

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 161 (2010)

Heft: 6

Artikel: Genetische Variation in Altbeständen der Lärche und ihrer natürlichen Verjüngung im Alpenraum

Autor: Müller-Starck, Gerhard / Felber, François

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097772>

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: 05.04.2026

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

Genetische Variation in Altbeständen der Lärche und ihrer natürlichen Verjüngung im Alpenraum

Gerhard Müller-Starck Fachgebiet Forstgenetik, Technische Universität München (DE)*

François Felber

Laboratoire de botanique évolutive, Institut de biologie de l'Université de Neuchâtel (CH)

Genetic variation in adult stands of European larch and its natural regeneration in the Alpine habitat

Genetic inventories in 26 populations of European larch (*Larix europaea* DC.) in the mountainous and sub-alpine range of the Alps reveal little genetic variation of this species as compared to other conifers in these vegetation zones. Based on 13 polymorphic gene loci, adult stands and their natural regenerations are compared. Juvenile populations show a slightly higher genetic richness but lower heterozygosities (H_a : 12.0% vs. 13.1%). The study of fixation coefficients does not support the hypothesis of substantial consequences of inbreeding in order to explain the observed very low heterozygosities. Statistically significant deviations between the allelic structures of adult stands and their corresponding natural regenerations are evident as a consequence of quantitative differences. Finally, the extent to which each of the studied population is representative for the gene pool of the remaining samples is quantified and the necessity of measures against genetic erosion in the light of climate change is discussed. Prospects offered by an increase of genetic variability via additional artificial regeneration should not be excluded.

Keywords: genetic richness, diversity, differentiation, heterozygosity, fixation coefficients, adaptation, adult stands, natural regeneration, mountain forests, *Larix europaea* DC.

doi: 10.3188/szf.2010.0223

* Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, DE-85354 Freising, E-Mail mueller-starck@forst.tu-muenchen.de

Die heutige Verbreitung der Lärche (*Larix europaea* DC.) im Alpenraum entspricht in vielen Fällen nicht dem natürlichen Vorkommen. Offensichtlich hat eine Artenverschiebung zugunsten der Lärche stattgefunden, die nicht nur eine Folge der Weidewirtschaft und Benachteiligung der Arve (*Pinus cembra*) im hochmontanen und subalpinen Arven-Lärchen-Wald ist. Das Schweizerische Landesforstinventar geht davon aus, dass infolge von Kahlschlägen und Wiederbewaldung das Areal der Lärche in der Schweiz sich um das 5- bis 20-Fache ausgeweitet hat.¹ Ihr heutiges Vorkommen erstreckt sich vom Mittelland (überwiegend Pflanzungen) auf das Wallis, die Tessiner Gebirgstäler und das Bündnerland. Allerdings wachsen über 70% der Lärchen trotz breiter ökologischer Amplitude in Höhenlagen oberhalb von 1400 m ü. M. Wegen ihres grossen Lichtbedarfes ist – mit Ausnahme von Flächen, die durch Lawinen, Windwürfe oder Erdbeben gestört sind – langfristig mit Verdrängungsprozessen durch Schatten ertragende Baumarten zu rechnen.

In vergleichenden Untersuchungen von Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Lärche (*Larix euro-*

paea) und Latsche (*Pinus mugo*) zeigen Tanne und Lärche auffallend geringe genetische Variation (Müller-Starck et al 2000, Konnerth et al 2003). Dies betrifft die Anzahl der überhaupt beobachteten verschiedenen Varianten (Allele; genetische Vielfalt), die Häufigkeit, in der Unterschiede zwischen Allelen oder Genotypen an einzelnen Genorten beobachtet werden (genetische Diversität), und auch die Heterozygotenanteile. Im Falle der genetischen Diversität und der Heterozygotie weist die Lärche die insgesamt geringsten Werte auf. Allerdings beziehen sich diese Untersuchungen in Lärchenpopulationen zunächst nur auf drei Transekte in Deutschland und Österreich mit insgesamt sechs Altbeständen und zwei Naturverjüngungen. Diese Erhebungen und die hier vorgestellte Gesamtstudie wurden im Rahmen des EU-Projektes «Biodiversity in Alpine forest ecosystems: analysis, protection and management» (BAFE) durchgeführt. Dieses Projekt erstreckt sich über den gesamten Alpenbereich. Die Untersuchungen von Belletti et al (1997) in Lärchenaltbeständen

¹ www.lfi.ch/resultate/daten/trees/laerche1.php (26.3.2010).

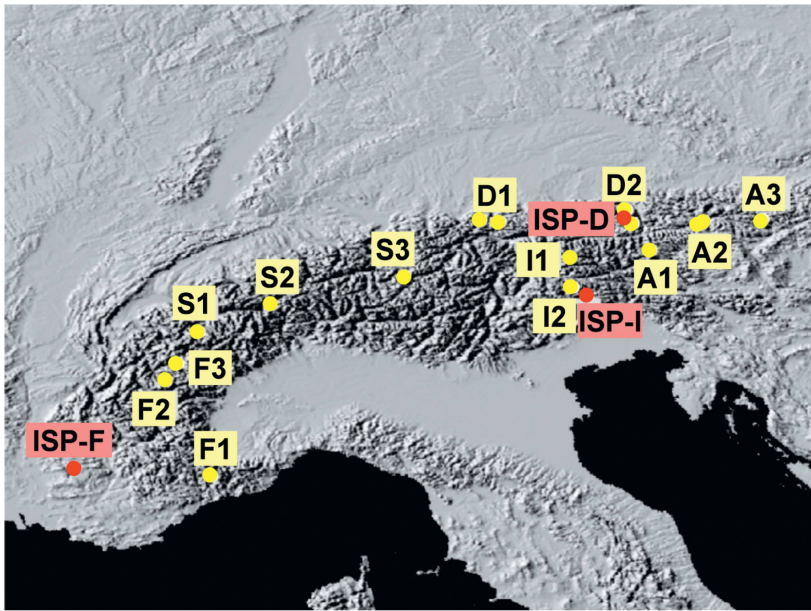


Abb 1 Lage der im EU-Projekt «BAFE» untersuchten Transekte in Frankreich (F), der Schweiz (S), Italien (I), Deutschland (D) und Österreich (A). ISP: Dauerbeobachtungsflächen (Intensively studied plots). Die Transekte D1 und D2 sind jeweils unterteilt.
Darstellung: F. Gugerli/BAFE

im südwestlichen Randbereich der Alpen (Piemont) bestätigen die geringen Werte für die genetische Vielfalt, sie weisen aber höhere Heterozygotenanteile aus. Auch im Saatgut aus vier alpinen und drei osteuropäischen natürlichen Vorkommen der Lärche (Maier 1992) zeigen die Herkunftsstichproben aus den Alpen eine deutlich geringere genetische Vielfalt (2.15 vs. 2.47 Allele pro Locus).

