

pp. (1974). — BOGYO, T. P. and BECKER, W. A.: Exact confidence intervals for genetic heritability estimated from paternal half-sib correlations. *Biom.* 19: 444—496 (1963). — CLERMONT, L. P. and SCHWARTZ, H.: The chemical composition of Canadian woods. I. Resources and Develop.. Forest Products Lab. Div. 4 pp. Reprinted from *Pulp and Pap. Mag. Can.* 52 (1951). — DOUGLAS, A. W.: On levels of significance. *Data Anal. and Syst. Br., Comp. and App. Statist. Dir., Environ. Can., Ottawa, Output No. 3: 36—49* (1979). — DRAPER, N. R. and SMITH, H.: *Applied regression analysis*. Second Edition, John Wiley & Sons Inc., New York. xiv + 709 pp. (1981). — FORD-ROBERTSON, F. C. (Ed.): *Terminology of forest science, technology practice and products*. English-language version. FAO/IUFRO Multilingual Forestry Terminology Series No. 1, Soc. Amer. Forest., Washington, D.C., U.S.A. xxi + 348 pp. (1971). — GILMORE, A. R. and JOKELA, J. J.: Relationship of wood specific gravity, height and diameter of white pine to geographic source of seed. *Univ. Illinois, Agr. Exp. Sta., Dep. Forest., Forest. Res. Rep. No., 78-1, 2 pp.* (1978). — HALE, J. D.: The definition of normal characteristics of wood of variable species. Recent advances in Botany, Univ. of Toronto Press (1961). — HALE, J. D.: Minimum requirements for defining species norms for quality of variable woods. *Proc. 47th Annu. Meeting Tech. Ass. Pulp and Pap. Ind., New York, New York, Feb. 1962, Published in Tech. Ass. Pulp and Pap. Ind. 45 (7): 538—542* (1962). — KER, M. F.: Metric yield tables for the major forest cover types of Newfoundland. *Environ. Can., Forest Serv., Inform. Rep. N-X-141. iii + 79 pp.* (1976). — KHALIL, M. A. K.: Genetic variation in black spruce (*Picea mariana* (MILL.) B.S.P.) in Newfoundland. *Silv. Genet.* 24 (4):

88—96 (1975). — KHALIL, M. A. K.: Ten year results of regional black spruce provenance study in Newfoundland. *Environ. Can., Forest Serv., Inform. Rep. N-X-200, 43 pp.* (1981). — KHALIL, M. A. K.: Genetics of cone morphology of black spruce (*Picea mariana* (MILL.) B.S.P.) in Newfoundland, Canada. *Silv. Genet.* 33: 101—109 (1984). — LADELL, J. L.: Variation outward and some internal correlations in the wood of black spruce, *Picea mariana* (MILL.) B.S.P. *Ont. Res. Found., Sheridan Park, Ont., Can., Occas. Pap., 34 pp. + 5 tables, 10 figs.* (1971). — NAMKOONG, G., BAREFOOT, A. C. and HITCHINGS, R. G.: Evaluating control of wood quality through breeding. *Tech. Ass. Pulp and Pap. Ind.* 52 (10): 1935—1938 (1969). — OLESEN, P. O.: The effect of cyclophysis on tracheid width and basic density in Norway spruce. *Akademisk Forlag, København. Forest Tree Impr.* 15, 80 pp. (1982). — ROWE, J. S.: Forest regions of Canada. *Dep. Environ., Can., Forest. Serv., Publ. No. 1300. x + 172 pp. + 1 map* (1972). — RYDHOLM, S. A.: *Pulping processes*. John Wiley & Sons Inc., New York. ix + 1269 pp. (1967). — SMITH, D. M.: Rapid measurement of tracheid cross-sectional dimensions of conifers. Its application to specific gravity determinations. *Forest Prod. J.* 15: 325—334 (1965). — STEEL, R. G. D. and TORRIE, J. H.: *Principles and procedures of statistics: A biometrical approach*. 2nd Ed. McGraw-Hill Book Co., New York. xxi + 633 pp. (1980). — SWIGER, L. A., HARVER, W. R., EVERSE, D. O. and GREGORY, K. E.: The variance of intraclass correlation involving groups with one observation. *Biom.* 20: 818—826 (1964). — VAN BUIJTENEN, J. P., ALEXANDER, S. D., EINSPAHR, D. W., FERRIE, A., HART, T., KELLOGG, R. M. and ZOBEL, B.: *Quality control in the forest and in the mill*. *Tech. Ass. Pulp and Pap. Ind., CA Rep. No. 54, 96 pp.* (1974).

Umweltbelastung und Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen

VON H.-R. GREGORIUS, H. H. HATTEMER, F. BERGMANN
UND G. MÜLLER-STARCK

Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung
der Georg-August-Universität Göttingen,
Büsgenweg 2,
D-3400 Göttingen

(Eingegangen 12. August 1985)

Zusammenfassung

In diesem Land hat die rasche Zunahme der Belastung von Waldökosystemen durch anthropogen bedingten Umweltstress dazu geführt, daß bereits über die Hälfte des Waldbestandes akute Schäden zeigt und das Ausmaß der Sekundärschäden unübersehbar ist. Die Fachliteratur liefert inzwischen zahlreiche Hinweise dafür, daß die Wirkung von Umweltbelastungen genetisch selektiv ist. Letzteres hat in Verbindung mit den allgemeinen Streßwirkungen von Umweltbelastungen den Verlust genetischer Vielfalt und die damit verbundene Aushöhlung der ohnehin eingeschränkten natürlichen Anpassungsfähigkeit der gegenwärtigen Waldbaumgeneration zur Folge. Diese Anpassungsfähigkeit hat in der Vergangenheit flexible Reaktionen auf Umweltänderungen ermöglicht, und das Überleben bis zur Gegenwart sichergestellt. Die grundlegenden Prinzipien der Anpassung an verschiedene Formen von Umweltänderungen werden ausführlich dargestellt und die Charakteristika von Waldbäumen angesprochen. Bei aller Vielgestaltigkeit genetischer Anpassungsmechanismen bei Waldbäumen kann aufgrund experimentell belegter Erkenntnisse und allgemeingültiger Überlegungen davon ausgegangen werden, daß hohe genetische Vielfalt bzw. Diversität und hohe Heterozygotie notwendige Voraussetzungen für die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen und damit für die Stabilität der von ihnen getragenen Ökosysteme sind.

Daher sind alle Maßnahmen und Einflüsse abträglich, welche diese genetischen Voraussetzungen einschränken.

Zum einen werden Folgewirkungen forstlicher Maßnahmen, wie etwa die Auswahl von Vermehrungsgut und die Bestandesgründung beschrieben, wobei die besondere Bedeutung der sexuellen Reproduktion für die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit hervorgehoben wird. Aus dem Bereich der Züchtung und des Waldbaues resultierende Einschränkungen der Anpassungsfähigkeit können sich in einer Situation ungewöhnlich rasch sich verschlechternder Umweltbedingungen als besonders nachteilig für die Überlebensfähigkeit von Waldbaumpopulationen erweisen. Zum anderen stellen sich zur Zeit die durch Immissionsbelastungen bedingten genetischen Konsequenzen so einschneidend dar, daß eine Neuorientierung herkömmlicher Verfahrensweisen in der Forstpflanzenzüchtung und in den davon betroffenen Teilen des Waldbaues unumgänglich erscheint.

Als Grundlage für die Planung praktischer Maßnahmen wird ein Katalog von grundlegenden Empfehlungen gegeben, um durch wirkungsvollere Nutzung der noch vorhandenen genetischen Vielfalt eine weitestmögliche Erhaltung der natürlichen Anpassungsfähigkeit sicherzustellen. Der gegenwärtige Kenntnisstand läßt den Schluß zu, daß der Primat der sexuellen Reproduktion nicht nur für die Erzeugung von forstlichem Vermehrungsgut zu gelten hat, sondern auch für die Form der Genkonservierung: Die Einlagerung von Samen dient der Erhaltung genetischer Vielfalt ungleich wirksamer, als dies jede Form der Klonkonservierung zu leisten imstande wäre. Genkonservierung ist jedoch nur eine flankierende Maßnahme der absolut vorrangigen Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von

Waldbaumpopulationen, welche natürlich nur in situ geschehen kann.

Das Problem der Erhaltung der genetischen Vielfalt und damit der Anpassungs- und Überlebensfähigkeit kann nicht mit herkömmlicher züchterischer Methodik angegangen werden, da diese zwangsläufig und sachlich begründet andere Zielsetzungen verfolgt. Darauf abzielende Maßnahmen des Gesetzgebers oder Absichtserklärungen politisch maßgeblicher Gremien münden in herkömmliche forstliche Strategien, welche den gegenwärtigen Herausforderungen im Grundsatz nicht gerecht werden können. Essentiell notwendig ist vielmehr die gemeinsame Erarbeitung eines auf genetischen Erkenntnissen und Forschungsergebnissen beruhenden konkreten Programms zur Erfassung und Erhaltung genetischer Vielfalt. Einige Empfehlungen hierfür liegen bereits vor.

Alle Erfolgserwartungen finden jedoch eine definitive Grenze, wenn es nicht gelingt, die gegenwärtige Schadstoffbelastung der Waldökosysteme in den nächsten Jahren schnell und nachhaltig zu reduzieren.

Summary

In this country, the rapid increase in the stress on forest ecosystems by man-made environmental factors has led to the situation in which more than half of the forest shows acute damage, while the extent of secondary damage is incalculable. The relevant technical literature provides numerous indications that the effect of environmental stress is genically selective. The consequences of this selective effect, together with the general effects of environmental stress, lie in the loss of genetic multiplicity and in the related deterioration of the already limited natural adaptability of our forest tree populations. This adaptability has in the past made flexible reactions to environmental changes possible, thereby ensuring survival up to now. In this paper, the fundamental principles of adaptation to different forms of environmental changes are presented in detail, and the related characteristics of forest trees are discussed. In spite of the multiform mechanisms of genetic adaptation operating in forest trees, experimentally founded insights and general deliberation indicate that high levels of genetic multiplicity or diversity and of heterozygosity are necessary prerequisites for the preservation of the adaptability of forest tree populations and hence for the stability of the ecosystems which they support.

Therefore, all measures and influences are harmful which impair these genetic prerequisites. The consequences of measures, such as the choice of reproductive material and the establishment of forests, is described here with special emphasis on the importance of sexual reproduction for the preservation of adaptability. Reductions in adaptability proceeding from the fields of breeding and forest management can prove to be especially detrimental to the survival ability of forest tree populations in the presence of unusually rapid deterioration of environmental conditions. On the other hand, the genetic consequences of pollution are so severe that a new orientation of the conventional methods of forest tree breeding and forest management appears to be indispensable.

A list of basic proposals is given as the basis for the planning of practical measures in order to ensure the most effective preservation of natural adaptability by means of better utilization of the remaining genetic multiplicity. The present state of knowledge permits the conclusion that sexual reproduction is imperative not only for the production of forest reproductive material but also for the mode of gene conservation: The storage of seed is by far more effective for the preservation of genetic multiplicity than any form of clone conservation could possibly be. Gene conservation by itself is only an accompanying measure for the absolute pre-eminence of preserving adaptability of forest trees, which can of course only occur in situ.

The problem of the preservation of genetic multiplicity and hence of the adaptation and survival abilities cannot be tackled with conventional breeding methods, since these inevitably and in line with factual reasoning pursue different goals. Legislative measures or proposals made by politically influential bodies which aim at this imply conventional strategies which cannot meet the present challenges. On the contrary, the concerted creation of a concrete program for the surveyal and preservation of genetic multiplicity is absolutely necessary. It must be founded on genetic principles and experimental results. Proposals already exist.

