

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 145 (1994)
Heft: 12

Artikel: Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume
Autor: Hattemer, Hans H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-766638>

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: 12.01.2026

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

Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume¹

Von Hans H. Hattemer

FDK 165: UDK 581, 504.1

1. Genetische Variation

1.1 Bedeutung und Begriffe

Das unterschiedliche Äussere von Individuen der gleichen biologischen Art gehört ebenso zu unserer Erfahrung wie die Existenz der grossen Vielfalt deren genetischer Information zu unserem biologischen Grundwissen. Die phänotypische Variation der Bäume eines Bestandes (im wesentlichen gleichbedeutend mit einer Population) hat genetische Variation zur wesentlichen Voraussetzung. Kaum einmal hat sich in den sehr zahlreichen Experimenten der forstlichen Züchtungsforschung herausgestellt, dass die modifizierende Wirkung der Umwelt die Ausprägung wichtiger Merkmale der Bäume allein bestimmt. Dass die *beiden* genannten Kennzeichen der belebten Welt auch auf Baumpopulationen zutreffen, hat die Forstwirtschaft in letzter Konsequenz erst akzeptiert, seitdem vor kurzem die Erhaltung der genetischen Vielfalt in einer breiteren Öffentlichkeit aktuell wurde.

Ist diese Variation nur eine Spielerei der Natur? Sie beruht im Grunde auf Mutationen, und diese Strukturänderungen informationstragender Moleküle bzw. bei der DNS-Replikation unterlaufende Fehler haben für die Population grosse Bedeutung. Sie eröffnen nämlich die Möglichkeit, dass die Umwelt neue Gene und damit Genotypen nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum daraufhin prüft, ob sie die Fitness ihrer Träger und folglich die Fitness der Population erhöhen. Auf diese Weise wird Selektion in Gang gesetzt, so dass evolutionäre Anpassung beginnen kann. Die Umwelt der Population entscheidet also nachträglich über den Anpassungswert vorher entstandener Gene. Die Existenz je mehrerer Varianten dieser Gene bietet am ehesten die Gewähr, dass eine davon in der derzeitigen und gegebenenfalls eine andere in

¹ Referat, gehalten am 7. Februar 1994 im Rahmen der Montagskolloquien der Abteilung für Forstwissenschaften der ETH Zürich.

einer zukünftigen Umwelt höhere Fitness liefert. Genetische Variation ist daher die physische Grundlage der Anpassungsfähigkeit der Population.

Bäume kommen auf sehr unterschiedlichen Standorten vor und bedürfen zur Besiedelung ihres ökologisch heterogenen Habitats eines hohen Vorrats an genetischen Varianten. Sie sind während ihrer langen Lebensdauer sehr wechselnden Bedingungen ausgesetzt und werden dabei sehr eingehend auf ihre Lebenstauglichkeit geprüft. Die dadurch geforderte hohe physiologische Plastizität beruht wesentlich auf ihrer Heterozygotie. Bäume reproduzieren wiederholt und erzeugen dabei teilweise sehr grosse Mengen von Samen. Unmittelbar darauf wird die Nachkommengeneration in ihrem Umfang jeweils stark reduziert, wobei die Häufigkeiten der Genotypen deutliche selektive Änderungen in unterschiedlichen Richtungen (*Müller-Starck, 1993*) erfahren. Für die Entstehung der unter diesen besonderen Umständen erforderlichen hohen genetischen Variation gibt es einige plausible Erklärungen. Hierzu zählt – wie bei anderen Pflanzen auch – das Fehlen einer Keimbahn; hinzu kommen einige Besonderheiten der Entstehung von Mutationen sowie ihrer Erhaltung in Populationen mit der bei langlebigen Pflanzen zwangsläufigen Altersstruktur. Diese Zusammenhänge sind systematisch noch nicht bearbeitet worden. Jedenfalls kann mit dem Bedarf nach hoher genetischer Variation ihre Existenz nicht begründet werden.

Genetische Variation besteht für uns in der Verschiedenheit der genetischen Ausstattung der Individuen einer Population. Man betrachtet dabei alle Gene oder nur eine beschränkte Anzahl Genloci, welche man mit geeigneten Methoden identifiziert hat. Erst in zweiter Linie verstehen wir unter genetischer Variation die genetische Verschiedenheit der Individuen einer biologischen Art. Erst recht müssen wir diesen Begriff von der Artenvielfalt bzw. Artendiversität trennen, welche die Ökologen an Ökosystemen untersuchen.

1.2 Merkmale

Zur Feststellung genetischer Variation halten wir uns an solche phänotypischen Merkmale, von denen wir wissen, dass ihre Variation vorwiegend oder gar ausschliesslich die Variation ihrer kontrollierenden Genloci widerspiegelt. Heute sind dies in erster Linie Isoenzyme. Deren grösster Vorteil ist, dass mittels einfacher genetischer Methoden ihre kontrollierenden Genloci, die Enzymgenloci, identifizierbar sind. Diese sind nicht nur als klassische Markergenloci verfügbar, sondern ihre Allelbesetzung hat sich unter bestimmten Umweltbedingungen als bedeutsam für Anpassungsprozesse herausgestellt (*Bergmann, 1991*).

Für Bäume hat die forstliche Forschung eine grosse Zahl adaptiver phänotypischer Merkmale beschrieben. Deren Ausprägung unterliegt wie die grundsätzlich aller phänotypischen Merkmale auch genetischer Kontrolle,

ohne dass im allgemeinen ihr Vererbungsmodus bekannt wäre. Sie bleiben daher hier ausser Betracht, was ihrer grossen Bedeutung in keiner Weise Abbruch tun soll.

1.3 Messung durch Parameter

In der Populationsgenetik bringen wir die Verschiedenheit von Objekten wie in der beschreibenden Statistik durch reelle Zahlen zum Ausdruck. Die Bedeutung einiger dieser Parameter wird dargestellt, ohne dass ihre Herleitung referiert werden kann.² Viele andere Parameter wurden vorgeschlagen bzw. sind in der Literatur eingeführt; angesichts besonderer Vorteile einiger davon wurde aber eine ganz bestimmte Auswahl getroffen. Es versteht sich von selbst, dass mit Änderungen genetischer Strukturen auch diese Parameter zeitlichem Wandel unterworfen sind und daher den Zustand der Population zum Zeitpunkt der Inventur charakterisieren.

1.3.1 Anteil polymorpher Genloci

In vielen Berichten über Baumpopulationen wurden besonders hohe Werte dieses einfachsten Masses dokumentiert (*Hamrick et al.*, 1992). Eine methodische Schwierigkeit besteht in der nicht immer sicheren Zählung der monomorphen Genloci.

1.3.2 Anzahl der Allele an diesen Genloci; Vielfalt

Die Anzahl der an einem polymorphen Genlocus beobachteten Allele nennen wir auch seine allelische Vielfalt; sie übersteigt die Zahl 2 in vielen Fällen und ist bei Bäumen grösser als bei annuellen Pflanzen (*Müller-Starck*, 1991, *Hamrick et al.*, 1992). Aus der allelischen Vielfalt mehrerer Genloci lässt sich ableiten, wieviele paarweise verschiedene Genotypen auf dieser Grundlage denkbar sind.

Am einzelnen Genlocus können n Allele zu $n(n+1)/2$ diploiden Genotypen kombiniert werden. Hat man mehrere Genloci, so multipliziert man diese Anzahl und erhält für die 16 Genloci der Fichte, deren Variation bisher besonders gut dokumentiert ist, etwa 9×10^{11} paarweise verschiedene Genotypen (vgl. *Tabelle 1*); eine so grosse Anzahl genotypisch verschiedener Fichten liesse sich, wenn eine Fläche von 1 ha etwa 500 Bäume aufnehmen kann, erst auf etwa 18,9 Mio. km² unterbringen; dies entspricht ziemlich genau der heutigen Waldfläche der Erde. Man kann sich unschwer vorstellen, dass angesichts einiger tausend Cistrons der Fichte nur ein winziger Bruchteil der denkbaren

² Grundlegende Arbeit auf diesem Gebiet wurde in den beiden abgelaufenen Jahrzehnten von *H.-R. Gregorius* geleistet. Für eine kurze Zusammenstellung seiner zahlreichen Veröffentlichungen zu diesem Thema vgl. *Hattemer et al.* (1993, *loc. cit.*, Kap. 14).

Genotypen realisierbar ist; ihre potentielle Anzahl übersteigt die Molekülzahl des Universums bei weitem.

Tabelle 1. Anzahl n der an 16 Enzym-Genloci der Fichte (*Picea abies*) bisher gefundenen Allele (nach Ziehe *et al.*, 1993).

| Genlocus | Anzahl n | Genlocus | Anzahl n |
|----------|------------|-----------|------------|
| LAP-A | 4 | NDH-A | 2 |
| LAP-B | 4 | MDH-C | 4 |
| SAP-B | 4 | 6-PGDH-B | 2 |
| GOT-A | 3 | 6-PGDH-C | 4 |
| GOT-B | 3 | G-6-PDH-A | 3 |
| FDH-A | 2 | PEPCA-A | 2 |
| GDH-A | 2 | GRD-A | 3 |
| IDH-A | 4 | PGM-B | 2 |

Die hypothetische genotypische Vielfalt ist ein sehr empfindliches Variationsmass. Es eignet sich besonders dazu, sich die Konsequenzen einer geringfügig verminderten Anzahl von Allelen für die Entstehung verschiedener Genotypen zu veranschaulichen. Gallo (1991) hat gezeigt, wie sich bei der Aspenzüchtung durch bestimmte Verfahren der einmaligen Auslese in einer Nachkommenschaftsprüfung durch Verlust einiger Allele an einigen Enzymgenloci deren genotypische Vielfalt nur auf die Hälfte oder doch bis auf ganz wenige Prozente der unter den Kreuzungseltern vorhandenen Vielfalt vermindert.

