

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

Artikel: Die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress
Autor: Müller-Starck, Gerhard
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-766639>

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: 13.01.2026

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

Die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress¹

Von Gerhard Müller-Starck

FDK 165: 48: UDK 581, 504.1

1. Einleitung

Der Begriff «Umweltstress» bezeichnet eine Vielzahl von Schadfaktoren im abiotischen und biotischen Bereich, die in ihrer Gesamtheit eine starke Reduktion der Dichte und Grösse von Populationen bewirken können. Wegen der grossen Heterogenität der Umweltbedingungen, denen Waldbestände über viele Lebensstadien hinweg ausgesetzt sind, ist Umweltstress ein komplexes Phänomen, das in seinen Komponenten und seinem Gefüge von Interaktionen äusserst variabel ist.

Obwohl die Diskussion über die Verursachung von Waldschäden noch kontrovers geführt wird, kann davon ausgegangen werden, dass Umweltstress zumindest teilweise anthropogen ist, weil viele Schadfaktoren direkt oder indirekt eine Folge menschlicher Einflussnahme sind. Hierzu gehören primär die Einträge von Luftschadstoffen. Es ist aber nicht auszuschliessen, dass auch die Waldnutzung, die Art der Verjüngung und die Waldpflege Stressbedingungen schaffen, indem sie der Genverarmung Vorschub leisten oder das Auftreten von Inzucht begünstigen. Hinzu kommen Stressfaktoren, die in der anthropogen weniger belasteten Vergangenheit bereits eine wichtige Rolle gespielt haben (zum Beispiel Frostschäden, Trocknis, Parasitenbefall).

Die Waldschadensinventur 1993 der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft beziffert den Anteil der Bäume mit starker Kronenverlichtung auf insgesamt 18%, was einer Verdoppelung der Werte von 1985 entspricht (Werte aus Deutschland liegen bei 27%; siehe *Anonymus* 1992). Dieser Trend scheint sich abzuflachen, jedoch sind Prognosen mit hoher Unsicherheit behaftet. Waldschadensberichte zeigen immer wieder (zum

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

Beispiel *Anonymus* 1991), dass es Waldstandorte gibt, für die weder eine zeitliche noch räumliche Abhängigkeit der Kronenverlichtung von der Luftverschmutzung zu erkennen ist. Diese Befunde verdeutlichen, dass der gegenwärtige Kenntnisstand nicht ausreicht, um Hypothesen zu komplexen Waldkrankheiten eindeutig zu verifizieren.

Ziel des hier vorliegenden Beitrages ist es, genetische Konsequenzen von Umweltstress für Baumpopulationen darzustellen und dabei die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress zu überprüfen. Dies geschieht unter Berücksichtigung von Versuchsanordnungen in immissionsexponierten Lagen in Waldschadensgebieten sowie unter den Umweltbedingungen in Gebirgswäldern ohne auffallend ausgeprägte Schadenssymptome.

2. Umwelt, genetische Variation und Anpassungsfähigkeit

2.1 Heterogenität forstlicher Umweltbedingungen

Waldstandorte weisen bereits während einer Vegetationsperiode eine deutlich grössere Heterogenität ihrer Umweltbedingungen auf als landwirtschaftliche Standorte. Die Generationendauer von Waldbaumarten liegt auch unter den Bedingungen der forstlichen Bewirtschaftung in einem Bereich zwischen einigen Jahrzehnten und zwei Jahrhunderten oder auch mehr wie im Fall der einheimischen Eichenarten. Mit der Dauer dieser Zeiträume potenziert sich die Umweltheterogenität und die Wahrscheinlichkeit für Belastungen durch Umweltstress.

Diese ungewöhnlich grosse räumliche und zeitliche Heterogenität der Umweltbedingungen von Waldbeständen bewirkt, dass die Anforderungen an ihre Anpassungsfähigkeit wesentlich höher eingeschätzt werden müssen als bei anderen Nutzpflanzenarten. Ein besonders grosses Risiko ergibt sich aus der Ungleichheit der Generationszyklen von Wirts- und Parasitenpopulationen, weil Parasiten im Verlauf zahlreicher Reproduktionszyklen neue genetische Varianten erzeugen und ihre Virulenz gegenüber langlebigen und stationären Wirtsorganismen deutlich erhöhen können.

Die Umweltheterogenität von Waldbaumpopulationen ist zwangsläufig nur in äusserst begrenztem Rahmen beeinflussbar, weil Massnahmen zur dauerhaften Schaffung einheitlich günstiger Umweltbedingungen in den meisten Fällen unwirtschaftlich sind und viele Umweltvariablen wie etwa die Einwirkung von Frost überhaupt nicht beseitigt werden können. Eine klassische Schadensprophylaxe wie in der Landwirtschaft ist bei Waldbäumen nicht realisierbar. Art und Intensität der Stresseinwirkungen auf zukünftige Baumgenerationen sind erratisch.

Diese Konstellation einer hohen räumlichen und zeitlichen Umweltheterogenität, einer geringen Beeinflussbarkeit der Umweltbedingungen sowie einer stark eingeschränkten Möglichkeit der Prognose künftiger Belastungssituationen birgt ein hohes Gefährdungspotential für Waldbestände in sich.

2.2 Genetische Variation der Waldbäume

Genetische Variation ist die Voraussetzung dafür, dass Baumpopulationen flexibel auf Änderung der Umweltverhältnisse reagieren können. Dies geschieht unter Verlust nicht angepasster Individuen (siehe Punkt 2.3), wobei sich innerhalb einer Population charakteristische Änderungen der Häufigkeitsverteilungen der Genotypen (genotypische Strukturen) vollziehen, die von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängig sind.

Genetische Variation lässt sich mit Hilfe biochemisch-genetischer oder molekulargenetischer Genmarker quantifizieren. Zusammenstellungen von Methoden zur Erfassung genetischer Variation siehe zum Beispiel Müller-Starck und Gregorius (1986), Hattemer (1994).

Auffallendes Merkmal von Baumpopulationen ist die im Vergleich zu anderen Pflanzen sehr hohe genetische Variation. In *Tabelle 1* wird dieses Phänomen am Beispiel zweier Variationsmasse demonstriert. Der *Heterozygotiegrad* misst den Anteil heterozygoter (mischerbiger) Genloci an allen untersuchten Loci eines Individuums. Der durchschnittliche Heterozygotiegrad der Individuen ist gleich dem über alle Genorte ermittelten Anteil heterozygoter Genotypen der Population. Die in einer Population nachgewiesene *Anzahl Allele (Gene) pro Genlocus* ist ein Kriterium für die Beurteilung der genetischen Vielfalt einer Population und ihres Potentials zur Erzeugung genetischer Vielfalt in den nachfolgenden Generationen. Der Vergleich zwischen europäischen Waldbaumarten und Monokotyledonen bzw. Dikotyledonen in *Tabelle 1* bezieht sich auf Isoenzym-Genmarker.

Tabelle 1. Mittlerer Heterozygotiegrad und Anzahl Allele pro Isoenzym-Genort für Populationen verschiedener Pflanzenarten.

Kategorie	Anzahl Arten	Mittlerer Heterozygotiegrad	Anzahl Allele pro Genlocus
Europäische Nadelbaumarten	10	25,1 % ¹⁾	2,2 ¹⁾
Europäische Laubbaumarten	6	23,0 % ¹⁾	2,7 ¹⁾
Monokotyledonen	28 ²⁾ , 80 ³⁾	16,5 % ²⁾	1,7 ³⁾
Dikotyledonen	74 ²⁾ , 338 ³⁾	11,3 % ²⁾	1,4 ³⁾

¹⁾ Müller-Starck (1991)

²⁾ Mitton (1983)

³⁾ Hamrick und Godt (1989)

Die Aufstellung verdeutlicht, dass Waldbäume wesentlich höhere Heterozygotiegrade aufweisen als (andere) Dikotyledonen oder Monokotyledonen. Im Gesamtmittel beträgt der Überschuss zugunsten der Waldbäume 73 %. Der entsprechende Wert für die Anzahl Allele pro Genort beträgt 58 %.