However, all hope of success is in vain if we do not succeed in effecting a rapid and sustained reduction in the present pollution level of the forest ecosystems within the years ahead.

Key words: genetic system, genetic multiplicity and diversity, preservation of adaptability, heterozygosity, gene conservation, environmental pollution.

I. Ausgangssituation

Ausmaß der Schäden

Luftverunreinigungen und deren Folgeprodukte (kurz mit „Immissionen“ bezeichnet) verursachen derzeit die in diesem Jahrhundert schwersten Schäden in den Wäldern Mitteleuropas. Nach neuesten Erhebungen (ANONYMUS 1985a) sind bereits 50% der Waldfläche in der Bundesrepublik mehr oder weniger stark geschädigt, wobei die Baumarten Tanne mit nahezu 90% und die Fichte mit bis zu 60% am stärksten von Immissionsschäden betroffen sind. In den letzten Jahren zeigen sich zunehmend auch erhebliche Schäden bei der Kiefer, der Buche und der Eiche und es ist anzunehmen, daß weitere Baumarten in Mitleidenschaft gezogen werden.

Die Immissionseinwirkung breitet sich ständig aus und hat nach den zentraleuropäischen Mittelgebirgen nun auch die Waldgebiete im Flachland und in den alpinen Regionen erreicht. Da Dauer und räumliche Verbreitung von Immissionsbelastungen direkte Auswirkungen auf der Erholungspause und Regenerationsfähigkeit von Waldbeständen, Wuchsgebieten und Landschaften haben, muß der bereits als zu lang angesehene Zeitraum der Belastung als ernsthafte Bedrohung für die Existenz unserer Wälder angesehen werden (SCHOLZ und LORENZ 1984). Die durch Immissionsbelastungen induzierte Schwächung der Bäume bewirkt zugleich eine größere Disposition gegenüber sekundären Schadfaktoren (z. B. Insekten, Pilze, Frost) und damit die Tendenz zu einer steten Beschleunigung der Schadensentwicklung.

Da Bäume jedoch nur eine Komponente im Ökosystem Wald darstellen, wirken sich zwangsläufig irreversible Schäden an dieser wichtigsten auch auf die anderen Komponenten des Ökosystems aus, was zur Destabilisierung und letztlich zur Zerstörung dieses für uns so wichtigen Ökosystems führt. Darüber hinaus kann die Zerstörung des Ökosystems Wald auch andere Ökosysteme beeinträchtigen, die entweder benachbart sind oder auf ökologisch-physiologische Weise mit dem System „Wald“ verbunden sind.

Zukunftsprognosen hinsichtlich Minderung der als Schadensursachen identifizierten Immissionen

Unter den am häufigsten nachgewiesenen Schadstoffen befinden sich Schwefeldioxid (SO₂) und Stickoxide (NO_x), die in Verbindung mit Wasser (Regen, Nebel, Schnee usw.) sich in Säureformen umwandeln können. Hierauf ist vor allem der Anstieg der Azidität in Niederschlägen und Bö-

den zurückzuführen. Neben diesen Schadstoffen wird in letzter Zeit auch Oxidantien, wie dem Ozon (O₃) und dem Peroxyacetylnitrat (PAN), die beide aus NO_x unter UV-Einwirkung entstehen können, größere Bedeutung zugemessen (siehe Übersicht bei SCHOLZ und LORENZ 1984).

Wege zur raschen Reduzierung der Belastung für Wald-Ökosysteme mögen technisch zwar gegeben sein, sind aufgrund der gültigen Gesetzgebung jedoch nicht durchsetzbar. Die kürzlich ergangenen EG-Beschlüsse haben zudem gezeigt, wie langsam die Entwicklung im Bereich der Einschränkung von Emissionen fortschreitet. Im Rahmen der für die nächsten Jahre maßgeblichen Rechtsvorschriften ist eine Reduzierung der Immissionsbelastungen daher sehr unwahrscheinlich. Es spricht vieles für die Annahme, daß zunächst eine weitere Zunahme der Schadstoffemission und damit eine Verschärfung der Belastung nicht verhindert werden kann. Zwar bieten sich unter strenger Beachtung populationsgenetischer Grundlagen noch zahlreiche Möglichkeiten zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit und damit zur Erhöhung der Überlebensfähigkeit unserer Waldbaumpopulationen (vgl. hierzu Kap. IV), doch sind voraussichtlich alle Maßnahmen letztendlich zwecklos, wenn es nicht gelingt, die gegenwärtige Schadstoffbelastung in naher Zukunft drastisch zu reduzieren.

Experimentelle Befunde über genetische Selektionswirkungen von Immissionen

Immissionsschäden und die daraus resultierende Destabilisierung von Waldökosystemen können nicht losgelöst von populations- und ökologisch-genetischen Prozessen betrachtet werden. Zahlreiche Beobachtungen und Untersuchungen im Freiland führten nämlich zu dem Schluß, daß auch der Genotyp der Bäume die relative Toleranz bzw. Sensitivität gegen Immissionseinwirkung bedingt. Individuelle Unterschiede im Schädigungsgrad zwischen Bäumen immissionsbelasteter Bestände können nicht nur durch Standortheterogenität oder Konkurrenz erklärt werden, sondern sind auch auf genetische Unterschiede zurückzuführen (TZSCHACKSCH 1972, KRIEBEL und LEBEN 1981, MEJNARTOWICZ 1983, MÜLLER-STARCK 1985a, BERGMANN und SCHOLZ 1985). Der Anteil genetischer Variation an der Variation des Merkmals „Immissionstoleranz“ ist relativ hoch, wie Simulationsversuche mit Schadgasen unter kontrollierten Bedingungen (SCHOLZ *et al.* 1979, TZSCHACKSCH 1982 u. a.) und Feldversuche mit Klonen oder Nachkommenschaften zeigten (ROHMEDEK und v. SCHÖNBORN 1965, HOUSTON und STAIRS 1973, SCHOLZ und KNABE 1976, Übersicht bei KARNOSKY und HOUSTON 1978). Entsprechende Ergebnisse fanden sich auch bei Herkunftsversuchen, bei denen deutliche Unterschiede in der Immissionstoleranz zwischen Herkunftsgebieten festgestellt wurden (TZSCHACKSCH und WEISS 1972, KNABE 1985, LARSEN 1981).

Ein direkter Nachweis der Beziehung zwischen Schädigungsgrad und Genotyp ist nur durch die Verwendung von Genmarkern möglich, mit deren Hilfe die allelische Besetzung einzelner Genloci identifiziert werden kann. Bei Waldbäumen eignen sich hierfür vor allem Enzym-Polymorphismen, deren genetische Kontrolle geklärt ist, zumal auch bestimmte Enzymsysteme direkt in biochemischen Resistenzmechanismen der Pflanze gegen Schadstoffe involviert sind (siehe Übersichten bei JÄGER und KLEIN 1980, MEJNARTOWICZ 1984). Untersuchungen von immissionsgeschädigten Waldbäumen mit diesen Methoden wurden bislang nur von MEJNARTOWICZ (1983), SCHOLZ und BERGMANN (1984), MÜLLER-STARCK (1985a) und BERGMANN und SCHOLZ (in Vorbereitung) durchgeführt.

Während MEJNARTOWICZ (1983) Allel- und Genotyp-Unterschiede an einem Saure-Phosphatase-Genlocus zwischen mehr und weniger toleranten Bäumen eines durch Fluorwasserstoff und Schwefeldioxid belasteten Kiefernbestandes in Oberschlesien feststellen konnte, gelang es SCHOLZ und BERGMANN (1984), bei einem mit SO₂ begasten Fichten-Klonkollektiv Allel- und Genotyp-Unterschiede an mehreren Enzym-Genloci zwischen der am stärksten und der am wenigsten geschädigten Klongruppe nachzuweisen. Erste Untersuchungen an immissionsbelasteten Fichtenbeständen im Harz ließen erkennen, daß ähnliche genetische Unterschiede an denselben Enzym-Genloci auch zwischen den extremen Schadklassen im Freiland vorkommen (BERGMANN und SCHOLZ, in Vorbereitung). Beim Vergleich der Gen- und Genotyp-Häufigkeitsverteilungen an 12 Enzym-Genloci fiel auf, daß an einigen Genloci eine gerichtete Selektion gegen einzelne Allele vorzukommen scheint, während an anderen Genloci eine Genotypselektion in Richtung auf einen größeren Heterozygotiegrad bei der nichtgeschädigten Baumgruppe beobachtet wird.

Untersuchungen von MÜLLER-STARCK (1985a) an Buchen in einem immissionsbelasteten Altbestand des Nationalparks Bayerischer Wald zeigten, daß zwischen der Gruppe „toleranter“ Bäume und der Gruppe „sensitiver“ Bäume signifikante genetische Unterschiede vorkommen. Die an 14 Enzym-Genloci bestimmten Allel- und Genotyphäufigkeiten verteilten sich derart auf die beiden Baumgruppen, daß die „tolerante“ Gruppe 1/3 mehr Allele und Genotypen als die „sensitive“ Gruppe enthält. Dementsprechend übertraf die genetische Multilocus-Diversität (GREGORIUS 1978) der „toleranten“ Gruppe die der „sensitiven“ Gruppe um 138%. Der mittlere Heterozygotiegrad war bei der „toleranten“ Baumgruppe durchschnittlich um 15% größer. Statt einer genetischen Differenzierung an einzelnen Genloci zeigte sich unter den gegebenen Belastungsverhältnissen eine Begünstigung größerer genetischer Diversität und Heterozygotie (Begriffe s. Kap. II) unter Einbeziehung der meisten untersuchten Enzym-Genloci. Dieser Sachverhalt läßt sich als Reaktion auf die Komplexität der Umweltbelastungen interpretieren.

II. Anpassungsfähigkeit und Anpassungsvorgänge

Zur Abwägung der Konsequenzen, welche die oben dargestellte Situation für das Überleben unserer Wälder haben können, sollen hier noch einmal einige der wichtigsten Voraussetzungen für die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit natürlicher Populationen¹⁾ beschrieben werden. Anpassungsfähigkeit ist in diesem Zusammenhang immer relativ zu den jeweiligen Umweltbedingungen zu verstehen, welchen eine Population ausgesetzt ist. Der Verlust der Anpassungsfähigkeit einer Population an ihre Umweltbedingungen bedeutet schlicht die Unfähigkeit, diese Bedingungen zu überleben. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß Umweltbedingungen niemals konstant sind, selbst dann nicht, wenn Möglichkeiten der Kontrolle wie in der Landwirtschaft oder gar im Labor weitestgehend genutzt werden können. Auf landwirtschaftlichen Nutzflächen verbleiben z. B. trotz intensiver Bodenbearbeitung und Düngung immer noch die Unwägbarkeiten der Witterung und das Auftreten von Schadorganismen vielfältigster und völlig unvorhersehbarer Art. Selbst in extremsten Fällen wie etwa der Kultur von genau definierten Geweben unter Laborbedingungen zeigt sich immer erneut die Unmöglichkeit, ein Versuchsergebnis identisch zu reproduzieren. Sobald die Zellteilung einsetzt, konkurrieren die einzelnen

Zellen um das ihnen angebotene Substrat und schaffen dadurch füreinander sich ständig ändernde Umweltbedingungen. Dieses Beispiel macht einsichtig, um wieviel variabler die Umweltbedingungen von Individuen oder gar ganzen Populationen sein müssen. Hohe Umweltvariabilität bzw. -heterogenität ist also die unvermeidbare Voraussetzung, unter welchen die Einheiten der Anpassung, die Populationen, ihre Existenzfähigkeit beweisen müssen.

