er in Waldpopulationen am Werk ist, steht ausser Zweifel und ist gerade im Bergwald besonders wahrscheinlich. Kurz skizziert geht es darum, dass bei kleinen Populationen und bei geringer Allel-Häufigkeit Allelverluste vermehrt in Erscheinung treten, ob sie nun adaptiv vor- oder nachteilig sind. Ähnlich wie kleine Stichproben oft sehr «unrepräsentativ» ausfallen, können kleine Restbestände selbst eines ursprünglich grösseren Waldareals oft in ihrer genetischen Konstitution vom Mittelwert des Grossbestandes signifikant abweichen und damit ein Zerrbild der Anpassungsnorm darstellen. Ist so ein Restbestand von Pollen-Immigration isoliert und dient er als Gründer einer Folge-Population, dann kann sich seine zufällige und möglicherweise suboptimale Gen-Mischung noch auf viele Generationen auswirken. Grossflächige Waldbrände führen oft zu drastischen Populations-Reduktionen und schaffen alle Voraussetzungen für diesen Zufalls-Prozess. Ähnliches ist zu erwarten von

² Zu diesem Thema ist eine umfangreiche Literatur vorzufinden. Eine gute Synthese wurde kürzlich von Peter Corning (1983) verfasst.

Reliktbeständen und Isolaten nach der letzten Eiszeit, wie auch nach anthropogenen Entwaldungen. Topographische Isolation kann den Prozess nur fördern. Alles in allem scheinen die Bedingungen in den Alpen für den Genetic Drift besonders geeignet gewesen zu sein. Auch hier fehlt aber weitgehend die direkte Evidenz.

4. Jeder Wald ist ein Experiment

Wenn wir den heutigen Wald als Endprodukt einer langen Evolution betrachten, dann müssen wir die in den vorigen Abschnitten dargelegten Grenzen dieses Evolutionsprozesses in Rechnung stellen. Es wird dann deutlich, dass diesem Wald selbst unter den günstigsten Bedingungen notwendigerweise Mängel anhaften, die seine Weiterentwicklung massgebend beeinflussen können. Schon der Einzelorganismus an sich, bei aller erstaunlichen Komplexität, stellt ein ausgesprochenes Kompromiss-System dar. Dieser Organismus findet sich selbst in der heimischen Geographie in einer Umwelt, für die sein genetisches Programm nur eine beschränkte Erheblichkeit hat. Als Baum kann er dem nicht einmal dadurch abhelfen, dass er einen Standort sucht, für den ihn sein Programm besser ausstattet. Die Unzulänglichkeiten mehren sich sprunghaft, sobald wir aus diesem engstgekoppelten System, dem Individuum, überwechseln auf die Population der Artgleichen, und noch mehr im weitmaschigeren Gefüge des Gesamtbestandes und des Ökosystems.

Aus dieser Perspektive betrachtet, kann man nicht umhin, jeden Wald und jeden Baum darin, ja, jeden Organismus überhaupt, als Experiment mit offenem Ausgang zu sehen; als eine von unzähligen Möglichkeiten, die auf Grund unwiederholbarer und oft unwahrscheinlicher Konstellationen auf verwinkeltem Pfade sich losgelöst hat von allen Alternativen und Wirklichkeit geworden ist und über deren Erfolg oder Misserfolg nur *a posteriori* entschieden werden kann.

Dieses Naturbild mag wissenschaftlich-nüchtern anmuten, ist aber durchaus verträglich mit der Faszination, die das Studium alles Biologischen so besonders auszeichnet. Vor allem aber wirft es Fragen auf, mit denen wir uns auseinandersetzen müssen, wenn wir uns für den Wald von morgen verwenden wollen. Wichtiger noch: es legitimiert, ja fordert unsere Mitbeteiligung am Experiment.