1.3.3 Diversität

Ein Parameter, welcher im Gegensatz zu den Vielfaltsmassen die Häufigkeiten p_i der n gefundenen Allele eines Genlocus berücksichtigt, ist die *effective* Anzahl der Allele oder die allelische Diversität

$$1 \leq v = \left[\sum_{i=1}^n (p_i)^2 \right]^{-1} \leq n. \quad (1)$$

v erreicht seinen Minimalwert 1 bei einem monomorphen Genlocus und seinen Maximalwert n dann, wenn $p_i = 1/n \forall i$. Die Populationen einer biologischen Art können an Enzymgenloci sehr unterschiedliche Diversitäten aufweisen (Bergmann *et al.*, 1990). Bei der Buche ist eine Population mit $v \sim 3$ am Genlocus LAP-A bekannt; die willkürlich angenommenen Allelhäufigkeiten der Tabelle 2 orientieren sich an einem derartigen Fall. Im Verhältnis zu Population 1 wirkt sich in Population 2 ein zusätzliches Allel mit mässiger Häufigkeit vergleichsweise wenig aus. v sinkt sogar unter zwei, wenn wie in Population 3 eines der drei Allele in seiner Häufigkeit dominiert. Populationen 5 und 6 zeigen, dass trotz Anwesenheit von vier Allelen $v \sim 1$ ist; solche Fälle sind in Populationen von Waldbäumen mittlerweile sehr zahlreich belegt. Diese Bei-

spiele lehren auch, dass die Diversität auf Änderungen der Allelhäufigkeiten empfindlich reagiert. Die Variation sehr verschiedener allelischer Strukturen wird andererseits durch möglicherweise gleiche Diversitäten gemessen, wie man am Vergleich der Populationen 1 und 7 sieht.

Tabelle 2. Allelische Diversität eines Genlocus, welcher in verschiedenen Populationen sehr unterschiedliche Allelhäufigkeiten aufweist.

| Allel- Häufigkeiten | Population | | | | | | |
|------------------------|------------|------|------|------|------|------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| p_1 | 0,50 | 0,45 | 0,80 | 0,25 | 0,91 | 0,97 | 0,683 |
| p_2 | 0,50 | 0,45 | 0,10 | 0,25 | 0,03 | 0,01 | 0,106 |
| p_3 | | 0,10 | 0,10 | 0,25 | 0,03 | 0,01 | 0,106 |
| p_4 | | | | 0,25 | 0,03 | 0,01 | 0,105 |
| Diversität v | 2,00 | 2,41 | 1,52 | 4,00 | 1,20 | 1,05 | 2,000 |

Die für die Diversität also entscheidende Nähe der Allelhäufigkeiten zur Gleichverteilung bringt ein gesondertes Mass, die Äquität (Gregorius, 1990), zum Ausdruck.

Misst man den einzelnen Allelen grundsätzlich gleichen Wert für die Anpassung der Population zu, so ist v zur Schätzung des Anpassungspotentials einer Population geeignet. Natürlich gilt dies nicht für evolutionäre Zeiträume, in welchen sich Allelhäufigkeiten durch Mutation, Selektion und andere Faktoren ohnehin stark ändern können. Denkt man aber in überschaubaren Zeiträumen von wenigen künftigen Generationen, so gibt M_α die Anzahl der Allele mit Häufigkeit grösser als einen Wert α an, wobei α so zu bestimmen ist, dass die M_α Allele bei starker Umweltänderung hinreichend schnell so grosse Häufigkeiten erlangen können, dass sie für das Überleben der Population entscheidend werden. Im Extremfall ist sogar anzunehmen, dass nur die Träger eines Allels überleben. Verschiedene Überlegungen sprechen dafür, diese Schwellenhäufigkeit als $\alpha = 0,02$ anzunehmen (Finkeldey, 1993). Man bemisst die effektive allelische Vielfalt mit der Anzahl der Allele, welche diesen Schwellenwert überschreiten. Im Beispiel der Tabelle 2 beträgt diese Grösse für die Population 5 noch vier, während die Population 6 trotz $v > 1$ als effektiv monomorph anzusehen wäre.

1.3.4 Differenzierung zwischen Populationen und Populationsteilen

Die Differenzierung der allelischen Strukturen eines Genlocus mit n Allelen in zwei Populationen X und Y wird gemessen durch den allelischen Abstand

$$0 \leq d_{XY} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |x_i - y_i| \leq 1, \quad (2)$$

worin x_i und y_i die Allelhäufigkeiten in den beiden Populationen bezeichnen. (2) gibt an, welchen Anteil ihrer Allele X und Y nicht gemeinsam haben. So beträgt für die beiden Populationen in *Tabelle 3* der allelische Abstand $d=0,2$. Ganz offensichtlich ist dieses Mass unbeeinflusst von dem wichtigen Umstand, dass Population Y ein Allel mehr besitzt als X .

Tabelle 3. Allelischer Abstand zweier Populationen an einem Genlocus; im hypothetischen Beispiel errechnet man $d=(0,2+0,1+0,1)/2 = 0,2$.

| Population | Allel 1 | Häufigkeiten Allel 2 | Allel 3 |
|------------|-------------|-------------------------|-------------|
| X | $x_1 = 0,6$ | | $x_3 = 0,4$ |
| Y | $y_1 = 0,4$ | $y_2 = 0,1$ | $y_3 = 0,5$ |

Liegen mehr als nur zwei Populationen vor, misst man ihre Differenzierung zweckmässig durch den genetischen Abstand, welchen sie ($j=1, 2, \dots$) von ihrem Komplement haben, das heisst

$$0 \leq D_j = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |p_i - \bar{p}_i| \leq 1. \quad (3)$$

Darin bezeichnet \bar{p}_i die Häufigkeit des i -ten Allels in der Vereinigungsmenge aller Populationen ausser der j -ten. Der Einfachheit halber werden die Populationen hier als gleichgross angenommen, so dass die Gewichtung bei Berechnung dieses Komplements entfällt. Eine wichtige Eigenschaft von (3) tritt bei Betrachtung der hypothetischen Daten in *Tabelle 4* zutage. Die Population 2 erweist sich als vom Rest besonders gering differenziert; denn ihre Allelhäufigkeiten stimmen weitgehend mit den Mittelwerten der beiden anderen überein. Sie darf daher für die Gruppe dieser drei Populationen als besonders repräsentativ bezeichnet werden. Diese Repräsentativität ist aber nicht in dem Sinne zu verstehen, dass sie alle Allele enthielte; als ein Abstandsmass bezieht sich die Differenzierung vielmehr lediglich auf die quantitativen Unterschiede zwischen den betrachteten Populationen.

Tabelle 4. Differenzierung der allelischen Strukturen dreier Populationen.

| | Population 1 | Population 2 | Population 3 |
|-------|--------------|--------------|--------------|
| p_1 | 0,80 | 0,50 | 0,10 |
| p_2 | 0,20 | 0,50 | 0,80 |
| p_3 | | | 0,10 |
| D_j | 0,50 | 0,05 | 0,55 |

Die Differenzierungsmasse lassen sich auch auf die Allele mehrerer Genloci oder die Genotypen an einem oder mehreren Genloci anwenden. In Anwendung auf Teile einer Population eignen sie sich auch zur Messung der Variation in derselben. Insbesondere ist die Gesamtdifferenzierung ein anschauliches Mass für die Differenzierung des Allelbestands der Individuen untereinander, nämlich

$$0 \leq \delta_T = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 = 1 - \frac{1}{v} \leq 1. \quad (4)$$

Wie der Term rechts ausweist, steht dieser Parameter (unter Voraussetzung grösseren Populationsumfangs) in einer einfachen funktionalen Beziehung zur Diversität (Gregorius und Roberds, 1986). Beträgt etwa die Diversität $v=3$, so haben die Individuen untereinander einen Anteil von $1-1/3 = 0,67$ ihres Allelbestands nicht gemeinsam. Dies bedeutet, dass am obengenannten Genlocus *LAP-A* der Buche mit seinen meist vier Allelen sich Altbäume oder Bucheckern eines Bestandes so auf die zehn denkbaren Genotypen verteilen, dass sie im Durchschnitt nur ein Drittel ihres Allelbestands gemeinsam haben.

Die unserer Intuition sehr entgegenkommende Bedeutung der Differenzierungsmasse als Anteil nicht gemeinsamer genetischer Varianten und der gerade genannte Zusammenhang mit der Diversität sind wichtige Beweggründe für die Verwendung gerade dieser Parameter.

Die Natur der Gesamtdifferenzierung als Komplement des Homozygotenanteils in einer idealen Referenzstruktur, der *sogenannten* panmiktischen Struktur nach dem Gesetz von Hardy und Weinberg, sollte nicht dazu verleiten, (4) als «erwartete Heterozygotie» zu bezeichnen; diese beschreibt definitionsgemäss nicht den aktuellen Zustand biologischer Populationen hinsichtlich der Heterozygotie. In einer Population mit Homozygotenüberschuss aufgrund von Inzucht ist der Heterozygotenanteil etwa auf den Bruchteil $(1-F)$ reduziert. Lässt sich F nicht als Inzuchtkoeffizient bezeichnen und hat er nur den Charakter eines Fixierungskoeffizienten, kann er – etwa aufgrund von Selektion – durchaus negativ sein; der aktuelle Heterozygotenanteil kann den erwarteten daher nicht unerheblich übersteigen. Will man den realisierten Anteil Heterozygoter an ihrem bei gegebener allelischer Struktur überhaupt möglichen Anteil messen, verwendet man mit Vorteil den bedingten Heterozygotenanteil (Gregorius *et al.*, 1986).

1.3.5 Heterozygotiegrad und Heterozygotenanteil

Neben der genetischen Vielfalt erweckt dieser Parameter heute wohl das lebhafteste Interesse. Es ist also etwas näher hierauf einzugehen. Wir verstehen unter dem Heterozygotiegrad eines Individuums den Anteil seiner Genloci, welche mit verschiedenen Allelen besetzt sind. Viele Inventuren der genetischen Variation an Enzymgenloci haben gezeigt, dass die Langlebigkeit

des einzelnen Baums oder doch seine Widerstandsfähigkeit gegen Stress mit seinem Heterozygotiegrad in Verbindung steht. Hohe Heterozygotiegrade der Bäume sind gleichbedeutend mit hohen Heterozygotenanteilen dieser Genloci in der Population.