Die alles entscheidende Bedeutung, welche der Besitz unterschiedlicher Erbanlagen unter den Mitgliedern einer Population für deren Überlebensfähigkeit hat, kann in einfachster Weise am Beispiel des Melanismus beim Birkenspanner (*Biston betularia*) demonstriert werden. Der Birkenspanner tritt in zwei verschiedenen Formen auf, einer hellen, auf flechtenbewachsenen Baumrinden kaum zu erkennenden und einer dunklen sog. „carbonaria“-Form. Die Vererbung dieser beiden Formen ist im wesentlichen durch einen Genlocus mit zwei Allelen geregelt, wobei eines der beiden Allele über das andere dominant ist. Der Flechtenbewuchs macht es den natürlichen Feinden des Schmetterlings fast unmöglich, die helle Form auf den Baumrinden zu entdecken, während die carbonaria-Form leicht entdeckt werden kann. Demgemäß ist auch die dunkle Form in Gebieten mit normalem Flechtenbewuchs kaum vertreten. Bei Verlust des Flechtenbewuchses durch Luftverschmutzung kehrt sich das Bild jedoch um, da nun die Baumrinde dunkel ist. Hätte diese Schmetterlingsart neben dem Gen für Hellfärbung nicht auch ein solches für Dunkelfärbung besessen, so wäre sie bei Eintritt der Luftverschmutzung ausgestorben. Der Veränderung ihrer Umweltbedingungen, hier speziell der Dunkelfärbung der Rinde, konnte diese Art also nur durch einen Vorrat an genetischer Variation begegnen. Diese Beobachtung kann zu der Feststellung verallgemeinert werden: *Leben in der uns bekannten Form würde ohne genetische Vielfalt²⁾ bzw. Diversität³⁾ in den Populationen nicht existieren.*

Obwohl Umweltbedingungen in schier unvorstellbarer Zahl variieren können ist es doch möglich, sie relativ einfach nach Kriterien zu klassifizieren, welche sich an genetische Prinzipien der Anpassungsfähigkeit von Populationen orientieren. Dies soll im folgenden nun kurz erläutert werden.

Das Phänomen der Artenextinktion

Seit etwa 100 Jahren beobachtet man in zunehmendem Maße das Aussterben von Vogel-, Säugetier- und Blütenpflanzen-Arten. Nach neuesten Schätzungen stirbt weltweit pro Tag mindestens eine Art aus. Dieser Prozeß begann auf den Inseln und greift nun auch auf das Festland über (Soulé 1983).

¹⁾ Eine Population, häufig auch Mendel-Population genannt, ist ein Kollektiv zu generativer Reproduktion befähigter Organismen, von denen jedes Paar die Möglichkeit besitzt, (auch über mehrere Generationen hinweg) einen gemeinsamen Nachfahren zu haben.

²⁾ Die genetische Vielfalt einer Population ist die Anzahl genetisch unterschiedlicher Typen in dieser Population. Sie gliedert sich in die genische und die genotypische Vielfalt, wobei erstere die Anzahl unterschiedlicher Gene und letztere die Anzahl unterschiedlicher Genotypen in der Population angibt (vgl. Gregorius 1977).

³⁾ Die genetische Diversität einer Population mißt ihre genetische Vielfalt unter Berücksichtigung der relativen Häufigkeiten der einzelnen genetischen Typen. Sie entspricht der genetischen Vielfalt, falls alle genetischen Typen gleichhäufig sind, und wird umso kleiner, je mehr diese Typen in geringen Häufigkeiten vertreten sind (vgl. Gregorius 1978).

Inseln sind durch ihre begrenzten Landflächen und ihre gegenseitige Isolation charakterisiert. Folglich kann auf ihnen eine nur begrenzte Artenvielfalt, vertreten durch kleinere Populationen, existieren. Kleine Populationen können wiederum eine nur relativ geringe genetische Diversität besitzen, die aufgrund der Isolation auch nicht durch Migration zwischen den Inseln erhöht werden kann. Werden nun durch anthropogene Einflüsse die Umweltbedingungen auf einer Insel verändert, z. B. nur durch die Einführung eines neuen Krankheitserregers, so können einige Populationen aussterben, weil ihr Genbestand keine oder in zu geringer Zahl Resistenz gegenüber dem Krankheitserreger bedingende Gene besitzt. Der Verlust einer Art kann aber nun leicht den Zusammenbruch eines ganzen Ökosystems zur Folge haben, wenn dieses System ohnehin aus nur relativ wenigen Arten mit kleinen, genetisch wenig diversen Populationen besteht. Zahlreiche Belege hierfür kann man in der einschlägigen Fachliteratur finden (z. B. enthält das Buch von SCHONEWALD-Cox *et al.* viele Hinweise).

Man kann also festhalten: *Umweltbedingungen, welche zu kleinen und gegeneinander reproduktiv isolierten Populationen führen, können eine erhebliche Einschränkung der Anpassungsfähigkeit von Populationen und damit eine Destabilisierung des gesamten Ökosystems implizieren. Der eigentliche Grund hierfür liegt in der zu geringen genetischen Diversität der Populationen.*

Im Vergleich hierzu zeichnen sich Ökosysteme auf dem Festland durch größere Populationen und geringere Isolation zwischen Populationen aus. Die jeweilige artspezifische genetische Diversität ist damit größer, und die zuvor beschriebenen Gefahren sind geringer. Allerdings hat die starke Ausbreitung des Menschen dazu geführt, daß er nicht nur ihm unvorteilhaft erscheinende Arten einfach vernichtete, sondern durch „Urbarmachung“ und Zersiedlung zur Verkleinerung und reproduktiven Isolation von Populationen beitrug. Damit entstanden Situationen ähnlich denen auf Inseln, und die Artenextinktion kann aus den gleichen Gründen auch auf dem Festland grassieren.

Spezifische und komplexe Umweltänderungen

In ihrer Anpassung läuft eine Population immer hinter ihrer sich ständig ändernden Umwelt her; vollständige Angepaßtheit ist folglich nicht erreichbar. Das genetische System einer Population muß daher so beschaffen sein, daß es Genfrequenzänderungen und genetische Neukombinationen in einem Ausmaß zuläßt, welches unter den jeweils gegebenen Umweltbedingungen die Erzeugung einer hinreichend großen Zahl lebens- und reproduktionsfähiger Individuen ermöglicht. Je weniger eine Population hierzu imstande ist, d. h. also je mehr sie hinter der Entwicklung ihrer Umwelt zurückbleibt, um so schlechter ist sie angepaßt, und um so größer ist die Gefahr ihres Aussterbens.

Hierbei kommen spezifischen und komplexen Umweltänderungen jeweils besondere Bedeutungen zu. Spezifische Veränderungen beziehen sich nur auf einen oder allenfalls wenige Umweltfaktoren. Komplexe Veränderungen betreffen eine größere Zahl recht unterschiedlich wirkender Umweltfaktoren. Die unmittelbare Konsequenz für die Anpassungsfähigkeit besteht darin, daß bei Änderung nur eines Umweltfaktors die Population nur mit einem relativ kleinen Ausschnitt ihres Genbestandes, also mit nur wenigen Genloci, reagieren muß. Mit zunehmender Komplexität der Umweltänderungen gehen dann auch größere Veränderungen des Genbestandes und seiner Organisation

einher, welches wiederum die Anpassungsgeschwindigkeit verringert.

Allerdings kann die Anpassungsfähigkeit einer Population auch bei schneller und großräumiger Änderung nur weniger Umweltfaktoren gefährdet sein. Da in der Regel die unter veränderten Umweltbedingungen benötigten Gene ursprünglich in nur geringen Häufigkeiten vorhanden sind, findet eine drastische Reduktion der Populationsgröße statt. Damit gehen auch viele Gene verloren, welche für die Anpassung an andere Umweltfaktoren wichtig sind. Man spricht in diesem Falle von einem „Flaschenhals“, durch welchen die Population gegangen ist und nennt den dabei auftretenden Verlust an genetischer Vielfalt den „Flaschenhalseffekt“. Die Rückgewinnung genetischer Vielfalt nach der Passage durch den Flaschenhals ist bei großräumigen Veränderungen dadurch erschwert, daß benachbarte Populationen gleicher Artzugehörigkeit die gleiche Reduktion erfahren haben und sich gegenseitig, selbst bei stärkerer Migration, nicht mehr mit der nötigen genetischen Vielfalt versorgen können.

In Feldbeobachtungen sind solche Flaschenhalseffekte vielfach, insbesondere bei Gräsern, nachgewiesen worden. So hat man z. B. gefunden, daß sich auf Halden von Metallhütten über Jahrzehnte hinweg bestimmte Gräser ansiedeln konnten, die auch auf unbelasteten Flächen in nicht zu großer Entfernung gediehen. Im Laufe vieler Generationen hatte sich in Populationen auf Halden von Kupferhütten Kupfertoleranz und auf Halden von Zinkhütten Zinktoleranz entwickelt. Die hierfür benötigten Erbanlagen konnten in den unbelasteten Populationen ebenfalls, natürlich in sehr viel geringerer Häufigkeit, nachgewiesen werden. Die Anpassung mußte also aus diesem Reservoir geschöpft haben. Der Versuch, kupfertolerante Populationen auf Zinkhalden anzusiedeln schlug allerdings fehl. Daraus mußte geschlossen werden, daß der mit nur wenigen überlebenden Individuen beginnende Anpassungsprozeß an Kupferbelastung von einem Verlust von Genen für Zinktoleranz begleitet war.

Zusammenfassend kann man also feststellen: *Sowohl komplexe Umweltveränderungen als auch großräumig und schnell voranschreitende Änderungen nur weniger Umweltfaktoren stellen besonders hohe Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit von Populationen.*

Räumliche und zeitliche Umweltheterogenität

Ist der Lebensraum (Habitat) einer Population durch lokal deutlich unterschiedliche Lebensbedingungen gekennzeichnet, so spricht man von räumlicher Umweltheterogenität. Die erfolgreiche Besiedlung von Habitaten, welche durch räumliche *Umweltheterogenität* charakterisiert sind, setzt besonders bei Pflanzenpopulationen die Fähigkeit voraus, für jede der lokal unterschiedlichen Bedingungen geeignete Genotypen bereitzustellen. Solche Populationen werden sich also durch den Besitz hoher genetischer Vielfalt und Diversität auszeichnen, und sie spiegeln damit in ihrem Genbestand lediglich die ökologische Vielfalt und Diversität des von ihnen besiedelten Habitats wider. Zugleich wird hierdurch eine wesentliche Bedingung für die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltbedingungen erfüllt. Durch die Besiedlung ökologisch diverser Habitats werden nämlich Möglichkeiten der Erhaltung genetischer Vielfalt und Diversität genutzt, die wiederum der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit dienen.

Der Begriff der zeitlichen Umweltheterogenität darf nicht einfach mit sich in der Zeit ändernden Umweltbedin-

gungen gleichgesetzt werden. *Zeitliche Umweltheterogenität* bezieht sich auf die Lebensspanne eines Individuums und kennzeichnet die Unterschiedlichkeit der Umwelteinflüsse, welchen ein Individuum im Laufe seiner Existenz ausgesetzt ist. Das Ausmaß zeitlicher Umweltheterogenität steht damit in engem Zusammenhang mit der Lebensdauer von Individuen und daher in der Regel mit der Generationsdauer von Populationen. Je länger die Lebens- bzw. Generationsdauer ist, umso größer ist im allgemeinen auch die zeitliche Umweltheterogenität. Die Konsequenzen zeitlicher Umweltheterogenität für die genetischen Voraussetzungen der Anpassungsfähigkeit unterscheiden sich denn auch erheblich von denen der räumlichen Umweltheterogenität und denen der über die Generationen hinweg wirksamen Umweltveränderungen. Zeitliche Umweltheterogenität kann nämlich selbst bei vollständiger Abwesenheit räumlicher Umweltheterogenität sowie sich über die Generationen identisch wiederholenden Umweltbedingungen vorliegen.