5. Der Wald in der Umwelt von morgen

Umweltwechsel stellen die Norm dar in der Geschichte unseres Planeten. Sie schafften die Bedingungen zur Entstehung des Lebens, periodisch aber auch immer wieder diejenigen zur Auslöschung von Organismen. Dass diese Wechsel

sich aber meist über Hunderttausende von Jahren geltend machen würden, war bis vor kurzem die verbreitete Ansicht. Sie schien auch im Einklang zu sein mit dem Darwinschen Postulat gradueller Artenveränderung als Folge der natürlichen Auslese. Seit einigen Jahren wird aber der Katastrophe im Ablauf der organischen Evolution eine wesentlich bedeutsamere Rolle beigemessen. In vielen Fällen von besonders lückenarmen Fossil-Sequenzen stellt man mehr *treppenhafte* als graduelle Entwicklung fest, mit langen Perioden der Gleichmässigkeit, unterbrochen von Episoden genetischer Revolution (*Eldredge und Gould, 1972*). Selbst diese rapiden Wechsel geschahen nicht von heute auf morgen und bedurften einer Reihe von Generationen systematischer Allel-Substitution. Betrafen dieselben aber strategisch placierte Gene – gewissermassen Hauptschalter im Organismus –, so konnten sie zu bemerkenswerten Modifikationen eines Bauplans führen, die unter neuen Bedingungen womöglich sehr erfolgreich sein konnten (*Britten und Davidson, 1969; King und Wilson, 1975*). Man möge mich hier nicht falsch verstehen. Dieses neue Konzept hat weder die Darwinsche Theorie noch populationsgenetische Prinzipien in Frage gestellt, sondern sie lediglich bereichert und vormals fragwürdige Interpretationen plausibler gemacht. Aus dieser Perspektive hat das Eingreifende, Abrupte etwas von seinem Stigma verloren und sich mehr in den Bereich des Wahrscheinlichen, wenn auch Unvoraussagbaren, gerückt. Mit andern Worten, sowohl aus paläontologischer, wie auch aus entwicklungsphysiologischer Sicht wird man heute auf Wege aufmerksam, die verhältnismässig rasch zu neuen Adaptionsprogrammen führen können, auch wenn sie hinterher manche Generationen zur Fein-Ajustierung brauchen.

Waren in der Vergangenheit vorwiegend geologisch/klimatische Einflüsse die Triebfeder für solche Umwälzungen, so hat sich in jüngerer Zeit das anthropogene Element mehr in den Vordergrund gedrängt. Heute ist der Mensch zum Hauptagenten des Wechsels geworden und wird es aller Voraussicht nach auch bleiben.

Was diese menschlichen Einflüsse charakterisiert, ist ihre zunehmende Grossräumigkeit und Unvoraussagbarkeit (*Warrick und Riebsame, 1981*). Das hängt nicht nur mit der wachsenden Weltpopulation zusammen, sondern vor allem mit der hohen Rate an technologischer Innovation und den komplexen Synergismen neuer industrieller Prozesse. Selbst umweltbewusste Gesellschaften werden da notgedrungen hintennachhinken mit Präventiv- und Sanierungsmassnahmen (*Schelling, 1983*). Das soll nicht die Wachsamkeit reduzieren, es soll bloss hervorheben, dass selbst bei rascher Prognose und Diagnose das verzögernde Element im herkömmlichen Reaktionstempo gesellschaftlicher Mechanismen liegt. Das ist besonders gültig für Massnahmen, die internationaler Koordination bedürfen.

Man ist deshalb geneigt, das Umwelt-Szenario von morgen als ein solches rascherer und weniger voraussagbarer Wechsel zu sehen, die womöglich extremer ausfallen als in der bisherigen Geschichte der Menschheit. Organismen

würden demzufolge in kürzeren Intervallen mit neuen Bedingungen konfrontiert und in vermehrter Masse auf ihre Anpassungsfähigkeit geprüft. Die Aussterberate würde zunehmen und hauptsächlich diejenigen Organismen hinterlassen, die entweder ein hohes phänotypisches Puffervermögen haben oder aber über ein grosses Reservoir an genetischer Varianz verfügen und sich kurzfristig neue Lebensräume erobern können. Wenn also schon unter bisherigen Bedingungen ein guter Teil jeder Generation auf Grund seines genetischen Programmes von der Auslese als untauglich oder nur knapp tauglich befunden wurde, so würde man voraussagen, dass dieser Anteil künftig zunehmen wird. Mit andern Worten, die ganze Dynamik des Evolutionsprozesses würde stärker in Erscheinung treten. Aus dieser Sicht betrachtet wäre dann das sogenannte Waldsterben bloss der erste Ausschlag einer langen Reihe von Oszillationen ähnlicher Dimension.

