

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 167 (2016)

Heft: 6

Artikel: Lokale Anpassung bei Waldbaumarten : genetische Prozesse und Bedeutung im Klimawandel

Autor: Rellstab, Christian / Pluess, Andrea R. / Gugerli, Felix

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097456>

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: 01.05.2026

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

Lokale Anpassung bei Waldbaumarten: genetische Prozesse und Bedeutung im Klimawandel

Christian Rellstab Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*
Andrea R. Pluess Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Felix Gugerli Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Lokale Anpassung bei Waldbaumarten: genetische Prozesse und Bedeutung im Klimawandel

Waldbäume werden sich in Zukunft den grossen Klimaveränderungen anpassen müssen. Dabei spielen genetische Prozesse eine zentrale Rolle. Dank technologischer Fortschritte ist es heute möglich, die Spuren der natürlichen Auslese und der lokalen Anpassung im Erbgut zu identifizieren. Umweltassoziationsstudien suchen nach dem Zusammenhang zwischen Umweltfaktoren an einem Standort und anpassungsrelevanten genetischen Mustern. Anhand bisheriger Untersuchungen an Waldbäumen – auch eigener Studien an Eichen und Buchen in der Schweiz – zeigen wir, dass Bestände entlang verschiedener Umweltgradienten (insbesondere Temperatur und Niederschlag) genetisch differenziert sind. Es wurden zahlreiche Gene gefunden, die bei der Anpassung an die lokalen Umweltbedingungen mutmasslich eine Rolle spielen. Aufgrund von Umweltassoziationsanalysen könnte man nun Bäume, Bestände und Saatgut identifizieren, die an die zukünftigen Bedingungen am besten angepasst sind. Da solche Ansätze aber noch in den Anfängen stecken und die Wechselbeziehungen von Genom und Umwelt sehr komplex sind, sollte man sich vorerst auf die Erhaltung der (anpassungsrelevanten) genetischen Vielfalt, die Förderung von Naturverjüngung und die Vernetzung der Bestände konzentrieren. So wird die Grundlage geschaffen, dass sich Bestände durch natürliche Prozesse an neue Umweltbedingungen anpassen können.

Keywords: climate change, environmental association, forest trees, landscape genomics, local adaptation, natural selection

doi: 10.3188/szf.2016.0333

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail christian.rellstab@wsl.ch

In der Schweiz dürfte sich im Zuge des Klimawandels die mittlere Jahrestemperatur bis Ende des Jahrhunderts um 3 bis 4 °C erhöhen, und die Trockenheit dürfte bedeutend zunehmen (Remund & Augustin 2015). Die Anpassung an solch neue Bedingungen ist für Waldbaumarten mit Generationszeiten von mehreren Jahrzehnten wohl schwierig zu bewältigen (Aitken et al 2008). Es besteht die Gefahr, dass als Folge der Fehlanpassung Bestände oder Arten weniger Nachkommen erzeugen, weniger wachsen und lokal verschwinden, was eingeschränkte oder temporär fehlende Waldleistungen zur Folge hätte. Ausserdem könnten lokal vorkommende Baumarten von besser angepassten verdrängt werden, was insbesondere seltene Arten zusätzlich gefährdet. Dies könnte grosse ökologische und ökonomische Folgen haben (Hanewinkel et al 2013). Daher ist es wichtig, das Anpassungspotenzial von Waldbäumen zu untersuchen und dabei insbesondere auch die Frage, in welchem Masse sich Waldbaum-

bestände genetisch verändern müssen, um an die erwarteten zukünftigen Bedingungen angepasst zu sein.

Kleines 1 × 1 der genetischen Anpassung und der methodischen Ansätze

Die morphologische und die physiologische Ausprägung von Merkmalen eines einzelnen Baumes (Phänotyp) variiert in Abhängigkeit der Umwelt und des Genotyps (Abbildung 1). Der Beitrag dieser zwei Faktoren zur phänotypischen Variation wird in genökologischen Studien untersucht. Dass Bäume einen anderen Wuchs und eine andere Phänologie (Entwicklung innerhalb eines Jahres) aufzeigen, wenn sie einer veränderten Umwelt ausgesetzt werden, wurde schon sehr früh dokumentiert (Linnaeus 1739). Erste Versuche für den Vergleich des Wachses von Föhrenprovenienzen aus verschiedenen Re-

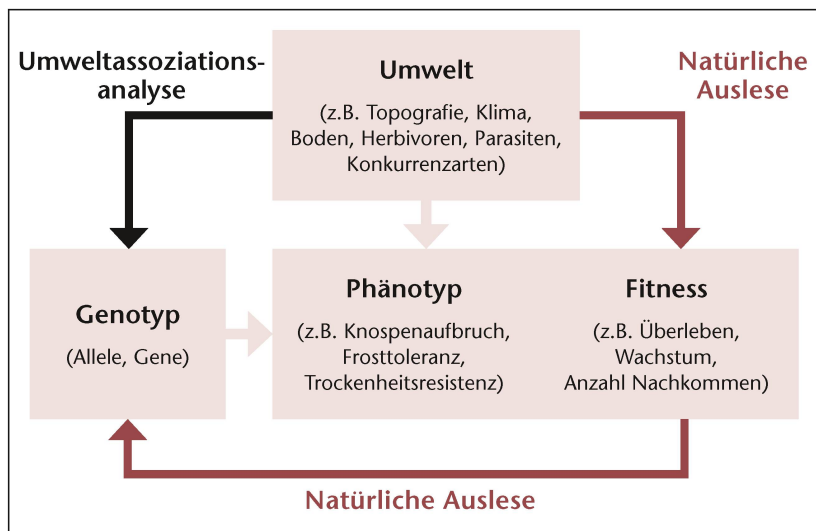


Abb 1 Zusammenhang zwischen Umwelt, Genotyp, Phänotyp und Fitness, mit Beispielen messbarer Parameter. Der Phänotyp eines Baumes wird von Genotyp und Umwelt bestimmt. Die natürliche Auslese (dunkelrote Pfeile) wirkt durch die Umwelt auf die Fitness (auch ein phänotypisches Merkmal) und ändert damit über Generationen hinweg die genetische Zusammensetzung eines Bestands. Mit Umweltassoziationsanalysen (schwarzer Pfeil) wird der Zusammenhang zwischen Umwelt und Genotyp untersucht. Abbildung modifiziert nach Rellstab et al (2015).

gionen Europas wurden Mitte des 18. Jahrhunderts angelegt, als die französische Marine auf der Suche nach passendem Holz für Masten ihrer Kriegsschiffe war (Langlet 1971). Auch in der Schweiz konnte früh gezeigt werden, dass die Anpassung an die Umwelt am Herkunftsort einen entscheidenden Einfluss auf das Wachstum an einem neuen Standort hat (Engler 1905).