Ein auffallendes Merkmal der in Provenienzversuchen getesteten inneralpinen Stichproben ist deren unbefriedigende Höhenwuchsleistung und in den Ostalpenstichproben auch ihre Krebsanfälligkeit im Vergleich zu ausseralpinen Stichproben (Bürgi 1991). Ob diese Beobachtungen ursächlich mit der geringen genetischen Variation zusammenhängen, lässt sich derzeit nicht beweisen, weil kausale Zusammenhänge zwischen den zum Monitoring verwendeten Genmarkern und bestimmten Wuchsmerkmalen bisher nicht gesichert nachgewiesen werden konnten. Im Fall einer das gesamte Genom betreffenden Genverarmung ist sehr wahrscheinlich, dass dies auch das Potenzial zum Anpassen und Überleben signifikant reduziert. Die allgemeine Bedeutung der genetischen Variation für Anpassung und Überleben ist Gegenstand vieler Untersuchungen (z.B. Hattemer & Gregorius 1996). Es besteht Konsens, dass die Fähigkeit, genetische Variation zu erzeugen und zu erhalten (genetische Variabilität), eine entscheidende Voraussetzung für flexible Reaktionen von Waldbaumpopulationen auf Änderungen der Umweltverhältnisse ist.

Ziel des genetischen Monitorings in Lärchenbeständen ist die Überprüfung der in den Voruntersuchungen angedeuteten genetischen Verarmung in Kombination mit einer Studie über die Naturverjün-

gungen der Lärche im genetischen Vergleich und zum jeweiligen Altbestand. Dabei geht es vor allem um die Frage, ob die in den Altbeständen repräsentierte genetische Variation erfolgreich auf die Naturverjüngung übertragen und möglicherweise durch Einwirkung externer Pollen angereichert wird oder ob die im Altbestand bereits relativ geringe genetische Variation im Jungwald noch weiter zurückgeht.

Material und Methoden

Für die Untersuchung der Lärchenbestände wurden im Gesamtprojekt Transekte festgelegt (Abbildung 1). Diese erstrecken sich im Regelfall über eine Höhendifferenz von 1000 m und umfassen drei Höhenstufen, wobei die oberste Stufe im subalpinen Bereich liegt (1700–1900 m ü. M, im Folgenden mit «U» bezeichnet) und die zwei darunter liegenden Stufen («M»: mittlere Stufe, «L»: unterste Stufe) jeweils eine Höhendifferenz von 450–500 m beinhalten.

Für die vorliegende Untersuchung wurden aus den 30 im Gesamtprojekt erfassten Lärchenaltbeständen diejenigen ausgewählt, die eine weit überdurchschnittliche und insgesamt erfolgreich einzustufende Naturverjüngung zeigten. Die Verjüngungen stammen dabei mit grosser Wahrscheinlichkeit aus mehreren Reproduktionsperioden und weisen in den meisten Fällen eine Altersspanne von zirka 5–15 Jahren auf. Insgesamt liegen der Untersuchung 26 Populationsstichproben, 13 Altbestände und 13 Naturverjüngungen zugrunde. Sie liegen (von Südwest Richtung Ostalpen) in folgenden Flächen: F3L, S1M, S1U, S2U, S3L, S3M, S3U, D1b (räumlich assoziiert mit D1), D2M, D2U, A2L, A2M, A2U.

In den Populationsstichproben wurde das Versuchsmaterial, Knospen in Winterruhe, entnommen. Beprobt wurden im Regelfall 100 Individuen pro Populationsstichprobe (Gitternetzstichprobe mit Mindestabstand der Linien von 30 m). Dabei sind die Stichprobenumfänge in den Verjüngungen im Mittel etwas grösser als in den Altbeständen (105 vs. 95; Tabelle 2).

Für die insgesamt 2602 Individuen wurden deren Genotypen an 13 enzymkodierenden Genorten bestimmt. Die Auswahl dieser Genorte hat sich bereits im vorangegangenen genetischen Monitoring von vier Nadelbaumarten im Gebirgswald bewährt (Müller-Starck et al 2000). Die genetischen Inventuren der beiden Arbeitsgruppen in Freising und Neuenburg weisen 14 polymorphe Genorte auf, jedoch gab es im Falle eines Esterasen-Genortes Abweichungen in der Nomenklatur, sodass dieser Locus nicht in die hier vorgelegte Auswertung aufgenommen wurde. Die verbleibenden 13 Genorte sind AAT-A, AAT-B (Aspartat-Amino-Transferase, EC 2.6.1.1), GDH-A (Glutamat-Dehydrogenase, EC 1.4.1.2), IDH-B (Isocitrat-Dehydrogenase, EC 1.1.1.42), LAP-B (Leucin-Amino-

peptidase, EC 3.4.11.1), MDH-A, MDH-B, MDH-C (Malat-Dehydrogenase, EC 1.1.1.37), 6-PGDH-A, 6-PGDH-B (6-Phosphogluconat-Dehydrogenase, EC 1.1.1.44), PGI-B (Phosphoglucose-Isomerase, EC 5.3.1.9), PGM-A (Phosphoglucomutase, EC 2.7.5.1), SKDH-A (Shikimat-Dedrogenase, EC 1.1.1.25). Die Nachweisverfahren basieren auf elektrophoretischen Standardverfahren (Übersicht s. Müller-Starck 1998, Zeroual-Humbert-Droz & Felber 1999).

Die Variationsparameter (Tabelle 1) wurden mithilfe der Programme GSED 2.1 (Gillet 2008) und FSTAT (Goudet 1995) unter Verwendung von Standard-Boxplots (inkl. Medianwert) berechnet. Variationsparameter sind die Anzahl genetischer Typen

pro Genlocus (A_L für Allele, G_L für Genotypen), ihre genetische Diversität (v , v_{gam} ; Gregorius 1978, 1987), der Heterozygotenanteil (H_a) und die bedingte Heterozygotie (H_c), der Fixierungskoeffizient (F ; Wright 1978), der genetische Abstand (D ; Gregorius 1974) und die Subpopulationsdifferenzierung (D_j ; Gregorius & Roberds 1986).