Wenn auch die Anzahl der untersuchten Arten stark differiert und Populationsgrößen und sonstige Erhebungskriterien nicht übereinstimmen, so zeigt der Vergleich doch eine klare Überlegenheit der Waldbaumarten hinsichtlich der in Individuen und Populationen repräsentierten genetischen Variation. Die Bedeutung der unterschiedlichen Anzahl von Allelen pro Genort lässt sich an folgendem Beispiel veranschaulichen:

In den Hochlagen der Schweiz wurde die genetische Variation in autochthonen Fichtenbeständen untersucht (Müller-Starck, in Vorbereitung). Angaben zu den Versuchsflächen befinden sich in Kapitel 3.2 (siehe auch *Abbildung 2* und *Tabelle 3*). Für 13 Versuchsflächen liegen inzwischen genetische Daten vor (Genotypen an 18 Genorten von 1300 Bäumen). Aus diesen Daten ergibt sich pro Versuchsbestand eine durchschnittliche Anzahl von 2,5 Allelen pro Genort. Der vergleichbare Wert für Monokotyledonen beträgt 1,7 Allele (siehe *Tabelle 1*).

Zur Berechnung der potentiellen Anzahl verschiedenerbiger Bäume, die aus dem Genpool von 18 Genorten unter Ausschöpfung aller Kombinationen gebildet werden können, wird über alle Genorte hinweg die Zahl der verschiedenen Genotypen multipliziert. Bei 2 Allelen in einer Population können 3 verschiedene Zweierkombinationen vertreten sein (2 homozygote und 1 heterozygoter Genotyp), bei 3 Allelen sind es 6 und bei 4 Allelen 10. Auf dieser Basis ergeben sich unter Ausschluss zufälliger Verluste von seltenen Genotypen folgende Zahlen:

Fichte/Schweiz

(2,5 Allele pro Genort; 18 Genorte): 76 527 504 000 Individuen

Monokotyledonen

(1,72 Allele pro Genort; 18 Genorte): 472 392 Individuen

Für die Baumart Fichte entspricht dies einer Waldfläche von 191 318 760 ha ($\approx 1,9$ Millionen km²) mit durchschnittlich 400 Bäumen pro Hektar. Dieser Wert übertrifft die Gesamtwaldfläche der Schweiz um mehr als das 161fache (Bezug: 1 186 300 ha laut Schweizerisches Landesforstinventar 1982/86). Monokotyledonen weisen nur einen Bruchteil dieses Potentials zur Erzeugung genotypischer Vielfalt auf. Die Relation beträgt 162 000:1 zugunsten der Waldbäume.

2.3 Genetische Variation und Anpassung

Das oben genannte Beispiel demonstriert die Fähigkeit von Waldbaumpopulationen, eine ungewöhnlich grosse Anzahl genotypisch verschiedener Individuen auf dem Wege der Rekombination parental Erbanlagen erzeugen zu können. Diese Fähigkeit bestimmt darüber, ob Baumpopulationen über Generationen hinweg in der Lage sind, sich an variierende Umweltbedingungen anzupassen.

Anpassung einer Population ist ein Prozess der Veränderung ihrer genetischen Strukturen, mit dessen Hilfe sich Populationen auf variierende Umweltbedingungen einstellen können. *Angepasstheit* einer Population beschreibt einen Zustand, der es dieser Population ermöglicht, unter den gegebenen Umweltbedingungen zu überleben und zu reproduzieren. Dieser Zustand wird bei Änderungen der Umweltbedingungen nicht notwendigerweise erhalten. *Anpassungsfähigkeit* einer Population charakterisiert ihr Potential, sich durch Änderung ihrer genetischen Strukturen an variable Umweltbedingungen immer wieder anzupassen und dadurch auf Dauer zu überleben.

Die Fähigkeit von Populationen, genetische Variation präsent zu haben und in der nachfolgenden Generation erzeugen zu können (genetische Variabilität) ist die Voraussetzung für genetische Reaktionen auf Umweltänderungen. Genetische Variabilität determiniert die Anpassungsfähigkeit und ist die Basis für das Überleben unter komplexen Umweltbedingungen. Die seitens der Umwelt erzwungene Anpassung einer Population ist zwangsläufig mit dem Ausscheiden nichtangepasster Individuen (Träger nichtangepasster Genotypen) verbunden. Die Überlebensfähigkeit dieser Population wird jedoch nicht beeinträchtigt, solange noch eine zur Erhaltung der genetischen Variabilität ausreichend grosse Anzahl von Genotypen übrigbleibt und reproduziert.

Diese Gesetzmässigkeiten werden bedeutsamer in einer Zeit, in der eine industriell geprägte Gesellschaft eine immer rascher zunehmende Veränderung der Umweltbedingungen bewirkt. In der Vergangenheit hat die genetische Variabilität von Baumpopulationen flexible Reaktionen auf Umweltänderungen bewirkt und das Überleben bis zur Gegenwart ermöglicht. Es ist nicht auszuschliessen, dass ein Teil der gegenwärtigen Waldschäden in Europa die Folge einer Situation ist, in der sich Umweltveränderungen so schnell vollzogen haben, dass eine theoretisch mögliche natürliche Anpassung nicht mehr erfolgen konnte. In vielen Fällen könnte die genetische Variabilität von Anfang an bereits zu stark eingeschränkt gewesen sein.

Anpassungsfähigkeit ist ein ökologisch-genetischer Stabilitätsparameter, weil sie den langfristigen Fortbestand der Populationen einer Art ermöglicht. Die Bewahrung der Anpassungsfähigkeit der einzelnen Elemente eines Waldökosystems ist eine grundlegende Voraussetzung zur Erhaltung der Stabilität dieses Systems.

3. Experimentelle Untersuchungen

3.1 Auswirkungen von Umweltstress in Waldschadensgebieten

In Europa wurden genetische Konsequenzen von Umweltstress vorwiegend in Beständen von Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.), Buche (*Fagus sylvatica* L.), Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Weisstanne (*Abies alba* Mill.) untersucht (siehe zum Beispiel Scholz *et al.* 1989, Hattemer und Müller-Starck 1989). Die Experimente erstrecken sich auf Sämlingspopulationen unter Laborbedingungen (Begasung, Hydrokultur), Jungpflanzen unter Freiland-Stressbedingungen sowie tolerante und sensitive Kollektive in Altbeständen.

In der überwiegenden Mehrzahl der Untersuchungen änderten sich unter dem Einfluss von Umweltstress die genetischen Strukturen von Populationen, das heisst, die Häufigkeitsverteilungen von Genen oder Genotypen (paarweise Anordnung der Gene im Individuum). Änderungen betreffen den Heterozygotiegrad (siehe unter 2.2), die genetische Vielfalt (Anzahl der in einer Population vorhandenen Gene oder Genotypen) sowie die genetische Diversität (mit der Häufigkeit gewogene Anzahl von Genen oder Genotypen). In vielen Fällen treten gerichtete Änderungen der genetischen Strukturen auf, die eine Folge von Viabilitätsauslese sind (Definitionen siehe Hattemer 1994).

In den Tabellen 2a und 2b sind Ergebnisse genetischer Erhebungen in Waldbeständen zusammengestellt. Die Untersuchungen im Jungwuchs der Kiefer und der Buche (siehe Tabelle 2a) unterscheiden sich von allen anderen, weil hier ein genetischer Vergleich zwischen zwei Stadien durchgeführt wurde, der sich auf dasselbe Ausgangsmaterial bezieht.

Tabelle 2a. Zusammenstellung der Auswirkungen von Freilandstress (Zn-Immissionen und/oder Bodenversauerung) auf genetische Parameter in Kollektiven von Jungpflanzen. Enzymkodierende Genloci sind mit Grossbuchstaben bezeichnet (GDH = Glutamat-Dehydrogenase, GOT = Glutamat-Oxaloacetat-Transaminase, LAP = Leucin-Aminopeptidase, MDH = Malat-Dehydrogenase, PER = Peroxidase, SKDH = Shikimat-Dehydrogenase).