Da in solchen Provenienzversuchen die Umwelt für alle Individuen gleich gehalten wird, weisen Unterschiede im Phänotyp auf Unterschiede im Genotyp hin (Namkoong 1979). Dieser quantitativ-genetische Ansatz erlaubt es, die genetische Differenzierung innerhalb von Arten ohne Kenntnis der molekulargenetischen Grundlage zu erfassen und diese mit den Umweltbedingungen des ursprünglichen Standorts in Bezug zu bringen. Bei langlebigen Organismen wie bei Bäumen ist es sehr zeit- und platzaufwendig, die Versuche bis zum Adultstadium durchzuführen, um Angaben über die Fitness (im ursprünglichen Sinn die Anzahl gesunder Nachkommen) zu erhalten. Die zu Beginn des 20. Jahrhunderts angelegten Provenienzversuche in der Schweiz liefen im Schnitt «nur» 45 Jahre (Zingg 2009). Heute werden Studien zur genetischen Differenzierung oft an Keimlingen und Sämlingen durchgeführt und dabei zum Beispiel das Wachstum als Merkmal für Fitness gemessen, was Einblicke in die wichtige Etablierungsphase erlaubt. Eine Alternative zu diesem experimentellen Ansatz sind molekulargenetische Untersuchungen, die Spuren der lokalen Anpassung spezifischen Orten im Genom (Erbgut) und genetischen Prozessen zuordnen können.

Natürliche Auslese und lokale Anpassung

Waldbäume haben verschiedene Möglichkeiten, auf veränderte Umweltbedingungen zu reagieren. Der einzelne Baum kann seine Physiologie und Phänologie bis zu einem gewissen Grad den neuen Bedingungen anpassen (phänotypische Plastizität). Um den Fortbestand in einer Region zu gewährleisten, können sich Arten oder Herkünfte durch Samen ausbreiten und so neue Habitate besiedeln, an die sie bereits angepasst sind. Bestände können sich aber auch lokal (am Standort) anpassen, indem sie ihre genetische Zusammensetzung verändern. Grundlage dafür kann die bereits vorhandene genetische Variation sein. Neue Genvarianten können aber auch spontan entstehen (Mutationen) oder durch Pollen und Samen in Bestände eingeführt werden.

Lokale Anpassung auf genetischer Ebene ist eine Folge der natürlichen Auslese (Selektion; Kawecki & Ebert 2004). Wenn ein Baum bei gewissen Umweltbedingungen eine höhere Fitness aufweist als ein anderer, erhöht sich die Chance, dass sein Erbgut an die nächsten Generationen weitergegeben wird. Mit der Zeit entwickeln sich so Bestände, die an die lokalen Bedingungen angepasst sind. Hat eine Provenienz unter den lokalen Umweltbedingungen eine höhere Fitness als eine Provenienz aus einem anderen Habitat – und umgekehrt –, ist die lokale Anpassung gegeben (Abbildung 2a). Weil die Fitness mehrheitlich genetisch gesteuert ist, kann man durch die Kombination von ökologischen und genetischen Daten nicht nur herausfinden, ob Bestände lokal angepasst sind, sondern auch, welche Gene und Umweltfaktoren dabei involviert sind.

Nehmen wir einen Locus (Genort) in einem Gen, das für den Wasserhaushalt des Baumes wichtig ist. Von diesem Locus gibt es zwei Allele (Varianten): das eine Allel ist bei trockenen Bedingungen vorteilhaft (Allel T), das andere erhöht bei feuchten Bedingungen die Fitness (Allel F). Sind Bestände lokal angepasst, finden wir Allel F in trockenen Habitaten kaum, dafür ist es an feuchten Standorten häufig (Abbildung 2b). An intermediären Standorten erwarten wir beide Allele und somit bei einer grossen Anzahl von Beständen eine Korrelation der Bodenfeuchtigkeit mit der Häufigkeit von Allel F (Abbildung 2c). Natürliche Auslese und lokale Anpassung hinterlassen also Spuren in denjenigen Genen, die die Fitness beeinflussen. Diese genetische Variation bezeichnet man daher als anpassungsrelevant (adaptiv). Der überwiegende Teil des Genoms ist von Anpassung jedoch nicht betroffen: Andere Prozesse wie Genfluss (Austausch von genetischem Material durch Ausbreitung und/oder Fortpflanzung) und genetische Drift (zufällige Veränderungen der Allelfrequenzen) wirken auf das gesamte Genom; die so entstehenden genetischen Unterschiede nennt man neutrale genetische Variation.