In welchem Grade dieses Szenario der Wirklichkeit nahekommt, wird die Zukunft lehren. Wichtig ist, dass wir Forstleute uns um ein Bild der Zukunft bemühen und dass wir dieses so realistisch als möglich aus Fakten und messbaren Trends der Vergangenheit ableiten. Wissenschaftliche Information dazu ist reichlich vorhanden. Wichtig ist aber auch, dass wir uns als Forstleute nicht bloss in eine passive Rolle verdrängt sehen, sondern die Gelegenheit erkennen, das Schicksal des Zukunftswaldes mitzubestimmen. Dazu stehen uns ganz konkrete Massnahmen zur Verfügung.

6. Genetische Fragen zum schweizerischen Waldbau von morgen

Aus den typischen Fragen, die sich ein Genetiker stellt, wenn er sich mit den Waldbau-Möglichkeiten von morgen beschäftigt, seien im folgenden die wesentlichsten herausgeschält. Das Prädikat «schweizerisch» soll als geographisch/politisches Kriterium aufgefasst werden und beinhaltet weder die Existenz noch die Wünschbarkeit einer einheitlichen Waldbau-Doktrin für die Schweiz. Die vorliegenden Fragen beziehen sich auf drei Grund-Massnahmen: Diagnose, Erhaltung und Vorbeugung. Sie sind thematisch geordnet, nicht aber nach Dringlichkeit, knapp formuliert und nur dort kommentiert, wo sich eine Erklärung zum Verständnis aufdrängt.

6.1 Diagnostische Erhebungen

6.1.1 Inventar der genetischen Variabilität einheimischer Baumarten

- Was wissen wir über die intraspezifische Variabilität unserer wichtigsten Baumarten? Auf welchem Versuchswege wurde sie ermittelt, und auf welcher Ebene (zum Beispiel biochemisch, physiologisch, ökologisch) und über welche Zeit hat sie sich manifestiert?

- Kennen wir Populationen einer Art, die besonders homogen oder aber besonders variabel sind?
- Welche Täler haben einzigartige Pflanzengesellschaften?
Widerspiegelt sich dies auch in der Einzigartigkeit lokaler Baumrassen?
- In welchen Lagen kann man vermuten, dass die geschichtlich oder kulturell bedingte floristische Verarmung besonders ausgeprägt ist?
- Bestehen Zusammenhänge zwischen den obigen Variablen und der Toleranz gegenüber Umwelt-Stress?

6.1.2 *Inventar fremder Herkünfte einheimischer Baumarten*

- Welche Herkünfte haben sich über welche Zeit als besonders anpassungsfähig oder aber untauglich erwiesen? Zeigt sich dies bei verschiedenen Baumarten?
- Aus welchem Samenmaterial gingen diese Herkünfte hervor und wie «rein» sind sie heute noch?
- Was ist aus parallelen oder ähnlichen Versuchen mit diesen Herkünften im Ursprungsland oder anderswo bekannt?

6.1.3 *Inventar fremder Baumarten*

Analoge Fragen wie unter 6.1.1 und 6.1.2 stellen sich für fremde Baumarten. Darüber hinaus sind von Interesse:

- Wie gross sind die Standorts-Amplituden einer Baumart (womöglich spezifischer Herkünfte), und wie beeinflussen sie die Toleranz auf klimatischen Stress?
- Wie vergleicht sich das Verhalten von Art-Hybriden mit demjenigen «reiner» Glieder einer Art?

6.1.4 *Heterozygotie und Polymorphismus*

Wie schon erwähnt, lässt sich bei Waldbäumen der genetische Polymorphismus und Heterozygotiegrad anhand von Isoenzymen rasch ermitteln (El-Kassaby und White, 1985). Sowohl für Erhaltungs- als auch Vorbeugungsmassnahmen ist diese Information von Interesse und könnte gezielt benützt werden.

- Wie vergleicht sich der Heterozygotiegrad besonders gleichförmiger Bestände einheimischer oder fremder Herkunft mit demjenigen besonders vielförmiger Bestände?
- Wie vergleicht sich der Heterozygotiegrad natürlich verjüngter mit demjenigen künstlich angebaute Bestände? Erkennt man Trends als Funktion des Alters?
- Bestehen Zusammenhänge zwischen Heterozygotie/Polymorphismus und Stress-Toleranz oder Standorts-Amplitude sowohl beim Einzelbaum als auch bei Beständen?