Bei vorwiegend selbstbefruchtenden Pflanzen ist dieses Mass nahe Null und beträgt bei annuellen Pflanzen im allgemeinen bis 0,15. Bei Waldbäumen wurden bisher allgemein mit Durchschnittswerten um 0,25 die weitaus grössten Heterozygotiegrade in der gesamten Flora festgestellt. Besonders alte in Samenplantagen aufgenommene Plusbäume (Bergmann und Ruetz, 1991, Choi, 1993), züchterisch auf rasches Wachstum ausgelesene Pappelklone oder die im Rahmen von Aussaatversuchen bzw. am Standort inventierten immissionsbelasteten Populationen von Fichte (Bergmann und Scholz, 1989), Tanne (Konnert, 1992) und Buche (Müller-Starck, 1993) haben gezeigt, dass hohe Vitalität und Viabilität mit hohen Heterozygotiegraden in Zusammenhang stehen. Mit zunehmendem Alter reichern sich in Baumpopulationen dadurch

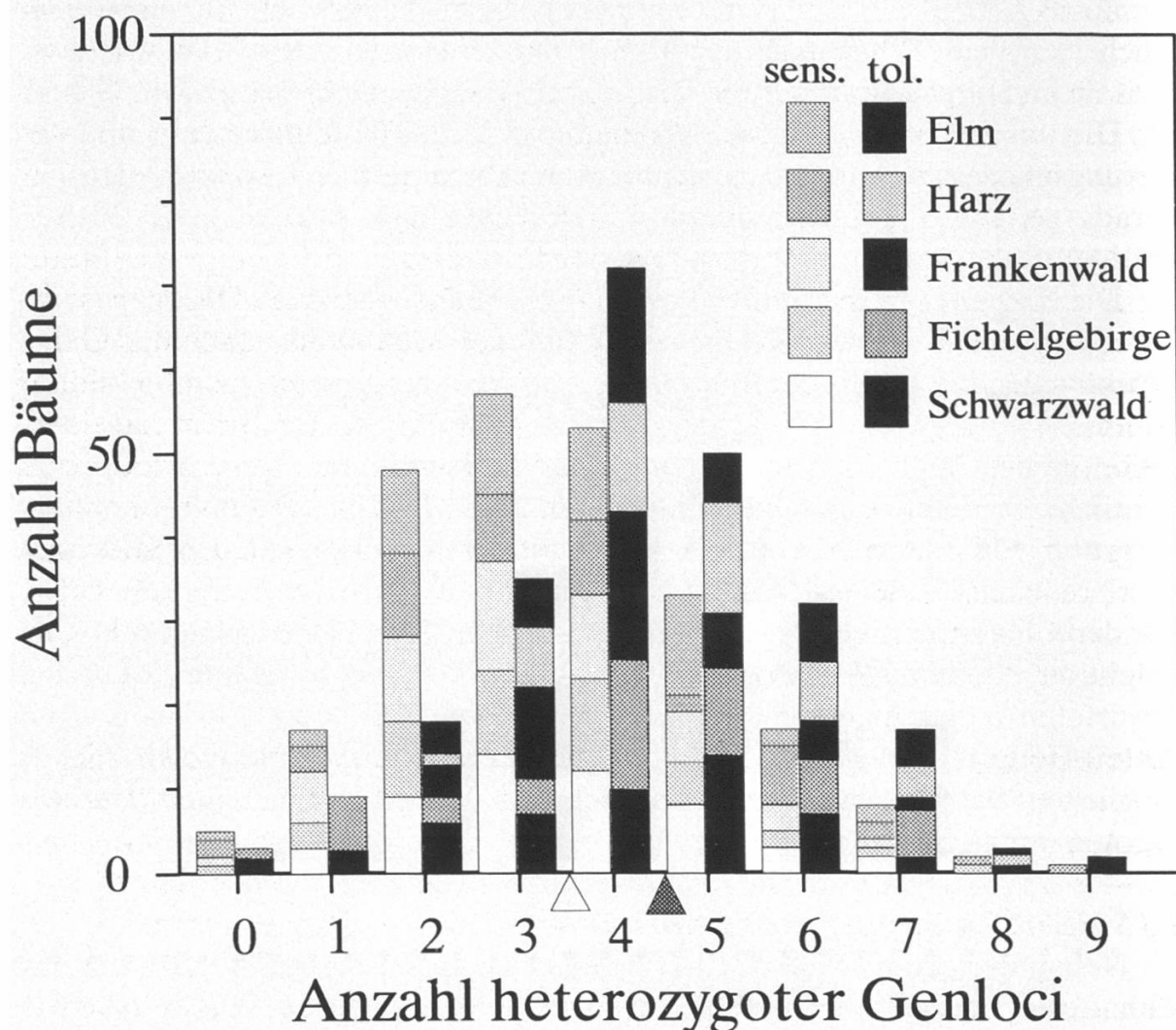


Abbildung 1. Verteilung der Heterozygotiegrade an 16 Enzymgenloci, welche in fünf immissionsbelasteten deutschen Buchenbeständen unter den insgesamt je 243 tolerant und sensitiven Bäumen beobachtet wurden (nach Müller-Starck, 1993).

an vielen Genloci Heterozygoten an; daher sollten Zahlenangaben hierüber stets von Altersangaben begleitet sein.

Der heterozygote oder homozygote Zustand eines Genlocus ist im allgemeinen nicht unabhängig von dem anderer Genloci. Und zwar treten bei Bäumen mit ihrem aus Fremd- und Selbstbefruchtung gemischten Paarungssystem gewisse Häufungen von Individuen mit geringen bzw. mit hohen Heterozygotiegraden ein. Selektionsbedingte Strukturveränderungen an einem Genlocus bringen also Veränderungen an anderen mit sich. Auslesevorteile der Heterozygoten an einem Genlocus sind infolgedessen mit hohen Anteilen Heterozygoter auch an solchen Genloci verbunden, welche der Auslese gar nicht unterliegen. In *Abbildung 1* erkennt man als einen assoziierten Effekt deutlich die konsistent höheren Heterozygotiegrade an Enzymgenloci toleranter Buchen (vgl. *Abbildung 2*) in immissionsgeschädigten Beständen mit ihrer starken Variation der Schadenssymptome (Ziehe und Müller-Starck, 1991). Es gibt auch Belege dafür, dass der heterozygote Zustand ganz bestimmter Genloci, und zwar Enzymgenloci, Auslesevorteile bedingen kann (Bergmann und Ruetz, 1991; Bergman und Gregorius, 1993) und dass diese Situation besonders unter Stress (Rothe und Bergmann, 1994) eintritt. Grundsätzlich wirken sich also die Bedingungen der Viabilitätsauslese auf den Heterozygotenanteil einzelner Genloci und damit den Heterozygotiegrad im ganzen Genom aus (Ziehe und Müller-Starck, 1991).

Nun gelangt ein einzelnes Allel A_i oder A_j häufiger in die Folgegeneration, wenn es seine Trägerindividuen mit höherer Fitness ausstattet. Dagegen ist der heterozygote Zustand eines Genlocus eine Eigenschaft eines diploiden Genotyps A_iA_j . Er ist also nicht erblich wie ein Allel; denn bei der Gametenbildung werden die Allele A_i und A_j segregiert. Ein heterozygoter Baum hat daher nicht notwendig mehr heterozygote Nachkommen als ein homozygoter (vgl. *Abbildung 3*). Die Entstehung eines Genotyps A_iA_j in der Folgegeneration hängt vielmehr davon ab, dass Allele A_i nicht mit ihresgleichen, sondern mit A_j verschmelzen. Schon Mendel hat gezeigt, dass nach Paarung $A_iA_j \times A_iA_j$ ebenso nur zur Hälfte Heterozygote entstehen wie nach Paarung eines Homozygoten mit einem Heterozygoten, also $A_iA_i \times A_iA_j$.

a) *Paarungssystem*. Die für die Entstehung von Heterozygotie massgeblichen Faktoren betrachten wir mit Vorteil nicht am Beispiel der *einzelnen Paarung*, sondern an Hand des *Paarungssystems der Population*. Wir halten jetzt auch nicht mehr an dem Sonderfall nur zweier Allele fest. Als ein der Heterozygotie abträglicher Faktor ist seit langem Inzucht bekannt.³ Ergibt sich nämlich in

³ Man erkennt hieran, dass der Heterozygotenanteil nicht primär genetische Variation misst, sondern genetische Variation zur Voraussetzung hat und eine Eigenschaft der genotypischen Struktur beschreibt, welche bei gegebener Variation auf deren Paarungssystem beruht. Der Heterozygotiegrad des Individuums bringt die genetische Variation gerade in dessen Genbestand zum Ausdruck.