Ergebnisse und Diskussion

Genetische Vielfalt und Diversität

Die zum Monitoring verwendeten Genorte sind solche, die in vielen anderen Studien über genetische Variation in europäischen Waldbeständen wegen ihrer Variabilität genutzt werden (Übersicht s. z.B. Müller-Starck et al 1992). Die in Tabelle 1 für die einzelnen Genorte wiedergegebenen Variationsparameter verdeutlichen, wie nahe viele Genorte der Fixierung auf ein Allel beziehungsweise einen Genotyp sind. Von den 13 Genorten zeigen sieben eine so geringe Variation, dass jeweils in mehreren der 26 Populationen Fixierung auftritt. Es handelt sich um die Genorte AAT-A, AAT-B, GDH-A, IDH-B, MDH-A, MDH-B, PGI-B. Diese weisen A_L -Werte von weniger als 1.7 und G_L -Werte unter 2.2 auf (Tabelle 1). Die jeweilige Differenz zu den korrespondierenden Diversitätswerten (v_A , v_G) unterstreicht den Trend zum Minorpolymorphismus (Identität beider Werte im Fall der Gleichverteilung der vorhandenen genetischen Typen [= maximaler Diversitätswert]).

Wegen der geringen Variation und der daraus resultierenden sehr geringen Klassenbesetzung für die vorhandenen genetischen Typen werden die nachfolgenden Zusammenstellungen meist auf Allele und nicht auf Genotypen bezogen. In Tabelle 2

Genort	Allele		Genotypen	
	Anzahl A_L	Diversitätswert v_A	Anzahl G_L	Diversitätswert v_G
AAT-A	1.423	1.024	1.423	1.046
AAT-B	1.192	1.007	1.192	1.007
GDH-A	1.077	1.003	1.077	1.003
IDH-B	1.269	1.004	1.154	1.005
LAP-B	1.808	1.119	2.269	1.229
MDH-A	1.615	1.081	1.769	1.156
MDH-B	1.423	1.015	1.423	1.016
MDH-C	1.962	1.087	2.231	1.115
6-PGDH-A	3.885	2.269	7.269	3.866
6-PGDH-B	2.115	1.080	2.462	1.109
PGI-B	1.615	1.108	2.000	1.206
PGM-A	4.500	2.949	8.731	5.163
SKDH-A	4.577	2.581	7.923	4.203
Summe	28.462	18.327	40.923	24.124
Mittelwert	2.189	1.410	3.148	1.856

Tab 1 Mittelwerte aus 26 Populationen für die Anzahl Allele und Genotypen (A_L , G_L) sowie die dazugehörigen Diversitätswerte (v_A , v_G) für alle untersuchten Genloci.

Transekt und Höhe (L,M,U)	Anzahl Proben N		Anzahl Allele A_L		Diversitätswert v_A		Multilocus-Diversität v_{gam}	
	Alt	Jung	Alt	Jung	Alt	Jung	Alt	Jung
F3L	96	149	2.154	2.462	1.224	1.233	47.841	52.303
S1M	102	140	2.462	2.308	1.180	1.203	21.861	27.717
S1U	143	144	2.231	2.538	1.198	1.267	29.850	64.854
S2U	94	115	2.077	2.154	1.203	1.195	33.255	26.569
S3L	36	29	2.077	1.769	1.187	1.173	27.689	18.322
S3M	100	50	1.923	1.769	1.157	1.155	13.888	14.231
S3U	80	49	1.846	1.923	1.175	1.174	22.361	19.064
D1bM	94	147	2.077	2.308	1.205	1.223	16.132	21.404
D2M	100	150	2.308	2.538	1.173	1.190	15.997	19.582
D2U	89	100	1.923	2.154	1.164	1.187	13.557	15.234
A2L	100	100	2.231	2.145	1.218	1.161	30.647	14.985
A2M	100	95	2.077	2.462	1.194	1.192	20.744	24.826
A2U	100	100	2.462	2.538	1.228	1.235	38.009	37.333
Summe	1234	1368	27.848	29.068	15.506	15.588	331.831	356.424
Mittelwert	94.923	105.231	2.142	2.236	1.193	1.199	25.525	27.417

Tab 2 Stichprobenumfänge (N) und Mittelwerte für allelbezogene Vielfalt und Diversitätswerte (A_L , v_A , v_{gam}) für 13 Altbestände und dazugehörige Naturverjüngung (13 Genorte). Für Transektbezeichnungen vgl. Abbildung 1 und Methodik.