Experiment (Baumart)	Genetische Struktur	Beobachtete Heterozygotie	Genetische Vielfalt und Diversität	Allgemeine Tendenzen
Freilandstress (Zn): Samen u. 1j. Rest- pop. an 2 Standorten (Kiefer) ¹⁾	Stat. signifikante Änderungen in Genotyp- Häufigkeiten (GDH-A, MDH-A, SKDH-A)	Abnehmende Heterozygotie in der Restpop.: 24,2% vs. 17,6% (= 27%)	Reduktion beim «genotype poly- morphism index»: 39,9 vs. 32,1 % (= 20%)	Abnehmende gene- tische Reaktion mit zunehmender Entfernung vom Emittenten
Freilandstress; Vergleich von Sämlingen u. 2j. Überlebenden an 5 Standorten (Buche) ²⁾	Hochsignifikante Änderungen der Genotyp-Häufig- keiten (LAP-A, GOT-B, PER-B)	Geringe Zunahme der Heterozygotie unter den Überlebenden: 22,9% vs. 24,8% (= 8%)	Abnahme der Anzahl Allele pro Genlocus: 3,04 vs. 2,53 für 12 Loci (=17%)	Viabilitätsauslese LAP-A, MDH-C, PER-B; Zunahme von LAP-A ₄ unter den Überlebenden: 8,8% vs. 25,7% (= 192%)

¹⁾ Prus-Glowacki und Godzik (1991) ²⁾ Müller-Starck und Ziehe (1991)

Genetische Inventuren im Jungwuchs der Kiefer in der Umgebung einer Zinkhütte bei Poznań/Polen haben ergeben, dass die Heterozygotiegrade um so mehr abnehmen, je stärker die Populationen den Zinkemissionen ausgesetzt sind. Unter Umwelteinflüssen, die durch einen dominierenden Stressfaktor charakterisiert sind, scheinen bestimmte Homozygote («Spezialisten») einen Viabilitätsvorteil aufzuweisen.

In mehreren Buchenbeständen in Deutschland wurde eine Serie von Experimenten durchgeführt, die sich auf vielschichtigere Immissionsbelastungen beziehen. In Schutzvorrichtungen gegen Mäuse und Vögel wurden Stichproben von keimenden Bucheckern ausgebracht, deren genetische Zusammensetzung bekannt war. Nach zweijähriger Einwirkung von Säurestress im Oberboden wurde ein genetischer Vergleich zwischen dem Ausgangsmaterial und den überlebenden Jungpflanzen durchgeführt.

Unter diesen Versuchsbedingungen, das heisst, einer im Gegensatz zu den Experimenten in *Tabelle 2b* relativ kurzen Einwirkung von Umweltstress, konnte Viabilitätsauslese eindeutig nachgewiesen werden. Ein Ergebnis der genetischen Inventuren ist in *Abbildung 1* dargestellt (Viabilitätskoeffizienten und weitere Details siehe Müller-Starck 1993a).

In der Saatgutstichprobe Solling gibt es am Genlocus LAP-A vier Allele (Gene), welche die Bezeichnung A_1 , A_2 , A_3 und A_5 tragen. Die Häufigkeiten dieser Allele im Ausgangsmaterial («Samen») unterscheiden sich sehr deut-

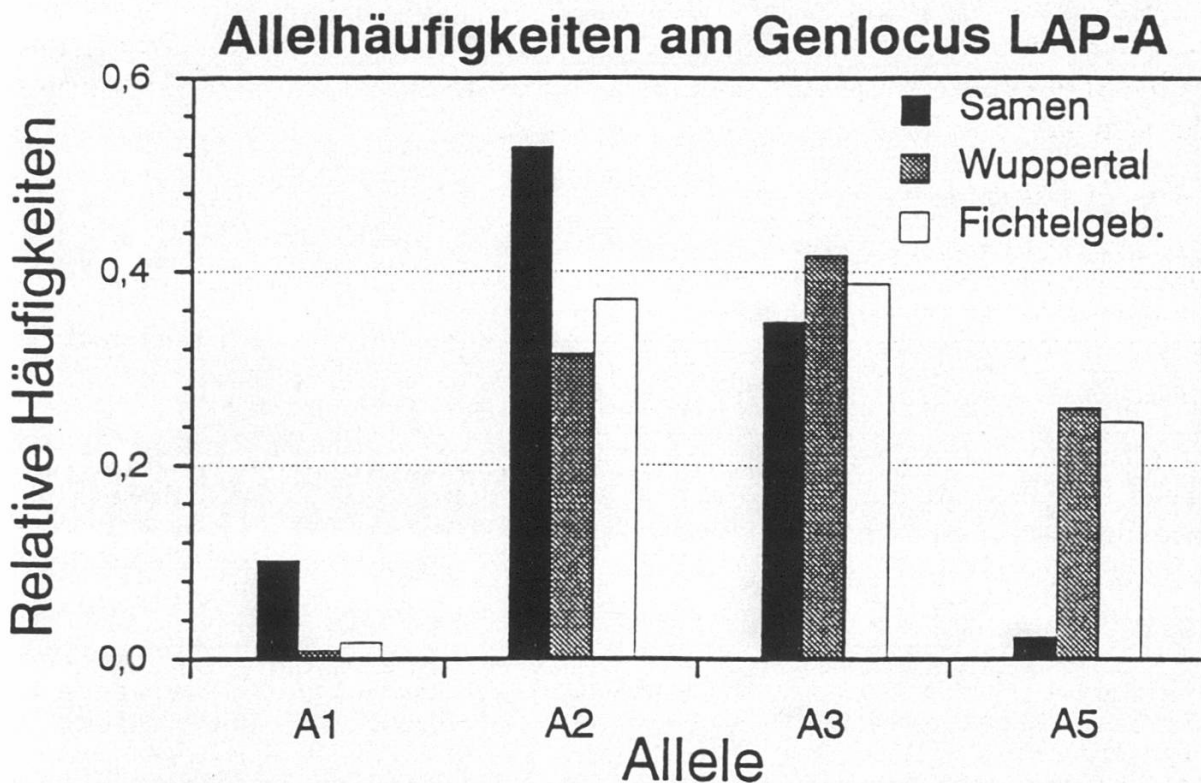


Abbildung 1. Allelhäufigkeiten am Genlocus LAP-A für die Probe Solling: Keimende Samen und Restpopulationen an zwei Versuchsstandorten nach zwei Vegetationsperioden (nach Müller-Starck 1993a). Allel A_5 ist identisch mit A_4 in *Tabelle 2a* (Erweiterung der Nomenklatur).

lich von denen in den Restpopulationen an zwei Versuchsstandorten («Wuppertal, Fichtelgebirge»). Auffallend ist die Abnahme der Häufigkeit von A_1 und A_2 unter Stresseinwirkung und die starke relative Anreicherung des Allels A_5 . Der Effekt dieses Allels (und/oder weiterer Gene derselben Kopplungsgruppe) ist so ausgeprägt, dass nahezu jeder homozygote oder heterozygote Träger dieses Allels bis zum Inventurzeitpunkt überlebt haben muss. Dieser Befund gilt auch für andere Versuchsstandorte.

Tabelle 2b. Zusammenstellung der Auswirkungen von Langzeitbelastungen im Freiland auf genetische Parameter in toleranten und sensitiven Kollektiven von Waldbeständen (AAP=Alanin-Aminopeptidase, ACO=Aconitase, AMY=Amylase, APH=Saure Phosphatase, GDH=Glutamat-Dehydrogenase, GRD=Glutathion-Reduktase, IDH=Isocitrat-Dehydrogenase, NADH=NADH-Dehydrogenase, PEPCA=Phosphoenolpyruvat-Carboxylase, 6PGDH=6-Phosphogluconat-Dehydrogenase, PGI=Phosphoglucose-Isomerase, PGM=Phosphoglucomutase, SKDH=Shikimat-Dehydrogenase; weitere Erläuterungen siehe *Tabelle 2a*).