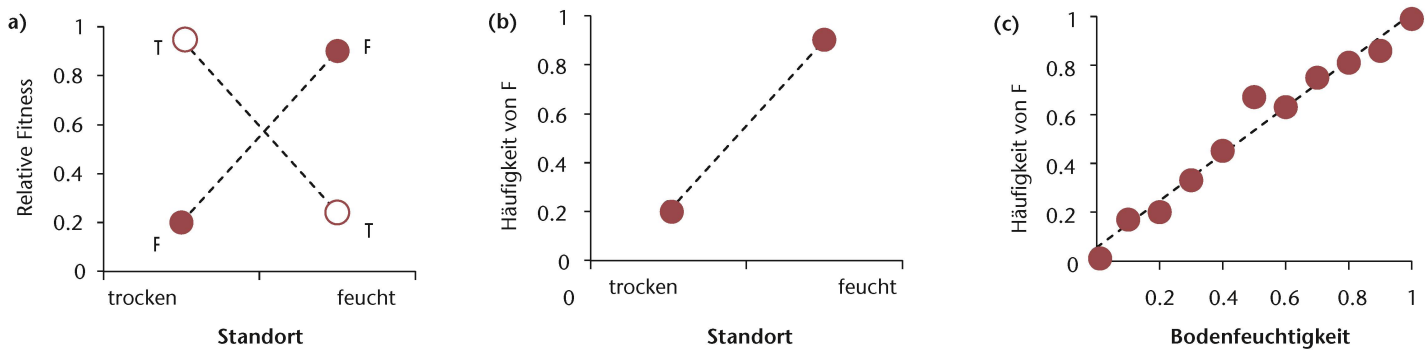


Abb 2 Die genetische Basis der lokalen Anpassung und ihre Abhängigkeit von Umweltfaktoren (schematische Darstellung). a) Lokale Anpassung ist gegeben, wenn der lokale Bestand eine höhere Fitness aufweist als ein standortfremder Bestand (modifiziert nach Kawecki & Ebert 2004). Ist die Fitness genetisch gesteuert, weist die an Trockenheit angepasste Herkunft (T; weiss) an trockenen Standorten eine höhere Fitness auf als eine an feuchte Standorte angepasste Herkunft (F; rot) und umgekehrt. b) Erwartete Häufigkeit des «feuchten» Allels (F) an einem trockenen bzw. feuchten Standort unter der Annahme, dass die Anpassung an Feuchtigkeit durch ein Gen mit den beiden Allelen F und T («trocken») beeinflusst wird. c) Erwartete Häufigkeit des «feuchten» Allels (F) entlang eines Feuchtigkeitsgradienten.

Genomische Technologien und Daten

Die technischen Fortschritte in der Molekularbiologie ermöglichen die Untersuchung der lokalen Anpassung auf breiter Ebene – von ausgewählten Kandidatengenen (Gene, die man aufgrund bisheriger Erkenntnisse als adaptiv erachtet) bis hin zum gesamten Genom. Heutzutage werden für solche Studien fast ausschliesslich SNP (single nucleotide polymorphism)-Marker benützt: SNPs sind Stellen im Genom, an denen sich die einzelnen Nukleotide (die Basen A, T, C und G, aus denen die DNA besteht und deren Reihenfolge die Aminosäuren und damit die Proteine bestimmt) zwischen Individuen unterscheiden. SNPs werden meist durch Sequenzierung der DNA bestimmt. Moderne Sequenzieretechnologien können Tausende bis Millionen von SNPs erfassen. Heute sind für viele Baumarten zumindest die Sequenzen verschiedener Kandidatengene bekannt, für einige Baumarten ist sogar das ganze Genom charakterisiert, zum Beispiel für die westliche Balsampappel (*Populus trichocarpa*, das erste entschlüsselte Baumgenom überhaupt; Tuskan et al 2006), die Fichte (*Picea abies*, das erste entschlüsselte Nadelbaum-Genom; Nystedt et al 2013) und die Stieleiche (*Quercus robur*; Plomion et al 2016). Zusätzlich sind für immer mehr Gene die biologischen Funktionen bekannt. Dies erleichtert die Planung und Interpretation von Studien zur lokalen Anpassung.

Populations- und Landschaftsgenomik

Dass die natürliche Auslese zu grossen Unterschieden in Allelhäufigkeiten zwischen Populationen führen kann (Abbildung 2b), macht sich die Populationsgenomik (Hohenlohe et al 2010) zunutze und sucht nach solchen stark differenzierten Stellen im Genom (sog. Ausreisseranalyse). Die Landschaftsgenomik (Sork et al 2013) hingegen sucht mittels Umweltassoziationsanalysen (Übersicht in Rellstab et al 2015) nach einem Zusammenhang zwischen Standorteigenschaften und Allelhäufig-

keiten (Abbildung 2c). Eine Herausforderung besteht darin, genaue und verlässliche standortspezifische Umweltdaten zu sammeln. Topografische (z.B. Hangneigung, Exposition) und klimatische Faktoren (z.B. Temperatur, Niederschlag, Sonneneinstrahlung) sind oft bekannt, während Bodeneigenschaften (z.B. Nährstoffe, pH, Austrocknungsgefahr) oder biotische Faktoren (z.B. Frassdruck, Parasitenbefall) meist nur mit grossem Aufwand zu bestimmen sind. Die Landschaftsgenomik bietet nicht nur die Möglichkeit, die heutige Angepasstheit zu beurteilen. Dank detaillierter regionaler Klimaprognosen kann auch die potenzielle zukünftige Fehlanpassung abgeschätzt werden. Damit ist es theoretisch möglich, Einzelbäume oder Saatgut zu analysieren und abzuschätzen, in welcher Region diese Genotypen unter dem Klimawandel die höchste Fitness haben werden.

Populations- und Landschaftsgenomik stossen jedoch auch an Grenzen. Bei Waldbaumarten fehlen oft die genetischen Sequenzdaten, weil insbesondere Nadelbäume riesige Genome haben. Zum Beispiel besteht das Genom der nordamerikanischen Weihrauchkiefer (*Pinus taeda*) aus 22 Milliarden Nukleotiden (Zimin et al 2014) und ist damit siebenmal grösser als dasjenige des Menschen. Dabei unterscheidet sich die Anzahl Gene bei den verschiedenen Arten kaum. Der Unterschied rührt vor allem von repetitiven Sequenzen her, die bei der Weihrauchkiefer über 80% des Genoms ausmachen. Die wichtigste Einschränkung von Populations- und Landschaftsgenomik ist aber die rein korrelative Natur der Analysen. Wird zum Beispiel eine Assoziation zwischen einem Gen und einem Umweltfaktor gefunden, heisst das noch nicht, dass dieses Gen auch wirklich direkt die Fitness beeinflusst. Darum sind Assoziationsanalysen häufig ein erster Schritt, um Kandidatengene zu identifizieren. In weiteren Schritten sollten diese Kandidaten verifiziert werden, zum Beispiel durch die Bestätigung der Korre-



Abb 3 Die Eichen (hier eine Flaumeiche aus Beillon im Wallis) machen in der Schweiz heute nur 2% der Anzahl Bäume aus. Sie dürften aber vom Klimawandel profitieren, da sie höhere Temperaturen bevorzugen und eine grössere Trockenheitsresistenz aufweisen als andere Baumarten. Foto: Sabine Brodbeck

lation in zusätzlichen Beständen oder durch Verpflanzungsexperimente. Mit diesen wird getestet, ob die identifizierten Allele unter gewissen Umweltbedingungen tatsächlich vorteilhaft sind.