Es ist unmittelbar einsichtig, daß ein Individuum, welches im Laufe seines Lebens sehr vielen unterschiedlichen Umweltansprüchen ausgesetzt ist, diese nur dann überleben und reproduktionsfähig bleiben kann, wenn es eine entsprechend große Anzahl unterschiedlich wirksamer bzw. wirkungsfähiger Erbanlagen besitzt. Jede einzelne dieser Erbanlagen (jedes Gen also) ist dann sozusagen zuständig für die Reaktion auf jeweils einen speziellen Umweltanspruch, und da diese Ansprüche vielfältig sind, müssen es auch die Gene sein. *Großer zeitlicher Umweltheterogenität muß somit im allgemeinen ein Individuum entsprechend große (individuelle) genetische Vielfalt entgegensetzen, um überleben und reproduzieren zu können.* Individuelle genetische Vielfalt und Vielfalt bzw. Diversität der Population sind folglich inhaltlich deutlich unterschiedene Begriffsbildungen. Andererseits ergänzen sie sich aber auch, da genetische Vielfalt in einer Population selbstverständlich eine Voraussetzung für individuelle genetische Vielfalt ihrer Mitglieder ist. Das einzelne repräsentiert die Art und Weise wie die genetische Information von Populationen organisiert ist.

Individuelle genetische Vielfalt kann grundsätzlich auf zwei verschiedenen Wegen zustandekommen. Verschiedene Gene können sich an der gleichen Position im Genom eines Individuums befinden (dies erfordert Diploidie oder Polyploidie), oder sie können sich an verschiedenen Positionen (verschiedenen Genloci) befinden. Damit kann die gleiche Anzahl verschiedener Gene in unterschiedlicher Weise auf wenige oder auch mehrere Genloci verteilt sein (vgl. GREGORIUS 1977 und GREGORIUS *et al.* 1979). Besonders deutlich wird dies, wenn man sich sogenannte „Duplikationen“ vor Augen hält. Dies sind verschiedene Genloci, an welchen Gene gleicher Funktion auftreten können. Hier kann ein diploides Individuum z. B. zwei verschiedene Gene an einem der beiden Genloci besitzen, während eines dieser beiden Gene sich in zweifacher Ausfertigung am anderen Locus befindet. Das Individuum hätte damit zwei verschiedene Gene an den beiden Genloci. Auf die gleiche Zahl von Genen kommt man, wenn jeder Genlocus durch jeweils zwei identische Kopien eines Gens besetzt ist, sich jedoch die Gene an beiden Loci voneinander unterscheiden. Bezüglich dieser Loci wäre also die individuelle genetische Vielfalt in beiden Fällen gleich.

Zur Quantifizierung der individuellen genetischen Vielfalt wird üblicherweise der Heterozygotiegrad eines Individuums benutzt. Er ist definiert als die Anzahl Genloci, an

welchen ein Individuum heterozygot ist, d. h. also an welchen sich verschiedene Gene (Allele) befinden. Da die Anzahl von identifizierbaren Genloci von Fall zu Fall recht unterschiedlich ist, wird der Heterozygotiegrad häufig in relativer Form angegeben, d. h. als Anteil heterozygoter unter allen untersuchten Genloci. Schließt man Duplikationen aus und betrachtet eine diploide Art, so ergibt sich die Anzahl verschiedener Gene eines Individuums an einer gegebenen Zahl von Loci (also seine genetische Vielfalt an diesen Loci) als das Produkt des relativen Heterozygotiegrades mit der Anzahl Loci und mit dem Faktor 2.

Heterozygotiegrade, welche die Rekombination zwischen Genen berücksichtigen, beinhalten noch eine weitere wichtige Aussage. Potenziert man nämlich die Zahl 2 (Bezug ist hier die Diploidie) mit dem absoluten Heterozygotiegrad eines Individuums, so erhält man die Anzahl genetisch verschiedener Geschlechtszellen (Gameten), welche dieses Individuum bilden kann und welche in die Zygotenproduktion der nächsten Generation eingehen können. Damit besitzt der Heterozygotiegrad auch eine Beziehung zur genetischen Vielfalt der Population, ohne jedoch die letztere vollständig zu beschreiben. Welche beeindruckende Zahlen hierbei entstehen können, belegt das Beispiel des Menschen, für welchen sich die Schätzungen des durchschnittlichen, relativen Heterozygotiegrades auf 6,7 % belaufen. Bei nur 4000 verschiedenen Genloci (für den Menschen scheint das Zehnfache realistischer zu sein), ergibt sich daraus eine Zahl von mehr als 10^{80} genetisch verschiedenen Gameten, welche ein Mensch im Durchschnitt produzieren könnte. Diese Zahl entspricht der geschätzten Anzahl von Atomen im ganzen Universum und sie macht sehr deutlich, welche Potenzen zur Erzeugung genetischer Vielfalt Populationen in ihren einzelnen Mitgliedern besitzen.

Die vorangegangenen Ausführungen untermauern die Bedeutung von genetischer Vielfalt, Diversität und Heterozygotie bzw. individueller genetischer Vielfalt für die Überlebensfähigkeit von Populationen. Die Erhebung von Daten über diese Parameter spielt somit eine große Rolle. Allerdings können konkrete Erkenntnisse erst aus dem Vergleich der Parameter untereinander sowie mit den ökologischen und demographischen Besonderheiten jeder einzelnen Art gewonnen werden. Im folgenden Abschnitt soll daher der kurze Versuch unternommen werden, die Charakteristika von Baumarten in den oben umrissenen Rahmen einzuordnen.

Charakteristika von Waldbäumen

Waldbäume gehören in ihrer Mehrzahl zu den langlebigsten Organismen unseres Globus, und sie bilden vielfach die Träger der komplexesten Ökosysteme, nämlich der Wälder. Um diese Trägerfunktion ausüben zu können, müssen Waldbaumpopulationen die Fähigkeit zur Anpassung an extrem hohe Umweltvariationen verschiedenster Qualität besitzen. Diese Qualitäten umfassen gleichermaßen Einflüsse biotischer und abiotischer Natur, welche sowohl räumlich als auch zeitlich stark variieren können. Damit ist zu vermuten, daß alle zuvor erläuterten genetischen Mechanismen zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit bei Waldbaumpopulationen zugleich und in besonders effizienter Form wirksam sind. Da mit der Entwicklung geeigneter Methoden der Genidentifizierung im forstlichen Bereich erst vor etwa 15 Jahren begonnen wurde, befindet sich die experimentelle Verifizierung dieser Mechanismen immer noch im Anfangsstadium. Es kommt erschwerend hinzu, daß die nötigen Experimente bei Wald-

bäumen von großen technischen Schwierigkeiten begleitet sind. So stehen denn auch die experimentell abgesicherten Erkenntnisse über die genetischen Grundlagen der Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen weit hinter denen anderer Organismen zurück.

Jedoch gibt es bereits mehrere Hinweise, deren Aussagekraft besonders im Vergleich mit anderen Organismenarten gewürdigt werden kann. So geht z. B. aus einer zusammenfassenden Arbeit über Proteinpolymerismen (MITTON 1983, S. 449) hervor, daß unter einer Vielzahl von Pflanzen- und Tierorganismen bei Koniferen mit deutlichem Abstand die höchste durchschnittliche genetische Diversität auf Populationsebene beobachtet wurde. Diese Beobachtung steht im Einklang mit den genetischen Voraussetzungen für die Anpassungsfähigkeit an hohe räumliche Umweltheterogenität und damit an Umweltbedingungen, die sich über die Generationen hinweg ändern, wie dies für Waldbaumpopulationen typisch ist (vgl. Anfang des vorigen Abschnittes).

Während die Besiedlung räumlich sehr heterogener Habitate nicht nur für Waldbäume charakteristisch ist, unterscheiden sie sich von anderen Arten jedoch deutlich durch die Kombination von Langlebigkeit und individueller Immobilität. Letztere bedingt die Unfähigkeit, lokal und temporär wirksamen ungünstigen Umwelteinflüssen auszuweichen, ein Problem, welches sich mobilen Organismen wie Säugetieren, Vögeln etc. in nur sehr begrenztem Umfang stellt. In Verbindung mit der Langlebigkeit ergibt sich hieraus die Notwendigkeit, hohe zeitliche Umweltheterogenität überdauern zu können. Gemäß den vorangegangenen Überlegungen wäre also hohe individuelle genetische Vielfalt bzw. Heterozygotie zu erwarten. In der Tat sind die experimentell genetischen Befunde in dieser Beziehung besonders eindeutig.

Indirekt kann die Notwendigkeit von Heterozygotie durch das Auftreten von Inzuchtdepression nachgewiesen werden, d. h. durch das Auftreten verminderter Leistungs-, Überlebens- oder Reproduktionsfähigkeit unter den Nachkommen genealogisch verwandter Eltern. Der Grund liegt darin, daß ingezüchtete Individuen, deren Vorfahren also bereits verwandt waren, eine höhere Wahrscheinlichkeit für Homozygotie als nicht ingezüchtete haben. Am deutlichsten tritt diese Depression bei Nachkommen aus Selbstbefruchtung auf. Im Vergleich zwischen Selbst- und Fremdbefruchtung wurde z. B. bei *Picea pungens* eine Reduktion der Zahl voller Samen pro Zapfen auf 40 bzw. 23% gefunden (CRAM 1984), bei *Sequoia sempervirens* war die Höhe im Alter von 14 Jahren auf 42% reduziert (LIBBY *et al.* 1981) und bei *Picea abies* wurde eine Volumenreduktion von 55% im Alter von 60 Jahren beobachtet (ERIKSSON *et al.* 1973). Verringerte Heterozygotie hatte also in allen Stadien eine Benachteiligung der betroffenen Individuen zur Folge. Darüber hinaus konnte man ganz allgemein eine sehr sensible Reaktion von Nachkommen aus Inzucht auf Umweltveränderungen beobachten.

Zur weiteren Abrundung des Bildes tragen Schätzungen des mittleren relativen Heterozygotiegrades in Populationen von *Pinus longaeva*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* bei, welche zu Werten bis 22,7%, 42,9%, 31,8% (HAMRICK 1979) bzw. 31,4% (MÜLLER-STARCK 1985a) führten. Hiermit muß man die zuvor zitierten 6,7% des Menschen, einem ebenfalls langlebigen oder mobilen Organismus, vergleichen um ermessen zu können, auf welcher unmittelbaren Weise bei Waldbäumen der Besitz hoher individueller genetischer Vielfalt (Heterozygotie) das Über-

leben hoher zeitlicher Umweltheterogenität bestimmen kann. Reichliches und vielfach wiederholtes Fruchten stellt sicher, daß ein großer Teil der Potenz zur Erzeugung genetischer Vielfalt, wie sie durch die durchschnittlich hohe Heterozygotie der einzelnen Bäume bestimmt ist, auch in Form genotypischer Vielfalt und Diversität in der Samenproduktion realisiert wird. Aus diesem Fundus schöpft die Population für den Anpassungsprozeß der nächsten Generation. Zugleich schließt sich hier auch der Kreis der wechselseitigen Abhängigkeit von genetischer Diversität auf der Populationsebene und individueller genetischer Vielfalt.