<i>Experiment (Baumart)</i>	<i>Genetische Struktur</i>	<i>Beobachtete Heterozygotie</i>	<i>Genetische Vielfalt und Diversität</i>	<i>Allgemeine Tendenzen</i>
4 Altbestände mit toleranten und sensitiven Kollektiven (Fichte) ¹⁾	Stat. signifikante Abweichungen zw. Kollektiven (GOT-B, GRD-A, (PEPCA-A))	Überschuss in toleranten Kollektiven (31,3% vs. 27,3%) (=15%)	Verlust einzelner seltener Allele	Viabilitätsvorteil für GOT-B ₂ B ₃ , GRD-A ₂ A ₃ , PEPCA-A ₁ A ₂
24 Dauerbeob.-flächen (50 x 50m) mit toleranten und sensitiven Kollektiven (Fichte) ²⁾	Stat. signifikante Abweichungen zw. Kollektiven (NADH-A, GOT-C, 6PGDH-C, PGI-A)	Keine signifikant. Abweichungen zw. Kollektiven	Keine signifikant. Abweichungen zw. Kollektiven	Geringere Nadelverluste für SKDH-A ₂ A ₃ , -A ₃ A ₆ , höhere N.-verluste für SKDH-A ₃ A ₅ , IDH-A ₁ A ₂ , A ₂ A ₃
27 Dauerbeob.-flächen (50 x 50 m) mit toleranten und sensitiven Kollektiven; Naturverjüngung in 6 der Bestände (Weisstanne) ³⁾	Im Datenpool stat. signifikante Abweichungen zw. Kollektiven (AAP-A, GOT-C, IDH-A, IDH-B, MDH-B, 6PGDH-A)	Keine signifikant. Abweichungen zw. Kollektiven	Keine signifikant. Abweichungen zw. Kollektiven; relativ grosse Diversität in der Naturverjüngung	Selektion gegen Träger des Allels GOT-C ₃
1 Altbestand (Fluoride, SO ₂) mit tolerantem und sensitivem Kollektiv sowie Saatgut (Kiefer) ⁴⁾	Hochsignifikante Abweichungen zw. Kollektiven und zw. Saatgut und Kollektiven (APH-A; GOT-A, -B)	Keine signifikant. Abweichungen zw. Kollektiven; Abnahme im Saatgut	Keine signifikant. Abweichungen zw. Kollektiven; Abnahme im Saatgut	Zunahme von APH-B ₅ im tolerant Kollektiv und B ₅ B ₅ im Saatgut; schwache Selektion gegen APH-B ₆
1 Feldversuch (Familienmaterial) mit tolerantem und sensitivem Kollektiv (Kiefer) ⁵⁾	Stat. signifikante Abweichungen zw. Kollektiven (GDH-A, GOT-B)	Überschuss im toleranten Kollektiv: 41% vs. 31% (=32%)	Überschuss im toleranten Kollektiv (HGMD = hypothetische gametische Multi-locus-Diversität) 52,5 vs. 21,7 (= 142%)	Grössere genetische Variation im toleranten Kollektiv

1 Altbestand mit tolerantem und sensitivem Kollektiv (Buche) ⁶⁾	Stat. signifikante Abweichungen zw. Kollektiven (AMY, LAP, MDH, 6PGDH)	Überschuss im tolerantan Kollektiv (15,7 % vs. 10,9 %) (=44 %)	161% Überschuss im tolerantan Kollektiv (hyp.-gam. Multilocus-Diversität)	Grössere genetische Variation im tolerantan Kollektiv
6 Altbestände mit tolerantan und sensitiven Kollektiven (Buche) ⁷⁾	Stat. signifikante Abweichungen zw. Kollektiven (ACO-A, ACO-B, GOT-B, MDH-B, MDH-C, 6PGDH-A, PGM-A, SKDH-A)	Überschuss in tolerantan Kollektiven (27,7 % vs. 22,5 %) (=23 %)	90% Überschuss in tolerantan Kollektiven (hyp.-gam. Multilocus-Diversität); 5,1 % der Gene vom Verlust bedroht	Grössere genetische Variation im tolerantan Kollektiv; Trend z. Majorpolymorphismus; komplexe genet. Reaktion

¹⁾ Bergmann und Scholz (1989)

²⁾ Löchelt und Franke (1993)

³⁾ Konnert (1992)

⁴⁾ Mejnartowicz (1983, 1986)

⁵⁾ Geburek et al. (1987)

⁶⁾ Hertel und Zander (1991)

⁷⁾ Müller-Starck (1989, 1993a)

Im Fall der Untersuchung genetischer Konsequenzen von Langzeitbelastungen (siehe *Tabelle 2b*) beziehen sich die Ergebnisse auf den genetischen Vergleich zwischen tolerantan und sensitiven Kollektiven. Die Auswahl der Bäume dieser Kollektive erfolgte nach den üblichen Kriterien der Waldschadensinventuren. Im Gegensatz zu den Experimenten in *Tabelle 2a* ist die genetische Zusammensetzung vor Beginn der Stresseinwirkung nicht bekannt.

Die Ergebnisse in *Tabelle 2b* weisen unterschiedliche Tendenzen auf. Allen gemeinsam ist jedoch der Befund, dass sich tolerante und sensitive Kollektive hinsichtlich ihrer genetischen Strukturen statistisch signifikant voneinander unterscheiden. Die Untersuchungen in Fichten-, Weisstannen- und Kiefernbeständen zeigen gewisse Viabilitätsvorteile oder auch selektive Benachteiligungen für die Träger bestimmter Allele oder Genotypen. In Buchenbeständen scheinen die Selektionsverhältnisse sehr komplex zu sein, weil die genetische Reaktion auf Langzeitbelastungen nicht konkret an einzelnen Genloci nachweisbar ist, sondern, in abgeschwächter Form, die Mehrzahl aller untersuchten Genloci betrifft.

Die meisten Befunde über die Wirkungen von Langzeitstress auf die Heterozygotiegrade beweisen, dass hohe Heterozygotie mit einem Viabilitätsvorteil verbunden ist. Keine signifikanten Abweichungen zeigen die beiden Untersuchungen, die auf 24 bzw. 27 vergleichsweise sehr kleinen Beobachtungsflächen der Fichte und Weisstanne in Süddeutschland durchgeführt wurden (50x50 m). In einem polnischen Kiefernbestand, der starken Emissionen durch Fluoride und Schwefeldioxid ausgesetzt ist, zeigt sich beim Vergleich von Altbestand und Nachkommenschaft im Samenstadium eine Abnahme der Heterozygotiegrade. Dies bestätigt die im Kiefernjungwuchs nachgewiesenen Viabilitätsvorteile für Homozygote unter den Bedingungen einer starken Dominanz bestimmter Stressfaktoren (siehe *Tabelle 2a*).

Die Untersuchungen in Fichten- und Buchenbeständen lassen den Schluss zu, dass mit dem Absterben der sensitiven Kollektive bestimmte Allele verlorengehen können. Gleichzeitig ist jedoch zu beobachten, dass Träger von bisher relativ seltenen Allelen begünstigt werden, wodurch sich die Häufigkeitsverteilungen in Richtung auf einen Zustand der Gleichverteilung verschieben und sich die genetische Diversität teilweise deutlich erhöht. Dies beweisen Untersuchungen in einem Feldversuch mit Kiefernachkommen-schaften und in zwei Buchenbeständen übereinstimmend. Aus *Tabelle 2b* ist ersichtlich, dass die Multilocus-Diversität (Potential zur Bildung unterschiedlicher Multilocus-Gameten) der toleranten Kollektive die der sensitiven um 142 %, 161 % bzw. 90 % übersteigt.

3.2 Genetische Variation der Fichte im Gebirgswald

Im Unterschied zu den Umweltbedingungen in immissionsexponierten Lagen in Waldschadensgebieten handelt es sich im Gebirgswald weniger um neuartige Belastungen infolge von Schadstoffeinträgen. Die Umweltbedingungen in diesem Vegetationsbereich haben die Anpassungsfähigkeit der Waldbestände schon seit vielen Generationen bis zur Existenzgrenze herausgefordert.

Um Hinweise zu erhalten, wie sich Langzeitbelastungen im oberen Bereich der vertikalen Verbreitung der Baumarten auf die genetische Variation auswirken, wird zur Zeit eine genetische Inventur der Fichte im subalpinen und montanen Bereich der Schweiz durchgeführt. Diese Inventur erfasst 20 autochthone Fichtenbestände. Jeder Bestand wird repräsentiert durch 100 Bäume, die entlang eines Gitternetzes auf einer Fläche von 10 ha ausgewählt wurden. Für jeden Baum wird sein Genotyp an 18 enzymkodierenden Genloci ermittelt (Müller-Starck 1994).