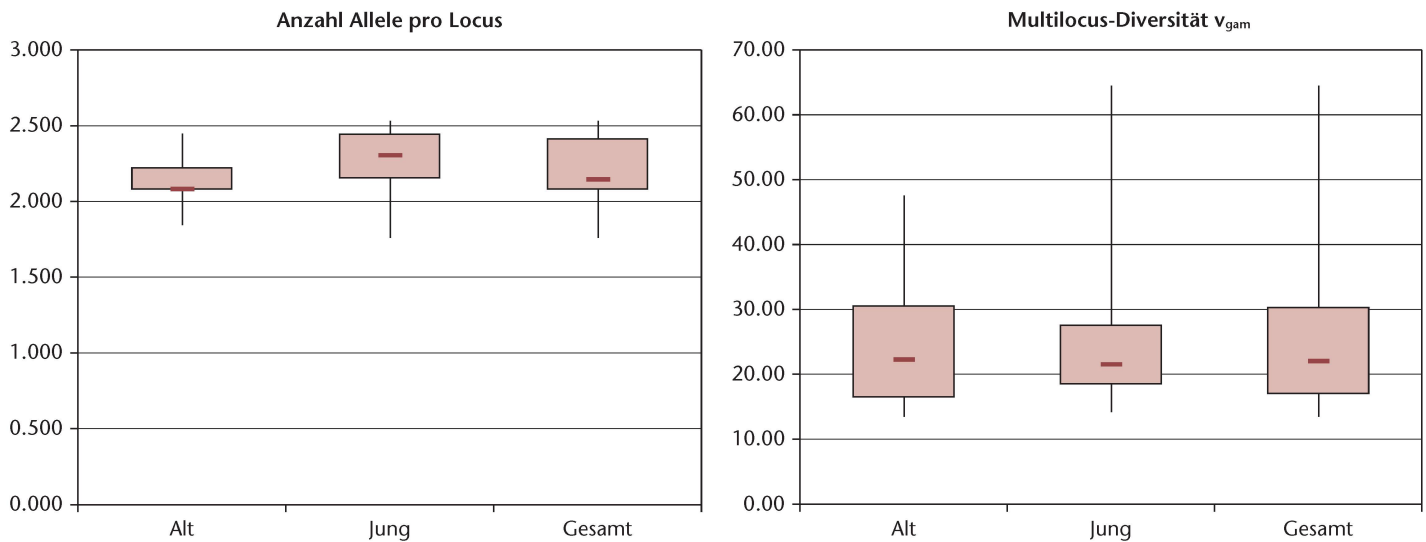


Abb 2 Vergleich der Wertebereiche und Medianwerte für die Anzahl Allele pro Genort (links) und für die Multilocus-Diversität v_{gam} (rechts) für 13 Altbestände, die dazugehörigen Naturverjüngungen sowie den Gesamtwert (13 Genorte).

sind die Variationsparameter der Altbestände denjenigen der dazugehörigen Naturverjüngungen gegenübergestellt. Unter Berücksichtigung aller 13 Genorte sind die Unterschiede zwischen den Generationen bemerkenswert gering. Dennoch ist ein Trend zu höheren Werten im Jungwuchs erkennbar (Abbildung 2). Dies entspricht der Erwartung, weil Genfluss durch Polleneinträge einen Anreicherungseffekt bewirken kann. Beim Vergleich der Transektflächen untereinander zeigt sich kein klarer geografischer Trend. Den überdurchschnittlich hohen Werten im österreichischem Transekt A2 stehen vergleichbare Werte beispielsweise im schweizerischen Transekt S1 gegenüber. Da Lärchennaturverjüngungen nur in den Transekten S3 und A2 in allen drei Höhenstufen vorhanden waren, sind Rückschlüsse auf Einflüsse der Höhenlage nur sehr begrenzt möglich. Immerhin zeigt A2 einen Trend der Zunahme der

Variationsparameter mit der Höhenlage, der im Falle der Multilocus-Diversität v_{gam} besonders deutlich zum Ausdruck kommt.

Die Sonderstellung der Lärche im Vergleich zu anderen Nadelbaumarten der montanen bis subalpinen Stufe (Fichte [*Picea abies*], Latsche [*Pinus mugo*], Tanne [*Abies alba*]) wird durch die zuletzt angesprochene Multilocus-Diversität besonders betont, deren Werte von der Latsche in der Regel um mehr als das Zehnfache übertroffen werden (Müller-Starck et al 2000).

Heterozygotie und Fixierung

Die beobachteten Heterozygotenanteile zeigen in ihrer Gesamtheit einen ungewöhnlich niedrigen Wert von $H_a = 12.5\%$ ($H_{a\text{ Alt}} 13.1$, $H_{a\text{ Jung}} 12.0$; Tabelle 3). Das bedeutet, dass bei jedem Individuum durchschnittlich nur jeder achte Genort heterozy-

Transekt und Höhe (L,M,U)	Anzahl Proben N		Heterozygotenanteil H_a		Bedingte Heterozygotie H_c		Fixierungskoeffizient F	
	Alt	Jung	Alt	Jung	Alt	Jung	Alt	Jung
F3L	96	149	0.098	0.137	0.206	0.247	0.420	0.189
S1M	102	140	0.118	0.093	0.397	0.427	0.217	0.409
S1U	143	144	0.100	0.096	0.368	0.156	0.352	0.441
S2U	94	115	0.119	0.089	0.443	0.516	0.249	0.439
S3L	36	29	0.126	0.122	0.675	0.316	0.213	0.195
S3M	100	50	0.098	0.078	0.431	0.383	0.296	0.401
S3U	80	49	0.134	0.113	0.427	0.410	0.108	0.221
D1bM	94	147	0.133	0.133	0.658	0.588	0.139	0.127
D2M	100	150	0.135	0.140	0.585	0.548	0.048	0.093
D2U	89	100	0.144	0.148	0.622	0.563	-0.055	0.025
A2L	100	100	0.175	0.135	0.732	0.907	-0.061	0.006
A2M	100	95	0.158	0.125	0.773	0.651	-0.025	0.134
A2U	100	100	0.165	0.145	0.545	0.636	0.042	0.038
Summe	1234	1368	1.703	1.554	6.862	6.348	1.943	2.718
Mittelwert	94.923	105.231	0.131	0.120	0.528	0.488	0.149	0.209

Tab 3 Stichprobenumfänge und Mittelwerte für den beobachteten Heterozygotenanteil (H_a), die bedingte Heterozygotie (H_c) und den Fixierungskoeffizienten F (13 Genorte für H_a und H_c , 3 Genorte zur Herleitung der F-Werte; Erläuterung siehe Text). Für Transektbezeichnungen vgl. Abbildung 1 und Methodik.

got besetzt ist. Abbildung 3 illustriert den noch etwas tiefer liegenden Wertebereich für die Naturverjüngungen. Die Werte können auch auf einzelne Genorte übertragen werden und geben dann den Anteil der an diesem Genort heterozygoten Individuen der untersuchten Stichprobe an. Im Falle adulter Latschenbestände in den Transekten F1, F2, S1, S3, D1, A1, A3 beträgt der Referenzwert 25.7% und übertrifft damit den auf Lärchen bezogenen Wert um das Doppelte (ebenfalls 13 Genorte, davon 12 mit der Lärche gemeinsam; s. Müller-Starck et al 2000).

Die niedrigen Werte der Lärche legen die Vermutung nahe, dass Inzuchtbelastungen eine Rolle spielen könnten. Um zunächst zu überprüfen, welcher Anteil an der insgesamt möglichen Heterozygotie tatsächlich realisiert ist, wurden H_C -Werte berechnet (Tabelle 3). Es zeigt sich, dass auf der Basis der gegebenen Häufigkeitsverteilungen durchschnittlich 50% der maximal möglichen Heterozygotenanteile ausgeschöpft sind. Die Abweichungen zwischen Altbeständen und ihren Verjüngungen sind gering. Das Niveau der Werte ist niedriger als in Waldbeständen üblich, liegt aber noch im Rahmen der oben aufgeführten, früheren Untersuchungen (ca. 50–70%).