Landschaftsgenomik bei Waldbäumen

Eine der ersten Landschaftsgenomik-Studien bei Waldbaumarten zeigte, dass die Allelfrequenzen gewisser SNPs der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) nicht nur mit deren Winterhärte, sondern auch mit den an den Herkunftsstandorten herrschenden Tem-

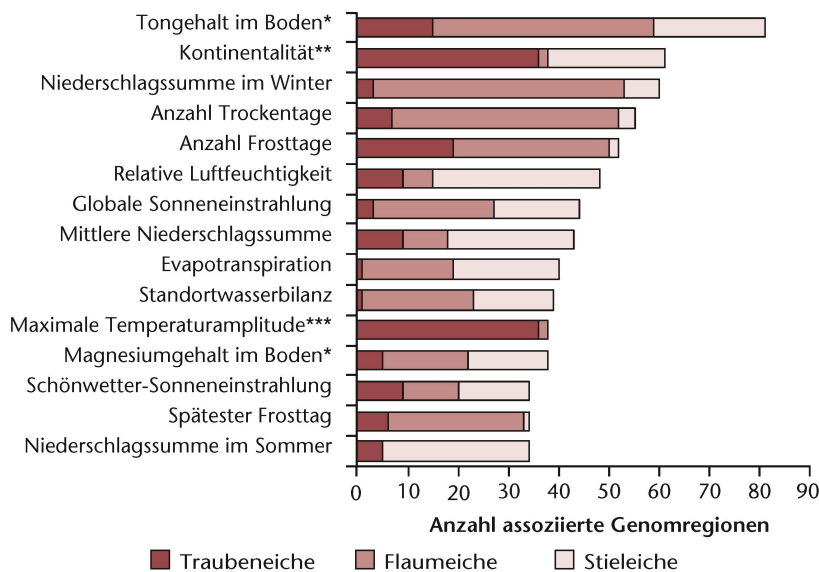


Abb 4 Die 15 am häufigsten mit genetischen Markern assoziierten Umweltfaktoren in den drei untersuchten Eichenarten, sortiert nach abnehmender Häufigkeit der summierten Assoziationen. * in 0–40 cm Tiefe, ** maximaler Jahrestemperaturunterschied, *** in der Vegetationsperiode.

peraturen im Nordwesten der USA korrelierten (Eckert et al 2009). Diese Bestätigung der Dreiecksbeziehung Umwelt–Genotyp–Phänotyp (Abbildung 1) ist ein starker Hinweis dafür, dass diese Loci tatsächlich adaptiv sind und dass die Temperatur für diese Art bei der natürlichen Auslese sehr wichtig ist. Auch für in der Schweiz beheimatete Baumarten gibt es Untersuchungen: Bei vier Koniferenarten (Weisstanne [*Abies alba*], Lärche [*Larix decidua*], Arve [*Pinus cembra*] und Bergföhre [*Pinus mugo*]) der Alpen und des Apennins fanden Mosca et al (2012) viele Assoziationen der genetischen Variation mit niederschlags- und temperaturbezogenen Faktoren, insbesondere den Jahrestiefsttemperaturen. Bei der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) kombinierten De Kort et al (2014) Experimente mit Umweltassoziationsstudien und konnten zeigen, dass adaptive genetische Variation und phänotypische Merkmale – insbesondere Blattgrösse und Phänologie – mit der Temperatur korrelierten. Bäume von wärmeren Standorten hatten kleinere Blätter, vermutlich weil kleinere Blätter weniger Wasser verlieren als grössere.

Lokale Anpassung bei der Eiche

Die drei häufigsten Eichenarten der Schweiz, die Trauben- (*Q. petraea*), die Flaum- (*Q. pubescens*, Abbildung 3) und die Stieleiche (*Q. robur*), machen etwa 2% der Waldbäume der Schweiz aus (Cioldi et al 2010). Dieser Anteil dürfte als Folge der Klimaerwärmung zunehmen (Hanewinkel et al 2013), weil insbesondere die Trauben- und die Flaumeiche als trockenheitsresistent gelten. Da für die Eiche inzwischen viele genomische Daten vorhanden sind, war sie wiederholt Objekt von Studien zur lokalen Anpassung, insbesondere bezüglich Temperatur und Trockenheit (z.B. Alberto et al 2013).

Rellstab et al (2016) untersuchten die adaptive genetische Variation von 71 autochthonen Beständen aller drei Eichenarten aus der ganzen Schweiz. Dabei wurden in 94 Kandidatengenomen insgesamt über 3500 SNPs gefunden und mit mehr als 30 Umweltfaktoren der Kategorien Topografie, Klima und Boden (am Standort gemessen) in Bezug gesetzt. Hunderte von SNPs waren mit mindestens einem Umweltfaktor korreliert. Ausser beim Tongehalt im Boden unterschied sich die Anzahl Assoziationen der wichtigsten Umweltfaktoren deutlich zwischen den Arten (Abbildung 4). Vor allem temperatur- und niederschlagsbezogene Faktoren waren von Bedeutung; Topografie, Sonneneinstrahlung und die restlichen untersuchten Bodenfaktoren spielten meist eine kleinere Rolle. In einem Gen (Galactinol Synthase 1) war es der gleiche SNP, der in allen drei Arten mit der jährlichen Niederschlagssumme korrelierte (Abbildung 5). Galactinol Synthase 1 ist ein Schlüsselenzym bei der pflanzeigenen Synthese von Kohlenhydraten und wird unter anderem bei Salz- und Trockenstress vermehrt produziert.