Bisher liegen die Ergebnisse für 13 Bestände vor (Lage und Bezeichnung dieser Bestände siehe *Abbildung 2*). Von diesen Beständen liegen 12 im Zentralbereich der Alpen (1300 m bis zur Waldgrenze) und ein Bestand im Waadtländer Jura (1200 m). Die Ergebnisse sind in *Tabelle 3* zusammengefasst und den Resultaten anderer Inventuren gegenübergestellt. Die Einzelergebnisse für alle 20 Bestände werden später mitgeteilt (Müller-Starck, in Vorbereitung).

Die in *Tabelle 3* aufgeführten Studien beziehen sich auf angrenzende Regionen in Deutschland und Italien. Eine Untersuchung über die genetische Variation der Fichte im Wallis (Stutz 1990) ist darin nicht enthalten, weil sie mit den anderen Ergebnissen nicht direkt vergleichbar ist (Auswahl von sechs Genloci, die überdurchschnittlich polymorph sind).

Im Vergleich mit den anderen Untersuchungen in *Tabelle 3* fällt auf, dass die genetische Variation der Fichte in den höheren Lagen der Schweiz keine

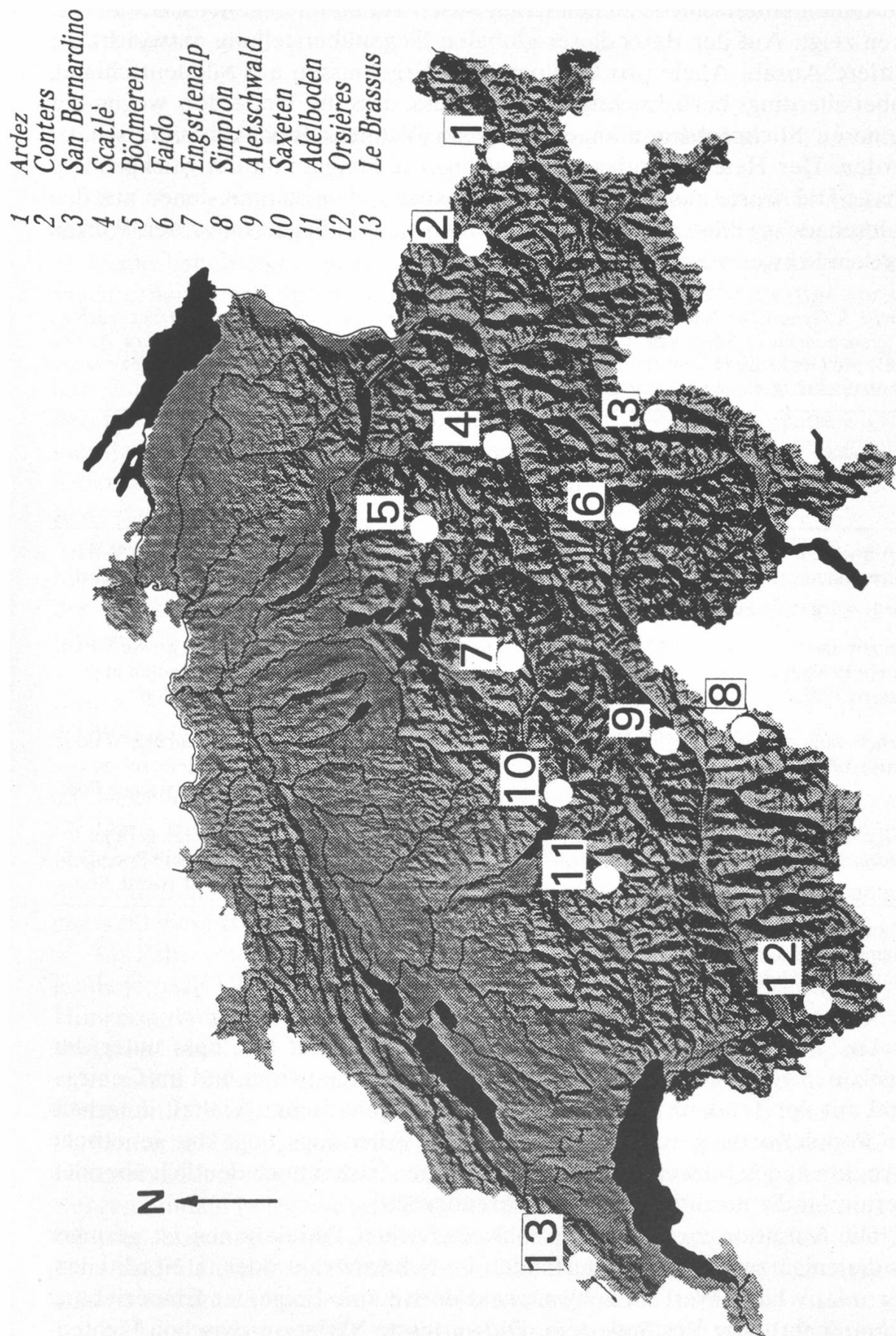


Abbildung 2. Lage der Versuchsbestände der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.).

markanten Unterschiede zu den Ergebnissen der anderen genetischen Inventuren zeigt. Auf der Basis dieser globalen Gegenüberstellung entspricht die mittlere Anzahl Allele pro Genlocus den Ergebnissen aus Süddeutschland, wobei allerdings berücksichtigt werden muss, dass die Werte dort wegen der kleineren Stichprobenumfänge mit hoher Wahrscheinlichkeit unterschätzt werden. Der Heterozygotiegrad ist weniger abhängig von der Stichprobengrösse. Die Werte aus der Schweiz sind nahezu identisch mit denen aus den Waldschadensgebieten in Baden-Württemberg und liegen unter den Werten aus dem Schwarzwald.

Tabelle 3. Genetische Variation der Fichte in den höheren Lagen der Schweiz im Vergleich zu Untersuchungen in Süddeutschland und Norditalien. (Pop.=Population; A_L =mittlere Anzahl Allele pro Genlocus; H =mittlerer Heterozygotiegrad (beobachtet); δ =Differenzierung zwischen Populationen; Müller-Starck 1994, modifiziert)

Referenz	Anzahl Pop.	Indiv. pro Pop.	Anzahl Loci	A_L	H (%)	δ (%)	Region Anmerkungen
Gegenwärtige Untersuchung	13	100 #	18	2,5	22,6	4,5	Schweiz; rel. grosse Variat. innerhalb autochthoner Pop.
Konnert und Franke 1990a,b Konnert 1991	40	12–45 #	9 (8)	2,6	25,2	5,5	Schwarzwald; grosse Variat. zwischen Anbauten und autochthonen Pop.
Löchelt und Franke 1993	24	31–90 #	14	2,4	22,2	3,2	Bad.-Württemberg; Waldschadensgebiete; rel. geringe Variat. zwischen Pop.
Morgante und Vendramin (1991)	19	18–40 # (150 ⁺)	19	1,8	16,2*	5,0	Norditalien; rel. geringe Variat. innerhalb Pop.; Differenz. in östl. /westl. Pop.

Bäume (Knospen)

+ Samenstichproben (Endosperm)

* Erwarteter Heterozygotiegrad

Die Vergleiche mit Süddeutschland deuten darauf hin, dass unter den gegebenen Bedingungen in immissionsbelasteten Gebieten und im Gebirgswald mit der Tendenz einer etwas geringeren genetischen Vielfalt innerhalb der Populationen gerechnet werden muss. Allerdings liegt die genetische Variation in den schweizerischen Populationen immer noch deutlich über den Werten für die norditalienischen Fichtenbestände.

Die Variation zwischen den schweizerischen Populationen ist geringer als diejenige zwischen den Beständen im Schwarzwald oder in Norditalien. Der relativ hohe Wert im Schwarzwald dürfte eine Folge der Einbeziehung nichtautochthoner Bestände sein. Die geringste Variation zwischen Fichten-

beständen zeigen die Dauerbeobachtungsflächen für Waldschäden in Baden-Württemberg.