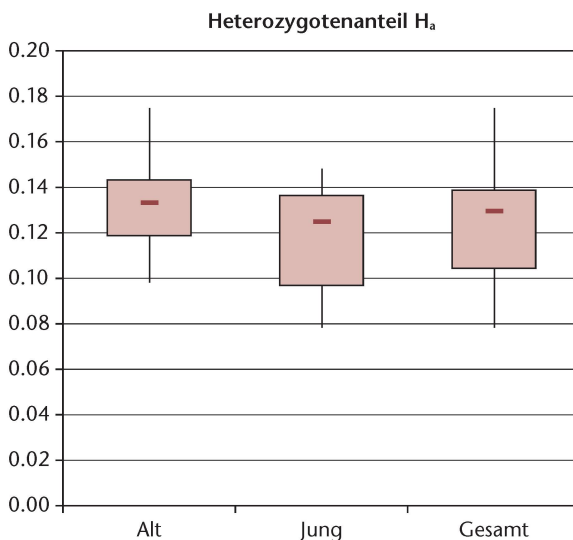
AAT-A	Beobachtete Anzahl Individuen	Erwartungswert (Hardy-Weinberg-Proportion)	Fixierungskoeffizient F
1 1	0	0	
2 2	99	98.01	
3 3	0	0	
1 2	0	0.99	
1 3	1	0.01	
2 3	0	0.99	
			0.496

Tab 4 Auswirkungen geringer Abweichungen der beobachteten Häufigkeiten von der Erwartung (Hardy-Weinberg-Proportion) am Beispiel von AAT-A, Transekt D2U-J.

tung zwangsläufig sehr hohe F-Werte generiert. Dem Beispiel in Tabelle 4 ist zu entnehmen, dass aus dem minimalen Homozygotenüberschuss von 99.00 vs. 98.01 und dem Heterozygotendefizit von 1.00 vs. 1.99 ein Wert von $F = 0.496$ entsteht.

Um solche unangemessenen Verzerrungen von F-Werten zu vermeiden, wurden diejenigen Genorte ausgewählt, deren Anzahl Allele pro Genort deutlich über derjenigen der anderen Genorte liegt und deren Häufigkeitsverteilungen sich am stärksten vom Minorpolymorphismus unterscheiden. Es sind dies die Genorte 6-PGDH-A, PGM-A und SKDH-A (Werte zwischen 3.9 und 4.6 bei einem Gesamtmittel von 2.2). Damit steigt die Anzahl der überprüfbaren Genotypen, vor allem aber die Chance, Überschüsse bei verschiedenen Homozygoten vergleichen zu können. Die aus diesen drei Genorten berechneten F-Werte sind in Abbildung 4 dargestellt. Der Wert liegt im Gesamtmittel deutlich unter 0.2, was bei Baumpopulationen noch kein Indiz für substanzielle Inzuchtbelastungen ist. Allerdings ist der Anstieg der F-Werte in den dazugehörigen Naturverjüngungen auffallend und lässt sich als Hinweis auf Inzuchtbelastung deuten, die allerdings aufgrund natürlicher Selektion in den nachfolgenden Stadien sehr schnell wieder reduziert werden kann.

Abb 3 Vergleich der Wertebereiche für die beobachteten Heterozygotenanteile (H_a) für 13 Altbestände, die dazugehörigen Naturverjüngungen sowie den Gesamtwert (13 Genorte).



Die in Tabelle 3 zusammengestellten Fixierungskoeffizienten (F) weisen in einigen Fällen sehr hohe Werte auf (Transekte F3L, S1M, S1U, S2U, S3M), obwohl bereits eine Auswahl der zum Nachweis geeigneten Genorte erfolgte (3 Genorte, s. unten). F-Werte sind zwischen -1 und $+1$ definiert. Werte über 0 sind Indizien für Inzucht (Homozygotenüberschuss aufgrund genealogischer Beziehungen), falls nicht ein Teil dieses Überschusses durch Selektion verursacht wird. Um Fehlinterpretationen zu vermeiden, ist es notwendig, die Häufigkeitsverteilungen genauer zu analysieren. Weist beispielsweise ein Genlocus drei Allele auf und dominiert eines dieser Allele nahezu vollständig, so werden trotz minimalen Abweichungen von der auf dem Zufallsprinzip (Hardy-Weinberg-Proportion) beruhenden Erwar-

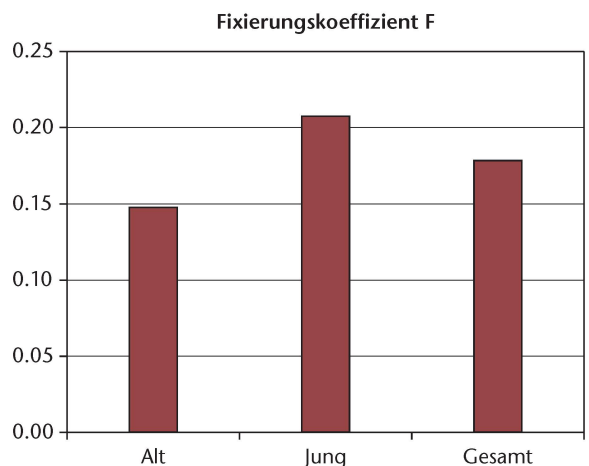


Abb 4 Vergleich der Fixierungskoeffizienten F für 13 Altbestände, die dazugehörigen Naturverjüngungen sowie den Gesamtwert (Genorte 6-PGDH-A, PGM-A, SKDH-A).