Obwohl die obigen Ausführungen nur eine recht grobe Abstraktion der außerordentlichen Vielgestaltigkeit genetischer Anpassungsmechanismen von Waldbaumarten darstellen, zeigen sie jedoch bereits deutlich: *Hohe genetische Vielfalt bzw. Diversität und hohe Heterozygotie sind notwendige Voraussetzungen für die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen und damit für die Stabilität der von ihnen getragenen Ökosysteme.*

Direkte Eingriffe des Menschen in die Struktur bereits existierender Populationen, Neubegründungen von Populationen oder Umweltveränderungen, welche entweder unmittelbar zu einer erheblichen Verminderung der genetischen Vielfalt und/oder Heterozygotie führen oder deren Erhaltung gefährden, können daher zumindest langfristig eine Beeinträchtigung der Anpassungsfähigkeit und somit eine Destabilisierung des betroffenen Ökosystems zur Folge haben. In den vorangegangenen Abschnitten sind bereits mehrere Faktoren angesprochen worden, die solche Konsequenzen haben können. Die folgenden Kapitel werden sich nun damit befassen, inwiefern die herrschende waldbauliche Praxis populationsgenetische Kriterien der Anpassungsfähigkeit berücksichtigt, welche Formen von Umweltbelastungen welche Anpassungsvorgänge beeinträchtigen und welche vorläufigen Erkenntnisse hieraus für die Planung von Maßnahmen zur Rettung unserer Wälder gezogen werden können.

III. Beeinflussung der Anpassungsfähigkeit bewirtschafteter Populationen

Waldbauliche Aspekte

Für die genetischen Implikationen des mitteleuropäischen Waldbaues sind folgende Aspekte maßgeblich: Die Bestandesbegründung erfolgt bei den meisten Baumarten ganz überwiegend künstlich und mit Saatgut ortsfremder Herkunft; nur in wenigen Ausnahmefällen wird vor dem Kahlschlag eines Bestandes dessen Saatgut geerntet und an Ort und Stelle für die Begründung des Folgebestandes verwendet. Ferner ist zu bemerken, daß unsere Baumpopulationen unter natürlichen Bedingungen an einen Bestandesaufbau angepaßt sind, welcher eine stärkere Altersgliederung und eine größere Anzahl beteiligter Baumarten aufweist. Demgegenüber ist aber gerade der gleichaltrige Reinbestand im Vergleich zu natürlichen Wäldern sicher ungleich weiter verbreitet. Der Großteil unserer Waldbestände ist also durch künstlich geprägte Strukturen gekennzeichnet, welche in deutlichem Gegensatz zu den seit Jahrtausenden gegebenen ökologischen und demographischen Reproduktions- und Selektionsbedingungen stehen.

Seit Einführung des Zulassungszwangs von Erntebeständen darf das Saatgut der wichtigsten Baumarten nur in Verkehr gebracht werden, wenn es von dem hierfür vorgesehenen Anteil von weniger als 2% der Waldfläche geerntet

worden ist. Berücksichtigt man, daß im Wirtschaftswald die Bäume vielleicht nur während etwa der Hälfte ihrer Lebensdauer reproduzieren, sind also drei bis vier Prozent der überhaupt in Frage kommenden Waldfläche für die Beerntung zugelassen. Über den tatsächlich beernteten Anteil dieser Fläche gehen die Angaben jedoch auseinander; KLEINSCHMIT (1985) beziffert ihn auf „weniger als 10%, z. T. weniger als 1%“. Trotz des Fehlens genauer Angaben hierüber ist nicht auszuschließen, daß auch bei Saatgutgewinnung in zugelassenen Beständen — erst recht aber in Samenplantagen (HATTEMER *et al.* 1982) — die Nachkommenschaft eines jeden Baumes in der heute entstehenden Waldgeneration etwa dreißigfach — wenn auch nicht auf zusammenhängender Fläche — überrepräsentiert ist. Anpassung an die sich ändernden Umweltverhältnisse findet in den Saatguterntebeständen nur auf dem Wege der Viabilitätsselektion statt; solange man aber ausschließlich auf Größenangaben der oben angeführten Art angewiesen ist und eine Vorstellung von der genetischen Differenzierung dieser Bestände selbst nicht besitzt, ist das Anpassungspotential des in solchen Beständen geernteten Saatguts praktisch nicht spezifizierbar. Diese Kenntnis wäre jedoch eine wichtige Voraussetzung zur Rechtfertigung der praktizierten Beerntungsbeschränkungen auf einen Bruchteil der zur Verfügung stehenden Waldbestände. So verbleiben erhebliche Zweifel daran, ob diese Einschränkungen im Sinne der Erhaltung des Anpassungspotentials überhaupt zu vertreten sind.

Die ohnehin nur bei einigen Baumarten anwendbare Naturverjüngung tritt in ihrem Flächenanteil zurück; ein Teil dieses Rückgangs wird als Folge von Umweltbelastungen betrachtet (Beispiel Buche). Diese Verjüngungsform kommt den natürlichen Bedingungen am nächsten, jedoch fehlen noch Informationen hinsichtlich des Grads ihrer Natürlichkeit unter einem genetischen Aspekt. Bereits heute, erst recht aber in den vor uns liegenden Jahrzehnten, wird Saatgut aus Klonsamenplantagen zur Verwendung kommen. Die in den heutigen Samenplantagen übliche Verwendung von Klonen bringt neben Reduktion der genetischen Variation das zusätzliche Risiko der Inzuchtdepression mit sich (MÜLLER-STARCK *et al.* 1982), welches in seinen waldbaulichen Auswirkungen aber noch kaum untersucht ist. Die heutigen Kenntnisse über das Zustandekommen etwa von Saatgut aus Selbstbefruchtung sowie über die phänotypischen Eigenschaften der daraus erzeugten Pflanzen fügen sich noch nicht zu einem schlüssigen Gesamtbild zusammen. Insbesondere steht ein die ohne menschliches Zutun ablaufende Naturverjüngung, die Naturverjüngung im Sinne des Waldbaues sowie die künstliche Verjüngung einbeziehender Vergleich aus. Inzuchtdepression dürfte aber auch dort gefördert werden, wo Mischbestände zu viele Baumarten umfassen. Ist nämlich das Rekombinationssystem an solche Gegebenheiten nicht angepaßt, führt die innere Isolation zu mehr Fortpflanzung durch Selbstbefruchtung; die zum Forstsaatgut-Gesetz hinzuerlassenen Vorschriften tragen diesem Sachverhalt Rechnung.

Bei der sexuellen Reproduktion selbst geht Anpassung nicht nur mit Viabilitätsselektion einher, sondern erfolgt im Zusammenhang mit der Produktion von Gameten (Eizellen und Pollen) und ihrer Fusion beim nachfolgenden Befruchtungsvorgang. Der Rahmen dieser Form der Anpassung (Fertilitätsselektion) wird jedoch jeweils vorher durch die vorgenommenen Durchforstungen abgesteckt, welche den zur Reproduktion gelangenden Bestandesteil

festlegen. Da sich die Durchforstung aber in der Regel an Qualitätseigenschaften der Bäume sowie ihrer jeweiligen Konkurrenzsituation und nicht an ihrer Reproduktionsleistung orientiert, weicht diese Auslese von der natürlichen möglicherweise ab. Der Hinweis auf die Eventualität dieser Abweichung ist deshalb geboten, weil über die genetische Wirksamkeit von Durchforstungsmaßnahmen kaum etwas bekannt ist; die Ergebnisse von WILUSZ und GIERTYCH (1974) vermögen uns nur sehr indirekte Hinweise zu geben.

Die durch größere räumliche und zeitliche Heterogenität der Umwelt in Mischbeständen — trotz geringerer Populationsumfänge — zu vermutende grundlegende Tendenz zur Erhaltung größerer genetischer Vielfalt würde bedeuten, daß besonders auf gleichaltrigen Reinbeständen aufbauende Ökosysteme über die Generationen hinweg nur weniger stabil sein können. Zusätzlich ist die durch unsere heutige Gesetzgebung vorgezeichnete Verwendung von Samen aus vergleichsweise wenigen Beständen für eine Tendenz zu Populationen größerer genetischer Einheitlichkeit verantwortlich zu machen. Sieht man nämlich einmal von dem Einflug von Pollen aus Nachbarbeständen ab, so kann Saatgut zunächst nur Gene des Erntebestandes enthalten. Nun gelang MÜLLER-STARCK *et al.* (1982) und MÜLLER-STARCK (1985b) die Gewinnung experimenteller Belege dafür, daß aus verschiedenen Mastjahren stammendes Saatgut beispielsweise ein und derselben Samenplantage alles andere als genetisch homogen ist; denn die Gene des Erntebestandes finden sich im Saatgut mit deutlich wechselnden Häufigkeiten wieder. Wenn neue Gene aber nicht hinzutreten können, entfällt eine Ursache für genetische Differenzierung zwischen Populationen; einzig der Polleneinflug aus möglicherweise wechselnden Nachbarbeständen sorgt in diesem Falle für die Differenzierung von Populationen — eines nach Kap. II für die Erhaltung genetischer Vielfalt entscheidenden Faktors. Nur sehr hohe genetische Vielfalt ermöglicht andererseits eine solche Geschwindigkeit der Anpassungsvorgänge, wie sie bei den sich gegenwärtig drastisch verändernden Umweltbedingungen biologisch notwendig wird. Für Waldbaumpopulationen mit ihren langen Generationszeiten kann hieraus nur ein besonders hohes Risiko resultieren.

Umweltbelastungen

Da — wie im Kap. II aufgezeigt wurde — eine große genetische Vielfalt die Voraussetzung für die Anpassungsfähigkeit unserer Waldbaumpopulationen an heterogene Umweltbedingungen ist, sind alle Prozesse abträglich, welche die genetische Vielfalt übermäßig reduzieren. Hierzu gehören vor allem Selektionsprozesse, die aufgrund von Ausmaß und Richtung zu einer starken Reduktion der Populationsgröße führen. Eine derartige Selektion tritt immer dann auf, wenn sich Umweltbedingungen plötzlich und in Richtung auf extreme Werte (z. B. sehr hohe oder sehr niedrige Konzentrationen in der chemischen Umwelt, sehr hohe oder sehr niedrige Temperaturen in der physikalischen Umwelt) verändern, so daß noch keine Anpassung der Population möglich war. Die sich derartig verändernden Umweltbedingungen repräsentieren eine *Streßsituation* (oder *Umweltbelastung*), der eine Population nur unmittelbar begegnen kann, wenn sie Genotypen enthält, die an diese Streßsituation (physiologisch) angepaßt sind. Im folgenden soll nun betrachtet werden, wie die derzeit vorkommenden Umweltbelastungen die Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen durch Verlust der genetischen Vielfalt beeinträchtigen können. Hierbei muß man zwi-

schen *spezifischer* und *komplexer Umweltbelastung* unterscheiden, da die populationsgenetischen Konsequenzen der beiden Belastungstypen recht unterschiedlich sein können (siehe Kap. II).