6.2 Erhaltungsmassnahmen

Genetische Verluste sind irreversibel im Falle von Art-Verlusten, reversibel aber zeitaufwendig bei Allel-Verlusten. Bei der weitgehenden Unkenntnis über die Grösse genetischer Reservoirs ist eine auf Erhaltung bedachte Einstellung angezeigt. Weltweite Bemühungen zur Erhaltung genetischer Vielfalt sind im Gange. Nationale und internationale Gremien befassen sich mit der Koordination dieser Massnahmen, der Beurteilung von Dringlichkeiten und der Entwicklung einer generellen Methodik (zum Beispiel *National Academy of Sciences*, 1978).

- Besteht ein gesamtschweizerisches Konzept zur Erhaltung genetischer Vielfalt bei Waldbäumen, und wie fügt es sich ein in die entsprechenden Konzepte der Nachbarländer?
- Wie überdecken und ergänzen sich *in-situ* und *ex-situ* Erhaltungsmassnahmen, und welche Risiken werden dabei in Rechnung gestellt?
- Was liegt an Samen-Inventar vor, und nach welchen Richtlinien wird es ergänzt und erneuert?
- Welche Sondermassnahmen sind angezeigt, um genetische Verluste bei Waldschäden auf einem tragbaren Niveau zu halten?

6.3 Vorbeugungs-Massnahmen

Hier geht es im wesentlichen um Massnahmen, welche die biologische Anpassungsfähigkeit der Waldbestände erhöhen sollen, ohne womöglich die Eigenart des schweizerischen Landschaftscharakters zu beeinträchtigen.

6.3.1 Bereicherung der genetischen Vielfalt

- Welche fremden Herkünfte einheimischer Baumarten verdienen besondere Beachtung für bestimmte Anbauggebiete?
- Welche fremden Baumarten sind besonders anbauwürdig, und welche ihrer Herkünfte sollen bevorzugt werden?
- Welche Rolle kommt Klonen und Klonmischungen sowohl einheimischer als auch fremder Baumarten zu?
- Wie verträgt sich der Anbau dieses Materials mit den räumlichen und zeitlichen Bedürfnissen verschiedener Waldbau-Methoden?
- Wie können solche Anbauversuche, wenn einzeln auch kleinflächig, in ein grösseres Netz (gesamtschweizerisch, international) eingegliedert und koordiniert werden, um Informations-Volumen und Aussagekraft zu erhöhen?

6.3.2 Züchtung und Auslese

Hier ist zu betonen, dass Züchtung und Auslese breit orientiert zu verstehen sind und nicht etwa spezifisch ausgerichtet auf hohe Immissions-Toleranz. Bei

langfristigen Organismen wie Waldbäumen wäre das Hauptanliegen der Züchtung, neues Baummaterial mit generell breiterer Anpassungsfähigkeit bereitzustellen. Ein aussichtsreicher Weg dazu wäre beispielsweise Rassen- oder Artenkreuzung, kombiniert mit Vegetativ-Vermehrung der besten Klone und deren Anbau in Klonmischungen, wie bei Fichte mit gutem Erfolg praktiziert wird (*Hoffmann und Kleinschmit, 1979*). So könnte man durch Kreuzung von Fichten verschiedener isolierter Alpen-Populationen gleicher Höhenlage und ähnlichen Mikroklimas neue Kombinationen herstellen, die nicht nur den lokalen Bedingungen gewachsen wären, sondern dank grösserer Heterozygotie über ein grösseres Puffervermögen verfügen würden. Solche Züchtungsprodukte würden in alle übrigen Testanbauten miteingeschlossen und langfristig auf ihre Tauglichkeit geprüft.

Zur Züchtung stellen sich etwa folgende Fragen:

- Welche Züchtungs-, Auslese- und Vermehrungs-Methoden sind für spezifische Baumarten und Züchtungsvorhaben besonders geeignet, und wie lassen sie sich zeitlich mit anderen Prüfverfahren vereinbaren?
- Welch' fremde/einheimische Herkünfte verdienen dabei in Züchtungspläne einbezogen zu werden?
- Wie können solche Züchtungsvorhaben zur grösseren Effizienz mit analogen oder parallelen Unternehmen in Nachbarländern koordiniert werden?
- Was sind die langfristigen Auswirkungen dieses neuen Materials auf die genetische Konstitution autochthoner Baumpopulationen, und wie können positive Einflüsse gefördert, negative vermindert werden?