Genetischer Abstand am Genort SKDH-A

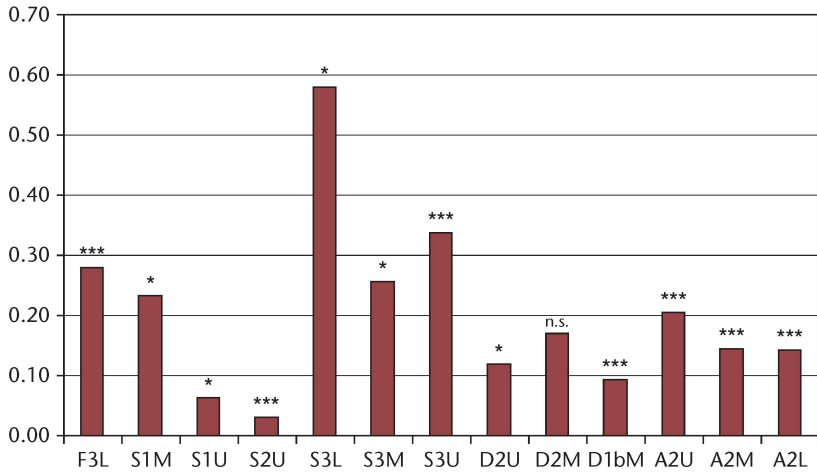


Abb 5 Genetischer Abstand am Genort SKDH-A zwischen jedem der 13 Altbestände und seiner Naturverjüngung. Die Ergebnisse der G-Tests sind oberhalb der Säulen vermerkt. Signifikanzniveau: $P \leq 0.001$ (***), $P \leq 0.01$ (**), $P \leq 0.05$ (*), n.s. (nicht signifikant).

Genetische Differenzierung

Die genetischen Unterschiede zwischen den Populationsstichproben wurden über den paarweisen Vergleich zwischen Altbestand und seiner Naturverjüngung quantifiziert sowie im Pool aller Populationen. Auf der Basis aller 13 Genorte zeigen die paarweisen genetischen (allelischen) Abstände so geringe Werte, dass statistisch signifikante Abweichungen nur in Ausnahmefällen erwartet werden können. Dies trifft für die bereits zur Berechnung der F-Werte (s. oben) verwendeten Genorte nicht zu. Aus Abbildung 5 ist ersichtlich, dass am differenzierungseffektivsten Genort SKDH-A die Unterschiede in den Häufigkeitsverteilungen zwischen Alt und Jung mit nur einer Ausnahme (Transekt D2M) statistisch signifikant sind. Dies ist primär eine Folge der Unterschiede in den Häufigkeitsverteilungen gemeinsamer Allele und nur in wenigen Einzelfällen

eine Folge des Hinzutretens eines anderen Allels in sehr geringer Frequenz.

Die als Kreisdiagramme dargestellten Differenzierungen (D_j) geben die Werte für jede Probe als Radius jedes einzelnen Kreissegmentes an. Die unterschiedliche Breite der Segmente resultiert aus den verschiedenen Stichprobenumfängen. Der Radius des Kreises ist die mittlere Differenzierung für den jeweiligen Genort oder den Pool mehrerer Genorte. Je länger die Radien der Kreissegmente sind, desto stärker unterscheiden sich die jeweiligen Proben vom gepoolten Restkollektiv von 25 beziehungsweise 12 Proben. Kreissegmente, die nahe am Zentrum liegen (geringe Differenzierung), enthalten einen besonders grossen Teil der genetischen Gesamtinformation. Proben mit den grössten Radien haben eine entsprechend geringe Repräsentativität für das Gesamtkollektiv.

In den Abbildungen 6 und 7 sind die genetischen Differenzierungen für den Genort mit der höchsten Variation (SKDH-A) und den Genpool aus den sechs differenzierungseffektivsten Genorten (LAP-B, MDH-C, 6-PGDH-A und -B, PGM-A, SKDH-A) dargestellt. In der Darstellung aller 26 Proben (Abbildung 6, links; jeweils eine Probe vs. Pool aus 25 Komplementpopulationen) fällt auf, dass zwar die Naturverjüngung aus dem Transekt S3L die weitaus geringste Repräsentativität für das Gesamtkollektiv zeigt, dass aber daraus kein Trend zulasten des Jungwuchses abgeleitet werden kann. Die grösste Repräsentativität weist der Jungwuchs im Transekt F3L auf. Zwischen diesen Extremwerten liegen alle anderen Stichproben, ohne dass hier klare Trends hinsichtlich Altersklasse, geografischer Lage beziehungsweise Höhenzone erkennbar wären. Bei den Altbeständen (Abbildung 6, Mitte) zeigen die österreichischen Transekte etwas höhere Repräsentativität als die anderen Regionen. Im Gegensatz dazu repräsentieren die Altbestände mittlerer Lage der Transekte S3, S1

Genort SKDH-A Alt und Jung

Genort SKDH-A Altbestand

Genort SKDH-A Jungbestand

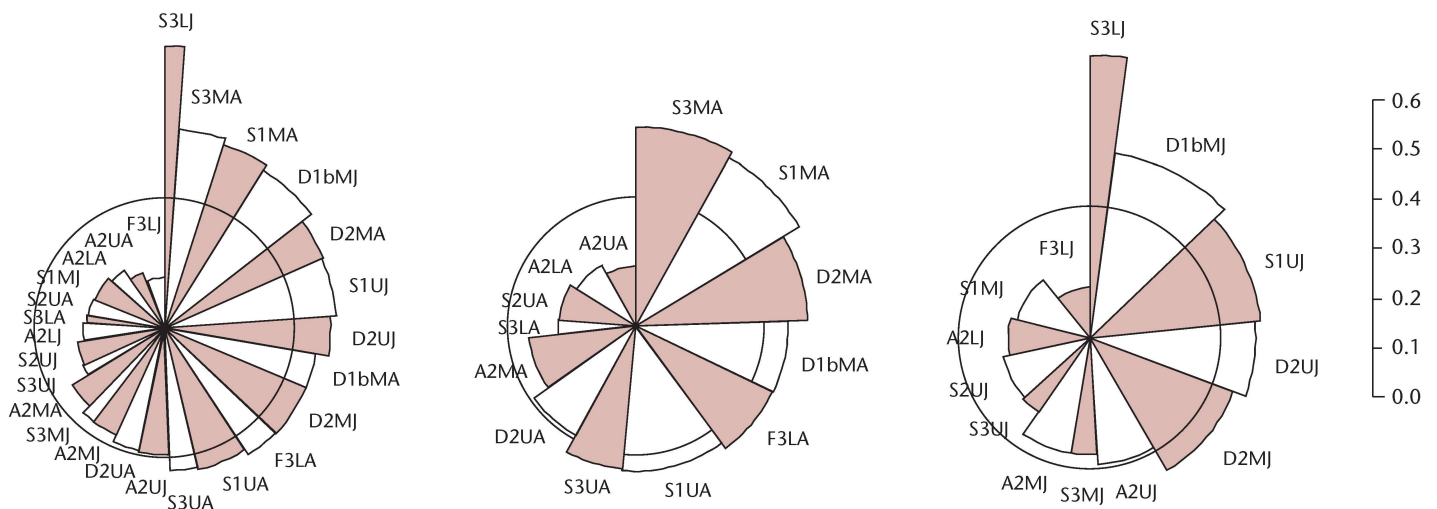


Abb 6 Genetische Differenzierung (D_j) am Genort SKDH-A für 13 Altbestände und die dazugehörigen Naturverjüngungen (links), für die 13 Altbestände (Mitte) und für die 13 Naturverjüngungen (rechts).