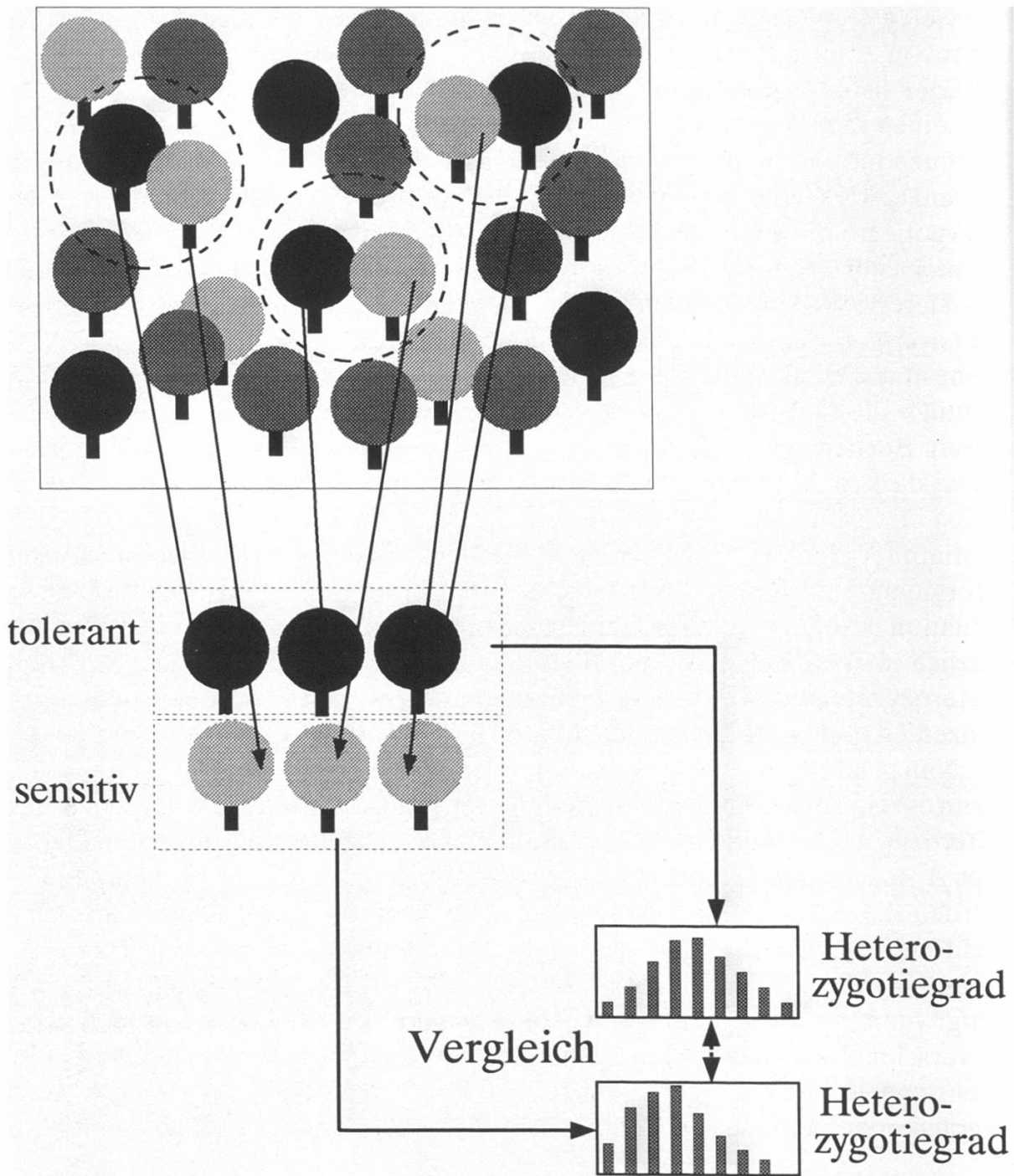


Abbildung 2. Auswahl der Paare mit einem toleranten und einem sensitiven Baum. Die Paare gehören in diesem Falle zu ein und demselben Bestand. Hier wurde der Heterozygotiegrad der Bäume an identischen Enzymgenloci auf Differenzierung untersucht; daneben interessiert der Genotyp an einzelnen Genloci (nach Hattemer et al., 1993, loc. cit., S. 349).

einer panmiktischen Population nach dem Gesetz von Hardy und Weinberg die Häufigkeit eines Heterozygoten P'_{ij} aus den Häufigkeiten p_i und p_j der Allele A_i und A_j in der Vorgeneration mit

$$P'_{ij} = 2p_i p_j, \quad (5a)$$

so reduzierte sich der Heterozygotenanteil auf die Hälfte, also

$$P'_{ij} = \frac{1}{2} P_{ij}, \quad (5b)$$

wenn die Mitglieder einer monözischen Population nicht nach dem Zufall, sondern ausschliesslich mit sich selbst paarten. Letzteres Ergebnis war bereits Mendel bekannt (das Hauptinteresse der Nachwelt galt freilich anderen Aspekten seiner bahnbrechenden Erkenntnisse!). In der Natur paaren die Bäume jedoch nur teilweise mit sich selbst; das gemischte Paarungssystem lässt einen relativen Anteil $0 < \sigma < 1$ der Zygoten aus Selbstbefruchtung entstehen. Hier gilt

$$P'_{ij} = \frac{\sigma}{2} P_{ij} + (1 - \sigma) 2p_i p_j \quad (5c)$$

und man erkennt unschwer, dass (5a) und (5b) nur Sonderfälle von (5c) für $\sigma = 0$ bzw. $\sigma = 1$ darstellen. Die Auswirkung von Inzucht auf den Heterozygo-

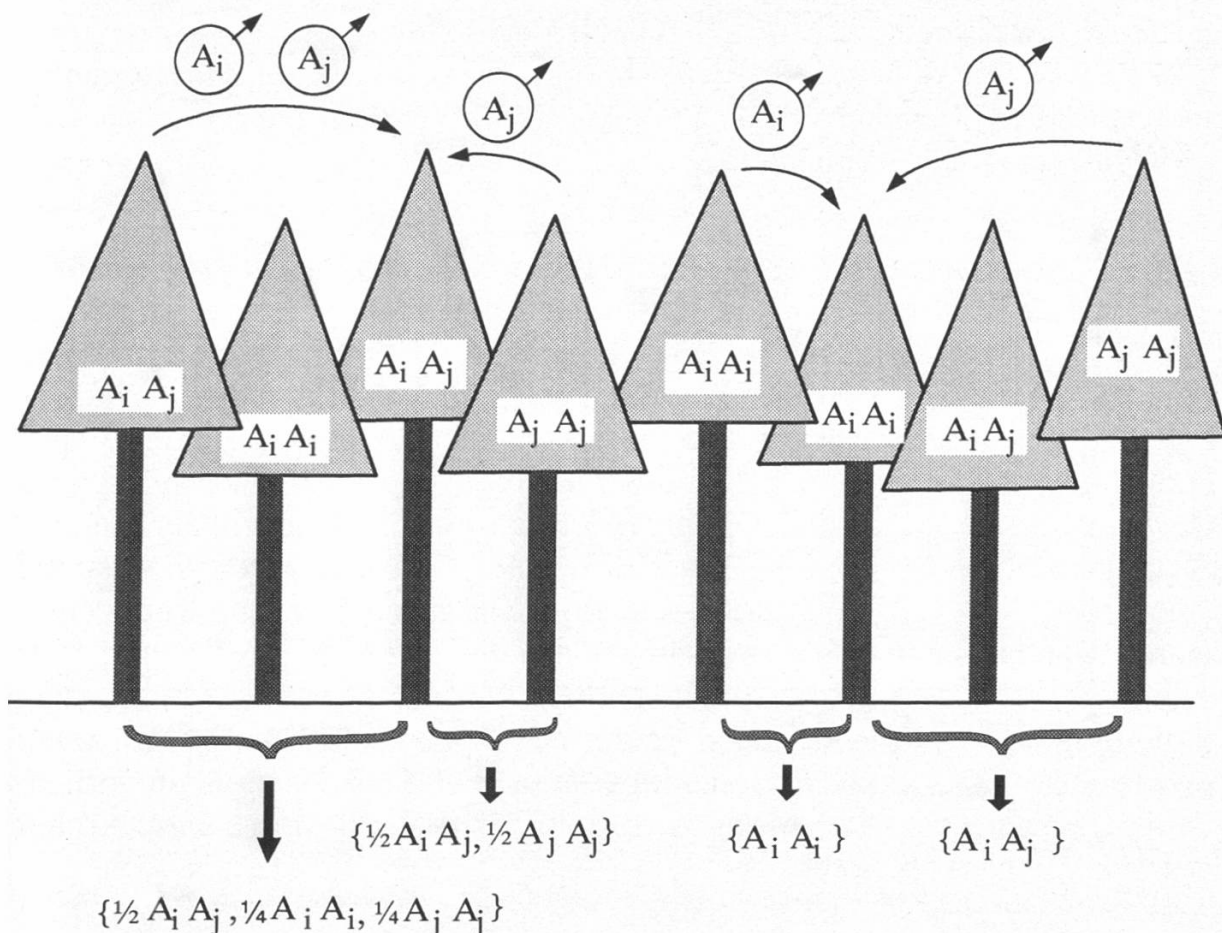


Abbildung 3. Heterozygotenanteil in der Samenproduktion eines heterozygoten und eines homozygoten Baums. Reziproke Paarungen sind äquivalent und hier weggelassen.

tiegrad ist besonders gravierend, weil sie den Heterozygotenanteil an *allen* polymorphen Genloci abnehmen lässt. Im Gegensatz zu einigen tropischen ist σ bei den meisten einheimischen Bäumen gering. Der Heterozygotenanteil nimmt übrigens nicht zwingend stetig ab, wie (5c) vielleicht vermuten lässt. Beispielsweise gibt es, falls Selbstbefruchtung die einzige Quelle von Inzucht darstellt, in der effektiv unendlich grossen Population irgendwann so viele homozygote Träger verschiedener Allele, dass deren Paarung zum Bestand an Heterozygoten stärker beizutragen beginnt – der Heterozygotenanteil konvergiert also gegen ein Gleichgewicht.

Können wir aber den Selbstbefruchtungsanteil in Baumpopulationen gering halten? Nehmen wir an, dass für diese strikteste Form der Inzucht in erster Linie die Ineffizienz der Pollenverbreitung verantwortlich ist, so könnten wir einem Anstieg der Selbstbefruchtung durch hohe Bestandesdichte entgegensteuern. Die Wirksamkeit dieses scheinbar einfachen Rezepts ist indessen nicht einfach nachzuweisen, weil ausser den Abständen zwischen den Bäumen Faktoren wie die Turbulenz der Atmosphäre zur Zeit der Blüte und das Flugverhalten von Pollenvektoren wirksam sind, welche sich unserer Beobachtung weitgehend entziehen. Mehr Aufmerksamkeit als die Hauptbaumarten verdienen in dieser Hinsicht die, welche als Mischbaumarten mit geringem Mischungsanteil vorkommen (Weiser, 1974).