4. Genetische Konsequenzen von Umweltstress

Die oben genannten Untersuchungen vermitteln eine Vielzahl von Informationen über genetische Konsequenzen von Umweltstress. Es gibt aber noch zu wenig Erhebungen dieser Art, um Anspruch auf allgemein gültige Aussagen erheben zu können. Der bisherige Kenntnisstand rechtfertigt nur das Aufzeigen von Tendenzen.

Auffallendes Ergebnis der bisher veröffentlichten Vergleiche zwischen den genetischen Strukturen von toleranten und sensitiven Kollektiven ist deren statistisch signifikante Verschiedenartigkeit. Die nachfolgende Zusammenstellung soll verdeutlichen, auf welche Variationsparameter sich diese genetischen Unterschiede besonders auswirken und welche genetischen Prozesse dabei eine Rolle spielen.

Bemerkenswert sind auch die relativ gering erscheinenden Unterschiede hinsichtlich der Variationsparameter von Populationen im Marginalbereich der vertikalen Verbreitung im Vergleich zu verschiedenen Referenzpopulationen.

4.1 Wirkung von Umweltstress auf einzelne Variationsparameter

a) Heterozygotie

Die Untersuchungen in Altbeständen legen den Schluss nahe, dass ein hoher Heterozygotiegrad erst dann einen Viabilitätsvorteil verschafft, wenn die betreffenden Bäume komplexen Formen von Umweltstress ausgesetzt sind und diese Belastungen über einen langjährigen Zeitraum einwirken.

Im Falle von Kurzzeitbelastungen haben Träger höherer Heterozygotiegrade je nach Umweltsituation unterschiedliche Überlebenschancen. Es gibt Hinweise dafür, dass Homozygote an spezielle Belastungssituationen besser angepasst sind. Die Untersuchungen in einem polnischen Kiefernbestand zeigen, dass dies auch unter Langzeitbelastung gelten kann, wenn dabei ein Stressfaktor dominiert.

Unter der Umweltbelastung in den höheren Lagen zeigen Fichtenbestände Heterozygotiegrade, die den Vergleichswerten aus tieferen Lagen zugeordnet werden können (einschliesslich Waldschadensgebiete). Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Bestände im Gebirgswald durchschnittlich deutlich älter sind als die Vergleichsbestände. Da eine Begünstigung heterozygoter Bäume mit zunehmendem Alter sehr wahrscheinlich ist (Hinweis siehe zum Beispiel *Bergmann* und *Ruetz* 1991, *Müller-Starck* 1993a) müssten die unter-

suchten Fichtenbestände in der Schweiz höhere Heterozygotiegrade erwarten lassen. Unter dieser Annahme deuten die bisherigen Ergebnisse darauf hin, dass die Umweltverhältnisse im Gebirgswald hohe Heterozygotiegrade nicht explizit begünstigen.

b) Genetische Vielfalt und Diversität

Die mit dem Absterben von Populationsteilen einhergehende Reduktion der Individuenzahl kann mit markanten Genverlusten verbunden sein. Dies gilt primär für die Stresseinwirkung im Jungwuchs, an welchem in einer Versuchsserie mit Buchen Genverluste von durchschnittlich 17% beobachtet wurden (siehe *Tabelle 2a*).

Beim Vergleich der toleranten und sensitiven Kollektive lässt sich nachweisen, dass ein Teil der relativ seltenen Gene nur unter den vom Absterben bedrohten Bäumen auftritt. Dieser Teil des Genbestandes beträgt bei den Untersuchungen in Altbeständen der Buche durchschnittlich 5% (siehe *Tabelle 2b*). Diese Gene sind vom Verlust bedroht, falls sie in anderen Populationsteilen nicht mehr enthalten sind.

Ein bedeutsames Phänomen ist die in vielen Untersuchungen in Altbeständen beobachtete höhere genetische Diversität in den toleranten Kollektiven im Vergleich zu den Werten der vom Absterben bedrohten sensitiven Bäume. Unter den Bedingungen der Langzeitbelastung scheint hohe Diversität als Folge von spezifischen Häufigkeitsverteilungen ein wichtiges Kriterium für die Erhaltung der Viabilität von Populationen zu sein.

Die genetischen Inventuren in den höher gelegenen Fichtenbeständen der Schweiz gestatten wegen fehlenden vergleichbaren Informationen über tolerante und sensitive Populationsteile nur globale Rückschlüsse. Die Überlebensfähigkeit der dort untersuchten Bestände ist zur Zeit nicht in Frage gestellt. Unter diesen Bedingungen lassen Umweltbelastungen eine weniger diversifizierende Wirkung erwarten als dies in den untersuchten Waldschadensgebieten der Fall ist.

4.2 Genetische Selektion

Gerichtete genetische Prozesse mit starken Änderungen der Genhäufigkeiten treten unter relativ homogenen Stressbedingungen wesentlich deutlicher in Erscheinung als unter komplexer Belastung. Die genetischen Inventuren im Stadium intensiver Reduzierung der Populationsdichten haben den Nachweis klassischer Viabilitätsselektion erbracht. Dies gilt primär für eine Beobachtungsdauer, die nur einem Bruchteil der Lebensspanne entspricht (ein bis zwei Jahre) und in den meisten Fällen für vergleichsweise wenig komplexe Belastungen.

In den nachfolgenden Lebensabschnitten sind als Reaktion auf heterogene Stressbedingungen und deren komplexe Interaktionen entsprechend vielschichtige genetische Reaktionen zu erwarten, die sehr wahrscheinlich eine Vielzahl von Genloci betreffen. Diese Reaktionen werden in einem Teil der experimentellen Erhebungen in Altbeständen sichtbar, vor allem dann, wenn die Belastungssituation durch bestimmte Stressfaktoren geprägt wird.

Die Erwartung, dass Richtung und Intensität genetischer Selektion zwischen ontogenetischen Stadien und den damit verbundenen Stressbelastungen variieren, wird durch den Vergleich der Ergebnisse einer Untersuchung im Jungwuchs und in Altbeständen der Buche (Müller-Starck und Ziehe 1991) bestätigt:

In Aussaatversuchen im Freiland steigt nach zweijähriger Stresseinwirkung an mehreren Versuchsstandorten die Häufigkeit des Allels A_4 am Genlocus LAP-A in fünf Saatgutstichproben von durchschnittlich 8,8% auf 25,7% (siehe *Tabelle 2a*). Dieser Anstieg auf nahezu das Dreifache des Ausgangswertes belegt eindrucksvoll die überlegene Viabilität der Träger dieses Allels. Dieser Vergleich bezieht sich auf einen gesamten Stichprobenumfang von annähernd 3000 Individuen.

Es ist jedoch sehr unwahrscheinlich, dass diese Überlegenheit der Träger von LAP- A_4 auch für die nachfolgenden Stadien gilt. Die Häufigkeit dieses Allels nimmt offensichtlich nicht mehr zu. In sechs Altbeständen der Buche (574 Bäume) liegt sie bei durchschnittlich 23,4% und ist für tolerante und sensitive Kollektive nahezu identisch (23,6% versus 23,2%).

5. Schlussfolgerungen

5.1 Genetische Variation und Umweltstress

Das zuletzt genannte Beispiel veranschaulicht die Bedeutung der genetischen Variation für die Anpassung gegenüber Umweltstress. Es gibt Umweltbedingungen und Stadien, in denen die Träger ganz bestimmter genetischer Merkmale relativ zu anderen begünstigt werden. Diese Merkmale verleihen einen Viabilitätsvorteil, jedoch darf diese Überlegenheit nicht verallgemeinert werden, weil sie sich nur auf Teilaspekte der gesamten Umweltsituation bezieht:

Wegen der hohen räumlichen Komplexität forstlicher Umweltverhältnisse und der langen Generationsintervalle der Waldbäume ist es sehr wahrscheinlich, dass Richtung und Intensität genetischer Selektion generell starken Schwankungen unterliegen. Zusätzlich sorgt die Abfolge ontogenetischer Stadien und die damit verbundene Änderung der Umweltbedingungen (zum Beispiel Altersstadien von der Keimung bis zum Dickungsalter) für spezifische Belastungen.