Eine relativ spezifische Umweltbelastung ist immer dann gegeben, wenn ein Faktor (z. B. Element im Boden) eine sehr hohe, weitgehend phytotoxische Konzentration aufweist. Dies ist jetzt in unseren Wäldern durch die Freisetzung des Aluminiums infolge der zunehmenden Versauerung des Bodens der Fall (ULRICH 1982), an welche sich Baumbestände anpassen müssen. Eine gewisse Toleranz gegen dieses Leichtmetall wurde bei Herkünften der Papier-Birke (*Betula papyrifera*) (STEINER *et al.* 1979) und auch bei Fichtenklonen unter simulierten Bedingungen in Hydrokulturen (SCHOLZ und GEBUREK 1983) beobachtet. Es ist anzunehmen, daß ein oder wenige Genloci in wahrscheinlich frühen ontogenetischen Stadien für diesen edaphischen Streßfaktor adaptiv sind, so daß an diesen Genloci eine gerichtete Selektion erfolgen wird. Als Folge dieser Selektion wird ein Teil der Population ausfallen, was mit Verlust an genetischer Vielfalt verbunden ist.

In ähnlicher Weise wie einzelne Schwermetalle sollten auch einzelne Schadgase (z. B. SO₂, O₃) wirken, die unter ansonsten kontrollierten Bedingungen in Begasungsversuchen eingesetzt werden. Bei einem SO₂-Begasungsversuch mit zahlreichen Fichtenklonen zeigte sich, daß der Schädigungsgrad stark mit der allelischen Besetzung an 4 Enzym-Genloci korreliert war (SCHOLZ und BERGMANN 1984). Populationsgenetische Konsequenzen einer hieraus abgeleiteten gerichteten Selektion wären ein nach wenigen Generationen erfolgender Verlust von Allelen an diesen und möglicherweise weiteren gekoppelten Genloci, was eine Abnahme der genetischen Vielfalt zur Folge hätte (BERGMANN und SCHOLZ 1985).

Die meisten der durch Immissionen hervorgerufenen Umweltbelastungen unserer Waldbäume sind jedoch komplexer Natur; die toxischen Angriffspunkte dieser Belastungen sind in ihrer Vielfältigkeit bis heute noch nicht völlig bekannt. Selbst das Auftreten nur eines Schadstoffes, wie z. B. SO₂, kann im Freiland zu unterschiedlichen Zeiten, in verschiedenen Konzentrationen und in Form verschiedener chemischer Verbindungen (SO₂, H₂SO₃, H₂SO₄) jeweils andere phytotoxische Effekte auslösen, deren Gesamtheit eine relativ komplexe und zeitlich heterogene Belastung für unsere Waldbäume darstellt. Es ist daher leicht einzusehen, daß Umweltbelastungen, die durch verschiedene Schadstoffe hervorgerufen werden, um ein Vielfaches komplexer sein müssen. Entsprechend der Komplexität der Umwelteinwirkungen wird es auch verschiedenartige Selektionsprozesse geben, die zu unterschiedlichen Zeiten an zahlreichen über das Genom verteilten Genloci angreifen werden.

Neben der an einzelnen Genloci gerichteten Selektion sollte auch eine generell gegen homozygote Genotypen wirkende Selektion vorkommen, die letztendlich zu einer sukzessiven Zunahme der Heterozygoten führt (ein Typ der sog. Überdominanz). Dieser Selektionstyp resultiert aus der zeitlich heterogenen Umweltbelastung, die in verschiedenen ontogenetischen Stadien der Bäume jeweils gegen ein anderes Allel eines Genlocus gerichtet ist, so daß in allen Fällen die betreffenden Homozygoten dem stärksten Selektionsdruck ausgesetzt sind und in ihrer Häufigkeit abnehmen werden. In einfachster Form wird dieses Prinzip wirksam, wenn ein einzelner Umweltfaktor in seinen verschiedenen Ausprägungen an einem Genlocus angreift. Für

jede der Ausprägungen könnte dann ein jeweils anderes Allel die optimale Reaktion im Sinne der Überlebens- und Reproduktionsfähigkeit seines Trägers zeigen. Der Besitz nur eines Allels, also Homozygotie, würde nur vorteilhaft für eine der Ausprägungen des Umweltfaktors, nicht aber für eine andere, eventuell später wirkende, sein. Hingegen würde der Besitz zweier verschiedener Allele, also Heterozygotie, ein Individuum in die Lage versetzen, wenigstens auf zwei unterschiedliche Umweltansprüche positiv reagieren zu können. Erfolgt dieser Prozeß an vielen Genloci, was aufgrund der sehr komplexen Umweltbelastung zu erwarten ist, und wechselt die Selektionsrichtung oftmals, wie bei unseren langlebigen Waldbaumarten anzunehmen ist, so resultiert hieraus zwangsläufig ein mit dem Alter der Waldbaumpopulation zunehmender mittlerer Heterozygotiegrad, wie es auch bereits früher postuliert wurde (GREGORIUS *et al.* 1979). Daten aus ersten Untersuchungen von immissionsbelasteten Fichtenbeständen im Harz scheinen die Wirkung verschiedener Selektionsprozesse infolge komplexer Umweltbelastung zu bestätigen (BERGMANN und SCHOLZ, in Vorbereitung), während die Ergebnisse von einem Buchenbestand des Bayerischen Nationalparks eher die Wirkung von Überdominanz an vielen Genloci andeuten (MÜLLER-STARCK 1985a).

Sowohl infolge von gerichteter Selektion als auch infolge von Überdominanz können Gene, die in den ausfallenden Homozygoten vorliegen, in ihrer Häufigkeit abnehmen oder im Extremfall sogar verlorengehen. Dies betrifft nicht nur Allele an den adaptiven Genloci selbst, sondern auch Allele an damit gekoppelten Genloci. Je mehr Genloci nun aufgrund der herrschenden Umweltbelastung von solchen Selektionsprozessen betroffen sind, desto stärker ist der Selektionsdruck auf die Population, so daß es zu einer immer stärkeren Abnahme der Populationsgröße kommt. Wie oben gezeigt wurde, tragen die herrschenden Umweltbelastungen hierzu in besonderem Maße bei, indem sie zu komplexen Umweltveränderungen führen, die zugleich stark zeitlich heterogen wirken können. Eine starke Reduktion der Populationsgröße (sog. Flaschenhalseffekt) führt aber zwangsläufig zu einem zufallsmäßig bedingten Genverlust (genetische Drift).

Aus diesen Gegebenheiten heraus läßt sich folgern, daß die derzeit starke Belastung unserer Waldbestände durch Immissionen in absehbarer Zeit zu einem Verlust ihrer genetischen Vielfalt führen muß. Dieser Verlust wird irreversibel werden, sobald die Umweltbelastungen mit gleicher Intensität in allen Gebieten einer Waldbaumart auftreten, da dann die Wiedereinführung der Gene durch Genfluß nicht mehr möglich ist. Der Verlust an genetischer Vielfalt in den derzeit existierenden Baumbeständen mag für die Bestände selbst keine größere Bedeutung haben, ist aber für das in diesen Beständen gebildete Saatgut von ausschlaggebender Bedeutung, da hierdurch bereits zu Beginn der nachfolgenden Generation die Anpassungsfähigkeit an bestehende und zukünftige Umweltbedingungen stark eingeschränkt ist.

Bewirken also waldbauliche Maßnahmen und Umweltbelastungen bereits jeweils allein eine mehr oder weniger starke Reduzierung der genetischen Vielfalt unserer Waldbaumarten, so ist vom Zusammentreffen beider Einflußgrößen eine verstärkte Wirkung zu befürchten. Das in künstlichen Beständen unter Umweltbelastung geerntete Saatgut läßt demnach eine deutlich verringerte Anpassungsfähigkeit an zeitlich und räumlich heterogene Umweltbedingungen erwarten.

IV. Folgerungen für die Planung praktischer Maßnahmen zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit

Die vorangegangenen Ausführungen haben klar erkennen lassen, daß die Planung von Maßnahmen zur Stabilisierung unserer Waldökosysteme als einen entscheidenden Schwerpunkt die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit derjenigen Waldbaumpopulationen beinhalten muß, welche das Ökosystem tragen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Erhaltung der Anpassungsfähigkeit und Erhaltung genetischer Vielfalt bzw. Diversität untrennbar miteinander verbunden sind. Erhaltung genetischer Vielfalt geschieht also dynamisch, wobei weniger die Konservierung bestimmter Gene oder Genkombinationen als deren Vielzahl im Vordergrund steht. Erhaltung der Anpassungsfähigkeit schließt daher auch die Möglichkeit ein, bereits vorhandene Gene auf selektivem Wege aus einer Population zu entfernen und, z. B. durch Migration oder Mutation, neue Gene zu integrieren. In jedem Falle ist die Anpassungsfähigkeit gefährdet, wenn wesentlich mehr zuvor vorhandene Gene verloren gehen als neue nachgeliefert und integriert werden können.

Genkonservierung hat ein völlig anderes Ziel. Hier geht es vor allem darum, vorhandene Gene zu konservieren und nicht etwa durch neue zu ersetzen oder gar das gesamte Genspektrum zu erweitern. Genkonservierung kann somit nicht primär der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Populationen dienen. Sie zielt vielmehr auf die Erhaltung eines bestimmten Genbestandes ab, unabhängig davon, ob er das Überleben von Populationen unter sich verändernden Umweltbedingungen garantieren kann. In der Regel dient die Konservierung von Genbeständen vor allem der Bereitstellung eines gleichbleibenden Reservoirs, aus welchem vornehmlich für züchterische Zielsetzungen ad hoc erwünschte Gene geschöpft werden können, die anderweitig nicht zur Verfügung stehen. Hierbei können kurzfristig durchaus auch Aspekte der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit relevant werden, wenn nämlich z. B. ein bestimmtes Resistenzgen durch Einkreuzung in eine Zuchtpopulation die Überlebensfähigkeit gegenüber einem Pathogen erhöht. Dies hat sich besonders in der Landwirtschaft, aber nicht nur dort, als teilweise unverzichtbar herausgestellt. Genkonservierung kann sich ebenfalls als ein wichtiger Aspekt der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit erweisen, wenn sie als Reservoir für die Einspeisung zusätzlicher genetischer Vielfalt in gefährdete Populationen geeignet ist. Dies setzt allerdings zwingend voraus, daß eine solche Konservierung primär an der Zusammenstellung hoher genetischer Diversität, und weniger an der Erhaltung eines spezifischen Genbestandes orientiert ist. Bei Waldbeständen kann dieses Ziel vor allem durch die Einlagerung generativen Vermehrungsgutes, also Samen, erreicht werden, da hier immer eine wesentlich höhere Vielfalt von Genen und Genkombinationen realisiert ist als in vegetativem Vermehrungsgut.

In jedem Falle muß die Erhaltung genetischer Vielfalt bzw. Diversität in bereits existierenden und sich damit in einem permanenten Anpassungsprozeß befindlichen Populationen den Vorrang haben, auch dann, wenn die Überlebensfähigkeit dieser Populationen gefährdet erscheint. Die Neubegründung von Populationen mit ausschließlich konserviertem Material kann die zukünftige Anpassungsfähigkeit vor allem deshalb gefährden, weil hierdurch ein in der Regel völlig neuer Anpassungsprozeß einsetzt. Dieser Prozeß ist, wie zuvor dargelegt wurde, häufig von ei-

ner anfänglichen starken Reduktion der Populationsgröße oder einem genetischen Flaschenhalseffekt begleitet, die beide das Anpassungspotential für zukünftige Generationen vermindern.

Faßt man alle diese Erkenntnisse zusammen, so lassen sich zumindest die folgenden Empfehlungen als Grundlage für die Planung praktischer Maßnahmen zur Erhaltung unserer Wälder ableiten:

1) Um eine schnelle Anpassung an die gegenwärtigen Umstände und zugleich eine Sicherung für die Zukunft zu erreichen ist es notwendig, die Begründung von Beständen mit möglichst hoher genetischer Vielfalt bzw. Diversität und damit hoher Individuenzahl zu betreiben. Hierbei ist es nötig, das Erbgut toleranter Bäume zwar in besonderem Maße, jedoch nicht ausschließlich, zu berücksichtigen.