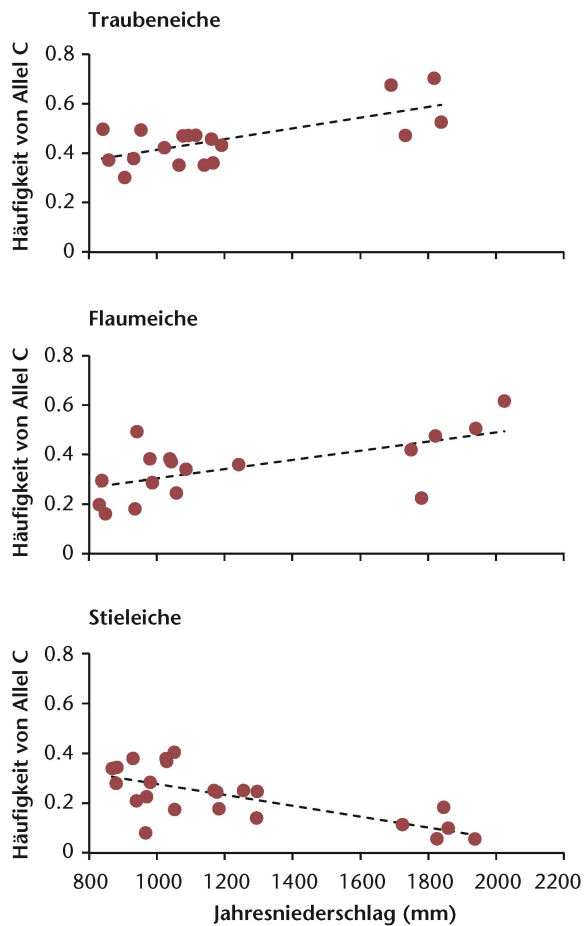


Abb 5 Assoziation eines C/T-SNPs im Gen *Galactinol Synthase 1* mit dem Jahresniederschlag in allen drei untersuchten Eichenarten.

Die Studie von Rellstab et al (2016) schätzte zudem die potenzielle genetische Anpasstheit an zukünftige (modellerte) Klimabedingungen ab. Dabei zeigte sich, dass zum Teil beträchtliche Änderungen der Allelhäufigkeiten (bis zu 50% in einzelnen Beständen) nötig sind, um für zukünftige Umweltbedingungen gewappnet zu sein. Die Stieleiche scheint am besten an die modellierten höheren Temperaturen angepasst zu sein. Bezüglich zukünftig reduzierter Wasserverfügbarkeit hingegen war es die Traubeiche, und auch in kleinerem Masse die Flaumeiche, deren Bestände genetisch am besten für die Zukunft vorbereitet scheinen. Interessanterweise deckt sich dieser Befund mit den ökologischen Präferenzen der Eichenarten, kommt die Stieleiche doch heute schon an wärmeren, die Trauben- und die Flaumeiche an eher trockenen Standorten vor.

Es ist allerdings schwierig, vorauszusagen, wie die einzelnen Eichenbestände konkret auf den fortschreitenden Klimawandel reagieren werden. Die grossen theoretisch nötigen Änderungen der Allelhäufigkeiten sind dank des hohen Genflusses zwischen den Beständen womöglich realisierbar. Die lokalen Bestände könnten sich also dank dem Eintrag von Erbgut aus besser angepassten Provenienzen oder Arten anpassen. Zum Beispiel könnte sich im Erbgut

der Stieleiche, die sich mit den anderen zwei Arten kreuzen kann, vorteilhaftes Erbgut der beiden trockenheitsresistenteren Eichenarten festsetzen. Sollte die Anpassung der lokalen Bestände trotz Genfluss nicht mit dem Klimawandel mithalten können, würden die Bestände durch Samenausbreitung wohl allmählich von Provenienzen oder Arten aus wärmeren und trockeneren Regionen verdrängt. An den Stieleichenstandorten der Alpennordseite ist zum Beispiel wegen zunehmender Trockenheit eine Artverschiebung in Richtung Trauben- oder gar Flaumeiche zu erwarten. Die Reaktion der Eiche auf den Klimawandel wird also aus dem Zusammenspiel von genetischer Variation, Anpassung, Genfluss und zwischenartlicher Kreuzung bestimmt werden (Kremer 2010).

Lokale Anpassung bei der Buche

Die Buche ist die häufigste Laubbaumart im Schweizer Wald und in tieferen Lagen vielerorts bestandesbildend (Cioldi et al 2010). Sie ist anfälliger auf Trockenheit als manch andere Laubbaumart, wie ihr stark reduziertes Wachstum im sehr trockenen Jahr 2003 zeigt (Leuzinger et al 2005). Dennoch kommt sie auch in der Schweiz auf Böden mit geringer Wasserspeicherkapazität vor. Buchenbestände von trockenen und feuchten Standortpaaren sind genetisch differenziert (Ausreisseranalyse in Pluess & Weber 2012). Ob sie an weitere Umweltfaktoren (Topografie, Klima, Boden) angepasst ist, wurde in 78 Buchenprovenienzen mit 114 SNPs in 52 Kandidatengen untersucht (Pluess et al 2016). In der Umweltassoziationsanalyse korrelierten 16 SNPs aus 10 Genen mit 35 der 87 untersuchten Umweltfaktoren (Abbildung 6), wobei Bodenfaktoren und Strahlung keine signifikanten Effekte aufwiesen. Die Assoziationen spiegeln die Genfunktionen wider: So korrelieren zum Beispiel die Allelfrequenzen von SNPs in zwei Genen (Kalium Transporter 2 und Pectinesterase Inhibitor 40), die für ihre Abhängigkeit mit der Wasserverfügbarkeit bekannt sind, nur mit Niederschlags- und Trockenheitsfaktoren.