Ebensowenig wie die Selbstbefruchtung können wir die der Homozygotie an bestimmten Genloci förderliche Assortativität der Paarung zwischen Trägern gleicher Allele gering halten.

b) *Viabilitätsauslese*. Verabschiedeten sich im Gefolge einer gegen Homozygoten gerichteten starken Viabilitätsselektion im Laufe eines langen Baumlebens bis zum Beginn der Reproduktion gar *alle* Homozygoten aus der Population, so entstünden aus Paarung ausschliesslich Heterozygoter untereinander wiederum zur Hälfte Homozygoten. Diese Auslese auf hohe Viabilität könnte sich von Generation zu Generation identisch wiederholen und führte zu einem sehr stabilen Gleichgewichtszustand, in welchem der Heterozygotenanteil am Beginn der Ontogenese einer Generation vor Auslese auf den Betrag von $1/2$ gewissermassen eingefroren ist. Die am Ende einer Generation erreichte Zusammensetzung nur aus Heterozygoten kann in der Population nicht festgehalten werden und als Grundlage weiterer Anpassung in den Folgegenerationen dienen. In der Natur wird so drastisch wohl kaum einmal ausgelesen. In jeder Generation kann aber ein in den Samen vorhandener Überschuss an Nachkommen aus Selbstbefruchtung durch diese Art der Auslese verringert werden.

c) *Sexuelle Asymmetrie*. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass ungleiche Häufigkeiten der Allele unter den Gameten der beiden Geschlechter den

Heterozygotenanteil erhöhen (vgl. *Abbildung 4*): Seien p_i und p_j die Häufigkeiten von Allelen A_i und A_j unter allen Gameten einer Population, dann ist

$$P'_{ij} = 2p_i p_j + \frac{1}{2} (p_i^{\varphi} - p_i^{\sigma}) \cdot (p_j^{\varphi} - p_j^{\sigma}). \quad (6a)$$

Zwar kann bei Anwesenheit von mehr als nur zwei Allelen der Anteil *eines* Heterozygoten gegenüber panmiktischer Reproduktion wohl ein Defizit aufweisen; insgesamt ist ein Homozygotenüberschuss bei Asymmetrie aber nicht denkbar, denn nach Ziehe (1983, *loc. cit.*, Kap. 2) ist

$$P'_{ii} \leq p_i^2 \quad \forall i. \quad (6b)$$

Wir erkennen hieran zwar die mögliche Förderung von Heterozygotie in der Natur; einen Einfluss auf diese Eigenschaft des Reproduktionssystems der Population haben wir aber nicht.

d) *Trägerschaft seltener Allele.* Kehren wir aber einmal zu der oben benutzten Darstellung von Bäumen im Verbund der Population zurück. *Abbildung 5* zeigt solche Bäume, welche eine Besonderheit aufweisen. Sie tragen nämlich als einzige Mitglieder einer Population, in welcher zwei Allele A_i und A_j vorherrschen, ein seltenes Allel A_k bzw. zwei Allele A_k und A_l . Die Entfernung zwischen diesen beiden Bäumen sei so gross, dass sie untereinander nicht paaren können. Es leuchtet ein, dass die gesamte Nachkommenschaft von $A_k A_k$ aus Fremdbefruchtung heterozygot ist und dass auch noch die halbe Nachkommenschaft von $A_k A_l$ aus Selbstbefruchtung heterozygot wäre. Der Baum mit dem seltenen Genotyp $A_k A_l$ hätte auch dann noch vorwiegend heterozygote Nachkommen, wenn A_k und A_l mit geringer Häufigkeit im befruchtenden Fremdpollen auftreten. Nach wie vor würden bei seiner Reproduktion ja die Pollen mit den häufigeren Allelen A_i^{σ} und A_j^{σ} effektiv.

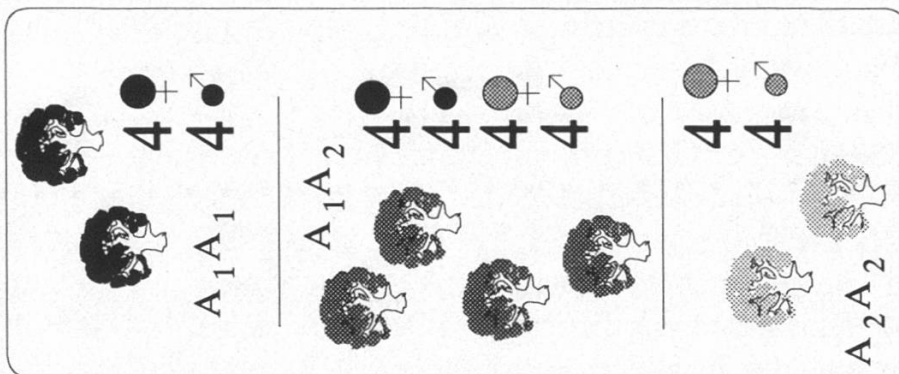
In abgeschwächter Form gilt die Erwartung vieler Heterozygoter für alle Träger seltener Allele, auch wenn jeweils *einige weitere* Bäume in der Population seltene Allele besitzen. Sogar für *alle* Träger *aller* seltenen Allele ist ein hoher Anteil Heterozygoter zu erwarten.

Die Bäume mit besonders heterozygoter Nachkommenschaft sind also vornehmlich Träger seltener Allele. Verdienen sie deshalb verstärkte Beernung im Rahmen der Genkonservierung? Sicher nicht, denn sie tragen diese seltenen Allele zwar an einigen inventierten Genloci, über den Rest des Genoms aber wissen wir nichts. Selbst wenn sie aber auch an anderen Genloci seltene Allele auf sich vereinigten, so ist zu bezweifeln, ob ihre seltenen Allele auch und gerade in dieser besonders seltenen Kombination als evolutionär erprobt, das heisst koadaptiert, gelten können. Die Bedeutung einer

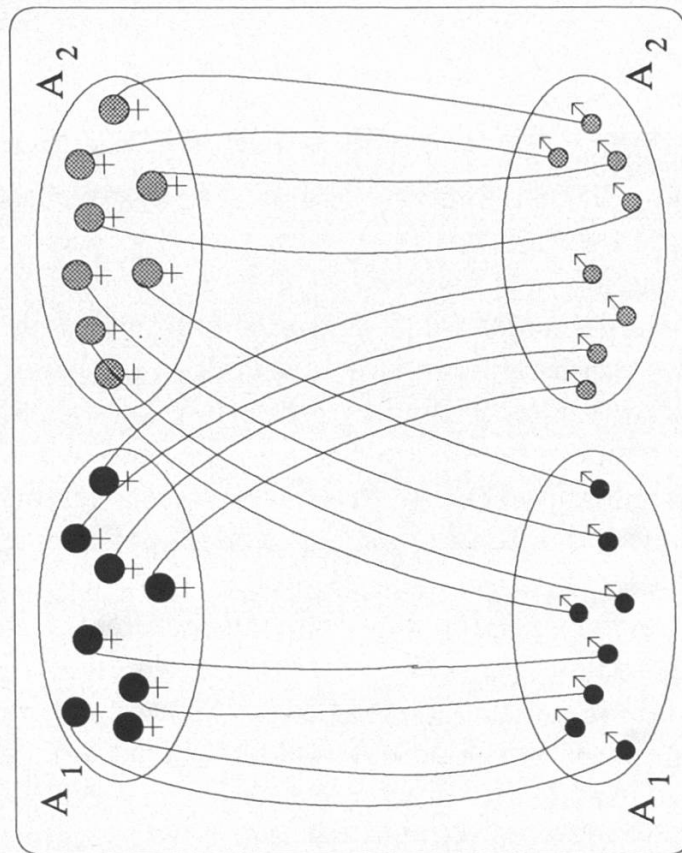
Symmetrie

Abbildung 4a.

Eltern mit
gleicher
Gametenproduktion



Gameten: Zufällmäßige Fusion



Nachkommenschaft:
Produktstruktur und
kein Heterozygoten-
überschuß

$$P'(A_1^+ A_1^+) = 4/16$$

$$P'(A_1^+ A_2^+) = 4/16$$

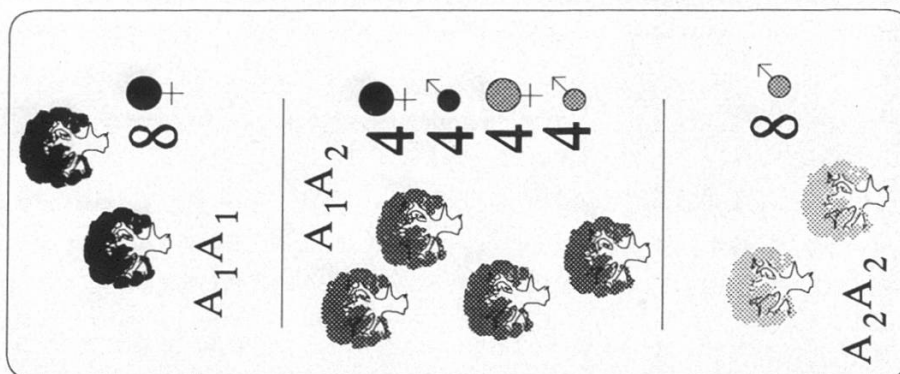
$$P'(A_2^+ A_1^+) = 4/16$$

$$P'(A_2^+ A_2^+) = 4/16$$

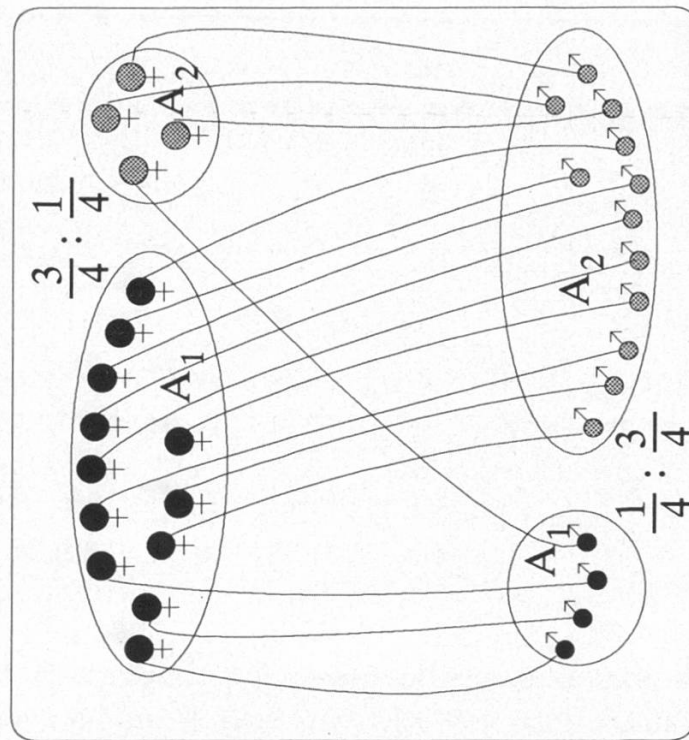
Asymmetrie

Abbildung 4b.