2) Die Anpassungsfähigkeit läßt sich erhöhen durch Bestandesbegründung aus Saatgut, welches (a) sich jeweils durch große genetische Vielfalt und Diversität auszeichnet und (b) aus verschiedenen und genetisch stark differenzierten Beständen stammt. Selbstverständlich sind die jeweiligen standörtlichen und ökologischen Gegebenheiten zu berücksichtigen, jedoch sollten nicht ausschließlich Bestände aus umweltbelasteten Gebieten Berücksichtigung finden.

3) In geschädigten Wäldern kann die Bestandesbegründung die dort noch herrschende ökologische Vielfalt für die Erhaltung der genetischen Vielfalt und Diversität nutzen. Wo die ökologischen Verhältnisse den Anbau weiterer Baumarten erlauben, können Reinbestände aufgrund ihrer geringeren ökologischen Vielfalt weniger wirksam für die Erhaltung genetischer Vielfalt und Diversität sein.

4) Zu hohe Artenvielfalt in einem Bestand kann allerdings auch sehr nachteilige Folgen haben. Sie kann dazu führen, daß die einzelnen Bäume der gleichen Art reproduktiv isoliert sind. Dies führt entweder zu hoher Selbstbefruchtung mit den bekannten Folgen der Inzuchtdepression, oder überhaupt zu stark verminderter Befruchtung. Hier muß also ein für die Befruchtungsvorgänge optimales Artenverhältnis angestrebt werden. Es ist ebenfalls zu bedenken, daß eine Population im Mischbestand bei gleicher Bestandesfläche nur kleiner sein kann als im Reinbestand. Daher sollten Mischwälder immer möglichst große Flächen bedecken.

5) Bei der Verwendung von Klonen bilden kleinere Bestände, die eine intensive Pflege ermöglichen, ein geringeres Risiko. Gleiches gilt für die Verwendung von Material aus solchen Züchtungsprogrammen, die mit relativ geringer Individuenzahl arbeiten.

6) Zur Erhöhung genetischer Vielfalt und Diversität kann das Mittel der Hybridisierung als ergänzende Maßnahme nützlich sein.

7) Für die an Umweltbelastungen ärmere Zukunft sollte auch dasjenige Erbgut erhalten werden, welches sich zur Zeit als schlecht angepaßt erweist. Hierzu bietet sich die Errichtung von Genbanken und die Evakuierung von Populationen in weniger belastete Gebiete an. Diese genkonservierenden Maßnahmen können allerdings nur begleitenden Charakter haben, und sie sollten sich ebenfalls an dem Prinzip großer genetischer Vielfalt und Diversität orientieren.

Diese Empfehlungen sind selbstverständlich unvollständig und sollten nur als Demonstration eines kleinen Ausschnittes dessen verstanden werden, was in der Planung möglicherweise unverzichtbar ist. Weiterhin berücksichtigen sie nur die ökologisch-populationsgenetischen Grund-

lagen der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit, nicht aber das unmittelbare Interesse der Forstwirtschaft an der Erzeugung von Holz. Allerdings sollte betont werden, daß letzteres ohnehin nicht zu realisieren ist, wenn unsere Wälder in wesentlichen Teilen ihre Anpassungsfähigkeit eingebüßt haben, und daß die gegenwärtige Situation ganz offensichtlich dazu angetan ist, andere Prioritäten zu setzen als in Zeiten geringerer Schädigung unserer Wälder.

V. Schlußbemerkungen

Nachdem in Kap. IV einige unmittelbare praktische Folgerungen gezogen worden sind, ist nunmehr darauf einzugehen, warum einige auf den ersten Blick scheinbar besonders naheliegende Maßnahmen dort nicht eigens betont wurden. Daß Bestände ohne oder mit starker individueller Differenzierung der Schadenssymptome in derzeitigen Schadensgebieten besonderes Interesse auf sich lenken und zur Untersuchung ihrer genetischen Besonderheiten herausfordern, bedarf an dieser Stelle ebensowenig der Erwähnung wie die Notwendigkeit der Schaffung technischer Einrichtungen für die Genkonservierung als ergänzende Maßnahme zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Populationen.

Klone

Anders verhält es sich mit der Erhaltung von Klonen dort, wo die Belastung der Umwelt Schäden offenbar werden ließ; derartige Maßnahmen wären noch heute zwangsläufig von der Entwicklung von Techniken der vegetativen Vermehrung der herkömmlichen Art sowie mittels der Gewebekultur *in vitro* begleitet. Verklonung ist diejenige Art der Vermehrung, welche auf die Rekombination genetischer Information völlig verzichtet; sie geschieht daher in dem Vertrauen darauf, daß eine im Träger eines bestimmten Genotyps manifestierte Integration von Genen auf Dauer besonders gut ist. In diesem wie in anderen Fällen stützt sich dieses Vertrauen auf die offensichtliche Bewährung, welche ausgewählte Bäume höherer Altersklassen allein durch ihre Vitalität, ihre Wüchsigkeit und ihre Formeigenschaften erwiesen zu haben scheinen. Dem Hinweis auf die mögliche Unsicherheit, daß die besondere Umweltsituation zu dieser Bewährung beigetragen haben könnte, wird üblicherweise durch Feldversuche begegnet, in welchen das Verhalten des gerade vorliegenden Klons mit dem anderer Klone oder eventuell Sämlinge verglichen wird. Das gesamte Rekombinationssystem in seiner äußerst wichtigen Rolle für den Anpassungsprozeß der Population wird jedenfalls ausgeschaltet; dabei ist die sexuelle Reproduktion in Verbindung mit anderen Mechanismen bei höheren Organismen in der Natur besonders häufig realisiert (das Studium augenscheinlicher Ausnahmen ist besonders instruktiv!). Diejenige Menge von Klonen, welche zur Erhaltung einer anpassungsfähigen Population ausreichte, müßte ganz einfach mit dieser Population identisch sein. Demgegenüber erscheint besonders vorteilhaft, sich einer raumsparenden Form des Lebens zuzuwenden, welche die höheren Pflanzen entwickelt haben: des Samens. Die Samenpopulation speichert nämlich jeweils die größte genetische Vielfalt und Diversität; sie läßt sich bei einfacher Gestaltung der Umwelt ohne wesentliche Einschränkung der Populationsgröße konservieren. Die Genkonservierung auf dem Wege der Einlagerung von Saatgut dient also der Vielfalterhaltung ungleich wirksamer, als es die Klonkonservierung je imstande wäre. Letztere läßt sich zwar in Einzelfällen als stützende Maßnahme

einsetzen, doch gestattet sie eben nur die Konservierung einzelner Klone und nicht des integrierten Genbestands einer anpassungsfähigen Population.

Naturverjüngung

In der Diskussion der letzten Monate wurde wiederholt die Vermutung ausgesprochen, die Naturverjüngung im Sinne des heutigen Waldbaus erhalte ein Höchstmaß an genetischer Vielfalt. Dies erscheint zwar plausibel, doch liegen bis heute nicht nur so gut wie keine auf experimentelle Untersuchungen gestützten Informationen hierüber vor, sondern die Komplexität und Langwierigkeit integrierter Untersuchungen sowohl des Reproduktionssystems als auch der nachfolgenden Selektionsvorgänge waren der Grund dafür, daß die Forschung dieses grundlegende Gebiet bisher überhaupt ausgeklammert hat. Das Interesse an der Naturverjüngung sollte jedenfalls in naher Zukunft Anlaß bieten, die Untersuchung der genetischen Aspekte dieses wichtigen waldbaulichen Instruments im Vergleich zu anderen Formen der Vermehrung in Angriff zu nehmen.

Züchtung

Die vorangegangenen Erörterungen machen keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Baumarten. In der jüngsten Vergangenheit wurde nun die Forderung erhoben, daß sich die Forstpflanzenzüchtung der gegenüber Umweltbelastung offenbar widerstandsfähigen Pionierbaumarten jetzt verstärkt annehmen solle. Gewiß sind auch Pionierbaumarten Bestandteil unserer Baumflora und vermögen die Artenvielfalt des Waldes zu vergrößern. Die züchterische Bearbeitung auch dieser Baumarten kann aber ebenso wenig im Sinne der Erhaltung ihrer Vielfalt sein, wie dies bei den übrigen Baumarten der Fall wäre. Häufig wird die Diskussion darüber geführt, warum die Züchtung zur Erhaltung der Vielfalt der Gesamtpopulation keinen Beitrag zu leisten vermag. Die Gründe hierfür liegen jedoch auf der Hand; denn weder die herkömmlichen Zielsetzungen der Züchtung noch die von ihr verwendeten Methoden lassen in Theorie und Praxis einen Zweifel darüber zu, daß die künstliche Auslese die genetische Vielfalt nicht vergrößern, sondern nur vermindern kann. Dies ist in der Regel sogar das erklärte Ziel, da für den Züchter ja nur bestimmte Phänotypen und die für sie verantwortlichen Erbanlagen von Interesse sind. Sicher steht außer Zweifel, daß die Erhaltung der genetischen Vielfalt zum Aufgabebereich der Institute für Forstpflanzenzüchtung gehört; doch werden die Institute dieser Aufgabe nur in dem Maße gerecht werden können, in dem sie nicht unter herkömmlichen Gesichtspunkten züchten. Vielmehr wird hier ein intensives Zusammenwirken von Züchtung und Populationsgenetik aussichtsreiche Perspektiven eröffnen. Man wird aber gut daran tun, in die Bemühungen um die genetische Vielfalt grundsätzlich alle Baumarten einzubeziehen.

Gesetzgebung

Große Hoffnung wurde schließlich an vielfalterhaltende Auswirkungen des Forstsaatgut-Gesetzes geknüpft; sind diese Hoffnungen aber berechtigt? Dieses Gesetz ist gerade deshalb kritisiert worden, weil es den Aspekt der Vielfalt außer Betracht läßt. Die Kritik richtete sich zwar nicht unbedingt an die richtige Adresse, denn als ein Anpassungsgesetz an Richtlinien des Rats der Europäischen Gemeinschaften hauptsächlich aus dem Jahre 1966, aber auch 1975, liegt einer der Hauptmängel dieses Gesetzes be-

reits im älteren EG-Recht begründet. Nichtdestoweniger ist es ein in diesem Lande gültiges Gesetz. Der Hauptanwendungsbereich des Forstsaatgut-Gesetzes ist Vermehrungsgut aus der Beerntung solcher Bestände, die ohne oder mit erfolgter Nachkommenschaftsprüfung (Ausgewähltes bzw. Geprüftes Vermehrungsgut) zur Beerntung zugelassen worden sind. Auch im letzteren Falle sind die Bewertungsmaßstäbe rein phänotypischer Art, wenn auch die Erbllichkeit der Phänotypen als zusätzliches Kriterium hinzugezogen wird, und man darf sich aus diesen Gründen von der Zulassung prinzipiell keine spezifischen positiven Wirkungen im Hinblick auf die Erhaltung genetischer Vielfalt versprechen. Da auch die zugelassenen Bestände unterschiedlichen Umweltverhältnissen ausgesetzt sein dürften, wäre ihre möglichst gleichmäßige Beerntung der Erhaltung genetischer Variation zwar nicht grundsätzlich abträglich, nur ist dies keinesfalls ein dem Gesetz nachträglich zuzuschreibendes Positivum. Im Gegenteil muß die Erhaltung der Vielfalt Gegenstand dieser Gesetzgebung selbst werden. Während sich also das heutige Forstsaatgut-Gesetz die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit der Waldbaumpopulationen nicht zum Anliegen macht, versucht man diesem Mangel durch ein auf dem Erlaßweg verordnetes Bündel praktischer Maßnahmen abzuwehren. Wenn aber derartige Einzelmaßnahmen eine solche Wirksamkeit schon einzeln nicht besitzen, so erscheint auch das Vertrauen in die Wirksamkeit des Verbundes dieser Einzelmaßnahmen nur schwer begründbar. Vielmehr ist notwendig, in so hohem Maße komplexe, folgenschwere und vor allem kostspielige Maßnahmen sogar besonders sorgfältig zu planen. Dabei geht es zunächst um die Erarbeitung eines Programms zur Erfassung und Erhaltung genetischer Variation, welches die Arbeitsgemeinschaft für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung im Herbst 1984 zusammen mit der Erfassung aller noch vitalen Bestände und Einzelbäume in Immissionsgebieten gefordert hat (ANONYMUS 1984).