Die Resultate der Studie deuten darauf hin, dass Genvarianten, die in einer trockeneren Umwelt von Vorteil sind, heute schon in Schweizer Buchenbeständen vorkommen. Das Muster der neutralen genetischen Variation zeigte zudem, dass die Standorte durch Genfluss weiträumig miteinander vernetzt sind und somit vorteilhafte Gene durch Ausbreitung an zukünftig trockenere Standorte gelangen können (Pluess et al 2016).

Bedeutung genetischer Untersuchungen für die Waldbewirtschaftung

Obige Ausführungen zeigen, warum genetische Untersuchungen im Waldbau wichtig sein können. Einerseits kann damit die neutrale und die

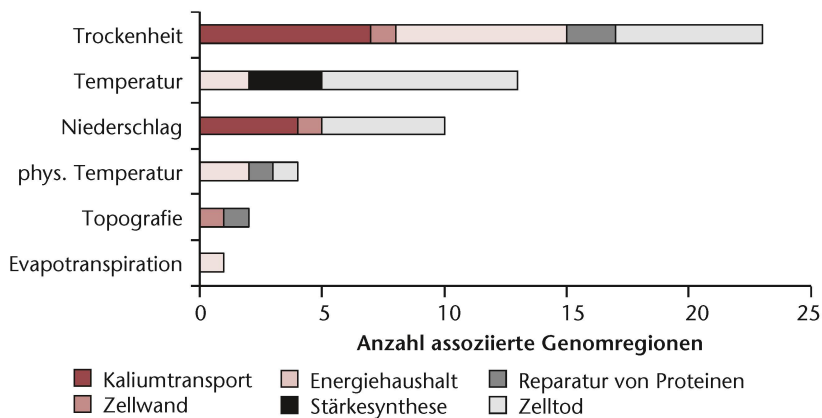


Abb 6 Anzahl Gen-Umwelt-Assoziationen in 78 Schweizer Buchenprovenienzen. Für die Darstellung wurden die Gene in sechs Funktionsklassen und die untersuchten Umweltfaktoren in sechs Gruppen eingeteilt. Trockenheitsindizes beinhalten eine Kombination von Bodeneigenschaften und Niederschlag. Temperatur und Niederschlag beschreiben Mittelwerte bzw. Summen und Variationen in unterschiedlichen Perioden des Jahres. Physiologische Temperatur bedeutet zum Beispiel Wärmesumme oder frostfreie Perioden.

adaptive genetische Vielfalt eines Bestandes abgeschätzt werden. Andererseits ist es nun möglich, Bäume oder Saatgut an adaptiven Loci zu charakterisieren und so zu ermitteln, ob diese an die heutigen oder zukünftigen Umweltbedingungen angepasst sind. Dazu reicht eine Gewebeprobe (zum Beispiel ein Blatt), aus der die DNA extrahiert und der Genotyp bestimmt wird. Vorhandene vorteilhafte Allele können dann an den spezifischen Standorten gefördert werden, entweder durch Eliminierung von nicht angepassten Bäumen oder durch Verwendung von angepasstem Saatgut. Die Untersuchung der Gen-Umwelt-Assoziationen steckt aber noch in den Anfängen und ist mit vielschichtigen Unsicherheiten behaftet. Diese betreffen einerseits die Bedeutung der als adaptiv gefundenen Gene und andererseits die Klimaprognosen, die fortlaufend angepasst werden und oft räumlich interpoliert sind. Ausserdem können klimatische Extremereignisse wie Spätfröste, die bei der natürlichen Auslese eine wichtige Rolle spielen, kaum vorhergesehen werden und sind bei solchen Untersuchungen nicht miteinbezogen.

Eine für die Praxis wichtige Frage lautet: Werden Pflanzungen in Zukunft wichtiger? Ein Ansatz, der vor allem in Nordamerika intensiv diskutiert wird, ist die «Assisted Migration» (McLachlan et al 2007). Dieses ökologisch orientierte und ursprünglich auf Arten bezogene Konzept schlägt vor, Saat- oder Pflanzgut aus Gebieten zu verwenden, in denen heute die für die Zukunft prognostizierten Umweltbedingungen herrschen (siehe auch Holderegger 2016, dieses Heft; Sperisen et al 2016). Transfers von Vermehrungsgut über grosse Distanzen haben eine lange forstliche Tradition (Fady et al 2016), wurden aber vorwiegend aus ökonomischen Überlegungen gemacht (z.B. slawonische Eichen, Douglasie, Roteiche) und hatten zum Teil schwerwiegende

Folgen (z.B. Weymouth-Kiefer; Fady et al 2016). Das Konzept der Assisted Migration könnte auch auf genetischer Ebene angewendet werden (z.B. McLane & Aitken 2012), indem die Verschiebung ausgewählter Herkünfte einer Art auf Klimaprognosen und umweltassoziierte Allelverbreitung abgestützt wird. Man könnte also bei der Waldverjüngung Saat- und Pflanzgut verwenden, das die vorteilhaften Allele für die zukünftigen lokalen Bedingungen bereits enthält. Dabei stellt sich aber auch die grundsätzliche Frage, ob die heute verjüngten Bestände gegenüber den Adultbäumen nicht bereits an veränderte Umweltbedingungen angepasst und somit fit für die Zukunft sind. Der Umstand, dass die natürliche Auslese vorwiegend im Jungstadium stattfindet, könnte dafür sprechen, innerhalb einer Art Adultbäume mit denjenigen Allelen zu fördern, die heute als lokal angepasst erscheinen; dies in der Annahme, dass die sich etablierenden Nachkommen dank phänotypischer Plastizität auch in Zukunft vital sein werden. So oder so wird es in nächster Zeit nicht möglich sein, alle relevanten Gene auf ihre Variation hin zu untersuchen und diese ökologisch einzuordnen.