Ansätze zur Beantwortung vieler dieser Fragen sind bereits vorhanden. Ich denke da an die sprichwörtliche Vertrautheit der schweizerischen Forstleute mit ihrem Wald und dessen Umweltbedingungen, was namentlich bei diagnostischen Erhebungen von grossem Wert sein wird. Andere Fragen, insbesondere solche zu Erhaltungs- und Vorbeugungs-Massnahmen, bedürfen sorgfältig geplanter Forschung oder landesweiter Koordination. Modelle zu all diesen Aufgaben sind vorhanden und können auf schweizerische Verhältnisse zugeschnitten werden.

7. Epilog

Ich habe in diesem Artikel darzulegen versucht, welche genetischen Wege uns offenstehen, wenn wir uns für den Wald von morgen verwenden wollen. Dabei versuchte ich zunächst verständlich zu machen, dass selbst unter natürlichen Bedingungen jeder Organismus bei aller Adaptation mit gewissen Mängeln behaftet ist, die ihn vom Optimum fernhalten. Diese Abweichung wird um so grösser, je schneller und je unvoraussagbarer die Umweltbedingungen sich ver-

ändern und je mehr sie sich von denjenigen der Vergangenheit unterscheiden. So ist auch jede Waldpopulation bloss als eine von zahllosen Alternativen aufzufassen, die aller Wahrscheinlichkeit nach von einer anderen an Anpassung und Anpassungsfähigkeit überboten werden könnte. Ob dies in der Tat zutrifft, wissen wir nicht, solange wir kein entsprechendes Experiment anlegen. In diesem Sinne ist die waldbauliche Praxis der Naturverjüngung ein Akt blinden Vertrauens. Angesichts einer Zukunft, die aller Voraussicht nach mit grösseren Umweltwechseln aufwartet, fragt es sich, ob ein solches Vertrauen gerechtfertigt sei oder nicht doch zum mindesten sachlich geprüft werden sollte. Hier liegt denn die Aufforderung zum Experiment, zu einem Experiment, das an sich auch ohne uns abläuft, an dem wir uns aber aktiv beteiligen können.

Das Experimentelle ist dem schweizerischen Forstmann nicht fremd und findet sich in den verschiedensten Aspekten seiner Tätigkeit. Es wird letztlich auch durch die stark dezentralisierte Verwaltung und die Betonung des Örtlichen begünstigt. Heute drängen die um sich greifenden Waldschäden nach neuen Lösungen und stellen grössere Flächen zur Bestandesgründung zur Verfügung. Die Voraussetzungen zum Experimentieren sind daher denkbar günstig. Sie mögen denn auch zu biologischen Versuchen anregen und zu einer Zusammenarbeit über die Landesgrenzen hinaus führen.

Dank

Den Herren Willi Jäggi, Kantonsoberröster, Solothurn, Ernst Zeller, Direktor der Interkantonalen Försterschule Maienfeld, und Stefan Ruchti, dipl. Forsting. in Seattle, danke ich für ihre Anregungen bei der Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- Britten, R. J.; Davidson, E. H. 1969. Gene regulation for higher cells: a theory. *Science* 165: 349–357.
- Corning, P. A. 1983. The synergism hypothesis. A theory of progressive evolution. McGraw-Hill, N. Y.
- Dawkins, R. 1982. The extended phenotype. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Dobzhansky, T. 1970. Genetics of the evolutionary process. Columbia Univ. Press, N. Y.
- Eldredge, N., Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Models in paleobiology, Schopf, T.J.M. (ed.). Freeman, San Francisco.
- El-Kassaby, Y. A., White, E. E. 1985. Isozymes and forest trees: an annotated bibliography. Can. For. Serv. Pac. For. Res. Centre, Rep. BC-X-267.
- Hamrick, J. L. 1979. Genetic variation and longevity. In: Topics in plant population biology, Solbrig, O. J., Jain, S., Johnson, G. B., and Raven, P. (eds.). Columbia Univ. Press, N. Y.
- Hoffmann, D., Kleinschmit, J. 1979. An utilization program for spruce provenance and species hybrids. Proceed. IUFRO Joint Meet. of Working Parties on Norway Spruce Provenances and Norway Spruce Breeding. Bucharest 1979: 216–236.