Unter solchen Bedingungen wird das Überleben von Populationen nicht in erster Linie durch die Präsenz von Bäumen gewährleistet, die sich als Träger bestimmter Merkmale in einzelnen Lebensabschnitten als angepasst erwiesen haben. Um auf Dauer überleben zu können, müssen Populationen eine hohe genotypische Variation aufweisen und zugleich eine möglichst grosse Variabilität, das heisst ein hohes Potential zur Erzeugung genetischer Variation in den nachfolgenden Generationen. Nur auf diesem Wege ist es einer Population möglich, durch die Bereitstellung einer genügend grossen Zahl angepasster Individuen flexibel auf Änderungen der Stressbedingungen zu reagieren.

Die genetischen Erhebungen in Waldschadensgebieten stützen die Auffassung, dass genetische Variabilität als Voraussetzung für die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit und damit auch der Viabilität von Waldbeständen betrachtet werden kann: Die bisherigen experimentellen Befunde lassen sich mehrheitlich so interpretieren, dass die genetisch variableren Individuen und Kollektive unter Langzeitstress einen Viabilitätsvorteil aufweisen.

5.2 Massnahmen zur Erhaltung der Toleranz gegenüber Umweltstress

a) Genetische Nachhaltigkeit

Die Erhaltung der genetischen Variabilität in Waldbeständen und die damit verbundene Bewahrung der Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten innerhalb komplexer forstlicher Ökosysteme dient der ökologischen Stabilität dieser Systeme. Sie ist eine Verpflichtung für eine nachhaltig betriebene Forstwirtschaft, zumal Immissionen und globale Klimaänderungen die Umweltheterogenität und damit auch die Stresseinwirkungen für Waldbestände sehr wahrscheinlich noch weiter erhöhen werden.

Aus genetischer Sicht sollte das bisher praktizierte Konzept der forstlichen Nachhaltigkeit erweitert werden, weil es genetische Ressourcen nicht berücksichtigt (vergleiche Müller-Starck 1993a): Als genetisch nachhaltig kann eine Forstwirtschaft nur dann gelten, wenn die Bewirtschaftung und Wiederbegründung von Waldbeständen unter Wahrung des Anpassungspotentials vorgenommen wird, wenn genetische Ressourcen geschützt werden und im Falle genetischer Destabilisierung Massnahmen zur Erhöhung der genetischen Diversität ergriffen werden.

Um genetische Destabilisierung (Einschränkung der Anpassungsfähigkeit) zu vermeiden, könnte bei der künstlichen Bestandesbegründung überdurchschnittlich variables Vermehrungsgut bevorzugt werden oder im Falle der Naturverjüngung genetisch stark differenziertes Material durch Überpflanzung ergänzt werden. Zur Realisierung der Idee einer Anreicherung von genetischer Variabilität gehört auch die Erhöhung der Populationsdichte bei der künstlichen Bestandesbegründung (engere Pflanzabstände).

Verschiedene genetische Inventuren haben gezeigt, dass forstwirtschaftliche Massnahmen genetische Strukturen verändern können (Übersicht siehe *Leburek und Thurner 1993*) und somit auch die Anpassungsfähigkeit der Waldbestände an Umweltstress beeinflussen. Es reicht nicht aus, genetische Variation als Sicherheitsreserve auf dem Wege der Konservierung von Vermehrungsgut zu archivieren. Unter heterogenen Stressbedingungen sollte genetische Variabilität in Waldbeständen präsent sein und dort auch unter den Bedingungen der forstlichen Bewirtschaftung erhalten werden.

Populationen statt Individuen

Das oben beschriebene Beispiel der Selektion am Genlocus LAP-A zeigt, dass Umweltstress bestimmte Genotypen im Jungwuchsstadium begünstigen kann, aber nicht mehr in den nachfolgenden Stadien. Falls diese Form der selektiven Begünstigung auf dem Wege der Vermehrung (Verklonung) der betreffenden Genotypen züchterisch genutzt würde, so könnte diese Massnahme mit grosser Wahrscheinlichkeit keine Verbesserung der Viabilität von Waldbeständen bewirken.

Dies dürfte kein Einzelfall sein, weil in den meisten Fällen die überlegene Viabilität einzelner Genotypen (Klone) nur während eines kleinen Abschnitts des Bewirtschaftungszeitraumes ermittelt werden kann. Komplexe Langzeit-Stressbedingungen können aber durch Kurzzeitbeobachtung nicht repräsentativ erfasst werden. Dies ist sicher einer der Gründe, weshalb «Labor-sistenz» und «Feldresistenz» in vielen Fällen keine Übereinstimmung zeigen (*Tzschacksch 1987*).

Die mit den Methoden der klassischen Resistenzzüchtung (Auswahl und Massenvermehrung «resistenter» Klone) verbundene Einschränkung der genetischen Variabilität einer Population ist mit den unter 5.1 genannten Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit von Populationen an Umweltstress nicht in Einklang zu bringen.

Einer Abfolge nicht voraussagbarer Belastungssituationen kann durch Auswahl einzelner Genotypen nicht begegnet werden. Heterogene Umweltsituationen erfordern genetisch heterogene Populationen. Massnahmen der Forstpflanzenzüchtung erscheinen langfristig chancenlos, wenn sie sich bei der Auswahl von Vermehrungsgut auf einzelne «resistente» Genotypen stützen und nicht auf Populationen, die nach genetischen Kriterien ausgewählt bzw. zusammengestellt wurden.

Schutz genetischer Ressourcen

Die Verpflichtung, genetische Ressourcen von Waldbäumen zu erhalten, seit den Ministerkonferenzen zum Schutz der Wälder in Strasbourg (1990) und Helsinki (1993) sowie der Konferenz über Umwelt und Entwicklung in Rio (1992) auch zu einer politischen Forderung erhoben worden.

Ressourcenschutz im Wald ist gleichbedeutend mit der Erhaltung genetischer Variabilität in Beständen und der Bewahrung lokaler und regionaler Besonderheiten in Form autochthoner Populationen, die sich bis zur Gegenwart als gut angepasst erwiesen haben und dies aufgrund ihrer genetischen Zusammensetzung auch in Zukunft am ehesten erwarten lassen.

Erhaltungsmassnahmen *in situ* sollten stets Vorrang vor einer Konservierung von Vermehrungsgut haben, weil letzteres eine Festschreibung der genetischen Variation auf den Istzustand bewirkt und Anpassungsvorgänge unterbrochen werden. In der Schweiz entstand bereits sehr früh ein Konzept zur Realisierung von Schutzmassnahmen mit Hilfe der Einrichtung von Genreservaten (Anonymus 1988).

Auf der Basis dieses Konzeptes gibt es ein vom Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft unterstütztes gemeinsames Projekt der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich (Professur für Waldbau) und der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf (Gruppe Forstgenetik). Ziel des Projektes «Ausscheidung von forstlichen Genreservaten in der Schweiz» ist die Nutzung der Ergebnisse genetischer Erhebungen als Kriterien bei der Auswahl geeigneter Reservatsflächen (Bonfils 1994, Bonfils und Müller-Starck 1993, Müller-Starck 1993b).

Im Vergleich zu vielen Waldschadensgebieten in den höher gelegenen Regionen Ostdeutschlands, Polens oder Tschechiens sind die Schadstoffeinträge und der davon ausgehende Umweltstress in der Schweiz weniger stark ausgeprägt. Ein flächenweises Absterben von Waldbeständen ist in der Schweiz eher unwahrscheinlich. Unter diesen Bedingungen ist Ressourcenschutz *in situ* eine Massnahme ohne Alternative. Unabhängig davon gilt die Forderung nach konsequenter Bewahrung genetischer Variabilität in Waldbeständen einschliesslich Wirtschaftswald.

Résumé

Importance de la variation génétique pour l'adaptabilité des arbres forestiers soumis au stress environnemental

La grande hétérogénéité des conditions écologiques régnant en forêt tout comme la large variation génétique naturelle existant à l'intérieur des peuplements forestiers créent des lois spécifiques dictant les processus d'adaptation des arbres face au stress environnemental. Afin de caractériser les réactions génétiques déclenchées par les effets du stress, il a fallu réunir et analyser les résultats d'inventaires génétiques réalisés en Suisse et Europe, tant dans des forêts de montagne que des forêts endommagées.