Für den Waldbau bedeutet dies, dass wegen des Klimawandels der Erhaltung und der Förderung der genetischen Vielfalt eine noch grössere Bedeutung zukommt als bisher, da eine grosse genetische Vielfalt eine breite Basis für die natürliche Auslese schafft (Sperisen et al 2016). Eine grosse genetische Vielfalt findet man in grossen Beständen und in Beständen, die gut vernetzt sind. Die Vernetzung stellt den Genfluss sicher und fördert die Ausbreitung vorhandener genetischer Variation. Denn gerade Herkünfte aus dem südlichen Bereich eines Verbreitungsgebiets können Allele beherbergen, die in Zukunft weiter nördlich eine wichtige Rolle spielen könnten (Hampe & Petit 2005). Auf lokaler Ebene können Bäume freigestellt werden, damit sie blühen, bestäuben und bestäubt werden sowie ihre Samen ausbreiten können. Die Naturverjüngung sollte durch gezielte Auflichtung gefördert werden, damit sich neue Genotypen der natürlichen Auslese stellen können und sich der Bestand rasch anpassen kann. Zudem sollten Bedingungen geschaffen werden, bei denen auch zukunfts-trächtige, wenn auch konkurrenzschwächere Arten wie die Eichen aufkommen können.

Fazit

Die Untersuchung der genetischen Grundlagen der lokalen Anpassung ist wichtig und hilfreich, weil sie die sehr aufwendigen phänotypischen und experimentellen Ansätze (z.B. Provenienzversuche) teilweise ersetzen kann und zusätzliche Informationen, zum Beispiel die funktionelle Zuordnung der involvierten Gene, zu liefern vermag. Doch was bringt die Zukunft? Mit Sicherheit werden für im-

mer mehr Waldbaumarten Referenzgenome vorhanden sein. Diese werden bei populations- und landschafts-genomischen Untersuchungen eine grosse Hilfe sein. Um die bislang eher explorativ gewonnenen Erkenntnisse aus Umweltassoziationsstudien zu überprüfen, sollten gezielte Verpflanzungsversuche an unterschiedlichen Standorten durchgeführt werden. Zu hoffen ist, dass im Waldbau in Zukunft vermehrt genetische Erkenntnisse genutzt werden, insbesondere von Studien, die adaptive Variation untersuchen. Anhand neutraler genetischer Variation alleine kann nämlich keine Aussage über die lokale Anpassung gemacht werden.

Die grösste Herausforderung für die Praxis ist die Komplexität der adaptiven Prozesse, weil sehr viele zum Teil miteinander korrelierende Umweltfaktoren und gekoppelte Gene im Spiel sind. Zuverlässige genetische Schnelltests, mit denen man die Anpassung eines Baumes an zukünftige Bedingungen abschätzen kann, sind daher in naher Zukunft nicht zu erwarten. Die grösstmögliche Absicherung für die Zukunft erhält die Forstpraxis, wenn sie die Naturverjüngung fördert und innerhalb der Arten auf breite genetische Vielfalt hinwirkt, zum Beispiel durch Verwendung von vielfältigem Saatgut oder von Saatgutmischungen aus wärmeren oder trockeneren Regionen (Sperisen et al 2016). Dabei sollte auch die Artenvielfalt nicht vergessen gehen. Ausserdem sollte sich der Waldbau an natürlichen Prozessen orientieren, insbesondere an Genfluss und natürlicher Auslese (Fady et al 2016). So werden die besten Voraussetzungen geschaffen, dass Arten sich lokal halten und zukünftig passende Habitate besiedeln können. ■

Eingereicht: 20. November 2015, akzeptiert (mit Review): 26. Mai 2016

Dank

Wir danken Rolf Holderegger für Ideen und Diskussionen sowie der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL und dem Bundesamt für Umwelt (Projekt «QuercAdapt» des Forschungsprogramms «Wald und Klimawandel»), dem Schweizerischen Nationalfonds (Projekt «PiCadapt», CR32I3_149741) und dem Fonds zur Förderung forstlicher Forschung (ETH) für die finanzielle Unterstützung.

Literatur

- AITKEN SN, YEAMAN S, HOLLIDAY JA, WANG TL, CURTIS-MCLANE S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1: 95–111.
- ALBERTO FJ, DERORY J, BOURY C, FRIGERIO JM, ZIMMERMANN NE ET AL (2013) Imprints of natural selection along environmental gradients in phenology-related genes of *Quercus petraea*. *Genetics* 195: 495–512.

- CIOLDI F, BALTENSWEILER A, BRÄNDLI U, DUC P, GINZLER C ET AL (2010) Waldressourcen. In: Brändli UB, editor. Schweizerisches Landesforstinventar: Ergebnisse der dritten Erhebung 2004–2006. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL. pp. 31–113.
- DE KORT H, VANDEPITTE K, BRUUN HH, CLOSSET-KOPP D, HONNAY O ET AL (2014) Landscape genomics and a common garden trial reveal adaptive differentiation to temperature across Europe in the tree species *Alnus glutinosa*. *Mol Ecol* 23: 4709–4721.
- ECKER AJ, BOWER AD, WEGRZYN JL, PANDE B, JERMSTAD KD ET AL (2009) Association genetics of coastal Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*, Pinaceae). I. Cold-hardiness related traits. *Genetics* 182: 1289–1302.
- ENGLER A (1905) Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Erste Mitteilung. *Mitt Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL* 8: 81–236.
- FADY B, COTTRELL J, ACKZELL L, ALÍA R, MUYS B ET AL (2016) Forests and global change: what can genetics contribute to the major forest management and policy challenges of the twenty-first century? *Reg Environ Change* 16: 927–939.
- HAMPE A, PETIT RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol Lett* 8: 461–467.
- HANEWINKEL M, CULLMANN DA, SCHELHAAS MJ, NABUURS GJ, ZIMMERMANN NE (2013) Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat Clim Chang* 3: 203–207.
- HOHENLOHE PA, PHILLIPS PC, CRESKO WA (2010) Using population genomics to detect selection in natural populations: key concepts and methodological considerations. *Int J Plant Sci* 171: 1059–1071.
- HOLDEREGGER R (2016) Vielfältige Anwendungen genetischer Methoden im Wald. *Schweiz Z Forstwes* 167: 308–315. doi: 10.3188/szf.2016.0308
- KAWECKI TJ, EBERT D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecol Lett* 7: 1225–1241.
- KREMER A (2010) Evolutionary responses of European oaks to climate change. *Irish Forestry* 67: 53–65.
- LANGLET O (1971) Two hundred years genecology. *Taxon* 20: 653–721.
- LEUZINGER S, ZOTZ G, ASSHOFF R, KÖRNER C (2005) Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol* 25: 641–650.
- LINNAEUS C (1739) Rön om wäxters plantering, grundat på naturen. *K. Sven. vetensk. akad. handl.* 1.
- MCLACHLAN JS, HELLMANN JJ, SCHWARTZ MW (2007) A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conserv Biol* 21: 297–302.
- MCLANE SC, AITKEN SN (2012) Whitebark pine (*Pinus albicaulis*) assisted migration potential: testing establishment north of the species range. *Ecol Appl* 22: 142–153.
- MOSCA E, ECKER AJ, DI PIERRO EA, ROCCHINI D, LA PORTA N ET AL (2012) The geographical and environmental determinants of genetic diversity for four alpine conifers of the European Alps. *Mol Ecol* 21: 5530–5545.
- NAMKOONG G (1979) Introduction to quantitative genetics in forestry. Washington DC: US Forest Service, Techn Bull 1588. 352 p.
- NYSTEDT B, STREET NR, WETTERBOM A, ZUCCOLO A, LIN YC ET AL (2013) The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature* 497: 579–584.
- PLOMION C, AURY JM, AMSELEM J, ALAÏTABAR T, BARBE V ET AL (2016) Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Mol Ecol Resour* 16: 254–265.
- PLUESS AR, FRANK A, HEIRI C, LALAGÜE H, VENDRAMIN GG ET AL (2016) Genomic-environment association study suggests local adaptation to climate at the regional scale in *Fagus sylvatica*. *New Phytol* 210: 589–601.