Eltern mit unterschiedlicher Gametenproduktion



Gameten: Zufällige Fusion



Nachkommenschaft: Produktstruktur und Heterozygotenüberschuß

$$\begin{aligned}
 P(A_1^+A_1^+) &= 3/16 \\
 P(A_1^+A_2^+) &= 9/16 \\
 P(A_2^+A_1^+) &= 1/16 \\
 P(A_2^+A_2^+) &= 3/16
 \end{aligned}$$

Abbildungen 4a und b. Entstehung eines Heterozygotenüberschusses an einem Genlocus mit sehr unterschiedlichen Allelhäufigkeiten unter den ♀ und ♂ Gameten (nach Hattner et al., 1993, loc. cit., S. 303). Vergleiche hierzu auch Abbildung 4a (ohne sexuelle Asymmetrie).

koadaptierten Genausstattung an der Ebene der Population haben *Stern* und *Roche* (1974, *loc. cit.*, Kap. IV) dargestellt.⁴

e) *Genfluss*. Die *Abbildung 5* erlaubt schliesslich die Herstellung der Analogie zum Genfluss. Führt nämlich in einer Population Pollen zur Befruchtung, welcher in einer anderen Population erzeugt wurde, so führt er in der Masse zu Heterozygotenüberschuss, in welchem Donor- und Empfängerpopulation genetisch differenziert sind. Im Grenzfall führt Influx eines in der Population nicht vorhandenen Allels zur Entstehung von ausschliesslich Heterozygoten am betreffenden Genlocus. Man erkennt daran die grosse Bedeutung des Umfeldes einer Population nicht nur für die Erhaltung genetischer Variation, indem ihr fehlende Allele zugeführt werden; wir erkennen daran auch die (freilich schwache) Förderung der Heterozygotie in der Empfängerpopulation.

f) *Diversität*. Gibt es am Genlocus *A* also mehrere, insgesamt *n*, Allele, so entsteht bei panmiktischer Reproduktion ein Anteil von

$$P'_{ij} = 2 \cdot \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j>i}^n p_i p_j \quad (7)$$

Heterozygoten. Dieser ist am grössten, wenn $p_i = p_j \forall i, j$, das heisst $p_i = 1/n$, wie sich aus (1) unschwer ableiten lässt. Dieser Zustand der Population entspricht aber der grösstmöglichen Diversität des Genlocus, und wir erkennen den diesbezüglichen Zustand einer Population an der Nähe zu diesem Maximalwert, das heisst an der Differenz $n-v$ (Bergmann *et al.*, 1990). Aus den Eigenschaften von (7) lässt sich folgern, dass der grösstmögliche Heterozygotenanteil einer zufallspaarenden Population $(n-1)/n$ mit zunehmender Anzahl von Allelen ansteigt und dass der Heterozygotiegrad von Individuen stark von den Genloci mit mehreren Allelen mittlerer Häufigkeit geprägt wird (Finkeldey, 1993). Der in der heutigen Diskussion stark beachtete Heterozygotiegrad ist vermutlich wenig relevant für die Anpassung an räumlich heterogene Umweltbedingungen im Habitat. Schon plausibler ist diese Bedeutung bei der Aufeinanderfolge zeitlich variierender Umweltbedingungen der Bäume in und derselben Generation.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die Verdichtung von Beobachtungen über genetische Variation zu Parametern sowohl eine einfache Charakterisierung von Populationen erlaubt als auch der Analyse ihrer Struktur dienlich ist. Aus Eigenschaften dieser Parameter geht die grosse Bedeutung der allelischen Diversität eines Genlocus für den Heterozygotenanteil in der

⁴ Für diesen Hinweis danke ich H.-R. Gregorius.

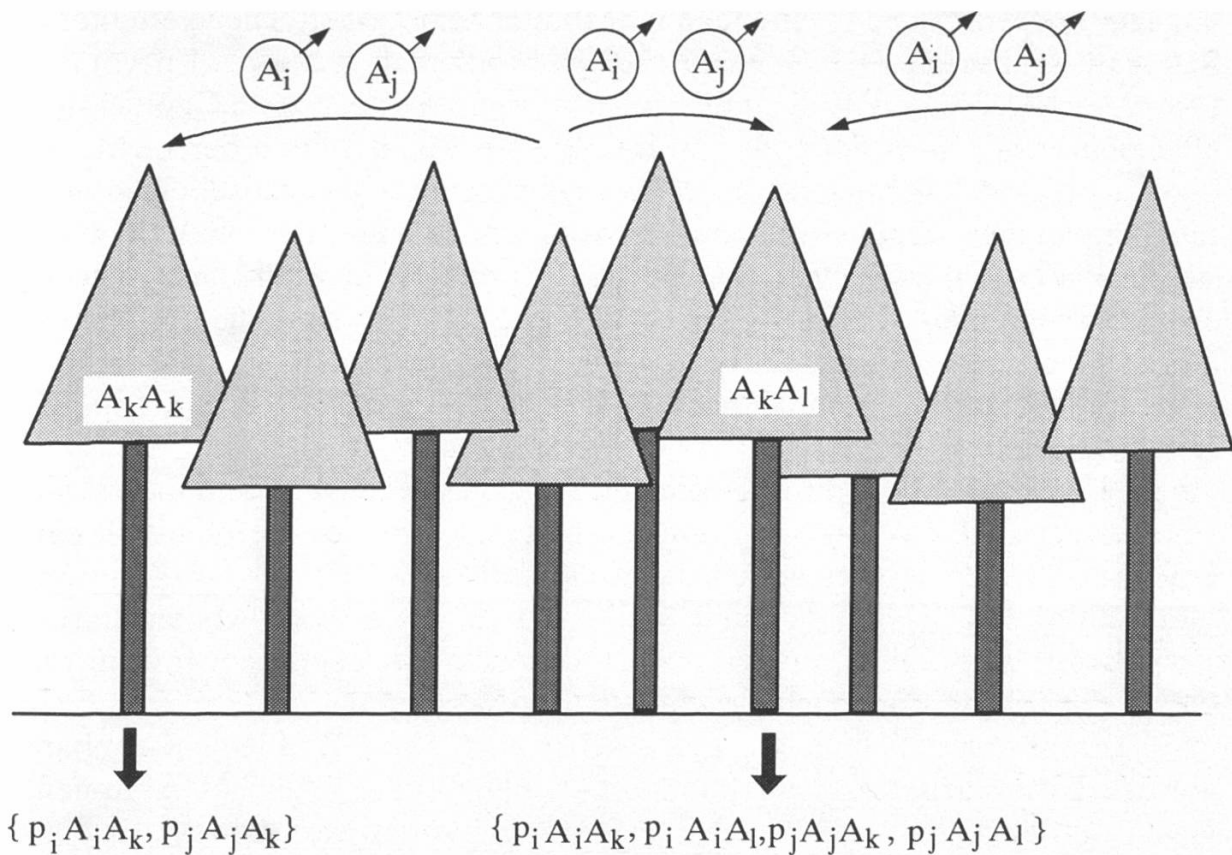


Abbildung 5. Heterozygotenanteile in der Samenproduktion zweier Träger seltener Allele. Ist der Baum als einziger Träger eines seltenen Allels homozygot, so hat er aus Fremdbefruchtung ebenfalls nur heterozygote Nachkommen.

Population hervor. Die Bedeutung der Diversität wächst noch, wenn man bedenkt, welche geringen Möglichkeiten der Gestaltung der anderen Einflussfaktoren des Heterozygotiegrades uns offenstehen.

1.4 Klassifizierung nach allelischen Profilen

Die ursprüngliche volle Information über die Häufigkeitsverteilung der Allele an einem Genlocus lässt sich auch ohne abgeleitete Parameter graphisch untersuchen. Und zwar kommt die Variation besonders gut zum Ausdruck, wenn man die Allelhäufigkeiten der Größe nach ordnet. Wie Finkeldey (1993) gezeigt hat, erlauben diese Profile eine kausale Erklärung der Entstehung bzw. Aufrechterhaltung genetischer Polymorphismen. Der in Abbildung 6 oben vorgestellte Genlocus *LAP-B* kodiert ein Enzym der Gruppe II, welches eine Rolle im Sekundärstoffwechsel spielt; er ist wie andere dieser Genloci besonders variabel (Gillespie und Langley, 1974), besitzt aber ein mit sehr ähnlichen Häufigkeiten in allen untersuchten Populationen vorherrschendes Allel. Dieses wie die weniger häufigen Allele zeigen bei der Fichte nur quantitative Häufigkeitsunterschiede zwischen den elf Populationen vermutlich sehr ähnlichen Ursprungs in Thüringen. Diese Profilschar lässt auf ein

Gleichgewicht zwischen rekurrenter Mutation und einheitlicher gerichteter Selektion schliessen. Der Genlocus *GOT-B* kodiert dagegen ein Enzym der Gruppe I, welches eine Rolle im Primärstoffwechsel spielt; diese Genloci sind allgemein weniger variabel. Der in bisher allen Populationen der Fichte an diesem Genlocus gefundene Majorpolymorphismus mit zwei sehr häufigen und nur wenigen weiteren Allelen (vgl. *Abbildung 6* unten) wird durch offensichtlich sehr einheitlich ausgeprägten Selektionsvorteil der Heterozygoten, also Überdominanz bei Ausprägung des Merkmals Viabilität, aufrechterhalten. Ein Nullallel wurde in nur einer der elf Populationen gefunden. Das gegenüber B_2 und B_3 seltene Allel B_1 entsteht wahrscheinlich durch rekurrente Mutation.