Genkonservierung

Aufgrund der in den früheren Kapiteln dargelegten Mängel der Genkonservierung ex situ muß der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit von Populationen in situ, und zwar notwendig in situ, eindeutig der Vorrang eingeräumt werden. Ebenso sicher ist die Erhaltung der physischen Existenz der zu Genressourcen erklärten Baumbestände nicht mit der Erhaltung bestimmter Gene gleichzusetzen. Eine Evaluierung von als Saatgut eingelagerten Populationen muß sich daher populationsgenetischer Methoden bedienen, mit welchen die Anpassungscharakteristika von Baumpopulationen erfaßt werden können. Die Zielsetzung aller derartiger Maßnahmen kann sich nicht auf die Erhaltung gewisser Ressourcen beschränken, sondern muß sich an der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit als eines Gesamtzustandes ausrichten.

Wie das bestehende Forstsaatgut-Gesetz versucht eine Entschließung des Deutschen Bundesrates über Maßnahmen zur Erhaltung der genetischen Vielfalt der Waldbaumarten (Bundesratsdrucksache 573/84; ANONYMUS 1985b), das Problem der Vielfalterhaltung mit rein züchterischer Methodik anzugehen; Konsequenzen waldbaulicher Art werden dort nicht gezogen. Dieser Weg kann dem genetisch geplanten, auf Forschungsergebnisse zurückgreifenden Vorgehen nur unterlegen sein. Wenn also die seitens der Ökologen heute abgegebenen Prognosen über die künftige Entwicklung der Waldschäden beim Wort genommen

werden, so ergibt sich hieraus die Verpflichtung zu einem Handeln, welches das gesteckte Ziel der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit auch tatsächlich erreichbar macht.

Danksagung

Die Autoren danken B. PETER, E. GILLET, H. GLOCK und M. ZIEHE für die Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts.

Literaturhinweise

- ANONYMUS: Forstliches Erbgut in Gefahr. *Silvae Genetica* **33**, 177 (1984). — ANONYMUS: Waldschäden in der Bundesrepublik Deutschland. Bericht des Bundesministers für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. Landwirtschaftsverlag GmbH, Münster-Hiltrup (1985a). — ANONYMUS: Entschließung des Bundesrates zur Erhaltung der genetischen Vielfalt der Waldbaumarten. *Allgem. Forstzeitschr.* **40**, 25 (1985b). — BERGMANN F. and F. SCHOLZ: Effects of selection pressure by SO₂ pollution on genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*). In: GREGORIUS, H.-R. (ed.): *Population Genetics in Forestry. Lecture Notes in Biomathematics* **60**, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 267—275 (1985). — BERGMANN, F. and F. SCHOLZ: Selektionswirkungen von Immissionen in Fichtenbeständen. *Silvae Genetica* **35**, (1986) (im Druck). — CRAM, W. H.: Some effects of self-, cross-, and open pollinations in *Picea pungens*. *Can. J. Bot.* **62**, 392—395 (1984). — ERIKSSON, G. B., B. SCHELANDER and V. AKEBRAND: Inbreeding depression in an old experimental plantation of *Picea abies*. *Hereditas* **73**, 185—194 (1973). — GREGORIUS, H.-R.: Some fundamental relationships between genetic and genotypic multiplicity in diploid populations. *Math. Biosci.* **34**, 267—277 (1977). — GREGORIUS, H.-R.: The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math. Biosci.* **41**, 253—271 (1978). — GREGORIUS, H.-R., F. BERGMANN, G. MÜLLER-STARCK and H. H. HATTEMER: Genetische Implikationen waldbaulicher und forstpflanzenzüchterischer Maßnahmen. *Allg. Forst- und Jagdztg.* **150** (2), 30—41 (1979). — HAMRICK, J. L.: Genetic variation and longevity. In O. T. SOLBRIG, S. JAIN, G. B. JOHNSON, P. H. RAVEN (eds.): *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York (1979). — HATTEMER, H. H., H.-R. GREGORIUS, M. ZIEHE und G. MÜLLER-STARCK: Klonanzahl forstlicher Sammelplantagen und genetische Vielfalt. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* **153**, 183—191 (1982). — HOUSTON, D. B. and G. R. STAIRS: Genetic control of sulfur dioxide and ozone tolerance in Eastern white pine. *Forest Sci.* **19** (4), 267—271 (1973). — JÄGER, H.-J. and H. KLEIN: Biochemical and physiological effects of SO₂ on plants. *Angew. Botanik* **54**, 337—348 (1980). — KARNOSKY, D. F. and D. B. HOUSTON: Genetics of air pollution tolerance of trees in the Northeastern United States. *Proc. 26th North-eastern Forest Tree Impr. Conf.*, Pennsylvania State Univ. 1978: 161—178 (1979). — KLEINSCHMIT, J.: Aufwachsendes Fichten-Klonarchiv. *Der Forst- u. Holzwirt* **40**, 234 (1985). — KNABE, W.: Resistenzversuche — ein wichtiges Projekt, aber kein Wundermittel gegen Waldschäden. *Der Forst- u. Holzwirt* **40**, 249—254 (1985). — KRIEBEL, H. B. and C. LEBEN: The impact of SO₂ air pollution on the gene pool of Eastern white pine. *XVII IUFRO World Congress, Japan, Div. 2*, 185—189 (1981). — LIBBY, W. J., B. G. McCUTCHAN and C. I. MILLER: Inbreeding depression in selfs of redwood. *Silvae Genetica* **30**, 15—25 (1981). — MEJNARTOWICZ, L. E.: Changes in genetic structure of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) population affected by industrial emission of fluoride and sulfur dioxide. *Genetica Polonica* **24**, 41—50 (1983). — MEJNARTOWICZ, L. E.: Enzymatic investigations on tolerance in forest trees. In: KOZIOL, M. J., F. R. WHATLEY (eds.): *Gaseous air pollutants and plant metabolism*. Butterworths, London, 381—398 (1984). — MITTON, J. B.: *Conifers*. In: S. D. TANKSLEY and T. J. ORTON (eds.): *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York (1983). — MÜLLER-STARCK, G.: Genetic differences between "tolerant" and "sensitive" beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. *Silvae Genetica* **34**, 241—247 (1985a). — MÜLLER-STARCK, G.: Reproductive success of genotypes of *Pinus sylvestris* L. in different environments. In: GREGORIUS, H.-R. (ed.): *Population Genetics in Forestry. Lecture Notes in Biomathematics* **60**. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 118—133 (1985b). — MÜLLER-STARCK, G., M. ZIEHE, F. BERGMANN, H.-R. GREGORIUS und H. R. HATTEMER: Die Samenplantage als Instrument der Vermehrung von Waldbäumen. *Allgem. Forst- und Jagdztg.* **153**, 220—229 (1982). — ROHMEDE, E., A. V. SCHÖNBORN: Der Einfluß von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigung durch Industrieabgase. Ein Beitrag zur Züchtung einer relativ rauchresistenten Fichtensorte. *Forstwiss. Centralblatt* **84**, 1—13 (1965). — SCHOLZ, F., W. KNABE: Investigations on buffering capacity in spruce clones of different resistance to air pollution. *XVI IUFRO World Congress, Oslo, Norway, S 209 04*, 1—6 (1976). — SCHOLZ, F. und T. GEBUREK: Über die Wirkung staurer Niederschläge auf die genetische Struktur von Waldbaumpopulationen. *VDI-Berichte Nr. 500*, 195—203 (1983). — SCHOLZ, F. and F. BERGMANN: Selection pressure by air pollution as studied by isozyme-gene-systems in Norway spruce exposed to sulphur dioxide. *Silvae Genetica* **33**, 238—241 (1984). — SCHOLZ, F. und M. LORENZ: Bericht über Wirkungen säurebildender und anderer Luftverunreinigungen auf Wälder. *Mitt. Bundesforsch.-Anst. Forst- u. Holzwirtsch. Hamburg*, Nr. 143, 90 pp. (1984). — SCHONEWALD-Cox, C. M., S. M. CHAMBERS, B. MACBRYDE and L. THOMAS: *Genetics and Conservation*. Benjamin/Cummings Publ. Co., London, Amsterdam (1983). — SOULÉ, M. E.: What do we really know about extinction? In: C. M. SCHONEWALD-Cox, S. M., CHAMBERS, B. MACBRYDE, L. THOMAS (eds.): *Genetics and Conservation*. Benjamin/Cummings Publ. Co. (1983). — STEINER, K. C., L. H. McCORMICK and D. S. CANAVERA: Differential response of paper birch to aluminium in solution culture. *Can. J. For. Res.* **10**, 25—29 (1980). — TZSCHACKSCH, O.: Die Häufigkeitsverteilung der individuellen SO₂-Resistenz in Populationen und ihre Bedeutung für die Forstpflanzenzüchtung. *Beiträge f. d. Forstwirtschaft* **6**, 17—20 (1972). — TZSCHACKSCH, O.: Untersuchungen zur Erbllichkeit der SO₂-Resistenz bei Kiefer (*Pinus silvestris* L.) und Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* FRANCO.) mit Schlußfolgerungen für die Forstwirtschaft. *Beiträge f. d. Forstwirtschaft* **16**, 103—106 (1982). — TZSCHACKSCH, O. und M. WEISS: Die Variation der SO₂-Resistenz von Provenienzen der Baumart Fichte (*Picea abies* L. (KARST.)). *Beiträge f. d. Forstwirtschaft* **6**, 21—23 (1972). — ULRICH, B.: Gefahren für das Waldökosystem durch saure Niederschläge. *Sonderheft LÖLF-Mitteilungen*, 9—25 (1982). — WILUSZ, W. and M. GIERTYCH: Effects of classical silviculture on the genetic quality of the progeny. *Silvae Genetica* **23**, 127—130 (1974).

Genetic Differences between „Tolerant“ and „Sensitive“ Beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an Environmentally Stressed Adult Forest Stand

By G. MÜLLER-STARCK

Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung,
Forstliche Biometrie und Informatik,
D-3400 Göttingen, Fed. Rep. of Germany

(Received 28th August 1985)

Summary

In a severely damaged natural forest stand in the higher-elevation Bavarian Forest, adult beech trees were selected with either no apparent damage symptoms ("tolerant") or irreversible injury ("sensitive"), each group comprising

44 trees. The genotyping of these trees at 14 polymorphic enzyme gene loci reveals the following:

Significant deviations between the genetic structures of both groups are obtained with respect to single loci. The "tolerant" group contains one-third more different alleles