- PLUESS AR, WEBER P (2012) Drought-adaptation potential in *Fagus sylvatica*: Linking moisture availability with genetic diversity and dendrochronology. PLOS ONE 7: e33636.
- RELLSTAB C, GUGERLI F, ECKERT A, HANCOCK A, HOLDEREGGER R (2015) A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. Mol Ecol 24: 4348–4370.
- RELLSTAB C, ZOLLER S, WALTHERT L, LESUR I, PLUESS AR ET AL (2016) Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) in respect to present and future climatic conditions. Mol Ecol. doi: 10.1111/mec.13889
- REMUND J, AUGUSTIN S (2015) Zustand und Entwicklung der Trockenheit in Schweizer Wäldern. Schweiz Z Forstwes 166: 352–360. doi: 10.3188/szf.2015.0352
- SORK VL, AITKEN SN, DYER RJ, ECKERT AJ, LEGENDRE P ET AL (2013) Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. Tree Genet Genomes 9: 901–911.
- SPERISEN C, PLUESS AR, AREND M, BRANG P, GUGERLI F ET AL (2016) Erhaltung genetischer Ressourcen im Schweizer Wald – heutige Situation und Handlungsbedarf angesichts des Klimawandels. In: Pluess AR, Augustin S, Brang P, editors. Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bern: Haupt. pp. 367–383.
- TUSKAN GA, DIFAZIO S, JANSSON S, BOHLMANN J, GRIGORIEV I ET AL (2006) The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). Science 313: 1596–1604.
- ZIMIN A, STEVENS KA, CREPEAU M, HOLTZ-MORRIS A, KORIBINE M ET AL (2014) Sequencing and assembly of the 22-Gb Loblolly Pine genome. Genetics 196: 875–890.
- ZINGG A (2009) Was lehrt uns die Ertragskunde hinsichtlich nachhaltiger Ressourcennutzung im Wald? Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL, Forum Wissen. pp. 67–76.

L'adaptation locale des essences forestières: les processus génétiques et son interprétation dans un contexte de changement climatique

Les arbres forestiers vont devoir s'adapter à des changements climatiques importants dans le futur, ainsi les processus génétiques vont jouer un rôle essentiel. Grâce aux progrès technologiques, il est aujourd'hui possible d'identifier la signature de la sélection naturelle et de l'adaptation locale dans le génome. Les études d'associations environnementales ont pour but d'associer des motifs génétiques avec des paramètres environnementaux qui décrivent l'habitat. Des études récentes – y compris nos analyses sur les chênes et les hêtres en Suisse – montrent que les arbres forestiers sont génétiquement différents le long de divers gradients environnementaux. De nombreux gènes peuvent être détectés comme pouvant jouer un rôle dans l'adaptation à ces facteurs environnementaux, notamment à la température et aux précipitations. En se fondant sur de tels résultats, nous pouvons identifier des arbres ou des populations qui sont adaptés aux futures conditions, et leurs graines peuvent être éventuellement utilisées pour la gestion forestière. Du fait que ce type d'approche est encore à ses débuts, parce que les interactions génome-environnement sont complexes, les stratégies de gestions doivent se concentrer sur la conservation de la diversité génétique (adaptative), la régénération naturelle et la connectivité entre les populations. Ceci créerait la base naturelle de l'adaptation des populations forestières aux nouvelles conditions environnementales.

Local adaptation in forest trees: genetic processes and relevance under climate change

Forest trees will have to adapt to future climatic changes, a process that will comprise genetic changes as a key component. Owing to technological advances it is now possible to identify the signature of natural selection and local adaptation in the genome. Environmental association analyses aim at associating adaptive genetic patterns with environmental parameters describing the local habitat. On the basis of such studies – including own investigations using oak and beech in Switzerland –, we show that forest trees are genetically differentiated along various environmental gradients, especially temperature and precipitation. Numerous genes could be found that presumably play a role in the adaptation to such environmental factors. Based on these findings, one could identify trees or stands that are adapted to future local conditions, and respective seed material could be considered in silviculture. Because such approaches are still in their infancy and because genome-environment interactions are complex, management strategies should focus on the preservation of (adaptive) genetic diversity, natural regeneration, and connectivity among stands. This would set the basis for the local adaptation of forest stands to altered environmental conditions by natural processes.