6 Genorte Alt und Jung

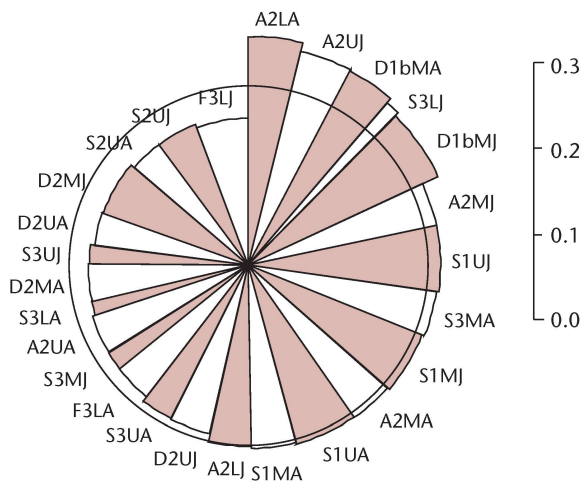


Abb 7 Genetische Differenzierung (D_j) für den Genpool aus 6 Genorten für 13 Altbestände und die dazugehörigen Naturverjüngungen (Erläuterungen s. Text).

(Schweiz) und D2 sowie D1 (Deutschland) den Gesamtpool der Proben eher schlecht. In den Naturverjüngungen (Abbildung 6, rechts) ist die Repräsentativität in den deutschen Transekten geringer. S3 tritt sehr uneinheitlich in Erscheinung (Spitzenwert und zugleich unterdurchschnittliche Differenzierung).

Der Gesamtpool für die sechs variabelsten Genorte (Abbildung 7) zeigt im Vergleich zu SKDH-A allein einen deutlich reduzierten Wertebereich (Skalenwerte max. 0.27 im Vergleich zu max. 0.55; Abbildung 6) mit geringeren Abstufungen zwischen den Stichproben. Wie im Fall von SKDH-A liegen die Naturverjüngungen wieder im Bereich der Minima und Maxima, ohne dass klare Trends im Vergleich zu den Altbeständen ersichtlich sind. Im Gesamtpool der sechs Genorte tendieren die österreichischen Transekte zu überdurchschnittlich hohen Werten, was bedeutet, dass sie den Gesamtpool der Proben eher unterdurchschnittlich repräsentieren.

Abschliessende Bemerkungen

Genetische Erhebungen dieser Art können sich immer nur auf einen kleinen Ausschnitt der genomischen Gesamtinformation beziehen. Das hier verwendete Verfahren zum Nachweis dieser Merkmale ist allerdings eine in vielen Hundert genetischen Studien in Waldbaumpopulationen verwendete Routine-methode (z.B. Paule 1992). Es bestehen Referenzdatensätze für nahezu alle bestandsbildenden Baumarten, die sich auf die gleiche Grundgesamtheit von enzymkodierenden Genorten beziehen.

Im Vergleich zu solchen Daten fallen Lärchenpopulationen im Alpenraum durch eine weit unterdurchschnittliche genetische Variation auf. Dies veranschaulichen vor allem die aussergewöhnlich niedrigen v_{gam} -Werte, aber dieser Trend gilt auch für andere Variationsparameter. Auch im direkten Vergleich zwischen Lärchenpopulationen innerhalb und ausserhalb des Alpenbereiches ist ein Trend zu gerin-

gerer inneralpiner genetischer Variation ersichtlich. Diesen Befund unterstreichen die einleitend bereits angesprochenen Untersuchungen von Maier (1992).

Unter dem Aspekt der sich relativ rasch ändernden klimatischen Bedingungen – zumindest im Vergleich zu früheren klimatischen Zyklen wie beispielsweise im Atlantikum – gewinnt die Frage immer mehr an Bedeutung, ob der Gebirgswald über eine ausreichende Anpassungs- und Überlebensfähigkeit verfügt. Aus genetischer Sicht haben solche Überlegungen im Fall von Lärchenpopulationen einen sehr konkreten Bezug. Wenn die hier vorgestellten Ergebnisse repräsentativ für inneralpine Lärchen-vorkommen sein sollten, dann stellt sich auch die Frage, wo zusätzliche genetische Variation (und damit die Fähigkeit zur Erzeugung grösserer Variabilität und eines höheren Anpassungspotenzials) herkommen soll. Der in Waldökosystemen in den meisten Fällen gut funktionierende Genfluss sorgt dafür, dass zum Beispiel in Latschenbeständen trotz relativ isolierter Lage grosse genetische Ähnlichkeit zwischen Populationen besteht (Müller-Starck et al 2000 und unveröffentlicht). Die Ergebnisse aus den hier untersuchten 26 Populationen belegen zwar statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Altbeständen und ihren Verjüngungen, aber diese beruhen auf Häufigkeitsunterschieden gemeinsamer genetischer Typen und nicht auf qualitativ anderen Allelen beziehungsweise Genotypen. Das bedeutet, dass auch bei sehr intensivem Polleneintrag keine grundlegenden genetischen Veränderungen zu erwarten sind. Immerhin belegt die Studie, dass unter den in den 13 Beständen gegebenen Verjüngungsbedingungen der Genpool des Altbestandes offensichtlich ohne substanzielle Einschnitte an die nachfolgende Generation weitergegeben wird. Ob Lärchenpopulationen im Alpenraum auf der Basis einer vergleichsweise geringen genetischen Variabilität ein ausreichendes Potenzial zur Anpassung an die bereits spürbaren klimatischen Veränderungen aufweisen, muss hier mit einem Fragezeichen versehen werden. Die notwendige breite Diskussion dieser Aspekte sollte die Möglichkeit der gezielten Erhöhung genetischer Variabilität durch ergänzende Anpflanzungen keinesfalls ausser Acht lassen. ■

Eingereicht: 3. November 2009, akzeptiert (mit Review): 3. Mai 2010

Dank

Für die sehr sorgfältige Durchführung der Isoenzymanalysen danken wir C. Zeroual-Humbert-Droz (Neuenburg) und H. Paetsch (Freising). S. Sturm (Freising) verdanken wir die tabellarischen Zusammenstellungen und Abbildungen. Die dieser Arbeit zugrunde liegenden experimentellen Untersuchungen wurden überwiegend aus Mitteln der Europäischen Union gefördert (EU-FAIR3-CT96-1949).