Der Wert allelischer Profile besteht für uns heute auch in dem indirekten Nachweis der adaptiven Bedeutung von Enzymgenloci. Im Verbund mit den etwas spezifischeren Nachweisen von Adaptivität dieser Genloci (vgl. Zusammenstellungen bei Hattemer und Müller-Starck, 1989, sowie Müller-Starck, 1993) liefern sie wichtige Argumente für die Validität genetischer Inventuren dieser Loci für die Suche nach geeigneten Genressourcen.

Ganz grundsätzlich liefert die an den allelischen Profilen erkennbare geringe Differenzierung von Baumpopulationen ein zusätzliches Argument gegen die lange Zeit vorherrschende These, dass die Variation an Enzymgenloci nicht adaptiv sei und solche Genloci daher bei der Untersuchung von Anpassungsprozessen oder bei der Ausweisung von Genressourcen (Ziehe *et al.*, 1989) ausser Betracht bleiben müssten. Die in vielen Populationen fast einheitlichen Häufigkeitsrelationen von Allelen sind durch die Wirkung des Zufalls allein in Form genetischer Drift indessen nicht zu erklären. Zwar müssen wir in Anwesenheit von Genfluss durch Pollen berücksichtigen, dass die Grösse von Populationen die Anzahl der Sameneltern bei weitem übersteigen kann und daher Driftvorgänge in Beständen unserer Hauptbaumarten nicht sehr lebhaft sein können. Angesichts der Länge der zurückliegenden evolutionären Zeiträume erwartete man trotzdem mehr Differenzierung. Vermutlich hat die in weiten Teilen des Verbreitungsgebiets von Baumarten gleichermaßen geforderte Anpassung an die Erfordernisse der Existenz langlebiger Pflanzen als vereinheitlichende Kraft gewirkt.

2. Der Mensch und die genetische Variation der Waldbäume

2.1 Der Mensch in Ökosystemen

Als eine sehr erfolgreiche biologische Art hat der Mensch seit langem einige ihm nützliche Arten domestiziert, im übrigen den Lebensraum anderer Arten stark eingeschränkt und zerteilt. Hat man seit langem den durch das

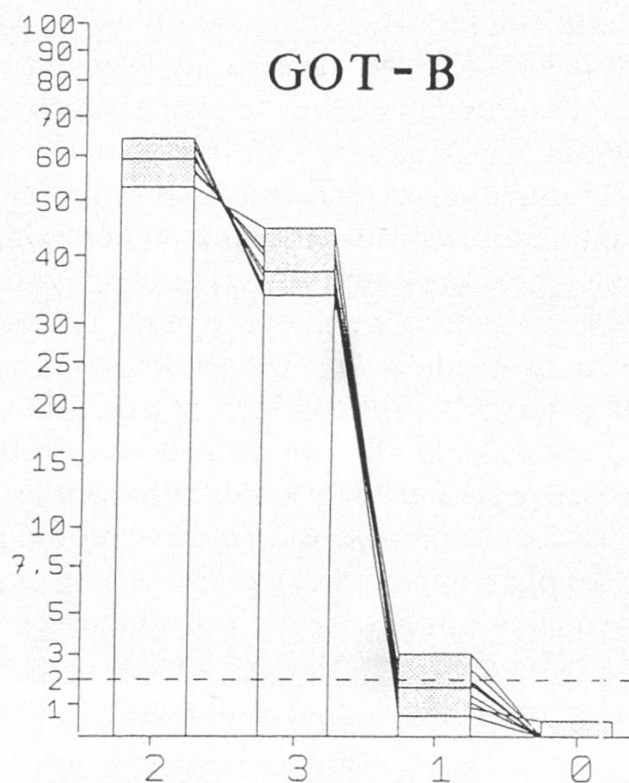
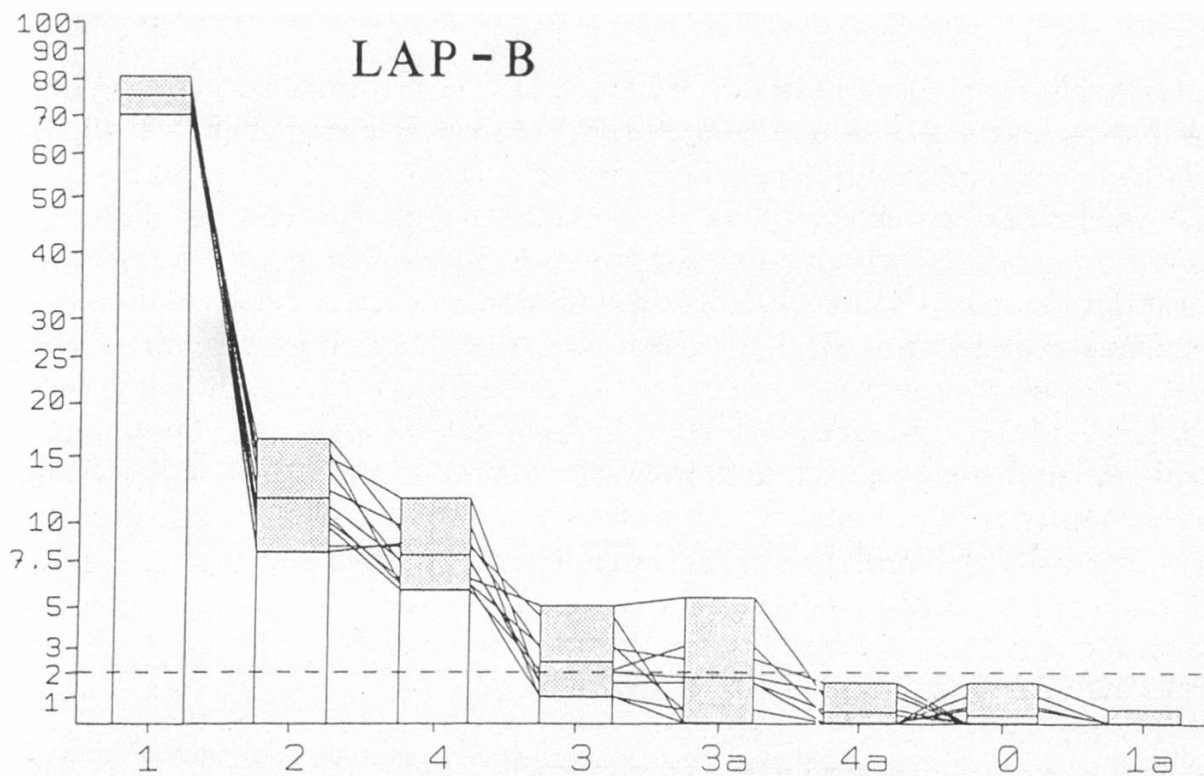


Abbildung 6. Allelische Profile an zwei Genloci der Fichte (nach Finkeldey, 1993). Die (zur Betonung der seltenen Allele) logarithmische Teilung der Ordinate zeigt die Allelhäufigkeiten elf sauerländischer Populationen, wodurch eine ganze Profilschar entsteht. Die acht bzw. vier Allele sind nach ihrem jeweiligen Mittelwert (in %) geordnet. Die schraffierte Zone gibt den bei diesen elf Populationen gefundenen Bereich an. Die Verbindungslinien zwischen den Säulen veranschaulichen die Profile der einzelnen Populationen. – Die Numerierung dreier neu gefundener Allele mit 1a, 3a und 4a lässt die nachträgliche Änderung einer früheren Numerierung vermeiden. Diese drei sowie ein Nullallel blieben in *Tabelle 1* unberücksichtigt.

anhaltend rasche Wachstum der Weltbevölkerung bedingten Rückgang des Waldes beklagt, beginnt heute bereits der ständige Rückgang landwirtschaftlich nutzbarer Flächen Besorgnis zu erregen.

Die Folge des Wachstums der Weltbevölkerung und deren Einstellung zur Umwelt einschliesslich globaler Biodiversität ist ein Tempo des Verschwindens biologischer Arten, welche die Geschwindigkeit ihrer evolutionären Neuentstehung vermutlich bei weitem übertrifft. Da sich jeweils nur in Teilbereichen nachweisen lässt, wie berechtigt diese Befürchtung ist, wird sie noch immer verdrängt. Zu der physischen Vernichtung biologischer Populationen tritt die anthropogene Veränderung der Umwelt, welche Gleichgewichte zwischen Arten verschiebt und destabilisiert und welche Anpassungsvorgänge erzwingt. Müller-Starck behandelt dieses Thema anschliessend⁵.

2.2 Forstwirtschaft

Aus der Theorie endlicher Populationen ergibt sich unmittelbar, dass starke Verringerung des Umfangs von Populationen deren Variation vermindert. Zu einem Zeitpunkt erhöhter Belastung des Ökosystems Wald durch Umweltveränderungen ist daher die Erhaltung der genetischen Variation der Baumpopulationen als ihrer tragenden Mitglieder ein besonders dringliches Anliegen (Gregorius, 1986).

Die Verringerung der Populationsgrösse wirkt sich unter Umständen bei der Naturverjüngung, besonders aber wohl bei der Samenernte und Pflanzenanzucht zum Zweck der künstlichen Bestandsbegründung, auf die Diversität aus. So ist beispielsweise die bei Verknappung von Saatgut geübte Samenernte von nur wenigen Bäumen problematisch. Wurde der einzelne Baum als Samenelter auch von Pollen möglicherweise vieler anderer Bäume befruchtet, so steuert er doch mindestens die Hälfte zur genetischen Information der Samen bei. Hierdurch werden Drifteffekte heraufbeschworen. Dies gilt in abgeschwächter Form für die Konzentration der Samenernte auf geringe Teile der Waldfläche, auf welchen phänotypisch bessere Bestände stocken. Je grössere Samenmengen dort auf einmal anfallen, desto attraktiver wird diese Konzentration. Dieses Thema behandelt Rotach im Rahmen einer eingehenden Übersicht über Beiträge der Forstgenetik zum Waldbau in einem nachfolgenden Beitrag⁶.