- Horn, H. S. 1979. Adaptation from the perspective of optimality. *In: Topics in plant population biology*, Solbrig, O. J., Jain, S., Johnson, G. B., and Raven, P. (eds.). Columbia Univ. Press, N. Y.
- Jacob, F. 1982. The possible and the actual. Pantheon Books, N. Y.
- Jain, S. 1979. Adaptive strategies: polymorphism, plasticity, and homeostasis. *In: Topics in plant population biology*, Solbrig, O. J., Jain, S., Johnson, G. B., and Raven, P. (eds.). Columbia Univ. Press, N. Y.
- King, M. C., Wilson, A. C. 1975. Evolution at two levels. Molecular similarities and biological differences between humans and chimpanzees. *Science* 188: 107–116.
- Koski, V. 1973. On self-pollination, genetic load and subsequent inbreeding in some conifers. *Comm. Inst. Forestalis Fenniae* 78 (10) 1–42.
- Ledig, F. T., Guries, R. P., Bonefeld, B. A. 1983. The relations of growth to heterozygosity in pitch pine. *Evolution* 37: 1227–1238.
- Lerner, I. M. 1954. Genetic homeostasis. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- Lewontin, R. C. 1978. Adaptation. *Sci. American* 239: 213–230.
- National Academy of Sciences. 1978. Conservation of Germplasm Resources — An Imperative. Washington D. C.
- Schelling, T. C. 1983. Climatic change: implications for welfare and policy. *In: Changing climate*. National Academy Press, Washington D. C. p. 449–482.
- Schmidt-Vogt, H. 1977. Die Fichte. Bd. I. Parey-Verlag, Hamburg.
- Sorensen, F. C. 1973. Frequency of seedlings from natural self-fertilization in coastal Douglas-fir. *Silvae Genet.* 22: 20–24.
- Stettler, R. F., Heilman, P. E. 1984. Short-rotation poplar culture in the Pacific Northwest: components of a genetic program. *In: Ecology and management of forest biomass production systems*, Perttu, K. (ed.). Dept. of Ecol. and Env. Res. Swed. Univ. Agr. Sci. Rep. 15: 217–232.
- Warrick, R. A., Riebsame, W. E. 1981. Societal response to CO₂-induced climate change: opportunities for research. *Climatic Change* 3: 387–428.
- Weisgerber, H., Dimpflmeier, R., Ruetz, W., Kleinschmit, J., Widmaier, T. 1984. Ergebnisse des internationalen Fichten-Provenienzversuches 1962. Entwicklung bis zum Alter 18. *Allg. Forst- u. J. Ztg.* 155: 110–121.
- Wright, S. 1948. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of natural populations. *Evolution* 2: 279–294.

Résumé

La forêt en tant qu'objet d'expérience

Cet article a pour but d'examiner en détail les questions qui se posent dans le contexte du renouvellement et de l'assainissement de la forêt et cela du point de vue génétique. Il essaie de montrer pour quelles raisons il ne suffit pas, dans une sylviculture orientée vers le futur, de prendre des mesures tendant à maintenir la diversité génétique et pourquoi il faut les remplacer par des mesures visant à enrichir cette diversité. Ensuite l'auteur traite des mécanismes d'adaptation de l'arbre et de leurs limites. Il apparaît que la sélection naturelle est incomplète, rétrospective et relative. Combinée avec la nature probabiliste de l'évolution et avec les possibilités de développement restreintes des organismes, cette sélection met en retard le procédé d'adaptation des individus avec les conditions actuelles. Cela ressort particulièrement quand, comme aujourd'hui, les influences de l'environnement émettent de nouvelles exigences quant à la faculté d'adaptation des arbres de la forêt. Si l'on considère l'environnement, toujours d'avantage influencé par la main de l'homme, la nécessité d'une expérimentation biologique accrue se fait de plus en plus pressante. La recherche génétique y est indispensable. Elle doit, à l'aide de diagnostics, renseigner sur la diversité génétique des essences indigènes aussi bien que sur celle des essences importées. Elle doit en plus façonner une base pour la planification et l'exécution des mesures de conservation et de prévention. Les questions spécifiques s'y rapportant sont brièvement esquissées.

Traduction: *S. Croptier*