Le stress environnemental se répercute aussi bien sur les structures génétiques des peuplements forestiers que sur les diverses caractéristiques propres à la variabilité. Il a été prouvé que la capacité de survie des individus dépend de leur bagage génétique. Les résultats des expériences montrent que la variabilité génétique est à la clé du maintien de l'adaptabilité des peuplements forestiers face aux charges complexes qui pèsent sur l'environnement. Ce travail propose des mesures visant à maintenir l'adaptabilité des arbres soumis au stress environnemental. Il évoque aussi les risques existants. La sauvegarde de la variabilité génétique et la protection des ressources génétiques devraient appartenir à toute gestion forestière durable.

Traduction: *Monique Dousse*

Danksagung

Den Mitarbeitern in der Gruppe Forstgenetik danke ich für ihre vielfältige Unterstützung und ihr grosses Engagement bei der Materialbeschaffung und der Durchführung der elektrophoretischen Analysen (besonders Frau E. Escher und Herrn U. Büchler). Der Zusammenarbeit mit der Professur für Waldbau/ETH, der Arbeitsgemeinschaft Genreservate/KOK und der Eidgenöss. Forstdirektion verdanke ich viele wertvolle Anregungen. Die Inventuren in Fichtenbeständen wurden aus Mitteln des Walderhebungsprogrammes der Eidgenöss. Forstdirektion gefördert.

Literatur

- Anonymus* (1988): Ein schweizerisches Konzept für die Erhaltung der Erbsubstanz unserer Baumarten durch Schaffung von Genreservaten. Schweiz. Z. Forstwes. 139: 313–322.
- Anonymus* (1991): Sanasilva-Waldschadenbericht 1991. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf, 31 S.
- Anonymus* (1992): Bericht über den Zustand des Waldes. Schriftenreihe des Bundesministers für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Angewandte Wissenschaften.
- Bergmann, F., Scholz, F.* (1989): Selection effects of air pollution in Norway spruce (*Picea abies*) populations. pp. 143–160 in: *Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D.* (eds.). Genetic Aspects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Bergmann, F., Ruetz, W.* (1991): Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. For. Ecol. Management 46: 39–47.
- Bonfils, P.* (1994): Ausscheidung von Genreservaten in der Schweiz. Bündnerwald (im Druck).

- Bonfils, P., Müller-Starck, G. (1993): Forstliche Genreservate in der Schweiz. Ein Schritt zur Erhaltung der genetischen Vielfalt unserer Baumarten. Zürich/ Birmensdorf, ETH Zürich, WSL. Faltprospekt.
- Geburek, Th., Thurner, G. (1993): Verändert sich der Genpool von Waldbeständen durch forstwirtschaftliche Massnahmen? Centralbl. f. d. ges. Forstwesen 110: 49–62.
- Geburek, Th., Scholz, F., Knabe, W., Vornweg, A. (1987): Genetic studies by isozyme gene loci on tolerance and sensitivity in an air polluted *Pinus sylvestris* field trial. Silvae Genetica 36: 49–53.
- Hamrick, J. L., Godt, M. J. (1989): Allozyme diversity in plant species. In: Brown, H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L., Weir, B. S. (eds.), Plant Genetics, Breeding, and Genetic Resources, pp. 43–63, Sinauer Ass. Inc. Publ., Sunderland, Mass.
- Hattemer, H. H. (1994): Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume. Schweiz. Z. Forstwes. (diese Ausgabe).
- Hattemer, H. H., Müller-Starck, G. (1989): Das Waldsterben als Anpassungsprozess. Allg. Forst- u. Jagdztg. 160: 222–229 (1989).
- Hertel, H., Zander, M. (1991): Genetische Unterschiede zwischen gesunden und geschädigten Buchen eines belasteten Bestandes. S. 227–229 in: Berichte des Forschungszentrums Wald-ökosysteme, Reihe B, Bd. 22, Göttingen.
- Konnert, M. (1991): Die Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) im Schwarzwald: Genetische Variation und Korrelationen. Forstw. Cbl. 110: 84–94.
- Konnert, M. (1992): Genetische Untersuchungen in geschädigten Weisstannenbeständen (*Abies alba* Mill.) Südwestdeutschlands. Mitt. der Forst. Versuchs- u. Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Heft 167, 119 S.
- Konnert, M., Franke, A. (1990a): Die Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) im Schwarzwald: Genetische Differenzierung von Beständen. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 162: 100–106.
- Konnert, M., Franke, A. (1990b): Nachkommenschaftsprüfung und Generhaltung von Fichtenbeständen im Schwarzwald. Verh. d. 6. Arbeitstagung des Forums Genetik – Wald – Forstwirtschaft, Göttingen 1989. PP. 165–177. In: Schriften aus der Forstl. Fak. d. Univ. Göttingen und der Nds. Forstl. Vers. Anst., J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Löchelt, S., Franke, A. (1993): Bestimmung der genetischen Konstitution von Waldbäumen mit unterschiedlich ausgeprägten Schadsymptomen auf baden-württembergischen Dauerbeobachtungsflächen zur Walderkrankung. Forschungsbericht KfK-PEF 108, Kernforschungszentrum Karlsruhe, 115 S.
- Mejnartowicz, L. (1983): Changes in genetic structures of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) population affected by industrial emission of fluoride and sulphur dioxide. Genetica Polonica 24: 41–50.
- Mejnartowicz, L. (1986): Genotypes of Scots pine trees differing in resistance to the action of fluoride and sulphur dioxide described on the basis of glutamic-oxalacetic-transaminase isoenzymes. Acta Universitatis Lodzianensis. Folia Physiologica, Cytologica et Genetica 1: 139–146.
- Mitton, J. (1983): Conifers. pp. 443–472 in: Tanksley, S. D., Ortol, T. J. (eds.). Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part B. Elsevier Science Publ. B.V., Amsterdam.
- Morgante, M., Vedramin, G. G. (1991): Genetic variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus leucodermis* Ant. In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.), Genetic Variation in European Populations of Forest Trees, pp. 205–227. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Müller-Starck, G. (1989): Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of *Fagus sylvatica* L. pp. 127–142 in: Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (eds.). Genetic Aspects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Müller-Starck, G. (1991): Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.), Genetic Variation in European Populations of Forest Trees, pp. 20–37, J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Müller-Starck, G. (1993a): Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Schriften Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. Nds. Forstl. Versuchsanstalt, Band 112, J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M., 163 S.

- Müller-Starck, G. (1993b): Forstgenetik in der Schweiz: Anpassungsfähigkeit der Waldbestände bewahren. *Wald Holz* 74: 30–33.
- Müller-Starck, G. (1994): Genetic variation under extreme environmental conditions. *Proceed. IUFRO Symp. on Population Genetics and Gene Conservation of Forest Trees*, Carcans, Frankreich, 1992 (im Druck).
- Müller-Starck, G., Gregorius, H.-R. (1986): Monitoring genetic variation in forest tree populations. In: *Proc. 18th IUFRO World Congress*, pp. 589–599, Div. 2, Vol. II., Ljubljana, Yugoslavia.
- Müller-Starck, G., Ziehe, M. (1991): Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., and *Q. petraea* Liebl. in Germany. In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.), *Genetic Variation in European Populations of Forest Trees*, pp. 125–140, J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Prus-Glowacki, W., Godzik, St. (1991): Changes induced by zinc smelter pollution in the genetic structures of pine (*Pinus sylvestris*) seedling populations. *Silvae Genetica* 40: 184–188.
- Scholz, F., Gregorius, H.-R., Rudin, D. (eds.) (1989): *Genetic Aspects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 201 S.
- Stutz, H.-P. (1990): Genetische Differenzierung und natürliche Selektionsfaktoren der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst. in einem zentralalpinen Gebiet der Schweiz. Dissertation Nr. 9101, Eidgenöss. Techn. Hochschule Zürich, 128 S.
- Tzschacksch, O. (1987): Zur Labor- und Feldresistenz der Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) gegenüber phytotoxischen Stoffen und Schlussfolgerungen für die Anbauwürdigkeit von Kiefernarten in den Immissionsschadgebieten des oberen Erzgebirges. *Beitr. Forstwirtschaft* 21: 97–102.