In der Züchtung von Waldbäumen generell den einzigen Weg zur Ertragssteigerung des Waldes zu sehen, oder aber sie als verwerflich zu betrachten, ist einem schonenden Umgang mit genetischer Variation nicht dienlich. Es gilt

⁵ Müller-Starck, G. (1994): Die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress. *Schweiz. Z. Forstwes.* 145 (1994) 12: 977–997.

⁶ Rotach, P. (1994): Genetische Vielfalt und praktische forstliche Tätigkeit: Probleme und Handlungsbedarf. *Schweiz. Z. Forstwes.* 145 (1994) 12: 999–1020.

vielmehr die Verfahren der Züchtung wie die der waldbaulichen Praxis auf ihre genetischen Implikationen hin zu untersuchen. Daraus abgeleitete Empfehlungen sind derzeit noch sehr allgemein und überhaupt spärlich. Die in den letzten Jahren erfreulich intensivierte forstgenetische Forschungstätigkeit wird hoffentlich bald einige dieser dringlichen Fragen beantworten können.

Im Grundsatz kann niemand erwarten, dass uns Wald als ständig sprudelnde Quelle von Wohlfahrtswirkungen oder als nachhaltiger Rohstofflieferant auf Dauer verfügbar ist, wenn wir nicht das pfleglich behandeln, was ihm das Überleben in rauher Umwelt ermöglicht, nämlich seine variable genetische Information. Ein wichtiges Element unserer Bemühungen muss dabei die Erhaltung solcher genetischer Ressourcen sein, welche auf der Grundlage unseres jeweils neuesten Wissensstandes ausgewählt werden. Bei dieser Auswahl leistet die Untersuchung allelischer Profilscharen wertvolle Dienste. Zu den Auswahlkriterien selbst gehört die Ausprägung adaptiver phänotypischer Merkmale ebenso wie ein effektiv hohes adaptives Potential und geringe Differenzierung. Mit der Ausweisung solcher Populationen wurden in mehreren Ländern bereits wichtige und verdienstvolle Schritte unternommen.

Die zweckdienliche Behandlung und Verjüngung dieser auch als Genhaltungswälder oder Genreservate bezeichneten Genressourcen *in situ* stellt eine Aufgabe dar, welche im Verein mit der Arbeit des Forstgenetikers der Kompetenz des Waldbauers bedarf (Schütz, 1990). Vermutlich ist sehr bedeutsam, in welchem Grade die waldbauliche Behandlung an der natürlichen Reproduktionsweise dieser Bestände und am genetischen System der vertretenen Baumarten orientiert ist. Mit den einzelnen Verjüngungsverfahren verbindet Müller (1990, 1993) unter diesem Gesichtspunkt sehr verschiedene Erwartungen. Da auch in populationsgenetischer Hinsicht hierzu bisher im wesentlichen erst Theorien entwickelt wurden, besitzt die Analyse genetischer Daten zur Naturverjüngung (Starke, 1993) in Zusammenarbeit von Waldbau und Forstgenetik hohe Aktualität.

Danksagung

Frau E. Gillet Gregorius und Frau R. Starke sowie den Herren F. Bergmann, H.-R. Gregorius, W. Steiner und M. Ziehe danke ich für die kritische Durchsicht und Verbesserung des Manuskripts, Frau S. Fehrmann für die Anfertigung der Zeichnungen.

Résumé

La variation génétique et sa signification pour la forêt et les arbres forestiers

La variation génétique représente une propriété fondamentale du monde animé. Nous appliquons ce terme aux gènes ponctuels ou au génome dans son ensemble aussi bien des membres d'une population que de la population en tant que telle. La variation est mesurée au moyen de différents paramètres tels que multiplicité, diversité, différenciation, et degré d'hétérozygotie. Les valeurs les plus élevées de ce dernier paramètre, décisif pour la plasticité physiologique de l'individu, ont été observées parmi tous les organismes supérieurs dans des populations d'arbres. En examinant les grandeurs influençant le degré d'hétérozygotie, la diversité génétique se présente comme le facteur le plus important. Celle-ci forme le fondement physique de la faculté d'adaptation de populations sous des conditions environnementales changeantes. La conservation de populations d'arbres s'adaptant bien représente l'une des tâches futures fondamentales de la foresterie. Le choix de ressources génétiques correspondantes ne peut réussir que si des méthodes de génétique forestière sont employées; pourtant on ne peut se passer dans ce cas de la sylviculture. Cette participation est également indispensable pour la conservation de ces ressources génétiques. Traduction: S. Croptier

Literatur

- Bergmann, F. (1991): Isozyme gene markers. P. 67–78 in: Müller-Starck, G., M. Ziehe (Hsg.).
- Bergmann, F., Gregorius, H.-R. (1993): Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate dehydrogenase (IDH) alloenzymes in European silver fir (*Abies alba*). Biochem. Systematics and Ecology, 21: 597–605.
- Bergmann, F., Larsen, J. B., Gregorius, H.-R. (1990): Genetische Variation in verschiedenen Area-len der Weisstanne *Abies alba* Mill. P. 130–140 in: Hattemer, H. H. (Hsg.).
- Bergmann, F., Ruetz, F. W. (1991): Isozyme genetic variation in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. For. Ecol. Management, 46: 39–47.
- Bergmann, F., Scholz, F. (1989): Selection effects of air pollution in Norway spruce (*Picea abies*) populations. P. 143–162 in: Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (Hsg.): Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg usw.
- Choi, W. Y. (1993): Genetische Strukturen bei der Koreakiefer (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) und ihre Veränderung durch Züchtung. Göttinger Forstgenetische Berichte Nr. 15, X+125 S.
- Finkeldey, R. (1993): Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. Göttinger Forstgenetische Berichte Nr. 14, XIII+176 S.
- Gallo, L. A. (1991): Genetische Analyse metrischer und isoenzymatischer Merkmale bei *Populus tremula*, *Populus tremuloides* und ihren Hybriden. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen, 247 S.
- Gillespie, J. H., Langley, C. H. (1974): A general model to account for enzyme variation in natural populations. Genetics, 76: 837–884.
- Gregorius, H.-R. (1986): The importance of genetic multiplicity for tolerance of atmospheric pollution. Proc. 18th World IUFRO Congr., Ljubljana, Div. 2, Vol. II, 295–305.
- Gregorius, H.-R. (1990): A diversity-independent measure of evenness. Amer. Naturalist, 136: 701–711.
- Gregorius, H.-R., Krauhausen, J., Müller-Starck, G. (1986): Spatial and temporal genetic differentiation among the seed in a stand of *Fagus sylvatica* L. Heredity, 57: 255–262.
- Gregorius, H.-R., Roberds, J. H. (1986): Measurement of genetical differentiation among subpopulations. Theor. Appl. Genet., 71: 826–834.

- 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. (Hsg.) (1990): Erhaltung forstlicher Genressourcen. Schriften aus der Forstl. Fakultät der Univ. Göttingen und der Niedersächs. Forstl. Versuchsanstalt. Bd. 98, 180 S.
- Hattemer, H. H., Bergmann, F., Ziehe, M. (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. Zweite, neubearb. und erw. Aufl. X+492 Seiten. Frankfurt am Main: J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Hattemer, H. H., Müller-Starck, G. (1989): Das Waldsterben als Anpassungsprozess. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.*, 160: 222–229.
- Konnert, M. (1992): Genetische Untersuchungen in geschädigten Weisstannenbeständen Süddeutschlands. *Mitt. d. Forstl. Versuchs- u. Forschungsanst. Baden-Württemberg*, Heft 167. Freiburg i. Br.
- Müller, F. (1990): Naturverjüngung und genetische Vielfalt. *Österr. Forstztg.*, 12: 58–60.
- Müller, F. (1993): Auswahl und waldbauliche Behandlung von Gen-Erhaltungswäldern. FBVA-Berichte, Schriftenr. d. Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien, Nr. 73, 22 S.
- Müller-Starck, G. (1991): Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. P. 20–37 in: Müller-Starck, Ziehe, M. (Hsg.).
- Müller-Starck, G. (1993): Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Schriften aus der Forstl. Fakultät der Univ. Göttingen und der Niedersächs. Forstl. Versuchsanstalt. Bd. 112, 163 S.
- Müller-Starck, G., Ziehe, M. (Hsg.) (1991): Genetic Variation in European Tree Populations. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Rothe, G., Bergmann, F. (1994): Increased efficiency of the heterozygous Norway spruce PEPCA phenotype in response to heavy air pollution (eingereicht).
- Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (Hsg.) (1989): Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Berlin, Heidelberg usw., Springer.
- Schütz, P. (1990): Wie steht der Waldbau zur Frage der Erhaltung von Genressourcen? P. 1–6 in: Hattemer, H. H. (Hsg.).
- Starke, R. (1993): Genmarker als Entscheidungshilfen für die Genkonservierung. II. Isoenzyme als Genmarker für die Ausweisung forstlicher Genressourcen. *Allgemeine Forst- u. Jagdztg.* 164: 181–186.
- Stern, K., Roche, L. (1974): Genetics of Forest Ecosystems. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Weiser, F. (1974): Zu einigen Problemen der Anerkennung, Bewirtschaftung und Nachzucht von Vorkommen der sogenannten Buntlaubhölzer. *Die sozialist. Forstwirtschaft*, 24: 331–333.
- Ziehe, M. (1983): Die populationsgenetische Bedeutung einiger spezieller Reproduktionsverhältnisse in Pflanzenpopulationen. *Göttinger Forstgenetische Berichte* Nr. 6, III+108 S.
- Ziehe, M., Gregorius, H.-R., Glock, H., Hattemer, H. H., Herzog, S. (1989): Gene resources and gene conservation in forest trees: General concepts. P. 173–186 in: Scholz, F. et al. (Hsg.).
- Ziehe, M., Hattemer, H. H., Bergmann, F., Herzog, S. (1993): Aufgabensammlung zur Forstgenetik. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Ziehe, M., Müller-Starck, G. (1991): Changes of genetic variation due to associated selection. P. 259–271 in: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (Hsg.).