Literatur

- BELLETTI P, LANTERI S, LEONARDI S (1997) Genetic variability among European larch (*Larix decidua* Mill.) populations in Piedmont, North-Western Italy. *For Gen* 4: 113–121.
- BÜRGI A (1991) Wahl geeigneter Provenienzen und Standorte für den Anbau der Lärche ausserhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes in der Schweiz. *Mitt Eigenöss Forsch. anstalt Wald Schnee Landsch* 66 (1): 150–320.
- GILLET E (2008) Genetic structures from Electrophoresis Data. Version GSED v2.1. www.uni-goettingen.de/de/95607.html (3.5.2010)
- GOUDET J (1995) Fstat v1.2. A computer program to calculate F-statistics. *J Hered* 86: 485–486.
- GREGORIUS HR (1974) Genetischer Abstand zwischen Populationen (I). Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Genet* 23: 22–27.
- GREGORIUS HR (1978) The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math Bioscience* 41: 253–271.
- GREGORIUS HR (1987) The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. *Theor Appl Genet* 74: 397–401.
- GREGORIUS HR, ROBERDS JH (1986) Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor Appl Genet* 71: 826–834.
- HATTEMER HH, GREGORIUS HR (1996) Bedeutung der biologischen Vielfalt für die Stabilität von Waldökosystemen. In: Müller-Starck G, editor. *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. Landsberg: Ecomed. pp. 1–10.
- KONNERT M, HUSSENDÖRFER E, MÜLLER-STARCK G (2003) Genetische Variation und Differenzierung bei Weisstanne und Lärche. *Allg Forst Z Waldwirtsch Umweltvorsorge* 17: 864–866.
- MAIER J (1992) Genetic variation in European larch (*Larix decidua* Mill.). *Ann Sci For* 49: 39–47.
- MÜLLER-STARCK G (1998) Isozymes. In: Karp A, Isaac PG, Ingram DS, editors. *Molecular tools for screening biodiversity: Plants and animals*. London: Chapman and Hall. pp. 75–81.
- MÜLLER-STARCK G, BARADAT P, BERGMANN F (1992) Genetic variation in European tree species. *New For* 6: 23–47.
- MÜLLER-STARCK G, KONNERT M, HUSSENDÖRFER E (2000) Empfehlungen zur genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung – Beispiele aus dem Gebirgswald. *For Snow Landsch Res* 75 (1/2): 29–50.
- PAULE L (1992) Bibliography: Isozymes and forest trees. Umea: Swedish Univ Agricult Sciences, Suppl Report 9.
- WRIGHT S (1978) *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4: Variability within and among natural populations. Chicago: Univ Chicago Press. 590 p.
- ZEROUAL-HUMBERT-DROZ C, FELBER F (1999) Evidence from isozyme analysis of autopolyploidy in *Anthoxanthum alpinum* A & D Löve. *Bot Helv* 109: 217–227.

Genetische Variation in Altbeständen der Lärche und ihrer natürlichen Verjüngung im Alpenraum

Genetische Inventuren in 26 Lärchenpopulationen (*Larix europaea* DC.) der montanen bis subalpinen Höhenstufe der Alpen belegen die geringe genetische Variation dieser Baumart im Vergleich zu anderen Nadelbaumarten in diesem Vegetationsbereich. Auf der Basis von 13 polymorphen Genorten werden 13 Altbestände mit ihren Naturverjüngungen verglichen. Der Jungwuchs weist leicht höhere genetische Diversitätswerte, jedoch geringere Heterozygotenanteile auf (H_a : 12.0% vs. 13.1%). Die Überprüfung von Fixierungskoeffizienten lässt nur wenig Raum für die Annahme, dass die insgesamt sehr niedrigen Heterozygotiewerte eine Folge von Inzuchtbelastungen sein könnten. Auffallend sind statistisch signifikante Abweichungen zwischen den allelischen Häufigkeitsverteilungen der Altbestände und ihren Verjüngungen, die primär eine Konsequenz quantitativer Unterschiede sind. Abschliessend wird die Repräsentativität einzelner Populationen für den Gesamtpool überprüft und darauf hingewiesen, dass es im Hinblick auf den Klimawandel notwendig ist, Massnahmen gegen Genverarmung zu diskutieren. Dabei sollten die Möglichkeiten der Erhöhung genetischer Variabilität durch ergänzende Anpflanzungen nicht ausgeklammert werden.

Variation génétique dans les vieux peuplements de mélèze et leur rajeunissement naturel dans les Alpes

Des inventaires génétiques effectués dans l'arc alpin dans 26 peuplements de mélèze (*Larix europaea* DC.) répartis dans les étages montagnards à subalpins démontrent la faible variation génétique de cette essence en comparaison avec les autres essences résineuses de ces zones de végétation. 13 vieux peuplements de mélèze sont comparés à leur rajeunissement sur la base de 13 loci polymorphes. Le rajeunissement présente des valeurs de diversité génétique légèrement supérieures, mais une proportion d'hétérozygotes inférieure (H_a : 12.0% vs. 13.1%). La vérification des coefficients de consanguinité ne laisse que peu de place pour l'hypothèse que les faibles valeurs d'hétérozygotie soient dues à un problème de consanguinité. Les écarts statistiquement significatifs entre les distributions de fréquences alléliques des vieux peuplements et de leur rajeunissement sont en premier lieu une conséquence de différences quantitatives. En conclusion, la représentativité des populations individuelles a été vérifiée pour l'ensemble du réservoir génétique. L'attention est attirée sur la nécessité de discuter des mesures contre un appauvrissement des gènes en vue du changement climatique. Pour cette raison, des plantations complémentaires ayant pour but d'augmenter la variabilité génétique ne devraient pas être exclues.